



**УЧЕБНОЕ
ПОСОБИЕ**

**И. Б. Агафонова
В. И. Сивоглазов**

**БИОЛОГИЯ
РАСТЕНИЙ,
ГРИБОВ,
ЛИШАЙНИКОВ**

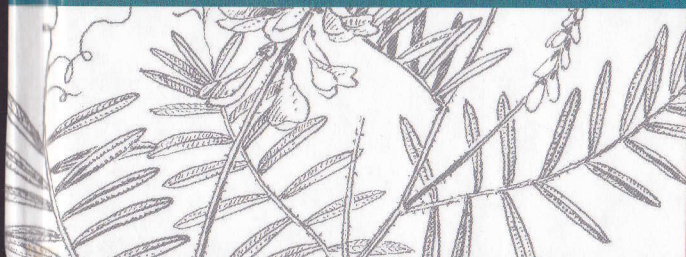
10-11

КЛАССЫ

**ПРОФИЛЬНОЕ
ОБУЧЕНИЕ**

ЭЛЕКТИВНЫЕ КУРСЫ

 **дрофа**



И. Б. Агафонова
В. И. Сивоглазов

**БИОЛОГИЯ
РАСТЕНИЙ,
ГРИБОВ,
ЛИШАЙНИКОВ**

10-11

КЛАССЫ

ЭЛЕКТИВНЫЕ КУРСЫ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

2-е издание, стереотипное



Д р о ф а

**МОСКВА
2008**

УДК 373.167.1:58
ББК 28.5я72
А23

Серия основана в 2004 году

Научные рецензенты:
д-р биол. наук, проф. *Л. И. Лотова* (МГУ);
д-р биол. наук, вед. н. с. *С. Н. Лекомцева* (МГУ);
канд. биол. наук, доцент *Г. А. Белякова* (МГУ)

Агафонова, И. Б.

А23 Биология растений, грибов, лишайников. 10—11 кл. : учеб. пособие / И. Б. Агафонова, В. И. Сивоглазов. — 2-е изд., стереотип. — М. : Дрофа, 2008. — 207, [1] с. — (Элективные курсы).

ISBN 978-5-358-05420-2

В пособии подробно на уровне старшей школы рассмотрено строение, жизнедеятельность, циклы развития растений, грибов, лишайников.

Учебное пособие предназначено для учащихся профильных 10—11 классов общеобразовательных учреждений, будет полезно учителям биологии и естествознания, абитуриентам, слушателям подготовительных отделений и студентам младших курсов биологических, медицинских, сельскохозяйственных вузов.

УДК 373.167.1:58
ББК 28.5я72

Учебное издание

Серия «Элективные курсы»

Агафонова Инна Борисовна

Сивоглазов Владислав Иванович

БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, ГРИБОВ, ЛИШАЙНИКОВ 10—11 КЛАССЫ

Учебное пособие

Ответственный редактор *И. Б. Морзунова*. Младший редактор *Л. Ю. Таценко*

Художественный редактор *Н. Г. Капля*. Художественное оформление

М. Г. Мицкевич. Художник *А. В. Юдин*. Технический редактор *В. Ф. Козлова*

Компьютерная верстка *Т. В. Рыбина*. Корректор *Г. И. Мосякина*

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.60.953.Д.008763.07.07 от 25.07.2007.

Подписано к печати 04.04.08. Формат 60 × 90 1/16. Бумага типографская.

Гарнитура «Школьная». Печать офсетная. Усл. печ. л. 13,0. Тираж 3000 экз. Заказ № 5038.

ООО «Дрофа». 127018, Москва, Сущевский вал, 49.

Предложения и замечания по содержанию и оформлению книги просим направлять в редакцию общего образования издательства «Дрофа»: 127018, Москва, а/я 79. Тел.: (495) 795-05-41. E-mail: chief@drofa.ru

По вопросам приобретения продукции издательства «Дрофа»

обращаться по адресу: 127018, Москва, Сущевский вал, 49.

Тел.: (495) 795-05-50, 795-05-51. Факс: (495) 795-05-52.

Торговый дом «Школьник». 109172, Москва, Малые Каменщики,

д. 6, стр. 1А. Тел.: (495) 911-70-24, 912-15-16, 912-45-76.

Сеть магазинов «Переплетные птицы». Тел.: (495) 912-45-76.

Интернет-магазин: <http://www.drofa.ru>

Отпечатано с предоставленных диапозитивов

в ОАО «Тульская типография». 300600, г. Тула, пр. Ленина, 109.

ISBN 978-5-358-05420-2

© ООО «Дрофа», 2007

Предисловие

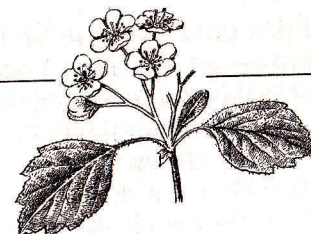
Пособие «Биология растений, грибов, лишайников» предназначено для учащихся профильных 10—11 классов средних школ, гимназий и лицеев биолого-географического, химико-биологического, агротехнологического, медико-биологического и других направлений. В соответствии с концепцией модернизации школьного образования элективные курсы являются обязательным компонентом современного школьного обучения. Однако это учебное пособие будет полезно не только сегодняшним школьникам, но и абитуриентам, слушателям подготовительных отделений вузов, студентам младших курсов вузов биологического, сельскохозяйственного, медицинского профилей, учителям биологии и естествознания, а также всем интересующимся биологией. Пособие поможет учителю не только организовать и провести интересный элективный курс, но и даст возможность подготовить учащихся к вступительным экзаменам по биологии.

Сегодняшние абитуриенты хуже всего отвечают на вопросы ботанического характера. Как правило, курс биологии растений, или ботанику, в школе изучают в 6—7 классах, когда ученики еще не знакомы с общебиологическими закономерностями, с основами генетики, цитологии, эволюции, экологии. В связи с этим многие вопросы, знание которых является обязательным для абитуриентов, в основной школе рассматриваются упрощенно или вообще опускаются. Особую сложность для учащихся при подготовке к вступительным экзаменам представляет самостоятельное изучение разнообразия растительных тканей, первичного и вторичного строения стебля и корня, циклов развития мхов, папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений. Это связано с тем, что в 6—7 классах учащиеся еще не владеют знаниями о половом и бесполом размножении, о чередовании поколений, отсутствуют необходимые базовые знания по другим предметам. Все это

приводит к поверхностному изучению многих важных вопросов курса ботаники. При подготовке к единому государственному тестированию и конкурсным экзаменам в вузы учащимся для ответа на вопросы по разделу «Ботаника» необходимо использовать знания курса общей биологии. Однако большинство учащихся не могут спроецировать информацию, полученную в старшей школе, на те основы ботаники, которые они изучали несколько лет назад. Представляемое пособие — это, по сути, ботаника на уровне старшей школы. Элективный курс «Биология растений, грибов, лишайников» не только расширяет и систематизирует знания учащихся, но и рассматривает основные общебиологические понятия и закономерности на примере строения и развития растительных организмов.

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова — доктору биологических наук, профессору кафедры высших растений, заслуженному профессору МГУ Лотовой Людмиле Ивановне, доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику кафедры микологии и альгологии Лекомцевой Светлане Николаевне, кандидату биологических наук, доценту кафедры микологии и альгологии Беляковой Галине Алексеевне за их советы и замечания, поддержку и помощь в процессе подготовки данного пособия.

Раздел 1 Растения



Глава 1. Наука о растениях

§ 1. Ботаника — наука о растениях

Предмет ботаники. Ботаника (от греч. *botane* — растение, трава) — наука о растениях, их развитии, строении, географическом распространении и пр. Она изучает особенности жизнедеятельности растительных организмов, связь растений с условиями их обитания, эволюцию растительного мира, закономерности формирования растительного покрова Земли и многие другие вопросы, так или иначе связанные с царством растений.

Краткая история ботаники. Жизнь человека со времени его появления на Земле связана с миром растений. Растения удовлетворяли его потребности в пище, одежде, строительстве жилищ, врачевании. Первые письменные упоминания об используемых человеком растениях были обнаружены в египетских гробницах в III тыс. до н. э.

Основы ботаники как науки зародились в Древней Греции. *Аристотель* (384—322 до н. э.) признавал существование в окружающем мире неодушевленной и живой природы, которую впоследствии он разделил на царство растений и царство животных. Но «отцом» ботаники стал ученик Аристотеля *Теофраст* (370—286 до н. э.). В своих трудах «Естественная история растений» и «О причинах растений», сохранившихся лишь в виде нескольких фрагментов, он осветил вопросы общей и практической ботаники, физиологии растений, составил первую классификацию растений, разделив их на деревья, кустарники, кустарнички и травы. Он обобщил наблюдения практиков сельского хозяйства и медицины.

Впоследствии в связи с началом мрачного периода Средневековья Греция утратила ведущую роль в развитии культуры и науки. Производство, торговля, наука и культура пришли в упадок. Лишь в конце этого периода очень медленно начал

возвращаться интерес к работам древнегреческих мыслителей. Однако только в XV в. началось истинное возрождение естественных наук, чему немало способствовало открытие в Европе первых академий наук, создание ботанических садов, коллекции которых пополнялись за счет торговли с другими странами. В России первый ботанический сад был основан в 1714 г. по указу Петра I в Петербурге. В историю науки он вошел под названием «Аптекарский огород».

В XVI в. появились работы о внутреннем строении растений. Честь открытия клетки принадлежит англичанину *Роберту Гуку* (1635—1703). В 1671 г. почти одновременно в Лондонское Королевское общество поступили работы по анатомии растений итальянского ученого *Марчелло Мальпиги* (1628—1694) и английского исследователя *Неемии Грю* (1628—1671), которых считают основателями этого раздела ботаники.

Большое значение для развития ботаники имели работы шведского ученого *Карла Линнея* (1707—1778), заслуга которого состоит в разработке терминологии, заменившей пространственные описания растений, и бинарной номенклатуры, согласно которой название растений состоит из двух слов: названия рода и видового эпитета. Линнею принадлежит и классификация растений, основанная на строении цветка.

В XIX в. успешно развивалась наука о клетке. Русский ученый *И. Д. Чистяков* (1849—1877) впервые описал деление ядра в клетках прорастающих спор плаунов и хвощей.

Важнейшим событием в истории ботаники конца XVIII — начала XIX в. было появление работ по физиологии растений. Работами *Дж. Пристли* (1733—1804), *Ж. Ингенхауза* (1730—1799) было показано, что растение может «очищать» воздух в присутствии света, а в темноте оно дышит, выделяя углекислый газ. Вопросам дыхания растений посвящены работы *Ж. Сенебье* (1742—1809) и *Н. Т. Соссюра* (1767—1845). Наибольшее значение в раскрытии механизма фотосинтеза, роли хлорофилла в этом процессе и наличия двух фаз — световой и темновой — имеют работы *К. А. Тимирязева* (1843—1920). Крупнейшим ученым в области физиологии и агрохимии был *Д. Н. Прянишников* (1865—1948). Широко известны работы по минеральному питанию растений *Д. А. Сабина* (1889—1951).

Величайшим открытием было описание *С. Г. Навашиным* (1857—1930) двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. *И. Н. Горожанкин* (1848—1904) разработал

сравнительное онто-, филогенетическое направление в морфологии растений. Яркими представителями созданной им школы были *Л. И. Курсанов* (1877—1954), *Л. М. Кречетович* (1878—1956), *К. И. Мейер* (1881—1965).

Огромный авторитет приобрел академик, человек трагической судьбы *Н. И. Вавилов* (1887—1943), усилиями которого в Ленинграде (ныне Санкт-Петербурге) был создан Всесоюзный НИИ растениеводства (ВИР), обладающий богатейшей коллекцией семян. Мировую известность как морфолог, систематик, филогенетик растений имеет наш современник, академик *А. Л. Тахтаджян* (р. 1910).

Разделы ботаники. На протяжении длительной истории ботаники были накоплены знания не только о строении и особенностях жизнедеятельности растений, но и об их взаимоотношениях с другими организмами и их экологической роли, были разработаны новые технологии и методы исследований. В настоящее время ботаническая наука разделилась на ряд самостоятельных, но одновременно взаимосвязанных дисциплин.

Морфология в широком смысле слова — это наука о строении растений, в узком смысле — наука о внешнем их строении. **Анатомия** исследует внутреннее строение растений. Из анатомии растений выделилась **цитология**, изучающая строение клетки. С изобретением электронного микроскопа возможности цитологических исследований значительно расширились. Особое значение приобрела **эмбриология растений**, изучающая ранние стадии развития растительных организмов. **Физиология растений** исследует процессы, происходящие внутри растительного организма. Основная задача **экологии растений** — изучение взаимоотношений организма и среды, приспособлений растения к условиям обитания. **Палеоботаника** изучает ископаемые остатки растений, что позволяет восстановить историю растительного мира. **Геоботаника** — наука о растительном покрове Земли, распространении и закономерностях размещения растительных сообществ. Часто в состав геоботаники включают **географию растений**.

Мы перечислили далеко не все ботанические дисциплины, однако и этого достаточно, чтобы понять, насколько разнообразна и широка современная ботаника. Появление отдельных направлений и дисциплин не привело к их полному обособлению. Напротив, все большую значимость приобретают совместные исследования, многие работы выполняются на стыке нескольких дисциплин. С этой точки зрения ботаника оста-

ся единой наукой, отдельные направления которой дополняют друг друга.

В настоящее время на развитие ботаники влияют успехи генетики и молекулярной биологии, широко применяются математические, физические и химические методы исследований. Одновременно с развитием фундаментальных ботанических дисциплин развиваются ее прикладные отрасли: растениеводство, лесное хозяйство, фармакология и парфюмерная промышленность. Велика роль ботаники в увеличении продуктивности культурных растений, в решении мировой продовольственной проблемы. Возрастает экологизация ботаники: на первый план выходят такие проблемы, как рациональное использование растительного мира и сохранение его генофонда, защита растений от техногенных и других неблагоприятных факторов.

Значение ботаники в современном мире чрезвычайно велико, что в первую очередь определяется значением ее объекта — растений — в природе и жизни человека.

Значение растений в природе и жизни человека. Зеленые растения играют ведущую роль в современной биосфере. Для того чтобы согласиться с этим утверждением, достаточно вспомнить, что на долю зеленых растений приходится около 99% всей живой биомассы земного шара. Будучи автотрофами, растения выполняют роль продуцентов, создавая практически всю первичную продукцию биосферы. Именно их деятельность определяет возможность существования всего остального живого мира. Насыщение атмосферы кислородом, необходимым для дыхания большинству живых организмов, формирование за счет кислорода озонового слоя, защищающего Землю от избыточного ультрафиолетового излучения, — все это возможно благодаря деятельности растительных организмов. При непосредственном участии зеленых растений сформировалась почва, они же и охраняют почву от разрушения.

В процессе жизнедеятельности растения поглощают из почвы и испаряют в атмосферу огромное количество воды. Так, участок поля, который за сезон дает урожай массой в 2 т, потребляет около 200 т воды. При вырубании лесов вода, попадающая в почву, стекает по ее поверхности, смывая плодородный слой и усиливая эрозию. В экваториальных районах земного шара леса, задерживая и испаряя воду, значительно смягчают климат. Сокращение площади этих лесов может привести к изменению климата и засухам в прилегающих районах.

В зависимости от использования человеком растения разделяют на определенные группы. Растительный рацион человека обеспечивают *хлебные злаки, зернобобовые, овощи и плодовые растения*. Широко используются человеком растения, дающие *пряности*, и *масличные растения*. Сахар получают из сахарной свеклы и сахарного тростника. Огромное значение в жизни человека имеет древесина, не только в качестве строительного материала, но и как сырье для целлюлозно-бумажной и химической промышленности. Из растений получают дубильные вещества и красители. Широко культивируются *эфиромасличные* и *декоративные растения*.

Принципы ботанической классификации. Богатство растительного мира требовало создания строгой классификации, которая должна была помочь разобраться в существующем многообразии растений. Необходимо было создать систему соподчиненных таксонов, отражающую эволюционные взаимоотношения между организмами. Основная систематическая категория, используемая в биологической систематике, — *вид*. Объединение близких видов составляет *род*, близких родов — *семейство*, семейства составляют *порядок* (в зоологии — *отряд*), порядки — *класс*, классы — *отдел*, которые объединяются в *царство*. В соответствии с бинарной номенклатурой, предложенной К. Линнеем, название растения состоит из двух латинских слов, первое из которых является названием рода, а второе — видовым эпитетом, например ландыш майский (*Convallaria majalis* L.¹).

В недавнем прошлом существовало условное деление растений на две группы: *высшие* и *низшие*. К низшим относили растительные организмы, чье тело не расчленено на вегетативные органы, а органы размножения, как правило, имеют очень простое строение. Этим условиям отвечают разные группы водорослей. В эволюции водоросли появились раньше высших растений, и в настоящее время они очень широко распространены в природе. В ряде экосистем по численности водоросли даже превосходят высшие растения, например в большинстве водных сообществ именно водоросли являются основными продуцентами. Огромная биомасса и высокая репродуктивная способность обуславливают их экологическую значимость.

¹ Буква после видового эпитета обозначает фамилию ученого, впервые описавшего вид. В данном примере L. — это первая буква фамилии Линнея.

На протяжении долгого времени к низшим растениям наряду с водорослями относили и грибы. Однако в дальнейшем, после изучения особенностей их строения и размножения, стало ясно, что объединение водорослей и грибов нецелесообразно. В настоящее время термин «низшие растения» не употребляется, а водоросли и грибы представляют собой две разные морфолого-систематические группы. Водоросли — предмет изучения науки альгологии (от лат. *alga* — водоросль), а грибы — микологии (от греч. *mykes* — гриб).

Термин «высшие растения» сохраняет свое значение. К высшим растениям относят организмы, у которых тело дифференцировано на отдельные органы, существуют специализированные многоклеточные органы размножения, в жизненном цикле закономерно чередуются половое и бесполое поколения и происходит смена ядерных фаз. Эти признаки характерны для всех споровых и семенных растений, встречаются они также и у некоторых высокоорганизованных водорослей.

Отличительные признаки растений. Существует целый ряд признаков, отличающих растения от представителей животного царства.

Автотрофность. Основное отличие растений — автотрофный тип питания. Растения способны в процессе фотосинтеза самостоятельно синтезировать необходимые органические соединения, используя в качестве источника углерода неорганическое вещество — углекислый газ (CO_2), а в качестве источника энергии — свет. Для осуществления фотосинтеза необходим пигмент — хлорофилл, который содержится у высших растений в хлоропластах, у водорослей — в хроматофорах.

Наличие клеточной оболочки¹. Оболочка растительной клетки является продуктом жизнедеятельности протопласта и состоит преимущественно из целлюлозы. Оболочка сохраняет форму клетки, защищает протопласт от внешних воздействий, участвует в поглощении и выведении веществ. Ее наличие — обязательное условие нормального существования клетки. Если клеточную оболочку искусственно удалить с помощью ферментов, то уже через несколько часов клетка начинает образовывать новую.

¹ Оболочку растительной клетки часто называют клеточной стенкой, однако в современной ботанике термин «клеточная стенка» используют только для обозначения той части оболочки, которая ориентирована в пространстве определенным образом, образуя плоские поверхности — «стенки».

Осмотический тип питания. В отличие от животных, которые активно заглатывают пищу, растения получают вещества в виде водных растворов, поступающих через клеточную оболочку. Поэтому растению выгодно иметь большую поверхность. Увеличение площади поглощения достигается за счет сильного расчленения тела растения.

Особенности роста. Растения обладают способностью к неограниченному или очень продолжительному верхушечному росту, в отличие от животных, чей диффузный рост¹ прекращается в определенном возрасте (исключение составляют рыбы и некоторые пресмыкающиеся).

Прикрепленный образ жизни. Питание путем всасывания — это причина еще одного свойства растения — их малой подвижности. Безусловно, растения не обладают абсолютной неподвижностью. Лианы, обвиваясь вокруг опоры, перемещаются с одного дерева на другое; подземное корневище, нарастая под землей, дает возможность новым надземным побегам развиваться вдали от исходного материнского растения; листья поворачиваются пластинкой к свету, а многие цветки закрываются на ночь. Среди водорослей много свободно плавающих форм, есть они и среди высших растений (например, водные растения: уруть, ряска, рдест). Однако все эти перемещения не сравнимы по скорости и эффекту с движениями животных.

Особенности расселения. В связи с прикрепленным образом жизни растения приспособились расселяться при помощи семян, спор или специализированных частей их вегетативного тела (луковицы, клубни, выводковые почки и др.).

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите об истории становления ботаники как науки.
2. Какие разделы ботаники вам известны? Что они изучают? Каковы современные тенденции развития ботанической науки?
3. Каково значение растений в жизни человека?
4. Какие организмы относят к высшим растениям?
5. Назовите и охарактеризуйте основные отличительные признаки растений.

¹ Диффузный рост — рост за счет пропорционального увеличения размера всех частей тела.

Глава 2. Клетка растений

§ 2. Растительная клетка

Растительная клетка — это типичная эукариотическая клетка, в которой можно выделить две основные части: оболочку и протопласт. В состав протопласта входят *плазматическая мембрана*; *ядро* — обязательный компонент эукариотических клеток, в котором хранится наследственная информация; *цитоплазма* — часть клетки, заключенная между наружной мембраной и ядром. Однако клетки растений имеют характерные признаки, отличающие их от животных клеток.

Оболочка клетки. Одним из отличительных признаков растительных клеток является наличие достаточно жесткой клеточной оболочки, которая расположена снаружи от цитоплазматической мембраны.

Основным компонентом клеточной оболочки является полисахарид *целлюлоза*, молекулы которой формируют мощные нитчатые структуры, переплетающиеся как пряди в канате. Они образуют сеть, погруженную в нецеллюлозный матрикс из *гемицеллюлозы* и *пектина*. Транспорт веществ из клетки в клетку происходит по плазмодесмам — цитоплазматическим тяжам, расположенным в сквозных каналах оболочки. Толщина и свойства клеточной оболочки широко варьируют в зависимости от конкретных функций клеток в разных органах растений. Так, в активно делящихся клетках меристемы оболочка тонкая, эластичная и легко проницаемая. Появление в клетках лигнина приводит к одревеснению оболочки, она становится жесткой, твердой и прочной. Рост клетки при этом прекращается, протопласт обычно отмирает.

Полисахариды, входящие в состав клеточной оболочки, синтезируются в аппарате Гольджи, выводятся путем экзоцитоза и встраиваются в формирующуюся клеточную оболочку.

Функции клеточной стенки: защитная, проводящая, опорная.

Вакуоли. Для растительной клетки характерно наличие одной или нескольких крупных вакуолей — полостей, отделенных от цитоплазмы мембраной. Молодые клетки обычно содержат многочисленные мелкие вакуоли, которые увеличиваются в размерах и сливаются в одну большую вакуоль, когда клетка достигает зрелости. Полость вакуоли заполнена клеточным соком (водным раствором разнообразных солей, сахаров, органических кислот и других веществ). Вакуоли регулируют

водно-солевой обмен, контролируя поступление воды в клетку и из клетки, т. е. играют важную роль в поддержании упругости (тургора) оболочки и тканей растений. Кроме этого, в некоторых вакуолях содержатся ферменты, которые разрушают макромолекулы, а продукты их распада вовлекаются в новый метаболический процесс.

Функции вакуоли: поддержание тургорного давления; накопление запасных веществ и веществ, предназначенных для удаления из клетки.

Пластиды. Характерным компонентом клетки высших растений являются пластиды — органоиды, отграниченные от жидкой фракции цитоплазмы двухмембранной оболочкой. Существует несколько типов пластид: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. Пластиды образуются из предшественников — пропластид, которые находятся в клетках образовательных тканей. Пропластиды — это мелкие, бесцветные, недифференцированные пластиды, имеющие оболочку и белковую строму. При нормальной освещенности пропластиды преобразуются в хлоропласты.

Хлоропласты. Хлоропласты (от греч. chloros — зеленый) высших растений обычно имеют форму округлых зерен или дисков, содержат хлорофилл и каротиноиды и осуществляют фотосинтез. Хлоропласты водорослей имеют сложную форму (кольцы, сети, спирально закрученные ленты). Число хлоропластов в клетке очень сильно варьирует, например, у некоторых водорослей в клетке только один хлоропласт, клетки высших растений имеют в среднем 10—30 хлоропластов, а в некоторых клетках их численность измеряется сотнями.

Строма хлоропластов пронизана системой мембран, развивающихся из внутренней мембраны оболочки и имеющих форму плоских пузырьков. Одни из них пересекают всю строму, другие, более мелкие — *тилакоиды* — собраны в стопки — *граны*, напоминающие стопки монет. В мембраны тилакоидов встроены пигменты (хлорофилл и каротиноиды). В процессе фотосинтеза в хлоропластах образуется ассимиляционный крахмал, который откладывается в стромах. Хлоропласты — полуавтономные органоиды и в этом отношении напоминают митохондрии. В хлоропластах находится ДНК в виде кольцевой молекулы, все виды РНК и рибосомы, более мелкие, нежели рибосомы цитоплазмы.

Хромопласты. Хромопласты (от греч. chroma — цвет) содержат пигменты из группы каротиноидов (каротин, ксантофиллы), придающие желтую, оранжевую, красную окраску ор-

ганам растений. Хромопласты могут развиваться из хлоропластов, что происходит при созревании плодов, развитии лепестков цветка, старении листьев, или из лейкопластов (например, в корнеплоде моркови).

Лейкопласты. Лейкопласты (от греч. leukos — белый, бесцветный) — это не пигментированные пластиды, со слабым развитием внутренних мембран. Лейкопласты, накапливающие крахмал в виде зерен, называют амилопластами. На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение клубней картофеля).

Отсутствие клеточного центра. Клетки высших растений лишены центриолей, однако содержат *центры образования микротрубочек*, формирующих, в частности, веретено клеточного деления. Центриоли имеются только у водорослей и некоторых мхов.

Деление клеток. Митотическое деление клеток высших растений имеет ряд характерных особенностей. В профазе перед разрушением оболочки ядра на его противоположных полюсах появляются колпачки из микротрубочек. На стадии метафазы именно они формируют нити веретена деления, которые прикрепляются к хромосомам, состоящим из двух одинаковых хроматид. В анафазе нити растаскивают хроматиды (теперь их называют хромосомами) к разным полюсам клетки.

Существенно отличается процесс деления цитоплазмы растительных клеток (цитокинез). В середине веретена деления из микротрубочек цитоплазмы образуется структура, которую называют *фрагмопластом*. Между его микротрубочками в экваториальную плоскость клетки из аппарата Гольджи приходят пузырьки, несущие пектины. Мембраны пузырьков лопаются, пектиновые вещества прикрепляются к нитям веретена и формируют желатинизированную пластинку, которая развивается от центра к периферии и разделяет исходную клетку на две. Из мембран пузырьков Гольджи в каждой клетке образуется наружная мембрана, на которую впоследствии откладываются недостающие части клеточной оболочки.

Таким образом, если у животных клеток цитокинез осуществляется путем формирования перетяжки, которая, углубляясь в цитоплазму, делит клетку пополам, то у растительных клеток высших растений деление цитоплазмы начинается с центра клетки. У водорослей перегородка формируется из складок оболочек, смыкающихся в центре клетки.

Вопросы для повторения и задания

1. Назовите основные отличительные признаки растительных клеток.
2. Каковы функции клеточной стенки?
3. Можно ли по числу и размерам вакуолей определить возраст растительной клетки?
4. Какие типы пластид существуют в клетках растений? Каковы их функции?
5. В чем особенность митотического деления клеток высших растений?

Глава 3. Ткани и вегетативные органы высших растений

§ 3. Ткани растений: общая характеристика. Образовательные и покровные ткани

Общая характеристика растительных тканей. С возникновением в процессе эволюции многоклеточных организмов создались предпосылки и для клеточной дифференциации. Ее первые признаки можно наблюдать уже у некоторых колониальных форм, например у шаровидного вольвокса. Его мелкие поверхностные клетки со жгутиками осуществляют движение и выполняют жизненно важные функции: фотосинтез, дыхание и др. Наряду с этими вегетативными клетками, у вольвокса есть и генеративные клетки, способные образовывать новые колонии, которые прорывают поверхность материнской колонии и переходят к самостоятельной жизни. У многоклеточных свободно плавающих зеленых водорослей тело представляет собой нить, состоящую из одинаковых клеток. У водорослей, прикрепленных к субстрату, одна или несколько нижних клеток утратили хлорофилл и превратились в ризоиды. Другие клетки выполняют функции питания и размножения. У более сложно устроенных бурых водорослей можно обнаружить группы клеток, выполняющих защитную (покровную) и механическую функции. Внутри таллома вычленяются проводящие, запасные, ассимилирующие клетки. Так в процессе эволюции возникли *ткани* — группы клеток, сходные по строению, форме и выполняемым функциям. Число тканей и степень их развития тесно связаны с систематическим положением растительного организма.

Наиболее разнообразные и сложные ткани характерны для высших растений, подавляющее большинство которых ведут наземный образ жизни. Для защиты от высыхания наружный слой клеток наземных органов превратился в кожу, или эпидерму. Жизнь растения невозможна без системы специализированных тканей, обеспечивающих транспорт воды от корней к остальным частям тела, и перемещения продуктов фотосинтеза ко всем частям тела. Для прочности растения и обеспечения определенного положения в пространстве необходимы опорные, или механические ткани. Однако клетки специализированных тканей утратили способность к делению. Следовательно, в растении должны быть ткани, единственная функция которых заключается в новообразовании клеток. Только от них зависит возможность роста растения. Это образовательные ткани, или меристемы (от греч. meristos — делимый).

Ткани растений могут состоять из одного или нескольких типов клеток. По этому признаку их делят на *простые* и *сложные* ткани. Нередко внутри какой-либо ткани встречаются клетки (группами или поодиночке), отличные по строению и функциям от ткани, в которой они расположены. Это могут быть опорные, выделительные и другие клетки.

Классификация тканей основана на их происхождении из той или иной меристемы, строении клеток и выполняемой ими функции. Согласно этой классификации, у растений выделяют шесть основных групп тканей: *образовательные*, *покровные*, *основные*, *механические*, *проводящие* и *выделительные*.

Образовательные ткани. Образовательные ткани, или меристемы, состоят из мелких тонкостенных крупноядерных клеток, содержащих пропластиды, митохондрии и мелкие, практически не различимые под световым микроскопом вакуоли. Меристемы обеспечивают рост растения и образование всех остальных типов тканей. Их клетки делятся путем митоза. После каждого деления одна из сестринских клеток сохраняет свойство материнской, а другая вскоре прекращает деление и приступает к начальным этапам дифференциации, в дальнейшем образуя клетки определенной ткани.

Все образовательные ткани делят на две группы: *первичные* и *вторичные*.

Первичные меристемы. Происходят из меристем зародыша, они изначально способны к делению и дальнейшей

дифференциации. К ним относят *апикальные* (верхушечные) *меристемы*, *прокамбий*, *вставочные меристемы*.

Вторичные меристемы. Образуются из первичных меристем или из клеток других тканей, вновь обретших способность к делению. Вторичными меристемами являются *камбий*, который образуется из прокамбия или из слабо дифференцированной основной ткани; *феллоген*, или *пробковый камбий*, который формируется из уже дифференцированных клеток паренхимы или эпидермы; *раневые меристемы*, обеспечивающие восстановление поврежденной части тела растения. Раневые меристемы образуются из клеток, расположенных рядом с поврежденным участком. В процессе дедифференциации клетки вновь обретают способность делиться и превращаются в феллоген, который, в свою очередь, образует пробку, закрывающую раневую поверхность.

Образовательные ткани в теле растения располагаются в разных местах, в связи с чем их делят на несколько групп (рис. 1).

Верхушечные (апикальные) меристемы. Располагаются на верхушках осевых органов — стебля и корня, обеспечивая рост этих органов в длину (рис. 2). По мере ветвления на

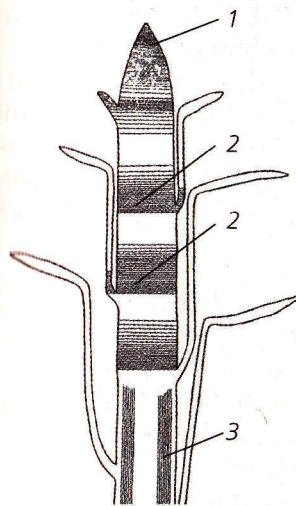


Рис. 1. Расположение различных меристем в растении (по В. Х. Тугаюк): 1 — верхушечная меристема; 2 — вставочные меристемы; 3 — базовые меристемы

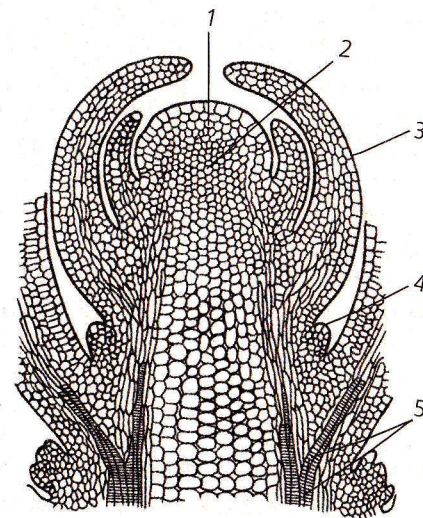


Рис. 2. Конус нарастания стебля (продольный разрез): 1 — верхушечная меристема; 2 — основная меристема; 3 — зачаток листа; 4 — зачаток пазушной почки; 5 — образующаяся проводящая ткань молодого листа и стебля

каждом новом боковом побеге или корне образуются свои вершущие меристемы.

Боковые (латеральные) меристемы. Обеспечивают утолщение осевых органов. Это *камбий*, характерный для голосеменных и двудольных растений, и *феллоген*, образующий покровную ткань — пробку, или феллему.

Вставочные (интеркалярные) меристемы. Расположены в нижней части междоузлия стебля злаков и у основания молодых листьев, обеспечивая рост этих органов. По мере окончания роста листа или стеблевого участка вставочная меристема превращается в постоянные ткани.

Покровные ткани. Расположенные на границе с внешней средой покровные ткани выполняют роль барьера, отделяющего глубже лежащие ткани от окружающей среды.

Основные функции покровных тканей:

— защита от высыхания, перегрева и солнечных ожогов, от попадания вредных микроорганизмов и от механических повреждений;

— участие в обмене веществ между организмом и внешней средой (испарение, газообмен, всасывание).

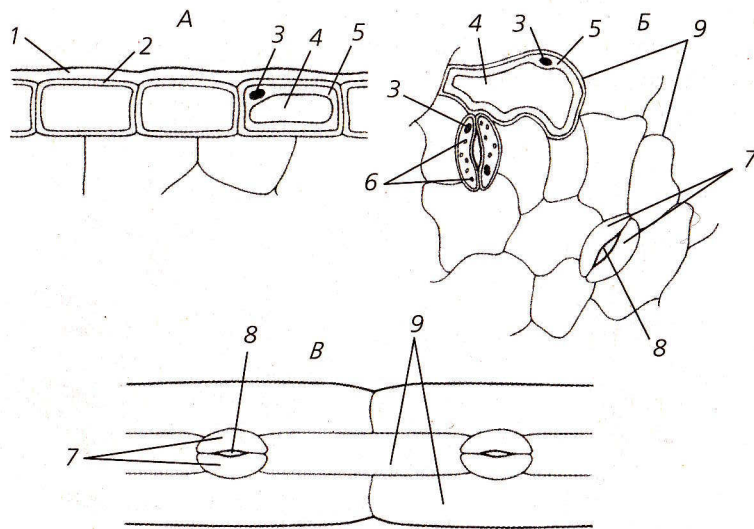


Рис. 3. Эпидерма: *А* — поперечный срез клеток эпидермы; *Б* — эпидерма листа двудольного растения (вид сверху); *В* — эпидерма листа однодольного растения (вид сверху); 1 — кутикула; 2 — наружная клеточная стенка; 3 — ядро; 4 — вакуоль; 5 — цитоплазма; 6 — хлоропласты; 7 — замыкающие клетки устьица; 8 — устьичная щель; 9 — клетки эпидермиса

Выделяют два типа покровных тканей: *первичные* и *вторичные*.

Первичные покровные ткани. К первичным покровным тканям относят эпидерму и эпиблему.

Эпидерма, или кожица, образуется из апикальных меристем и покрывает молодые растущие стебли и листья (рис. 3). Клетки эпидермы живые прозрачные уплощенные, плотно примыкают друг к другу и, как правило, расположены в один слой. Наружные стенки клеток толще боковых и внутренних. Снаружи эпидерма покрыта *кутикулой* — слоем кутина и растительных восков, предохраняющей растения от излишнего испарения. Иногда стенки эпидермальных клеток содержат кремнезем (хвощи, осоки, злаки).

Кроме основных клеток, в эпидерме нередко образуются *волоски*, или *трихомы* (от греч. trichoma — волосы). Волоски бывают одноклеточными или многоклеточными, иногда ветвистыми и чешуйчатыми (рис. 4). Они могут цепляться за опору, выполнять функцию механической защиты, снижать испарение. Мертвые светлые волоски, составляющие опушение, защищают растение от перегрева. Волоски, способные накапливать и выделять различные вещества, как, например, у герани, называют железистыми.

В эпидерме высших растений находятся специальные клетки, образующие *устьичный аппарат*, основная функция

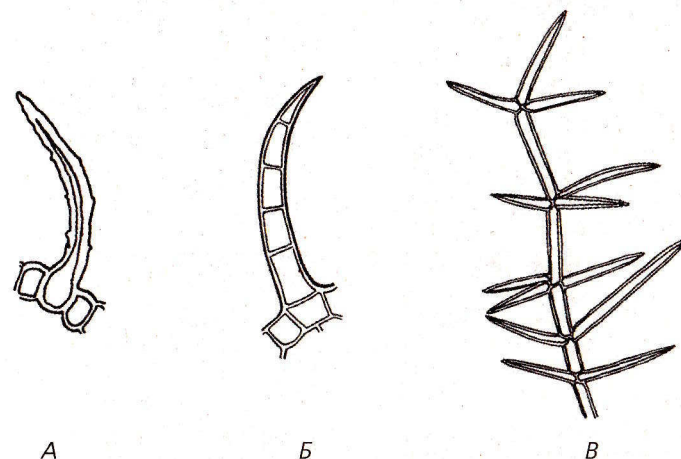


Рис. 4. Различные типы волосков: *А* — цепляющийся одноклеточный волосок хмеля; *Б* — многоклеточный волосок наперстянки; *В* — перистый волосок корвяка

которого — регуляция газообмена и транспирации¹. Эпидерма относится к сложным тканям, так как состоит из нескольких типов клеток.

Эпиблема (от греч. epiblema — покрытие), или **ризодерма** (от греч. rhiza — корень), — это первичная наружная ткань корня². Состоит из тонкостенных клеток с густой цитоплазмой. Клетки ризодермы способны образовывать выросты — **корневые волоски**, основная функция которых — всасывание из почвы воды с растворенными минеральными солями. Корневые волоски недолговечны, через 10—15 дней после образования они отмирают и ризодерма сбрасывается. Покровной тканью корня становится один или несколько слоев первичной коры.

Вторичная покровная ткань (пробка). У многолетних растений поверхность стеблей уже к концу первого года жизни начинает приобретать буроватую окраску. Это свидетельствует о том, что эпидерму сменяет новая покровная ткань — **пробка**, или **феллема**. Пробка образуется в результате деятельности образовательной ткани — **пробкового камбия**, или **феллогена**, который закладывается в эпидерме или под ней. Клетки феллогена делятся перегородками, параллельными поверхности органа. При этом наружу откладываются клетки пробки. Сначала это живые клетки, но в дальнейшем в их стенках появляется слой жироподобного вещества — **суберина**, не пропускающий ни жидкие, ни газообразные вещества. Внутреннее содержимое клеток отмирает, их полости наполняются воздухом (у березы — белым порошкообразным веществом). Внутри делящиеся клетки феллогена откладывают **феллодерму**, клетки которой обеспечивают питание феллогена. Совокупность пробки, феллогена и феллодермы называют **перидермой** (рис. 5). Пробка образуется и на подземных частях растения: корнях, корневищах и клубнях.

До образования сплошного слоя перидермы в эпидерме под устьицами образуются бугорки — будущие **чечевички**, которые состоят из рыхлой ткани с межклетниками и обеспечивают газообмен (см. рис. 5). Чечевички осины имеют очертания ромбов, а у березы — вид черточек.

¹ О работе устьичного аппарата см. § 13.

² Следует отметить, что эпиблему относят к покровным тканям условно, только из-за расположения. Функционально эпиблему в настоящее время выделяют в отдельную группу — ткани поглощения.

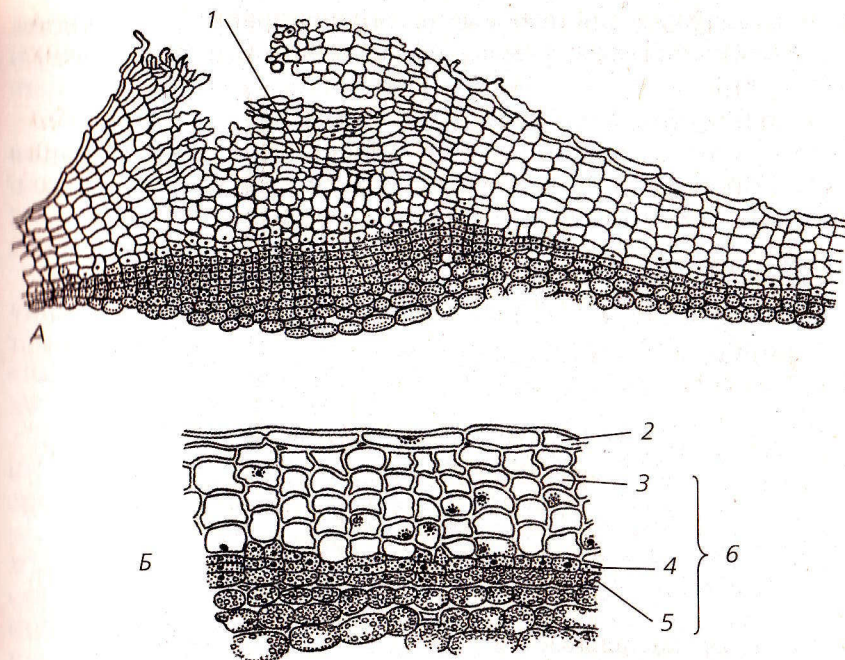


Рис. 5. Вторичная покровная ткань ветви бузины: А — чечевичка; Б — стросние перидермы; 1 — заполняющая ткань чечевички; 2 — эпидерма; 3 — пробка (феллема); 4 — феллоген; 5 — феллодерма; 6 — перидерма

У многих древесных растений феллоген многократно закладывается в более глубоких слоях коры, и ткани, которые оказываются снаружи от возникшей перидермы, со временем отмирают, образуя вместе с перидермой толстый слой — **корку**. Поскольку эти клетки мертвые, они не способны к растяжению, и при увеличении диаметра ствола корка начинает растрескиваться (у яблони — на седьмой год жизни, у дуба — в 25—30 лет), поверхность ствола становится неровной. Постепенно наружные слои корки сбрасываются.

Корка защищает стволы от резких перепадов температуры, низовых лесных пожаров, механических повреждений.

Вопросы для повторения и задания

1. Объясните, почему в процессе эволюции возникла потребность в дифференциации клеток.
2. В чем отличие растительных тканей от животных?
3. Какие вам известны классификации тканей растений?

4. Каковы функции образовательных тканей? Какие меристемы являются первичными, какие — вторичными? Почему?
5. Из каких клеток образуются раневые меристемы?
6. Каковы функции покровных тканей?
7. Охарактеризуйте строение эпидермы.
8. Как образуется вторичная покровная ткань — пробка?

§ 4. Ткани растений:

основные, механические, выделительные

Основные ткани (паренхимы). *Паренхима* — это ткань, которая заполняет пространство внутри тела растения между другими специализированными тканями. Клетки паренхимы живые крупные тонкостенные, обычно округлой формы.

В зависимости от выполняемой функции выделяют несколько видов основных тканей (рис. 6).

Ассимиляционная паренхима. Находится в основном в листьях и в молодых стеблях под эпидермой. Состоит из тонкостенных клеток, большую часть цитоплазмы которых занимают многочисленные хлоропласты, отсюда ее другое название — *хлоренхима*. Основная функция — фотосинтез. Хлоренхиму, расположенную в листе между двумя слоями эпидермы, называют *мезофиллом*. Если пластинка листа распо-

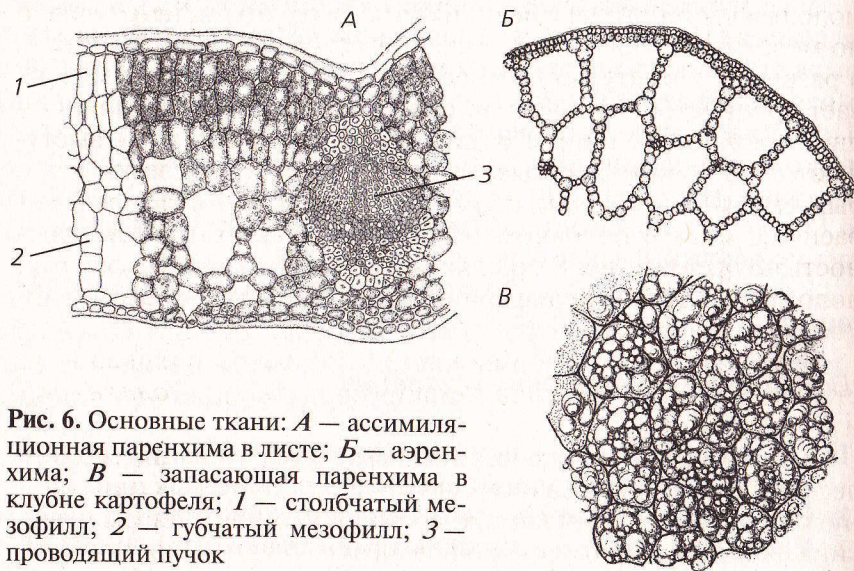


Рис. 6. Основные ткани: А — ассимиляционная паренхима в листе; Б — аэренхима; В — запасающая паренхима в клубне картофеля; 1 — столбчатый мезофилл; 2 — губчатый мезофилл; 3 — проводящий пучок

ложена горизонтально и у листа можно различить верхнюю и нижнюю сторону, мезофилл дифференцируется на *губчатый* и *столбчатый* (см. рис. 45).

Запасающая паренхима. Широко распространена в корнях и стеблях растений, в корнеплодах, клубнях, луковицах, в мякоти плодов и семенах. Она состоит из крупных округлых или многоугольных клеток, накапливающих органические вещества (углеводы, белки, жиры).

Водоносная паренхима. Клетки этой паренхимы накапливают воду в вакуолях. Распространена у суккулентных растений, произрастающих в засушливых условиях, например кактусы накапливают влагу в стебле, а алоэ — в мясистых листьях.

Воздухоносная паренхима (аэренхима). Ткань с хорошо развитыми межклетниками, которые связаны с внешней средой через устьица и чечевички. Система межклетников образует в теле некоторых растений воздухоносные полости и ходы, по которым воздух доставляется к тем частям растения, связь которых с атмосферой затруднена. Аэренхимой богаты стебли и корни водных, болотных и других растений, обитающих в условиях недостатка воздуха и, как следствие, затрудненного газообмена.

Механические (опорные) ткани. Любая растительная клетка в той или иной степени обладает механическими свойствами благодаря тургорному давлению. Это особенно важно для молодых растений, не имеющих механических тканей. Однако по мере роста у наземных растений возникает необходимость в развитии «арматуры», которая скрепляет ткани и обеспечивает прочность органов растения. Нужен «скелет», выполняющий опорную функцию. В качестве такой «арматуры» выступают специализированные механические ткани, клетки которых имеют утолщенные стенки. В корне механическая ткань располагается в основном в центре, придавая органу прочность на растяжение. В стеблях травянистых растений она расположена ближе к периферии, способствуя упругости и гибкости органа.

В зависимости от формы клеток и способа утолщения их стенок различают два типа механической ткани: *колленхиму* и *склеренхиму*.

Колленхима. Это первая по времени образования механическая ткань, состоящая из живых клеток, округлых или вытянутых (рис. 7). Стенки клеток, состоящие из целлюлозы и пектина, неравномерно утолщены в местах соединения несколь-

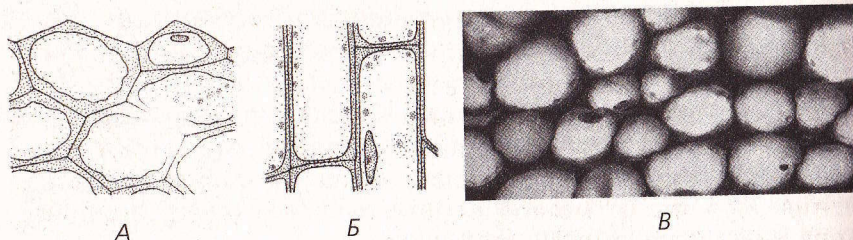


Рис. 7. Колленхима стебля подсолнечника: А — поперечный разрез; Б — продольный разрез; В — микрофотография

ких клеток. Колленхима обеспечивает упругость органов растения только при наличии в клетках достаточного количества воды, что увеличивает тургор оболочки. Встречается в растущих частях стебля, в черешках, плодоножках, листовых жилках. Располагается в виде сплошного цилиндра или отдельными тяжами непосредственно под эпидермой или отделена от нее несколькими слоями паренхимных клеток.

Склеренхима. Состоит из мертвых клеток: длинных с толстыми одревесневшими оболочками (волокон) и коротких (склереид).

Типичные волокна склеренхимы входят в состав перицикла стеблей. Имеются они и в проводящих тканях: в лубе (флоэме) — лубяные волокна, в древесине (ксилеме) — древесинные волокна, или либриформ (рис. 8). В текстильной промышленности используют волокна некоторых растений (лен, конопля), оболочки которых не одревесневают и состоят из чистой целлюлозы.

Склереиды (каменистые клетки) — это округлые или ветвистые клетки с сильно утолщенными, одревесневшими, очень твердыми оболочками (рис. 9). Образуют скорлупу орехов, косточки сливы, абрикоса, персика и др.

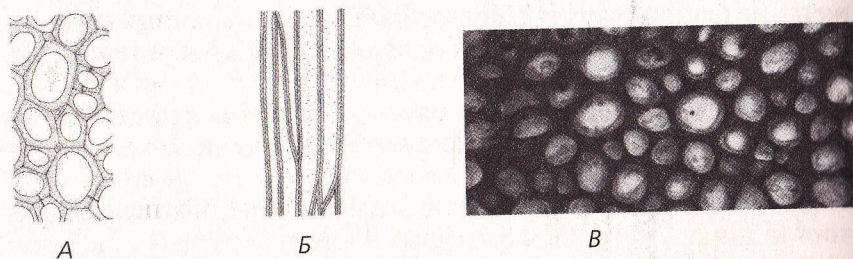


Рис. 8. Склеренхима стебля подсолнечника: А — поперечный разрез; Б — продольный разрез; В — микрофотография

Выделительные ткани. Любая живая клетка обладает способностью к выделению веществ, как по градиенту концентрации, так и против. Однако если у животных процесс выделения продуктов метаболизма сопровождается выведением их из организма, то у растений ненужные вещества могут накапливаться в вакуолях, в мертвых клетках или в межклеточных пространствах. Целостная выделительная система у растительных организмов отсутствует. Существуют лишь специализированные структуры, которые в зависимости от расположения подразделяют на *наружные* и *внутренние*.

Ткани наружной секреции. К наружным выделительным структурам относят железистые волоски, нектарники, гидатоды, пищеварительные железки, солевые железы и волоски.

Железистые волоски. Развиваются из клеток эпидермы, морфологически они очень разнообразны. Их секрет состоит из эфирных масел или смол, растворенных в эфирных маслах. К железистым волоскам функционально близки жгучие волоски крапивы.

Нектарники. Расположены в цветках или других частях растения. Выделяют сахаристую жидкость — нектар, привлекающую насекомых-опылителей.

Гидатоды. Выделяют избыточную воду через специальные водяные устьица в условиях высокой влажности и сниженной транспирации. Состоят из бесцветных живых клеток с тонкими стенками, примыкающими к проводящей ткани. Состав выделяемой жидкости варьирует в зависимости от вида растения: от почти чистой воды до сложной смеси веществ.

Пищеварительные железки. Присутствуют у хищных насекомоядных растений (у росянки, непентеса, жирянки и др.). Выделяют ферменты и кислоты, необходимые для переваривания жертвы.

Солевые железы. Развиваются у растений, живущих на засоленных почвах (вербеновые, злаки). Расположены в листьях.

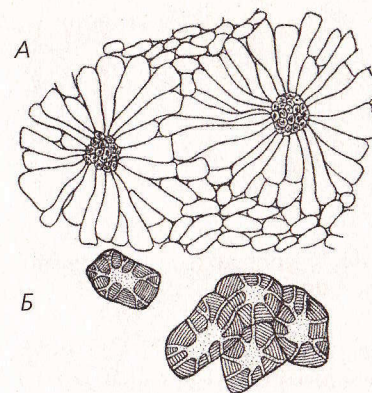


Рис. 9. Склереиды (каменистые клетки) в мякоти плода груши: А — при малом увеличении (к группе каменистых клеток прилегают клетки паренхимы); Б — при большом увеличении

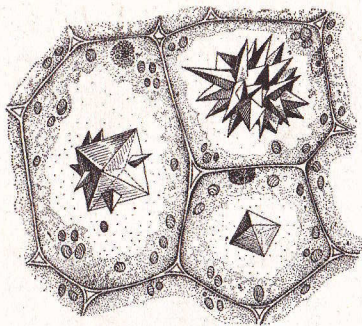


Рис. 10. Кристаллы оксалата кальция в клетках черешка бегонии

Ткани внутренней секреции. Внутренние выделительные ткани не выводят продукты метаболизма за пределы организма, а накапливают их в себе. Если вещество токсично, вокруг накопительной структуры образуются отложения суберина, который изолирует его от окружающих тканей. В зависимости от строения и происхождения различают несколько типов внутренних выделительных структур: идиобласты, схизогенные и лизигенные вместилища, млечники.

Идиобласты. Специализированные структуры, расположенные по всему телу растения среди клеток других тканей. Состоят из мелких клеток с развитой эндоплазматической сетью и комплексом Гольджи. Связаны многочисленными плазмодесмами друг с другом и с соседними клетками. Накапливают дубильные вещества, эфирные масла. Идиобласты с кристаллами щавелевокислого кальция (оксалата кальция) — мертвые клетки (рис. 10).

Схизогенные вместилища. Образуются в результате разъединения клеток и скопления секрета в обширных межклетниках (рис. 11). К ним относят смоляные ходы хвойных и некоторых сложноцветных. Смола обладает бактерицидными свойствами, а также защищает растения от поедания травоядными животными.

Лизигенные вместилища. Образуются в результате разрушения нескольких смежных клеток (см. рис. 11). Такие структуры можно обнаружить в кожуре citrusовых.

Млечники. Представляют собой живые клетки, накапливающие в вакуолях млечный сок. Выделяют два типа млечников: членистые и нечленистые. **Членистые** образуются из цепочки живых клеток, оболочки которых в местах контакта раз-

Выводят избыток минеральных веществ в виде ионов на поверхность листа, где они сначала откладываются на кутикуле, а затем смываются дождем.

Солевые волоски. Состоят из двух клеток: одна образует головку, другая — ножку. Соли постепенно накапливаются в вакуоли верхней клетки. Когда их концентрация достигает определенного уровня, головка отваливается, и на ее месте образуется новая накопительная клетка.

