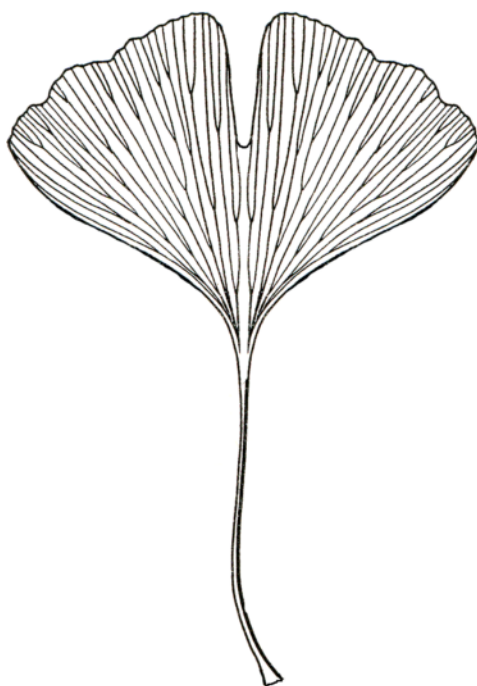


МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
СТАВРОПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А.Л. ИВАНОВ

# БОТАНИКА

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ



СТАВРОПОЛЬ  
2011

УДК  
ББК

Рецензенты:

член-корреспондент РАН, д-р биол. наук, проф. Камелин Р.В.  
д-р биол. наук, проф. Шхагапсоев С.Х.  
д-р биол. наук, проф. Пилипенко В.Н.

Иванов А.Л.

Ботаника. Систематика растений: Учебное пособие. - Ставрополь: Изд-во СГУ, 2011. - 764 с: 722 ил.

ISBN

Учебное пособие содержит информацию о таксонах ранга подцарства, отдела и класса царства растений, а также об основных таксонах более мелкого ранга - порядках, семействах, видах, имеющих наиболее ярко выраженные морфологические признаки. Все описываемые виды иллюстрированы рисунками, а филогенетические связи представлены схемами, в большинстве случаев оригинальными.

Для студентов, магистрантов, аспирантов биологических специальностей университетов.

© Иванов А.Л., 2011

© Издательство Ставропольского  
государственного университета, 2011



## ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Проблема создания современного учебного пособия по ботанике, включающего информацию обо всём растительном мире, остаётся открытой. Имеющаяся учебная литература в большинстве случаев состоит из двух частей: одна часть содержит информацию о высших растениях, другая - о низших, включая грибы и бактерии. Недостатком такого разделения является то обстоятельство, что проблема эволюции и филогении этих двух групп растений решается отдельно, а в изданиях, содержащих информацию обо всём растительном мире, она вообще не ставится.

Задачей современной вузовской систематики растений является развитие представлений о главнейших направлениях и этапах эволюции этого крупнейшего филума органического мира, об его основных филогенетических ветвях на уровне крупных таксонов - отделов, классов, порядков, для характеристики которых приводится более подробная информация об основных и наиболее ярко морфологически выраженных видах, входящих в состав того или иного рода и семейства, создающая представление о таксоне более высокого ранга.

Приводимый в предлагаемом учебном пособии фактический материал заимствован, в основном, из литературных источников, но его расположение и интерпретация являются оригинальными, отражающими позиции автора, его взгляды на современные проблемы систематики растений, которые формировались под влиянием идей и взглядов Н.И. Кузнецова, Б.М. Козо-Полянского, А.И. Галушко, Р.В. Камелина.

Важной особенностью пособия является то, что в нём отражена позиция автора относительно некоторых теоретических проблем систематики, являющихся дискуссионными и не общепринятыми, которая основана на логике эволюционных событий, а также несостоятельности окончательного решения проблемы построения системы растений при помощи цитологических, биохимических, геномных, функционально-микроструктурных и других признаков. Это попытка разрешить те противоречия, которые существуют в современной систематике, в большинстве своём связанные с отношением к проблеме поли- или монофилии крупных таксонов, их филогенетическим связям, искусственностью некоторых таксонов рангов отдела и класса и др. Результатом этой попытки явилось создание оригинальных схем - филогенетических связей высших растений, покрытосеменных растений, создании общей системы растений и др.

Настоящее учебное пособие рассчитано на подготовку биологов широкого профиля, бакалавров, специализирующихся по ботаническому направлению, магистрантов и аспирантов, а также на самообразование молодых специалистов, работа которых связана с преподаванием ботаники.

## ВВЕДЕНИЕ

Ариадниной нитью ботаники  
является система. Без неё - хаос.  
К.Линней

Систематика растений - наука о разнообразии, классификации, происхождении, эволюции и родственных связях автотрофных организмов, населяющих планету Земля. Она состоит из двух разделов: таксономии растений, включающей номенклатуру, теорию и практику построения систем, и филогении - изучающей и устанавливающей родственные связи растений, являющейся основой познания реальной эволюции таксонов и построения филемы растительного мира.

Любая система является иерархической. Её элементы объединяются в группы более высоких рангов (виды - в роды, роды - в семейства, семейства - в порядки и т.д.). Основной операционной единицей систематики является таксон. Таксоном называется группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определённую таксономическую категорию того или иного ранга. Здесь различают два понятия: таксономическая (систематическая) единица и таксономическая категория.

Таксономическая единица - это конкретная группа определённого ранга, например: вид *Nelumbo nucifera* - Лотос орехоносный; род *Nelumbo* - Лотос; семейство *Nelumbonaceae* - Лotosовые и т.д.

Таксономическая категория обозначает ранг группы (например, вид, род, семейство и т.д.).

Правила наименования растений и иерархия таксонов определяются Международным кодексом ботанической номенклатуры, согласно которому принята следующая система таксономических категорий:

REGNUM PLANTAE (VEGETABILE) – ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ			
ТАКСОН		ОКОНЧАНИЕ	
латинское	русское	латинское	русское
Divisio	Отдел	-ophyta	-образные
Classis	Класс	-opsida*	-видные
Ordo	Порядок	-ales	-подобные (-цветные)
Familia	Семейство	-aceae	-о(е)вые
Genus	Род	-	-
Species	Вид	-	-

\* Для классов водорослей применяется окончание *-ophyceae*;

Название вида подчиняется правилам бинарной номенклатуры, то есть состоит из двух слов - названия рода и видового эпитета. В тексте эти два слова выделяются курсивом, также курсивом выделяются названия таксонов любого ранга.

Кроме рода и вида, таксоны названия таксонов имеют стандартные окончания в соответствии с их рангом, т.е. по окончанию названия таксона можно судить о его ранге. Каждое отдельное растение рассматривается как принадлежащее к ряду таксонов последовательно соподчинённых рангов. Основным в иерархии рангов является вид. Каждый вид принадлежит какому-либо роду, род - семейству, семейство - порядку, порядок - классу, класс - отделу. Например, иерархическая подчинённость *Equisetum arvense* - Хвоща полевого следующая: он относится к роду *Equisetum* (Хвощ), семейству *Equisetaceae* (Хвощёвые), порядку *Equisetales* (Хвощеподобные), классу *Equisetopsida* (Хвощевидные), отделу *Equisetophyta* (Хвощеобразные).

В случае необходимости в систему вводится большее число таксонов разного ранга путём использования дополнительных таксономических категорий, обозначаемых путём прибавления к ним префикса "под" (*sub-*) и изменением окончания: *subdivisio* - подотдел (*-ophytina*); *subclassis* - подкласс (*-idae*); *subordo* - подпорядок (*-ineae*); *subfamilia* - подсемейство (*-oideae*); *subgenus* - подрод; *subspecies* - подвид (два последних таксона без изменения окончания). Иногда употребляются дополнительные промежуточные таксономические категории, обозначаемые приставкой "над" (*super-*), например, *superordo* - надпорядок (*-anae*) и т.д.

## ОБЗОР СИСТЕМ РАСТЕНИЙ

В истории развития систематики растений последовательно сменяли друг друга три типа систем - искусственные, естественные и филогенетические.

Первые попытки классификации растений встречаются в греческой античной науке в трудах Теофраста (370-285 гг. до н.э.), который считается "отцом ботаники". Классификация Теофраста была довольно простой, он делил все растения на деревья, кустарники, полукустарники и травы. В составе наземной флоры он выделял вечнозелёные и листопадные растения, цветущие и не цветущие, а в составе водной - пресноводные и морские растения. Эта классификация носила и утилитарный характер, знания о растениях увязывались с вопросами их практического использования.

Долгое время, вплоть до XVI века каких-либо заметных попыток классификации растений не было. Предпосылки к проведению классификации растений возникли в связи с появлением ботанических садов, где можно было изучать живые растения, открытием гербаризации как способа длительного сохранения растений и распространением книгопечатания с иллюстрациями.

Первые травники появились в Германии. Их авторы О. Брунфельс (1530-1536), И. Бок (1539) и Л. Фукс (1543) известны как "отцы немецкой ботаники". Эти издания не содержали какой-либо системы, но описания в них располагались по внешнему сходству растений. Были предприняты попытки и классификации растений. Крупный швейцарский натуралист К. Геснер (1544) сформулировал понятие рода и вида (его работа была опубликована через 200 лет) и наметил принципы бинарной номенклатуры. Для целей классификации он признавал важнейшими признаками строение цветка и плода. Итальянский ботаник А. Чезальпино (1519-1603) создал первую научную систему растительного царства, основываясь на строении семян и плодов. Известные ему 840 видов растений он разделил на 15 классов, в 16-й класс выделил растения, не имеющие цветков и плодов. Английский учёный Джон Рей (1627-1705) классифицировал растения по формам цветка и плода, ввёл в ботанику деление растений на однодольные и двудольные. Французский ботаник Ж. Турнефор (1656-1708) основывал свою систему на форме венчика, т.е. она была ещё более искусственной, чем у Д. Рея.

Роль реформатора ботаники сыграл Карл Линней (1707-1778). В основу своей системы он положил учение Камерариуса о поле у растений. Его система тоже была искусственной, но выгодно отличалась от системы Рея, Турнефора и их предшественников. Линней строил свою систему, основываясь на особенностях органов спороношения, числа, размеров и расположении тычинок и пестиков. Эти признаки были более существенными, чем околоцветник (система Турнефора, которого Линней называл "короллистом") и более наглядными и удобными для определения, чем плоды (система Чезальпино - фруктиста (fructus - плод) и, отчасти, Рея). Линней отбросил древнее деление растений на деревья,

кустарники и травы. Он поделил растительный мир на 24 класса, в последний поместил все споровые растения.

#### Схема системы К. Линнея

- 1-класс: Однотычинковые (*Monandria*)
- 2-класс: Двухтычинковые (*Diandria*)
- 3-класс: Трёхтычинковые (*Triandria*)
- 4-класс: Четырёхтычинковые (*Tetrandria*)
- 5-класс: Пятитычинковые (*Pentandria*)
- 6-класс: Шеститычинковые (*Hexandria*)
- 7-класс: Семитычинковые (*Heptandria*)
- 8-класс: Восьмитычинковые (*Octandria*)
- 9-класс: Девятитычинковые (*Enneandria*)
- 10-класс: Десятитычинковые (*Decandria*)
- 11-класс: Двенадцатитычинковые (*Dodecandria*)
- 12-класс: Двадцатитычинковые (*Isocandria*)
- 13-класс: Многотычинковые (*Polyandria*)
- 14-класс: Двусильные (*Didymania*)
- 15-класс: Четырёхсильные (*Tetradymania*)
- 16-класс: Однобратственные (*Monadelphia*)
- 17-класс: Двубратственные (*Diadelphia*)
- 18-класс: Многобратственные (*Polyadelphia*)
- 19-класс: Сростнопыльниковые (*Syngenesia*)
- 20-класс: Сростнопыльникопестичные (*Gynandria*)
- 21-класс: Однодомные (*Monoecia*)
- 22-класс: Двудомные (*Dioecia*)
- 23-класс: Многобрачные (*Polygamia*)
- 24-класс: Тайнобрачные (*Cryptogamia*)

Огромной заслугой К.Линнея было создание терминологии. Он ввёл в ботанику до 1000 терминов, разработал бинарную номенклатуру, обозначив двумя словами родовую и видовую принадлежность растений.

Реформы в ботанике, проведённые Линнеем, позволили навести порядок в систематике, установив единство принципов при описании растений. Система Линнея вошла во всеобщее употребление, в России применялась до 30-х годов XIX века. Однако уже сам Линней понимал, что искусственная система имеет чисто служебное и временное значение для классификации растений, она предназначена только для диагноза, то есть основана на принципах удобства пользования.

Естественные системы основаны на принципах сходства по многим признакам. Построение первой естественной системы растительного мира - заслуга французского ботаника А.-Л. Жюссье (Jussieu). Он расположил громадное количество известных к тому времени растений (около 20000) в 100

семейств и 15 классов (1789 год). В основу своей системы Жюссье положил не отдельные признаки, а многие - строение околоцветника, расположение его частей, строение и расположение пестика и тычинок, строение плодов и семян и др. Классы системы Жюссье были искусственными и не удержались в дальнейшем, но естественные семейства были намечены удачно.

#### Схема системы А. Жюссье

##### I. *Acotyledones* (растения без семядолей)

Один класс: водоросли, грибы, печёночники, мхи, папоротники

##### II. *Monocotyledones* (растения с одной семядолей)

1. Класс *Monohypogynae* - верхняя завязь

2. Класс *Monoperigynae* - средняя завязь

3. Класс *Monoeperigynae* - нижняя завязь

##### III. *Dicotyledones* (растения с двумя семядолями)

###### A. *Monoclinae* (нераздельнополые)

###### а) *Apetalae* (безлепестные)

1. Класс *Epistaminea* - тычинки над пестиком

2. Класс *Peristaminea* - тычинки около пестика

3. Класс *Hipostaminea* - тычинки под пестиком

###### б) *Monopetalae* (спайнолепестные)

1. Класс *Hypocoroleae* - венчик под пестиком

2. Класс *Pericopolleae* - венчик около пестика

3. Класс *Epicorolleae Synantherae* - венчик над пестиком, тычинки сросшиеся

4. Класс *Epicorolleae Chorisantherae* - венчик над пестиком, тычинки не

сросшиеся

###### с) *Polypetalae* (раздельно-, или многолепестные)

1. Класс *Epipetalae* - лепестки над пестиком

2. Класс *Hypopetalae* - лепестки под пестиком

3. Класс *Peripetalae* - лепестки около пестика

###### B. *Diclinae* (раздельнополые, без венчика)

Один класс: сборная группа - хвойные, серёжкоцветные, крапивоцветные и др.

В 1813 году была опубликована система швейцарского ботаника О. Декандоля (de Candolle). При построении своей системы он основывался не только на морфологии, но и на анатомических признаках. Он делил растительный мир на две группы - сосудистые, или семядольные и бессосудистые, или безсемядольные, и по этим группам распределял семейства. Причём папоротники, хвощи и плауны у него находились в классе однодольных по типу расположения спорангиев. К началу XIX века число видов растений, изученных ботаниками, от 10000 во времена К. Линнея, возросло до 75000. Декандоль решил

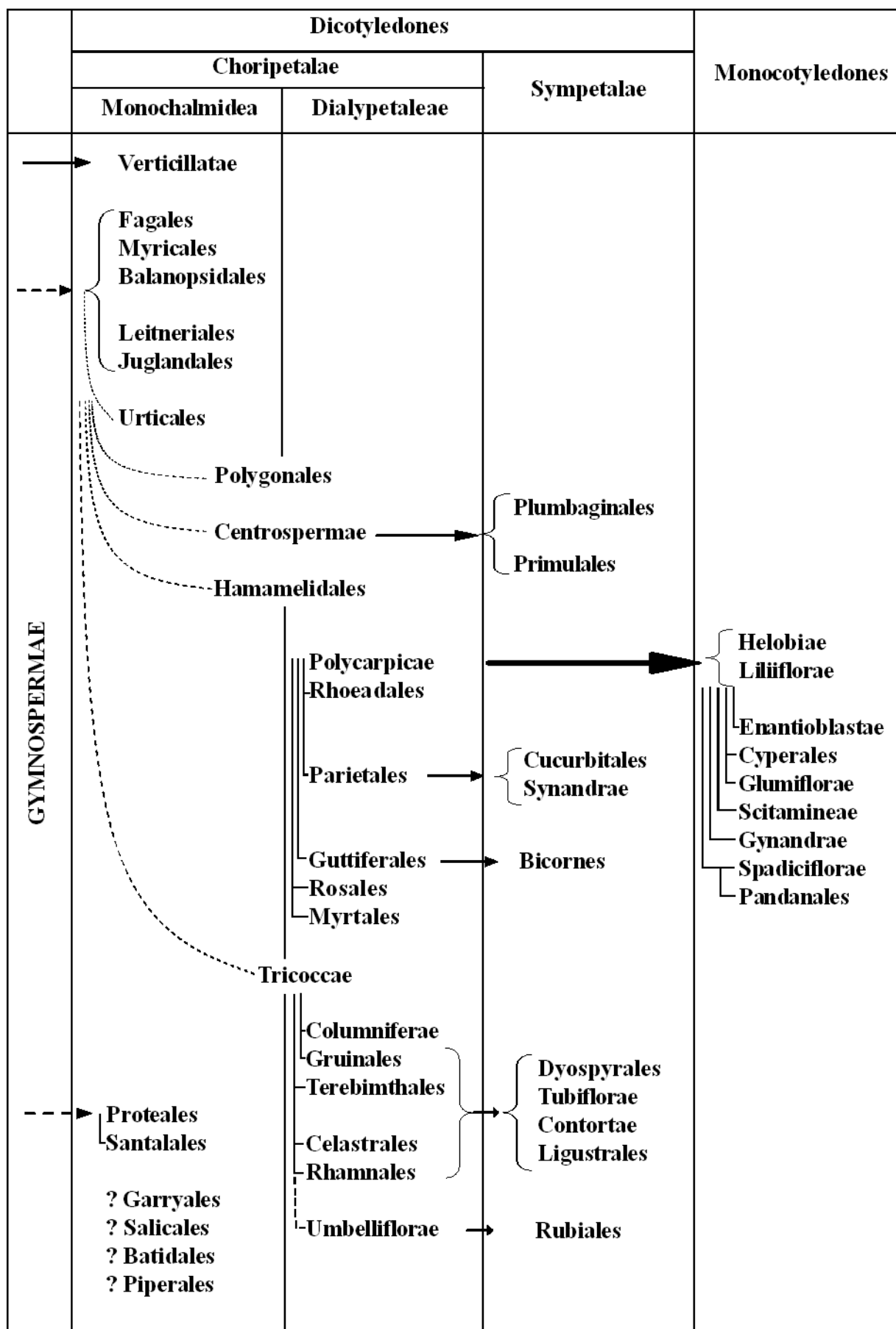


Рис.1. Схема системы Р.Веттштейна

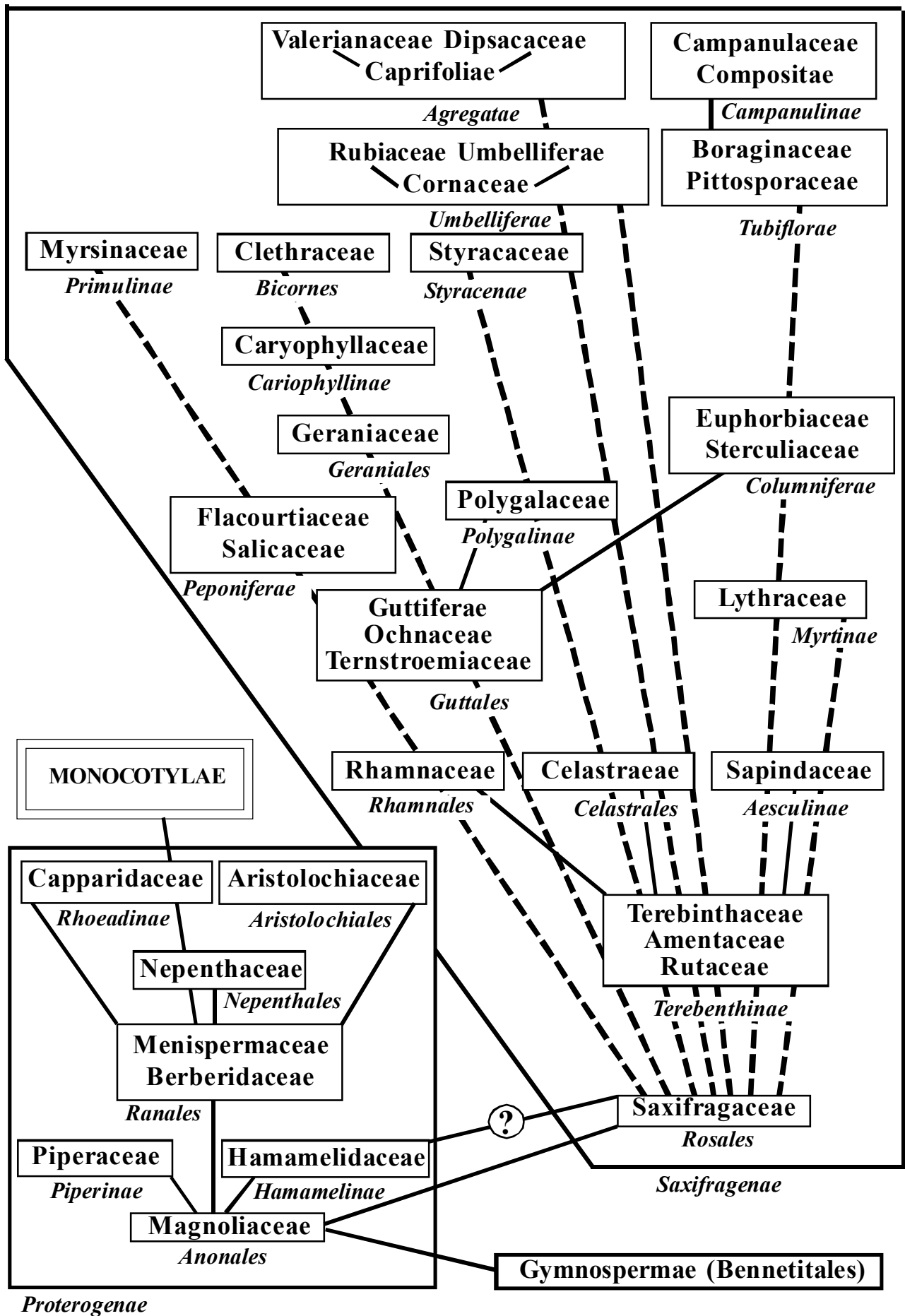


Рис.2. Схема системы Г. Галлира



# DICOTYLEDONEAE

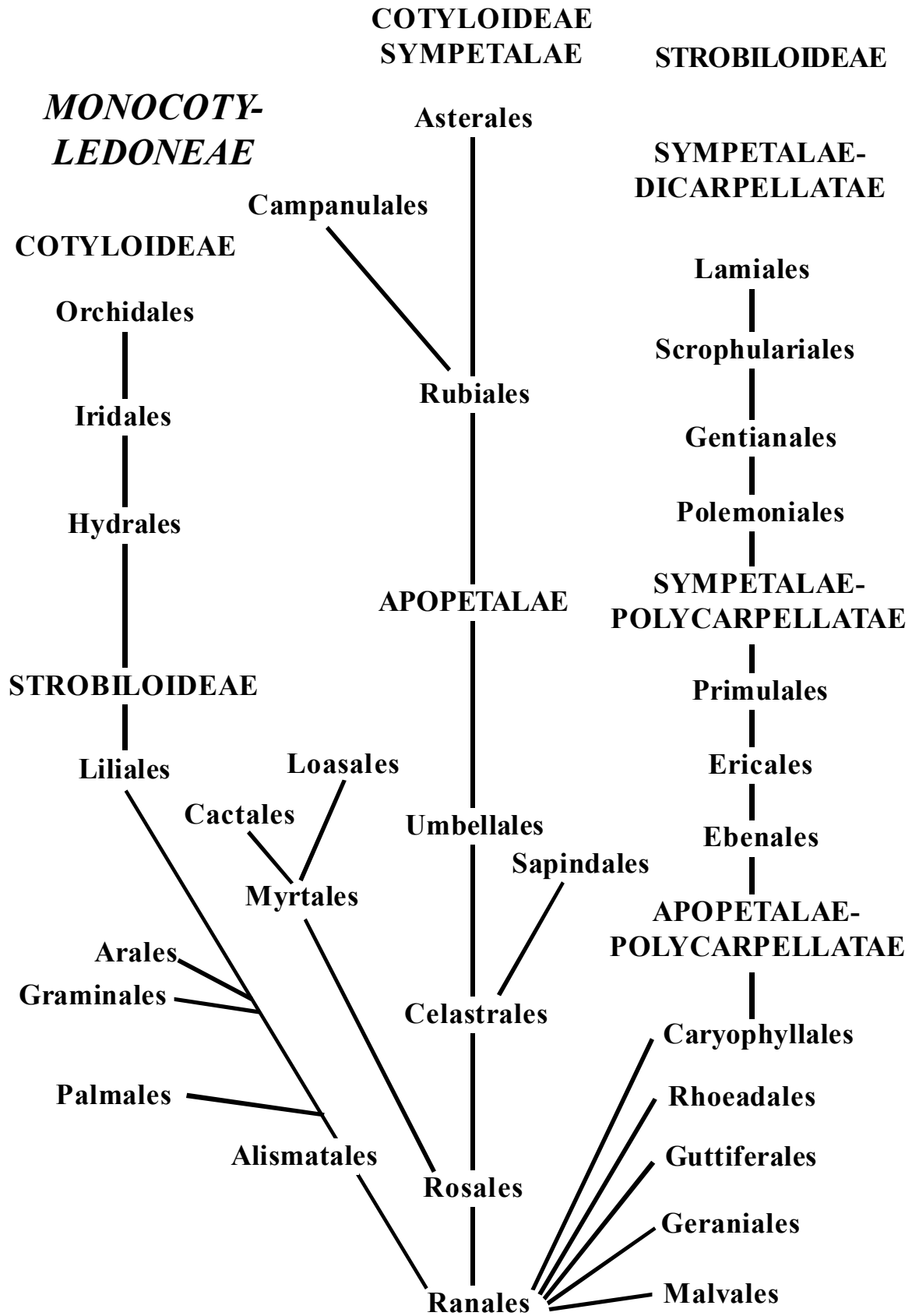


Рис.3. Схема системы Ч. Бесси

заново критически изучить весь огромный материал, описать все виды и расположить их по своей системе. Эта колоссальная работа, начатая в 1818 году, была продолжена его сыном Альфонсом и внуком Казимиром. Монументальный многотомный труд Декандолей "Введение в естественную систему растительного мира" выходил в свет на протяжении многих десятилетий (1818-1874). Сочинение это составило эпоху в ботанике. По системе Декандоля составлялись крупнейшие флористические труды на протяжении почти всего века.

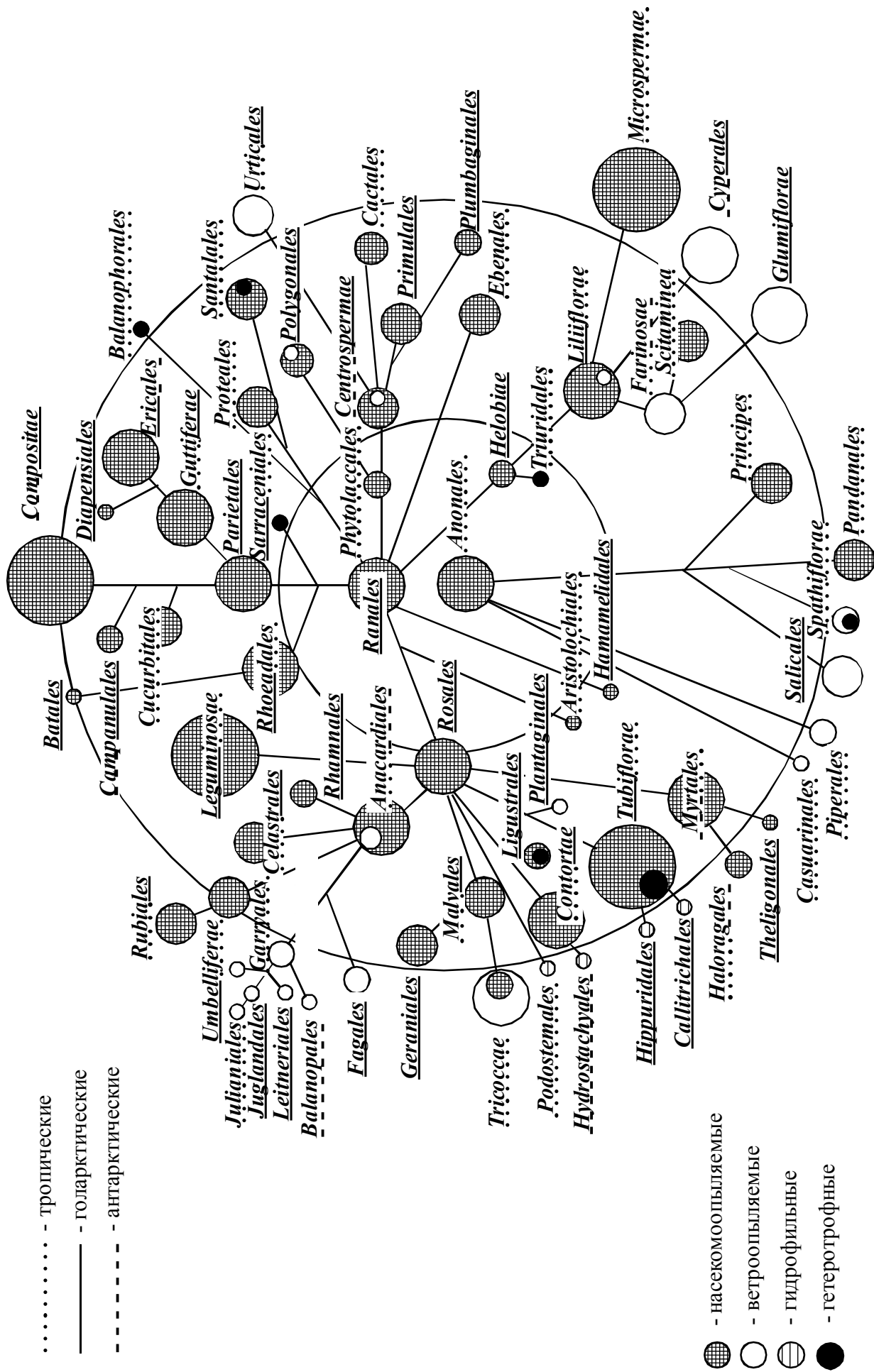
Филогенетические системы основаны на принципах родства, их создание началось под влиянием эволюционных идей Ч. Дарвина. Одной из самых известных первых филогенетических систем является система А.Энглера (1886). Она представляла собой "филогенизированную" естественную систему предшественников. В ней покрытосеменные в ранге подотдела отнесены наряду с голосеменными к отделу *Embryophyta siphonogama*, однодольные предшествуют двудольным; двудольные разделены на подклассы *Archaechlamideae* (Первичнопокровные) и *Metachlamideae* (Вторичнопокровные, т.е. спайнолепестные). В начале системы первичнопокровных располагаются *Monochlamideae* (Однопокровные).

Система А. Энглера получила широкое распространение и используется до сих пор. По этой системе расположены многие гербарии и по ней строятся определители высших растений. К ней близка система австрийского ботаника Р. Ветштейна (1901), разработавшего оригинальную псевдантовую теорию происхождения цветка от репродуктивных органов эфедроподобных предков и положившего её в основу своей системы. В основании этой системы помещены Однопокровные, которые являются примитивными, давшими начало Многоплодниковым и другим более совершенным порядкам. Однодольные считаются специализированной группой и выводятся из Многоплодниковых (рис. 1). Следует отметить, что в его системе отдельно стоят *Verticillatae* (Казуариновидные), порядки *Proteales* и *Santalales*. Не нашли места в системе такие порядки, как *Garryales*, *Salicales*, *Batidales* и *Piperales*.

Параллельно с системами, в основе которых стоят Однопокровные, возникли системы, где в качестве предков покрытосеменных растений рассматриваются Беннетитовидные с обоеполыми стробилами, из которых выводятся Многоплодниковые, из них - все остальные группы порядков. В этих системах Однопокровные не примитивные, а производные от более примитивных растений. Однодольные выводятся из Многоплодниковых через *Helobiae* (*Alismatidae*). Одной из таких систем была система Г. Галлира (1893), многократно переделывавшаяся, явившаяся основой для многих более поздних филогенетических построений (рис. 2).

На этой же основе построена и система американского учёного Ч. Бесси (1915). Покрытосеменные рассматриваются как монофилетическая группа, в основе которой лежит порядок *Ranales*, соответствующий Многоплодниковым, а от него несколькими стволами отходят остальные порядки, однодольные связаны с двудольными через порядок *Alismatales* (рис. 3).





..... - тропические  
 ———— - голарктические  
 - - - - - - - антарктические

● - насекомоопыляемые  
 ○ - ветроопыляемые  
 ◐ - гидрофильные  
 ● - гетеротрофные

Рис. 5. Схема системы А.А. Гроссгейма

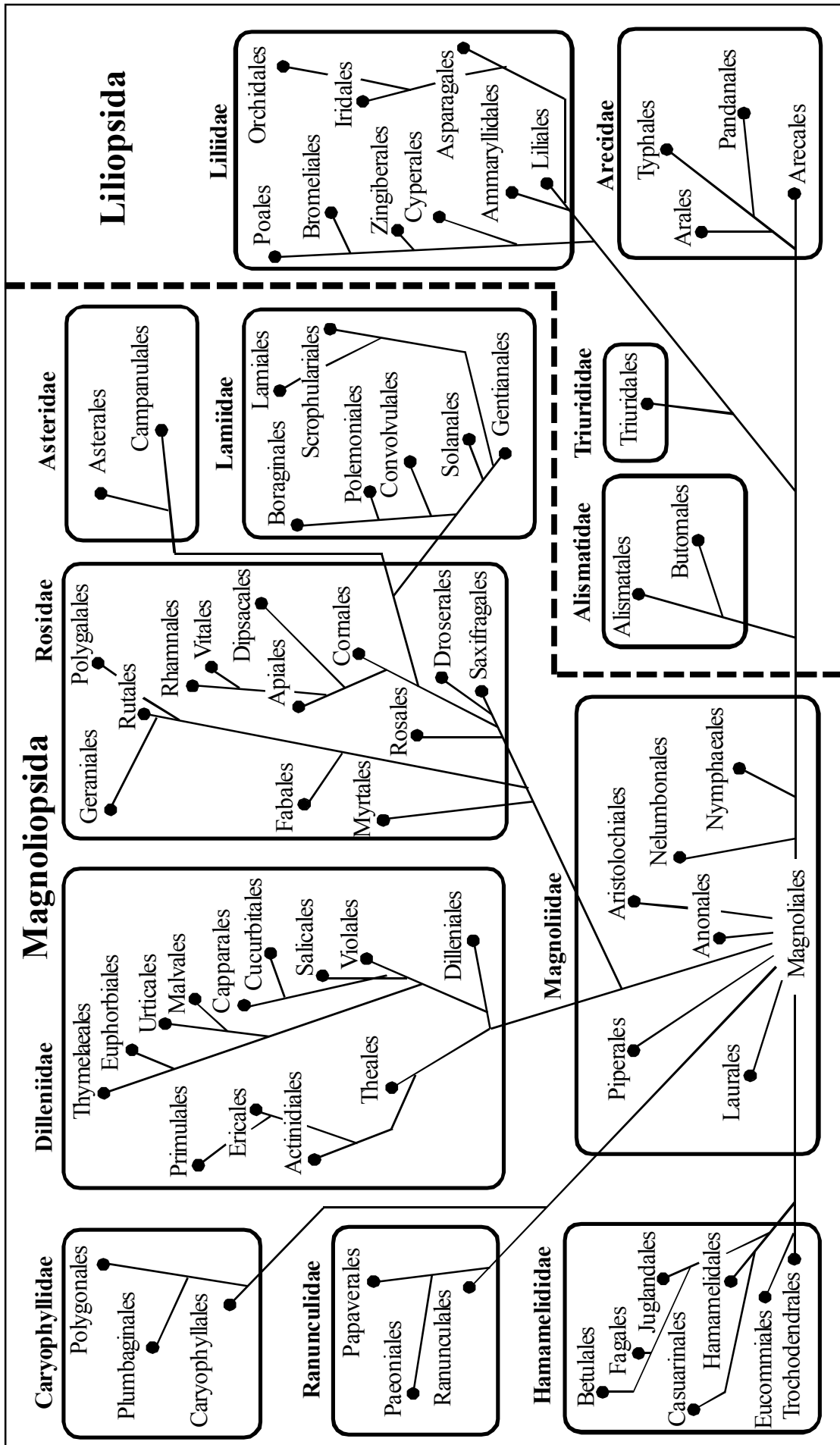


Рис.6. Схема системы А.Л. Тахтаджяна

Идея первичности Многоплодниковых нашла отражение в работе английских палеоботаников Е. Арбера и Дж. Паркина, создавших стробилиярную (эуантовую) теорию происхождения цветка (1907), получившую широкое распространение и ставшую основой для возникновения многочисленных вариантов филогенетических систем, признающих монофилетическое происхождение покрытосеменных и безусловную примитивность этой группы растений.

Большую известность получила также система английского ботаника Дж. Хатчинсона (1926), существенным отличием которой было, помимо строения цветка, применение признака деревянистости и травянистости. По его мнению, древнейшие покрытосеменные (а именно, Многоплодниковые) дифференцировались на "деревянистую" линию эволюции (*Magnoliales*) и "травянистую" (*Ranales*), от последних произошли травянистые двудольные и однодольные (рис. 4). Однако представление о том, что эволюция деревянистых и травянистых форм двудольных шла независимо, привело к тому, что многие естественные таксоны оказались разъединёнными, а сами группы "Lignosae" (деревянистые) и "Herbaceae" (травянистые) - искусственными.

В нашей стране в первой половине XX века также были созданы многочисленные системы аналогичного характера (Х.Я. Гоби, 1916; Б.М. Козо-Полянский, 1922; Н.А. Буш, 1940; А.А. Гроссгейм, 1945). Система А.А. Гроссгейма изображена как горизонтальный срез филогенетического древа с выделением трёх эволюционных уровней развития (рис. 5).

Современными системами, широко используемыми в ботанической литературе, являются многовариантные системы А.Л. Тахтаджяна (1942, 1954, 1959, 1966, 1997), А. Кронквиста (1957, 1968), Р. Торна (1968, 1976) и др. Система А.Л. Тахтаджяна постоянно уточнялась и дорабатывалась, но её основная идея оставалась неизменной - монофилетическое происхождение покрытосеменных и примитивность Многоплодниковых, из которых выводятся все остальные таксоны. Она построена по типу филогенетического древа, в котором таксоны соединены линиями, означающими родственные связи (рис. 6).

В противовес монофилетическим системам появились полифилетические, предполагающие независимое происхождение отдельных групп покрытосеменных растений от разных голосеменных предков. В начале XX века разработана полифилетическая система Н.И. Кузнецова (1914). В этой системе большинство покрытосеменных имеют родственные отношения с Беннетитовидными, но некоторые таксоны, имеющие спорное положение в монофилетических системах, выделены в отдельные группы с независимым происхождением от неизвестных голосеменных предков. Это *Casuarinales* (*Verticillatae*), *Proteales-Santalales*, *Piperales*, *Salicales* и достаточно обширная группа Однопокровных (*Hamamelidanae*), давшая начало Центросеменным (*Caryophyllanae*). Таксоны располагаются на трёх эволюционных уровнях, отражающих степень эволюционной продвинутости (рис. 7). Одной из последних систем такого типа является система французского ботаника А. Амберже (1960).

Следует отметить, что построение филогенетических систем большей частью

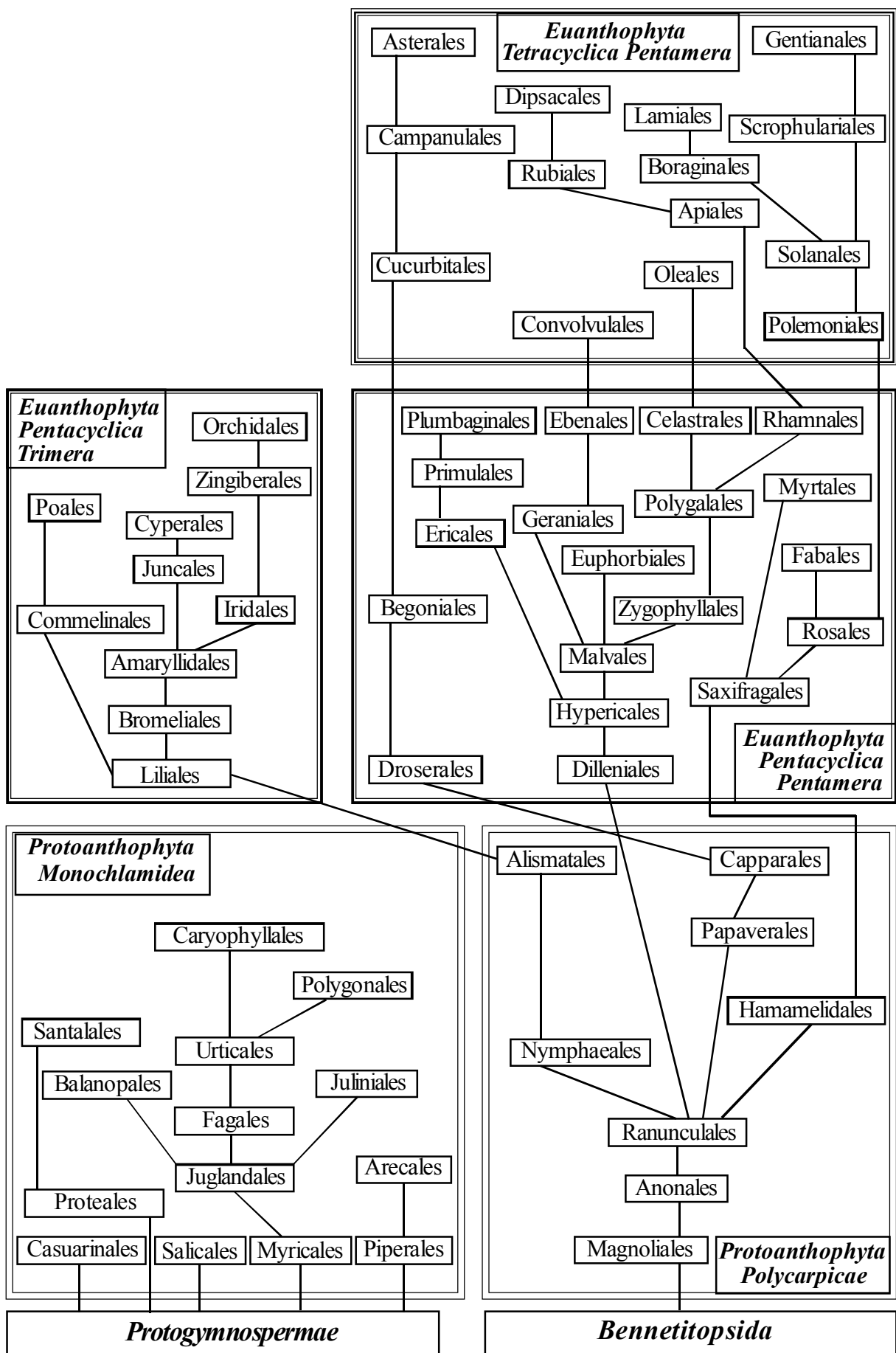


Рис.7. Схема системы Н.Н. Кузнецова

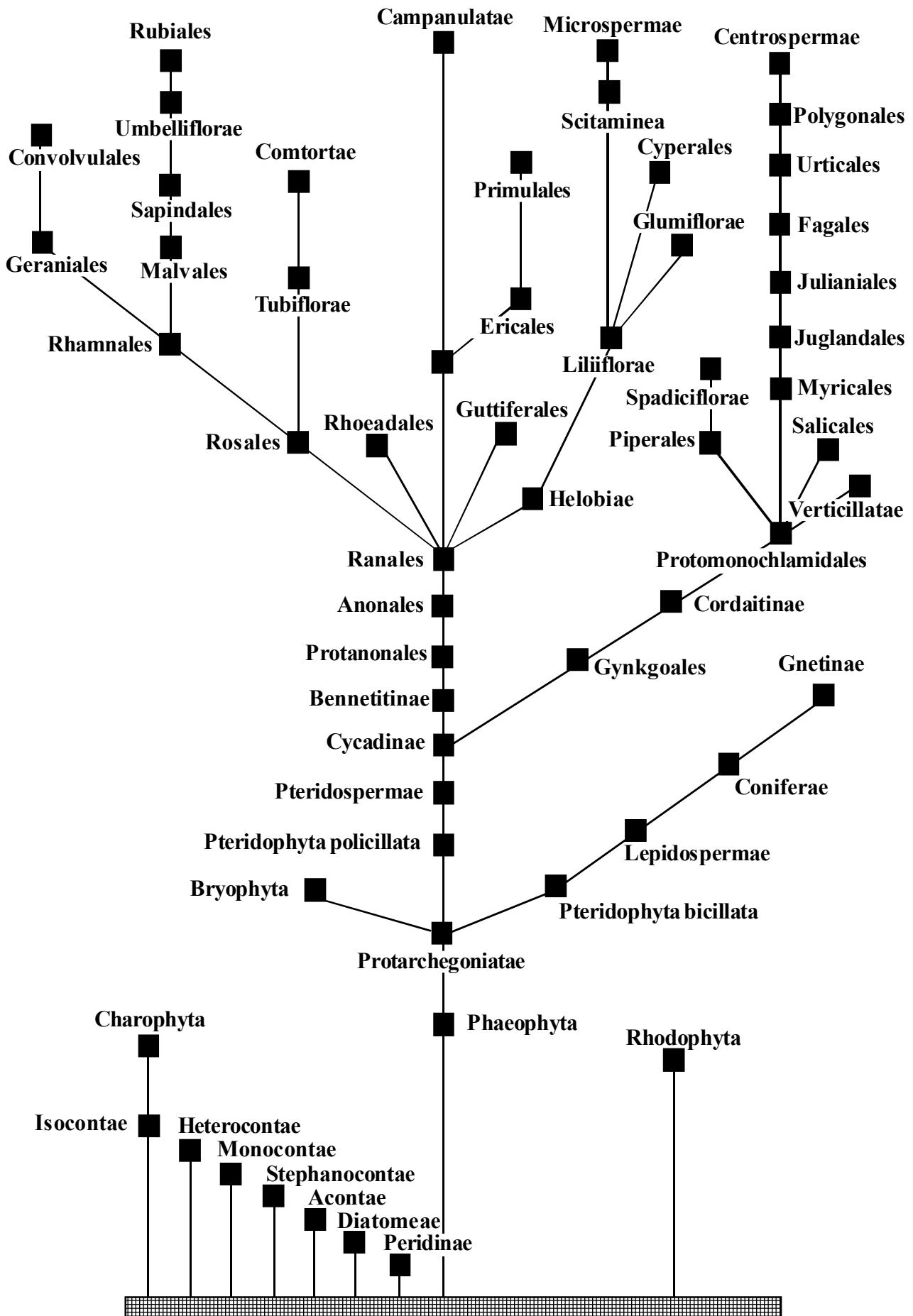


Рис.8. Схема системы Н.А. Буша



касалось высших растений с большим перевесом в сторону создания систем цветковых растений. В построении же общей системы растений дискуссионным считался вопрос о предках высших растений. На их роль выдвигались разные отделы водорослей. Так, например, Н.А. Буш (1924) предками высших растений считал Бурые водоросли (*Phaeophyta*), которые дали начала первичным архегониальным растениям (*Protarchegoniatae*). От первичных архегониат берут начало три эволюционные линии (рис. 8): Мохообразные (*Bryophyta*); Плаунообразные (*Pteridophyta bicillata*, т.е. группа растений с двужгутиковыми сперматозоидами), дальнейшая эволюция которых привела к появлению Семенных плаунов (*Lepidospermae*), Хвойных (*Coniferae*) и Гнетовых (*Gnetinae*); Папоротникообразные и Хвощеобразные (*Pteridophyta polycillatae*, т.е. растения с многожгутиковыми сперматозоидами), давшие начало Семенным папоротникам (*Pteridospermae*), и Саговникам (*Cycadinae*), от которых произошли Покрытосеменные. Происхождение Однопокровных Н.А. Буш связывает с Гинкговыми (*Ginkgoanae*) и Кордаитовыми (*Cordaitinae*), через гипотетическую группу Первичнооднопокровных (*Protomonochlamydae*). Все остальные покрытосеменные выводятся из Беннетитовых (*Bennetitinae*).

В большинстве систем происхождение высших растений связывается с Зелёными водорослями (*Chlorophyta*). Все высшие растения в своих клетках имеют весь набор пигментов, свойственный Зеленым водорослям, и характеризуются одинаковым с ними химизмом фотосинтеза и общим обменом веществ. Кроме того, строение хлоропластов высших растений и хроматофоров Зелёных водорослей имеет общие черты, в них развиты тилакоиды с системой гран.

К низшим растениям долгое время относили грибы, лишайники, миксомицеты, водоросли, бактерии, вирусы. Постепенно круг низших растений сузился и были выделены собственно растения – автотрофные организмы. Систематика низших растений затруднена из-за бедности морфологических признаков. Среди них наблюдается параллелизм морфологической эволюции, когда виды с одними и теми же морфологическими признаками (одноклеточный, нитчатый, пластинчатый талломы) встречаются среди разных классов и даже разных отделов водорослей. Кроме того, низшие и высшие растения имеют разные типы эволюционных процессов.

Эволюция высших растений имеет дивергентный характер, т.е. один таксон может стать предком нескольких производных таксонов, но каждый вид имеет только одного предка, он монофилетичен. Поэтому эволюция носит постепенный и длительный характер, её направление можно изобразить в виде эволюционных деревьев, построенных по принципу кладогенеза – увеличении числа ветвей в группе, вызванное явлениями ароморфоза и идеоадаптации.

Значительно реже в эволюции высших растений наблюдается объединении двух геномов близкородственных видов. Такой тип эволюции носит название симгенеза (виды L и M, P и Q на рисунке 9,3). Однако такое объединение геномов между дальнородственными видами, такими, как F и O, невозможно или крайне

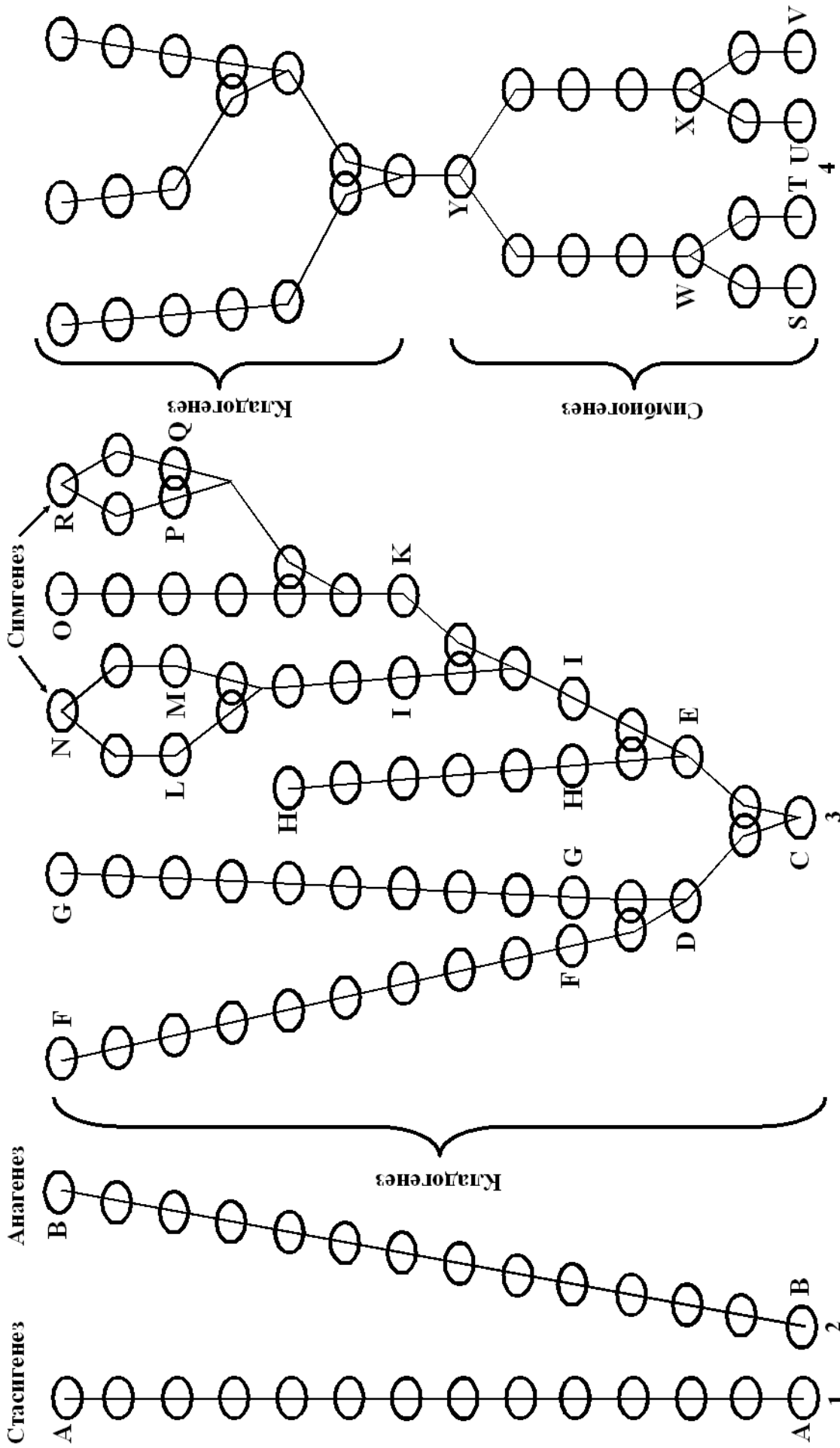


Рис. 9. Основные формы видообразования. 1 - стагигенез (стабильность вида, отсутствие видообразования); 2 - анагенез (прогрессивное развитие, не связанное с разделением на боковые ветви); 3 - кладогенез (дивергенция исходного вида на два вследствие расхождения популяций); 4 - симбиогенез (видообразование вследствие объединения геномов или их частей у двух или более таксономически отдалённых организмов)

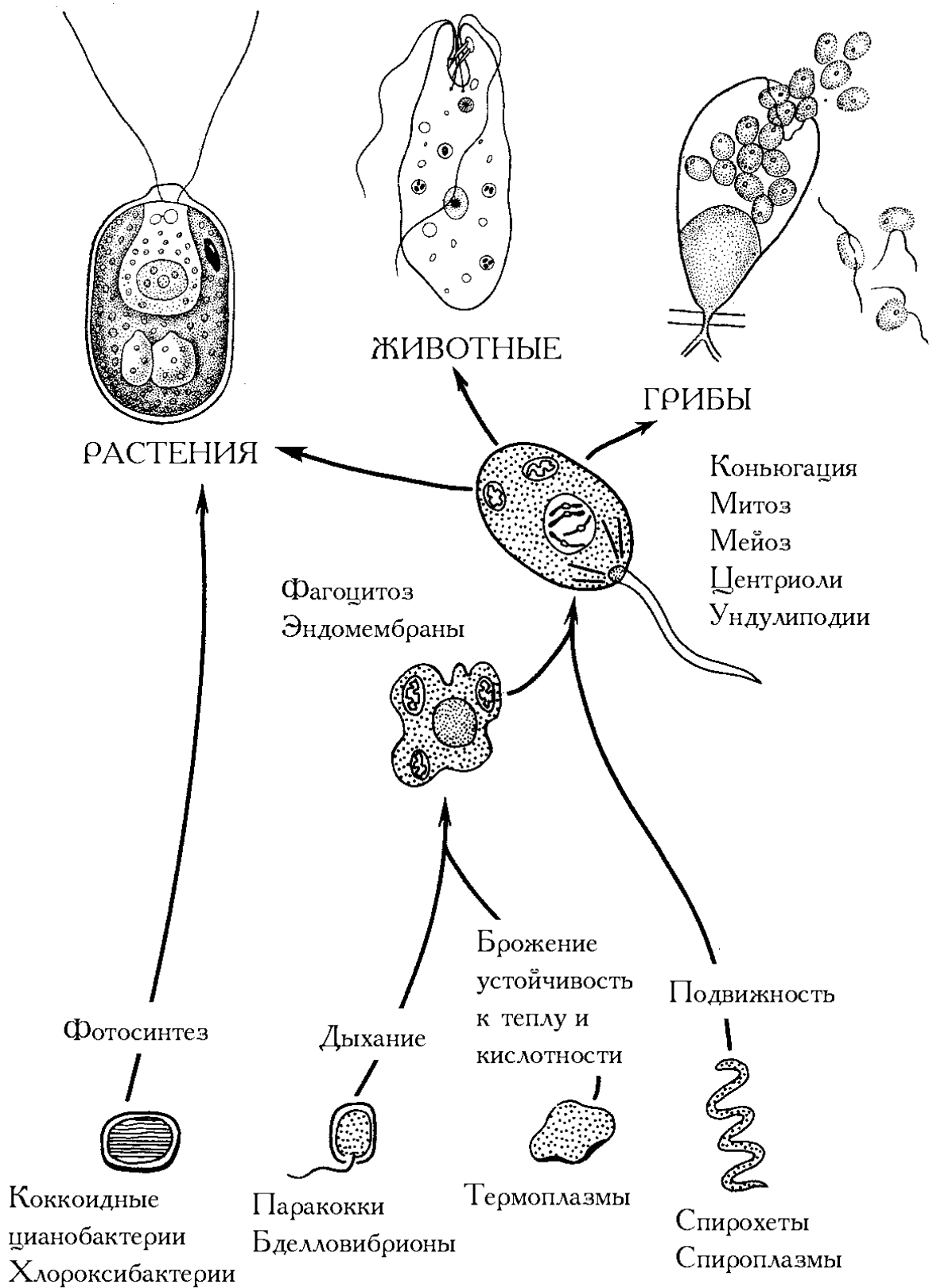


Рис. 10. Схема происхождения эукариотической клетки путем симбиогенеза.

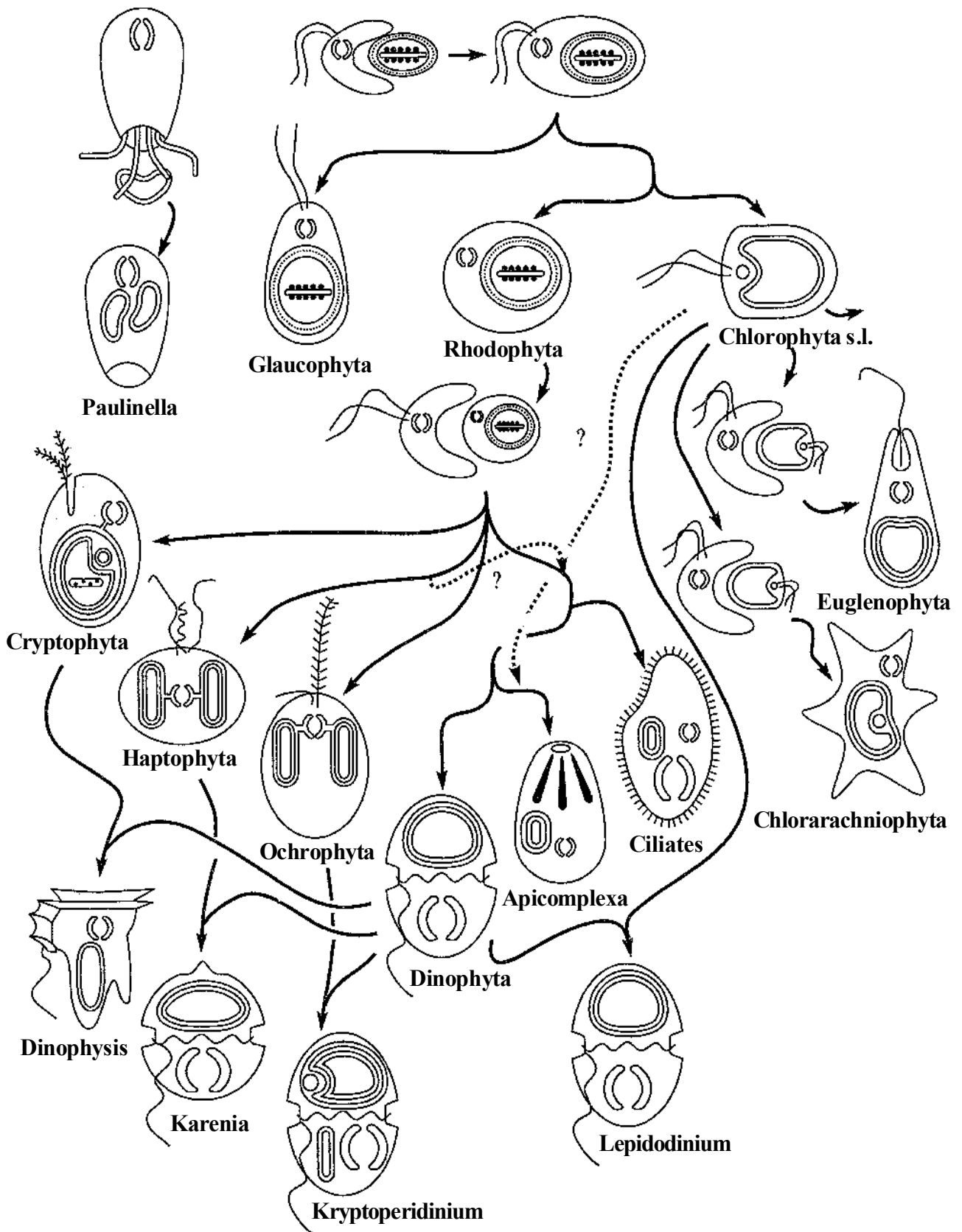


Рис. 11. Эндосимбиоз (симбиогенез) в эволюции пластид. Прерывистыми линиями показаны другие возможные пути происхождения пластид

затруднено.

Для низших растений основной эволюции является симбиогенез, обусловленный объединением геномов филогенетически отдалённых видов, (рис. 9,4) и предком одного вида могут стать два далеко не родственных вида. Это вытекает из достаточно убедительного доказательства симбиотического происхождения эукариотической клетки, изложенного в основных положениях теории симбиогенеза (Л. Маргелис, 1983). Согласно теории клеточного симбиоза, эукариотическая клетка представляет собой сложную структуру, состоящую из клеток нескольких типов, которые живут в симбиотических отношениях друг с другом в пределах общей клеточной мембраны.

В основе симбиотической теории происхождения и эволюции клеток лежит фундаментальное разграничение в живой природе - между прокариотами и эукариотами, т. е. между бактериями и сине-зелеными водорослями с одной стороны и организмами, состоящими из клеток с истинными ядрами - животными, грибами и растениями - с другой.

Предполагается, что некоторые органоиды - митохондрии, фотосинтезирующие пластиды и двигательные структуры (ундулиподии) произошли от свободноживущих бактерий, которые в результате симбиоза были в определенной последовательности включены в состав клеток прокариот-хозяев (рис. 10).

В ходе эволюции возникали многократные эндосимбиозы уже между эукариотическими клетками, давшим начало многим независимым эволюционным линиям. Например, фотосинтезирующие эукариотические клетки были поглощены эндоцитозом гетеротрофными клетками и превратились в них в пластиды, покрытые тремя мембранами - две мембраны хроматофора плюс эндоцитозная мембрана клетки-хозяина (рис. 11). В некоторых таких хроматофорах сохранились редуцированные ядра - нуклеоморфы.

Таким образом, симбиогенез у низших эукариот происходит не в боковых ветвях, как у высших, а в основании стволов эволюционных деревьев. Он объединяет геномы не близкородственных, слабо дивергировавших видов, а представителей разных отделов и царств и даёт начало не новым видам, а новым эволюционным линиям, развивающимся далее путём кладогенеза.

В литературе по систематике высших растений фактически нет единого, всеми принятого подразделения этой группы на отделы и классы. Часто можно встретить деление высших растений на Мохообразные, Папоротникообразные, Голосеменные и Покрытосеменные. Известный систематик Б.М. Козо-Полянский (1965), выдвинувший немало оригинальных идей в области филогении растений, также придерживался этой классификации на отделы, не смотря на то, что филогенетические группы споровых растений уже давно обоснованы как самостоятельные таксономические единицы в ранге отделов - Плаунообразные

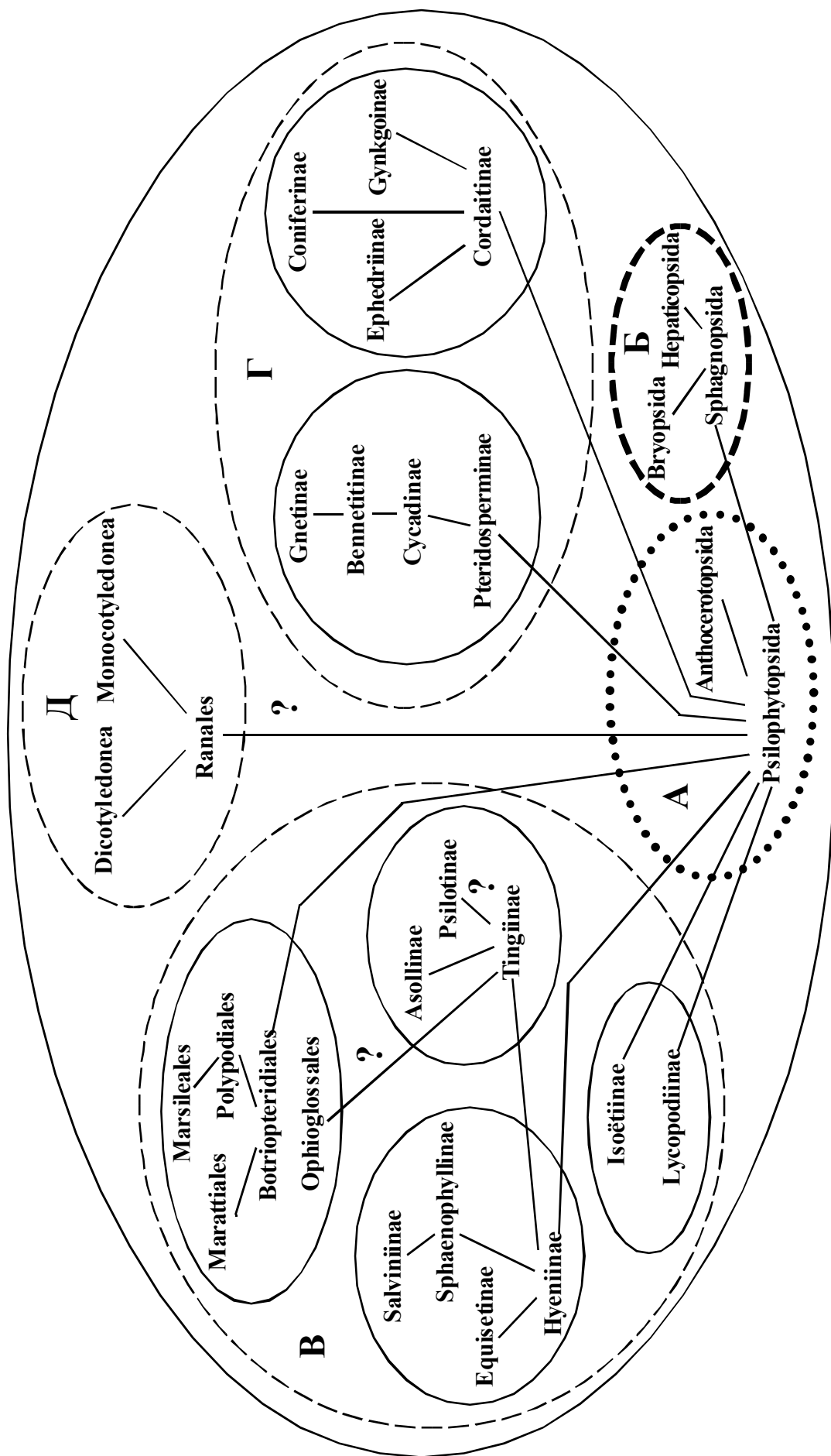


Рис 12. Филогенетические связи высших растений по Б.М. Козо-Полянскому: А - Риниофиты; Б - Моховидные; В - Папоротниковидные; Г - Голосеменные; Д - Покрытосеменные

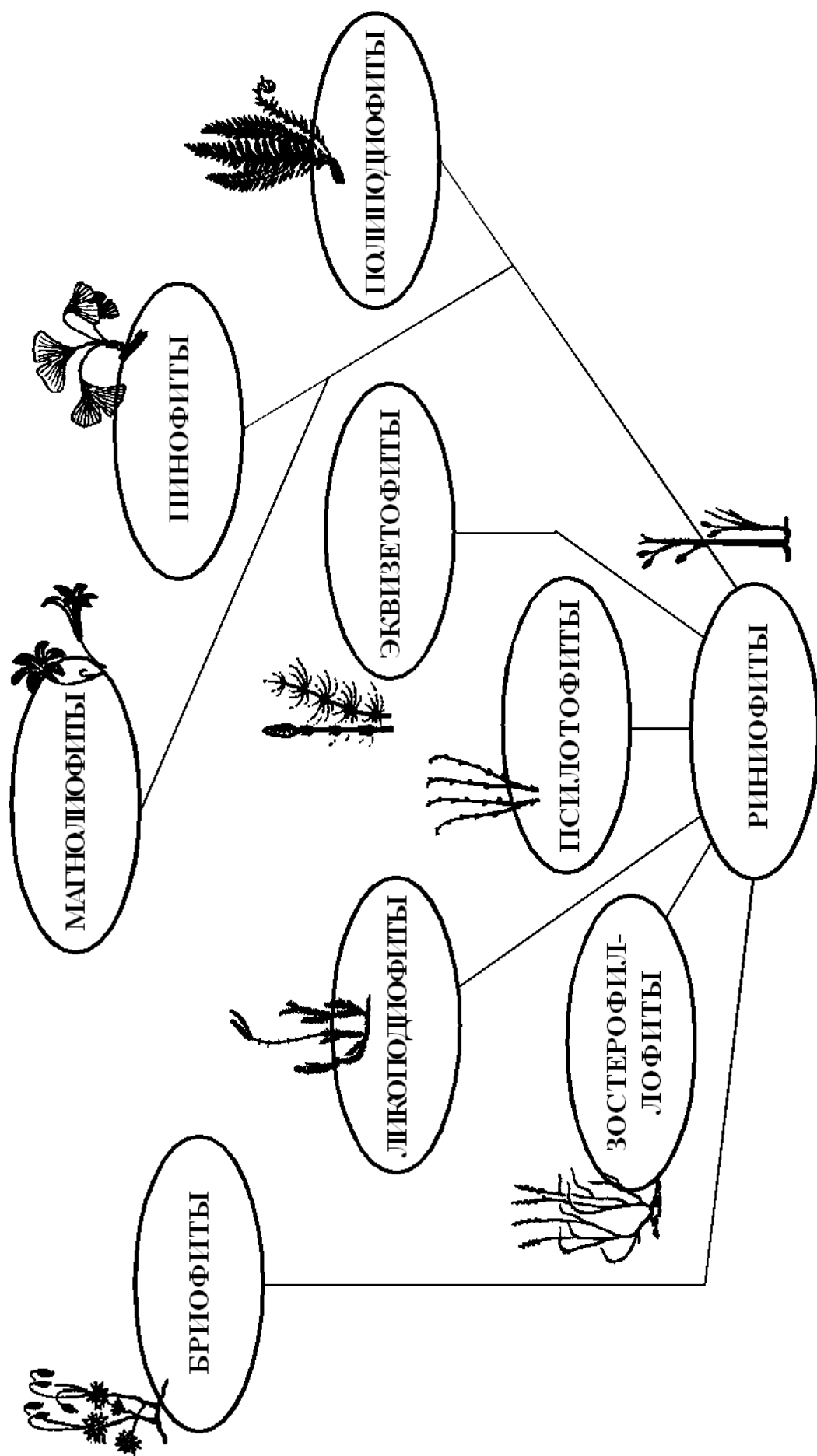
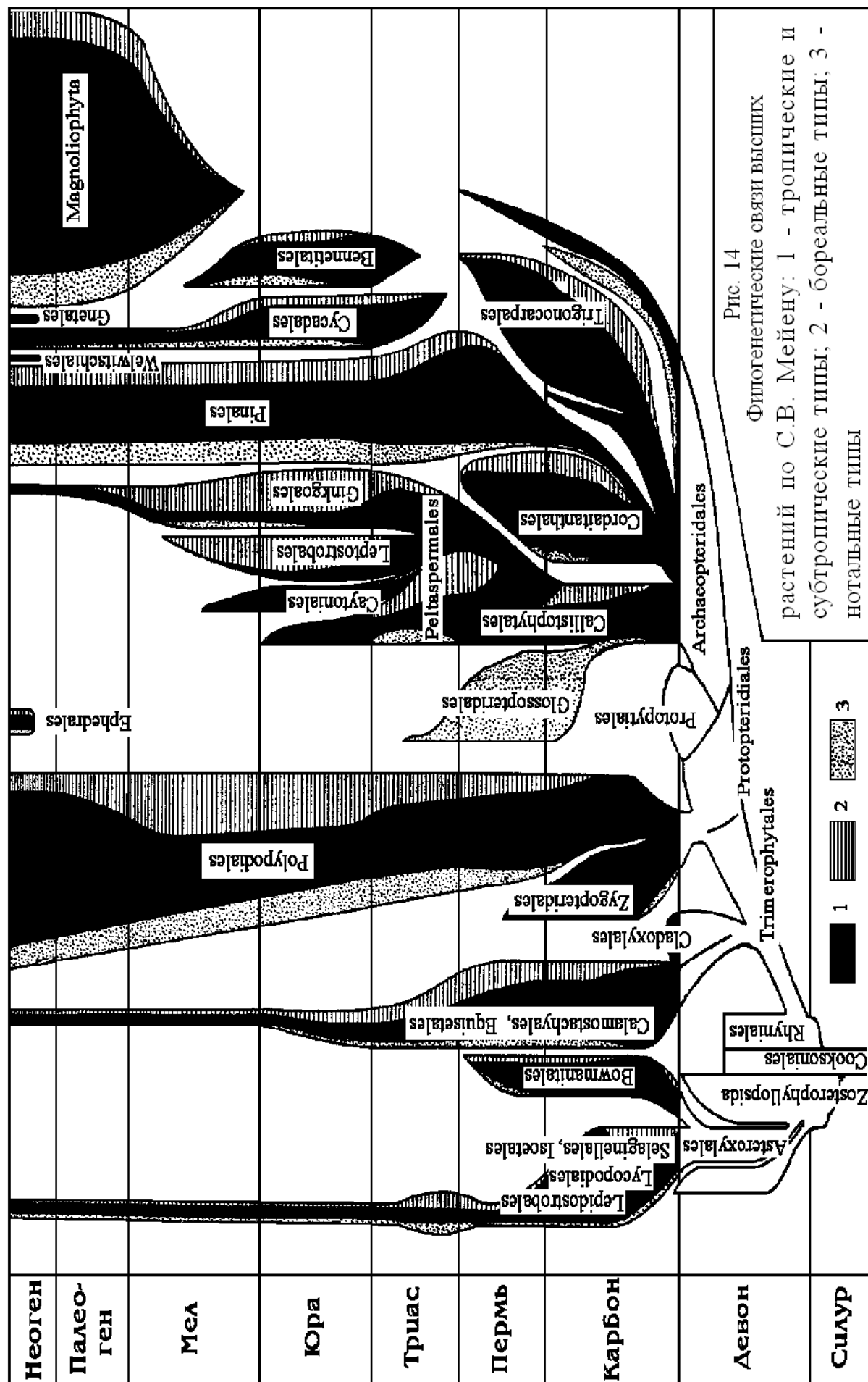


Рис. 13. Филогенетические связи высших растений (Жизнь растений, 1978).





(*Lycopodiophyta*), Хвощеобразные (*Equisetophyta*) и Папоротникообразные (*Polypodiophyta*). Но в этой системе обращают на себя внимание положение двух таксонов (рис. 12): Антоцеротовидные (*Anthocerotopsida*) берут начало непосредственно от Риниофитов (*Rhyniophyta*, устаревшее название - *Psilophytopsida*) и не являются Мохообразными, как их считает современная систематика; Сальвиниевые (*Salvinianae*), относимые к папоротникам, он поставил в класс Хвоцевидные (*Equisetopsida*, устаревшее название - *Sphaenopsida*) по признакам членистости стебля, мутовчатому расположению листьев и отсутствию улиткообразного почкосложения. В качестве сомнительного положения в системе отмечены такие таксоны, как Ужовниковые (*Ophioglossales*) и Псилотовые (*Psilotinae*). Вопрос о происхождении покрытосеменных также остаётся открытым.

В современной систематике (Жизнь растений, 1978) высшим растениям придаётся ранг подцарства (*Embryobionta*), включающего 9 отделов: Риниофиты (*Rhyniophyta*), Зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*), Мохообразные, или Бриофиты (*Bryophyta*), Плаунообразные, или Ликоподиофиты (*Lycopodiophyta*), Псилотофиты (*Psilotophyta*), Хвощеобразные, или Эквизетофиты (*Equisetophyta*), Папоротникообразные, или Полиподиофиты (*Polypodiophyta*), Голосеменные, или Пинофиты (*Pinophyta*) и Покрытосеменные, или Магнолиофиты (*Magnoliophyta*) (рис. 13). В этом подразделении явно завышены ранги отделов Зостерофиллообразных и Псилотообразных. Первые являются родственными Плаунообразным и по основным признакам древнейших плаунов от них ничем не отличаются, кроме скупенного расположения спорангиев в верхней части, что может быть объяснено их образом жизни, когда основная часть тела растения погружена в илистую почву или находится под слоем воды, а спорангии выносятся в воздушную среду. Вторые являются прямыми потомками Риниеобразных с кажущимся боковым положением синангиев, как у Ярравии (*Yarravia*).

Наиболее подробная система филогенетических связей крупных таксонов высших растений с привязкой к геохронологической шкале разработана известным палеоботаником С.В. Мейеном (1984). В этой системе (рис. 14) высшие растения представлены двумя эволюционными линиями. Это “микрофилльная” линия, берущая начало от Зостерофиллофитовых (*Zosterophyllales*), давших начало всем другим Плаунообразным (*Lycopodiophyta*), и “макрофилльная” линия, исходным таксоном которой являются Риниевые (*Rhyniales*), давшие начало Тримерофитовым (*Trimerophytales*), которые в свою очередь разделились на хвощёвую и папоротниковую линии. Наибольшее развитие получила папоротниковая линия, включавшая в себя представителей многочисленных порядков не только разноспоровых, но и голосеменных растений. С неопределённым положением в системе, хотя и близко к папоротниковой линии, остаются такие таксоны, как Саговниковые (*Cycadales*), Беннетитовые (*Bennetitales*), Эфедровые (*Ephedrales*), Гнетовые (*Gnetales*), а также весь отдел покрытосеменных растений (*Magnoliophyta*).

## МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Разделы систематики имеют свои объекты и предметы исследования. Предметом исследования таксономии является сама система растений, объектами исследования являются таксоны как единицы иерархической подчинённости. Предметом исследования филогении является познание процесса реальной эволюции растений, построение филемы растительного царства. Объектами исследования являются виды и расы (дифференциальная, или микросистематика), рода, семейства, порядки, классы и отделы (интегральная, или макросистематика).

Систематика растений, как биологическая наука, руководствуется в своём исследовании двумя основными принципами - историческим и экологическим. Многими систематиками вид понимается как пространственно выраженное явление, определяемое временными рамками. То есть вид - этап эволюции. Такими же этапами эволюции являются любые таксоны рангом выше вида. Познание таксонов в историческом развитии является непременным условием построения любых систем растений. С другой стороны, каждый вид имеет свой ареал и существует в определённых условиях окружающей среды, то есть его эволюция определяется совокупностью внешних воздействий.

Основными методами исследования систематики являются следующие:

### **Метод типологического анализа изучаемых объектов.**

В типологическом анализе таксоны характеризуются определёнными признаками, причём часть признаков являются существенными, составляющими сущность данного таксона. Другая часть признаков для типизации таксона значения не имеет. Например, существенными признаками рода *Rosa* являются: строение листа, особый тип гипантия, формирующий ложный плод цинародий. Несущественными признаками рода *Rosa* являются: форма гипантия, его окраска, расположение чашелистиков при плодах, окраска венчика, степень покрытия шипами стебля, характер шипов, наличие или отсутствие железистых образований, количество листочков листа и др. Каждый из этих несущественных для рода признаков может, в свою очередь, являться существенным для типизации видов этого рода и деления его на секции. С другой стороны, существенными признаками семейства *Rosaceae* будут являться общая организация вегетативных органов, цветка и плода. Также определённый набор существенных признаков характеризует порядок *Rosales*, класс *Magnoliopsida*, отдел *Magnoliophyta*.

### **Метод образного синтеза (синтез образных представлений об объекте).**

Это метод перевода сущности объекта как совокупности каких-то познаваемых отдельно (хотя и типифицированных) признаков, существенных для данного объекта, в образ, где эта сущность - уже обобщение - образ (идея), план организации. При этом создаётся общее впечатление о таксоне (образное представление), его габитуальная оценка. К примеру, создание образного

представления об объекте "Эфедра" предполагает наличие у него родственных отношений с отделом *Equisetophyta*.

### **Метод исторической реконструкции.**

Основан на корреляции морфологических и экологических признаков современных групп родственных растений с палеоботаническими данными и на этой базе построения моделей (облика) предковых или промежуточных форм. Этот метод основан в большинстве случаев на ограниченном материале и не всегда применим к большинству современных таксонов, особенно высоко продвинутых покрытосеменных растений. Тем не менее, палеоботаники по отпечаткам листьев, фрагментам побегов, стоматографическим данным соотносят ископаемые виды с современными семействами, иногда даже родами. Применяя этот метод, можно сделать обобщение, является ли некая общность признаков свидетельством родства. На этом методе основано создание многих эволюционных теорий, таких, как эуантовая (стробилиарная) теория происхождения цветка покрытосеменных растений от ископаемых Беннетитовидных, имевших обоеполый стробил (Н. Арбер и Дж. Паркин, 1907); псевдантовая теория происхождения цветка от раздельнополых оболочкосеменных растений (Р. Веттштейн, 1903); теломная теория происхождения вегетативных и генеративных органов высших растений (В. Циммерман, 1965) и др.

### **Метод морфолого-эколого-географического анализа.**

Применим к реально существующим в природе таксонам - видам. При помощи этого метода проводится анализ ареала вида, выяснение географического распространения внутривидовых морфологических изменений и особенности экологии вида в разных участках ареала. То есть выделяются и анализируются географические расы, и в случае их достаточно полной географической, экологической (включая физиологическую) и морфологической обособленности делается вывод об их принадлежности к новому виду.

### **Метод флорогенетического анализа и синтеза**

На основе палеоботанического и флорогенетического анализа флор крупных регионов земного шара даётся оценка возраста и направления эволюции крупных филумов растений, прежде всего Покрытосеменных, развивавшихся в течение длительного времени. Флористическое районирование, основанное на представлении о генезисе флоры, может служить отправной точкой для оценки возраста расхождения близких видов или групп видов.

Для решения своих задач систематика растений привлекает информацию, полученную частными ботаническими науками. Эта информация классифицируется следующим образом:

#### **1. Сравнительно-морфологическая информация.**

Является основной информацией, дающей представление о строении растений, чертах его сходства и различия с другими растениями. Все системы растений в целом, и особенно высших растений, строились на внешне-морфологических признаках, и не только искусственные и естественные системы,

но и филогенетические. Морфология растений является высоко теоретизированной областью ботанических знаний, особенно эволюционная морфология, дающая представление об эволюции различных вегетативных и генеративных структур растений в определённых линиях развития (макрофильной, микрофильной, афильной), а также представление об адаптивной эволюции на основании анализа приспособительных признаков (различных метаморфозов, афилии, мелколистности, подушкообразной формы роста, опушённости у ксерофитов, редукции проводящей системы у вторичноводных растений и др.) и принадлежности к определённым биоморфам. Роль морфологических признаков неодинакова, есть признаки адаптивные и неадаптивные. Колючка не может служить показателем родства, так же как и семянка с летучкой, подушковидная форма роста, плавающий лист и т.д. Всё это адаптивные признаки, сходный ответ разных видов на воздействие среды. Решающее значение при установлении родства имеют неадаптивные признаки, которые подтверждают вероятность родства.

К началу XX века сложилось представление о так называемых примитивных морфологических признаках, служащих показателем древнего происхождения, и продвинутых, являющихся показателем более высокой организации. Стали создаваться кодексы примитивности и на их основе строиться системы, преимущественно покрытосеменных растений. Часть этих признаков следующая:

- Анемофилия. Ветроопыляемые виды с невзрачным околоцветником или без него примитивны, стоят в системе ниже, чем насекомоопыляемые;
- Цветок со спиральным расположением частей, напоминающий стробил (семейства Магнолиевые, Лютиковые и др.) признак низкой организации и раннего возникновения;
- Неопределённое количество органов в цветке - показатель древности;
- Раздельнолепестный околоцветник и свободные плодолистики завязи - признак примитивного строения. Срастание частей околоцветника и плодолистиков - явление более позднее;
- Верхняя завязь, не сросшаяся с цветоложем - древний признак;
- Правильный околоцветник примитивнее неправильного и т.д.

Все таксоны, обладающие этими примитивными признаками, ставятся в основание системы. И это действительно имеет место, но при одном условии: если покрытосеменные произошли монофилетически от Беннетитовидных. Если же принять точку зрения, что цветок - это адаптивный признак и не является показателем родства, а все цветковые растения - сборная группа, имеющая несколько самостоятельных, независимых линий развития, берущих начало от разных неродственных групп голосеменных растений, то подобный кодекс примитивности применим лишь к одному из филумов цветковых, а для других филумов (например, для так называемых Серёжкоцветных) нужен свой кодекс примитивности, где этим признакам даётся совершенно другая оценка.

Таким образом, сравнительно-морфологическая информация оценивается разными исследователями по-разному. Но она остаётся основой как для

практической, так и для теоретической систематики.

## **2. Анатомическая информация.**

Внутреннее строение тканей и органов стало использоваться для целей систематики по мере развития микроскопической техники. Для выяснения родственных отношений большое значение имеет информация об анатомическом строении корней, стеблей, черешков листьев, древесины, плодов, семян. В установлении родства также используются данные нодальной анатомии, изучающей сосудистые связи - типы вхождения проводящих пучков листа в проводящую систему стебля. В ряде случаев анатомические данные имеют первостепенное значение. Например, в семействе Зонтичных (*Apiaceae*) важными признаками, указывающими на родственные отношения, являются анатомическое строение мерикарпиев, а именно: тип эндосперма, расположение механических тканей и эфирных каналов в околоплоднике. В историческом плане на основе анатомических данных о первичном строении стебля (в том числе и ископаемых растений) создана стелярная теория (Ф. ван Тигем, 1886), отражающая эволюцию проводящих цилиндров в связи с эволюцией таксонов. Так же, как и морфологические данные, анатомические могут служить показателем примитивности или продвинутости таксонов. Например, трахеиды свойственны низшим таксонам семенных растений, сосуды - высшим. Однако этот показатель не абсолютный и имеется ряд исключений. Так у Эфедровых и Гнетовых (голосеменные) - сосуды, а у многих семейств покрытосеменных, причём достаточно продвинутых (Амариллисовые, Рдестовые и др.) - трахеиды.

## **3. Палинологическая информация.**

Поставляет данные о строении спор высших растений, главным образом микроспор голосеменных и покрытосеменных (пыльцы). Каждое пыльцевое зерно характеризуется большим количеством признаков, мало изменчивых в пределах таксона. Для систематики большое значение имеют такие данные, как общая форма споры, форма, число и расположение апертур (борозд, пор), общий характер поверхности, тонкая структура спородермы (в частности, экзины). Признаки строения пыльцы считаются более консервативными, чем признаки макроморфологические, а потому более ценными для филогении. Оболочка спор хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, что позволяет наблюдать ряд изменений в её строении в историческом плане и даже делать выводы о времени и месте возникновения отдельных групп покрытосеменных растений. Так, например, установлено, что наиболее древние покрытосеменные имели пыльцу, близкую к пыльце *Juglans regia* (Орех грецкий) и территориально были приурочены к области древнего южного материка - Гондваны (в настоящее время к атлантическому побережью Африки и Южной Америки). Пыльца типа Магнолиевых появляется позже. Но палинологическая информация во многих случаях не является абсолютной для установления родства, поскольку во многих не родственных группах цветковых растений наблюдаются параллельные ряды развития как формы апертурных типов общего строения пыльцевых зёрен, так и скульптуры экзины. С другой стороны, некоторые семейства имеют разные

типы пыльцы, например, семейство Маковые - все типы. Структура спор мохообразных, хвощей, плаунов и папоротников менее разнообразна, чем пыльца семенных растений, но эти данные также используются в систематике ряда групп (большой частью Папоротниковидных).

#### **4. Сравнительно-эмбриологическая информация.**

Эмбриональные структуры и процессы их развития являются важным источником информации в основном для макросистематики. Эмбриологические исследования проводятся большей частью у семенных растений, особенно покрытосеменных. Эмбриологические признаки весьма многочисленны, помимо количественных и качественных характеристик эмбриональных структур, они включают и процессы их развития: типы тапетума и формы его реорганизации, типы и образование семязачатков, нуцеллуса, зародышевого мешка, типы формирования стенки микроспорангия, типы формирования тетрад микроспор, археспория, типы мегаспорогенеза, типы оплодотворения, слияния гамет, эмбриогенеза, эндоспермогенеза, типы апомиксиса и др. Многие из этих процессов оцениваются с точки зрения примитивности или продвинутости, но уже относительно положения таксона в системе растений, то есть присутствию их у примитивных или продвинутых таксонов. Например, халазогамия (проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок через халазу) считается более примитивной по сравнению с порогамией (проникновение пыльцевой трубки через микропиле), поскольку обнаружена у примитивных таксонов покрытосеменных растений (Казуариновые, Ореховые, Берёзовые и др.).

#### **5. Палеоботаническая информация.**

Является основой для познания вымерших групп растений, единственным прямым источником информации об истории растительного мира, который может быть использован для целей филогении растений. Если бы всё, что когда-то росло, сохранилось, мы бы имели возможность воссоздания полной истории развития растений (и животных). Но, к сожалению, найдена лишь ничтожная часть ископаемых растений, остатки которых сохранились лишь потому, что попали в подходящие условия, то есть палеоботаническая летопись не полна по многочисленным объективным причинам. Многие ископаемые таксоны известны лишь по отдельным органам, фрагментам побегов, отпечаткам листьев, очень редко растения сохраняются целиком. В этом отношении особенно показательны Риниофиты. Например, у *Rhynia major* достаточно хорошо изучены не только внешний вид, но и анатомическое строение стебля, устьичный аппарат, всасывающие структуры, спорангии. Известно даже, какого цвета были споры - жёлто-оранжевые. Также полностью восстановлены Лепидодендроны, Кордаиты, Беннеттиты и многие другие группы растений. О других мы можем судить лишь по генеративным органам (например, Кейтониевые и другие примитивные голосеменные растения).

#### **6. Биохимическая информация.**

Биохимические признаки растений не менее разнообразны, чем

морфологические. В растениях содержатся вторичные продукты фотосинтеза - сотни низкомолекулярных и высокомолекулярных (белков в различных молекулярных формах) соединений, а также нуклеиновые кислоты, варьирующие по нуклеотидному составу и их последовательностей в молекуле. Эти биохимические признаки во многих случаях видоспецифичны и могут быть использованы для целей систематики. Вторичные продукты фотосинтеза обычно подразделяются на три крупных класса соединений: свободные аминокислоты и производные аминокислот (амины, цианогенные соединения и алкалоиды), терпеноиды, фенольные соединения. У растений известно более 5000 алкалоидов и намного больше терпеноидов и фенольных соединений. Эта биохимическая информация может быть использована для характеристики таксонов разного ранга - от видов до классов и отделов растений. Однако химические признаки отличаются рядом особенностей: одни и те же соединения могут быть обнаружены у совершенно неродственных видов, а близкородственные виды, наоборот, могут резко отличаться по биохимическому составу; одно и то же соединение у разных растений, относящихся даже к разным семействам, может быть результатом разных химических реакций.

Поэтому для понимания значения того или иного химического признака необходимо знать место того или иного метаболита в общей схеме биосинтеза, в связи с чем применение этой информации для коррекции систем является ограниченным. Тем не менее, эта информация используется, в том числе и при диагнозе растений. Например, при определении родов Злаковых наряду с морфологическими диагностическими признаками, указывается такой признак, как запах кумарина (*Anthoxanthum*).

### **7. Цитологическая (генетическая) информация.**

Для одноклеточных организмов цитологическая информация является основой для характеристики таксонов и филогенетических построений. В отношении многоклеточных организмов эта информация может быть использована на видовом уровне. Здесь особое значение имеет исследование ядра, а именно установление диплоидного набора хромосом, дающее большое число признаков, важных для систематики. Это такие признаки, как количество хромосом в гаплоидном и диплоидном поколениях, внешняя морфология хромосом, наличие спутничных хромосом и форма спутников, структура хромосом (распределение хроматина, поведение хромосом в мейозе, фрагментация хромосом) и т.д. Хромосомные наборы отражают ряд специфических процессов эволюции - гибридизацию между видами, обособление рас при кратном или некратном увеличении числа хромосом и др. Особенно велико значение этих признаков при работе с видами и родами. Существует даже особый раздел систематики - кариосистематика, как важная составляющая ещё более обширного направления систематики - экспериментальной систематики, или биосистематики. Имеющаяся обширная информация о диплоидном наборе хромосом растений всё же недостаточна для применения в полном объёме, поскольку охватывает примерно четверть

известных видов сосудистых растений. К тому же она была получена в разное время, с применением разных методик, и во многих случаях разными авторами для одного и того же вида приводится разное число хромосом диплоидного набора. С другой стороны, многие виды существуют в природе в разных цитотипах, причём не только кратно увеличенных (диплоидные и тетраплоидные цитотипы), но и некратно. Поэтому кариологические данные ограниченно используются для построения систем семейств и родов, для понимания эволюционной природы видов, разнообразия типов природных рас, и они совершенно неприменимы для целей макросистематики, поскольку кариотипы могут быть установлены только у современных растений, и общей теории преобразования кариотипов у растений не существует.