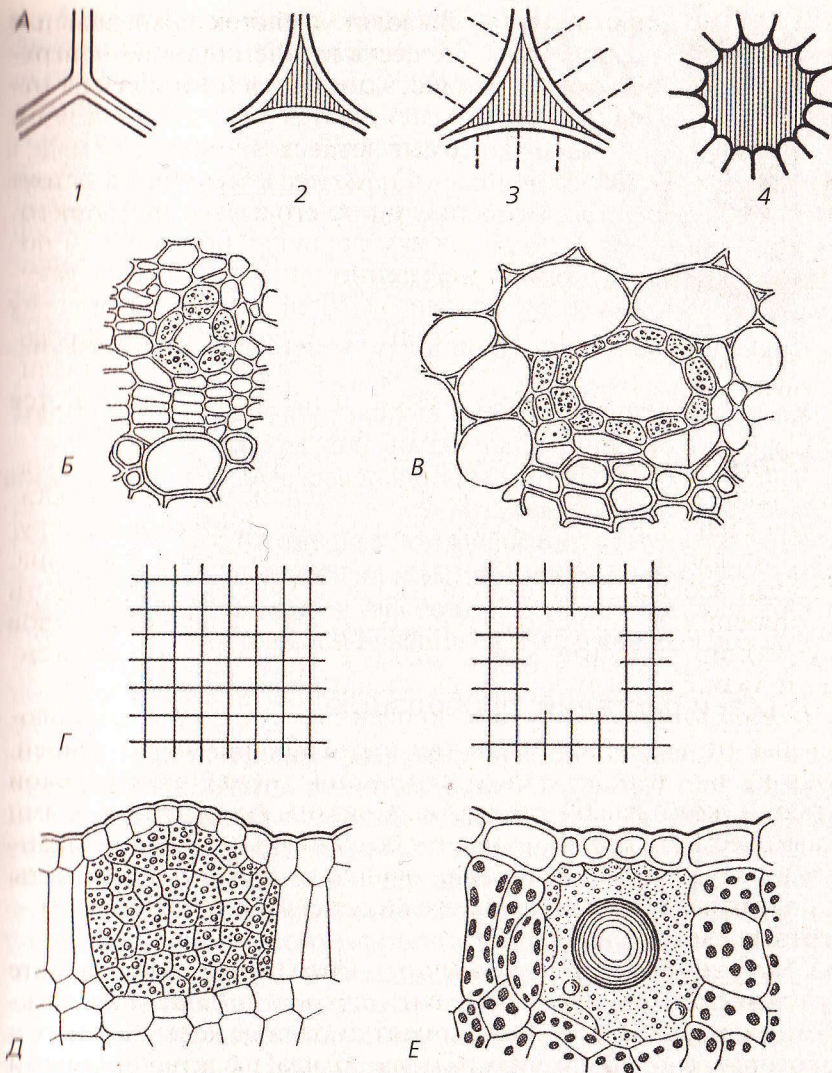


Рис. 11. Ткани внутренней секреции (по Л. И. Курсанову): А — схема возникновения и развития схизогенных вместилищ; В — схизогенное вместилище плюща в молодом состоянии, поперечный срез стебля; В — то же, в более взрослом состоянии; Г — схема возникновения и развития лизигенных вместилищ; Д — лизигенное вместилище выделений ясенца, поперечный разрез через лист; в клетках вместилища начинают образовываться капли эфирного масла; Е — то же позже; оболочки и протопласты большинства клеток вместилища растворились, эфирное масло слилось в крупную каплю; 1 — плотно сомкнутые клетки; 2 — появление межклетника; 3 — деление окружающих клеток (показано пунктирными линиями); 4 — образование полости

рушаются, и протопласты сливаются; они характерны для некоторых сложноцветных. *Нечленистый* млечник — это одна многоядерная клетка, которая удлиняется и ветвится по мере роста растения (молочай).

Млечный сок мака содержит вещества, используемые в фармацевтической промышленности, в том числе опий — наркотическое вещество. Особенно много его в маке снотворном.

Вопросы для повторения и задания

1. Какие выделяют виды основных тканей? Назовите их функции.
2. Какие растительные ткани выполняют опорную функцию?
3. Сравните строение колленхимы и склеренхимы.
4. В чем особенности выделения у растительных организмов по сравнению с животными?
5. Расскажите о тканях наружной секреции.
6. Как образуются схизогенные и лизигенные вместилища?
7. Объясните, почему в идиобластах хорошо развита эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи.

§ 5. Ткани растений: проводящие

Вода и минеральные вещества, поступающие через корень, должны достигать всех частей растения, в то же время вещества, образующиеся в листьях в процессе фотосинтеза, также предназначены для всех клеток. Таким образом, в теле растения должна существовать специальная система, обеспечивающая транспорт и перераспределение всех веществ. Эту функцию у растений выполняют *проводящие ткани*. Существует два типа проводящих тканей: *ксилема* (*древесина*) и *флоэма* (*луб*). По ксилеме осуществляется *восходящий ток*: передвижение воды с минеральными солями из корня во все органы растения. По флоэме идет *нисходящий ток*: транспорт органических веществ, поступающих из листьев. Проводящие ткани являются сложными тканями, так как состоят из нескольких типов по-разному дифференцированных клеток.

Ксилема (древесина). Ксилема состоит из проводящих элементов: *сосудов*, или *трахей*, и *трахеид*, а также из клеток, выполняющих механическую и запасную функцию.

Трахеиды. Это мертвые вытянутые клетки с косо срезанными заостренными концами (рис. 12). Их одревесневшие стенки сильно утолщены. Обычно длина трахеид составляет

1—4 мм. Располагаясь в цепочку друг за другом, трахеиды образуют водопроводящую систему у папоротникообразных и голосеменных растений. Связь между соседними трахеидами осуществляется через поры. Путем фильтрации сквозь мембрану поры осуществляется и вертикальный, и горизонтальный транспорт воды с растворенными минеральными веществами. Движение воды по трахеидам идет с медленной скоростью.

Сосуды (трахеи). Сосуды образуют наиболее совершенную проводящую систему, характерную для покрытосеменных растений. Они представляют собой длинную полую трубку, состоящую из цепочки мертвых клеток — члеников сосуда, в поперечных стенках которых находятся крупные отверстия — перфорации. Благодаря этим отверстиям осуществляется быстрый ток воды. Сосуды редко бывают одиночными, обычно они располагаются группами. Диаметр сосуда — 0,1—0,2 мм.

На ранней стадии развития из прокамбия ксилемы на внутренних стенках сосудов образуются целлюлозные, впоследствии одревесневающие, утолщения. Эти утолщения препятствуют сминанию сосудов под давлением соседних растущих клеток. Сначала образуются *кольчатые* и *спиральные* утолщения, которые не препятствуют дальнейшему удлинению клеток. Позже возникают более широкие сосуды с *лестничными* утолщениями, а затем *пористые* сосуды, для которых характерна наибольшая площадь утолщения (рис. 13). Через неутолщенные участки сосудов (поры) осуществляется горизонтальный транспорт воды в соседние сосуды и клетки паренхимы.

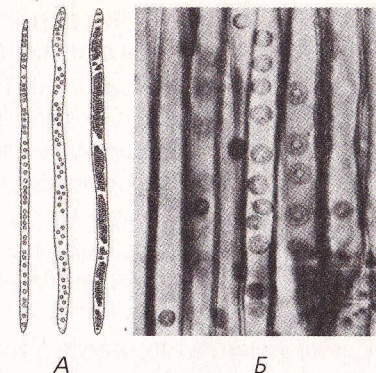


Рис. 12. Трахеиды: А — схематичное изображение; Б — микрофотография трахеид сосны

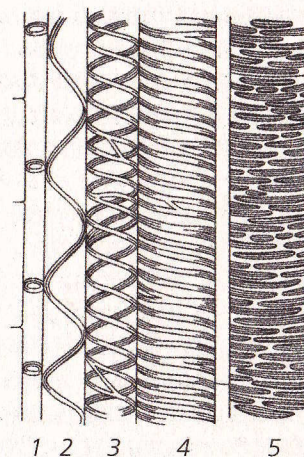


Рис. 13. Типы утолщений сосудов: 1 — кольчатое; 2, 3 — спиральное; 4 — лестничное; 5 — пористое

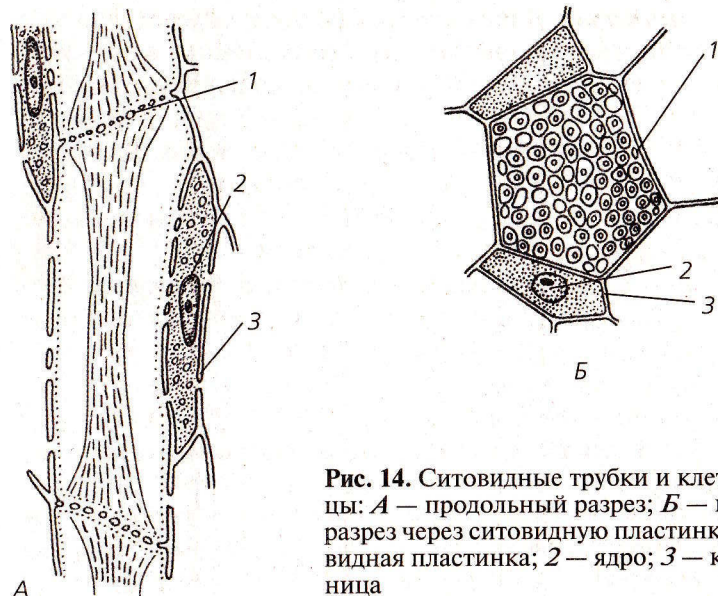


Рис. 14. Ситовидные трубки и клетки-спутницы: *А* — продольный разрез; *Б* — поперечный разрез через ситовидную пластинку; 1 — ситовидная пластинка; 2 — ядро; 3 — клетка-спутница

Появление сосудов в процессе эволюции обеспечило покрытосеменным растениям высокую приспособленность к жизни на суше и, как результат, их господство в современном растительном покрове Земли.

Другие элементы ксилемы. В состав ксилемы кроме проводящих элементов входят также *древесинная паренхима* и механические элементы — *древесинные волокна*, или *либриформ*. Волокна, так же как и сосуды, возникли в процессе эволюции из трахеид. Однако в отличие от сосудов у волокон уменьшилось число пор и сформировалась еще более утолщенная вторичная оболочка.

Флоэма (луб). Флоэма осуществляет нисходящий ток органических веществ — продуктов фотосинтеза. В состав флоэмы входят *ситовидные трубки*, *клетки-спутницы*, механические (лубяные) волокна и лубяная паренхима.

Ситовидные трубки. В отличие от проводящих элементов ксилемы, ситовидные трубки представляют собой цепочку живых клеток (рис. 14). Поперечные стенки двух смежных клеток, входящих в состав ситовидной трубки, пронизаны большим числом сквозных отверстий, образующих структуру, напоминающую сито. С этим и связано название ситовидных трубок. Стенки, несущие эти отверстия, называют *ситовид-*

ными пластинками. Через эти отверстия и осуществляется транспорт органических веществ из одного членика в другой.

Членики ситовидной трубки соединены своеобразными порами с клетками-спутницами (см. ниже). С паренхимными клетками трубки сообщаются через простые поры. В зрелых ситовидных клетках отсутствуют ядро, рибосомы и комплекс Гольджи, а их функциональная активность и жизнедеятельность поддерживается клетками-спутницами.

Клетки-спутницы (сопровождающие клетки). Располагаются вдоль продольных стенок членика ситовидной трубки. Клетки-спутницы и членики ситовидных трубок образуются из общих материнских клеток. Материнская клетка делится продольной перегородкой, и из двух образовавшихся клеток одна превращается в членик ситовидной трубки, а из другой развиваются одна или несколько клеток-спутниц. Клетки-спутницы имеют ядро, цитоплазму с многочисленными митохондриями, в них происходит активный обмен веществ, что связано с их функцией: обеспечивать жизнедеятельность безъядерных ситовидных клеток.

Другие элементы флоэмы. В состав флоэмы наряду с проводящими элементами входят механические *лубяные (флоэмные) волокна* и *лубяная (флоэмная) паренхима*.

Проводящие пучки. В растении проводящие ткани (ксилема и флоэма) образуют особые структуры — *проводящие пучки*. Если пучки частично или полностью окружены тканью механической ткани, их называют *сосудисто-волокнистыми пучками*. Эти пучки пронизывают все тело растения, образуя единую проводящую систему.

Первоначально проводящие ткани образуются из клеток первичной меристемы — *прокамбия*. Если при образовании пучка прокамбий полностью расходуется на формирование первичных проводящих тканей, то такой пучок называют *закрытым* (рис. 15). Он не способен к дальнейшему (вторичному) утолщению, потому что в нем нет камбиальных клеток. Такие пучки характерны для однодольных растений.

У двудольных и голосеменных растений между первичными ксилемой и флоэмой остается часть прокамбия, которая в дальнейшем становится *пучковым камбием*. Его клетки способны делиться, образуя новые проводящие и механические элементы, что обеспечивает вторичное утолщение пучка

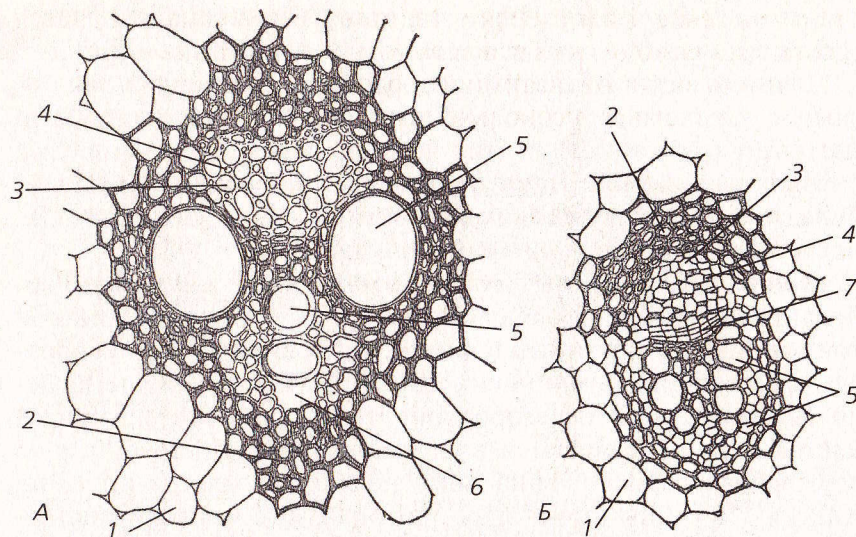


Рис. 15. Проводящие пучки: *A* — закрытый пучок стебля кукурузы, поперечный разрез; *B* — открытый пучок стебля лютика, поперечный разрез; 1 — паренхима стебля вокруг пучка; 2 — склеренхима; 3 — ситовидные трубки; 4 — клетки-спутницы; 5 — сосуды; 6 — воздушная полость; 7 — камбий

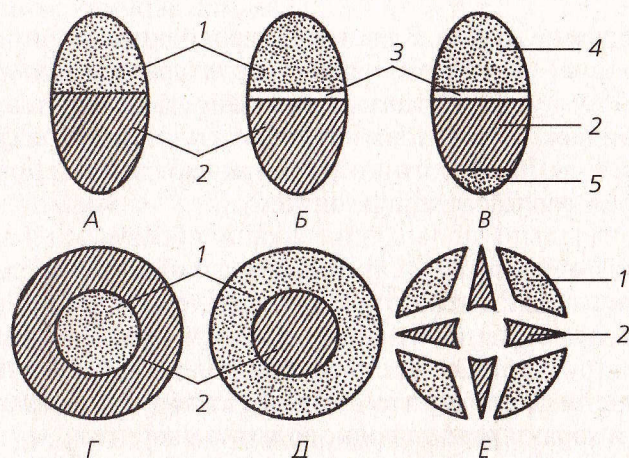


Рис. 16. Типы проводящих пучков (по Л. И. Лотовой): *A* — коллатеральный закрытый; *B* — коллатеральный открытый; *V* — биколлатеральный открытый; *G* — концентрический с наружной ксилемой; *D* — концентрический с внутренней ксилемой; *E* — сложный радиальный; 1 — флоэма; 2 — ксилема; 3 — камбий; 4 — наружная флоэма; 5 — внутренняя флоэма

и, как следствие, рост стебля в толщину. Проводящий пучок, содержащий камбий, называют *открытым* (см. рис. 15).

В зависимости от взаимного расположения ксилемы и флоэмы различают несколько типов проводящих пучков (рис. 16).

Коллатеральные пучки. Ксилема и флоэма примыкают друг к другу бок о бок. Такие пучки характерны для стеблей и листьев большинства современных семенных растений. Обычно в таких пучках ксилема занимает положение ближе к центру осевого органа, а флоэма обращена к периферии.

Биколлатеральные пучки. К ксилеме примыкают бок о бок два тяжа флоэмы: один — с внутренней стороны, другой — с периферии. Периферический тяж флоэмы преимущественно состоит из вторичной флоэмы, внутренний — из первичной, так как развивается из прокамбия.

Концентрические пучки. Одна проводящая ткань окружает другую проводящую ткань: ксилема — флоэму или флоэма — ксилему.

Радиальные пучки. Характерны для корней растений. Ксилема располагается по радиусам органа, между которыми находятся тяжи флоэмы.

Вопросы для повторения и задания

1. Почему сосуды являются более совершенной проводящей системой, чем трахеиды?
2. Чем вызвана необходимость образования утолщений на стенках сосудов?
3. В чем заключаются принципиальные различия между проводящими элементами флоэмы и ксилемы?
4. Какова функция клеток-спутниц?
5. Что такое проводящие пучки? Какие типы проводящих пучков вам известны? В чем их отличия?

§ 6. Органы высших растений

Специализированные органы характерны только для высших растений.

Возникновение органов в процессе эволюции. Необходимость усложнения тела и расчленения его на разные органы у водорослей отсутствует, так как все их клетки находятся в одинаковых условиях (температурный режим, освещенность,

минеральное питание, газообмен). Каждая клетка водоросли обычно содержит хлоропласты и способна к фотосинтезу.

Однако, выйдя на сушу, предки современных высших растений попали в совершенно иные условия: кислород, необходимый для дыхания, и углекислый газ, используемый для фотосинтеза, растения должны были получать из воздуха, а воду — из почвы. Новая среда обитания не была однородной. Возникли проблемы, которые надо было решать: защита от высыхания, поглощение воды из почвы, создание механической опоры, сохранение спор. Существование растений на границе двух сред — почвы и воздуха — привело к возникновению *полярности*: нижняя часть растения, погружаясь в почву, поглощала воду с растворенными в ней минеральными веществами, верхняя часть, оставаясь на поверхности, активно фотосинтезировала и обеспечивала все растение органическими веществами. Так появились два основных вегетативных органа современных высших растений — *корень* и *побег*.

Такое расчленение тела растений на отдельные органы, усложнение их структуры и функций происходило постепенно в процессе длительной эволюции растительного мира и сопровождалось усложнением тканевой организации.

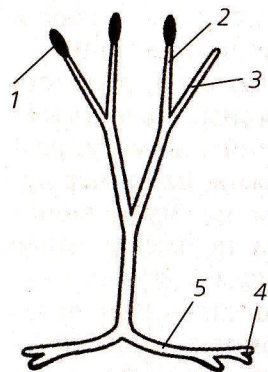


Рис. 17. Строение и основные органы гипотетического спорофита примитивного высшего растения (по Л. И. Лотовой): 1 — спорангий; 2 — фертильный телом; 3 — стерильный телом; 4 — ризоиды; 5 — ризомоид

Первой появилась покровная ткань, обеспечившая защиту растения от высыхания и повреждений. Подземная и наземная части растения должны были иметь возможность обмениваться различными веществами. Вода с растворенными в ней минеральными солями поднималась вверх из почвы, а органические вещества перемещались вниз, к подземным частям растения, не способным к фотосинтезу. Это требовало развития проводящих тканей — ксилемы и флоэмы. В воздушной среде надо было противостоять силам гравитации, выдерживать порывы ветра — это потребовало развития механической ткани.

Тело первых наземных растений — *риниофитов*, или *псилофитов*, представляло собой систему ветвящихся осевых структур — *теломов* (рис. 17). По мере приспособления к жизни в воздушной и почвенной средах теломы дали на-

чало вегетативным органам, имеющим разное строение и выполняющим разные функции.

Организм растения как совокупность органов. *Орган* — это часть организма, имеющая определенное строение, расположение и выполняющая конкретную функцию. Для каждого органа характерна определенная внешняя (*морфологическая*) и внутренняя (*анатомическая*) организация. Целостный организм растения состоит из совокупности органов, тесно связанных и объединенных между собой в единое целое и в структурном, и в функциональном отношениях.

Вегетативные и генеративные органы. У высших растений различают вегетативные и генеративные (репродуктивные) органы. *Вегетативными органами* высших растений являются *корень* и *побег*, состоящий из *стебля*, *листьев* и *почек*. Вегетативные органы обеспечивают фотосинтез и дыхание, рост и развитие, поглощение и проведение в теле растения воды и растворенных в ней минеральных солей, транспорт органических веществ, а также участвуют в вегетативном размножении.

Генеративные органы — это спорангии, спороносные колоски, стробилы (шишки) и цветки, образующие плоды и семена. Они появляются в определенные периоды жизни и выполняют функции, связанные с размножением растений.

Гомологичные и аналогичные органы. У растений различают гомологичные и аналогичные органы. *Гомологичные органы* имеют одинаковое происхождение, но могут различаться формой и выполняемыми функциями, например луковица и корневище. *Аналогичные органы*, наоборот, внешне сходны, выполняют одинаковые функции, но имеют разное происхождение, например колючки барбариса и боярышника.

Тропизмы. Органам высших растений свойственны направленные ростовые движения (изгибы), вызванные односторонним воздействием различных факторов среды (света, влажности, земного притяжения и др.). Такие типы движений называют *тропизмами*. В их основе лежит явление раздражимости. Обычно тропизмы возникают в растущих частях растений за счет более быстрого роста клеток на одной стороне листа, стебля или корня. Разная скорость роста связана с асимметричным распределением растительных гормонов (фитогормонов), в первую очередь гормона роста (ауксина). Движение, направленное в сторону раздражителя, называют *положительным* тропизмом, в противоположную сторону — *отри-*

цательным. В зависимости от природы раздражителей различают разные виды тропизмов. Например, рост побега по направлению к источнику света является положительным *фототропизмом*, рост корня в направлении центра Земли — положительным *геотропизмом*, а рост побега — отрицательным геотропизмом.

Развитие вегетативных органов в онтогенезе. У семенных растений зачатки вегетативных органов закладываются в процессе формирования семени и составляют наиболее существенную часть зародыша. Зародыш состоит из зародышевого корешка, зоны, переходной между корешком и будущим стеблем, и зародышевых листьев — семядолей, между которыми находится почечка. При прорастании первым из семени выходит зародышевый корешок. Он дает начало *главному корню*, закрепляет молодое растение в почве и начинает поглощать воду и растворенные в ней минеральные вещества. Почти одновременно из зародышевой почечки развивается *главный побег*.

У споровых растений (плаунов, хвощей, папоротников) зародыш имеет более простое строение. На первых этапах жизни он развивается на гаметофите и питается за счет него.

Итак, тело любого высшего растения состоит из побега и корневой системы, развивающейся при ветвлении корня. Единственным исключением являются моховидные, у которых отсутствуют настоящие корни.

Вопросы для повторения и задания

1. Почему даже у высокоорганизованных водорослей, внешне напоминающих высшие растения, настоящего расчленения на корень, стебель и листья не существует?
2. В чем заключается полярность современных высших растений?
3. Что такое орган? Какие органы различают у высших растений?
4. В чем отличие анатомической организации от морфологической?
5. Каково значение вегетативных органов высших растений?
6. Что такое тропизмы? Приведите примеры положительных и отрицательных тропизмов.

§ 7. Корень. Корневые системы.

Видоизменения корней

Корень — это осевой вегетативный орган высших растений, для которого характерны следующие признаки:

- радиально-симметричное анатомическое строение;
- неограниченный верхушечный рост, причем апикальная меристема расположена не на самом конце корня, а под корневым чехликом;
- отсутствие листьев;
- боковое ветвление;
- наличие корневых волосков.

Эволюция корня. Предшественником корня у древних примитивных наземных растений служили подземные дихотомически разветвленные теломы с ризоидами — тонкими нежными волоскообразными выростами, поглощающими из почвы воду (см. рис. 17). Ризоиды слабо прикрепляли растение к субстрату и механического значения практически не имели (в настоящее время ризоиды существуют у зеленых мхов). Теломы с ризоидами называют ризомоидами. Считают, что из ризоидов в процессе эволюции развились корневые волоски, а из ризомоидов — корневища и корни.

Классификация корней по происхождению.

Главный корень. Это ось первого порядка. Он развивается из зародышевого корешка и обладает выраженным положительным геотропизмом (растет вертикально вниз) (рис. 18).

Боковые корни. Образуются на главном корне, формируя оси второго, третьего и прочих порядков, и на придаточных корнях. Развиваются из делящихся клеток перицикла на поверхности осевого цилиндра. Закладываются поочередно, поэтому выше расположенные корни старше и длиннее нижних (см. рис. 18).

Придаточные корни. Образуются на стеблях, листьях, старых корнях без строгой очередности, поэтому имеют разную длину (см. рис. 18). Развиваются из разных групп живых клеток (камбия, феллогена, коровой паренхимы и др.). В случае гибели основной корневой системы, возникшей из главного корня, рас-

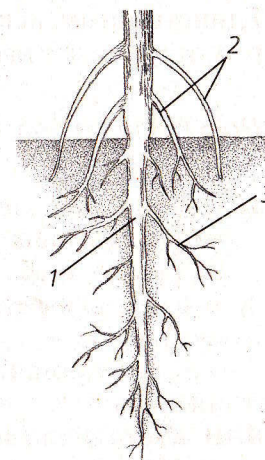


Рис. 18. Виды корней: 1 — главный корень; 2 — придаточные корни; 3 — боковые корни

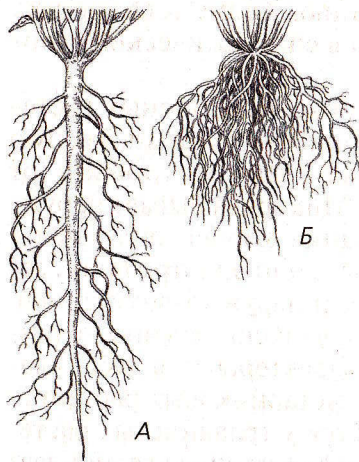


Рис. 19. Типы корневых систем: А — стержневая; Б — мочковатая

Такая корневая система образуется у голосеменных и большинства двудольных растений.

Мочковатая корневая система состоит из придаточных корней, развивающихся на нижней части стебля. Они имеют приблизительно сходные размеры и могут ветвиться. В этой корневой системе главный корень рано отмирает или развивается слабо. Мочковатую систему имеют однодольные растения и некоторые двудольные (подорожник, лютик).

Как правило, размеры корневой системы намного превышают размеры надземных органов растения. Хорошо развитая корневая система надежно закрепляет растение в почве и имеет огромную поверхность поглощения воды.

В зависимости от распределения корней в почве выделяют *поверхностные* и *глубинные* корневые системы.

Поверхностно располагаются корни большинства однолетних растений и некоторых многолетних, например кактусов, которые вынуждены использовать влагу, оседающую ночью на поверхность почвы. Из-за плохой аэрации близко к поверхности почвы располагаются корневые системы растений дождевых лесов и болотистой местности. Глубинные корневые системы характерны для растений, живущих в условиях дефицита влаги. Их корни достигают уровня грунтовых вод (верблюжья колючка).

Видоизменения корней. В процессе эволюции корни некоторых растений начали выполнять дополнительные функции,

которые образуют новую корневую систему с помощью придаточных корней. Также придаточные корни обеспечивают возможность вегетативного размножения.

Типы корневых систем. *Корневая система* — это совокупность корней одного растения. По строению различают два типа корневых систем: стержневую и мочковатую (рис. 19).

В *стержневой* корневой системе хорошо развит главный корень, который развивается из зародышевого корешка и сохраняется в течение всей жизни растения. От него отходят способные ветвиться боковые корни.

что привело в итоге к их видоизменению. Кроме того, многие покрытосеменные растения вступили в симбиотические отношения с почвенными организмами.

Микориза. Корни большинства покрытосеменных растений активно взаимодействуют с почвенными грибами. Тесную ассоциацию корня растения и гриба называют *микоризой* (от греч. *mykes* — гриб и *rhiza* — корень). Микориза бывает наружной, или эктотрофной, когда основания корней оплетены с поверхности гифами гриба; внутренней, или эндотрофной, если гифы располагаются в коре корня, и наружно-внутренней. При эктотрофной микоризе корневые волоски обычно не развиваются. Этот тип взаимодействия характерен для дуба, клена, орешника и других древесных и кустарниковых растений. Внутренняя микориза чаще развивается у травянистых растений, например злаков. За счет микоризы растение увеличивает всасывающую поверхность. Грибы улучшают снабжение высших растений водой, витаминами, стимулирующими рост корней, разлагают вещества, переводя их в доступную для растений форму. В свою очередь, растения обеспечивают гриб растворимыми углеводами.

Клубеньки. На корнях бобовых растений поселяются клубеньковые бактерии, способные усваивать молекулярный азот. Проникая в корневую паренхиму, они стимулируют деление клеток. В результате происходит мощное разрастание коры и образуется опухоль — *клубенек* (рис. 20, А). Бактерии внутри клубенька получают от высшего растения органические и минеральные вещества, снабжая при этом растение соединениями азота. После гибели растения азот остается в почве, улучшая питание нового поколения растения.

Запасные корни. Многие растения способны накапливать в клетках паренхимы корня запасные питательные вещества. У некоторых двулетних растений образуется *корнеплод*, в формировании которого принимает участие зона, переходная между корнем и стеблем, и в меньшей степени сам корень (репа, редька, свекла). У моркови весь корнеплод, за исключением самой верхней части, состоит из корня.

При утолщении боковых или придаточных корней образуются *корневые шишки (клубни)*, как у георгина или батата (рис. 20, Б).

Воздушные корни. Это придаточные корни, развивающиеся у многих тропических орхидей и лиан, живущих на стволах и ветвях деревьев. Свисая вниз, корни поглощают воду

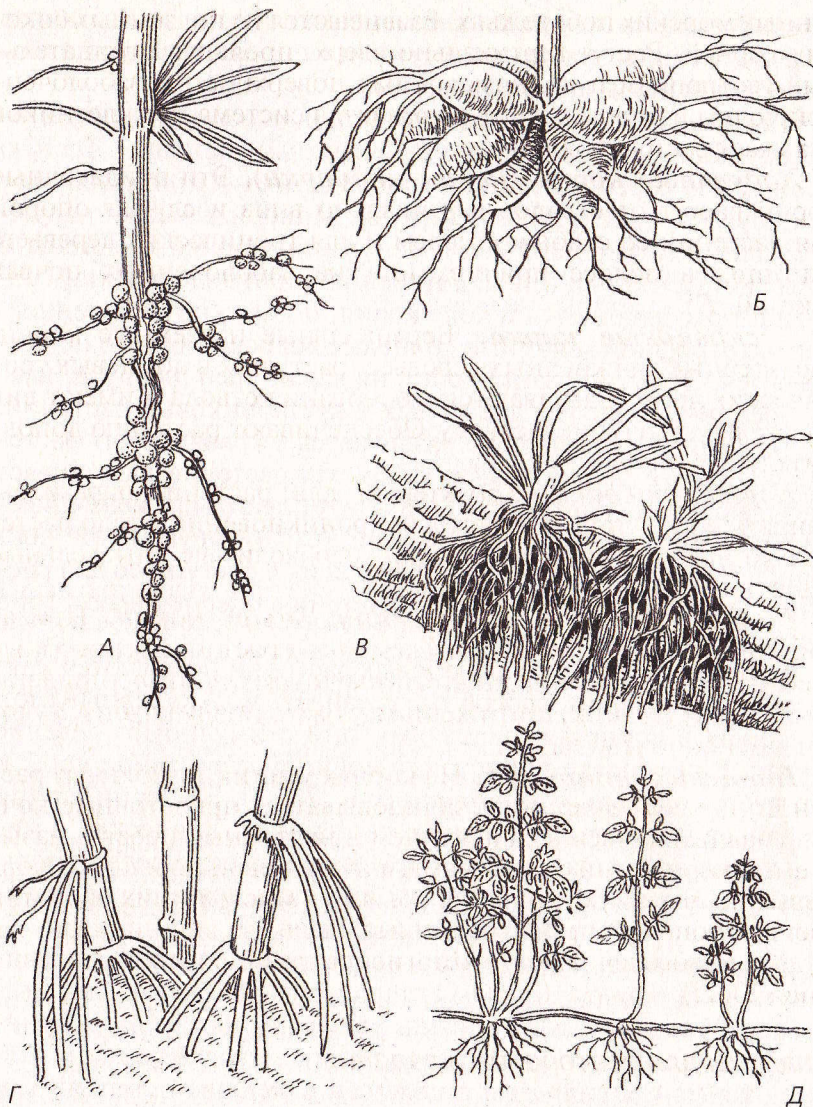


Рис. 20. Видоизменения корней: А — клубеньки на корнях люпина; Б — корневые клубни георгина; В — воздушные корни орхидных; Г — корни-подпорки кукурузы; Д — корневые отпрыски

и минеральные вещества из влажного воздуха тропических лесов (рис. 20, В).

Дыхательные корни (пневматофоры). Характерны для древесных тропических растений, обитающих на заболо-

ченных морских побережьях. Развиваются из подземных боковых корней. Растут вертикально вверх, проявляя отрицательный геотропизм и поднимаясь над поверхностью заболоченной почвы или воды. Хорошо развитая система межклетников снабжает растение воздухом.

Ходульные корни (корни-подпорки). Эти придаточные корни растут от стволов вертикально вниз и служат опорой для растений со слабым стеблем и для тропических деревьев, живущих в полосе прилива или на заболоченных почвах (рис. 20, Г).

Досковидные корни. Вертикальные надземные корни, характерные для крупных деревьев, растущих в дождевых тропических лесах. Развиваются у основания ствола и имеют вид досок, прилегающих к стволу. Обеспечивают растению дополнительную опору.

Корни-присоски. Характерны для растений-паразитов, например повилики. Служат для проникновения в тело растения-хозяина, откуда поглощают необходимые питательные вещества.

Втягивающиеся (контрактильные) корни. Придаточные корни многих покрытосеменных растений, способные к сокращению своей длины. Обеспечивают плотное прилегание к земле розеток, погружение глубже в почву клубня, луковицы или корневища.

Корневые отпрыски. На корнях многих двудольных растений из перицикла могут образовываться придаточные почки, развивающиеся в дальнейшем в надземные побеги, называемые корневыми отпрысками или корневой порослью. Корневые отпрыски встречаются обычно у многолетних растений (осины, тополя, сирени, барбариса, малины, вишни, иван-чая и др.) и обеспечивают вегетативное размножение растений (рис. 20, Д).

Вопросы для повторения и задания

1. Дайте определение корня.
2. Что такое главный корень? Из чего он образуется?
3. Какие корни называют придаточными?
4. Что называют корневой системой?
5. Какая корневая система формируется, если развиваются только придаточные корни?
6. Охарактеризуйте корневые системы в зависимости от расположения корней в почве.

7. Сравните эктотрофную и эндотрофную микоризу.
8. В чем отличие корневых клубней и корнеплодов?
9. Сравните строение и функции воздушных и дыхательных корней.

§ 8. Строение корня

Анатомическое строение корня может быть первичным и вторичным. *Первичное строение* возникает в результате дифференциации клеток — производных апикальной меристемы. *Вторичное строение* — результат деятельности камбия.

Первичное строение характерно для молодых корней всех высших растений. На протяжении всей жизни такое строение сохраняется у плаунов, хвощей, папоротников и однодольных покрытосеменных растений. У голосеменных и двудольных покрытосеменных растений за счет деятельности вторичных боковых меристем (камбия и феллогена) происходит утолщение корня и первичное строение сменяется вторичным.

Зоны молодого корня. У молодого корня выделяют несколько зон, которые отличаются своим строением и функциями (рис. 21).

Корневой чехлик. Состоит из тонкостенных живых клеток, наружные из которых ослизняются и сдвигаются. В средней части чехлика постоянно образуются новые клетки, которые, в свою очередь, смещаются к периферии. Ослизнение клеток облегчает рост и продвижение корня в почве. Размер корневого чехлика приблизительно одинаков у всех растений и равен 1 мм.

Функции зоны: защита апикальной меристемы; облегчение проникновения корня в почву.

Зона деления (по аналогии с побегом ее часто называют *конусом нарастания*). Расположена непосредственно под корневым чехликом. Это апикальная меристема, в которой может быть одна или несколько так называемых инициальных клеток, которые активно делятся и дают начало всем другим клеткам корня. Число и расположение инициальных клеток различаются у разных растений. Например, у большинства папоротников существует лишь одна инициальная клетка, имеющая вид тетраэдра, выпуклая стенка которого обращена наружу. У двудольных покрытосеменных растений инициальные клетки образуют три слоя. Из клеток нижнего слоя образуется корневой чехлик и эпиблема (ризодерма), из второго

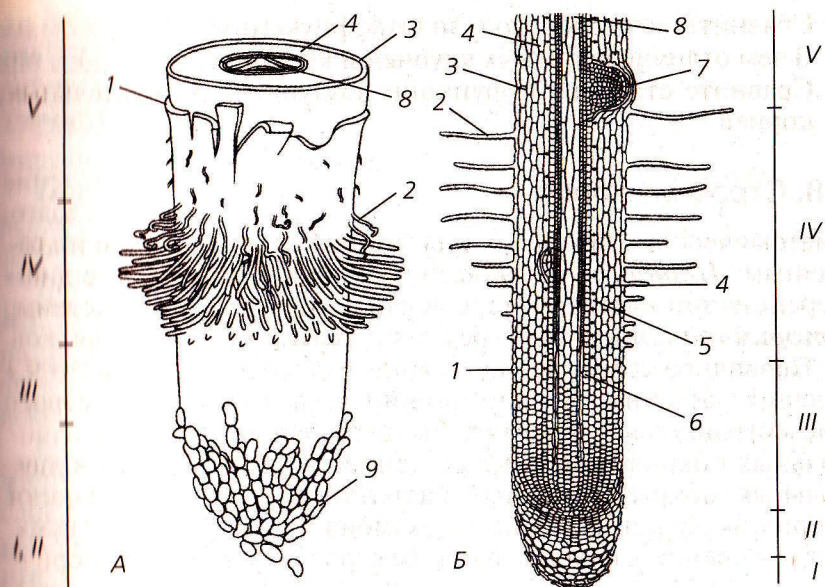


Рис. 21. Зоны молодого корня: А — общий вид; Б — продольный разрез; I — корневой чехлик; II — зона деления; III — зона растяжения; IV — зона поглощения; V — зона проведения; 1 — эпиблема; 2 — корневые волоски; 3 — экзодерма; 4 — средний слой первичной коры; 5 — эндодерма; 6 — перицикл; 7 — закладка бокового корня; 8 — центральный осевой цилиндр; 9 — клетки корневого чехлика

слоя формируется первичная кора, из третьего — осевой цилиндр. Размер зоны деления у двудольных покрытосеменных растений — около 1 мм.

Функции зоны: образование клеток корневого чехлика и всех остальных клеток корня.

Зона растяжения. В зоне растяжения клетки растут в длину, увеличивают свой объем, в них появляются вакуоли. В верхней части этой зоны начинает формироваться эпиблема — поглощающая ткань корня, т. е. начинается дифференциация клеток корня. Протяженность этой зоны — несколько миллиметров.

Функции зоны: увеличение длины корня.

Зона поглощения. В этой зоне образуются многочисленные корневые волоски, всасывающие растворы минеральных веществ из почвы. Волоски — это выросты клеток эпиблемы. Оболочка корневого волоска очень тонкая и снаружи покрыта слизью, что облегчает процесс всасывания. В клетках эпибле-

мы находится много митохондрий, что свидетельствует об их высокой активности. По мере роста корневого волоска в его верхушке сосредоточивается почти вся цитоплазма, и часто туда же перемещается и ядро. Остальную часть волоска занимает крупная длинная вакуоль.

Формируются корневые волоски очень быстро, в течение 1—3 дней, но функционируют и существуют обычно недолго. По мере роста корня волоски погибают, и зона всасывания образуется на новом участке корня. Степень развития корневых волосков зависит от состояния окружающей среды, например корни многих водных растений не имеют корневых волосков. Длина корневого волоска у разных растений колеблется от 0,1 до 10 мм, а суммарная длина всех корневых волосков одного растения может достигать нескольких километров.

В зоне всасывания активно идут процессы дифференциации клеток, образуются ткани и формируется первичное строение стебля. Первой появляется флоэма, позднее — ксилема. Размер зоны всасывания корня равен нескольким сантиметрам.

Функции зоны: всасывание; механическая опора верхушки корня и закрепление корневой системы в земле.

Зона проведения. Образуется по мере отмирания корневых волосков и составляет основную часть корня. В этой зоне полностью сформирована проводящая система. Здесь образуются боковые корни, и закладывается камбий, т. е. осуществляется рост корня в толщину и формируется его вторичное строение.

Первичное строение корня. Рассмотрим первичное строение корня на примере поперечного среза молодого корня в зоне всасывания (рис. 22). Все ткани этой зоны образованы из первичной апи-

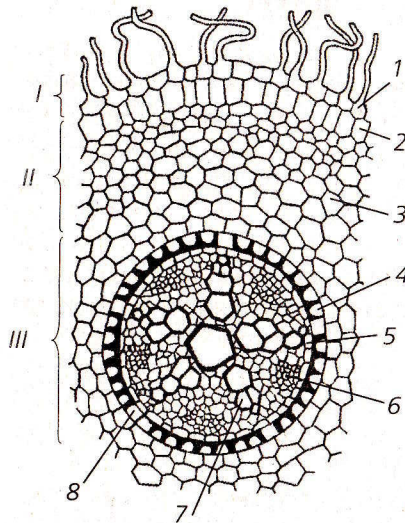


Рис. 22. Первичное строение корня (поперечный разрез корня лука в зоне всасывания): I — эпиблема; II — первичная кора; III — центральный осевой цилиндр; 1 — эпиблема, формирующая корневые волоски; 2 — экзодерма; 3 — средний слой коры; 4 — эндодерма; 5 — перицикл; 6 — флоэма; 7 — ксилема; 8 — пропускная клетка

кальной меристемы. В первичной структуре корня различают три слоя: наружный — *эпиблема*, средний — *первичную кору*, внутренний — *центральный осевой цилиндр*.

Эпиблема. Образована одним слоем живых клеток, формирующих корневые волоски.

Первичная кора. Сложена живыми тонкостенными паренхимными клетками. Состоит из трех слоев: наружного (экзодермы), среднего и внутреннего (эндодермы).

Непосредственно под эпиблемой располагается *экзодерма*. По мере отмирания корневых волосков она оказывается на поверхности корня и начинает выполнять покровную функцию. При этом оболочки ее клеток утолщаются и пробковеют, а сами клетки умирают.

Средний слой первичной коры состоит из рыхло расположенных клеток с хорошо развитыми межклетниками. В этом слое накапливаются запасы питательных веществ, а у некоторых растений образуются млечники или крупные воздухоносные каналы.

Внутренний слой первичной коры — *эндодерма* — окружает центральный осевой цилиндр и состоит из плотно сомкнутых паренхимных клеток, имеющих характерное строение. Молодые клетки эндодермы на поперечных срезах имеют очертания прямоугольника с закругленными углами и тонкие оболочки. Со временем радиальные, а также верхняя и нижняя стенки клеток утолщаются, образуя так называемый пояс Каспари, проходящий непрерывно по четырем сторонам клетки (рис. 23). Пояски соседних клеток вплотную примыкают друг к другу. На второй стадии дифференциации на стенки клеток эндодермы изнутри откладываются суберин и лигнин, что вызывает дополнительное утолщение стенок и придает клеткам водоотталкивающие и газонепроницаемые свойства. Меньше всего утолщаются стенки клеток, обращенные к периферии. Однако некоторые клетки во вторую стадию не вступают и становятся пропускными клетками¹ (см. рис. 23).

Эндодерма контролирует горизонтальный транспорт веществ из коры в осевой цилиндр и обратно. Сплошное водонепроницаемое кольцо вынуждает вещества, перемещающиеся в первичной коре в основном по межклетникам (по апопласту),

¹ Следует отметить, что пропускные клетки образуются только в эндодерме корней многолетних однодольных растений. У двудольных растений клетки эндодермы образуют только пояски Каспари и во вторую стадию дифференциации не вступают.

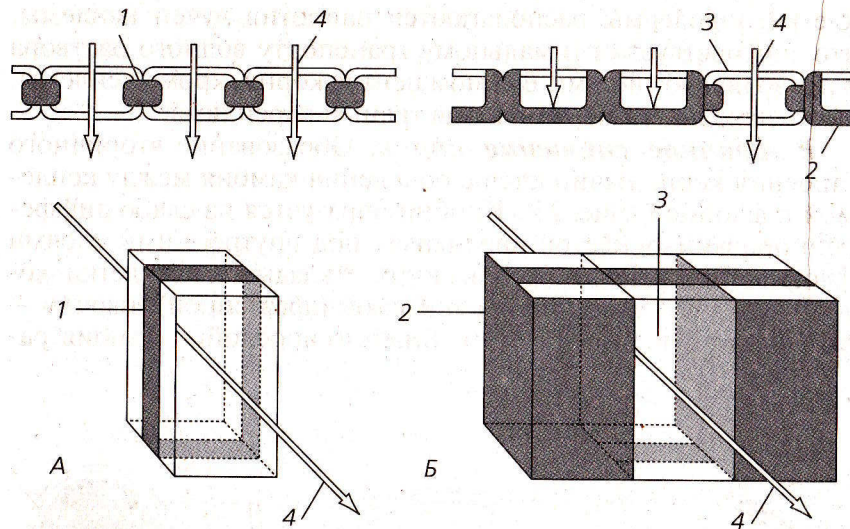


Рис. 23. Эндодерма корня: *A* — молодой участок, поперечный срез и трехмерная схема эндодермальной клетки; *B* — старый участок, поперечный срез и трехмерная схема трех соседних эндодермальных клеток; 1 — пояс Каспари; 2 — вторичное утолщение, содержащее дополнительный суберин; 3 — пропускная клетка; 4 — движение воды с растворенными минеральными солями

переходить в протопласты клеток, соединенные между собой плазмодесмами, — в симпласт. После этого вода с растворенными в ней минеральными веществами через пропускные клетки попадает в осевой цилиндр и проникает в ксилему (древесину).

Центральный осевой цилиндр. Наружный слой осевого цилиндра, примыкающий к эндодерме, — *перицикл*. Обычно он состоит из одного слоя тонкостенных клеток, сохранивших способность к делению. В этом слое закладываются боковые корни, поэтому перицикл нередко называют корнеродным слоем. Перицикл также участвует в формировании вторичной структуры корня: его клетки, делясь, способны превращаться в камбий и феллоген.

Внутри от перицикла располагается проводящая система корня в виде сложного *радиального пучка*. В молодом корне в процессе дифференциации клеток сначала закладывается флоэма (луб), а затем ксилема (древесина). Однако в дальнейшем ксилема развивается быстрее, приобретает звездчатые очертания и занимает центр молодого корня. Флоэма располагается между лучами ксилемы. Интересно, что пропускные

клетки эндодермы располагаются напротив лучей ксилемы, что способствует оптимальному транспорту водного раствора в проводящую систему. В самом центре корня, кроме ксилемы, могут находиться механическая ткань и паренхима.

Вторичное строение корня. Образование вторичного строения корня начинается с появления камбия между ксилемой и флоэмой (рис. 24). Камбий образуется из слабо дифференцированных клеток паренхимы под внутренними слоями флоэмы. При делении камбия внутрь откладываются клетки, которые становятся вторичной ксилемой (древесиной), наружу — вторичной флоэмой (лубом). Вначале прослойки камбия ра-

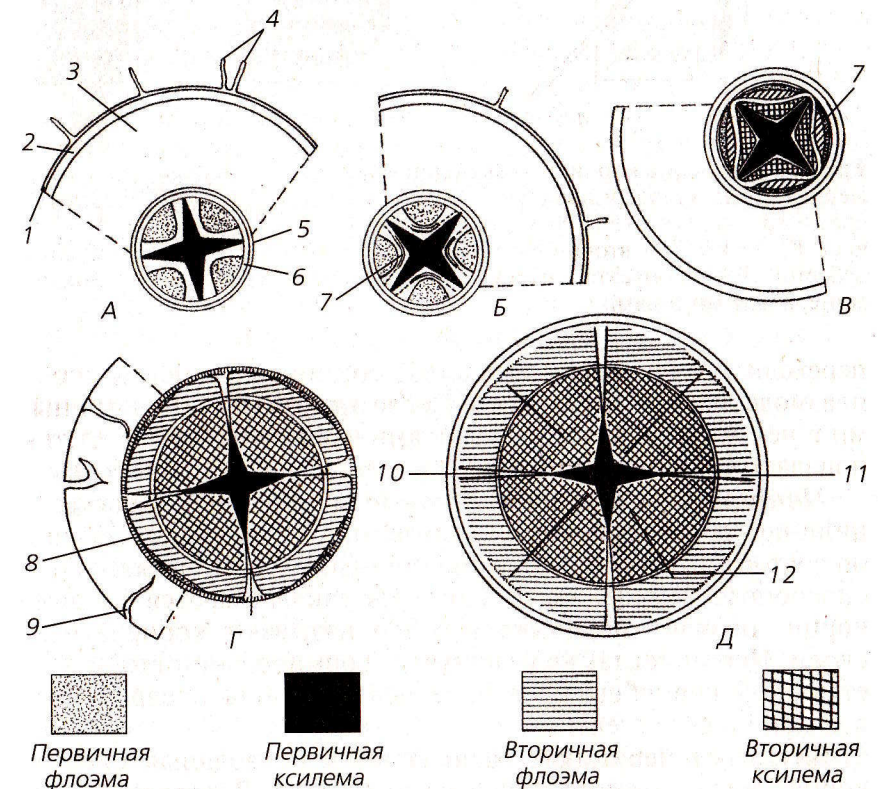


Рис. 24. Стадии вторичного утолщения корня двудольного растения (*A—D*) (по Л. И. Лотовой): 1 — эпиблема; 2 — экзодерма; 3 — средний слой первичной коры; 4 — корневые волоски; 5 — эндодерма; 6 — перицикл; 7 — камбий; 8 — перидерма; 9 — разрыв первичной коры; 10 — межпучковый камбий; 11 — первичный паренхимный луч; 12 — вторичный флоэмно-ксилемный луч

зобщены, но в дальнейшем, разрастаясь по направлению к внешним концам лучей ксилемы, они смыкаются с перициклом, в котором закладывается межпучковый камбий. Образуется сплошное камбиальное кольцо, которое сначала имеет неправильную извилистую форму. Однако довольно быстро камбий начинает активно откладывать элементы вторичной ксилемы напротив участков первичной флоэмы и кольцо расправляется. Образование вторичной флоэмы под первичной происходит медленнее. Постепенно и первичная, и вторичная флоэмы отодвигаются к периферии центрального цилиндра. В результате деятельности камбия между лучами первичной ксилемы формируются проводящие пучки открытого¹ типа, похожие на коллатеральные, но без первичной ксилемы, которая остается в центре корня. Между проводящими пучками напротив лучей первичной ксилемы располагаются широкие паренхимные лучи.

Вторичные изменения затрагивают и другие структуры корня. В перицикле закладывается пробковый камбий — феллоген, клетки которого откладывают наружу клетки пробки — феллемы, а внутрь — клетки феллодермы, так образуется перидерма. Изолированная пробкой от внутренних живых тканей вся первичная кора постепенно оттесняется на периферию, отмирает и сбрасывается. Наружным слоем корня становится перидерма.

Итак, во вторичном строении корня выделяют следующие части:

- *перидерма*, большую часть которой составляет пробка;
- *вторичная кора*, состоящая из вторичной флоэмы, обеспечивающей нисходящий ток органических веществ, и паренхимы, запасавшей питательные вещества (первичная флоэма постепенно разрушается);
- *камбий*, обеспечивающий рост корня в толщину;
- *центральная часть*, состоящая из вторичной ксилемы, по которой осуществляется восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными веществами, остатков первичной ксилемы и лучей паренхимы.

Вопросы для повторения и задания

1. Какие зоны выделяют у молодого корня?
2. Чем отличается зона деления от зоны растяжения?

¹ Открытыми называют пучки, содержащие камбий и способные к дальнейшему росту.

3. Расскажите о строении зоны корневых волосков. Как это строение связано с основной функцией зоны?
4. Изобразите схематично первичное строение корня. Охарактеризуйте эпиблему, первичную кору и центральный осевой цилиндр.
5. Какие части выделяют во вторичном строении корня?
6. Какова роль камбия в формировании вторичного строения?
7. Остаются ли в зрелом корне двудольных растений структуры, имеющие первичное происхождение?

§ 9. Питание и дыхание корня. Функции корней

Поглощение корнями воды и минеральных веществ. Большая часть воды с растворенными в ней минеральными веществами поглощается корнем с помощью корневых волосков в зоне всасывания. Всасывание воды происходит пассивно, посредством осмоса, так как концентрация осмотически активных веществ (минеральных солей и органических веществ) в клетках корня больше, чем в почвенном растворе. Интенсивность поглощения воды корневыми волосками называют сосущей силой (S). Она равна разнице между осмотическим (P) и тургорным (T) давлением: $S = P - T$. Когда осмотическое давление равно тургорному ($P = T$), то $S = 0$ и вода перестает поступать в корневой волосок. Если же концентрация веществ в почвенном растворе будет выше, чем внутри клеток корня, то вода будет выходить из клеток и растение завянет. Такое явление наблюдается при засухе или при неумеренном внесении удобрения в почву.

Минеральные вещества поступают в корневой волосок против градиента концентрации в результате активного транспорта с затратой энергии. (Вспомните, что в клетках эпиблемы находится большое количество митохондрий.)

Поглощенная корневыми волосками вода с минеральными солями проходит через паренхиму первичной коры и достигает эндодермы. Через пропускные клетки она попадает в осевой цилиндр и проникает в ксилему. Паренхимные клетки, расположенные рядом с ксилемой, выполняют роль ионного насоса, перекачивая ионы в полость сосудов.

Основная причина, обеспечивающая вертикальный ток воды в растениях снизу вверх, — это убыль воды в процессе испарения — *транспирации*. Недостаток воды в растении вызывает пассивное засасывание воды корнями. Однако это не единственная причина. За счет разности концентрации ионов

в различных частях растения формируется гидростатическое давление, которое называют *корневым давлением*. Оно может достигать нескольких атмосфер. Перемещению воды по сосудам способствует также *сила сцепления* между молекулами воды, которая может обеспечить подъем воды на большую высоту при наличии непрерывных водных нитей от корней до листьев.

При совокупном действии всех указанных сил скорость перемещения воды в растении может достигать 1—2 и более метров в час.

Корневое питание растений. Через корень идет снабжение растения элементами азотистого и минерального питания. Нормальное развитие любого растения возможно только при наличии в почвенном растворе всех необходимых элементов. Рассмотрим роль отдельных элементов почвенного питания растений.

Азот входит в состав белков. Он необходим растениям для нормального формирования вегетативных органов, при дополнительном внесении в почву в виде азотных или азотистых удобрений он усиливает рост надземных побегов. В состав белков также входит *сера*, а все нуклеиновые кислоты содержат *фосфор*, который является также компонентом всех мембранных структур. *Железо* участвует в биосинтезе хлорофилла, в отсутствие железа растение желтеет и умирает. *Магний* входит в состав молекулы хлорофилла. *Молибден* в составе ферментов участвует в фиксации азота у бактерий и обеспечивает работу устьичного аппарата. *Медь* влияет на рост и размножение растений, а *бор* — на ростовые процессы, его недостаток приводит к отмиранию верхушечных почек, цветков и завязей. *Цинк* действует на рост растений.

Удобрения. В современном сельском хозяйстве используют органические и минеральные удобрения, благодаря которым культурные растения получают необходимые элементы питания.

Органические удобрения (навоз, торф, перегной, птичий помет и др.) содержат все необходимые растению питательные вещества. При внесении органических удобрений в почву попадают микроорганизмы, которые минерализуют органические остатки и тем самым повышают плодородие почвы.

Минеральные удобрения обычно содержат те элементы, которых не хватает в почве: азот (натриевая и калиевая селитры, хлористый аммоний, мочевины и др.), калий (хлористый

калий, сульфат калия), фосфор (суперфосфаты, фосфоритная мука и др.). Удобрения, содержащие азот, обычно вносят весной или в начале лета, так как они быстро вымываются из почвы. Калийные и фосфорные соединения сохраняются дольше, поэтому их вносят осенью. Минеральные удобрения используют или в виде порошка, или в виде гранул. Гранулированные удобрения более эффективны, так как они дольше сохраняются в почве. Следует помнить, что излишек минеральных удобрений столь же вреден для растений, как и их недостаток.

Дыхание корней. Как и все остальные органы растения, корень использует для дыхания кислород, который диффундирует из почвы в его ткани. Поэтому хорошая аэрация почвы является важным условием нормального развития корневой системы и всего растения в целом. В сельском хозяйстве для улучшения аэрации почву рыхлят, что способствует также сохранению в ней влаги. Однако в переувлажненной почве, в которой вода вытесняет воздух, корни развиваются плохо и могут даже отмирать.

Функции корней. Подводя итог разговору о строении, жизнедеятельности и многообразии корней, мы можем сформулировать их основные функции:

- поглощают из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами;
- транспортируют воду и минеральные соли в надземные части растения;
- закрепляют и удерживают растение в почве;
- синтезируют аминокислоты, ферменты и гормоны, которые участвуют в общем метаболизме растения;
- активно взаимодействуют с различными почвенными организмами (грибами, бактериями);
- обеспечивают газообмен между растением и атмосферным воздухом (дыхательные корни).

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите, как происходит всасывание воды корневыми волосками.
2. В чем особенность поступления минеральных веществ в корневой волосок?
3. Какие силы обеспечивают вертикальное перемещение воды в растении снизу вверх?

4. Какова роль элементов почвенного питания в жизни растений?
5. Какие виды удобрений вы знаете?
6. Почему нельзя удобрять поля в засуху?
7. Назовите основные функции корней.

§ 10. Побег: строение и ветвление. Почки

Побег — это осевой орган высших растений, состоящий из стебля, листьев и почек.

Эволюция побега. Как и корень, побег является одним из главных вегетативных органов растения. В эволюции побег образовался в результате дифференциации верхних теломов первых наземных растений (см. рис. 17). Единство всех его частей отражает их общее происхождение: в филогенезе листья возникли из тех же теломов, что и стебель, в результате их срастания, уплощения и перехода в горизонтальное состояние для более полного улавливания солнечного света.