### **8. Генотипическая информация.**

С развитием детального исследования нуклеиновых кислот растений появилась возможность дать сравнительную характеристику их родства по признакам сходства генотипов и уяснить положение разных таксонов в общей филеме растительного мира. В настоящее время геносистематика является бурно развивающимся направлением науки, исследующим ДНК и РНК растений (и животных), поставляющим большое число пока ещё не упорядоченных фактов, касающихся преобразований генотипа, и на этой основе строящим собственные системы. Проблемы использования этой информации заключаются в далеко не полном охвате существующих видов и сложной методике исследования. Кроме того, геносистематика имеет дело не с растительными объектами в целом, а лишь с отдельными признаками или группами признаков, и общей теории, объясняющей изменение признаков, пока нет.

При филогенетических построениях проводится сравнение нуклеотидных последовательностей ДНК организмов. Но этот процесс трудоёмкий и дорогой, поэтому определяют последовательности не всей ДНК, а лишь отдельных генов, по которым ведётся сравнение организмов. Обычно сравнивают гены рибосомальной ДНК и гены, кодирующие белки.

Использование этой информации позволило, например, уточнить происхождение Оомицетов. Предполагалось, что эти грибы – ветвь одной из групп разножгутиковых водорослей, утратившей хлоропласты. Однако построение молекулярных деревьев показало, что группа Оомицетов отделилась от предкового ствола значительно раньше начала его дивергенции на современные классы гетероконтных водорослей.

Генотипическая информация имеет ограничения, поскольку опасно осуществлять филогенетические построения на основании сравнения одного гена. Молекулярные признаки, как и другие признаки, могут быть подвержены конвергентной или параллельной эволюции. При сравнении только рибосомальных генов из поля зрения выпадают гены и признаки, влияющие на морфологию и метаболизм. Поэтому привлекают дополнительные данные о других генах (например, генах синтеза белка) и фенотипах. Сравнивая результаты, осуществляют поиск конгруэнтности (согласованности). Её отсутствие



свидетельствует о необходимости привлечения дополнительных данных.

Кроме вышеперечисленного, систематика растений использует и другую информацию: гибридологическую (выводы о родстве делаются на основе возможности или невозможности скрещивания и получения плодового потомства), паразитологическую (близкородственные виды поражаются одними и теми же паразитическими грибами и насекомыми-фитофагами), иммунологическую (способность организма животных вырабатывать видоспецифические антитела на вводимые белки растительного происхождения) и др.

## **СИСТЕМА ВЗГЛЯДОВ, ПРИНЯТЫХ В НАСТОЯЩЕМ ИЗДАНИИ**

Основной задачей современной систематики является построение истинно филогенетической системы живых организмов, в частности, растений. Исходя из вышесказанного, становится ясным, что эта цель ещё далека от завершения. Во многих филогенетических системах в большей или меньшей степени имеются элементы искусственности, и положение многих таксонов является спорным. Каждый исследователь придерживается своей системы взглядов, производя те или иные филогенетические построения, исходя из своих представлений на реконструкцию эволюционных событий в течение всей истории развития органического мира. Эти взгляды находят отражение не только в специальной литературе, посвящённой эволюции и филогении растений, но и в структуре построения и последовательности изложения материала в учебниках и учебных пособиях по систематике растений, большинство из которых являются оригинальными. Эти учебники следующие: Буш Н.А. "Общий курс ботаники. Морфология и систематика растений", 1924; Кузнецов Н.И. "Введение в систематику цветковых растений", 1936; Козо-Полянский Б.М. "Курс систематики высших растений", 1965; Шестаковский С.А. "Систематика высших растений", 1971; Комарницкий Н.А. и др. "Ботаника. Систематика растений", 1975; Еленевский А.Г. и др. "Ботаника высших, или наземных растений", 2000; Корчагина И.А. "Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники", 2001; Белякова Г.А. и др. «Ботаника. Водоросли и грибы» (Т.1-2), 2006; «Ботаника. Курс альгологии и микологии»/Под редакцией Ю.Т. Дьякова, 2007 и другие.

С появлением новых методических приёмов с использованием данных генетического анализа произошли кардинальные изменения в системе низших растений. В оригинальном учебнике Г.А. Беляковой, Ю.Т. Дьякова и К.Л. Тарасова «Водоросли и грибы» (2006) материал изложен не в традиционной форме по эколого-трофическим свойствам (отдельно водоросли и отдельно нефотосинтезирующие организмы – грибы и миксомицеты), а по филогенетическим связям между ними, установленных при помощи этого приёма.

Основой в построении филогенетических систем является отношение исследователя к спорным вопросам эволюции и макротаксономии, а именно:

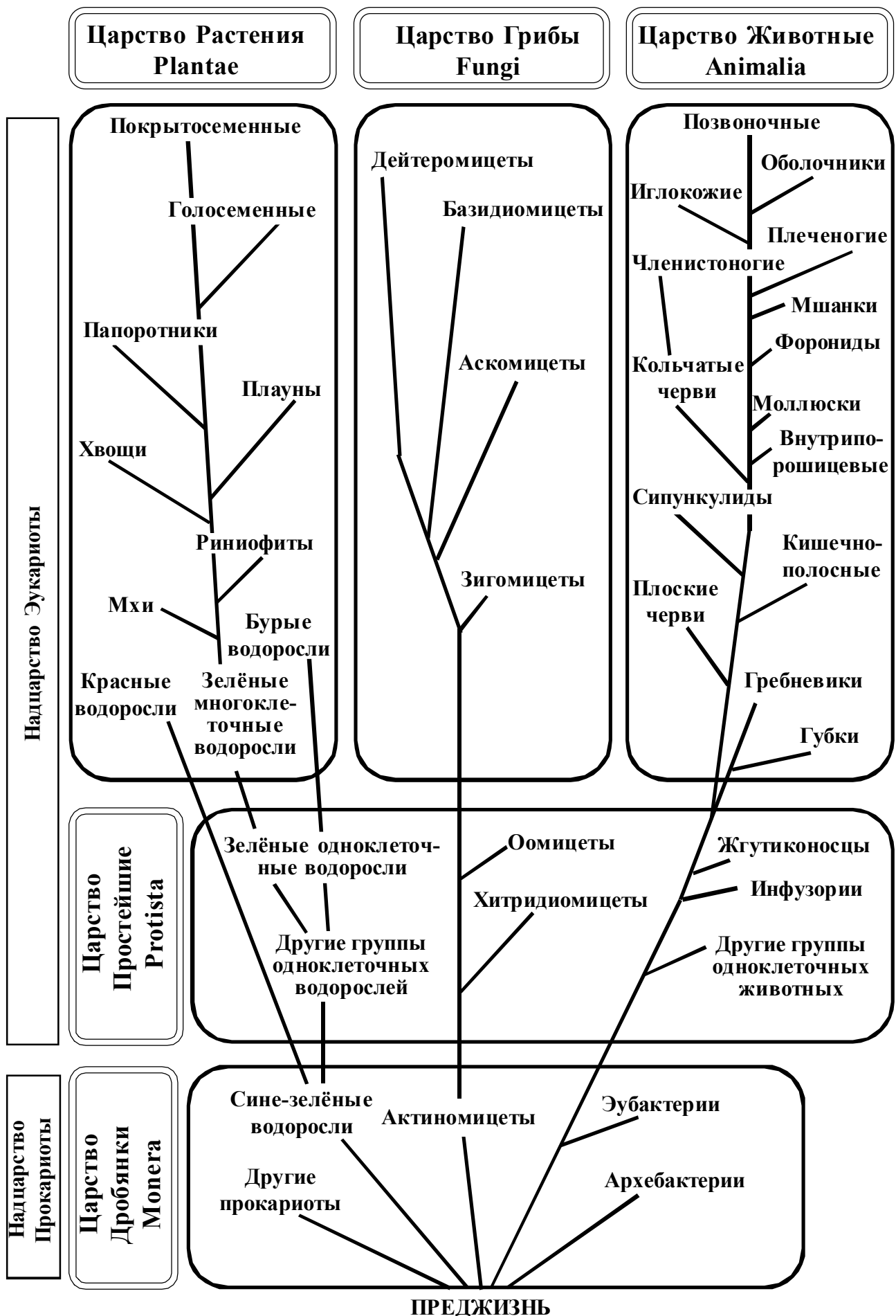


Рис. 15. Традиционное деление органического мира на царства

деление живых организмов на царства; деление царства растений на подцарства; уровни организации растений; положение спорных таксонов в системе высших растений; полифилия или монофилия; искусственность или естественность таксонов "Голосеменные" и "Покрытосеменные"; деление покрытосеменных на "Двудольные" и "Однодольные"; общая система растений; система высших растений; система покрытосеменных и др. Ниже предлагается авторское видение этих проблем.

### **1. Деление живых организмов на царства**

В современной системе живых организмов весь органический мир принято делить на 4 царства: Прокариоты (*Procariota*), Растения (*Plantae*, или *Vegetabilia*), Грибы (*Fungi*), Животные (*Animalia*) (рис. 15). В таком подразделении есть элементы искусственной системы, поскольку Прокариоты как таковые таксоном не являются, это уровень эволюционной организации живых существ, и среди них есть группы, давшие начало животным и грибам с одной стороны, и растениям - с другой. В некоторых системах выделяется ещё царство Протисты (*Protista*) - одноклеточные эукариотические организмы. Это совершенно искусственная систематическая единица, поскольку виды, представленные одной клеткой, есть среди растений, грибов и животных и по этому признаку (одноклеточность) не могут являться родственными.

В настоящее время систематика доядерных организмов до конца не разработана, что объясняется незначительным количеством морфологических и цитологических признаков, а также трудностями в изучении филогенеза этих живых существ. Тем не менее, среди них можно выделить три группы, связанных с разными эукариотами на более высоких уровнях организации биоты:

1. Цианобактерии (сине-зелёные водоросли) - обособленная группа прокариотических организмов, главным отличительным признаком которых является способность к фотосинтезу с выделением в качестве побочного продукта кислорода ( $O_2$ ). Это автотрофные организмы.

2. Эубактерии - гетеротрофные организмы с неветвящимися клетками и прочными клеточными стенками. Многие виды имеют органоиды движения - жгутики.

3. Актиномицеты - гетеротрофные организмы, имеющие ветвящиеся клетки, являющиеся мицелием, который может быть септированным или несептированным.

Эти три группы организмов могли дать начало растениям, животным и грибам. Следовательно, прокариоты не являются таксоном, а самым низким уровнем организации биоты. Говоря о начальных или исходных типах, имеются в виду не современные представители прокариот, а древнейшие вымершие формы, обладавшие признаками цианобактерий, эубактерий и актиномицетов. Следует также оговориться, что на прокариотическом уровне находятся не только перечисленные группы организмов, но связь их с каким-либо из перечисленных царств не прослеживается.

Существует и другое подразделение живых организмов на таксоны высшей

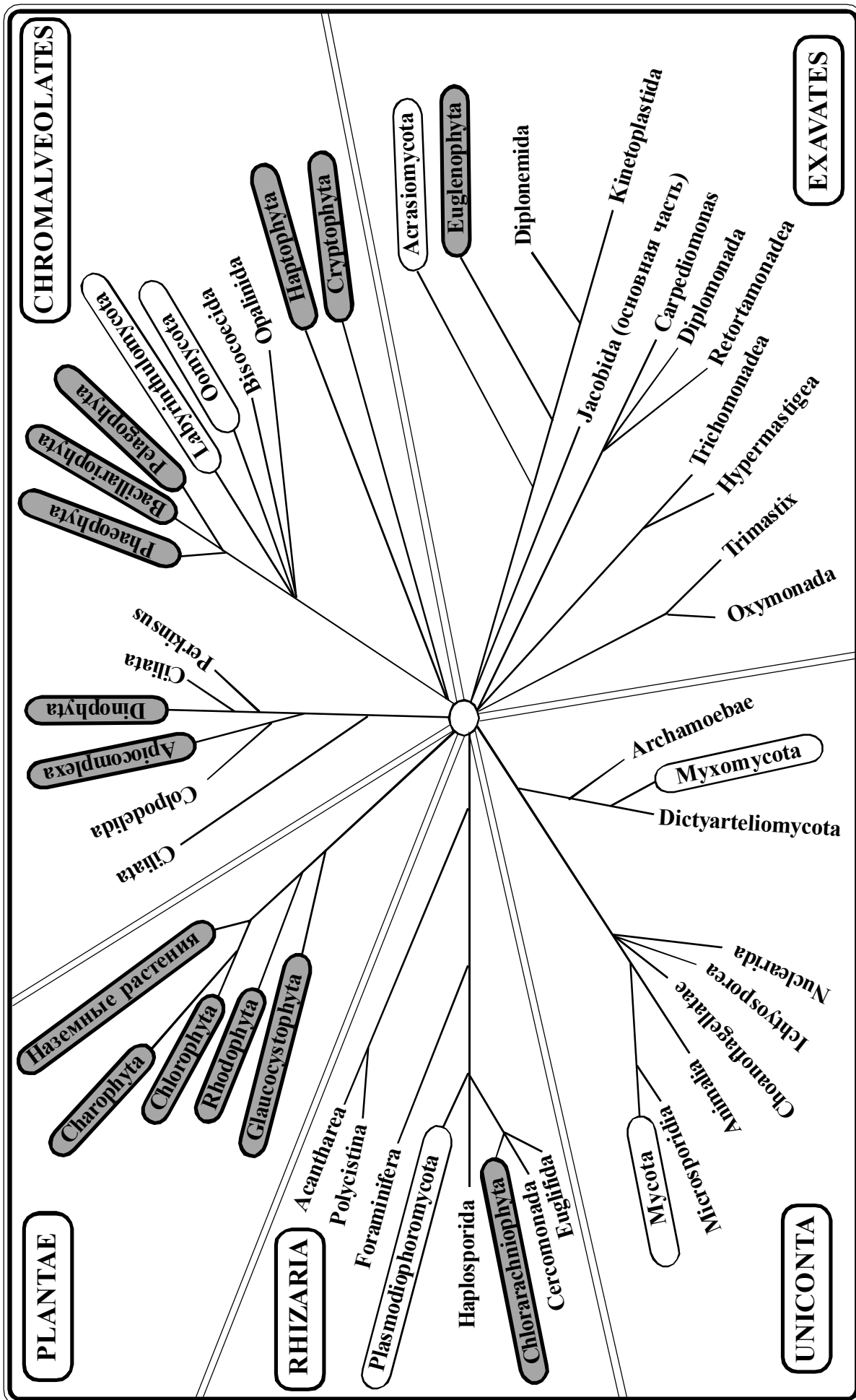


Рис. 16. Филогенетические связи эукариотических организмов по данным геносистематики

категории, основанное на данных геносистематики. В таком подразделении организмы, традиционно рассматриваемые среди низших растений, выводят за рамки водорослей в узком понимании этих терминов и включаются в состав большого числа самостоятельно эволюционирующих групп (империй, царств), включая грибы и животные, причём у разных исследователей понимание объёмов империй (надцарств) и царств разное. Пример такого подразделения для низших растений приведён в таблице:

ИМПЕРИЯ	ЦАРСТВО	ОТДЕЛ	Трофическая группа
1.Eubacteria	1.Gracilicutes	1.Cyanophyta	Водоросли
2.Excavates	2.Euglenobiontes	2.Euglenophyta	Водоросли
		3.Acasiomycota	Миксомицеты
3.Rhizaria	3.Cercozoa	4.Chlorarachidophyta	Водоросли
		5. Plasmodiophoromycota	Миксомицеты
4.Uniconers	4.Mycota	6.Chytridiomycota	Грибы
		7.Zygomycota	Грибы
		8.Ascomycota	Грибы
		9.Basidiomycota	Грибы
	5. Мухомycetae	10.Мухogasteromycota	Миксомицеты
		11.Dictyosteliomycota	Миксомицеты
5.Chromalveolates	6.Straminopilae	12.Labirintomycota	Миксомицеты
		13.Oomycota	Грибы
		14.Ochrophyta	Водоросли
	7.Нартophytes	15.Prymnesiophyta	Водоросли
	8.Cryptophytes	16.Cryptophyta	Водоросли
	9.Alveolates	17.Dinophyta	Водоросли
18.Apicomplexa		Водоросли	
6.Plantae	10.Glaucophyta	19.Glaucocystophyta	Водоросли
	11.Rhodophytes	20.Cyanidiophyta	Водоросли
		21.Rhodophyta	Водоросли
	12.Viridiplantae	22.Chlorophyta	Водоросли
		23.Charophyta	Водоросли

Из таблицы видно, что водоросли и грибы в широком смысле этого термина – понятия не филогенетические, ибо различные таксоны водорослей и грибов могут находиться в разных филумах и одни и те же филумы могут объединять разные эколого-трофические группы организмов – растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы. Более наглядно такое подразделение приведено на схеме филогении эукариот, построенной в результате синтеза многих филогенетических деревьев (рис.16). Здесь выделено 5 империй, внутри которых существует подразделение на царства, отделы, классы. Таксоны, объединяющие фотосинтезирующие организмы, заключены в тёмные прямоугольники, грибы – в белые.

О недостатках применения генетической информации для построения филогенетических систем упоминалось выше. Нами принимается объём царства Растения в рамках трофической группы, исходя из чего растениями следует считать живые организмы, обладающие способностью к фотосинтезу, в котором донором водорода является вода ( $H_2O$ ) и побочным продуктом является кислород ( $O_2$ ). То есть, на уровне царства объединяющим признаком родства

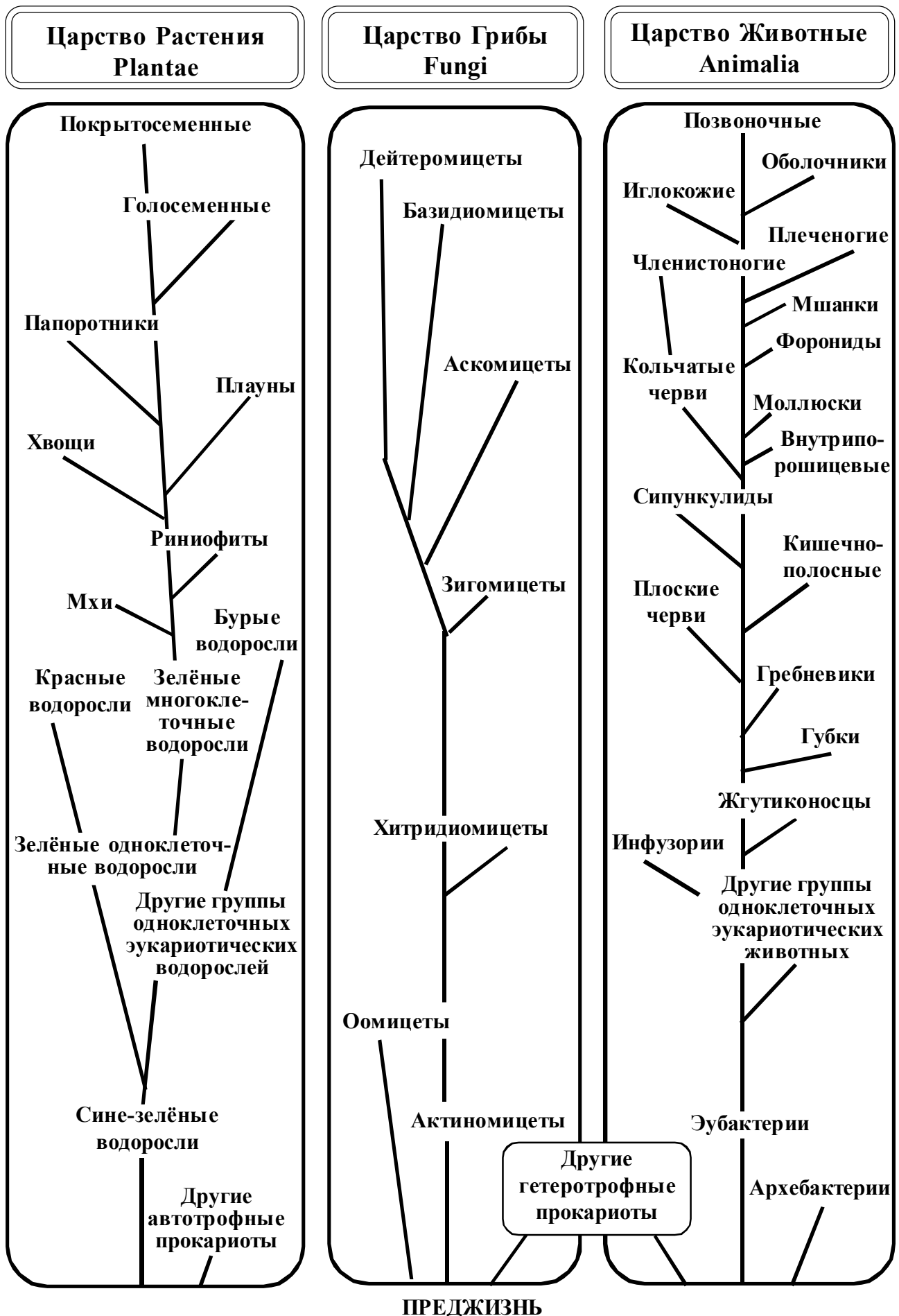


Рис. 17. Филогенетическое деление органического мира на царства

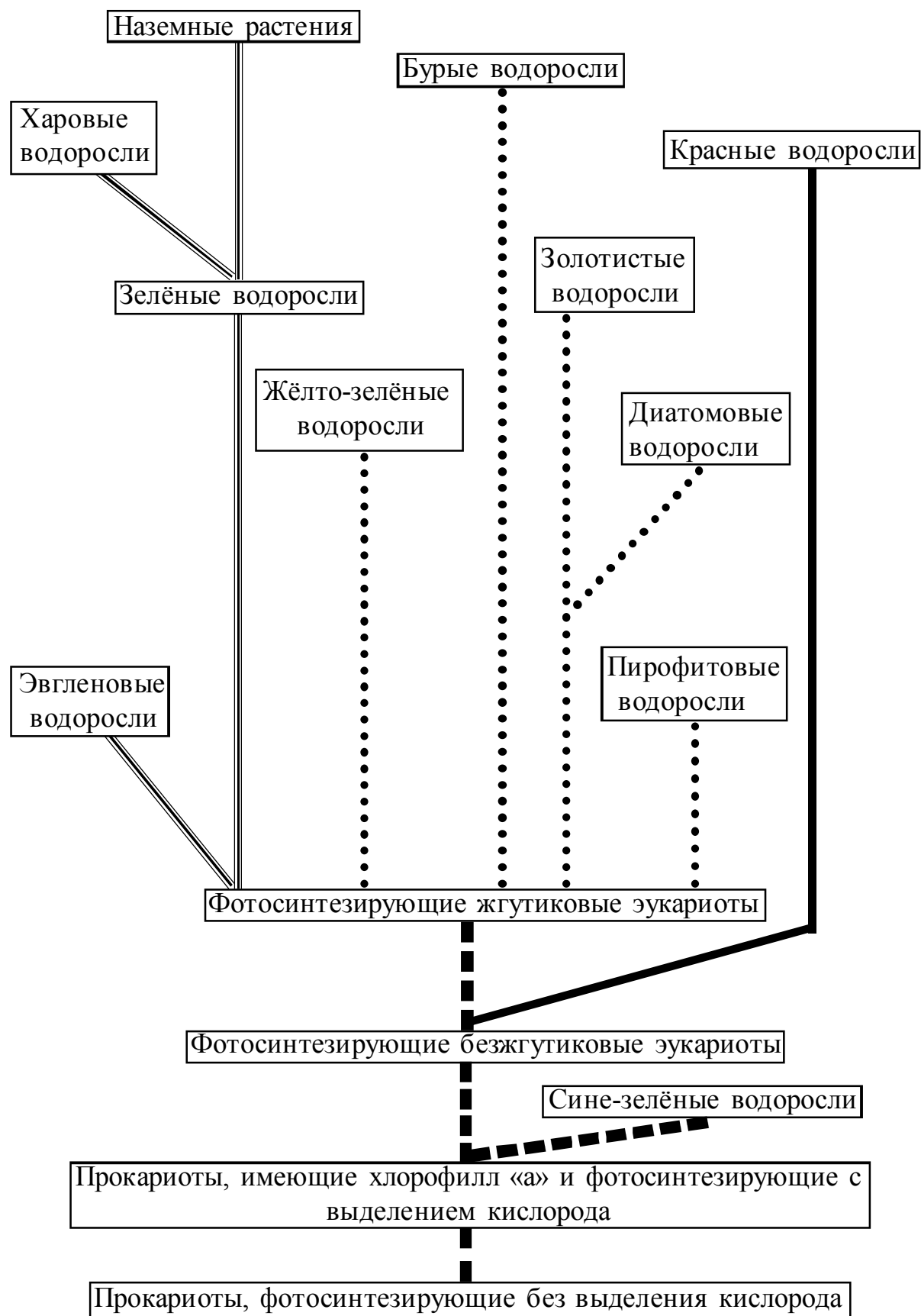


Рис. 18. Схема происхождения и эволюционных связей водорослей (по «Жизни растений», Т.3, 1977)

является автотрофность, определяемая типом фотосинтеза. Весь органический мир следует делить на три царства: Растения (*Plantae, Vegetabilia*), берущие начало от цианобактерий; Животные (*Animalia*), берущие начало от эубактерий; Грибы (*Fungi*), связанные в своём возникновении с актиномицетами (рис. 17).

## 2. Деление царства растений на подцарства

Во многих системах царство растений делится на два подцарства - Высшие растения (*Embryobionta*) и Низшие растения (*Thallobionta*), а сине-зелёные водоросли растениями не считаются, поскольку являются доядерными организмами. На самом деле эти подцарства носят искусственный характер и являются сборными группами, объединяющими филогенетически неродственные таксоны, находящиеся на разных эволюционных уровнях развития. Они отличаются сложностью строения тела и отношением к возможности регулировать обмен воды с окружающей средой. Низшие растения являются пойкилогидрическими (не способными регулировать обмен между внутренней средой и внешней) и высшие растения - гомойогидрические (способные осуществлять такой обмен). Сложные адаптивные структуры (всасывающие, проводящие, механические, покровные ткани, многоклеточные гаметангии) возникли у высших растений в связи с выходом на сушу, но эти анатомические и морфологические изменения шли параллельно в разных эволюционных линиях и не являются показателем родства.

Низшие растения - прокариотические и эукариотические организмы, среди последних можно выделить три эволюционные линии по типу второго хлорофилла, дополнительным пигментам, продуктам запаса, наличию или отсутствию и типу жгутиков:

1. Красные растения (*Rhodoplantae*, или *Rhodobionta*), содержащие хлорофиллы *a* и *d*, дополнительные пигменты фикоциан и фикоэритрин, не имеющие жгутиков, откладывающие запасные питательные вещества - хлоридозид и багрянковый крахмал;

2. Бурые растения (*Phaeoplantae*, или *Phaeobionta*) - содержащие хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные пигменты - фукоксантин, лютеин и некоторые другие, жгутики обычно гетероморфные, гетероконтные и латеральные, запасные вещества - ламинарин, хризоламинарин, редко крахмал;

3. Зелёные растения (*Chloroplantae*, или *Chlorobionta*) - содержат хлорофиллы *a* и *b*, дополнительные пигменты  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротин и некоторые другие, жгутики обычно изоморфные, изоконтные и терминальные, запасное вещество - крахмал, реже парамилон.

Филогенетические связи низших растений приведены на рисунке 18. Из этой схемы видно, что низшие эукариотические растения образуют три независимые эволюционные линии. Четвёртую линию образуют прокариотические растения, к которым наиболее близки Красные водоросли. Продолжением эволюционной линии зелёных водорослей являются высшие растения, обладающие таким же набором пигментов, строением фотосинтезирующих органоидов, запасными



# Plantae

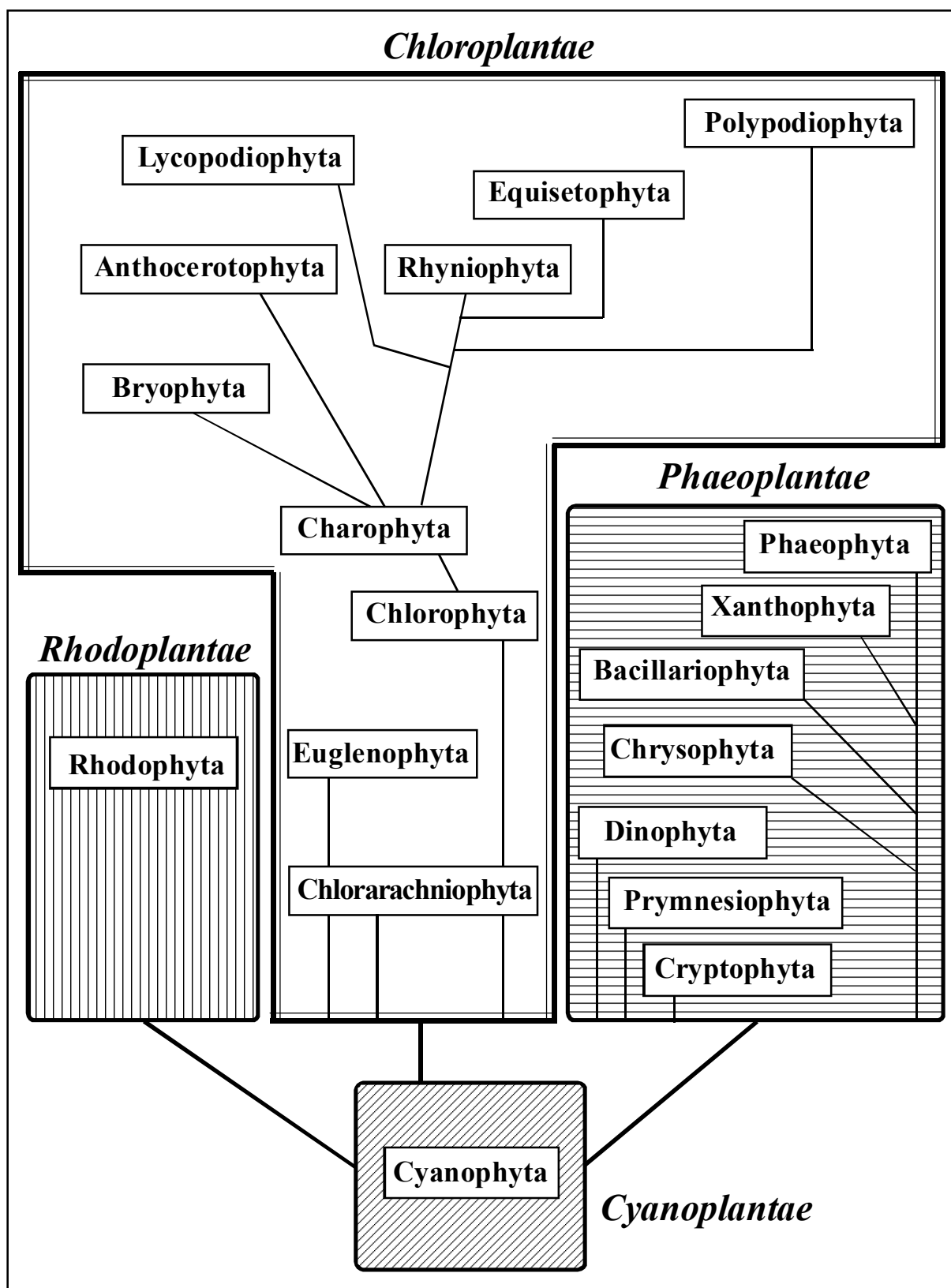


Рис. 19. Деление царства растений на подцарства (ориг.)

питательными веществами и т.д. То есть высшие растения и зелёные водоросли образуют одну филогенетическую группу, получившую в эволюционном плане наибольшее развитие, связанное с выходом на сушу и формированием сложно устроенных тканевых организмов.

Деление всех растений на низшие и высшие не относится к числу таксономических категорий, а отображает уровни организации. Для таксона "подцарство" объединяющими признаками, служащими показателем родства, являются внешнее и внутренне строение клетки и происходящие в ней физиологические процессы. Схема филогенетических отношений подцарств растений приведена на рисунке 19.

### **3. Уровни организации растений**

Растительный мир в своём эволюционном развитии прошёл ряд ступеней, которые явились крупными ароморфозами, позволявшими при их возникновении занимать новые экологические ниши и дававшие преимущества вновь появившимся организмам в борьбе за существование. Основными ароморфозами растительного мира являются следующие: появление фотосинтеза с использованием в качестве донора водорода воды, образование эукариотической клетки, появление полового процесса, появление многоклеточности, дифференциация таллома на ткани, возникновение цикла развития, возникновение гетероморфного цикла развития, выход на сушу, возникновение адаптивных структур к сухопутным условиям обитания, возникновение органов, разноспоровость, образование семени, покрытосемянность. В настоящее время автотрофные организмы, населяющие земной шар, имеют разную степень сложности строения своего тела и различные типы внутренних физиологических процессов, т.е. их можно классифицировать по степени сложности этого устройства на уровни организации.

Низшие растения

1. Прокариотический. Растительные организмы представлены клетками, лишёнными оформленного ядра. Фотосинтезирующими органоидами являются не образующие групп тилакоиды, заполненные хлорофиллом, с добавочными пигментами на поверхности в виде гранул. На этом уровне наряду с примитивными одноклеточными и колониальными формами таллома имеются простые нитчатые формы, нитчатые формы с гетероцистами, ветвистые нитчатые формы. Половой процесс и связанный с ним цикл развития отсутствует.

2. Одноклеточный. Тело растений представлено одной клеткой, выполняющей функции всего организма. Фотосинтезирующие органоиды - хроматофоры, имеющие разные типы и сложность строения. Также по-разному организована клеточная стенка. Типы таллома - коккоидный, амебоидный, монадный, сифональный. Органы размножения имеются только у сифональных форм. Типы циклов развития - гаплонтный, диплонтный и слабо дифференцированный антитетический.

3. Многоклеточный. Растительные организмы представлены группой клеток,

обычно не дифференцированных на функции, или имеются слабо дифференцированные ризоидальные клетки, выполняющие функцию прикрепления к субстрату. Типы таллома - пальмеллоидный, колониальный, нитчатый, разноритчатый, пластинчатый. Органов полового размножения нет или они слабо дифференцированы. Тип цикла развития - антитетический с изоморфной и гетероморфной сменой генераций.

4. Тканевой. Таллом дифференцирован на группы клеток, выполняющих различные функции: фотосинтезирующую, защитную, запасную, механическую, регенеративную и др. Типы талломов - псевдопаренхиматозный и тканевой. Органы полового размножения - антеридии и оогонии, иногда сложно устроенные. Тип цикла развития - антитетический с гетероморфной сменой генераций, а также гаплонтный и диплонтный типы.

Высшие растения

5(1). Афильный (безлистный). Растения равноспоровые, лишённые листьев, функцию фотосинтеза выполняют стебли. Спорангии конечные, располагаются на концах дихотомически ветвящихся побегов (*Rhynia*) или спорангии кажутся боковыми, располагаются на укороченных стеблях сбоку главного стебля вследствие неравной дихотомии (*Zosterophyllum*). Проводящая система - протостель. Всасывающие органы - ризоиды, прикрепляющиеся к ризоиду - подземному дихотомически ветвящемуся стеблю, анатомически не отличающегося от надземного. Гаметофиты предположительно многолетние, дихотомически ветвящиеся, обоеполые. Для этого уровня характерны представители отдела *Rhyniophyta* и примитивные формы представителей Плауновидных (*Goslingia*, *Sawdonia*, *Kaulangiophyton*), а также *Psilophyton princeps*.

6(2). Протофильный (предлистный). Растения равноспоровые, листья слабо дифференцированы, трёх типов:

а. Более или менее развитые боковые выросты стебля с не доходящим до верхушки листа проводящим пучком (*Asteroxylon*), иногда дихотомически ветвящиеся (*Protolpidodendron*);

б. Дихотомически ветвящиеся мелкие плоские боковые побеги (*Hyenia*);

в. Уплощённые конечные сегменты верхушечных теломов (*Protopteridium*).

Спорангии боковые, чаще связаны с листовыми структурами (спорофиллами), или верхушечные. Проводящая система - протостель, актиностель, сифоностель. Всасывающие органы - ризоиды с ризоидами. Гаметофиты многолетние, дихотомически ветвящиеся, обоеполые (*Tmesipteris*).

7(3). Эуфильный (настоящелистный). Растения равноспоровые. Листья хорошо дифференцированы. В микрофильной линии эволюции у представителей отдела *Lycopodiophyta* это энации - плоские боковые выросты стебля с центральной жилкой, иногда с воздушными полостями (*Lepidodendron*); у представителей отдела *Equisetophyta* - плоские боковые побеги, ветвящиеся дихотомически (*Sphaenophyllopsida*) или не ветвящиеся (*Calamitales*), у современных представителей листья редуцированы и функция фотосинтеза

перешла к стеблю. В макрофильной линии эволюции листья крупные, представляют собой уплощённые стебли (вайи) (*Polypodiophyta*). Спорангии располагаются на спорофиллах поодиночке (*Lycopodiophyta*) или группами - сорусами (*Polypodiophyta*), у представителей отдела *Equisetophyta* формируются спорангиофоры - спороносные структуры, представляющие собой видоизменённые побеги, несущие спорангии. Проводящая система - плектостель, артростель, диктиостель, реже сифноостель и протостель. Появляются формы со вторичным утолщением стебля. Всасывающие структуры - корни, обычно придаточные, с корневыми волосками. Гаметофиты многолетние, массивные, не ветвящиеся дихотомически (*Lycopodiophyta*), или однолетние, плоские (*Polypodiophyta*, *Equisetophyta*), обоеполые (за исключением современных *Equisetophyta*).

8(4). Гетероспоровый (разноспоровый). Растения разноспоровые. Вегетативные органы характеризуются теми же признаками, что и на третьем уровне. Спорангии двух типов - микроспорангии, продуцирующие микроспоры, и мегаспорангии (макроспорангии), в которых формируются мегаспоры (макроспоры). Спорангии располагаются на спорофиллах, у водных форм в особых органах - спорокарпиях (*Marsilea*, *Salvinia*). Гаметофиты эндоспоровые (развиваются внутри споры), раздельнополые, мужские сильно редуцированы. На этом уровне располагаются ископаемые и современные представители отделов *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и *Polypodiophyta*.

9(5). Инэмбриоспермный (беззародышевосеменной). Растения разноспоровые, голосеменные. В подавляющем большинстве древесные типы, реже травянистые (*Miadesmia*). В древесине трахеиды. В мегаспорангиях формируется обычно одна мегаспора, которая образует женский гаметофит внутри спорангия. На этом уровне появляется процесс опыления (микроспора попадает на микропиле семязпочки) и половой процесс перестаёт зависеть от наличия воды во внешней среде. Семя созревает до оплодотворения, в созревшем семени зародыш не дифференцирован, хорошо развит женский гаметофит с двумя-несколькими архегониями. Мужские гаметы подвижны, имеют жгутики (сперматозоиды). Мужской гаметофит помимо вспомогательных ядер (проталлиального, вегетативного и ядра клетки-ножки) образует от двух (*Cycas*) до 16 (*Microcycas*) сперматозоидов. Пыльцевая трубка мужского гаметофита выполняет функцию питания (гаустория). Между микропиле и верхней частью гаметофита образуется крупная полость - пыльцевая камера. Эндосперм гаплоидный. На этом уровне располагаются классы: Лигиноптерисовидные (семенные папоротники) (*Lyginopteridopsida*), Саговниковидные (*Cycadopsida*), Кордаитантовидные (*Cordaitanthopsida*), Гинкговидные (*Ginkgopsida*), а также семенные представители отделов Плаунообразных (порядок *Lepidocarpaceles*) и Хвощеобразных (порядок *Calamocarpaceles*).

10(6). Гимноспермный (голосеменной). Растения разноспоровые, голосеменные. Исключительно древесные и кустарниковые формы. В древесине трахеиды. Семя созревает после оплодотворения. Мужские гаметы без жгутиков

(спермии), пыльцевая трубка выполняет функцию доставки гамет к яйцеклетке. Зрелый мужской гаметофит четырёхядерный (вегетативное ядро, ядро клетки-ножки и два спермия; ядра проталлиальных клеток и сами клетки дегенерируют). Женский гаметофит занимает весь объём семязачатка, содержит обычно два архегония с короткими шейками. Пыльцевой камеры не образуется. Эндосперм гаплоидный. Этими признаками обладают представители классов Беннетитовидные (*Bennetitopsida*) и Сосновидные (*Pinopsida*).

11(7). Хламидоспермный (оболочкосеменной). Растения разноспоровые, голосеменные. Жизненные формы - кустарники, древесные лианы. В проводящих пучках наравне с трахеидами имеются сосуды. Семя созревает после оплодотворения. Мужские гаметы без жгутиков (спермии), пыльцевая трубка выполняет функцию доставки гамет к яйцеклетке. Семязачаток покрыт дополнительным покровом - наружным интегументом, который плотно её облегает, оставляя свободной верхнюю часть. Внутренний интегумент вытягивается и образует микропилярную трубку, улавливающую микроспоры (микропиле отсутствует). Женский гаметофит образует особого типа зародышевый мешок с большим количеством ядер и лишён архегониев (кроме Эфедры). Питательная ткань эндосперма образуется в результате слияния и последующего деления разного количества ядер зародышевого мешка и является полиплоидной (разноплоидной). Наружный интегумент обычно становится сочным. На этом уровне находятся представители классов Эфедровидные (*Ephedropsida*) и Гнетовидные (*Gnetopsida*).

12(8). Протоантофитовый (первичноцветковый). Растения разноспоровые, покрытосеменные. Ископаемые остатки многих представителей известны из меловых отложений. Древесные и травянистые формы, первичное анатомическое строение стебля - эустель и атактостель. В проводящей системе преобладают сосуды, у примитивных типов - трахеиды. Семязачаток с двойным интегументом, скрыт внутри завязи пестика, образованного видоизменённым листом (кондупликатный плодолистик) или двумя сросшимися листоподобными органами. Мужской гаметофит двуядерный. Женский гаметофит (зародышевый мешок) с постоянным определённым числом ядер (в подавляющем большинстве случаев содержит 7 гаплоидных и одно диплоидное ядро, но имеются и другие типы зародышевых мешков). Характерно двойное оплодотворение, в результате которого развивается зародыш и в большинстве случаев триплоидный эндосперм. По типу околоцветника делятся на две группы:

а. Однопокровные. Растения имеют мелкие, невзрачные, ветроопыляемые (реже насекомоопыляемые) цветки с простым околоцветником с круговым расположением частей, или без него. Большинство древесные формы, у многих имеет место халазогамия. Цветки собраны в серёжки или сложные дихазальные соцветия. Гинецей паракарпный, синкарпный или лизикарпный. Плоды: коробочки, ореховидные или костяновидные. К этой группе относятся порядки: Казуариноцветные (*Casuarinales*), Ивоцветные (*Salicales*), Перечноцветные (*Piperales*), а также группа порядков, объединяемые в подкласс

*Myricidae*.

б. Многоплодниковые. Растения имеют крупные, окрашенные, насекомоопыляемые (или вторично ветроопыляемые) цветки, большей частью с двойным околоцветником. Древесные и травянистые формы. Халазогамия не наблюдается. Цветки одиночные или собраны в различного рода простые соцветия, спиральные или гемициклические. Количество частей цветка неопределённо, чаще постоянное число частей имеет только околоцветник. Гинецей апокарпный, реже мономерный. Плоды - листовки, многолистовки, многоорешки, костянки, многокостянки, реже ложные плоды (яблоко, земляника). К этой группе относятся подклассы: Магнолииды (*Magnoliidae*), Ранункулиды (*Ranunculidae*), Нимфеиды (*Nymphaeidae*), некоторые порядки подкласса Розиды (*Rosidae*), а также подклассы Алисмагиды (*Alismatidae*) и Триуриды (*Triurididae*).

13(9). Антофитовый (собственноцветковый). Растения разноспоровые, покрытосеменные. Вегетативные органы и гаметофиты характеризуются теми же признаками, что и на предыдущем уровне. Большой частью травянистые формы. Трахеиды отсутствуют. Цветки пятикруговые, с устоявшимся, определённым числом частей цветка (за некоторым исключением), кратным пяти, четырём или трём. Члены околоцветника обычно не сросшиеся, хотя имеется ряд таксонов со сростнолепестным венчиком. Насекомоопыляемые или ветроопыляемые растения. Гинецей синкарпный, лизикарпный или паракарпный. Завязь верхняя, реже нижняя. На этом уровне находятся группы порядков (надпорядки) *Cariophyllanae*, *Arecanae*, *Aridanae*, *Dillenianae*, *Papaveranae*, *Geranianae*, *Lilianaе* и *Commelinanae*.

14(10). Эуантофитовый (настоящцветковый). Растения разноспоровые, покрытосеменные. Травянистые формы, редко деревья и кустарники. Трахеиды отсутствуют. Цветки четырёхкруговые, с постоянным числом частей. Члены околоцветника обычно сросшиеся, хотя имеется ряд таксонов со свободнолепестным венчиком. Насекомоопыляемые или ветроопыляемые растения. Гинецей паракарпный или синкарпный. Завязь нижняя, реже верхняя. Основные группы порядков (надпорядки) этого уровня - *Lamianaе*, *Asteranae*, *Cucurbitanae*, *Cornanae*, *Orchidanae* и *Cyperanae*.

#### **4. Положение спорных таксонов в системе высших растений**

а. Псилотовидные (*Psilotopsida*) являются современными потомками Риниофитов, с которыми имеют много общих признаков - лишены корней, их подземные органы представляют собой длинное разветвленное образование, покрытое многочисленными ризоидами, стебли дихотомически ветвятся, отсутствует проводящая система в тонких ризомоидах, в толстых ризомоидах и в стебле имеется протостель (у Гмезиптериса - сифноостель), устьица имеют примитивное строение - без побочных клеток (как у Ринии). Органы спороношения - синангии на коротких ножках (такие же синангии были и у некоторых видов рода *Yarravia*). Таким образом, класс *Psilotopsida* относится к

отделу *Rhyniophyta*.

б. Род Горнеофитон, представленный одним видом - Горнеофитон Линье (*Horneophyton lignieri*), имеет много общих черт с Риниеобразными - дихотомическое ветвление, простое анатомическое строение, но обладает несколькими существенными отличительными признаками: в спорангии Горнеофитона имеется колонка, над которой образуется куполообразная спороносная полость, по созревании спорангий вскрывается порой. Спорангии мало отличаются от стебля и способны к ветвлению. Ризомоид клубневидный, лишенный проводящих тканей. Филогенетически относится к классу с Антоцеротовидные (*Anthocerotopsida*), вместе с которыми образует отдельную эволюционную линию, не связанную с Мохообразными.

в. Ужовниковидные (*Ophioglossopsida*), которые современная систематика относит к отделу Папоротникообразных, папоротниками не являются. У них дихотомическое ветвление наземного побега, отсутствие улиткообразного почкосложения, характерного для папоротников, подземный, многолетний, микоризный гаметофит, габитус, свойственный Риниофитам (особенно хорошо это видно на примере *Botrychium paradoxum*). Ужовниковидные (*Ophioglossopsida*) относятся к отделу Риниеобразных.

г. Подкласс Сальвиниородных (*Salviniidae*) систематически относится к отделу Equisetophyta, для представителей которого характерна членистость побегов, состоящих из узлов с мутовчато расположенными листьями и междоузлий. В современных системах относится к лептоспорангиатным папоротникам, что вызывает сомнение, поскольку у них нет существенных признаков этого таксона - улиткообразного почкосложения и кольца на спорангии.

## 5. Искусственность таксона "Голосеменные"

Голосеменные растения появлялись среди разных филогенетических групп споровых растений. В ископаемом состоянии известны семенные плауны (Миадесмия, Лепидокарпон), семенные хвощи (Каламокарпон), семенные папоротники (Калимнатотека, Медуллоза и др.). Таким образом, появление семени - это закономерный процесс, определенный этап эволюции разноспоровых растений, который привел к установлению "семенного образа жизни", существенными признаками которого являются: гетероспория, фиксация мегаспоры в спорангии, эндоспоровое развитие гаметофита, а также закономерное распространение зародышей специализированными для этих целей мегаспорангиями. Переход от распространения зародышей мегаспорами к распространению их целыми мегаспорангиями - это и есть переход от споровых растений к семенным.

Современные и ископаемые голосеменные растения не являются таксоном, а представляют собой искусственную, сборную группу. Наличие у какого-либо таксона семени является адаптивным (приспособительным) признаком, достижением достаточно высокого уровня организации, а не показателем родства (этими показателями служит уже сама организация семени: наличие или

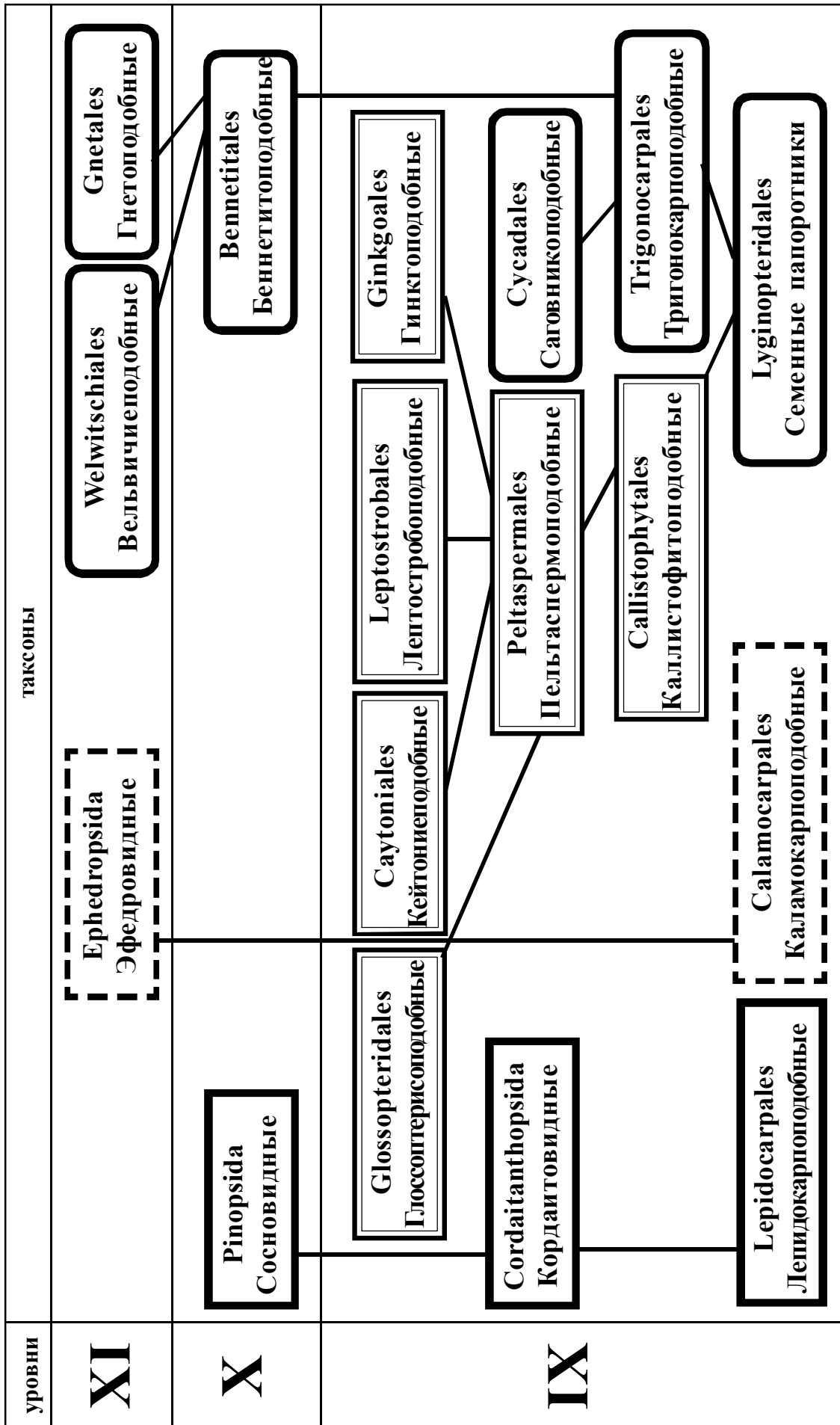


Рис. 20 Схема филогенетических отношений голосеменных растений (ориг.)



отсутствие купулы, симметрия, несущие структуры и т.д.). По этой причине голосеменные растения имеют родственные связи с разными линиями развития споровых растений, т.е. их происхождение полифилетично.

Возможные филогенетические связи голосеменных растений приведены на рисунке 20.

## **6. Искусственность таксона "Покрытосеменные"**

Многие исследователи считают, что *Magnoliophyta* полифилетичны и не стоит искать некоего общего предка для всех цветковых растений, потому что разные их группы берут начало от различных предковых форм. С этой точки зрения *Magnoliophyta* не является таксоном, поскольку таксон филогенетической системы не может иметь полифилетическую природу и если признать, что разные группы цветковых произошли от разных предков, то следует разбить покрытосеменные на столько таксонов равного ранга, сколько было предковых форм и эволюционных ветвей, приведших к формированию не только современных, но и вымерших групп, поскольку раннемеловые *Magnoliophyta* принадлежали к вымершим порядкам и семействам. Согласно теории ангиоспермизации В.А. Красиловой (1977) характерные признаки цветковых растений независимо развивались в нескольких линиях мезозойских голосеменных.

Строение пестика древнейших покрытосеменных свидетельствует о том, что он мог формироваться и по другому пути, отличному от кондупликатного. Многие ископаемые растения и современные представители подклассов *Hamamelididae* и *Salicidae* имеют паракарпный гинецей, образованный двумя плодолистиками, как, например, у видов рода Ива и Тополь. Исходной структурой для образования подобного пестика могли быть семяпочки типа Кордаитантовидных. Срастание парных кроющих семяпочку чешуй могло привести к образованию простейшего гинецея с центральным семезачатком. Количество семяпочек в процессе дальнейшей эволюции могло увеличиваться. Если принять такую схему образования пестика, то соцветие Ивы предстаёт как видоизменённый стробил, на оси которого в пазухах кроющих чешуй в замкнутых купулах располагаются семяпочки. Верхние несросшиеся части образующих купулу чешуй превращаются в воспринимающую пыльцу структуру - рыльце.

Ангиоспермизация является крупнейшим ароморфозом в эволюции высших растений, таким же закономерным, как и другие ранее осуществившиеся ароморфозы - гетероспоризация (появление разноспоровых таксонов) и гимноспермизация (появление голосеменных таксонов), которые происходили независимо в разных линиях развития высших растений. Переход с одного эволюционного уровня на другой является закономерным процессом, свойственным любой обособленной таксономической группе, поэтому представление о едином предке покрытосеменных лишено оснований.

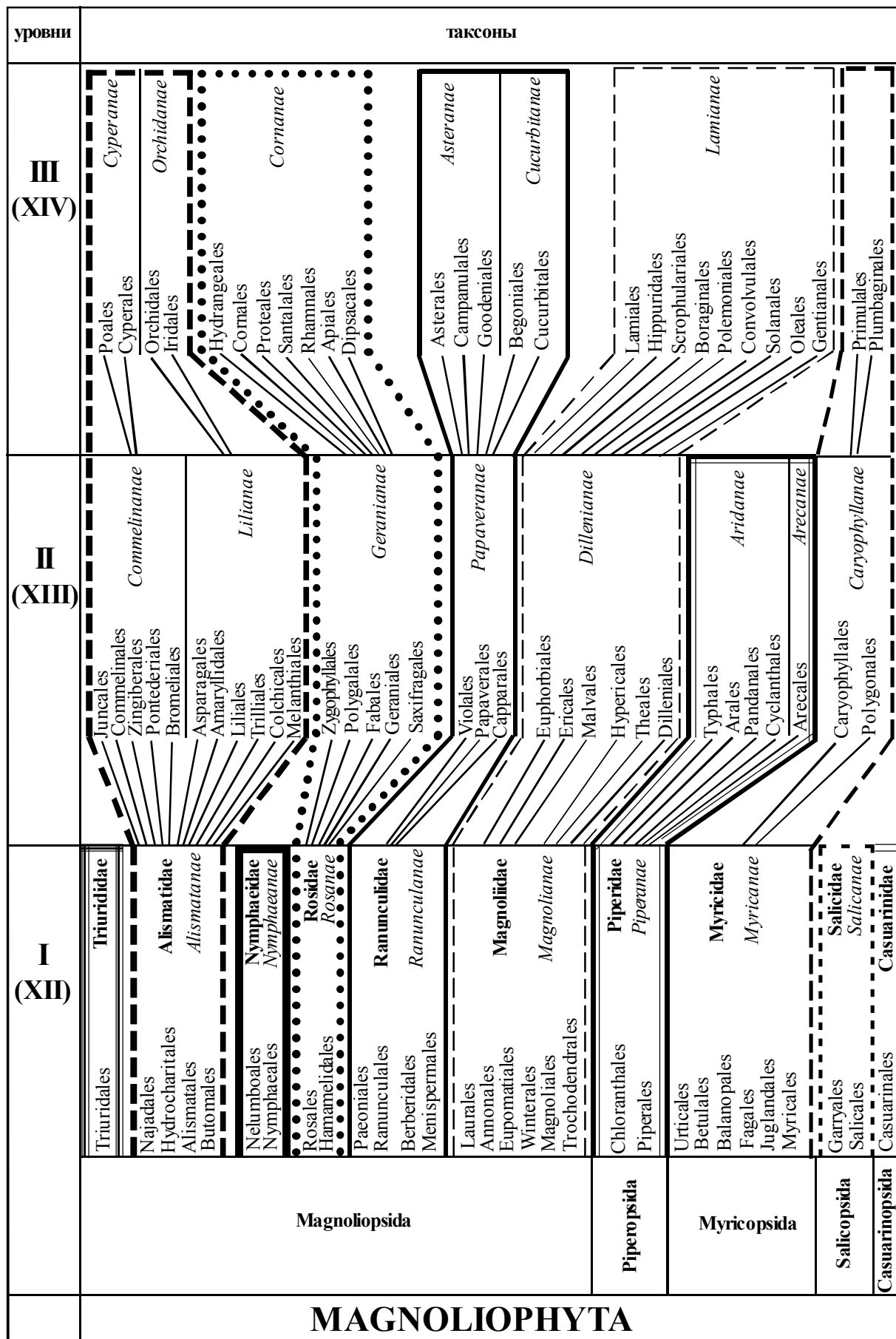


Рис. 21. Система покрытосеменных растений (ориг.). Основные порядки

Покрытосемянность - это признак, характеризующий не таксон, а только определенный уровень организации репродуктивных структур.

### **7. Деление покрытосеменных на "Двудольные" и "Однодольные"**

Искусственность деления покрытосеменных на классы двудольных и однодольных обоснована Н.И. Кузнецовым (1936). При характеристике этих классов нельзя найти ни одного признака, свойственного только одному из них. Основным признаком, разделяющим эти два класса - строение зародыша - непостоянен, у многих двудольных имеется одна семядоля (виды семейств Нимфейные, Барбарисовые, Лютиковые, Маковые, Перечные, Зонтичные, Первоцветные и др.). В зародыше многих однодольных две семядоли, но они или срастаются в одну, или одна из семядолей метаморфозируется в первый лист, или вторая семядоля сохраняется в редуцированном виде. Кроме того, встречается растения с 3-4 семядолями (Дегенерия) и вообще без них (семейства Орхидные, Грушанковые). С филогенетической точки зрения присутствие одной или двух семядолей в зародыше не имеет никакого значения, и деление всех покрытосеменных на два класса по этому признаку искусственно. Также непостоянны и другие признаки, разделяющие два класса - строение цветка, анатомия стебля, жилкование, корневая система.

Деление покрытосеменных на однодольные и двудольные отвечает лишь практическим, чисто классификационным целям, но не удовлетворяет целям филогенетической систематики.

### **8. Система покрытосеменных**

Среди цветковых растений существует по меньшей мере 5 древних групп, имеющих одновозрастное происхождение, их ископаемые остатки относятся к меловому периоду (кроме *Piperidae* и *Casuarinidae*, которые в ископаемом состоянии неизвестны). Морфологически эти группы очень разные и друг другу не родственны. В них имеются представители с более или менее высокой или низкой организацией и в пределах крупных групп можно проследить постепенное морфологическое усложнение структур и установить родственные отношения между этими внутригрупповыми таксонами. Всё это даёт основание предполагать их независимое происхождение от таксономически неродственных голосеменных растений. Покрытосеменные возникли полифилетически и не являются таксономом, а сборной группой, объединённых общим адаптивным признаком - покрытосемянностью. Наиболее вероятные филогенетические отношения покрытосеменных растений приведены на рисунке 21. Самую многочисленную группу составляют подклассы класса *Magnoliopsida* (Магнолиовидных) - *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Nymphaeidae*, *Alismatidae*, *Triurididae*, *Rosidae*, имеющие на первом уровне одноимённые группы порядков (надпорядки), на втором уровне производные группы порядков (надпорядки), являющиеся более высокоорганизованными пятикруговыми таксонами: *Dilleniaceae*, *Papaveraceae*, *Geraniaceae*, *Liliaceae*, *Commelinaceae*. На самую высокую ступень эволюционной лестницы поднялись таксоны с четырёхкруговым цветком - надпорядки



*Lamianae, Asteranae, Cucurbitana, Celastranae, Cornanae, Orchidanae, Cyperanae.*

Вторую группу составляют порядки однопокровных, объединённых в класс *Myricopsida*, содержащих на первом уровне группу порядков *Myricanae*, с которой филогенетически связаны на втором уровне более высокоорганизованные пятикруговые *Caryophyllanae*.

Третью группу образуют порядки однопокровных, объединённых в класс *Piperopsida*, имеющие филогенетические связи на втором уровне с группами порядков *Arecanae* и *Aridanae*.

Обособленно стоят в основании системы классы *Salicopsida* и *Casuarinopsida*, образующие четвёртую и пятую группы, также относящиеся к однопокровным, не имеющие родственных таксонов на вышележащих уровнях.

## 9. Система высших растений

Система высших растений строится на представлении о том, что эволюция в разных линиях споровых растений шла независимо друг от друга и такие структуры, как спорангии и гаметангии возникали также независимо. То есть крупные ароморфозы касались всех эволюционирующих групп растений (речь идёт о сосудистых растениях): изначальная равноспоровость переходила в разноспоровость, затем возникала голосемянность и, наконец, покрытосемянность. Однако сложившиеся современные представления о таксономии высших растений не соответствуют предложенной схеме развития эволюционных событий. Когда речь идёт о трёх наиболее развитых эволюционных линиях споровых растений - плауновой, хвощовой и папоротниковой, - ни у кого не возникает сомнений, что это самостоятельные линии развития и в каждой из них переход от равноспоровости к разноспоровости происходил независимо и закономерно. Также независимо в этих трёх эволюционных линиях возникли семенные растения, сначала беззародышевосеменные, затем более совершенные. Но современная систематика объединяет все голосеменные растения в один отдел - *Pinophyta*, тем самым делая их таксоном, не имеющим родства. То есть в данном случае за таксон принимается адаптивный уровень организации высших растений. То же самое касается и покрытосеменных.

Эти противоречия устраняются признанием полифилетического происхождения высших растений, среди которых выделяются шесть эволюционных линий (рис. 22):

Первая линия - папоротниковая - берёт начало от Тримерофитоподобных и является собственно макрофильной линией эволюции. В этой линии наблюдаются различные типы гимноспермизации у разных таксонов ранга порядка, имеется наибольшее разнообразие примитивных беззародышевосеменных растений. Это самая продвинутая эволюционная линия высших растений, на верхних ступенях которой располагаются высокоорганизованные таксоны покрытосеменных растений, представители класса Магнолиовидные (*Magnoliopsida*).

Вторая линия - плауновая - берёт начало от Зостерофиллоподобных и является

собственно микрофильной линией эволюции. Здесь известно значительно меньшее число беззародышевосеменных растений. По мере эволюционного усложнения вегетативных и генеративных органов микрофильность переходит в макрофильность. Уже разноспоровые лепидодендроны имеют крупные листья, а у Кордаитантоидных они вполне покрытосеменного типа. С этой линией филогенетически связаны Сосновидные, сохранившие относительную микрофильность и стробилоподобную организацию спороносных структур. Что же касается таксонов покрытосеменных растений, то наиболее вероятные связи с этой линией имеют Ивовидные (*Salicopsida*), соцветия которых можно представить как видоизменённые стробилы Кордаитантоидных, в которых пестик образовался путём срастания двух кроющих чешуй семязачатка. Классы Перечниковидные (*Piperopsida*) и Гамамелисовидные (*Hamamelodopsida*) связаны с этой линией предположительно.

Третья линия - хвощовая - является микрофильной, но в отличие от плауновой здесь лист имеет теломное происхождение и у современных таксонов вообще редуцируется. Из семенных растений в ископаемом состоянии известны лишь представители порядка *Calamocarpaceae*, с которым гипотетически связаны Эфедровидные (*Ephedropsida*) и Казуариновидные (*Casuarinopsida*).

Четвёртая линия - риниофитовая - является афильной линией эволюции, все представители которой (ископаемые и современные) являются равноспоровыми растениями. Имеющиеся у некоторых представителей "листья" (*Tmesipteris*) есть ни что иное, как филлокладии, располагающиеся сбоку из-за неравной дихотомии. То же касается и единственного "листа" Ужовниковидных, который у некоторых представителей слабо развит или отсутствует совсем (*Botrychium paradoxum*).

Пятая линия - антоцеротовая - близка к афильной линии, но по ряду признаков (строение спорофита, способ образования архегония) может быть выделена в самостоятельное эволюционное направление, имеющее с одной стороны отношение к Мохообразным, с другой - к Риниеобразным, а именно, к Горнеофитоподобным. Положение Горнеофитона среди Риниевидных не совсем ясно, поскольку в его спорангиях имеется колонка такого типа, как у Антоцероса, а нижняя часть подобна стопе Мохообразных. Возможно *Horneophyton lignieri* - представитель особой линии эволюции высших растений, близкой к Антоцеротовидным, утратившим способность к дихотомическому ветвлению спорофита.

Шестая линия - бриофитовая - (на схеме не показана) представляет собой обособленное эволюционное направление с преобладанием в цикле развития гаметофита.

При таком толковании филогенетических отношений высших растений каждая эволюционная линия является таксоном в ранге отдела.

## 10. Система растений

В построение системы растений заложены следующие принципы:

1. Наивысшая таксономическая категория растений (*Plantae*) объединяет организмы, имеющие хлорофилл *a* и способные к фотосинтезу, в котором донором ионов водорода является вода.

2. Деление всех живых организмов на две группы по типу строения клетки (прокариотические и эукариотические) является отражением уровня их организации, а не показателем родства.

3. Эукариотические растения по типу второго хлорофилла, дополнительным пигментам, продуктам запаса, наличию или отсутствию и типу жгутиков делятся на три подцарства: Красные растения (*Rhodoplantae*), Бурые растения (*Phaeoplantae*) и Зелёные растения (*Chloroplantae*). Корни такого подразделения уходят на прокариотический уровень, на переходную ступень эволюции, когда формировались эукариотические клетки путём различных комбинаций симбиогенеза.

4. Деление всех растений на низшие и высшие не относится к числу таксономических категорий, а отображает уровни организации.

5. Для упорядочения и единообразия номенклатуры при построении системы растений следует отказаться от принятого в альгологии окончания обозначения таксонов ранга класса *-ophyceae* и применять для названия классов водорослей окончание *-opsida* (-видные), принятое в номенклатуре высших растений.

Схематически филогенетические отношения подцарств и отделов растений представлены на рисунке 19. Эта схема существенно отличается от общепринятых схем, но на наш взгляд, наиболее точно отражает родственные связи крупных таксономических групп.

Объединение группы организмов в единый таксон и разделение его на царства и подцарства основано на строении клеток и типах физиологических процессов, происходящих в них, и отражает начальные этапы эволюции растительного мира. В отделах же устанавливаются филогенетические связи и строятся эволюционные отношения на организменном уровне, что является отражением их морфологической эволюции, идущей независимо и иногда (или часто) параллельно. Для низших растений, в эволюции которых распространено явление симбиогенеза, филогенетические связи внутри отделов и классов устанавливаются с привлечением данных ультраструктуры клетки и геносистематики.

Исходя из этих принципов система растений выглядит следующим образом:

## ЦАРСТВО *PLANTAE* - РАСТЕНИЯ

**Подцарство *Cyanoplantae* - Сине-зелёные растения**

Отдел *Cyanophyta* - Цианообразные (Сине-зелёные)

класс *Chroococcopsida* - Хроококковидные

класс *Chamaesiphonopsida* - Хамесифоновидные

класс *Hormogoniopsida* - Гормогониевидные

**Подцарство *Rhodoplantae* - Красные растения**

Отдел *Rhodophyta* - Родообразные (Красные)

класс *Cyanidiopsida* - Цианидиевидные

класс *Rodellopsida* - Роделловидные

класс *Compsopogonopsida* - Компсопогоновидные

класс *Bangiopsida* - Бангиевидные

класс *Florideopsida* - Флоридиевидные

**Подцарство *Phaeoplantae* - Бурые растения**

Отдел *Chrysophyta* - Хризообразные (Золотистые)

класс *Chrysopsida* - Хризовидные

класс *Synuropsida* - Синуровидные

класс *Dictiochopsida* - Диктиоховидные

Отдел *Bacillariophyta* - Бацилляриеобразные (Диатомовые)

класс *Centropsida* - Центровидные

класс *Pennatopsida* - Пеннатовидные

Отдел *Xanthophyta* - Ксантообразные (Жёлто-зелёные)

класс *Xanthopsida* - Ксантовидные

Отдел *Phaeophyta* - Феообразные (Бурые)

класс *Phaeozoosporopsida* - Феозооспоровидные

класс *Cyclosporopsida* - Циклоспоровидные

Отдел *Cryptophyta* - Криптообразные (Криптофитовые)

класс *Cryptopsida* - Криптовидные

Отдел *Prymnesiophyta* - Примнезиеобразные

класс *Pavlovopsida* - Павлововидные

класс *Prymnesiopsida* - Примнезиевидные

Отдел *Dinophyta* – Динообразные

класс *Dinopsida* - Диновидные

класс *Noctilucoopsida* - Ноктилюковидные

**Подцарство *Chloroplantae* - Зелёные растения**

Отдел *Euglenophyta* - Эвгленообразные

класс *Euglenopsida* - Эвгленовидные

Отдел *Chlorarachniophyta* - Хлорарахниеобразные

класс *Chlorarachniopsida* - Хлорарахниевидные

Отдел *Chlorophyta* - Хлорообразные (Зелёные)

класс *Prasinopsida* - Прасиновидные

класс *Ulvopsida* - Ульвовидные

класс *Trebouxiopsida* - Требуксиевидные

класс *Chloropsida* - Хлоровидные

Отдел *Charophyta* - Харообразные

класс *Mesostigmatopsida* - Мезостигмовидные

класс *Chlorokybopsida* - Хлорокибовидные

класс *Klebsormidiopsida* - Клебсормидиевидные



класс *Zygnematopsida* - Зигнемовидные  
класс *Coleochaetopsida* - Колеохетовидные  
класс *Charopsida* - Харовидные  
Отдел ***Bryophyta*** - Мохообразные  
класс *Hepaticopsida* - Печёночниковидные  
класс *Bryopsida* - Моховидные  
Отдел ***Anthocerotophyta*** - Антоцеротообразные  
класс *Anthocerotopsida* - Антоцеротовидные  
класс *Horneophytopsida* - Горнеофитовидные  
Отдел ***Rhyniophyta*** - Риниеобразные  
класс *Rhyniopsida* - Риниевидные  
класс *Psilotopsida* - Псилотовидные  
класс *Ophioglossopsida* - Ужовниковидные  
Отдел ***Lycopodiophyta*** - Плаунообразные  
класс *Lycopodiopsida* - Плауновидные  
класс *Isoëtopsida* - Полушниковидные  
класс *Cordaitanthopsida* - Кордаитантовидные  
класс *Pinopsida* - Сосновидные  
класс *Salicopsida* - Ивовидные  
класс *Myricopsida* - Мириковидные  
класс *Piperopsida* - Перечниковидные  
Отдел ***Equisetophyta*** - Хвощеобразные  
класс *Hyeniopsida* - Гиениевидные  
класс *Sphaenophylloidsida* - Клинолистовидные  
класс *Equisetopsida* - Хвощевидные  
класс *Ephedropsida* - Эфедровидные  
класс *Casuarinopsida* - Казуариновидные  
Отдел ***Polypodiophyta*** - Папоротникообразные  
класс *Cladoxilopsida* - Кладоксилловидные  
класс *Protopteridopsida* - Протоптеридиевидные  
класс *Polypodiopsida* - Папоротниковидные  
класс *Zygopteridopsida* - Зигоптерисовидные  
класс *Marattiopsida* - Мараттиевидные  
класс *Gynkgopsida* - Гинкговидные  
класс *Cycadopsida* - Саговниковидные  
класс *Magnoliopsida* - Магнолиевидные

Обоснования авторских взглядов на вышеизложенные положения наиболее полно и подробно освещены в учебном пособии "Эволюция и филогения растений" (Иванов, 2003).

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТЕНИЙ

К растениями относятся автотрофные организмы, способные к фотосинтезу, исходными продуктами которого являются углекислый газ и вода, первичным продуктом синтеза - глюкоза, побочным продуктом - кислород. Условно все растения подразделяются на низшие (водоросли) и высшие (сухопутные и вторичноводные).

### НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

При характеристике группы растительных организмов, занимающих первые четыре эволюционных уровня, используют ряд параметров, свойственных низшим растениям. Эти параметры следующие:

1. Организация таллома
2. Клеточные покровы
3. Организация хроматофоров
4. Фотосинтезирующие пигменты
5. Митохондрии
6. Запасные питательные вещества
7. Митоз
8. Цитокинез
9. Жгутики
10. Типы полового процесса
11. Типы циклов развития
12. Экологические группы

**Организация таллома.** Тело низших растений носит название таллом (слоевище). Различают три типа талломов: одноклеточный, многоклеточный и тканевой.

При одноклеточном талломе растение представлено единственной клеткой, выполняющей функцию целого организма. Одноклеточные талломы подразделяются на следующие:

*Коккоидный* - клетки лишены жгутиков, неподвижны;

*Монадный* - клетки имеют жгутики, подвижны;

*Амебонидный (ризоподидальный)* - клетки лишены жгутиков, без твёрдой оболочки, подвижны на субстрате за счёт образования цитоплазматических отростков - ризоподиев.

Многоклеточные организмы представлены большим количеством клеток,

соединённых между собой. Клетки не дифференцированы, все выполняют одинаковую функцию. Иногда имеются особые клетки иного строения, выполняющие функцию прикрепления к субстрату - ризоиды. Многоклеточные типы талломов следующие:

*Сарциноидный* – представлен скоплением клеток, делящихся в трёх взаимно перпендикулярных областях с образованием пакетовидных, тетраэдрических и других, но не нитчатых форм скопления клеток. Встречается у Зелёных водорослей.

*Пальмеллоидный (капсальный)* - представлен монадными или коккоидными клетками, погружёнными в общую слизь. Различают два типа пальмеллоидного таллома: колониальный и ценобиальный. В колонии количество клеток непостоянно и может варьировать. В ценобии число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы

*Нитчатый* - клетки соединены в простые нити, нарастающие только в длину за счёт деления клеток поперечными перегородками;

*Разнонитчатый (гетеротрихальный)* - разновидность нитчатого таллома, в котором деление клеток происходит в разных плоскостях и образуется две системы нитей - горизонтальная и вертикальная;

*Пластинчатый* - таллом представлен тонкой пластинкой, образующейся за счёт деления клеток в продольном и поперечном направлениях;

*Сифональный* - таллом представлен одной, часто очень крупной клеткой, имеющей значительную внешнюю расчленённость, но единую цитоплазму с множеством ядер;

*Сифонокладальный* - представлен многоядерными клетками, образующими нитчатые или разнонитчатые талломы;

*Псевдопаренхиматозный (ложнотканевой)* - образуется за счёт переплетения боковых ветвей неограниченно нарастающей с помощью верхушечной клетки оси (одноосевое строение) или многих осей (многоосевое строение).

*Тканевой* - таллом состоит из множества клеток, дифференцированных на функции. Обычно имеются группы клеток, выполняющие защитную, механическую, фотосинтезирующую, запасную функции, а также генеративные клетки, образующие спорангии и гаметангии.

**Клеточные покровы.** Клеточная стенка обеспечивает устойчивость внутреннего содержимого к внешним воздействиям и придаёт клеткам определённую форму. Она проницаема для воды и растворённых в ней низкомолекулярных веществ, легко пропускает солнечный свет. Клеточные покровы водорослей отличаются разнообразием как по строению, так и по химическому составу. В их состав входят полисахариды, белки, гликопротеиды, минеральные соли, пигменты, липиды, вода.

У многих водорослей клетка снаружи покрыта лишь плазмалеммой, которая не способна обеспечить постоянную форму тела. Такие клетки могут образовывать псевдоподии. Чаще всего встречаются ризоподии, представляющие собой нитевидные, длинные, тонкие, разветвлённые, иногда

анастомозирующие выросты, внутри которых находятся микрофиламенты (рис. 23, 1). Встречаются также лобоподии – широкие закруглённые выпячивания цитоплазмы (рис. 23, 2). Реже наблюдаются филоподии – тонкие подвижные образования, напоминающие щупальца (рис. 24), и аксоподии – постоянные щупальцевидные образования с внутренним каркасом из микротрубочек (рис. 23,3).

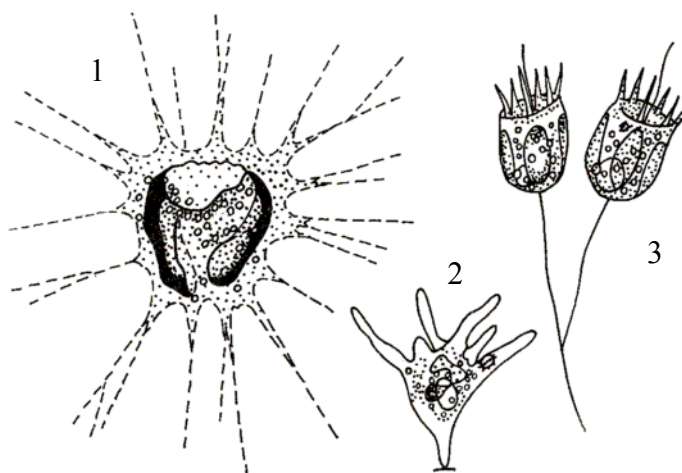


Рис. 23. Псевдоподии водорослей: 1 - *Rhizochloris nobilis* с ризоподиями; 2 - *Brechmiella chrysohydra* с лобоподиями; 3 - *Pedinella hexacostata* с аксоподиями

У многих жгутиковых водорослей клетка покрыта чешуйками, которые могут быть одиночными или смыкаться в сплошной покров – теку. Они могут быть органическими и неорганическими. В последнем случае они состоят из карбоната кальция или кремнезёма. Нередко клетки жгутиковых или амeboидных водорослей располагаются в домиках, имеющих органическое происхождение. Форма и структура домиков разнообразна и используется как систематический признак. Монады располагаются в домиках свободно или прикрепляются к стенкам. При размножении домик не разрушается, чаще всего одна образовавшаяся клетка покидает его и строит новый.

Различают следующие типы клеточных стенок:

**Муреиновый мешок.** Клеточная стенка расположена между плазмалеммой и слизистыми чехлами, капсулами или влагалищами. Жёсткий каркас, окружающий клетку, представляет собой одну гигантскую мешковидную молекулу муреина, компонентами которой являются N-ацетилмурамовая кислота и N-ацетилглюкозамин, соединённые между собой пептидными связями. Такая клеточная стенка свойственна Сине-зелёным водорослям.

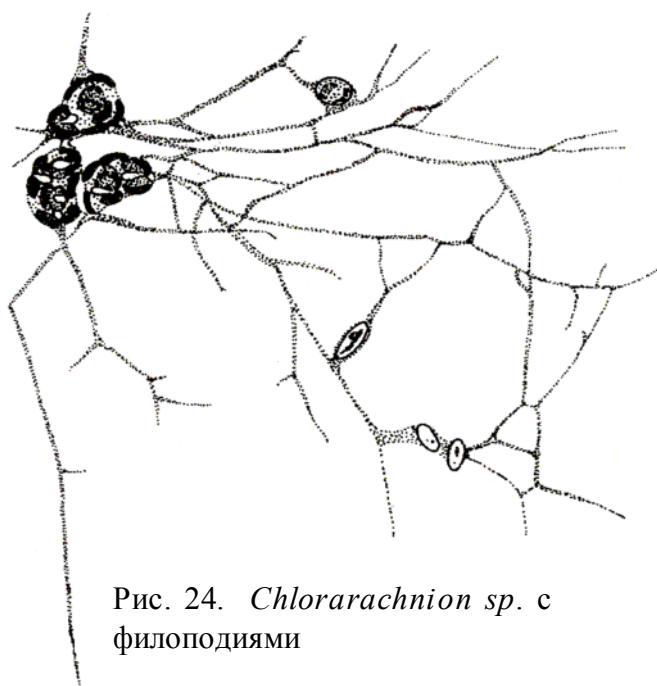


Рис. 24. *Chlorarachnion* sp. с филоподиями

**Пелликула.** Представляет собой совокупность цитоплазматической мембраны и расположенной под ней белковых полос, микротрубочек и трубчатых цистерн эндоплазматической

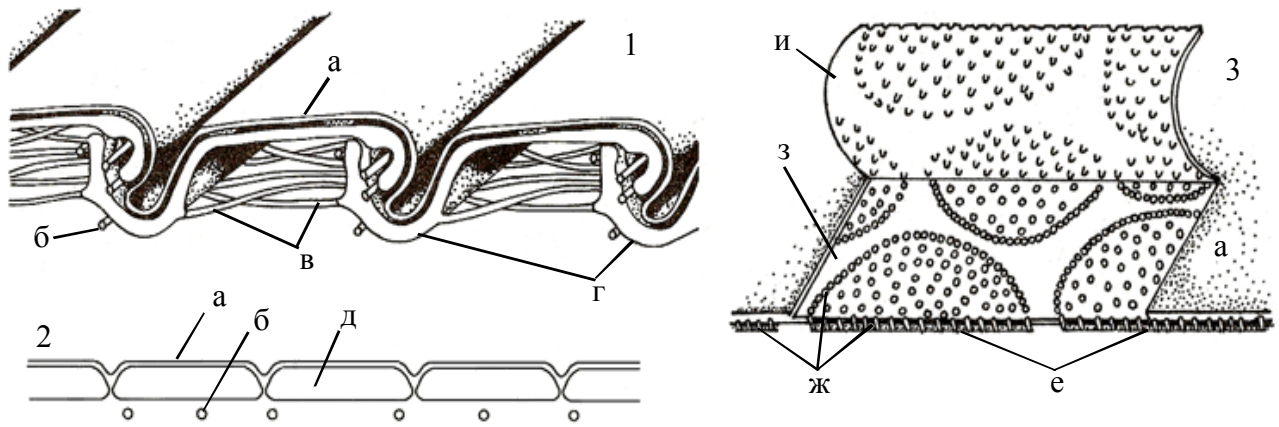


Рис. 25. Схема строения клеточных покровов: 1 - пелликула; 2 - амфиесма; 3 - перипласт. а - плазмалемма; б - микротрубочки; в - микрофиламенты, связывающие белковые полосы; г - белковые полосы; д - альвеола; е - перипластне пластинки; ж - внутримембранные частицы; з - внутренняя поверхность плазмалеммы; и - наружная поверхность плазмалеммы

сети. В зависимости от толщины и эластичности пелликулы форма тела клетки может быть постоянной или в различной степени изменяться (Эвгленовые водоросли, рис. 25, 1).

**Амфиесма.** Состоит из плазмалеммы и расположенных под ней системы уплощённых везикул – альвеол, под которыми лежит слой микротрубочек (рис. 25, 2). Везикулы могут располагаться на расстоянии друг от друга или быть плотно сомкнутыми. У многих видов Динофитовых в везикулах содержатся целлюлозные пластинки, тогда амфиесма называется текой, или панцирем.

**Перипласт.** Характерен для Кристофитовых водорослей, состоит из мплазмалеммы и расположенного над и под ней белкового компонента. Эти слои часто состоят из шестиугольных белковых пластинок, а сверху могут располагаться семиугольные розеточные органические чешуйки (рис. 25, 3).

**Наружный панцирь.** Характерен для Диатомовых водорослей, формируется кнаружи от плазмалеммы и состоит из аморфного кремнезёма, помимо которого в состав панциря входят органические соединения, железо, алюминий, магний. Панцирь изнутри и снаружи покрыт тонким органическим слоем, состоящим из пектиновых веществ, имеет систему альвеол, швов, узелков.

**Гликопротеиновая оболочка.** Формируется у Хламидомонадовых водорослей, в ней отсутствует целлюлоза, она состоит из белков, соединённых с углеводами – галактозой, арабинозой, маннозой и глюкозой.

**Целлюлозная оболочка.** Структурным компонентом клеточной стенки является целлюлоза, собранная в волокна, расположенные рядами параллельно плазмалемме и связанные между собой поперечными мостиками. Такой каркас погружён в матрикс, состоящий из пектина, гемицеллюлозы и других веществ. Компоненты матрикса синтезируются аппаратом Гольджи, а затем изливаются в оболочку. Микрофибриллы целлюлозы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы с помощью особых белковых комплексов, содержащих фермент целлюлозосинтетазу. Эти комплексы встроены в плазмалемму, и двигаясь в её плоскости, оставляют после себя синтезированную

микрофибриллу.

**Организация хроматофоров.** Фотосинтезирующие органоиды низших растений носят название хроматофоров и отличаются большим разнообразием по форме и внутренней организации. В большинстве случаев они занимают постенное положение (париетальные хроматофоры) и могут быть: чашевидными (Хламидомонада); в виде кольца или неполного цилиндра, опоясывающего цитоплазму (Улотрикс); в виде полого цилиндра, пронизанного многочисленными отверстиями (Эдогониум); одной или многих спиральных лент (Спирогира); одной или двух крупных париетальных пластинок (Пиннулярия). У многих водорослей хроматофоры многочисленные и имеют вид зёрен или дисков, расположенных в постенной цитоплазме (разные отделы водорослей). Реже хроматофор занимает в клетке центральное положение, в этом случае он состоит из массивного центра и многочисленных отходящих от него лопастей или гребней (звёздчатые хроматофоры). Такие хроматофоры наблюдаются у большинства Десмидиевых водорослей.

Субмикроскопическое строение хроматофоров принципиально отличается у разных систематических групп водорослей. Как и хлоропласты, они имеют двойную внешнюю мембрану (Зелёные и Красные водоросли). У некоторых водорослей мембрана тройная (Пирофитовые и Эвгленовые). Также встречаются четырехмембранные хроматофоры. Две наружные мембраны у таких хроматофоров являются хлоропластной эндоплазматической сетью, наружная мембрана которой переходит в наружную мембрану ядра (Золотистые, Жёлто-зелёные, Диатомовые и Бурые водоросли). Между второй и третьей мембранами располагается перипластидное пространство, которое может содержать систему тубул, эукариотные рибосомы, а у некоторых водорослей – нуклеоморфу (редуцированное ядро). Внутреннее содержимое представлено белковым матриксом, в который погружены тилакоиды - окружённые одной мембраной плоские диски, заполненные фотосинтезирующими пигментами. В тилакоидные мембраны встроены пигментные системы и переносчики электронов, с тилакоидами связана световая фаза фотосинтеза, а темновая происходит в строме хроматофора. Кроме того, в матриксе находятся рассеянные рибосомы, фибриллы ДНК, липидные гранулы и особые включения - пиреноиды. Пиреноид – дифференцированная область внутри хроматофора, которая плотнее окружающей стромы и в которую заходят или не заходят тилакоиды. Вокруг пиреноида откладываются запасные продукты, он содержит фермент Рубиско (рибулёзо-1,5-бисфосфаткарбоксилазоксигеназу), который фиксирует двуокись углерода. Различают четыре типа организации хроматофоров:

1. Одноламеллярные - тилакоиды расположены в матриксе поодиночке, хлоропластная ЭПС отсутствует (Красные водоросли, рис. 26, 1);
2. Двухламеллярные - тилакоиды парные, образуют ламеллы, в которых между тилакоидами имеется пространство, занятое матриксом. Хроматофор окружён хлоропластной ЭПС (Криптофитовые водоросли, рис. 26, 2);
3. Трёхламеллярные – тилакоиды расположены в матриксе по три, имеется



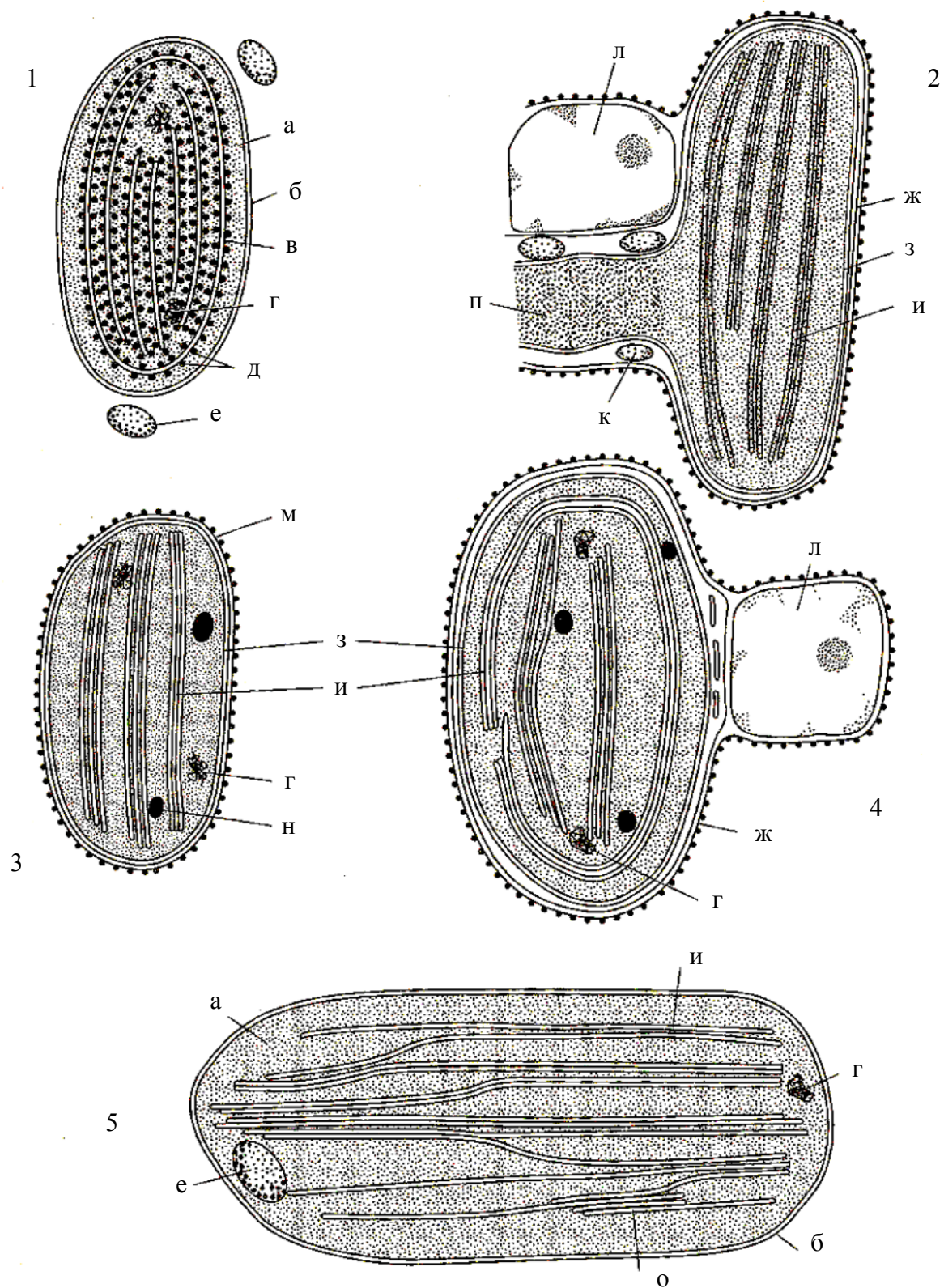


Рис. 26. Схема строения хромотофоров у эукариотических водорослей: 1 - тилакоиды расположены по одному, отсутствует хлоропластная ЭПС; 2 - ламеллы двухтилакоидные, две мембраны хлоропластерей ЭПС; 3 - трёхтилакоидные ламеллы, одна мембрана хлоропластной ЭПС; 4 - трёхтилакоидные ламеллы, две мембраны хлоропластной ЭПС; 5 - многотилакоидные ламеллы, нет хлоропластной ЭПС. а - рибосомы; б - оболочка хромотофора; в - опоясывающий тилакоид; г - ДНК; д - фикобилизомы; е - крахмал; ж - две мембраны хлоропластной ЭПС; з - две мембраны оболочки хромотофора; и - ламелла; к - запасной продукт; л - ядро; м - одна мембрана хлоропластной ЭПС; н - липид; о - грана; п - пиреноид

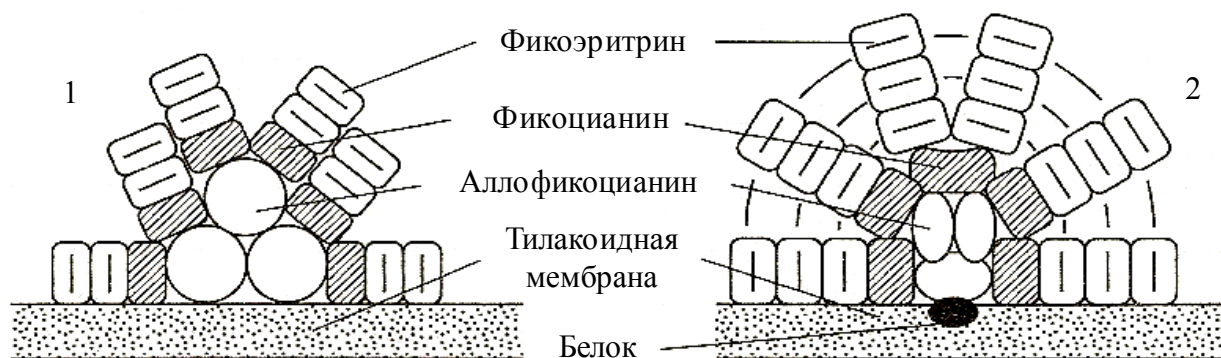


Рис. 27. Строение фикобилисом: 1 - полудисковидный тип; 2 - полусферический тип

одна мембрана хлоропластной ЭПС (Динофитовые, Эвгленовые, рис. 26,3). У других водорослей (Золотистые, Жёлто-зелёные, Диатомовые, Бурые) имеются две мембраны хлоропластной ЭПС (рис. 26, 4). Часто у этих водорослей в хроматофорах встречаются так называемые опоясывающие тилакоиды, идущие параллельно оболочке и окружающие остальные тилакоиды;

4. Грановые - ламеллы состоят из многих тилакоидов, плотно прижатых друг к другу, не имеющих между собой пространства, заполненного матриксом (Зелёные водоросли, рис. 26, 5).