Строение побега. В онтогенезе первый (главный) побег развивается из почечки зародыша семени.

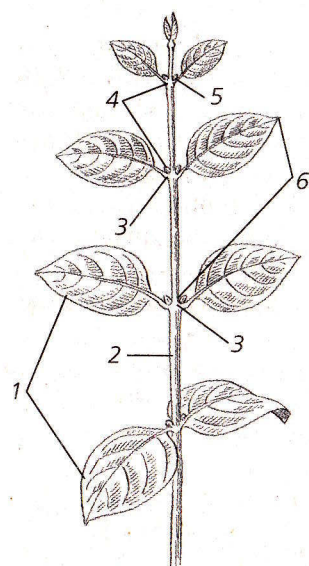


Рис. 25. Строение побега: 1 — листья; 2 — стебель; 3 — узлы; 4 — междоузлие; 5 — почка; 6 — метамер побега

В зависимости от выполняемой функции различают вегетативные и цветonoсные (генеративные) побеги. Основная функция **вегетативных побегов** — фотосинтез. В **генеративных побегах** синтез органических веществ из неорганических, как правило, не происходит, их основная задача — обеспечить размножение растения. Видоизмененным и укороченным генеративным побегом является цветок.

Вегетативный побег состоит из **стебля**, образующего ось побега, **листьев** и **почек** — зачаточных молодых побегов, обеспечивающих нарастание и ветвление побега (рис. 25).

Участок стебля, от которого отходит лист (или нескольких листьев), называют **узлом**; отрезок стебля между двумя соседними узлами — **междоузлием**, а угол между листом и идущим вверх от него участком

стебля — **пазухой листа**. Междоузлия могут быть длинными или короткими, соответственно побеги называют **удлиненными** или **укороченными** (рис. 26).

Для вегетативного побега характерна метамерность (от греч. meta — после и megos — часть, доля), т. е. чередование одинаковых фрагментов — метамеров. **Метамером** называют участок побега, состоящий из междоузлия и узла с листом и пазушной почкой.

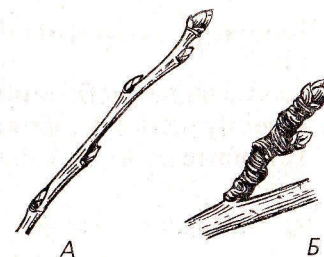


Рис. 26. Побеги: А — удлиненный; Б — укороченный

Почки. **Почка** — это зачаточный побег, состоящий из осевой части, зачаточных листьев и почек. Большинство почек имеют конусовидную форму и снаружи покрыты плотными кожистыми чешуйками — видоизмененными листьями, защищающими почку от высыхания, механического повреждения и от резких перепадов температуры. Такие почки называют **закрытыми**. Почка без защитных чешуй — **открытая**. Такие почки нередко прикрыты прилистниками или листовыми влагалищами.

Рассмотрим внутреннее строение **вегетативной почки** (рис. 27). Средняя часть почки представляет собой зачаточный стебель, верхняя часть которого имеет вид конуса и называется **апексом** или **конусом нарастания**. Апекс состоит из верхушечной, или апикальной, меристемы, он обеспечивает рост и развитие побега. Ниже на зачаточном стебле в виде бугорков, плотно прилегающих друг к другу, располагаются зачатки будущих листьев. В пазухах зачаточных листьев, расположенных ближе к основанию почки, можно обнаружить зачаточные почки. В **цветочных**, или **генеративных**, почках на зачаточном стебле кроме листовых зачатков находятся зачатки цветков или соцветий (см. рис. 27). Такие почки у многих древесных растений даже внешне отличаются от вегетативных почек, они более крупные и округлые.

Весной кроющие чешуи опадают и начинается быстрый рост зачаточного стебля за счет деления клеток между узлами. Происходит так называемый вставочный рост.

По расположению почки могут быть верхушечными, пазушными и придаточными.

Верхушечные почки обеспечивают апикальное нарастание побега, т. е. рост побега в длину. Почечка зародыша — это

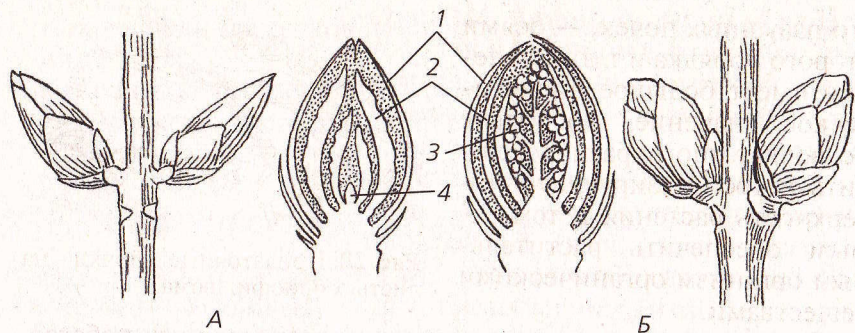


Рис. 27. Почки, внешний вид, расположение на стебле и продольный разрез: А — вегетативные; Б — генеративные; 1 — почечные чешуи; 2 — зачаточные листья; 3 — зачаточное соцветие; 4 — конус нарастания

самая первая верхушечная почка, из нее в дальнейшем образуются все части побега.

Пазушные почки расположены в пазухах листьев, поэтому их нахождение на стебле зависит от листорасположения данного растения. В пазухе одного листа может находиться одна или несколько почек. Они закладываются в виде бугорков, верхняя часть которых превращается в конус нарастания.

В странах, где бывают периоды, неблагоприятные для жизни растения (холодные зимы, летние засухи), некоторые почки долго не трогаются в рост, их называют *спящими почками*. Такие почки могут долго находиться в состоянии покоя. Пробуждаются они, как правило, только после того, как погибает верхушечная почка. Это объясняется тем, что верхушечная почка выделяет особые вещества, тормозящие развитие не только спящих, но и боковых почек. Обрезка деревьев (например, тополей) способствует развитию из спящих почек новых побегов.

Придаточные почки в отличие от пазушных закладываются не из апикальных меристем, а из камбия, живых клеток паренхимы или эпидермы путем их дифференциации. Поэтому их можно обнаружить на самых разных частях растения: в междоузлиях стеблей, на корне, на листьях (у комнатного растения бриофиллюма) (рис. 28).

Ветвление. Довольно редко надземная часть высшего растения представлена только одним побегом. Обычно побегов бывает много. При этом главный стебель называют осью первого порядка, а боковые побеги, которые развиваются из

его пазушных почек, — осями второго порядка и т. д. Ветвление имеет большое биологическое значение, поскольку позволяет многократно увеличить фотосинтезирующую поверхность растения и тем самым обеспечить растительный организм органическими веществами.

Степень ветвистости, направление роста молодых побегов, их размеры определяют внешний вид растения и являются видовыми признаками. Вспомните, что по зимнему силуэту дерева вы легко можете определить его видовую принадлежность.

Различают два основных типа ветвления: *верхушечное* (оно же дихотомическое или вильчатое) и *боковое* (рис. 29).

Верхушечное ветвление. Верхушечное ветвление наиболее древнее, оно было характерно для древних высших растений. В настоящее время такое ветвление встречается у некоторых моховидных и плауновидных растений. При дихото-

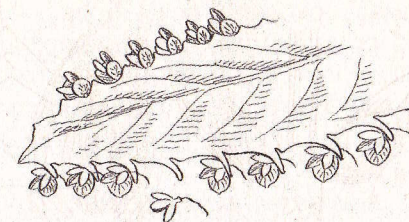


Рис. 28. Придаточные почки на листьях бриофиллюма

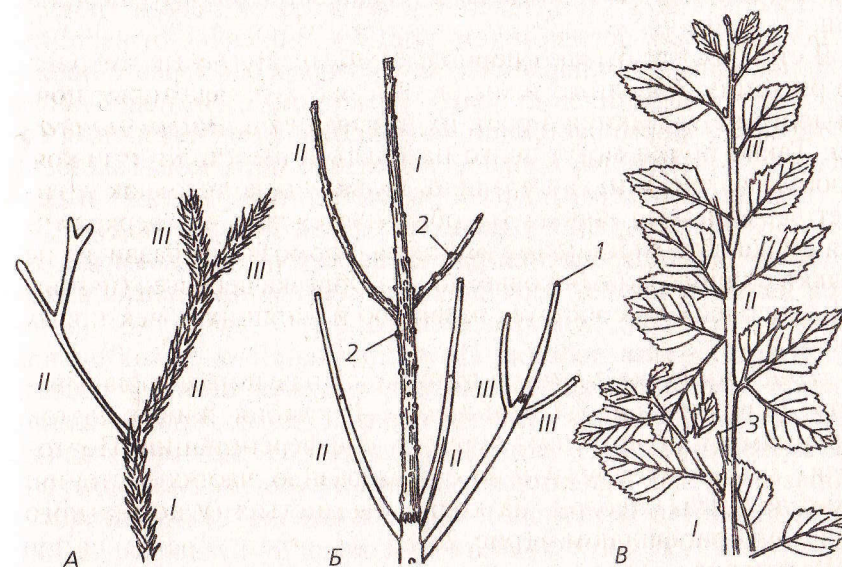


Рис. 29. Типы ветвления (по Л. И. Лотовой): А — дихотомическое (плаун); Б — моноподиальное (ель, листья удалены); В — симподиальное (береза); I—III — порядковые номера приростов; 1 — верхушечная почка; 2 — боковые почки; 3 — отмершие верхние части побегов

мическом (от греч. *dicha* — надвое и *tome* — рассечение, разрезание) ветвлении верхушечная почка главного побега разделяется на две почки, каждая из которых дает новый побег. В результате из главного побега (оси первого порядка) образуются две оси второго порядка, из них — по две оси третьего порядка и т. д.

Боковое ветвление. При боковом ветвлении молодые побеги развиваются из пазушных почек. Такое ветвление может быть моноподиальным и симподиальным.

При *моноподиальном ветвлении* верхушечная почка главного побега функционирует на протяжении всей жизни растения, увеличивая общую длину растения. При этом главный побег (ось первого порядка) становится основным стержнем, на котором развиваются оси следующих порядков (см. рис. 29). Такое ветвление широко распространено среди хвойных (ель, сосна, кипарис и др.).

Симподиальное ветвление наиболее широко распространено среди современных высших растений. При этом типе ветвления главный побег или замедляет, или вовсе прекращает свой рост. Одна из верхних пазушных почек развивается в побег второго порядка, смещая в сторону отмирающую часть главного побега. Так же в дальнейшем образуются побеги третьего и последующих порядков (см. рис. 29). В отличие от растений с моноподиальным нарастанием, у которых ось первого порядка живет неограниченно долго, у растений с симподиальным ветвлением формируется широкая крона, представляющая собой систему нарастающих побегов разных порядков. Такой тип ветвления характерен для покрытосеменных растений и особенно хорошо выражен у древесных форм (березы, липы).

В природе встречаются растения, которые не ветвятся, но при этом сохраняют верхушечный рост на протяжении всей жизни (например, кукуруза, пальмы).

Многообразие побегов. По направлению и способу роста стебля наиболее часто встречаются *прямостоячие* побеги. *Приподнимающиеся* побеги сначала растут горизонтально, затем поднимаются вертикально (чабрец). Прилегают к почве, образуя в узлах придаточные корни, *ползучие*, или *стелющиеся*, побеги (копытень). *Цепляющиеся* побеги прикрепляются к опоре с помощью усиков (виноград, горох) или придаточных корней (плющ). *Вьющиеся* побеги растут, совершая верхушкой круговые движения вокруг опоры. Если подходящей опоры рядом нет, побеги становятся лежачими (вьюн). *Лианы* имеют вьющиеся или цепляющиеся побеги с древеси-

нистым стеблем. Так же как и у стелющихся побегов, в стебле лиан слабо выражена механическая ткань, что не позволяет им расти вертикально.

По строению и продолжительности жизни побегов растения делят на *травянистые* и *деревянистые*. По продолжительности жизни травянистые растения могут быть однолетними, двулетними, многолетними. *Однолетние* растения живут менее года, на следующий год из их семян развиваются новые растения. *Двулетние* растения в первый год жизни накапливают питательные вещества, на второй год цветут и после плодоношения отмирают (морковь, свекла). У *многолетних* травянистых растений ежегодно из почек возобновления, находящихся в почве на разной глубине, развиваются надземные побеги.

Деревянистые растения (деревья, кустарники и кустарнички) имеют многолетние надземные одревесневшие побеги. Наиболее крупные деревья достигают высоты 140 м (эвкалипты, секвойи), а их диаметр — 10—12 м. Долгожители среди деревянистых растений живут до 3000—5000 лет (тисс, секвойи).

Видоизменения побегов. Метаморфозы (от греч. *metamorphosis* — превращение) побегов возникали в процессе эволюции в связи с выполнением дополнительных функций. Видоизменения побегов могут быть подземными и надземными (рис. 30).

Столон. Надземный или подземный, обычно недолговечный побег с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными, бесцветными, реже зелеными листьями.

Функции: вегетативное размножение и расселение.

Корневище. Подземный горизонтальный (папоротник, злаки), косо растущий (земляника) и даже вертикальный (вех) побег многолетних травянистых растений, внешне напоминающий корень. В отличие от корня, корневище не имеет корневого чехлика, несет верхушечную и пазушные почки, обладает метамерностью (расчленение на узлы и междоузлия). Из почек развиваются надземные побеги и новые корневища, а в узлах образуются придаточные корни.

Луковица. Подземный (реже надземный) укороченный побег, имеющий уплощенный стебель — донце, от которого отходят придаточные корни. На донце располагаются чешуевидные сочные мясистые листья. Луковичные широко распространены в степях и полупустынях (тюльпаны), но встречаются и в лесной зоне (подснежники).

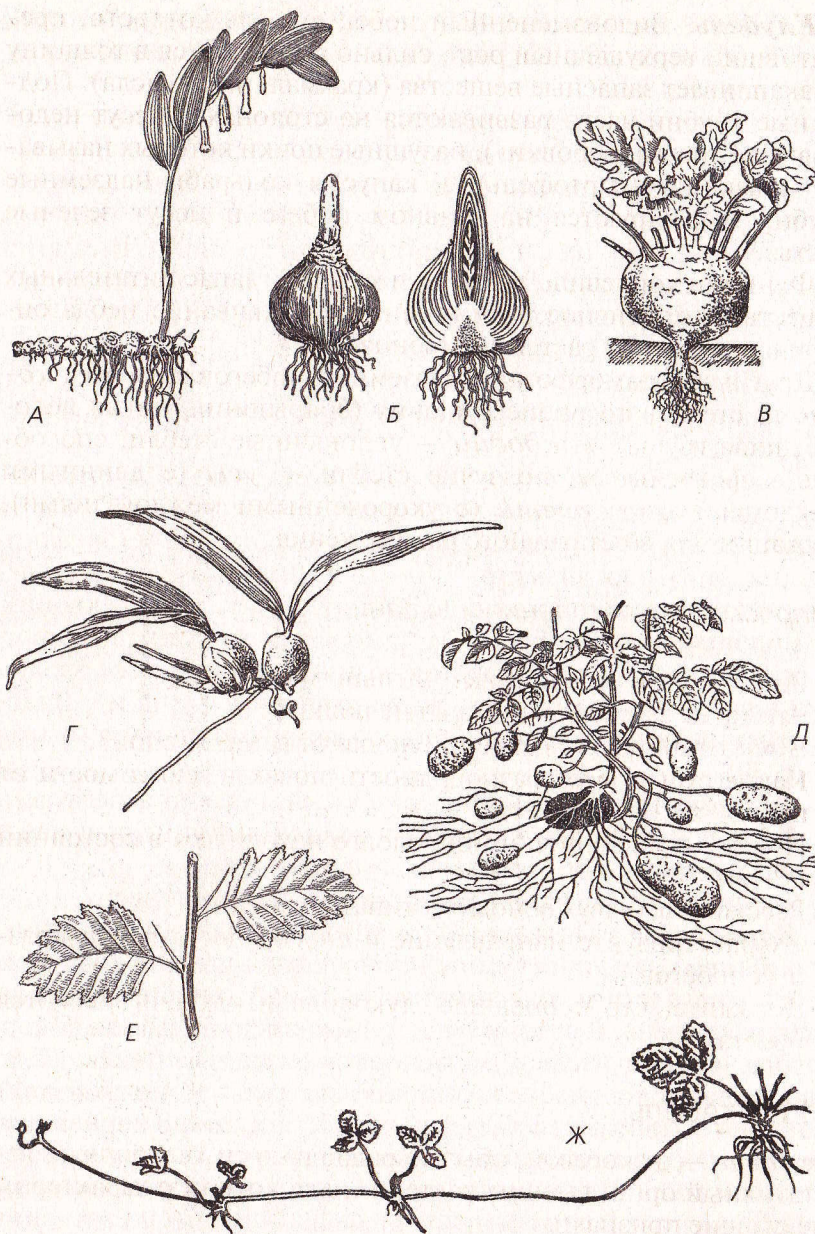


Рис. 30. Видоизменения побегов: *А* — корневище купены; *Б* — луковица гиацинта и ее продольный разрез; *В* — надземный стеблевой клубень кольраби; *Г* — надземные клубни орхидеи; *Д* — подземные клубни картофеля; *Е* — колючки боярышника; *Ж* — ус земляники

Клубень. Видоизмененный побег, стебель которого, прекративший верхушечный рост, сильно разрастается в толщину и накапливает запасные вещества (крахмал, реже масла). Подземные клубни часто развиваются на столонах и несут недоразвитые листья («бровки»), пазушные почки которых называют «глазками» (картофель). У капусты кольраби надземные клубни формируются на главном побеге и несут зеленые листья.

Функции корневищ, луковиц и клубней: запас питательных веществ, вегетативное размножение, переживание неблагоприятных для роста растений сезонов.

Другими метаморфозами надземных побегов являются *колючки* стеблевого происхождения (боярышник, дикая яблоня, дикая груша); *кладодии* — уплощенные стебли, способные к фотосинтезу; ползучие стебли — *усы* (с длинными междоузлиями) и *плети* (с укороченными междоузлиями), служащие для вегетативного размножения.

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите о строении вегетативного побега.
2. Что такое закрытые и открытые почки?
3. В чем отличие генеративной почки от вегетативной?
4. Какие существуют разновидности почек в зависимости от их положения на стебле?
5. Почему спящие почки могут долго находиться в состоянии покоя?
6. Расскажите о двух основных типах ветвления.
7. Охарактеризуйте направление и способ роста разнообразных побегов.
8. Докажите, что корневище, луковица и клубень являются побегами.

§ 11. Стебель

Стебель — это осевой, обычно радиально симметричный вегетативный орган высших растений, для которого характерны следующие признаки:

- наличие листьев и почек;
- расчленение на узлы и междоузлия;
- продолжительный верхушечный рост;
- боковое и верхушечное ветвление.

Обычно стебель имеет более или менее цилиндрическую форму, однако иногда встречаются плоские (опунция), трехгранные (осоки), четырехгранные (губоцветные) и многогранные (зонтичные) стебли.

Стебель как элемент побега образуется из меристемы конуса нарастания, в нижней части которого закладываются бугорки будущих листьев. Под ними дифференцируются протодерма, прокамбий и основная меристема. Протодерма впоследствии превращается в покровную ткань — эпидерму, основная меристема дает начало паренхиме, прокамбий — проводящим тканям. Стебель приобретает *первичное строение*.

У однодольных растений весь прокамбий превращается в элементы первичных проводящих тканей. У двудольных растений из прокамбия образуется еще и камбий, который дает начало вторичным проводящим тканям, в результате чего формируется *вторичное строение* стебля. В стеблях травянистых двудольных камбий активен в течение одного вегетационного периода, к осени его клетки превращаются в клетки постоянных тканей. У древесных растений камбий активен на протяжении всей жизни, но осенью и зимой он пребывает в состоянии покоя.

Вспомните, что проводящие пучки, состоящие только из первичных тканей, как у однодольных растений, называют закрытыми. Пучки с камбием, как у двудольных, — открытыми.

Первичное строение стебля однодольных растений. Рассмотрим первичное строение стебля на примере кукурузы (рис. 31). С поверхности стебель одет однослойной *эпидермой*, покрытой кутикулой. Под эпидермой расположен слой *паренхимных клеток* с утолщенными и одревесневшими стенками. Иногда в самых молодых стеблях под прозрачной эпидермой развивается тонкий слой *хлоренхимы* (ассимиляционной паренхимы).

Остальную часть стебля составляет паренхима, состоящая из тонкостенных живых клеток, в которой без какого-либо порядка расположены закрытые коллатеральные проводящие пучки, окруженные склеренхимой.

Периферические пучки размещены более плотно, но они гораздо мельче по сравнению с пучками, находящимися в центре стебля, однако механическая ткань в них толще.

Первичное строение стебля двудольных растений. Рассмотрим поперечный срез молодого стебля подсолнечника, сохранившего еще первичное строение (рис. 32). С поверхности сте-

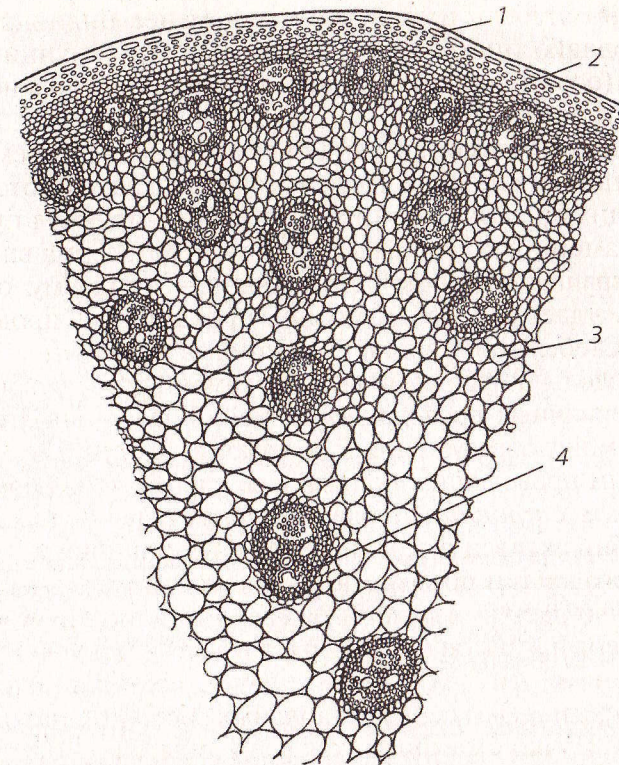


Рис. 31. Строение стебля однодольного растения (кукуруза): 1 — эпидерма; 2 — склерифицированная паренхима; 3 — основная паренхима; 4 — проводящий пучок

бель покрыт эпидермой. Под ней расположена первичная кора, а еще глубже — центральный осевой цилиндр.

Эпидерма. Имеет типичное строение и содержит небольшое число устьиц. Эпидерма выполняет функции защиты, газообмена и транспирации. У подсолнечника на небольших выростах эпидермы расположены жесткие волоски, состоящие из одного ряда клеток.

Первичная кора. Состоит из разнообразных элементов. Непосредственно под эпидермой находится *механическая ткань* (колленхима), в клетках которой имеются хлоропласты. Глубже расположена *паренхима*, состоящая из тонкостенных клеток. Причем по направлению к центру число хлоропластов в этих клетках постепенно уменьшается. Самый внутренний слой первичной коры называют *эндодермой* или *крахмалоносным влагалищем*.

Таблица 1

Строение стеблей однодольных и двудольных растений

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 — прослойка камбия)
Расположение пучков	Беспорядочное	Упорядоченное по кругу
Паренхима	Занимает основную часть центрального осевого цилиндра	Образует часть первичной коры, сердцевину и сердцевинные лучи

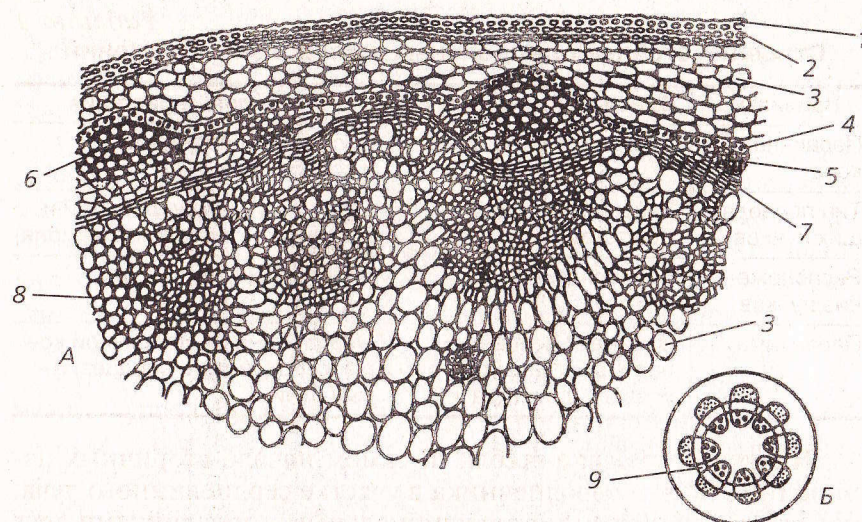


Рис. 32. Стебель двудольного растения (подсолнечник) на этапе перехода от первичного строения к вторичному: А — часть поперечного среза; Б — схема поперечного разреза; 1 — эпидерма; 2 — колленхима; 3 — основная паренхима; 4 — эндодерма; 5 — склеренхима; 6 — флоэма; 7 — камбий; 8 — ксилема; 9 — камбиальное кольцо

Центральный осевой цилиндр. В центральной части стебля в один круг вокруг сердцевины расположены *проводящие пучки*. Перицикла центральный осевой цилиндр подсолнечника не имеет.

В отличие от однодольных растений, у которых весь прокамбий расходуется на образование проводящих элементов пучка, у двудольных прокамбий полностью не дифференцируется. Между первичными ксилемой и флоэмой сохраняется тоненькая прослойка прокамбия, клетки которого сохраняют способность делиться и превращаются в пучковый камбий. Проводящие пучки становятся открытыми. С момента начала деления камбиальных клеток начинается формирование вторичной структуры стебля.

Проводящие пучки разделены паренхимными *сердцевинными лучами*. Эти лучи играют важную роль в горизонтальном перемещении растворов по стеблю.

Паренхиму, расположенную в центральной части стебля внутри кольца проводящих пучков, называют *сердцевиной*. Лучи соединяют сердцевину с первичной корой.

Сравним первичное строение стеблей однодольных и двудольных растений (табл. 1).

Вторичное строение стебля. В самом начале вторичных изменений стебля подсолнечника в участке сердцевинного луча, который расположен между камбиальными прослойками двух соседних проводящих пучков, клетки приобретают способность делиться. Образуется межпучковый камбий, который соединяется с участками пучкового камбия. Камбий, расположенный в пучках, сливается с межпучковым камбием, образуя общее *камбиальное кольцо* (рис. 32, Б). Переход от первичного строения стебля к вторичному схематично изображен на рисунке 33.

У некоторых растений сплошное кольцо камбия образуется прямо из прокамбия. Однако независимо от того, какие особенности строения существовали на ранних этапах развития, у всех растений, претерпевающих вторичные изменения, образуется принципиально одинаковая структура: общее камбиальное кольцо, внутри от которого расположено сплошное кольцо ксилемы, а снаружи от камбия — кольцо флоэмы.

Деятельность камбия приводит к образованию в стебле различных элементов вторичного происхождения, при этом первичные элементы флоэмы постепенно дегенерируют. Камбий образует вторичной ксилемы больше,

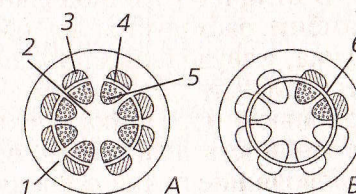


Рис. 33. Образование общего камбиального кольца (поперечный разрез): А — первичное строение стебля; Б — активизация камбия, образование сплошного камбиального кольца; 1 — кора; 2 — сердцевина; 3 — первичная флоэма; 4 — пучковый камбий; 5 — первичная ксилема; 6 — межпучковый камбий

чем флоэмы: при делении камбиальных клеток $\frac{1}{4}$ вновь образованных клеток становятся элементами флоэмы, а $\frac{3}{4}$ — ксилемы (древесины). Следовательно, ксилема нарастает гораздо быстрее, чем флоэма. К тому же у многолетних деревьев вторичная флоэма оттесняет первичную флоэму на периферию, где она постепенно отмирает. Поэтому ствол у многолетних древесных растений состоит преимущественно из древесины.

Благодаря деятельности сплошного кольца камбия первоначальный осевой цилиндр, свойственный первичному строению, разделяется на два слоя: внутренний — *вторичную древесину* (ксилему) и наружный — *вторичную кору* (флоэму, или луб).

Активная деятельность камбия обеспечивает утолщение стебля. Под давлением вновь образующихся клеток эпидерма (кожица) разрывается, и под ней формируется пробковый камбий — *феллоген*, образующий вторичную покровную ткань — *феллему* (*пробку*). Как было сказано ранее, феллоген, феллема и феллодерма составляют перидерму.

В результате сезонной деятельности камбия в древесине многолетних деревьев образуются годовичные кольца. Весной после пробуждения из производных камбия прежде всего формируются проводящие элементы — сосуды и/или трахеиды, а к концу вегетационного периода, когда деятельность камбия замедляется, — древесинные волокна (либриформ). Весеннюю, более светлую древесину, называют ранней, более темную летнюю — поздней.

Рассмотрим вторичное строение стебля липы (рис. 34).

Покровный комплекс. У сравнительно тонких ветвей покровный комплекс состоит из *пробки* и остатков *эпидермы* (кожицы). Газообмен в таком стебле осуществляется через *чечевички*.

Первичная (наружная) кора. Состоит из механической ткани — колленхимы, выполняющей опорную функцию, и паренхимы, запасающей питательные вещества.

Вторичная (внутренняя) кора, она же *флоэма*, или *луб*. Состоит из проводящих, основных и механических элементов. Механические структуры вторичной коры представлены *лубяными волокнами* (твердый луб). *Ситовидные трубки с клетками-спутницами*, а также *лубяная паренхима* — это мягкий луб. Из паренхимы также состоят флоэмные лучи вторичной коры. Эти лучи идут кнаружи от кам-

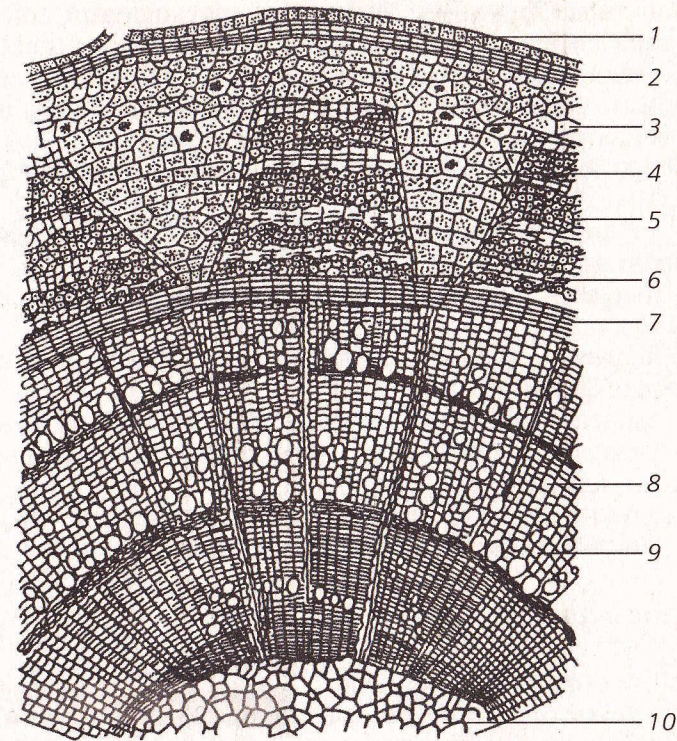


Рис. 34. Строение трехлетней ветви липы (часть поперечного разреза): 1 — отмершая эпидерма; 2 — пробка; 3 — паренхима коры; 4 — флоэмный луч; 5 — лубяные волокна; 6 — флоэма; 7 — камбий; 8 — весенняя древесина; 9 — осенняя древесина; 10 — сердцевина; 4 — 6 — вторичная кора; 8 — 9 — древесина

бия и в наружной части луба обычно сильно расширяются. Это увеличивает окружность коры и предохраняет ее от разрывов при утолщении ствола.

Основные функции вторичной коры: нисходящий транспорт органических веществ, запасание питательных веществ.

Камбий. Тонкий слой образовательной ткани, представленный единым камбиальным кольцом и обеспечивающий рост стебля в толщину.

Древесина (ксилема). Состоит из проводящих (сосуды), механических (либриформ) и паренхимных элементов.

Древесину в радиальном направлении пересекают *паренхимные лучи*, выполняющие функции проведения воды и накопления запасных веществ.

Основные функции древесины: восходящий ток водного раствора минеральных веществ и механическая опора.

Сердцевина. Расположенная в центре стебля сердцевина состоит из паренхимы и выполняет функцию запаса питательных веществ.

Функции стебля. Основные функции типичных надземных стеблей:

- увеличивает поверхность растения путем ветвления и образования листьев;
- является посредником в перемещении веществ между корнями и листьями (функция проведения);
- является опорой, несущей листья, почки, цветки (механическая функция);
- запасает питательные вещества (запасающая функция);
- участвуя в фотосинтезе, функционально заменяет листья (камыш, кактусы);
- служит для защиты и лазанья (стеблевые колючки и усики);
- участвует в вегетативном размножении.

Вопросы для повторения и задания

1. Дайте определение стеблю.
2. Что такое открытые и закрытые проводящие пучки?
3. Изобразите схематично первичное строение стебля однодольных растений и укажите его основные структурные элементы.
4. В чем отличия первичного строения стебля однодольных и двудольных растений?
5. Какова роль камбия в жизни растений?
6. Подумайте, у каких деревьев отсутствуют годовичные кольца.
7. Опишите вторичное строение стебля липы.

§ 12. Лист. Строение. Многообразие и видоизменения листьев

Лист — это боковой вегетативный орган высших растений, развивающийся на стебле, обладающий двусторонней симметрией и ограниченным ростом.

Эволюция листа. В процессе эволюции высших растений настоящие листья возникли из теломов древнейших растений в результате их уплощения. Это увеличило общую поверхность надземной части растения и способствовало наилучшему осуществлению фотосинтеза и транспирации — двух основных

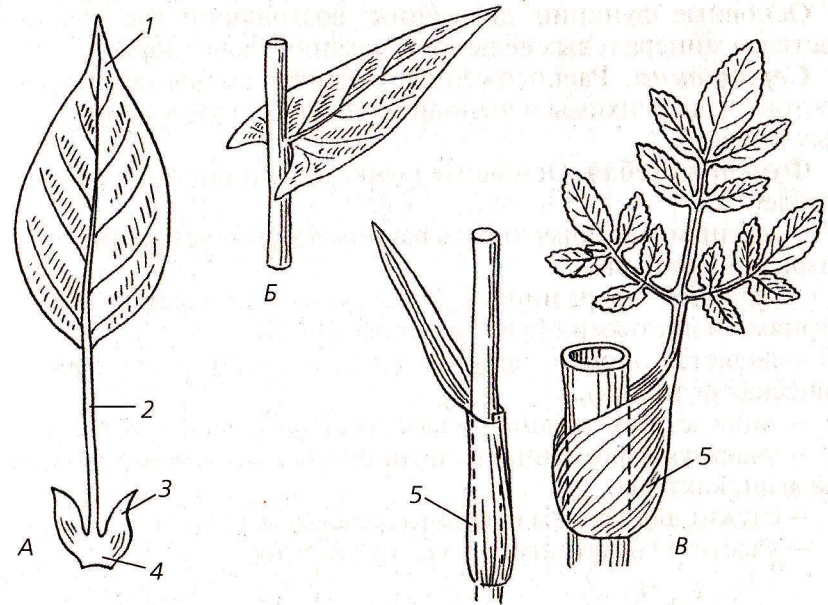


Рис. 35. Внешнее строение листа: А — черешковый лист; Б — сидячий лист; В — листья с влагалищем; 1 — листовая пластинка; 2 — черешок; 3 — прилистники; 4 — основание; 5 — влагалище

функций листьев. Стеблевое происхождение листьев прослеживается у папоротников: в отличие от всех остальных растений их листья (вайи) растут верхушкой подобно стеблю.

Строение листа. Листья покрытосеменных растений образуются из апикальной меристемы конуса нарастания побега. По мере роста они приобретают характерную плоскую форму. Листья имеют ограниченный рост, поэтому, достигнув определенных размеров, они до конца жизни остаются без изменений. При всем разнообразии листья имеют некоторые общие черты строения.

Типичный лист состоит из листовой пластинки, основания, черешка и прилистников (рис. 35).

Пластинка — это плоская и обычно расширенная часть листа. У большинства растений между пластинкой листа и стеблем находится *черешок*, похожий на стебель, но по происхождению являющийся частью листа. Листья, соединенные со стеблем основанием черешка, называют *черешковыми*, а листья, не имеющие черешка, — *сидячими*. Наличие черешка — прогрессивный признак в эволюции. Такие листья могут ме-

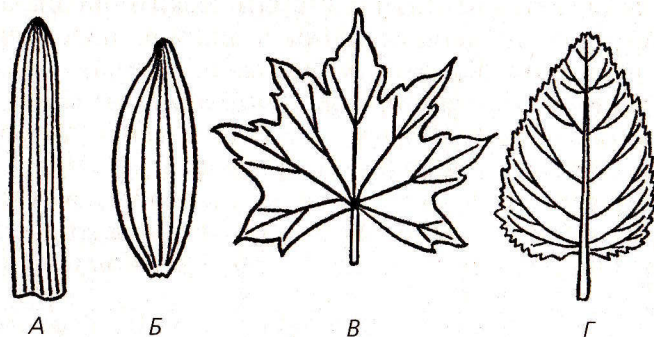


Рис. 36. Основные типы жилкования листьев: А — параллельное; Б — дуговидное; В — пальчатое; Г — перистое

нять расположение листовой пластинки по отношению к свету. У злаков, осок и некоторых других растений нижняя часть листа (*основание*) расширена и охватывает стебель, образуя влагалище. У основания листа многих растений (мотыльковых, розоцветных и др.) существуют парные листовидные выросты — *прилистники*. Они защищают лист на ранних стадиях его развития. Прилистники могут существовать в течение всей жизни растений или опадать вскоре после развертывания листа (как, например, у березы, дуба).

Жилкование листа. Пластинки листа обладают значительной прочностью, которую обеспечивают находящиеся в них механические ткани. Как правило, эти ткани располагаются вдоль проводящих пучков листа, образуя вместе с ними сосудисто-волокнистые пучки — *жилки*. Распределение жилок в листе называют *жилкованием*. У разных групп растений существуют разные типы жилкования, поэтому этот признак чрезвычайно важен с точки зрения систематики (рис. 36).

Параллельное жилкование характерно для однодольных растений. **Дуговое** встречается у представителей обеих групп покрытосеменных растений: однодольных (ландыш) и двудольных (подорожник). **Сетчатое жилкование** свойственно в основном двудольным растениям, оно бывает *перистым* (береза, ольха) и *пальчатым* (клен).

Многообразие листьев. Листья различаются между собой по многим признакам. Они имеют самую разнообразную форму и размеры, отличаются по продолжительности жизни и по способу расположения на стебле.

Форма листовой пластинки. Форма листовой пластинки бывает удивительно разнообразной и причудливой, при

этом она является важным систематическим признаком и определяется соотношением длины и ширины пластинки. Листовые пластинки бывают *округлыми* (осина), *овальными* (орешник), *продолговатыми*, *ланцетными* (ива), *линейными* (рожь), *игольчатыми*, *яйцевидными* (подорожник), *обратнояйцевидными* (вяз) и др. (рис. 37).

При морфологическом описании листа обращают внимание на форму верхушки и основания листовой пластинки. Верхушка листа бывает *тупой*, *острой*, *заостренной* и др. (рис. 38).

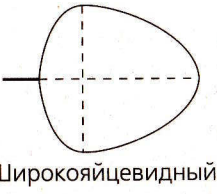


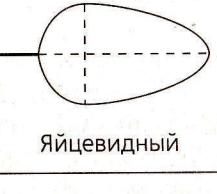

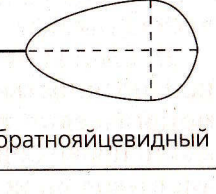
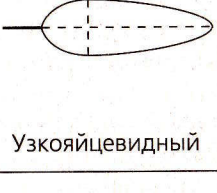
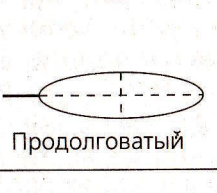
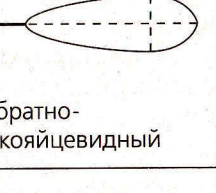
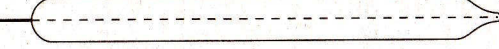
	Наибольшая ширина ближе к основанию листа	Наибольшая ширина посередине листа	Наибольшая ширина ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или немного превышает ее	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1½–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 Узкояйцевидный	 Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 37. Формы листовой пластинки

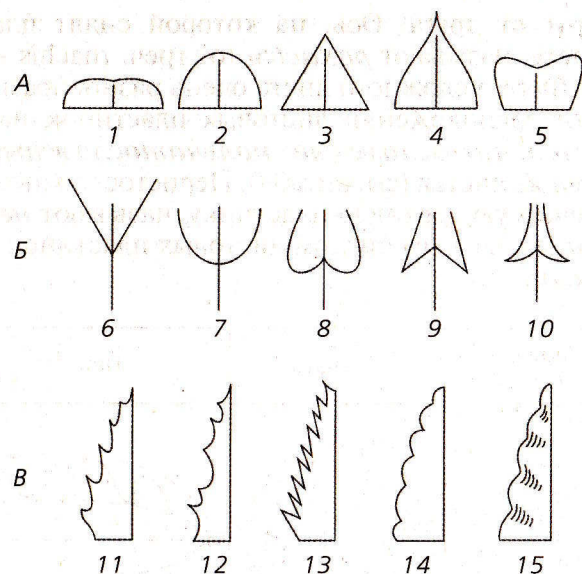


Рис. 38. Формы верхушки (А), основания (Б) и края (В) листовой пластинки: 1 — усеченная; 2 — тупая; 3 — острая; 4 — заостренная; 5 — выемчатая; 6 — клиновидное; 7 — округлое; 8 — сердцевидное; 9 — стреловидное; 10 — копьевидное; 11 — зубчатый; 12 — выемчатый; 13 — пильчатый; 14 — городчатый; 15 — волнистый

Основание может быть *округлым, клиновидным, сердцевидным, стреловидным, копьевидным* и др. (см. рис. 38).

Различаются листья также по характеру края пластинки. Редко края бывают ровными, такие листья называют *цельнокрайними*. Если край листа имеет вырезки, заходящие не глубже $\frac{1}{4}$ ширины полупластинки, лист называют *цельным*, а его край — *изрезанным*. По форме вырезок различают *зубчатые, волнистые, городчатые, пильчатые, выемчатые* края листовых пластинок (см. рис. 38).

Листья, у которых край изрезан глубже, чем на $\frac{1}{4}$ полупластинки, называют *расчлененными*. В зависимости от глубины разрезов выделяют *лопастные, раздельные* и *рассеченные* листья (рис. 39).

Простые и сложные листья. Простой лист имеет одну листовую пластинку и при листопаде отпадает целиком. Лист, состоящий из нескольких листовых пластинок, каждая из которых имеет собственный черешок, называют *сложным*. Как правило, у такого листа листовые пластинки опадают не-

зависимо друг от друга. Ось, на которой сидят пластинки сложного листа, называют *рахисом* (от греч. rhachis — спинной хребет). Форма сложного листа очень разнообразна. В зависимости от расположения листовых пластинок на рахисе различают *тройчато-сложные, пальчато-сложные* и *перисто-сложные* листья (см. рис. 39). Перисто-сложные листья, имеющие нечетную верхнюю пластинку, называют *непарно-перистыми*, а с четным числом листовых пластинок — *парно-перистыми*.

	Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (менее половины ширины полупластинки)	Раздельный (более половины ширины полупластинки)	Рассеченный (до основания)
Сложные листья (листочки на черешках с сочленениями)			

Рис. 39. Типы расчленения листовой пластинки



Рис. 40. Гетерофилия у инжира

Иногда на одном растении можно встретить листья разной формы (рис. 40). Это явление называют *гетерофилией* (разнолиственностью). Например, у инжира листья, расположенные выше на дереве, более рассечены, что позволяет солнечному свету проникать в нижнюю часть кроны.

Размеры и продолжительность жизни листьев. Размеры листьев чаще находятся в пределах 3—10 см, однако существуют растения с гораздо более крупными или мелкими листьями. Наиболее крупные листья встречаются у некоторых тропических растений, например у пальмы рафии они достигают в длину 20 м. Огромных размеров достигают листья произрастающей в бассейне Амазонки кувшинки виктории регии (рис. 41). При диаметре около 2 м они способны удерживать на плаву вес до 40 кг. Очень большие листья у бананов, кукурузы, борщевика. С другой стороны, многие травянистые растения имеют очень мелкие листья, иногда даже трудно различимые невооруженным глазом. Встречаются мелкие листья и у мно-

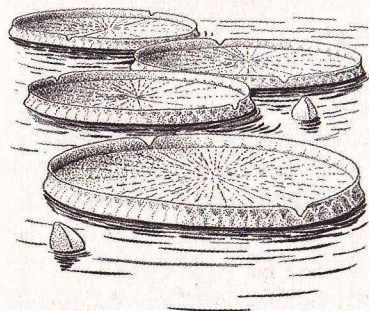


Рис. 41. Виктория регия

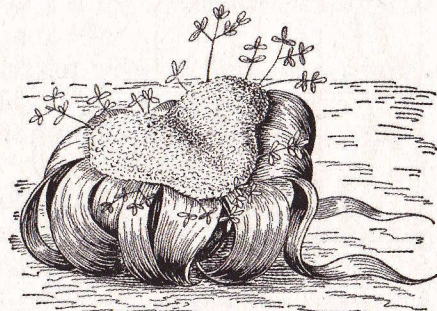


Рис. 42. Вельвичия удивительная

голетних растений, так, всего несколько миллиметров размер листьев вечнозеленого кустарничка — вереска.

Продолжительность жизни одного листа варьирует от нескольких месяцев (для листопадных растений) до нескольких лет (вечнозеленые). Существуют среди листьев и рекорсмены-долгожители. Вельвичия удивительная, своеобразное дерево-карлик, имеет всего два кожистых ремневидных листа, которые растут в течение всей жизни растения, постепенно отмирая на своей вершине и нарастая у основания (рис. 42). Следует отметить, что вельвичии живут в течение нескольких столетий, а возраст некоторых экземпляров достигает 2000 лет и более.

Листорасположение. Листья располагаются на стебле в определенном порядке. Эта закономерность, названная *листорасположением*, была впервые описана еще в первой половине XIX в. Различают три основных типа листорасположения: очередное, супротивное и мутовчатое (рис. 43).

Очередное (спиральное) расположение встречается наиболее часто. При этом листья отходят от каждого узла поодиночке, образуя вокруг стебля спираль (яблоня).

Супротивное расположение характеризуется наличием в каждом узле двух листьев, один напротив другого (сирень, гвоздика).

При **мутовчатом** расположении на одном узле размещается сразу несколько самостоятельных листьев (лилия, вороний глаз).

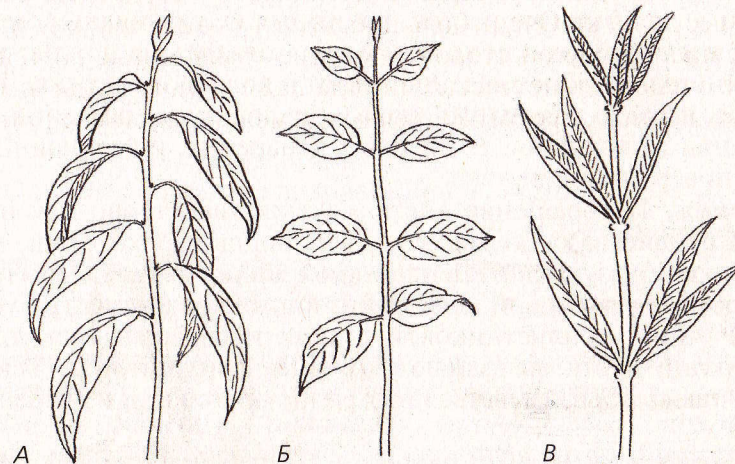


Рис. 43. Листорасположение: А — очередное; Б — супротивное; В — мутовчатое

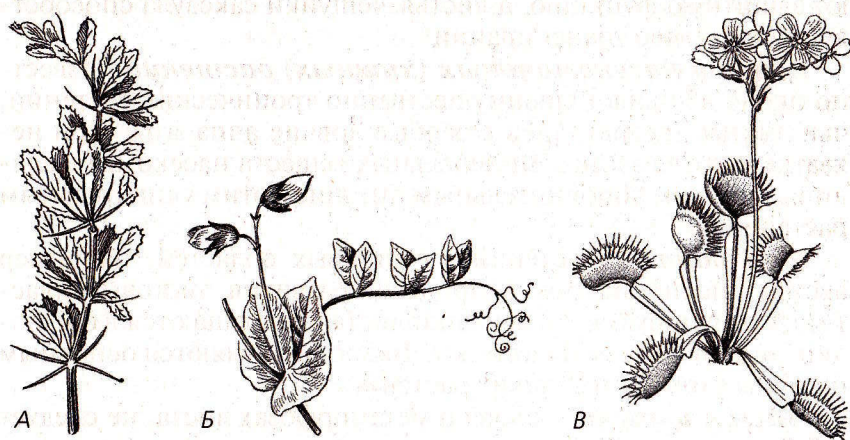


Рис. 44. Видоизменения листьев: *А* — колючки барбариса; *Б* — усики гороха; *В* — листья насекомоядного растения венериной мухоловки

Обычно листья располагаются на растении так, чтобы минимально затенять друг друга, образуя так называемую *листовую мозаику*. Это достигается разными размерами листовых пластинок и черешков (клен).

Видоизменения листьев. В ходе эволюции у многих растений наряду с настоящими листьями возникали их разнообразные видоизменения (рис. 44).

Колючки. Наиболее распространенное видоизменение листьев — колючки. У барбариса острые 3—7-раздельные колючки — это бывшие листья, в которых не развивается мезофилл, а у белой акации колючки образовались из прилистников. Листовое происхождение имеют и колючки кактусов. Колючки играют защитную роль, предохраняя растения от поедания животными, и снижают испарение, уменьшая площадь поверхности листьев.

Усики. Превращение листа в усики характерно для растений семейства бобовых. У многих видов гороха, вики, чины усики образуются из центральной жилки верхнего листочка (простые усики) или нескольких листочков (ветвистые усики). У чины прилистниковой в усик превращен весь лист, а функции листа выполняют крупные прилистники. Усики могут также образовываться из прилистников или из черешка листа.

Чешуйки. У многих растений листья видоизменяются в чешуйки. Толстые сочные чешуи луковицы запасают питательные вещества. Чешуйки, покрывающие почки, выполня-

ют защитную функцию, а листья-чешуйки саксаула способствуют снижению транспирации.

Листья насекомоядных (хищных) растений. Известно около 450 видов преимущественно тропических растений, чьи листья превратились в особые ловчие аппараты. При нехватке в почве азота и минеральных веществ насекомые являются хорошим дополнительным питанием этим удивительным растениям.

Филлодии. У растений засушливых областей, например австралийских акаций, в процессе развития листовые пластинки редуцируются, а черешки листа превращаются в филлодии — уплощенные пластинки. Филлодии являются основным органом фотосинтеза таких растений.

Части цветка. Говоря о метаморфозах листа, не следует забывать, что основные части цветка — органы размножения растения — это тоже видоизмененные листья. Но об этом мы поговорим позже.

Вопросы для повторения и задания

1. Что такое лист?
2. Расскажите о внешнем строении листа.
3. Определите по рисунку, чем различаются пальчатое и перистое жилкование.
4. Опишите по основным морфологическим признакам (простой или сложный лист; форма листовой пластинки, основания, верхушки и края листа) листья березы, клена, дуба, каштана или других растений, встречающихся в вашей местности.
5. Охарактеризуйте основные типы листорасположения.
6. Что такое листовая мозаика?
7. Опишите основные видоизменения листьев.

§ 13. Анатомическое строение листа.

Газообмен и транспирация. Листопад

Внутреннее строение листа. Даже при помощи простой лупы в пластинке листа можно различить четыре типа тканей: *покровную* (кожицу), *основную*, *проводящую*, *механическую* (рис. 45). Анатомическая структура листа формируется одновременно с формированием стебля. Поэтому покровы листа являются продолжением покровов молодого стебля,

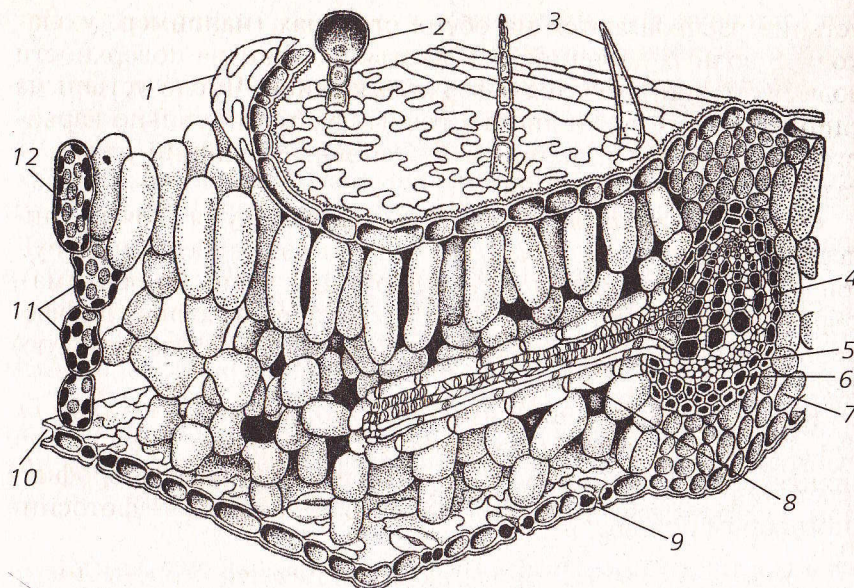


Рис. 45. Внутреннее строение листа: 1 — верхняя эпидерма; 2 — железистый волосок; 3 — кроющие волоски; 4 — ксилема; 5 — флоэма; 6 — механические волокна; 7 — колленхима; 8 — обкладочные клетки пучка; 9 — устьице; 10 — нижняя эпидерма; 11 — губчатый мезофилл; 12 — столбчатый мезофилл

а проводящая система листа входит в проводящую систему стебля. Являясь составными частями побега, лист и стебель вместе с почками представляют собой единое целое.

Эпидерма (кожица). Снаружи лист покрыт *эпидермой*, или *кожицей*. Эта покровная ткань состоит из одного ряда живых плотно сомкнутых клеток без межклетников. Наружные стенки клеток утолщены и покрыты кутикулой. Эпидерма хорошо защищает внутренние ткани листа от высыхания, механических повреждений, проникновения микроорганизмов. Защитная функция эпидермы усиливается наличием у многих листьев воскового налета и разнообразных выростов (волосков, шипиков). Большинство клеток эпидермиса не содержат хлорофилла, исключение составляют лишь клетки, образующие *устьица*.

У растений, листья которых растут более или менее горизонтально (большинство деревьев и кустарников нашей страны), устьица находятся в основном на нижней стороне листа. Это является одним из приспособлений к более экономному испарению влаги. У вертикально ориентированных листьев

устьица располагаются на обеих сторонах (например, у злаков). У водных растений, чьи листья плавают на поверхности воды, устьица находятся в верхней кожице. Число устьиц на единицу поверхности листа у разных растений сильно варьирует: от 40 до 300 штук на 1 мм². Основные функции устьиц — газообмен и транспирация.

Основная ткань (мезофилл). Между двумя слоями эпидермы находится *мезофилл* (от греч. *mesos* — средний и *phylon* — лист) — основная ассимилирующая ткань (паренхима), образующая мякоть листа. У многих листьев мезофилл дифференцирован на палисадную (столбчатую) и губчатую (рыхлую) ткань.

К верхней эпидерме примыкает *столбчатый мезофилл*. Он состоит из одного-двух рядов узких длинных клеток, расположенных перпендикулярно к кожице и богатых хлорофиллом. Основная функция палисадного мезофилла — фотосинтез.

Губчатая ткань, прилегающая к нижней стороне листа, состоит из 2—7 слоев рыхло расположенных клеток неправильной формы. Хорошо развитая система межклетников через устьица сообщается с атмосферным воздухом. По межклетникам к фотосинтезирующим клеткам доставляется углекислый газ, и выводятся продукты обмена. Клетки губчатого мезофилла содержат значительно меньше хлоропластов, поэтому нижняя сторона листа, как правило, светлее верхней. Основные функции губчатого мезофилла — транспирация и газообмен, в меньшей степени — фотосинтез. У растений, живущих в воде, в мезофилле образуются крупные воздухоносные пространства, что превращает эту ткань в аэренхиму.

Сосудисто-волокнистый (проводящий) пучок. Среди фотосинтезирующих клеток листа располагается сеть разветвленных проводящих пучков. Как правило, проводящие пучки листа не имеют камбия, т. е. являются закрытыми. Ксилема в пучке расположена ближе к верхней стороне листа, а флоэма — к нижней. Крупные проводящие пучки хорошо оснащены механической тканью — склеренхимой, а мелкие — окружены паренхимными клетками, так называемой обкладкой. Проводящие пучки, окруженные сопутствующими клетками, называют жилками.

Механическая ткань в листьях может не только сопровождать проводящие структуры, но и располагаться отдельными самостоятельными прослойками. У некоторых растений (чай,

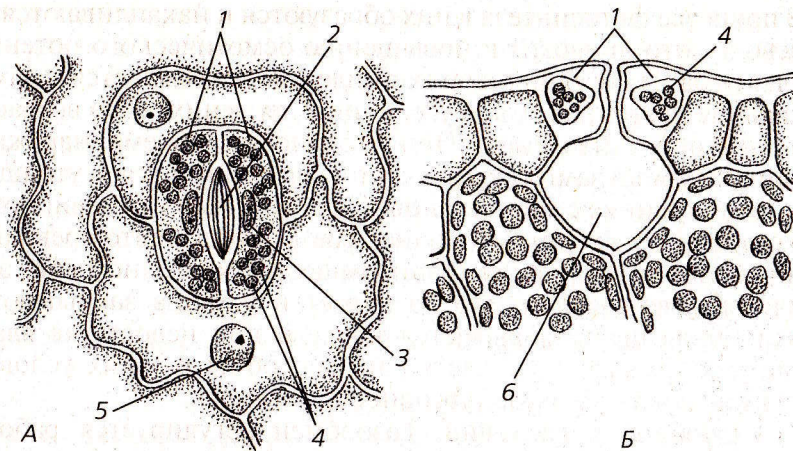


Рис. 46. Строение устьичного аппарата: *А* — вид сверху; *Б* — поперечный разрез; 1 — замыкающие клетки; 2 — устьичная щель; 3 — ядро замыкающей клетки; 4 — хлоропласты; 5 — ядро клетки эпидермы; 6 — воздушная полость

олива) в листе встречаются отдельные механические клетки — склереиды.

Строение и работа устьичного аппарата. Устьица растений, как уже было неоднократно сказано, выполняют две основные функции: осуществляют газообмен между внутренними тканями растений и внешней средой; обеспечивают транспирацию (испарение).

Устьице состоит из двух специализированных *замыкающих клеток* и щелевидного отверстия между ними — *устьичной щели* (рис. 46). К замыкающим клеткам примыкают так называемые *побочные (околоустьичные) клетки*. Под устьищем в мякоти листа расположена *воздушная полость*. В процессе эволюции у растений выработалось приспособление, регулирующее интенсивность испарения: устьица способны автоматически закрываться или открываться по мере необходимости. Изменение размера устьичной щели обусловлено тургорными явлениями.

Замыкающие клетки устьица существенно отличаются от остальных клеток эпидермы. Они имеют очертания семян фасоли или боба, и их стенки неравномерно утолщены: те, что обращены друг к другу, значительно толще остальных и практически не растяжимы. В замыкающих клетках находится большое число хлоропластов, и активно идет фотосинтез.

В процессе фотосинтеза в них образуются и накапливаются углеводы, что приводит к повышению осмотического потенциала. Вода из соседних клеток эпидермы устремляется в замыкающие клетки: их объем увеличивается, в них резко возрастает тургорное давление. При увеличении объема наружные тонкие стенки замыкающих клеток растягиваются, а утолщенные внутренние стенки становятся вогнутыми и раздвигаются. Устьица открываются. В ночное время в результате прекращения фотосинтеза концентрация веществ в клеточном соке этих клеток уменьшается, тургор падает и устьица закрываются. Устьичная щель закрывается также и при недостатке влаги, так как замыкающие клетки не способны в таких условиях поддерживать высокое тургорное давление.

Газообмен у растений. Газообмен регулируется работой устьиц и обеспечивает два основных процесса: дыхание и фотосинтез.

В процессе *фотосинтеза* за счет энергии света при участии углекислого газа и воды образуются углеводы, при этом выделяется кислород. Углекислый газ поступает в фотосинтезирующие клетки из межклетников, куда попадает из атмосферного воздуха через устьица или из окружающих клеток в процессе их дыхания. Образующийся кислород выделяется в межклетники, откуда через устьица выводится в атмосферу или поглощается клетками для дыхания.

Во время *дыхания* происходят обратные процессы: органические вещества расщепляются, при этом освобождается энергия, необходимая для жизнедеятельности, кислород поглощается, и образуются углекислый газ и вода.

Если рассматривать эти два процесса в совокупности, то оказывается, что растения поглощают при фотосинтезе углекислого газа больше, чем выделяют при дыхании, а кислорода в процессе фотосинтеза выделяют больше, чем тратят при дыхании.

Транспирация. *Транспирация* — это испарение воды растением, которое наиболее интенсивно происходит через устьица. Транспирация предохраняет растение от перегрева и ожога солнечными лучами, а также обеспечивает передвижение воды с растворенными в ней минеральными веществами. На интенсивность испарения влияют многие факторы.

Величина испаряющей поверхности. Уменьшение размера листовой пластинки снижает транспирацию (колючки кактуса, узкие волосовидные листья типичных степных злаков).

Подвижность воздуха. Ветер, сдувающий с поверхности листьев слой влажного воздуха, усиливает транспирацию.

Влажность воздуха. Чем больше насыщен воздух водяными парами, тем ниже уровень транспирации.

Атмосферное давление. Снижение атмосферного давления усиливает транспирацию.

Степень освещенности, температура. Даже в самые жаркие дни благодаря активному испарению поверхность листьев на ощупь прохладная. Из факторов, усиливающих транспирацию, солнечный свет занимает первое место.

Строение и возраст листа. Многие растения имеют приспособления для снижения транспирации: волоски или толстый восковой налет, покрывающий листовую пластинку, испарение листом эфирных масел, погружение устьиц в листовую пластинку.

Рыхлое расположение клеток губчатого мезофилла увеличивает внутрилистовую испаряющую поверхность и усиливает устьичную транспирацию. Однако слабое испарение с поверхности листа может осуществляться и через слой кутикулы; происходит так называемая *кутикулярная транспирация*. Чем моложе лист и чем тоньше слой кутикулы, тем большее значение для растения имеет этот вид транспирации.

Листопад. *Листопад* — это естественное опадение листьев при их отмирании. В зависимости от характера листопада все растения делятся на две группы: листопадные и вечнозеленые. У *листопадных растений* листья опадают одновременно в определенный период года. Для них листопад — это приспособление к неблагоприятным климатическим условиям: уменьшение общей поверхности наземных органов снижает транспирацию (растения не погибнут от обезвоживания) и предотвращает поломку ветвей под тяжестью снега. У *вечнозеленых растений* листья опадают по одному в течение длительного времени¹.

В стареющем листе снижается интенсивность фотосинтеза и дыхания, происходит деградация хлоропластов и разрушение хлорофилла. Каротиноиды, которые до этого были незаметны, проявляются и определяют желтую и оранжево-красную окраску старых листьев. В листе накапливаются конечные

¹ Настоящих вечнозеленых растений в природе нет. Вечнозелеными растения называют потому, что их листья опадают не сразу, а постепенно, поэтому в любое время года растение покрыто листьями.

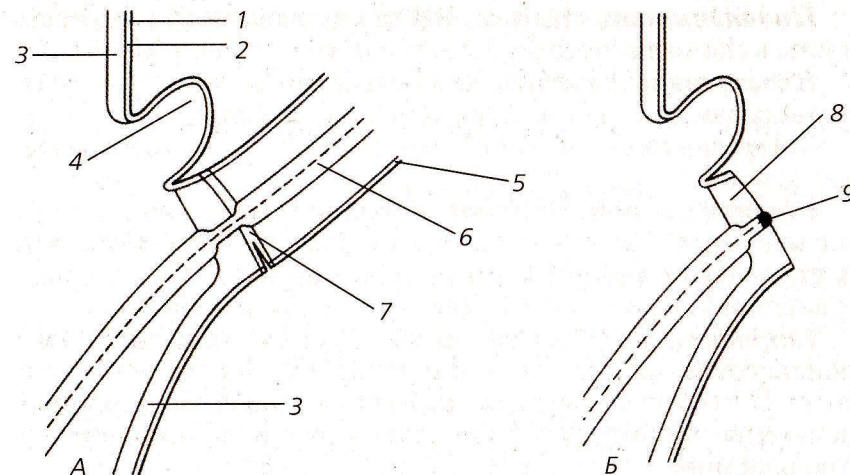


Рис. 47. Листопад: А — отделительная зона листа во время его опадения; Б — после опадения; 1 — стебель; 2 — эпидерма; 3 — перидерма (наружный пробковый слой); 4 — пазушная почка; 5 — черешок; 6 — проводящий пучок; 7 — отделительный слой; 8 — пробка образует листовый рубец; 9 — закупоренный проводящий пучок

продукты обмена веществ, и одновременно из листа активно выводятся органические вещества. Почти полностью в осевые органы уходят углеводы. Завершается старение листа отделением его от стебля.

Перед листопадом в основании листа, около места прикрепления его к стеблю, формируется *отделительный слой*, а сосуды и ситовидные трубки закупориваются (рис. 47). Под действием образующегося в стареющих листьях фитогормона оболочки клеток отделительного слоя частично растворяются, и листья остаются висющими на проводящих пучках. Достаточно небольшого механического воздействия, чтобы проводящие пучки порвались и лист отделился. Опадение листьев происходит под действием собственного веса, но значительно усиливается при порывах ветра и под ударами капель дождя. После отделения листа на поверхности стебля образуется рубец, покрытый слоем *пробки*.

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите о внутреннем строении листа.
2. Схематично изобразите строение устьичного аппарата и объясните принцип его работы.

3. Каково значение углекислого газа и кислорода в жизнедеятельности растений?
4. От чего зависит интенсивность транспирации?
5. Какую роль играет листопад в жизни растений?

Глава 4. Размножение

§ 14. Размножение высших растений

Размножение — это общее свойство всех живых организмов. Размножение, т. е. воспроизведение себе подобных, обеспечивает непрерывность и преемственность жизни. В основе размножения лежит способность клетки к делению, а передача генетической информации обеспечивает материальную преемственность поколений любого вида. В процессе эволюции в природе возникло несколько способов размножения, каждый из которых имеет свои преимущества и свои недостатки. Все разнообразные типы размножения можно объединить в два основных — *бесполое* и *половое*.

Бесполое размножение. Бесполое размножение осуществляется без участия половых клеток и является наиболее древним типом размножения.

Существует несколько вариантов бесполого размножения растений.

Спорообразование. При спорообразовании в особых органах растения — *спорангиях* — образуются одноклеточные *споры* или *зооспоры*. Спорами размножается большинство водорослей, а из высших растений — моховидные, плауны, хвощи и папоротники, которые так и называют — высшие споровые растения. Зооспоры, в отличие от обычных спор, подвижны, имеют жгутики и характерны в основном для организмов, живущих в воде (водорослей).

Вегетативное размножение. Размножение, при котором новое растение может возникнуть из вегетативного органа или его части, называют *вегетативным размножением*. Оно основано на способности растений к регенерации и свойственно не только высшим, но и низшим растениям.

Среди многолетников почти все травянистые и многие деревянистые растения способны так или иначе к вегетативному размножению. Вегетативное размножение имеет большое значение и в естественных условиях, и в сельскохозяйственной практике:

— способствует воспроизведению, когда условия препятствуют семенному размножению;

— обеспечивает значительное увеличение числа особей и их расселение;

— дочерние особи сохраняют все свойства и признаки материнского растения без изменений.

Различают *естественное* и *искусственное* вегетативное размножение, между которыми нельзя провести резкую границу.

Естественное вегетативное размножение. В естественных природных условиях вегетативное размножение, как правило, происходит с помощью специализированных частей тела растения.

Выводковые почки. Некоторые растения способны образовывать почки, которые, опадая в воду или на благоприятную почву, дают начало новому растению. Почка является зачаточным побегом, следовательно, такое размножение можно считать одной из форм размножения при помощи побегов. Выводковыми почками размножаются многие дикорастущие растения (очиток, камнеломки, мятлик луговой). В комнатных условиях часто разводят бриофиллум, образующий выводковые почки на листьях (см. рис. 28). Растения, размножающиеся таким способом, называют *живородящими*¹. Распространены они в основном в полярных, высокогорных и степных местностях, где из-за краткости вегетационного периода семена не успевают вызреть.

Наземные ползучие укореняющиеся побеги. Многие растения образуют специализированные побеги: усы (земляника), плети (живучка), столоны (костяника). В узлах этих побегов при соприкосновении с влажной почвой развивается собственная корневая система, и формируются вертикальные наземные побеги.

Корневища. В узлах подземных корневищ на некотором расстоянии от материнского растения формируются придаточные корни и наземные побеги (см. рис. 30). В дальнейшем, когда старые корневища перегнивают, образуются несколько самостоятельных растений. В благоприятных услови-

¹ На самом деле это ложное живорождение. Настоящим живорождением называют способ размножения, при котором зародыш семени прорастает непосредственно на материнском растении. Такое истинное живорождение встречается у некоторых тропических растений.

ях растения с длинными корневищами очень быстро завоевывают новые площади и являются опасными сорняками (пырей ползучий).

Корневая поросль, или **корневые отпрыски**. Многие растения образуют надземные побеги из горизонтально растущих под землей корней (см. рис. 20, Д). Такой способностью обладают слива, малина, вишня, ежевика, осина, тополь, сирень и др. Кроме корневой существует и так называемая пневая поросль — образование у основания ствола из спящих или придаточных почек новых побегов. Как правило, это происходит, если дерево спилено или сильно повреждено. Первое время новые побеги живут за счет материнского растения, а затем формируют собственную корневую систему.

Клубни, луковицы. Клубни, служащие для вегетативного размножения, могут быть стеблевого и корневого происхождения, подземными и надземными¹. При размножении клубнями из глазков образуются новые побеги (картофель, топинамбур). Луковицами размножаются многие травянистые, в основном однодольные растения из семейств лилейных и амариллисовых (лилии, тюльпаны, гиацинты, нарциссы, лук, чеснок и др.). Размножение луковицами заключается в том, что взамен отмирающей материнской луковицы образуются несколько дочерних, каждая из которых дает начало новому растению.

Черенки. У многих видов побеги, отделенные от материнского растения, могут укореняться и давать начало новому растению. В естественных условиях это свойственно, например, иве ломкой, ветви которой легко обламываются ветром, падают на влажную почву, образуют корни и прорастают в новое растение.

Искусственное вегетативное размножение. При искусственном размножении используют все виды вегетативного размножения, встречающиеся в природе. Однако существуют и специальные дополнительные методы.

Листовые черенки. Сравнительно немногие растения (бегония, глоссиния, узумбарская фиалка) могут восстанавливаться из отрезанных листьев.

Деление куста. Разделение растения с побегами и корнями в продольном направлении на несколько частей, которые затем рассаживают (пионы, флоксы).

¹ Корневые клубни обычно называют корневыми шишками (орхидные, георгины).

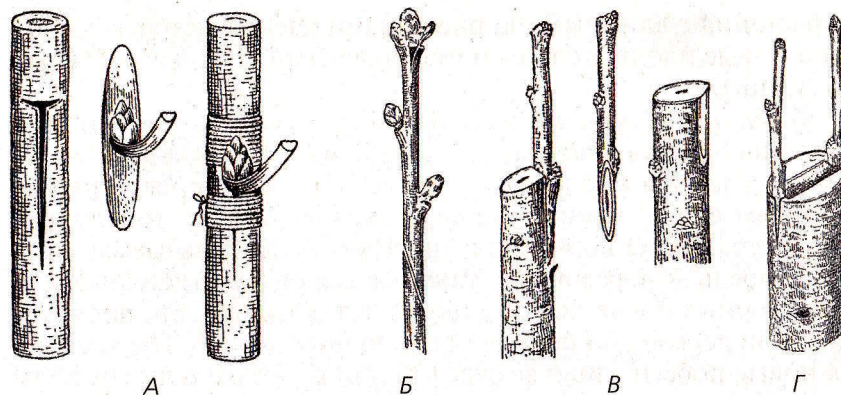


Рис. 48. Разные способы прививки:

А — окулировка; Б — обыкновенная копулировка; В — копулировка под кору; Г — копулировка в расщеп

Отводки. Нижние ветки растения (смородины, крыжовника) пригибают к земле, пришпиливают специальными деревянными шпильками и присыпают землей. Когда образуются придаточные корни, ветку-отводок отрезают от материнского куста и пересаживают. Способ похож на черенкование, только в данном случае укоренение происходит до отделения ветки.

Прививка. Метод основан на пересадке частей одного или нескольких растений на другое растение, имеющее корневую систему. Растение с собственной корневой системой называют **подвоем**, второе, которое сращивают с подвоем, — **привоем**. Существуют разные способы прививки (рис. 48). **Окулировка** — это прививка почкой (глазком). На небольшом расстоянии от почвы на стволе подвоя делают Т-образный разрез, отодвигают кору и под нее вставляют привой — срезанную почку вместе с плоским кусочком древесины. Затем на место операции накладывают плотную повязку. Обычно через 10—15 дней фрагменты срастаются. **Копулировка** — это прививка черенками. При одинаковой толщине подвоя и привоя на них делают косые срезы, прикладывают один к другому поверхностями срезов и накладывают повязку. Если подвой большего диаметра, черенок прививают в расщеп или под кору. **Аблактировку**, или **метод сближения**, можно использовать, если соединяемые растения растут рядом. На обоих растениях делают одинаковые по длине срезы коры, срезанные поверхности сближают, прикладывают друг к другу и туго забинтовывают вместе. В таком состоянии растения находятся все лето и зиму.

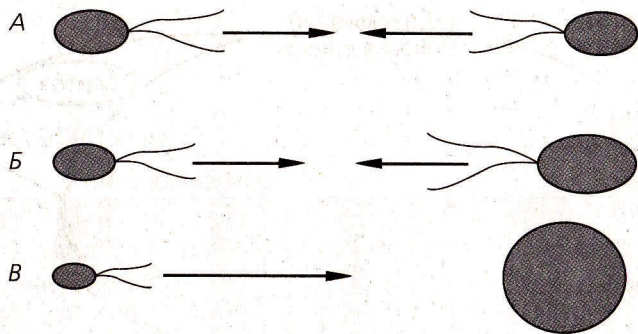


Рис. 49. Типы полового процесса: А — изогамия; Б — гетерогамия; В — оогамия

Культура клеток и тканей. В искусственных условиях возможно воспроизведение высшего растения из одной клетки, взятой из любой уже специализированной ткани. Этот способ размножения основан на уникальной особенности растительных клеток. В начале 60-х гг. XX в. впервые было показано, что клетки растений, даже после достижения зрелости и специализации, в подходящих условиях способны давать начало целому растению. Работа с культурами клеток и тканей открывает широкие возможности для селекции растений на клеточном уровне.

Половое размножение. Половое размножение — это процесс образования дочернего организма при участии половых клеток — *гамет*. В большинстве случаев новое поколение возникает в результате слияния двух специализированных половых клеток разных организмов. Существуют различные типы гамет, что и определяет различные типы полового процесса (рис. 49). Если гаметы морфологически сходны между собой, их называют *изогаметами*, а половой процесс — *изогамией*. Слияние различных по размеру гамет (*гетерогамет*), из которых обычно женская гамета крупнее и менее подвижна, нежели мужская, называют *гетерогамией*. У многих низших и у всех высших растений существует *оогамия* — слияние больших и неподвижных женских гамет (*яйцеклеток*) с мелкими и подвижными мужскими (*сперматозоидами*). У большинства растений гаметы формируются в особых органах — *гаметангиях*. Гаметангий высших растений, в котором образуется яйцеклетка, называют *архегонием*. Сперматозоиды образуются в *антеридиях*. У большинства семенных растений мужские гаметы в процессе эволюции утратили жгутики

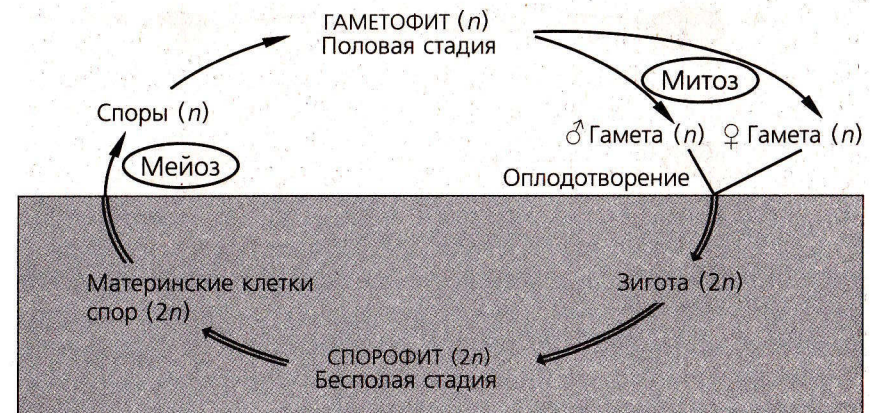


Рис. 50. Чередование поколений спорофита и гаметофита в жизненном цикле растений (схематичное изображение)

и способны только к пассивному передвижению. Такие мужские гаметы называют *спермиями*.

Чередование поколений. В жизненном цикле каждого растения, имеющего половое размножение, происходит смена ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Если органы полового и бесполого размножения образуются на разных растениях, имеет место чередование поколений — полового и бесполого. Происходит последовательная смена двух типов организмов: гаплоидное поколение (*гаметофит*) и диплоидное поколение (*спорофит*) поочередно сменяют друг друга (рис. 50). Половое гаплоидное поколение, образующее в половых органах гаметы, называют гаметофитом, так как оно способно к половому размножению. На гаметофитах образуются половые органы — *гаметангии*, в которых в процессе митоза формируются гаплоидные *гаметы*. Сливаясь, гаметы образуют диплоидную зиготу, из которой вырастает бесполое диплоидное поколение — спорофит. На спорофите в спорангиях в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Из спор вырастают гаплоидные гаметофиты, т. е. происходит возврат к гаплоидному поколению. Таким образом, чередование поколений сопровождается также чередованием пloidности.

Вопросы для повторения и задания

1. Какие типы размножения встречаются у растений?
2. На чем основана способность растений к вегетативному размножению?

3. В чем отличие естественного вегетативного размножения от искусственного?
4. Какие особенности естественного вегетативного размножения сделали многие растения трудноискоренимыми сорняками?
5. Как размножаются в природе земляника, ландыш, дикие виды лука?
6. Чем отличается черенок от отводка?
7. В чем заключается чередование полового и бесполого поколений у растений?
8. Что образуется на гаметофите и что — на спорофите?

Глава 5. Водоросли

§ 15. Водоросли: общая характеристика

Водоросли представляют большую группу разнообразных организмов, неоднородных по своему строению и происхождению и не образующих единый таксон. Водоросли эволюционировали в водной среде и в основном в ней и остались. Само название этой группы говорит о водном обитании ее представителей, хотя существуют водоросли, освоившие наземную среду.

Жизнь в воде обеспечивает относительно стабильные условия для большинства клеток организма. Освещенность, температурный режим, химический состав окружающей воды — равные условия не стимулируют дифференциацию клеток тела. Поэтому большинство водорослей не имеют выраженных тканей и их тело не расчленено на вегетативные органы. Такое относительно недифференцированное тело называют *талломом* или *слоевищем*.

Свет, проходя через толщу воды, постепенно рассеивается, поэтому водоросли, обитающие на разных глубинах, обладают различным набором пигментов. Значительно возрастает роль вспомогательных пигментов, появление которых маскирует основной фотосинтетический пигмент — хлорофилл. В результате вместо характерной для растений зеленой окраски водоросли могут иметь и другие цвета. Большинство водорослей — фотосинтезирующие автотрофы. Однако существуют также бесцветные водоросли, которые питаются гетеротрофно.

Положение водорослей в современной системе органического мира весьма неоднозначно. Синезеленые водоросли

(цианобактерии), будучи прокариотами, находятся в царстве Бактерии, эукариотные группы водорослей — в царстве Растения. Существуют также эукариотные водоросли, которых альгологи в настоящее время выводят из царства растений.

Местообитание водорослей. Несмотря на то что водоросли возникли и развивались в воде, в настоящее время они встречаются повсеместно, где есть минимальное увлажнение. Одни из них ведут прикрепленный образ жизни, другие пассивно или активно перемещаются в толще воды. В зависимости от местообитания различают следующие экологические группы водорослей: *пресноводные водоросли*, *водоросли морей и океанов*, *водоросли ледников*, *водоросли термальных источников*, *наземные водоросли* (обитающие на поверхности почвы, на скалах и камнях, на стволах деревьев и постройках человека), *почвенные водоросли* (живущие в почве). Водоросли, встречающиеся в водоемах, в свою очередь, подразделяют на *бентосные* (донные) водоросли, которые прикрепляются ко дну, подводным камням, затонувшим предметам, и *планктонные* (свободноплавающие).

Особенности строения. Клетки водорослей имеют разнообразное строение, например клетки зеленых водорослей сходны по строению с растительной клеткой. В состав клеточной стенки входят *целлюлоза* и *пектиновые вещества*, основным запасным питательным веществом служит *крахмал*, хотя у некоторых водорослей встречается гликоген, а еще более редко — жиры. Хлоропласты¹ содержат пигменты (*хлорофиллы*, *каротиноиды* и др.), комбинация которых обуславливает окраску водорослей. В хлоропластах многих водорослей имеются особые образования — *пиреноиды*, содержащие основной фермент темновой фазы фотосинтеза.

Морфологическое разнообразие водорослей огромно: от микроскопических одноклеточных до сложно организованных, достигающих в длину десятков метров. В зависимости от степени сложности строения тела водорослей выделяют несколько типов их морфологической организации.

Одноклеточные и колониальные водоросли. Амебодная структура. Водоросли, не имеющие плотной клеточной стенки и поэтому не способные сохранять постоянную

¹ Во многих учебниках хлоропласты водорослей называют хроматофорами. Однако в современной альгологии (науке о водорослях) этот термин не употребляется.

форму тела. Такая структура присуща, например, некоторым представителям золотистых и желтозеленых водорослей.

Монадная структура. Большинство водорослей этой группы обладают жгутиками и стигмой и способны к активному передвижению. Типичным представителем является хламидомонада (зеленые водоросли).

Коккоидная структура. Имеют клеточную стенку и постоянную форму тела. Органоиды передвижения отсутствуют (жгутиков нет), поэтому такие водоросли пассивно переносятся течением воды. Представитель — хлорелла (зеленые водоросли).

Многоклеточные водоросли. Нитчатая структура. Тело водоросли представляет собой одиночную или разветвленную нить, свободно плавающую или прикрепленную к субстрату. Деление клеток происходит только в одной плоскости, поэтому слои клеток не образуются. Клетки не имеют жгутиков и часто бывают связаны между собой плазмодесмами. Если водоросль ведет прикрепленный образ жизни, нижняя клетка нити, как правило, превращается в ризоид, служащий для фиксации.

Пластинчатая структура. Образуется, если клетки обладают способностью к делению в различных плоскостях. При делении в двух плоскостях образуется однослойная пластинка, при делении в трех взаимно перпендикулярных плоскостях — многослойная пластинка. Водоросли, обладающие пластинчатой структурой, как правило, наиболее сложно организованы (бурые водоросли). В их талломе уже существует дифференциация клеток, что позволяет говорить о появлении у них нескольких типов тканей.

Неклеточное строение. Сифональная структура. Таллом образован одной гигантской многоядерной клеткой, имеющей самые разнообразные формы: от сложно расчлененной структуры, напоминающей листостебельное растение (зеленая водоросль каулерпа), до ветвящихся нитей или шара.

Размножение водорослей. Водоросли размножаются различными способами.

Бесполое размножение. Происходит без образования специализированных половых клеток (*гамет*) и для его осуществления необходим только один организм. Новая особь развивается из одной или нескольких соматических (неполовых) клеток материнского организма и является его абсолютной копией. Бесполое размножение является наиболее древ-

ней формой размножения, поэтому у водорослей оно широко распространено.

Существует несколько типов бесполого размножения.

Вегетативное размножение. Некоторые одноклеточные водоросли, не имеющие клеточной стенки, — *деление клетки надвое*; колониальные формы — *распад колоний*; многоклеточные водоросли — *фрагментация и распад нитей*.

Многие водоросли для вегетативного размножения образуют *специальные структуры*. Некоторые бурые водоросли образуют на талломах так называемые «веточки», которые, обламываясь, дают начало новым слоевищам. У харовых водорослей на ризоидах образуются клубеньки, которые после периода покоя прорастают в новое растение.

Спорообразование. Споры развиваются в специальных клетках, называемых *спорангиями*. Подвижные споры, обладающие жгутиками, называют *зооспорами*, неподвижные с плотной оболочкой — *апланоспорами*.

Половое размножение. Процесс образования дочернего организма в результате слияния двух клеток, имеющих гаплоидный набор хромосом данного вида. В результате образуется диплоидная клетка — зигота, из которой развивается новая водоросль или формируются зооспоры.

Хологамия. Слияние двух одноклеточных подвижных особей.

Конъюгация. Слияние протопластов двух вегетативных клеток. Встречается у некоторых зеленых водорослей, ведущих неподвижный образ жизни.

Половое размножение с образованием гамет. Слияние клеток, специализированных для полового размножения, — гамет, которые образуются в половых органах — *гаметангиях*. За исключением харовых, у всех остальных водорослей органы полового размножения одноклеточные. В зависимости от строения сливающихся гамет различают три типа полового размножения — *изогамия*, *гетерогамия* и *оогамия*.

Изогамия. Слияние двух подвижных гамет, одинаковых по строению и форме. Если сливающиеся гаметы образуются на одной особи, такие водоросли называют *гомоталличными*, если на разных — *гетероталличными*.

Гетерогамия. Слияние подвижных гамет, сходных по форме, но различающихся по размерам.

Оогамия. Наиболее высокоорганизованный тип полового размножения. Сливается неподвижная крупная гамета —

яйцеклетка с более мелким подвижным *сперматозоидом*. Яйцеклетки водорослей образуются в *оогониях*, сперматозоиды — в *антеридиях*. Если яйцеклетки и сперматозоиды образуются на разных талломах, такие формы водорослей называют двудомными, если на одном — однодомными.

Чередование поколений у водорослей. У некоторых наиболее высоко организованных водорослей, таких как, например, ламинария, наблюдается ярко выраженное чередование поколений — явление, свойственное высшим растениям. У большинства водорослей в цикле развития *доминирует гаплоидный организм*, а диплоидная стадия представлена только зиготой. Первое деление зиготы в начале ее прорастания происходит по типу мейоза. В результате или образуются гаплоидные зооспоры, каждая из которых дает начало новой особи, или некоторые ядра редуцируются, а из оставшихся гаплоидных клеток образуются новые особи.

Вопросы для повторения и задания

1. Что представляет собой тело большинства водорослей?
2. Расскажите о возможных типах морфологической организации водорослей.
3. Какие типы бесполого размножения характерны для водорослей?
4. В чем отличия изо-, гетеро- и оогамии?
5. Какое поколение доминирует у большинства водорослей в жизненном цикле?

§ 16. Многообразие и значение водорослей

Отдельные группы водорослей отличаются друг от друга строением клетки и таллома, биохимическими свойствами (набором пигментов, составом клеточной стенки, типом запасных веществ), особенностями процессов жизнедеятельности. Полагают, что существующие в настоящее время группы возникли от разных предковых форм и эволюционировали независимо друг от друга.

Зеленые водоросли. Наиболее крупная группа водорослей, насчитывающая около 17 тыс. видов, отличающихся строением и размерами. Для представителей этой группы характерна зеленая окраска, так как среди их пигментов преобладают хло-

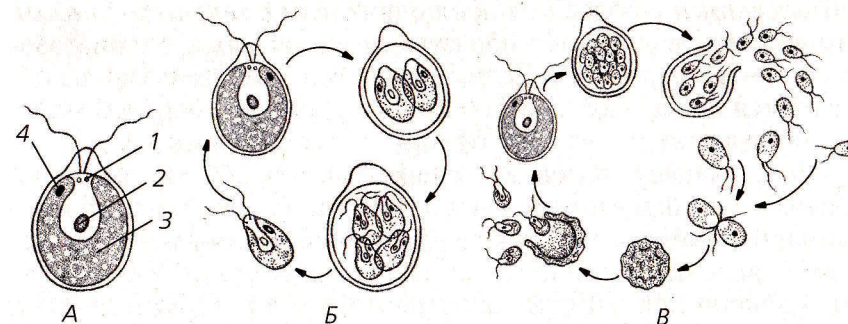


Рис. 51. Хламидомонада: А — строение; Б — бесполое размножение; В — половое размножение (пояснения в тексте); 1 — сократительные вакуоли; 2 — ядро; 3 — хлоропласт; 4 — стигма

рофиллы. В хлоропластах присутствуют, как и у высших растений, хлорофиллы *a* и *b*, а также каротины и ксантофиллы. Клеточная стенка образована целлюлозой и пектиновыми веществами. Запасное вещество — крахмал, реже масло. Зеленые водоросли в основном обитают в пресных водоемах, однако встречаются также морские, наземные и почвенные виды.

Одноклеточные зеленые водоросли. Для большинства одноклеточных зеленых водорослей характерны монадная и коккоидная морфологические структуры.

Хламидомонада. Подвижные клетки грушевидной формы, на переднем конце которых расположены два одинаковых жгутика (рис. 51). Прозрачная оболочка состоит из гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Большую часть клетки занимает чашевидный хлоропласт. В углублении чаши хлоропласта расположено ядро. В передней части клетки, в хлоропласте, находится глазок (стигма): хламидомонада обладает положительным фототаксисом, т. е. перемещается в сторону источника света¹. На переднем конце клетки имеются две пульсирующие вакуоли, выделяющие избыток воды.

Хламидомонада является миксотрофом: наряду с фотосинтезом клетки способны поглощать растворенные в воде органические вещества, способствуя очищению загрязненных вод. Распространена в мелких пресных водоемах.

¹ В настоящее время показано, что стигма не является фоторецептором. Предполагают, что стигма, вероятно, выполняет функцию фильтра или линзы, фокусирующей лучи света на фоторецепторе, находящемся в мембране клетки.

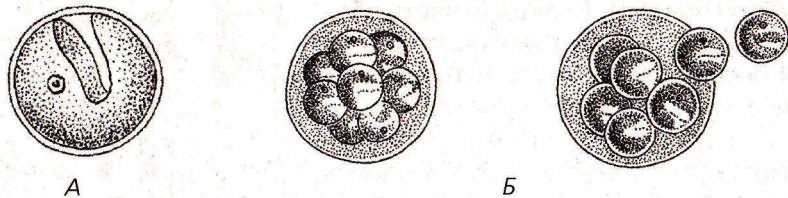


Рис. 52. Хлорелла: А — строение; Б — бесполое размножение

Размножается хламидомонада бесполым и половым путем.

Бесполое размножение. Материнская клетка теряет жгутики, становится неподвижной и последовательно митотически делится, образуя внутри клеточной оболочки от двух до восьми двужгутиковых зооспор. После разрыва материнской оболочки споры выходят в воду. Через некоторое время клетки достигают до размеров взрослой особи и в свою очередь приступают к бесполому размножению.

Половое размножение. Под оболочкой материнской клетки развиваются гаметы. Они выходят из материнской оболочки и сливаются попарно с гаметами других особей. Образуется диплоидная зигота, которая покрывается плотной оболочкой и переживает неблагоприятные условия (зимует). При наступлении благоприятных условий зигота претерпевает редукционное деление, в результате которого образуются четыре молодые гаплоидные хламидомонады.

Хлорелла. Микроскопическая зеленая водоросль. Обитает не только в воде, но и на сырой почве, стволах деревьев, где образует скопление в виде зеленого налета. Клетка шаровидной формы, покрыта плотной целлюлозной оболочкой (рис. 52). В цитоплазме расположен крупный хлоропласт, придающий водоросли зеленый цвет. Сtigмы и жгутиков нет, клетки неподвижны. Размножается только бесполым путем с помощью округлых неподвижных спор. Хлорелла обладает интенсивным фотосинтезом и очень быстро размножается, поэтому является удобным объектом научных исследований.

Многоклеточные зеленые водоросли. К этой группе относятся нитчатые и пластинчатые формы, обитающие в пресных и морских водоемах.

Спирогира. В прудах и речных заводях основную массу зеленой тины образуют скопления нитчатой водоросли спирогиры. Неветвящиеся нити образованы цепочкой крупных цилиндрических клеток, покрытых целлюлозной оболочкой и

слизью (рис. 53). Большую часть объема клетки занимает центрально расположенная вакуоль с клеточным соком. Крупное ядро с четко выраженным ядрышком «подвешено» на цитоплазматических тяжах. Хлоропласт имеет вид спирально закрученной ленты, расположенной в пристенном слое цитоплазмы; причем в одной клетке может одновременно находиться несколько таких лент. Рост нити в длину осуществляется за счет поперечного деления клеток.

Размножается спирогира и бесполым, и половым путем.

Бесполое размножение. Бесполое размножение осуществляется путем фрагментации нити. При этом каждый фрагмент дает начало новому организму.

Половое размножение. Спирогире свойствен особый тип полового процесса — конъюгация. Две нити располагаются параллельно друг другу и обволакиваются слизью. Затем расположенные напротив друг друга клетки двух нитей образуют выросты, которые соединяются, превращаясь в сквозной канал. Формируется структура, напоминающая лестницу. Содержимое одной клетки перетекает в клетку, расположенную напротив, ядра двух клеток сливаются, и образуется диплоидная зигота. Она одевается толстой оболочкой и превращается в зимующую стадию. После периода покоя зигота претерпевает мейотическое деление, при этом три из четырех образующихся ядер редуцируются. Оставшаяся гаплоидная клетка дает начало новой нити спирогиры.

Красные водоросли (Багрянки). Многочисленная группа (до 6 тыс. видов) в основном морских обитателей. Внешне красные водоросли очень разнообразны: есть одноклеточные, колониальные и многоклеточные (нитчатые, пластинчатые); расчлененные талломы некоторых напоминают кораллы или вегетативные органы высших растений (рис. 54). Многоклеточные формы прикрепляются к камням и ракушкам. Характерная черта всех красных водорослей — отсутствие в жизненном цикле жгутиковых стадий.

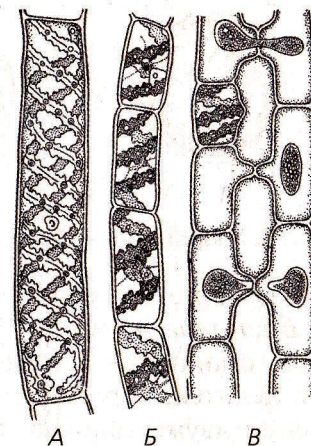


Рис. 53. Спирогира: А — клетка спирогиры с тремя спиральными хлоропластами; Б — нить спирогиры; В — конъюгация спирогиры

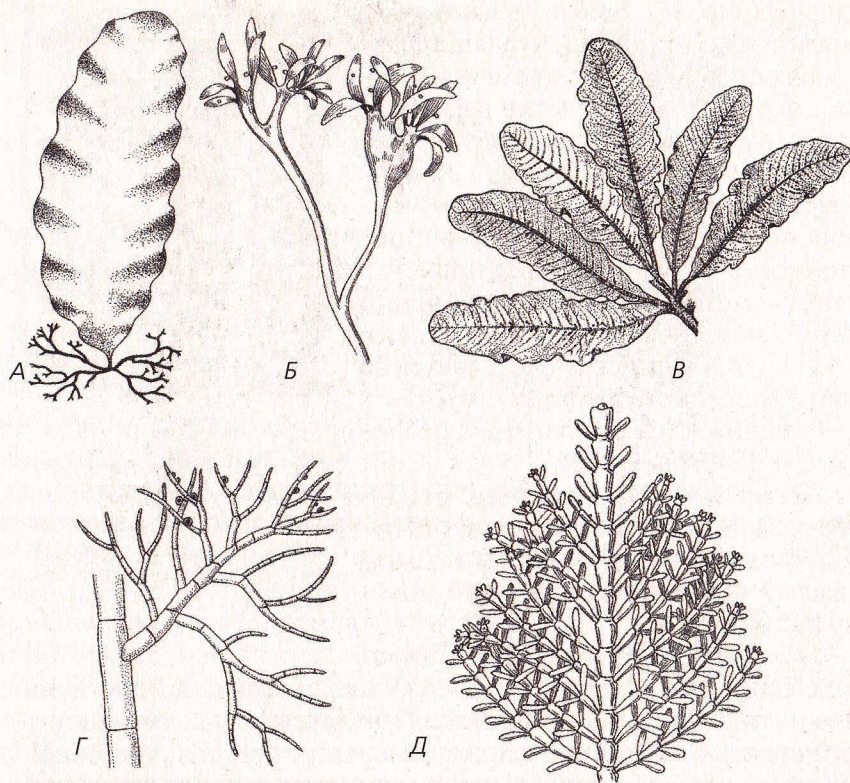


Рис. 54. Красные водоросли: А — порфира; Б — филлофора; В — делессерия; Г — каллитамниона; Д — кораллина

Окраска водорослей (от розовой до темно-красной) определяется своеобразным набором пигментов: хлорофилл *a*, каротиноиды, а также пигменты из группы фикобилинов: фикоцианины и аллофикоцианин (синие пигменты) и фикоэритрины (красные). Благодаря наличию красных пигментов водоросли этой группы могут поселяться на значительной глубине (до 200 м и глубже), не доступной для большинства других водорослей.

Запасные вещества — липиды и особый полисахарид — багрянковый крахмал, который откладывается в цитоплазме вне хлоропластов. В состав оболочки входят целлюлоза и пектиновые вещества, основное из которых — агар.

Размножаются красные водоросли и бесполом, и половым путем.

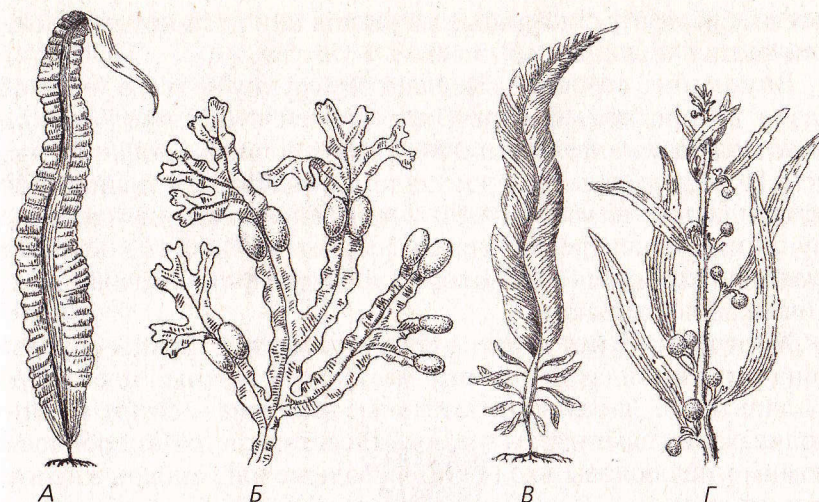


Рис. 55. Бурые водоросли: А — ламинария; Б — фукус; В — алария съедобная; Г — саргассум

Бесполое размножение. Для одноклеточных и колониальных форм характерно вегетативное размножение. Сложно организованные многоклеточные формы размножаются спорами.

Половое размножение. Половой процесс багрянок — оогамия — отличается от полового размножения большинства других водорослей. На растении-гаметофите образуются мужские и женские половые клетки, причем мужские гаметы лишены жгутиков. Женские гаметы остаются на водоросли, а мужские гаметы пассивно переносятся током воды к женскому половому органу, где и происходит оплодотворение.

Бурые водоросли¹. Подавляющее большинство бурых водорослей (около 1,5 тыс. видов) — многоклеточные морские организмы. Таллом примитивных форм представлен однорядными или многорядными нитями, у высокоорганизованных форма слоевища очень разнообразна, а размер может достигать нескольких десятков метров (рис. 55). Тело бурых водорослей расчленено на части, внешне похожие на вегетативные органы высших растений: ризоиды, напоминающие корни, «ствол» и «листовые» пластинки. В талломе у некоторых водорослей имеются воздушные пузыри, удерживающие пластинки и «стволы» в вертикальном положении. Бурые водоросли прикрепля-

¹ В настоящее время, основываясь на особенностях строения и жизнедеятельности, бурые водоросли выводят из царства Растения.

ются к субстрату с помощью ризоидов или расширенной нижней части слоевища — *базального диска*.

Внутреннее строение выделяет эту группу из всего многообразия водорослей. У бурых водорослей существует *дифференциация клеток*, что позволяет говорить о наличии тканей. Поверхностные клетки талломов содержат большое число хлоропластов и выполняют в основном ассимиляционную функцию. В центре находятся бесцветные клетки, основные функции которых — транспорт продуктов фотосинтеза и механическая поддержка.

Желтовато-бурая окраска водорослей этой группы обусловлена каротиноидами, которые маскируют зеленый цвет хлорофиллов *a* и *c*. Запасные питательные вещества — спирт маннит, полисахарид ламинарин и жиры. В состав клеточной оболочки помимо целлюлозы входят производные альгиновой кислоты (альгинаты).

У бурых водорослей встречаются все формы размножения.

Бесполое размножение. Вегетативное размножение у этой группы водорослей наблюдается редко. При спорообразовании гаплоидные подвижные зооспоры развиваются на диплоидном спорофите.

Половое размножение. У бурых водорослей встречаются все три типа полового размножения: изогамия, гетерогамия, оогамия.

У многих представителей в жизненном цикле наблюдается чередование бесполого и полового поколения, при этом гаметофит и спорофит различаются по строению, форме, размерам. Рассмотрим, как происходит чередование поколений у ламинарии (морской капусты) (рис. 56). Спорофит ламинарии — это крупное (от 1—5 до 20 м) растение, прикрепленное к субстрату. Таллом состоит из простой или рассеченной пластины и «стволика» с ризоидами или базальным диском в основании. На зрелом спорофите в спорангии в результате редукционного деления (мейоза) образуются гаплоидные зооспоры, из которых вырастают гаметофиты. В половых органах на мужских гаметофитах образуются сперматозоиды, на женских гаметофитах — яйцеклетки. После оплодотворения зигота развивается в диплоидную стадию — спорофит.

Значение водорослей. Велико значение водорослей в формировании современной биосферы. Донные отложения в виде массивов горных пород — это результат бурного развития водорослей в предшествующие периоды истории Земли. Все

современные растения суши произошли от древних зеленых водорослей. Однако и в настоящее время водоросли имеют большое значение для природы и человечества.

1. Выделяют большое количество кислорода.
2. В водных экосистемах являются основными продуцентами первичной биомассы.
3. Наряду с кораллами участвуют в образовании рифов (красные водоросли).
4. Заросли водорослей — место обитания многих водных животных.
5. Участвуют в формировании структуры и плодородия почв.

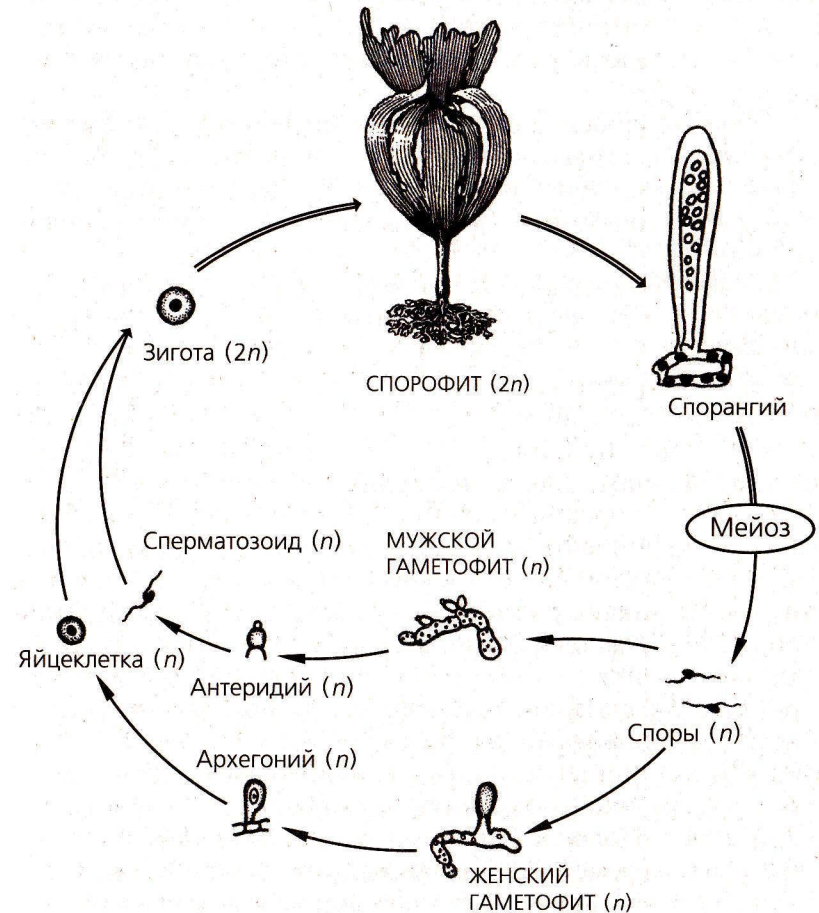


Рис. 56. Жизненный цикл ламинарии

6. Отдельные виды водорослей употребляют в пищу (ламинария, красная водоросль порфира, ульва). Многие виды успешно культивируют.

7. Из красных водорослей добывают агар-агар, который используют в пищевой промышленности для приготовления желе, мармелада, пастилы и других продуктов, при производстве бумаги, в микробиологических лабораториях (для приготовления питательных сред).

8. Из бурых водорослей получают альгинаты, которые применяют в пищевой промышленности.

9. Многие водоросли (ламинария, фукус) в прибрежных районах используют в качестве удобрения и на корм скоту.

10. Некоторые водоросли применяют в медицине при лечении ряда заболеваний (кашля, подагры, зоба). Из бурых водорослей изготавливают препараты для выведения радионуклидов.

11. Многие водоросли служат удобными модельными объектами для научных исследований в области клеточной и генной инженерии, биофизики, цитологии, физиологии.

12. Некоторые водоросли используют для очистки сточных вод и в качестве индикаторов загрязнения водоемов.

13. Образуют ассоциации с различными организмами: с рифообразующими кораллами, с грибами (лишайники).

14. Высокая скорость размножения микроскопических водорослей может стать причиной серьезных экологических нарушений (цветение воды).

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите о строении одноклеточных зеленых водорослей.
2. Как осуществляется половое размножение у спирогиры?
3. Почему красные водоросли могут обитать на больших глубинах?
4. В чем отличие полового размножения багрянок от полового размножения других водорослей?
5. Охарактеризуйте строение бурых водорослей.
6. Расскажите о чередовании поколений на примере ламинарии.
7. В чем состоит значение водорослей?

Глава 6. Высшие споровые растения

§ 17. Отдел Моховидные

Общая характеристика. Моховидные, или мхи, — это вечнозеленые сравнительно просто организованные травянистые, в основном многолетние растения. В современной флоре их насчитывают около 25 тыс. видов.

Происхождение моховидных до сих пор окончательно не выяснено. Их хорошо сохранившиеся остатки обнаружены в отложениях каменноугольного периода. Однако высокая степень развития мхов в тот период свидетельствует о том, что предковые формы моховидных появились на Земле гораздо раньше. Большинство современных ученых считают, что моховидные ведут свое начало от некой неустановленной группы водорослей. Являясь наиболее примитивной группой современных высших растений, мхи представляют собой тупиковую ветвь эволюции.

Современные моховидные предпочитают влажные места обитания преимущественно умеренного климата: болота, леса, тундру, высокогорье.

Отдел объединяет три класса: Антоцеротовые, Печеночники, Листостебельные мхи (рис. 57).

Тело низкоорганизованных мхов (антоцеротовых и некоторых печеночников) представляет собой слоевище, имеющее форму листка, пластинки или розетки, плотно прилегающее к субстрату.

У более высокоорганизованных мхов тело расчленено на органы — *стебель* и *листья*. Корней моховидные не имеют, к субстрату прикрепляются нитевидными *ризоидами*. Поглощение воды и растворенных минеральных веществ осуществляется не только ризоидами, но и всей поверхностью тела. Этому способствует практически полное отсутствие на поверхности защитной кутикулы.

Анатомическое строение моховидных очень разнообразно. Дифференциация клеток, свойственная всем высшим растениям, приводит к появлению тканей, правда, еще очень слабо выраженных. Например, у маршанции (класс Печеночники) верхняя сторона пластинчатого слоевища представляет собой эпидерму, под которой в особых камерах находятся фотосинтезирующие клетки, а нижняя сторона состоит из паренхимных клеток и эпидермы, образующей ризоиды. У сложноор-

ганизованных листостебельных мхов имеется хорошо выраженная ассимиляционная ткань, но покровные, проводящие и механические ткани развиты еще недостаточно хорошо.

Жизненный цикл. Моховидные — это единственный отдел высших растений, у которых в жизненном цикле *доминирует гаметофит*. Vegetативное тело моховидных, т. е. то зеленое растение, которое мы называем мхом, является гаплоидным гаметофитом, а спорофит занимает подчиненное положение, развиваясь на гаметофите. Поэтому вегетативные органы мхов (листья, стебель) не могут считаться истинными — они не гомологичны настоящим органам спорофитов остальных высших растений.

На гаметофите моховидных формируются половые органы — женские (архегии) и мужские (антеридии) (рис. 58). У пече-

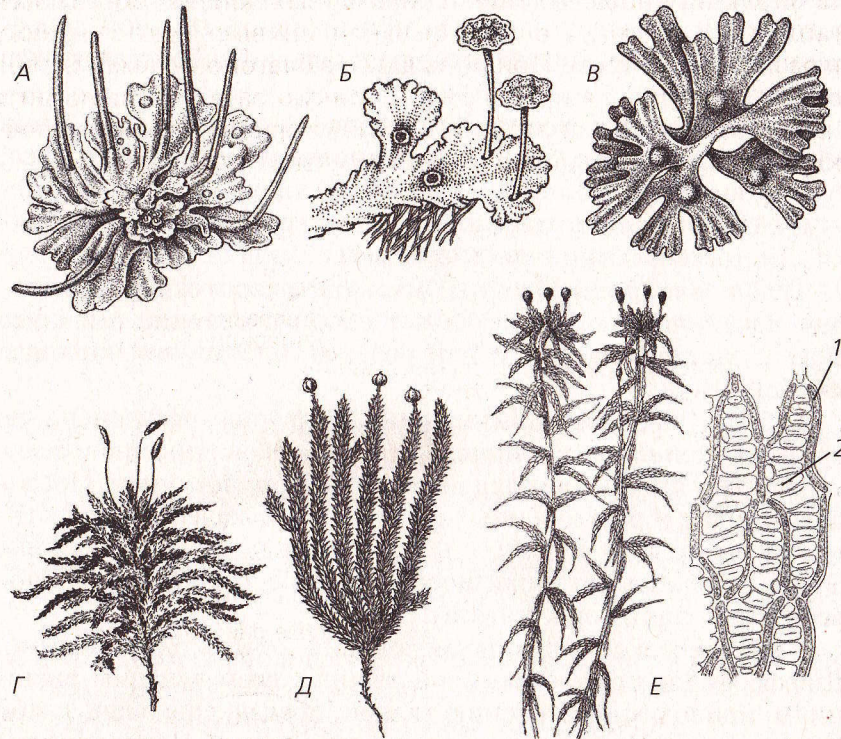


Рис. 57. Моховидные: *A* — антоцерос (класс Антоцеротовые); *B* — маршанция (класс Печеночники); *B* — риччия (класс Печеночники); *Г* — климациум (класс Листостебельные); *Д* — андрея (класс Листостебельные); *Е* — сфагнум (класс Листостебельные), общий вид и микроскопическое строение листа; *1* — хлорофиллоносные клетки; *2* — мертвые водоносные клетки

ночника маршанции и листостебельного мха кукушкина льна архегонии и антеридии развиваются на разных растениях. Обычно половые органы располагаются группами и окружены различными защитными образованиями. В каждом колбообразном архегонии образуется одна яйцеклетка, а в антеридии — большое число подвижных двужгутиковых сперматозоидов. Для оплодотворения необходимо наличие воды. В сырую погоду (дождь, роса) сперматозоиды, перемещаясь по воде, проникают внутрь архегония и оплодотворяют яйцеклетку. Из образовавшейся зиготы вырастает спорофит. В типичном случае спорофит состоит из коробочки (спorangия), ножки и присоски (гаустории). Присоска глубоко внедряется в ткань гаметофита, из которого спорофит получает все необходимые для развития питательные вещества. Внутри спorangия в результате редукционного деления спорогенных клеток образуются гаплоидные споры. После созревания они высыпаются наружу и разносятся ветром. При попадании в благоприятные условия спора прорастает в протонему — тонкую разветвленную нить или пластинку. На протонеме в виде бугорков образуются почки, из которых развиваются гаметофиты.