Монадные клетки обычно имеют светочувствительный глазок - стигму, при помощи которого осуществляется положительный фототаксис. У Эвгленовых водорослей стигма находится вне хроматофора.

Фотосинтезирующие структуры Сине-зелёных водорослей имеют принципиально иную организацию и не носят названия хроматофоров. Они представлены одиночными тилакоидами, погружёнными в цитоплазму клетки, содержащие основной фотосинтезирующий пигмент - хлорофилл. На поверхности тилакоидов находятся сферические образования - фикобилисомы - содержащие вспомогательные фотосинтезирующие пигменты синего цвета (рис. 27)

**Фотосинтезирующие пигменты.** Хлорофилл у растений существует в четырёх формах: *a*, *b*, *c*, *d*. У представителей всех классов имеется хлорофилл *a*. У Сине-зелёных водорослей имеется только эта форма хлорофилла, все же эукариотические водоросли в составе фотосинтезирующих пигментов имеют кроме *a* обязательно еще одну дополнительную форму. Помимо фотосинтезирующих пигментов в состав хроматофоров входят также фотореактивные (уменьшающие повреждающее действие УФ-излучения), среди которых наиболее распространёнными являются ксантофиллы - природные пигменты из группы каротиноидов. Каротиноиды используют непоглощённую хлорофиллом часть видимого спектра и выполняют защитную функцию, предотвращая распад хлорофилла под действием молекулярного кислорода. Комбинации разных пигментов определяют разный химизм фотосинтеза, разный состав запасных веществ, состав клеточных оболочек, процесс обмена веществ и многое другое, в том числе и окраску тела растений. По набору фотосинтезирующих и фотореактивных пигментов выделяют четыре группы



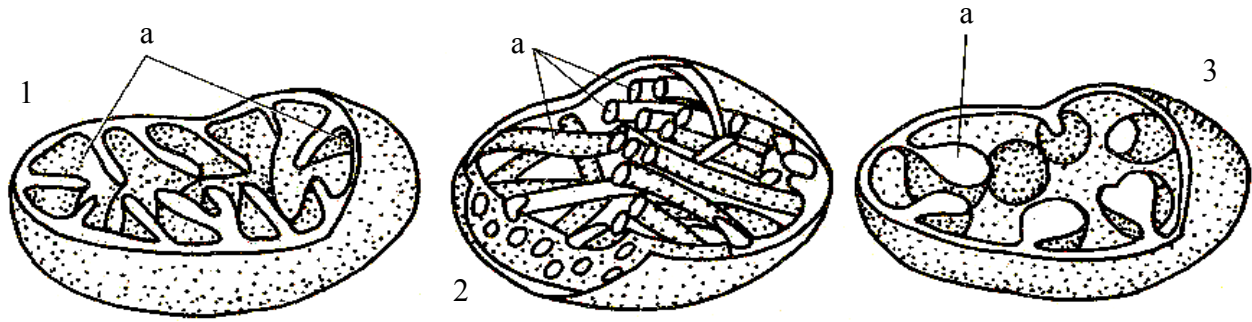


Рис. 28. Схема строения митохондрий с различными типами крист: 1 - пластинчатые; 2 - трубчатые; 3 - дисковидные. а - криста.

водорослей, характеризующихся следующим образом:

Сине-зелёные - хлорофилл *a*; каротиноиды -  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\epsilon$ -каротины; ксантофиллы - эхинеон, зеаксантин, криптоксантин и др.; билипротеины - фикоцианин, фикоэритрин и аллофикоцианин (синие пигменты).

Красные - хлорофиллы *a* и *d*; каротиноиды -  $\beta$ -каротин, зеаксантин, антераксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин; пигменты-фикобилины - фикоциан, фикоэритрин, аллофикоцианин.

Бурые - хлорофиллы *a* и *c*; каротиноиды -  $\beta$ -каротин, фукоксантин, диатоксантин, диадиноксантин, лютеин, виолаксантин.

Зеленые - хлорофиллы *a* и *b*; каротиноиды -  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротин, антераксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин.

Все высшие растения в своих клетках имеют весь набор пигментов, свойственный Зеленым водорослям, и характеризуются одинаковым с ними химизмом фотосинтеза и общим обменом веществ. Кроме того, строение хлоропластов высших растений и хроматофоров Зелёных водорослей имеет сходное строение, в них тилакоиды образуют систему гран.

**Митохондрии.** В клетках водорослей эти органоиды значительно более разнообразны по форме и строению в сравнении с митохондриями высших растений. Они могут быть округлыми, нитевидными, удлинёнными, в виде сети неправильных очертаний. Их форма может варьировать в одной и той же клетке на разных стадиях онтогенеза. Внутренняя мембрана митохондрий образует кристы разной формы – дисковидные (в виде теннисных ракеток), трубчатые и пластинчатые (рис. 28). Матрикс митохондрий содержит рибосомы и митохондриальную ДНК. Наиболее примитивными считаются дисковидные кристы.

**Запасные питательные вещества.** Представители разных отделов водорослей накапливают разные запасные питательные вещества. Скопления полисахаридов имеют вид зёрен и у большинства водорослей откладываются вне хроматофора. Только у Зелёных водорослей, как и у высших растений, крахмал запасается внутри хлоропласта.

Сине-зелёные водоросли накапливают гликопротеид, похожий на гликоген,  $\alpha$ -глюканы (цианофицированный крахмал) и волютин - вещество белкового

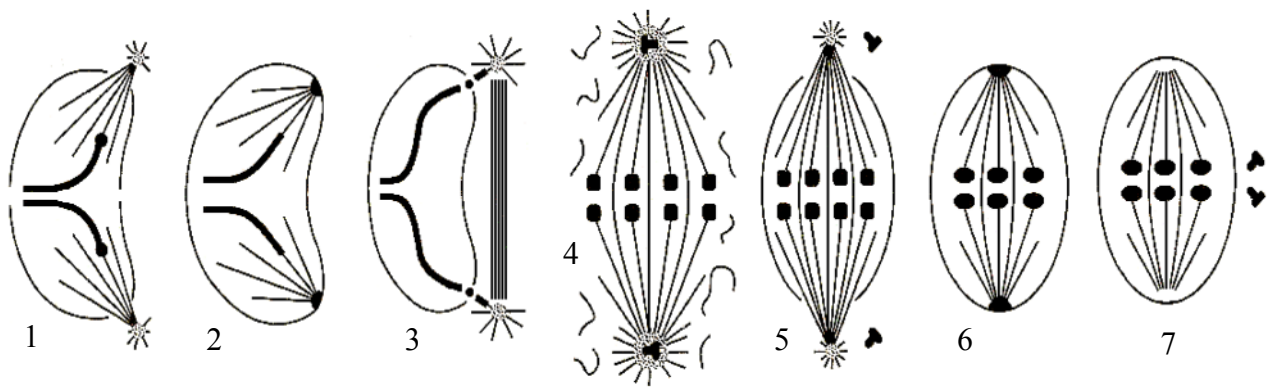


Рис. 29. Схема основных типов митоза у водорослей: 1 - закрытый внеядерный плевромитоз; 2 - закрытый внутриядерный плевромитоз; 3 - полуоткрытый плевромитоз; 4 - открытый ортомитоз; 5 - полуоткрытый ортомитоз; 6 - закрытый ортомитоз; 7 - метацентрический митоз.

происхождения. Соединения азота запасаются в виде цианофициновых гранул, состоящих из аминокислот аргинина и аспарагина.

Красные водоросли накапливают багрянквый крахмал, близкий к амилопектину и гликогену.

Группа водорослей с бурыми пигментами накапливают: Золотистые водоросли - лейкозин, имеющий углеводную природу; Диатомовые водоросли - жиры в виде капелек различной величины, а также волютин; Бурые водоросли - углеводы ламинарин и манит, в небольших количествах жир; Жёлто-зелёные - жиры.

Зелёные и Харовые накапливают крахмал, реже жиры, Эвгленовые - парамилон, производное глюкозы.

**Митоз.** У разных групп водорослей митоз протекает по-разному. Различают закрытый, полуоткрытый и открытый митозы (рис. 29). При закрытом митозе расхождение хромосом происходит без нарушения ядерной оболочки. При полузакрытом ядерная оболочка сохраняется в течение всего митоза, за исключение полярных зон ядра. При открытом митозе ядерная оболочка исчезает в профазе.

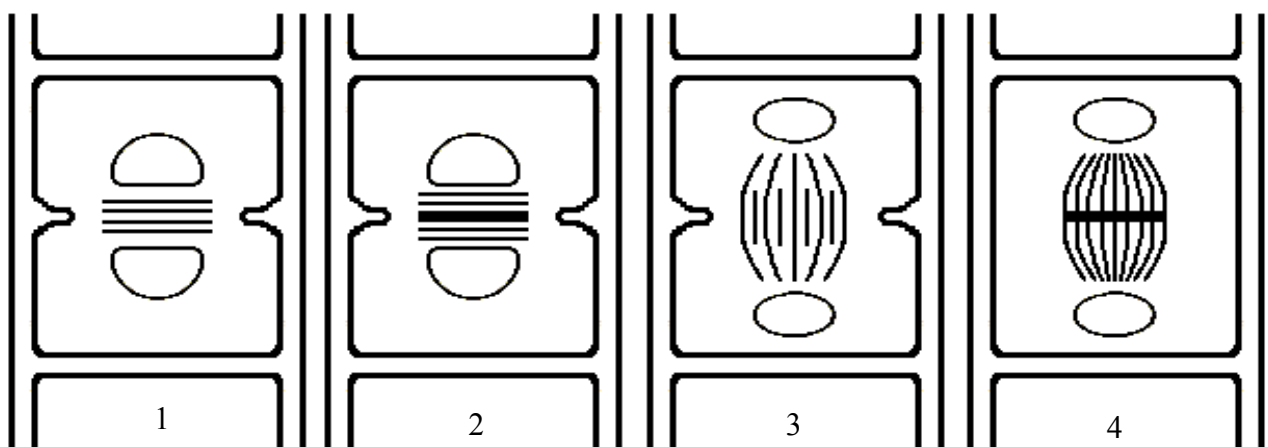


Рис. 30. Цитокинез у водорослей: 1 - образование кольцевой борозды деления и фикопласта; 2 - образование клеточной пластинки с участием фикопласта; 3 - образование кольцевой борозды деления с участием фрагмопласта; 4 - образование клеточной пластинки с участием фрагмопласта

В зависимости от формы митотического веретена выделяют плевромитоз и ортомитоз. При плевромитозе в метафазе не образуется экваториальной пластинки и веретено представлено двумя полуверетенами, расположенными под углом друг к другу вне или внутри ядра. При ортомитозе в метафазе хромосомы становятся по экватору двухполюсного веретена. Особый тип ортомитоза встречается у Требуксиевых водорослей – метацентрический, когда центриоли во время метафазы расположены в области метафазной пластинки, а не на полюсах веретена.

**Цитокинез.** После образования двух ядер цитоплазма клетки делится путём образования борозды деления, или клеточной пластинки, по экватору клетки. Борозда деления начинается от внутреннего слоя клеточной оболочки и охватывает кольцом всю клетку. При таком впячивании диктиосомные везикулы (пузырьки) могут сливаться с плазмалеммой, образуя новую поперечную перегородку. В образовании перегородки участвует фикопласт или фрагмопласт.

Фикопласт – система микротрубочек, расположенных параллельно образующейся перегородке. Клетка может делиться либо путём перешнуровывания (Хламидомонада, рис. 30, 1), либо путём образования клеточной пластинки (Фричиелла, рис. 30,2). Диктиосомные везикулы сливаются между фикопластными микротрубочками, формируя новую поперечную перегородку.

Фрагмопласт – система микротрубочек, расположенных перпендикулярно к образующейся перегородке. Между межполюсными микротрубочками на месте перегородки располагаются везикулы, формирующиеся диктиосомами и содержащие компоненты новой клеточной стенки. Клетка может делиться либо центростремительно (от периферии к центру, рис. 30, 3) с образованием кольцевой борозды деления, либо центробежно (от центра к периферии, рис. 30, 4) за счёт образования клеточной пластинки. В последнем случае в местах перегородки, где находились микротрубочки, формируются плазмодесмы.

**Жгутики.** Жгутики эукариотических водорослей имеют единый план строения (рис. 31). Жгутик состоит из наружной и внутренней частей. Наружная часть жгутика покрыта элементарной мембраной, являющейся непосредственным продолжением цитоплазматической мембраны. В ней различают три зоны - кончик, главный стержень и переходная зона. Внутренняя часть состоит из основания (базального тела) и корней. Внутри жгутика находится белковый матрикс, в который погружена система микротрубочек, состоящих из сократительного белка тубулина. Наиболее продолжительная по длине часть жгутика - стержень (ундулиподия) - имеет 9 пар (дублетов) микротрубочек, расположенных кольцом, и одну центральную пару - структура (9-9)+2, эта система носит название аксонемы. Каждый боковой дублет образован А- и В-микротрубочками, А-трубочка каждого дублета имеет два коротких боковых выроста ("руки"), обращённых к трубочке В. Центральный дублет обычно заключён в общий чехол. Дублеты соединены между собой белковыми мостиками - интердублетными соединениями (периферические дублеты между

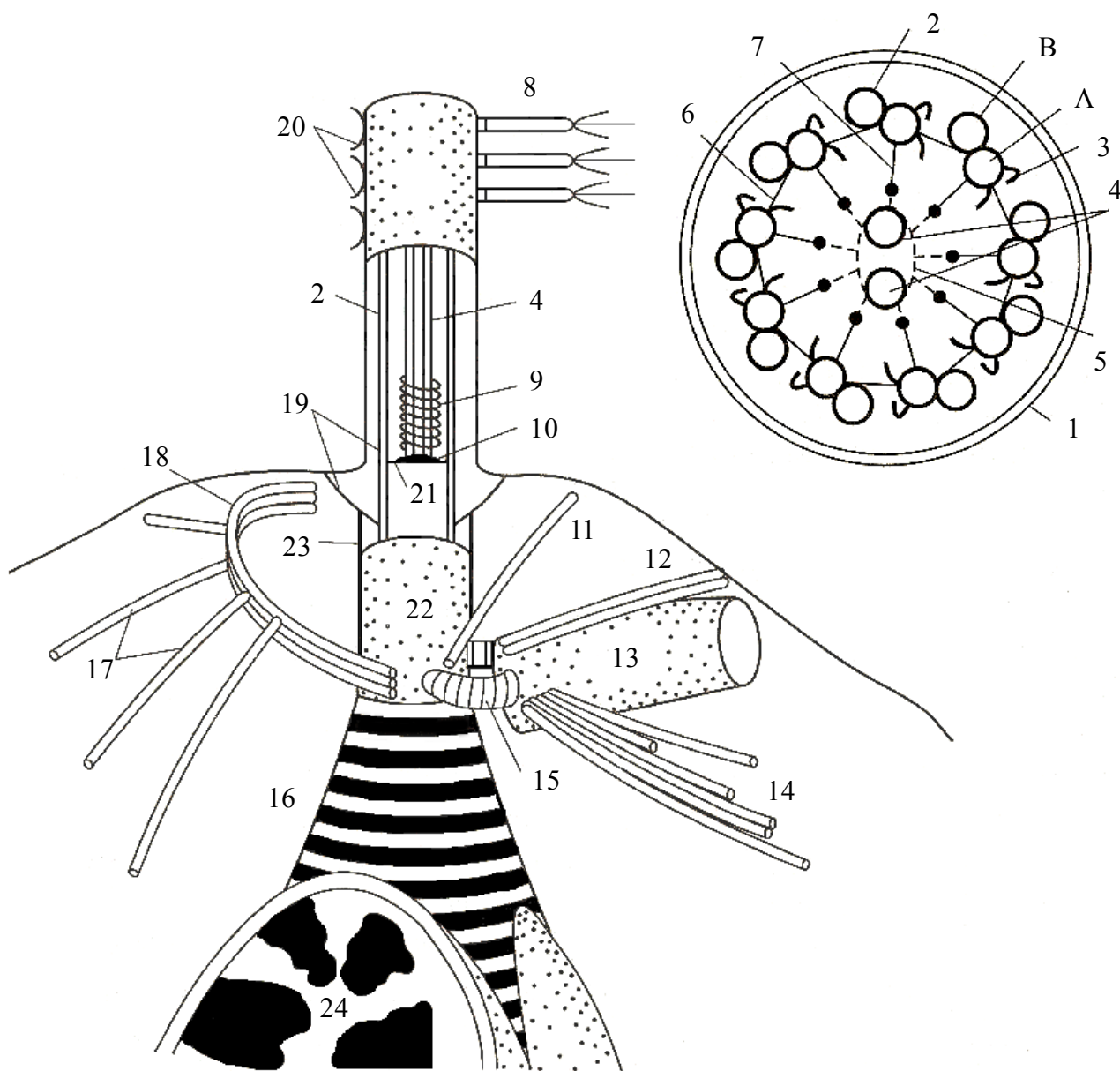


Рис. 31. Поперечный разрез через ундулиподию и обобщённая схема строения жгутикового аппарата: 1 - плазматическая мембрана; 2 - наружные дублеты, образованные А и В микротрубочками; 3 - боковые ручки; 4 - центральные микротрубочки; 5 - центральный футляр; 6 - мостики между периферическими трубками; 7 - радиальные спицы; 8 - трёхчленные трубчатые мастигонемы; 9 - переходная спираль; 10 - аксосома; 11,12,14 - микротрубочковые корешки; 13 - безжгутиковая кинетосома; 15 - фибриллярный мостик между кинетосомами; 16 - ризопласт; 17 - вторичные микротрубочки; 18 - ребристый корешок; 19 - переходные фибриллы; 20 - жгутиковые чешуйки; 21 - поперечная пластинка; 22 - жгутиковая кинетосома; 23 - триплеты микротрубочек кинетосом; 24 - ядро

собой), и спицами (периферические дублеты с центральным). В кончике по мере продвижения к его вершине постепенно периферические дублеты теряют материал и количество микротрубочек сокращается, до самой вершины простирается только центральный дублет (акронема). В переходной зоне образуется перетяжка, мембрана вплотную подходит к периферическим дублетам, здесь образуется базальный диск, в котором оканчиваются микротрубочки центрального дублета, а периферические дублеты продолжают дальше, где к

ним добавляются дополнительные микротрубочки и образуются триплеты базального тела (кинетосомы). Девять триплетов кинетосомы соединяются тонкими белковыми нитями между А- и С-трубочками соседних триплетов. Базальные тела парных жгутиков соединяются между собой так называемым "полосатым корнем", относительно друг друга могут располагаться параллельно, под острым или прямым углом, а также антипараллельно (под углом 180°). Базальные тела у ряда водорослей могут принимать участие в делении ядра, становясь центрами организации микротрубочек. От кинетосом отходят корни, образованные тетраплетами микротрубочек. Корни простираются в клетку под цитоплазматической мембраной и закрепляют жгутик в теле клетки.

У некоторых водорослей (Примнезиофитовые) имеется гаптонема – тонкий короткий вырост между двумя жгутиками. Внутри гаптонемы находится лента из 6-8 микротрубочек, которая окружена каналом гладкой ЭПС. Микротрубочки гаптонемы отходят от одной из кинетосом и могут рассматриваться как один из микротрубочковых корешков. С другой стороны, у гаптонемы найдены собственные фибриллярные корешки.

Жгутик осуществляет колебательные движения за счёт асинхронного сокращения микротрубочек и клетка движется в толще воды.

У большинства водорослей жгутики парные. Различают пять типов организации жгутикового аппарата по строению и местоположению жгутиков:

1. Изоконтные, изоморфные, терминальные жгутики - одинаковой длины и формы, располагаются на верхнем полюсе клетки (Зелёные, Харовые водоросли);

2. Гетероконтные, изоморфные, терминальные жгутики - разной длины, одинаковой формы, располагаются на верхнем полюсе клетки (Золотистые, Эвгленовые водоросли);

3. Гетероконтные, гетероморфные, ламинальные жгутики - разной длины, разной формы (гладкий и перистый), располагаются сбоку клетки;

4. Стефаноконтные жгутики - многочисленные жгутики, расположенные на верхушке клетки или по всей поверхности (разные отделы водорослей);

5. Жгутики отсутствуют (Сине-зелёные и Красные водоросли).

Жгутики могут быть гладкими или покрытыми образованиями – чешуйками, простыми волосками и мастигонемами.

Чешуйки могут покрывать жгутики в один или несколько слоёв, они бывают разной формы и размеров.

Простые волоски состоят из гликопротеинов. Это тонкие нити, отходящие от поверхности жгутика.

Мастигонемы бывают трубчатыми и нетрубчатыми, они состоят из белков и гликопротеидов. Трубчатые подразделяются на три типа:

- трёхчастные, имеющие гликопротеиновую природу. Они состоят из короткой базальной части, длинного полого стержня и верхней части, состоящей из одного или нескольких филаментов;

- четырёхчленные, полисахаридной природы. Состоят из базального закоривающего филамента, толстой трубчатой части, части из мелких

субъединиц и терминального филамента, который может отсутствовать. Такие мастигонемы расположены с двух сторон на ундулиподии.

- двухчастные, природа которых не установлена. Состоят из трубчатой части и одного или двух тонких терминальных волосков. Располагаются или в два супротивных ряда на длинном жгутике, или в один ряд на коротком, или в один ряд на обоих.

**Типы полового процесса.** Половым процессом является процесс слияния двух гамет с образованием зиготы и изменением ядерной фазы с гаплоидной на диплоидную (гаметы содержат гаплоидный набор хромосом  $n$ , зигота - диплоидный  $2n$ ). Гаметы формируются или в обычных недифференцированных клетках, или в специализированных - гаметангиях. Различают пять типов полового процесса:

1. Хологамия - слияние двух одинаковых неподвижных (безжгутиковых) гамет.

2. Изогамия - слияние двух одинаковых подвижных гамет. Среди хологамных и изогамных водорослей существуют гомоталлические виды, у которых слияние происходит между гаметами одного таллома, и гетероталлические, у которых слияние возможно только между гаметами разных особей. Такие гаметы обозначаются знаками "+" и "-".

3. Гетерогамия (анизогамия) - слияние двух подвижных гамет, из которых одна крупная, менее подвижная - женская, вторая - мелкая, более подвижная - мужская;

4. Оогамия - слияние крупной неподвижной гаметы - яйцеклетки и мелкой подвижной - сперматозоида. У водорослей с таким типом полового процесса образуются специализированные гаметангии - оогонии, в которых формируется яйцеклетка, и антеридии, образующие сперматозоиды. Эти органы одноклеточные, за исключением Харовых водорослей, у которых гаметангии многоклеточные.

5. Конъюгация - слияние содержимого двух вегетативных недифференцированных на гаметы клеток, физиологически исполняющих функцию гамет.

Хологамия, изогамия и гетерогамия осуществляются в толще воды вне организма водоросли. Оогамия обычно происходит внутри оогония и образующаяся зигота защищена его стенкой от внешних воздействий (кроме некоторых Бурых водорослей, у которых оогамия происходит в толще воды). Конъюгация протекает под клеточной оболочкой, когда содержимое одной клетки переливается в другую, или слияние происходит в специальном образовании - конъюгационном канале, формирующимся между клетками.

Во всех случаях образующаяся зигота содержит одно копуляционное диплоидное ядро. Чаще всего она окружается толстой оболочкой, переполняется запасными веществами и растворимыми в жирах пигментом кирпично-красного цвета - астаксантином (гематохромом). Затем она прорастает сразу, или после более или менее длительного периода покоя.

**Типы циклов развития.** Циклом развития называется процесс смены

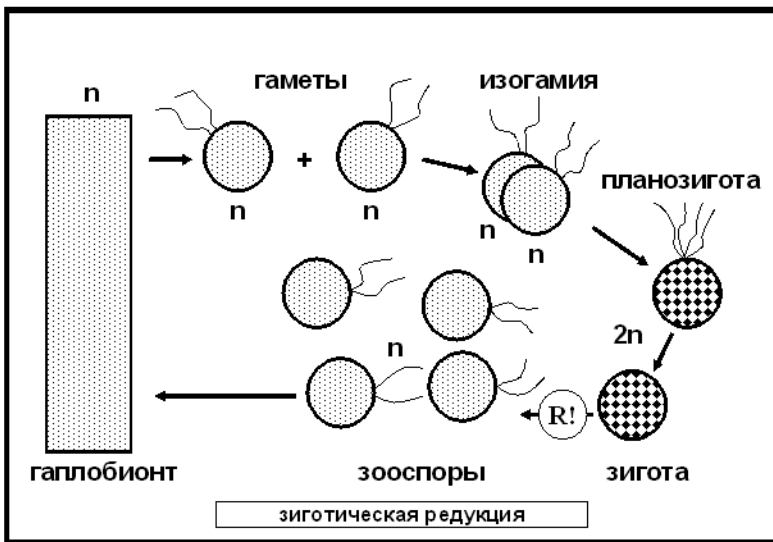


Рис. 32. Схема гаплонтного цикла развития

функция гаметофита - образование гамет, участвующих в половом процессе, а спорофита - образование спор, участвующих в расселении (распространении) вида. Гаметы образуются в обычных вегетативных клетках или специализированных гаметаангиях путём митоза. Споры образуются также в обычных или специализированных клетках - спорангиях путём мейоза, реже споры бывают диплоидными (при самовозобновляющихся спорофитах).

У водорослей насчитывают четыре типа циклов развития:

1. Гаплонтный. Взрослый организм гаплоидный, диплоидна только зигота, таким образом спорофит отсутствует. Мейоз происходит в зиготе после её образования - з и г о т и ч е с к а я редукция (рис. 32);

2. Диплонтный. Взрослый организм диплоидный, гаплоидны только гаметы, гаметофит отсутствует. Мейоз происходит при образовании гамет - г а м е т и ч е с к а я редукция (рис. 33);

3. Антитетический. Взрослый организм представлен двумя генерациями - гаметофитом и спорофитом, меняющим друг друга в цикле развития. Обе генерации могут быть морфологически совершенно сходными, в этом случае говорят об изоморфной смене генераций, или резко отличаться друг от друга по размерам и форме - гетероморфная смена генераций. Мейоз происходит на спорофите при образовании спор - с п о р и ч е с к а я редукция (рис. 34);

4. Диббионтический. Взрослый организм

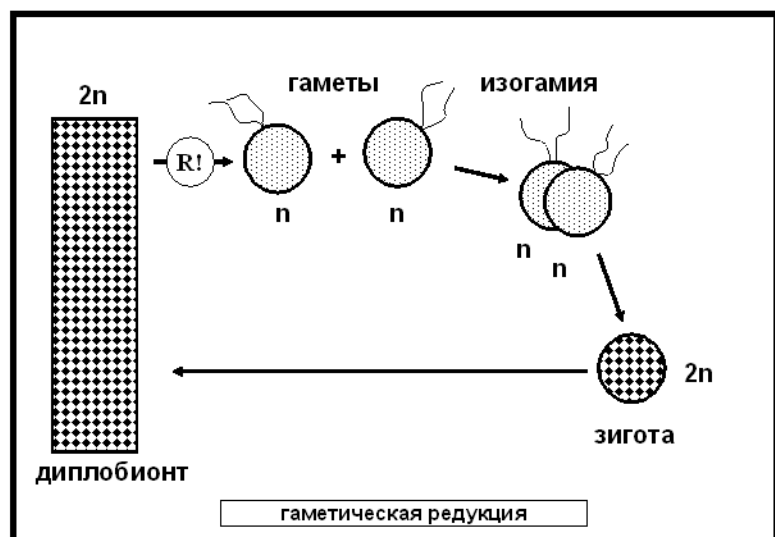


Рис. 33. Схема диплонтного цикла развития



диплоидный. В его верхней части происходит редукционное деление и образуется гаплоидная ткань, являющаяся гаметофитом, формирующим гаметы - с о м а т и ч е с к а я редукция (рис. 35).

### Экологические группы.

Подавляющее большинство водорослей живут в воде. Но многие из них при наличии периодического увлажнения живут на суше и являются обитателями камней и скал, коры деревьев, почвы, снегов и льдов, известковых субстратов и др.

Обитающие в водоёмах водоросли делятся на три экологические группы - планктон, нейстон и бентос.

Планктонные водоросли обитают в толще воды и составляют фитопланктон. Они представлены преимущественно микро-скопическими одноклеточными, колониальными или ценобиальными организмами. Планктонные водоросли обычно имеют приспособления для нахождения во взвешенном состоянии. У одних это различного рода выросты и придатки тела - шипы, щетинки, роговидные отростки, перепонки и т.п. Другие накапливают капли жира, образуют газовые вакуоли.

Нейстонные водоросли обитают на поверхности воды в зоне поверхностной плёнки, причём одни из них находятся над плёнкой (эпинеuston), другие под плёнкой (гипонейстон). У некоторых видов существуют приспособления для существования на поверхности воды - слизистые колпачки, удерживающие их на поверхностной плёнке.

Бентосные водоросли обитают на дне водоёма. Они прикреплены ко дну или подводным предметам, или свободно лежат на дне. В отличие от планктонных и нейстонных, бентосные водоросли представлены как микроскопическими, так и макроскопическими организмами, последние часто бывают крупных размеров.

Многие водоросли

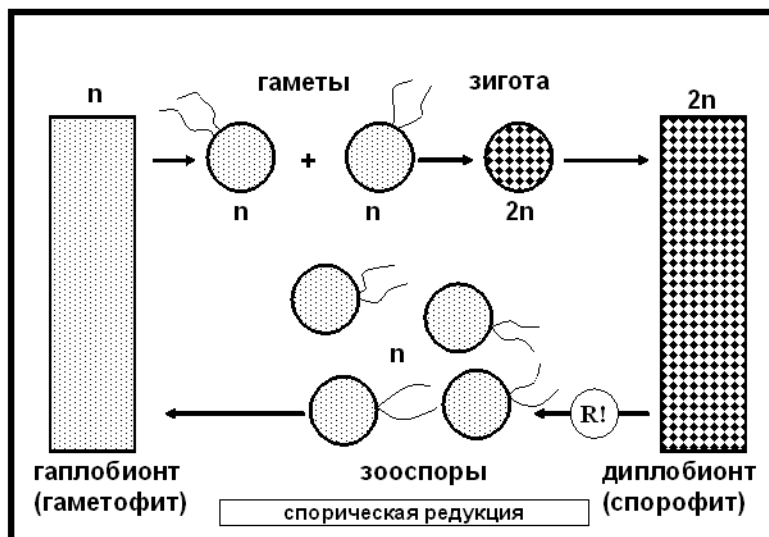


Рис. 34. Схема антителического цикла развития

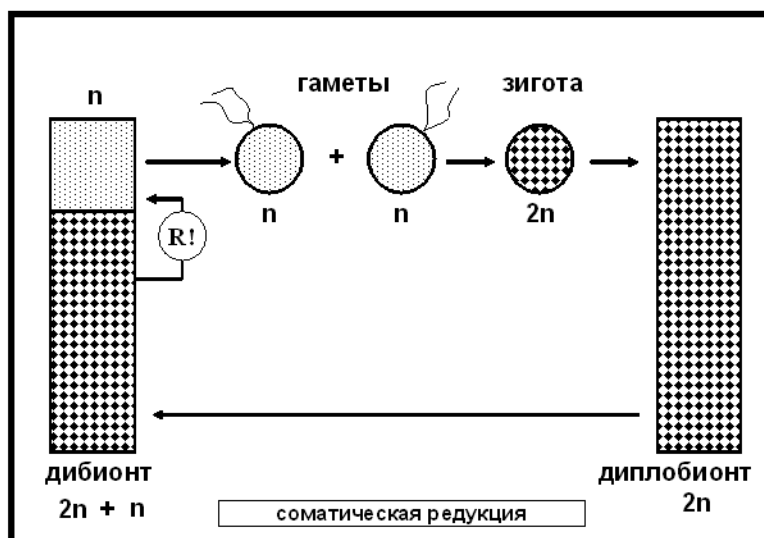


Рис. 35. Схема дибонтического цикла развития



способны обитать в экстремальных условиях – в горячих источниках, на льдах и снежниках, в солёных водоёмах.

Типичными обитателями горячих источников являются Сине-зелёные водоросли, в меньшей степени Диатомовые и некоторые Зелёные и Красные. Они вегетируют при температурах 35-52° С, а иногда до 80° и выше.

Холодолобивые водоросли способны развиваться на поверхности льда и снега. Они активно размножаются в талой воде при температуре 0° С. Известно более 100 видов таких водорослей, из которых подавляющее большинство относится к Зелёным.

Обитающие в солёной воде виды (галобионты) способны вегетировать при повышенной концентрации солей. В некоторых солёных водоёмах доминируют Сине-зелёные водоросли, сплошь покрывая их дно и участвуя в образовании лечебных грязей. Из Зелёных водорослей в водоёмах с концентрацией солей до 285 г/л обитает *Dunaliella*, при массовом развитии окрашивающая такие водоёмы в красный цвет.

Немалое количество водорослей живут на суше. Это аэрофильные водоросли, они поселяются на стволах деревьев, камнях, скалах, на заборах и стенах домов, крышах, в пещерах и т.д. Большинство из них относится к Сине-зелёным и Зелёным водорослям, значительно меньше к Диатомовым и Жёлто-зелёным. На коре деревьев повсеместно распространена зелёная водоросль Трентеполия (*Trentepolia*), образующая хорошо заметный налёт кирпично-красного цвета.

Многие водоросли обитают в почве (эдафотрофные водоросли). Их можно встретить в виде плёнок или общего позеленения на почве, они поселяются в толще почвы. В почвах обнаружено около 2000 видов, относящихся главным образом к Сине-зелёным, Жёлто-зелёным и Диатомовым. Особенностью почвенных водорослей является способность быстро переходить из активного состояния в состояние покоя и наоборот. Интенсивное развитие водорослей в почве возможно в пределах проникновения света. В целинных почвах толщина такого слоя достигает 1 см, в обрабатываемых до 2 см. Но и в толще почвы, куда не проникает свет – до 2,7 м глубины, также обнаружены водоросли.

Есть также небольшая группа литофильных водорослей, поселяющихся на известковом субстрате. Различают сверлящие литофильные водоросли, активно внедряющиеся в каменистый субстрат, и туфообразующие, откладывающие известь вокруг себя. Они встречаются в воде и наземных местообитаниях (Сине-зелёные, Зелёные и Красные водоросли).

Водоросли играют значительную роль в балансе живого вещества. Средняя величина первичной продукции мирового океана составляет 550,2 млрд. т в год, а в общей продукции органического углерода на планете на долю водорослей приходится от 26 до 90%. Важную роль выполняют водоросли в круговороте азота. Подсчитано, что Сине-зелёные водоросли 40-60% фиксированного азота делают доступным для других организмов.

В процессе жизнедеятельности водоросли выделяют кислород и играют большую роль в балансе кислорода на Земле. Они также являются пионерами

заселения бесплодных субстратов, после отмирания формируя первый слой будущей почвы.

Многие водоросли вступают в симбиотические отношения с другими организмами. Во-первых, с грибами, образуя лишайники, во-вторых, с некоторыми беспозвоночными животными, такими как губки, асцидии, рифовые кораллы, фораминиферы и др. Ряд Сине-зелёных водорослей образует ассоциации с высшими растениями.

### **ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ**

Все высшие растения являются многоклеточными организмами, имеющими тканевое устройство тела, которое дифференцировано на органы - корень и побег. Это преимущественно наземные растения, хотя среди них есть группа вторичноводных растений, обитающих в воде. Филогенетически высшие растения связаны с зелёными водорослями: хлоропласты имеют грановую организацию и содержат такой же набор фотосинтезирующих и вспомогательных пигментов, основным запасяющим веществом является крахмал. В связи с выходом на сушу у растений выработались адаптивные структуры, необходимые для обитания в воздушной среде. Этими структурами являются:

1. Первичные покровные ткани с развитой системой устьиц, выполняющие защитную функцию и функцию газообмена и транспирации;
2. Вторичные покровные ткани с развитым пробковым слоем, изолирующие внутреннюю среду растительного организма от внешней;
3. Всасывающие ткани, способные поглощать воду и растворённые в ней минеральные вещества из субстрата или из атмосферы;
4. Проводящие ткани, осуществляющие передвижение растворов по всем тканям и органам растительного организма;
5. Механические ткани, выполняющие опорную функцию;
6. Многоклеточные гаметангии - антеридии и архегонии, последние защищают образовавшуюся зиготу на ранних этапах её развития;
7. Многоклеточные спорангии, во многих случаях имеющие различные механизмы вскрывания и приспособления для разбрасывания спор, а у семенных растений видоизменяющиеся (превращающиеся в семя) и являющиеся единицами распространения вида.

Половой процесс у всех высших растений - оогамия. У споровых растений он осуществляется при наличии воды во внешней среде, в которой активно перемещаются сперматозоиды. У семенных растений половой процесс не зависит от наличия или отсутствия воды во внешней среде, мужские гаметы перемещаются по специальному образованию - пыльцевой трубке с током цитоплазмы, в связи с чем утратили жгутики и получили название "спермии" (кроме беззародышевосеменных растений, у которых мужские гаметы со жгутиками - сперматозоиды). Гаметы высших растений формируются в многоклеточных гаметангиях - антеридиях и архегониях.

Антеридий имеет шарообразную или овальную форму с однослойной

многоклеточной стенкой, заключающей сперматогенную ткань, клетки которой образуют двужгутиковые или многожгутиковые сперматозоиды. У голосеменных и покрытосеменных растений антеридий редуцирован.

Архегоний имеет колбовидную форму и состоит из двух частей - брюшка и шейки. В брюшке располагается крупная яйцеклетка, к ней примыкает брюшная канальцевая клетка. В шейке расположены шейковые клетки, которые ко времени созревания яйцеклетки вместе с шейковой канальцевой клеткой разрушаются, сливаются и формируют слизистый канал для прохождения сперматозидов в брюшко. У многих таксонов шейка выделяет в воду специальные секреты для привлечения сперматозоидов.

У высших растений имеются три типа архегониев:

1. Внутренние, полностью погружённые в ткань гаметофита со слабо дифференцированными от основной ткани стенками. Такой тип архегония свойственен Антоцеротовидным (*Anthocerotopsida*).

2. Наружные, полностью находящиеся на поверхности гаметофита, прикрепляющиеся к нему при помощи более или менее развитой ножки. Брюшко архегония в некоторых случаях покрыто оболочкой из двух слоёв клеток. Такие архегонии имеются у Печёночниковидных и Бриевидных (*Hepaticopsida* и *Bryopsida*).

3. Полупогружённые архегонии, брюшко которых находится в теле гаметофита, а шейка является наружным органом. Развиваются у споровых и голосеменных растений (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Psilotophyta*, *Cycadopsida*, *Ginkgopsida*, *Pinopsida*, *Ephedropsida*).

Всем высшим растениям характерен один тип цикла развития - антитетический с гетероморфной сменой генераций. Эволюция цикла развития высших растений шла в двух направлениях - у Мохообразных в сторону совершенствования гаметофита и редукции спорофита, у всех остальных - в сторону совершенствования спорофита и редукции гаметофита. Наиболее развит гаметофит у листостебельных мхов, наиболее редуцирован - до одной клетки - у цветковых растений.

Общую схему цикла развития высших растений можно представить следующим образом:

Спорофит - бесполое поколение, образует спорангии, в которых путём мейоза формируются гаплоидные споры, находящиеся в тетрадах, которые по созревании распадаются на отдельные споры. Попадая в благоприятные условия, спора прорастает в гаметофит - половое поколение. На гаметофите формируются органы полового размножения - антеридии и архегонии (у разнospоровых растений образуются раздельнополые гаметофиты). Половой процесс проходит при наличии воды (кроме семенных растений). Сперматозоид и яйцеклетка, сливаясь, образуют диплоидную зиготу, из которой вырастет диплоидный спорофит. У растений разных уровней организации имеются особенности циклов развития:

1. У Мохообразных преобладает гаметофит (обоеполый или раздельнополый).

Спорофит развивается на гаметофите (образуется дибрионт). Из споры вырастает протонема, из неё - гаметофит.

2. У равноспоровых растений (Риниеобразные, Плаунообразные, Хвощеобразные и Папоротникообразные) преобладает спорофит, споры одинаковые. Гаметофит экзоспоровый (развивается во внешней среде), в большинстве случаев обоеполюй.

3. У разноспоровых (Плаунообразные и Папоротникообразные) преобладает спорофит, споры разные. Гаметофиты эндоспоровые (развиваются под оболочкой споры), раздельнополюе.

4. У семенных растений преобладает спорофит, споры разные, гаметофиты эндоспоровые, раздельнополюе. Женский гаметофит развивается на спорофите внутри макроспорангия (образуется дибрионт).

**Экологические группы высших растений.** Высшие растения экологически более пластичны, чем низшие. Они приспособлены к самым разнообразным условиям обитания. Различают группы растений по отношению к действию факторов внешней среды - воды, температуры, света, субстрата и др.

По отношению к влажности высшие растения делятся на:

**Ксерофиты** - растения, приспособленные к жизни при дефиците влаги в почве или воздухе. Они имеют различные приспособления к поддержанию водного баланса. У многих ксерофитов листья покрыты плотной кутикулой, способствующей отражению солнечного света. Уменьшению испарения воды способствуют многочисленные трихомы, образующие густой покров над эпидермисом и снижающие транспирацию путём замедления движения воздуха над поверхностью листа и отражения солнечных лучей. Для ксерофитов характерны погружённые устьица, склерификация органов и тканей, редукция листьев и передача функции фотосинтеза стеблю (эфедра, саксаул), образование водозапасающих тканей в стеблях (кактусы - стеблевые суккуленты) или листьях (толстянки - листовые суккуленты). Для многих ксерофильных злаков характерно сворачивание листьев при недостатке влаги. Это осуществляется за счёт моторных клеток, способных изменять объём и уменьшаться при высыхании, при этом лист свёртывается в трубку и устьица оказываются внутри замкнутой полости.

**Мезофиты** - растения, живущие в условиях умеренного увлажнения. Органы и ткани мезофитов имеют типичное строение - устьица располагаются на нижней поверхности листа, кутикула умеренно развита, лист имеет хорошо выраженные столбчатую и губчатую ткани.

**Гигрофиты** - растения, обитающие при повышенной влажности. У этих растений отсутствуют приспособления, направленные на снижение транспирации. Клетки эпидермиса тонкостенны, устьица находятся вровень с поверхностью листа или приподнимаются над ней. Большую испаряющую поверхность создают обширные межклетники и тонкостенные живые волоски.

**Гидрофиты** - растения, приспособленные к жизни в воде, имеющие подводную и надводную части. Различают аэрогидрофиты, имеющие только

плавающие листья (кувшинка, кубышка), устьица которых располагаются на верхней поверхности листа, и собственно гидрофиты, имеющие надводные стебли и воздушные листья. В стеблях, черешках листьев и корневищах хорошо развита аэренхима.

Гидатофиты - полностью погружённые в воду растения. Для них характерны тонкие и рассечённые листья, отсутствие кутикулы, присутствие хлоропластов в эпидермисе, большое количество межклетников, заполненных воздухом, отсутствие механических тканей и редуцированные проводящие ткани.

По отношению к действию света высшие растений подразделяются на гелиофиты (светолюбы) и сциофиты (тенелюбы). У светолюбивых растений палисадный мезофилл состоит из нескольких слоёв клеток, имеющих вытянутую форму. Если нижняя поверхность листа получает достаточно света, то и на ней образуется столбчатая ткань. У тенелюбивых растений палисадный мезофилл состоит из одного слоя клеток, имеющих форму широко раскрытых воронок. Крупные хлоропласты в них располагаются так, что не затеняют друг друга. Губчатый мезофилл также состоит из одного-двух слоёв.

По отношению к субстрату выделяют следующие экологические группы:

Гумусофиты - растения, обитающие на почве. К ним относится большинство растений, образующих сомкнутые фитоценозы (древесные и травянистые).

Петрофиты (литофиты) - растения, произрастающие на камнях, скалах или в их трещинах.

Хасмофиты - растения, обитающие на каменистых и щебнистых осыпях. Способны существовать на подвижных субстратах, образуя длинные, направленные вниз по склону побеги.

Псаммофиты - растения, приспособленные к жизни на песках, способные противостоять выдуванию ветром и выдерживать засыпание песком благодаря наличию у них части листьев предыдущих лет, образованию возле корешков чехлов из сцементированных песчинок. По анатомо-морфологическим признакам являются ксерофитами.

Аргиллофиты - растения, обитающие на глинистых субстратах.

Галофиты - растения, живущие на сильно засоленных субстратах. Обладают высоким осмотическим потенциалом клеточного сока, поскольку поступление воды в растение затруднено вследствие осмотических причин. В связи с этим имеют ксероморфные признаки, некоторые являются суккулентами (солянки, солерос), многие имеют мелкие и жёсткие листья, выделяющие на поверхности кристаллы солей (тамарикс).

Олиготрофы - растения, живущие на бедных минеральными солями субстратах - на сфагновых болотах и пустошах. Обладают специфическими анатомическими и морфологическими признаками, свойственными ксерофитам, в отличие от которых имеют в тканях обширные межклетники, способствующие аэрации и восполняющие недостаток кислорода в болотной почве.

## ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ - *PLANTAE*

Объединяет автотрофные организмы, имеющие хлорофилл и способные к фотосинтезу, в котором донором ионов водорода является вода.

### ПОДЦАРСТВО СИНЕ-ЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕНИЯ - *CYANOPLANTAE*

Прокариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основной - хлорофилл *a*, дополнительные - каротиноиды, фикоцианин, аллофикоцианин, фикоэритрин. Жгутики отсутствуют. Фотосинтезирующие структуры – тилакоиды с фикобилисомами. Продукты запаса – гликоген, волютин, цианофициновые гранулы и др. Половой процесс отсутствует. Некоторые представители способны к анаэробному фотосинтезу без выделения кислорода, при этом в качестве донора электронов они используют сероводород, молекулярный водород, органические соединения. Такие организмы, например, *Oscillatoria limnetica* - факультативно кислородные фототрофы, при достаточном освещении в анаэробных условиях (зимой) использующие в качестве донора электронов сульфид и выделяющие серу, а с обогащением воды кислородом (весной) переходящие к кислородному фотосинтезу.

### ОТДЕЛ СИНЕ-ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ - *CYANOPHYTA*

К этому отделу относятся одноклеточные коккоидные, пальмеллоидные, колониальные, нитчатые и гетеротрихальные водоросли, окрашенные различно в зависимости от сочетания пигментов. Основным фотосинтезирующим пигментом является хлорофилл *a*. Дополнительные пигменты: каротиноиды, синие пигменты фикоцианин и аллофикоцианин, а также красный фикоэритрин.

Клетка имеет типичное для прокариотических организмов строение, то есть лишена ядра. Она состоит из двух частей - протопласта и оболочки (рис. 36).

Протопласт отграничен от клеточной оболочки плазмалеммой и дифференцируется на прозрачную центроплазму и окрашенную периферическую хроматоплазму. Резкой границы между ними нет. В центроплазме локализована ДНК в виде кольцевой хромосомы. Для ДНК характерно отсутствие гистонов, что свойственно всем прокариотическим организмам. В хроматоплазме находятся все остальные компоненты клетки, наибольший объём её занимают фотосинтезирующие структуры - тилакоиды, представляющие собой вытянутые плоские образования, в мембраны которых встроены молекулы хлорофилла и каротиноидов. Добавочные пигменты (фикоцианин, аллофикоцианин и фикоэритрин) локализованы на поверхности мембран в форме гранул -

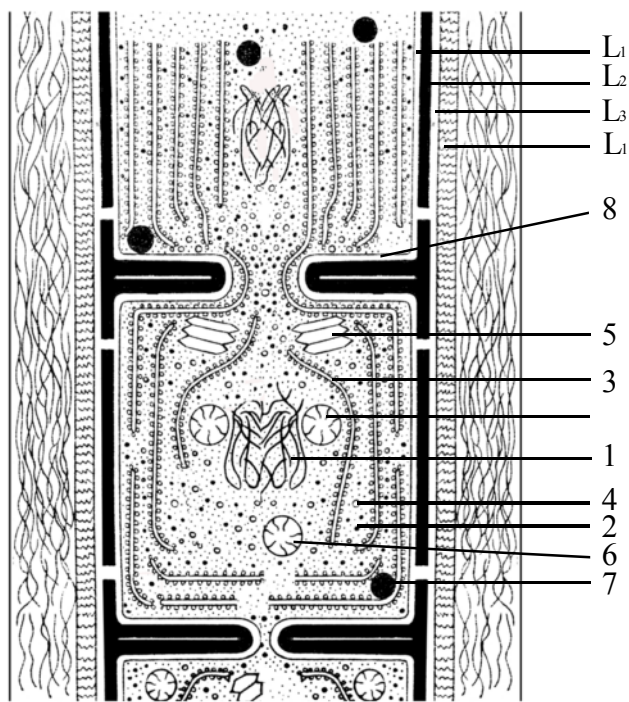


Рис. 36. Схема строения клетки Сине-зелёных водорослей на примере нитчатой водоросли *Lyngbia*: L1 - L4 - слои клеточной стенки; 1 - ДНК; 2 - рибосомы; 3 - тилакоид с фикобилинами; 4 - гликоген; 5 - вакуоль; 6 - цианофициновая гранула; 7 - волютин; 8 - септа.

Клеточная оболочка состоит из четырёх чётко разграниченных слоёв, обозначаемых L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub>. Кнаружи от цитоплазматической мембраны расположен электронно-прозрачный слой L<sub>1</sub>, за которым следует электронно-плотный слой L<sub>2</sub>, состоящий из муреина, определяющего прочность клетки (муреин также является основным компонентом клеточной стенки бактерий, он состоит из сети параллельных полисахаридных цепей, построенных из дисахаридов, связанных многочисленными пептидными поперечными связями). Кнаружи от него располагается электронно-прозрачный слой L<sub>3</sub> и мембраноподобный слой L<sub>4</sub>. Эти слои образованы углеводами и в отличие от слоя L<sub>2</sub> гибкие и пластичные. В клеточной стенке имеются отверстия - поры, через которые содержимое может совершать обмен веществ с внешней средой. У нитчатых форм поры между соседними клетками соединяют их содержимое, здесь соединяются цитоплазматические мембраны и протопласты. Эти цитоплазматические тяжи называются плазмодесмами. Микроскопические поры имеются и в боковых стенках клеток. Считается, что они служат для выделения слизи.

Многие представители Сине-зелёных водорослей поверх клеточной стенки образуют слизистый чехол, у нитчатых форм заключающий всю нить. Слизь предохраняет клетки от высыхания и принимает участие в процессе скользящего движения.

Деление клетки Сине-зелёных водорослей начинается с возникновения

фикобилисом. В хроматоплазме также находятся рибосомы и включения, содержащие продукты запаса - цианофицированный крахмал, близкий по составу к гликогену (волютин), цианофицированные гранулы, содержащие соединения азота, полифосфатные тела (соединения фосфора), карбоксисомы, содержащие фермент Рубиско.

У многих представителей в хроматоплазме встречаются газовые вакуоли, состоящие из тесно упакованных одетых мембранами субъединиц. Они имеют форму полых цилиндрических трубок с коническими колпачками. Мембраны газовых вакуолей отличаются от типичной элементарной мембраны отсутствием липидов, они состоят только из белков.

кольцевой складки в центральной части, образованной цитоплазматической мембраной и внутренними слоями клеточной стенки (L<sub>1</sub> и L<sub>2</sub>). Складка разрастается в центростремительном направлении (от периферии к центру), образуя поперечную перегородку - септу. У нитчатых форм в центре септы остаётся плазмодесма. Перед делением клетки количество ДНК удваивается и после деления распределяется между дочерними клетками.

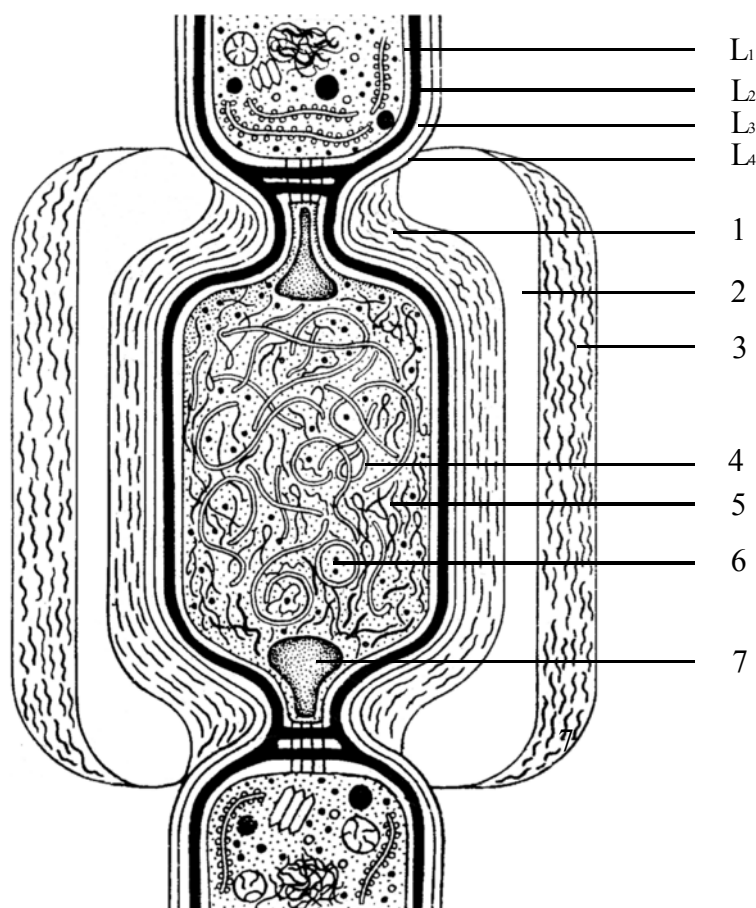
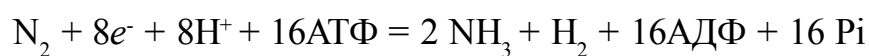


Рис. 37. Схема строения гетероцисты: L<sub>1</sub> - L<sub>4</sub> - слои клеточной стенки; 1 - пластинчатый слой; 2 - гомогенный слой; 3 - фибриллярный слой; 4 - мембрана; 5 - рибосомы; 7 - пробка.

Многие нитчатые формы имеют в составе нитей особые клетки - гетероцисты. Они

значительно крупнее обычных клеток за счёт образования дополнительных слоёв клеточной стенки. Кнаружи от четырёх слоёв L<sub>1</sub> - L<sub>4</sub> развиваются ещё три слоя - пластинчатый, гомогенный и фибриллярный (рис. 37.). Содержимое гетероцисты отличается от содержимого обычной клетки. В ней протопласт не подразделяется на центроплазму и хроматоплазму, нет волютина и цианофицированных гранул. В цитоплазме имеются рибосомы, плотно упакованные мембраны и фибриллы ДНК. С соседними клетками гетероциста общается через поровый канал, имеющий "пробку".

Гетероцисты играют роль в вегетативном размножении - по ним происходит распад нитей на отдельные участки (гормогонии), из которых вырастают новые талломы. В гетероцистах также происходит процесс фиксации атмосферного азота, выражающийся реакцией:



Процесс осуществляется с помощью фермента нитрогеназы, который чувствителен к кислороду и подавляется им. Толстые стенки гетероцисты препятствуют проникновению в неё кислорода из окружающей среды, кислород



и азот попадают сюда из соседних клеток через микроплазмодесмы. В гетероцистах отсутствует фотосистема II, включая фикобилисомы, поэтому при фотоллизе воды кислород не образуется, в то же время функционирует фотосистема I, и энергия света запасается в форме АТФ, которая используется затем для восстановления азота. Некоторые Сине-зелёные водоросли способны к фиксации атмосферного азота и без гетероцист. У таких организмов днём происходит фотосинтез, а ночью – фиксация азота.

Для перенесения неблагоприятных условий многие Сине-зелёные водоросли образуют споры - акинеты. Это более крупные клетки, чем обычные вегетативные. При их образовании утолщается муреиновый слой L<sub>2</sub> и образуется толстая обвёртка, изолирующая клетки друг от друга. В зрелых спорах большое количество запасных питательных веществ, особенно цианофициновых гранул. Споры могут выдерживать длительное высыхание (гербарные образцы *Nostoc* проросли более чем через 100 лет после сбора), каждая прорастает в новую особь, освобождающуюся через разрыв обвёртки.

Половой процесс у сине-зелёных водорослей отсутствует. Размножение осуществляется путём деления клетки пополам, у некоторых - посредством мелких клеток - гонидий, образующихся внутри материнской клетки - эндоспор, или отшнуровывающихся от верхушки материнской клетки - экзоспор. Подавляющее большинство нитчатых водорослей размножается с помощью гормогониев, получающихся при распаде нитей на отдельные участки. Гормогонии способны к активному движению, поэтому служат не только для размножения, но и для расселения видов.

Некоторые нитчатые, реже одноклеточные Сине-зелёные водоросли способны к движению. Наиболее распространённый способ – скольжение по твёрдому субстрату. Скольжение часто сопровождается вращением нити. Считалось, что движение осуществляется за счёт выделения слизи через поры в клеточной стенке. Наиболее распространённая точка зрения на механизм скольжения связана с наличием белковых микрофибрилл, расположенных снаружи от муреинового слоя по спирали вокруг клетки. Волна распространяется вдоль фибрилл и приводит к вращательному движению вперёд всего организма посредством трения между фибриллами и субстратом. Вращательное движение осуществляется только у Осцилляториеподобных, другие перемещаются без вращения.

Сине-зелёные водоросли распространены повсюду. Они обычны в пресных водах, в планктоне и бентосе стоячих и медленно текущих вод, в солоноватых и солёных водоёмах. Они важные компоненты морского фитопланктона. Их можно найти в горячих источниках и артезианских колодцах, на поверхности снега и влажных скал, на почве и в её толще, в симбиозе с другими организмами.

Сине-зелёные водоросли играют существенную роль в природе. Это наиболее древние организмы с оксигенным фотосинтезом, появившиеся на земле примерно 3 млрд. лет назад и превратившие бескислородную атмосферу земли в кислородную. Они играют ключевую роль в водных экосистемах. В открытом

океане большая часть суммарной фотосинтетической продукции (20%) приходится на пикопланктон, состоящий в основном из одноклеточных коккоидных водорослей. Обладая способностью к фиксации азота, Сине-зелёные водоросли принимают активное участие в его круговороте в природе. Многие способны селиться на бесплодных субстратах и участвуют в процессе формирования первичных почв.

Некоторые представители съедобны, виды родов *Nostoc* и *Spirulina* используются как пищевые добавки. Есть токсичные виды, являющиеся причиной гибели животных в жаркие летние месяцы при массовом развитии в водоёмах.

Сине-зелёные водоросли насчитывают 1500-2000 видов и подразделяются на три класса:

класс Хроококковидные - *Chroococcopsida* (*Chroococcophyceae*)

класс Хамесифоновидные - *Chamaesiphonopsida* (*Chamaesiphonophyceae*)

класс Гормогониевидные - *Hormogoniopsida* (*Hormogoniophyceae*)

### КЛАСС ХРООКОККОВИДНЫЕ - *CHROOCOCCOPSIDA*

Сюда входят одноклеточные и колониальные организмы, клетки которых не дифференцированы на основание и вершину. Если после деления клетки не расходятся, то возникают слизистые колонии, форма которых зависит от того, как делятся клетки - в двух или во многих направлениях. В первом случае возникают плоские колонии, во втором - объёмные.

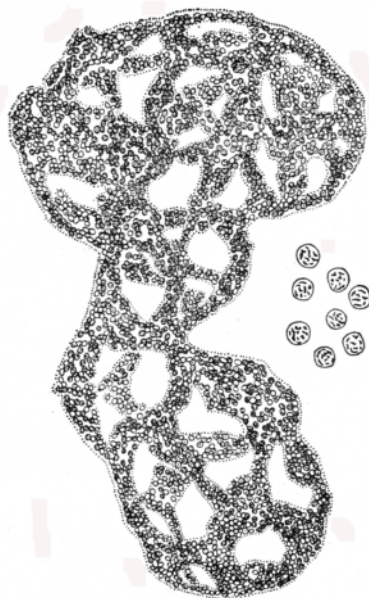


Рис. 38. *Microcystis sp.* Общий вид колонии и отдельные клетки

Род Микроцистис (*Microcystis sp.*, рис. 38) широко распространён в пресноводном фитопланктоне. Характеризуется объёмными сферическими или неправильной формы колониями, образованными шаровидными клетками, делящимися во всех направлениях. Виды этого рода - важнейшие продуценты органического вещества в стоячих водоёмах и корм для микрофауны.

Род Глеокапса (*Gleocapsa sp.*, рис.39) характеризуется шаровидными клетками,

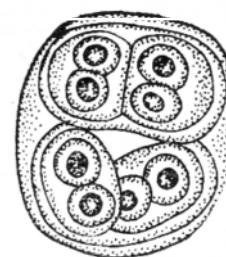


Рис.39. *Gleocapsa sp.* Общий вид колонии

при делении которых сохраняются общие слизистые оболочки. В результате ряда таких делений образуется сложная система вставленных друг в друга слизистых оболочек, заключающих клетки. Виды рода обитают в воде и на суше - на влажных камнях, стенах, скалах, образуя налёты и корочки.

## КЛАСС ХАМЕСИФОНОВИДНЫЕ - *CHAMAESIPHONOPSIDA*

К этому классу относятся одноклеточные водоросли, дифференцированные на вершину и основание, которым они прикрепляются к субстрату, а также нитчатые формы, клетки

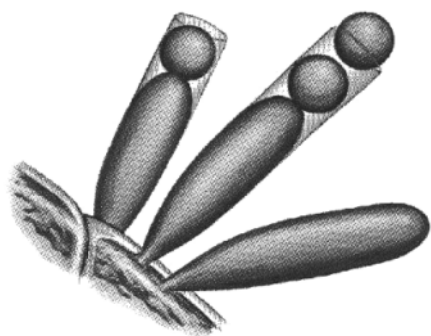


Рис. 41. *Entophysalis sp.*: образование экзоспор

стенки.

Род Хамесифон (*Chamaesiphon sp.*, рис. 40,2) содержит виды, имеющие продолговатые клетки, при размножении отшнуровывающие на вершине мелкие сферические экзоспоры, отпадающие по мере образования. Таким же способом размножается и Энтофизалис (*Entophysalis sp.*, рис. 41).

## КЛАСС ГОРМОГОНИЕВИДНЫЕ - *HORMOGONIOPSIDA*

Нитчатые водоросли, клетки которых сообщаются при помощи плазмодесм. Нити с гетероцистами или без них, размножение в основном при помощи гормогониев, реже при помощи спор. Класс включает от 12 до 31 порядка. Наиболее широко распространены представители трёх порядков - Осцилляториеподобные (*Oscillatoriales*), Ностокоподобные (*Nostocales*) и Стигонемоподобные (*Stigonematales*).

### Порядок Осцилляториеподобные - *Oscillatoriales*

Объединяет нитчатые неветвящиеся гомотитные формы (без гетероцист).

Виды рода Осциллятория (*Oscillatoria*, рис. 42,1-3) часто образуют сине-зелёные плёнки на влажной земле, подводных предметах, стенках аквариумов, или плавают в виде толстых кожистых лепёшек на поверхности стоячих водоёмов. Клетки нити имеют цилиндрическую форму, кроме верхушечных, которые по

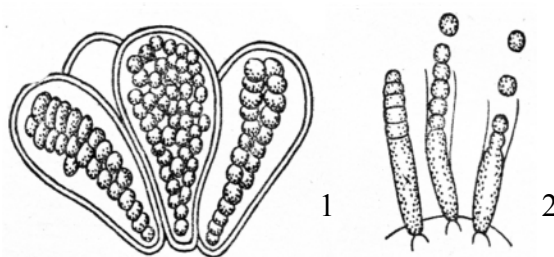


Рис. 40. 1. *Dermocarpa sp.*: образование эндоспор; 2. *Chamaesiphon sp.*: образование экзоспор

которых не связаны друг с другом плазмодесмами. Размножаются при помощи эндоспор и экзоспор.

Род Дермокарпа (*Dermocarpa sp.*, рис. 40,1) представлен пресноводными и морскими видами, клетки которых имеют шаровидную, яйцевидную или булавовидную форму. Размножаются эндоспорами, которые образуются при делении протопласта в трёх направлениях в количестве от четырёх до многих. Споры освобождаются при разрыве стенки клетки на верхушке или при ослизнении всей

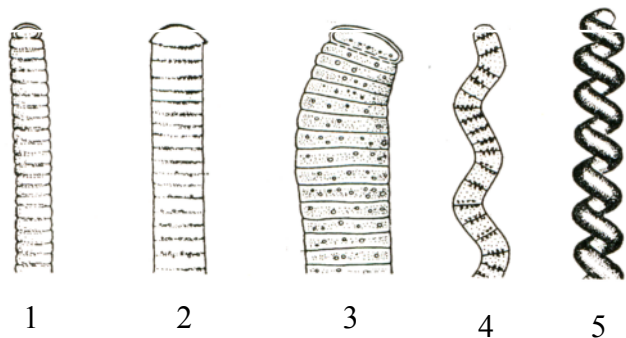


Рис. 42. Осцилляториеподобные: 1 - *Oscillatoria sancta*; 2 - *O. limosa*; 3 - *O. princeps*; 4 - *Spirulina jenniferi*; 5 - *S. major*.

форме отличаются от остальных. Нити способны к колебательному движению, сопровождающемуся вращением вокруг оси и перемещением в пространстве. Размножение при помощи подвижных гомогониев.

Нити видов рода Спирулина (*Spirulina*, рис. 42,4-5) скручены в правильную спираль. Некоторые виды, например, *Spirulina maxima*, содержат много протеинов (60-70%)

и с древних времён используются в пищу населением некоторых районов Африки. Тропический вид *Spirulina pratensis* в настоящее время культивируется.

### Порядок Ностокоподобные - *Nostocales*

В порядок входят виды, имеющие неветвящийся нитчатый таллом с гетероцистами. Некоторые представители обладают ложным ветвлением, которое возникает при прорыве стенки слизистого чехла делящимися клетками и образованием боковой ветви.

Водоросли рода Носток (*Nostoc*) широко распространены в воде и на суше. Колонии их имеют разные размеры, форму и консистенцию. Носток обыкновенный (*Nostoc commune*, рис. 43,1) встречается на почве и на камнях, образуя значительные скопления, в сухом состоянии чёрного цвета, во влажном - чёрно-оливково-зелёные. Колонии Ностока сливовидного (*Nostoc pruniforme*) шаровидные или эллипсоидные, диаметром 1-8 см, внутри жидкие, сверху кожистые, распространены в водоёмах в зоне умеренного климата. В умеренной зоне одним из самых распространённых является *Nostoc punctiforme* (рис. 43,2),

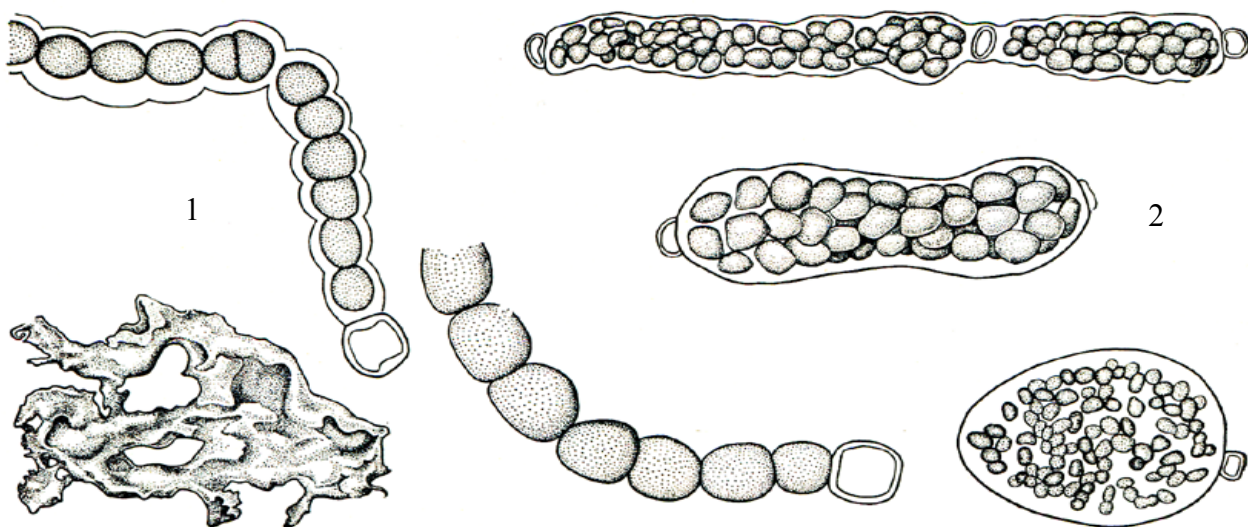


Рис. 43. 1 - *Nostoc commune*, колония и отдельные нити; 2 - *Nostoc punctiforme*, колонии разного строения.



обладающий плотными колониями с трудноразличимыми нитями. Обитает в стоячих водах, на камнях и на почве, а также в лишайниках в виде симбионта.

Род Анабена (*Anabaena variabilis*, рис. 44) представлен видами, имеющими одиночные или собранные в неправильные скопления нити, встречающимися как в бентосе, так и в планктоне. Размножение гормогониями, но большинство видов имеют споры, обычно резко отличающиеся от обычных клеток по форме и размерам.

У видов рода Ривулярия (*Rivularia*, рис. 45) нити асимметричные, с базальной гетероцистой, утончающиеся от основания к вершине и часто заканчивающиеся бесцветным волоском. Нити собраны в колонию, окружены общей слизью и расходятся от центра по радиусам. К концу вегетации все нити образуют споры.



Рис. 44. *Anabaena variabilis*. Нити с гетероцистой и спорами

### Порядок Стигонемоподобные - *Stigonematales*

Представители порядка характеризуются настоящим ветвлением, образуя однорядные или многорядные нити с интеркалярными или латеральными гетероцистами.

Род Хапалосифон (*Hapalosiphon*) характеризуется однорядными главными и боковыми нитями и интеркалярными гетероцистами. Наиболее распространённым видом является *Hapalosiphon fontinalis* (рис. 46,1), встречающийся в торфяных болотах и горячих источниках.

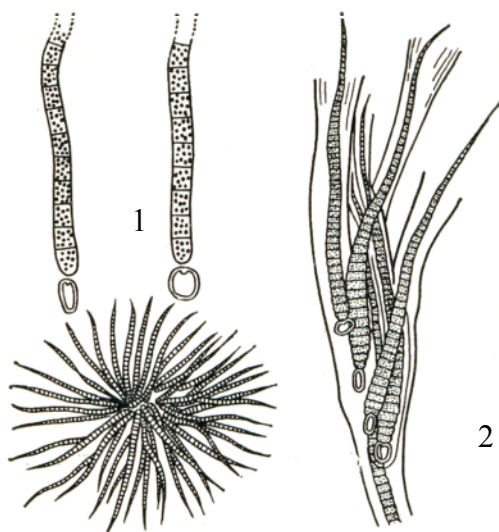


Рис. 45. 1 - *Rivularia planctonica*, Колония и части отдельных нитей с базальными гетероцистами; 2 - *R. coadunata*, верхняя часть кустика из полусферической колонии

Род Стигонема (*Stigonema*) отличается многорядными главной и боковыми нитями и латеральными гетероцистами. Виды рода обитают преимущественно на суше, образуя тёмно-коричневые подушкообразные или корковидные дерновинки. *Stigonema informe* (рис. 46,2) встречается на влажных скалах, на пнях.

2 Филогенетические связи Сине-зелёных водорослей представлены на рисунке 47. От исходных одноклеточных, не одетых оболочками форм в самостоятельных направлениях эволюционировали Хроококковые (*Chroococcopsida*) и Хамесифоновые (*Chamaesiphonopsida*).

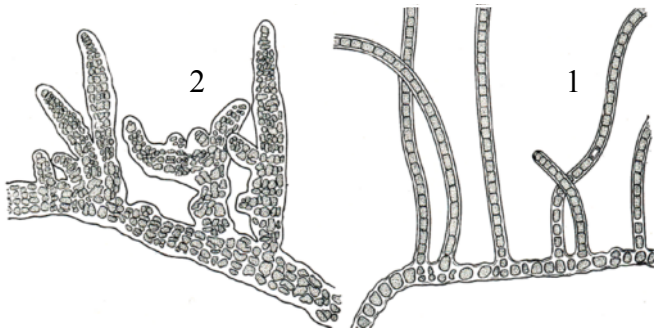


Рис. 46. 1 - *Hapalosiphon fontinalis*; 2 - *Stigonema informe*. Части талломов.

Параллельно в результате неполного (незавершенного) деления клеток могли возникнуть первичные осцилляториеподобные гомоцитные формы, от которых эволюция пошла по трем основным путям: один из них привел к становлению современных Осцилляториеподобных

(*Oscillatoriales*) водорослей, два других, направленных в сторону разделения функций между клетками первичного нитчатого таллома, привели к современным Ностокоподобным (*Nostocales*) и Стигонемоподобным (*Stigonematales*) водорослям, имеющим гетероцисты.

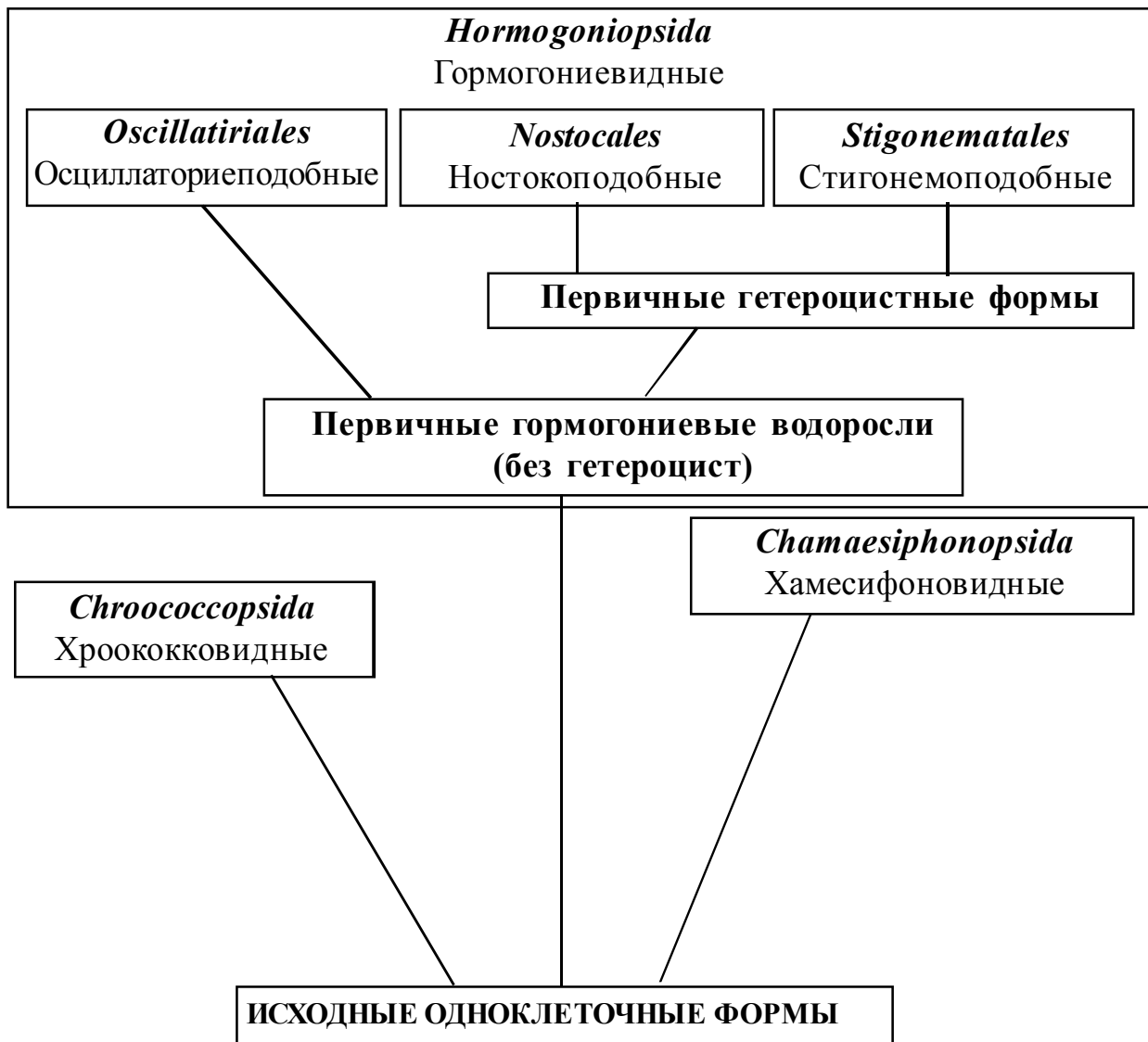


Рис. 47. Схема наиболее вероятных филогенетических отношений Сине-зелёных водорослей.

## ПОДЦАРСТВО КРАСНЫЕ РАСТЕНИЯ - *RHODOPHYTES*

Эукариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основные - хлорофиллы *a* и *d*, дополнительные – фикоцианин, фикоэритрин и др. Жгутики отсутствуют. Хроматофоры одноламеллярные. Продукты запаса - хлоридозид и багрянковый крахмал. Половой процесс – оогамия.

### ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ - *RHODOPHYTES*

Красные водоросли, или багрянки, обитают преимущественно в морях, лишь немногие представители (около 200 видов) встречаются в пресных водоёмах. Это обширная группа растений, насчитывающая около от 2500 до 6000 видов.

Характерной особенностью является особый набор пигментов. В хроматофорах содержатся: хлорофиллы *a* и *d* (по другим сведениям – только хлорофилл *a*); каротиноиды - каротин, зеаксантин, антераксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин; пигменты-фикобилины - фикоцианин, фикоэритрин, аллофикоцианин. Кроме того, сами хроматофоры имеют специфическое строение: тилакоиды в матриксе хроматофора располагаются поодиночке, на их поверхности локализованы фикобилисомы (как у Сине-зелёных водорослей). От соотношения пигментов варьирует окраска водорослей - от малиново-красной (преобладание фикоэритрина) до голубовато-стальной (преобладание фикоцианина). Запасным продуктом является "багрянковый крахмал", откладывающийся в цитоплазме, отличающийся от крахмала и близкий к амилопектину и гликогену. Митохондрии с плоскими кристами.

Багрянки обладают сложным, не встречающимся у других водорослей циклом развития, своеобразным строением гаметангиев, отсутствием жгутиковых стадий (споры и гаметы лишены жгутиков).

Представители отдела в подавляющем большинстве крупные растения, достигающие в длину от нескольких сантиметров до метра, но среди них немало микроскопических одноклеточных и колониальных форм.

Строение таллома высокоорганизованных Красных водорослей в большинстве случаев псевдопаренхиматозное, возникающее за счёт переплетения боковых ветвей либо одной оси (одноосевое строение), неограниченно нарастающей с

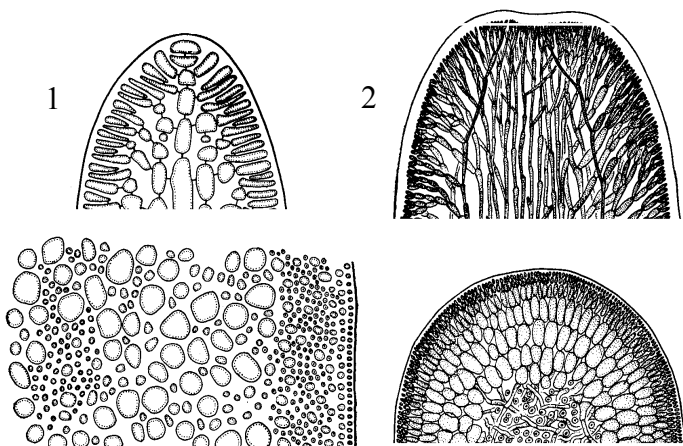


Рис. 48. 1 - одноосевой таллом; 2 - многоосевой таллом.

помощью верхушечной клетки, либо многих осей (многоосевое строение). Каждая нить растёт за счёт апикальной клетки и отчленяет в бок веточки ограниченного роста. Клетка Красных водорослей одета целлюлозной оболочкой, пектиновые и гемицеллюлозные компоненты которой сильно набухают и сливаются в общую слизь мягкой или хрящеватой консистенции. Окончательное формирование таллома происходит за счёт образования на его поверхности коры из клеток, соединённых единой оболочкой, часто пропитанной известью (рис. 48).

Для Красных водорослей характерен ацентрический полуоткрытый тип митоза, при котором ядерная оболочка не разрушается, хотя она перфорирована крупными порами, полюса веретена деления широкие и здесь образуются отверстия. В поздней телофазе между ядрами закладывается вакуоль, цитокинез идёт за счёт впячивания цитоплазматической мембраны и на месте вакуоли формируется септальная пора. Поровые соединения бывают первичными и вторичными. Первичные формируются между двумя клетками при делении, а вторичные – при слиянии двух клеток. В поре с помощью ЭПС образуется так называемая пробочка, заполненная белковым содержимым и имеющая полисахаридные шапочки. Различают 7 типов поровых пробок и этот признак имеет систематическое значение для выделения порядков.

Более примитивные Красные водоросли имеют коккоидный таллом или колониальный, представляющий собой бесформенное скопление клеток, соединённых общей слизью. Кроме того, встречаются гетеротрихальные и пластинчатые талломы. Все многоклеточные талломы прикрепляются к субстрату при помощи ризоидов.

Бесполое размножение осуществляется при помощи неподвижных спор. У низкоорганизованных представителей это моноспоры, формирующиеся в клетке

в результате превращения всего протопласта. После выхода из материнской клетки они способны к амебоидному движению. Высокоорганизованные представители размножаются тетраспорами, формирующимися по четыре в тетраспорангиях, образующихся на концах боковых веточек ограниченного роста (рис. 49,1). У некоторых видов тетраспорангии развиваются в специальных образованиях - немателиях, состоящих из вертикальных клеточных нитей, берущих начало от поверхностных коровых клеток и имеющих вид небольших подушечек. Тетраспорангии развиваются среди нитей немателия, тесно окружённые ими (рис. 49, 2). Реже тетраспорангии образуются в более сложных

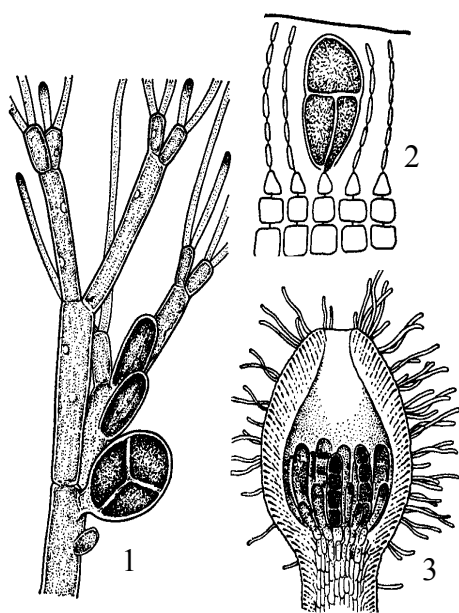


Рис. 49. Тетраспорангии: 1 - конечные; 2 - в немателии; 3 - в концептакуле.



структурах - концептакулах (рис. 49,3), представляющих собой продолговатые тела с кувшинообразной камерой внутри, на дне которой располагаются группы тетраспорангиев.

Половой процесс у всех Красных водорослей oogамный (кроме одноклеточных и колониальных, у которых половой процесс отсутствует). Гаметы лишены жгутиков, мужские носят особое название - спермации. Они выбрасываются наружу и пассивно переносятся токами воды.

Спермации образуются в клетках, носящих название сперматангии (антеридии). В каждой сперматангии образуется по одному спермацию. У большинства видов сперматангии собраны в группы - сорусы, которые у форм с нитчатым талломом имеют вид густых пучков шаровидной формы, расположенных у вершины боковых ветвей, а у форм с псевдопаренхиматозным талломом сорусы располагаются на его поверхности в виде подушковидных образований (рис. 50).

Яйцеклетки формируются в особом органе - карпогоне (оогонии), состоящем из нижней расширенной части - брюшка, заключающего яйцеклетку, и длинного трубчатого выроста - трихогины (рис. 51). Карпогон обычно развивается на особой короткой карпогонииальной ветви. У водорослей с плотным слоевищем карпогон оказывается погружённым, а трихогина выступает над поверхностью.

Трихогина является структурой, улавливающей пассивно переносимые водой спермации. Спермаций, соприкасаясь с трихогиной, прилипает к ней, оболочки в месте контакта растворяются и ядро спермация перетекает в полость трихогины. Передвигаясь по ней, оно попадает в брюшко и сливается с ядром яйцеклетки. После оплодотворения карпогон отделяется от трихогины перегородкой и она отмирает.

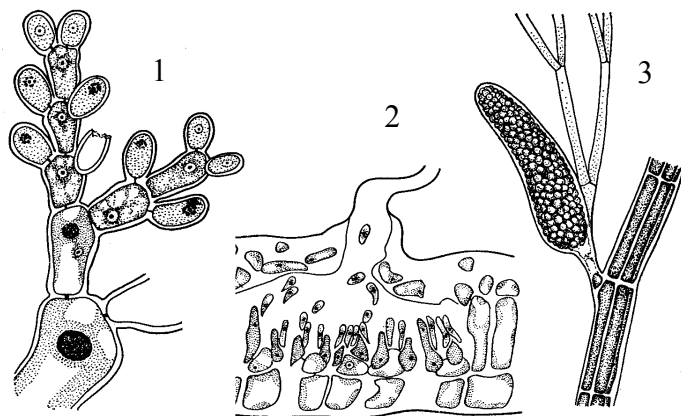


Рис. 50. Сперматангии: 1 - конечные; 2 - в концептакуле; 3 - сорус

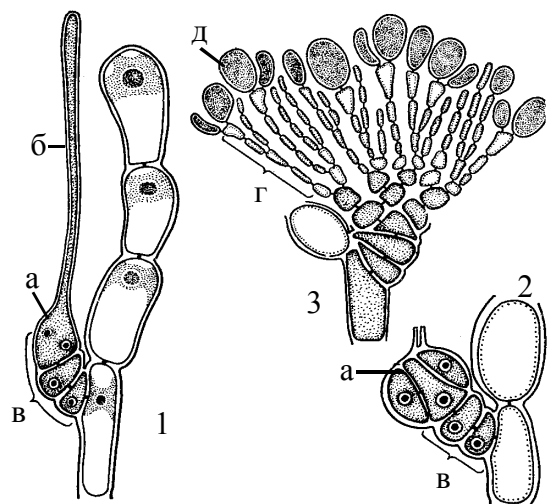


Рис. 51. 1 - карпогонная ветвь; 2-3 - развитие гонимобласта: а - карпогон; б - трихогина; в - карпогонная ветвь; г - нити гонимобласта; д - карпоспора

Развитие зиготы у разных групп Красных водорослей осуществляется по-разному. У наиболее примитивных (класс Бангиевидные) зигота делится митозом с образованием от 4 до 32 клеток - карпоспор, представляющих собой

голые, лишённые жгутиков клетки, изредка обнаруживающие амебоидное движение. Из карпоспор вырастает спорофит.

У более высоко организованных водорослей (класс Флоридиевидные) из оплодотворённого карпогона развивается система коротких нитей - гонимобласт, каждая нить которого на конце образует крупную клетку - карпоспорангий, в котором формируется карпоспора. Гонимобласт вместе с карпоспорагниями является спорофитом первого порядка, или карпоспорофитом. То есть на этом этапе развития формируется дибрионт, где на гаметофите развивается столько спорофитов первого порядка, сколько оказалось оплодотворённых карпогонов.

У многих порядков этого класса гонимобласт развивается не непосредственно из брюшка оплодотворённого карпогона, а из особых ауксиллярных клеток, расположенных рядом с карпогоном или удалённым от него, имеющих крупные размеры и богатых запасными питательными веществами. В этом случае из карпогона отрастают соединительные, или ообластемные нити, достигающие ауксиллярной клетки и проникающие в неё. Здесь диплоидное ядро делится на две части и образуется две диплоидные клетки. Из одной развивается карпоспорофит, а из второй - ообластемная нить, растущая в сторону следующей ауксиллярной клетки. Таким образом, на гаметофите из одного оплодотворённого карпогона развивается столько спорофитов первого порядка, сколько образовалось ауксиллярных клеток. У наиболее высокоорганизованных Флоридиевидных ауксиллярные клетки образуются только после оплодотворения и располагаются рядом с карпогоном. В этом случае ообластемная нить не образуется, а ауксиллярная клетка сливается с брюшком карпогона, после чего формируется гонимобласт с карпоспорами.

Попавшая в благоприятные условия карпоспора прорастает и образует спорофит второго порядка - тетраспорофит. У некоторых водорослей он морфологически не отличается от гаметофита (*Polysiphonia*). В большинстве же случаев слоевище спорофита сильно редуцировано и отличается от гаметофита по строению. На нём формируются тетраспорангии, в которых развиваются гаплоидные тетраспоры, дающие начало гаметофиту.

Таким образом, в цикле развития Красных водорослей существует три генерации - гаметофит, карпоспорофит и тетраспорофит. Первые две генерации образуют дибрионт, тетраспорофит - свободноживущий организм.

Благодаря дополнительным красным пигментам, представители отдела могут расти на значительных глубинах (100-200 м) при наличии подходящего грунта и хорошей прозрачности воды. Чаще всего заросли водорослей встречаются на глубинах 20-40 м, они обильно представлены на литорали, некоторые приспособились к жизни в зоне заплесков и брызг, есть небольшое число наземных обитателей. Многие растут как эпифиты на других водорослях, в том числе и Красных. Среди эпифитов встречаются и облигатные формы, например, *Polysiphonia lanosa*, которая обитает на бурой водоросли *Ascophyllum*. При прорастании тетраспоры образуется ризоид, который закрепляется в тканях хозяина, переваривая клетки с помощью ферментов.

Немало среди Красных водорослей паразитов и полупаразитов. Распространён аделъфопаразитизм, когда паразит и хозяин находятся в близкородственных отношениях. Аделъфопаразиты легче устанавливают вторичные поровые соединения с клетками хозяина, что позволяет переносить питательные вещества. Известны и аллопаразиты, не имеющие родственных отношений с хозяином.

Красные водоросли широко используются человеком в хозяйстве и в быту, в качестве пищевых продуктов в мире используют некоторые виды *Bangia*, *Porphyra*, *Dermonema*, *Gigartina* и др. Многие виды используются в качестве источника агара, имеющего большое значение в микробиологических исследованиях для приготовления питательных сред. Агар также используют в пищевой промышленности для получения мармелада, джема, майонезов, консервирования мяса и рыбы, применяют для лечения ожогов, изготовления капсул для лекарственных препаратов.

Систематически Красные водоросли делятся на пять классов:

Класс Цианидиевидные - *Cyanidiopsida* (*Cyanidiophyceae*)

Класс Роделловидные – *Rhodellopsida* (*Rhodellophyceae*)

Класс Компсопогоновидные – *Compsopogonopsida* (*Compsopogonophyceae*)

Класс Бангиевидные - *Bangiopsida* (*Bangiophyceae*)

Класс Флоридиевидные - *Florideopsida* (*Florideophyceae*)

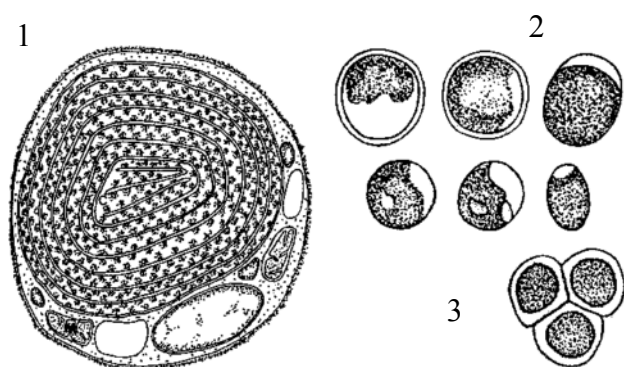


Рис. 52. *Cyanidium caldarium*: 1 - строение клетки; 2 - отдельные клетки; 3 - образование автоспор.

## КЛАСС ЦИАНИДИЕВИДНЫЕ - *CYANIDIOPSIDA*

К классу относятся одноклеточные водоросли, имеющие толстую белковую клеточную стенку. Аппарат Гольджи связан с эндоплазматической сетью. Размножение при помощи

эндоспор. Водоросли обитают в экстремальных условиях – в горячих серных источниках и вулканических кальдерах с pH от 0,5 до 3 и температурой до 56°C. Некоторые способны к гетеротрофному питанию.