Рис. 58. Жизненный цикл моховидных

Класс Листостебельные мхи. Это наиболее крупный класс в отделе. Его представители встречаются почти повсеместно, образуя сплошной зеленый ковер в хвойных лесах. Рассмотрим более подробно особенности строения и жизненный цикл некоторых представителей этого класса.

Кукушкин лен обыкновенный (подкласс Зеленые мхи). Многолетнее растение, широко распространенное во влажных хвойных лесах и по окраинам болот. Гаметофит — листостебельное растение. Стебель прямостоячий, неветвящийся, высотой до 30 см. В центре стебля расположен слабо дифференцированный проводящий пучок. Стебель густо покрыт линейно-ланцетными листьями. Нижняя часть стебля — темно-коричневая, на ней расположены ризоиды.

Кукушкин лен — растение двудомное, т. е. архегонии и антеридии развиваются на верхушках стеблей разных растений (рис. 59). Скопления архегониев и антеридиев окружены листьями, по форме и окраске отличающимися от остальных фотосинтезирующих листьев растения. После созревания гамет при наличии воды сперматозоиды выходят из антеридия и перемещаются к архегонии. Один из них проникает внутрь архегонии и оплодотворяет яйцеклетку. Из образовавшейся зиготы на женском гаметофите вырастает диплоидный спорофит. Он состоит из гаустории, внедряющейся в ткань гаметофита, ножки и коробочки, прикрытой сверху заостренным волосистым колпачком. Коробочка состоит из двух частей: урночки и крышечки. В полости коробочки расположен спорангий, из клеток которого в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Высыпаясь из коробочки, споры прорастают в нитчатую зеленую протонему, на которой закладываются почки. Из почки развивается листостебельный гаметофит.

Гаметофит кукушкина льна способен также к вегетативному размножению.

Сфагнум (подкласс Сфагновые мхи). В нашей стране встречается 42 вида сфагнумов. Желтовато-зеленые, желтые, бурые растения образуют сплошной покров на болотах, в тундре, во влажных лесах. Стебли сфагновых мхов прямостоячие, пучковидно ветвящиеся, покрытые мелкими листочками. На верхушке растения ветви укорочены и образуют плотную головку. Ни ризоидов, ни проводящих пучков стебли сфагнума не имеют. Всасывание воды осуществляется всей поверхностью тела. Листья однослойные, расположены мутовчато, состоят из клеток двух типов: зеленых хлорофиллоносных и расположенных между ними крупных бесцветных мертвых водо-

носных клеток (см. рис. 57, *E*). Через поры в оболочках водоносные клетки впитывают воду. Число водоносных клеток у сфагнума столь велико, что он может поглощать воды в 25—40 раз больше своего сухого веса. Сфагнум нарастает верхушкой (до 3 см в год). Нижняя часть побега, расположенная в воде, постепенно отмирает и медленно разлагается при малом доступе кислорода. В результате образуется торф. Гниению также препятствует карболовая кислота, которую образует сфагнум.

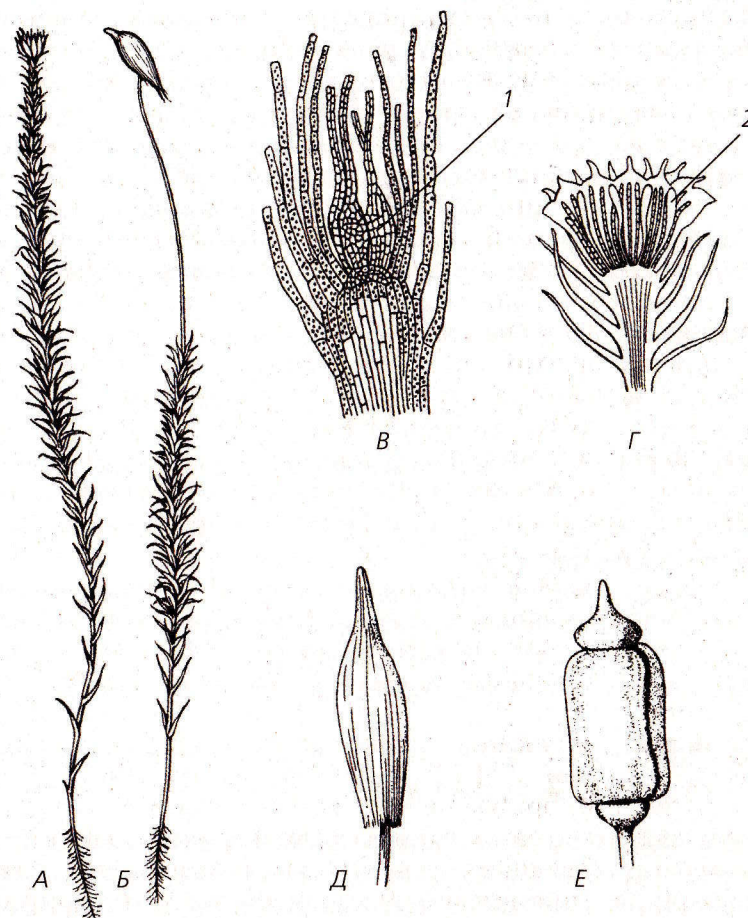


Рис. 59. Кукушкин лен (класс Листостебельные): *A* — мужской гаметофит, общий вид; *B* — женский гаметофит со спорофитом, общий вид; *B'* — верхушка женского гаметофита; *G* — верхушка мужского гаметофита; *D* — спорангий с колпачком; *E* — он же без колпачка; *1* — архегоний; *2* — антеридий

В отличие от кукушкина льна, сфагнум — однодомное растение, т. е. архегонии и антеридии образуются на одном гаметофите.

Значение моховидных.

1. Одни из первых (наряду с лишайниками) заселяют голые скалы и другие места, в которых нет никакой растительности.

2. Участвуют в почвообразовании.

3. Участвуют в регуляции водного баланса, так как способны задерживать воду.

4. Обеспечивают образование торфа, который используется в качестве удобрения и для улучшения свойств тяжелых глинистых почв; в качестве топлива; как сырье для промышленного производства древесного спирта, воска, карболовой кислоты, смолы и других соединений; в качестве теплоизолирующего материала в строительстве; в грязелечении.

5. Сфагнум обладает бактерицидными свойствами и хорошо впитывает влагу, что позволило использовать его во время Второй мировой войны в качестве перевязочного материала.

Вопросы для повторения и задания

1. Какое поколение преобладает в жизненном цикле моховидных?
2. Чем отличается строение гаметофитов печеночников и листостебельных мхов?
3. Какие условия необходимы для осуществления оплодотворения у моховидных?
4. Опишите строение типичного спорофита моховидных. Откуда спорофит получает питательные вещества?
5. Расскажите о цикле развития кукушкиного льна.
6. Каково значение мхов в природе и жизни человека?

§ 18. Папоротникообразные: общая характеристика.

Отдел Плауновидные

Общая характеристика папоротникообразных. Современные папоротникообразные объединяют три отдела высших споровых растений: Плауновидные, Хвощевидные и Папоротниковидные. Считают, что высшие растения произошли от древних зеленых пресноводных водорослей, приспособившихся к жизни на суше. Неизвестно, как выглядели непосредственные предки высших растений. Их происхождение связывают с риниофитами (псилофитами) — растениями, не расчлененными

на вегетативные органы. Палеоботанические находки этих растений, появившихся в силуре и вымерших в девоне, позволили разработать оригинальную гипотезу происхождения морфологически сложно устроенных современных растений. В настоящее время папоротникообразные, широко распространенные по земному шару, представлены главным образом травянистыми растениями. Большинство древовидных плаунов, хвощей и гигантских папоротников вымерло, образовав запасы каменного угля.

В жизненном цикле всех папоротникообразных *преобладает спорофит*. Обычно это многолетнее растение, обладающее дифференцированными тканями и имеющее расчлененное *корневище* с придаточными сильно укороченными *корнями, стебель и листья*.

Спорофиты всех папоротникообразных имеют развитую *проводящую систему*, связывающую все органы растения в единое целое. Проводящие элементы ксилемы у них практически всегда представлены *трахеидами*, а не сосудами, как у семенных растений, но есть и исключения из этого правила. У большинства папоротникообразных между ксилемой и флоэмой *отсутствует камбий*, т. е. растения не способны к вторичному утолщению.

На листьях (спорофиллах) формируются *спорангии*, в которых в результате мейоза образуются гаплоидные споры. В благоприятных условиях из спор развивается гаметофит — *заросток*.

Гаметофит у всех папоротникообразных — самостоятельно живущий организм. На нем развиваются *архегонии* и *антеридии*, в которых образуются гаметы. Среди папоротникообразных существуют *равноспоровые* и *разноспоровые* растения. У равноспоровых все споры одинаковые, из них образуются обоеполые заростки, несущие и антеридии, и архегонии. У разноспоровых растений в одних спорангиях развиваются микроспоры, в других — мегаспоры (макроспоры). Из микроспор вырастают редуцированные мужские заростки с антеридиями, из мегаспор — более крупные женские заростки с архегониями. Образующиеся в антеридии многочисленные дву- или многожгутиковые сперматозоиды выходят из него и проникают в архегоний, где один из них сливается с яйцеклеткой. Образуется диплоидная зигота. Оплодотворение у папоротникообразных (как и у моховидных) возможно лишь при наличии капельно-жидкой воды.

После многократного деления из зиготы развивается многоклеточный зародыш, состоящий из зародышевых органов:

корешка, стебелька и листочка. Первое время зародыш получает необходимые для жизнедеятельности вещества из гаметофита, с которым он соединен специальной ножкой. Когда вегетативные органы спорофита начинают самостоятельно функционировать, гаметофит постепенно отмирает.

Отдел Плауновидные. Плауновидные — одна из наиболее древних групп высших растений, объединяющая в настоящее время около 1100 видов. Современные плауновидные распространены по всему земному шару — от Арктики до тропиков. В умеренных широтах это, как правило, многолетние травянистые, обычно вечнозеленые растения, обладающие *дихотомическим ветвлением*. Под покровом леса плауны образуют сплошной ковер. Для этих растений характерна *микрофилия*, т. е. мелколистность. Листья на стебле обычно располагаются по спирали и подразделяются на вегетативные листья (*трофофиллы*) и спороносные листья (*спорофиллы*). У современных плаунов спорофиллы обычно собраны на верхушках стеблей, образуя спороносные колоски, или *стробилы*.

Среди плауновидных имеются как равноспоровые, так и разноспоровые растения.

Порядок Плауновые. Этот порядок объединяет равноспоровые небольшие травянистые растения. Типичным представителем этой группы может служить *плаун булавовидный* (рис. 60).

Это вечнозеленое травянистое многолетнее растение со стелющимся стеблем длиной 1—3 м встречается в хвойных лесах на бедных почвах. От стелющегося по субстрату стебля вверх растут приподнимающиеся надземные дихотомически разветвленные побеги, на верхушках которых формируются спороносные колоски. На верхней стороне плотно расположенных на оси колоска спорофиллах развивается по одному спорангию. В них в результате мейоза клеток спорогенной ткани образуются одинаковые мелкие гаплоидные споры. После созревания они высыпаются на землю.

У плауна булавовидного споры долго находятся в состоянии покоя, постепенно погружаясь в почву. Спустя несколько лет споры прорастают, образуя заросток — гаметофит. Сначала заросток плауна представляет собой бесцветный малодифференцированный комок клеток. Заросток вступает в симбиоз с почвенными грибами, обеспечивающими его питание. В течение почти пятнадцати лет он развивается и приобретает форму, характерную для данного вида, — маленький клубенок около нескольких миллиметров в поперечнике.

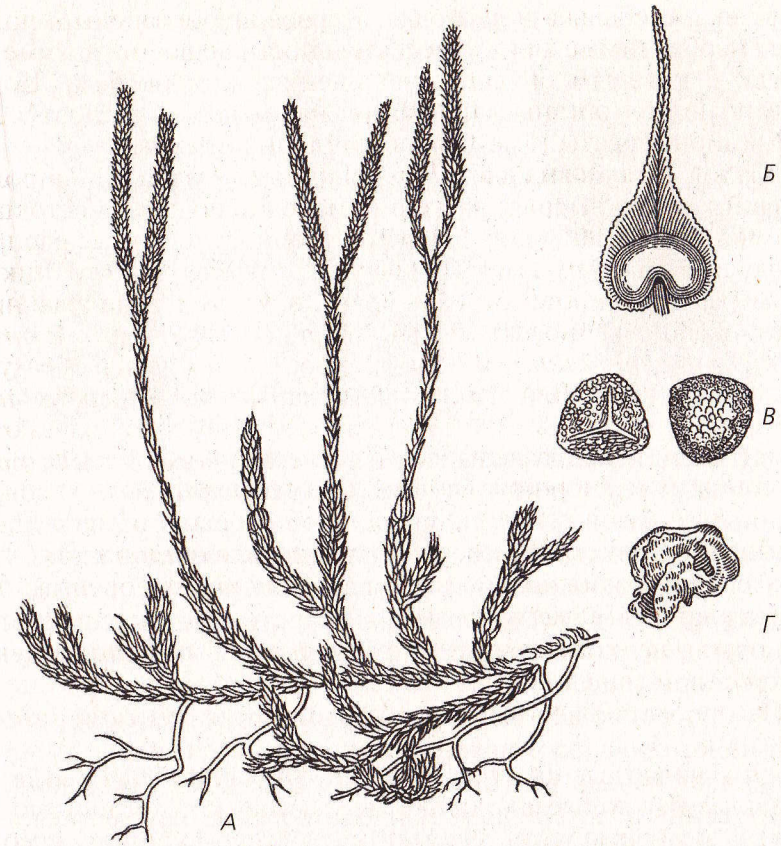


Рис. 60. Плаун булавовидный: А — спорофит со спороносными колосками; Б — спорофилл со спорангием; Б' — споры; Г — заросток

Антеридии и архегонии образуются на верхней поверхности заростка и погружены в его ткань. Наружу выступает только шейка архегония. Оплодотворение осуществляется в дождливую погоду. Многочисленные мелкие двухжгутиковые сперматозоиды через шейку проникают в брюшко архегония, где один из них сливается с яйцеклеткой. Сразу после образования зигота начинает делиться и дает начало зародышу, вырастающему в многолетнее вечнозеленое растение — спорофит.

Для плаунов характерно также вегетативное размножение частями стебля.

Порядок Селагинелловые. Селагинелловые обитают в основном в тропических и субтропических областях. В России встречается лишь 8 из почти семисот видов этого порядка. Ос-

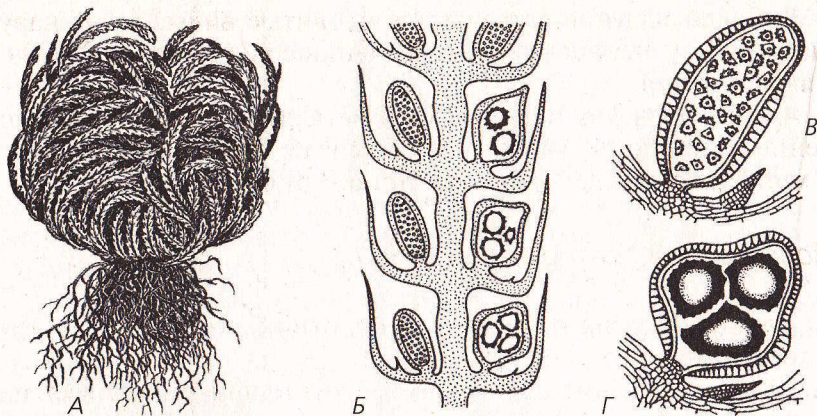


Рис. 61. Селагинелла: А — общий вид; Б — спороносный колосок (продольный разрез); В — микроспorangий; Г — мегаспорангий

новное отличие селагинелл от плаунов заключается в том, что в их спороносном колоске находятся спорангии двух типов. В более крупных (мегаспорангиях) образуются 4 крупные мегаспоры, в мелких спорангиях формируются многочисленные микроспоры (рис. 61).

Из прорастающей мегаспоры развивается женский заросток, на котором формируется несколько архегониев. Микроспора дает начало редуцированному мужскому гаметофиту с единственным антеридием. Оплодотворение осуществляется так же, как и у плаунов. Первое время диплоидный спорофит питается за счет женского гаметофита.

У плаунов происходит ярко выраженная смена поколений, причем в цикле развития *доминирует спорофит*. Редукционное деление происходит в спорангии при образовании спор. У равноспоровых растений формируются обоеполые гаметофиты, у разнospоровых — мужские и женские. Заростки, особенно мужские, сильно редуцированы.

Значение плауновидных. Являясь автотрофами, плауновидные вносят вклад в формирование первичной продукции экосистем, однако их хозяйственное значение не столь велико, как у представителей других отделов.

1. Плауны содержат алкалоиды, которые применяют в медицине.

2. Споры плауна булавовидного используют для обсыпки пилюль и в качестве детской присыпки.

3. Среди плаунов встречаются ядовитые виды, их яд нарушает работу нервно-мышечных синапсов (действие, схожее с ядом кураре).

4. Споры плауна используют в металлургической промышленности. Формы для литья обсыпают порошком из спор, и металлические детали легко отстают от стенок формы.

Вопросы для повторения и задания

1. Какие растения относят к папоротникообразным? Что их объединяет?
2. Какое поколение преобладает в жизненном цикле всех папоротникообразных?
3. Опишите характерные морфологические признаки спорофита папоротникообразных.
4. Что представляет собой гаметофит папоротникообразных?
5. Охарактеризуйте морфологию плауновидных.
6. Сравните жизненные циклы плаунов и селагинелл.
7. Каково значение плауновидных в природе и жизни человека?

§ 19. Отдел Хвощевидные

Общая характеристика хвощевидных. В настоящее время Хвощевидные — это самый малочисленный отдел среди папоротникообразных. Единственный род Хвощ включает 32 вида, из которых 17 встречаются на территории нашей страны. Хвощи растут на болотах, лугах, в лесах и водоемах. Широко распространены по всему земному шару, за исключением Австралии и Новой Зеландии.

Наибольшего развития хвощевидные достигали в каменноугольном периоде. Отмершие остатки древовидных хвощей того времени сформировали обширные запасы каменного угля.

Современные представители отдела — многолетние травянистые корневищные растения. Их стебель высотой до нескольких десятков сантиметров расчленен на длинные междоузлия и узлы, что определило другое название этого отдела — Членистые. От узлов наземного побега отходят мутовки боковых побегов, которые часто неправильно принимают за листья. Настоящие листья хвощей мелкие чешуевидные, очень сильно редуцированы и не имеют хлорофилла. Они сростают-

ся между собой, образуя трубку, которая охватывает междоузлие. Растущие боковые побеги прорывают эту трубку. Функцию фотосинтеза у хвощей берет на себя стебель. Его хлорофиллоносная ткань располагается в периферической части первичной коры. Клетки эпидермы и механической ткани хвощей способны накапливать кремнезем, что придает растениям повышенную прочность. В центральной части стебля молодых растений располагается сердцевина, которая постепенно разрушается. Поэтому в зрелых надземных побегах в центре находится полость, заполненная воздухом. На подземном корневище образуются *придаточные корни*. Некоторые укороченные междоузлия подземного побега превращаются в *клубеньки*, в клетках которых в большом количестве откладывается крахмал.

Современные хвощи не способны к вторичному утолщению стебля, поэтому древовидных форм в настоящее время среди них нет. Крупные хвощи, обитающие во влажных тропических лесах, хотя и достигают высоты до 10 м, вынуждены использовать в качестве опоры деревья.

У большинства видов на вершине главного, а иногда и на боковых побегах формируются спороносные колоски — *стробилы*, в которых развиваются *спорангии*. Споры образуются в результате редукционного деления, как правило, имеют шаровидную форму и содержат хлоропласты. Все современные хвощи — *равноспоровые растения*.

Попав в благоприятные условия, спора прорастает в зеленый заросток (*гаметофит*) размером несколько миллиметров. У хвощей встречаются обоеполые, мужские и женские заростки. Формирование всех типов заростков из морфологически одинаковых спор является результатом так называемой *физиологической гетероспории*. Какой тип заростка образуется из споры, в основном определяется условиями внешней среды, в частности освещенностью.

В антеридиях развиваются многожгутиковые сперматозоиды, в архегониях — яйцеклетки. Оплодотворение осуществляется при наличии капельно-жидкой воды (в дождливую погоду или во время обильной росы). Зигота начинает делиться без периода покоя, образуя зародыш, из которого вырастает новое бесполое поколение — *спорофит*.

Размножаются хвощи и вегетативно — корневищами, образуя обширные заросли.

Хвощ полевой. Рассмотрим более подробно строение хвощей и их жизненный цикл на примере *хвоща полевого* (рис. 62).

Это многолетнее корневищное растение, встречающееся на полях и лугах. Ежегодно из почек, расположенных на ветвистых подземных корневищах, образуются надземные побеги

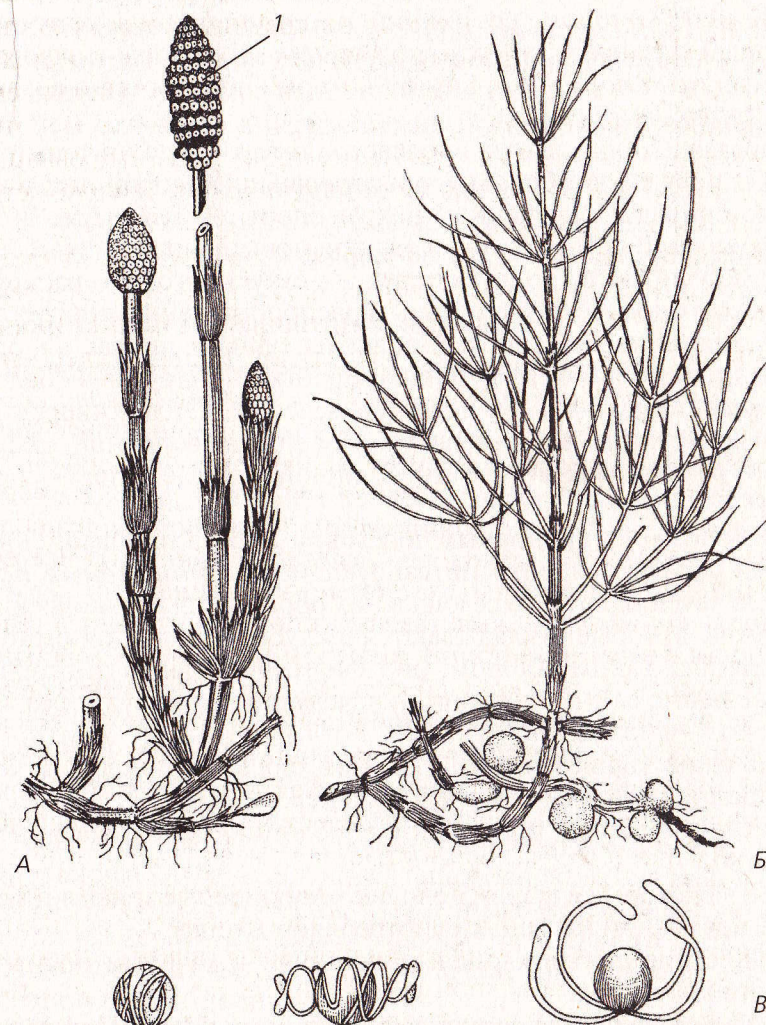


Рис. 62. Хвощ полевой: *A* — весенний спороносный побег; *B* — летний вегетативный побег; *B* — споры с элатерами; *1* — спорофилл (спорангиофор) со спорангиями

двух типов, различающиеся морфологически и функционально.

Ранней весной образуются короткие розовато-бурые бесхлорофилльные *спороносные побеги*. Они не ветвятся, развиваются за счет накопленных в корневище питательных веществ и достаточно быстро отмирают, как правило, сразу же после спороношения. На верхушке побега формируется *спороносный колосок*, состоящий из *спорофиллов*, которые у хвощей называют *спорангиофорами*. На спорангиофорах развиваются *спорангии*, внутри которых образуются и созревают гаплоидные *споры*.

Каждая спора хвоща полевого имеет дополнительную третью наружную оболочку, представляющую собой две ленты, по спирали закрученные вокруг споры, — *элатеры*, или *пружинки*. В дождливую погоду при повышенной влажности они закручиваются вокруг споры, а в сухую погоду — раскручиваются, способствуя тем самым распространению спор.

Морфологически споры одинаковы, однако, прорастая, одни из них дают начало мужским заросткам, а другие — более крупным женским. Оба заростка зеленые. Оплодотворение происходит при наличии влаги. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается многолетнее диплоидное растение — спорофит.

Чуть позже спороносных побегов, а иногда одновременно с ними образуются фотосинтезирующие *вегетативные побеги*. В течение летнего сезона в них образуются органические вещества, которые откладываются в клубеньках на подземном корневище. Таким образом, они формируют запас питательных веществ, за счет которого на следующий год будут развиваться спороносные побеги.

Значение хвощевидных. Значение хвощей в природе и хозяйственной деятельности человека невелико.

1. Хвощ полевой применяют в медицине как мочегонное средство.

2. В некоторых странах молодые спороносные побеги и богатые крахмалом клубеньки употребляют в пищу.

3. Жесткие стебли хвощей используют в качестве полировочного материала.

4. Хвощи являются сорняками пастбищ и полей. При вспахивании земли корневища хвощей многократно разрубаются, что только способствует активному вегетативному размножению этого сорняка.

5. Травоядные животные не поедают хвощи. Более того, попадание хвощей в сено резко снижает ценность корма, а иногда даже может привести к гибели животных, так как некоторые хвощи содержат токсичные вещества.

Вопросы для повторения и задания

1. Расскажите о многообразии и распространении хвощей.
2. Приведите морфологическое описание спорофита хвощевидных.
3. Чем отличаются вегетативные побеги хвоща от спороносных?
4. Что такое элатеры? Каково их значение?
5. Как происходит развитие гаметофита у хвоща?
6. Каково значение хвощевидных в природе и жизни человека?

§ 20. Отдел Папоротниковидные

Общая характеристика папоротниковидных. Папоротники — это одна из наиболее древних групп высших споровых растений, геологическая история которых прослеживается с карбона. В настоящее время отдел Папоротниковидные объединяет около 12 тыс. видов, из которых около 700 произрастает на территории России. У папоротников, как и у всех высших растений, существует чередование поколений. *Доминирует* бесполое поколение, или *спорофит*. Спорофиты папоротниковидных — это многолетние растения, обладающие корневищем с придаточными корнями и листьями. Реже у них развит обычный стебель.

Представители отдела очень разнообразны по строению и условиям обитания (рис. 63). Большинство папоротников — это травянистые растения, однако во влажных тропических областях встречаются и древовидные формы высотой до 25 м. Существуют виды, обладающие укороченным стеблем, напоминающим клубень. У водных папоротников (например, сальвинии) отсутствуют корни. Среди травянистых видов есть растения размером несколько миллиметров. Особые группы образуют эпифитные формы, живущие на стволах деревьев, и папоротники-лианы.

Большинство лесных папоротников умеренного климата имеют мощные подземные многолетние *корневища* с хорошо развитыми тканями (покровной, механической, проводящей). На корневищах каждый год образуются новые розетки листьев.



Рис. 63. Папоротниковидные: *A* — кочедыжник женский (часть листа с сорусами); *Б* — пузырник ломкий; *В* — орляк; *Г* — сальвиния плавающая; *Д* — азолла мелколистная; *Е* — марсилия четырехлистная

В отличие от плаунов и хвощей для папоротниковидных характерна *макрофилия* (крупнолистность). У некоторых видов длина листьев может достигать 30 м и более. Современные ученые считают, что листья папоротников возникли в результате срастания и уплощения ветвей (теломов) древних предковых форм. Эту гипотезу подтверждает наличие у листьев апикальной (верхушечной) меристемы, что позволяет им расти верушкой. У всех остальных растений верушечный рост лис-

та весьма непродолжителен, и листья растут основанием. Листья папоротников называют *вайями*. Молодые вайи свернуты в виде улитки и покрыты коричневыми чешуйками.

Очень редко листовая пластинка бывает цельной. У подавляющего числа видов вайи имеют перистое расчленение (см. рис. 63). У большинства папоротников вайи совмещают функции фотосинтеза и спороношения. Однако у некоторых видов часть листьев утрачивает хлорофилл и служит для развития спорангиев (такие листья называют *фертильными* или *спорофиллами*); на других — зеленых листьях (*трофофиллах*) спорангии не образуются.

Спорангии на вайях могут располагаться по-разному. Позднее всего в эволюции появилось так называемое поверхностное расположение, при котором спорангии находятся на нижней стороне листа. Такое расположение не мешает фотосинтезу и обеспечивает спорангиям наилучшую защиту. Спорангии собраны в группы — *сорусы*. У многих видов папоротников на стенке спорангия формируются специализированные структуры, способствующие его вскрыванию и рассеиванию спор.

Большинство папоротников образует одинаковые по размерам и строению споры, т. е. являются *равноспоровыми*. Однако немногочисленная группа водных папоротников (сальвиниевые) — *разноспоровые* растения.

Споры папоротников имеют две оболочки: внутреннюю и наружную. Споры рассеиваются в очень больших количествах, но в благоприятные условия попадает лишь небольшая их часть. Прорастание спор возможно лишь при большой влажности и температуре выше 15 °С.

У равноспоровых папоротников споры прорастают в свободноживущие обоеполые заростки (гаметофиты), на которых развиваются архегонии и антеридии. Многожгутиковые сперматозоиды способны оплодотворить яйцеклетку только при наличии капельно-жидкой воды. Причем независимо от числа оплодотворенных яйцеклеток, на одном гаметофите развивается и дает начало многоклеточному зародышу только одна зигота. На первых этапах развития молодой спорофит существует за счет заростка, используя его питательные вещества. Понятно, что крошечный гаметофит не может обеспечить развитие сразу нескольких спорофитов. Спустя некоторое время заросток отмирает, и спорофит переходит к самостоятельному существованию.

Папоротниковидные способны также к вегетативному размножению фрагментами корневища.

Щитовник мужской. Рассмотрим строение и цикл развития типичного представителя отдела — *щитовника мужского*. Это крупное растение с толстым горизонтальным корневищем, покрытым бурими чешуйками. Каждый год на конце корневища появляется розетка крупных дваждыперисторассеченных листьев длиной до 1—1,5 м. От корневища у основания листьев отходят придаточные корни (рис. 64).



Рис. 64. Щитовник мужской: А — спорофит; Б — часть листа с сорусами на нижней поверхности; В — спорангий с высыпавшимися спорами; Г — поперечный разрез соруса с индузием

Название «мужской» этот папоротник получил из-за более темных и жестких листьев по сравнению с листьями кочедыжника женского — папоротника, с которым щитовник часто растет рядом.

Щитовник мужской — равноспоровый папоротник. Летом на нижней стороне сегментов вай с обеих сторон от средней жилки образуются округлые сорусы. Спорангии длинными ножками прикреплены к *плаценте* — выросту нижней стороны листа и защищены от высыхания покрывалом — *индузи-ем*. Попав в благоприятные условия, гаплоидные споры прорастают в обоеполый заросток (гаметофит) (рис. 65).

Зрелый заросток щитовника представляет собой округло-сердцевидную пластинку размером около 1 см. На нижней, обращенной к почве поверхности заростка образуются многочисленные нитевидные ризоиды. Они связывают заросток

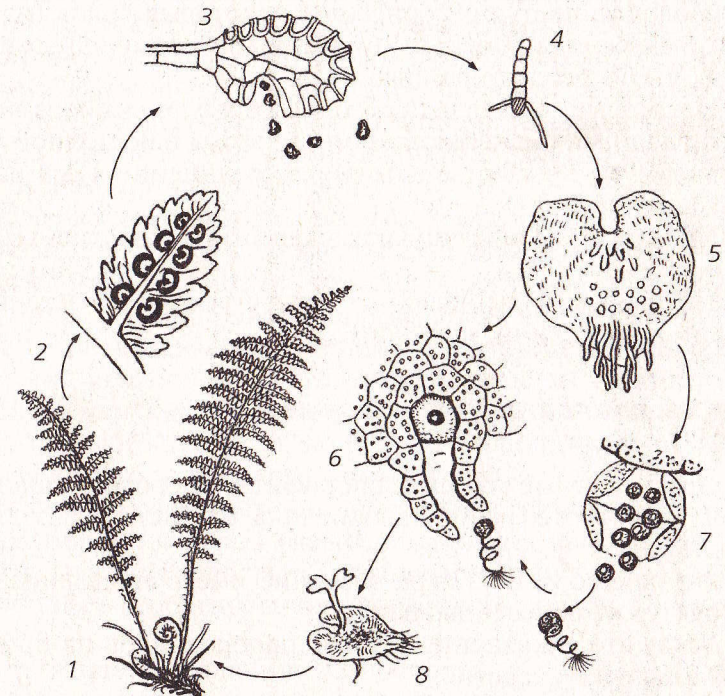


Рис. 65. Жизненный цикл щитовника мужского: 1 — взрослое растение (спорофит); 2 — часть листа с сорусами; 3 — спорангий с высыпавшимися спорами; 4 — прорастание споры; 5 — заросток (гаметофит); 6 — архегоний с яйцеклеткой; 7 — антеридий со сперматозоидами; 8 — молодой спорофит, развивающийся на заростке

с субстратом и всасывают воду. На нижней стороне заростка, под выемкой, развиваются архегонии, рядом на суженной части формируются антеридии. В антеридиях образуются спирально закрученные многожгутиковые сперматозоиды. Оплодотворение происходит при наличии достаточного количества воды. Архегонии и антеридии закладываются и развиваются в разное время, поэтому оплодотворение в пределах одного заростка невозможно.

Из диплоидной зиготы развивается зародыш. С помощью специальной ножки он внедряется в ткань заростка и поглощает из него необходимые питательные вещества. Спустя некоторое время после образования первого листа, стебля и корня спорофит переходит к самостоятельному существованию, а заросток (гаметофит) отмирает.

Значение папоротниковидных. Практическое значение папоротников невелико.

1. Молодые листья и корневища некоторых видов (например, кочедыжника женского) и сердцевину древовидных папоротников употребляют в пищу.

2. Некоторые водные папоротники образуют симбиоз с азотфиксирующими цианобактериями, поэтому в Восточной Азии их используют в качестве источника соединений азота на рисовых полях.

3. Многие виды выращивают в качестве декоративных растений.

4. Некоторые виды являются лекарственными растениями (например, щитовник мужской).

Вопросы для повторения и задания

1. Охарактеризуйте строение спорофита папоротниковидных.
2. Чем отличаются вайи папоротника от листьев остальных растений?
3. Что такое сорусы? Какое значение имело появление этих структур в процессе эволюции?
4. Расскажите о жизненном цикле папоротников на примере щитовника мужского.
5. Что представляет из себя гаметофит папоротниковидных?
6. Каково значение папоротников в природе и жизни человека?

Глава 7. Семенные растения

§ 21. Семенные растения: общая характеристика

Происхождение семенных растений. В девонском и каменноугольном периодах палеозойской эры климат в основном был теплым и влажным, резких климатических изменений не происходило. Эти условия были благоприятны для господства на суше споровых растений: процесс оплодотворения полностью зависел от наличия капельно-жидкой воды, споры могли прорасти только при наличии достаточной влажности, развитие гаметофита требовало повышенной влажности и температуры. Однако когда климат на Земле начал меняться, споровые растения оказались перед угрозой вымирания. В конце каменноугольного периода на смену теплому и влажному пришел холодный и сухой климат. В следующем пермском периоде палеозоя и в начале мезозойской эры климатические условия характеризовались чередованием сухих и влажных периодов. Преимущества получали растения, чье половое размножение не зависело от наличия воды, гаметофит развивался на спорофите, а зародыш нового спорофита был защищен от возможных неблагоприятных условий.

Более прогрессивными на этом этапе эволюции оказались те растения, у которых существовала *разноспоровость*, или гетероспория, — дифференциация спор на два типа: крупные мегаспоры и мелкие микроспоры. Гетероспория имела важное биологическое значение. Мегаспора, в отличие от микроспор, содержит большой запас питательных веществ. Поэтому более крупный женский заросток не только обеспечивает возможность полового процесса, но и служит для питания развивающегося из зиготы молодого спорофита.

Разноспоровые растения образуют огромное количество микроспор, из которых развиваются очень мелкие редуцированные мужские заростки. Большое число мужских заростков увеличивает вероятность их прорастания вблизи женских заростков.

В результате эволюции разноспоровых растений в девоне возникли семенные папоротники, которые в дальнейшем дали начало семенным растениям. Появление семенных растений привело к довольно быстрому вымиранию преобладавших ранее крупных папоротникообразных, которые не выдержали конкуренции в новых климатических условиях.

Среди современных растений только два отдела характеризуются наличием семян: *Голосеменные* и *Покрытосеменные*.

Какие же признаки семенных растений позволили им занять господствующее положение в растительных сообществах?

Особенности семенных растений. Основная особенность семенных растений — размножение при помощи семян. *Образование семени* — это один из важнейших ароморфозов в эволюции растительного мира. Именно появление семени определило господство семенных растений. Спора содержит минимум питательных веществ и требует для дальнейшего развития сочетания многих благоприятных условий. По сравнению с ней семя содержит значительный запас питательных веществ, а зародыш спорофита внутри семени надежно защищен плотными покровами.

Семена образуются в гораздо меньших количествах, нежели споры. Однако громадное число слабо защищенных спор погибает, попав в неблагоприятные условия и не имея возможности их переждать. Максимальная обезвоженность тканей семян и наличие защитных покровов обеспечивают длительную жизнеспособность семян. Таким образом, семенные растения, сократив число производимых семян (по сравнению со спорами), резко повысили их жизнеспособность. Не вызывает сомнения, что размножение семенами более совершенно, чем размножение одноклеточными спорами.

Семя оптимально приспособлено к распространению, что обеспечивает широкое расселение семенных растений. В настоящее время семенные растения освоили все возможные среды обитания и представляют все существующие жизненные формы (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички, наземные и водные травы).

Несмотря на то что семенные растения размножаются семенами, они все равно образуют споры. Семенные растения — это разноспоровые организмы. У них формируются микроспоры, дающие начало мужскому гаметофиту, и мегаспоры, дающие начало женскому гаметофиту. Следовательно, как и у других высших растений, у семенных растений существует чередование поколений — полового и бесполого. У семенных растений наблюдается дальнейшее совершенствование спорофита и дальнейшая редукция гаметофитов, существование женского гаметофита полностью зависит от спорофита. Гаме-

тофит семенных растений формируется и развивается на спорофите.

Мегаспорангии семенных растений (нуцеллусы) находятся внутри семязачатков (семяпочек). С материнским спорофитом семязачаток связан посредством *халазы*, через которую он получает все необходимые питательные вещества. Снаружи семязачаток окружен защитным покровом — *интегументом*. В мегаспорангии развиваются мегаспоры, там же в дальнейшем формируется женский гаметофит (эндосперм с архегониями), в архегонии образуется яйцеклетка, происходит оплодотворение и развивается зародыш — главная часть семени.

Оплодотворению у семенных растений предшествует процесс опыления — перенос проросших микроспор (пыльцевых зерен) либо непосредственно на семязачаток (у голосеменных растений), либо на рыльце пестика (у покрытосеменных). Обратите внимание, что мужской гаметофит в составе пыльцевого зерна переносится с места своего возникновения к семязачатку, а женский гаметофит, образующийся из мегаспоры, развивается стационарно на материнском спорофите.

У семенных растений *внутреннее оплодотворение*. Это важная адаптация, поскольку такой тип оплодотворения не зависит от наличия воды. Однако в таком случае исчезает необходимость в подвижных сперматозоидах, снабженных жгутиками. Действительно, за исключением некоторых голосеменных, мужские гаметы семенных растений не имеют жгутиков и не способны к самостоятельному передвижению. Такие неподвижные мужские гаметы растений называют спермиями. Каким же образом неподвижные спермии проникают к яйцеклетке?

Еще одним ароморфозом семенных растений является развитие *пыльцевой трубки*, с помощью которой спермии транспортируются к яйцеклетке. Через отверстие в интегументе — микропиле — они проникают в семязачаток.

Характеристика признаков семенных растений, позволивших им расселиться по всему земному шару, будет неполной, если мы не вспомним о такой особенности, как сложность строения проводящих тканей. У покрытосеменных растений сосуды древесины образуют наиболее совершенную проводящую систему. Появление сосудов в процессе эволюции обеспечило покрытосеменным высокую приспособленность к жизни на суше и, как следствие, их господство в современном растительном покрове Земли.

Подводя итоги вышесказанному, выделим *основные признаки семенных растений* как наиболее приспособленных к существованию на суше.

1. Распространение семенных растений по всему земному шару и заселение ими всех существующих сред обитания.

2. Современные семенные растения представлены всеми жизненными формами.

3. Наличие высокоспециализированных проводящих тканей.

4. Семенные растения разноспоровые, они имеют два типа спор. Мегаспоры развиваются в мегаспорангии (нуцеллусе), микроспоры формируются в микроспорангиях, образующихся в пыльнике.

5. Размножение осуществляется семенами, внутри которых находятся зародыш нового спорофита и запас питательных веществ для его развития.

6. Процесс оплодотворения не зависит от наличия воды. Мужские гаметы (спермии) проникают к яйцеклетке через пыльцевую трубку.

7. В жизненном цикле семенных растений полностью доминирует спорофит и происходит дальнейшая редукция не только мужского, но и женского гаметофита, существование которого полностью зависит от спорофита.

Вопросы для повторения и задания

1. Объясните, почему в процессе эволюции споровые растения оказались перед угрозой вымирания.
2. Какие растения и почему оказались более прогрессивными для дальнейшей эволюции при изменении условий окружающей среды?
3. Докажите, что образование семени — это один из важнейших ароморфозов в эволюции растительного мира.
4. Что представляют из себя мегаспорангии семенных растений?
5. Какое преимущество дает внутреннее оплодотворение семенных растений?
6. Почему появление пыльцевой трубки у семенных растений считают ароморфозом?
7. Вспомните и сформулируйте основные признаки семенных растений как растительных организмов, наиболее приспособленных к существованию на суше.

§ 22. Отдел Голосеменные растения

Общая характеристика. Голосеменные — это многолетние вечнозеленые, реже листопадные (лиственница) деревья или кустарники, редко лианы (эфедра) (рис. 66). Все представители отдела — наземные растения. Водных форм среди голосеменных нет. Размеры растений сильно варьируют от небольших кустарничков до гигантских деревьев высотой до 120 м. Продолжительность жизни некоторых голосеменных очень велика. Так, например, возраст некоторых секвойядендронов гигантских (мамонтово дерево) достигает 3 тыс. лет и более.

В жизненном цикле голосеменных *доминирует бесполое поколение (спорофит)*, а гаметофит по сравнению с папоротникообразными редуцирован еще больше и развивается на спорофите.

Корневая система голосеменных хорошо развита. Главный корень сохраняется в течение всей жизни растения. На нем образуются боковые, а у некоторых видов примитивных голосеменных и придаточные корни. *Стебель* имеет тонкую кору, слабо развитую сердцевину и мощную древесину. Проводящие ткани стебля не организованы в проводящие пучки, а составляют сплошные массивы, пересеченные лубо-древесинными лучами. Наличие камбия определяет способность стеблей к вторичному утолщению. Чрезвычайно разнообразны *листья* голосеменных: они различаются по форме и размерам, по морфологическим и анатомическим особенностям. У большинства высоко организованных голосеменных листья обычно имеют вид чешуй или хвои.

Как и все семенные растения, голосеменные являются *разноспоровыми растениями*. Мега- и микроспорофиллы собраны в группы и представляют собой укороченные спороносные побеги — *стробилы*, или *шишки*. Их чешуи — это редуцированные спороносные листья — *спорофиллы*. У всех современных голосеменных растений существуют мегастробилы и микростробилы, которые часто называют, соответственно, женскими и мужскими шишками. В зависимости от того, какие стробилы развиваются на спорофите, растения могут быть *однодомными* (если на одном спорофите образуются оба типа стробил) или *двудомными* (если мега- и микростробилы развиваются на разных особях).

В микроспорангиях в больших количествах образуются и начинают развиваться микроспоры. Гаметофит голосеменных

(пыльцевое зерно) очень сильно редуцирован, имеет *вегетативную* и одну *антеридиальную клетку*. В результате последовательных делений клеток пыльцевого зерна образуются два неподвижных спермия и клетка, формирующая пыльцевую трубку.

Мегаспорангии (нуцеллусы) развиваются внутри семязачатков, которые лежат открыто на поверхности чешуек в мегастробилах. Такое ничем не прикрытое (голое) расположение и дало название всему отделу. Женский гаметофит (эндосперм) в течение всего развития находится внутри мегаспорангия и тоже значительно упрощен. На нем формируется один-два (реже больше) слабо развитых архегония, внутри которых развивается по одной яйцеклетке. При опылении пыльца оседает на семязачатках, и спермии через пыльцевую трубку попадают в мегаспорангий, а из него через эндосперм — в архегоний. Один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, и в дальнейшем из диплоидной зиготы образуется зародыш, а из покровов семязачатка — кожура семени.

Голосеменные появились в девонском периоде палеозойской эры. Наибольшего расцвета они достигли в конце палеозоя и в мезозое. Вымирание голосеменных началось в меловом периоде. Это было связано с бурным развитием более прогрессивных покрытосеменных растений. В настоящее время на

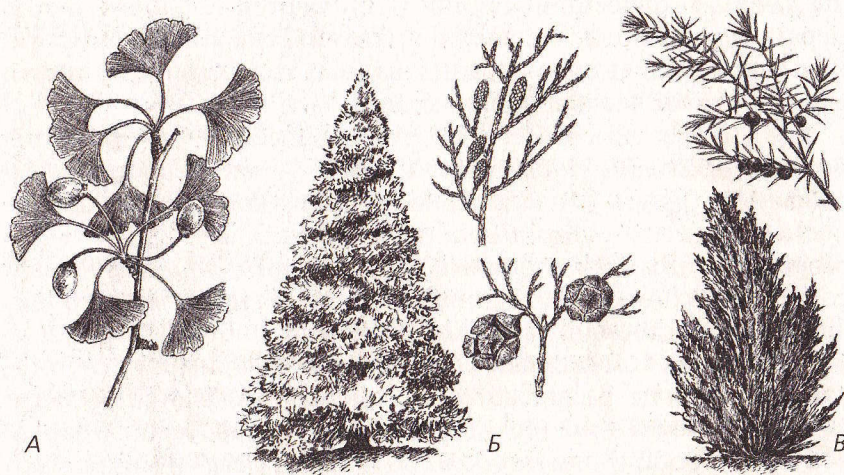


Рис. 66. Голосеменные: А — гинкго двулопастное; Б — кипарис вечнозеленый; В — можжевельник обыкновенный; Г — лиственница сибирская; Д — кедр гималайский

земном шаре обитает около 700 видов голосеменных. При столь небольшом видовом разнообразии голосеменные вносят огромный вклад в формирование биомассы растительных сообществ. Наиболее широко представители этого отдела распространены в областях с умеренным климатом.

Современные голосеменные составляют четыре класса: Саговниковые, Гнетовые, Гинкговые, Хвойные.

Класс Хвойные. Это самый многочисленный класс голосеменных растений, в настоящее время он насчитывает более 600 видов. По своей значимости в природных сообществах и жизни человека хвойные прочно занимают второе место после покрытосеменных растений. Огромные массивы хвойных лесов распространены на севере Евразии и Северной Америки, встречаются хвойные и в умеренных областях Южного полушария.

Большинство хвойных — деревья, немногие виды имеют форму кустарников, травянистых растений среди хвойных нет.

Рассмотрим особенности строения спорофита хвойных. *Моноподиальный тип ветвления* приводит к формированию хорошо выраженного главного ствола, у которого в течение всей жизни сохраняется апикальная меристема. Поэтому у многих хвойных образуется крона правильной конусовидной формы.



Листья, как правило, многолетние игольчатые или чешуевидные. У некоторых хвойных они собраны в пучки (например, у сосны иголки сдвоенные), у других — одиночные (у ели). Большинство хвойных — вечнозеленые растения, т. е. их листья не опадают в неблагоприятное время года. Такие листья имеют *приспособления для снижения испарения*: поверхность листа покрыта толстым слоем кутикулы, а устьица погружены в мезофилл.

Большую часть объема ствола составляет древесина, кора по сравнению с ней довольно тонка, а сердцевина развита очень слабо. Проводящие элементы ксилемы — *трахеиды* (сосуды отсутствуют). Ситовидные клетки флоэмы *не имеют клеток-спутниц*. Между ксилемой и флоэмой находится хорошо развитый камбий. В условиях сезонного роста в стволах большинства хвойных образуются ярко выраженные годовые кольца. Характерным признаком большинства хвойных являются многочисленные *смоляные ходы* (обширные межклеточные пространства), расположенные преимущественно в древесине. Они заполнены смолами и эфирными маслами, которые выделяются клетками, выстилающими полости смоляных ходов.

Корневая система стержневого типа. От хорошо выраженного главного корня отходят длинные боковые. Существуют также короткие ветвящиеся боковые корни, которые часто вступают в симбиотические отношения с почвенными грибами, образуя микоризу.

Стробилы (шишки) хвойных раздельнополые. Микро- и мегастробилы отличаются по внешнему виду. Растения как правило однодомные, реже двудомные.

Рассмотрим более подробно жизненный цикл голосеменных растений на примере *сосны обыкновенной* — представителя класса хвойных (рис. 67).

Сосна обыкновенная. Светолюбивое стройное дерево, достигающее в высоту 50 м. Имеет хорошо развитую стержневую корневую систему, может расти практически на любых почвах (от песка до болота). Игольчатые листья расположены по два на укороченных побегах. На концах ветвей находятся почки, из которых ежегодно вырастают новые побеги.

Сосна — однодомное растение. В мае на сосне формируются стробилы, или шишки. У основания молодых побегов образуются собрания зеленовато-желтых мужских шишек. На нижней поверхности их чешуй находятся по два микроспорангия (пыльника). В них в результате мейоза образуются гапло-

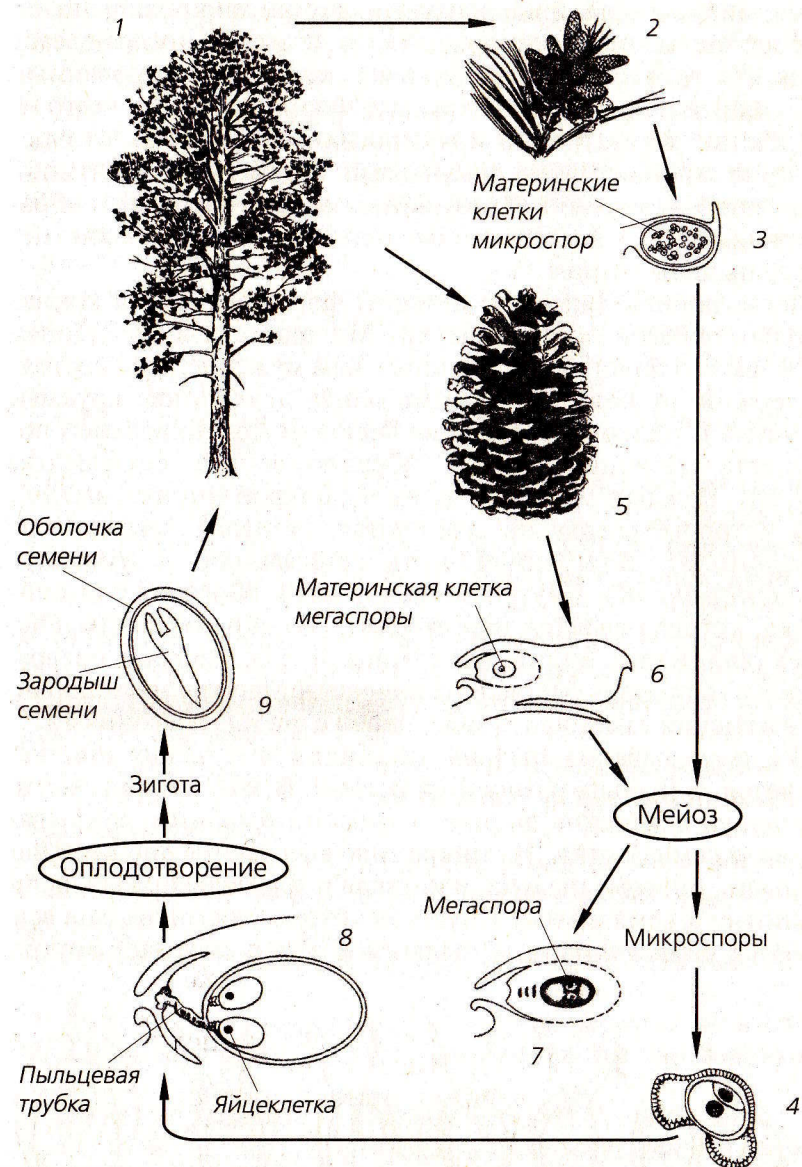


Рис. 67. Жизненный цикл сосны обыкновенной: 1 — взрослое растение (спорофит); 2 — собрание мужских шишек; 3 — продольный разрез через микроспорангий; 4 — мужской гаметофит (пыльцевое зерно); 5 — женская шишка; 6 — семязачаток на верхней поверхности семенной чешуи женской шишки; 7 — образование мегаспоры внутри мегаспорангия; 8 — женский гаметофит с двумя архегониями, прорастание пыльцы; 9 — семя

идные микроспоры. Еще находясь внутри микроспорангия, микроспора начинает прорастать, и в итоге превращается в мужской гаметофит — *пыльцевое зерно*. Редуцированный мужской гаметофит имеет округлую форму и состоит всего из двух клеток: вегетативной и генеративной. Снаружи пыльцевое зерно покрыто двумя оболочками: внутренней — интиной и наружной — экзиной. В результате расслоения экзины образуются полости — воздухоносные мешки, способствующие переносу пыльцы ветром.

Мегастробилы (женские шишки) формируются на концах молодых побегов по 1—3 штуки. Молодые женские шишки красноватого цвета, более крупные, чем мужские. Они состоят из стержня, от которого отходят чешуи двух типов: крупные семенные и маленькие кроющие бесплодные. На верхней поверхности семенной чешуи образуются два семязачатка (рис. 68). Каждый семязачаток имеет покров (*интегумент*), края которого сверху не срастаются, оставляя *пыльцевход* (*микропиле*). Внутренняя часть семязачатка — *нуцеллус* (*мегаспорангий*). Внутри мегаспорангия обособляется одна клетка, которая делится мейотически. Из образовавшихся четырех гаплоидных клеток три отмирают, а оставшаяся превращается в мегаспору. Мегаспора прорастает внутри мегаспорангия в женский гаметофит (эндосперм) с двумя архегониями.

После созревания пыльцы пыльники в мужских шишках лопаются, и пыльца разносится ветром. В этот период семенные чешуи в женских шишках немного расходятся, открывая при этом семязачатки. Из микропиле выделяется специальная жидкость, поэтому пыльца, проникая в образовавшуюся щель, прилипает к семязачатку. Спустя некоторое время пыльца всасывается семязачатком, и пыльцевое зерно попадает внутрь,

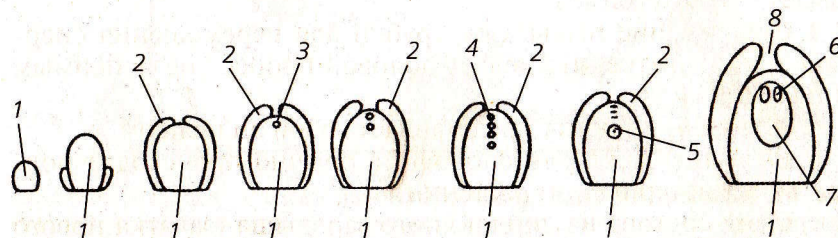


Рис. 68. Последовательные стадии развития семязачатка и женского гаметофита сосны: 1 — нуцеллус; 2 — интегумент; 3 — материнская клетка мегаспоры; 4 — четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза; 5 — мегаспора; 6 — архегоний; 7 — эндосперм; 8 — микропиле

где остается в состоянии покоя до следующего года. Таким образом, у сосны развитие семени заканчивается только на следующем году. Этим сосна отличается от большинства хвойных, у которых все развитие происходит в течение одного года.

На следующий год вегетативная клетка мужского гаметофита прорастает в пыльцевую трубку, которая достигает архегониев. Генеративная клетка дает начало двум спермиям, один из которых через пыльцевую трубку проникает в архегоний и сливается с яйцеклеткой.

Из образовавшейся диплоидной зиготы развивается зародыш и на специальном длинном подвеске вдвигается в эндосперм. Эндосперм остается в семени в качестве запасочной ткани и в дальнейшем используется для развития зародыша. Интегумент превращается в оболочку семени. Таким образом, вся семяпочка превращается в семя.

Одновременно с ростом семени растет и древеснеет шишка. После созревания семян (примерно через 6 месяцев) чешуйки шишек расходятся и семена высыплются. К этому времени зрелый зародыш сосны состоит из первичного корешка, стебелька, семядолей и подвеска. Из семенной чешуи образуется тонкое прозрачное крылышко семени, благодаря которому семена переносятся ветром порой на очень значительные расстояния.

Характерные отличия размножения голосеменных от размножения споровых растений.

1. Наличие семязачатка, в котором мегаспорангий (нуцеллус) окружен покровом (интегументом), формирующим пыльцевход (микропиле).

2. Развитие мужского и женского гаметофитов происходит не только внутри микро- и мегаспорангиев, но даже внутри спор.

3. Редукция антеридиев, а у некоторых голосеменных (гнетовые) — и архегониев.

4. Образование пыльцевой трубки для перемещения спермиев к яйцеклетке, что делает половой процесс независимым от наличия воды.

5. Женский заросток представляет собой эндосперм.

6. Развитие зародыша спорофита обычно происходит полностью на материнском растении.

7. Семя состоит из диплоидного зародыша (зачатка нового спорофита), покрова семени (производного спорофита предыдущего поколения) и эндосперма (гаплоидного женского заростка), который выполняет функцию запасочной ткани для развивающегося из зародыша проростка.

Значение голосеменных растений.

1. Участвуют в формировании первичной продукции экосистем.
2. Хвойные леса определяют ландшафт огромных территорий и служат основой многих биогеоценозов.
3. Игрют важную водоохранную роль. Хвойные леса задерживают таяние снега, что способствует обогащению почвы влагой.
4. Используются в качестве строительного материала и топлива.
5. Являются сырьем для бумажной и химической промышленности (производство вискозы, шелка, смолы, спирта, эфирных масел).
6. Фармацевтическая промышленность из хвои и древесины получает камфору, витамины, бальзамы.
7. Семена и молодые побеги являются пищей для многих зверей и птиц.

Вопросы для повторения и задания

1. Каковы характерные признаки голосеменных растений?
2. Как организованы проводящие ткани у хвойных?
3. Расскажите о строении микро- и мегастробил сосны.
4. Что представляет собой мужской гаметофит хвойных?
5. Как формируется и какое имеет строение женский гаметофит сосны?
6. Как осуществляется оплодотворение у хвойных?
7. Как развивается зародыш и другие компоненты семени у сосны?
8. Сформулируйте основные отличия процесса размножения голосеменных от размножения высших споровых растений.
9. Каково значение голосеменных растений?

§ 23. Отдел Покрытосеменные, или Цветковые растения

Общая характеристика. Покрытосеменные, или Цветковые растения, — это крупнейший отдел современных высших растений, насчитывающий около 250 тыс. видов. Однако все разнообразие этого отдела человечеству еще не известно: каждый месяц в мире описывают более 100 новых видов покрытосеменных растений. В настоящее время покрытосеменные играют решающую роль в формировании растительного покрова

Земли. Они растут во всех климатических зонах и входят в состав практически всех биогеоценозов земного шара. Это свидетельствует об их высокой приспособленности к современным условиям существования на Земле.

Появившись в меловом периоде (в конце мезозойской эры), в начале кайнозоя покрытосеменные растения уже господствовали на всем земном шаре, резко потеснив папоротники и голосеменные растения. Рассмотрим, какие же особенности строения и развития позволили покрытосеменным занять господствующее положение на Земле.

Прогрессивные черты организации покрытосеменных растений.

Появление цветка. Главной и уникальной особенностью покрытосеменных является наличие цветка. Огромное разнообразие цветков не дает возможности свести все существующие сейчас типы цветков к единой исходной предковой модели. Возможно, в процессе эволюции формирование цветков разных видов происходило параллельно различными путями. Существует несколько гипотез происхождения цветка, одна из которых в настоящее время является ведущей. Согласно этой гипотезе, цветки, как и стробилы (шишки) голосеменных растений, возникли из спороносных побегов древних семенных папоротников. В дальнейшем эволюция шишек голосеменных и цветков покрытосеменных растений происходила параллельно независимо друг от друга. Итак, цветок — это видоизмененный укороченный спороносный побег, все части которого, кроме цветоложа, имеют листовую природу. Мегаспорофиллы превратились в плодолистики, которые, срастаясь между собой, сформировали пестик (пестики), микроспорофиллы преобразовались в тычинки, а окружающие их стерильные листья образовали околоцветник. Цветок — это орган размножения (бесполого и полового), в котором возникают микро- и мегаспоры, формируются заростки, происходит опыление и оплодотворение, развивается зародыш спорофита и запасаящая ткань, и в итоге образуются семя и плод.

Наличие завязи. Семязачатки покрытосеменных развиваются во влажной камере — завязи. Это предохраняет их от неблагоприятных воздействий среды, в первую очередь от высыхания, что очень важно в условиях жизни на суше. Из завязи образуется плод, внутри которого заключены семена. Расположение семян внутри плода определило название отдела — Покрытосеменные. Плоды обеспечивают защиту семян и способствуют их распространению.

Редукция гаметофитов. Покрытосеменным свойственна дальнейшая редукция мужского и женского гаметофитов. Заростки не имеют не только вегетативных частей, но и половых органов — гаметангиев. Мужской гаметофит цветковых растений — это пыльцевое зерно, а женский гаметофит представлен зародышевым мешком.

Двойное оплодотворение. У покрытосеменных растений в оплодотворении участвуют два спермия, т. е. осуществляется двойное оплодотворение. В результате образуются диплоидный зародыш и триплоидный эндосперм — питательная ткань для зародыша.

Развитие проводящих тканей. У цветковых растений прекрасна развита проводящая система. В древесине (ксилеме) транспорт воды и растворенных в ней минеральных веществ осуществляется преимущественно по сосудам, а не по трахеидам, как у голосеменных растений. Проводящие элементы флоэмы представлены уже не ситовидными клетками, а ситовидными трубками, рядом с которыми располагаются клетки-спутницы (сопровождающие клетки).

Разнообразие жизненных форм. В отличие от голосеменных, которые представлены только древесными растениями, жизненные формы покрытосеменных растений значительно разнообразнее. Современные ученые считают, что первые цветковые были древесными растениями. Из них возникли кустарники и кустарнички. В дальнейшем, обладая наиболее совершенной системой размножения, покрытосеменные растения расселились по всей планете. Попадая в различные условия, они были вынуждены приспосабливаться, чтобы выжить. В засушливых условиях, за полярными широтами и на высокогорье преимущество получали растения, успевавшие сформировать вегетативные органы, отцвести и образовать семена за один вегетационный период. Поэтому одной из наиболее важных форм адаптации стало появление травянистых растений. В зависимости от продолжительности жизни травянистые растения подразделяют на однолетние, двулетние и многолетние. Однолетние отмирают после образования плодов. Двулетние в первый год жизни формируют вегетативные органы, запасают питательные вещества (как правило, в подземных видоизмененных побегах или корнях), а на второй год цветут и плодоносят. Многолетние травы живут и плодоносят в течение нескольких лет, но каждый год по окончании вегетационного периода их надземные побеги отмирают, а подземные переживают неблагоприятные условия,

чтобы на следующий год дать начало новым надземным побегам. Считают, что травы возникли в результате значительного ослабления деятельности камбия, что привело к постепенному сокращению численности древесных растений.

Огромное морфологическое разнообразие листьев, корней, побегов покрытосеменных растений было рассмотрено нами ранее при изучении строения их вегетативных органов. Многообразие цветков мы подробно рассмотрим позже.

Прогрессивные изменения структуры тканей, вегетативных и генеративных органов обеспечили возникновение огромного видового разнообразия. Высокая эволюционная пластичность позволила цветковым растениям распространиться по всему земному шару и приспособиться к самым разным экологическим условиям.

Покрытосеменные — это единственная группа растений, образующая сложные многоярусные сообщества, что способствует более интенсивному использованию всех условий среды и более успешному освоению новых территорий.

Значение покрытосеменных растений. Значение покрытосеменных растений в природе и жизни человека столь велико, что почти невозможно перечислить все те отрасли народного хозяйства, где они используются в том или ином виде. Пищевые и декоративные, лекарственные и кормовые, дающие строительный материал и сырье для химической промышленности — цветковые растения обеспечили развитие и существование современных цивилизаций. Мы рассмотрим более подробно практическое значение покрытосеменных, изучая отдельные семейства.

Однако роль растений в жизни человека гораздо шире, нежели только практическое использование. Покрытосеменные растения определяют состояние современной биосферы. Они образуют основную биомассу земного шара, насыщают атмосферу кислородом, формируют почву. Поглощая и испаряя в атмосферу огромное количество воды, участвуют в формировании климата. Служат основой большинства биогеоценозов.

Вопросы для повторения и задания

1. Каковы характерные признаки покрытосеменных растений?
2. Какое поколение доминирует у покрытосеменных растений?

- Почему покрытосеменные являются наиболее процветающей группой современных растений?
- Что вам известно о происхождении цветка?
- Каковы особенности строения проводящей системы покрытосеменных растений?
- Почему травы являются более прогрессивной жизненной формой растений?

§ 24. Цветок: строение

Генеративные органы. Достигнув определенного возраста, растения начинают образовывать органы, специально предназначенные для размножения. Такие органы называют *генеративными* или *репродуктивными*. У покрытосеменных растений это цветки и развивающиеся из них плоды с семенами. Однолетние и двулетние растения цветут и плодоносят один раз в жизни. Многолетние растения цветут и дают плоды много лет подряд. Однако среди многолетников существуют виды, которые зацветают только один раз в жизни, например агавы, бамбуки, некоторые пальмы. Растения, дающие плоды один раз в жизни, называют монокарпическими, а растения, цветущие и плодоносящие ежегодно или неоднократно, — поликарпическими.

Рассмотрим строение и функции цветка — основного генеративного органа покрытосеменных растений (рис. 69).

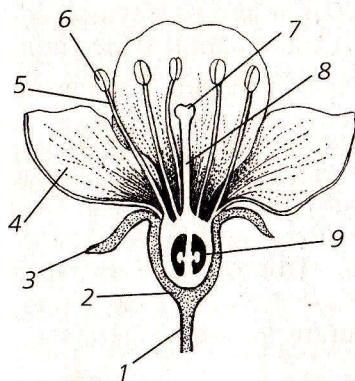


Рис. 69. Строение цветка: 1 — цветоножка; 2 — цветоложе; 3 — чашечка; 4 — венчик; 5 — тычиночная нить; 6 — пыльник; 7 — рыльце пестика; 8 — столбик; 9 — завязь с семяпочками

Строение цветка. Цветок — это видоизмененный укороченный побег с ограниченным ростом. Цветок развивается из цветочной (генеративной) почки и занимает на растении верхушечное или пазушное положение.

Цветоножка. Обычно цветок имеет короткую или длинную цветоножку, соединяющую его со стеблем. Нередко встречаются цветки без цветоножки, их называют *сидячими*.

Цветоложе. Верхнюю расширенную часть цветоножки, на которой располагаются все остальные части цветка, называют *цветоложем*. Цветоложе может быть плоским, выпуклым или вогнутым (рис. 70).

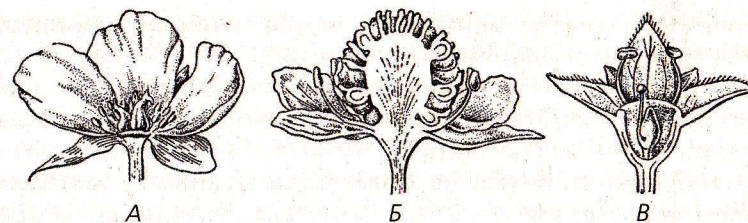


Рис. 70. Цветоложе (по Л. И. Курсанову): А — плоское (пион); Б — выпуклое (лютик); В — вогнутое (манжетка) (продольные разрезы)

Цветоножка и цветоложе — это видоизмененный стебель, а чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики, образующие пестик, — видоизмененные листья.

Околоцветник. Наружная часть цветка — *околоцветник*. Различают два типа околоцветника: *простой*, состоящий из одинаковых листочков, и *двойной*, дифференцированный на *чашечку* и *венчик* (рис. 71). Ярко окрашенный простой околоцветник называют *венчиковидным* (тюльпан, ландыш), а состоящий из зеленых или буроватых мелких листочков — *чашечковидным* (свекла, крапива). У некоторых видов цветки вообще не имеют околоцветника, такие цветки называют *голыми*.

Околоцветник привлекает насекомых-опылителей и защищает расположенные в центре цветка тычинки и пестики.

Чашечка. Чашечка — это наружная часть околоцветника. Она состоит из нескольких, обычно одинаковых по размеру и форме *чашелистиков*. У большинства видов чашелистики — цельные сидячие листья, отходящие от цветоложа, зеленого или буроватого цвета, но иногда они ярко окрашены (например, у фуксии они красные). Чашелистики могут быть

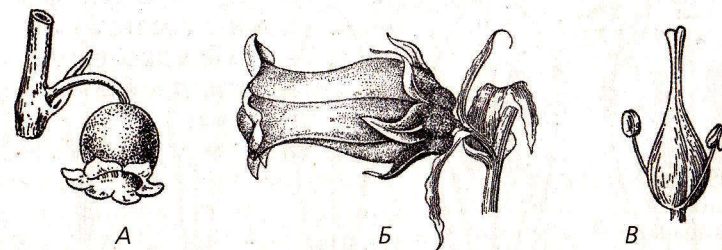


Рис. 71. Околоцветник (по Л. И. Курсанову): А — цветок с простым околоцветником (ландыш); Б — цветок с двойным околоцветником (колокольчик); В — цветок без околоцветника, голый (ясень)

свободными, такую чашечку называют *раздельнолистной*. Если же на большем или меньшем протяжении чашелистики срастаются, чашечку называют *спайнолистной* или *сростнолистной*. У некоторых видов (земляника, гравилат) чашелистики имеют прилистники, которые образуют *подчашие*.

У ряда растений чашелистики опадают после раскрытия бутона (мак) или вскоре после цветения. Иногда они сохраняются при плодах в виде засохших листочков, а у физалиса чашелистики разрастаются вокруг плода, приобретая ярко-оранжевый цвет, что привлекает животных и способствует распространению плодов и семян. У сложноцветных чашелистики превращаются в волосистые хохолки или выросты-крючочки, что тоже помогает распространению плодов.

Венчик. Венчик — это внутренняя часть околоцветника и наиболее заметная часть цветка. Обычно он ярко окрашен и почти всегда крупнее чашечки. Венчик состоит из *лепестков*, которые могут быть разной формы. В процессе эволюции лепестки произошли из тычинок, утративших пыльники. У многих покрытосеменных (например, у розы, мака, гвоздики) в пределах одного цветка видны разные переходные формы от тычинок к лепесткам. Как и чашелистики, лепестки могут быть свободными или сросшимися, образуя соответственно *раздельнолепестный* или *спайнолепестный* (сростнолепестный) венчик. Наиболее хорошо развит венчик у цветков, опыляемых насекомыми.

Андроцей. Совокупность тычинок образует мужскую часть цветка — *андроцей*. Тычинка — это видоизмененный микроспорофилл. В настоящее время лишь у немногих покрытосеменных растений сохранилось примитивное строение тычинки, однако рассмотрение ее строения поможет понять эволюцию микроспорофилла (рис. 72).

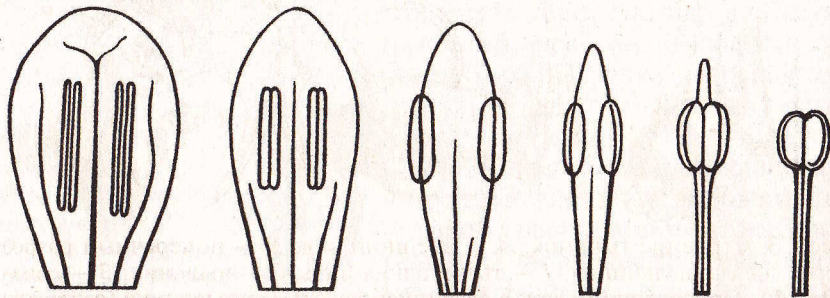


Рис. 72. Стадии эволюции тычинок (микроспорофиллов) от примитивного микроспорофилла до высокоспециализированного типа

У дегенерии фиджийской тычинка представляет собой широкую пластинку с тремя жилками. С двух сторон от центральной жилки расположены четыре продольно вытянутых микроспorangия. Такая тычинка имеет большое количество стерильной ткани. В процессе дальнейшей эволюции количество этой ткани постепенно уменьшалось, микроспorangии сближались, и в итоге сформировалась тычинка, характерная для большинства современных цветковых растений. Типичная тычинка состоит из *тычиночной нити*, представляющей остаток стерильной ткани, и *пыльника*, образованного сближенными микроспorangиями и прикрепленного к нити с помощью *связника* (рис. 73). В связнике проходит проводящий пучок, по которому в микроспorangии доставляются необходимые для развития вещества. Отдельные микроспorangии у цветковых растений называют *пыльцевыми гнездами*. Как правило, в одном пыльнике находится четыре микроспorangия (четыре пыльцевых гнезда).

Число тычинок в одном цветке варьирует от одной (некоторые орхидные) до нескольких сотен. Тычиночная нить может быть очень длинной, так что пыльники выдаются за пределы венчика, или очень короткой, и тогда пыльники почти сидя-

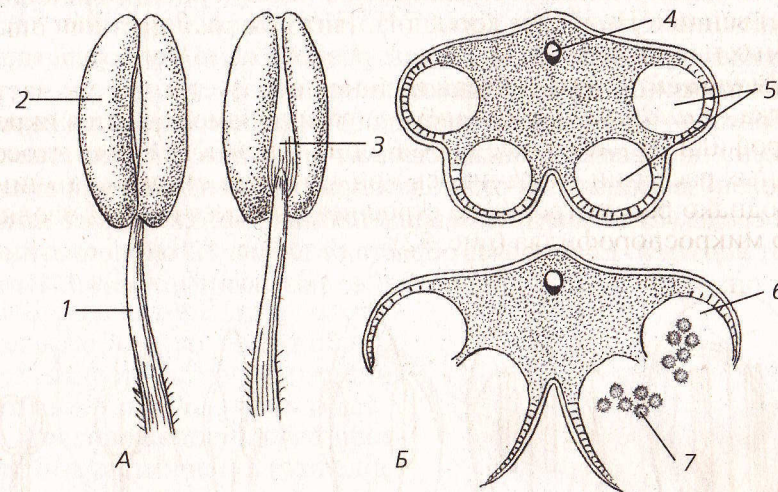


Рис. 73. Строение тычинок: А — внешний вид; Б — поперечный разрез через гнезда пыльников; 1 — тычиночная нить; 2 — пыльник; 3 — связник; 4 — проводящий пучок в связнике; 5 — гнезда пыльника (содержимое не нарисовано); 6 — гнезда пыльника вскрылись; 7 — высыпаящаяся пыльца

чие. У некоторых растений часть тычинок превращается в нектарники, выделяющие сладкую жидкость, которая привлекает насекомых.

Основная функция тычинок — образование микроспор, из которых внутри пыльцевого гнезда пыльника образуются мужские заростки — пыльцевые зерна.

Гинецей. В центре цветка находятся один или несколько пестиков, образующих женскую часть цветка — *гинецей*. Пестик представляет собой один или несколько сросшихся плодолистиков (мегаспорофиллов). В самом простом случае единственный мегаспорофилл сложен вдоль срединной жилки таким образом, что семязпочки (семязачатки) оказываются внутри полости, верхняя часть которой сначала не замкнута как у дегенерии фиджийской. Щель между свободными краями сложенного плодолистика надежно прикрыта многочисленными железистыми волосками. Выделяя липкую жидкость, волоски не только защищают внутреннее содержимое полости, но и улавливают пыльцевые зерна. В результате формируется *рыльцевая поверхность*, или низбегающее рыльце. В дальнейшем в процессе эволюции края плодолистиков полностью срастались, рыльцевая область уменьшалась, верхушка сросшихся плодолистиков вытягивалась, образуя *столбик*, заканчивающийся *рыльцем* (рис. 74). Нижняя расширенная часть пестика — *завязь*. Если рыльце расположено непосредственно на завязи, пестик называют сидячим.

Завязь — главная часть пестика, внутри нее находятся *семяпочки*, называемые также *семязачатками*. Стенки завязи надежно защищают их от неблагоприятных воздействий внешней среды. Если завязь возвышается над цветоложем, ее называют *верхней*. Если завязь обрастают элементы околоцветника или она погружена в цветоложе, ее называют *нижней*. Ниж-

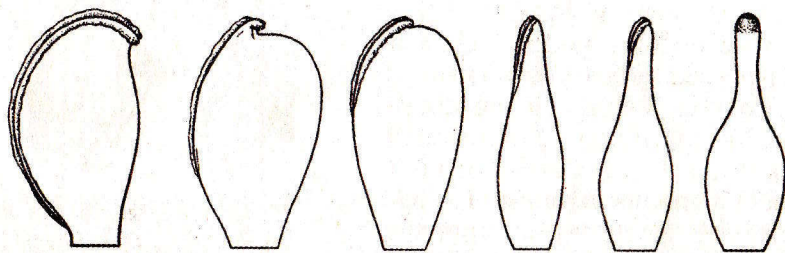


Рис. 74. Стадии эволюции плодолистика от примитивного к высокоспециализированному типу

няя завязь более прогрессивна, потому что расположенные в ней семязачатки имеют еще дополнительную защиту.

В семязпочке находится мегаспорангий — нуцеллус, в котором образуются четыре мегаспоры, одна из которых развивается в женский гаметофит — зародышевый мешок. После опыления и оплодотворения из завязи развивается плод, причем из семязпочки образуется семя, а стенки завязи превращаются в околоплодник.

Вопросы для повторения и задания

1. Какие органы называют генеративными?
2. Перечислите части цветка.
3. Что такое околоцветник? Каким он может быть?
4. Опишите строение андрогнея.
5. Что такое гинецей? Каково строение и происхождение пестика?
6. Изобразите схематично строение типичного цветка и обозначьте на нем основные части.
7. Где у покрытосеменных растений формируются микроспорангии, а где — мегаспорангии? Что они собой представляют?

§ 25. Многообразие цветков. Соцветия

Однополые цветки. В предыдущем параграфе мы рассмотрели строение типичного двуполого цветка, у которого имеется и андрогней, и гинецей. Около 75% видов покрытосеменных имеют цветки такого типа. У остальных растений цветки однополые: либо *тычиночные* (мужские), либо *пестичные* (женские) (рис. 75). Растения, у которых на одной особи развиваются и мужские, и женские цветки, называют *однодомными* (кукуруза, огурец, дуб). Если мужские и женские цветки находятся на разных особях, такие растения называют *двудомными* (ива).

Расположение частей цветка. Все части цветка (чашелистики, лепестки, тычинки, пестики) располагаются на цветоложе не хаотично, а строго в определенном порядке. У подавляющего большинства по-

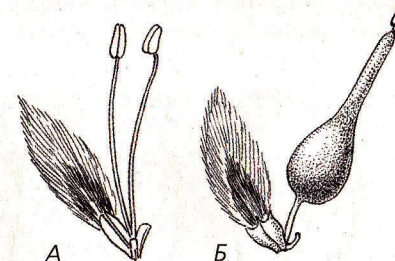


Рис. 75. Однополые цветки ивы: А — мужской цветок (тычиночный); Б — женский цветок (пестичный)

крытосеменных растений цветки *круговые*, или *циклические*: все части цветка расположены кольцами (по кругу). Чаще всего таких кругов четыре или пять: два круга околоцветника, один или два круга андроев и один круг гинецея.

У многих магнолиевых и некоторых лютиковых все части цветка располагаются по спирали. Такие цветки называют *спиральными* или *ациклическими*.

Встречаются растения, в цветках которых элементы околоцветника располагаются по кругу, а тычинки и пестики — по спирали (калужница, тюльпанное дерево). Это пример *полу-круговых*, или *гемициклических*, цветков.

Симметрия цветка. Вдоль продольной оси цветка, проходящей через пестик и цветоножку, можно провести одну, две или несколько плоскостей, которые разделят цветок на две равные части. Все многообразие цветков по признаку симметрии сводится к трем типам (рис. 76).

Правильный, или **актиноморфный**, цветок имеет несколько плоскостей симметрии (аналогичный тип симметрии в животном мире называют радиальной или лучевой симметрией). Такие цветки характерны для гвоздичных, лилейных.

Неправильный, или **зигоморфный**, цветок характеризуется наличием лишь одной плоскости симметрии (бобовые, губоцветные).

Асимметричный цветок не имеет ни одной плоскости симметрии (канновые, валериановые).

Формула и диаграмма цветка. Принципы строения цветков и взаимное расположение их частей наглядно характеризуют диаграммы и формулы.

Диаграмма. Диаграмма — это проекция всех частей цветка на плоскость, перпендикулярную цветоножке, т. е. поперечный разрез цветка, изображенный в виде схемы (рис. 77).

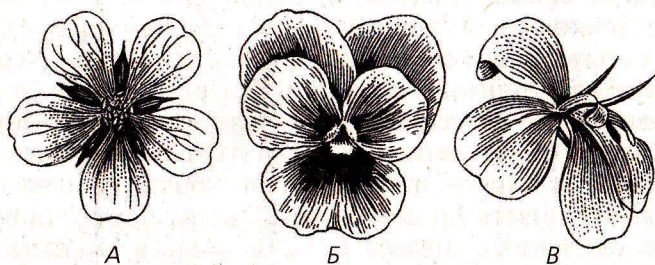


Рис. 76. Симметрия цветка: А — актиноморфный цветок; В — зигоморфный цветок; В — асимметричный цветок

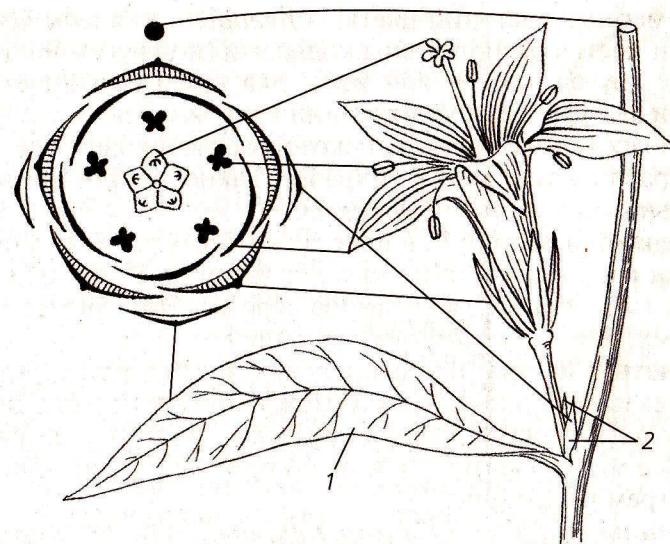


Рис. 77. Построение диаграммы цветка: 1 — кроющий лист; 2 — прилистники

Диаграмма дает полное и наглядное представление о плане строения цветка, его симметрии. Если цветок расположен в пазухе листа, диаграмму ориентируют таким образом, чтобы кроющий лист был внизу, а над диаграммой в виде кружочка изображают поперечное сечение стебля. Сросшиеся элементы какой-либо части цветка на диаграмме соединяют пунктиром или тонкой линией.

Формула. Формула — это краткое описание цветка с помощью буквенных и цифровых обозначений. Все части цветка обозначают латинскими буквами: Р — простой околоцветник, К — чашечка, С — венчик, А — андроев (тычинки), G — гинецей (плодолистики). Перед формулой ставится значок, указывающий на симметрию цветка: правильный цветок обозначают звездочкой — *, неправильный (зигоморфный) — ↑. Мужской (тычиночный) цветок обозначают знаком Марса — ♂, женский (пестичный) — знаком Венеры — ♀. Около каждой буквы внизу ставят цифру, отмечая число элементов данной части цветка, например, К₅ — пять чашелистиков. Если части цветка сросшиеся, цифру берут в скобки. Если элементы какой-то части цветка располагаются в два круга, пишут две цифры, соединенные знаком +. Если число элементов очень велико или неопределенно, используют знак бесконечности (∞). Цифру, обозначающую число плодолистиков в гинецее,

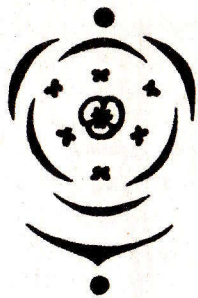


Рис. 78. Диаграмма цветка (лилия)

подчеркивают снизу, если завязь верхняя; если нижняя — черту ставят над цифрой.

Рассмотрим в качестве примера диаграмму и формулу лилии: $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ (рис. 78). По формуле мы сразу можем определить, что цветок лилии правильный с простым околоцветником, элементы которого расположены в два круга по три, тычинок шесть (по три в двух кругах), пестик состоит из трех сросшихся плодолистиков, завязь верхняя.

Соцветия. В природе одиночные цветки встречаются сравнительно редко (мак, тюльпан, пион, вороний глаз и др.). У большинства растений цветки собраны в группы — соцветия. В процессе эволюции соцветия возникли как приспособление к наиболее эффективному перекрестному опылению. Мелкие цветки, собранные в соцветие, хорошо заметны для опыляющих их насекомых. У ветроопыляемых растений, имеющих соцветия, лучше происходит улавливание пыльцы, переносимой воздушными потоками.

Соцветие — это побег или система побегов, несущих цветки, расположенные в определенном порядке. Как и для обычного побега, для соцветия характерно определенное ветвление, в зависимости от которого все соцветия делят на две группы: моноподиальные и симподиальные.

Моноподиальные соцветия. У моноподиальных соцветий самые молодые цветки находятся на вершине или в центре соцветия (если его рассматривать в плане), т. е. верхушечный (конечный) цветок у них распускается последним. Моноподиальные соцветия могут быть простыми или сложными (рис. 79).

Простые соцветия. Цветки сидят непосредственно на главной оси соцветия.

Кисть — на удлинённой главной оси соцветия (на цветоносе) сидят на цветоножках отдельные цветки (ландыш, черемуха, белая акация).

Колос — на удлинённой главной оси расположены сидячие цветки без цветоножек (подорожник).

Початок — колос с сильно утолщенной мясистой главной осью (белокрыльник).

Щиток — напоминает кисть, так как цветки располагаются вдоль главной оси, однако у нижних цветков цветоножки длиннее, чем у верхних, поэтому все цветки находятся в одной плоскости (яблоня, груша, боярышник).

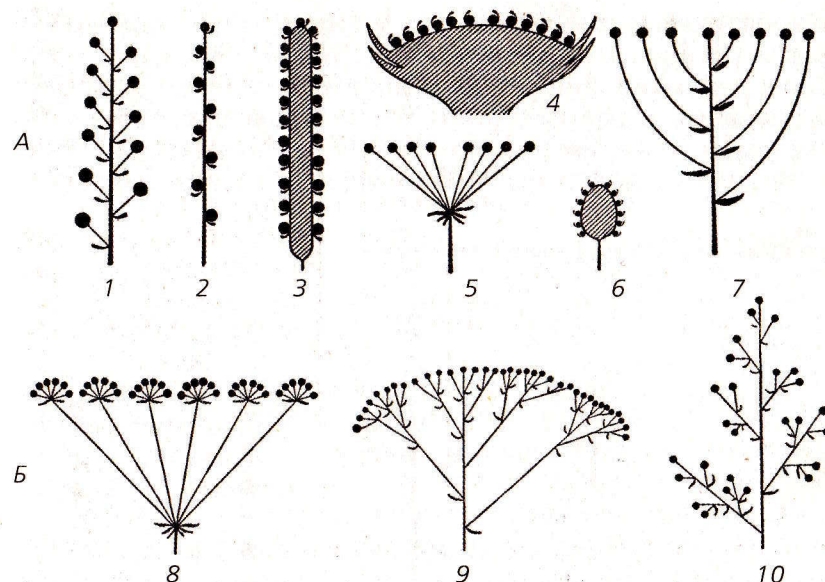


Рис. 79. Схемы моноподиальных соцветий: А — простые; Б — сложные; 1 — кисть; 2 — колос; 3 — початок; 4 — корзинка; 5 — зонтик; 6 — головка; 7 — щиток; 8 — сложный зонтик; 9 — щитковидная метелка; 10 — метелка

Головка — главная ось укорочена, на ее вершине тесно скучены цветки, почти не имеющие цветоножек (клевер).

Зонтик — главная ось укорочена, цветоножки всех цветков имеют одинаковую длину и выходят из вершины оси (первоцвет, лук).

Корзинка — главная ось укорочена, сильно утолщена и блюдцевидно расширена, цветки мелкие, сидячие (сложноцветные).

Сложные соцветия. Цветки расположены на ответвлениях главной оси соцветия, т. е. от главной оси отходят простые соцветия.

Сложный колос — на удлинённой главной оси расположены простые колоски (пшеница, рожь и другие злаки).

Метелка, или сложная кисть, — на удлинённой главной оси на разной высоте расположены боковые цветочные ветви, представляющие кисти или иные соцветия (сирень).

Сложный зонтик — от вершины укороченной главной оси отходят оси простых зонтиков (морковь, укроп).

Сложный щиток — вдоль удлинённой главной оси на боковых осях разной длины расположены соцветия корзинки (тысячелистник).

Симподиальные соцветия. В симподиальных соцветиях первым распускается верхушечный цветок, заканчивающий собой главную ось соцветия. Дальнейшее распускание цветков продолжается центробежно, т. е. под верхушечным цветком раскрываются два боковых цветка второго порядка, в их пазухах образуются цветки третьего порядка и т. д. (гвоздичные).

Вопросы для повторения и задания

1. Какие цветки называют тычиночными, какие — пестичными?
2. Приведите примеры однодомных и двудомных растений.
3. Приведите примеры правильных (актиноморфных) и неправильных (зигоморфных) цветков.
4. С помощью гербарного материала или рисунков в определителе составьте формулу хорошо известного вам цветка.
5. Что такое соцветие? Охарактеризуйте простые и сложные моноподиальные соцветия.
6. Каково биологическое значение соцветий?

§ 26. Спорогенез и гаметогенез

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита. Микроспорогенез, т. е. процесс образования микроспор, происходит внутри пыльцевых гнезд развивающихся тычинок, которые закладываются на цветоносе в виде бугорков после появления на нем зачатков околоцветника (рис. 80). В бугорке будущей тычинки обособляются пыльцевые гнезда четырех микроспорангиев, впоследствии попарно срастающихся между собой. Клетки пыльцевых гнезд митотически делятся, образуя материнские клетки микроспор. Наружная часть каждого гнезда пыльника имеет многослойную стенку, состоящую из эпидермы, субэпидермального слоя и нескольких слоев паренхимных клеток. Самый внутренний паренхимный слой, выстилающий гнездо пыльника, служит для питания спорогенных клеток.

Материнские клетки микроспор делятся мейотически, в результате чего из каждой клетки образуются четыре гаплоидные микроспоры, составляющие тетраду. В дальнейшем тетрады распадаются на отдельные микроспоры. К этому времени каждая микроспора имеет две оболочки: наружную — экзину и внутреннюю — интину. В микроспоре очень мало воды (около 10—14%), а густая цитоплазма содержит запасные питательные вещества, витамины и гормоны роста.

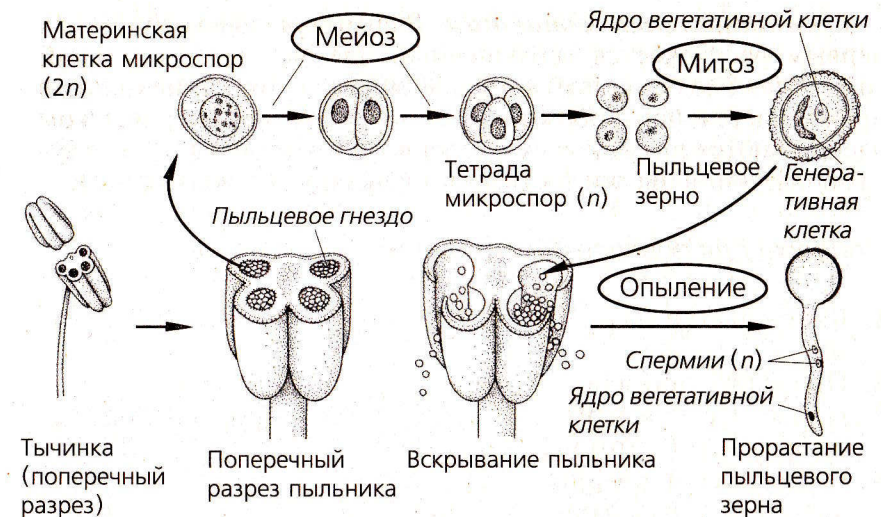


Рис. 80. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита

Микроспора покрытосеменного растения — это одноядерная гаплоидная клетка, из которой внутри пыльника в результате одного деления образуются две клетки разного размера: маленькая *генеративная* и большая *вегетативная*. Так развивается весьма редуцированный *мужской заросток* — *пыльцевое зерно*, или *пылинка*.

Генеративная клетка постепенно проникает внутрь вегетативной клетки, вытягивается и приобретает веретенообразную форму. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит уже после перенесения пыльцевого зерна на рыльце пестика. При прорастании пыльцы вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, при этом внутренняя оболочка (интина) сильно растягивается. В растущую пыльцевую трубку входит генеративная клетка, которая делится на две мужские гаметы — спермии.

Наружная оболочка (экзина) имеет сложное многослойное строение. Ее верхний слой часто снабжен разными выростами, шипиками, складками, что помогает пыльце закрепляться на рыльце пестика. Размеры, форма пыльцевых зерен, а также строение их оболочек — это очень ценные признаки, используемые в систематике растений. Экзина очень устойчива к разным воздействиям, в том числе и химическим, благодаря своему основному компоненту — спорополленину. Поэтому пыльца прекрасно сохраняется в ископаемом состоянии.

Освобождение пыльцы происходит при вскрывании пыльника, как правило, в сухую и теплую погоду.

Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита. Семязачатки начинают свое развитие на внутренней поверхности плодолистика. В отличие от голосеменных растений, у которых семязачатки располагаются открыто на поверхности чешуй шишек (на мегаспорофиллах, или семенных чешуях), у покрытосеменных растений они развиваются во влажной замкнутой камере — завязи пестика. Это ускоряет их развитие и защищает от неблагоприятных условий среды. Напомним, что пестик образован одним или несколькими сросшимися плодолистиками (мегаспорофиллами).

Семязачаток покрытосеменных растений состоит из внутренней части — *нуцеллуса*, который, собственно, и является *мегаспорангием*, *оболочек (интегументов)* и *семяножки* (рис. 81). Если семязачаток голосеменных растений имеет только один интегумент, то у покрытосеменных их два — внутренний и наружный. Обрастая нуцеллус со всех сторон, интегументы оставляют на его верхушке небольшое отверстие — *пыльцевход*, или *микропиле*.

Из основания семязачатка развивается семяножка. Она служит не только для прикрепления семязачатка, но и для проведения в него из завязи питательных веществ.

Главная роль в семязачатке принадлежит нуцеллусу (мегаспорангию). Одна из его клеток, расположенная ближе к пыльцевходу, увеличивается в размере и становится материнской клеткой мегаспоры. Она делится мейотически, образуя тетраду гаплоидных мегаспор. Мегаспоры располагаются одна под другой. Три из них, находящиеся ближе к микропиле, отмирают, а самая внутренняя, обращенная к семяножке, увеличивается в размерах. В дальнейшем из нее развивается женский гаметофит. Рассмотрим, как это происходит.

Ядро мегаспоры трижды делится митозом, при этом деления цитоплазмы (цитокинеза) не происходит. После первого деления образовавшиеся два ядра расходятся к разным полюсам клетки. После второго деления образуются четыре ядра (по два у каждого полюса), после третьего — восемь ядер (по четыре). К этому времени исходная клетка достигает значительных размеров, в ее цитоплазме образуются вакуоли. Одновременно разрастается и весь семязачаток.

От каждого полюса клетки в ее центральную часть отходит по одному ядру, которые в дальнейшем сливаются, образуя диплоидное ядро. На полюсе, расположенном ближе к микро-

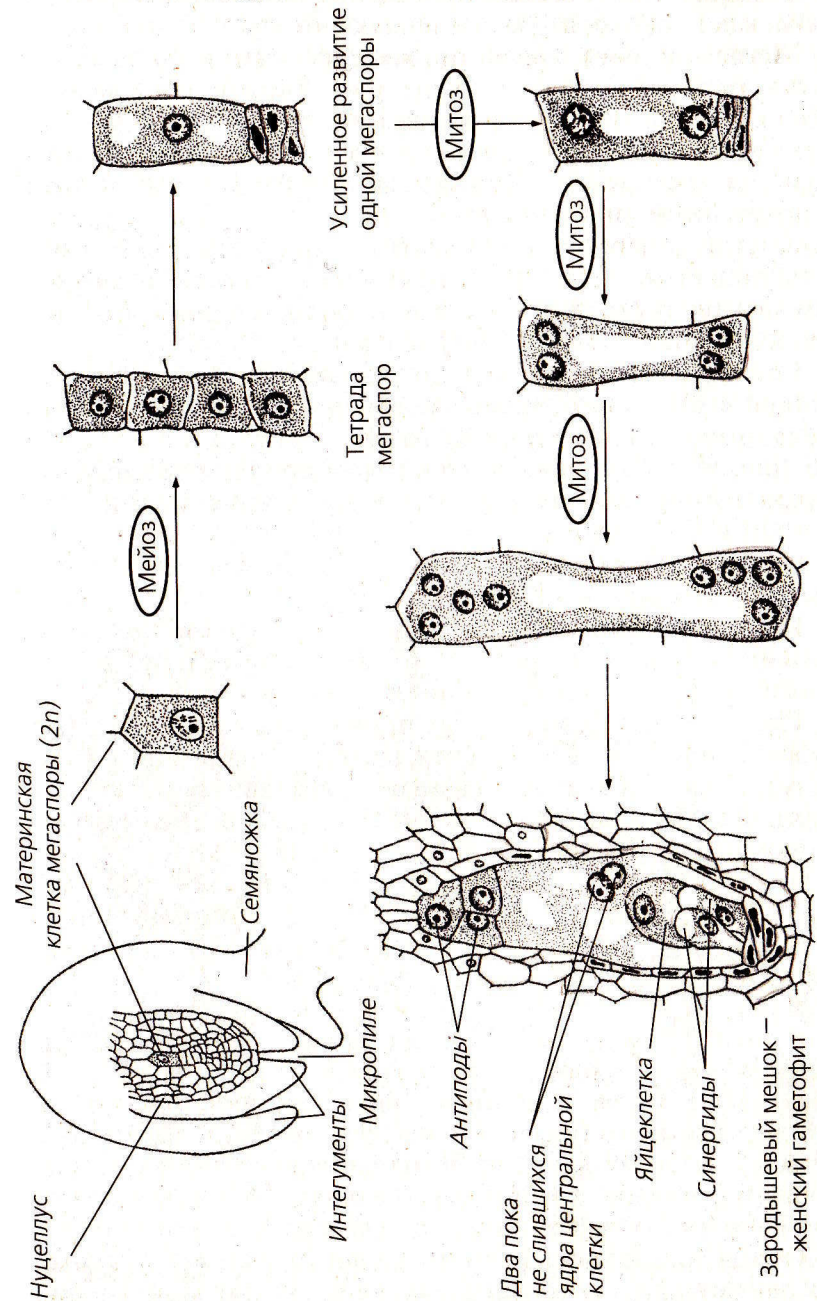


Рис. 81. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита

пиле, вокруг каждого из трех оставшихся ядер обособляется цитоплазма, и формируются оболочки. Образуются три клетки: одна из них, более крупная — *яйцеклетка*, две остальные — вспомогательные клетки (*синергиды*). На противоположном полюсе таким же способом возникают еще три клетки — *антиподы*. В итоге в результате трех митотических делений из мегаспоры развивается женский гаметофит, который называют *зародышевым мешком*.

Женский гаметофит покрытосеменных растений имеет наиболее простое строение по сравнению с гаметофитами всех остальных высших растений. Он состоит из крупной диплоидной центральной клетки, окруженной оболочкой мегаспоры, и шести мелких гаплоидных клеток. Женский гаметофит не имеет архегониев (половых органов), однако способен формировать женскую гамету — яйцеклетку.

Если проследить относительное соотношение размеров гаметофита и спорофита у всех растений, то легко заметить, что

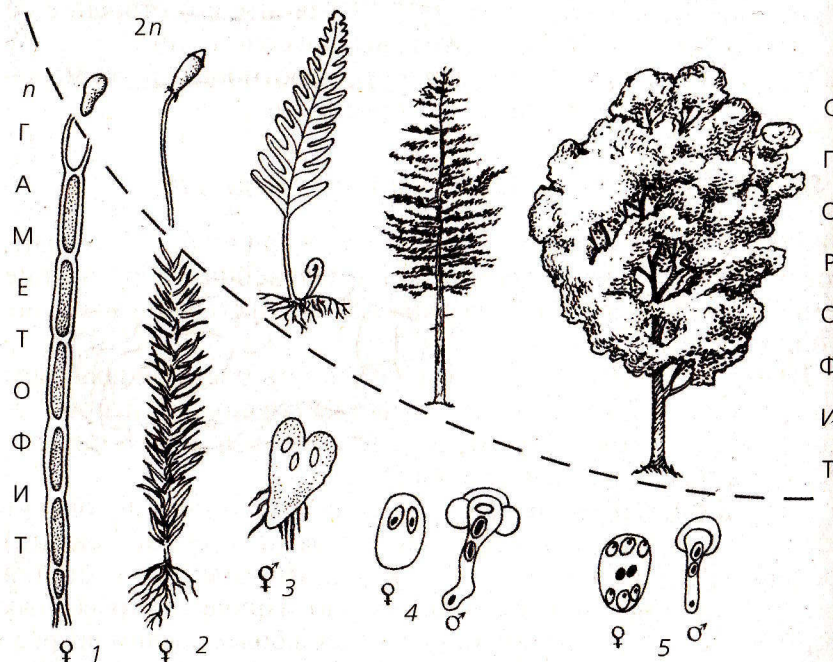


Рис. 82. Постепенная редукция гаметофита и преобладание спорофита в эволюции растений: 1 — зеленые водоросли; 2 — моховидные; 3 — папоротниковидные; 4 — голосеменные; 5 — покрытосеменные

в процессе эволюции по мере усложнения общей организации систематической группы происходило усложнение спорофита и постепенное уменьшение (редукция) гаметофита (рис. 82).

Вопросы для повторения и задания

1. Что представляет собой микроспорангий покрытосеменных растений?
2. Где и как образуются микроспоры? Расскажите об их строении.
3. Как происходит развитие мужского гаметофита? Что представляет собой мужской гаметофит?
4. Где развиваются мегаспорангии покрытосеменных растений? В чем преимущество их развития по сравнению с развитием мегаспорангиев голосеменных растений?
5. Из чего состоит семязачаток?
6. Расскажите о развитии женского гаметофита. Что представляет собой женский гаметофит? Сравните его строение со строением гаметофитов других высших растений.
7. Какая существует закономерность в соотношении размеров гаметофита и спорофита у всех растений?

§ 27. Цветение, опыление, оплодотворение

После формирования цветка происходят три важнейших взаимосвязанных процесса, без которых дальнейшее образование семян и плодов было бы невозможно. Это цветение, опыление и оплодотворение.

Цветение. *Цветение* — это готовность цветка к восприятию пыльцы. Обычно цветение начинается с раскрытия бутонов. У разных видов растений цветение наступает в определенном возрасте и в разное время года.

Однолетние и двулетние растения цветут и плодоносят один раз в жизни: однолетние — в первый (и единственный) год жизни, двулетние — на второй год. Многолетние растения цветут и приносят плоды многократно. Причем у древесных форм цветение, как правило, наступает в более зрелом возрасте. Например, дубы, растущие в лесу, впервые цветут в 80—100-летнем возрасте. Однако среди многолетников существуют виды, которые зацветают только один раз в жизни, например агавы, бамбуки, некоторые пальмы.

У некоторых растений цветки способны раскрываться и закрываться несколько раз, в зависимости от внешних факторов (погоды, времени суток).

Существуют растения, у которых отсутствует выраженный сезон цветения, они образуют цветки в течение всего года. Такие растения называют *ремонтантными* (от франц. *remontant* — способный к многократному цветению). У них одновременно могут распускаться цветки и развиваться плоды. Как правило, это растения тропических широт (кофейное дерево, цитрусовые и др.).

Обычно цветение продолжается до опыления, но иногда — и до оплодотворения яйцеклеток.

Опыление. Опыление у покрытосеменных растений — это перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика. Вспомните, что у голосеменных пыльца попадает непосредственно на семязачаток, открыто лежащий на чешуе шишки.

Перенос пыльцы осуществляется различными способами. Если пыльца данного цветка попадает на рыльце пестика этого же цветка, такое опыление называют *самоопылением*. Перенос пыльцы на рыльце пестика другого цветка называют *перекрестным опылением*.

Самоопыление. Такой тип опыления характерен для небольшого числа цветковых растений. Ученые считают, что самоопыление возникло вторично, когда какие-то обстоятельства начали препятствовать осуществлению перекрестного опыления. Биологически самоопыление менее выгодно, поскольку при этом не происходит обмен генетической информацией между различными особями вида. Возникают гомозиготные популяции, не способные быстро адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

Различают постоянное, случайное и вынужденное самоопыление. *Постоянное самоопыление* возникает, если перенос пыльцы с одного растения на другое невозможен в силу каких-то объективных причин. Для таких растений использование собственных пыльцевых зерен — это единственная возможность образовать семена.

Случайное самоопыление происходит в том случае, когда при перекрестном опылении на рыльце пестика наряду с пыльцой других цветков также попадает пыльца из своего же цветка.

Вынужденное самоопыление происходит у некоторых покрытосеменных растений, для которых в обычных условиях характерно опыление чужой пыльцой. Если по каким-либо причинам перекрестного опыления не произошло, в послед-

ний момент перед окончанием цветения на рыльце попадает собственная пыльца.

Разновидностью самоопыления является *клеистогамия* (от греч. *kleistos* — замкнутый, *gamos* — брак), когда опыление собственной пыльцой происходит в нераспускающихся цветках.

Перекрестное опыление. Перекрестное опыление представляет собой перенос различными способами пыльцы из пыльника цветка одного растения на рыльце цветка другого растения. Этот тип опыления распространен у покрытосеменных растений гораздо шире, чем самоопыление. Биологически перекрестное опыление более благоприятно, чем самоопыление, потому что оно дает возможность объединять генетическую информацию разных особей, формировать новые сочетания аллелей, тем самым увеличивая генетическое разнообразие вида. Это способствует приспособлению вида к изменяющимся условиям обитания.

В процессе эволюции растения выработали ряд приспособлений, препятствующих самоопылению и способствующих перекрестному опылению. Рассмотрим некоторые из них.

У некоторых растений созревание пыльцы и подготовка рыльца к ее приему происходит не одновременно. Наиболее часто встречается ситуация, когда пыльники вскрываются и пыльца высыпается раньше, чем рыльце пестика того же цветка готово к ее восприятию. Так происходит у многих гвоздичных, колокольчиковых, сложноцветных и других растений.

Исключает возможность самоопыления двудомность, при которой пестичные и тычиночные цветки находятся на разных особях.

Существуют и другие приспособления, препятствующие самоопылению. У некоторых видов растений, например у примулы, на разных особях развиваются разные цветки: у одних цветков столбик пестика очень длинный, поэтому рыльце находится в зеве венчика, а тычинки с короткими тычиночными нитями — в глубине; у других — наоборот. Такое явление называют *гетеростилией* (рис. 83). Понятно, что у таких растений возможно только перекрестное опыление.

Перекрестное опыление может осуществляться различными спо-

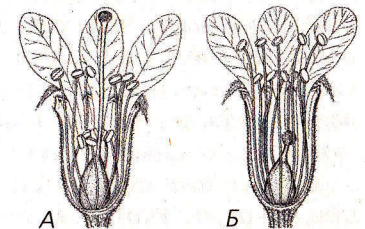


Рис. 83. Гетеростилия у дербенника иволистного: А — длинностолбчатая форма; Б — короткостолбчатая форма

собами. Условно их можно разделить на две группы: абиотическое опыление (при помощи ветра или воды) и биотическое (при помощи животных).

Биотическое опыление. В роли опылителей могут выступать разные животные, поэтому выделяют энтомофилию (опыление насекомыми), орнитофилию (опыление птицами) и зоофилию (опыление млекопитающими).

Энтомофилия широко распространена в природе. Растения, опыляемые насекомыми, обладают разными приспособлениями, способствующими привлечению опылителей: яркая окраска цветка, обилие нектара, образование соцветий. Многих насекомых привлекает не только нектар, но и пыльца. Например, пчелы активно собирают пыльцу и переносят ее в гнездо на своих лапках. Там они складывают ее в ячейки сот и заливают медом. В таком виде пыльца может храниться очень долго. Пыльца у насекомоопыляемых растений, как правило, крупная, клейкая, с неровной поверхностью, что облегчает ее захват и перенос насекомыми.

Цветки привлекают насекомых не только внешним видом, но и запахом. Как правило, цветки, не имеющие яркой окраски, обладают сильным запахом. Важен запах и для привлечения ночных насекомых. Например, цветки душистого табака опыляются ночными бабочками. Поэтому днем они закрыты, а ночью, раскрываясь, распространяют вокруг сильный густой аромат. Цветки некоторых растений из семейства орхидных выделяют вещества, имитирующие запах самок насекомых в период размножения. Прилетевшие на запах самцы пытаются спариваться с цветком, который к тому же по цвету и форме тоже напоминает насекомое, а в результате покрываются пыльцой и переносят ее на другой цветок.

В процессе эволюции у насекомых и растений сформировалось огромное количество взаимных адаптаций. Эти адаптации иногда бывают настолько специальными, что некоторые виды покрытосеменных могут опыляться только определенными видами насекомых.

Орнитофилия, т. е. перенос пыльцы птицами, встречается гораздо реже. Птицы не воспринимают запах, поэтому наиболее привлекательны для них ярко и пестро окрашенные цветки, особенно красного цвета. Опылителями выступают колибри, нектарницы, медососы, попугаи лори и некоторые другие. В основном орнитофилия распространена в тропических и экваториальных областях.

Еще более редко встречается **зоофилия**. Летучие мыши по ночам и в сумерки опыляют крупные зеленовато-желтые или коричневые цветки с прочными околоцветниками и цветоножками, которые часто имеют неприятный запах, имитирующий выделения самих летучих мышей. Летучие мыши опыляют баобабы, мирты, агавы, бананы и некоторые другие растения, чаще всего деревья и кустарники, реже — травянистые растения. В опылении принимают участие и нелетающие животные: хоботноголовый кукуруз в Австралии, лемуры на Мадагаскаре, грызуны в Южной Америке.

Абиотическое опыление. Опыление ветром, или **анемофилия**, встречается у многих древесных и травянистых растений, но в целом ветроопыляемых растений гораздо меньше (около 10% от всего видового разнообразия). Цветки ветроопыляемых растений, как правило, имеют невзрачный околоцветник из пленок или чешуек, у некоторых видов цветки голые. Тычинки свешиваются из цветка наружу, их пыльники свободно раскачиваются ветром. Мелкая сухая легкая пыльца образуется в большом количестве. У ветроопыляемых растений цветки расположены значительно выше листьев (как, например, у злаков), или эти растения цветут до появления листьев (например, дуб).

При **гидрофилии** перенос пыльцы осуществляется с помощью воды. Например, у роголистника и зостеры цветки распускаются под водой. Их пыльцевые зерна тонкие, нитевидные, длиной до 2,5 мм. Наружная оболочка (экзина) практически редуцирована. Вероятность опыления в толще воды очень мала, поэтому такие растения размножаются в основном вегетативно.