Класс монотипный, содержит один порядок.

### Порядок Цианидиеподобные – *Cyanidiales*

Характеристика порядка совпадает с характеристикой класса. Наиболее известен род Цианидиум (*Cyanidium caldarium*, рис. 52). При изучении хлоропластного генома *C. caldarium* показано, что это один из самых древних хлоропластных геномов. В нём обнаружено несколько уникальных генов, пять из которых отвечают за синтез клеточной стенки и за термоустойчивость хроматофора. Два гена играют роль в стабилизации фотосинтеза к солевым стрессам.

## КЛАСС РОДЕЛЛОВИДНЫЕ – *RHODELLOPSIDA*

Одноклеточные и колониальные представители с различной морфологией пластид: хроматофоры могут быть звёздчатыми с пиреноидом; чашевидными с пиреноидом, но без периферического тилакоида; дисковидными без пиреноидов. Аппарат Гольджи связан с ЭПС, митохондриями и ядром.

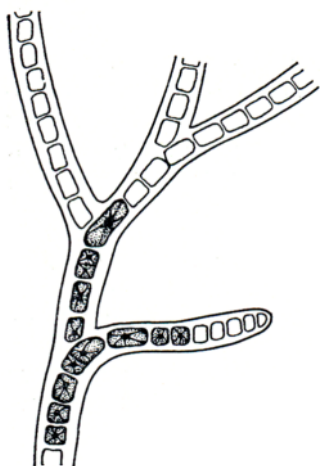


Рис. 54. *Goniotrichium* sp.

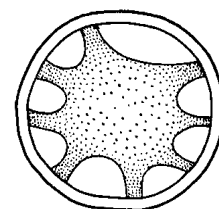


Рис. 53. *Porphyridium* sp.

### Порядок Порфиридиеподобные - *Porphyridiales*

Включает одноклеточные и колониальные водоросли. Наиболее известная одноклеточная водоросль Порфиридиум (*Porphyridium* sp., рис. 53). Клетки имеют округлую форму и собраны в слизистые колонии, покрывающие в виде кроваво-красных плёнок почву и влажные стены. Размножается делением клеток пополам. Иногда наблюдается образование моноспор, при этом протопласт округляется и покидает материнскую клетку.

### Порядок Гониотрихоподобные - *Goniotrichales*

Представлен нитчатыми водорослями, таллом которых состоит из однорядных нитей, для которых характерно ложное ветвление. Размножение при помощи моноспор, половой процесс отсутствует. Типичным представителем является Гониотрихиум (*Goniotrichium* sp., рис. 54).

## КЛАСС КОМПСОПОГОНОВИДНЫЕ – *COMPSOPOGONOPSIDA*

Отличительными особенностями класса являются: моноспорангии и сперматангии обычно отделяются кривой перегородкой от материнской вегетативной клетки; Аппарат Гольджи связан с ЭПС; имеется опоясывающий тилакоид; карпоспорофит слабо развит.

### Порядок Родохетоподобные – *Rhodochaetales*

Монотипный порядок с одним родом Родохете (*Rhodochaete* sp., рис. 55). Таллом имеет вид нежной ветвящейся нити, прикреплённой к другим Красным водорослям. Рост апикальный. Хроматофоры париетальные, дисковидные или лентовидные. Цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций, спорофит способен к самовозобновлению с помощью моноспор. На верхушках нитей образуются спорангии иного типа, где происходит мейоз и образуются мейоспоры, прорастающие в гаметофит. После оплодотворения образуется так называемая «протокарп-оспорофитная» генерация, состоящая из двух клеток,

одна из которой формирует карпоспорангий, образующий одну карпоспору. Этот порядок важен для понимания эволюции Красных водорослей, так как объединяет такие черты, как нитчатый таллом, апикальный рост, примитивный трёхфазный и слегка гетероморфный цикл развития и простейший тип поровых пробок.

### Порядок Компсопогоноподобные – *Compsopogonales*

Представители порядка имеют гетеротрихальный таллом, нити которого дифференцированы на однорядную ось и мелкоклеточную кору. Хроматофоры париеальные, лентовидные, без пиреноидов. Виды рода Компсопогон (*Compsopogon sp.*, рис. 56) распространены в пресных водах тропиков, встречаются в аквариумной и оранжерейной культуре. Слоевище достигает нескольких см длины, имеет вид разветвлённого кустика, голубого, сине-зелёного или фиолетового цвета. При размножении

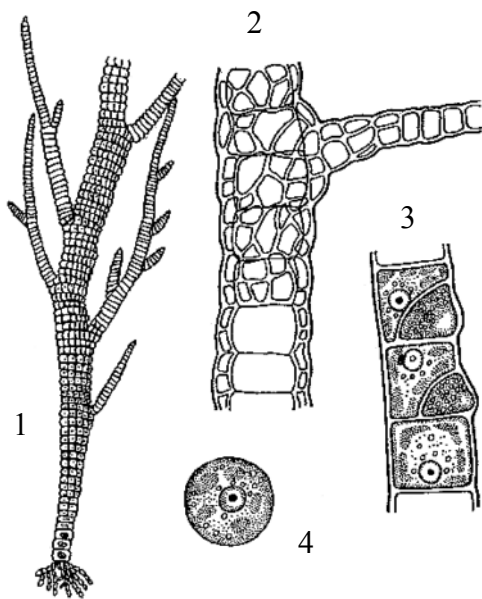


Рис. 56. *Compsopogon sp.*: 1 - внешний вид; 2 - часть таллома; 3 - нить с моноспорангиями; 4 - моноспора

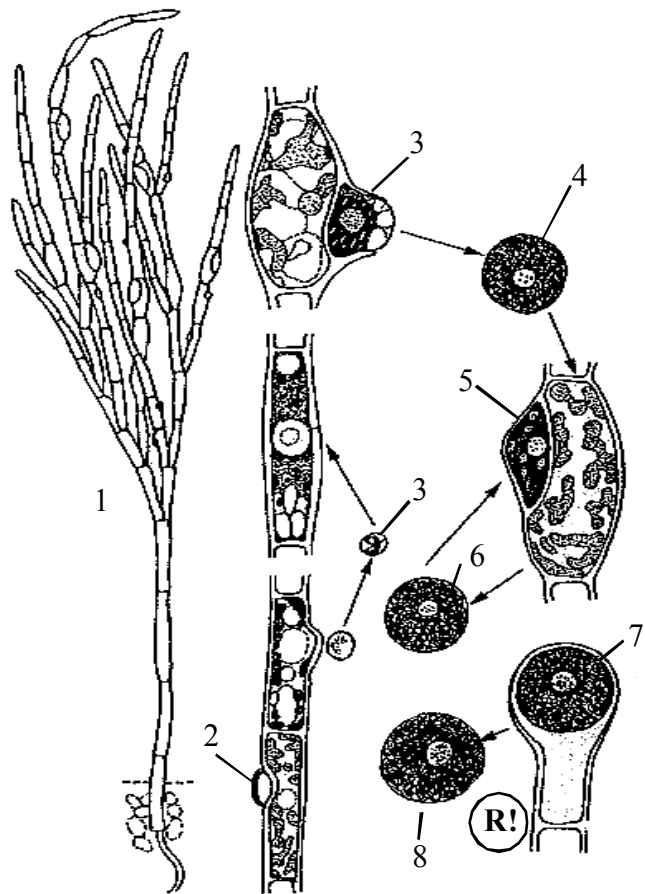


Рис. 55 *Rhodochaete sp.*: 1 - внешний вид; 2 - сперматангий; 3 - карпоспорангий; 4 - карпоспора; 5 - моноспорангий; 6 - моноспора; 7 - мейоспорангий; 8 - мейоспора

моноспорангии отчленяются косо идущей перегородкой от любой клетки таллома. В них образуется по одной моноспоре, которая освобождается через разрыв в стенке спорангия и прорастает в новый таллом.

### КЛАСС БАНГИЕВИДНЫЕ - *BANGIOPSIDA*

Класс объединяет многоклеточные формы паренхимного строения. Гаметы образуются в обычных вегетативных клетках. Зигота делится многократно и образует карпоспоры, так что карпоспорофита, как такового, не образуется. Бесполое размножение

осуществляется моноспорами. Большинство представителей класса - морские формы, распространены в прибрежной полосе всех морей, особенно умеренных широт.

### Порядок Бангиеподобные - *Bangiales*

Представители порядка встречаются главным образом в морях. Виды рода Порфира (*Porphyra sp.*, рис. 57) распространены в прибрежной (литоральной)

зоне северных и южных морей. Листовидный таллом Порфиры сложен одним, реже двумя слоями клеток и достигает в длину 50 см, прикрепляется к субстрату основанием, образующим небольшой стебелёк и подошву из ризоидов. Этот таллом является гаметофитом. При образовании мужских гамет клетки таллома делятся во взаимно перпендикулярных плоскостях и каждая образует по одному спермацию, которые освобождаются во внешнюю среду при набухании интерцеллюлярной (межклеточной) слизи.

Карпогоны незначительно отличаются от вегетативных клеток, на них образуется небольшое выпячивание, возвышающееся над поверхностью таллома и улавливающее спермации. Типичная трихогина отсутствует. После оплодотворения зигота делится митотически и образует до 32 диплоидных карпоспор, которые освобождаются так же, как спермации. Таким образом, стадия карпоспорофита здесь отсутствует, ей соответствует совокупность карпоспор, из которых развиваются нитчатые талломы, образующие на раковинах моллюсков красные пятна. Эта стадия долгое время считалась

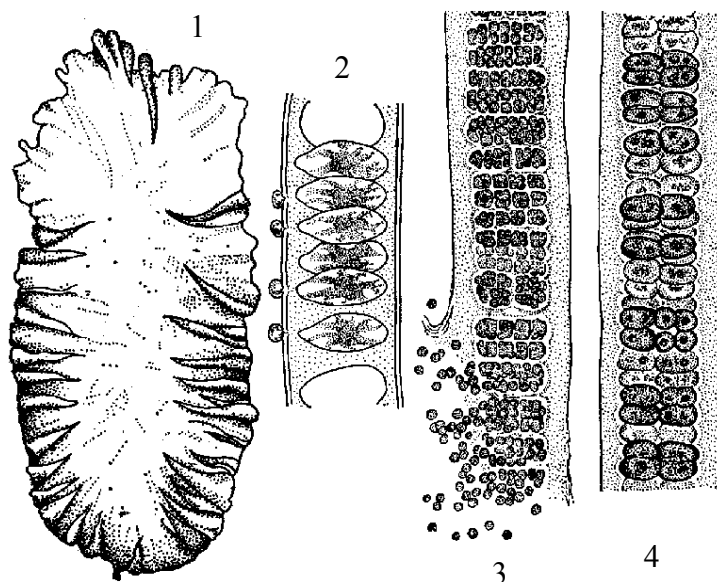


Рис. 57. *Porphyra sp.*: 1 - внешний вид; 2 - таллом с карпогонами; 3 - таллом с сперматангиями; 4 - таллом с карпоспорами.

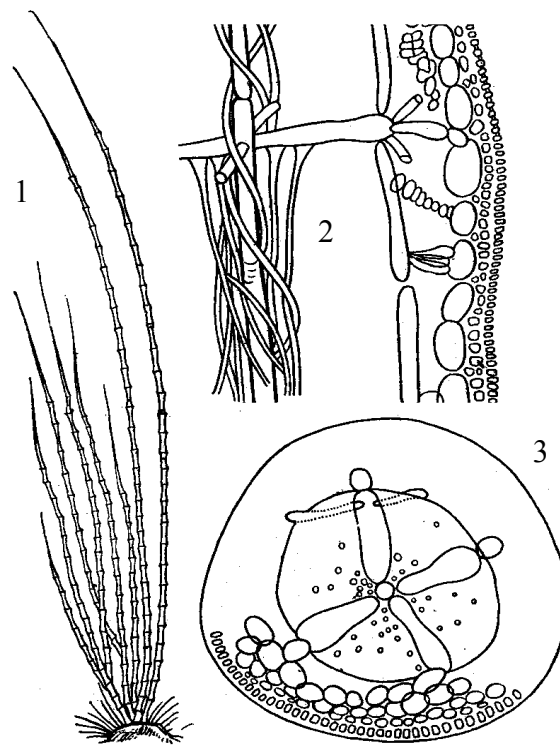


Рис. 58. *Lemanea sp.*: 1 - внешний вид; 2 - часть продольного разреза; 3 - поперечный разрез

самостоятельным видом Конхоцелис розовый (*Conchocelis rosea*), который на самом деле является тетраспорифитом Порфиры, образующим моноспору, из которых вырастает листовидный гаметофит.

### КЛАСС ФЛОРИДИЕВИДНЫЕ - *FLORIDEOPSISIDA*

Включает водоросли, имеющие псевдопаренхиматозный таллом. Половое размножение свойственно всем представителям, но может отсутствовать как результат редукции цикла развития. Гаметангии хорошо развиты, карпогоны с типичной трихогиной. Из зиготы образуется гонимобласт, у многих представителей развивающийся при помощи ауксиллярных клеток. Подавляющее большинство видов - типичные морские обитатели, распространённые во всех морях земного шара.

Класс делится на шесть порядков, отличающихся особенностями развития зиготы и строения ауксиллярной системы. Наиболее ярко морфологические формы выражены у представителей четырёх порядков - Немалионоподобных (*Nemalionales*), Криптонемиеподобных (*Cryptonemiales*), Пальмариеподобных (*Palmariales*) и Церамиеподобных (*Ceramiales*).

#### Порядок Немалионоподобные - *Nemalionales*

Для представителей порядка характерно отсутствие ауксиллярных клеток и развитие гонимобласта непосредственно из оплодотворённого карпогона. Порядок представлен в основном морскими водорослями, но встречаются и пресноводные виды.

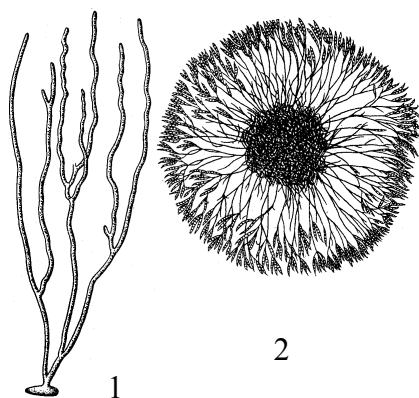


Рис. 60. *Nemalion* sp.: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез

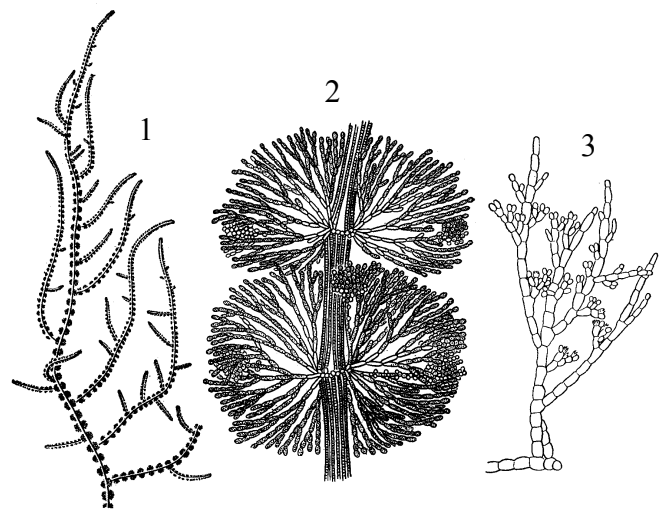


Рис. 59. *Batrachospermum* sp.: 1 - внешний вид; 2 - часть таллома; 3 - тетраспорифит

Виды рода Леманея (*Lemanea* sp., рис. 58) встречаются в быстротекущих речках с холодной водой. Таллом имеет щетинковидную форму с узловатыми вздутиями и достигает 15 см длины и 1 мм толщины. По оси таллома проходит одна нить из вытянутых бесцветных клеток, от верхней части каждой из которых отходит мутовка из четырёх расходящихся по радиусу ветвей. От их концов отходят ветви второго порядка, которые в свою очередь многократно ветвятся и конечные разветвления срастаются в многослойную кору. Антеридии

образуются группами на поверхности коры. Брюшко карпогона находится около внутренней поверхности коры, а трихогина прорывает кору и выходит наружу. После оплодотворения из брюшка карпогона формируются нити гонимобласта, растущие в полость таллома. Тетраспорофит нитчатый, состоит из приблизительно 20 клеток, его верхушечные клетки делятся редуционно и образуют моноспоры, прорастающие на спорофите в гаметофит. Таким образом базальная часть Леманеи диплоидна, гаметофит живёт на спорофите второго порядка и когда формируется карпоспорофит, вся эта совокупность генераций является трибионтом (тетраспорофит, гаметофит, карпоспорофит).

Представители рода Батрахоспермум (*Batrachospermum sp.*, рис. 59) распространены в реках с чистой водой и озёрах. Таллом состоит из центральной однорядной оси, разветвлённой моноподиально или псевдодихотомически. Основные ветви покрыты пучками коротких веточек ограниченного роста, расположенных мутовками, дающих начало кортикальным (коровым) нитям, растущим вдоль главной оси и образующих многослойную обвёртку. Клетки коровых нитей дают начало вторичным мутовкам боковых ветвей, растущих между первичными. На боковых ветвях (ассимиляторах) образуются гаметангии. После оплодотворения из брюшка карпогона вырастают ветвящиеся нити гонимобласта, конечные клетки которых образуют карпоспоры, собранные в тесную группу - цистокарпий. Из карпоспор развивается тетраспорофит, состоящий из системы горизонтальных и вертикальных нитей. Эта стадия была описана под родовым названием Шантрансия (*Chantransia*), размножающаяся при помощи моноспор. При благоприятных условиях из верхушечных клеток, в которых произошло редуционное деление, развивается гаметофит Батрахоспермума.

Таллом видов рода Немалион (*Nemalion sp.*, рис. 60) построен по многоосевому типу. Центральная часть таллома занята пучком продольных нитей, состоящих из вытянутых бесцветных клеток, от которых радиально расходятся обильно ветвящиеся нити-ассимиляторы, соединённые слизью мягкой консистенции. Гаметангии образуются на ассимиляторах.

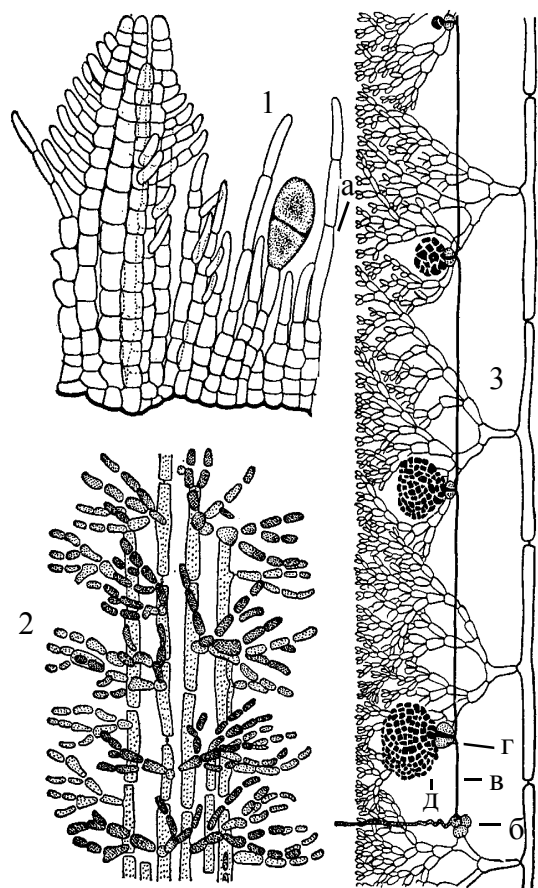


Рис. 61. *Platoma sp.*: 1 - тетраспорофит; 2 - часть таллома гаметофита; 3 - развитие гонимобласта. а - тетраспорангий; б - карпогонная ветвь; в - областемная нить; г - ауксиллярная клетка; д - гонимобласт



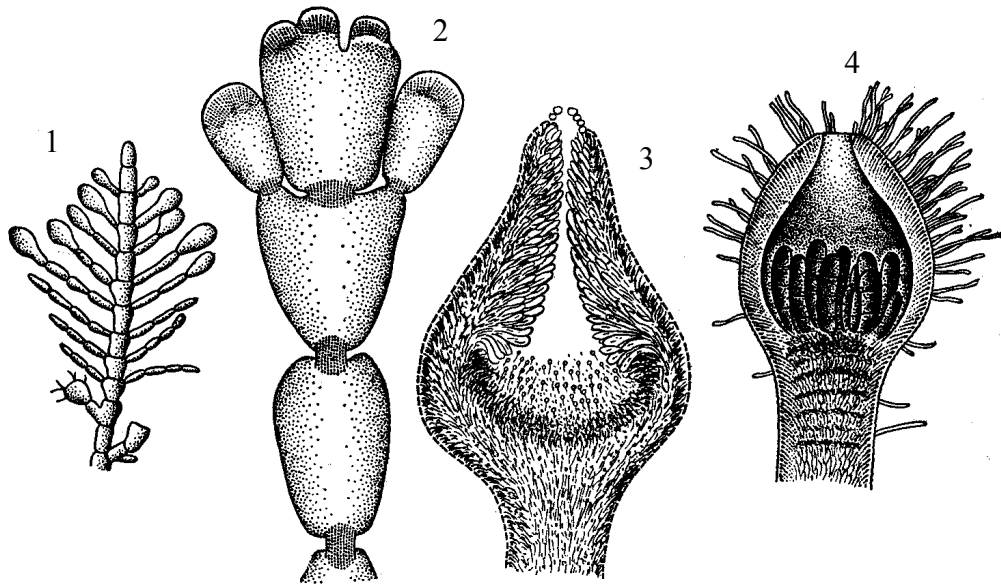


Рис. 62. *Corallina sp.*: 1 - внешний вид; 2 - членики с промежуточными сочленениями; 3 - концептакул с сперматангиями; 4 - концептакул с тетраспорангиями.

### Порядок Криптонемиеподобные - *Cryptonemiales*

Ауксиллярные клетки имеются и они формируются до оплодотворения карпогона и рассеяны по таллону. Из карпогона после образования зиготы к ауксиллярным клеткам растут ообластемные нити. После слияния ауксиллярной клетки и клетки ообластемной нити возникает гонимобласт и формируется карпоспорофит, а ообластемная нить растёт в сторону следующей ауксиллярной клетки, где также формируется гонимобласт, дающий второй карпоспорофит и т.д. Таким образом, у представителей порядка из одного оплодотворённого карпогона формируется большое количество карпоспорофитов.

Род Платома (*Platoma sp.*, рис. 61) представлен видами, слоевище которых имеет фонтанное (пучковое, многоосевое) строение. При прорастании споры вначале формируется базальная подушка из плотно соединённых нитей, из неё вырастают вертикальные нити группами по 4-6, растущие одним пучком, скреплённые слизью. Пучки боковых ветвей располагаются рыхло и соединяются посредством слизи. Карпогонная ветвь возникает на одной из нижних клеток ветвей укороченного роста. Ообластемные нити вырастают прямо из карпогона и соединяются с ауксиллярной клеткой соседнего узла. Гонимобласты имеют обёртки и расположены между ассимиляционными нитями.

Виды рода Кораллина (*Corallina sp.*, рис. 62) распространены во всех морях, особенно в тропиках. Таллом обычно плоский, ветвящийся, ветви состоят из сильно пропитанных известью члеников, соединённых между собой сочленениями с малым содержанием извести, что придаёт таллону гибкость. Центральная часть таллома построена по многоосевому типу. Гаметофиты раздельнополые, гаметангии и тетраспорангии формируются на концах ветвей в концептакулах.

## Порядок Пальмариеподобные – *Palmariales*

Для Пальмариеподобных характерны псевдопаренхиматозные талломы с многоосевым строением. Тетраспорангии крестообразные, способны к пролиферации (в оболочку пустого спорангия вырастает новый), каждый формируется на клетке-ножке. Ауксиллярные клетки, специальная карпогонная ветвь и гонимокарп отсутствуют. У Пальмарии (*Palmaria palmata*, рис. 63) антитетический тип цикла развития, в котором гаметофиты раздельнополые, спорофит и мужской гаметофит второго года жизни сходны морфологически. Женский гаметофит карликовый, дисковидный, на нём развивается тетраспорофит, т.е. эти две генерации образуют дибионт.

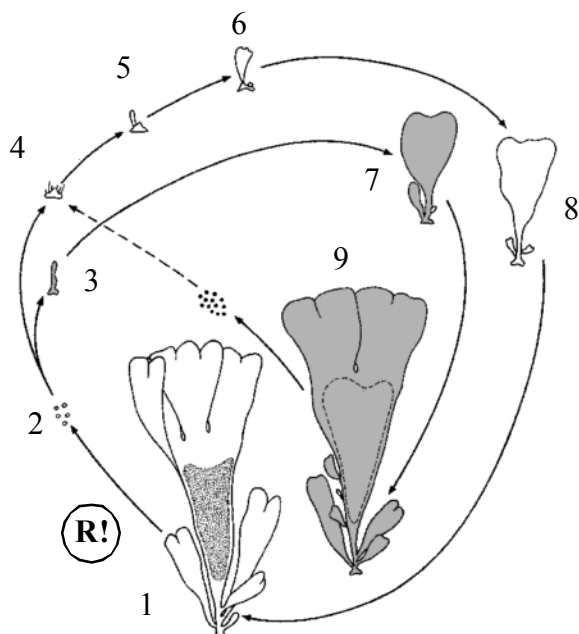


Рис. 63. Цикл развития *Palmaria palmata*: 1 - спорофит; 2 - тетраспоры; 3 - мужской гаметофит; 4 - женский гаметофит; 5-6 - спорофит на женском гаметофите; 7 - незрелый мужской гаметофит; 8 - незрелый спорофит; 9 - зрелый мужской гаметофит.

## Порядок Церамиеподобные - *Ceramiales*

Порядок характеризуется наличием ауксиллярных клеток, которые образуются только после оплодотворения карпогона и в непосредственной близости от него. Карпогон вместе с ауксиллярными клетками образует прокарпий. Длинные ообластемные нити не образуются, брюшко карпогона или непосредственно сливается с ауксиллярной клеткой, или через короткие выросты.

Типичным родом является Полисифония (*Polysiphonia sp.*, рис. 64), виды которого распространены в северных и южных морях. Таллом имеет вид разветвлённого тёмно-малинового кустика. Центральная часть таллома состоит из тонких нитей, состоящих из клеток, отчленяющих периферические (перицентральные) клетки одинаковой формы и длины. Так формируется однослойная кора. Её клетки делятся многократно продольными перегородками и образуют вторичную кору. Карпогонные ветви и ауксиллярные клетки формируются в цистокарпиях, имеющих продолговатую форму с отверстием на вершине. Внутри же цистокарпиев формируется карпоспорофит и образуются карпоспоры. Из карпоспор вырастает спорофит, морфологически сходный с гаметофитом, образующим тетраспорангии из перицентральных клеток. Таким образом, цикл развития Полисифонии - антитетический с изоморфной сменой генераций и раздельнополыми гаметофитами.

Красные водоросли представляют собой естественную и древнюю группу

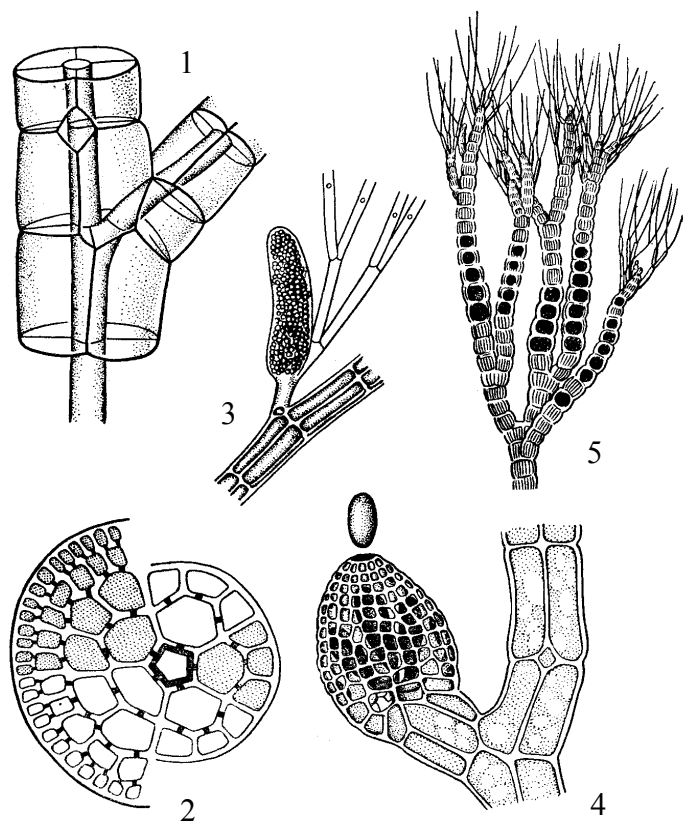


Рис. 64. *Polysiphonia* sp: 1 - часть ветви с однослойной корой; 2 - разрез ветви с многослойной корой; 3 - спермантандии; 4 - цистокарпий; 5 - тетраспорофит

растений, остатки которых известны из силура и девона. По характеру пигментов в хроматофорах и отсутствию подвижных стадий в цикле развития Красные водоросли сходны с Сине-зелеными. Но в то время, как у Сине-зеленых водорослей запасным продуктом является гликоген (отчасти волютин и цианофицин), у Красных водорослей образуется особый полисахарид - багрянковый крахмал, окрашивающийся йодом в красно-бурый цвет. Пиреноиды у большинства красных водорослей не образуются.

Из трёх классов Цианидиевидные являются наиболее примитивными, не имеющими сложного цикла

развития, но и среди других классов известны коккоидные формы (*Porphyridium*) и гетеротрихальные с ложным ветвлением (*Goniotrichium*), настоящим ветвлением (*Rhodochaete*) и образованием на гетеротрихальном талломе коры (*Compsopogon*). У карпогона Бангиевых еще не выработалась типичная форма, и он мало отличается от обычных вегетативных клеток. После оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится на карпоспоры. Класс Флоридиевидные представляет собой более эволюционировавшую группу с карпогоном, снабженным органом улавливания сперматозоидов - трихогиной. В этом классе наиболее простым является порядок Немалионоподобные (*Nemalionales*), в котором встречаются нитчатые талломы (семейство Акрохетиевые - *Acrochetiaceae*), нет ауксиллярных клеток, и гонимобласты, на которых развиваются карпоспорангии, образуются непосредственно из брюшной части оплодотворенного карпогона. Криптонемиеподобные (*Criptonemiales*) представляют следующий шаг прогрессивной эволюции: они имеют ауксиллярные клетки, способствующие увеличению продукции карпоспор, так как образуется не один цистокарпий, а много - по числу ауксиллярных клеток. При разбросанных беспорядочно по таллому ауксиллярных клетках необходимы более или менее длинные областемные нити. Усложненный цикл развития имеется у представителей порядка *Palmariales*. Наивысшей ступени эволюции достигли Церамиеподобные (*Ceramiales*), у которых имеется прокарпий и ауксиллярные

клетки дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение. Непосредственное соседство карпогона и ауксиллярной клетки (клеток) в прокариотии облегчает образование цистокарпиев. Этот порядок наиболее богат видами.

Филогенетические отношения Красных водорослей (*Rhodophyta*) приведены на рисунке 65. Эволюция в пределах этого таксона шла от примитивных Роделловидных к Компсогоновидным и Бангиевидным с одной стороны, и к примитивным Флоридиовидным с другой - порядку Немалионоподобные, для которого, как и для Бангиеподобных, характерно размножение моноспорами. От Немалионоподобных путем усложнения процесса оплодотворения эволюция привела к Криптонемиеподобным, у которых возникают ауксиллярные клетки, которые, однако, еще мало дифференцированы и разбросаны по таллусу без особого порядка. У Церамиепоподобных дальнейший ход эволюции привел к тому, что ауксиллярные клетки оказались придвинутыми к карпогону, чем было обеспечено более надежное их слияние с его выростами. Обособленно в системе стоят Цианидиевидные.

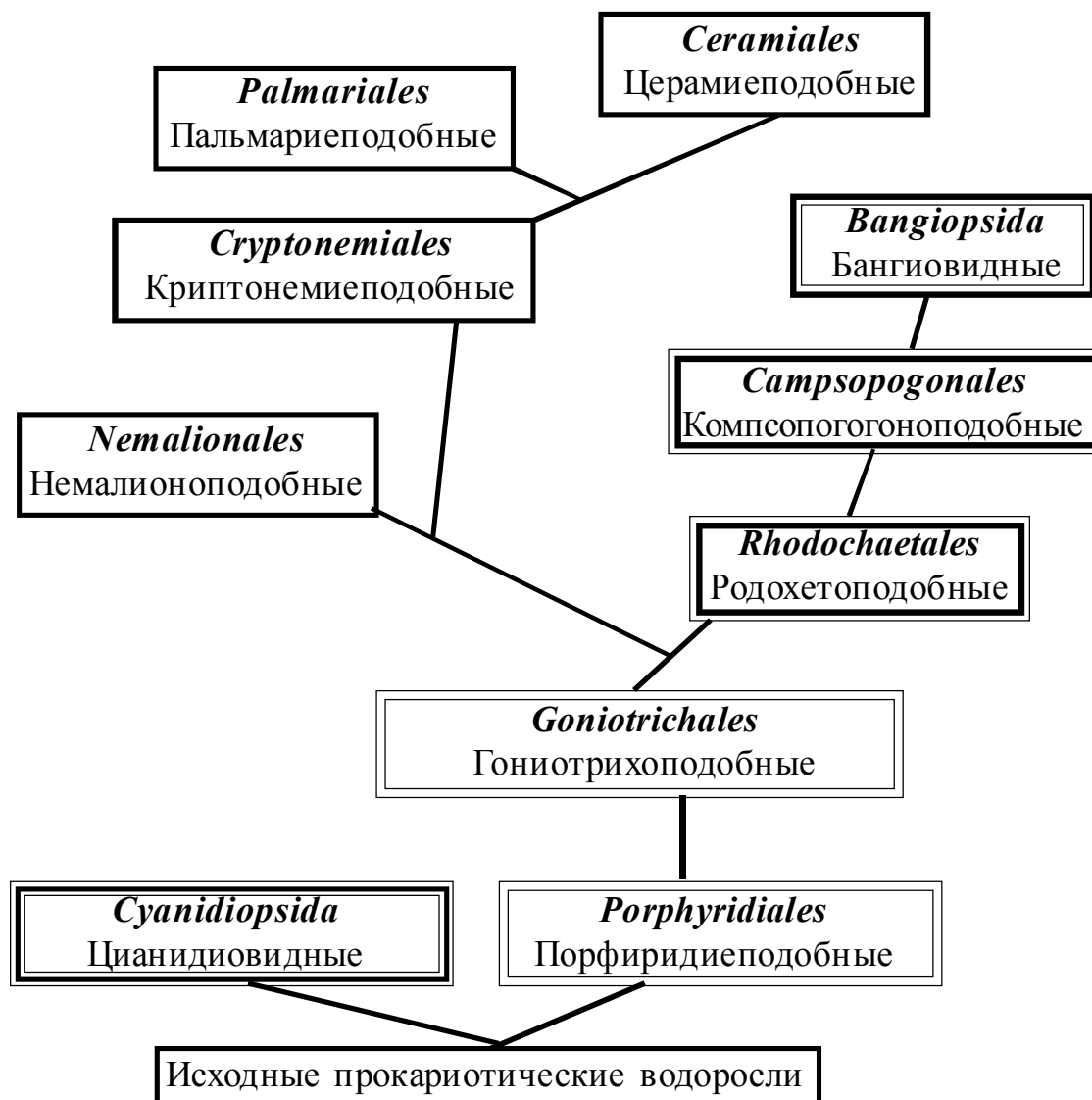


Рис. 65. Схема филогенетических отношений Красных водорослей

## ПОДЦАРСТВО БУРЫЕ РАСТЕНИЯ - *PHAEOPHYTAE*

Эукариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основные - хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные - фукоксантин, лютеин и некоторые другие. Жгутики обычно гетероморфные, гетероконтные и латеральные. Хроматофоры двух-трёхламеллярные. Продукты запаса - ламинарин, хризоламинарин, редко крахмал. Половой процесс – изогамия, гетерогамия, оогамия.

### ОТДЕЛ ХРИЗООБРАЗНЫЕ – *CHRYSOPHYTA* (ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ)

Отдел представлен преимущественно микроскопическими водорослями, обитающими в пресных водах и морях всех климатических зон земного шара, но чаще встречаются в умеренных широтах. Развиваются обычно ранней весной, поздней осенью и зимой. Большинство видов – типичные представители планктона, некоторые живут в поверхностной плёнке натяжения воды (нейстон). Среди них много эпифитных форм, реже встречаются бентосные водоросли.

Набор фотосинтезирующих пигментов достаточно разнообразный. Основными являются хлорофиллы *a* и *c*. Дополнительные пигменты включают много каротиноидов, в том числе каротин и несколько ксантофиллов. Наиболее важные дополнительные пигменты – фукоксантин и виолаксантин. В зависимости от сочетания пигментов окраска клеток приобретает различные оттенки: от чисто золотисто-жёлтой до зеленовато-жёлтой и зеленовато-бурой. Продуктами ассимиляции являются хризоламинарин, масла, а также особый углевод лейкозин. Хроматофоры окрашены в жёлто-коричневый, жёлто-зелёный, золотистый цвета, имеют трёхламеллярную организацию. У большинства представителей имеется дополнительный периферический огибающий изнутри пластиду диск. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз в основном открытый, центром организации микротрубочек служит ризопласт (жгутиковый корень). Цитокинез идёт с образованием борозды деления.

Большинство водорослей имеют микроскопические размеры. Таллом амебоидный, монадный, пальмеллоидный, коккоидный, нитчатый, разнонитчатый и пластинчатый. Клеточная стенка отличается большим разнообразием. У простейших представителей отдела клетка покрыта тонким перипластом, позволяющим изменять форму клетки и образовывать выпячивания (псевдоподии) и осуществлять амебоидные движения. Другие водоросли имеют твёрдую целлюлозную оболочку, иногда сильно ослизняющуюся. Отдельную группу составляют водоросли, имеющие внутренний кремниевый скелет. У наиболее высоко организованных представителей клетка одета панцирем, состоящим из кремниевых чешуек, несущих иногда шипы, или же клетка заключена в целлюлозный «домик», через

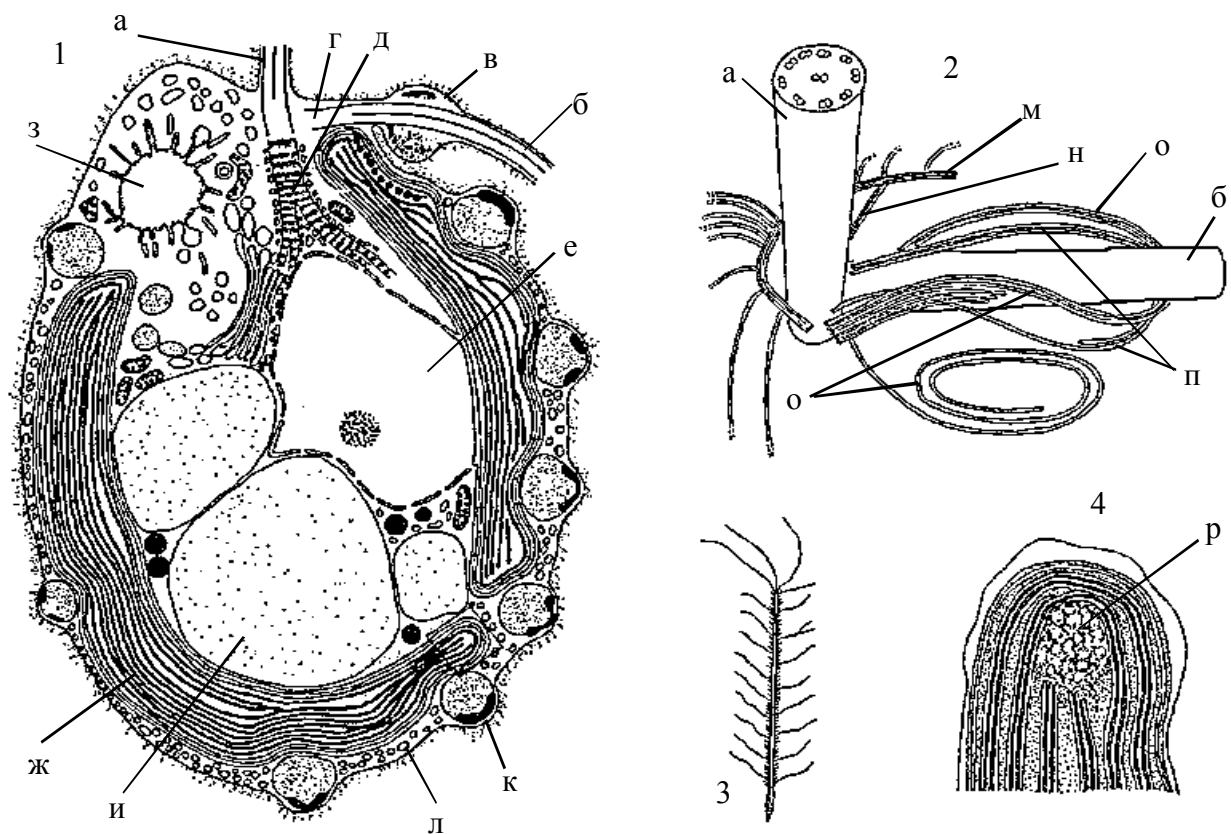


Рис. 66. Схема строения клетки: 1 - общее строение; 2 - корешковая система; 3 - трёхчастная мастигонема; 4 - часть хроматофора: а - длинный жгутик; б - короткий жгутик; в - базальное вздутие; г - базальное тело; д - ризопласт; е - ядро; ж - хроматофор; з - пульсирующая вакуоль; и - вакуоль; к - слизистое тело; л - слизь; м - первый корешок; н - второй корешок; о - третий корешок; п - четвёртый корешок; р - хроматофорный нуклеоид

отверстия в котором выходят жгутики или псевдоподии. Жгутики расположены почти перпендикулярно друг к другу. Длинный жгутик направлен вперёд и несёт трёхчастные мастигонемы, на которых располагаются короткие латеральные волоски. Второй жгутик короткий, гладкий, направлен назад, у некоторых видов покрыт органическими чешуйками, у его основания располагается парабазальное вздутие, иногда второй жгутик редуцирован. Стигма располагается в хроматофоре и ориентирована на парабазальное вздутие.

У некоторых представителей есть стрекательные структуры – дискоболоциты. В клетках многих видов имеется пульсирующие вакуоли.

Размножаются Золотистые водоросли простым делением клетки, а также путём распада колоний или многоклеточного таллома на отдельные части. Наблюдается также размножение при помощи одножгутиковых или двужгутиковых зооспор, реже автоспор. Известен также половой процесс – хологамия и изогамия, в результате которого образуются цисты, одетые в кремнистые оболочки, разнообразно скульптурированные, имеющие пору, замкнутую особой пробкой. Эти структуры переносят неблагоприятные условия.

При неблагоприятных условиях или в результате полового процесса формируются стоматоцисты, покрытые кремнезёмной оболочкой, которая может быть гладкой или нести различные скульптурные образования – шипы,

бородавки, кольца, морщины. В цисте имеется пора, которая замыкается полисахаридной пробочкой. При прорастании цисты пробочка растворяется и протопласт цисты выходит в виде монады или амёбы.

Многие представители являются миксотрофами, т.е., имея пластиды, способны поглощать растворённые органические соединения, а также пищевые частицы. Питание части видов зависит от условий окружающей среды или клеточного состояния. Среди золотистых водорослей широко представлена фаготрофия, они поглощают бактерии, дрожжи, небольшие эукариотические водоросли и пищевые частички. Способность к фаготрофии связана со жгутиками, которые удерживают пищевую частичку и переносят её в корзинообразную структуру, которая образуется на поверхности клетки при участии микротрубочковых корешков короткого жгутика. После попадания пищи в эту корзину, она опускается в клетку в виде пищевой вакуоли.

Значение Золотистых водорослей определяется созданием первичной продукции в водоёмах, они служат пищей для планктонных животных, в том числе и рыб. Большую роль они играют в улучшении газового режима водоёмов. Многие из них – индикаторы на чистую воду. В то же время, при массовом развитии некоторых видов происходит «цветение» воды и ухудшение её питьевых и технических качеств.

Отмирая и падая на дно водоёма, Золотистые водоросли принимают участие в образовании сапропеля – органического ила.

Систематика отдела окончательно не установлена. В некоторых системах этот отдел рассматривается в ранге класса, входящего в отдел *Ochromytha*. В других системах внутри отдела выделяется пять классов, имеющих разные типы организации таллома. Нами принимается система отдела, включающего 6 классов, из которых *Pelagophyceae*, *Pedinellophyceae*, *Bolidophyceae* далее не рассматриваются.

Класс Хризовидные - *Chrysopsida* (*Chrysophyceae*)

Класс Синуровидные - *Synuropsida* (*Synurophyceae*)

Класс Диктиоховидные - *Dictyochopsida* (*Dictyochophyceae*)

## **КЛАСС ХРИЗОВИДНЫЕ - *CHRYSOPSIDA***

К этому классу относятся водоросли с монадным талломом, имеющим один или два жгутика, в последнем случае гетероконтных и гетероморфных. Строение клетки типично для представителей отдела (рис. 66). Кроме одиночных форм имеются колониальные. Класс отличается большим разнообразием и делится на четыре порядка: Охроманадоподобные (*Ochromonadales*), Хромулиноподобные (*Chromulinales*), Гиббердиеподобные (*Hibberdiales*) и Гидрурусоподобные (*Hydrurales*).

Жгутиковые формы многих классов водорослей зоологи относят к животному царству и помещают их в составе общего класса жгутиконосцев в пределы типа Простейшие (*Protozoa*). Основанием этого служит то обстоятельство, что многие

из них факультативно способны к гетеротрофному питанию, а некоторые полностью утратили способность к фотосинтезу и являются облигатными гетеротрофами. Но наличие у подавляющего числа видов хлоропластов и способность к фотосинтезу, а также других, типично растительных структур в организации тела (пальмеллоидной, коккоидной, нитчатой), позволяют считать их растительными организмами.

### Порядок Охромонодоподобные –*Ochromonadales*

К этому порядку относятся голые формы с двумя неравными жгутиками. Третий микротрубочковый корешок образует петлю под коротким жгутиком.

Род Охромонас (*Ochromonas sp.*, рис. 67) включает одноклеточные, окрашенные в золотистый цвет монады с двумя гетероморфными жгутиками. Клетки одеты тонкой плазмалеммой. На переднем конце клетки имеется сократительная вакуоль и глазок, на заднем конце – вакуоль с хризоламинарином. В клетках также видны непереваренные частички пищи (клетки водорослей). Размножается вегетативно, борозда деления начинается у переднего конца клетки между двумя парами жгутиковых оснований. Представители рода предпочитают олиготрофные пресные воды, но имеются морские виды.

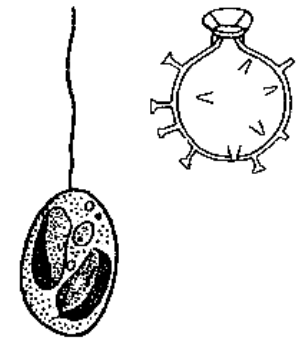


Рис. 67. *Ochromonas sp.*  
1 - внешний вид; 2 - циста

Виды рода Динобрион (*Dinobryon sp.*, рис.68) также обитают в планктоне и бентосе пресноводных водоёмов с чистой водой. Клетки колонии образуют прозрачный целлюлозный «домик», внутри которого прикрепляются при помощи сократительных стебельков. Из широкого устья «домика» выставляются два неравных жгутика. При размножении дочерние клетки выползают из «домика», прикрепляются к его поверхности, делятся и формируют новый «домик». Так образуются нежные древовидные колонии. После полового процесса зигота превращается в стоматоцисту.

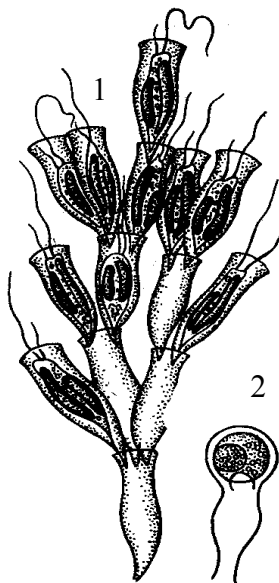


Рис. 68. *Dinobryon sp.*:  
1 - внешний вид; 2 - циста

### Порядок Хромулиноподобные - *Chromulinales*

К этому порядку относятся организмы с монадным, пальмеллоидным и амeboидными типами дифференциации таллома. Монадные клетки с одним видимым в световой микроскоп жгутиком.

Типичным представителем порядка является Хризамёба лучистая (*Chrisamoeba radians*, рис. 69), обитающая в планктоне рек, озёр, торфяных болот, прудов. Таллом водоросли может находиться в двух состояниях – амeboидном и монадном. В амeboидной форме клетка имеет зачаточный жгутик и передвигается



по субстрату при помощи псевдоподий. При переходе в монадную стадию клетка прекращает движение, втягивает псевдоподии, увеличивается в размерах и становится шаровидной или яйцевидной. Жгутик увеличивается в размерах и становится органом передвижения, при этом клетка из бентосного обитания переходит в планктон.

Размножение вегетативное, путём деления клетки надвое. Деление происходит во время амёбидной стадии и протекает довольно быстро в течение 5-15 минут, при этом образуются скопления, включающие до 20 особей, которые вскоре расползаются в разные стороны и живут самостоятельно.

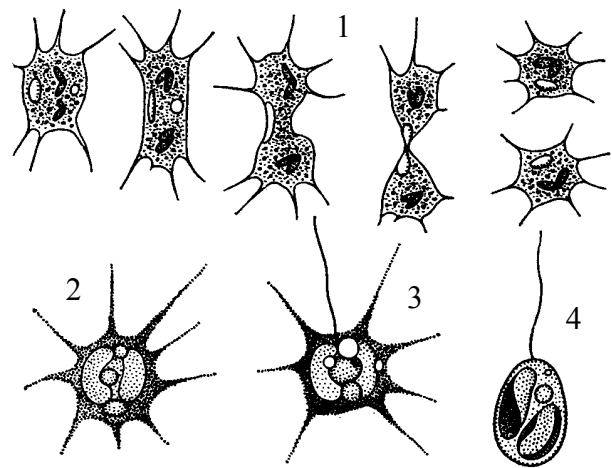


Рис. 69. *Chrysamoeba radians*: 1 - стадии деления клетки; 2 - ризоподальное состояние; 3 - клетка с зачаточным жгутиком; 4 - монадная стадия

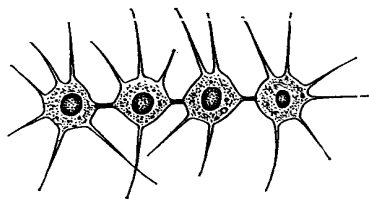


Рис. 70. *Chrsidiastrum catenatum*

У колониальных форм при вегетативном размножении клетки не расходятся, а остаются соединёнными в колонии в виде цепочки (*Chrsidiastrum catenatum*, рис. 70). Некоторые виды имеют сетчатые колонии, отдельные клетки которой имеют «домики» (*Heliapsis mutabilis*, рис. 71).

Плазмодиальные формы представлены монотипным родом Миксохризис,

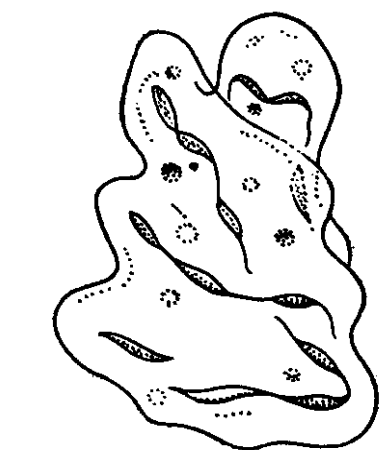
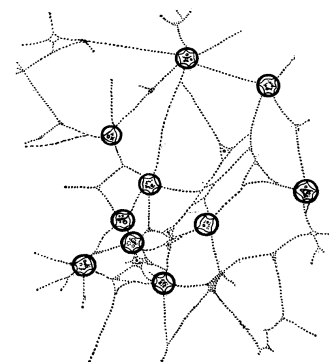


Рис. 72. *Myxochrysis paradoxa*

единственный вид которого представляет собой голый протопласт с многочисленными ядрами и хлоропластами (*Myxochrysis paradoxa*, рис. 72). Это свободно живущая в пресных водоёмах крупная многоядерная «амёба», окружённая толстой коричневой обвёрткой, в которой отлагаются железо и известь. При неблагоприятных условиях всё содержимое такого плазмодия превращается



В многочисленные цисты, из которых потом выходят зооспоры. Вскоре они утрачивают жгутики, становятся амёбидными и сливаются друг с другом с образованием многоядерного плазмодия.

Рис. 71. *Heliapsis mutabilis*

Представители рода Хромулина (*Chromulina*) обитают в пресных водах и морях. Клетка одета перипластом и способна изменять форму и иногда

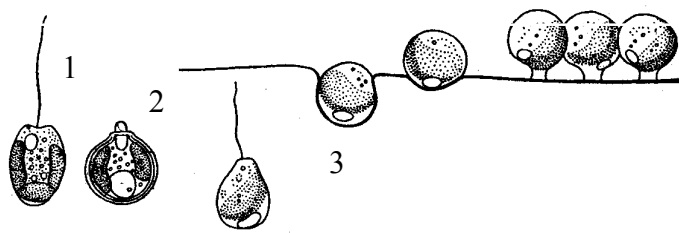


Рис. 73. *Chromulina rosanoffii*: 1 - внешний вид; 2 - циста; 3 - схема образования плёнки из цист

образовывать псевдоподии, имеет два неравных жгутика, один из которых у некоторых видов редуцирован и находится в карманообразном впячивании клетки.

Хромулина Розанова (*Chromulina rosanoffii*, рис. 73)

обитает в водоёмах со стоячей водой, в нейстоне. При её массовом развитии вода окрашивается жёлто-коричневый цвет. Клетки не превышают размеров 10 мкм, на 1 мм<sup>2</sup> может находиться около 23 000 клеток. Размножается путём прямого деления клетки. В конце вегетации возникают кремнистые, тонкостенные цисты, которые высовываются над поверхностью воды благодаря несмачиваемости оболочек и погружены в воду только нижней частью, где находится пора. При прорастании цисты из неё выходит 1-4 зооспоры, вырастающие до размеров взрослого организма.

### Порядок Гиббердиеподобные - *Hibberdiales*

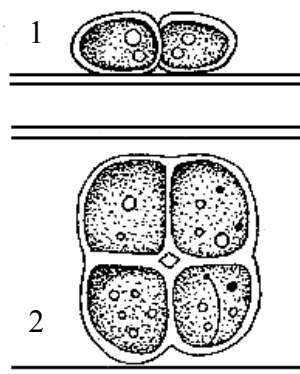


Рис. 74. *Hibberdia magna*: 1 - вид сбоку; 2 - вид сверху

Монотипный таксон, содержащий один вид – Гиббердия большая (*Hibberdia magna*, рис. 74). Он имеет две фазы в онтогенезе – колониальную пальмеллоидную неподвижную и одноклеточную монадную подвижную. При световой микроскопии у монадной фазы виден только один жгутик. К особенностям строения жгутикового аппарата относится расположение под тупым углом базальных тел и то, что микротрубочковые корешки не формируют петлю под вторым жгутиком. Отличительной особенностью является наличие помимо фукоксантина ещё одного дополнительного светособирающего каратиноидного пигмента – антраксантина.

### Порядок Гидрусоподобные - *Hydrurales*

Представители порядка имеют пальмеллоидный прикрепленный или свободно плавающий таллом, состоящий из неподвижных клеток, объединённых общей слизью. Для порядка характерно наличие уникальных зооспор тетраэдрической формы, которая поддерживается скелетом из микротрубочек, производных первого корешка. Жгутиковые корешки не образуют петлю под вторым жгутиком. На длинном переднем жгутике отсутствуют трёхчастные мастигонемы, а короткий задний лишён центральных микротрубочек. Фоторецептор отсутствует, митоз полузакрытый.

Типичным представителем порядка является Гидрурус вонючий (*Hydrurus*

*foetidus*, рис. 75), обитающий в быстротекущих холодных родниковых или талых водах. Колонии Гидруруса состоят из перистых тяжей и достигают длины 30 см. Клетки плотно расположены по периферии и рыхло в центре, в кончике каждого ответвления имеется только одна клетка, за счёт которой осуществляется рост оси и каждого ответвления. Размножение при помощи одножгутиковых зооспор тетраэдрической формы. Цисты шаровидные, с экваториальным утолщением в виде кольца.

### КЛАСС СИНУРОВИДНЫЕ - *SYNUROPSIDA*

Представители класса – одноклеточные или колониальные формы (рис. 76). Клетка имеет два жгутика, направленных вперёд, на мастигонемах отсутствуют латеральные волоски. Более короткий и гладкий жгутик расположен почти параллельно длинному перистому, один или оба жгутика покрыты мелкими органическими чешуйками. Базальные тела жгутиков расположены параллельно и соединены тремя исчерченными фибриллярными полосками. Хроматофор покрыт четырьмя мембранами, ламеллы трёхтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. Глазок отсутствует. Наиболее важные дополнительные пигменты – фукоксантин и виолаксантин. Запасной продукт хризоламинарин откладывается вне хлоропласта. Митохондрии с трубчатыми кристами. Клетки покрыты панцирем из кремнезёмных чешуек. Они расположены черепацеобразно и по спирали. Чешуйки формируются в особых уплощённых пузырьках, продуцируемых аппаратом Гольджи. Чешуйки сцементированы органическим веществом в панцирь. При

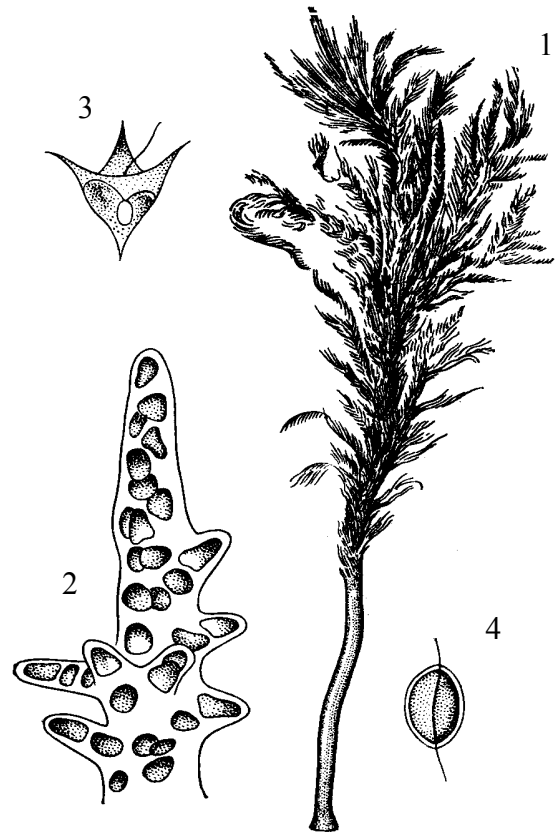


Рис. 75. *Hydrurus foetidus*: 1 - внешний вид колонии; 2 - конечный участок таллома; 3 - зооспора; 4 - циста

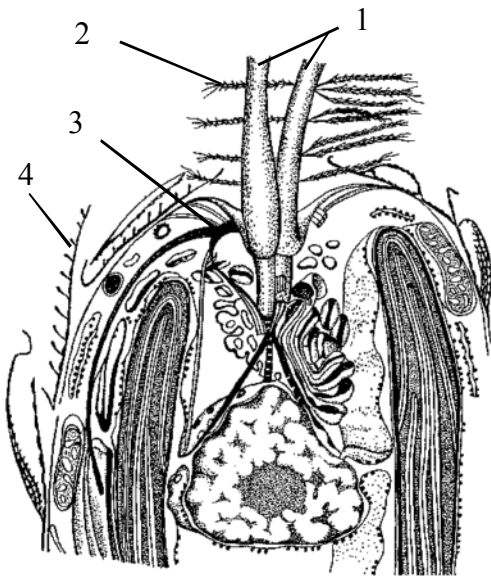


Рис. 76. Схема строения передней части клетки: 1 - жгутики; 2 - мастигонема; 3 - микротрубочковый корешок; 4 - чешуйка

Рис. 76. Схема строения передней части клетки: 1 - жгутики; 2 - мастигонема; 3 - микротрубочковый корешок; 4 - чешуйка

делении клеток дочерние получают половину чешуек, вторую половину они достраивают заново. Размножение преимущественно вегетативное, описан и половой процесс. Цикл развития гаплобионтный с зиготической редукцией.

Все представители класса – пресноводные планктонные фототрофы, где они являются важными компонентами пищевых цепей.

Класс включает один порядок, насчитывающий 6 родов.

### Порядок Синуроподобные - *Synurales*

Колониальные планктонные формы характерны для видов рода Синура (*Synura* sp., рис. 77), встречающихся в стоячих водоёмах и текучих водах.

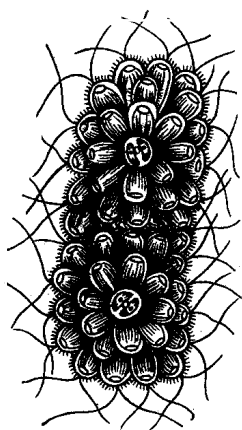


Рис. 77. *Synura* sp.  
- делящаяся колония

Составляющие колонию клетки соединены в центре колонии оттянутыми задними концами оболочек, на переднем конце находятся два неравных жгутика, один из которых, более короткий, обращён назад. Поверхность пектиновых оболочек покрыта очень мелкими кремниевыми чешуйками. Клетки в пределах колонии размножаются продольным делением. Достигая определённых размеров, колония делится. Отдельные клетки также могут покидать колонию и образовывать новую. Часто во всех клетках колонии возникают цисты.

В планктоне чистых холодных вод встречаются виды рода Малломонас

(*Mallomonas denticulata*, рис. 78), монадные клетки которых имеют панцирь из окремневевших чешуек, расположенных черепицеобразно и по спирали на пектиновой основе. У многих видов чешуйки несут длинные кремниевые иглы. Короткий жгутик не выходит за пределы тела. Для ряда представителей описан половой процесс – хологамия.

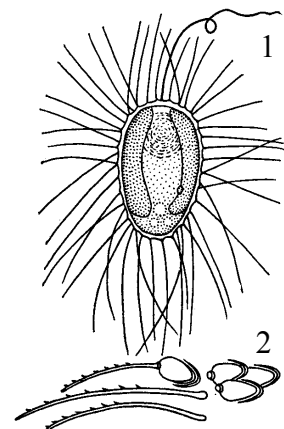


Рис. 78. *Mallomonas denticulata*: 1 - внешний вид; 2 - чешуйки и иглы панциря

### КЛАСС ДИКТИОХОВИДНЫЕ - *DICTYOSHOPSIDA*

Одноклеточные монадные организмы с внутренним кремниевым скелетом. На длинном жгутике расположены трёхчастные мастигонемы, второй жгутик сильно редуцирован. В переходной зоне отсутствует переходная спираль. Для хроматофоров характерно отсутствие соединения внешней мембраны ядра с наружной мембраной хлоропластной ЭПС. Митохондрии с трубчатыми кристами. Глазок отсутствует. Из дополнительных пигментов имеется фукоксантин. Клетка покрыта только плазмалеммой, половой процесс неизвестен. Представители класса обитают в планктоне морей.

Класс монотипный, представлен одним порядком, включающим один род с тремя видами.

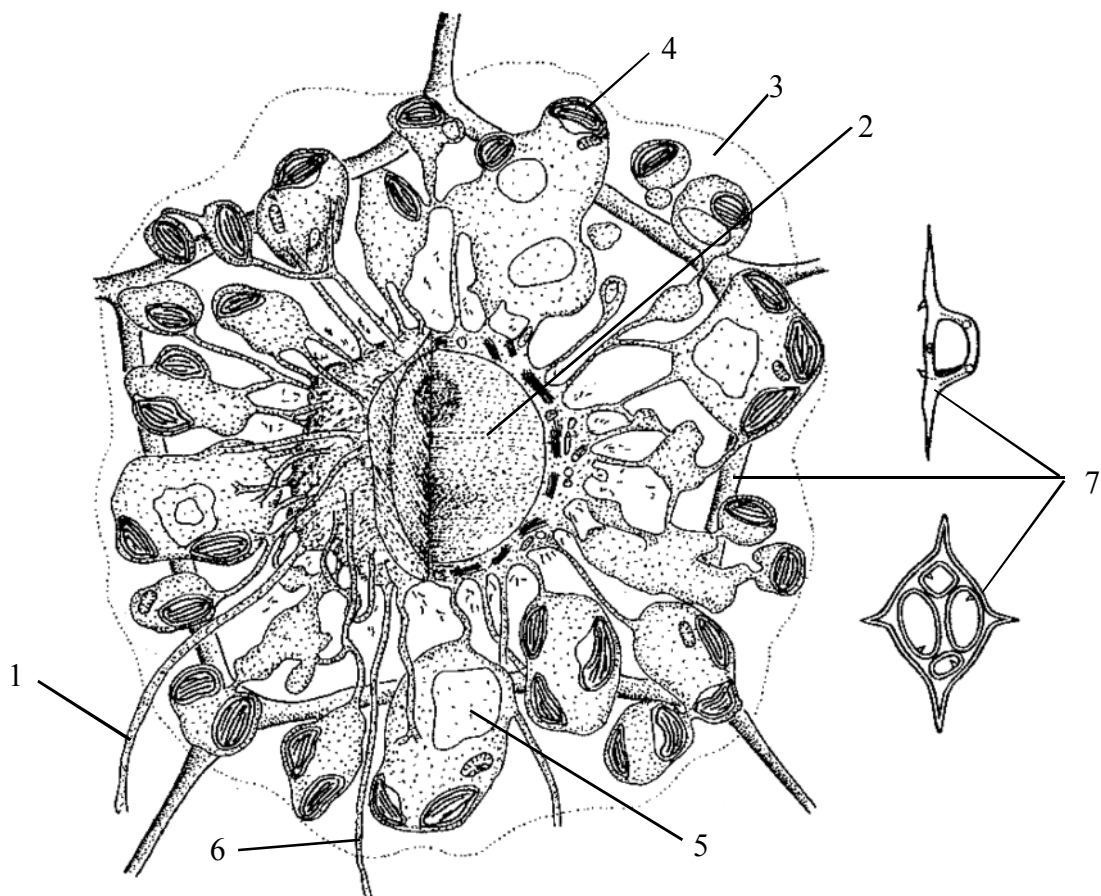


Рис. 79. *Dictyocha fibula*: 1 - жгутик; 2 - ядро; 3 - наружная обвёртка; 5 - вакуоль; 6 - псевдоподия; 7 - кремниевый скелет

### Порядок Диктиохоподобные - *Dictyochales (Silicoflagellatales)*

Монадные водоросли, имеющие кремниевый скелет, состоящий из трубчатых перекладин. Оболочки у клеток нет, поэтому её форма соответствует форме внутреннего скелета. У одного их широкораспространённых видов рода Диктиоха (*Dictyocha fibula*, рис. 79) лёгкий полый скелет состоит из базального кольца, от которого отходят радиально идущие выросты. Над базальным кольцом кверху поднимается апикальное образование. Жгутик отходит возле одного из выростов. Имеются тонкие псевдоподии. Размножение – простым делением.

В онтогенезе чередуются четыре фазы – голая одноядерная, скелетная, многоядерная и амёбовидная. Одноядерная голая стадия имеет вид сферических клеток, задний конец которых гладкий и несёт несколько щупалец. От апикального углубления отходит один видимый перистый жгутик. Второй жгутик гладкий, очень короткий, у него отсутствует центральная пара микротрубочек. Хроматофоры многочисленные, мелкие, часто выпячивают плазмалемму. Митохондрии многочисленные, содержат длинные трубчатые кристы. В цитоплазме обычно содержатся эндосимбиотические бактерии. Одноядерная фаза переходит в скелетную, она является основной и широко распространённой формой в природе. Клетка имеет длинный жгутик, близкий по строению к голой стадии, и щупальца (псевдоподии). Короткий жгутик представлен лишь базальным телом. Значительно реже наблюдаются амёбовидная и многоядерная

фазы.

По строению скелета ископаемых видов определяют геологический возраст пород.

Схема филогенетических связей Золотистых водорослей (*Chrysophyta*) приведена на рисунке 80. Внутри класса Хризовидных эволюция шла по пути усложнения таллома от амебоидного и монадного (порядки Охромонадоподобные и Хромулиноподобные) к пальмеллоидному и псевдопаренхиматозному (порядки Гиббердиеподобные и Гидрурусоподобные). Наиболее близок к Хризовидным класс Синуровидные, отличающийся вперёд направленными жгутиками, корешковой системой, базальными вздутиями на каждом жгутике и некоторыми другими признаками. Обособленно в системе отдела стоит класс Диктиоховидные, который в некоторых системах сближается с Диатомовыми водорослями.

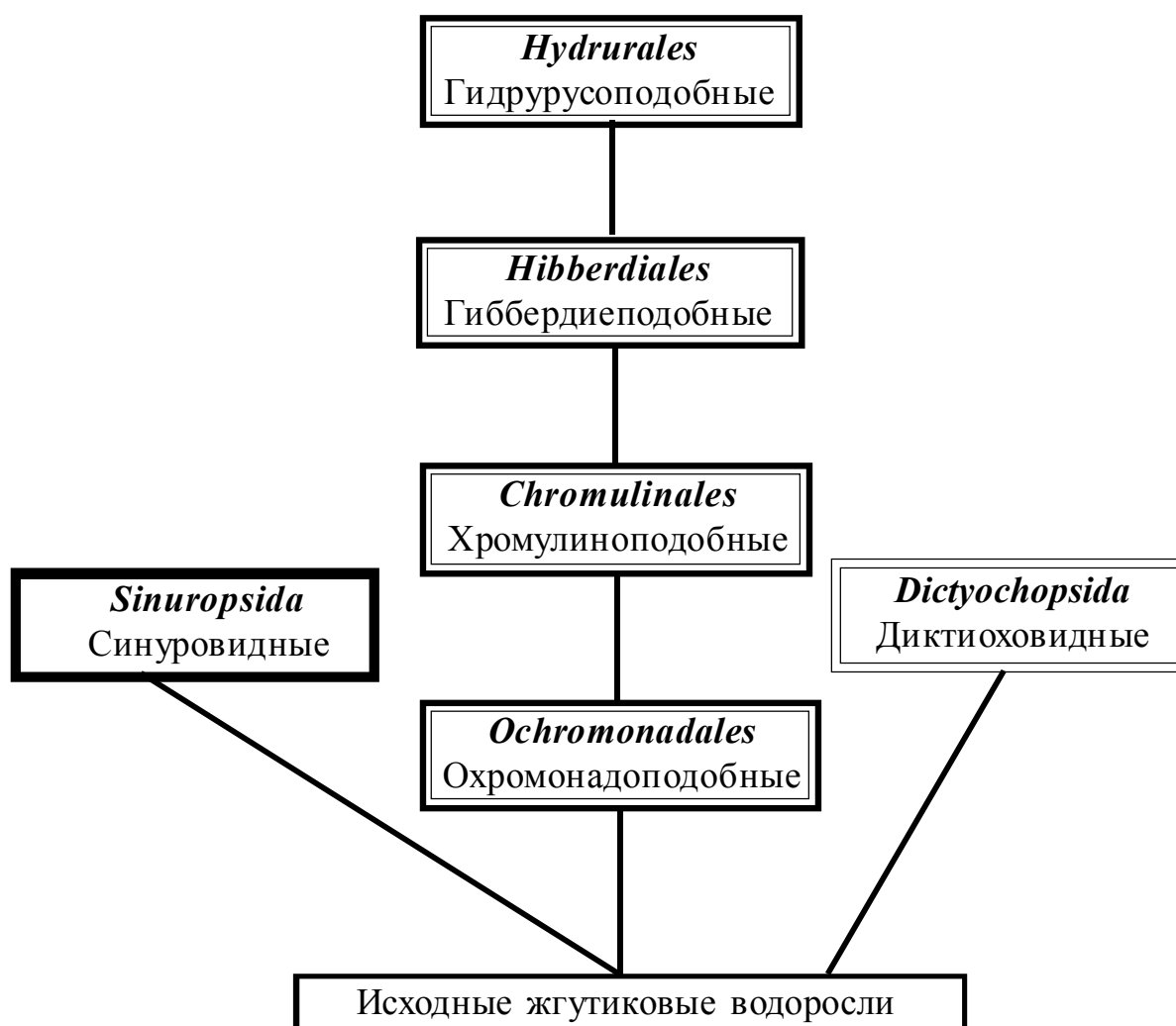


Рис. 80. Схема филогенетических отнрошений Золотистых водорослей

## ОТДЕЛ БАЦИЛЛЯРИЕОБРАЗНЫЕ - *VACILLARIOPHYTA* (ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ)

Обширный отдел низших растений, насчитывающий более 10 000 видов. Это одноклеточные и колониальные организмы, широко распространённые в бентосе и планктоне солёных и пресных водоёмов, верхних слоёв почвы, на влажных скалах, в горячих источниках, на снегу и во льдах полярных областей.

Хроматофоры сходны в строении с Золотистыми водорослями. Ламеллы состоят из трёхтилакоидных дисков, имеется один опоясывающий тилакоид. Пластиды обычно постенные, имеют жёлтую или жёлто-бурую окраску и содержат хлорофиллы *a* и *c*. Дополнительными пигментами являются:  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротин, пять ксантофиллов (среди них в большом количестве фукоксантин). После гибели клетки бурые пигменты растворяются в воде, и зелёный хлорофилл становится ясно заметным. Запасными веществами являются масла, отлагающиеся в клетке в виде капель, волютин (или метакроматин) и хризоламинарин. Митохондрии с трубчатými кристами. Митоз открытый, без центриолей, роль центра организации микротрубочек играют полярные пластинки.

Отличительной особенностью отдела является строение клеточной стенки. Она состоит из кремнезёмной оболочкой, напоминающей по составу опал - панциря, имеющего две половинки, надевающиеся друг на друга, как крышка на коробку. Помимо кремнезёма в состав панциря входит примесь органических соединений и некоторых металлов (железо, алюминий, магний). Изнутри и

снаружи он покрыт тонким органическим слоем, состоящим из пектиновых веществ. В каждой половинке различают створку и поясковый ободок. Створка в свою очередь имеет лицевую плоскую поверхность и краевую загнутую часть - загиб. Большая половинка панциря - эпитека охватывает своим поясковым ободком поясковый ободок меньшей половинки - гипотеки. Створки бывают самых различных очертаний: круглые, эллиптические, яйцевидные, ромбические, ланцетные и т.д. (рис. 81). У многих видов между загибом створки и поясковым ободком образуются вставочные

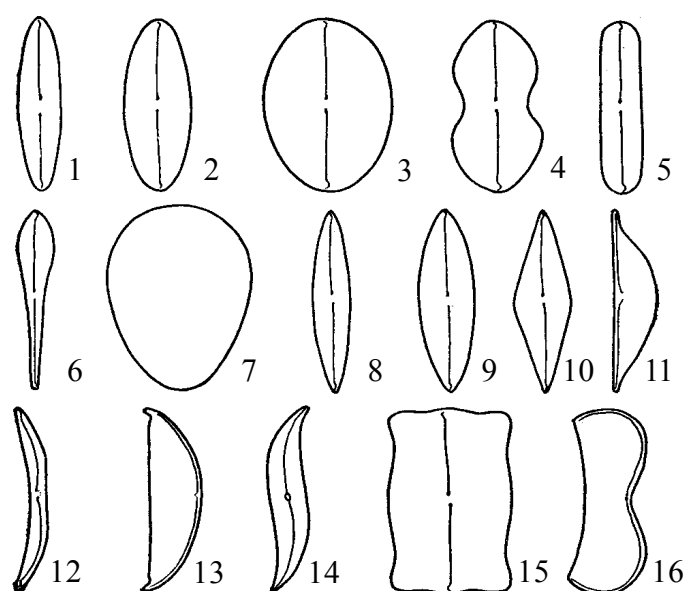


Рис. 81. Очертания створок: 1,2 - эллиптическая; 3 - широкоэллиптическая; 4 - гитаровидная; 5 - линейная; 6 - булавовидная; 7 - яйцевидная; 8,9 - ланцетная; 10 - ромбическая; 11, 13 - полуланцетная; 12 - полудугообразная; 14 - сигмовидная; 15 - прямоугольная; 16 - почковидная

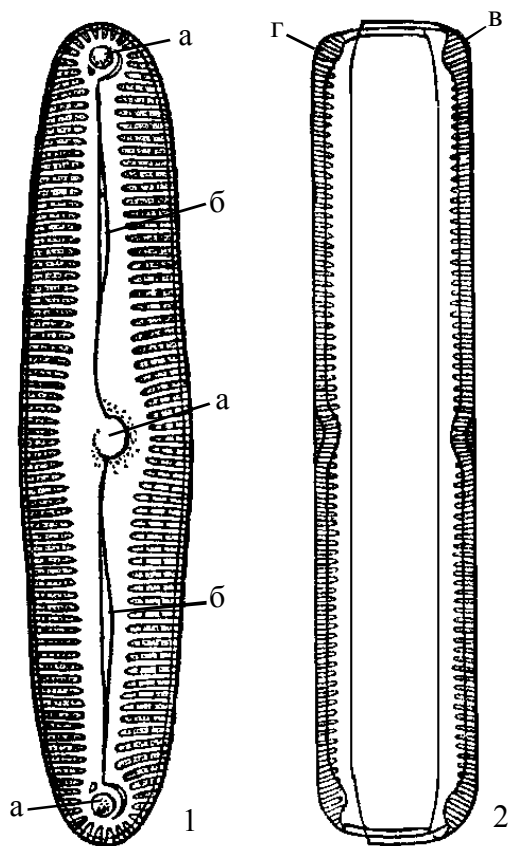


Рис. 82. Строение панциря Пиннулярии: 1 - вид со стороны створки; 2 - вид со стороны пояса: а - узелки; б - шов; в - эпитека; г - гипотека

ободки, что способствует увеличению объёма клетки и её росту. Часть панциря между створками эпитеки и гипотеки, т.е. поясковый ободок гипотеки и находящийся на него поясковый ободок эпитеки, а также вставочные ободки (если они есть), называют пояском панциря. Со стороны пояса панцирь имеет обычно прямоугольную форму (рис. 82). У некоторых видов от внутренних стенок вставочных ободков в полость клетки врастают тонкие кремниевые неполные перегородки – септы. Они имеют одно или несколько отверстий и перегородивают клетку на полуизолированные камеры, что увеличивает поверхность клетки.

Створки панциря не сплошные, они пронизаны мельчайшими отверстиями - ареолами, сообщающими протопласт клетки с окружающей средой и занимающими от 10 до 75% площади створки (рис. 83). Ареолы затянуты с внешней или внутренней стороны тонкой перфорированной плёнкой - велумом.

Противоположное не занятое велумом отверстие называется фораменом. Если ареола не имеет заметных сужений к поверхности створки, то она называется порой, если заметно сужена к одной из поверхностей – локулярной (рис. 84,1-4). Кроме ареол на панцире встречаются и мелкие отверстия – поры, которые могут быть полностью открытыми или полузакрытыми мембранами различного типа. Ареолы могут складываться в ряды, которые видны при световой микроскопии как радиальные, параллельные или конвергентные штрихи. Известны также и другие структуры, соединяющие протопласт с внешней средой. Это римопортулы – трубчатые структуры, конец внутренней части которых сплюснен. Эти структуры принимают участие в экскреции слизи (рис. 84,5-6). Другой тип трубчатых структур – фултопортулы. Это трубки, окружённые 2-5 камерами или сопутствующими порами, изолированными изнутри опорами (рис. 84,7-8). Фултопортулы связаны с выделением хитиновых фибрилл, которые играют роль в формировании колоний,

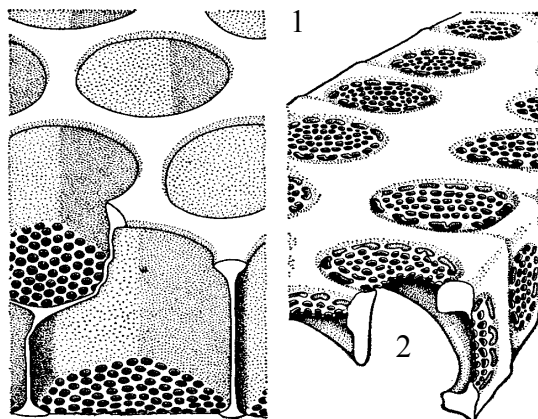


Рис. 83. Строение ареол: 1 - ареола с велумом на внутренней стороне панциря; 2 - ареола с велумом на наружной стороне панциря



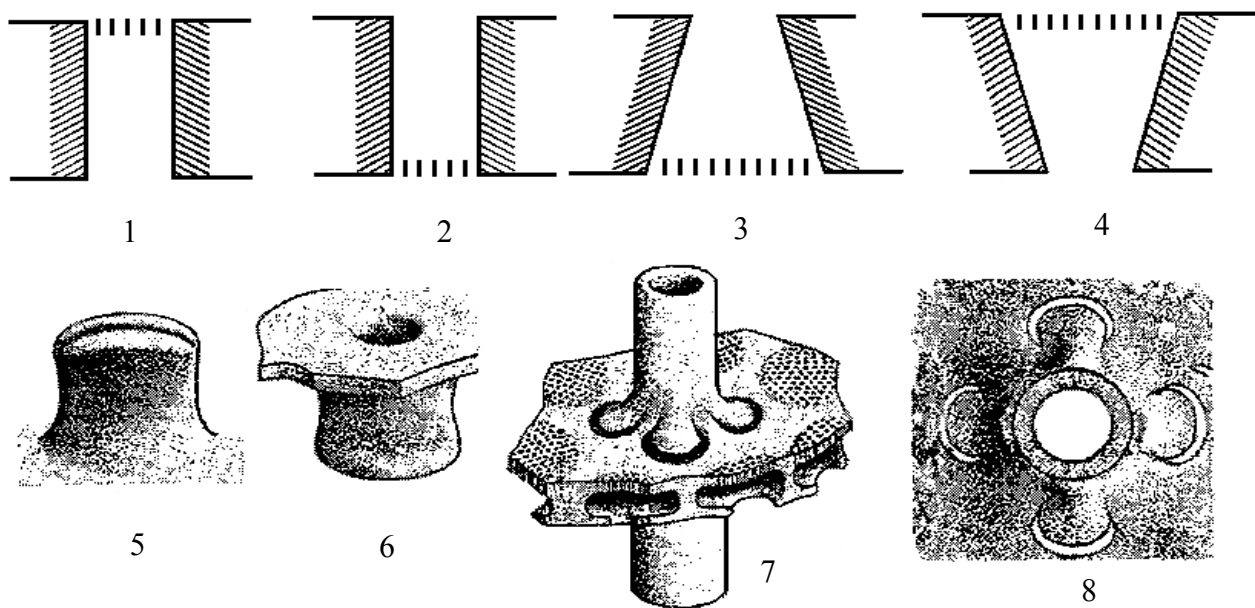


Рис. 84. Детали строения панциря: 1,2 - пороидные ареолы; 3,4 - локулярные ареолы; 5,6 - римопортулы; 7-8 - фултопортула.

увеличивают плавучесть клеток. У большинства водорослей, имеющих зеркальную симметрию, на створке имеется шов, представляющий собой две короткие изолированные щели, соединённые в центре створки центральным узелком, а у концов створки заканчивающиеся конечными узелками. Узелки являются утолщениями створки. Щели в толще створки коленчато изогнуты, внутренняя щель открывается в полость клетки, наружная сообщается с внешней средой. В центральном узелке щели соединяются с помощью канала. У некоторых водорослей имеется каналовидный шов, расположенный в толще створки, гребневидном утолщении – киле, или крыловидном выросте, окружающем створку по краю – крыле. Каналовидный шов сообщается с внешней средой с помощью тонкой щели, а с внутренней полостью клетки – с помощью отверстий. Швы обеспечивают сообщение протопласта с внешней средой, а также принимают участие в движении.

Кроме того, у большинства водорослей на внутренней поверхности створок имеются различные образования в виде полых или сплошных выростов, выпуклостей, рогов, щетинок, шипов, шпиков, бороздок, камер, рёбер и пр., которые выполняют разные функции: объединяют клетки в колонии, увеличивают поверхность панциря у планктонных видов.

Размножение чаще всего осуществляется путём деления клетки. При этом масса протопласта увеличивается, вследствие чего две половинки панциря отодвигаются друг от друга. Ядро митотически делится, затем протопласт разделяется пополам в плоскости, параллельной створкам. Каждый новый протопласт наследует половинку панциря, а вторая достраивается заново, причём всегда образуется меньшая половинка - гипотека. Формирование новой половинки панциря начинается в плоском пузыре, окружённом мембраной – силикалемме. Пузырь формируется за счёт слияния везикул аппарата Гольджи и

в нём накапливается кремнезём. После цитокинеза центр организации микротрубочек мигрирует в положение между ядром и силикалеммой. Образовавшаяся система микротрубочек участвует в образовании новой створки, контролируя отложения кремнезёма. Каждый индивидуальный кремнезёмный элемент (створка, поясковидный ободок, вставочный ободок) формируется в собственной силикалемме. После завершения формирования гипотеки обращённая внутрь силикалемма становится новой плазмалеммой, а оставшаяся часть цитоплазмы с плазмалеммой и силикалеммой становится органическим покрытием над кремнезёмным панцирем. Позднее может быть добавлена вторичная органическая стенка, состоящая из комплекса сульфатированных полисахаридов.

Таким образом, возникшие в результате деления две дочерние клетки неодинаковы по размерам: одна, получившая эпитеку материнской клетки, сохраняет её размеры, вторая, получившая гипотеку, ставшую в новой клетке эпитекой, по размерам меньше. В результате многократных делений происходит постепенное уменьшение размеров клеток у половины популяции, у некоторых видов почти в 3 раза. Восстановление размеров клеток происходит в результате полового процесса.

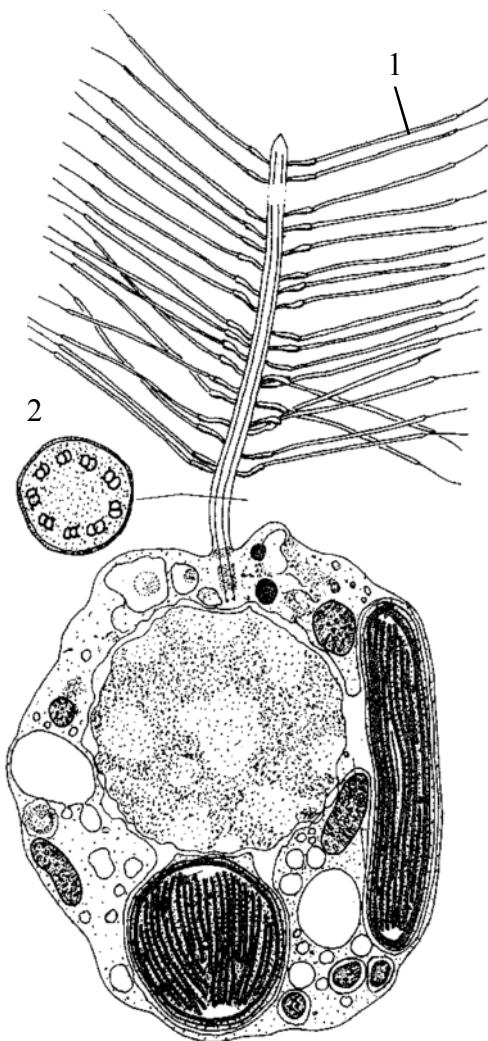


Рис. 85. Строение сперматозоида: 1 - мастигонемы; 2 - поперечный срез жгутика

Цикл развития Диатомовых водорослей - диплонтный, т.е. взрослые особи диплоидны, гаплоидны только гаметы, гаметофит отсутствует. Две особи сближаются и выделяют слизь, створки раздвигаются, половому процессу предшествует редукционное деление ядра. Образующиеся при этом гаплоидные ядра с участками протопласта являются гаметами, из которых три обычно дегенерируют. Оставшиеся гаметы обладают амeboидным движением и сливаются друг с другом, образуя зиготу, которая увеличивается в размерах и превращается в ауксоспору (спору роста). Зрелые ауксоспоры вырастают до размеров взрослой особи и формируют новый панцирь.

У водорослей, обладающих радиальной симметрией, известен оогамный половой процесс. В одних клетках образуются сперматозоиды с одним или двумя жгутиками, в других в результате мейоза остаётся одно жизнеспособное ядро, и эта клетка соответствует оогонию.

Свободноплавающие сперматозоиды проникают в неё и происходит оплодотворение. Сперматозоид имеет единственный жгутик, несущий трёхчастные мастигонемы. Его жгутиковый аппарат сильно редуцирован, в нём нет центральной пары микротрубочек, корешковой системы, переходной спирали, базальные тела состоят из двух дуплетов микротрубочек (рис. 85). Зигота одевается пектиновой оболочкой и превращается в ауксоспору. Она одевается оболочкой, постепенно приобретающей характерную для данного вида структуру, и превращается в вегетативную клетку. Образование каждой из двух половинок панциря связано с митотическим делением ядра, в результате которого одно из дочерних ядер регенерирует. Первое ядерное деление связано с формированием эпитеки, второй митоз с дегенерацией одного из ядер приводит к формированию гипотеки.

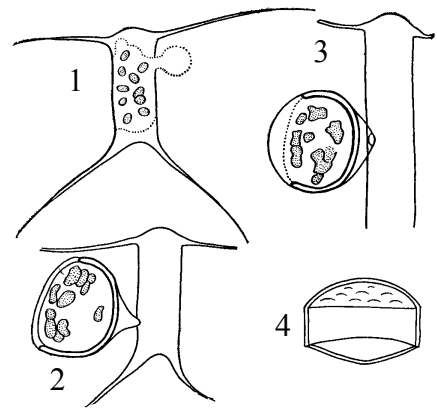


Рис. 86. Образование спор: 1-4 - последовательные стадии развития споры у *Chaetoceros heterovalvatus*

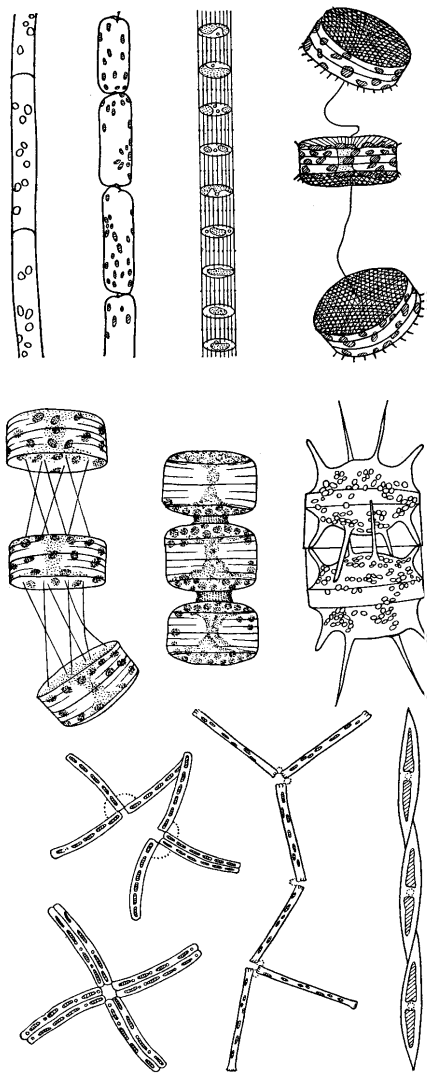


Рис. 87. Типы нитевидных колоний

При неблагоприятных условиях образуются споры. При этом протопласт сжимается, округляется, на его поверхности сначала появляется первичная створка споры, затем вторичная, обе плотно соединяются краями (поясок отсутствует). Створки споры покрыты шипиками, выростами и другими образованиями (рис. 86). После периода покоя из неё образуется новая клетка.

У многих видов в результате деления клеток образуются колонии. Размеры и форма колонии зависят от количества общей слизи и от способа соединения клеток друг с другом. В слизистых колониях клетки целиком погружены в выделяемую ими слизь. Эти колонии имеют вид бесформенных комочков или плёнок. В некоторых случаях такие колонии имеют вид листовидных пластинок, прикрепляющихся к субстрату. Слизь здесь дифференцирована на наружный плотный слой и внутренний жидкий, в котором живут и двигаются клетки. При помощи слизи клетки в колониях могут соединяться последовательно, в этом случае образуются нитевидные и лентовидные колонии. Клетки многих планктонных видов соединяются между собой при помощи различных выростов панциря (рис. 87).

Многие водоросли, имеющие шов на створке, способны к активному движению. Большинство из

них передвигаются по субстрату, некоторые - в толще воды. Механизм движения окончательно не выяснен. Считается, что клетка скользит по субстрату благодаря движению цитоплазмы в области шва панциря. Некоторые центрические водоросли, не имеющие шва, способны медленно передвигаться за счёт выделения слизи через римопортулы. Относительно механизма движения шовных водорослей выдвинута следующая гипотеза: выделяющаяся через шов слизь, в состав которой входят фибриллярные полисахариды, гидратируется и превращается в тяжи, которые выбрасываются вперёд по субстрату и обеспечивают движение клетки.

Бацилляриеобразные играют исключительно большую роль в биосфере. Они составляют основную массу фитопланктона мирового океана. В морских бухтах, загрязнённых органическими веществами, они активно участвуют в процессах естественного очищения воды. После отмирания, бентосные и планктонные формы образуют диатомовые илы.