Оплодотворение. Тем или иным способом пыльца попадает на рыльце пестика и удерживается на нем. С этого момента начинается новый этап — прорастание пыльцевого зерна (рис. 84). Плотная экзина прорывается, и из интины начинает формироваться пыльцевая трубка. Она проникает в рыльце и по столбику движется к завязи. В растущую пыльцевую трубку проникает ядро вегетативной клетки, образующей трубку, и два спермия. Достигнув завязи, пыльцевая трубка проникает внутрь семязачатка в зародышевый мешок через микропиле. Внутри зародышевого мешка оболочка пыльцевой трубки разрывается. Один спермий оплодотворяет яйцеклетку — возникает диплоидная зигота, из нее в дальнейшем развивается зародыш. Другой спермий сливается с диплоидным ядром центральной клетки, образуя клетку с тройным хромосомным набором (триплоидную), из которой затем формируется **эндосперм** — питательная ткань семени. Таким образом, у покры-

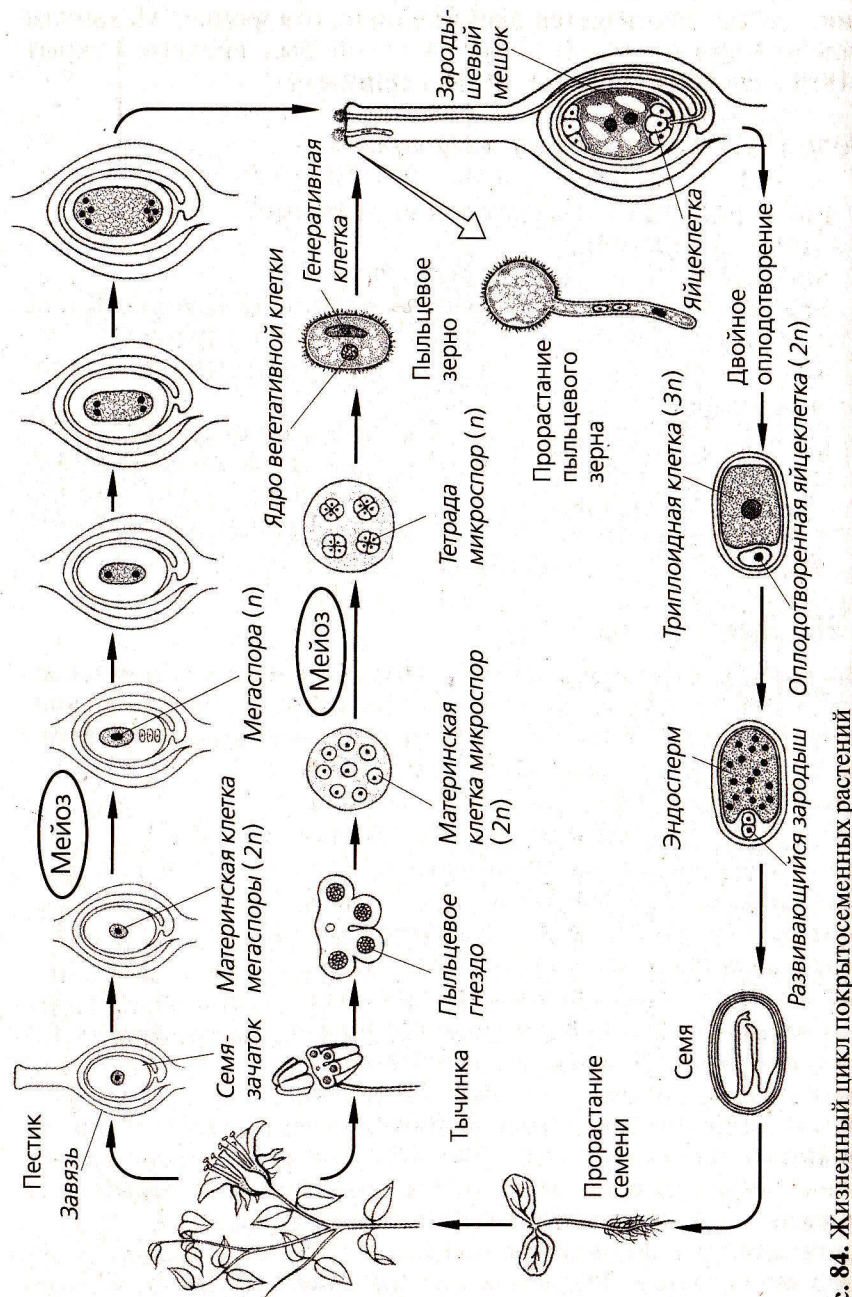


Рис. 84. Жизненный цикл покрытосеменных растений

тосеменных растений в оплодотворении участвуют два спермия, т. е. осуществляется двойное оплодотворение. Механизм оплодотворения у цветковых растений был впервые открыт в 1898 г. русским ученым С. Г. Навashiным.

Вопросы для повторения и задания

1. Какие растения называют ремонтантными?
2. Что такое опыление?
3. Как осуществляется самоопыление?
4. Сравните самоопыление и перекрестное опыление. Какое из них более выгодно с эволюционной точки зрения?
5. Какие существуют приспособления, препятствующие самоопылению?
6. Расскажите об особенностях биотического опыления.
7. Каковы характерные признаки ветроопыляемых растений?
8. Почему оплодотворение у покрытосеменных растений называют двойным оплодотворением? Расскажите, как осуществляется оплодотворение.

§ 28. Семя и плод

Общая характеристика семени. После оплодотворения в растительном организме происходят значительные физиологические изменения: большая часть питательных веществ направляется к завязи, где идет формирование семени и плода. Семя образуется из семязачатка: из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) развивается *зародыш*, из триплоидной центральной клетки — *эндосперм*, из интегументов — *семенная кожура* (см. рис. 84). Из стенки завязи образуются стенки плода (*околоплодник*).

Размеры и масса семян у растений разных видов очень сильно различаются: у орхидных и заразиховых семя весит тысячные доли миллиграмма, а у сейшельской пальмы — около 20 кг. Чаще всего семена имеют округлую или вытянутую форму. На поверхности семени в месте прикрепления его к семяножке остается шершавый след — *семенной рубчик* (рис. 85). Рядом с ним находится *семя-*

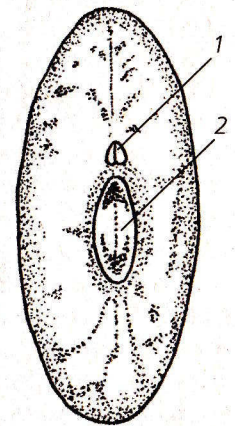


Рис. 85. Семя фасоли (общий вид): 1 — семенная кожура; 2 — семенной рубчик

вход — отверстие, которое образуется из микропиле семязачатка. При прорастании через него в семя поступает вода.

В семени содержатся вещества, необходимые для развития и прорастания будущего растения: вода (около 10—15%), минеральные соли (1,5—5% от сухой массы) и органические вещества, содержание которых неодинаково в семенах разных растений. Так, например, семена гороха содержат крахмал и белок (до $\frac{1}{3}$ сухой массы), зерновки пшеницы — крахмал (более 50% сухой массы), у подсолнечника более 50% от массы семени составляют жиры (растительные масла).

Строение семени. Рассмотрим строение основных компонентов семени.

Зародыш. Главной частью семени является *зародыш*, развивающийся из зиготы. В течение некоторого времени после образования зигота остается в состоянии покоя. Ее первое деление происходит только после того, как начинает делиться центральная клетка. В результате первого деления зиготы образуются две клетки — формируется так называемый *двухклеточный предзародыш* (рис. 86). Из одной его клетки в дальнейшем разовьется сам зародыш, из другой, более крупной, образуется *подвесок* — цепочка клеток, которая вдвигает зародыш в ткань эндосперма. Подвесок также снабжает зародыш питательными веществами, которые он извлекает из ткани нуцеллуса (мегаспорангия) и интегументов.

Сформированный зародыш имеет зачатки всех вегетативных органов: *зародышевый корешок*, *гипокотиль* (переходная зона между корнем и стеблем), *зародышевый стебелек*, на котором находятся *зародышевые листья* — *семядоли*. Корешок и гипокотиль образуют осевую часть зародыша. Между семядолями находится апикальная меристема, из которой в дальнейшем формируется конус нарастания будущего побега. У некоторых растений между семядолями образуется *почечка* и даже развивается зачаток побега.

У двудольных растений чаще всего две семядоли, хотя бывают исключения (одна или более двух) (рис. 87). У однодольных растений одна семядоля. Среди всех однодольных наиболее сложное строение у зародышей злаков. В семени злаков зародыш занимает боковое положение, у него развиты почечка с несколькими зачатками листьев, гипокотиль и корешок. Единственная семядоля (щиток) при прорастании семени обеспечивает зародыш питательными веществами из эндосперма, осуществляя их ферментативное расщепление.

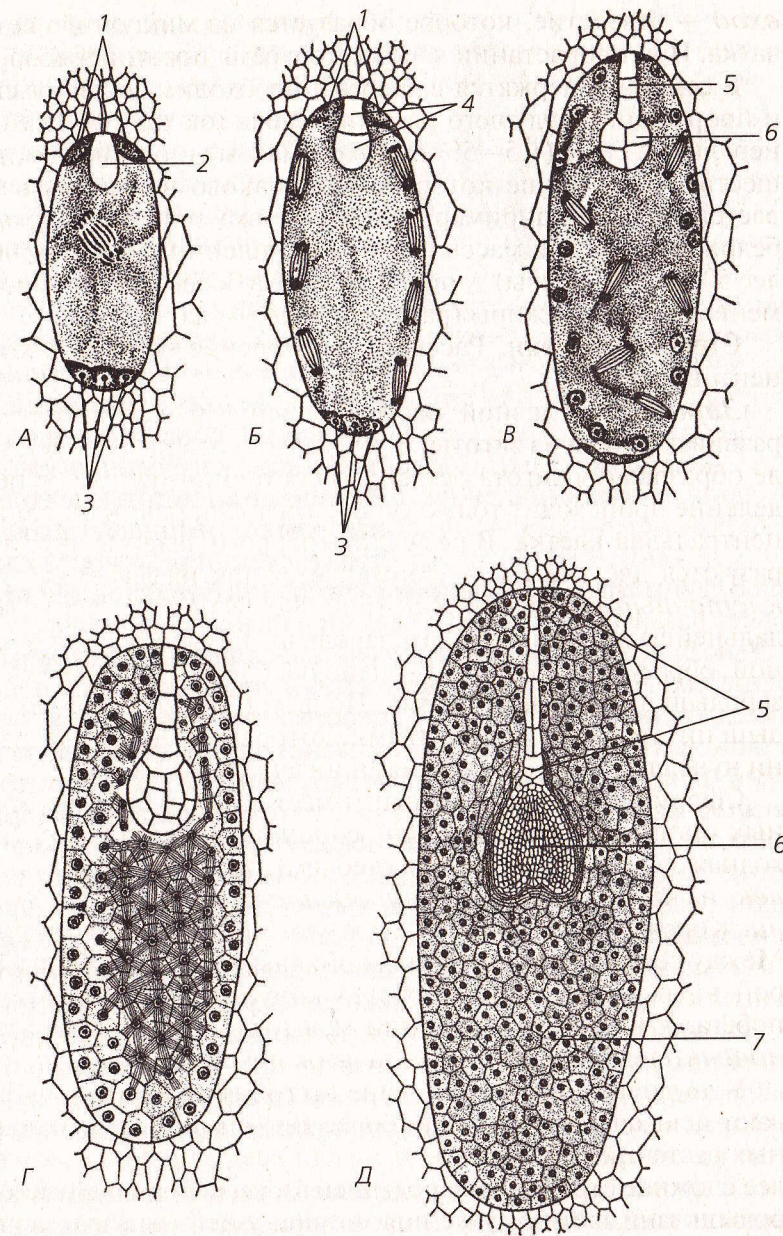


Рис. 86. Развитие зародыша и эндосперма у двудольных (А—Д — последовательные стадии): 1 — синергиды; 2 — зигота; 3 — антиподы; 4 — двухклеточный предзародыш; 5 — подвесок; 6 — зародыш; 7 — эндосperm

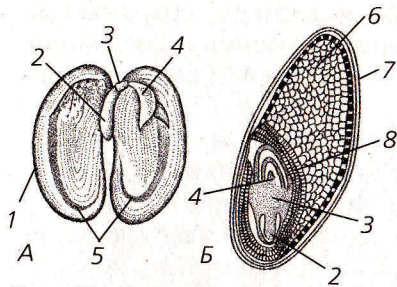


Рис. 87. Строение семени: *А* — двудольное растение (фасоль); *Б* — однодольное растение (зерновка пшеницы); 1 — кожура семени; 2 — корешок; 3 — стебелек; 4 — почечка; 5 — семядоля; 6 — эндосперм; 7 — околоплодник и кожура семени; 8 — щиток (семядоля)

ния с ядром спермия. Быстрое развитие питательной ткани ускоряет развитие зародыша и семени в целом.

У всех семенных растений (и голосеменных, и покрытосеменных) запасная ткань семени представлена в основном эндоспермом. Однако у голосеменных эндосперм — это гаплоидная вегетативная ткань женского гаметофита, в которой накапливаются питательные вещества. У покрытосеменных растений эндосперм — это триплоидная гибридная ткань, не гомологичная женскому заростку. Она происходит из триплоидной центральной клетки, в образовании которой участвуют диплоидная клетка женского гаметофита и спермий.

Кроме эндосперма питательные вещества семени могут находиться и в других тканях. У некоторых растений для питания развивающегося зародыша используются клетки нуцеллуса. В них накапливаются питательные вещества, и нуцеллус превращается в диплоидный *перисперм* (гвоздичные).

В зависимости от локализации питательных веществ семена делят на четыре группы.

1. В процессе формирования семени весь эндосперм израсходован на развитие зародыша, а перисперм не образовался. В этом случае запасные питательные вещества откладываются непосредственно в зародыше (в его семядолях). Образуются семена, состоящие только из зародыша и кожуры (бобовые, тыквенные, розоцветные).

Форма зародыша в семени может быть самой разнообразной, он может находиться в центре семени или на периферии. Однако в любом случае кончик зародышевого корешка всегда находится около семявхода, через который корешок первым выходит из семени при прорастании.

Ткани семени, запасющие питательные вещества. У всех цветковых растений эндосперм образуется из триплоидной центральной клетки. В отличие от зиготы центральная клетка начинает делиться практически сразу после слия-

2. В процессе развития семени эндосперм сохраняется, а перисперм не образуется. Формируются семена, состоящие из зародыша, эндосперма и семенной кожуры (злаки, пасленовые, зонтичные).

3. Зародыш полностью расходует эндосперм, но одновременно из нуцеллуса формируется перисперм. Такие семена состоят из зародыша, перисперма и кожуры (гвоздичные).

4. В семени сохраняется эндосперм и развивается перисперм (черный горошковый перец, кувшинковые).

Семенная кожура. Семенная кожура образуется из интегументов. Обычно в ее формировании принимает участие только наружный интегумент, а внутренний редуцируется и рассасывается. В процессе созревания семени кожура уплотняется и утолщается, ее ткани нередко древеснеют. Семенная кожура защищает внутреннее содержимое семени (зародыш и запасные питательные вещества) от внешних воздействий.

По особенностям строения покровов семени можно определить видовую принадлежность растения. Семенная кожура может быть гладкой или покрытой волосками, иметь выросты или утолщения.

Прорастание семян. По мере созревания в семени уменьшается количество воды (до 5—10%). Зрелое сухое семя большинства растений прорастает не сразу. Период *физиологического покоя* имеет разную продолжительность у разных видов. Однако отсутствие необходимых для прорастания условий может значительно продлить этот период. В отличие от физиологического покоя, необходимого растениям, такой покой называют *вынужденным*. Твердые семена некоторых растений способны сохранять всхожесть в течение нескольких лет. Но, пожалуй, абсолютный рекорд принадлежит семенам люпина, которые проросли после того, как были извлечены из ледника Аляски, где пролежали 10 тыс. лет.

Прорастание семени — это процесс перехода семени от состояния покоя к росту зародыша и формированию проростка. Для успешного прорастания необходимы влага, доступ воздуха и определенная температура, благоприятная для данного вида.

Потребность в *воде* и *воздухе* у семян разных растений различная. Семена засухоустойчивых растений начинают прорастать, если семя впитало воды в четыре раза меньше веса семени. Крупные семена тыквы, фасоли, бобов требуют большое количество влаги, поэтому перед посевом их необходимо замачивать. Зерновки риса способны прорастать под водой, им

хватает того ничтожного количества воздуха, который растворен в воде. А зерновки овса и пшеницы в переувлажненной почве не смогут прорасти, так как они нуждаются в большом количестве воздуха.

Наряду с влагой и кислородом на прорастание семян влияют *температурные условия*. Зерновки пшеницы и ржи прорастают при температуре 1—2 °С, семена гороха — при 2—4 °С, огурцов и тыквы — при 12—14 °С. С этими особенностями связаны разные сроки посевов семян. Ранней весной высевают семена *холодостойких* растений. Семена *теплолюбивых* растений можно сажать только после прогрева почвы.

Глубина заделки семян зависит от размеров семени и от свойств почвы. Чем крупнее семена, тем глубже их можно сеять. В песчаные почвы семена заделывают глубже, чем в глинистые.

Вода, проникая через семявход, вызывает набухание семени. Запасные питательные вещества семядолей или эндосперма переходят в растворимое состояние и расходуются на рост зародыша и превращение его в проросток. *Проростками* называют развившиеся из семян молодые растения.

Сначала начинает расти зародышевый корень, который, прорвав семенную кожуру, выходит на поверхность семени и внедряется в почву. Затем начинается активный рост гипокотилия. Различают надземный и подземный типы прорастания семян (рис. 88).

При *подземном прорастании* семядоли зародыша остаются в почве, а над ее поверхностью появляется побег, развившийся из почечки. Первые листья такого проростка мелкие, почти чешуйчатые. Такой тип прорастания свойствен семенам дуба, гороха, конских бобов.

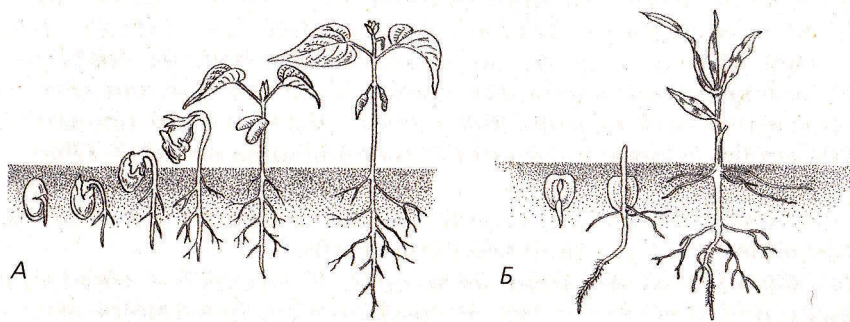


Рис. 88. Прорастание семян: А — двудольные растения (надземное); Б — однодольные растения

При *надземном прорастании* гипокотиль, удлиняясь, сначала изгибается петлеобразно, затем выпрямляется и выносит над поверхностью почвы семядоли, которые становятся первыми фотосинтезирующими листьями. Так развиваются проростки фасоли, огурца, липы, клена, редьки.

В отличие от гетеротрофного зародыша, который использует для своего роста и развития готовые питательные вещества, запасенные в семени, проросток сочетает и гетеротрофное, и автотрофное питание. Гетеротрофен он потому, что еще использует запасенные в эндосперме или семядолях питательные вещества. Автотрофен потому, что способен к фотосинтезу (имеет органы ассимиляции — листья) и минеральному питанию (через корневую систему).

Плод. Плод формируется по мере развития семени. При этом наиболее активно разрастается завязь. Если в образовании плода кроме завязи участвуют и другие части цветка: например, цветоложе (земляника), чашелистики (шелковица), — такие плоды часто называют *ложными*.

Из цветка с единственным пестиком образуются *простые* плоды (горох, тюльпан, яблоня), из цветка с несколькими пестиками — *сборные* (малина, ежевика, лютик). В зависимости от количества семян в завязи плоды могут быть *односеменными* (подсолнечник) или *многосеменными* (горох, мак, огурец).

В настоящее время наиболее широко распространена классификация плодов, основанная на строении околоплодника. В зависимости от консистенции околоплодника все плоды делят на *сухие* и *сочные* (рис. 89). Сухие многосеменные плоды, как правило, имеют приспособления для вскрывания и освобождения семян. Сухие односеменные и сочные плоды не вскрываются.

Сухие односеменные плоды. *Зерновка* — семя плотно срастается с тонким пленчатым околоплодником (рожь, пшеница). *Семянка* — околоплодник кожистый, не срастается с семенем (подсолнечник), часто имеет хохолок или летучку (одуванчик). *Крылатка* — плод с крыловидным придатком (ясень), с двумя придатками — *двукрылатка* (клен). *Орех* — околоплодник твердый, деревянистый (лещина). У осок мелкие плоды *орешки*. *Желудь* — по строению сходен с орехом, околоплодник жесткий кожистый (дуб).

Сухие многосеменные плоды. *Листовка* — образуется из одного плодолистика, вскрывается по брюшному шву — сросшимся краям плодолистика (живокость). *Боб* — образуется из одного плодолистика, вскрывается по брюшному шву

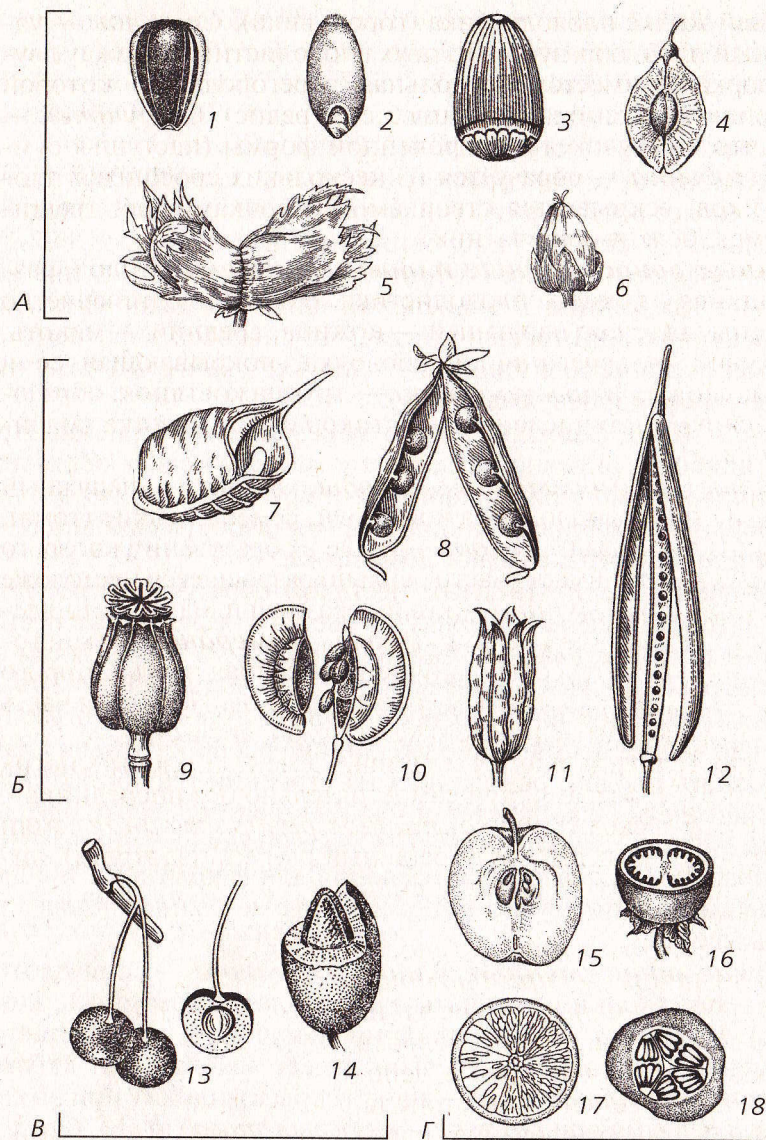


Рис. 89. Плоды: А — сухие односеменные; Б — сухие многосеменные; В — сочные односеменные; Г — сочные многосеменные; 1 — семянка (подсолнечник); 2 — зерновка (пшеница); 3 — желудь (дуб); 4 — крылатка (вяз); 5 — орех (лещина); 6 — орешек (гречиха); 7 — листовка (живокость); 8 — боб (горох); 9 — коробочка (мак); 10 — стручочек (ярутка); 11 — сложная листовка (водосбор); 12 — стручок (капуста); 13 — костянка (вишня); 14 — костянка (слива); 15 — яблоко (яблоня); 16 — ягода (картофель); 17 — померанец (лимон); 18 — тыква (огурец)

и средней жилке плодолистика (горох, вика). *Стручок* — удлиненный плод, образуется из двух плодолистиков, между двумя створками имеется продольная перегородка, к которой прикрепляются семена (горчица, репа, редис). *Стручочек* — то же, что и стручок, но укороченной формы (пастушья сумка). *Коробочка* — образуется из нескольких сросшихся плодолистиков, вскрывается створками, дырочками или трещинами (мак, белена, хлопчатник).

Сочные односеменные плоды. *Костянка* — плод, развивающийся из одного плодолистика. В околоплоднике четко выражены три слоя: наружный — кожица, средний — мякоть, внутренний — деревянистая оболочка, покрывающая семя (вишня, слива). *Многokостянка* — группа костянок, образовавшаяся из многочисленных пестиков одного цветка (малина, ежевика).

Сочные многосеменные плоды. *Ягода* — наружный слой сочного околоплодника кожистый, семена мелкие (томат, смородина, виноград). *Яблоко* — плод, в образовании которого кроме завязи принимает участие сильно разросшееся цветоложе (яблоня, груша). *Тыква* — ягодообразный плод с толстой деревянистой оболочкой (арбуз, тыква). *Померанец* — многогнездный плод цитрусовых, внутренняя сочная часть которого состоит из богатых клеточным соком волосков. Наружная часть кожистая, содержит эфирные масла (лимон, апельсин).

Распространение плодов и семян. Семена и плоды многих растений распространяются самостоятельно без посредников. При этом происходит либо *активное разбрасывание* семян с помощью особых структур (бешеный огурец, недотрога), либо *опадение* под действием силы тяжести (рис. 90).

Наиболее эффективный способ распространения — *при помощи ветра*. Крыловидные выросты на плодах вяза, клена, ясеня, волоски на плодах (сложноцветные) и непосредственно на семенах (ива, тополь, хлопчатник), формирование очень мелких пылевидных семян (орхидные) облегчает перенос по воздуху.

Плоды и семена многих водных и прибрежных растений, имеющие приспособления для плавания и защиту от смачивания, разносятся *водой*.



Рис. 90. Бешеный огурец

Многие плоды и семена распространяют *животные и человек*. Сочные плоды с яркой окраской привлекают птиц. Съеденные плоды перевариваются, а семена, защищенные кожурой, с пометом выбрасываются наружу. Активно разносят мелкие семена муравьи. Орехи и желуди переносят грызуны и некоторые птицы (кедровки). Многие сухие семена с прицепками случайно цепляются за шерсть или одежду и таким способом распространяются на большие расстояния.

Вопросы для повторения и задания

1. Из чего образуется семя?
2. Что развивается из завязи?
3. Каково строение зародыша семени?
4. Какие ткани семени запасают питательные вещества?
5. Где откладываются запасные питательные вещества в семени фасоли; в зерновке пшеницы?
6. Из чего образуется семенная кожура? Какова ее функция?
7. При каких условиях семена начинают прорастать?
8. Расскажите о многообразии сухих и сочных плодов.
9. Как распространяются семена и плоды?

§ 29. Систематика покрытосеменных растений

Сравнительная характеристика двудольных и однодольных растений. Покрытосеменные — крупнейший отдел растительного царства, объединяющий более 500 семейств, около 13 тыс. родов и свыше 250 тыс. видов. Цветковые растения делят на два класса: Двудольные и Однодольные. Однодольные растения произошли от двудольных. Основные отличия однодольных и двудольных растений представлены в таблице 2.

Таблица 2

Основные различия между представителями классов однодольных и двудольных растений

Признаки	Класс Двудольные	Класс Однодольные
Число семядолей в зародыше семени	Обычно две семядоли, между которыми расположена верхушечная почечка. Реже одна, три или четыре семядоли	Обычно одна семядоля, верхушечная почечка смещена и располагается сбоку от продольной оси зародыша

Признаки	Класс Двудольные	Класс Однодольные
Корневая система	Стержневая (от главного корня, развившегося из зародышевого корешка, отходят более мелкие боковые корни). У некоторых трав — мочковатая	Мочковатая (образована придаточными корнями, зародышевый корешок рано отмирает)
Листья	Простые и сложные; листовые пластинки цельные и расчлененные; черешок обычно хорошо выражен	Простые, цельные, часто влагалищные
Жилкование листа	Обычно сетчатое (перистое или пальчатое)	Обычно параллельное или дуговидное
Камбий	Активная деятельность камбия обеспечивает вторичное утолщение осевых органов	Камбий отсутствует, вторичного утолщения нет или оно атипичное (драцена, юкка)
Стебель	Проводящая система состоит из расположенных в один круг открытых проводящих пучков. Кора и сердцевина хорошо дифференцированы. Стебель ветвится	Проводящая система состоит из закрытых пучков, расположенных беспорядочно. Кора и сердцевина выражены плохо. Стебель ветвится у немногих растений
Цветки	Преимущественно пяти-, реже четырехчленные (число частей кратно пяти или четырем). Околоцветник двойной	Преимущественно трехчленные (число частей кратно трем). Околоцветник обычно простой
Жизненные формы	Древесные или травянистые растения	Обычно травянистые, иногда древовидные (пальмы)
Особенности организации популяций	Редко образуют сплошные заросли, состоящие из представителей одного вида	Часто образуют заросли, состоящие преимущественно из представителей одного вида
Основные семейства	Крестоцветные, Розоцветные, Бобовые, Пасленовые, Сложноцветные	Лилейные, Злаки

Характеристика основных семейств двудольных покрытосеменных растений.

Крестоцветные. Около 3200 видов.

Распространение. По всему земному шару. Наибольшее видовое разнообразие — в Средиземноморье и Передней Азии. Многие виды произрастают в экстремальных местообитаниях: на островах Северного Ледовитого океана, в высокогорьях (до 5700 м над уровнем моря).

Жизненные формы. В основном травянистые растения (однолетники, двулетники, многолетники). Встречаются кустарники и полукустарники.

Вегетативные органы. Листья простые, без прилистников, могут быть рассеченными. Листорасположение очередное. Стебель прямостоячий, иногда клубневидно утолщенный (капуста кольраби).

Цветки. Обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка состоит из четырех свободных чашелистиков (по два в два круга). Четыре лепестка расположены крестообразно. Тычинок шесть, в два круга: четыре внутренних, две наружных. В основании тычинок — нектарники. Пестик состоит из двух сросшихся плодолистиков. Формула цветка: $*K_{2+2}C_4A_{2+4}G_{(2)}$.

Соцветия. Простые или сложные кисти.

Плоды. Стручок или стручочек.

Особенности строения. В семенах и вегетативных органах могут накапливаться эфирные масла, алкалоиды, жирные масла. Вегетативные органы опушены.

Значение. Овощные и кормовые культуры (капуста, репа, редис, турнепс, хрен, кресс-салат); масличные растения (горчица, рапс); декоративные растения (левкой, ночная фиалка); сорняки (дикая редька, пастушья сумка обыкновенная, ярутка полевая).

Розоцветные. Более 3 тыс. видов.

Распространение. По всему земному шару. Наибольшее видовое разнообразие — в умеренных широтах Северного полушария.

Жизненные формы. Однолетние и многолетние травы, листопадные и вечнозеленые деревья, кустарники и кустарнички.

Вегетативные органы. Листья простые (яблоня) или сложные (земляника, шиповник), в основном с прилистниками. Листорасположение очередное, реже — супротивное. Стебель у большинства прямостоячий.

Цветки. Обоеполые, с двойным околоцветником, обычно пятичленные. Венчик раздельнолепестный, пять лепестков че-

редуются с пятью зелеными чашелистиками чашечки. Тычинок много, расположены в несколько кругов по 5 или 10 штук. Пестик образован разным числом плодолистиков (от 1 до ∞). Нектарники. Опыляются насекомыми. Формулы цветка: $*K_5C_5A_{\infty}G_{(1/\infty)}$ или $*K_5C_5A_{\infty}G_{(5)}$ (яблоня).

Соцветия. Цветки одиночные или в соцветиях (кисть, щиток, зонтик и др.).

Плоды. Костянка (вишня), многоорешек (шиповник), многокостянка (малина), яблоко (груша, яблоня).

Особенности строения. Семена без эндосперма.

Значение. Плодовые и ягодные культуры (вишня, слива, груша, яблоня, персик, абрикос, земляника, малина и др.); лекарственные растения (шиповник, лапчатка, малина, черемуха); эфиромасличные (роза); декоративные (роза, гравилат).

Бобовые (Мотыльковые). Одно из самых крупных семейств, около 18 тыс. видов.

Распространение. По всему земному шару.

Жизненные формы. Представлены все жизненные формы, за исключением паразитов и эпифитных растений.

Вегетативные органы. Листья с прилистниками, обычно сложные: парно- и непарноперистые, тройчатые, реже — пальчатые (люпин) или простые. Листорасположение очередное. Стебли прямостоячие, стелющиеся, вьющиеся, цепляющиеся.

Цветки. Обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная. Венчик раздельнолепестный, мотылькового типа: верхний лепесток (флаг или парус) — самый крупный, два боковых (крылья или весла), два нижних, сросшихся (лодочка) (рис. 91). Тычинок 10, из них 9 (5 наружных и 4 внутренних) срастаются тычиночными нитями в трубочку, а одна тычинка внутреннего круга остается свободной. Тычинки и пестик находятся внутри лодочки. Опыление насекомыми, у некоторых видов — самоопыление в бутоне. Формула цветка: $\uparrow K_{(5)}C_{1,2,(2)}A_{(5+4),1}G_1$.

Соцветия. Кисть, головка, реже — зонтик или колос.

Плоды. Бобы разнообразной формы, вскрывающиеся и не вскрывающиеся, у некоторых развиваются под землей (архис).

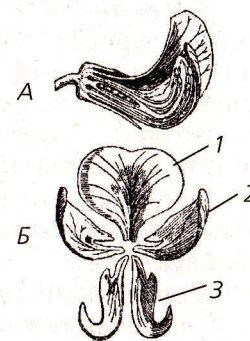


Рис. 91. Цветки бобовых: А — продольный разрез через цветок; Б — части венчика; 1 — парус; 2 — весла; 3 — лодочка

Особенности строения. Семена без эндосперма, содержат крупный зародыш с двумя массивными семядолями. На корнях большинства бобовых имеются клубеньки, содержащие азотфиксирующие бактерии. Высокое содержание белков во всех органах растений.

Значение. Пищевые культуры (горох, фасоль, соя); кормовые (люцерна, донник); медоносы (люпин, донник); лекарственные (солодка, донник лекарственный); декоративные (люпин, акация, мимоза); обогащают почву азотом.

Пасленовые. Около 2,5 тыс. видов.

Распространение. Распространены в умеренном, субтропическом, тропическом поясах. Наибольшее видовое разнообразие — в Южной и Центральной Америке.

Жизненные формы. В умеренных широтах в основном произрастают травянистые растения, в тропических — преобладают кустарники и деревья.

Вегетативные органы. Листья простые, цельные или рассеченные, без прилистников. Листорасположение очередное. Стебли прямостоячие, иногда вьющиеся и лазающие (в тропиках). Видоизменения побегов: корневище (паслен сладко-горький), клубень (картофель).

Цветки. Обоеполые, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, сохраняется при плодах, иногда полностью охватывая плод (физалис). Венчик сростнолепестный, из пяти лепестков, воронковидный, колокольчатый, трубчатый. Тычинок пять. Пестик из двух плодолистиков, завязь верхняя. Формула цветка: $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Соцветия. Кисть, завиток; реже цветки одиночные.

Плоды. Ягода (томат, баклажан), реже коробочка (табак, петунья).

Особенности строения. У многих пасленовых в различных органах образуются ядовитые алкалоиды.

Значение. Пищевые культуры (картофель, томаты, баклажаны, физалис, стручковый перец); технические культуры (настоящий табак, махорка); декоративные растения (петунья, душистый табак, физалис); лекарственные (красавка, белена).

Сложноцветные. Одно из крупнейших семейств, включает около 25 тыс. видов. По видовому разнообразию среди всех цветковых растений занимает второе (после орхидных) место, а среди двудольных — первое.

Распространение. По всему земному шару.

Жизненные формы. Большинство — однолетние или многолетние травы, иногда — полукустарники и полукустар-

нички. В тропических и субтропических регионах — кустарники, лианы, невысокие деревья.

Вегетативные органы. Листья простые, обычно без прилистников, цельные или рассеченные; иногда сложные. Листорасположение обычно очередное, реже супротивное или мутовчатое. Иногда листья собраны в прикорневую розетку. Стебли обычно прямостоячие, иногда ползучие или цепляющиеся.

Цветки. Обычно обоеполые, иногда однополые или бесполое, пятичленные, с двойным околоцветником. Пять тычинок, сросшихся в трубку, окружают пестик, образованный двумя сросшимися плодолистиками. По типу симметрии, срастанию лепестков, строению андрогинея и гинецея в семействе выделяют несколько типов цветков (рис. 92):

— трубчатые — обоеполые, актиноморфные, сросшиеся лепестки венчика образуют длинную трубку на конце с пятизубчатым отгибом, 5 тычинок слипаются пыльниками; формула цветка: $*K_5C_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$;

— язычковые — обоеполые, зигоморфные, с короткой трубкой, от которой отходит язычок с пятью зубчиками; формула цветка: $\uparrow K_5C_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$;

— воронковидные — бесполое, зигоморфные, лепестки срастаются в расширенную воронку с многочисленными зубчиками по краю, крупные и яркие, располагаются по периферии корзинки, служат для привлечения насекомых.

Соцветия. Простые соцветия — корзинки. Сложные соцветия состоят из простых корзинок: метелка, сложный щиток и др. Корзинки окружены оберткой из сближенных верхушечных листьев. В корзинке цветки либо все одинаковые (одуванчик), либо краевые цветки отличаются от срединных (подсолнечник).

Плоды. Семянки с хохолком из волосков, иногда без хохолков (подсолнечник).

Особенности строения. Семена без эндосперма. Крупный зародыш занимает почти всю полость плода и часто срастается с околоплодником. У некоторых сложноцветных семена могут развиваться без оплодотворения.

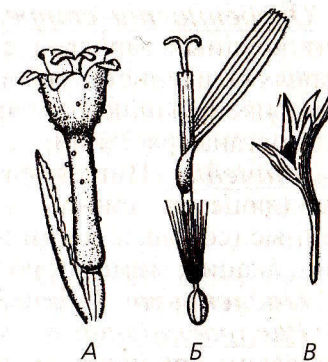


Рис. 92. Цветки сложноцветных: А — трубчатый; Б — язычковый; В — воронковидный

Значение. Пищевые культуры (салат, артишок, цикорий); масличные культуры (подсолнечник); кормовые (топинамбур); лекарственные растения (полынь, одуванчик, череда, тысячелистник); декоративные растения (хризантемы, астры, георгины); сорняки (осот).

Характеристика основных семейств однодольных покрытосеменных растений.

Лилейные. Более 3 тыс. видов.

Распространение. В основном распространены в умеренных областях Северного полушария (Западная и Восточная Азия).

Жизненные формы. Большинство лилейных — многолетние травы, реже — лианы или деревья.

Вегетативные органы. Листья чаще линейные или ланцетные, цельнокрайние, с параллельным или дуговым жилкованием. Листорасположение очередное, редко супротивное или мутовчатое. У большинства — сочные запасающие подземные органы (корневища, луковицы).

Цветки. Обоеполые, актиноморфные, с простым венчиковидным околоцветником. Лепестки или срастаются (ландыш), или располагаются в два круга по три (тюльпан). Шесть тычинок расположены в два круга по три в кругу. Пестик образован обычно тремя сросшимися плодолистиками. Формула цветка: $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$.

Соцветия. Кисть, метелка, зонтик, колос; реже цветки одиночные (тюльпан).

Плоды. Коробочки (тюльпан) либо ярко окрашенные ягоды (ландыш). Семена с эндоспермом, содержащим белки, масла, реже — крахмал.

Особенности строения. У некоторых представителей — сетчатое жилкование (вороний глаз).

Значение. Пищевые и витаминные растения (лук, спаржа); лекарственные травы (ландыш); декоративные (лилия, ландыш, тюльпан); ядовитые (вороний глаз, чемерица).

Злаковые (Злаки). Одно из крупнейших семейств, объединяет около 11 тыс. видов.

Распространение. По всему земному шару. Играют ведущую роль в формировании травяной растительности степей, саванн, лугов, прерий.

Жизненные формы. В основном многолетние травянистые растения, реже — однолетние. Существуют деревянистые злаки: бамбуки, растущие в тропиках и субтропиках, и несколько видов на Сахалине и Курильских островах.

Вегетативные органы. Стебель тонкий цилиндрический, с полыми междоузлиями — соломина (пшеница) или заполненными паренхимной тканью (кукуруза); обладает вставочным ростом. Листья влагалищные, листовая пластинка узкая длинная. Листорасположение очередное. Побеги ветвятся под землей или над поверхностью почвы, образуя зону кущения.

Цветки. Мелкие, обоеполые. Обычно состоят из двух цветковых чешуй, трех тычинок, одного пестика с двумя перистыми рыльцами. При раскрытии цветка тычиночные нити удлиняются и выносят пыльники из цветка. Над цветочными чешуями находятся две околоцветные пленки (лодикулы). Формула цветка: $*P_0A_3G_1$.

Соцветия. Ветроопыляемые цветки собраны в колоски, которые в свою очередь образуют сложные соцветия: метелку, сложный колос, султан и др.

Плоды. Зерновка, семенная кожура плотно соединена с околоплодником. Семя с крахмалистым эндоспермом.

Значение. Пищевые злаки (пшеница, рожь, рис, овес, кукуруза, ячмень, просо, сорго, сахарный тростник и др.) — основные продукты питания человечества с глубокой древности. Кормовые травы (тимофеевка, мятлик и др.). Злаки используют для устройства газонов, закрепления насыпей, песков; некоторые (тростник, бамбук) дают строительный материал и сырье для производства бумаги. Ряд злаков (пырей ползучий, овсюг, костер ржаной и др.) — злостные сорняки.

Вопросы для повторения и задания

1. По каким признакам отличают представителей класса однодольных от представителей класса двудольных растений?
2. Назовите основные семейства двудольных и однодольных растений.
3. Дайте краткие характеристики основных семейств двудольных и однодольных растений.
4. На примере изученных семейств определите хозяйственное значение покрытосеменных растений.

Раздел 2

Грибы



§ 30. Грибы: общая характеристика

Грибы выделяют в самостоятельное царство, объединяющее более 100 тыс. видов. Это гетеротрофные организмы, обитающие в основном на суше.

Современные исследования биохимии и физиологии грибов, ультраструктуры их клетки, состава и строения клеточной оболочки позволяют считать, что грибы по своему строению, характеру обмена и способу питания занимают промежуточное положение между животными и растениями, сочетая признаки как тех, так и других. У грибов и растений общими являются в основном морфологические признаки, а у грибов и животных — физиолого-биохимические.

Сходство с животными:

— все грибы являются гетеротрофами, т. е., как и животные, нуждаются в готовых органических веществах; пластиды и, соответственно, хлорофилл в клетках грибов отсутствуют;

— в качестве запасных питательных веществ накапливают гликоген и липиды;

— в отличие от животных клетки грибов имеют клеточную стенку, однако в ее состав входит не целлюлоза, как у растений, а азотсодержащий полисахарид хитин, сходный по химическому составу с хитином членистоногих;

— в качестве продукта обмена веществ образуют мочевины.

Сходство с растениями:

— ведут неподвижный образ жизни;

— способны к неограниченному верхушечному росту;

— размножаются с помощью спор;

— имеют клеточную стенку;

— не способны к фагоцитозу, поглощают необходимые вещества всей поверхностью тела.

Строение грибов. Вегетативное тело гриба представляет собой *мицелий (грибницу)*, состоящий из многочисленных тонких бесцветных нитей — *гиф*. Гифы обладают верхушечным ростом и способны к ветвлению. Обычно мицелий погру-

жен в субстрат, из которого он поглощает питательные вещества. Над поверхностью субстрата выступают отдельные гифы, формирующие органы размножения или плодовые тела (у шляпочных грибов). В зависимости от строения мицелия грибы условно делят на две группы: низшие и высшие.

Низшие грибы. У низших грибов (класс Зигомицеты) многоядерный мицелий имеет не клеточное строение, т. е. гифы не разделены на отдельные клетки. Мицелий представляет собой единую гигантскую разветвленную клетку с большим количеством ядер.

Высшие грибы. У высших грибов (классы Аскомицеты, Базидиомицеты) мицелий многоклеточный. Клетки могут быть одноядерными и многоядерными.

Питание грибов. В зависимости от способа потребления органических веществ, грибы подразделяют на три группы: симбионты, сапротрофы, паразиты.

Симбионты. Грибы-симбионты вступают во взаимовыгодные отношения с высшими растениями, образуя микоризу. Более 90% всех семенных растений имеют микоризу. Гифы гриба оплетают корень растения и могут даже проникать внутрь его. При этом гриб получает от растения необходимые ему органические вещества (углеводы и аминокислоты) и одновременно снабжает растение неорганическими соединениями. Симбионтами растений являются многие базидиальные грибы (подберезовик, подосиновик, белый гриб и др.). Большой интерес у ученых в настоящее время вызывают гломовые грибы, образующие микоризу с травянистыми растениями и способствующие повышению урожая ряда сельскохозяйственных культур¹.

Сапротрофы. Грибы-сапротрофы используют для питания органические вещества погибших организмов или выделения (экскременты) животных. Утилизируя мертвую органику, они вместе с сапротрофными бактериями составляют блок редуцентов — важное звено пищевых цепей экосистем. Примерами грибов-сапротрофов являются пеницилл и мукор, образующие плесневый налет на продуктах питания.

Паразиты. Грибы-паразиты используют в качестве источника питания другие живые организмы. Грибы могут пара-

¹ В начале XXI в. гломовые микоризные грибы по комплексу морфологических и молекулярных признаков выделили в самостоятельный отдел Гломеромикота. В настоящее время проводятся интенсивные таксономические исследования этой группы.

зтитировать на растениях и животных, а также на грибах других видов. Для высасывания питательных веществ из клетки хозяина на гифах грибницы у отдельных групп грибов образуются специальные выросты — гаустории. Как правило, паразитические грибы проникают в тело хозяина через поврежденные покровы или используют естественные отверстия, например устьица (у растений).

Грибы, которые ведут только паразитический образ жизни, называют **облигатными паразитами**. Получая вещества из тела хозяина, они не приводят к его гибели, поскольку могут существовать только на живых организмах. Другие представители, так называемые **факультативные паразиты**, могут менять способ питания с сапротрофного на паразитический.

Паразитическими грибами растений являются мучнистая роса, головневые и ржавчинные грибы, а также многие другие.

Размножение грибов. Грибы размножаются бесполым и половым способами.

Бесполое размножение. Бесполое размножение может быть вегетативным и собственно бесполым.

Вегетативное размножение происходит частями мицелия, путем распада мицелия на отдельные клетки (фрагментация) или почкованием (дрожжевые грибы).

Собственно бесполое размножение осуществляется с помощью спор. В зависимости от способа образования различают эндогенные и экзогенные споры. Эндогенные споры образуются внутри специальных выростов мицелия — спорангиях. Они характерны для низших грибов.

Экзогенные споры называют конидиоспорами (конидиями). Они формируются открыто на специальных гифах (конидиеносцах), растущих вертикально.

Споры переносятся ветром на большие расстояния и, попав в благоприятные условия, прорастают в новый мицелий.

Половое размножение. Половое размножение существует практически у всех грибов и отличается большим разнообразием.

У низших грибов существуют **изогамия**, **гетерогамия** и **оогамия**. В случае оогамии на мицелии развиваются половые органы — женские (оогонии) и мужские (антеридии), где происходит образование гамет.

У некоторых грибов сливаются две внешне неразличимые клетки, принадлежащие разным типам мицелия, так называемым «+»- и «-»-мицелиям. Причем внутри группы одного знака половой процесс невозможен. Такие грибы называют

гетероталличными, а грибы, имеющие один тип мицелия, — **гомоталличными**.

У высших грибов при половом размножении сливаются не отдельные клетки, а половые органы, происходит **гаметангиогамия** (класс Аскомицеты). У базидиальных грибов объединяются вегетативные клетки мицелия, осуществляется **соматогамия**. В обоих случаях сначала объединяется цитоплазма, а ядра лишь сближаются попарно (стадия дикариона). Впоследствии происходит слияние ядер. Образовавшиеся диплоидные ядра претерпевают редукционное деление, в результате которого формируются гаплоидные споры. У аскомицетов, или сумчатых грибов споры образуются внутри специальных сумок — асков. У базидиальных грибов формируются экзогенные споры (базидиоспоры).

В жизненном цикле грибов происходит чередование гаплоидной и диплоидной фаз. У некоторых грибов клетки мицелия гаплоидны, а диплоидна только зигота. При прорастании она делится редукционно. Другие грибы имеют диплоидный мицелий и гаплоидные гаметы. Существуют грибы, у которых продолжительность диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле примерно одинакова. Некоторые грибы (пеницилл, аспергилл и др.) не имеют полового процесса, и в течение всего жизненного цикла находятся в гаплоидном состоянии.

Вопросы для повторения и задания

1. Почему грибы выделяют в отдельное царство?
2. Сравните грибы с растительными и животными организмами.
3. По какому признаку грибы делят на низшие и высшие?
4. Какие группы грибов выделяют в зависимости от способа питания?
5. Сравните особенности жизнедеятельности сапротрофных и паразитических грибов.
6. В чем заключается бесполое размножение грибов?
7. Расскажите о половом размножении низших и высших грибов.

§ 31. Многообразие грибов

Систематика грибов. Царство Настоящие грибы (Fungi, или Мусота) включает четыре отдела: Хитридиомикота, Зигомикота, Аскомикота и Базидиомикота. Первые два отдела условно относят к низшим грибам, а Аскомикота и Базидиомикота —

к высшим грибам. Кроме этих отделов в царство настоящих грибов включают сборную гетерогенную группу так называемых несовершенных грибов, половой процесс у которых не известен.

Отдел Хитридиомикота. В настоящее время известно более 300 видов хитридиомикот. Это наиболее примитивные грибы, не образующие полноценный мицелий. Тело этих грибов представляет собой многоядерный плазмодий, не имеющий клеточной стенки, от которого отходят тонкие зачаточные гифы. Половые клетки подвижные, имеют жгутик. Половое размножение осуществляется по типу изогамии, гетерогамии или оогамии. Большинство представителей отдела обитают в воде или во влажных местах. Многие являются паразитами водорослей или высших растений.

Отдел Зигомикота. Известно около 600 видов, большинство из которых обитают в почве. Представители этой группы имеют хорошо развитый разветвленный неклеточный мицелий. Многие виды являются сапротрофами и образуют пушистые налеты на гниющих остатках растительного и животного происхождения. Они играют важную роль в минерализации органических остатков. Другие паразитируют на растениях, животных, человеке, а некоторые даже вызывают заболевания человека и домашних животных (микозы). Типичным представителем отдела является широко распространенный плесневый гриб мукор.

Мукор. Образует белый пушистый налет на навозе, растительных остатках или портящихся продуктах (на хлебе, овощах и др.).

Бесполое размножение. Бесполое размножение осуществляется частями мицелия или путем образования спор. Хорошо развитый неклеточный мицелий гриба пронизывает субстрат и выходит на поверхность в форме воздушного мицелия.

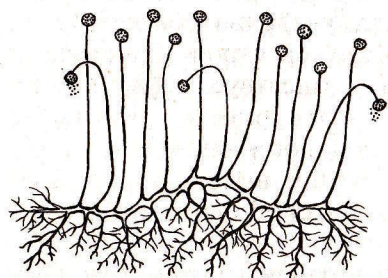


Рис. 93. Спорангии мукора

На воздушных гифах формируются спорангии, которые хорошо заметны даже невооруженным глазом в виде буроватых и черных точек (рис. 93). В спорангиях образуются тысячи легких спор, которые после созревания разносятся воздухом и в благоприятных условиях прорастают в новый мицелий.

Половое размножение. Половое размножение (зигогамия) осуществляется без образования типичных гамет (рис. 94). Нити разных («+» и «-») гаплоидных мицелиев прорастают навстречу друг другу. На их концах обособляется по одной крупной многоядерной клетке — образуются так называемые гаметангии. При соприкосновении разных гиф клеточные стенки гаметангиев растворяются, протопласты объединяются и ядра сливаются попарно, становясь диплоидными. Образуется зигоспора. В дальнейшем все многочисленные ядра, кроме одного, внутри зигоспоры разрушаются. Из оставшегося ядра в результате редукционного деления формируются четыре гаплоидных ядра, три из которых тоже отмирают. Зигоспора покрывается плотной оболочкой и вступает в период покоя. При наступлении благоприятных условий зигоспора прорастает в многоядерную гифу, на конце которой образуется спорангий с гаплоидными спорами. Таким образом, основная часть жизненного цикла этих грибов приходится на гаплоидную фазу.

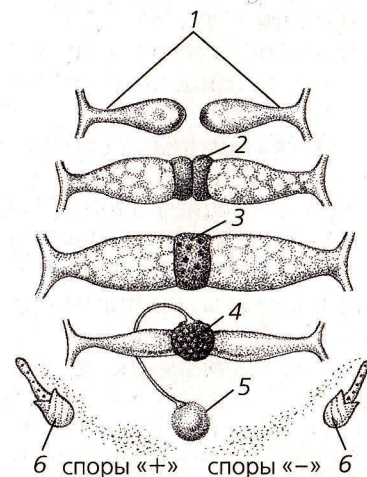


Рис. 94. Половое размножение зигомикот: 1 — гаплоидные мицелии («+» и «-»); 2 — гаметангии; 3 — зигоспора; 4 — прорастание зигоспоры в многоядерную гифу; 5 — спорангий с гаплоидными спорами; 6 — прорастающие споры

Отдел Аскомикота (Сумчатые грибы). Одна из самых многочисленных групп грибов, которая насчитывает около 30 тыс. видов, очень разнообразных по строению, размерам, образу жизни. Большинство аскомикот имеет хорошо развитый членистый мицелий. К этому отделу также относятся дрожжи, вегетативное тело которых представлено отдельными клетками. Многие представители отдела, например строчки, образуют крупные плодовые тела (рис. 95). Существует один общий признак, характерный для всех сумчатых грибов: в результате полового процесса у них образуются эндогенные споры — аскоспоры, заключенные в одноклеточном вместилище шаровидной, булавовидной или цилиндрической формы — сумке, или аске.

Сумчатые грибы широко распространены в природе. Они способны жить на разных субстратах и активно участвуют

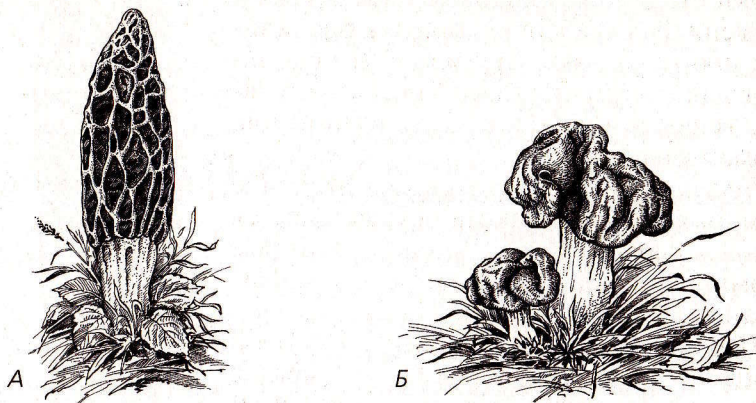


Рис. 95. Сумчатые грибы: А — сморчок конический; Б — строчок обыкновенный

в почвообразовании. Многочисленные сапротрофные виды Аскомикота (красные, бурые и другие плесени) портят пищевые продукты. Часть видов паразитирует на высших растениях, животных и даже на человеке. Наиболее известным представителем паразитических Аскомикота является спорынья, поражающая дикорастущие и культурные злаки. Споры гриба ветром переносятся на рыльце пестика и прорастают. Образующийся мицелий разрушает завязь. В период созревания вместо зерновок на колосе развиваются темно-фиолетовые рожки (склероции), представляющие собой плотное сплетение гиф (рис. 96). Они содержат токсины, способные вызвать тяжелые отравления у человека.

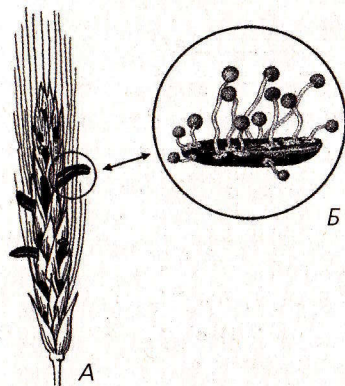


Рис. 96. Спорынья: А — колос злака, пораженный спорынней; Б — проросший склероций

Склероции спорыньи являются зимующей стадией. Зимуют они в почве или на ее поверхности среди растительных остатков, а весной прорастают в многочисленные стромы с погруженными в них плодовыми телами — перитециями (см. рис. 96). Выброшенные из перитециев аскоспоры заражают злаки в период цветения.

Многие виды сумчатых грибов широко используются в хозяйственной деятельности человека. Трюфели, сморчки и строчки об-

разуют съедобные плодовые тела. Дрожжи применяют в хлебопечении и на бродильных производствах. Другие виды используют для получения биологически активных веществ (антибиотиков, витаминов, ферментов и др.).

Бесполое размножение. Бесполое размножение Аскомикота осуществляется с помощью конидий — спор, которые формируются на верхушках специализированных гиф — конидиеносцев.

Половое размножение. Половой процесс — гаметангиогамия — слияние двух многоядерных клеток с не дифференцированным на гаметы содержимым.

Рассмотрим, как происходит половой процесс у высших сумчатых. На разных гифах гриба образуются половые органы: женские (*архикарпы*), состоящие из двух многоядерных клеток, и одноклеточные многоядерные мужские (*антеридии*). При оплодотворении антеридий переливает свое содержимое в архикарп. При этом мужские и женские ядра не сливаются, а располагаются попарно, образуя дикарионы. Из оплодотворенного женского органа вырастают аскогенные гифы. Ядра дикариона делятся синхронно, в результате чего каждая клетка аскогенной гифы содержит пару ядер, или дикарион. Эту стадию развития гриба называют *дикариотичной*. Из конечной клетки аскогенной гифы развивается сумка. Она увеличивается в размерах, вытягивается, ядра дикариона сливаются, и диплоидное ядро мейотически делится, образуя четыре гаплоидных ядра. Затем эти ядра делятся митотически, и вокруг восьми ядер формируются восемь аскоспор (рис. 97).