Диатомовые водоросли в водных экосистемах доминируют над другими микроскопическими водорослями круглый год. В планктоне морей и океанов преобладают Центровидные, в планктоне пресноводных водоёмов – Пеннатовидные. Видовой состав водорослей в водоёмах определяется комплексом абиотических факторов, из которых большое значение имеет солёность воды. Не менее важную роль играет температура, степень освещённости и качество света. Диатомовые вегетируют в диапазоне температур 0-70°C, но в состоянии покоя способны переносить как более низкие, так и более высокие температуры. Большинство из них фототрофные организмы, но встречаются миксотрофы, симбиотрофы, а также бесцветные гетеротрофные формы.

Важнейшая роль принадлежит этой группе водорослей в осадконакоплении на дне океана. Их отложения образуют диатомит, на 50-80% состоящий из панцирей водорослей. Толщина отложений может достигать нескольких сотен метров. Диатомит служит источником около 100 разнообразных продуктов, из него получают оптическое волокно, жидкое стекло, различные фильтры, полировочный и шлифовочный материал, строительный материал, компонент для изготовления динамита и др.

Панцири водорослей длительное время сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому их используют для определения происхождения и возраста различных осадочных пород. Особое значение эти водоросли имеют в экологическом мониторинге, являясь хорошими индикаторами органического загрязнения водной среды. Массовое развитие водорослей может иметь отрицательное значение, они нередко вызывают «цветение воды», появление в ней неприятных запахов, забивая жабры рыб, вызывают их гибель.

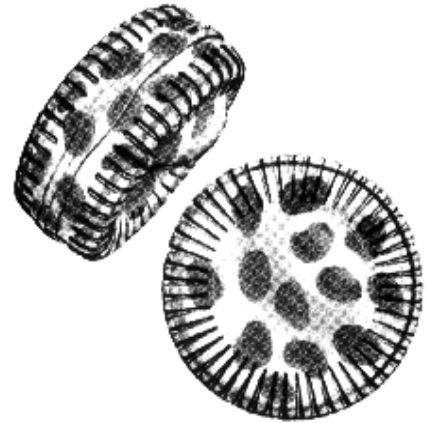
В настоящее время нет единой устоявшейся системы *Bacillariophyta*. В большинстве работ они рассматриваются в ранге отдела с двумя классами.

Класс Центровидные - *Centropsida* (*Centrophyceae*)

Класс Пеннатовидные - *Pennatopsida* (*Pennatophyceae*)

## КЛАСС ЦЕНТРОВИДНЫЕ - *CENTROPSIDA*

Одноклеточные или колониальные формы, характеризующиеся радиальной симметрией, отсутствием шва и активной подвижности, оогамным половым процессом. Виды класса широко представлены в планктоне морей и океанов как одни из главных продуцентов органических веществ. Класс содержит пять порядков, отличающихся формой панциря и очертанием створок. Наибольшее распространение имеют представители двух порядков - Косцинодископодобные (*Coscinodiscales*) и Биддильфиеподобные (*Biddulphiales*).



### Порядок Косцинодископодобные - *Coscinodiscales*

Рис. 88. *Cyclotella* sp.

У представителей порядка клетки одиночные или

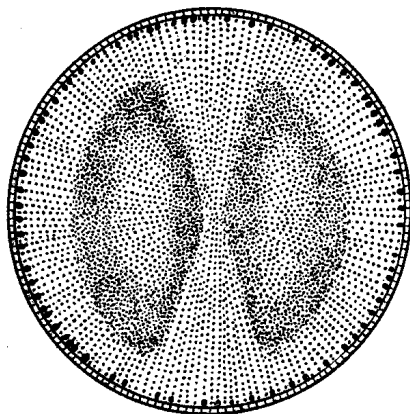


Рис. 89. *Coscinodiscus* sp.

соединены в нитевидные или цепочковидные колонии. Панцирь линзовидный, эллипсоидный, шаровидный или цилиндрический. Створки в очертании округлые. На створках имеются ареолы и рёбра, а также различного рода выросты.

Виды рода Циклотелла (*Cyclotella* sp., рис. 88) обитают в планктоне и бентосе морских и пресных водоёмов. Створки круглые, с выпуклой центральной частью, краевая зона несёт радиальные штрихи или рёбрышки. Клетки соединяются в колонии в виде непрочных цепочек.

Самым крупным родом порядка является Косцинодискус (*Coscinodiscus* sp., рис. 89), насчитывающий более 300 видов. Клетки одиночные, имеют низкоцилиндрический панцирь, створки круглые, покрыты порами, образующими радиальные ряды.

Род Стефанофиксис (*Stephanopyxis* sp., рис. 90) отличается клетками, соединёнными в цепочки при помощи длинных шипов. Панцирь цилиндрический, створки выпуклые, в виде колпачка или чаши. Известно около 40 видов, преимущественно вымерших.

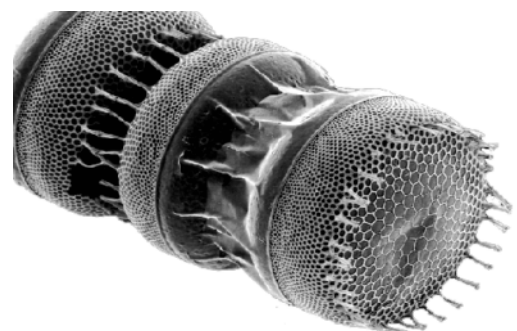


Рис. 90. *Stephanopyxis* sp.

### Порядок Биддильфиеподобные - *Biddulphiales*

Представители порядка имеют одиночные

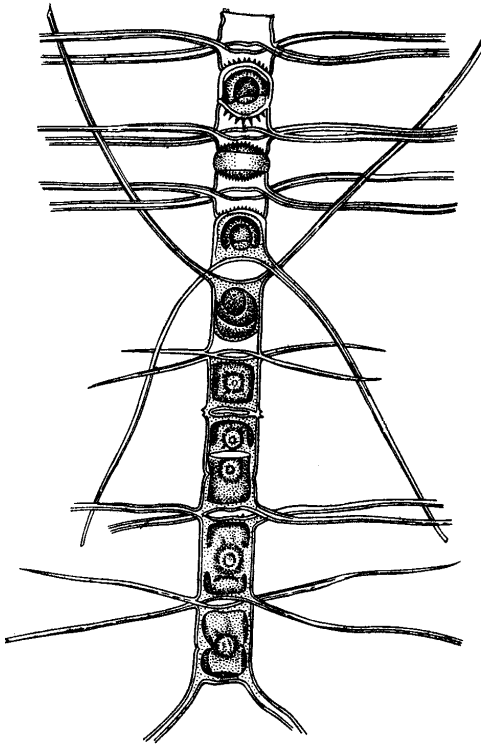


Рис. 91. *Chaetoceros* sp.

имеющими цилиндрические клетки, на створках которых расположены длинные полые щетинки или шипы. Эти выросты около основания изгибаются, перекрещиваются с выростами соседней клетки, иногда срастаются, придавая особую прочность всей колонии.

Виды рода Биддульфия (*Biddulphia granulata*, рис. 92) имеют клетки, часто соединённые в прямые или зигзагообразные колонии. Панцирь цилиндрический, створки округлые или эллиптические, на их полюсах имеются по одному или несколько выростов различной высоты и формы, на середине - длинные щетинки и мелкие шипики. Известно около 30 видов, населяющих планктон и бентос литорали.

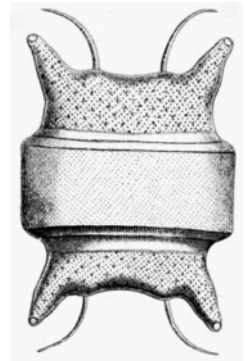


Рис. 92. *Biddulphia granulata*

## КЛАСС ПЕННАТОВИДНЫЕ - *PENNATOPSIDA*

Клетки одиночные или соединены в колонии различного вида. Панцирь имеет зеркальную симметрию. Створки в очертании линейные, ланцетные, эллиптические, с мелкими или крупными ареолами, расположенными поперечными параллельными рядами. У большинства видов вдоль створки проходит щелевидный шов, иногда сдвинутый к краю створки или находящийся в килевидном возвышении. Класс объединяет пресноводные и морские виды, обитающие в бентосе на различных субстратах, единичные виды являются планктонными. Насчитывает четыре порядка, различающиеся степенью развития шва: Бесшовноподобные (*Araphales*), Одношовноподобные (*Monoraphales*),

Двухшовноподобные (*Diraphales*) и Каналошовноподобные (*Aulonoraphales*).

### Порядок Бесшовноподобные - *Araphales*

У представителей порядка клетки одиночные или соединены в пучки или звёздчатые и зигзаговидные колонии. Панцирь прямой, иногда со вставочными ободками. Створки имеют эллиптическую или линейную форму, иногда булавовидные. Щелевидный шов отсутствует.

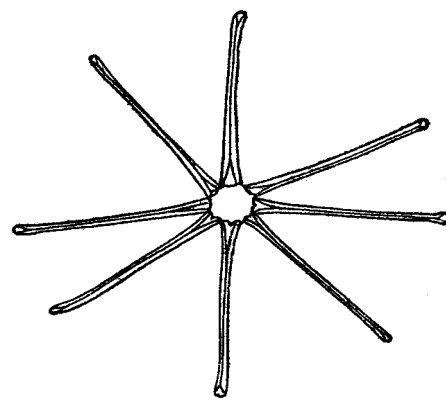
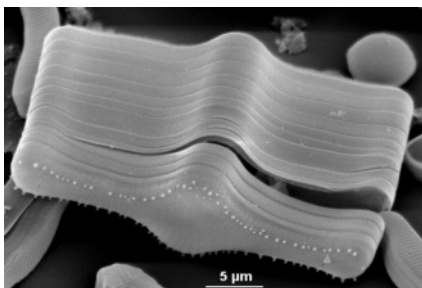


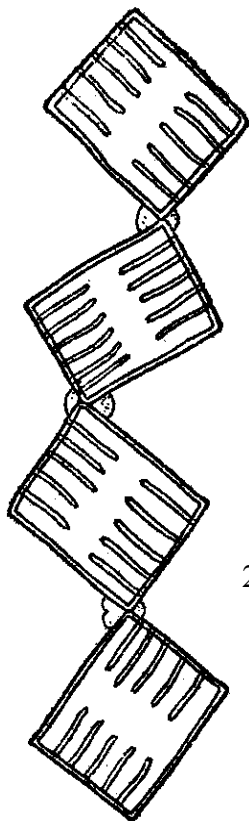
Рис. 93. *Asterionella* sp.

Род Астерионелла (*Asterionella* sp., рис. 93) включает два морских и несколько пресноводных планктонных видов. Клетки образуют звёздчатые колонии. Створки узколинейные, с головчатыми концами, разной ширины. Широко распространены в пресноводных водоёмах.



1

Клетки видов рода Табеллярия (*Tabellaria* sp., рис. 94) с пояска имеют форму табличек, снабжены вставочными ободками и соединены в колонии в виде зигзагообразной цепочки, при этом клетки обращены друг к другу створковой стороной и соединяются по углам слизью. Характерные обитатели бентоса и планктона пресных вод.



2

Рис. 94. *Tabellaria* sp. 1 - электронная фотография; 2 - внешний вид колонии

### Порядок Одношовноподобные - *Monoraphales*

Клетки обычно одиночные, прикрепляющиеся к субстрату нижней створкой или студенистыми ножками. Панцирь прямой или изогнутый, створки от линейной до широкоэллиптической формы. Нижняя створка имеет щелевидный шов, верхняя створка без шва. Обе створки с поперечными рёбрами, чередующимися с поперечными рядами ареол.

Род Кокконеис (*Cocconeis* sp., рис. 95) содержит около 100 видов, широко распространённых в морских и пресных водах. Панцирь слегка изогнутый, створки эллиптические, нижняя вогнутая, верхняя слегка выпуклая.

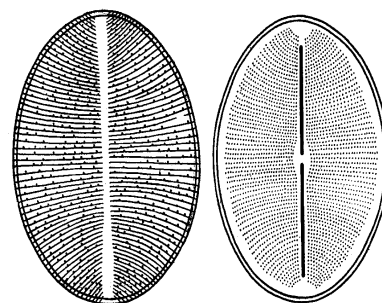


Рис. 95. *Cocconeis* sp.: верхняя и нижняя створки

## Порядок Двухшовноподобные - *Diraphales*

Объединяет виды, клетки которых большей частью одиночные, реже собранные в лентовидные или кустиковидные колонии. Створки в очертании от линейных до эллиптических, изредка S-образно изогнутые. Обе створки со щелевидным швом, прямым или изогнутым.



Рис. 96.  
*Navicula sp.*

Род Навикула (*Navicula sp.*, рис. 96) является самым крупным родом Диатомовых водорослей, насчитывающий несколько сот видов, обитающих в солёных и пресных водах. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки линейные, ланцетные, реже эллиптические, с острыми, клювовидными, закруглёнными или головчатыми концами.

Род Пиннулярия (*Pinnularia sp.*, рис.97) включает около 150 одиночных видов, имеющих более крупные размеры клеток, по сравнению с другими Диатомовыми, встречающихся на дне или в обрастаниях у берегов преимущественно пресных водоёмов. Со стороны створки имеют вид вытянутого эллипса. Вдоль створки проходит шов в виде тонкой, слегка изогнутой линии. На обоих концах клетки и в середине находятся терминальные и центральный узелки. Края створки имеют чёткий рисунок из параллельных рёбрышек, не достигающих до линии шва, которые представляют собой перегородки узких поперечных камер на внутренней стороне створки. В центре клетки находится цитоплазмальный мостик, в котором расположено ядро. По обе стороны от мостика имеются крупные пластинчатые хроматофоры, вакуоли, капли масла и зёрна волютина.

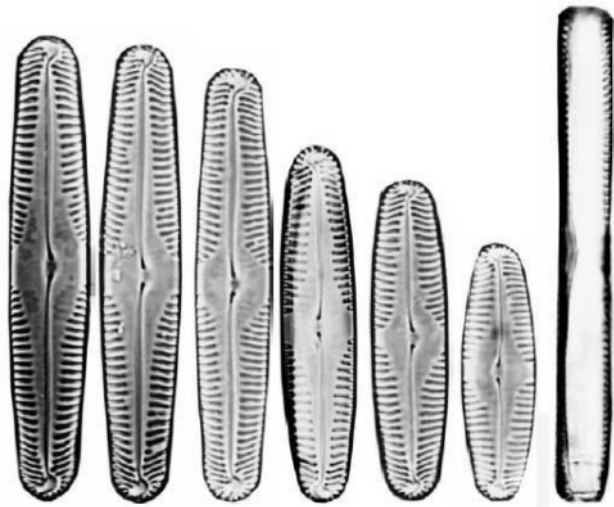


Рис. 97. *Pinnularia sp.*: Клетки разной величины после вегетативного размножения

Среди представителей порядка встречаются виды, имеющие изогнутые в виде буквы S створки или асимметричные по отношению к поперечной оси.

## Порядок Каналошовноподобные - *Aulonoraphales*

Клетки одиночные. Створки разнообразной формы - линейные, эллиптические, округлые, полулунные. Обе створки с каналовидным швом, расположенным в киле или крыловидном выросте створки.

Род Нитцшия (*Nitzschia sp.*, рис. 98) включает несколько сот видов, распространённых повсеместно. Клетки крупные, одиночные. Шов находится



в киле, расположенном по краю створки. С внешней средой он сообщается узкой щелью, а в полость клетки открывается рядом отверстий с кремнезёмными перегородками - фибулами. Он также имеет центральный узелок.

Род Эпитемия (*Epithemia sp.*, рис. 99) включает около 20 видов, распространённых в солоноватых и пресноводных водоёмах. Створки полулунные или бобовидные, шов коленчато изогнутый, ветви его у концов створки находятся около брюшного края, на середине створки они изгибаются к спинному краю, где обе ветви соединяются, образуя острый угол.

Род Бациллярия (*Bacillaria sp.*, рис. 100) является типичным родом, по которому назван отдел. Насчитывает всего 4 вида, распространённых в солёных водоёмах. Клетки соединены створками в лентовидные колонии, в которых они движутся одна относительно другой, изменяя тем самым форму колонии. Створки линейные, шов находится в киле, расположенном по продольной оси створки.

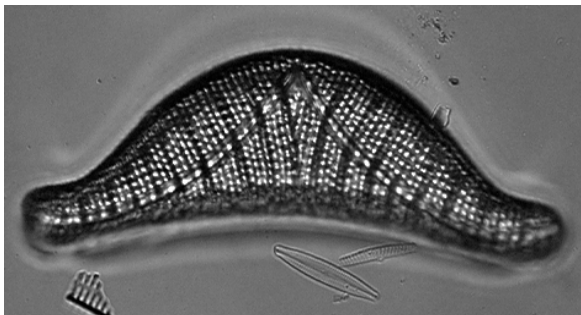


Рис. 99. *Epithemia sp.*

Бацилляриеобразные - сравнительно молодая группа водорослей, ископаемые остатки которых известны от раннего мела до современности. Наиболее полное представление получено о видовом составе бентосных ископаемых водорослей, в то время как планктонные виды, имеющие тонкий панцирь, который растворяется в толще воды после отмирания клетки, отсутствуют даже в современных донных осадках.

Раннемеловые представители класса имели исключительно радиальную симметрию. Лишь в третичном периоде появляются первые пеннатные водоросли. Эволюция панциря выразилась в удлинении и появлении билатеральной структуры, ещё бесшовной. К концу палеогена появляются виды с одним швом, а затем и на обеих створках, и, наконец, каналшовные. В дальнейшем эволюция шла по пути совершенствования приспособлений клеток к условиям среды и освоения

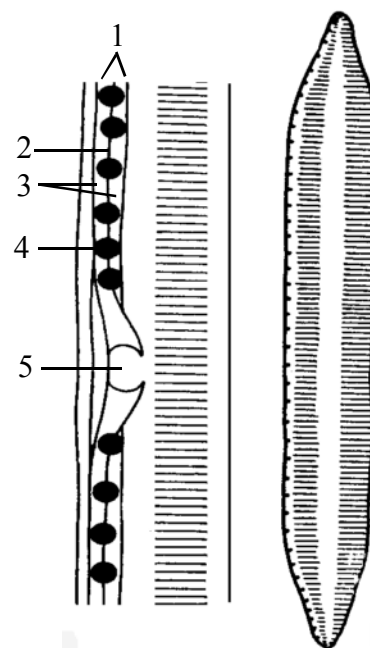


Рис. 98. *Nitzschia sp.*: 1 - шов; щель каналовидного шва; 3 - фибулы; 4 - отверстия; 5 - центральный узелок

Бацилляриеобразные - сравнительно молодая группа водорослей, ископаемые остатки которых известны от раннего мела до современности. Наиболее полное представление получено о видовом составе

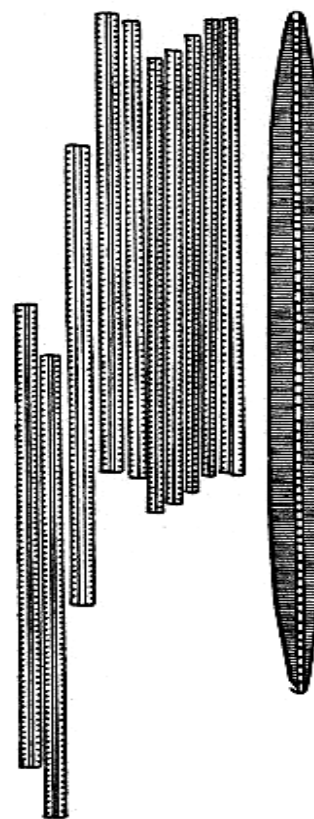


Рис. 100. *Bacillaria sp.*

новых биотопов, в частности, пресноводных местообитаний.

Диатомовые водоросли как таксон не имеют прямых родственных связей с другими отделами водорослей. По некоторым признакам, таким, как общность пигментов, сходство продуктов ассимиляции, наличие кремнезёмной оболочки и покоящихся спор, обнаруживается отдалённое родство с Хризообразными (*Chrysophyta*), Примнезиообразными (*Primnesiophyta*) и Ксантообразными (*Xanthophyta*). Диатомовые являются обособившимся отделом, рано отошедшим от общего корня с этими таксонами.

Филогенетические связи *Bacillariophyta* приведены на рисунке 101.

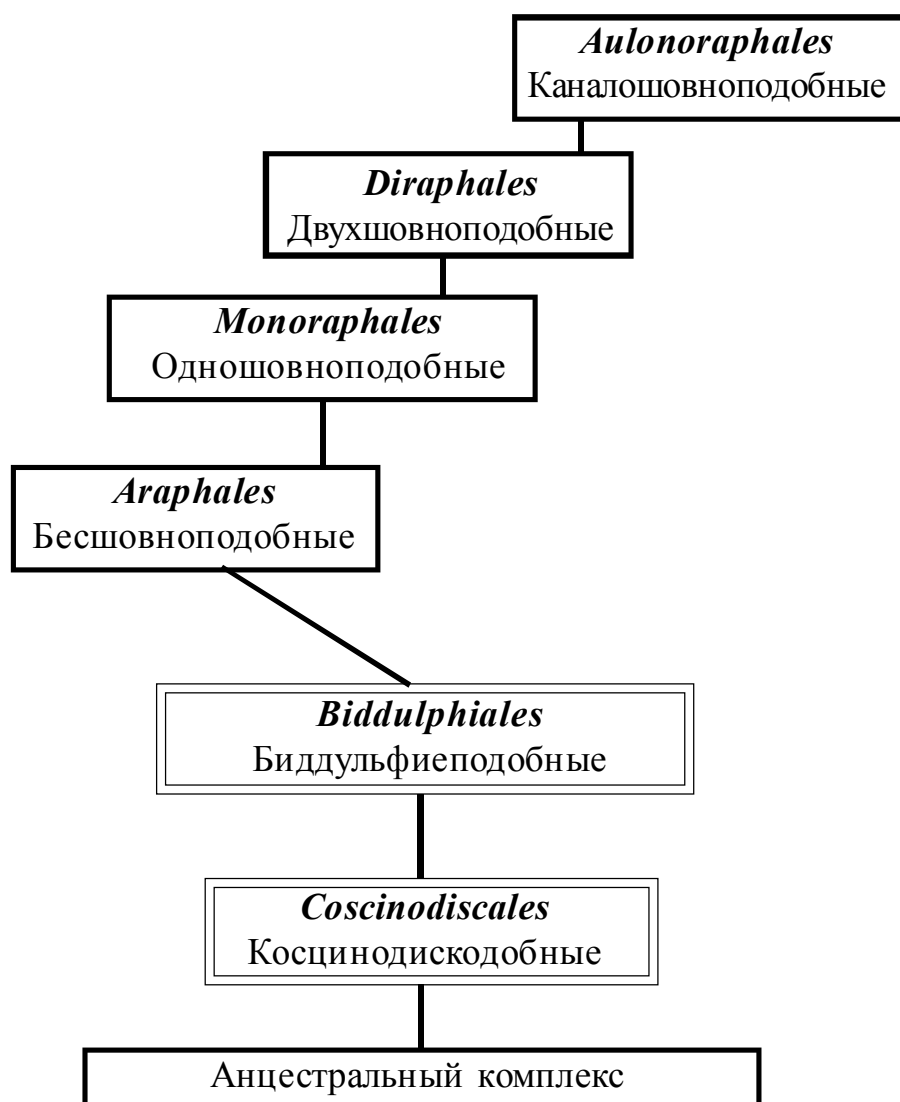


Рис. 101. Схема филогенетических отношений Диатомовых водорослей

## ОТДЕЛ КСАНТООБРАЗНЫЕ - *XANTHOPHYTA* (ЖЁЛТО-ЗЕЛЁНЫЕ), ИЛИ ТРИБООБРАЗНЫЕ - *TRIBOPHYTA*

К отделу относятся водоросли, хлоропласты которых окрашены в светло- или тёмно-жёлтый цвет, реже зелёный или голубой. Основными фотосинтезирующими пигментами являются хлорофиллы *a* и *c*, дополнительными -  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротин и три ксантофилла: лютеин, виолаксантин и неоксантин. Ламеллярная система хроматофоров представлена тилакоидами, собранными пачками по три, и одним одиночным огибающим тилакоидом, имеется две мембраны хлоропластной ЭПС. В качестве запасных питательных веществ образуются масла, а также хризоламинарин и волютин. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз закрытый, с центриолями, расположенными на полюсах вне ядра (изучен у *Vaucheria*).

Таллом отличается большим разнообразием. Имеются почти все типы таллома, а именно: амёбоидный, коккоидный, монадный, пальмеллоидный, нитчатый, разнонитчатый, пластинчатый и сифональный. Также большим разнообразием отличается и структура клеточной стенки. У простейших представителей клетка окружена тонким перипластом, позволяющим образовывать псевдоподии. У большинства представителей покрыта пектиновой или целлюлозной твёрдой оболочкой, иногда состоящей из двух частей, с равными или неравными створками. Обычно оболочка бесцветная, прозрачная, у многих представителей имеет различные скульптурные украшения, может быть инкрустирована известью, кремнезёмом или солями железа.

Вегетативные клетки, имеющие монадный таллом, а также зооспоры, имеют два неравных субапикальных жгутика, один из которых длинный, перистый, покрыт многочисленными мастигонемами. Второй более короткий, гладкий, бичевидный, заканчивается акронемой. Исключением является синзооспора *Vaucheria*, у которой на поверхности расположены многочисленные пары немного различающихся по длине гладких жгутиков.

Подвижные формы имеют стигму, расположенную у переднего конца хроматофора. У некоторых монадных форм на верхнем полюсе клетки есть одна или две пульсирующие вакуоли.

Клеточная стенка у видов с амёбоидной, монадной и пальмеллоидной организацией таллома отсутствует, они покрыты только цитоплазматической мембраной и могут легко менять форму. Иногда образуются домики. У видов с другим типом таллома имеется цельная или состоящая из двух частей клеточная стенка, в составе которой преобладает целлюлоза и содержатся полисахариды, в основном глюкоза. У молодых клеток оболочка тонкая, с возрастом она утолщается, в ней могут откладываться соли железа, которые окрашивают оболочку в различные оттенки коричневого и красного тонов. Чаще в клеточной стенке присутствует кремнезём, придающий ей твёрдость и блеск. Она также

может быть инкрустирована известью и покрыта различными скульптурными образованиями - шипиками, ячейками, бородавками, щетинками, зубчиками. У прикрепленных форм образуются выросты оболочки - ножка с прикрепительной подошвой.

Размножение простым делением клетки или распадом колоний и многоклеточных талломов на отдельные части. Известно также бесполое размножение при помощи зооспор и автоспор, реже амебоидов. Половой процесс известен у немногих представителей - изо- и оогамия. Некоторые виды способны формировать экзо- или эндогенные цисты с двустворчатой оболочкой, часто окремневшей.

Жёлто-зелёные водоросли в основном являются представителями планктона, реже встречаются в бентосе. Распространены повсеместно, в том числе и в Антарктиде. Они обитают преимущественно в пресных водах и в почве, где представлены значительным разнообразием, при массовом развитии могут вызывать "цветение" её поверхности. Аэрофитные представители встречаются на стволах деревьев, скалах, стенах домов, иногда вызывая их позеленение. Подавляющее большинство - свободноживущие формы, но встречаются и внутриклеточные симбионты - зооксантеллы в клетках простейших. Их значение как фототрофных организмов заключается прежде всего в создании первичной продукции в водоёмах и участии в цепи питания гидробионтов. Вместе с другими водорослями образуют сапрпель (ил). В почвах они активно участвуют в процессах накопления органических веществ, способствуя повышению плодородия.

Отдел насчитывает более 600 видов, которые группируются в 6 классов. В других системах отделу придаётся ранг класса (*Tribophyceae*), включающего 6-7 порядков. В данном пособии принимается система отдела, содержащего один одноимённый класс и 6 порядков: Хлорамёбоподобные (*Chloramoebales*), Ризохлоридоподобные (*Rhizochloridales*), Гетероглееподобные (*Heterogloeales*), Мисхококкоподобные (*Mischococcales*), Трибонемоподобные (*Tribonematales*), Ботридиеподобные (*Botrydiales*) и Вошериеподобные (*Vaucheriales*).

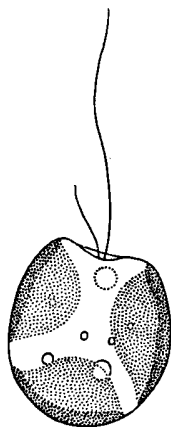


Рис. 102.  
*Chlorocardion  
pleurochloron*

### Порядок Хлорамёбоподобные - *Chloramoebales*

Включает представителей с монадной структурой таллома, имеющих два неравных жгутика. У некоторых видов один из жгутиков редуцируется.

Одним из типичных представителей является Хлорокардион зеленобокий (*Chlorocardion pleurochloron*, рис. 102). Клетка покрыта уплотнённым перипластом, из небольшого углубления на переднем конце клетки выходят жгутики, один из которых в полтора раза длиннее самой клетки. Размножение вегетативным путём, простым делением клетки. Встречается обычно отдельными особями в

прибрежной зоне прудов, в зарослях высших растений.

### Порядок Ризохлоридоподобные - *Rhizochloridales*

К этому порядку относятся водоросли, обладающие амебоидным талломом, имеющим тонкий перипласт, позволяющий изменять форму клетки, некоторые виды имеют "домик". Это обитатели главным образом пресных водоёмов, живущие свободно или прикрепляющиеся к нитчатым водорослям.

Типичным представителем класса является Ризохлорис глазковый (*Rhizochloris stigmatica*, рис. 103), обитающий в придонных слоях воды небольших олиготрофных (бедных питательными веществами) водоёмов - прудов и глубоких ям. Его клетки достигают в диаметре 12-14 мкм, образуют

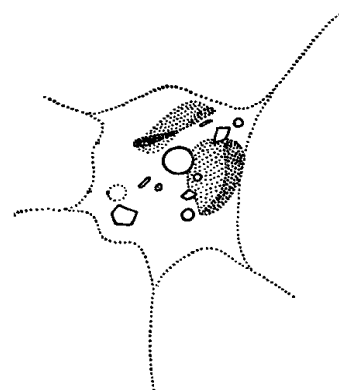


Рис. 103. *Rhizochloris stigmatica*

многочисленные ризоподии, благодаря которым осуществляется движение. В клетке имеется 2-3 дисковидных хроматофора, на верхушке одного из них находится тёмно-красный глазок. Есть и пульсирующие вакуоли.

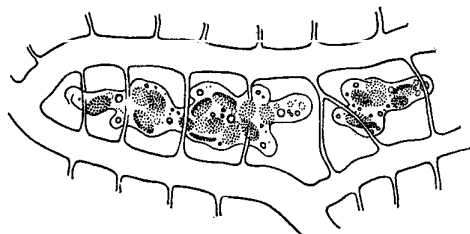


Рис. 104. *Myxochloris sphagnicola*: плазмодий в водоносных клетках листьев сфагнома

В клетках сфагновых мхов обитает Миксохлорис сфагновый (*Mixochloris sphagnicola*, рис. 104) в виде крупного

многоядерного плазмодия. Осенью он образует цисты, которые прорастают весной. Из них выходят зооспоры или амёбы, проникающие в пустые клетки листьев сфагнома и сливающиеся там в плазмодий.

### Порядок Гетероглееподобные - *Heterogloaeales*

Сюда относятся виды с пальмеллоидной структурой таллома. Класс включает неподвижные прикрепленные или пассивно плавающие многоклеточные, реже одноклеточные формы, обитающие в пресноводных, реже солёных водоёмах. Их клетки постоянной формы, не способны к образованию псевдоподий и лишены жгутиков. Они полностью окружены слизью или вырабатывают односторонние слизистые образования. Клетки в слизи расположены беспорядочно или размещаются по периферии.

Гельминтоглея ветвистая (*Helminthogloea ramosa*, рис. 105) обитает в засоленных водоёмах. Представляет собой пальмеллу, сидящую на расширенном основании с

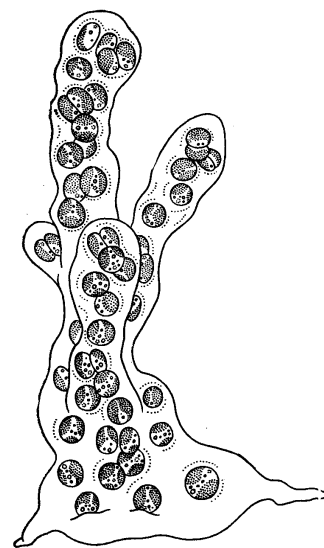


Рис. 105. *Helminthogloea ramosa*

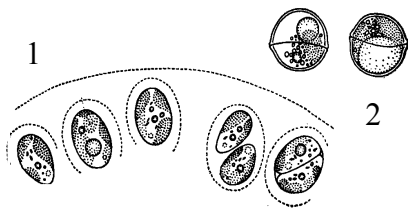


Рис. 106. *Gleochloris planctonica*: 1 - часть пальмеллы; 2 - цисты

состоящей из двух частей.

### Порядок Мисхококкоподобные - *Mischococcales*

Включает виды с коккоидной структурой тела. Клетки имеют настоящую плотную оболочку, состоящую из двух частей, или сплошную, часто пропитанную кремнезёмом и инкрустированную. Свободноплавающие и прикреплённые формы. Размножение делением клетки, зооспорами, способными образовывать псевдоподии и двигаться амебообразно, автоспорами.

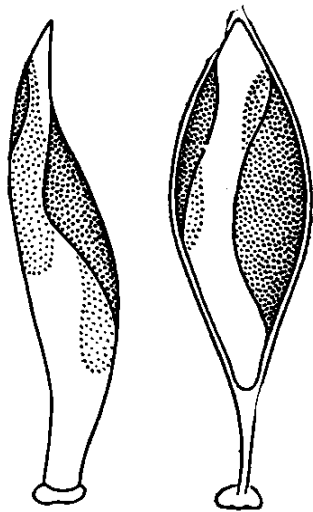


Рис. 108. *Characiopsis* sp.

прикреплёнными водорослями, живущими в различных водоёмах на водорослях, высших растениях, среди обрастаний подводных предметов. Клетки имеют более или менее длинную ножку.

Планктонные формы пресноводных водоёмов имеют разнообразную форму клеток с различными выростами и инкрустациями

Ш и р о к о распространённый по всему земному шару Ботридиопсис эрийский (*Botrydiopsis eriensis*, рис. 107) обитает на почве, на дне прибрежной зоны различных водоёмов.

Встречается обычно одиночными клетками, размножается автоспорами, реже зооспорами. Зооспоры, поднимаясь на поверхность воды, превращаются в вегетативные клетки и образуют плёнку ярко-зелёного цвета.

Виды рода Х а р а ц и о п с и с (*Characiopsis* sp., рис. 108) являются

разветвлённой верхней частью. Клетки в слизи располагаются беспорядочно, каждая имеет свою частную слизистую оболочку.

Рано весной в ямах с талой водой встречаются шаровидные пальмеллы Глеохлориса планктонного (*Gleochloris planctonica*, рис. 106). Размножение при помощи зооспор, также образуются цисты с гладкой оболочкой,

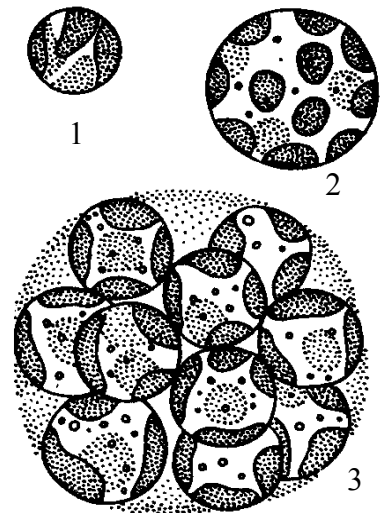


Рис. 107. *Botrydiopsis eriensis*: 1 - автоспора; 2 - взрослая особь; 3 - образование автоспор

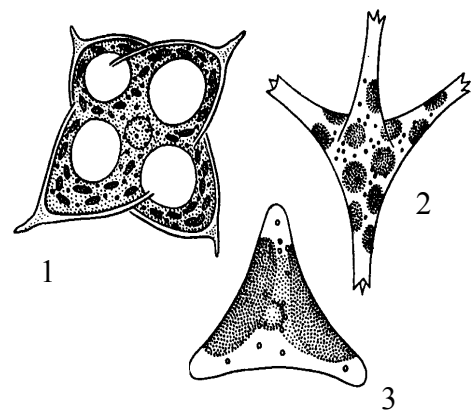


Рис.109. 1 - *Tetraëdriella gigas*; 2 - *Pseudostaurastrum hastatum*; 3 - *Goniochloris mutica*

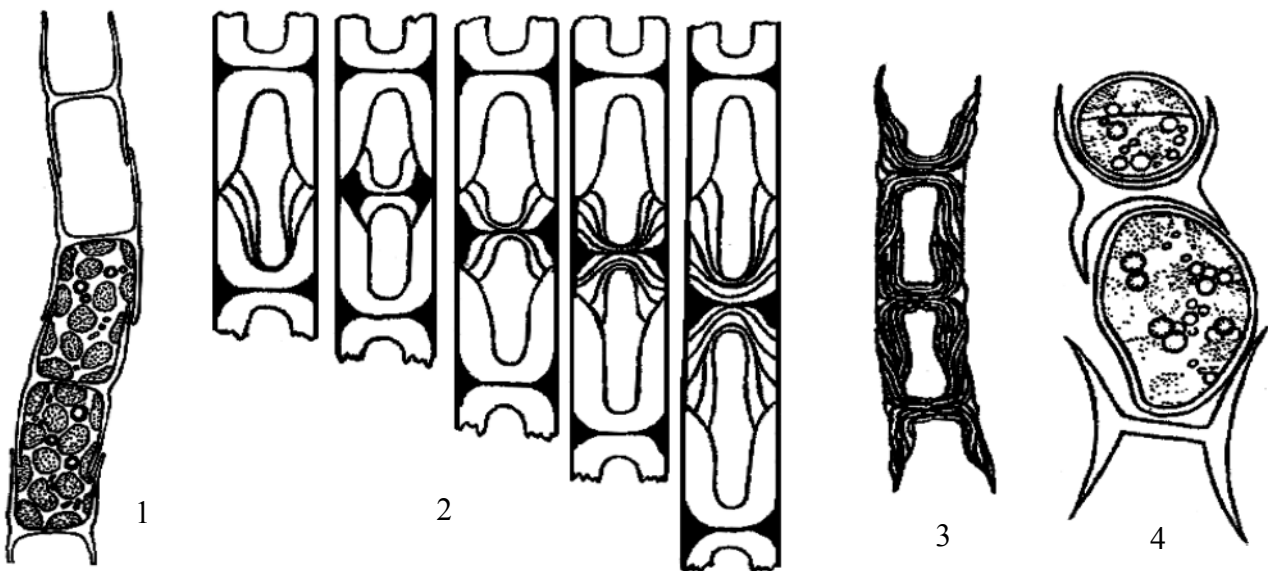


Рис. 110. *Tribonema viride*: Схема образования поперечной перегородки между двумя дочерними клетками. 1 - часть нити; 2 - закладка пояскового кольца и образование поперечной перегородки между двумя дочерними клетками; 3 - слоистость двустворчатых клеточных оболочек; 4 - распад клеточной оболочки на H-образные участки при образовании апланоспор.

оболочки, позволяющими парить в толще воды (рис. 109).

### Порядок Трибонемоподобные - *Tribonematales*

К этому порядку относятся исключительно многоклеточные формы, имеющие нитчатый, разноритчатый (гетеротрихальный) или пластинчатый, обычно прикреплённый таллом. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор и автоспор, реже наблюдается образование цист.

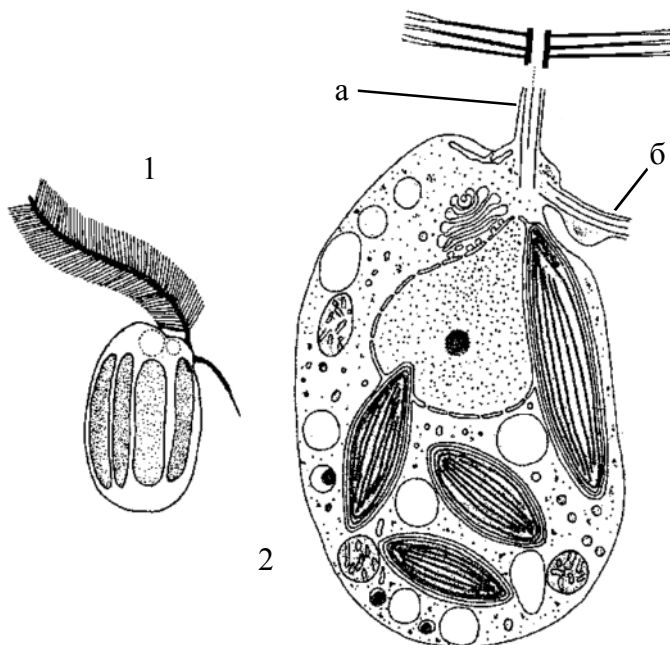


Рис. 111. *Tribonema* sp. 1 - внешний вид зооспоры; 2 - строение клетки. а - длинный жгутик; б - короткий жгутик

Наиболее распространённой нитчатой водорослью является Трибонема зелёная (*Tribonema viride*, рис. 110), образующая иногда большие скопления. Вначале нить прикрепляется к субстрату с помощью базальной клетки, затем вследствие отмирания основания, всплывает на поверхность водоёма и образует тину из переплетённых нитей. Клеточные стенки имеют своеобразное строение. Они состоят из двух половинок, находящихся краями друг на друга посередине клетки, и промежуточного кольца, прилегающего в этом месте к

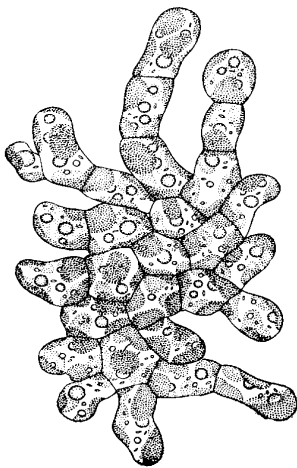


Рис. 112. *Heteropedia polychloris*

краям с внутренней стороны. Каждая створка представляет собой половину оболочки одной клетки и половину другой, соседней с ней. При делении клетки перегородка появляется в месте расположения пояскового кольца и срастается с ним. Это кольцо становится створками дочерних клеток, вырабатывающих затем новые промежуточные кольца.

При размножении образуется одна или две зооспоры, имеющие типичное строение для жгутиковых стадий представителей отдела (рис. 111). При выходе спор створки расходятся и нить распадается на H-образные фигуры. Для перенесения неблагоприятных условий служат автоспоры и акинеты с толстой оболочкой.

На влажной почве встречается Гетеропедия многоцветная (*Heteropedia polychloris*, рис. 112), имеющая пластинчатый таллом, клетки которого двух типов - внутренние неправильно многоугольные и наружные более крупные и округлые. Размножение зооспорами, образующимися в срединных клетках. Могут формироваться и автоспоры.

### Порядок Ботридиеподобные - *Botrydiales*

Объединяет водоросли, имеющие сифональный таллом, представляющий собой гигантскую многоядерную клетку, видимую невооружённым глазом. Таллом прикреплённый, имеет окрашенную надземную и бесцветную подземную часть. Половой процесс изогамный.

Таллом имеет пузыревидную, мешковидную или нитчатую форму, покрыт клеточной стенкой из целлюлозы и пектина, с многочисленными хроматофорами и ядрами.

Типичным представителем порядка является Ботридиум зернистый (*Botrydium granulatum*, рис. 113), образующий заросли на глинисто-илистых отложениях у берегов различных водоёмов, на дне подсыхающих прудов, на субстратах, имеющих повышенное содержание извести. Воздушная часть от 1 мм в диаметре и до 2 мм высоты, имеет обратно-каплевидную форму, подземная представлена системой разветвлённых ризоидов. Внутри клетки имеется вакуоль, а в постенном слое цитоплазмы содержатся многочисленные дискообразные хроматофоры, мелкие ядра и капли масла. В ризоидальной части органоиды отсутствуют, она заполнена лишь цитоплазмой. Во взрослом состоянии оболочка клетки грубеет и покрывается известковыми гранулами.

Размножается Ботридиум зооспорами, образующимися при распаде протопласта на

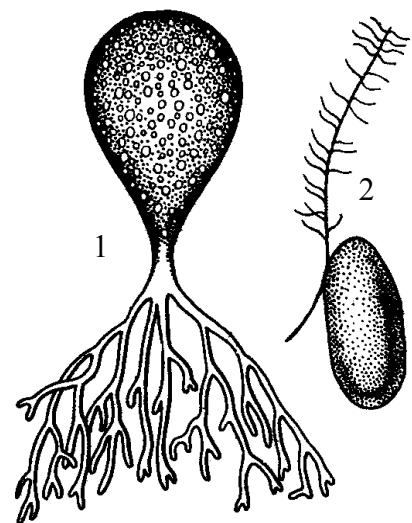


Рис. 113. *Botrydium granulatum*: 1 - внешний вид; 2 - зооспора



отдельные участки, которые выходят во внешнюю среду при разрыве оболочки на верхушке клетки. Это происходит во время дождя, когда клетка заливается водой.

При подсыхании почвы содержимое надземной части переливается в ризоиды, где образуются цисты, которые с наступлением благоприятных условий прорастают или непосредственно в новые особи, или образуют зооспоры.

### Порядок Вошериеподобные - *Vaucheriales*

Представители порядка имеют таллом в виде слабо ветвящихся толстых нитей, прикрепляющихся к субстрату ризоидами, достигающими в длину нескольких сантиметров. Половой процесс оогамный.

Вошерия наземная (*Vaucheria terrestris*, рис. 114) обитает на дне водоёмов с быстро текущей водой, а также в стоячих водоёмах у берегов и на сильно увлажнённой почве. Таллом многоядерный, причём мелкие ядра располагаются в цитоплазме глубже хроматофоров. При бесполом размножении в верхней части боковой ветви, отделяющейся от основного таллома перегородкой, формируется одна многоядерная, многожгутиковая зооспора - синзооспора, в которой ядра занимают постенное положение, а хроматофоры - внутреннее. На поверхности споры напротив каждого ядра образуется пара жгутиков. В верхней части таллома, где сформировалась зооспора, образуется отверстие, через которое она выходит наружу. Немного поплавав, зооспора оседает на дно водоёма и прорастает в новый сифональный таллом. У наземных форм вместо зооспор образуются апланоспоры и акинеты с толстой оболочкой.

Существует и половое размножение, которому предшествует оогамия. Гаметы образуются в гаметангиях, отличающихся по строению.

Оогоний представляет собой округлый или овальный вырост, отделяющийся от таллома перегородкой и содержащий яйцеклетку.

Антеридии представляют собой удлинённые выросты, также отделяющиеся от таллома перегородкой, в них формируются многочисленные двужгутиковые сперматозоиды.

При созревании оогония из его носика выступает капля бесцветного содержимого, привлекающего сперматозоиды. Один из них внедряется в оогоний через отверстие и происходит оплодотворение.

Зигота покрывается толстой оболочкой и

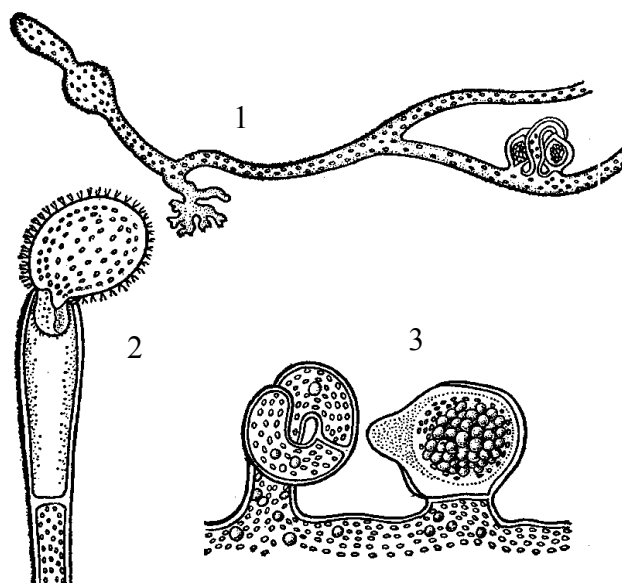


Рис. 114. *Vaucheria terrestris*: 1 - часть таллома с оогониями и антеридиями; 2 - выход зооспоры; 3 - антеридий и оогоний

наполняется маслом и гематохромом. После периода покоя в ней происходит редукционное деления ядра и она прорастает в новую особь.

Жёлто-зелёные водоросли имеют филогенетические связи с Золотистыми и Диатомовыми водорослями. Они проявляют чётко выраженный параллелизм форм с Золотистыми водорослями. Схема родственных отношений представлена на рисунке 115.

Исходной группой являются Хлорамёбоподобные. В эволюции группы можно выделить четыре направления. Первое - образование амебоидного таллома (порядок Ризохлоридоподобные). Второе - утрата жгутиков и образование коккоидного таллома (порядок Мисхококкоподобные). Третье - формирование многоклеточного таллома через пальмеллоидный (порядок Гетероглееподобные) к нитчатому и пластинчатому (порядок Трибонемоподобные). Четвёртое - образование сифонального таллома (порядки Ботридиеподобные и Вошериеподобные).

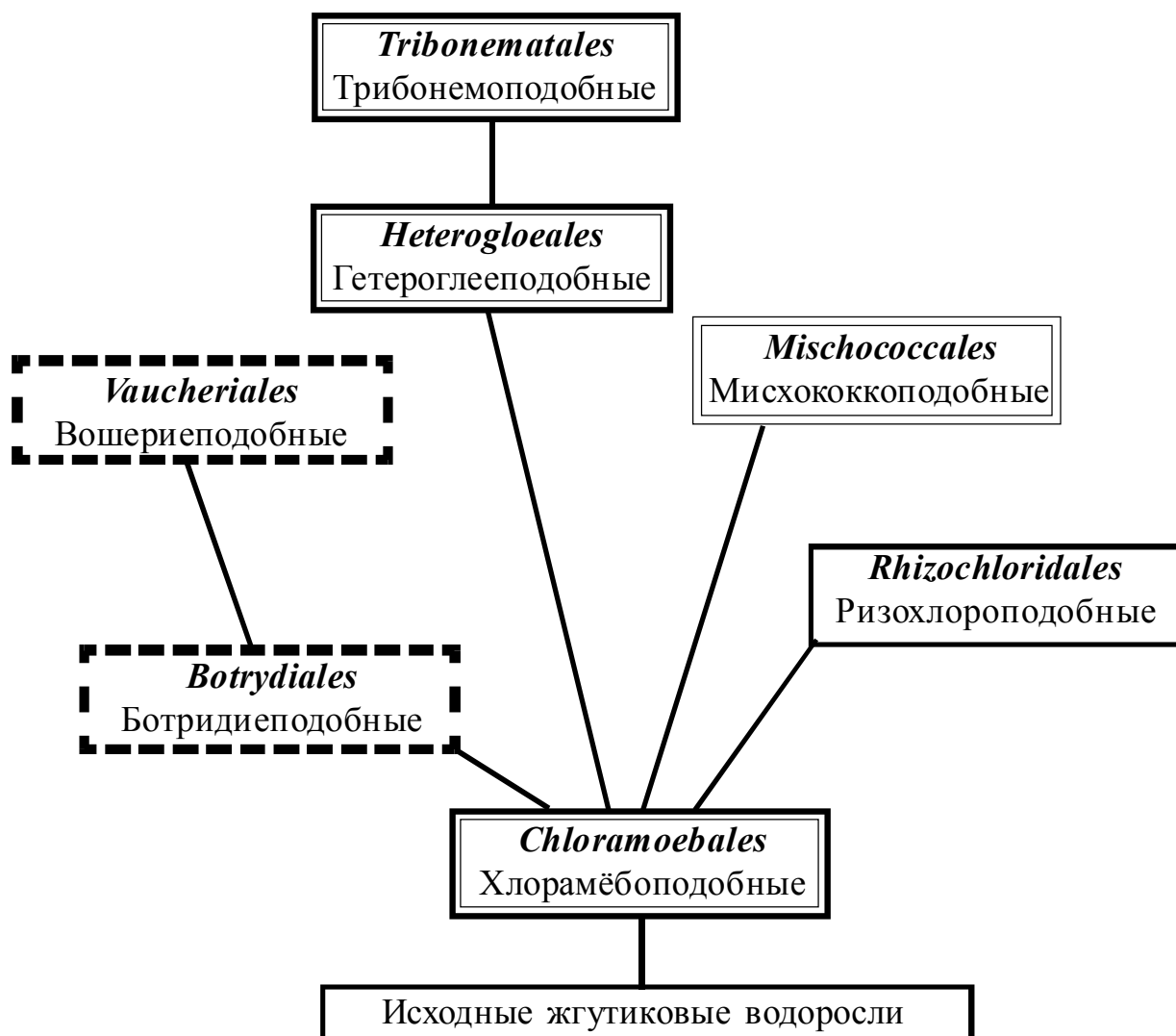


Рис. 115. Схема филогенетических отнрошений Жёлто-зелёных водорослей

## ОТДЕЛ ФЕООБРАЗНЫЕ - *PHAEOPHYTA* ИЛИ ФУКООБРАЗНЫЕ - *FUCOPHYTA* (БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ)

Для представителей отдела характерна бурая окраска хромофоров. Основные фотосинтезирующие пигменты - хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные -  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротины и большое количество бурых ксантофиллов, особенно фукоксантина, определяющего окраску клеток.

Ламеллярная система хромофоров имеет трёхтилакоидную организацию, имеется один или несколько опоясывающих тилакоидов, хлоропластная ЭПС. Пиреноид выступает из хромофора в виде почки и не содержит ламелл. Глазок у жгутиковых стадий расположен в хромофоре и ориентирован на базальное вздутие жгутика. Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз полузакрытый, с центриолями. Цитокинез происходит путём впячивания мембраны, у некоторых видов (*Fucus*) фрагмопласт формирует пластинку, растущую от центра к периферии.

Основным продуктом запаса является полисахарид ламинарин. Кроме того, в клетках многих видов накапливается шестиатомный спирт маннит и жиры.

Таллом у подавляющего большинства видов тканевой или псевдопаренхиматозный, самым простым талломом является гетеротрихальный (разнонитчатый). Оболочка клеток состоит из внутреннего целлюлозного слоя и наружного пектинового слоя, который представляет собой соединение альгиновой кислоты с белками. Размеры таллома колеблются от нескольких десятков микрометров до 50 и более метров длины. По форме таллом может быть самым разнообразным: нитевидный, корковидный, шаровидный, мешковидный, пластинчатый, кустообразный, побегообразный и др. У некоторых видов имеются воздушные пузыри, удерживающие таллом в воде в вертикальном положении. Для прикрепления к субстрату служат длинные выросты - ризоиды, или дисковидное образование в основании таллома - базальный диск.

Наиболее сложно устроены талломы Ламинариеподобных и Фукусоподобных, они имеют признаки тканевой организации со специализацией клеток. В талломе различают кору, состоящую из нескольких слоёв интенсивно окрашенных клеток; сердцевину, состоящую из бесцветных клеток. У Ламинариеподобных в сердцевине образуются ситовидные трубки и трубчатые нити. Сердцевина выполняет не только транспортную функцию, но и механическую, так как в ней находятся нити с толстыми продольными стенками. Между корой и сердцевиной у многих водорослей находится промежуточный слой из крупных бесцветных клеток.

Рост таллома Бурых водорослей чаще всего интеркалярный (вставочный) и апикальный (верхушечный). Интеркалярный рост может быть диффузным или имеется зона роста. У крупных представителей интеркалярная меристема расположена в месте перехода "черешка" в "листовую" пластинку. Крупные

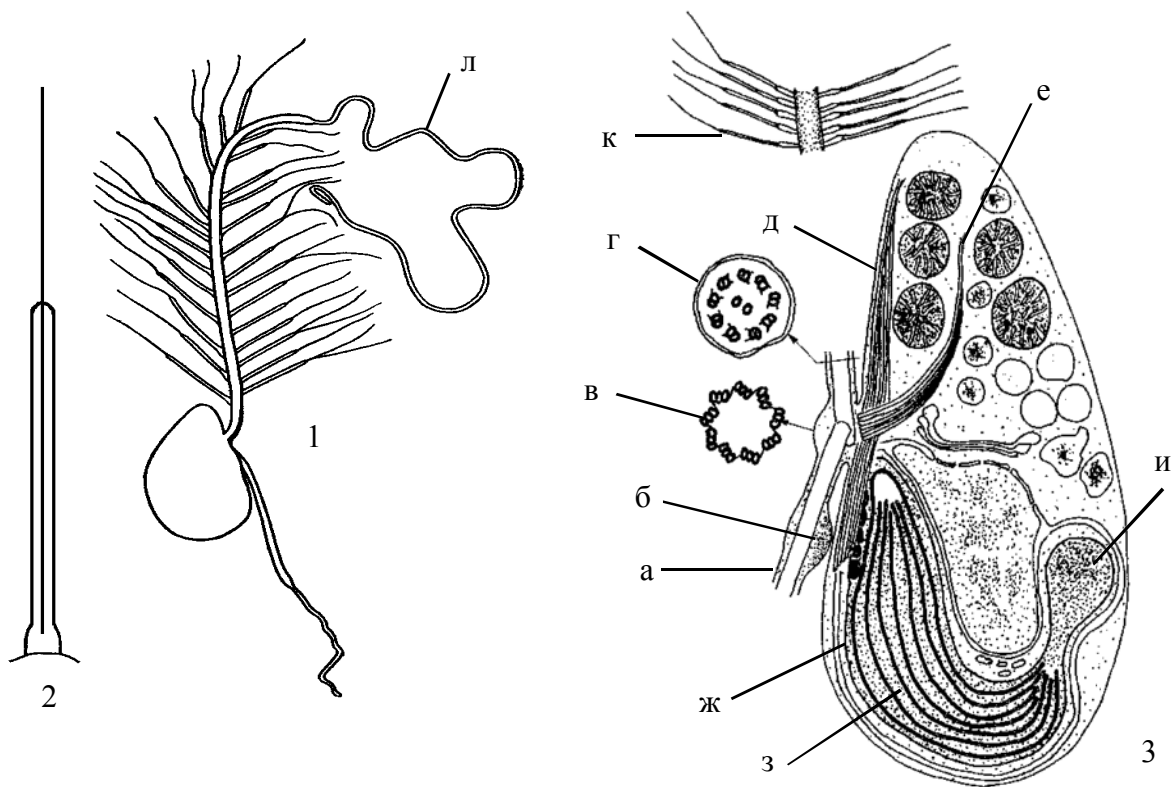


Рис. 116. Зооспора: 1 - внешний вид; 2 - схемам строения мастигонемы; 3 - продольный разрез через зооспору. а - задний гладкий жгутик; б - базальное вздутие жгутика; в - поперечный разрез через базальное тело заднего жгутика; г - поперечный разрез через аксонему переднего жгутика; д - двухчастный микротрубочковый корешок; е - главный передний микротрубочковый корешок; ж - стигма; з - хроматофор; и - пиреноид; к - мастигонема; л - акронема

водоросли также имеют меристематическую зону на поверхности таллома, так называемую меристодерму (аналог камбия). У некоторых видов встречается трихоталлическая меристема, развитие которой происходит в основании настоящих волосков, которые располагаются на поверхности меристодермы рассеянно или пучками и часто погружены своими основаниями в особые углубления - криптостомы.

Подвижные стадии в цикле развития (зооспоры и гаметы) имеют два (кроме Диктиотовидных, у которых жгутик один) гетероморфных, гетероконтных, ламинальных жгутика и стигму, связанную в расположении со жгутиковым аппаратом. Мембрана более длинного жгутика на своей поверхности несёт два ряда трёхчастных мастигонем, состоящих из базальной части, микротрубоччатой части и терминальной нити (рис. 116). Задний, более короткий жгутик, гладкий. У его основания, прилегающего к стигме, имеется вздутие. У некоторых видов длинный жгутик имеет терминальную часть, не покрытую мастигонемами - акронему, в которую из стержня жгутика переходят лишь две микротрубочки. При помощи акронема осуществляется первичный контакт гамет при половом процессе.

Размножение Бурых водорослей вегетативное и половое. При вегетативном размножении слоевище распадается на отдельные части, у некоторых видов имеются специальные почки. Бесполое размножение осуществляется при помощи

зооспор или тетраспор, у некоторых видов существуют моноспоры. Половой процесс представлен изогамией, гетерогамией и оогамией. Образование зооспор и гамет происходит в одногнёздных и многогнёздных зооспорангиях и гаметангиях. Цикл развития антитетический с изоморфной и гетероморфной сменой генераций, а также диплонтный. Для Бурых водорослей известны половые феромоны - растворимые вещества, которые координируют активность клеток при половом размножении. Феромоны могут стимулировать раскрытие антеридиев, привлекать мужские гаметы к оогониям. Они также принимают участие в физиологической изоляции видов.

Бурые водоросли почти исключительно морские обитатели, их можно встретить во всех морях земного шара. Это один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных районов, где их масса достигает десятков килограммов на квадратный метр. Наиболее густые заросли образуются в верхней сублиторали до глубины 15 м, хотя они встречаются и в литоральной зоне до глубины 120-200 м. Известны гигантские подводные леса вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки. Большое значение они имеют и в жизни человека. Это единственный источник получения альгинатов - солей альгиновой кислоты, применяемых для повышения качества пищевых продуктов - консервов, мороженого, соков и др. Альгинаты используются при получении пластмасс, синтетических волокон, стойких к атмосферным воздействиям лакокрасочных покрытий и строительных материалов, смазочных материалов, растворимых хирургических нитей и многого другого. Другое вещество, получаемое из водорослей - маннит, находящий применение в фармацевтической промышленности для изготовления таблеток и приготовления диабетических продуктов питания, а также смол, бумаги, красок, взрывчатых веществ и др. Ранее в больших количествах перерабатывались для получения йода.

С давних пор Бурые водоросли используются в пищу, особенно народами Юго-Восточной Азии. Наибольшее значение в этом отношении имеют представители порядка Ламинариеподобные, из которых готовят большое количество разнообразных блюд, в том числе и известную "морскую капусту".

Отдел насчитывает 1500-2000 видов. В последнее время в связи с использованием данных по сравнению нуклеотидных последовательностей ряда генов система Бурых водорослей активно пересматривается. В таких системах отделу придаётся ранг класса с 7 и более порядками. В данном пособии эта группа рассматривается в ранге отдела, насчитывающего два класса:

Класс Феозооспоровидные - *Phaeozoosporopsida* (*Phaeozoosporophyceae*)

Класс Циклоспоровидные - *Cyclosporopsida* (*Cyclosporophyceae*)

## **КЛАСС ФЕОЗООСПОРОВИДНЫЕ - PHAEOZOOSPOROPSIDA**

К классу относятся водоросли, имеющие антитетический тип цикла развития с изоморфной или гетероморфной сменой генераций. Включает несколько

порядков, из которых основными являются Эктокарпоподобные (*Ectocarpales*), Сфацеляриеподобные (*Sphacelariales*), Кутлериеподобные (*Cutleriales*), Диктиотоподобные (*Dictyotales*) и Ламинариеподобные (*Laminariales*).

### Порядок Эктокарпоподобные - *Ectocarpales*

Объединяет наиболее примитивных представителей отдела, имеющих гетеротрихальный таллом, состоящий из стелющихся по субстрату горизонтальных нитей, от которых отходят вертикальные нити из одного ряда клеток. Вертикальные ветви достигают 30 - 60 см, часто заканчиваются многоклеточными бесцветными волосками.

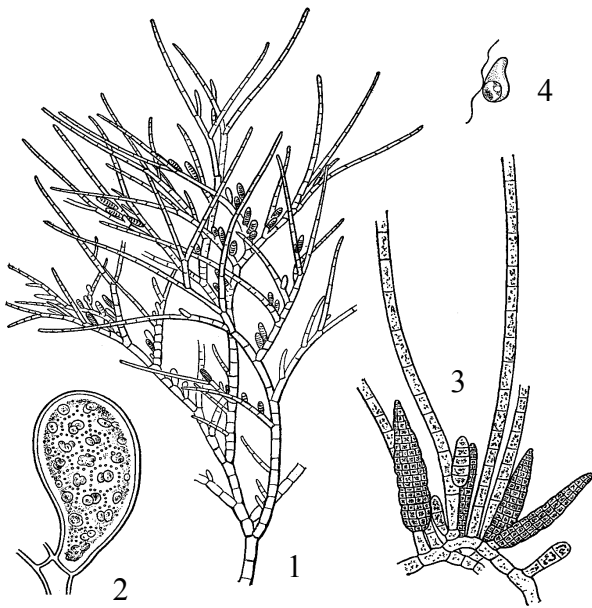


Рис. 117. *Ectocarpus sp.*: 1 - внешний вид; 2 - одногнездный спорангий; 3 - многогнездные спорангии; 4 - зооспора.

Наиболее распространёнными представителями порядка являются виды рода Эктокарпус (*Ectocarpus sp.*, рис. 117), обитающие во всех морях на подводных предметах и других более крупных водорослях. В цикле развития обе генерации сходны по внешнему строению, но спорофит отличается от гаметофита наличием двух типов зооспорангиев - многокамерных и однокамерных, тогда как на гаметофите образуются только многокамерные гаметангии, внешне не отличающиеся от зооспорангиев. Гаметофит является самовозобновляющимся, то есть при

определённых условиях гаметангии функционируют как зооспорангии, и выходящие из них гаплоидные зооспоры снова прорастают в гаметофит. С изменением температуры воды зооспоры ведут себя как гаметы, происходит изогамный половой процесс. Из зиготы вырастает спорофит, который также может самовозобновляться путём образования диплоидных зооспор в многокамерных зооспорангиях. В однокамерных зооспорангиях образуются зооспоры путём мейоза и из них вырастает гаметофит. Но при определённых условиях эти гаплоидные зооспоры ведут себя как гаметы, сливаясь, образуют зиготу, из которой вырастает спорофит. Таким образом, спорофит Кутлереи способен воспроизводить себя двумя способами: через образование диплоидных зооспор в многокамерных зооспорангиях (бесполое размножение) и через половой процесс.

### Порядок Сфацеляриеподобные - *Sphacelariales*

Отличается более сложным, чем у предыдущего порядка, строением таллома, обладающим строго верхушечным ростом. Апикальная клетка делится

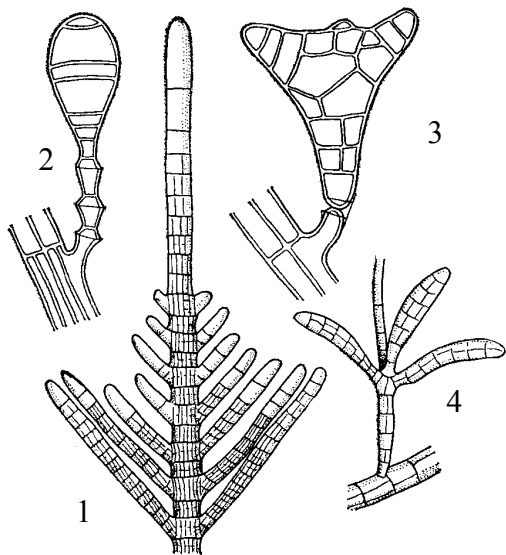


Рис. 118. *Sphacelaria sp.*: 1 - верхняя часть таллома; 2-4 - вегетативные почки разных видов

поперечной перегородкой и отделяет несколько клеток-сегментов, которые в свою очередь делятся один раз поперечно, и каждая затем продольными перегородками, как радиальными, так и тангентальными. В результате этих делений более старые части таллома приобретают паренхиматозное строение. Это один из самых примитивных конусов нарастания, известных у растений, получивший название *Sphacelaria*-тип (по названию рода, у которого обнаружен - Сфацелярия).

Виды рода Сфацелярия (*Sphacelaria sp.*, рис. 118) широко распространены во всех морях. Цикл развития такой же, как и у видов рода Кутлерия. Особенностью является то обстоятельство, что для вегетативного размножения служат особые выводковые почки, которые отламываются и прорастают в новые талломы.

### Порядок Кутлериеподобные - *Cutleriales*

У представителей порядка формируется паренхиматозный пластинчатый таллом за счёт деятельности трихоталлического конуса нарастания.

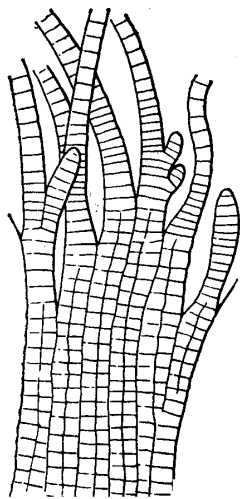


Рис. 119. Верхушечная меристема сливаются, клетки претерпевают как поперечные, так и продольные деления, благодаря чему образуется слоевище плотного паренхиматозного строения.

В более старых частях таллома различаются кора и сердцевина. На поверхности таллома возникают пучки разветвлённых нитей, на которых латерально

Это своеобразная вставочная меристема, представляющая собой группу волосков с базальной зоной роста, расположенных в одной плоскости (рис. 119). При интенсивном делении этой зоны происходит отчленение клеток наружу, что способствует росту волосков по мере отмирания или разрушения верхних клеток, а также в сторону слоевища. На некотором удалении от зоны роста основания волосков сливаются, клетки претерпевают как поперечные, так и продольные деления, благодаря чему образуется слоевище плотного паренхиматозного строения. В более старых частях таллома различаются кора и сердцевина. На поверхности таллома возникают пучки разветвлённых нитей, на которых латерально



Рис. 120. *Cutleria sp.*

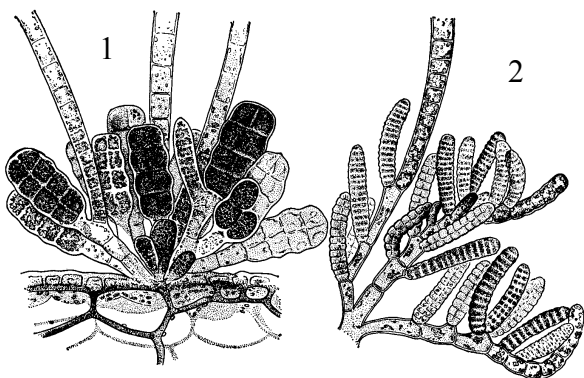


Рис. 121. Женские (1) и мужские (2) гаметангии

крупных камер, формирующих женские гаметы. Гаметангии мужских гаметофитов образованы гораздо большим количеством мелких камер, где продуцируются мужские гаметы (рис. 121). Женские гаметы, помимо того, что крупнее мужских, содержат больше хроматофоров и имеют короткий период подвижности. Оплодотворение происходит в водной среде после прекращения движения макрогаметы, при этом она выделяет особые вещества, вызывающие положительный хемотаксис у микрогамет.

Зигота прорастает в корковидный таллом, долгое время считавшийся самостоятельным видом рода Аглаозония (*Aglaozonia sp.*, рис. 122), пока не было установлено, что это спорофит Кутлерии.

Таллом спорофита растёт не за счёт деятельности трихоталлического конуса нарастания, а за счёт краевого роста крупных клеток. На поверхности корковидного таллома образуются группы одногнёздных зооспорангиев, в которых после мейоза формируются от 4 до 32 зооспор. Поплавав некоторое время, они прорастают в гаметофит Кутлерии.

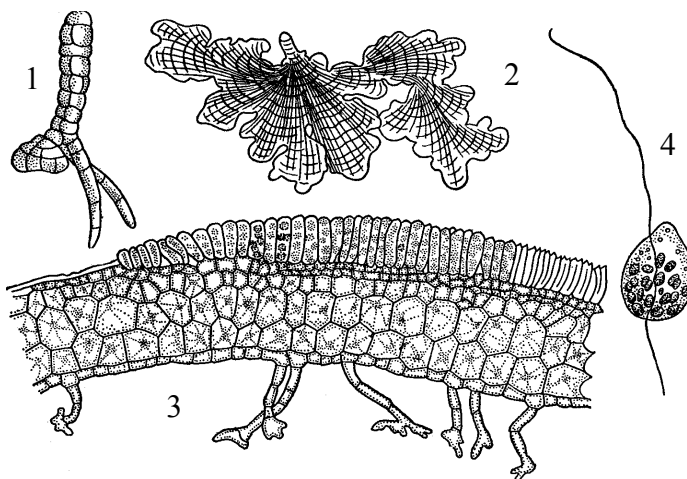


Рис. 122. *Aglaozonia sp.*: 1 - молодой спорофит; 2 - взрослая стадия; 3 - разрез через таллом спорофита с зооспорангиями; 4 - зооспора

### Порядок Диктиотоподобные - *Dictyotales*

Представители порядка характеризуются апикальным ростом и дихотомическим ветвлением таллома. Вершина каждой ветви оканчивается одной крупной клеткой, являющейся точкой роста конуса нарастания. Эта клетка делится поперечными перегородками, отделяя сегменты. Сегменты в свою очередь делятся двумя перегородками, параллельными поверхности таллома, образуя внутреннюю первичную сердцевинную клетку и по одной кортикальной



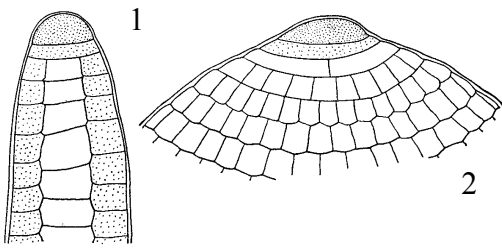


Рис. 123. Конус нарастания Диктиоты: 1 - продольный разрез; 2 - вид с поверхности

слабоокрашенных клеток; два слоя коры, состоящих из мелких клеток с многочисленными хроматофорами (рис. 123). От клеток коры отходят пучки волосков с базальной меристемой, рассеянных по поверхности таллома.

Типичным представителем является Диктиота дихотомическая (*Dictyota dichotoma*, рис. 124), распространённая в Атлантическом океане и по берегам Европы. Таллом лентовидный, дихотомически ветвящийся за счёт периодического продольного деления точки роста конуса нарастания.

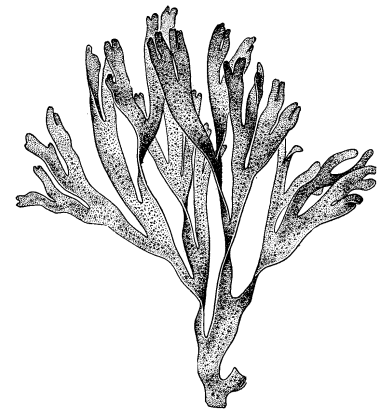
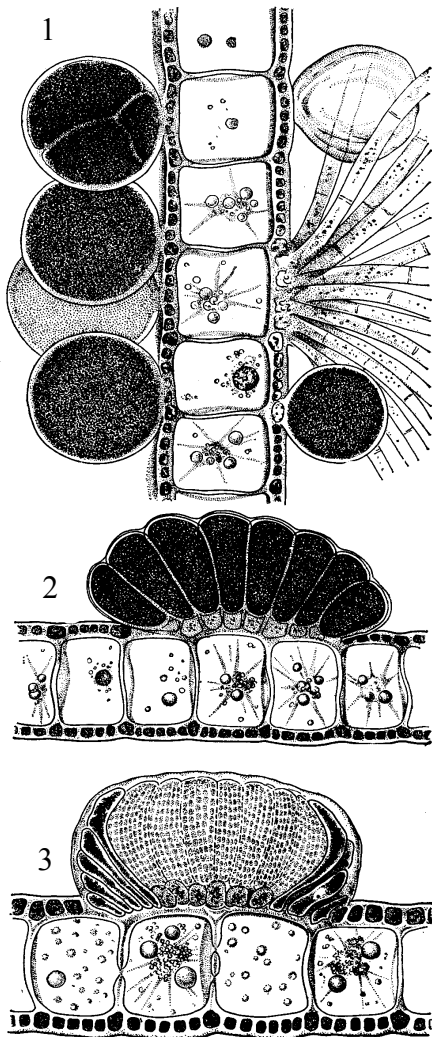


Рис. 124. *Dictyota dichotoma*

Цикл развития с изоморфной сменой генераций. Половой процесс оогамный. Мужские гаметофиты образуют многокамерные антеридии, продуцирующие одножгутиковые сперматозоиды. На женских гаметофитах образуются группами (сорусами) оогонии (рис. 125). По созревании гаметы выходят из гаметангиев и половой процесс происходит в воде. Из зиготы вырастает спорофит, внешне не отличающийся от гаметофита. На поверхности его таллома из коровых клеток развиваются одногнездные спорангии - тетраспорангии, в которых в результате мейоза образуются по четыре неподвижные тетраспоры, прорастающие затем в гаметофиты.



В Чёрном море широко распространена Падина павлинья (*Padina pavonia*, рис. 126). Веерообразный таллом Падины отличается краевым ростом за счёт деятельности многих

Рис. 125. *Dictyota* sp.: 1 - продольный разрез через таллом спорофита с тетраспорангиями; 2-3 - продольные разрезы через талломы женского и мужского гаметофитов с оогониями и антеридиями

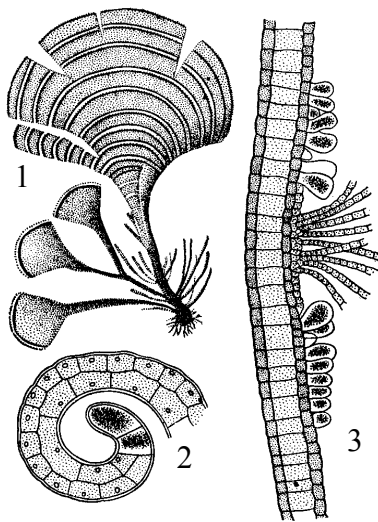


Рис. 126. *Padina pavonia*: 1 - внешний вид; 2 - разрез через край таллома с меристемой; 3 - таллом с сорусом спорангиев

инициальных клеток, находящихся на краю закрученной внутрь части таллома. На поверхности таллома хорошо выражены концентрические полосы, соответствующие рядам волосков. Кроме того, таллом инкрустирован карбонатом кальция. Цикл развития такой же, как и у Диктиоты, с той разницей, что гаметофит обоеполый - оогонии и антеридии образуются на одном растении.

### Порядок Ламинариеподобные - *Laminariales*

Цикл развития гетероморфный с преобладанием крупного спорофита. Гаметофиты микроскопические.

Таллом крупный, 0,5-6 м длины, отдельные виды имеют талломы от 20 до 50 м. Он состоит из одной или нескольких пластин, расположенных на простом или разветвлённом стволе, прикрепляющимся к грунту диском или разветвлёнными ризоидами. В месте перехода пластины в ствол находится интеркалярная меристема, за счёт деятельности которой нарастает как пластина, так и ствол. Пластина растёт очень быстро, до 10 см в сутки. У многолетних представителей зимует ствол с ризоидами, а пластина ежегодно отмирает и заменяется новой.

Виды рода Ламинария (*Laminaria sp.*, рис. 129,1) широко распространены в северных морях. Таллом имеет довольно сложное тканевое строение. Он состоит из мелкоклеточной наружной коры, под которой располагается крупноклеточная внутренняя кора. Центральную часть занимает сердцевина, образованная рыхлым сплетением нитей, идущих как от одного слоя коры к противоположному, так и вдоль оси таллома. Эти нити называются трубчатыми нитями, а расширенные места соединения клеток этих нитей - ситовидными пластинами. Нити выполняют проводящую функцию. В коре многих видов располагаются слизистые каналы, образующие сеть, петли которой вытянуты вдоль продольной оси (рис. 127).

При размножении на поверхности пластины группами (сорусами) формируются одноклеточные одногнездные зооспорангии, чередующиеся с бесплодными булабовидными клетками -

одной или нескольких пластин, расположенных на простом или разветвлённом

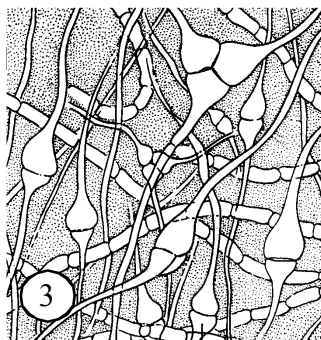
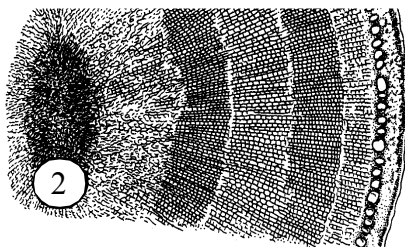
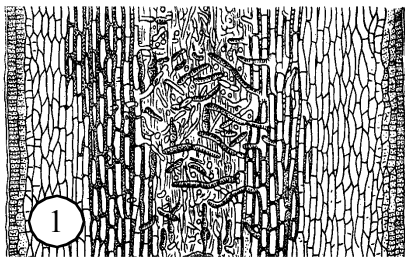


Рис. 127. *Laminaria sp.*: 1 - продольный разрез черешка; 2 - поперечный разрез черешка; 3 - трубчатые нити при большом увеличении

парафизами (рис. 128). В спорангиях путём мейоза формируются зооспоры, имеющие типичное строение: два неравных боковых жгутика, один из которых перистый. Из зооспор вырастают раздельнополые гаметофиты в виде многоклеточных однорядных стелющихся нитей. Мужские гаметофиты сильнее разветвлены и мельче женских. Половой процесс - оогамия. На мужских гаметофитах формируются одноклеточные антеридии, в которых образуется один сперматозоид. На женских гаметофитах формируются одноклеточные оогонии, каждый из которых образует по одной яйцеклетке, которая по созреванию выходит через отверстие на вершине оогония, но не отделяется от него, а остаётся прикреплённой к краям отверстия. После оплодотворения из зиготы вырастает спорофит.

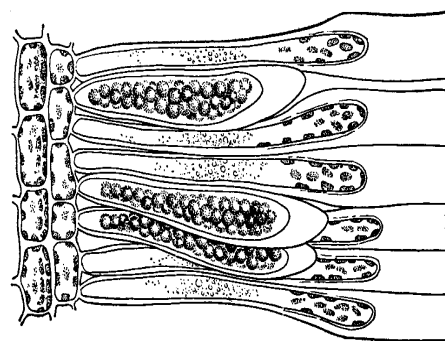


Рис. 128 Зооспорангии с парафизами на пластинке Ламинарии

Одним из наиболее крупных талломов, достигающим в длину 60 м, обладает Макроцистис (*Macrocystis sp.*, рис. 129,2), распространённый в морях южного полушария. Таллом имеет длинный, тонкий (до 1 см в диаметре) ствол, который образует в верхней части односторонний ряд "листьев", снабжённых в основании воздушным пузырьком.

Род Нероцистис монотипный, включает один вид - Нероцистис Лютке (*Nereocystis luetkeana*, рис. 129,3), распространённый у Тихоокеанского побережья Северной Америки. У него длинный ствол, достигающий 15-20 м длины, заканчивающийся пузырьком диаметром 15-20 см., от которого отходят листовые пластины до 5 м длины.

Виды рода Алария (*Alaria sp.*, рис. 129,4) характеризуются пластиной с продольным ребром, идущим от ствола до вершины. Сорусы зооспорангиев

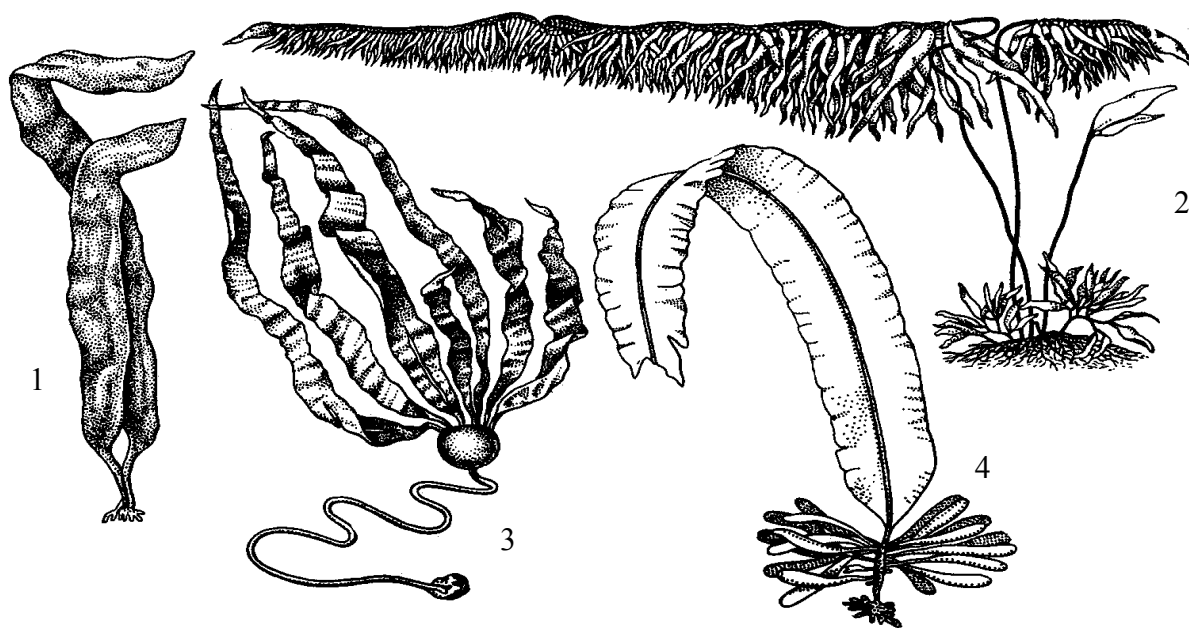


Рис. 129. Ламинариеподобные: 1 - *Laminaria sp.*; 2 - *Macrocystis sp.*; 3 - *Nereocystis luetkeana*; 4 - *Alaria sp.*

развиваются на специальных "листочках" - спорофиллах, образующихся на нижней части ствола.

## КЛАСС ЦИКЛОСПОРОВИДНЫЕ - *CYCLOSPOROPSIDA*

Объединяет виды, имеющие диплонтный тип цикла развития, характеризующийся отсутствием гаметофита. Считается, что гаметофит развивается в слоевище спорофита в виде слоя, выстилающего углубления рецептакула - скафидии (или концептакула). Однако мейоз происходит при образовании гамет, поэтому выстилающий слой является частью спорофита.

Класс представлен небольшим числом порядков, самым крупным является порядок Фукоподобные (*Fucales*).

### Порядок Фукоподобные - *Fucales*

Характеризуется верхушечным ростом таллома, отсутствием бесполого размножения при помощи зооспор и оогамным половым процессом. Оогонии и антеридии образуются в специальных образованиях - скафидиях (концептакулах), формирующихся в углублениях рецептакулов - укороченных и утолщённых боковых ответвлений таллома (рис. 130) Концептакулы сообщаются с внешней средой через узкие отверстия. В оогониях формируется от одной до восьми яйцеклеток, в антеридиях - по 64 сперматозоида. Формированию гамет предшествует редукционное деление ядра. При созревании окружённые слизью яйцеклетки и сперматозоиды выходят в воду и здесь происходит оплодотворение. Зигота сразу прорастает в диплоидный таллом.

В северных широтах широко распространены виды рода Фукус (*Fucus sp.*, рис. 131). Таллом плоский, ремневидный, дихотомически ветвящийся,

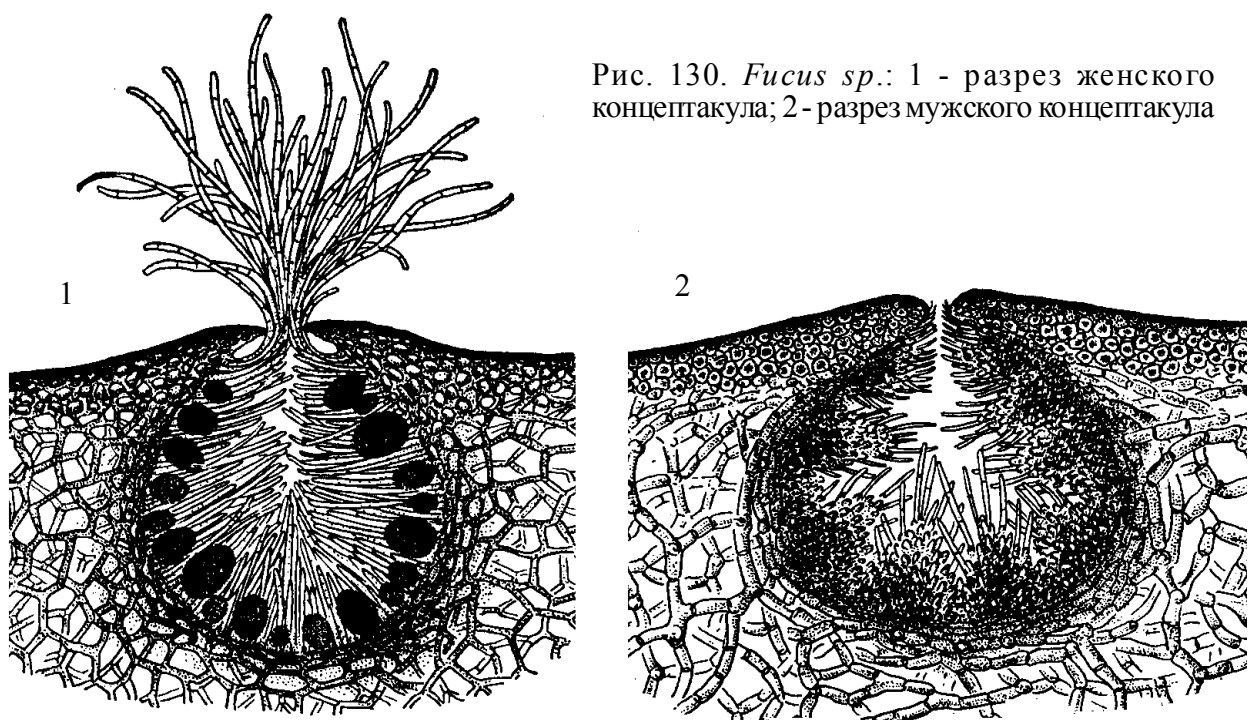


Рис. 130. *Fucus sp.*: 1 - разрез женского концептакула; 2 - разрез мужского концептакула

обладающий верхушечным ростом посредством деления 1-8 особых верхушечных клеток, достигает 1 м длины. Вдоль таллома проходит срединная жилка, в нижней части переходящая в "черешок", который прикрепляется к субстрату расширенным основанием. По бокам средней жилки расположены вздутия, наполненные воздухом - воздушные пузыри (у некоторых видов отсутствуют). У разных видов талломы могут быть обоеполыми или раздельнополыми.

Наиболее сложное морфологическое расчленение таллома наблюдается у видов рода Саргассум (*Sargassum sp.*, рис. 132), широко распространённых в тёплых морях южного полушария.

Стволик, прикрепленный к субстрату подошвой, моноподиально ветвится и несёт уплощённые листовидные образования, шаровидные воздушные пузыри на специальных стебельках и рецептакулы. Вегетативное размножение приводит в некоторых участках океана к образованию громадных скоплений талломов водорослей (Саргассово море).

Бурые водоросли - древняя группа низших растений, ископаемые остатки которых известны из отложений силура и девона. Среди них не прослеживается последовательное развитие типов организации таллома от монадного к нитчатому и пластинчатому, здесь представлены только высшие ступени морфологической дифференциации таллома - гетеротрихальная и паренхиматозная. Возможно, что более простые формы (монадные, коккоидные, нитчатые) вымерли в ходе эволюции.

Отдел *Phaeophyta* - естественная группа, по своей морфологии хорошо отличающаяся от остальных отделов водорослей, но по ряду признаков (наличию хлорофиллов *a* и *c*, отсутствию хлорофилла *b*, расположению тилакоидов в хлоропластах (трехтилакоидные ламеллы), по сходным продуктам запаса (ламинарин, хризоламинарин), по строению монадных клеток с гетероконтными и гетероморфными жгутиками) Бурые водоросли обнаруживают сходство с Золотистыми (*Chrysophyta*), Желтозелеными (*Xanthophyta*), Диатомовыми (*Bacillariophyta*) водорослями. На этом основании некоторые авторы рассматривают перечисленные группы водорослей в ранге классов в пределах одного большого отдела *Ochrophyta* (*Chromophyta*). Существование монадных клеток в жизненном цикле Бурых водорослей позволяет выводить их, так же

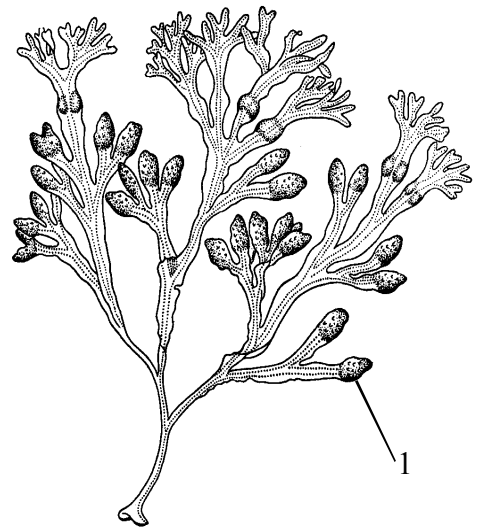


Рис. 131. *Fucus sp.*: 1 - рецептакул

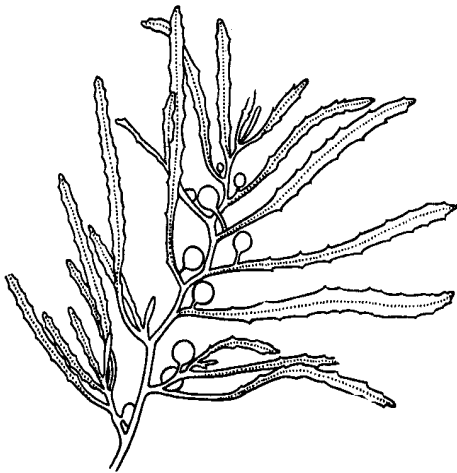


Рис. 132. *Sargassum sp.*

как и остальные перечисленные таксоны, из первичных фотосинтезирующих жгутиконосцев с преобладанием бурых пигментов.

Относительно родственных связей порядков в пределах отдела Бурых водорослей и расположения их в системе единого взгляда нет. Согласно одной из схем филогенеза Бурые водоросли - группа дифилетическая: от исходных форм возникли две ветви развития, одна из которых характеризуется интеркалярным ростом, а другая - верхушечным. Эволюционные отношения этого отдела представлены на рисунке 133.