К моменту созревания аскоспор в оставшейся цитоплазме сумки гликоген превращается в сахар, тургорное давление в ней резко возрастает, и аскоспоры с силой выбрасываются из сумки. Активное разбрасывание аскоспор типично для большинства сумчатых грибов. Таким образом, в цикле развития большинства представителей отдела Аскомикота чередуются *гаплоидная стадия* — аскоспора, мицелий, конидии, половые органы, *дикариотичная стадия* — оплодотворенный женский орган, аскогенные гифы и короткая *диплоидная стадия* — молодая сумка с диплоидным ядром.



Рис. 97. Зрелая сумка с аскоспорами

Отдел Базидиомикота. Базидиальные грибы, как и аскомикоты, являются высшими грибами, вегетативное тело которых представлено хорошо развитым многоклеточным мицелием. Отдел объединяет около 30 тыс. видов, распространенных очень широко. Наиболее крупный класс этого отдела — Базидиомицеты. К базидиомицетам относятся шляпочные грибы, а также паразиты высших растений — трутовики. Головневые и ржавчинные грибы, ранее относимые к классу Базидиомицеты, в настоящее время выделены в два самостоятельных класса.

Почва леса, особенно в прикорневой зоне деревьев, пронизана грибницей базидиальных грибов, а на поверхности почвы появляются их обычно довольно многочисленные плодовые тела. Плодовые тела могут быть как съедобными (белый гриб, подберезовик, сыроежка, масленок, шампиньон и др.), так и ядовитыми (мухомор, бледная поганка, ложный опенок и др.) (рис. 98).

Многие базидиомицеты формируют микоризу с деревьями разных видов. Например, белый гриб образует микоризу почти с 50 видами деревьев, среди которых береза, дуб, граб, бук, сосна, ель и т. д. Другие виды базидиальных грибов образуют микоризу строго с одним видом, например лиственничный масленок образует микоризу только с лиственницей.

Большой вред древесным породам наносят трутовики (рис. 99). В местах повреждения коры их споры прорастают в мицелий, ферменты которого разрушают целлюлозные стен-

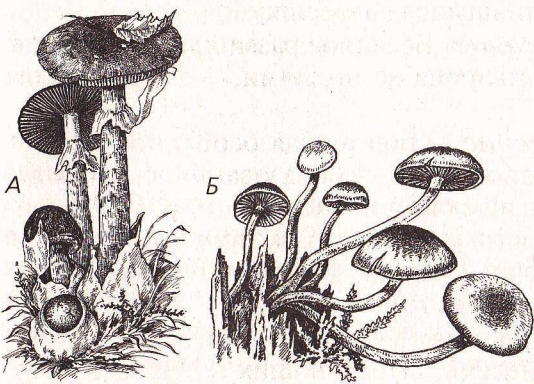


Рис. 98. Ядовитые грибы: А — мухомор поганковидный; Б — ложноопенок серножелтый

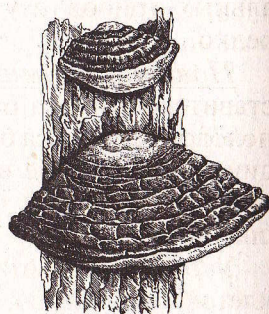


Рис. 99. Трутовик

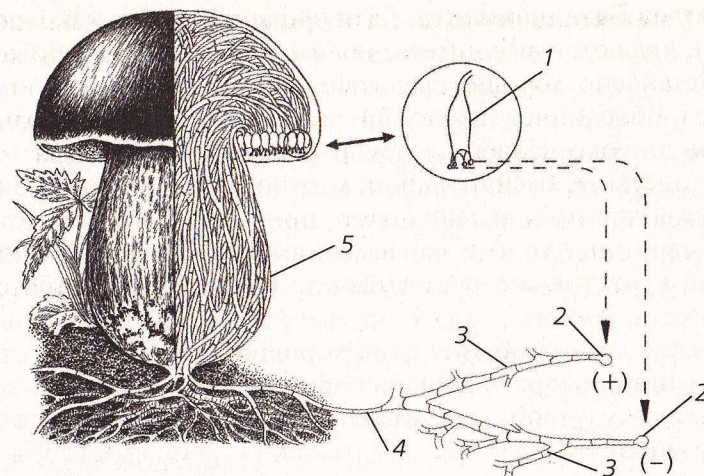


Рис. 100. Развитие базидиальных грибов: 1 — базидия с гаплоидными базидиоспорами; 2 — прорастающие базидиоспоры; 3 — гаплоидный мицелий; 4 — дикариотичный мицелий; 5 — плодовое тело, состоящее из гиф дикариотичного мицелия

ки клеток дерева. В дальнейшем на поверхности зараженного дерева появляются многолетние или однолетние плодовые тела, в которых образуются новые споры.

Сильно снижают урожай зерновых культур головневые грибы, паразитирующие на злаках. Споры пыльной головки прилипают к зерну, и при прорастании семени мицелий гриба проникает в конус нарастания побега, а затем в зону формирования соцветия. В результате соцветие практически полностью состоит из мицелия паразита. Масса черных спор делает колос похожим на обуглившуюся головешку.

Бесполое размножение. Бесполое размножение базидиальных грибов осуществляется конидиями, но происходит редко.

Половое размножение. Характерная особенность представителей отдела Базидиомикота — образование в результате полового процесса базидий с базидиоспорами (рис. 100). Базидии — это особые выросты мицелия, на которых образуются экзогенные споры — базидиоспоры. Половые органы у базидиальных грибов не формируются.

У базидиомикота происходит слияние двух вегетативных клеток гаплоидных мицелиев, вырастающих из базидиоспор, в результате чего образуется дикариотичный мицелий. У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мице-

лия. У гетероталличных, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков — «+» и «-». При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотичный мицелий базидиальных грибов может существовать длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растений-хозяев. Многолетний мицелий характерен для трутовиков, растущих на деревьях, для многих шляпочных грибов: почвенных или подстилочных сапротрофов, для микоризных грибов. Из плотного сплетения гиф дикариотичного мицелия образованы и плодовые тела базидиальных грибов, например многочисленные трутовики или шляпочные грибы.

У большинства базидиомицетов особые структуры (базидии) с базидиоспорами формируются на поверхности или внутри плодовых тел. При этом ядра дикариона сливаются, и образуется зигота, которая претерпевает редукционное деление. Четыре гаплоидные клетки становятся базидиоспорами. Плодовые тела базидиомицетов очень разнообразны по форме, консистенции и окраске. У более высокоорганизованных видов они состоят из шляпки и ножки, причем спороносный слой располагается на нижней стороне шляпки.

После рассеивания, попав на подходящий субстрат, базидиоспора прорастает в гаплоидный мицелий. Разрастаясь, гифы встречаются с гифами другого мицелия, и вновь образуется дикарион.

Несовершенные грибы. В эту группу объединены около 25 тыс. видов грибов, у которых до настоящего времени неизвестен половой процесс. Это гетерогенная группа, не имеющая систематического положения. Несовершенные грибы имеют многоклеточный мицелий. Бесполое размножение осуществляется конидиями (рис. 101).

Большинство несовершенных грибов — сапротрофы, однако среди них есть и паразиты. Многие виды вызывают заболевания культурных растений, например корневые гнили злаков. Патогенные представители этой группы вызывают у человека разнообразные микозы, например стригущий лишай. Однако многие несовершенные грибы полезны для человека. Разные виды аспергиллов используют для получения лимонной, щавелевой, фумаровой и других кислот. Известно более

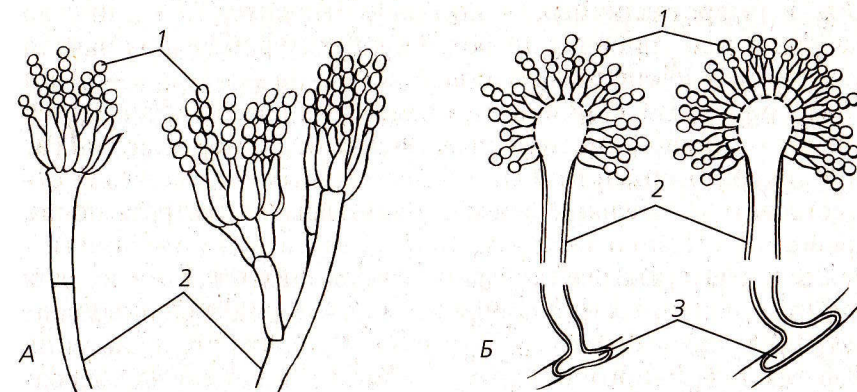


Рис. 101. Несовершенные грибы: А — пеницилл; Б — аспергилл; 1 — конидии; 2 — конидиеносцы; 3 — опорные клетки

десяти видов пеницилла, способных синтезировать пенициллин, а также другие антибиотики.

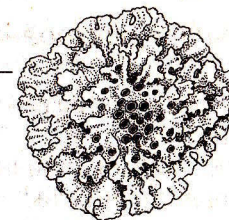
Значение грибов.

1. Участвуют в круговороте веществ в природе, в экосистемах являются редуцентами.
2. Перерабатывая различные органические остатки и разрушая целлюлозу, участвуют в почвообразовании и повышают плодородие почв.
3. Участвуют в образовании микоризы. Практически все высшие растения, за исключением водных, имеют микоризу.
4. Съедобные грибы — важный источник пищевого белка. Во многих странах культивируют шампиньоны и вешенку.
5. Используют в пищевой промышленности (дрожжевые грибы в хлебопечении и бродильном производстве, плесневые грибы — в производстве некоторых сортов сыра).
6. В микробиологической промышленности являются производителями ферментов, витаминов, органических кислот, антибиотиков.
7. Грибы-паразиты вызывают серьезные заболевания человека (микозы), животных и растений.
8. Многие грибы содержат токсичные вещества, некоторые из которых не разрушаются даже при кипячении.
9. Разрушают изделия из древесины, вызывают порчу продуктов питания, биоповреждения промышленных изделий и материалов, произведений искусства (используют в качестве субстрата бумагу, меховые и кожаные изделия, ткани, нефтепродукты, лаки, краски и т. д.).

1. Расскажите о размножении низших грибов на примере мукора.
2. Какой общий признак объединяет всех представителей отдела Аскомикота?
3. Как осуществляется половое размножение сумчатых грибов?
4. Какие грибы относят к классу базидиомицетов?
5. В чем особенность полового процесса у базидиомицетов?
6. Охарактеризуйте группу несовершенных грибов.
7. Каково значение грибов в природе и жизни человека?

Раздел 3

Лишайники



§ 32. Лишайники

Общая характеристика. Лишайники — это особая группа комплексных организмов, состоящих из гриба (*микобионт*) и водоросли (*фикобионт*). Грибы, образующие лишайники, как правило, являются сумчатыми грибами, реже — базидиальными. В роли фикобионта выступают обычно зеленые водоросли или цианобактерии (синезеленые водоросли). В состав некоторых лишайников могут также входить бактерии, усваивающие атмосферный азот.

В течение долгого времени взаимоотношения в лишайнике гриба и водоросли рассматривали как симбиоз — взаимовыгодное сотрудничество, в результате которого гриб защищает водоросль от высыхания, нагревания, избыточного ультрафиолетового излучения, а также снабжает ее водой и неорганическими веществами. Водоросль, в свою очередь, снабжает гриб органическими веществами. В действительности отношения оказались гораздо сложнее.

Еще в конце XIX в. было обнаружено, что гифы гриба образуют специальные выросты — *гаустории*, которые проникают в клетки водоросли и поглощают необходимые вещества, т. е. гриб ведет себя как паразит, отбирающий у автотрофного организма синтезируемые им органические вещества. В старых участках лишайника можно обнаружить множество погибших клеток водоросли. Их органические вещества гриб тоже использует, питаясь сапротрофно. Однако обычно гриб внедряется лишь в часть клеток, давая возможность остальным расти и активно делиться. Как типичный паразит гриб не заинтересован в гибели организмов, дающих ему питательные вещества. Но не только гриб проявляет признаки паразитизма. Водоросль тоже является паразитом, хотя и в гораздо меньшей степени. Дело в том, что, будучи окруженной со всех сторон гифами гриба, она не может поглощать воду и минеральные вещества из окружающей среды. Водоросли приходится их добывать из мицелия гриба. Следовательно, взаимоотношения гриба и водоросли представляют собой взаимный паразитизм.

Лишайники распространены повсеместно. Они способны существовать в самых неблагоприятных условиях и заселять любые субстраты. Лишайники поселяются на камнях и скалах, коре деревьев и листьях растений, на поверхности почвы и на искусственных субстратах, некоторые виды способны жить даже под водой.

Будучи очень неприхотливыми организмами, лишайники могут поглощать влагу всей поверхностью тела из воздуха и переносить как высокие ($+50...60^{\circ}\text{C}$ в пустынях), так и очень низкие (ниже -50°C в Арктике и Антарктиде) температуры. Удивительно, что у арктических видов фотосинтез происходит даже при температуре -25°C , что невозможно для растений. Наиболее требовательны лишайники к освещению. Большинство видов предпочитает хорошо освещенные места. Некоторые лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха, поэтому поселяются только в экологически чистых местах. Наиболее опасны для лишайников соединения серы: при появлении в атмосфере двуокиси серы гибнут почти все виды.

Строение лишайников. Тело лишайника представляет собой *слоевище*, или *таллом*. Слоевище образовано переплетенными гифами гриба, между которыми располагаются клетки водорослей.

По внутреннему строению различают два типа слоевищ (рис. 102):

- гомеомерное слоевище, в котором клетки водорослей равномерно распределены среди гиф гриба по всему слоевищу;
- гетеромерное слоевище, имеющее слоистое строение. На поверхности такого слоевища плотно переплетенные гифы образуют так называемые коровые слои (верхний и нижний), между которыми располагается рыхлая «сердцевина» из гиф. Под верхним коровым слоем находится скопление клеток водорослей.

По внешнему виду выделяют три основных морфологических типа лишайников: накипные, листоватые, кустистые.

Накипные лишайники имеют вид тонкого налета или более толстой корочки и так плотно срастаются с субстратом, что их невозможно отделить, не повредив таллома.

Листоватые лишайники имеют уплощенную форму, с более или менее изрезанными краями и прикрепляются к субстрату пучками гиф (рис. 103). Такое прикрепление не очень прочное, поэтому листоватые лишайники отделяются от субстрата без повреждения таллома. Верхняя и нижняя по-

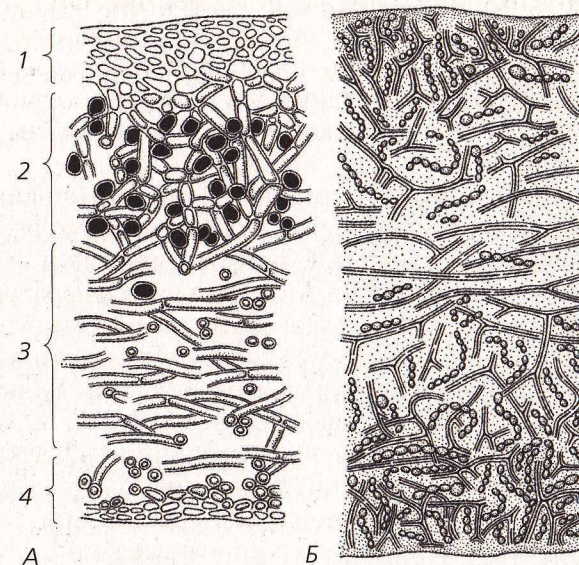


Рис. 102. Анатомическое строение слоевища лишайника: А — гетеромерное слоевище; Б — гомеомерное слоевище; 1 — верхний коровый слой; 2 — слой водорослей; 3 — сердцевина; 4 — нижний коровый слой

верхность слоевища таких лишайников может иметь разную окраску и строение.

Кустистые лишайники имеют вид повисающих или прямостоячих разветвленных кустиков, иногда встречаются неветвящиеся формы в виде прямостоячего столбика (рис. 104). Такие лишайники прикрепляются к субстрату только основанием.

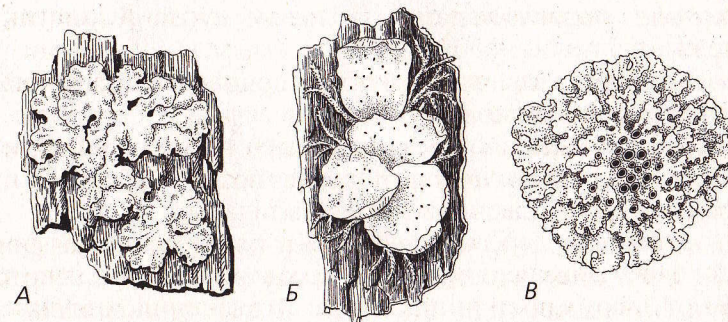


Рис. 103. Листоватые лишайники: А — пармелия; Б — пельгигера; В — ксантория



Рис. 104. Кустистый лишайник кладония

Лишайники растут чрезвычайно медленно. Накипные лишайники прибавляют в год всего несколько миллиметров, а некоторые виды и того меньше (0,25—0,5 мм). Чуть быстрее растут листоватые (до 1 см в год) и кустистые (от 2 до 10 см).

Размножение лишайников.

Бесполое размножение. Вегетативное размножение. Большинство лишайников размножается вегетативным способом — фрагментами слоевища. Хрупкое сухое слоевище легко разламывается на кусочки, которые ветром разносятся на большие расстояния.

Многие листоватые и кустистые лишайники образуют специализированные структуры вегетативного размножения — соредии и изидии (рис. 105). Соредии состоят из одной или нескольких клеток водоросли, оплетенных гифами гриба. Изидии — это мелкие выросты на верхней поверхности таллома, покрытые плотной корой из гиф, внутри этих выростов находятся клетки водоросли.

Самостоятельное размножение симбионтов. Каждый компонент лишайника может размножаться индивидуально. Водоросли делятся или размножаются спорами, и при необходимости могут существовать самостоятельно. Гриб образует споры, которые прорастают в грибницу. Однако дальнейшее существование такой грибницы и формирование лишайника возможно лишь при наличии рядом с мицелием соответствующей водоросли.

Половое размножение. Половым путем в лишайнике размножаются грибы, формируя плодовые тела со спорами. Тип полового процесса зависит от видовой принадлежности гриба.

Значение лишайников.

1. Первыми осваивают незаселенные субстраты и со временем делают их пригодными для жизни других организмов. Участвуют в процессах почвообразования.

2. Поселяясь на деревьях, защищают их от заражения грибами, поскольку выделяют вещества, подавляющие рост мицелия.

3. Выступают в роли индикаторов загрязнения воздуха.

4. Используются в археологии и геоморфологии для установления возраста субстрата.

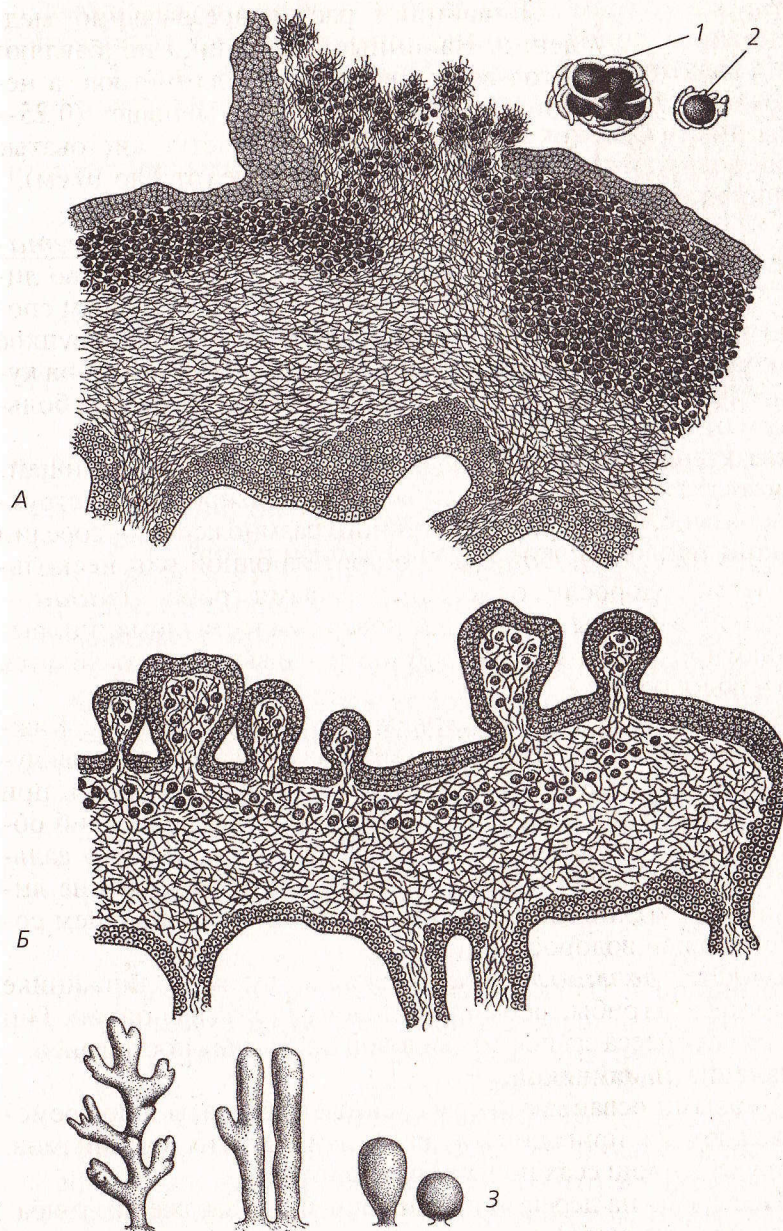


Рис. 105. Вегетативное размножение лишайников: А — с помощью соредий; Б — с помощью изидий; 1 — гифы гриба; 2 — клетки водоросли; 3 — разные формы изидий

5. Служат кормом для животных, особенно важны в качестве основного корма в зимнее время для северных оленей (ягель). Некоторые виды съедобны и для человека.

6. Являются сырьем для парфюмерной и химической промышленности (лакмус, красители тканей).

7. Используются в медицине: некоторые виды синтезируют антибиотики, витамины.

Вопросы для повторения и задания

1. Что представляют собой лишайники?
2. Каковы взаимоотношения гриба и водоросли, входящих в состав лишайников?
3. В чем отличия гомеомерных и гетеромерных слоевищ?
4. Охарактеризуйте основные морфологические типы лишайников.
5. Как размножаются лишайники?
6. Каково биологическое значение лишайников?

Заключение

§ 33. Этапы развития растительного мира

Около 3,5 млрд лет назад на Земле наступила эпоха биологической эволюции, которая продолжается и сейчас.

Самые крупные промежутки времени, на которые делится биологическая история Земли, — это эоны: криптозой, или докембрий, и фанерозой. Эоны делятся на эры. В криптозое выделяют две эры: архей и протерозой, в фанерозое — три эры: палеозой, мезозой и кайнозой. В свою очередь, эры делятся на периоды, а в периодах выделяют эпохи или отделы.

Криптозой. Криптозой — самая древняя эпоха, которая длилась около 3 млрд лет (85% времени биологической эволюции).

Архейская эра. В начале архейской эры жизнь была представлена простейшими прокариотическими организмами. В самых древних известных на Земле осадочных отложениях обнаружены органические вещества, которые, по-видимому, входили в состав древнейших живых организмов. В породах, чей возраст изотопным методом оценивается в 3,5 млрд лет, найдены окаменевшие цианобактерии.

Жизнь в этот период развивалась в водной среде, потому что только вода могла защитить организмы от солнечного и космического излучения. Первыми живыми организмами на нашей планете были анаэробные гетеротрофы, которые усваивали органические вещества из «первичного бульона». Истощение запасов органики способствовало усложнению строения первичных бактерий и появлению альтернативных способов питания — около 3 млрд лет назад возникли автотрофные организмы. Важнейшим событием архейской эры стало появление кислородного фотосинтеза. В атмосфере начал накапливаться кислород.

Протерозойская эра. Протерозойская эра началась около 2,5 млрд лет назад и длилась 2 млрд лет. В этот период около 2 млрд лет назад количество кислорода в воздухе достигло так

называемой «точки Пастера» — 1% от его содержания в современной атмосфере. Ученые считают, что такой концентрации было достаточно для появления аэробных одноклеточных организмов, возник новый тип энергетических процессов — дыхание. В результате сложного симбиоза разных групп прокариот появились и начали активно развиваться эукариоты. Образование ядра повлекло за собой возникновение митоза, а в дальнейшем и мейоза. Примерно 1,5—2 млрд лет назад возникло половое размножение. Важнейшим этапом эволюции живой природы стало появление многоклеточности (около 1,3—1,4 млрд лет назад). Это способствовало резкому увеличению многообразия организмов. Появилась возможность специализации клеток, образования тканей и органов, распределения функций между частями тела, что вело в дальнейшем к усложнению образа жизни. Первыми многоклеточными организмами были *водоросли*.

В протерозое сформировались *все царства* живого мира: бактерии, растения, животные и грибы. Увеличение количества кислорода в атмосфере привело к формированию озонового слоя, защитившего Землю от излучения, поэтому жизнь могла выходить на сушу. Около 600 млн лет назад, в конце протерозоя, на сушу вышли грибы и водоросли, образовав древнейшие *лишайники*.

Фанерозой. Фанерозой — эпоха, следующая за криптозоем. Она охватывает около 15% всего времени существования жизни на нашей планете и состоит из трех эр: палеозоя, мезозоя и кайнозоя.

Палеозойская эра. Палеозойская эра началась 570 млн лет назад и продолжалась около 340 млн лет. В это время на планете шли интенсивные горообразовательные процессы, сопровождавшиеся высокой вулканической активностью, сменяли друг друга оледенения, периодически на сушу наступали и отступали моря. В эре древней жизни (от греч. *palaios* — древний) выделяют 6 периодов: кембрийский (кембрий), ордовикский (ордовик), силурийский (силур), девонский (девон), каменноугольный (карбон) и пермский (пермь).

Важнейшим периодом в эволюции растительного мира современные ученые считают силур. Именно тогда предки современных растений покинули лоно океана. Почему же именно в этот период возникли *высшие растения*? Дело в том, что в силуре резко изменились климатические условия, произошло обмеление океана, опреснение водоемов, значительные территории освободились от воды. Древние растения вынуждены

были постепенно приспосабливаться к жизни в пресной воде, на мелководьях, на влажных побережьях, что привело в итоге к выходу на сушу первых споровых растений — *псилофитов*. Одна из наиболее древних находок палеоботаников — куксония — произрастала на Земле около 415 млн лет назад. Она была обнаружена в 1937 г. в силурийских песчаниках Шотландии. Это похожее на водоросль растение представляло собой кустик зеленых веточек, несущих спорангии, и прикреплялось к субстрату с помощью ризоидов.

Дальнейшая эволюция наземных растений шла в двух направлениях: преобладание гаметофита (моховидные) и преобладание спорофита (все остальные высшие растения). Лучшей приспособленностью к наземным условиям обладали представители спорофитного направления эволюции.

В девонском и каменноугольном периодах палеозойской эры климат в основном был теплым и влажным, резких климатических изменений не происходило. Эти условия были благоприятны для господства на суше споровых растений. В каменноугольный период на суше преобладали леса из *древовидных хвощей, плаунов и папоротников*, достигавших в высоту 30—40 м. Эти растения, падая в тропические болота, не сгнивали во влажном тропическом климате, а постепенно превращались в каменный уголь, который мы используем сейчас в качестве топлива.

Однако когда климат на Земле начал меняться, споровые растения оказались перед угрозой вымирания. В конце каменноугольного периода на смену теплому и влажному пришел холодный и сухой климат. В таких условиях преимущество имели растения, чье размножение не зависело от наличия воды, формирование гаметофита проходило на спорофите, а зародыш нового спорофита был защищен от возможных неблагоприятных воздействий.

Более прогрессивными на этом этапе эволюции оказались те растения, у которых существовала разнospоровость. Мегаспора, в отличие от микроспор, содержит большой запас питательных веществ. Поэтому более крупный женский заросток не только обеспечивает возможность полового процесса, но и служит для питания развивающегося из зиготы молодого спорофита.

В результате эволюции разнospоровых растений еще в девоне возникли *семенные папоротники*, которые в дальнейшем дали начало семенным растениям.

В последний период палеозойской эры — пермский, когда климат стал еще более холодным и сухим, начали исчезать леса древовидных папоротников, хвощей и плаунов. Им на смену приходили *голосеменные* растения, некоторые виды которых дожили до настоящего времени (гинкго, араукарии).

Мезозойская эра. Около 230 млн лет назад началась мезозойская эра. Она длилась примерно 165 млн лет и включала три периода: триасовый, юрский и меловой. В течение почти всей эры на суше господствовали голосеменные растения.

В триасовый период практически полностью *вымирают семенные папоротники*. В юрском периоде на земном шаре господствуют папоротники и голосеменные растения, возникает хорошо выраженная географическая растительная зональность.

В течение мелового периода появляются и быстро распространяются *покрытосеменные растения*, постепенно вытесняющие голосеменные и папоротникообразные. Некоторые покрытосеменные растения, возникшие в меловом периоде, сохранились до наших дней (дубы, ивы, эвкалипты, пальмы).

Кайнозойская эра. Начавшаяся около 67 млн лет назад кайнозойская эра продолжается и в настоящее время. Она подразделяется на три периода: палеогеновый (нижнетретичный), неогеновый (верхнетретичный) общей продолжительностью 65 млн лет и антропогеновый, который начался 2 млн лет назад.

В палеогене на суше господствуют покрытосеменные растения (тропические леса), параллельно с их эволюцией идет развитие и увеличение многообразия насекомых.

В неогене климат становится более сухим, образуются степи, широко распространяются однодольные травянистые растения. Отступление лесов способствует образованию первых человекообразных обезьян. Появляются виды растений и животных, близкие к современным.

Последний антропогенный период характеризуется похолоданием климата. Четыре гигантских оледенения изменили растительный облик планеты. Между Азией и Северной Америкой, Европой и Британскими островами возникли сухопутные «мосты», что способствовало широкому расселению видов. В конце периода началось глобальное потепление, вымерли многие растения и крупные млекопитающие, сформировались современные флора и фауна. Крупнейшим событием антропогена стало появление человека, чья деятельность стала ведущим фактором дальнейших изменений в животном и растительном мире Земли.

Указатель терминов

Автотрофность 10

Амилопласт 14

Андроцей 138, 141—143, 171

Анемофилия 155

Антеридиальная клетка 126

Антеридий 86, 92, 102—104, 106, 107, 109, 110, 112, 117, 120, 131, 176, 181

Антиподы 150

Апланоспора 91

Апопласт 45

Архегоний 86, 102—104, 106, 107, 109, 110, 112, 117, 120, 123, 126, 130, 131, 150

Аэренхима 23, 77

Брюшной шов 163

Вайя 67, 117, 119

Вакуоль 12, 13, 16, 23, 25, 26, 43, 44, 93, 95, 148

Венчик 137, 138, 143, 153, 168, 169, 170, 171

Весла 169

Ветвление 17, 36, 37, 52, 54—56, 66, 108, 127, 144, 174

— боковое 37, 55, 56

— верхушечное 55, 56, 108

— вильчатое, *см.* Ветвление верхушечное

— дихотомическое, *см.* Ветвление верхушечное

— моноподиальное 56, 127

— симподиальное 56

Влагалище листа 53, 68

Волокно 24, 30, 31, 64

— древесинное 24, 30, 64

— лубяное 24, 31, 64

— склеренхимное 24

Волосок 19, 20, 25, 26, 37, 39, 43—45, 49, 61, 76, 80, 140, 161, 165, 171

— железистый 19, 25, 140

— корневой 20, 37, 39, 43—45, 49

— солевой 26

Гамета 86, 87, 90, 91, 94, 97, 104, 107, 123, 124, 147, 150, 176, 177, 179, 181

Гаметангий 86, 87, 91, 134, 179

Гаметангиогамия 177, 181

Гаметофит 36, 87, 97, 98, 102, 104, 106—108, 110, 112, 117, 119, 120—126, 130, 131, 134, 141, 146—148, 150, 151, 160, 195

Гаусторий 103, 104, 176, 187

Гемиселлюлоза 12, 93

Генеративная клетка 15, 130, 131, 147

Геотропизм 36, 37, 41

Гетероспория 112, 121

Гетеростилия 153

Гидатода 25

Гинецей 140—143, 171

Гифа 39, 174—176, 178—181, 183, 184, 187, 188, 190

Глазки 59, 84

Гликоген 89, 174, 181

Граны 13

Грибница 174, 176, 182, 190

Древесина 9, 24, 28, 46, 47, 64—66, 85, 123, 125, 128, 132, 134, 184, 185

Дубильные вещества 9, 26

Жгутик 15, 82, 86, 91, 94, 97, 123, 178
Железки 25
Желудь 163, 166
Жилкование 68, 167, 172
— дуговидное 68, 167, 172
— пальчатое 68, 167, 169
— параллельное 68, 167, 172
— перистое 68, 167
Завиток 170
Завязь 140, 163, 180
— верхняя 140, 144, 170
— нижняя 140, 141, 144
Зародышевый мешок 134, 141, 150, 155
Зонтик 145, 169, 172
Зооспора 82, 91, 92, 94, 98
Идиобласт 26, 28
Индузий 119
Инициальные клетки 42
Интегумент 123, 130, 131, 148, 157, 158, 161
Интина 130, 146, 147, 155
Камбий 17, 18, 33, 37, 42, 44, 46—48, 54, 60, 63—65, 107, 125, 128, 135, 167
Камбий межпучковый 48, 63
— пробковый 20, 48, 64
— пучковый 31, 62, 63
Каменистые клетки 24
Каротиноиды 13, 80, 89, 96, 98
Кисть 144, 145, 168, 169, 172—174
Кладодий 59
Клейстогамия 153
Клетки-спутницы 30, 31, 64, 128, 134
Клубень 59, 115, 170
Клубеньки 39, 112, 114, 170
Кожица 16, 19, 64, 75—77, 165
Колленхима 23, 24, 63, 64
Колония 15, 91
Колос 144, 145, 169, 172, 173, 180, 183
Колючка 35, 59, 66, 74, 79

Конус нарастания 42, 53, 54, 60, 67, 158, 183
Кора 128, 167
— вторичная 48, 68
— первичная 43, 45, 48, 61, 63, 68
Корень 16—18, 20, 23, 28, 33—40, 42—46, 48—52, 54, 57, 66, 84, 97, 101, 107, 115, 120, 134, 135, 158, 170, 175
— боковой 37, 38, 41, 128, 167
— воздушный 39
— втягивающийся 41
— главный 36—38, 125, 128, 167
— досковидный 41
— дыхательный 40
— контрактильный 41
— пневматофор 40
— придаточный 37—39, 41, 56, 57, 83, 85, 112, 115, 118, 125, 167
— ходульный 41
Корешок зародышевый 36—38, 158, 160, 162, 167
Корзинка 145, 171
Корка 21
Корневая поросль 41, 84
Корневая система 36—38, 44, 51, 83—85, 125, 128, 163, 167
Корневище 11, 20, 35, 37, 41, 57, 59, 83, 84, 107, 112—115, 118, 120, 170, 172
Корневое давление 50
Корневое питание 50
Корневой чехлик 37, 42, 57
Корневые отпрыски 41, 84
Корневые шишки 39
Корнеплод 14, 23, 39
Коробочка 103, 104, 165, 170, 172
Костянка 165, 169
Ксилема 24, 28—31, 33, 34, 44, 46—49, 62—65, 77, 107, 128, 134
Кутикула 19, 26, 60, 76, 80, 101, 128
Кутин 19

Лейкопласты 13, 14
Лепесток 14, 137, 138, 141, 168—172
Лиана 11, 39, 57, 115, 125, 171, 172
Либриформ 24, 30, 64, 65
Лигнин 12, 45
Лист 11, 14, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 28, 33, 35—37, 50, 52—54, 57, 59, 60, 66—84, 101, 102, 104, 107, 108, 111, 115—120, 125, 128, 133, 135, 137, 144, 155, 159, 162, 163, 167—173, 184, 188
— верхушечный 171
— простой 70, 168, 170, 171
— сидячий 67
— сложный 70, 71, 168, 169
— черешковый 67
Листовая мозаика 74
Листовая пластинка 67—71, 74, 79, 80, 117
Листовка 163
Листовой черенок 84
Листопад 75, 80
Листорасположение 54, 73
— мутовчатое 73, 171, 172
— очередное 73, 168—173
— спиральное 73
— супротивное 73, 168, 171, 172
Лодикулы 173
Лодочка 169
Луб 24, 28, 30, 46, 47, 64, 65
Лубяная паренхима 30, 31, 64
Луковица 11, 23, 35, 41, 57, 59, 74, 84, 172
Луч паренхимный 65
— сердцевинный 62, 63
Мегаспора 107, 110, 121, 122, 124, 130, 133, 141, 148, 150, 195
Мегаспорангий 110, 123, 124, 126, 130, 131, 141, 148, 158
Мегаспорогенез 148
Мегаспорофилл 133, 140, 148
Междоузлие 18, 52, 53, 54, 57, 59, 111, 112, 173

Межклетник 20, 23, 41, 45, 76, 77, 79
Мезофилл 22, 23, 74, 77, 128
— губчатый 23, 77, 80
— столбчатый 23, 77
Мейоз 87, 92, 98, 104, 107, 108, 128, 194
Меристема 12, 16, 17, 60
— апикальная 17, 19, 37, 42, 44, 53, 54, 67, 116, 127, 158
— боковая 18, 42
— верхушечная 17, 18, 116
— вставочная 18
— вторичная 17
— интеркалярная 18
— латеральная 18
— основная 60
— первичная 16, 17, 35, 44
— раневая 17
Метамер 53
Метамерность 53, 57
Метелка 145, 171, 172
Микориза 39, 128, 175, 182, 184, 185
Микропиле 123, 130, 131, 148, 155, 158
Микроспора 107, 110, 121—125, 130, 140, 146, 147, 195
Микроспорангий 128, 130, 139, 146
Микроспорогенез 146
Микроспорофилл 133, 137, 138
Мицелий 174—184, 187, 190
Млечник 26, 28, 45
Многостаянка 161, 169
Нектар 25, 154
Нектарник 25, 140, 168, 169
Нуцеллус 123, 124, 126, 130, 131, 141, 148, 158, 160, 161
Обертка 171
Околоплодник 141, 157, 163, 165, 171, 173
Околоцветник 133, 137, 138, 140, 142—144, 146, 155, 167—173
Оксалат кальция 26
Опыление 123, 126, 133, 141, 144, 151—155, 169

Орех 24, 163, 164
Орешек 163
Паренхима 17, 22, 24, 29, 45,
47—49, 54, 60—66, 77, 101,
146, 173
— ассимиляционная 22, 60
— водоносная 23
— воздухоносная 23
— древесинная 30
— запасаящая 23
— лубяная 30, 31, 64
Перидерма 20, 21, 48, 64
Перисперм 160, 161
Перицикл 24, 37, 41, 46, 48, 62
Пестик 123, 133, 137, 140—142,
144, 147, 148, 152, 153, 155,
163, 165, 168—173
Плазмодесма 12, 26, 46, 90
Пластида 13, 14, 174
Плеть 59, 83
Плод 14, 35, 133, 134, 136, 138,
141, 151, 152, 157, 163—166,
168—173
Плодовое тело 174, 179—184,
190
Плодолистик 133, 137, 140, 143,
144, 148, 165, 168—172
Пневматофор 40
Побег 11, 34—36, 41, 42, 50,
52—60, 67, 76, 83, 84, 105,
109, 111, 112, 114, 125, 130,
133—135, 144, 158, 162, 170,
173, 183
— боковой 18, 54, 111, 112
— главный 36, 56, 59
— зачаточный 53, 83
— удлинённый 53
— укороченный 53, 57, 128, 140
Подвой 85
Почка 52—54, 66, 74, 76, 85,
103, 104, 128
— вегетативная 53
— верхушечная 53, 54, 56
— выводковая 11, 83
— генеративная 53, 136
— пазушная 53, 54, 57, 59
— придаточная 41, 54
— спящая 54

Поясок Каспари 45, 46
Прививка 85
Привой 85
Прилистник 53, 67, 68, 74, 138,
168—171
Пробка 17, 18, 20, 48, 64, 81
Проводящий пучок 31, 33, 48,
60, 62, 63, 68, 77, 81, 104,
125, 139, 167
Прокамбий 17, 29, 31, 33, 60,
62, 63
Пропускные клетки 45, 46, 49
Проросток 131, 161—163
Протодерма 60
Протонема 103, 104
Протопласт 10, 12, 28, 46, 91, 179
Пылинка 143
Пыльник 124, 128, 130, 138—140,
146—148, 153, 155, 171, 173
Пыльца 126, 130, 144, 147, 148,
151—155
Пыльцевое гнездо 139, 140, 146
Пыльцевое зерно 123, 126, 130,
134, 140, 147, 152, 155
Пыльцевход 130, 131, 148
Ризодерма 20, 42
Ризоид 15, 37, 90, 91, 97, 98,
101, 104, 119, 195
Рыльце 123, 140, 147, 152, 153,
155, 173, 180
Самоопыление 152, 153, 169
Связник 139
Семенной рубчик 157
Семя 7, 11, 57, 78, 122, 131, 133,
141, 151, 157, 158, 161—163,
165, 173
Семявход 157, 160, 162
Семядоля 36, 131, 158, 160, 162,
163, 166, 170
Семязачаток 123, 126, 130, 131,
133, 140, 141, 148, 152, 155,
157, 158
Семяножка 148, 157
Семяпочка 126, 131, 140, 141
Симбиоз 108, 120, 187, 194
Симпласт 46
Синергида 150

Ситовидная клетка 31, 128, 134
Ситовидная трубка 30, 31, 64,
81, 134
Склереида 24, 78
Склеренхима 23, 24, 60, 77
Слоевище 88, 91, 97, 98, 101,
188—190
Сорус 117, 119
Сосуд 28—31, 49, 50, 64, 65, 81,
107, 123, 128, 134
Соцветие 53, 141, 144—146, 154,
168—173, 183
Сперматозоид 86, 92, 98, 103,
104, 107, 109, 112, 117, 120,
123
Спермий 87, 123, 124, 126, 131,
134, 147, 155, 157, 160
Спорангий 35, 82, 87, 91, 98,
103, 104, 107, 108, 110, 112,
114, 117, 178, 179, 195
Спорангиофор 114
Спороносный колосок 35, 108,
110, 112, 114
Спорофит 87, 98, 102—104,
107—110, 112, 114, 115, 117,
120—125, 127, 131, 133, 150,
151, 195
Стебель 52—54, 57, 59, 60, 67, 68,
76, 101, 102, 104, 107, 111, 112,
115, 125, 137, 167, 172, 173
Столбик 140, 153, 155
Стробил 35, 108, 112, 125, 128,
133
Стручок 165, 168
Стручочек 165, 168
Телом 34, 37, 52, 66, 116
Трахеида 28—30, 64, 107, 128,
134
Трахея 28, 29
Тычинка 133, 137—139, 141—
143, 146, 153, 155, 169
Тычиночная нить 139, 153, 169,
173
Усик 56, 66, 74
Устьице 20, 23, 24, 61, 76, 77—
80, 128, 176
Устьичная щель 78, 79

Феллема 18, 20, 48, 64
Феллоген 17, 18, 20, 21, 37, 42,
46, 48, 64
Флоэма 24, 28, 30, 31, 33, 34, 44,
46, 47, 63, 64, 77, 107, 128, 134
— вторичная 48, 64
— первичная 47, 48, 62, 64
Фототропизм 36
Халаза 123
Хлоренхима 22, 60
Хлоропласт 10, 13, 14, 22, 34,
61, 77, 78, 80, 89, 93—96, 98,
112
Хлорофилл 6, 10, 13, 15, 50, 76,
77, 80, 88, 89, 92, 93, 96, 98,
111, 117, 174
Цветок 6, 11, 14, 25, 35, 50, 52,
53, 64, 75, 133, 136—148,
152—155, 163—173
Цветоложе 133, 136, 137, 140,
141, 146, 163, 165
Цветonoжка 136, 137, 142, 144,
145, 155
Целлюлоза 10, 12, 23, 24, 89, 93,
96, 98, 174, 185
Чашелистик 137, 138, 141, 143,
163, 168, 169
Чашечка 137, 138, 143, 168—170
Черешок 24, 67, 70, 74, 75, 167
Чечевичка 20, 23, 64
Шишка 35, 125, 128, 130, 131,
133, 152
Щиток 144, 145, 158, 169, 171
Экзина 136, 146, 147, 155
Экзодерма 45
Элатера 114
Эндодерма 45—47, 49, 61
Эндосперм 123, 126, 130, 131,
134, 155, 157, 158, 160—163,
169—173
Эпиблема 19, 20, 42, 43, 45, 49
Ягода 165, 170, 172

Указатель названий растений, грибов, лишайников

Абрикос 24, 169
Агава 136, 151
Азолла мелколистная 116¹
Акация 74, 75, 144, 170
Алария 97
Алоэ 23
Андрея 102
Антоцерос 102
Антоцеротовые 101
Апельсин 165
Арахис 169
Арбуз 165
Артишок 172
Аскомикота 177, 179—182
Аскомицеты 175, 177
Аспергилл 177, 184, 185
Астра 172

Базидиомикота 177, 182, 183
Базидиомицеты 175, 182, 184
Баклажан 170
Бамбук 136, 151, 172, 173
Баобаб 155
Барбарис 35, 41, 74, 74
Батат 39
Бегония 84
Белена 165, 170
Белокрыльник 144
Белый гриб 175, 182
Береза 20, 55, 56, 68, 75, 182
Бешеный огурец 165, 165
Бледная поганка 182
Бобовые 39, 68, 74, 142, 160, 167, 169, 170

Бобы конские 162
Борщевик 72
Боярышник 35, 58, 59, 144
Бриофиллум 54, 55, 83
Бузина 21
Бук 182

Валериановые 142
Вельичия удивительная 72, 73
Венерина мухоловка 74
Вербеновые 25
Верблюжья колючка 38
Вереск 73
Вех 57
Вешенка 185
Вика 74, 165
Виктория regia 72, 72
Виноград 56, 165
Вишня 41, 84, 164, 165, 169
Водоросли 9—11, 13—15, 33, 34, 82, 88—101, 178, 187, 188, 190, 194, 195
— бурые 15, 90, 91, 97, 97, 98, 100
— желтозеленые 90
— зеленые 15, 90—94, 98, 106, 187
— золотистые 90
— красные 95, 96, 96, 99, 100
— синезеленые 88, 89, 120, 187, 193
— харовые 91
Водосбор 164
Вольвокс 15
Вороний глаз 73, 144, 172

Вьюн 56
Вяз 69, 164, 165

Гвоздика 73, 138
Гвоздичные 142, 146, 153, 160, 161
Георгин 39, 40, 84, 172
Герань 19
Гиацинт 58, 84
Гинкго двулопастное 126, 127
Гинкговые 125, 196
Глоксиния 84
Гнетовые 127, 131
Головня пыльная 183
Голосеменные 18, 29, 31, 38, 42, 122, 123, 125—128, 131—133, 152, 160, 196
Горох 56, 74, 74, 158, 162, 163, 164, 165, 170
Горчица 165, 168
Граб 182
Гравилат 138, 169
Гречиха 164
Грибы головневые 176, 182, 183
— дрожжевые 176, 179, 181, 185
— ржавчинные 176, 182
— сумчатые, см. Аскомикота
Груша 59, 144, 165, 169
Губоцветные 60, 142

Дегенерия фиджийская 139, 140
Делессерия 96
Дербенник 153
Дикая редька 168
Донник 170
— лекарственный 170
Дрожжи, см. Грибы дрожжевые
Дуб 21, 39, 68, 141, 151, 155, 162, 163, 164, 182, 193

Ежевика 84, 163, 165
Ель 55, 128, 182

Живокость 163, 164
Живучка 83
Жирянка 25

Земляника 57, 58, 83, 138, 163, 168, 169
Зигомикота 177, 178, 179
Зигомицеты 175
Злаки 9, 18, 19, 25, 39, 57, 68, 77, 79, 145, 155, 158, 161, 167, 173, 180, 183, 184
Злаковые 172
Зонтичные 60, 161
Зостера 155

Ива 69, 84, 141, 141
Иван-чай 41
Инжир 72, 72

Кактус 23, 38, 66, 74, 79
Каллитамниона 96
Калужница 142
Камнеломка 83
Канновые 142
Капуста 164, 168
— кольраби 58, 68
Картофель 58, 59, 64, 164, 170
Каулерпа 90
Кедр 126
Кипарис 56, 126
Кладония 190
Клевер 145
Клен 39, 68, 74, 163, 165
Климациум 102
Колокольчик 137
Колокольчиковые 153
Конопля 24
Копытень 56
Кораллина 96
Костер ржаной 173
Костяника 83
Кофейное дерево 152
Кочедыжник женский 116, 119, 120
Крапива 25, 137
Красавка 170
Кресс-салат 168
Крестоцветные 167, 168
Крыжовник 85
Ксантория 189
Кувшинковые 161
Кукуруза 32, 40, 56, 60, 61, 72, 141, 173

¹ Курсивом отмечены номера страниц с иллюстрациями.

Кукушкин лен 103, 104, 105, 106
Купена 58
Ламинария 92, 97, 98, 99, 100
Ландыш 9, 68, 137, 137, 144, 172
Левкой 168
Лен 24
Лещина 163, 164
Лилейные 84, 142, 167, 172
Лилия 73, 84, 144, 172
Лимон 164, 165
Липа 56, 64, 65, 163
Лиственница 125, 126, 182
Листостебельные мхи 101—104
Лишайник 100, 106, 187—190, 194
Ложноопенок серножелтый 182
Лук 42, 44, 84, 145, 172
Люпин 40, 161, 168, 169
Люттик 32, 38, 137, 163
Лютиковые 142
Люцерна 170
Мак 28, 138, 144, 163, 164, 165
Малина 41, 84, 163, 165, 169
Мамонтово дерево, см. Секвойядендрон гигантский
Манжетка 137
Марсilea четырехлистная 116
Маршанция 102, 103
Масленок 182
Махорка 170
Мимоза 170
Мирт 155
Можжевельник 126
Молочай 28
Морковь 14, 39, 57, 145
Морская капуста, см. Ламинария
Мотыльковые, см. Бобовые
Моховидные 14, 36, 37, 56, 82, 101—104, 106, 107, 195
Мукор 175, 178, 178
Мухомор поганковидный 182
Мучнистая роса 176
Мхи, см. Моховидные

Мятлик 83, 173
Нарцисс 84
Недотрога 165
Непентес 25
Овес 162, 173
Овсяг 173
Огурец 141, 162, 163, 164, 165
Одуванчик 163, 171, 172
Ольха 68
Опенок ложный 182
Опунция 60
Орешник 39, 69
Орляк 116
Орхидея 39, 58
Орхидные 40, 84, 139, 154, 157, 165, 170
Осина 20, 41, 69, 84
Осока 19, 60, 68, 163
Осот 172
Очиток 83
Пальма рафия 72
Пальмы 56, 72, 136, 151, 157, 165, 196
Папоротники, см. Папоротниковидные
Папоротниковидные 42, 57, 67, 82, 106, 107, 115—121, 133, 195, 196
Папоротникообразные 29, 106, 107, 111, 121, 125, 196
Пармелия 189
Паслен сладко-горький 170
Пасленовые 161, 167, 170
Пастушья сумка 165, 168
Пельтигера 189
Пеницилл 175, 177, 185, 185
Перец стручковый 170
— черный горошковый 161
Персик 24, 169
Петуния 170
Печеночники 101, 102
Пион 84, 137, 144
Плаун булавовидный 108, 109, 110
Плауновидные 6, 36, 42, 55, 56, 82, 106—111, 116, 195, 196

Плауны, см. Плауновидные
Плющ 27, 56
Повилика 41
Подберезовик 175, 182
Подорожник 38, 68, 69, 144
Подосиновик 175
Подснежник 57
Подсолнечник 24, 60, 61, 62, 63, 158, 163, 164, 171, 172
Покрытосеменные 6, 29, 30, 39, 41—43, 56, 67, 68, 122, 123, 126, 127, 132—136, 138, 139, 141, 142, 150, 152—155, 157, 160, 166, 168, 170, 172, 196
Полынь 172
Порфира 96, 100
Примула 153
Просо 173
Псилофиты 34, 106, 195
Пузырник ломкий 116
Пшеница 145, 160, 162, 163, 164, 173
Пырей ползучий 84, 173
Рапс 168
Рдест 11
Редис 165, 168
Редька 39, 163
— дикая 168
Репа 39, 165, 168
Риниофиты, см. Псилофиты
Рис 161, 173
Риччия 102
Роголистник 155
Рожь 69, 145, 162, 163, 173
Розоцветные 68, 160, 167, 168
Росанка 25
Ряска 11
Саговниковые 127
Салат 172
Сальвиниевые 117
Сальвиния плавающая 115, 116
Саргассум 97
Сахарный тростник 9, 173
Свекла 9, 39, 57, 137
Секвойя 57

Секвойядендрон гигантский 125
Селагинелла 110
Селагинелловые 109
Сирень 41, 73, 84, 145
Слива 24, 84, 164, 165, 169
Сложноцветные 26, 28, 138, 145, 153, 165, 167, 170, 171
Смородина 85, 165
Сморчок конический 180, 180
Солодка 170
Сорго 173
Сосна 56, 128, 129, 130, 131, 182
Соя 170
Спаржа 172
Спирогира 94, 95, 95
Спорынья 180, 180
Строчок обыкновенный 179, 180, 180
Сфагнум 102, 104—106
Сыроежка 182
Табак 170
— душистый 154, 170
— настоящий 170
Тимофеевка 173
Тисс 57
Томат 165, 170
Топинамбур 84, 172
Тополь 41, 54, 84, 165
Трутовик 182, 182, 184
Трюфель 180
Турнепс 168
Тыква 161, 162, 165
Тыквенные 160
Тысячелистник 145, 172
Тюльпан 57, 84, 137, 144, 163, 172
Тюльпанное дерево 142
Укроп 145
Ульва 100
Уруть 11
Фасоль 157, 160, 170
Фиалка ночная 168
— узумбарская 84
Физалис 170

Филлофора 96
Флокс 84
Фуксия 137
Фукус 97, 100

Хвойные 26, 56, 104, 108, 127,
128, 132
Хвощ полевой 113, 113, 114
Хвоцевидные 6, 19, 36, 42, 82,
106, 107, 111—116, 195, 196
Хвощи, см. Хвоцевидные
Хитридиомикота 178
Хламидомонада 90, 93, 93, 94
Хлорелла 90, 94, 94
Хрен 168
Хризантема 172

Цветковые, см. Покрытосе-
менные
Цианобактерии, см. Водорос-
ли синезеленые
Цикорий 172
Цитрусовые 26, 152, 165

Чабрец 56

Чемерица 17
Черёда 172
Черёмуха 144, 169
Чеснок 84
Чина 74
Членистые, см. Хвоцевидные

Шампиньон 182, 185
Шелковица 163
Шиповник 168, 169

Щитовник мужской 118, 118,
119, 119, 120

Эвкалипт 57, 196
Эфедра 125

Яблоня 21, 59, 73, 144, 163, 164,
165, 168, 169

Ягель 192

Ярутка 164

— полевая 168

Ясенец 27

Ясень 137, 163, 165

Ячмень 173

Оглавление

Предисловие	3
Раздел 1. РАСТЕНИЯ	5
Глава 1. Наука о растениях	5
§ 1. Ботаника — наука о растениях	5
Глава 2. Клетка растений	12
§ 2. Растительная клетка	12
Глава 3. Ткани и вегетативные органы высших растений	15
§ 3. Ткани растений: общая характеристика. Образовательные и покровные ткани	15
§ 4. Ткани растений: основные, механические, выделительные	22
§ 5. Ткани растений: проводящие	28
§ 6. Органы высших растений	33
§ 7. Корень. Корневые системы. Видоизменения корней ..	37
§ 8. Строение корня	42
§ 9. Питание и дыхание корня. Функции корней	49
§ 10. Побег: строение и ветвление. Почки	52
§ 11. Стебель	59
§ 12. Лист. Строение. Многообразие и видоизменения листьев	66
§ 13. Анатомическое строение листа. Газообмен и транспирация. Листопад	75
Глава 4. Размножение	82
§ 14. Размножение высших растений	82
Глава 5. Водоросли	88
§ 15. Водоросли: общая характеристика	88
§ 16. Многообразие и значение водорослей	92

Глава 6. Высшие споровые растения	101
§ 17. Отдел Моховидные	101
§ 18. Папоротникообразные: общая характеристика.	
Отдел Плауновидные	106
§ 19. Отдел Хвощевидные	111
§ 20. Отдел Папоротниковидные	115
Глава 7. Семенные растения	121
§ 21. Семенные растения: общая характеристика	121
§ 22. Отдел Голосеменные растения	125
§ 23. Отдел Покрытосеменные, или Цветковые растения.	132
§ 24. Цветок: строение	136
§ 25. Многообразие цветков. Соцветия	141
§ 26. Спорогенез и гаметогенез	146
§ 27. Цветение, опыление, оплодотворение	151
§ 28. Семя и плод	157
§ 29. Систематика покрытосеменных растений	166
Раздел 2. ГРИБЫ	174
§ 30. Грибы: общая характеристика	174
§ 31. Многообразие грибов	177
Раздел 3. ЛИШАЙНИКИ	187
§ 32. Лишайники	187
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	193
§ 33. Этапы развития растительного мира	193
Указатель терминов	197
Указатель названий растений, грибов, лишайников	202