Наиболее примитивными формами с интеркалярным ростом являются представители порядка Эктокарпоподобных (*Ectocarpales*). От них произошли Кутлериеподобные (*Cutleriales*), сближающиеся с ними размножением зооспорами (развиваются в одноклеточных зооспорангиях), а также подвижными гаметами (развиваются в многокамерных гаметангиях). Наиболее высокоорганизованными водорослями этой линии являются Ламинариеподобные (*Laminariales*). Половое воспроизведение в этой линии эволюционировало от изогамии Эктокарпоподобных к гетерогамии Кутлериеподобных и далее к оогамии Ламинариеподобных.

Вторая линия эволюции Бурых водорослей, для которой характерен верхушечный рост, представлена Сфацеляриеподобными (*Sphacelariales*), Диктиотоподобными (*Dictyotales*) и Фукусоподобными (*Fucales*). Представители первых двух порядков являются изогенератными водорослями, для Фукусоподобных (*Fucales*) характерно отсутствие чередования поколений, полное подавление спорообразования на диплоидной фазе и размножение исключительно половым путем при помощи гамет, развивающихся на спорофите. Поэтому в некоторых филогенетических схемах Фукусовые выделяются обособленно в третью линию эволюции.

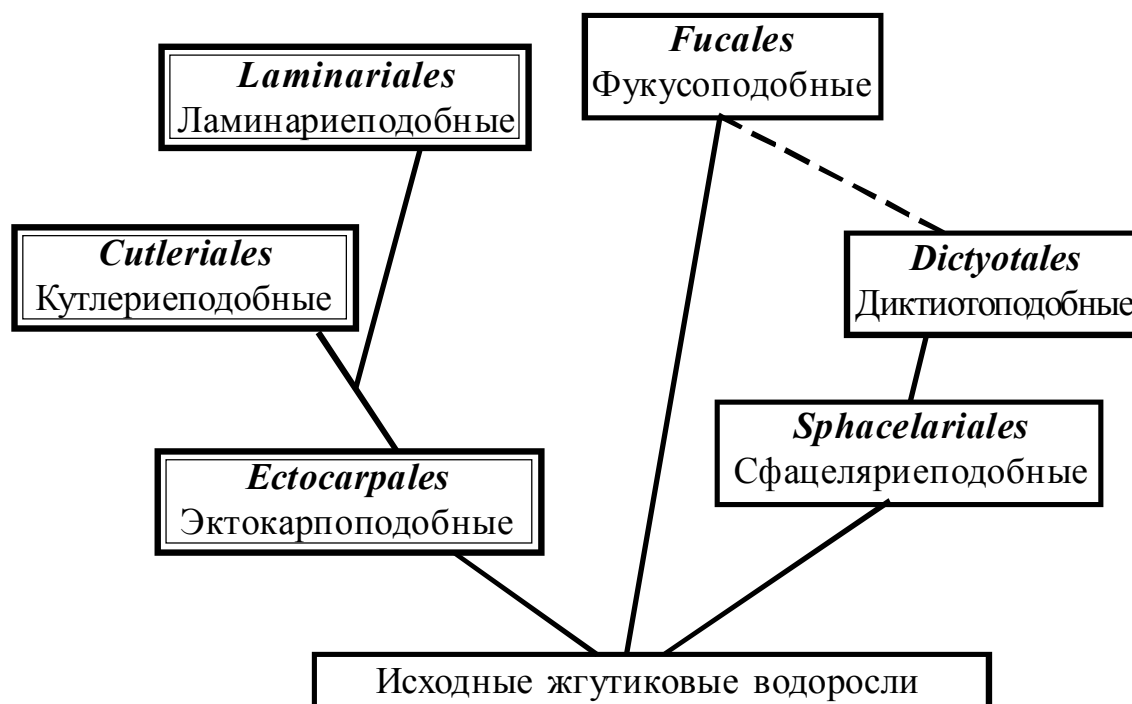


Рис. 133. Филогенетические отношения отдела *Phaeophyta*

## ОТДЕЛ КРИПТООБРАЗНЫЕ - *CRYPTOPHYTA*

В подавляющем большинстве одноклеточные монадные представители с дорсовентральным строением. Дорсальная (спинная) сторона клеток выпуклая, вентральная (брюшная) - уплощённая, с продольной бороздой. У некоторых представителей на переднем конце клетки имеется глотка (рис. 134).

Основные фотосинтезирующие пигменты - хлорофиллы *a* и *c*. Зелёный цвет маскируется наличием добавочных пигментов - ряда каротиноидов и фикобилиопротеинов, локализованных внутри тилакоидов. В одной клетке может присутствовать или фикоциан, или фикоэритрин. Из-за того, что фикобилисомы отсутствуют, фикобилипротеины располагаются во внутритилакоидных пространствах, из-за чего тилакоиды толще, чем у других водорослей. Также имеется несколько уникальных ксантофиллов, таких, как аллоксантин. Встречаются  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротины, крококсантин, зеаксантин, монадоксантин.

Хроматофоры одеты двумя собственными мембранами и двумя мембранами хлоропластной ЭПС. Когда хроматофор расположен рядом с ядром, наружная мембрана хлоропластной ЭПС переходит в наружную мембрану ядра. Ламеллы двух или трёхтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. В клетках находится один или два хроматофора, окрашенные в разные цвета - от синезелёного до жёлто-бурого, коричневого и тёмно-красного. Иногда хроматофоры отсутствуют. В хроматофорах могут быть пиреноиды, в которые заходят ламеллы из одного или двух тилакоидов.

Между двумя парами мембран хроматофора находится перипластидное пространство, в котором располагаются рибосомы эукариотического типа, зёрна крахмала и редуцированное ядро - нуклеоморфа. В нуклеоморфе три хромосомы, которые кодируют процессы, необходимые для существования самой нуклеоморфы, она одета двойной мембраной и имеет ядрышко. Нуклеоморфа делится во время деления ядра раньше, чем хроматофор, деление amitotическое без образования веретена деления из микротрубочек. Дочерние нуклеоморфы мигрируют в противоположные концы хроматофора, таким образом после деления пластиды каждая новая получает свою нуклеоморфу. Наличие нуклеоморфы, перипластидного пространства и строение оболочек хроматофора свидетельствует о вторичном симбиотическом происхождении хроматофоров Криптообразных, когда бесцветная фаготрофная флагеллята поглотила эукариотическую красную водоросль, которая затем трансформировалась в пластиду. Две внутренние мембраны интерпретируются как мембраны хроматофора красной водоросли, третья - как плазмалемма эндосимбионта (красной водоросли), наружная, четвёртая - как мембрана пищеварительной вакуоли клетки-хозяина.

Стигма встречается не у всех представителей. Она связана с хроматофором, но не связана с жгутиковым аппаратом, состоит из большого числа пигментных глобул, расположенных параллельными рядами. Запасной продукт - крахмал,

который откладывается в перипластидном пространстве. Как и у Красных водорослей, он содержит больше амилопектина, чем амилозы, с йодом даёт красное окрашивание. В цитоплазме имеется единственная сетчатая митохондрия с пластинчатыми кристами.

Жгутики парные, расположены на переднем конце тела. При движении они или оба направлены вперёд, или один - вперёд, другой - назад. На жгутиках имеются особые мастигонемы, которые могут располагаться в два супротивных ряда на длинном жгутике, в один ряд на коротком, либо в один ряд на каждом. Переходная зона содержит две или более пластинчатые структуры (септы) ниже точки, где заканчиваются центральные микротрубочки. Корешковая система представлена ризостилем, состоящим из 6-10 микротрубочек, соединённых сократительными фибриллами, который идёт вглубь клетки, трёх микротрубочковых корешков и фибриллярного корешка, прилегающего к одному из микротрубочковых (рис. 135).

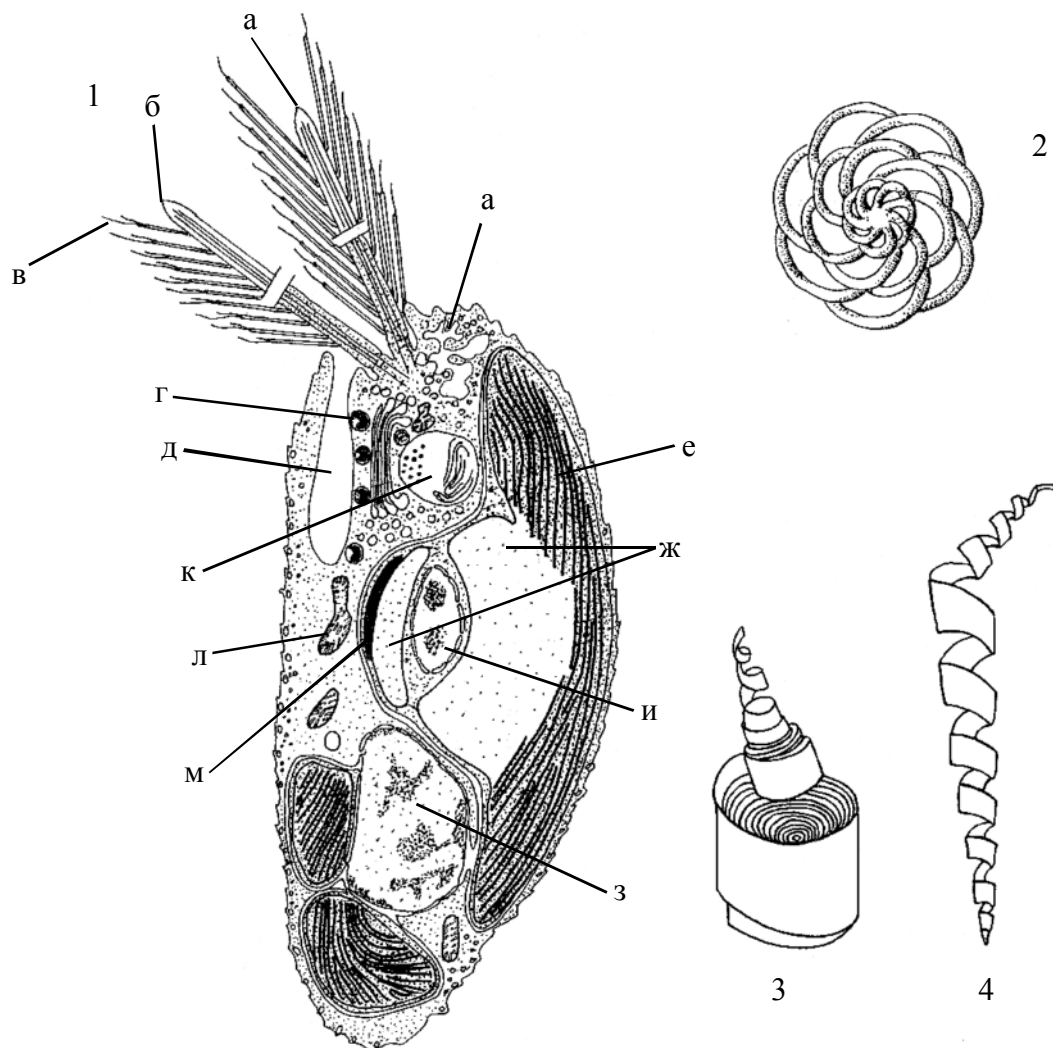


Рис. 134. Строение клетки *Cryptomonas sp.*: 1 - продольный разрез через клетку; 2 - розеточная чешуйка; 3 - трихоциста до раскручивания; 4 - трихоциста в процессе раскручивания. а - длинный жгутик; б - короткий жгутик; в - мастигонема; г - трихоциста; д - глотка; е - хроматофор; ж - пиреноид; з - ядро; и - нуклеоморфа; к - тельце Мора; л - митохондрия; м - крахмал



Митоз открытый, ядрышко не исчезает, центриоли отсутствуют. Область полюса веретена уплощена и ограничена цистернами ЭПС.

Клеточные покровы представлены перипластом, который состоит из плазмалеммы и дополнительного белкового материала, расположенного над и под плазмалеммой. Внутриклеточная часть перипласта может иметь форму чехла, или состоять из пластинок. Пластинки прикрепляются к плазмалемме с помощью округлых или многоугольных внутримембранных частиц. Наружный компонент перипласта может состоять из пластинок, чешуй, слизи или их комбинации. В области глотки перипласт отсутствует.

Форма клеток разнообразная - яйцевидная, эллипсоидная, грушевидная, веретеновидная и др. Передний конец более или менее скошен, от него отходит продольная борозда, которая не доходит до заднего конца. Здесь же имеется мешковидная глотка, по краю которой располагаются трихоцисты. Трихоцисты (эжектосомы)

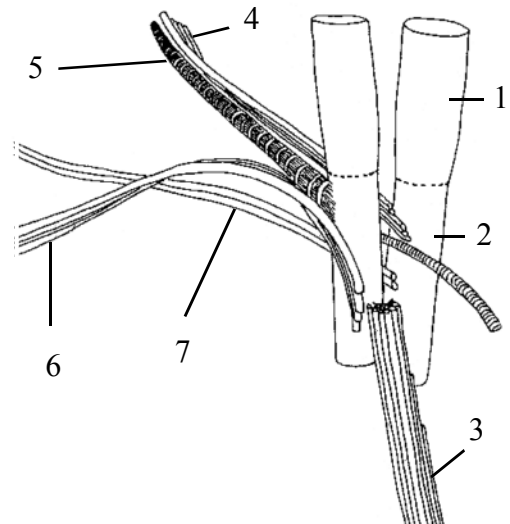


Рис. 135. Схема строения жгутикового аппарата: 1 - жгутик; 2 - базальное тело; 3 - ризостиль; 4 - микротрубочковый корешок; 5 - фибриллярный корешок; 6 - четырёхтрубочковый корешок; 7 - двухмикротрубочковый корешок

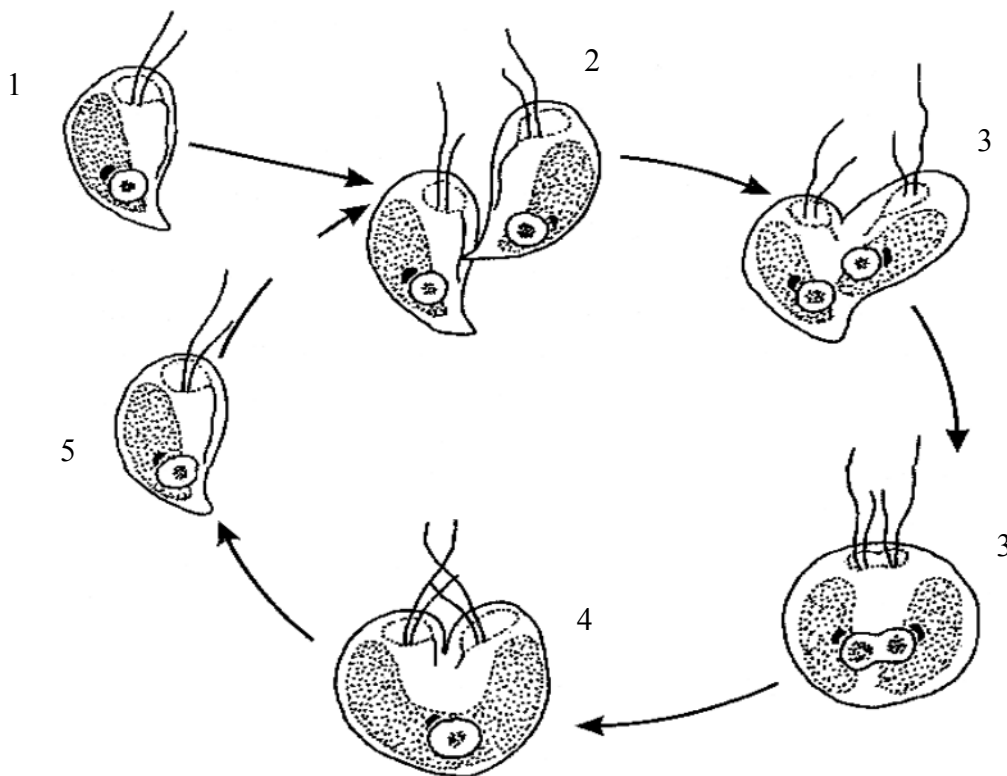


Рис. 136. Цикл развития *Chroomonas acuta*: 1 - клетка; 2 - слияние клеток; 3 - зигота; 4 - мейоз; 5 - новая клетка

могут также располагаться и по периферии клетки, но там они меньших размеров. Эти структуры окружены мембраной и внутри содержат две ленты, скрученные рулоном (цилиндры). Более крупный цилиндр состоит из намотанного по спирали лентовидного мембранного материала, вверху он образует V-образное углубление, в котором находится второй цилиндр. При раздражении туго скрученные ленты распрямляются, разрывают мембрану и перипласт. Сначала выбрасывается маленький цилиндр и вытягивает за собой большой. Образуются эжектосомы в пузырьках Гольджи.

На переднем конце клетки расположены сократительные вакуоли, изливающие своё содержимое в глотку или борозду. В клетках также имеются два тельца Мора, функция которых неизвестна. Они имеют много мембран и фибрилл, и, возможно, вовлечены в процесс деструкции клеточных органоидов, особенно отработанных трихоцист.

Среди Кriptoобразных встречаются автотрофы и гетеротрофы с миксотрофным и фаготрофным питанием. У фаготрофных видов для захвата и удерживания бактериальной клетки образуются специализированные вакуоли. Бактерия втягивается в вакуоль через маленькую пору в глотке, где отсутствуют перипластные пластинки.

Основной способ размножения - деление клетки пополам с помощью борозды деления, при этом впячивание плазмалеммы начинается с заднего конца клетки. Чаще всего делящаяся клетка сохраняет подвижность. Иногда при избытке света образуются покоящиеся стадии. Известен половой процесс, при котором вегетативные клетки функционируют как гаметы. Слияние клеток происходит по брюшной стороне, причём задний конец одной клетки прикрепляется к середине другой (рис. 136). Когда клетки полностью сольются, формируется четырёхжгутиковая зигота. Затем она делится мейозом.

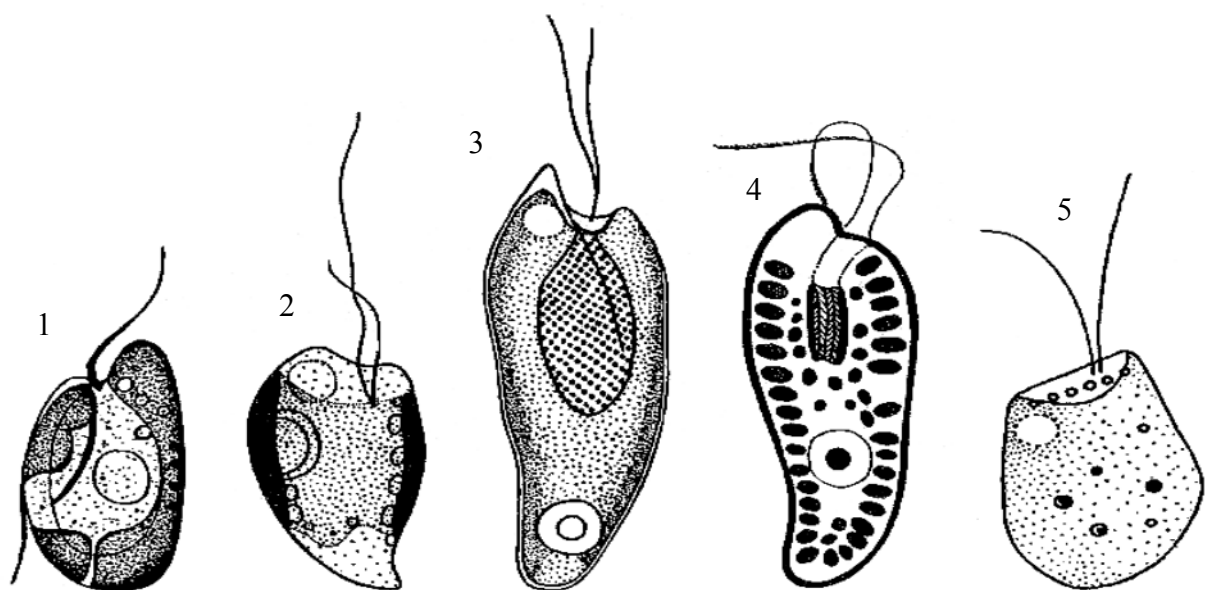


Рис. 137. Кriptoфитовые водоросли: 1 - *Rhodomonas* sp.; 2 - *Chroomonas* sp.; 3 - *Cryptomonas* sp.; 4 - *Chilomonas* sp.; 5 - *Goniomonas* sp.

Криптообразные - типичные представители планктона, изредка встречаются в иле солёных озёр и среди детрита в пресных водоёмах. Они играют важную роль в холодных водах, особенно зимой и ранней весной. Некоторые виды способны вегетировать на поверхности льда и снега. Пресноводные представители предпочитают искусственные и естественные водоёмы со стоячей водой - отстойники, различные пруды, реже встречаются в водохранилищах и озёрах. Представители отдела играют значительную роль в водоёмах в круговороте кислорода, углерода, азота, в синтезе органического вещества. Ими питаются различные представители зоопланктона. Они обитают в качестве эндосимбионтов в миксотрофных инфузориях.

В настоящее время известно более 200 видов. В современной альгологической литературе отдел включает один класс. Наиболее распространёнными являются представители нескольких родов.

Род Родомонас (*Rhodomonas sp.*, рис. 137,1) включает монадные организмы с единственной пластидой обычно красного цвета, в которой имеются пиреноиды. Борозда развивается в трубчатую глотку, возле борозды находятся несколько крупных эжектосом. Рано весной водоросли формируют иногда заметные красные приливы в пресных озёрах.

Род Хроомонас (*Chroomonas sp.*, рис. 137,2) - пресноводные и морские водоросли с единственной Н-образной пластидой голубого, синего или сине-зелёного цвета, с пиреноидом в мостике. Борозда отсутствует, но глотка имеется. У некоторых представителей встречаются пищеварительные вакуоли с бактериями, некоторые виды имеют стигму.

Виды рода Криptomonас (*Cryptomonas sp.*, рис. 134, 137,3) распространены в морском и пресноводном планктоне, их клетки содержат две пластиды преимущественно бурого или оливкового цвета, имеются пиреноиды. Вокруг борозды расположены трихоцисты.

Виды рода Хиломонас (*Chilomonas sp.*, рис. 137,4) встречаются в водоёмах, богатых органикой. Клетки бесцветные, с лейкопластом, в котором отсутствуют тилакоиды, но в перипластидном пространстве имеется нуклеоморфа и откладывается крахмал не смотря на осмотрофное питание и отсутствие пигментов. Оба жгутика имеют один ряд мастигонем. Внутренний слой перипласта представлен чехлом. Несколько эжектосом расположены вдоль глотки.

Род Гониомонас (*Goniomonas sp.*, рис. 137,5) также включает бесцветные клетки, сжатые с боков, не имеющие пластид. На перипласте видны несколько продольных полос. На переднем конце клетки в виде кольца располагаются крупные эжектосомы, в то время как мелкие эжектосомы расположены под плазмалеммой. Имеется борозда, глотка. Жгутики отходят от переднего конца тела со спинной стороны, они без мастигонем, покрыты фибриллярными волосками. Некоторые представители способны к фагоцитозу.

Эволюционно наиболее примитивными считаются формы, близкие к роду *Goniomonas*. Эти бесцветные представители способны к фагоцитозу, у них отсутствует нуклеоморфа и пластиды. Предполагается, что пластиды у

Криптообразных появились в результате вторичного симбиоза с эукариотическими *Rhodophyta*, что подтверждается филогенетическим анализом при сравнении их пластидного генома. Эволюция внутри таксоны шла по пути формирования глотки от безглоточных организмов. Глотка формировалась за счёт смыкания краёв борозды, начиная у заднего конца. Полное исчезновение борозды, но наличие глотки представлено у *Chroomonas*. В процессе эволюции происходил постепенный переход к гетеротрофности, что привело к образованию рода *Chilomonas*, у которого редуцирована борозда, развита глотка и имеются лейкопласты. В целом отдел стоит в системе обособленно, отличаясь от других водорослей строением ядра, жгутикового аппарата, наличием нуклеоморфы, составом пигментов, биохимическими особенностями.

## ОТДЕЛ ПРИМНЕЗИЕОБРАЗНЫЕ - *PRYMNESIOPHYTA*

Отдел представлен одноклеточными монадными организмами, реже встречаются колониальные представители. Форма клеток варьирует от округлой до овальной и уплощённой. В цикле развития у некоторых представителей могут присутствовать коккоидные, нитчатые, амебоидные и пальмеллоидные фазы. У некоторых видов известен антитетический тип цикла развития с гетероморфной сменой генераций.

Основные пигменты - хлорофиллы *a* и *c*, из дополнительных наиболее важен фукоксантин и его производные, присутствуют  $\beta$ -каротин, диадиноксантин и диатоксантин. Хроматофор покрыт четырьмя мембранами, наружная мембрана хлоропластной ЭПС переходит в наружную мембрану ядра. В перипластидном пространстве имеется перипластидная сеть, состоящая из комплекса анастомозирующих тубул. Ламеллы трёхтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. Хроматофорная ДНК в виде гранул расположена в строме. Часто имеется пиреноид, в который заходит ламелла с двумя тилакоидами. У многих видов в хроматофоре имеется глазок, состоящий из ряда пигментных глобул, но он может находиться и вне хроматофора. Запасные продукты - хризоламинарин, который откладывается вне хроматофора, липиды, у некоторых представителей - парамилон.

Митохондрии с трубчатыми кристами. Митоз ацентрический, открытый или закрытый. Клетка делится с образованием борозды деления.

Клетка имеет два равных или неравных жгутика, расположенных апикально, субапикально или латерально. Они чаще всего гладкие, реже длинный жгутик покрыт тонкими волосками и сферическими или овальными чешуйками. Жгутики имеют типичное строение, но отличаются разнообразием переходной зоны - с одной, двумя или без поперечных пластин. Также разнообразна корешковая система, имеющая разное количество микротрубочковых корешков (рис. 138). Отличительной особенностью жгутикового аппарата является наличие гаптонемы, имеющей вид тонкой нити, расположенной между жгутиками, иногда

она редуцирована до маленького хоботка. По структуре гаптонема значительно отличается от жгутиков. В её центре расположены 5-8 микротрубочек, окружённых каналом ЭПС. Микротрубочки гаптонемы отходят от базального тела одного из жгутиков, но у неё обнаружены и собственные фибриллярные корешки. Гаптонема участвует в фаготрофии. Частицы пищи прилипают к гаптонеме за счёт группы сахаров на её поверхности и передвигаются к основанию, где расположен центр агрегации частиц. Сформировавшаяся крупная частица передвигается к концу гаптонемы, затем гаптонема загибается к заднему концу клетки, где формируется пищеварительная вакуоль (рис. 139).

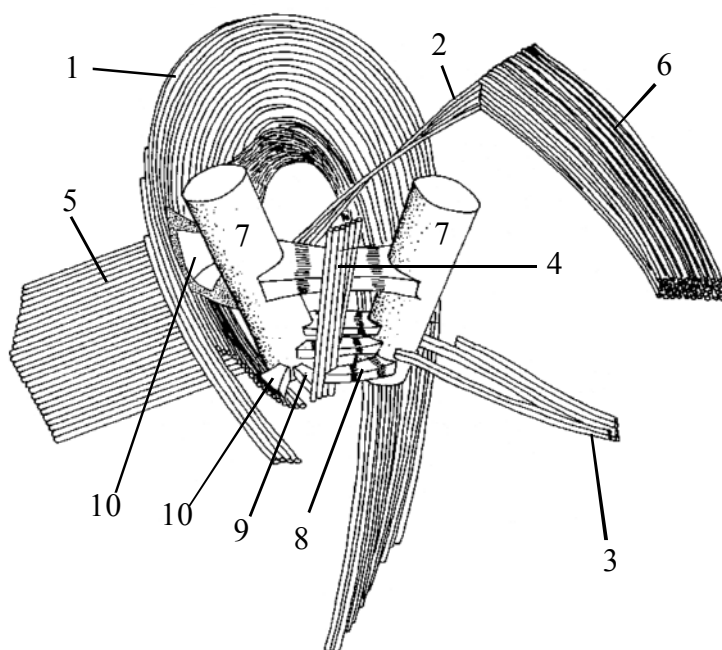


Рис. 138. Схема строения жгутикового аппарата: 1,2,3 - первый, второй и третий микротрубочковые корешки; 4 - гаптонема; 5,6 - дополнительные трубочки первого и второго корешков; 7 - базальное тело; 8 - соединение базальных тел; 9 - соединение базального тела и гаптонемы; 10 - соединение базального тела и корешка

Особенностью строения клетки Примнезиеобразных является наличие органических или неорганических чешуек, располагающихся на поверхности плазмалеммы. Органические чешуйки в виде фибрилл образуют два слоя, из

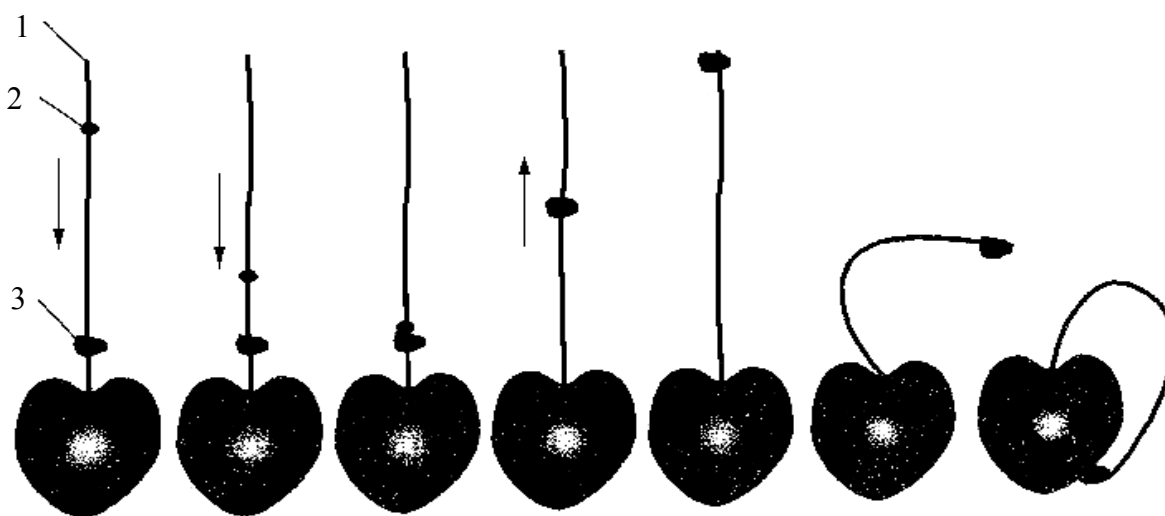


Рис. 139. Последовательность поглощения пищевых частиц, начиная от прилипания их к гаптонеме: 1 - гаптонема; 2 - пищевая частица; 3 - центр агрегации частиц

которых верхний имеет радиально расположенные фибриллы, а нижний - концентрически. У некоторых представителей образуются дискообразные или эллиптические целлюлозосодержащие чешуйки.

Многие виды формируют кальцинированные неорганические чешуйки - кокколиты в виде дисков, колец, грибовидных, палочковидных образований и т.д. Они образуются внутри клетки, а затем выходят на её поверхность, где располагаются в один слой. Различают гетерококколиты, формирующиеся внутри клетки из везикул аппарата Гольджи, и голококколиты, формирующиеся внеклеточно. Гетерококколиты обычно более крупные и крепкие.

Многие Примнезиообразные помимо фототрофного способны к осмотрофному и фаготрофному питанию. Большинство обитает в морях, встречаются на глубине до 200 м. В полярных и умеренных водах они играют значительную роль как продуценты. В ископаемом состоянии известно большое количество видов, сохранившихся благодаря известковым чешуйкам. Ими образованы пласты известняков, современные океанические отложения, а также многие породы на материках. Их мощность может достигать нескольких сотен метров.

Отдел насчитывает два класса:

Класс Павлововидные - *Pavlovopsida (Pavlovophyceae)*

Класс Примнезиовидные - *Prymnesiopsida (Prymnesiophyceae)*

## **КЛАСС ПАВЛОВОВИДНЫЕ - *PAVLOVOPSIDA***

Исключительно монадные гетероконтные водоросли. Жгутики прикрепляются субапикально или почти латерально, гаптонема короткая, трудно различимая в световой микроскоп. Длинный жгутик может быть покрыт тонкими волосками или маленькими плотными тельцами - модифицированными чешуйками. У некоторых представителей имеется глазок, расположенный в хроматофоре или вне него. Клетки обычно не покрыты органическими чешуйками, а если они встречаются, то имеют отличительные особенности. Плазмалемма имеет удлинённое впячивание, которое формирует закрытый канал, открывающийся около гаптонемы. Он выполняет функцию удаления ненужного материала из клетки. Митоз закрытый, центрами организации микротрубочек служат фибриллярный корешок длинного жгутика. Кинетохоров нет.

Класс содержит один порядок с четырьмя родами.

### **Порядок Павлоподобные - *Pavloales***

Характеристика порядка совпадает с характеристикой класса. Род Павлова (*Pavlova sp.*, рис. 140) включает одноклеточных жгутиконосцев с короткой гаптонемой, способных при определённых условиях формировать пальмеллоидную стадию. Клетки при движении могут менять форму. Длинный жгутик покрыт частицами или тонкими волосками, около жгутика расположена глоткообразная зона. Поверхность клетки покрыта головчатыми или

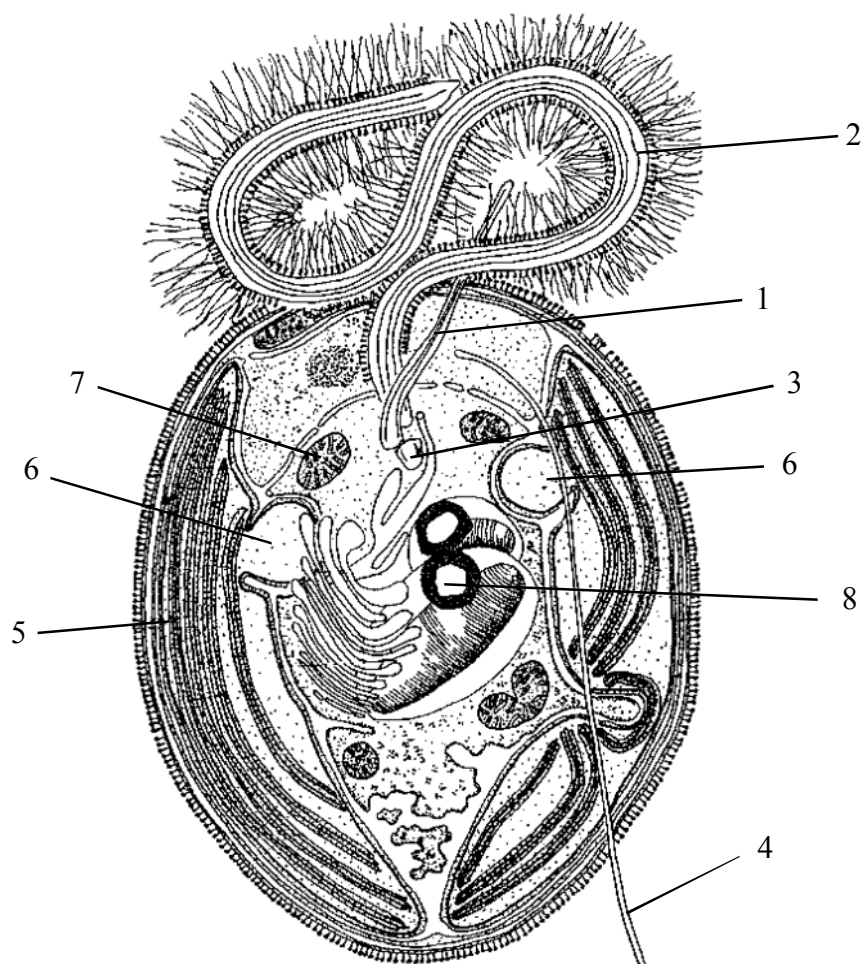


Рис. 140. Строение клетки *Pavlova sp.*: 1 - гаптонема; 2 - длинный жгутик; 3 - короткий жгутик; 4 - филамент; 5 - хроматофор; 6 - пиреноид; 7 - митохондрия; 8 - полифосфаты

грибообразными структурами. Глазок расположен вне пластиды. Большинство представителей обитают в солоноватых водоёмах, но встречаются и в пресных.

### **КЛАСС ПРИМНЕЗИЕВИДНЫЕ - *PRYMNESIOPSISIDA***

Монадные водоросли с почти изоконтными или изоконтными апикальными жгутиками. Гаптонема разной длины или отсутствует. Органические чешуйки плоские, пластинчатые, со временем могут приобретать сложные формы, у ряда видов образуются кокколиты. В клетке обычно два хроматофора, глазок отсутствует. Митоз открытый. Известны сложные циклы развития с чередованием гаплоидного и диплоидного поколения и нескольких альтернативных жизненных форм, заселяющих различные местообитания. Обычны в планктоне морей, встречаются в солоновато-водных и пресноводных водоёмах.

#### **Порядок Феоцистоподобные - *Phaeocystales***

Представлен одним родом Феоцистис (*Phaeocystis globosa*, рис. 141), включающим одноклеточных жгутиконосцев с короткой гаптонемой и двумя

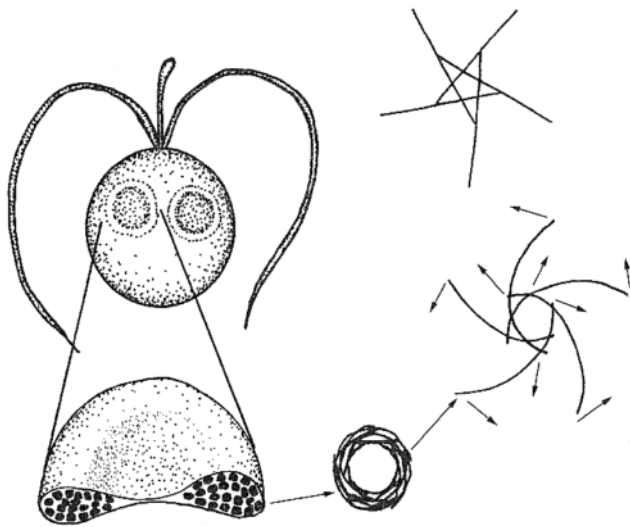


Рис. 141. *Phaeocystis globosa*: плавающая клетка с двумя вакуолями, содержащими скрученные хитиновые нити, которые распрямляются при выбрасывании

типами органических чешуек. Цикл развития сложный, с подвижными и неподвижными фазами. Неподвижные формируют колонии, в которых у клеток обычно отсутствуют гаптонемы и чешуйки. Двужгутиковые клетки имеют крупные везикулы, внутри которых расположено пять хитиновых нитей. При выделении нити раскручиваются и образуют пятилучевую звезду. Функция хитиновых нитей неизвестна, их рассматривают как возможные аналоги эжектосом и трихоцист. Виды рода способны формировать цветение в

Северном море и других океанических водах северных широт, на их долю приходится 10% глобального уровня диметилсульфидов в атмосфере.

### Порядок Примнезиоподобные - *Prymnesiales*

Подвижные клетки с двумя более или менее равными жгутиками и хорошо развитой гаптонемой. Клетки покрыты чешуйками, от простых до сложных, редко чешуйки отсутствуют.

Род Примнезиум (*Prymnesium* sp., рис. 142) представлен монадными клетками, покрытыми органическими чешуйками и с короткой гаптонемой. Представители устойчивы к широкому диапазону солёности. Некоторые образуют галактолипидные токсины, вызывающие гибель рыб.

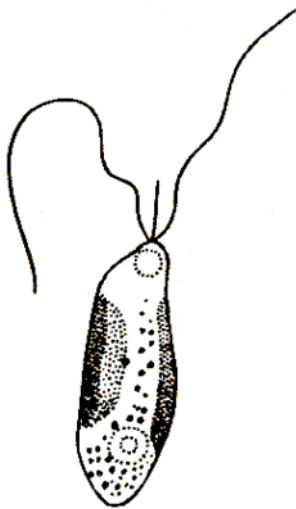


Рис. 142. *Prymnesium* sp.: внешний вид

В морях широко распространены виды рода Хризохромулина (рис. 143), некоторые из которых могут формировать амебоидные стадии. Жгутики у клеток одинаковой длины, гаптонема также длинная, иногда длиннее жгутиков. Многие виды миксотрофны, что способствует выживанию в условиях короткого освещения полярных широт. Поверх оболочки откладываются различные органические чешуйки. Размножаются делением пополам.



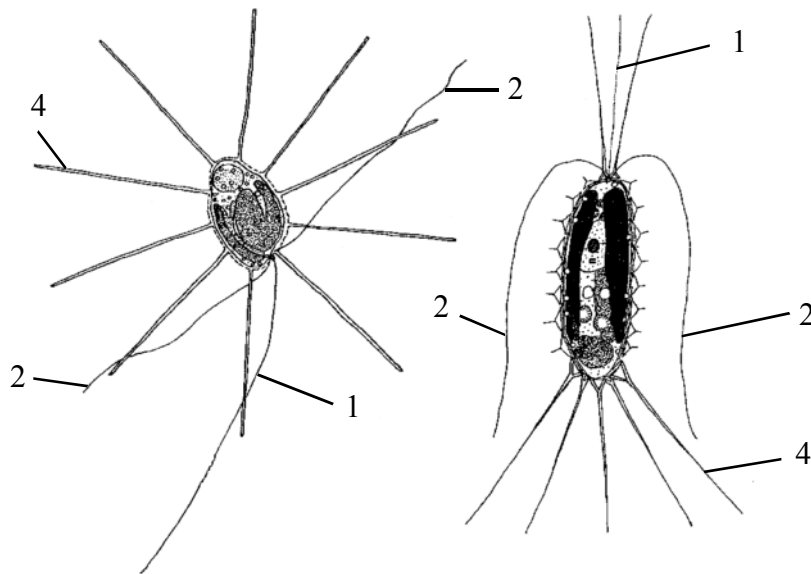
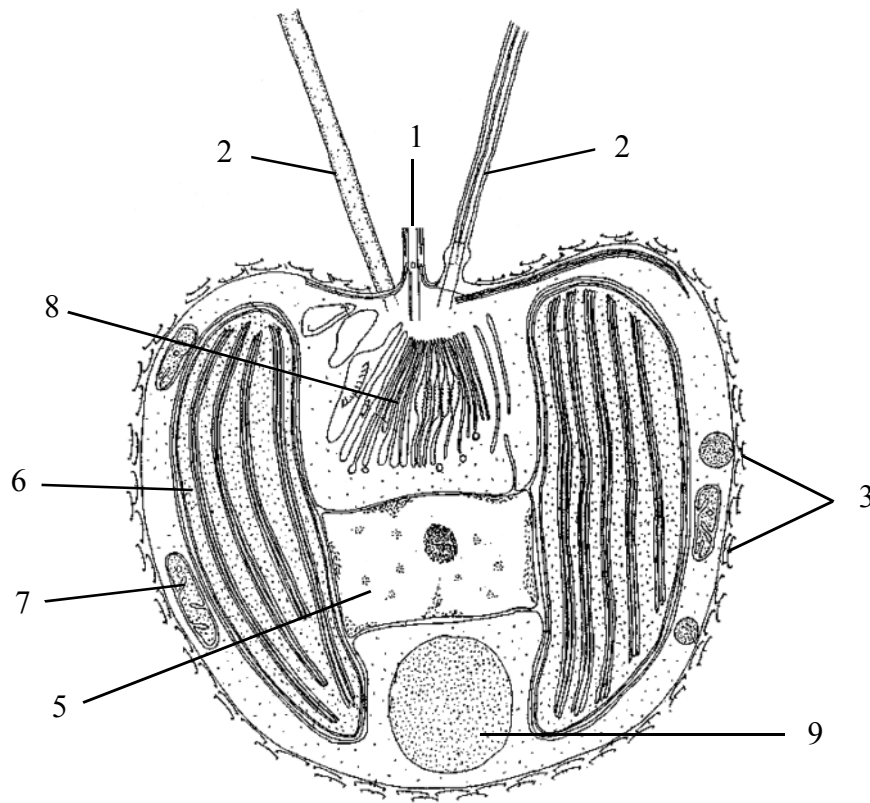


Рис. 143. Строение клетки и внешний вид *Chrysochromulina sp.*, *Ch. ericina* и *Ch. pringsheimii*: 1 - гаптонома; 2 - жгутики; 3 - органические чешуйки; 4 - чешуйки с шипом; 5 - ядро; 6 - хроматофор; 7 - митохондрия; 8 - аппарат Гольджи; 9 - вакуоль с хризоламинарином

### Порядок Кокколитофоридаподобные - *Coccolithophoridales*

Отличительной особенностью представителей порядка является отложение в оболочке различных по величине и форме известковых образований - кокколитов. Клетка снабжена двумя длинными, тонкими хрупкими неравными жгутиками, гаптонома короткая или отсутствует, жгутики имеют сложную корешковую систему. Некоторые виды, кроме монадной, могут иметь

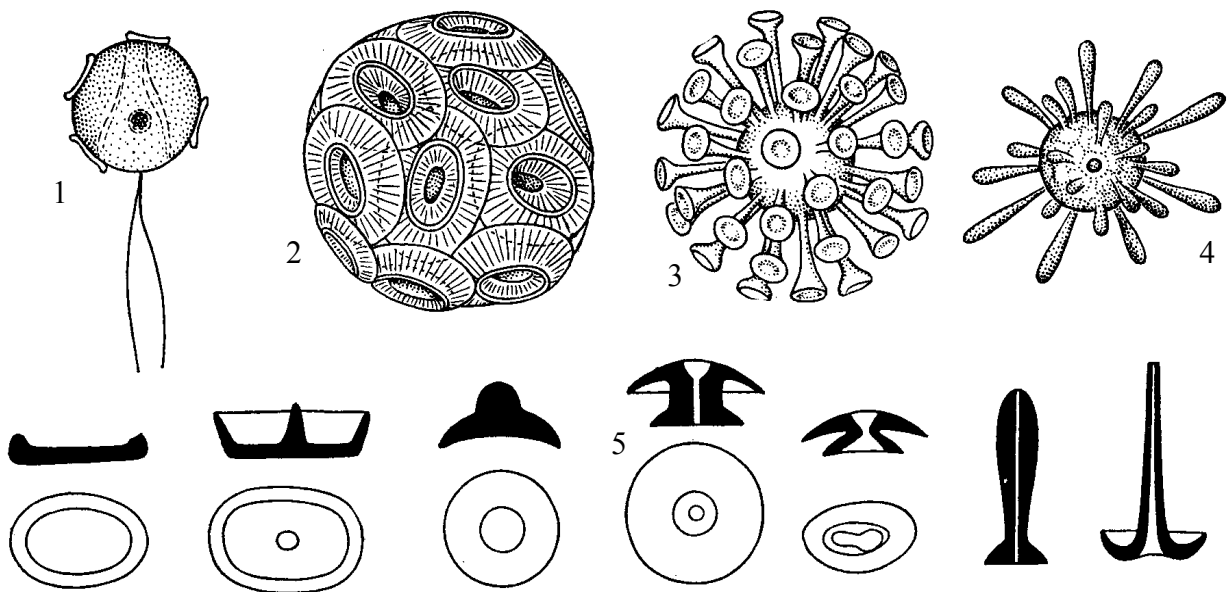


Рис. 144. Строение Кокколитофоридоподобных: 1 - *Pontosphaera huxleyi*; 2 - *Coccolithus pelagicus*; 3 - *Discosphaera thomsonii*; 4 - *Rhabdosphaera claviger*; 5 - типы кокколитов.

коккоидную или нитчатую фазы в цикле развития.

Кокколитофоридоподобные (рис. 144) обитают в морях и океанах в толще воды от поверхности до 150 м глубины. Клетки водорослей имеют чрезвычайно малые размеры от 0,25 до 30 мкм. В одном литре воды иногда содержится до 100 млн. экземпляров. Отмирая, клетки опускаются на дно и образуют отложения мергелей и известняков. Некоторые известняки на 50-75% состоят из кокколитов - остатков панциря клеток.

Типичным представителем является Кокколит пелагический (*Coccolithus pelagicus*, рис. 144,2), широко распространённый во всех морях и океанах. Виды этого рода принадлежат к важнейшим продуцентам органического вещества в мировом океане.

Ископаемые кокколиты отмечены в мезозое и были обильны на протяжении большей части юры. Максимального разнообразия группа достигла в позднем мелу, после чего последовало резкое вымирание. Считается, что наиболее примитивными являются двужгутиковые одноклеточные таксоны с гаптонемой, от которых произошли формы без гаптонемы или с редуцированной гаптонемой. Примнезиовидные родственно связаны с Золотистыми водорослями и рассматривались в их составе. Однако они имеют свои отличительные особенности - наличие гаптонемы, отсутствие жгутиков с трёхчастными мастигонемами, отсутствие опоясывающей ламеллы, отсутствие парабазального вздутия, тип митоза и др., наряду с данными геносистематики позволяющими выделять их в самостоятельную эволюционную ветвь.

## ОТДЕЛ ДИНООБРАЗНЫЕ - *DINOPHYTA*

Доминирующей структурой таллома является монадная.

Основные фотосинтезирующие пигменты – хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные – перидинин, диадиноксантин и диноксантин. Хроматофоры окрашены в жёлто-бурый цвет, определяемый дополнительными пигментами. Хроматофоры имеют трёхмембранную оболочку и трёхтилакоидные ламеллы, опоясывающая ламелла отсутствует, встречаются пиреноиды различной формы.

Форма хроматофоров может быть самой разнообразной - дисковидной, пластинчатой, ленточной и др., располагаться они могут постенно или радиально от центра клетки. Имеется пять видов пластид:

1. Наиболее часто встречаются перидининсодержащие пластиды, окружённые тремя мембранами. В этих пластидах обнаружена форма II Рубиско, известная у некоторых бактерий. Хроматофорный геном сильно редуцирован (менее 20 действующих генов). Имеются также и другие пигменты -  $\beta$ -каротин, диадиноксантин, диноксантин и другие каротиноиды;

2. Пластиды, содержащие производные фукоксантина - гексаноилфукоксантин и бутаноилфукоксантин, перидинин отсутствует (виды родов *Karenia* и *Karlodinium*);

3. Пластиды, покрытые двумя мембранами (виды рода *Dinophysis*);

4. Пластиды, содержащие фукоксантин как главный каратиноид, встречаются у *Durinskia baltica*. Такие пластиды имеют одну оболочку и набор компонентов, характерный для эукариот - ядро, митохондрии, рибосомы, хроматофоры с хлоропластной ЭПС, трёхтилакоидными ламеллами, опоясывающей ламеллой, хлорофиллом *c* и фукоксантином. Считается, что такие пластиды произошли от диатомовых водорослей в результате третичного эндосимбиоза. В клетках этой водоросли содержатся и трёхмембранные хроматофоры, сильно редуцированные.

5. Зелёные пластиды, известные у *Lepidodinium viride* и *Gymnodinium chlorophorum*. Они покрыты двумя мембранами, содержат хлорофиллы *a* и *b*, ламеллы грановые. Такие хроматофоры произошли в результате эндосимбиоза с зелёной водорослью

Глазок располагается в хроматофоре или в цитоплазме. Митохондрии с трубчатыми кристами. В качестве продуктов запаса откладываются крахмал (у пресноводных видов), липиды и стеролы.

Клетки дорсовентральные, имеют две бороздки: поперечную, охватывающую клетку по кольцу или по спирали, но не смыкающуюся полностью, и продольную, находящуюся на брюшной стороне клетки (рис. 145). Один из жгутиков гладкий, лежит в продольной бороздке, другой - лентовидный, со спирально закрученной аксонемой и параксиальным тяжем с мастигонемами, - в поперечной. Жгутики отличаются тем, что в них имеется дополнительный круг периферических

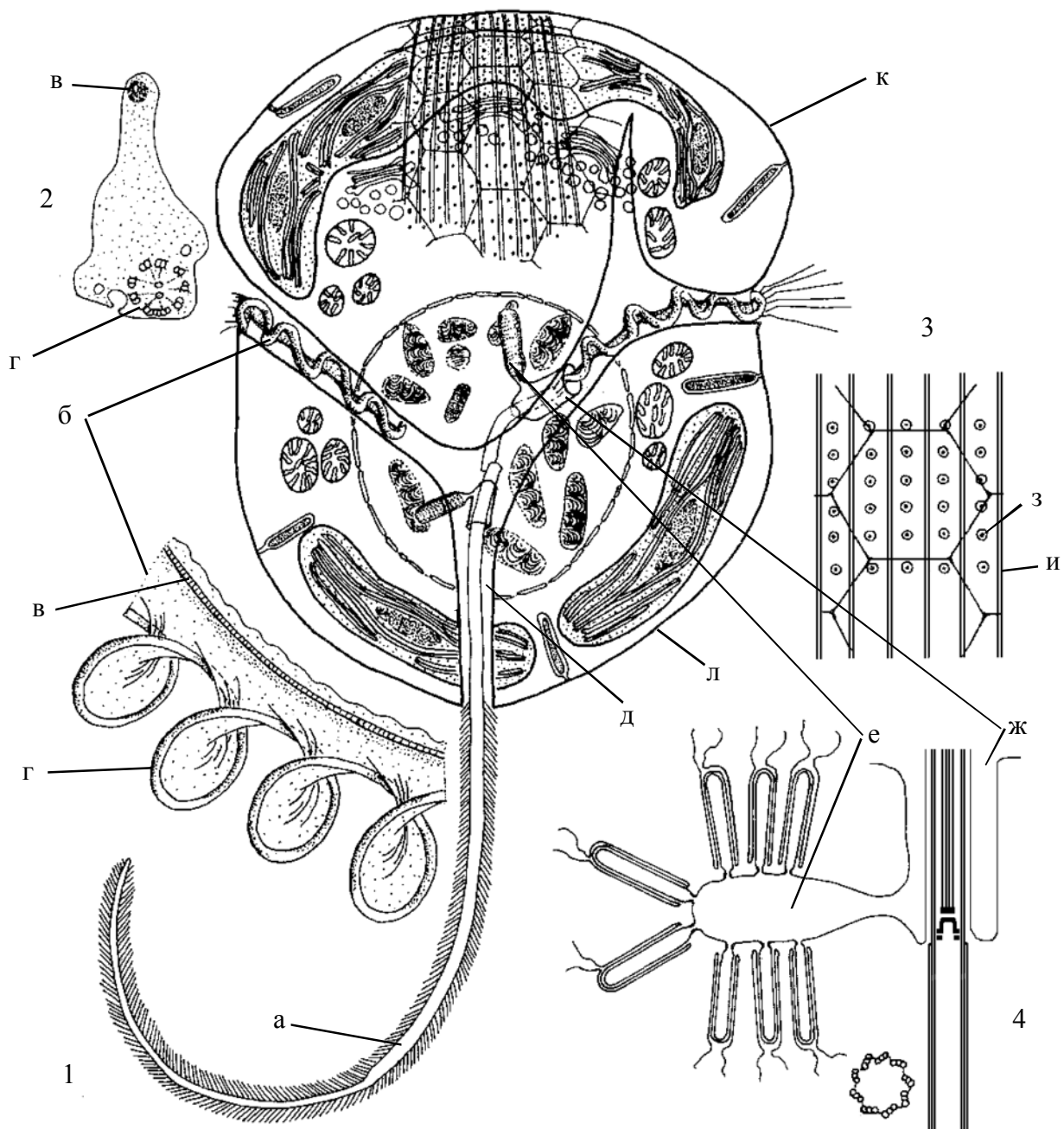


Рис. 145. Строение клетки Динообразных: 1 - клетка с брюшной стороны; 2 - разрез поперечного жгутика; 3 - вид с поверхности текальных везикул; 4 - срез через жгутиковый канал. а - продольный жгутик; б - поперечный жгутик; в - параксиальный тяж; г - аксонема; д - продольная борозда; е - пузула; ж - жгутиковый канал; з - пора; и - микротрубочка; к - эпивальва; л - гиповальва

микротрубочек (9+9+2), или увеличивается число центральных трубочек (9+3).

Поперечный жгутик выходит из верхней жгутиковой поры, поворачивает влево, опоясывает клетку, и имеет вид волнистой ленты. Помимо аксонемы в нём присутствует параксиальный тяж, выполняющий механическую функцию. Аксонема расположена по спирали вокруг тяжа, который всегда короче неё. На мембране поперечного жгутика находится ряд длинных простых тонких волосков. Этот жгутик движется короткими периодическими волнами и обеспечивает вращательное движение клетки.

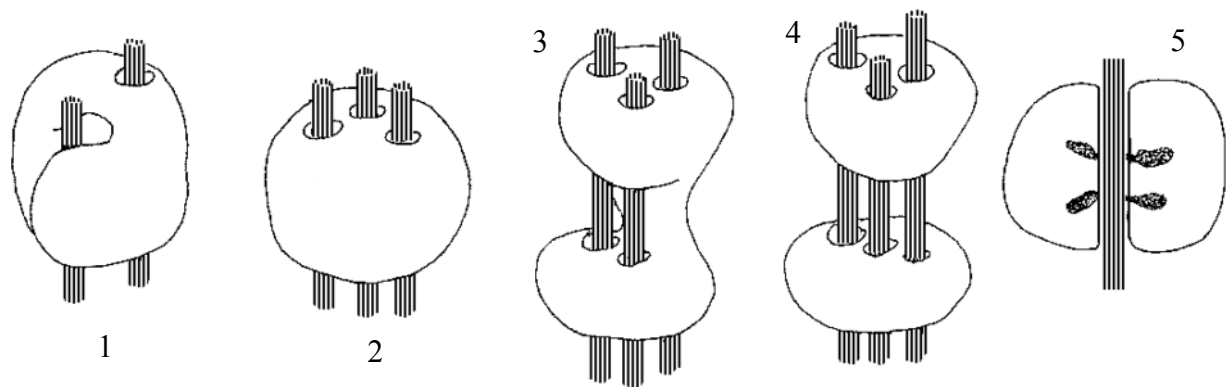


Рис. 146. Митоз у Динообразных: 1,2 - ранний мито: пучки микротрубочек погружаются в ядро, находясь в цитоплазматических каналах; 3,4 - анафаза: дочерние ядра образуются за счёт перешнуровывания оболочки ядра; 5 - продольный разрез через одну долю анафазного ядра, показывающего две пары дочерних хромосом, которые прикреплены через ядерную оболочку к микротрубочкам веретена, лежащим в цитоплазматическом канале.

Продольный жгутик выходит из нижней поры и тянется вдоль тела клетки, выходя за её пределы. Он имеет обычное строение, на его мембране волоски располагаются в два ряда. В этом жгутике может присутствовать параксиальный тяж. Жгутик движется волнообразно, с его помощью осуществляется поступательное движение.

Переходная зона жгутиков у некоторых видов может содержать два параллельных диска при основании двух центральных микротрубочек и одно или два кольца, лежащих ниже. У большинства видов переходная зона представлена сильно изогнутой поперечной пластинкой с мощными периферическими валиками и плохо развитой аксосомой (утолщение в центре пластинки). У некоторых видов имеется не одна, а две поперечные пластинки.

Базальные тела имеют типичное строение. Они могут располагаться под углом почти  $180^\circ$ , перпендикулярно или параллельно друг к другу. От базального тела продольного жгутика начинается лентовидный корешок, состоящий из микротрубочек, проходящий под продольной бороздой. Второй микротрубочковый корешок связан с базальным телом поперечного жгутика. Базальные тела соединены между собой поперечно-полосатым телом.

Ядро носит особое название - динокарион. Для него характерно конденсированное состояние хромосом на протяжении всего митотического цикла. Гистоны хромосом не типичны для эукариотических клеток и содержатся в низких концентрациях, поэтому не образуются нуклеосом, на которые наматываются нити ДНК, из-за чего хромосомы неоднократно спирализованы, что приводит к образованию толстых нитей. Во время митоза оболочка ядра остаётся интактной и внутри неё возникают глубокие впячивания, некоторые из которых образуют туннели, проходя сквозь всё ядро. В этих цитоплазматических каналах образуются микротрубочки, среди которых есть хромосомные и межполюсные. У хромосом отсутствуют центромеры, они прикрепляются к ядерной мембране. Метафазная пластинка отсутствует, деление ядра осуществляется перетягиванием его ядерной мембраной (рис. 146).

Клетка одета особой оболочкой, носящей название амфиесма, представляющая собой совокупность цитоплазматической мембраны и ряда расположенных под ней текальных везикул - уплощённых пузырьков, окружённых одиночной мембраной. Часто везикулы располагаются в строгом порядке и срастаются краями, образуя прочный панцирь. В месте их срастания появляются швы, а на поверхности пластинок - различные неровности (выросты, шипы и др.) Поперечная бороздка делит панцирь на две части - верхнюю (эпивальву) и нижнюю (гиповальву). В амфиесме имеются поры, через которые протопласт сообщается с внешней средой.

Под текальными везикулами располагается слой микротрубочек, а у многих представителей ещё и добавочный слой, устойчивый к сильным кислотам и основаниям, состоящий из спорополенниновой субстанции. Снаружи от плазмалеммы некоторых видов расположен гликокаликс, состоящий из кислых полисахаридов, а также органические чешуйки. Некоторые Динообразные имеют внутренний кремниевый скелет, который закладывается в силикалемме, но не покрывает клетку сверху от цитоплазматической мембраны, как у Бацилляриеобразных.

Питание Динообразных может быть автотрофным и гетеротрофным. Самым распространённым типом питания является миксотрофия. В целом известно не более 10 видов, не нуждающихся в готовых органических соединениях, встречаются виды, способные к фаготрофии. Около половины известных видов не имеют пластид и являются облигатными гетеротрофами с осмотротрофным и фаготрофным способами поглощения. При фаготрофии поглощённые твёрдые частицы перевариваются в пищеварительных вакуолях. Для захвата пищевых частиц имеются специальные органеллы: стебельки (педункли), щупальца (тентакли), поршни (пистоны), вуали (паллиум).

Стебельки - небольшие подвижные выросты, расположенные у основания жгутиков, у фаготрофных видов они выполняют сенсорные функции и функции прикрепления к субстрату.

Щупальца - удлинённые образования, с помощью которых происходит захват пищи и направление её к цистосому - клеточному рту.

Поршень - имеет вид полого цилиндрического выроста, с помощью которого пища перемещается к цистосому. Он способен быстро удлиняться и превышать длину тела клетки в 15 раз, расширяться, суживаться и сокращаться. Поршень делает отверстие в клетке-жертве и через него перекачивается вся цитоплазма.

Вуаль - псевдоподиальная мембрана, которая выходит из борозды вблизи жгутиковой поры и имеет вид ловчей сети, по размерам превышающей размеры самой клетки. Отдельные клетки или колонии прилипают к этой сети, обволакиваются и происходит всасывание содержимого добычи (рис. 147). Продолжительность такого внеклеточного питания - 20-30 минут.

Особенностью строения клеток является наличие пузылей, представляющих собой впячивания цитоплазматической мембраны в форме мешка или трубки, вдающегося в полость клетки. От такого мешка у морских видов отходит система

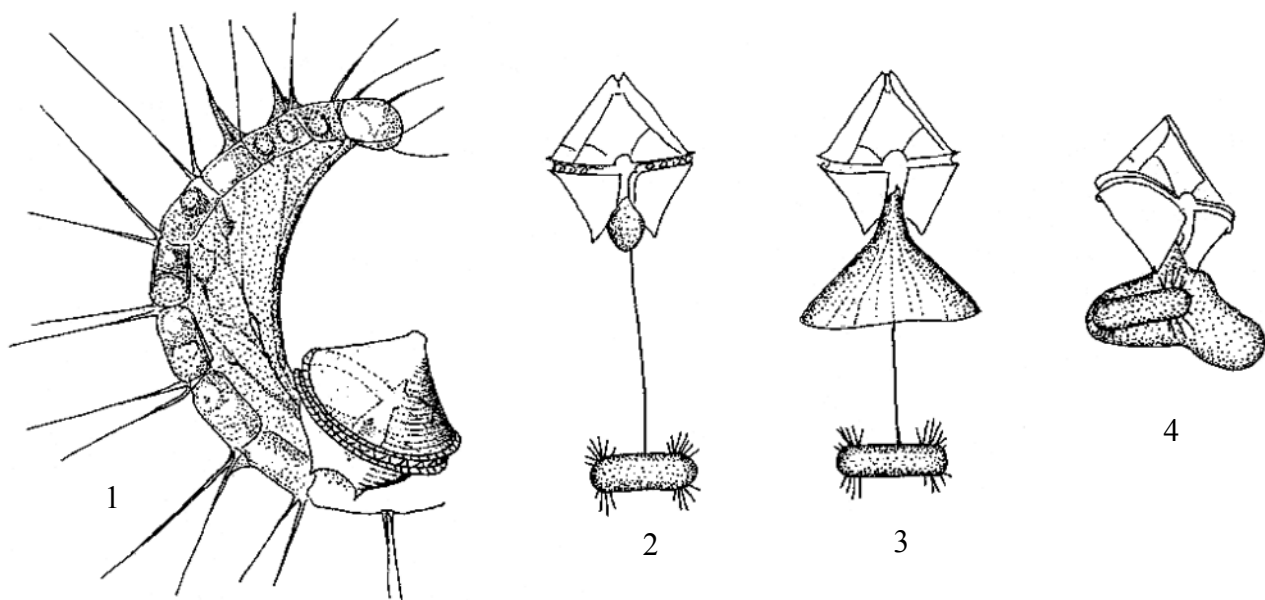


Рис. 147. Питание некоторых гетеротрофных Динообразных с использоованием вуали: 1 - *Protopteridinium spinulosum* поглощает колонию центрических диатомей *Chaetoceros curvatus*; 2,3,4 - *Protopteridinium conicum* поглощает центрическую диатомею *Corethron hystrix* (2 - прикрепление филамента к диатоме; 3 - развитие псевдоподии из поры в борозде; 4 - сокращение псевдоподии, содержащей диатомею)

каналов и пальцеобразные впячивания - везикулы. Пузулы служат для регуляции осмотического давления и удаления продуктов распада вместо пульсирующих вакуолей. Их содержимое изливается наружу через жгутиковые каналы без определенной периодичности. Лишь у нескольких видов найдены сократительные вакуоли.

У некоторых видов развиты стрекательные структуры, основными из которых являются трихоцисты. Они расположены перпендикулярно поверхности клетки по её периферии и состоят из тела и шейки, окружены одной мембраной. В трихоцистах находятся белковые фибриллы, закрученные по спирали, которые при возбуждении выбрасываются через поры в текальных пластинках. Трихоцисты формируются в аппарате Гольджи и отличаются от эжектосом Криптовидных тем, что выбрасывают длинную поперечнополосатую нить квадратного или ромбовидного сечения.

Размножение делением, зооспорами и автоспорами. У единичных видов известен половой процесс - изогамия, гетерогамия и хологамия. Также образуются толстостенные долговечные цисты.

При вегетативном размножении клетка делится пополам в продольном или наклонном направлении. У беспанцирных клеток образуется перетяжка на оболочке и каждая вновь образовавшаяся клетка получает оболочку от материнской. У панцирных клеток оболочка раскалывается на две части и каждой клетке достаётся половинка панциря, вторая достраивается. У некоторых видов перед делением оболочка сбрасывается и после деления образуется заново. Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор и апланоспор. При слиянии гамет у большинства видов образуется планозигота, которая может

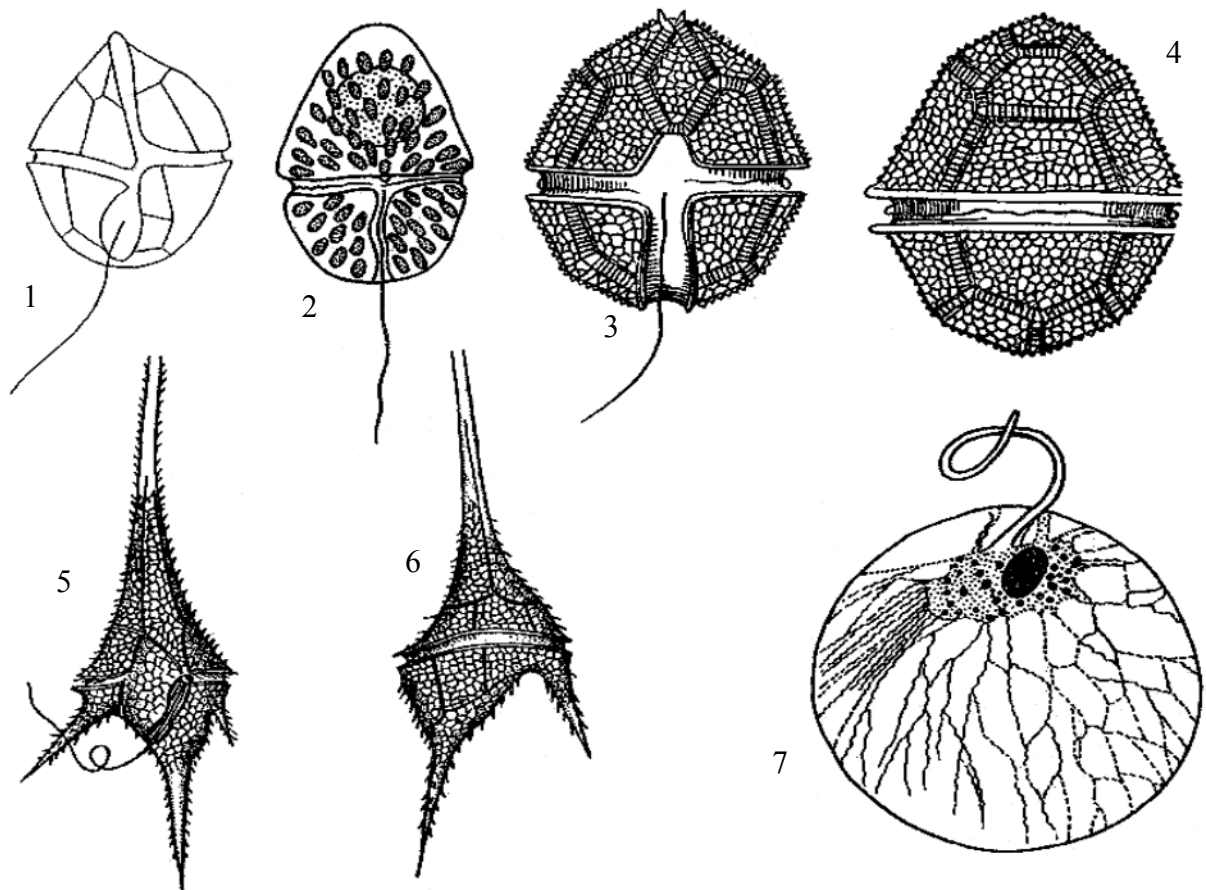


Рис. 148. Динообразные: 1 - *Gonyaulax sp.*; 2 - *Gymnodinium sp.*; 3,4 - *Peridinium sp.*; 5,6 - *Ceratium sp.*, 7 - *Noctiluca militaris*

существовать достаточно долго.

Для большинства видов характерен гаплонтный тип цикла развития, исключение составляет виды рода *Noctiluca*, имеющие диплонтный тип.

Динообразные - важная группа фитопланктона в морских и пресных водах, занимающие второе место после Диатомовых как продуценты органического вещества. Большинство из них (90%) обитают в морях. Плавающие клетки способны к вертикальной миграции, они скапливаются на определённой глубине и перемещаются со скоростью 1 м в час, что позволяет им реагировать на изменение освещённости и наличие источников питания. Многие способны к биолюминесценции - свечению, при котором энергия химических реакций переходит в световую. В основе биолюминесценции лежит реакция окисления люциферина. В клетках таких видов имеются сферические внутриклеточные структуры - сцинтиллоны, расположенные по периферии клетки. Они возникают в аппарате Гольджи и содержат люциферин. Предполагается, что биолюминесценция является приспособлением против поедания беспозвоночными животными.

Среди Динообразных имеется важная группа, получившая название "зооксантеллы". Это эндосимбионты различных беспозвоночных - простейших, радиолярий, медуз, коралловых полипов, моллюсков, турбеллярий и др.



Некоторые ведут паразитический образ жизни, паразитируя на рыбах, беспозвоночных и водорослях.

Развиваясь в массе, представители отдела формируют "красные приливы", во время этого явления накапливается большая биомасса водорослей и их пигменты придают воде коричневый или красный цвет. Многие виды при массовом развитии токсичны, вызывают гибель рыб, птиц, млекопитающих.

Отдел насчитывает около 4000 видов водорослей, из них более 2000 видов современных, остальные - ископаемые. Система отдела окончательно не разработана, в одних системах выделяют пять классов по типу организации таллома, в других, построенных на основании последовательности ряда генов, выделяется один класс или четыре класса. В данном пособии рассматриваются два класса:

Класс Диновидные - *Dinopsida (Dinophyceae)*

Класс Ноктилюковидные - *Noctilucopepsida (Noctilucopeyceae)*

### **КЛАСС ДИНОВИДНЫЕ - *DINOPSIDA***

Объединяет голые или имеющие панцирь одноклеточные, реже колониальные, подвижные в вегетативном состоянии организмы. У некоторых представителей имеется стигма. Автотрофы, гетеротрофы и миксотрофы, свободноживущие или образующие симбиоз с различными беспозвоночными. Размножение вегетативное, бесполое и половое, цикл развития гаплонтный. Класс включает несколько порядков, среди которых Гониаулаксоподобные (*Gonyaulacales*), Перидиниеподобные (*Peridinales*) и Гимнодиниеподобные (*Gymnodinales*).

#### **Порядок Гониаулаксоподобные - *Gonyaulacales***

Клетки одиночные или собраны в колонии, панцирь несёт выросты в виде рогов, шипов. Продольная бороздка расширенная. Виды рода Гониаулакс (*Gonyaulax sp.*, рис. 148,1) имеют оболочку в виде более или менее грубого панциря с ясно различимыми пластинками, без больших роговидных выростов. При вегетативном размножении старый панцирь распределяется между дочерними клетками. Половой процесс изогамный, при неблагоприятных условиях образуются покоящиеся цисты. Обитает в морях, в пресных водах встречается один вид. Клетки видов рода Цератиум (*Ceratium sp.*, рис. 148,5,6) сильно вытянуты в продольном направлении. Эпивальва имеет один отросток, или рог, гиповальва два или три роговидных придатка. Щитки панциря соединяются плотно, не образуя широких швов. Большинство видов фотосинтезирующие, но есть и фаготрофные.

Размножение происходит путём деления клетки в косом направлении. Одна из новых особей получает большую часть эпивальвы и некоторую часть гиповальвы, другая - наоборот. Недостающие части достраиваются и покрываются панцирем. К концу вегетационного периода образуются цисты,

перезимовывающие на дне. У *Ceratium cornutum* наблюдается гетерогамия. Большинство представителей обитают в морях.

### **Порядок Перидиниеподобные - *Peridiniales***

Объединяет виды с монадной формой таллома, обитающие преимущественно в тёплых морях, а также в разнообразных пресных и солёных водоёмах. В 1 л морской воды иногда насчитывают до 200 000 экземпляров. Клетки некоторых морских видов соединяются в цепочки. Панцирь состоит из многоугольных щитков с выростами в виде рогов и шипов, продольная борозда более или менее экваториальная.

Часто встречающимися морскими и пресноводными обитателями являются виды рода Перидиниум (*Peridinium sp.*, рис. 148,3,4). Клетки имеют хорошо выраженное дорсовентральное строение, в очертании овальное или округлые, одеты мощным панцирем, состоящим из щитков, снабжённых сосочками, порами, шипиками. На поверхности панциря отчётливо выражены поперёчная и продольная бороздки. Продольная бороздка перпендикулярна к поперечной, проходит по брюшной стороне нижней половины панциря (гиповальве), лишь отчасти переходя на спинную. Обе бороздки смыкаются на брюшной стороне панциря, образуя замковой аппарат, из отверстия которого выходят жгутики. Щитки соединены между собой швами, за счёт расширения которых растёт панцирь.

Размножение путём деления клетки, при этом протопласт под оболочкой делится на две части, в панцире возникает отверстие, через которое выступает пузырь, одетый тонкой оболочкой. В него переходят обе образовавшиеся клетки, вырабатывающие жгутики и освобождающиеся от пузыря. Каждая клетка одевается новым панцирем.

### **Порядок Гимнодиниеподобные - *Gymnodiniales***

Порядок включает монадные, преимущественно морские организмы, покрытые нежной оболочкой, состоящей из неопределённого числа ячеек, выросты отсутствуют.

Типичными морскими обитателями являются виды рода Гимнодиниум (*Gymnodinium sp.*, рис. 148,2). Для них характерно отсутствие панциря, клетка одета перипластом с хорошо выраженными бороздками. Поперечная бороздка проходит в экваториальной плоскости клетки, в ней помещается плоский и извитой жгутик, не выходящий за её пределы. Спирально извиваясь, он сообщает клетке вращательное движение. В продольной бороздке лежит короткий жгутик, его конец свисает свободно. Он способен совершать колебательные движения и перемещает клетку в продольном направлении. Размножение вегетативное, для некоторых видов описан половой процесс.

## КЛАСС НОКТИЛЮКОВИДНЫЕ - *NOCTILUCOPSIDA*

Объединяет исключительно морские организмы с крайне специализированным типом строения клетки, сложным циклом развития и гетеротрофным типом питания. Включает единственный порядок.

### Порядок Ноктилюкоподобные - *Noctilucales*

В тёплых морях обитает Ночецветка вооружённая (*Noctiluca militaris*, рис. 148,7), клетки которой достигают 2 мм в диаметре. Бороздки отсутствуют, имеется один короткий жгутик, отходящий от основания хвостообразного отростка - щупальца, служащего для улавливания добычи. Имеется цитостом (клеточный рот). В цитоплазме находятся тельца сложного строения, обеспечивающие свечение клетки. Типичные пластиды отсутствуют, но у многих видов могут быть фотосинтезирующие эндосимбионты. При массовом развитии Ночецветки заметны ночью невооружённым глазом в виде ярко светящихся точек, а вода в море при этом сильно фосфоресцирует. Размножается делением или зооспорами, отпочковывающимися от клетки. Зооспоры имеют хорошо выраженную поперечную бороздку и жгутики. Цикл развития диплонтный с гаметической редукцией.

В некоторых системах *Dinophyta* сближаются с *Cryptophyta* и относятся в ранге классов к отделу *Pyrrophyta*. В ряде учебных руководств Динообразные относят в качестве класса в отдел *Chromophyta* на том основании, что они имеют хлорофилл *c*, отсутствует хлорофилл *b*, жгутики неравные по длине, в хроматофорах трёхтилакоидные ламеллы. Однако Динообразные имеют свои отличительные особенности - отсутствие трёхчастных мастигонем, наличие динокариона, отсутствие опоясывающей ламеллы, наличие трёхслойной, а не четырёхслойной оболочки хроматофора, что позволяет придавать им статус самостоятельного отдела.

Ископаемые остатки *Dinophyta* известны из юрского и мелового периодов мезозойской эры. Определение филогенетических связей внутри отдела затруднено, анализ с использованием последовательности ряда генов даёт противоречивые сведения о связях основных порядков и о положении Ноктилюкоподобных, много вопросов вызывает определение базовой группы. В частности, был ли предок гетеротрофным или гетеротрофия - вторичное явление. Преобладает мнение, что большинство порядков являются полифилетическими.

## ПОДЦАРСТВО ЗЕЛЁНЫЕ РАСТЕНИЯ - *CHLOROPLANTAE*

Эукариотические организмы. Фотосинтезирующие пигменты: основные - хлорофиллы *a* и *b*, дополнительные -  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротин и некоторые другие. Жгутики обычно изоморфные, изоконтные и терминальные. Хроматофоры грановые. Продукты запаса - крахмал, реже парамилон. Все типы полового процесса.

### ОТДЕЛ ЭВГЛЕНООБРАЗНЫЕ - *EUGLENOPHYTA* (ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ)

Представлен растениями, имеющими в большинстве своём монадную организацию таллома, реже коккоидную.

Хроматофоры зелёного цвета, содержат хлорофиллы *a* и *b*, дополнительными пигментами являются  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\epsilon$ -каротины, несколько ксантофиллов. Они имеют различную форму - звёздчатую, пластинчатую, лентовидную, дисковидную и др., у некоторых есть пиреноид. Ламеллы состоят из трёх-многих тилакоидов, тесно прижатых друг к другу, но настоящих гран, как у высших растений, не образуется. На периферии хроматофора располагается один опоясывающий тилакоид.

Хроматофор покрыт тремя мембранами. Предполагается, что он является результатом вторичного эндосимбиоза бесцветного эукариотического эвгленового предка и зелёной эукариотической водоросли. В этом случае две его внутренние мембраны интерпретируются как мембраны поглощённой водоросли, а третья - как мембрана пищеварительной вакуоли клетки-хозяина.

Продуктом запаса является углевод парамилон, представляющий собой производное глюкозы и образующийся в виде зёрен и палочек в цитоплазме клетки. Считается, что помимо энергетической функции, парамилон имеет определённое отношение к перемещению клеток, так как у клеток, заполненных парамилоном, затрудняется метаболизм и замедляется движение. Некоторые виды Эвгленообразных запасают лейкозин и липиды.

Митохондрии в клетках некоторых видов могут сливаться, образуя сеть. Для них характерно наличие дисковидных крист. У анаэробных видов митохондрии отсутствуют. Хромосомы всё время находятся в конденсированном состоянии, однако в отличие от *Dinophyta*, в них имеются гистоны. Митоз закрытый, веретено деления внутреннее, центриоли отсутствуют. Перед митозом ядро мигрирует вверх клетки к резервуару. Веретено развивается под прямым углом к оси клетки. Ядрышко не исчезает. Во время телофазы ядро приобретает форму гантели, становясь сильно удлинённым в анафазе (рис. 149). Оболочки дочерних ядер образуются путём перешнуровки оболочки материнского ядра.

У большинства видов клетка покрыта пелликулой, состоящей из цитоплазматической мембраны, белковых полос и микротрубочек (рис. 150).

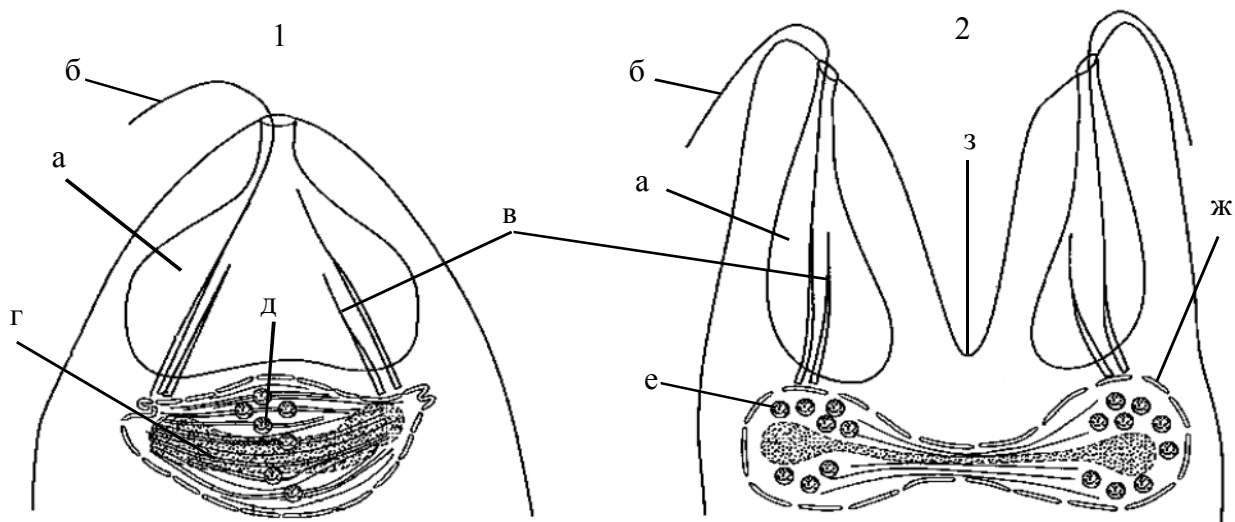


Рис. 149. Митоз у *Euglena sp.*: 1 - метафаза; 2 - телофаза. а - глотка; б - длинный жгутик; в - короткий жгутик; г - межполюсные микротрубочки веретена; д - кинетохор; е - хромосома; ж - ядерная оболочка; з - борозда деления

Многочисленные полосы начинаются от переднего конца клетки и обвивают её по спирали. Между полосами располагаются продольные бороздки, а в середине каждой полосы имеется утолщение, или гребень, за счёт которого поверхность клетки становится ребристой. Местах соединения одна полоса по краю формирует выпуклость, а другая - вогнутость. В этом месте расположены четыре микротрубочки, по две с каждой стороны полосы, образуя как бы рельс, в который вставляется край соседней полосы, обеспечивая скользящее движение одной полосы относительно другой. Такое строение даёт возможность совершать своеобразные ползающие движения. Клетки способны увеличиваться на одном конце и утончаться на другом, переливая содержимое. Эта явление называется метаболией. У безжгутиковых форм или форм с укороченным жгутиком этот способ передвижения является единственным. Виды с более плотным перипластом к метаболии не способны. У некоторых видов поверх перипласта образуется плотный "домик", который вначале тонкий и бесцветный, а с возрастом пропитывается солями железа и марганца. Ниже пелликулы формируются выделительные органеллы - слизистые тельца и мукоцисты. Слизистые тельца имеют вид мешков, заполненных аморфными или фибриллярными мукополисахаридами. Они находятся под местами соединения пелликулярных полос и выделяют слизь наружу через свои узкие каналы.

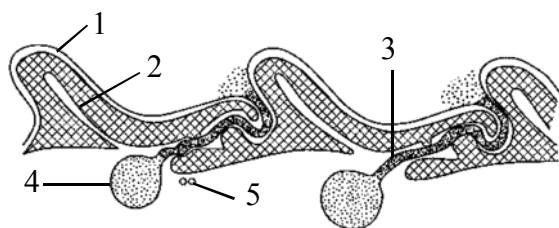


Рис. 150. Схема строения пелликулы: 1 - плазмалемма; 2 - пелликулярная полоса; 3 - канал; 4 - слизистое тело; 5 - микротрубочки

Выделяемая слизь участвует в эвгленоидном движении, а также в образовании домиков, ножек у прикреплённых видов, и цист.

На переднем конце клетки находится бутылковидное углубление - глотка, являющаяся частью выделительной системы (рис. 151). Сократительные вакуоли, в которых скапливается

жидкость с растворёнными продуктами обмена веществ, изливают своё содержимое в глотку, из которой оно выводится наружу.

От основания глотки отходят два жгутика, один из которых редуцирован и не выходит за пределы глотки и соединяется с длинным жгутиком (у некоторых видов жгутиков другое количество - 1, 3, 4 и 7). Чаще всего имеется два неравных по длине жгутика, один направлен вперёд (передний), другой - назад (задний). У некоторых видов короткий жгутик не выходит за пределы глотки. На поперечном разрезе жгутика виден параксиальный тяж, состоящий из белка (рис. 152), из-за него жгутики Эвгленообразных толще, чем жгутики других эукариотических водорослей..

Параксиальный тяж хорошо развит у длинного жгутика и слабо выражен или отсутствует на коротком. Жгутики покрыты рядом тонких волосков, которые отличаются по строению от мастигонем. Они расположены группами по 3-4 в один ряд, который тянется по спирали по всей длине жгутика (рис. 153). Помимо этого на жгутиках могут быть короткие волоски в виде войлока. Предполагается, что функция волосков - увеличение гидродинамической устойчивости жгутиков.

Особую структуру имеет корешковая система, состоящая из трёх асимметрично расположенных корешков. Два из них - передний и промежуточный - связаны с базальным телом переднего жгутика, третий, задний - заднего. Корешки направлены к верхнему концу клетки вдоль глотки (рис. 154). Микротрубочки заднего и переднего корешков связаны с лентами микротрубочек, поддерживающих глотку и пелликулу. Обычно имеется исчерченное соединение между двумя базальными телами, координирующее движение жгутиков. У ряда видов присутствуют фибриллярные корешки - простые и поперечно исчерченные (ризопласты).

Рис. 151. Схема строения переднего конца клетки: 1 - длинный жгутик; 2 - глотка; 3 - пульсирующая вакуоль; 4 - стигма; 5 - фоторецептор; 6 - короткий жгутик

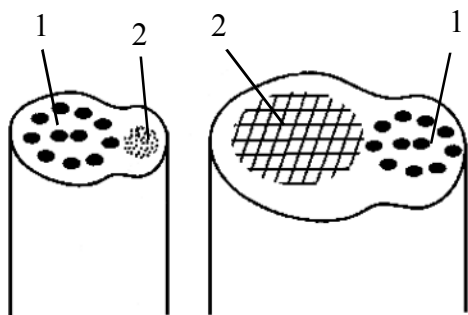
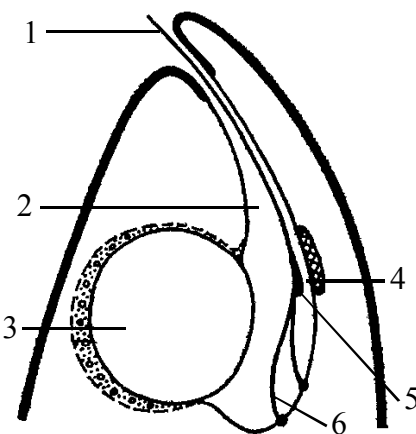


Рис. 152. Схема поперечного разреза короткого и длинного жгутиков: 1 - аксонема; 2 - параксиальный тяж

Рис. 153. Сложный войлок из коротких волосков на жгутике

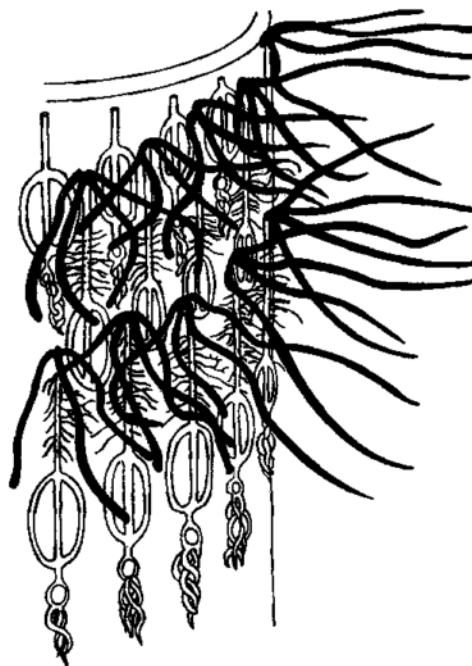
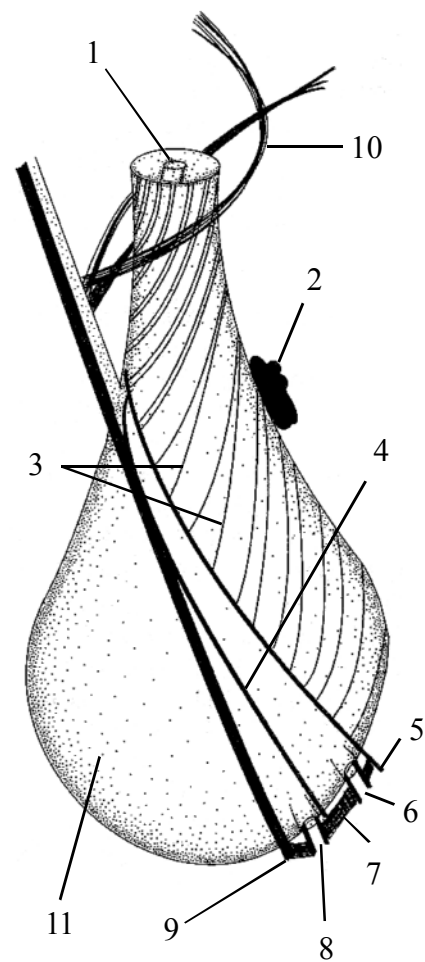


Рис. 153. Сложный войлок из коротких волосков на жгутике

Рис. 154. Схема строения корешковой системы: 1 - длинный жгутик; 2 - стигма; 3 - микротрубочки, отходящие от заднего корешка; 4 - промежуточный корешок; 5 - задний корешок; 6 - базальное тело заднего жгутика; 7 - исчерченное соединение; 8 - базальное тело переднего жгутика; 9 - передний корешок; 10 - микротрубочки; 11 - глотка



Светочувствительная система состоит из двух структур. В основании длинного жгутика находится парабазальное тело (фоторецептор), содержащее синие светочувствительные флавины. Второй компонент системы стигма, не входящая в состав хроматофора, а расположенная в цитоплазме. Стигма прилегает к спинной стороне глотки напротив парабазального тела, состоит из мелких оранжево-красных липоидных телец, содержащих каратиноид астаксантин, плотно прилегающих друг к другу, окружённых мембраной, и образующих пластинку. Вместе с фоторецептором стигма выполняет роль фоточувствительного органа, помогает регулировать положение клетки таким образом, чтобы луч света падал на хроматофор под определённым углом. При положительном фототаксисе клетка сориентирована таким образом, что парабазальное тело затемняется минимально (рис. 155).

Основной способ размножения - продольное деление (рис. 156), при этом клетка увеличивается в размерах, сбрасывает жгутики, округляется и одевается слизью. Вновь образовавшиеся клетки вырабатывают жгутики и выходят из слизи. Половой процесс отсутствует. При неблагоприятных условиях некоторые виды образуют цисты.

Многие Эвгленообразные питаются гетеротрофно, отдельные виды имеют животный тип питания - захватывают бактерии, микроскопические водоросли, детрит. Большое количество видов имеют смешанный (миксотрофный) тип питания: на свету автотрофно, в темноте теряют зелёную окраску и переходят к гетеротрофному питанию.

Средой обитания Эвгленообразных являются мелкие водоёмы, богатые органическими веществами. Иногда они образуют на поверхности такого водоёма плёнку, состоящую из неподвижных форм. Многие паразитируют, поселяясь в

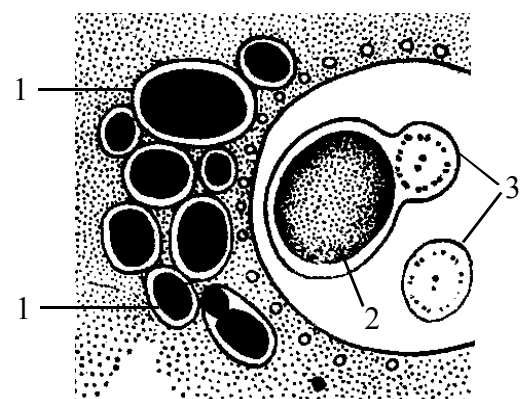


Рис. 155. Строение стигмы: 1 - пигментные глобулы; 2 - фоторецептор; 3 - жгутики

кишечнике водных беспозвоночных, а также лягушек и на жабрах рыб. Способность большинства видов к сапрофитному питанию позволяет им активно участвовать в самоочищении водоёмов, загрязнённых органическими веществами.

Отдел монотипный, представлен одним классом Эвгленовидные - *Euglenopsida* (*Euglenophyceae*), насчитывающим около 50 родов и 800-1000 видов, объединённых в три порядка (в некоторых системах выделяются шесть порядков): Гетеронемопоподобные

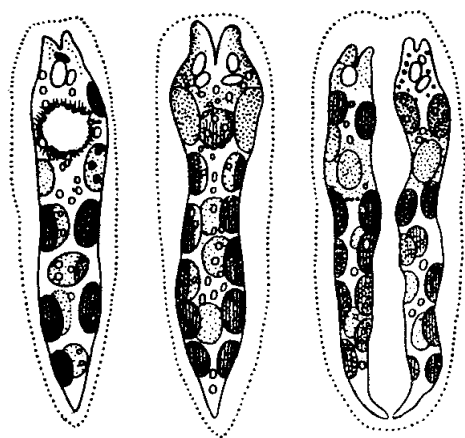


Рис. 156. Деление Эвглены (*Heteronematales*), Эвтрепциеподобные (*Eutreptiales*) и Эвгленоподобные (*Euglenales*)

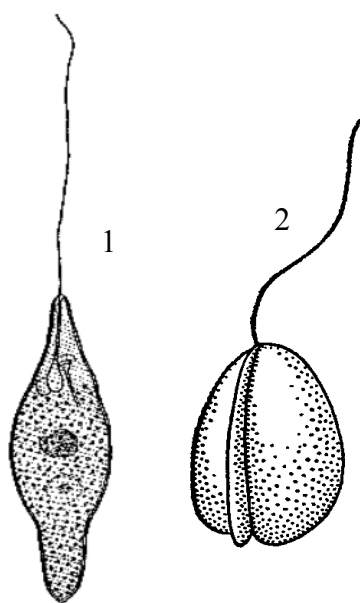


Рис. 157. 1 - *Peranema* sp., 2 - *Petalomonas steinii*

### Порядок Гетеронемопоподобные - *Heteronematales*

Включает бесхлорофилльные виды, имеющие голозойный (анимальный) тип питания. Это активные хищники, заглатывающие мелкие частицы органических веществ и мелкие клетки других водорослей. Один жгутик направлен вперёд, у него подвижен только кончик, другой расположен в специальной борозде и тянется вдоль клетки. Глазок и парабазальное тело отсутствуют. Клетки метаболические, штрихи на пелликуле расположены по спирали. Виды рода Перанема (*Peranema* sp., рис. 157,1) питаются другими водорослями, клетками дрожжей. Она имеет фарингиальный аппарат с палочковидной органеллой, состоящей из многих

микротрубочек. Частицы пищи перевариваются или целиком, или сначала разбиваются и перетираются с помощью фарингиального аппарата, после чего содержимое всасывается в клетку и попадает в пищеварительную вакуоль.

Многие виды могут питаться и сапрофитно, как, например, Петаломонас Штейна (*Petalomonas steinii*, рис. 157,2).

### Порядок Эвтрепциеподобные - *Eutreptiales*

Содержит фототрофных представителей с двумя равными или почти равными жгутиками. В пресных и морских водах встречаются виды рода Эвтрепция (*Eutreptia* sp., рис. 158), где могут вызывать цветение воды. Клетки метаболические, со стигмой, Многочисленные пластинчатые хроматофоры собраны в звёздчатые группы по 25-30 штук. В этих группах они расходятся радиально от центрального



Рис. 158. *Eutreptia* sp.



пиреноида. Парамилоновые зёрна мелкие, штрихи на пелликуле расположены по спирали. Известно пальмеллевидное состояние и покоящиеся споры. Деление происходит как в подвижном, так и в пальмеллевидном состоянии.

### Порядок Эвгленоподобные - *Euglenales*

Центральный таксон, представленный подвижными фотосинтезирующими организмами и вторично гетеротрофными с осмотрофным питанием. Наиболее широко распространены виды рода Эвглена (*Euglena sp.*, рис. 159), обитающие в пресных водах, иногда на сырой почве. Хроматофор может иметь самое разнообразное строение - звёздчатый, лентовидный, крупнопластинчатый, но наиболее распространены мелкие дисковидные хроматофоры, занимающие постенное положение, как у высших растений.

Самым распространённым видом является Эвглена зелёная (*Euglena viridis*, рис. 160,1), способная к движению при помощи жгутика и к метаболии. Легко ослизняется и переходит в пальмеллевидное состояние, или инцистируется.

Виды рода Трахеломонас (*Trachelomonas sp.*, рис. 160,2) обитают в мелких гумифицированных водоёмах, богатых соединениями железа. Клетка заключена в твёрдый "домик", форма которого является систематическим признаком видов. Он вначале не окрашен, затем приобретает жёлтую, коричневую и почти чёрную окраску. Из отверстия "домика" выставляется жгутик, из него же при размножении выползают образовавшиеся клетки и вырабатывают новые "домики".

Для пресных водоёмов также типичны виды рода Факус (*Phacus*) рис. 160,3-7, клетки которого обычно уплощены, асимметричны, скручены и снабжены килевидным выростом на спинной стороне и длинным рулевым отростком. Клетки не способны к метаболии. Встречаются обычно в зарослях высших водных растений.

Эвгленообразные занимают в системе низших растений обособленное место. Особенности строения, физиологии и биохимии резко отличают их от других жгутиковых форм. Доминирует точка зрения о первичности в эволюции таксона гетеротрофных форм (рис. 161). Полагают, что фотосинтезирующие формы произошли от двужгутиковых фаготрофных гетеротрофов, каждый жгутик

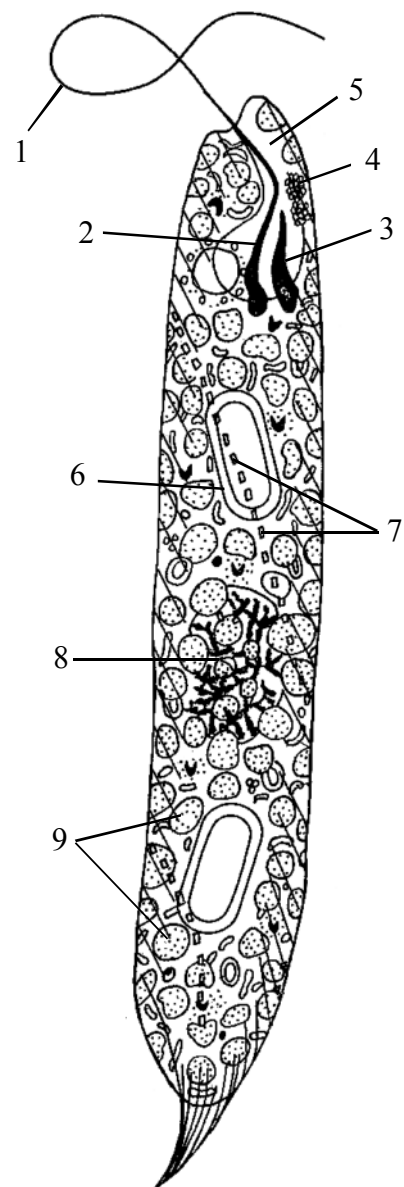


Рис. 159. *Euglena sp.*: 1 - длинный жгутик; 2 - парабазальное вздутие; 3 - короткий жгутик; 4 - стигма; 5 - глотка; 6 - парамилон; 7 - утолщения пелликулы; 8 - ядро; 9 - хроматофоры

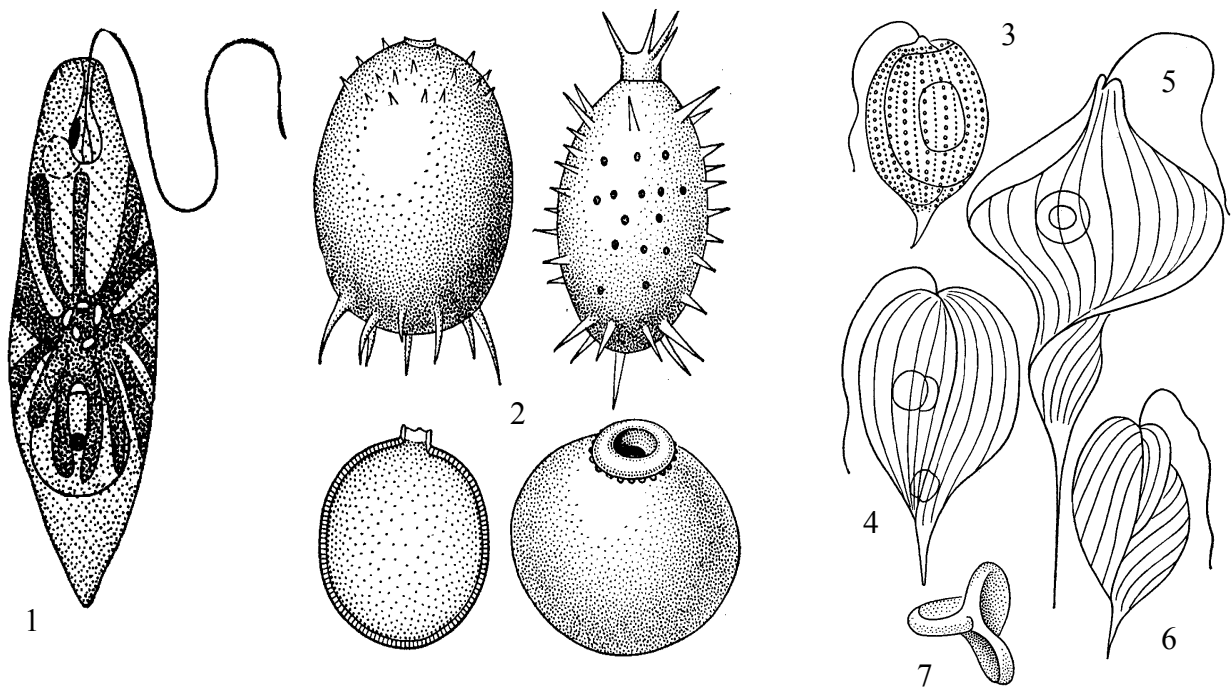


Рис. 160. Эвгленоподобные: 1 - *Euglena viridis*; 2 - «домики» видов рода *Trachelomonas* sp.; 3 - *Phacus monilatus*; 4 - *Ph. orbiculatus*; 5 - *Ph. longicauda*; 6-7 - *Ph. arnoldii*

которых имел параксиальный тяж, базальные тела были соединены исчерченным тяжем и от них отходили три асимметричных корешка. От фототрофных видов с двумя видимыми жгутиками за счёт потери пластид и редукции жгутикового аппарата произошли осмотрофные виды с одним видимым жгутиком.

От других водорослей Эвгленоподобные резко отличаются строением жгутикового аппарата, организацией хроматофора и пигментных систем, дисковидными кристами митохондрий, клеточными покровами, продуктами ассимиляции и другими признаками.

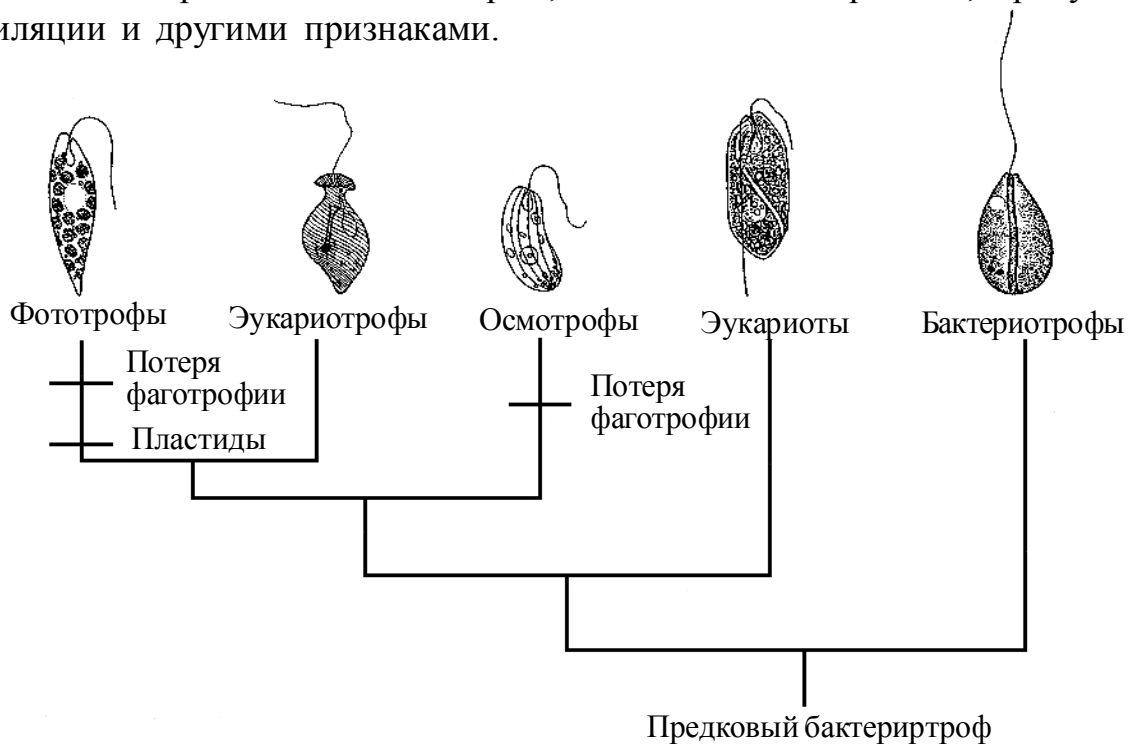


Рис. 161. Предполагаемые филогенетические связи Эвгленообразных

## ОТДЕЛ ХЛОРАРАХНИЕОБРАЗНЫЕ - *CHLORARACHNIOPHYTA*

Отдел представлен монадными и амeboидными организмами, способными формировать псевдоподии и мероплазмодий. Жгутиковые стадии имеют один гладкий жгутик, заворачивающийся при плавании вокруг клетки по спирали.

Фотосинтезирующие пигменты - хлорофиллы *a* и *b*, природа дополнительных пигментов не установлена. Хроматофоры окружены четырьмя мембранами: две мембраны - оболочки хроматофора поглощённого эндосимбиотического эукариота, третья - плазмалемма эндосимбионта, четвёртая - производная мембраны пищеварительной вакуоли клетки-хозяина. Наружная мембрана хроматофора не соединена с наружной мембраной ядра, на ней отсутствуют рибосомы. В перипластидном пространстве расположена нуклеоморфа - редуцированное ядро эндосимбионта, а также эукариотные рибосомы. Нуклеоморфа имеет свой геном с тремя линейными хромосомами, которые кодируют до 300 белков, из которых лишь небольшая часть используется на построение хроматофорных белков, остальные - для самой нуклеоморфы. Это автономная структура, делящаяся перед делением хроматофора путём впячивания мембран её оболочки. Веретено деления не обнаружено, поэтому остаётся неясным, как три хромосомы эквивалентно расходятся в две дочерние нуклеоморфы.

Такая нуклеоморфа имеется у Кристообразных. Но не смотря на сходство в структуре и организации генома между двумя нуклеоморфами, их происхождение различно. Нуклеоморфа Кристообразных происходит от эндосимбионта их Красных водорослей, а у Хлорарахниеобразных - от Зелёных.

В хроматофорах имеются грушевидные пиреноиды, в которые не заходят тилакоиды. Запасные продукты - глюкозаны, возможно, парамилон, которые откладываются вне хроматофора. Митохондрии с трубчатыми кристами.

Клетка не имеет оболочки, покрыта цитоплазматической мембраной, поэтому способны формировать филоподии. У некоторых видов формируется сетчатый плазмодий путём слияния филоподиев между соседними клетками - мероплазмодий, как у Хлорарахниона

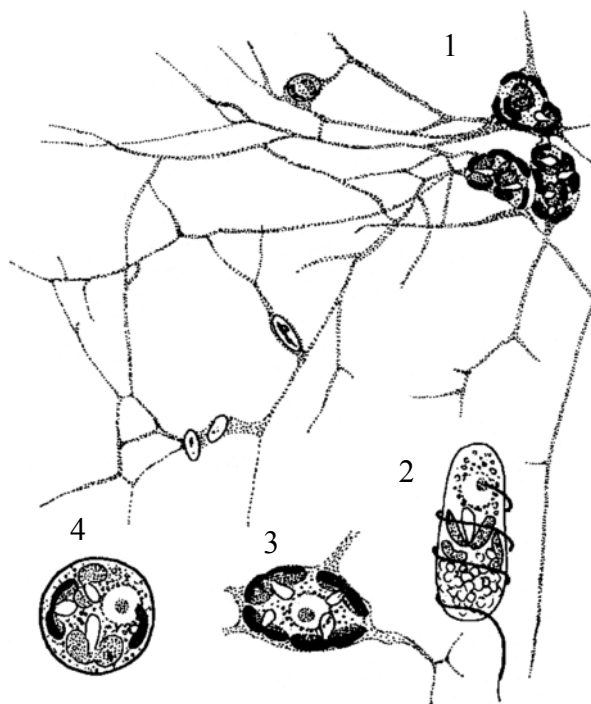


Рис. 162. *Chlorarachnion reptans*: 1 - часть плазмодия с тремя клетками, некоторые филоподии проникают в одноклеточные организмы; 2 - зооспора; 3 - голая амeboидная клетка; 4 - коккоидная клетка с клеточной стенкой

ползучего (*Chlorarachnion reptans*, рис. 162). Он соединяет тела от нескольких до сотен клеток.

Основной способ размножения - деление клетки пополам, встречается бесполое размножение при помощи спор и половое (известны изогамный и гетерогамный половые процессы). В цикле развития чередуются амебоидные, коккоидные и монадные стадии, причём коккоидные стадии рассматриваются как цисты.

Хлорарахниеобразные обитают в тёплых морских водах. Наряду с фотосинтезом обладают способностью к гетеротрофному питанию, способны поглощать бактерии и эукариотические водоросли.

Отдел небольшой, насчитывает один класс. К нему относятся 5 родов с 6 видами, а также несколько видов, ещё не получивших название.

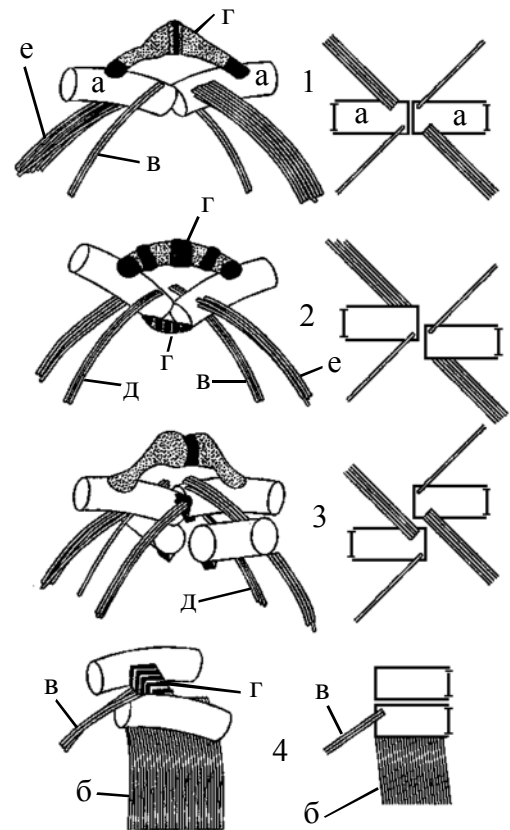
Все данные, включая пигментный состав и молекулярную филогению свидетельствуют о том, что эндосимбионтом, который превратился в хлоропласт, была водоросль из отдела *Chlorophyta*. Однако неясно, какие конкретно Зелёные водоросли были предками для хроматофора. Различные молекулярно-филогенетические анализы выдвигают на эту роль представителей Ульвовидных и Требуксиевидных. Эта группа монофилетическая с неясными связями внутри группы.

## ОТДЕЛ ХЛОРООБРАЗНЫЕ - *CHLOROPHYTA* s.l. (Зелёные водоросли в широком смысле)

Самый обширный отдел низших растений, насчитывающий по разным данным от 13000 до 20000 видов. Таллом всех типов, кроме амебоидного. Характерным признаком является зелёная окраска таллома, обусловленная преобладанием хлорофиллов *a* и *b*. Дополнительными пигментами являются  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротины и около десяти различных ксантофиллов. Клетки некоторых представителей окрашены в красный или оранжевый цвета, что связано с накоплением вне хроматофора каротиноидных пигментов и их производных (гематохрома). У некоторых водорослей с сифональным талломом имеются бесцветные амилопласты, в которых откладывается крахмал. Подавляющее большинство является автотрофными организмами, но есть и бесцветные представители - облигатные гетеротрофы. Некоторые виды являются миксотрофами, способными наряду с фотосинтезом использовать растворённые в воде органические соединения, такие как сахара, аминокислоты и другие небольшие молекулы, а также фаготрофами, поглощающие пищевые частички.

Хроматофоры покрыты двойной мембраной, имеют грановую организацию - ламеллы состоят из двух-шести-многих слившихся тилакоидов, опоясывающего тилакоида нет. По форме и размерам они варьируют, чаще всего чашевидные у монадных форм. У нитчатых представителей могут быть кольцевидными, сетчатыми, дисковидными, в виде спирально закрученных лент и др. Хроматофоры содержат один или несколько пиреноидов. В качестве продукта

Рис. 163. Основные типы организации жгутикового аппарата (левая колонка - вид сбоку, правая - с переднего конца клетки): 1 - базальные тела расположены напротив друг друга; 2 - сдвинуты по часовой стрелке и не перекрываются; 3 - сдвинуты против часовой стрелки и перекрываются; 4 - асимметричное расположение жгутиковых корешков. а - базальное тело, б - многослойная структура; в - узкий корешок; г - фибриллярные связи между базальными телами; д - фибриллярный материал, связанный с узкими микротрубочковыми корешками; е - широкий корешок



запаса накапливается крахмал, откладывающийся в хроматофоре вокруг пиреноида и в строме. Некоторые виды способны накапливать липиды.

Стигма располагается внутри хроматофора и не связана со жгутиковым аппаратом. Она состоит из одного или нескольких слоёв липидных глобул и лежит в строме хроматофора около его внутренней мембраны. Стигма окрашена в оранжевый цвет из-за наличия каротиноидов. Зелёные водоросли обладают положительным и отрицательным фототаксисом, помимо интенсивности освещения на фототаксис может влиять температура.

Митохондрии с пластинчатыми кристами. Митоз у большинства видов открытый, встречается полузакрытый митоз, а также метацентрический. Цитокинез проходит путём образования борозды деления. Водоросли, у которых хорошо развита клеточная стенка, формируют фикопласт. Фикопластные трубочки взаимодействуют с развивающимся впячивание, которое растёт от периферии к центру. У некоторых водорослей фикопласт принимает участие в образовании везикул, содержащих материал клеточной стенки, и клеточная пластинка развивается от центра к периферии.

Жгутики изоморфные, изоконтные, терминальные. Их обычно два, реже иное число - 1, 4, 8, 16 или жгутиков много (стефаноконтные жгутики). Характерной особенностью переходной зоны жгутиков является наличие в ней звёздчатого тела. Обычно они гладкие, у некоторых видов покрыты мелкими волосками или чешуйками.

По расположению микротрубочковых корешков жгутиковый аппарат подразделяется на два типа, соответствующих двум главным филетическим группам. Для первой группы характерно крестообразное расположение микротрубочковых корешков, причём двухмикротрубочковые корешки расположены перпендикулярно к корешкам, у которых число микротрубочек может варьировать. У водорослей этой группы существует три варианта базальных тел жгутиков: базальные тела расположены друг напротив друга (рис.

163,1); базальные тела сдвинуты по часовой стрелке (рис. 163,2) и не перекрываются; базальные тела сдвинуты против часовой стрелки и перекрываются (рис. 163,3). Для второй группы, куда относятся *Charophyta*, характерны асимметричное расположение жгутиковых корешков и наличие многослойной структуры, представляющей собой сложно организованную группу микротрубочек, расположенных около базальных тел (рис. 163,4). Помимо микротрубочковых корешков у Зелёных водорослей может присутствовать ризопласт, который тянется от базального тела к ядру. Он способен сокращаться. Механизм сокращения близок к таковому у мышц.

Клеточная стенка целлюлозная (встречаются водоросли, у которых клетки голые и лишены клеточной стенки). Целлюлоза синтезируется с помощью фермента целлюлозосинтетазы, которая встроена в плазмалемму клетки. От 6 до 10 молекул фермента группируются в субъединицы, которые затем объединяются в терминальные комплексы. Известно два типа терминальных комплексов - розеточные (у *Charophyta*, а также у высших растений) и линейные (у *Chlorophyta*). У некоторых коккоидных водорослей имеется дополнительный слой в оболочке, состоящий из спорополеннинового вещества.

Размножение бесполое, половое и вегетативное. Вегетативное размножение у одноклеточных, лишённых оболочки, происходит делением клетки пополам. У колониальных и многоклеточных - фрагментами таллома, у тканевых - специальными ризоидальными и стеблевыми клубеньками. Бесполое размножение осуществляется зооспорами (подвижными клетками) или апланоспорами (неподвижными клетками с сократительными вакуолями), а также автоспорами - неподвижными клетками без сократительных вакуолей.

Все типы полового процесса (хологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия, конъюгация) и все типы циклов развития (гаплонтный, диплонтный, антитетический с изоморфной сменой генераций, антитетический с гетероморфной сменой генераций, дибрионтический).

Представители отдела распространены, в основном, в пресных водах, есть также и морские виды. Они встречаются в водоёмах различной трофности и с различным содержанием органических веществ, при различных температурах. Среди них есть планктонные, нейстонные и бентосные формы, многие живут на суше, их можно встретить на коре деревьев, скалах, камнях, постройках, на поверхности почвы. Массовое развитие микроскопических Зелёных водорослей вызывает цветение воды, почвы, снега, коры деревьев и т.д. Своеобразную экологическую группу образуют эндолифилы водоросли, которые сверлят раковины моллюсков и известняковый субстрат в пресных водоёмах. Зелёные водоросли рода *Trebouxia* входят в состав лишайников. В качестве эндосимбионтов многие Зелёные водоросли существуют в клетках простейших, гидр, губок, некоторых плоских червях, ряд видов развивается в шерсти млекопитающих. Существуют и паразитические представители, большинство из которых в качестве хозяина имеют высшие растения: *Phyllosiphon* вызывает пожелтение листьев растения-хозяина; *Cephaleuros* - облигатный эндофит листьев

сотен видов растений, включая чай, кофе и другие; виды рода *Prototheca* могут вызывать заражение человека, крупного рогатого скота и других животных, у людей они являются причиной кожных заболеваний и изредка - бурситов и перитонитов.

Многие виды имеют хозяйственное значение. Их используют как индикаторные организмы в мониторинге водных экосистем, а также для очистки и доочистки загрязнённых вод. Некоторые виды используются в ряде стран в пищу, для этих целей в Японии культивируют Ульву (*Ulva*) и Энтероморфу (*Enteromorpha*), отдельные виды используют в качестве продуцентов биологически активных веществ. Виды родов Хламидомонада (*Chlamidomonas*) и Хлорелла (*Chlorella*) - модельные объекты для изучения фотосинтеза в растительных клетках. Часть видов используются в генной инженерии как объекты для трансформации (*Acetabularia*, *Chara*, *Dunaliella*, *Chlamidomonas*).

Зелёные водоросли имеют свои отличительные особенности: двумембранные хроматофоры с грановой организацией ламелл, хлорофиллы *a* и *b*, специфические каротиноиды, откладываемый в хроматофоре крахмал. Это свидетельствует о монофилетическом характере происхождения таксона, что подтверждается анализом последовательности генов в ДНК. Этот анализ показывает разделение всех Зелёных растений на две группы - отдел *Chlorophyta* s. str. и группу *Streptophyta*, включающую харовые водоросли и высшие растения. Систематика таксона окончательно не разработана. Долгое время существовало деление отдела на три класса: *Chlorophyceae* (Собственно зелёные), *Conjugatophyceae* (Конъюгаты) и *Charophyceae* (Харовые). В последние годы количество классов только в отделе *Chlorophyta* s.str. (в узком смысле) возрастает в некоторых классификациях до 11, но чаще выделяют пять классов: Вольвоксовидные (*Volvocophyceae*), Протококковидные (*Protococccophyceae*), Улотриксвидные (*Ulothricophyceae*), Сифоновидные (*Siphonophyceae*) и Конъюгативидные (*Conjugatophyceae*), а Харовидным (*Charophyceae*) придаётся ранг отдела. Такая классификация основана на морфологических признаках, в основном на строении таллома. В филогенетических системах низшие зелёные растения (*Chlorophyta* s.l. - в широком смысле) подразделяются на два отдела: Хлорообразные (Собственно зелёные - *Chlorophyta* s.str.) и Харообразные (*Charophyta*).

## **ОТДЕЛ ХЛОРООБРАЗНЫЕ (СОБСТВЕННО ЗЕЛЁНЫЕ) - *CHLOROPHYTA* s. str.**

Отдел включает морские, пресноводные и наземные водоросли, систематическими признаками которых являются: симметричное расположение микротрубочковых корней; открытый, полузакрытый, метацентрический митоз; цитокинез, идущий за счёт формирования борозды деления и клеточной пластинки с фикопластом. Подразделяется на четыре класса:

Класс Празиновидные - *Prasinopsida* (*Prasinophyceae*)

Класс Ульвовидные - *Ulvopsida* (*Ulvophyceae*)

Класс Требуксиевидные - *Trebouxiopsida* (*Trebouxiophyceae*)

Класс Хлоровидные - *Chloropsida* (*Chlorophyceae*)

### КЛАСС ПРАЗИНОВИДНЫЕ - *PRASINOPSIDA*

Большинство представителей класса - монадные одноклеточные организмы с апикально или латерально расположенными жгутиками, реже встречаются коккоидные и пальмеллоидные талломы. Базальные тела, как правило, параллельные и соединены фибриллами. Корешковая система жгутиков крестообразная или асимметричная с многослойной структурой. У большинства представителей имеется исчерченный ризопласт. Жгутики могут быть покрыты органическими чешуйками и нетрубчатými волосками. Количество жгутиков 2, 4, 16. Сократительные вакуоли имеются только у пресноводных форм. Клетки у большинства представителей покрыты органическими чешуйками, которые могут

сливаться, образуя теку, у некоторых видов многослойную: внутренний слой состоит из небольших квадратных, средний - из корзинообразных, третий - из крупных корнообразных чешуек. Все чешуйки образуются в аппарате Гольджи. Иногда формируется цельная тека за счёт слияния отдельных чешуек. Под плазмалеммой на переднем конце тела расположены трихоцисты, представляющие мелкие везикулы, внутри которых свёрнута лента, разворачивающаяся при освобождении из трихоцисты. Митоз закрытый, полуоткрытый и открытый. Цитокинез происходит за счёт впячивания плазмалеммы. Известен и половой процесс - изогамия, изученный в культуре.

Празиофициевидные - небольшая группа, насчитывающая около 200 видов. Они встречаются в морских водах в виде планктона, известны эндосимбионты различных организмов, например, плоских червей и радиолярий. Класс насчитывает 4 порядка, из коротых рассматриваются два:

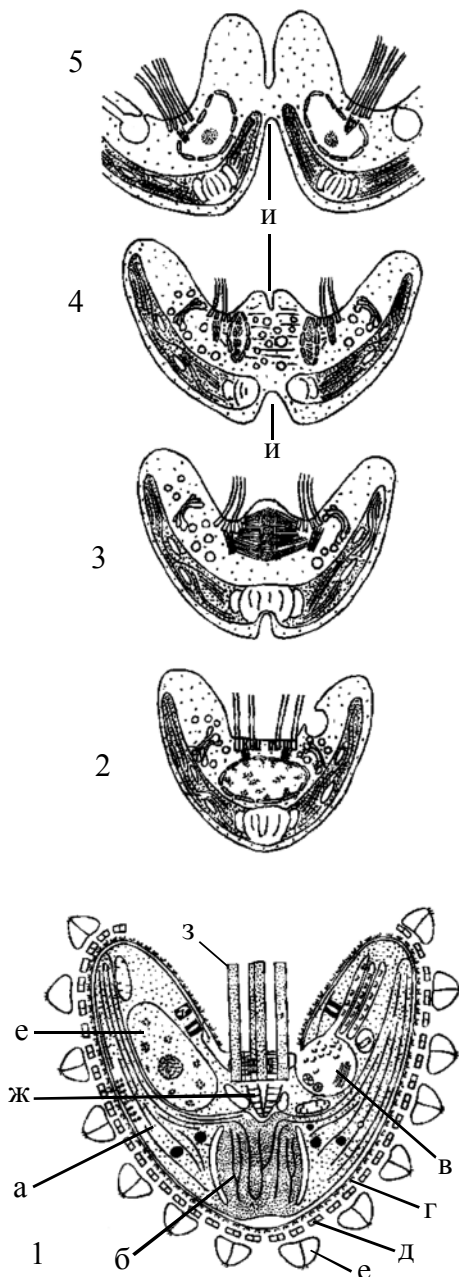


Рис. 164. *Pyramimonas* sp.: 1 - схема строения клетки; 2-5 - митоз. а - хроматофор; б - пиреноид; в - резервуар чешуек; г - чешуйки нижнего слоя; д - чешуйки промежуточного слоя; е - чешуйки наружного слоя; ж - ризопласт; з - жгутики; и - борозда деления (впячивание плазмалеммы)



порядок Пирамимонопоподобные (*Pyramimonales*) и Хлородендроподобные (*Chlorodendrales*).

### Порядок Пирамимонопоподобные - *Pyramimonales*

Клетки с четырьмя и более жгутиками, покрыты тремя слоями чешуек. Митоз открытый, цитокинез идёт за счёт образования борозды деления. Род Пирамимонас (*Pyramimonas sp.*, рис. 164) представлен одноклеточными флагеллятами. От переднего конца клетки отходят 4-16 жгутиков, которые могут быть в пять раз длиннее клетки. Клетки и жгутики покрыты несколькими слоями чешуек. Представители рода широко распространены в пресных, солоноватых и морских водах, встречаются в планктоне и бентосе, могут вызывать цветение воды. Виды рода Птеросперма (*Pterosperma sp.*, рис. 165) формируют покоящиеся стадии,

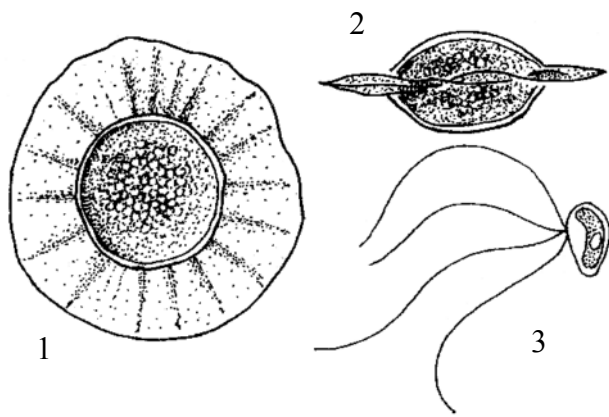


Рис. 165. *Pterosperma sp.*: 1,2 - фикома, вид сверху и сбоку; 3 - жгутиковая стадия

называемые фикомами. Стенка фикомы состоит из двух слоёв, наружный слой толстый и устойчив к бактериальному разрушению. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, образующимися внутри фикомы, они имеют 4 жгутика, клетка и жгутики покрыты чешуйками. Зооспоры растут и через несколько дней превращаются в фикомы.

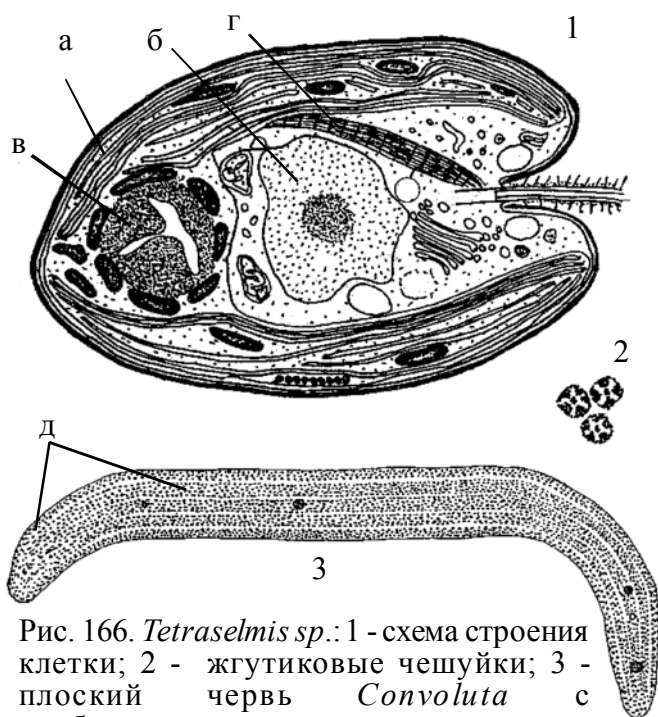


Рис. 166. *Tetraselmis sp.*: 1 - схема строения клетки; 2 - жгутиковые чешуйки; 3 - плоский червь *Convoluta* с симбиотическими зелёными водорослями. а - хроматофор; б - ядро; в - пиреноид; г - ризопласт; д - водоросли в теле червя

### П о р я д о к Хлородендроподобные - *Chlorodendrales*

Клетки сжатые, с четырьмя жгутиками, покрыты текой. Митоз закрытый, метацентрический. Цитокинез идёт за счёт образования борозды деления.

Одним из интересных представителей является Тетрасельмис (*Tetraselmis sp.*, рис. 166), который может встречаться в морях в виде подвижных четырёхжгутиковых клеток или в виде неподвижных клеток, прикреплённых к субстрату

слизистыми ножками. Поверхность клетки покрыта текой. При делении клеток новая тека формируется вокруг каждой дочерней клетки внутри материнской. На переднем конце клетки через отверстие в теке выходят жгутики. Эта водоросль может обитать в качестве эндосимбионта в морских плоских червях из рода *Convoluta*. Эти черви живут в песке и окрашены в зелёный цвет, который обусловлен наличием в них клеток *Tetraselmis*. Водоросль располагается в межклеточном пространстве червя. Внутри червя она теряет жгутики, теку, стигму. Если яйца червя не содержат эндосимбионта, то они хуже развиваются и вскоре погибают. Молодой червь может питаться небольшими животными, но с возрастом его пищеварительные органы дегенерируют и он питается за счёт продуктов фотосинтеза водорослей. Со временем червь начинает питаться клетками водоросли, поглощает их все и погибает от голода, но успевает отложить большое количество яиц.

## КЛАСС УЛЬВОВИДНЫЕ - *ULVOPSIDA*

К классу относятся водоросли с коккоидным, сарциноидным, нитчатым, разноритчатым, псевдопаренхиматозным, паренхиматозным, сифональным, сифонокладальным типами таллома. Монадные стадии имеют терминальные жгутики. Корешковая система крестообразная, базальные тела ориентированы против часовой стрелки. На жгутиках могут присутствовать чешуйки. Митоз закрытый, центрический. У большинства видов цитокinesis происходит путём впячивания цитоплазматической мембраны. Циклы развития: гаплонтный, диплонтный и антитетический. Преимущественно морские, реже пресноводные и наземные представители.

Класс насчитывает около 100 родов и более 1000 видов. Для выделения порядков используют морфологические и ультраструктурные особенности, а также типы циклов развития. В некоторых системах выделяют 11 порядков. Наиболее крупными из них являются шесть: Улотриксоподобные (*Ulothricales*), Ульвоподобные (*Ulvales*), Трентеполиеподобные (*Trentepohliales*), Кладофороподобные (*Cladophorales*), Дазикладоподобные (*Dasycladales*) и Каулерпоподобные (*Caulerpales*).

### Порядок Улотриксоподобные - *Ulothricales*

Представители порядка имеют разнообразные талломы - одноклеточные, нитчатые, разноритчатые, однослойные пластинчатые. Хроматофоры различной формы, преимущественно пластинчатые. Половой процесс - изогамия и гетерогамия. Клетки таллома одинаковые, каждая способна делиться, участвовать в росте таллома, образовывать зооспоры и гаметы. Особое строение имеет лишь нижняя клетка нити у прикрепленных видов, служащая для прикрепления к субстрату.

Центральным родом порядка является Улотрикс (*Ulothrix*), виды которого распространены в пресных водоёмах, реже в солёных. Одним из самых

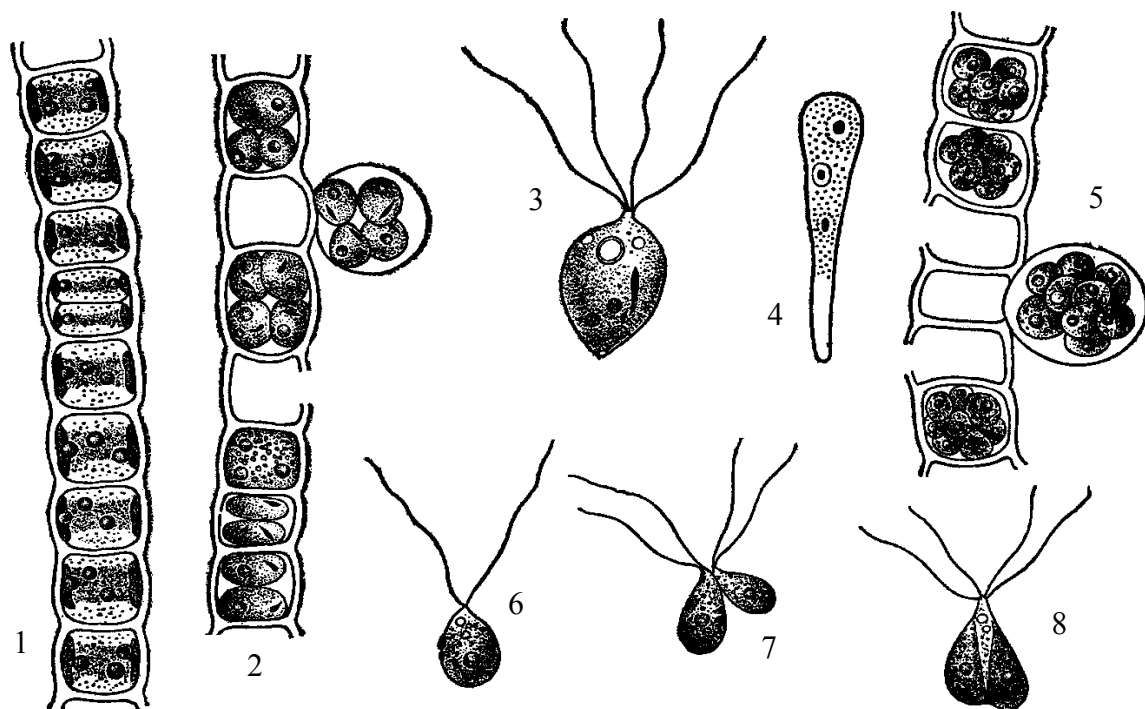


Рис. 167. *Ulothrix zonata*: 1 - часть таллома; 2 - образование зооспор; 3 - зооспора; 4 - прорастание зооспоры; 5 - образование гамет; 6 - гамета; 7 - копуляция гамет; 8 - планозигота

распространённых видов является Улотрикс опоясанный (*Ulothrix zonata*, рис. 167), таллом которого представляет собой простую нить, прикрепляющуюся к субстрату ризоидальной клеткой. Клетки нити цилиндрические, содержат один хроматофор в виде неполного цилиндра, опоясывающего протопласт. При вегетативном размножении происходит фрагментация нити, распадающейся на короткие сегменты. Бесполое размножение осуществляется при помощи зооспор, которые образуются в любой клетке, кроме базальной. Зооспоры имеют четыре жгутика на переднем конце, несколько сократительных вакуолей и постенный хроматофор со стигмой. При половом размножении в клетках нити образуются гаметы, имеющие два жгутика. Половой процесс изогамный, гетероталлический или гомоталлический. Зигота сначала подвижна, с четырьмя жгутиками (планозигота), затем теряет жгутики, одевается толстой оболочкой и превращается в одноклеточный спорофит, имеющий сферическую форму (у многих морских видов яйцевидный и сидит на слизистой ножке). В период развития спорофита происходит накопление запасных питательных веществ, после чего происходит редукционное деление и формируются зооспоры, прорастающие в гаметофит.

Таким образом, у пресноводных видов, к которым относится *Ulothrix zonata*, имеется антитетический цикл развития с гетероморфной сменой поколений. У морских видов, например, у Улотрикса повислого (*Ulothrix flaccida*) зигота без периода покоя прорастает в нитчатый спорофит, продуцирующий зооспоры путём мейоза, т.е. цикл развития антитетический с изоморфной сменой поколений, где обе поколения могут быть самовозобновляющимися при помощи зооспор.

## Порядок Ульвоподобные - *Ulvales*

Макроскопические водоросли, имеющие пластинчатый таллом, иногда приобретающий мешковидную или трубчатую структуру, прикрепляющийся к субстрату при помощи ризоидальных отростков. Также, как и у Улотриксоподобных, имеется постенный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами.

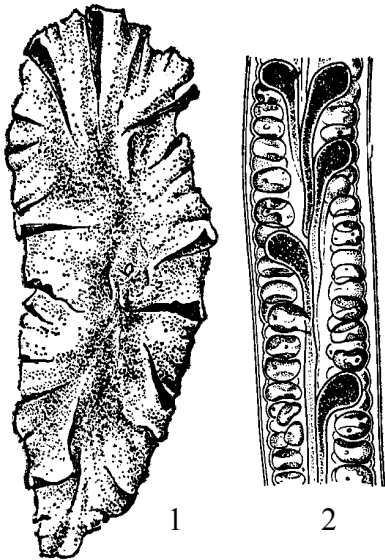


Рис. 168. *Ulva viridis*: 1 - внешний вид таллома; 2 - таллом в разрезе

Типичным представителем порядка является Ульва зелёная (*Ulva viridis*, рис. 168), обитающая в морях как один из массовых видов водорослей. Таллом пластинчатый, состоящий из двух слоёв клеток. Первоначально таллом развивается как нить, приобретающая затем трубчатое строение. Затем стенки трубки смыкаются, и таллом растёт как двухслойная пластинка. Цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций, причем ни гаметофит, ни спорофит не способны к размножению при помощи зооспор и строго разделены по функциям: гаметофит продуцирует изогаметы, после слияния которых образуется планозигота, сразу прорастающая в спорофит. На нём в результате редукционного деления формируются гаплоидные зооспоры, возобновляющие гаметофит. Гаметофиты гетероталличны.

Для рода Энтероморфа (*Enteromorpha sp.*, рис. 169) характерна трубчатая структура таллома, стенка которого состоит из одного ряда клеток. Также характеризуется изоморфной сменой генераций, не имеющих морфологических различий. Зооспоры и гаметы выходят во внешнюю среду через пору, образуемую на вершине сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки. При прорастании зооспор и зигот сначала формируется нитчатая стадия, переходящая затем в трубчатую.

## Порядок Трентеполиеподобные - *Trentepohliales*

Небольшая группа, насчитывающая около 70 видов наземных водорослей с ветвящимися нитями. Клетки окрашены в оранжевый или коричневый цвет из-за наличия липидных капель, содержащих каротиноиды. Хроматофоры без пиреноидов, многочисленные, дисковидные. Цитокинез происходит с

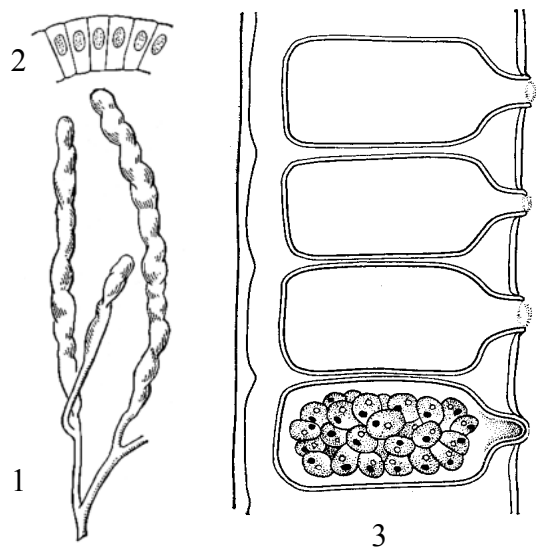


Рис. 169. *Enteromorpha sp.*: 1 - внешний вид; 2,3 - часть поперечного разреза со спорангиями

образованием фрагмопласта. Двужгутиковые гаметы формируются в гаметангиях, четырёхжгутиковые споры - в зооспорангиях. Гаметангии и зооспорангии морфологически отличаются от обычных клеток. У жгутиковых стадий отсутствует стигма, их четыре микротрубочковых корешка расположены крестообразно. Базальные тела ориентированы против часовой стрелки, но каждое базальное тело лежит на

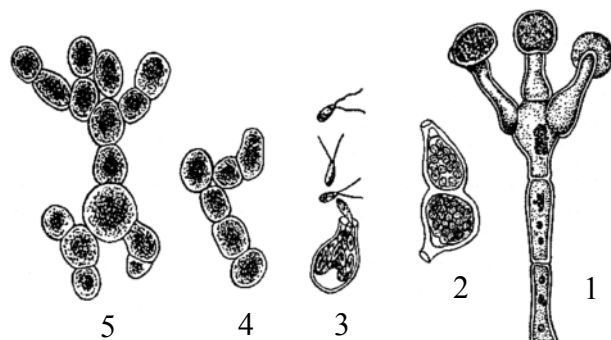


Рис. 170. *Trentepohlia* sp. 1 - внешний вид со стелющейся частью, вертикальной частью и спорангиями на ножках; 2,3 - гаметангии; 4,5 - фрагменты распростёртой части таллома

многослойной структуре (как у харовых и высших растений). Цикл развития антитетический с изо- и гетероморфной сменой генераций. Широко распространены в топиках, субтропиках и умеренных зонах. Встречаются на влажной почве, камнях, строениях, коре деревьев и т.д. Некоторые виды - эндифиты, входящие в фикобионт лишайников.

Наиболее интересными особенностями обладают виды рода Трентеполия (*Trentepohlia* sp., рис. 170), широко распространённые в условиях суши на камнях, пнях, стволах деревьев, деревянных постройках, образуя порошковатые скопления оранжевого или бурого цвета. Таллом имеет одинаково развитые вертикальную и стелющуюся систему нитей, но, как правило, развитие получает одна из них. Рост нитей апикальный за счёт деятельности верхушечной клетки,

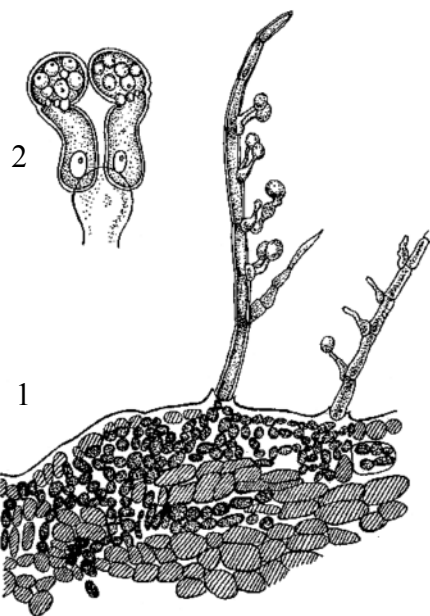


Рис. 171. *Cephaluros minimus*: 1 - внешний вид в ткани листа, на вертикальных выростах спорангии на ножке; 2 - спорангии на клетках-ножках

на конце которой у ряда видов образует верхушечный слоистый колпачок. Поперечные перегородки между клетками имеют посередине пору, через которую проходит цитоплазматический тяж. Размножение большей частью вегетативное, клетки нитей легко отделяются друг от друга и разносятся ветром. Отдельные клетки также могут переносить неблагоприятные условия. Зооспоры образуются в особых клетках - зооспорангиях, имеющих ножку. Зрелые спорангии отделяются от ножки и разносятся ветром, освобождение и прорастание зооспор происходит при наличии влаги. На стелющихся нитях развиваются гаметангии, имеющие шаровидную форму, без ножки. Половой процесс изогамный.

Виды рода Цефалеурос (*Cephaluros minimus*, рис. 171) имеют таллом из ветвящихся нитей,

свободных или собранных в округлое многослойное псевдопаренхиматозное слоевище. Цикл развития антитетический с гетероморфной сменой поколений с хорошо развитым гаметофитом и редуцированным спорофитом. Гаметофит самовозобно-вляющийся, на нём формируются зооспорангии, в которых образуются четырёхжгутиковые зооспоры, из которых возобновляется гаметофит. На том же гаметофите формируются гаметангии, в которых образуются двужгутиковые гаметы. Оплодотворение происходит вне или внутри гаметангия. Представители рода обычно облигатные эпифиты, в тропиках и субтропиках встречаются паразитические виды, поселяющиеся в листьях таких деревьев, как кофе, какао, магнолия, цитрусовые, чай и др.

### Порядок Кладофороподобные - *Cladophorales*

Представлен видами, таллом которых имеет сифонокладальное строение, т.е. поделён на многоядерные участки, изолированные друг от друга. Образование таллома происходит следующим образом: при прорастании зооспоры или зиготы сначала формируется сифональный многоядерный пузырь, внутри которого происходит распад протопласта на отдельные многоядерные участки, позднее отделяющиеся друг от друга перегородками. Каждый сегмент продолжает расти, пока их оболочки не соприкасаются и смыкаются. Характерной чертой этого процесса является независимость образования перегородок от деления ядер (сегрегативное деление), в то время как у клеточных водорослей процесс деления клетки начинается с деления ядра.

Кладофороподобные - морские обитатели, лишь отдельные виды живут в пресных водоёмах. Самые примитивные виды обитают в

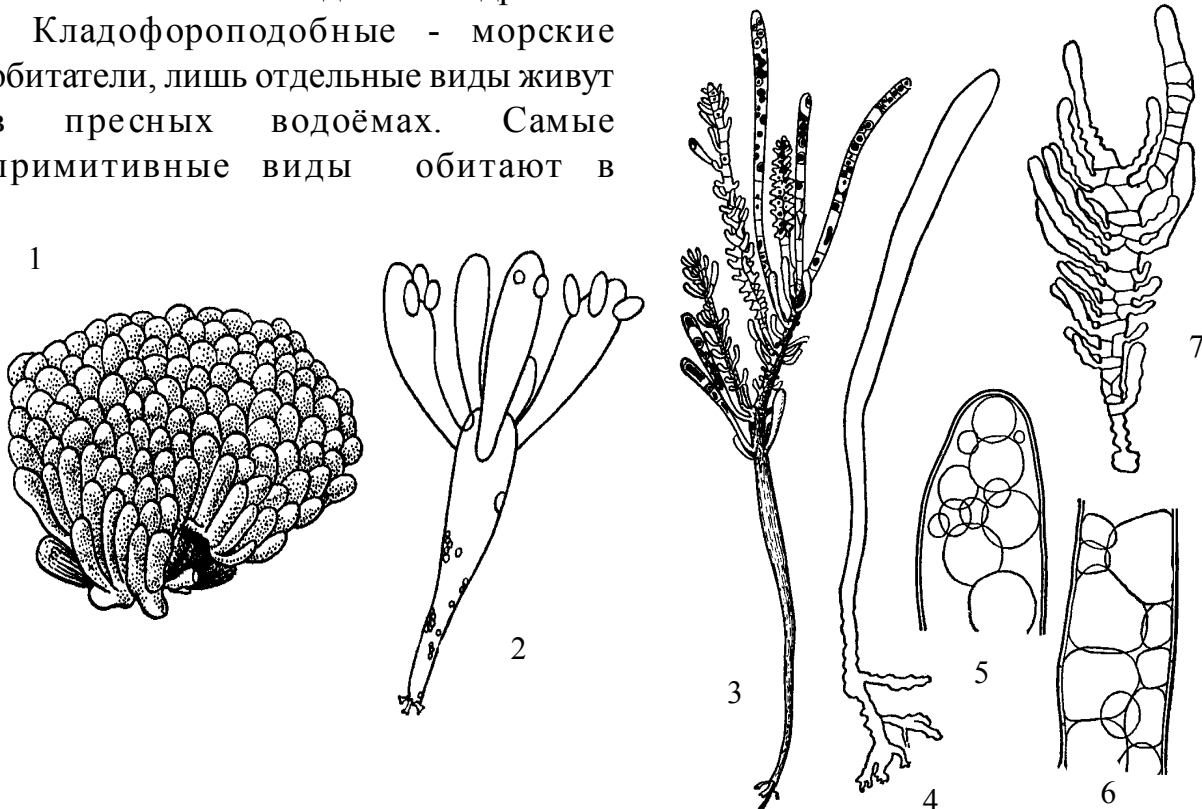


Рис. 172. *Valonia* sp.: 1 - внешний вид; 2 - пузырь с боковыми «ветвями». *Siphonocladus* sp.: 3 - внешний вид; 4-7 - последовательные стадии развития таллома

тропиках, более высокоорганизованные - в умеренных и северных широтах.

Наиболее простой таллом имеют виды рода Валония (*Valonia sp.*, рис. 171). У Валонии вздутой (*Valonia ventricosa*) имеется единственный пузырь, достигающий размеров куриного яйца, на нижней стороне которого формируются мелкие чечевицеобразные клетки, образующие ризоиды. У других видов кроме ризоидов развиваются и вторичные пузыри, похожие на материнский.

Более сложное строение имеет таллом видов рода Сифонокладус (*Siphonocladus sp.*, рис. 172). Сначала образуется булавовидный пузырь, позднее делящийся на большое число неправильно расположенных разновеликих сегментов, которые растут, смыкаются друг с другом и с оболочкой первичного пузыря. Многие из них дают выросты наружу, в них происходит повторное сегрегативное деление и таким образом осуществляется "ветвление".

Виды рода Кладофора (*Cladophora sp.*, рис. 173) распространены в солёных и пресных водах. Таллом обильно ветвится, состоит из вытянутых цилиндрических клеток. Оболочка клеток толстая, слоистая, не ослизняющаяся. В постенной цитоплазме находятся многочисленные ядра и постенный сетчатый хромофор со многими пиреноидами. В молодом состоянии таллом прикреплён к субстрату, позднее обычно отрывается и образует скопления "тины". Бесполое размножение осуществляется зооспорами, развивающимися в обычных клетках, становящихся зооспорангиями. Половой процесс изогамный. У морских видов цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций. У пресноводных, в частности, у Кладофоры сборной (*Cladophora glomerata*), - диплонтный, гаметофит отсутствует, мейоз происходит перед образованием гамет. При прорастании зооспоры или зиготы образуется сифональная булавовидная структура, дифференцированная на базальную часть, формирующую ризоиды, и апикальную, образующую таллом путём сегрегативного деления.

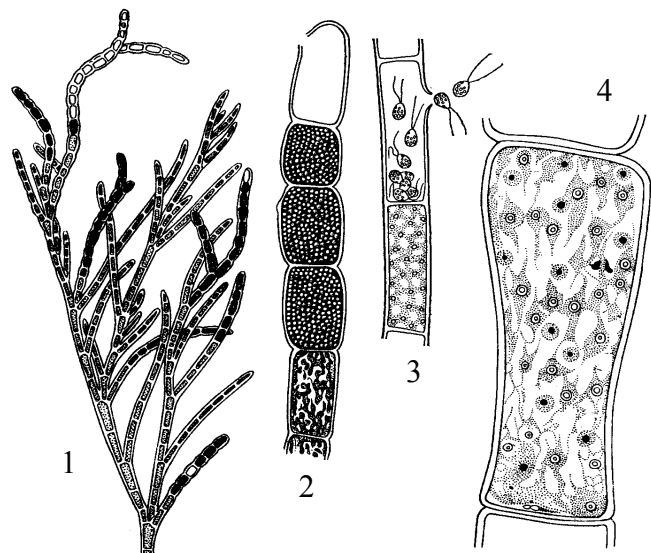


Рис. 173 *Cladophora sp.*: 1 - часть таллома; 2 - часть нити с гаметангиями; 3 - выход зооспор; 4 - клетка с ядрами и хроматофорами

### Порядок Дазикладоподобные - *Dasycladales*

Представлен хорошо обособленной группой морских водорослей с радиальной организацией таллома, представляющего собой одну гигантскую клетку, состоящую из неразветвлённой оси с мутовками радиально прикреплённых боковых ветвей. Клеточные стенки пропитываются известью.

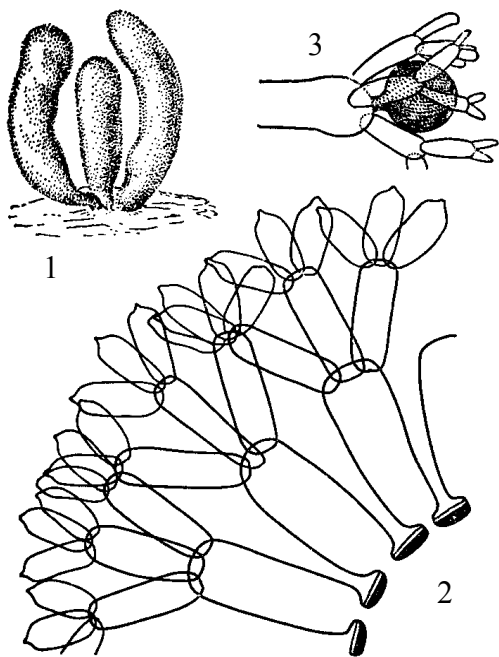


Рис. 174. *Dasycladus clavaeformis*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез центрального пузыря; 3 - боковая ветвь с гаметангием

В вегетативном состоянии таллом одноядерный, крупное ядро располагается в его основании в зоне ризоидов. Перед образованием гамет оно многократно делится (первое деление мейотическое) и таллом становится сифональным.

В Средиземном море обитает Дазикладус булавовидный (*Dasycladus clavaeformis*, рис. 174), образующий густые заросли не небольшой глубине. Центральная ось таллома достигает 5 см длины и прикрепляется к субстрату ризоидами. На ней плотно расположены мутовки из 10-15 боковых ветвей, образующих ветви второго и третьего порядков, отделённые друг от друга и главной оси перетяжками, оставляющими узкое отверстие. Гаметангии образуются на верхушках веточек первого порядка, в них переходят и хроматофоры веточек второго и

третьего порядков. В результате гаметангии становятся тёмно-зелёными, а окружающие их части таллома - бледными. Половой процесс изогамный, из

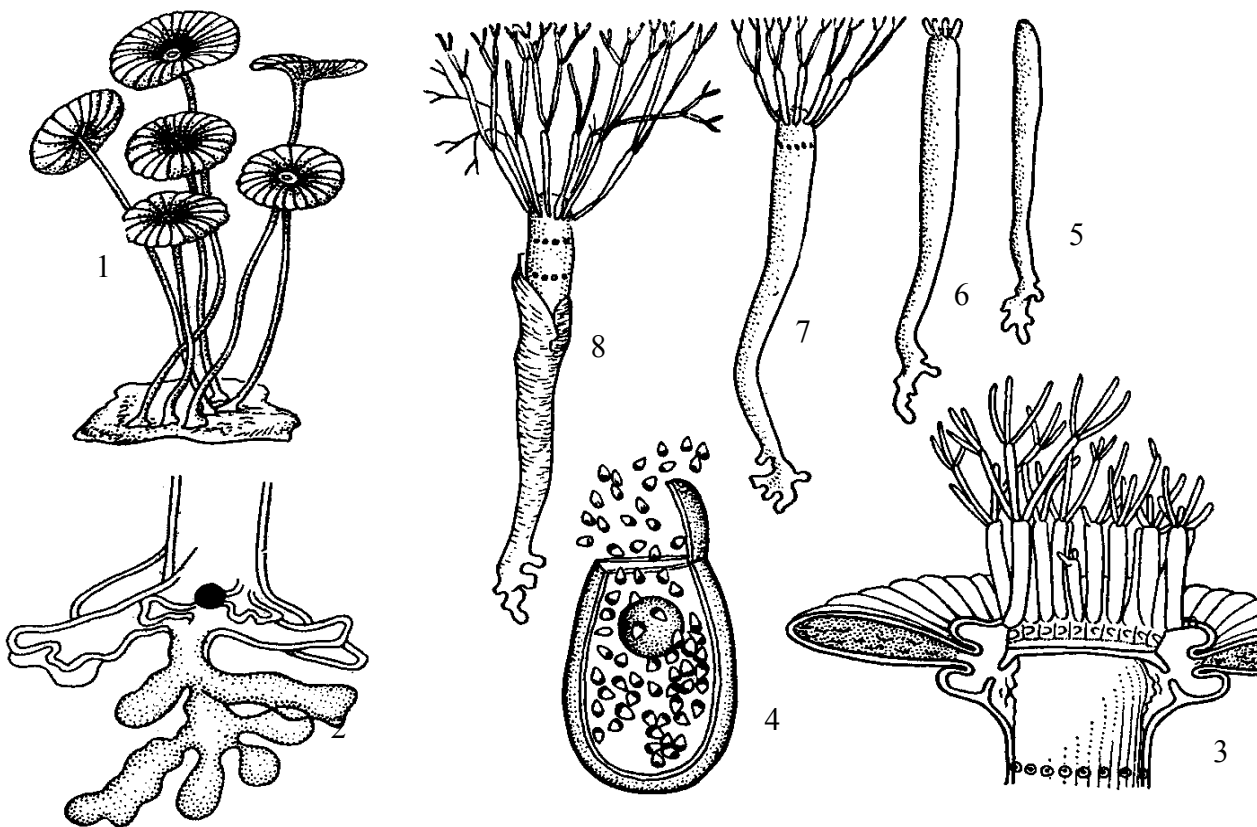


Рис. 175. *Acetabularia* sp.: 1 - внешний вид; 2 - основание таллома с ризоидами и ядром; 3 - мутовка гаметангиев; 4 - выход гамет из цисты; 5-8 - ранние стадии развития таллома



зиготы без периода покоя образуется новое растение.

У видов рода Ацетабулярия (*Acetabularia sp.*, рис. 175) центральная часть, называемая стебельком, достигает в длину 3-5 см (у некоторых видов больше) и прикрепляется к субстрату с помощью лопастного ризоида. На вершине оси формируется мутовка мелких ветвящихся ассимиляторов. В таком виде водоросли существуют в течение 2-3 лет. Перед размножением у основания ассимиляторов возникает мутовка крупных выростов - гаметангиев, срастающихся своими боковыми поверхностями в виде зонтика (у многих видов гаметангии свободные). Гигантское ядро многократно делится и образовавшиеся мелкие ядра с током цитоплазмы перемещаются в гаметангии, которые после этого отделяются перегородкой. Внутри гаметангиев формируются шаровидные клетки, одевающиеся толстой оболочкой - цисты, выходящие в воду после разрушения гаметангиев. В цистах после многократного деления ядра формируются двужгутиковые изогаметы, выходящие во внешнюю среду через открывающееся крышечкой отверстие. Существует точка зрения, что мейоз происходит непосредственно перед образованием гамет, а до этого момента все ядра диплоидны.

### Порядок Каулерпоподобные - *Caulerpales*

Представители порядка имеют крупный, иногда сложно морфологически расчленённый таллом, представляющий одну гигантскую клетку с многоядерным протопластом.

Род Каулерпа (*Caulerpa*) представлен видами, распространёнными в тропических морях, лишь немногие заходят в субтропические широты. В Средиземном море обитает Каулерпа прорастающая (*Caulerpa prolifera*, рис. 176). Таллом состоит из горизонтальной цилиндрической части - ризома, достигающего в длину нескольких десятков сантиметров, ветвящегося и прикрепляющегося к субстрату ризоидами. От ризома вверх отходят листовидные ассимиляторы. Внутри таллома развивается система скелетных тяжей, ориентированных радиально или перпендикулярно поверхности, пересекающих центральную полость во всех частях таллома. Стенка таллома состоит из каллозы и пектиновых веществ. Цитоплазма постенная, содержит большое количество ядер и хроматофоров. Размножение вегетативное отломившимися частями растения и половое. Половой процесс - гетерогамия, гаметы образуются мейозом внутри таллома в сгущающихся отдельных участках цитоплазмы. Для выхода гамет на поверхности таллома образуются специальные выросты - папиллы, с отверстием на вершине. Из зиготы вырастает новый диплоидный организм.

В Чёрном море широко

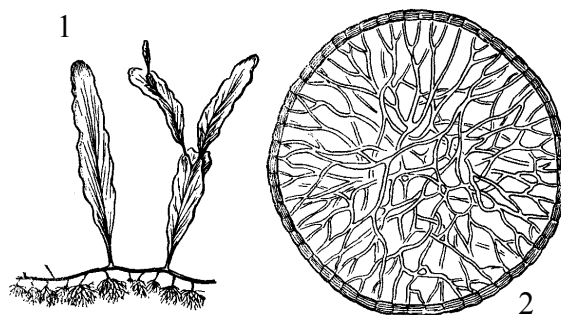


Рис. 176. *Caulerpa prolifera*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез ризома

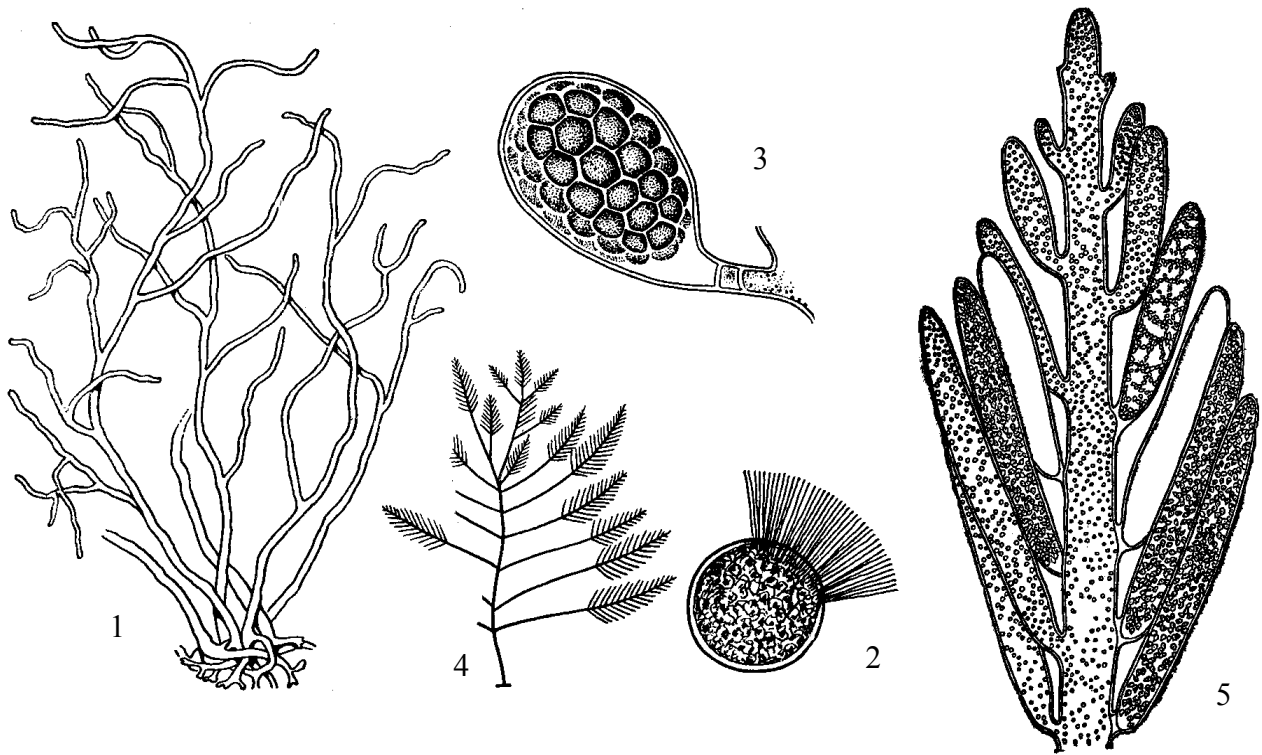


Рис. 177. 1 - внешний вид таллома *Derbesia neglecta*; 2 - зооспора; 3 - зооспорангий; 4 - внешний вид таллома *Bryopsis sp.*; 5 - часть таллома с гаметангиями

распространены виды рода Бриопсис (*Bryopsis sp.*, рис. 177). От ползучего малоразветвлённого ризома отходят вертикальные толстые нити, несущие в верхней части перисто расположенные боковые ответвления с неполной перетяжкой у основания. Настоящих перегородок не образуется и всё растение представляет собой одну громадную клетку с непрерывной вакуолью. Вегетативное размножение легко осуществляется путём отрыва боковых ответвлений, которые в месте отделения закупориваются и развивают базальные ризоиды. Половой процесс гетерогамный, гаметы образуются в боковых ответвлениях, которые при этом отделяются у основания от остального таллома перетяжкой. Зигота прорастает без периода покоя в спорофит, имеющий у разных видов разную форму и строение. Он может быть похож на гаметофит (изоморфная смена генераций), а может резко отличаться (гетероморфная смена генераций). У *Bryopsis halimoniae* спорофит представляет собой разветвлённую сифоновую водоросль, ранее известную под названием Дербезия незамеченная (*Derbesia neglecta*, рис. 177). В спорангиях Дербезии путём мейоза формируются стефаноконтные зооспоры, из которых вырастает гаметофит Бриопсиса.

Наиболее сложный сифональный таллом имеют виды рода Кодиум (*Codium*). У обитающего в Чёрном море Кодиума войлочного (*Codium tomentosum*, рис. 178) таллом состоит из плотно переплетённых нитей типичного сифонового строения. На поперечном разрезе таллома различают две зоны. Внутренняя зона образована пучком густоразветвлённых тонких бесцветных нитей. От периферических концов этих нитей отходят широкие и короткие пузыри - ассимиляторы, плотно сгруппированные и образующие зону коры. Размножение

вегетативное и половое. При вегетативном размножении образуются специальные пузыри с ризоидами у основания, которые отделяются и укореняются, образуя новое растение. Половой процесс гетерогамный, гаметы образуются в пузырях кортикального слоя, которые становятся гаметангиями. Зигота без периода покоя прорастает в новое растение.

Внутри класса монофилетическую группу представляют порядки сифональным и сифонокладальным талломами и Трентеполиеподобные.

Филогенетическое древо имеет две основные ветви - Ульвоподобные и Улотриксоподобные с одной стороны, и Трентеполиеподобные с производными от них сифональными и сифонокладальными порядками с другой.

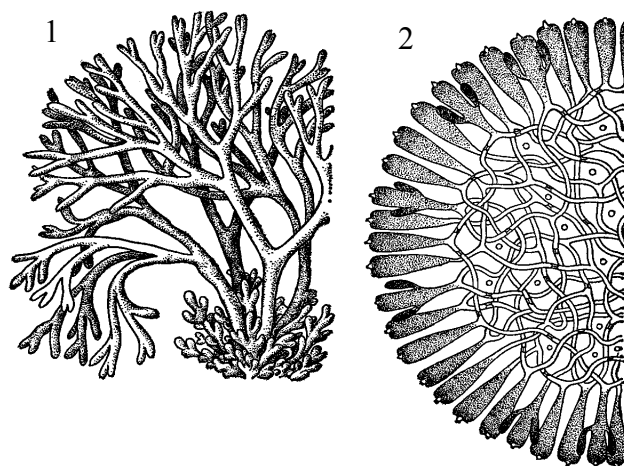


Рис. 178. *Codium tomentosum*: 1 - внешний вид; 2 - часть разреза таллома

## КЛАСС ТРЕБУКСИЕВИДНЫЕ - *TREBOUXIOPSIDA*

Преимущественно одноклеточные коккоидные формы, встречаются представители с сарциноидным и нитчатым талломами. Жгутиковые стадии имеют крестообразные микротрубочковые корешки с базальными телами, ориентированными против часовой стрелки, имеется ризопласт. Митоз полузакрытый, веретено метацентрическое. Цитокинез происходит путём впячивания цитоплазматической мембраны в совокупности с фикопластом. Размножение вегетативное, бесполое с помощью зооспор и апланоспор, половое. Пресноводные и наземные, реже морские представители, многие вступают в симбиотические отношения.

Большинство видов имеют коккоидную организацию таллома. По строению жгутикового аппарата Требуксиевидные ближе к Ульвовидным, чем к Хлоровидным, но геномный анализ показывает, что они образуют сестринскую группу с Хлоровидными. Выделяется несколько порядков, из которых рассмотрены три: Хлореллоподобные (*Chlorellales*), Требуксиеподобные (*Trebouxiales*), Празиолоподобные (*Prasiolales*).

### Порядок Хлореллоподобные - *Chlorellales*

Объединяет коккоидные водоросли, размножающиеся автоспорами. Виды рода Хлорелла (*Chlorella sp.*, рис. 179) встречаются повсеместно - в планктоне, бентосе и нейстоне водоёмов, на почве, входят в качестве симбионта в состав лишайников и гидробионтов. Вегетативные клетки имеют шаровидную форму диаметром 15 мкм с чашевидным хроматофором, покрыты хорошо выраженной

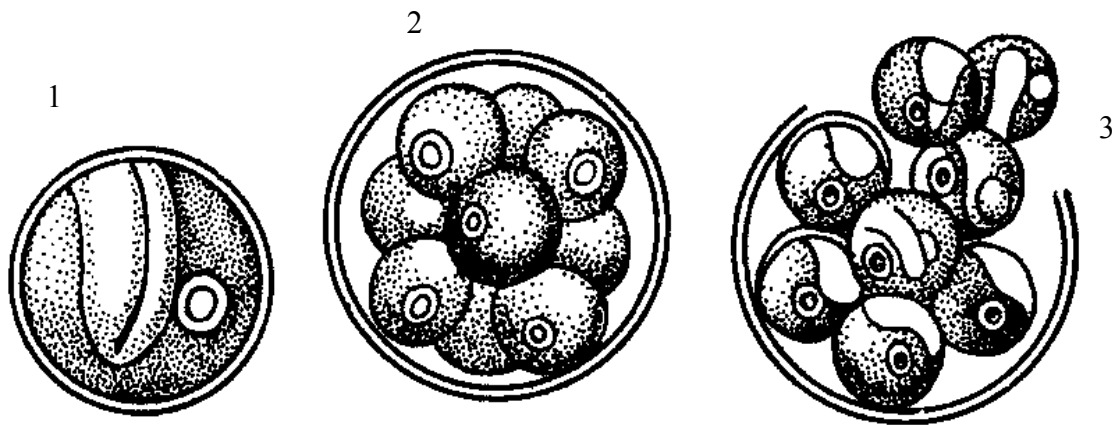


Рис. 179. *Chlorella sp.*: 1 - вегетативная клетка; 2-3 - образование и выход автоспор

двухконтурной оболочкой. Размножение исключительно автоспорами, возникающими по 4-8 в одной клетке. Является удобным объектом для различных исследований и массового культивирования с целью практического использования в самых различных направлениях.

### Порядок Требуксиеподобные - *Trebouxiales*

Включает представителей, встречающихся в лишайниках в качестве симбионта. Род Требухсия (*Trebouxia sp.*, рис. 180) имеет клетки сферического вида с осевым звёздчатым хроматофором с пиреноидом. Бесполое размножение осуществляется голыми зооспорами. Встречается или в свободном виде в наземных местообитаниях, или как фикобионт в лишайниках.



Рис. 180. *Trebouxia sp.*

### Порядок Празиолоподобные - *Prasiolales*

Одноклеточные, нитчатые и пластинчатые формы. Встречаются в пресных и морских водах и в наземных местообитаниях. Однорядное нитчатое строение может сохраняться в течение всей жизни, но чаще на определённом этапе развития клетки начинают делиться в двух плоскостях и образуются лентовидные однослойные талломы, а затем в трёх с образованием многослойного плоского таллома.

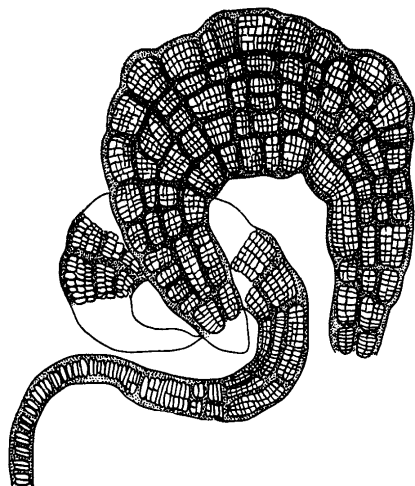


Рис. 181. *Prasiola stipitata*

Цикл развития отличается тем, что гаметофит образуется на спорофите в результате соматической редукции. У видов рода Празиола (*Prasiola stipitata*, рис. 181) пластинчатые слоевища диплоидные, размножение бесполом и половым путем. При бесполом размножении клетки верхней части слоевища делятся и в них образуются апланоспоры, из которых снова вырастают диплоидные слоевища,

подобные родительским. При половом размножении клетки верхней части слоевища делятся мейотически. Из одной диплоидной клетки возникают четыре гаплоидных. В результате последующих делений клеток верхняя часть слоевища становится многослойной. Часть клеток оказывается женскими, другая мужскими. Половой процесс - оогамия. В женских клетках образуется по одной крупной безжгутиковой гамете, мужские гаметы двужгутиковые. Зигота прорастает в диплоидное слоевище. Таким образом, у Празиолы наблюдается соматическая редукция, приводящая к образованию пластинчатого гаметофита в верхней части спорофита, т. е. при половом размножении формируется дибионт.

Виды рода встречаются на почве, содержащей аммоний, на помёте птиц, на скалах, а также в холодных быстротекущих горных водотоках. Известны виды, обитающие в экстремальных условиях на побережье Антарктиды.

### КЛАСС ХЛОРОВИДНЫЕ - *CHLOROPSIDA*

Таксон объединяет одноклеточные, колониальные, ценобиальные и многоклеточные представители с монадным, пальмеллоидным, коккоидным, сарциноидным, нитчатым, разнонитчатым, сифональным типами талломов. Микротрубочковые корешки расположены крестообразно, базальные тела сдвинуты по часовой стрелке, не перекрещиваются, у некоторых видов есть ризопласт. Жгутики обычно голые, не покрыты органическими чешуйками. Митоз закрытый и полузакрытый, цитокинез с образованием впячивания и фикопласта, у некоторых видов формируется клеточная пластинка с плазмодесмами. Размножение вегетативное, бесполое при помощи зооспор, апланоспор, автоспор и половое, половой процесс холо-, изо-, гетеро- и оогамный. Цикл развития гаплонтный с зиготической редукцией.

Один из крупных и разнообразных классов водорослей, во многих руководствах группируемый в порядки на основе морфологических особенностей: монадные представители - порядок *Volvocales*; коккоидные - *Chlorococcales*; гетеротрихальные - *Chaetophorales* и т.д. Применение методов филогенетического анализа показало, что существует параллельная эволюция организации таллома (такой параллелизм проявляется не только внутри класса, но и по сравнению с другими отделами), вследствие чего этот признак нельзя использовать для получения филогенетических систем. Расположение базальных тел жгутиков (друг против друга или сдвинутых по часовой стрелке) и число жгутиков лучше отражают филогенетические связи, чем тип таллома, наличие или отсутствие клеточной стенки и др. Поэтому в современных классификационных системах порядки могут одновременно содержать представителей с разной организацией таллома. Класс включает следующие порядки: Сфероплееподобные (*Sphaeropleales*), Хламидомонадоподобные (*Chlamidomonadales*), Хетофороподобные (*Chaetophorales*), Эдогониеподобные (*Oedogoniales*).

## Порядок Сфероплееподобные - *Sphaeropleales*

Порядок включает таксоны, имеющие подвижные клетки с противоположным расположением базальных тел, а также неподвижные формы, для которых показано сходство в ультраструктурных и молекулярных особенностях.

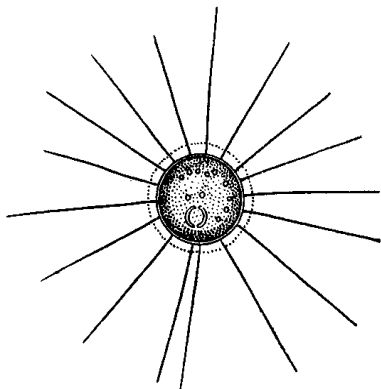


Рис. 182. *Golenkinia radiata*

Среди представителей порядка много видов, имеющих разнообразные выросты оболочки, помогающие парить в толще воды. Примером могут служить виды рода Голенкиния (*Golenkinia radiata*, рис. 182), представленные свободноживущими шаровидными клетками, стенки которых несут выросты в виде сплошных или полых щетинок. У видов этого рода обнаружен оогамный половой процесс. В одних клетках протопласт делится с

образованием 8-16 двужгутиковых сперматозоидов, в других клетках развивается по одной яйцеклетке. Стенка оогониальной клетки в нескольких местах ослизняется и образуется проход для сперматозоидов. Зигота выходит из оболочки материнской клетки и переходит в состояние покоя.

Для многих родов характерен ценобий, состоящий из постоянного количества клеток, различно расположенных. Одним из таких родов является Сценедесмус (*Scenedesmus*), у которого эллипсоидальные или веретеновидные клетки

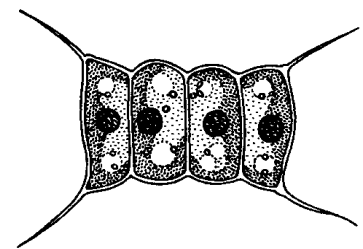


Рис. 183. *Scenedesmus quadricauda*

соединены в простые или двойные ряды. У Сценедесмуса четырёххвостного (*Scenedesmus quadricauda*, рис. 183) ценобии четырёхклеточные, причём краевые клетки несут выросты стенки - шипы. При размножении в каждой клетке образуется 4 автоспоры, которые внутри оболочки слагаются в молодую колонию

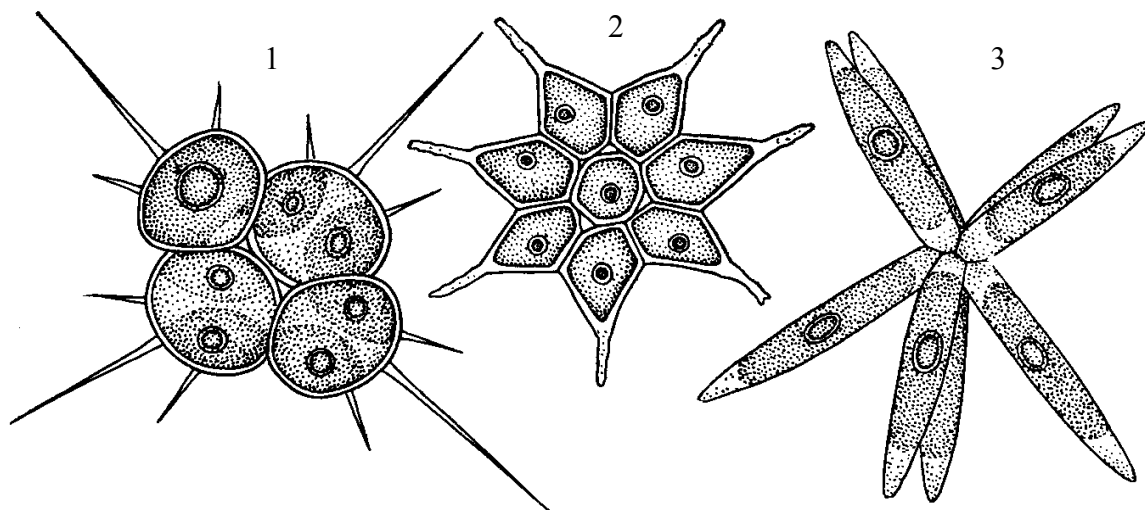
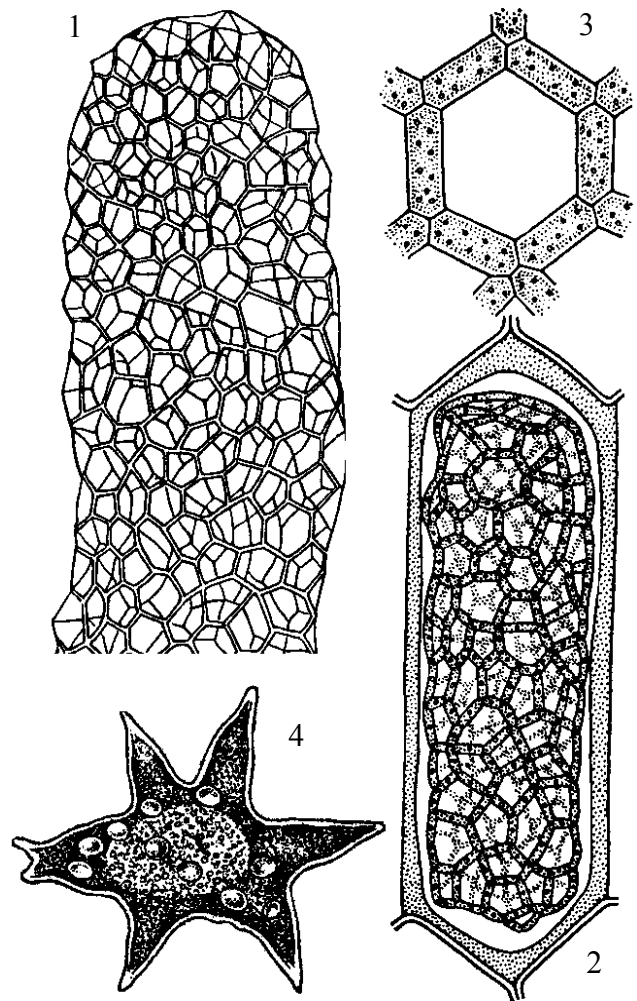


Рис. 184. 1 - *Tetrastrum triacanthum*; 2 - *Pediastrum simplex*; 3 - *Actinastrum hantzschii*

Рис. 185. *Hydrodictyon reticulatum*: 1 - часть ценобия; 2 - молодой ценобий внутри материнской клетки; 3 - часть молодого ценобия; 4 - стадия полиэдра



(автоколонию), выходящую через разрыв оболочки в воду и растущую только за счёт изменения размеров клеток, число их не меняется.

Подобные ценобии образуют и представители других родов - Тетраструм (*Tetrastrum triacanthum*, рис. 184,1), Актинаструм (*Actinastrum hantzschii*, рис. 184,3), Педиаструм (*Pediastrum simplex*, рис. 184,2). Последний отличается тем, что при бесполом размножении формируются зооспоры, выходящие в воду в слизистом пузыре, внутри которого некоторое время движутся, затем теряют жгутики и соединяются в новый ценобий, освобождающийся от слизистого пузыря.

Примером колониальных многоядерных организмов может служить гидродиктион сетчатый, или бодяная сеточка обыкновенная (*Hydrodictyon reticulatum*, рис. 185), распространённый в стоячих или с медленно текущей водой водоёмах, богатых азотистыми соединениями. Колония имеет вид замкнутого сетчатого мешка, достигающего нескольких десятков сантиметров в длину и 10-15 см в ширину. Стенки мешка образованы цилиндрическими клетками до 1 см длины с тупоконусными концами, которыми они соединяются по 3-4, образуя ячейки наподобие рыболовной сети. В постенном слое цитоплазмы находится сложнорассечённый хромофор со многими пиреноидами, а под ним - многочисленные ядра (до нескольких тысяч). Средняя часть клетки занята крупной вакуолью с клеточным соком. При бесполом размножении в протопласте образуется от 7000 до 20000 зооспор, они некоторое время движутся в цитоплазме, затем теряют жгутики и соединяются в новую колонию (автоколонию), освобождающуюся при растворении оболочки материнской клетки. Она увеличивается в размерах за счёт роста клеток, а не изменения их количества, которые при этом становятся многоядерными. При половом размножении в клетках образуются до 30000 мелких гамет, которые выходят в воду и попарно копулируют (изогамия). Зигота прорастает после периода покоя, образуя 4 гаплоидные зооспоры, каждая из которых превращается в многоугольную, звёздчатую клетку, которую долгое время относили к самостоятельному роду Полиэдер (*Polyeder*), рис. 185,4. Эта

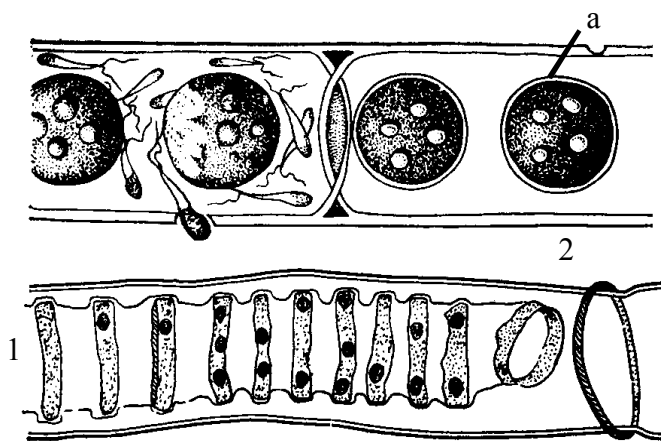


Рис. 186. *Sphaeroplea* sp.: 1 - хроматофоры в клетке; 2 - оплодотворение (а - зиготы)

клетка увеличивается в размерах, затем в её цитоплазме формируются зооспоры, образующие новую колонию, освобождающуюся после разрыва оболочки Полиэдра.

Виды рода Сфероплея (*Sphaeroplea*) имеют нитчатый таллом. Каждая клетка имеет множество кольцевых хроматофоров, расположенных друг над другом, и большое количество ядер. Клетки отделяются друг от друга не

сплошной перегородкой, а кольцевым утолщением с крупным отверстием посередине.

Оогамный половой процесс известен у видов рода Сфероплея (*Sphaeroplea*, рис. 186), имеющих нитчатый неразветвлённый свободноплавающий таллом. Нить состоит из сильно вытянутых цилиндрических клеток с большим количеством постенных хроматофоров в виде колец. Оогонии и антеридии не отличаются от обычных вегетативных клеток, развиваются на одной нити или на разных. В оогониях вся цитоплазма распадается на крупные сферические яйцеклетки, во время образования которых ядра не делятся. В антеридиях происходит многократное деление ядер и образуется несколько тысяч двужгутиковых сперматозоидов, выходящих наружу через отверстия в стенках клетки. Такие же отверстия возникают и в стенках оогониев, через них в воду диффундируют половые вещества, хемотоксически привлекающие сперматозоиды. Проникая через отверстия внутрь, сперматозоиды сливаются с яйцеклетками. Зигота одевается толстой оболочкой и образуется зимующая ооспора, которая после периода покоя редукционно делится и образует 4 двужгутиковые зооспоры, прорастающие в новые нити.

### Порядок Хламидомонадоподобные - *Chlamidomonadales*

К порядку относятся водоросли со сдвигом базальных тел по часовой стрелке и с различным типом организации таллома. Этот порядок на основе данных анализа последовательности генов в ДНК включает три линии. Первая представлена водорослями с монадным талломом, ранее относимых к *Volvocales*. Сюда входит часть пальмеллоидных представителей из бывшего порядка *Tetrasporales*, имеющих двужгутиковые подвижные клетки. Вторая линия включает коккоидных представителей, ранее относимые к порядку *Chlorococcales*. Третья линия включает часть представителей с монадным талломом, ранее относимых к *Volvocales* (например, *Dunaliella*), коккоидные формы (*Chlorococcum*), ветвящиеся нитчатые и многоядерные сифональные.



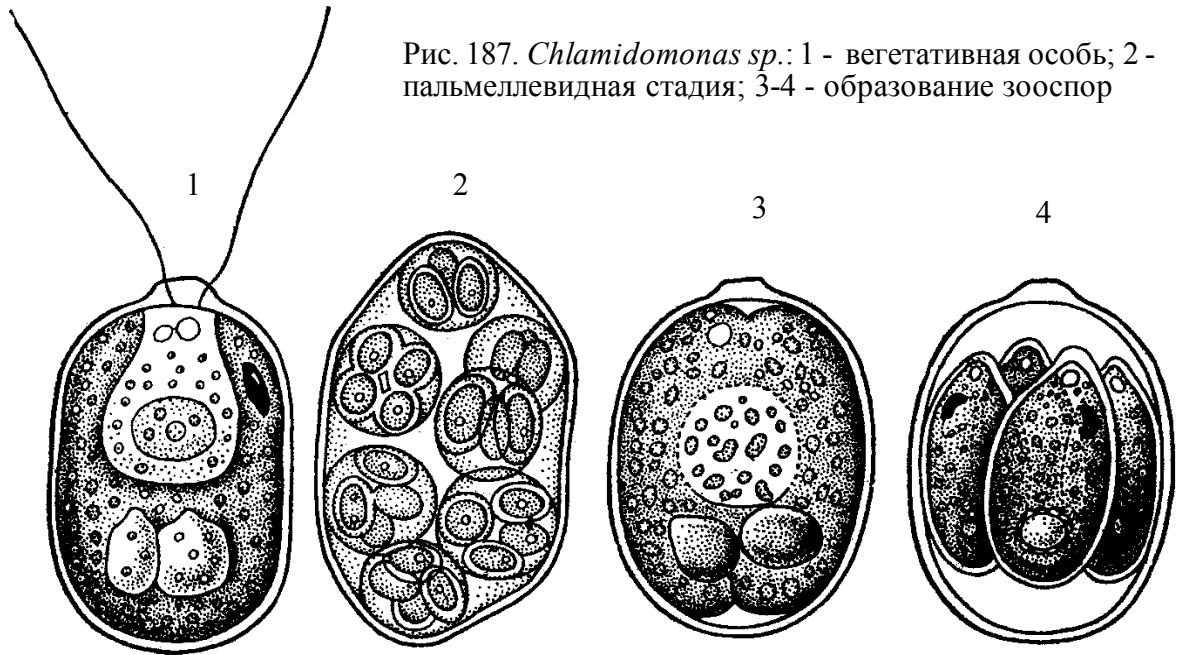


Рис. 187. *Chlamidomonas sp.*: 1 - вегетативная особь; 2 - пальмеллеидная стадия; 3-4 - образование зооспор

Наибольшее распространение имеют виды рода Хламидомонада (*Chlamidomonas sp.*, рис. 187), насчитывающий свыше 500 видов, обитающих в мелких, хорошо прогреваемых и сильно загрязнённых водоёмах. Клетка имеет сферическую или эллипсоидальную форму, одета плотной оболочкой, несёт на переднем конце два жгутика. Хроматофор чашевидный, с пиреноидом и стигмой в верхней части. В передней части клетки находятся сократительные вакуоли. В благоприятных условиях интенсивно размножается бесполом путём. При этом клетка останавливается, протопласт делится на 4-8 частей. Дочерние клетки вырабатывают жгутики и выходят наружу после ослизнения оболочки материнской клетки в виде зооспор и растут до размеров взрослой особи. Половой процесс изогамный. Гаметы образуются так же, как и зооспоры, но в большем количестве и меньших размеров.

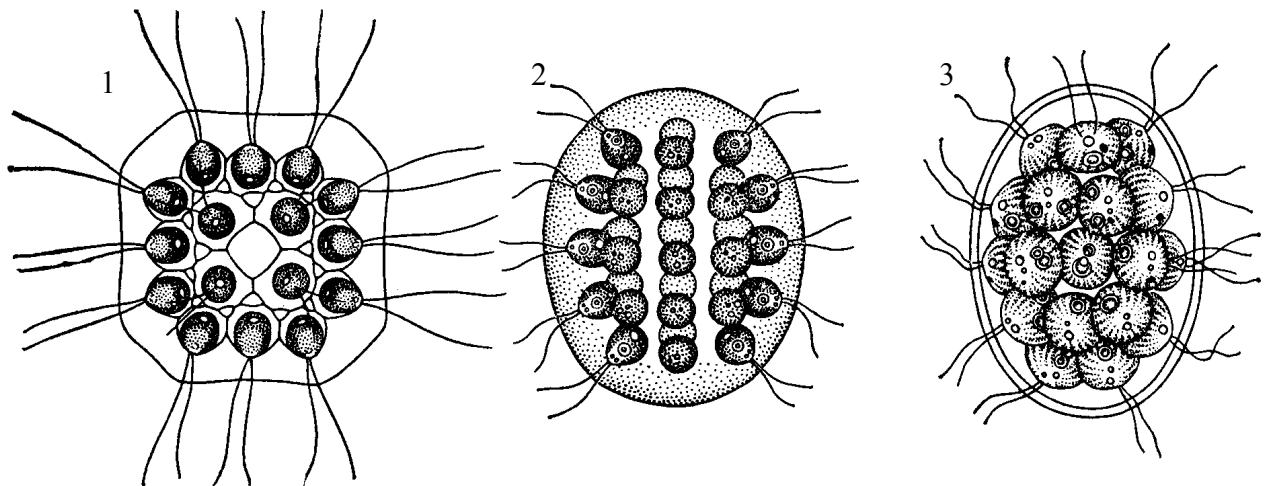


Рис. 188. 1 - *Gonium pectorale*; 2 - *Eudorina elegans*; 3 - *Pandorina morum*

У многих видов наблюдается гетероталлизм, когда половой процесс возможен лишь между гаметам, образованных разными организмами (такие гаметы обозначаются знаками "+" и "-"). При слиянии гаметы переплетают жгутики, после чего активируется автолитическая система клеток, растворяющая клеточные стенки. Освободившиеся от стенок протопласты сливаются, образуя зиготу, которая после периода накопления продуктов запаса (стадия спорофита) делится редукционно и образует гаплоидные зооспоры, вырастающие во взрослые особи. Таким образом, цикл развития Хламидомонады антитетический с преобладанием гаметофита.

Из ценобиальных форм наиболее обычны представители родов Гониум (*Gonium*), Эвдорина (*Eudorina*) и Пандорина (*Pandorina*).

Ценобий Гониума пекторального (*Gonium pectorale*, рис. 188,1) представляет собой плоскую слизистую пластинку, объединяющую 16 монадных клеток. У Эвдорины элегантной (*Eudorina elegans*, рис. 188,2) ценобий эллиптический, состоящий из 32 клеток, расположенных не в одной плоскости, а по периферии в поверхностном слое общей слизи в 5-8 рядов. Благодаря согласованному движению жгутиков, ценобий довольно быстро передвигается в толще воды. Все клетки также одинаковы и все способны к образованию бесполом путём новых дочерних ценобиев.

Широко распространённый вид Пандорина морум (*Pandorina morum*, рис. 188,3) представляет собой плотный эллипсоид, по периферии которого под плотным слоем слизи тесно располагаются 16 клеток, давящих друг на друга, так что они имеют гранёную форму, и только наружная часть выпуклая.

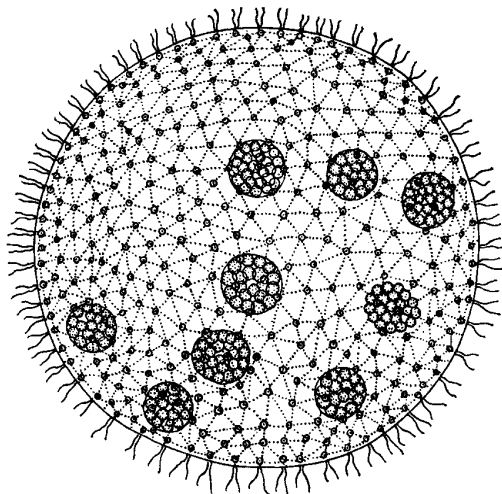


Рис. 189. *Volvox aureus*

Все эти виды при неблагоприятных условиях могут переходить в пальмеллевидное состояние, при выходе из которого формируют зооспоры, развивающиеся в новые ценобии.

Наиболее высокоорганизованные представители имеют колониальную структуру таллома, как у Вольвокса золотистого (*Volvox aureus*, рис. 189). Колонии имеют вид слизистых шаров диаметром до 2 мм, в периферическом слое которых расположены от 20000 до 50000

хламидомонадоподобных клеток, сросшихся боковыми ослизнёнными поверхностями клеточных стенок и соединённые плазмодесмами. Клетки дифференцированы по функциям. Основную массу составляют вегетативные клетки, образующие периферическую часть колонии. Между ними разбросаны более крупные репродуктивные клетки. Часть из них являются клетками бесполого размножения - партеногонидиями. В результате многократных делений они дают начало новым колониям, формирующимся внутри

материнской. Другая часть репродуктивных клеток образует гаметангии - оогонии и антеридии. В каждом оогонии формируется одна яйцеклетка, в антеридии - 64 сперматозоида. Половой процесс оогамный, после оплодотворения зигота превращается в ооспору с многослойной шиповатой оболочкой и запасом питательных веществ. После периода покоя ооспора делится мейозом и даёт начало новой колонии.

Встречаются представители, оболочка клеток которых в виде тонкого и нежного перипласта. Наиболее изученным родом является Дюналиелла (*Dunaliella*), виды которого обитают в солёных и солоноватых водоёмах. Тонкий перипласт позволяет клеткам изменять свою форму. Это типичные активные планктеры. Размножение в основном вегетативное, путём продольного деления клетки в подвижном состоянии. Известен также половой процесс в виде хологамии. В цикле развития также могут быть пальмеллоидные формы и цисты.

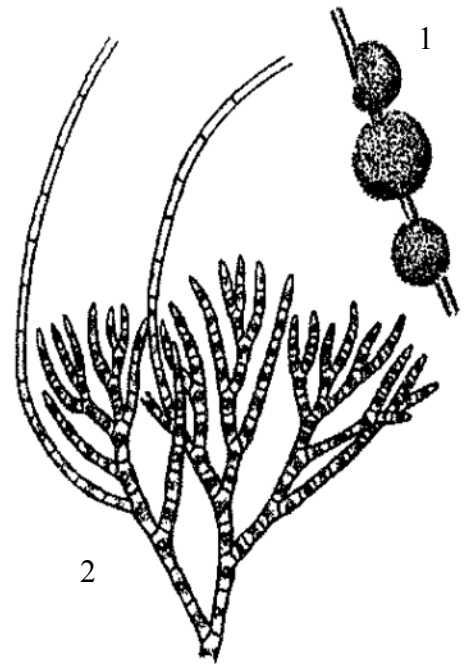


Рис. 190. *Chaetophora* sp.: 1 - внешний вид колонии; 2 - фрагмент таллома

### Порядок Хетофороподобные - *Chaetophorales*

Таллом нитчатый и гетеротрихальный, представленный системой вертикальных и горизонтальных разветвлённых нитей. Подавляющая часть видов является пресноводными обитателями.

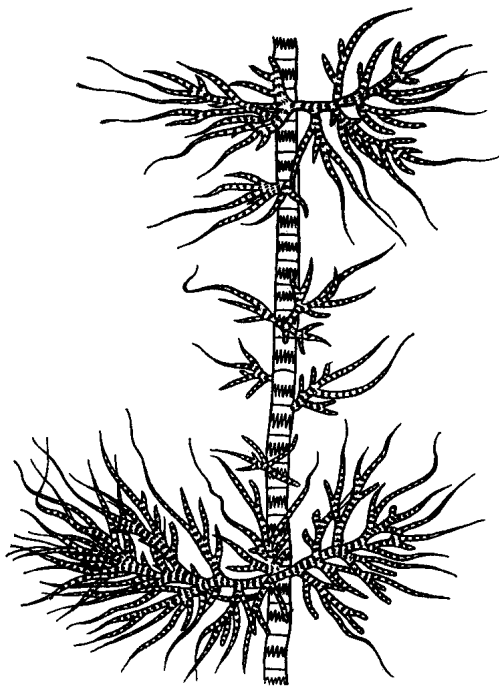


Рис. 191. *Draparnaldia* sp.

В пределах порядка стелющиеся и вертикальные нити не у всех одинаково развиты и есть группы видов с развитой вертикальной системой нитей и недоразвитой горизонтальной и наоборот. Цитокинез идёт с образованием клеточной пластинки, развивающейся от периферии к центру за счёт слияния везикул, производных аппарата Гольджи. В клеточной стенке присутствуют плазмодесмы. Во многих руководствах большинство представителей с нитчатым таллом помещено в порядок *Ulothricales*, а с разноритчатым - в порядок *Chaetophorales*. Однако ультраструктурные и молекулярные особенности выявили недостаточность такого подразделения.

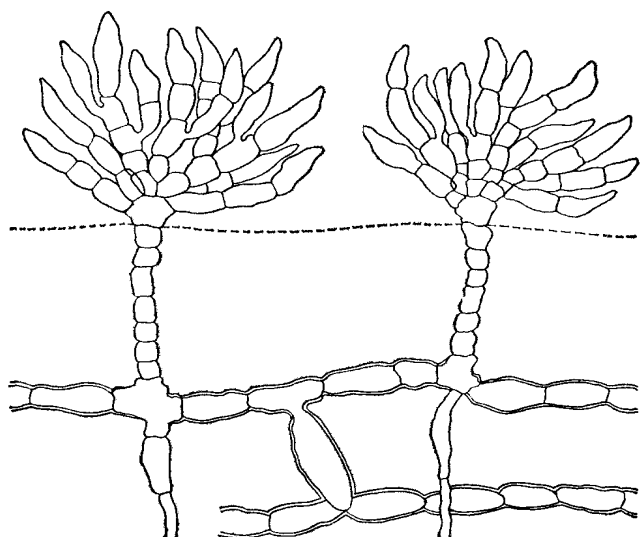


Рис. 192. *Fritschiella tuberosa*

Род Хетофора (*Chaetophora sp.*, рис. 190) имеет талломы, погружённые в общую слизистую оболочку, отчего могут принимать разную форму - шаровидную, полушаровидную, лопастную. Вертикальные нити ветвятся симподиально или моноподиально, однако из-за быстрого роста молодых боковых ветвей и перемещения их к вершине материнской клетки создается впечатление дихотомии. Нити заканчиваются бесцветными многоклеточными волосками.

Бесполое размножение четырёхжгутиковыми зооспорами и апланоспорами, возникающими в конечных клетках ветвей. При половом размножении образуются двужгутиковые гаметы. Встречается как эпифит в стоячих и проточных пресных чистых водах.

У видов рода Драпарнальдия (*Draparnaldia sp.*, рис. 191) стелящиеся нити практически отсутствуют, а вертикальные хорошо развиты. Таллом состоит из главной вертикальной оси, несущей главным образом опорную функцию, сложенной крупными клетками. От оси отходят мутовки боковых ветвей, образованных в основном мелкими клетками, выполняющими основную ассимиляционную функцию. Прикрепление к субстрату осуществляется редуцированной стелющейся структурой с многоклеточными ризоидами.

Одинаково сложно развитую систему горизонтальных и вертикальных нитей имеет Фричиелла клубненосная (*Fritschiella tuberosa*, рис. 192), обитающая по берегам водоёмов и являющаяся амфибией. Горизонтальная система нитей погружена во влажный субстрат, на ней возникают зооспорангии и гаметангии. Вертикальная система находится над поверхностью субстрата в воздушной среде и выполняет функцию ассимиляции. Цикл развития антитетический с изоморфной сменой генераций, половой процесс изогамный.

У эпифитных и эндофитных видов развита главным образом горизонтальная система нитей. Одни из них развивают на стелющихся нитях короткие вертикальные, оканчивающиеся волосками, как у Пилинии морской (*Pilinia maritima*, рис. 192). У других волоски образуются непосредственно на клетках

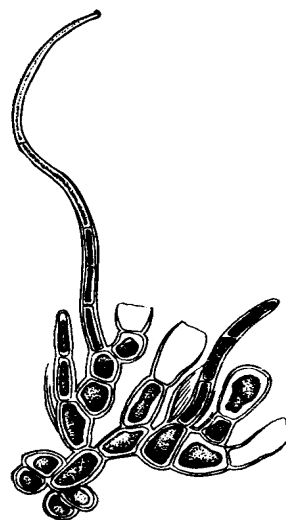


Рис. 192. *Pilinia maritima*

стелющихся нитей - Афанохета полихетовая (*Aphanochaete polychaete*, рис. 193).

### Порядок Эдогониеподобные - *Oedogoniales*

Порядок включает три рода и около 600 видов ветвящихся и неветвящихся нитчатых водорослей, у которых деление клеток идёт с образованием колпачков. Характерно наличие стефаноконтных жгутиковых стадий (зооспоры, андроспоры, сперматозоиды) и у некоторых видов карликового мужского гаметофита - наннандрия.

Наибольшее распространение имеют виды рода Эдогоний (*Oedogonium sp.*, рис. 194), встречающиеся в пресных водоёмах. Таллом имеет нитчатую структуру, прикрепляется к субстрату базальной клеткой. Нити сложены из цилиндрических клеток с гладкими или слегка волнистыми оболочками. Хроматофор состоит из узких продольных лент, соединённых между собой, с множеством пиреноидов.

Незадолго до деления клетки в её верхнем конце на внутренней стороне возникает утолщение в виде двух незамкнутых полуколец, опоясывающих клетку. После деления ядра образуется тонкая поперечная перегородка, соединяющаяся с боковой стенкой не сразу. Сначала валик разглаживается, его стенки вытягиваются, и образуется новый участок стенки - колпачок. Поперечная перегородка смещается вверх к основанию колпачка и срастается с боковой стенкой. Колпачок постепенно вырастает до размеров обычной клетки. Таким образом, из двух образовавшихся клеток нижняя одета материнской оболочкой, а верхняя - новой, лишь на её вершине находится часть старой оболочки в виде колпачка. По числу колпачков можно судить о числе делений клетки.

Бесполое размножение осуществляется при помощи стефаноконтных зооспор, несущих на верхнем конце венец коротких жгутиков. Они возникают по одной в каждой клетке и выходят наружу в результате разрыва оболочки в верхней части клетки.

Половой процесс оогамный. Его особенностью является образование на нитях андроспорангиев, в которых формируются андроспоры, и оогониев, формирующих яйцеклетки. Из каждого андроспорангия выходит по одной андроспоре, которая прикрепляется к оогонию, или к нижерасположенной клетке, и прорастает в мужской гаметофит, состоящий из нескольких мелких клеток. Апикальная клетка гаметофита является антеридием. Образующиеся в антеридиях сперматозоиды похожи на зооспоры, но меньших размеров. Они проникают в оогонии через специальные отверстия, после оплодотворения формируется ооспора, переходящая в состояние покоя, одевааясь при

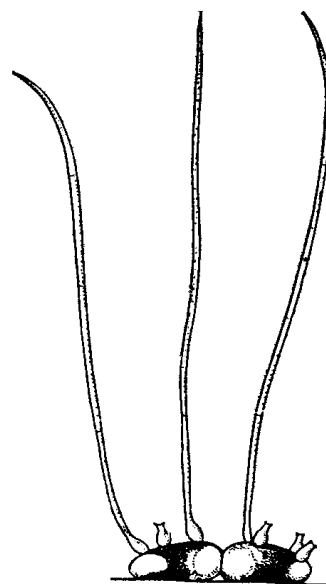


Рис. 193. *Aphanochaete polychaete*

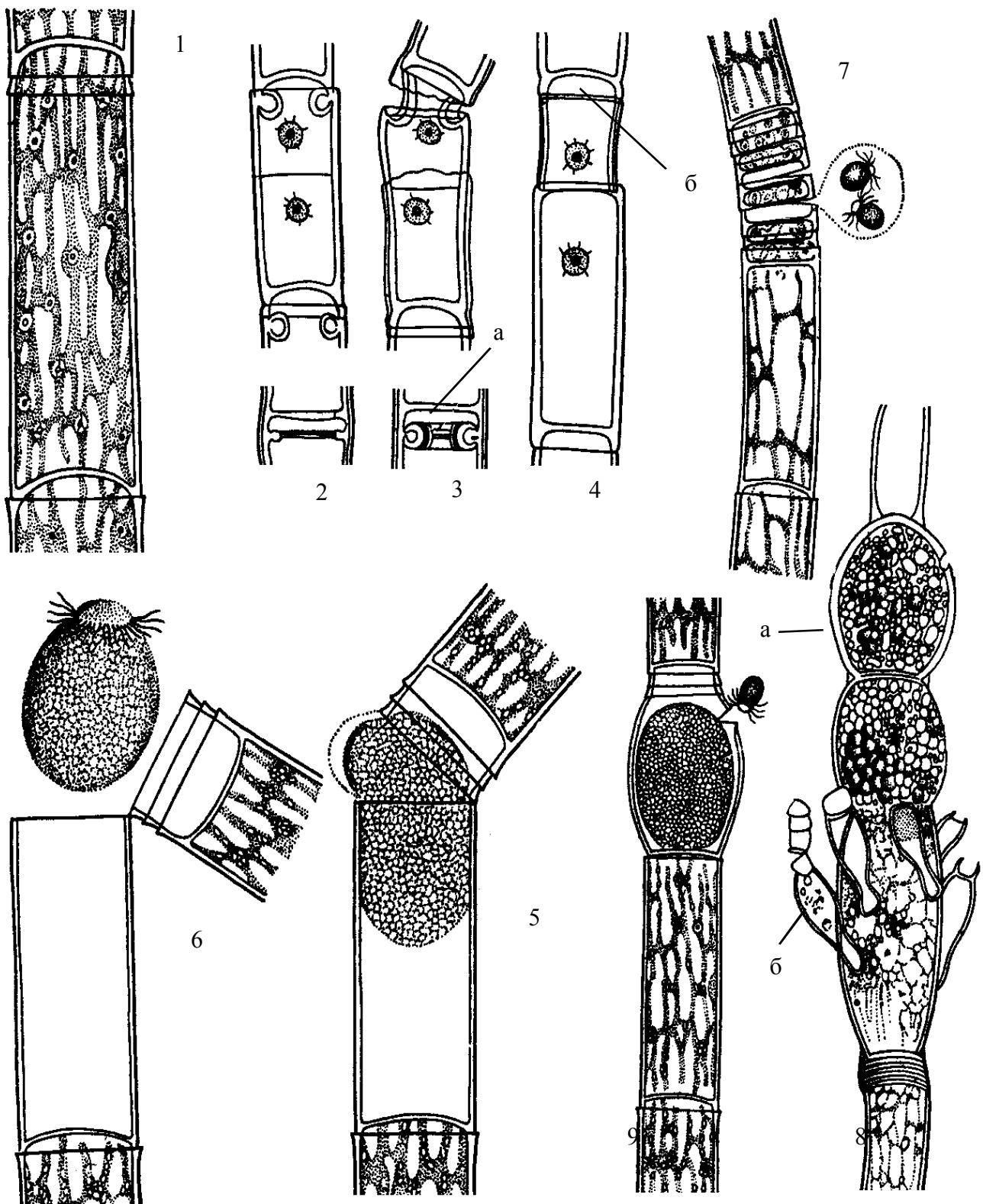


Рис. 194. *Oedogonium* sp. 1 - клетка; 2-4 - деление клетки с образованием валика (а) и колпачка (б); 5-6 - выход зооспоры; 7 - выход андроспор из андроспорангия; 8 - часть таллома с оогониями (а) и мужскими гаметофитами (б); 9 - оплодотворение яйцеклетки

этом толстой трёхслойной оболочкой и приобретая красно-бурую окраску. При прорастании ооспоры образуется 4 гаплоидные зооспоры, каждая из которых прорастает в новое растение.

Таким образом, в цикле развития Эдогониеподобных также существует дибионт, состоящий из нитчатого женского гаметофита, образующегося на нём недолговечного мужского гаметофита и одноклеточного спорофита в виде ооспоры.

*Chlorophyta* являются монофилетической группой, имеющей свои отличительные особенности. К ним относятся: наличие двухмембранных хроматофоров; хлорофиллы *a* и *b*, каратиноиды и крахмал, откладывающийся в хроматофоре. Монофилетичность всей группы Зелёных водорослей подтверждается геномным анализом. Этот анализ показывает, что все *Chlorophyta* s.l. делятся на две важнейшие группы: собственно Зелёные водоросли (*Chlorophyta* s. str.) и Харовые (*Charophyta*). Их филогенетические отношения приведены на рисунке 195. В пределах первой группы имеются четыре независимые эволюционные линии - классы Хлоровидные, Требуксиовидные, Ульвовидные и Празиновидные.

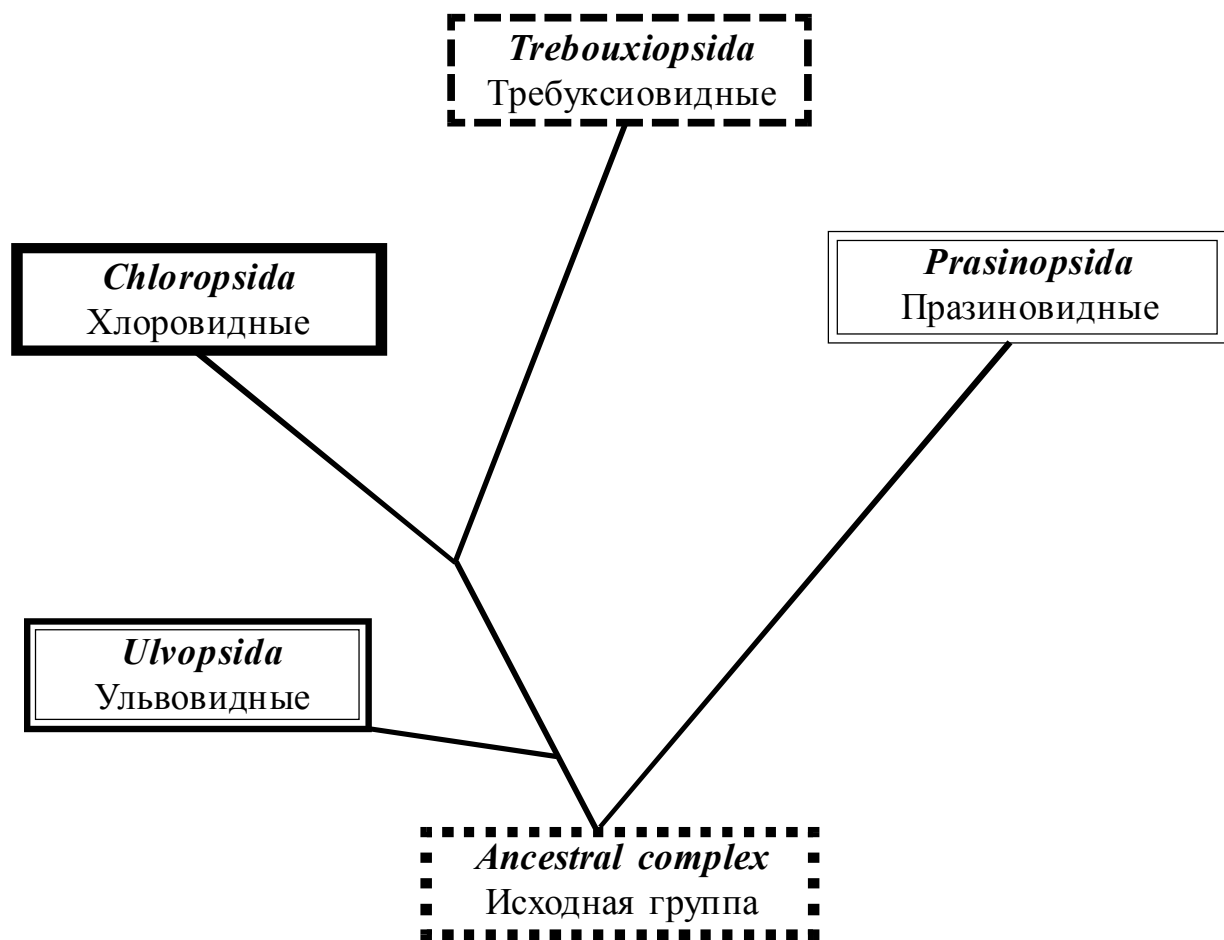


Рис. 195. Схема филогенетических отношения в отделе *Chlorophyta* s.str.

## ОТДЕЛ ХАРООБРАЗНЫЕ - *CHAROPHYTA*

Группа пресноводных зелёных водорослей, давшая начало высшим растениям. Для представителей отдела характерно: асимметричное расположение жгутиковых корешков (рис. 196); на жгутиках могут присутствовать органические чешуйки; открытый митоз; цитокinesis с образованием борозды деления и клеточной пластинки с фрагмопластом; у некоторых порядков имеются плазмодесмы; клеточная стенка содержит целлюлозу, которая синтезируется розеточным мембранным комплексом, близким к таковому у высших растений. Цикл развития гаплонтный с зиготической редукцией.

Отдел насчитывает шесть классов:

Класс Мезостигмовидные - *Mesostigmatopsida* (*Mesostigmatophyceae*)

Класс Хлорокибовидные - *Chlorokybopsida* (*Chlorokybophyceae*)

Класс Клебсормидиевидные - *Klebsormidiopsida* (*Klebsormidiophyceae*)

Класс Зигнемовидные - *Zygnematopsida* (*Zygnematophyceae*)

Класс Колеохетовидные - *Coleochaetopsida* (*Coleochaetophyceae*)

Класс Харовидные - *Charopsida* (*Charophyceae*)

### КЛАСС МЕЗОСТИГМОВИДНЫЕ - *MESOSTIGMATOPSIDA*

Пресноводные монадные водоросли, клетка которых покрыта органическими чешуйками. Класс включает один одноимённый порядок, представителей

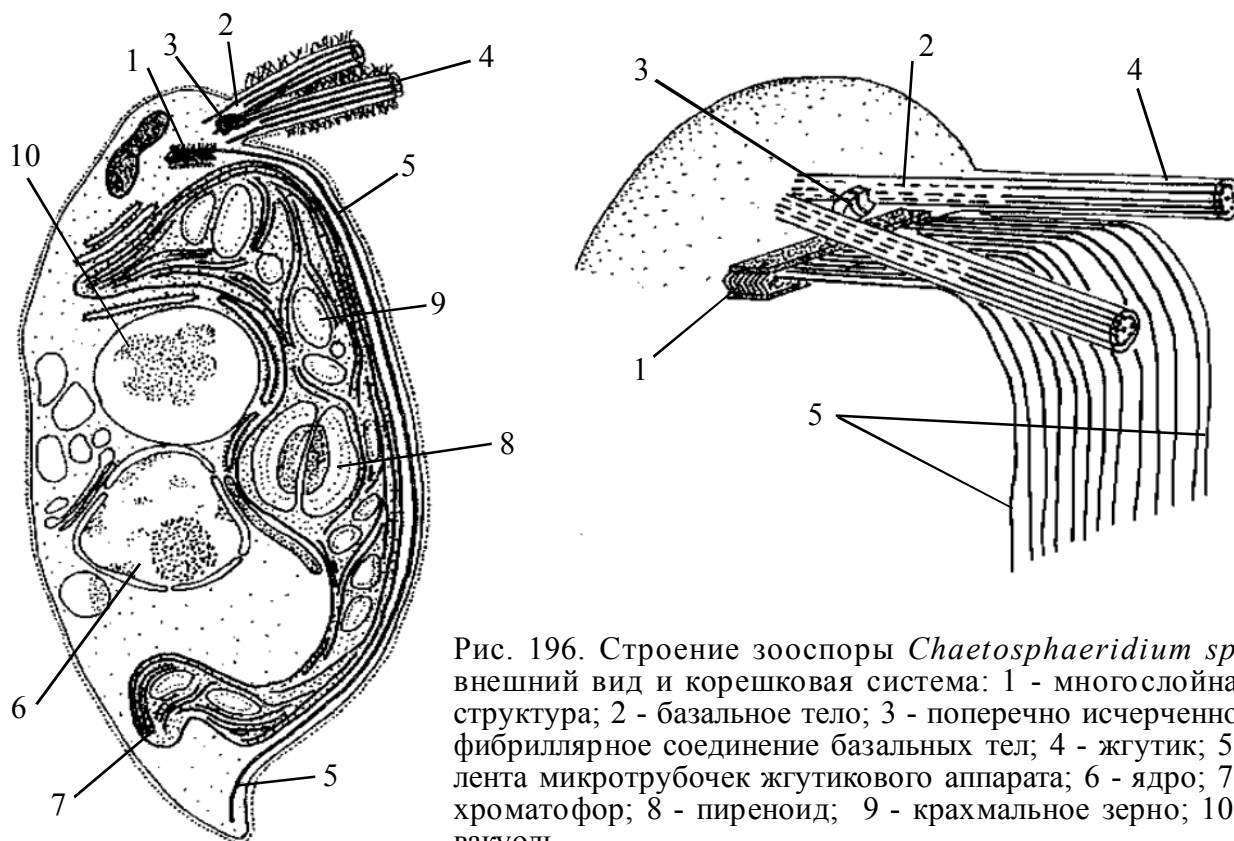


Рис. 196. Строение зооспоры *Chaetosphaeridium* sp., внешний вид и корешковая система: 1 - многослойная структура; 2 - базальное тело; 3 - поперечно исчерченное фибриллярное соединение базальных тел; 4 - жгутик; 5 - лента микротрубочек жгутикового аппарата; 6 - ядро; 7 - хроматофор; 8 - пиреноид; 9 - крахмальное зерно; 10 - вакуоль



которого ранее относили к Празиофициевидным, от которых они отличаются формой клетки, своеобразными чешуйками, строением корешковой системы. Клетка видов рода Мезостигма (*Mesostigma* sp., рис. 197) имеет дисковидную форму. Жгутики выходят из впячивания, расположенного в центре клетки на плоской стороне. Базальные тела жгутиков связаны фибриллярными соединениями, как у других Зелёных водорослей. От каждого базального тела отходит по одному корешку, состоящему из 5-7 микротрубочек. Проксимальная часть каждого корешка - многослойная структура. Жгутики покрыты тремя слоями чешуек. В клетке расположен единственный пластинчатый хроматофор, содержащий несколько пиреноидов. Стигма состоит из двух или трёх слоёв глобул и лежит в хроматофоре. Это единственный случай нахождения стигмы у представителей отдела. Между хроматофором и базальными телами жгутиков располагается крупная пероксисома. Размножение путём деления клетки пополам.

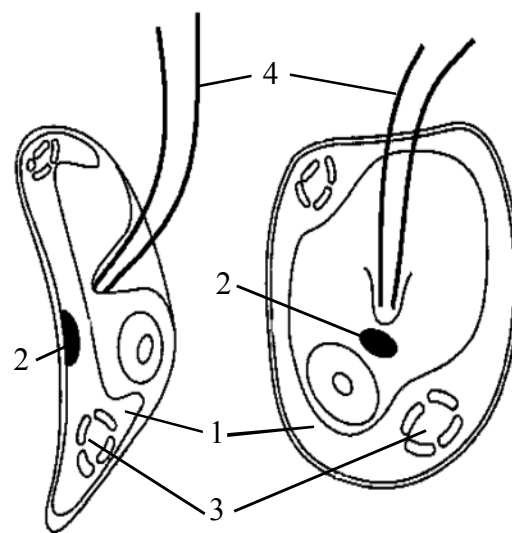


Рис. 197. *Mesostigma* sp.: 1 - хроматофор; 2 - стигма; 3 - пиреноид; 4 - жгутик

### КЛАСС ХЛОРОКИБОВИДНЫЕ - *CHLOROKYBOPSIDA*

Класс монотипный, содержит один порядок и один род - Хлорокибус (*Chlorokybus atmophyticus*, рис. 198), виды которого распространены в пресных водах и наземных местообитаниях, имеют сарциноидные талломы, состоящие из групп округлых или эллипсоидных клеток, покрытых толстым слоем слизи. Имеется пероксисома, связанная с базальными телами жгутиков. При бесполом

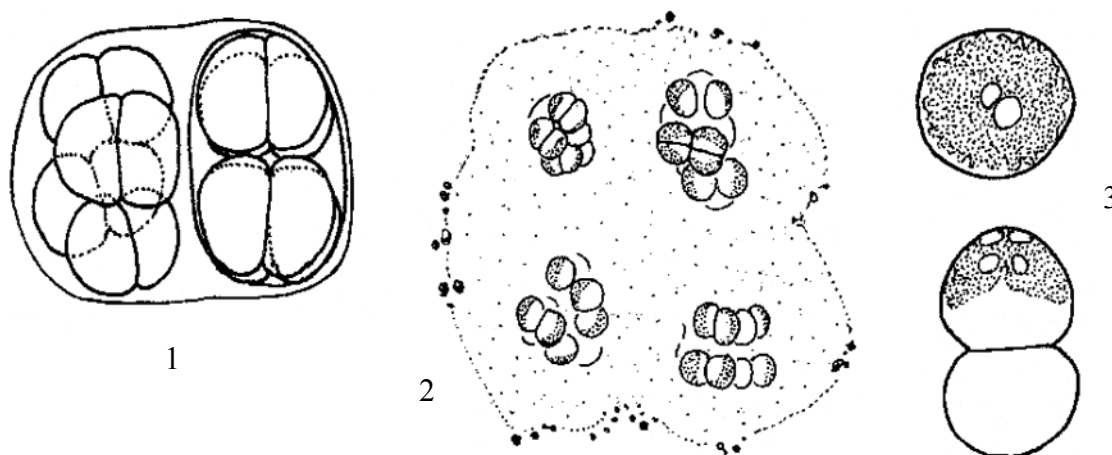


Рис. 198. *Chlorokybus atmophyticus*: 1 - сарциноидные пакеты клеток; 2 - слизистая колония, содержащая пакеты клеток; 3 - отдельные клетки

размножении в клетках формируются по одной двужгутиковой зооспоре, которая освобождается после разрушения оболочки материнской клетки. Отличительной особенностью являются латеральные жгутики. Тело и жгутики зооспор покрыты плоскими чешуйками, жгутики покрыты волосками. Имеется единственная многослойная структура, связанная с одним корешком, который состоит из 10-11 микротрубочек. После периода плавания зооспоры округляются, втягивают жгутик и вырабатывают клеточную стенку. Митоз открытый, с центриолями. Половое размножение неизвестно.

### КЛАСС КЛЕБСОРМИДИЕВИДНЫЕ - *KLEBSORMIDIOPSIDA*

Также монотипный таксон, включающий один порядок, объединяющий неветвящиеся нитчатые формы, между клетками которых отсутствуют плазмодесмы. При бесполом размножении в клетках формируется по одной зооспоре с латеральными жгутиками. Корешковая система асимметричная, имеется многослойная структура. Зооспоры голые, освобождаются через пору в клеточной стенке, у них отсутствует стигма. Тело зооспоры покрыто чешуйками, на жгутиках нет ни чешуек, ни волосков.

Виды рода Клебсормидиум (*Klebsormidium sp.*, рис. 199) имеют таллом в виде неветвящихся неприкрепленных нитей, близких по внешнему виду к Улотриксоподобным. Нити легко распадаются на отдельные фрагменты,

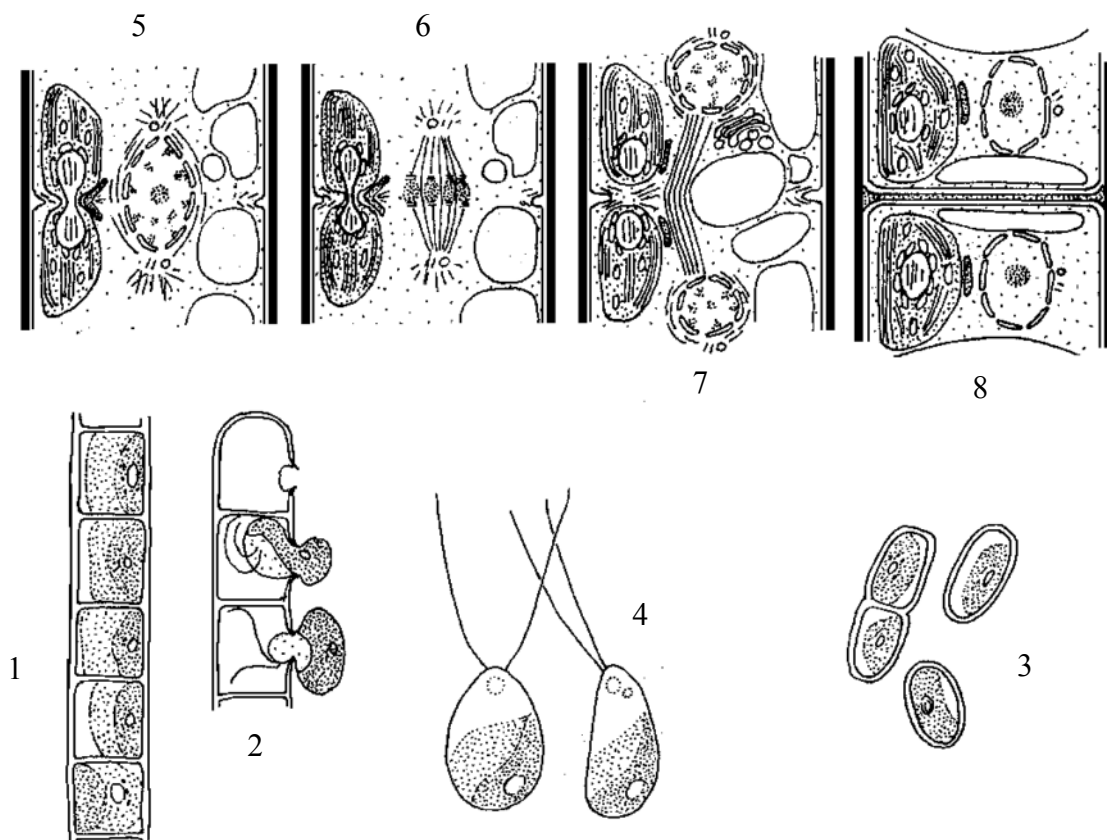


Рис. 199. *Klebsordinium sp.*: 1 - внешний вид нити; 2 - выход зооспор; 3 - фрагментация нити на отдельные клетки; 4 - зооспоры; 5-8 - митоз и цитокinesis.

состоящие из одной или нескольких клеток. Хроматофор пластинчатый, постенный, с одним пиреноидом. В клетках по одной крупной пероксисоме, прижатой к хроматофору, а не к базальным телам жгутиков. Митоз открытый, с центриолями, расположенными на полюсах веретена. Цитокинез идёт за счёт впячивания мембраны. Размножение вегетативное, бесполое при помощи зооспор и апланоспор, половое (известна гетерогамия). Клебсормидиум встречается в пресных стоячих и проточных водах, в наземных местообитаниях - на коре деревьев, на почве, в почве.

## КЛАСС ЗИГНЕМОВИДНЫЕ - *ZIGNEMATOPSIDA*

Класс объединяет одноклеточные или нитчатые водоросли, характеризующиеся полным отсутствием подвижных стадий в цикле развития и особым типом полового процесса - конъюгацией, во время которого гамет не образуется и происходит слияние содержимого двух вегетативных клеток. Митоз идёт без центриолей, ядерная оболочка исчезает в анафазе. При цитокинезе образуется примитивный фрагмопласт, перегородка образуется путём впячивания плазмалеммы, без плазмодесм.

Делится на 4 порядка: Мезотениеподобные (*Mesotaeniales*), Гонатозигоподобные (*Gonatozygales*), Зигнемоподобные (*Zygnematales*) и Десмидиеподобные (*Desmidiiales*).

### Порядок Мезотениеподобные - *Mesotaeniales*

Одноклеточные коккоидные формы. Клетки вытянутые, с закруглёнными концами, в поперечном сечении округлые, без перетяжек посередине. Оболочка клетки гладкая, без пор, со слизистой обёрткой. Хроматофоры отличаются большим разнообразием: плоские, с рёбрами, радиальными выростами, лопастные, звёздчатые, лентовидные и др.

Виды рода Нетриум (*Netrium sp.*, рис. 200) имеют крупные клетки до 575 мкм длины, размножающиеся путём деления поперечной перегородкой пополам. При конъюгации происходит сближение клеток и выработка общей слизи. На боковых поверхностях расположенных параллельно клеток появляются конъюгационные выросты, растущие навстречу друг другу. В месте их соприкосновения оболочки клеток растворяются, и образуется конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты обеих клеток и образуется зигота. Она одевается

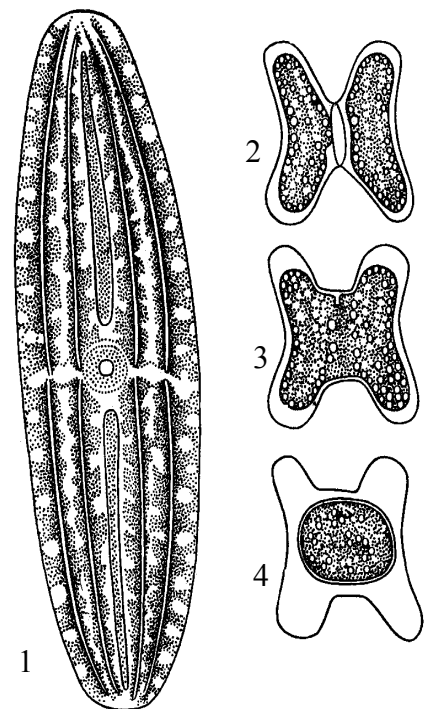


Рис. 200. *Netrium sp.*: 1 - внешний вид; 2-4 - последовательные стадии конъюгации

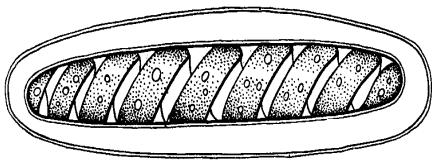


Рис. 201. *Spirotaenia sp.*

толстой многослойной оболочкой и переходит в состояние покоя. С наступлением благоприятных условий ядро делится редуционно, образуя четыре ядра, каждое из которых прорастает в новую клетку.

У видов рода Спиротения (*Spirotaenia sp.*, рис. 201) процесс конъюгации более сложный. Содержимое каждой из двух конъюгирующих клеток разделяется на две части и формируются две округлые гаметы. После этого оболочки клеток расплываются и гаметы разных клеток попарно сливаются. В результате получают две зиготы, погружённые в слизистый футляр. При прорастании зигот образуется четыре, реже два проростка.

### Порядок Гонатозигоподобные - *Gonatozygales*

Обладают переходным типом таллома от одноклеточного к нитчатому. Клетки цилиндрические, длина их в 10-40 раз превышает ширину и достигает 1 мм, соединены в хрупкие нити. При малейшем прикосновении нить распадается на отдельные клетки, так как связь между клетками очень слабая и обусловлена лишь незначительным смыканием слегка вздутых концов.

Виды рода Гонатозигон (*Gonatozygon*), рис. 202 обитают в планктоне торфяных водоёмов и сфагновых болот. Клетки обладают способностью откладывать железо в клеточных оболочках, особенно на концах клетки. Иногда наблюдается развитие конечных вакуолей, содержащих кристаллы гипса. Хроматофоры в виде извилистой пластинки с правильным центральным рядом пиреноидов. Ядро занимает центральное положение.

Конъюгация происходит между двумя клетками после распада нити. Конъюгационный канал очень короткий, он быстро набухает и образовавшаяся зигота кажется прикреплённой к обоим конъюгирующим клеткам. Она имеет правильную шаровидную форму и покрыта толстой оболочкой. При прорастании зиготы происходит редуционное деление, при этом три ядра редуцируются. Таким образом, из зиготы формируется один проросток.

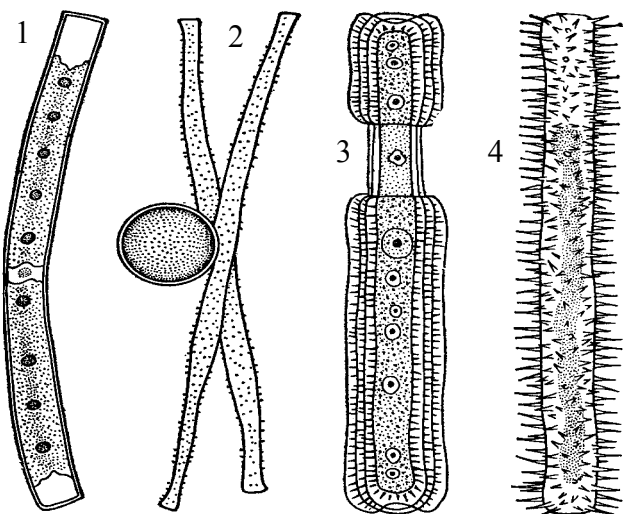
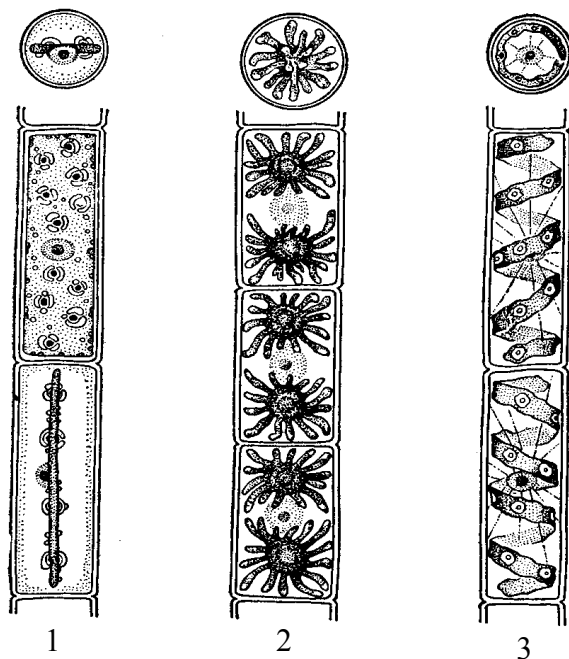


Рис. 202. Виды рода Гонатозигон: 1 - *Gonatozygon kinhanii*, вегетативная клетка; 2 - *G. brebissonii*, конъюгация; 3 - *G. monotaenium*, сегментированность оболочки; 4 - *G. aculeatum*, шиповатость оболочки

### Порядок Зигнемоподобные - *Zygnematales*

Объединяемые в порядок водоросли имеют нитчатый свободноплавающий таллом. Образуют на поверхности водоёмов большие скопления - "тину". Каждая

Рис. 203. Участки таллома Зигнемоподобных: 1 - *Mougeotia sp.*; 2 - *Zygnema sp.*; 3 - *Spirogyra sp.*



нить сложена из ряда цилиндрических одноядерных клеток, плотно примыкающих друг к другу. Вся нить покрыта слизистым чехлом.

Хроматофоры трёх типов. У видов рода Мужоция (*Mougeotia sp.*, рис. 203,1) хроматофор в виде плоской пластинки с несколькими пиреноидами, способной в зависимости от степени освещённости поворачиваться к лучам света под различными углами. Хроматофоры видов рода Зигнема (*Zygnema sp.*, рис. 203,2) звёздчатые, каждый с крупным центральным пиреноидом. Лентовидные хроматофоры, расположенные спирально в постенном слое цитоплазмы наблюдаются у Спирогиры (*Spirogyra sp.*, рис. 203,3). Ядро занимает центральное положение. Любая клетка нити способна к росту и делению.

Вегетативное размножение осуществляется благодаря разрыву нити на отдельные фрагменты. Наиболее обычна лестничная конъюгация, при которой нити располагаются параллельно друг другу и покрываются общей слизью. Противолежащие клетки образуют выросты, которые соприкасаются и срастаются концами. Удлиняясь, выросты раздвигают нити, и возникает фигура в виде лестницы (рис. 204). Стенки выростов в месте соприкосновения растворяются и образуется конъюгационный канал. Протопласт сжимается за счёт появления пульсирующих вакуолей, при помощи которых жидкость из центральной вакуоли выпрыскивается в пространство между клеточной стенкой и протопластом. Сжавшийся протопласт из одной клетки перетекает в другую, где происходит их слияние и образование зиготы. Появление сократительных вакуолей и отставание протопласта от стенок наблюдается и в воспринимающей клетке, но значительно позднее, чем в отдающей.

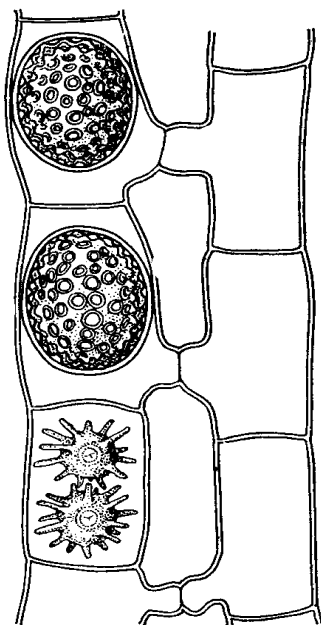


Рис. 204. Конъюгация у Зигнемы

У Мужоции и некоторых видов Зигнемы слияние протопластов происходит в конъюгационном канале, который при этом расширяется в центральной части.

Помимо лестничной иногда наблюдается боковая конъюгация, когда конъюгационный канал возникает между соседними клетками одной и той же нити (рис. 205,1).

Образовавшаяся в результате слияния протопластов

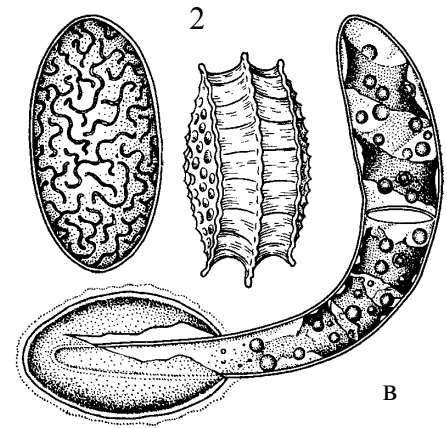
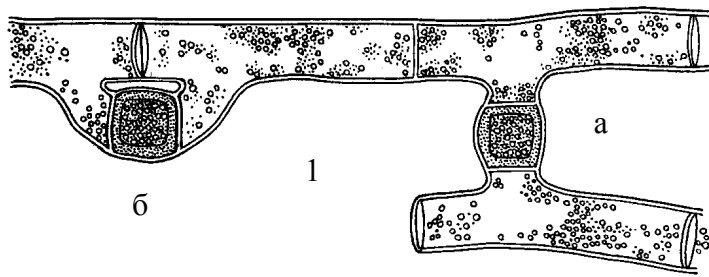


Рис. 205. 1 - конюгация у Мужоции: а - лестничная; б - боковая; 2 - зиготы Зигнемоподобных; в - прорастающая зигота Спирогиры

зигота округляется, одевается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. Ядра сливаются незадолго перед её прорастанием, первое деление зиготы редукционное, причём из четырёх гаплоидных ядер остаётся жизнеспособным только одно и развивается только один проросток (рис. 205,2).

### Порядок Десмидиеподобные - *Desmidiiales*

Крупный таксон, насчитывающий несколько тысяч видов, включает одноклеточные, реже колониальные нитчатые формы, клетки которых состоят их двух симметричных половинок - полуклеток, имеющих самую разнообразную форму. Клетка имеет три плоскости симметрии, её внешний вид зависит от того, с какой стороны её рассматривать. Различают вид спереди, сбоку и сверху. У большинства видов в пересечении плоскостей симметрии клетки имеется более

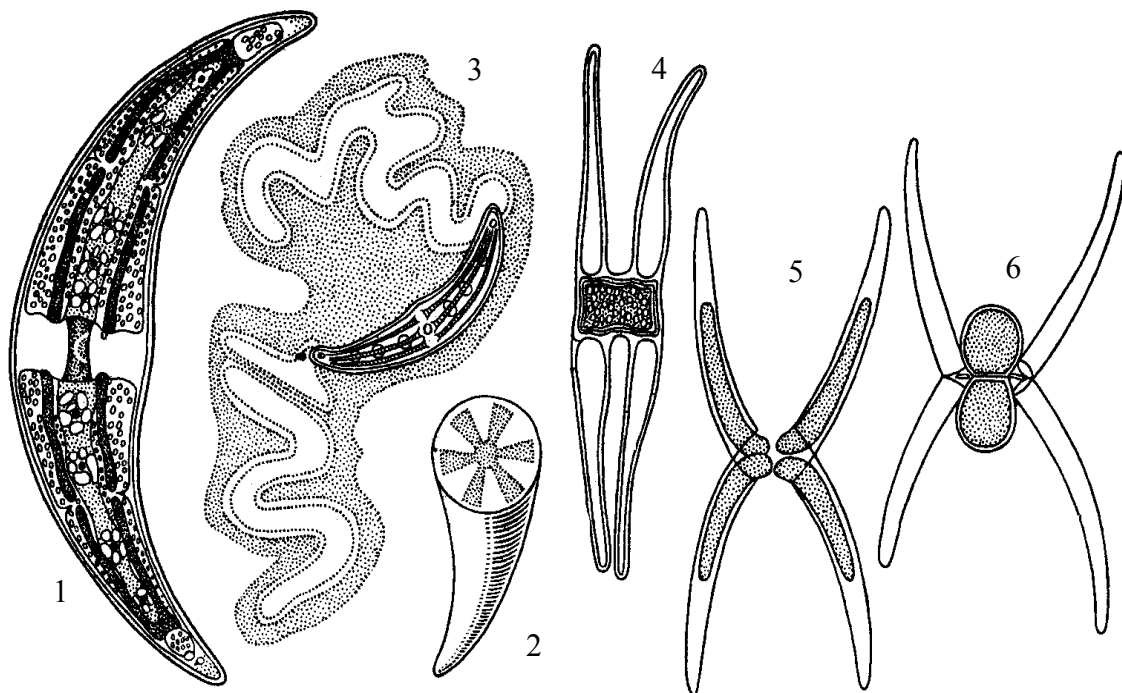


Рис. 206. *Closterium* sp.: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез клетки; 3 - выделение слизи на концах клетки; 4 - конюгация; 5-6 - конюгация с образованием двойной зиготы

или менее заметная перетяжка. У некоторых видов перетяжки нет, например, у Клостериума (*Closterium sp.*, рис. 206). Благодаря своеобразному способу деления, одна полуклетка старше другой.

Оболочка клеток слоистая, состоит из трёх слоёв, средний и внутренний из которых являются целлюлозными, состоят из микрофибрилл, перекрещивающихся друг с другом. Природа наружного слоя ещё не установлена, но он является непроницаемым. В оболочке имеются поры, через которые внутреннее содержимое сообщается с внешней средой, через них выделяется экскреторная слизь, постоянно окружающая клетку, удаляются из клетки продукты жизнедеятельности, а также поступают питательные вещества из внешней среды. Структура оболочки может быть усложнена различными выростами - выпуклостями, буграми, шипами и др., являющимися важными систематическими признаками. Внешний слой часто пропитывается соединениями железа, что придаёт клеткам ржавый цвет.

Водоросли обладают способностью передвигаться при помощи слизи, выделяемой через поры. При этом один конец клетки временно прикрепляется к субстрату, а другой выполняет ритмические колебательные движения под углом 180 градусов. Через некоторое время свободный конец прикрепляется к субстрату, а колебательные движения осуществляет второй конец. Так, прикрепляясь то одним, то другим концом, клетка передвигается.

Ядро в клетке занимает центральное положение в области перешейка, соединяющего две полуклетки. Хроматофоры у большинства видов осевые, по одному в каждой половинке. Они состоят из центральной части, где располагаются пиреноиды, от которой по радиусам расходятся пластинки или отростки. Реже хроматофоры постенные. У некоторых видов на концах клетки имеются терминальные вакуоли, содержащие кристаллы гипса.

Вегетативное размножение начинается с деления ядра клетки, расходящихся к центрам полуклеток. После этого в середине перешейка образуется перегородка, плотно примыкающая краями к внутреннему слою оболочки. Затем область перешейка вытягивается и две полуклетки отодвигаются друг от друга, недостающая половинка достраивается заново, достигая размеров исходной. Также делятся и хроматофоры, один из них переходит в новую полуклетку (рис. 207).

При конъюгации клетки сближаются и одеваются общей слизистой оболочкой, причём у многих видов половинки клеток расходятся, освобождая протопласты, которые сливаются друг с другом. Наблюдается также предварительное деление протопласта на две гаметы, в

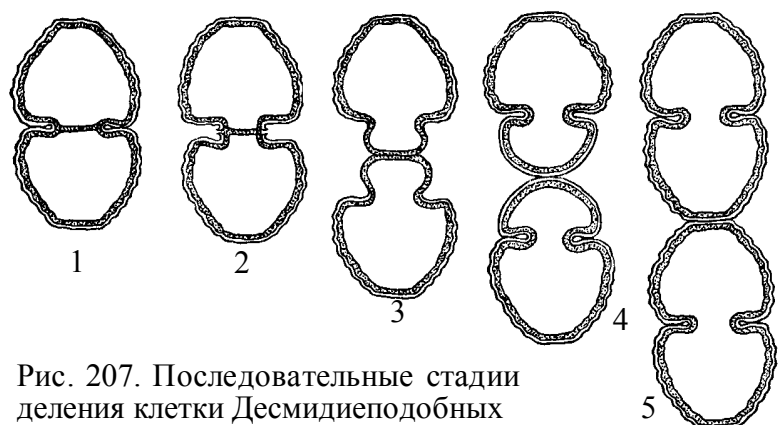


Рис. 207. Последовательные стадии деления клетки Десмидиеподобных

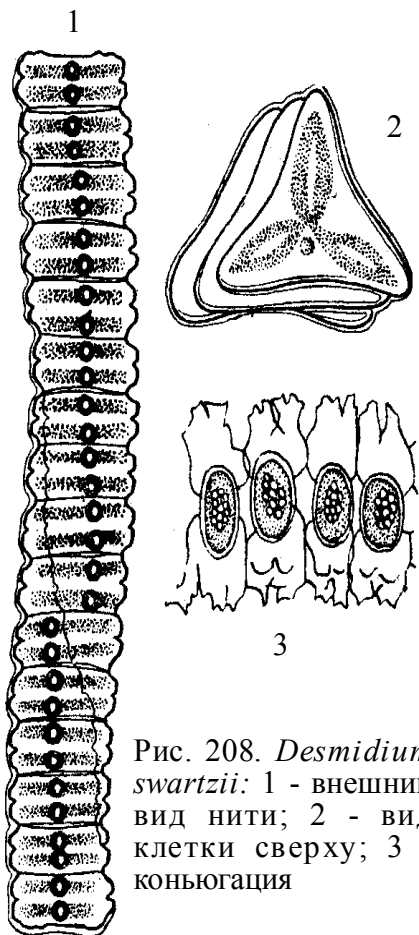


Рис. 208. *Desmidium swartzii*: 1 - внешний вид нити; 2 - вид клетки сверху; 3 - конъюгация

этом случае образуется две зиготы. У Клостериума (*Closterium sp.*, рис. 206) в области симметрии каждой клетки образуется конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты конъюгирующих клеток. Зрелые зиготы одеты трёхслойной оболочкой. При прорастании зиготы происходит редукционное деление ядра и из четырёх ядер два остаются жизнеспособными и образуется два проростка.

У некоторых видов клетки после деления не расходятся, а остаются плотно соединёнными, как, например, у видов рода Десмидиум (*Desmidium swartzii*, рис. 208). Нити обычно скручены по спирали и одеты слизистым чехлом. В большинстве случаев у нитчатых форм при конъюгации нить распадается на отдельные клетки.

Десмидиеподобные обитают в пресных водоёмах, обычно мелких и открытых. Огромное их разнообразие отмечено в сфагновых болотах. Большинство из них бентосные организмы, хотя

встречаются и планктонные.

Эволюционно более примитивными являются Мезотениеподобные, от которых берут начало две линии развития: одна к Гонатозигоподобным и Зигнемоподобным, другая - к Десмидиеподобным. В первой линии прослеживается тенденция формирования из одноклеточного нитчатого таллома. Самыми примитивными среди Десмидиеподобных являются представители, характеризующиеся цилиндрической, радиально симметричной клеткой, без

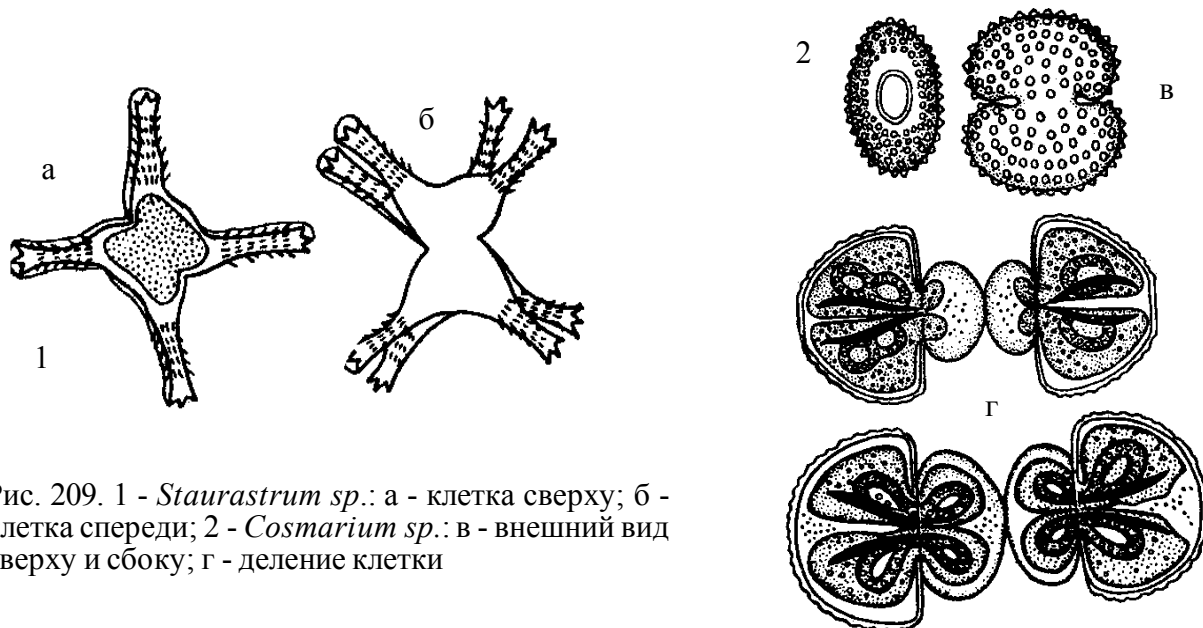


Рис. 209. 1 - *Staurastrum sp.*: а - клетка сверху; б - клетка спереди; 2 - *Cosmarium sp.*: в - внешний вид сверху и сбоку; г - деление клетки



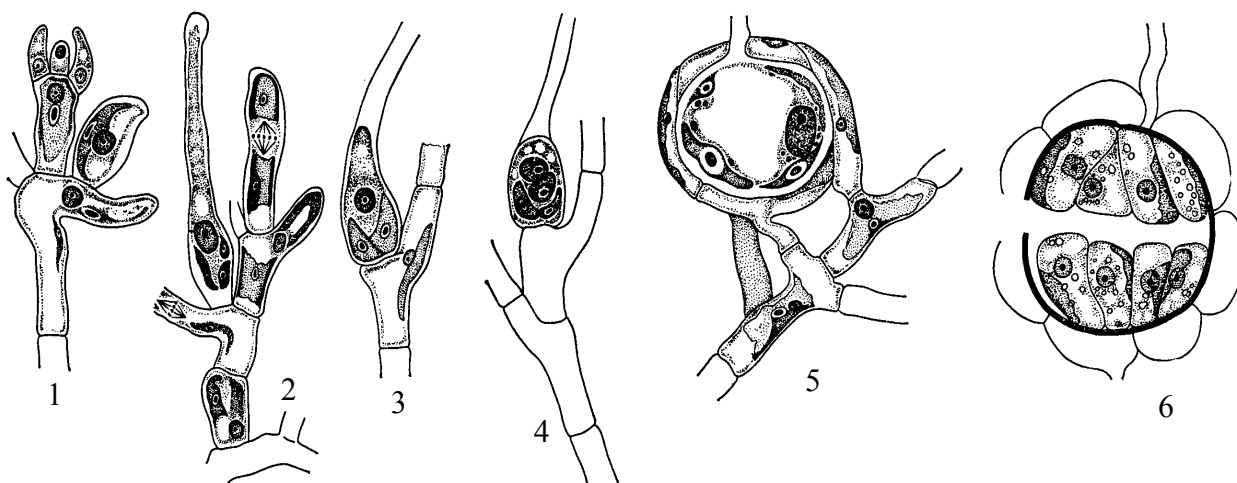


Рис. 210. *Coleochaete sp.* 1 - начальная стадия развития антеридия и оогония; 2-3 - зрелый оогоний; 4 - оогоний после оплодотворения; 5 - образование обвёртки вокруг оплодотворённого оогония; 6 - прорастающая ооспора

срединной перетяжки. Эволюция шла по пути появления трёх плоскостей симметрии и перетяжки, образованию различных скульптурных выростов оболочки, совершенствования порового аппарата, структуры и разнообразия хроматофоров. До настоящего времени систематика Десмидиеподобных окончательно не разработана, существуют искусственные полиморфные роды, например, Космариум (*Cosmarium sp.*, рис. 209,2) - около 2000 видов и Стаураструм (*Staurastrum sp.*, рис. 209,1) - около 1500 видов.

### КЛАСС КОЛЕОХЕТОВИДНЫЕ - *COLEOCHAETOPSIDA*

Монотипный таксон, содержащий один одноимённый порядок. Таллом представлен ветвящимися нитями, клетки соединены плазмодесмами. Нити могут заканчиваться бесцветными волосками, длина которых может превышать диаметр клеток в 100 раз. Подвижные клетки покрыты чешуйками. Митоз открытый, с центриолями. Цитокинез с фрагмопластом. Половой процесс оогамный.

Эта группа имеет много общих признаков с высшими растениями, на что указывают: сравнение последовательности генов; асимметричные подвижные клетки, покрытые чешуйками; микротрубочковые корешки, один широкий из многочисленных микротрубочек, другой узкий из трёх микротрубочек; многослойная структура; фрагмопласт.

Род Колеохете (*Coleochaete sp.*, рис. 210) имеет таллом в виде плоского псевдопаренхиматозного диска, сформированного ветвящимися нитями. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами, образующимися по одной в клетке. Половой процесс - оогамия. Антеридии развиваются на концах ветвей и содержат по одному сперматозоиду. Оогоний формируются из одноклеточных ветвей. Нижняя утолщенная часть такой ветви становится оогонием, а вытянутая верхняя часть - трихогиной. Зигота после оплодотворения остается в оогонии, образует толстую оболочку и увеличивается

в размерах. Одновременно соседние нити дают выросты в ее сторону и образуют вокруг псевдопаренхиматическую кору. Возникшее образование иногда называют спермокарпом. После периода покоя в зиготе происходит мейотическое деление ядра и содержимое делится на 8-32 клетки. В каждой из них образуется по одной двужгутиковой зооспоре, дающей начало новому слоевищу. Клетки таллома всегда гаплоидны, диплоидна только зигота.

Такой цикл развития представляет большой интерес с точки зрения эволюции этого процесса, поскольку происходит образование примитивного дибрионта - на гаплоидных гаметофитах развиваются диплоидные спорофиты, в которых происходит мейоз.

Колеохете встречается эпифитно на поверхности различных субстратов в пресных водоёмах. Есть эндофитные виды, обитающие внутри оболочек клеток некоторых Харовых водорослей.

### КЛАСС ХАРОВИДНЫЕ - *CHAROPSIDA*

Насчитывает около 300 видов, распространённых по всему земному шару в пресноводных водоёмах, особенно с жёсткой известковой водой. Отличительной особенностью является таллом, имеющий усложнённое гетеротрихальное строение, переходное к тканевому.

Внешне таллом похож на побеги хвощей, состоит из узлов и междоузлий. Высота растений от 20 см до 1 метра, прикрепление к субстрату при помощи

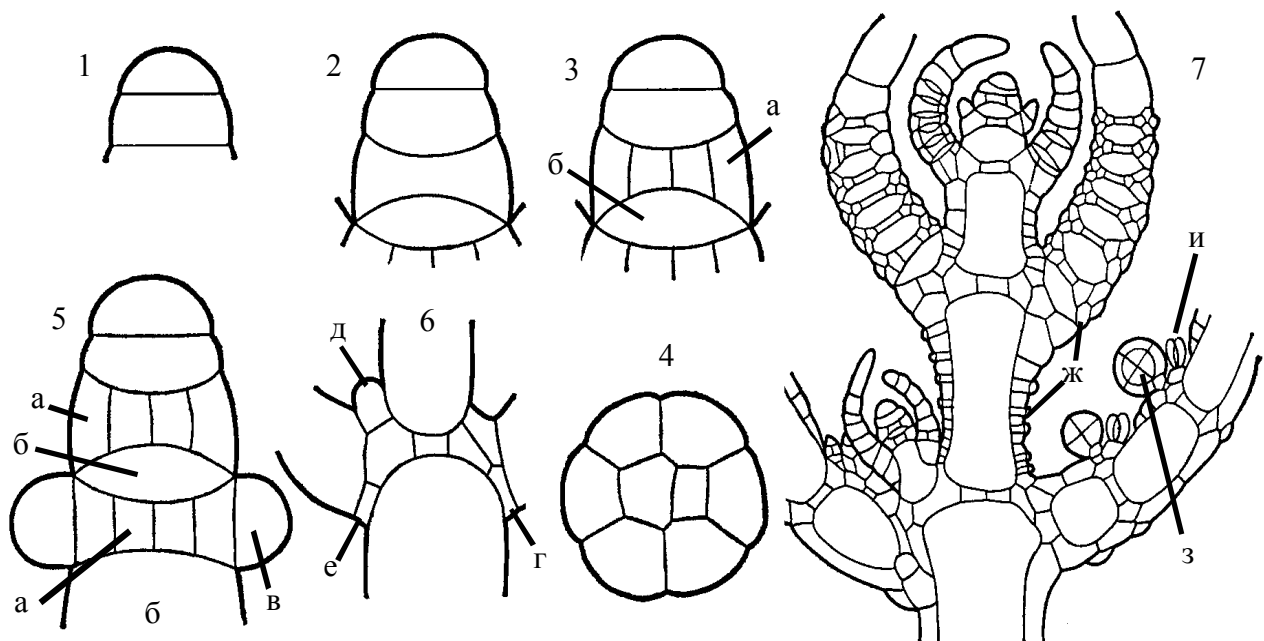


Рис. 211. Схема строения конуса нарастания и таллома Хары: 1 - двухклеточная стадия; 2 - четырёхклеточная стадия; 3 - начало формирования стеблевого узла и междоузлия; 4 - узел в поперечном разрезе; 5 - начальная стадия образования листьев из периферических клеток узла; 6 - стеблевой узел и листовые базальные узлы; 7 - часть стебля с четырьмя мутовками (а - узел; б - междоузлие; в - начальные листовые бугорки; г - базальный листовой узел; д - начальный бугорок боковой ветви стебля; е - клетки, образующие прилистники; ж - клетки стеблевой и листовой коры; з - антеридии; и - оогонии)

ризоидов. Вертикальные части таллома условно называют "стеблями", отчленяющиеся от них боковые части - "листьями".

Таллом Харовидных обладает верхушечным ростом. Самая верхняя клетка имеет плоско-выпуклую форму, делящуюся всегда поперечной перегородкой на две клетки, из которых верхняя остаётся плоско-выпуклой, а нижняя становится цилиндрической. При следующем делении этих двух клеток горизонтальными перегородками возникает комплекс из четырёх клеток, расположенных друг за другом - конус нарастания, две нижние клетки которого имеют разную форму - двояковогнутую, которая формирует узел, и двояковыпуклую, образующую междоузлие. Деление узловой клетки происходит вертикальными перегородками, при этом образуются две клетки в центре и несколько клеток по периферии. В дальнейшем центральные клетки уже не делятся, а периферические дают начало листьям, боковым побегам, прилистникам и коре. Клетка междоузлия не делится, а растёт за счёт увеличения размеров и становится многоядерной (рис. 211).

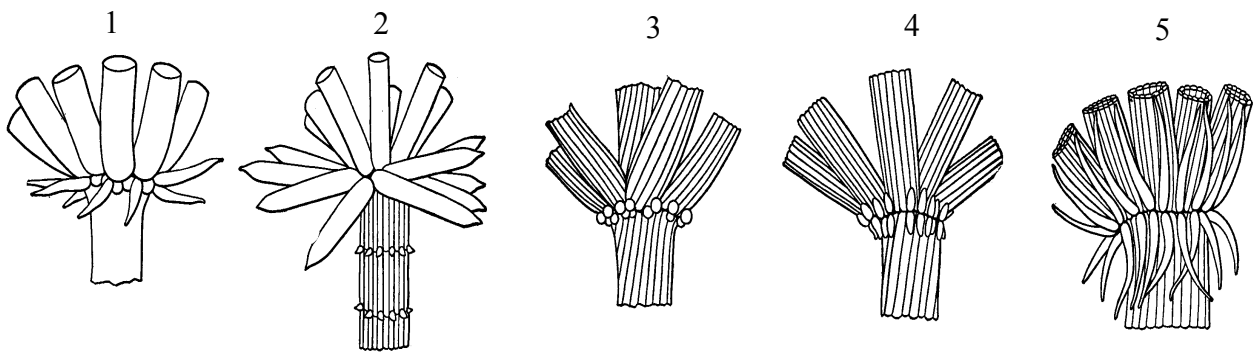


Рис. 212. Прилистники разных видов Хары: 1 - однократный однорядный венчик *Chara braunii*; 2 - двукратный однорядный венчик *Ch. gymnopitidis*; 3-5 - двукратные двурядные венчики *Ch. fragilis*, *Ch. vulgaris* и *Ch. hispida*

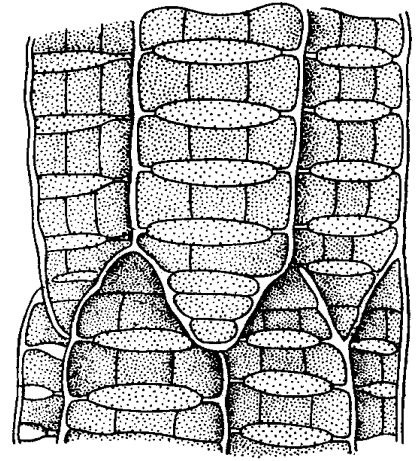
Из каждой периферической клетки узла возникает по одному листу, растущих так же, как и стебель, состоящих из узлов и междоузлий, лишь один или несколько конечных сегментов лишены узлов. Из периферических клеток узлов листьев образуются органы полового размножения - оогонии и антеридии. Базальный узел листа выполняет несколько функций - формирует боковые ветви, прилистники и кору.

Прилистники образуют венчик при основании листьев и возникают из двух боковых клеток базального узла каждого листа. В зависимости от количества делений этих клеток могут возникать разные варианты строения прилистников. Если делению подвергается только одна из этих двух клеток, а деление второй клетки подавлено, то на каждый лист образуется по одному прилистнику и возникает однократный венчик. Если развиваются обе клетки, венчик становится двукратным. Чаще всего наблюдается двукратный двурядный венчик, когда каждая начальная клетка делится дважды и развивается ещё второй нижний ряд прилистников (рис. 212).

Кора стебля построена из полос клеток, расположенных параллельными рядами вдоль междоузлия. Эти полосы бывают двух типов первичные и

Рис. 213. Линия смыкания однополосной коры

вторичные. Количество первичных полос соответствует количеству листьев в мутовке. От основания каждого листа отходит две первичные коровые полосы: одна вниз по стеблю, другая - вверх. Они образуются из двух периферических клеток базального листового узла. Каждая полоса растёт так же, как и стебель или лист, и состоит из узлов и междоузлий. В середине междоузлия растущие навстречу друг другу полосы смыкаются и их рост заканчивается, в этом месте хорошо видна волнистая линия смыкания (рис. 213). Такая кора, образованная из первичных полос, называется однополосной и встречается у небольшого количества видов.



Из клеток узлов коры, делящихся параллельно стеблю, возникают заострённые клетки - шипы (рис. 215). При боковом делении клеток узла образуется две клетки, составляющие вместе с узловой клеткой фигуру в виде буквы Н. Они в процессе разрастания по стеблю смыкаются друг с другом и также слагаются во вторичные коровые полосы, при этом образуется двухполосная кора. Трёхполосная кора образуется, когда вторичные коровые клетки по длине равны клеткам междоузлий первичных коровых полос. Сходным образом образуется кора и на листьях, но здесь строение коровых полос упрощено, они состоят из двух одинаковых клеток, выросших из соседних узлов и встретившихся посередине листового междоузлия (рис. 214).

Клетки одеты целлюлозной оболочкой, в наружном слое которой отлагается карбонат кальция. В постенной цитоплазме находятся многочисленные хроматофоры, лишённые пиреноидов. В удлинённых клетках междоузлий

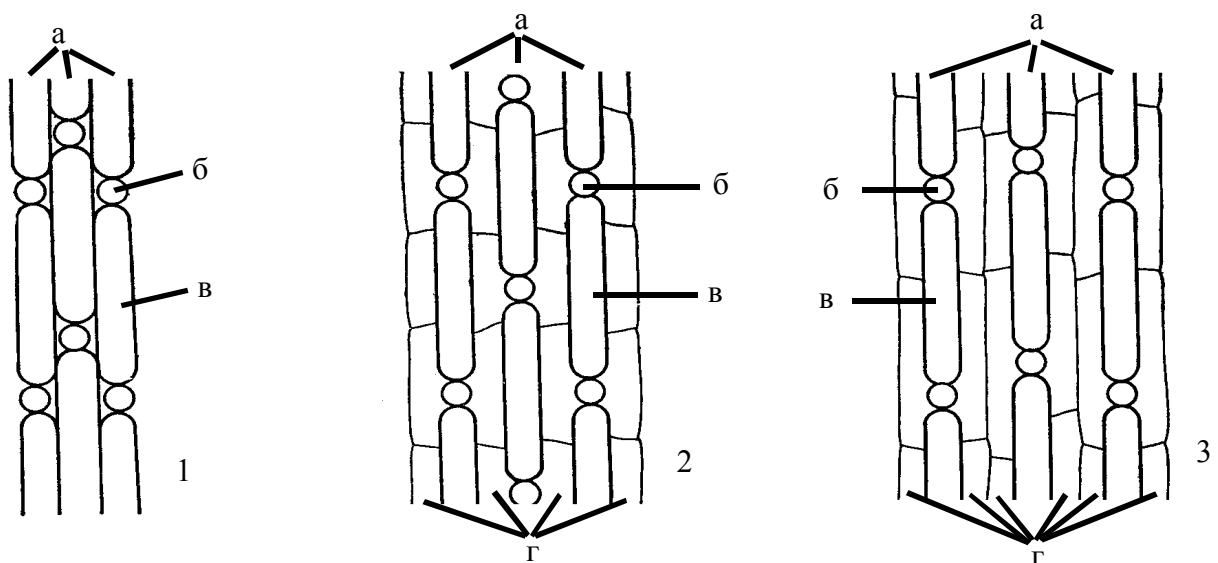


Рис. 214. Схема строения основных типов стеблевой коры у видов рода Хара: 1 - однополосная кора; 2 - двухполосная кора; 3 - трёхполосная кора (а - первичные коровые полосы; б - их узлы; в - их междоузлия; г - вторичные коровые полосы)

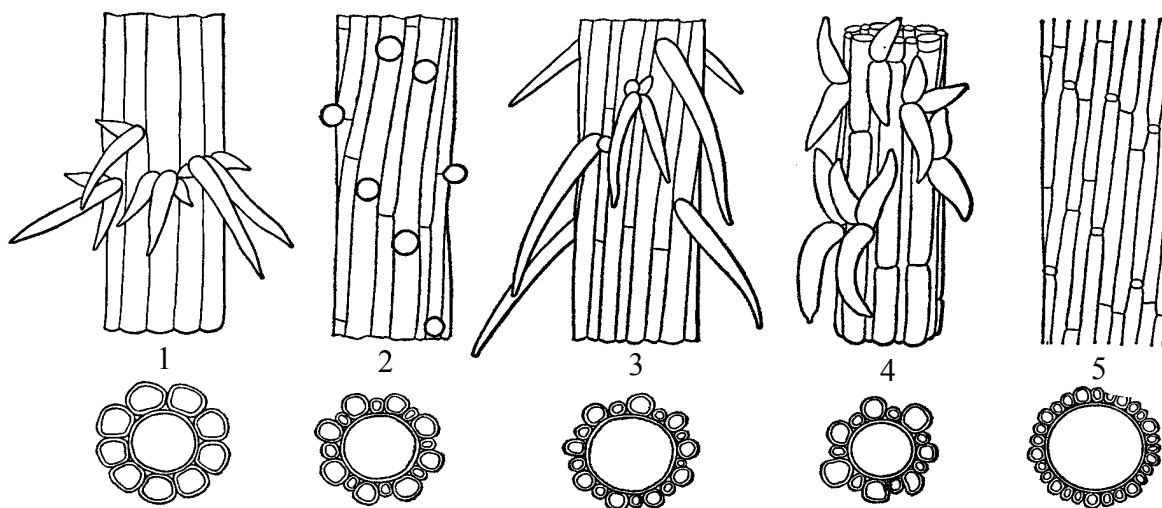
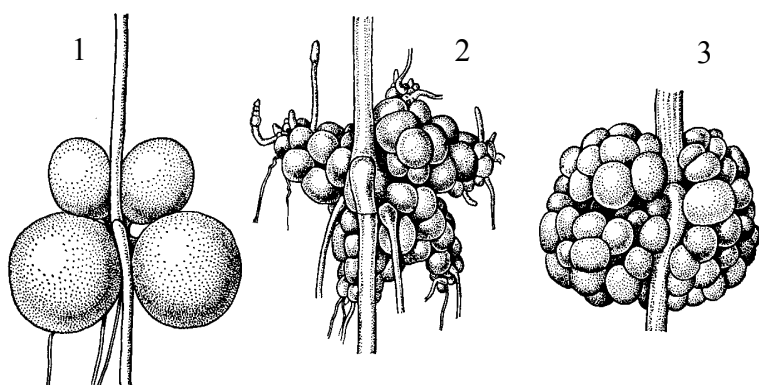


Рис. 215. Участки стебля видов рода *Chara* с разной корой и шипами: 1 - однополосная кора *Ch. canescens*; 2-4 - двухполосная кора *Ch. contraria*, *Ch. aculeolata* и *Ch. rudis*; 5 - трёхполосная кора *Ch. fragilis*

хроматофоры располагаются продольными рядами в наружном слое цитоплазмы. Центральная часть клетки занята большой вакуолью.

Нижняя часть таллома, погружённая в грунт, представлена ризоидами, которые не только закрепляют растение в субстрате, но и участвуют в вегетативном размножении. Узлы на участках ризоидов, вышедших на поверхность, образуют новые вертикальные "побеги". Кроме того, на ризоидах и на нижних частях стебля, погружённых в грунт, формируются клубеньки - органы вегетативного размножения. Они бывают одноклеточными и многоклеточными, содержат питательные вещества и узловые клетки, из них формируются новые растения (рис. 216).

Антеридии и оогонии образуются в узлах листьев. При образовании антеридия исходная клетка делится на две, из наружной образуется собственно антеридий, а из внутренней его ножка. Верхняя клетка быстро делится в трёх взаимно перпендикулярных плоскостях и образуется шаровидная структура из восьми клеток, при дальнейшем делении которой обособляются восемь наружных клеток, которые дальше не делятся и восемь внутренних, делящихся ещё раз продольной перегородкой. Таким образом зачаток антеридия состоит из трёх восьмиклеточных слоёв. Клетка основания делится горизонтальной



перегородкой на две, верхняя из которых впоследствии вдаётся внутрь антеридия и образует его ножку. Она называется бутылковидной клеткой. Восемь покровных клеток образуют так

Рис. 216. Клубеньки Хары: 1 - одноклеточные; 2-3 - многоклеточные

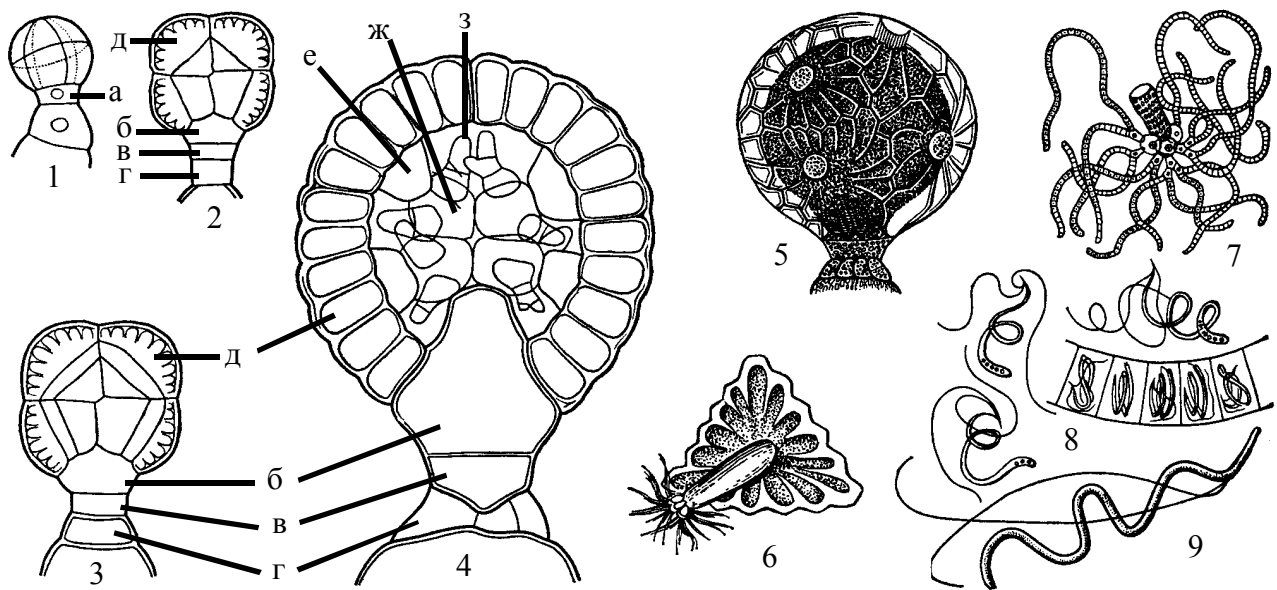


Рис. 217. Развитие и строение антеридия: 1 - начальная восьмиклеточная стадия; 2 - обособление восьми щитковых клеток; 3 - обособление клеток рукояток и головок; 4 - поздняя стадия с дифференцированной внутренней частью; 5 - зрелый антеридий; 6 - щиток с рукояткой и сперматогенными нитями; 7 - нижняя часть рукоятки с головками и сперматогенными нитями; 8 - сперматогенная нить; 9 - сперматозоид (а - исходная клетка основания; б - внутренняя базальная бутылковидная клетка; в - наружная базальная клетка; г - клетки листового узла; д - щитки; е - рукоятки; ж - головки; з - сперматогенные нити)

называемые щитки треугольной или четырёхугольной формы с характерными лучистыми утолщениями оболочки, смыкающиеся своими зазубренными краями. Прилегающие к ним внутренние клетки среднего слоя вытягиваются и образуют рукоятки, на концах которых из внутреннего слоя образуется восемь головок. Каждая головка формирует 6 вторичных головок, из которых развиваются по 4 сперматогенные нити, состоящие из примерно 200 расположенных в один ряд клеток, формирующих по одному сперматозоиду. Таким образом, в антеридии

формируется до 40 000 сперматозоидов. Зрелые антеридии окрашены в кирпично-красный цвет и имеют вид шарика диаметром до 0,5 мм на короткой ножке, покрытого щитками, на каждом из которых заметны радиальные утолщения оболочки и в центре округлое основание рукоятки (рис. 217). Сперматозоид свёрнут в спираль из 2,5 оборотов. Он освобождается через пору в оболочке клетки. В теле сперматозоида выделяются три части: четверть клетки приходится на область головки, где чехол из микротрубочек покрывает митохондрию; половина клетки приходится на среднюю часть, где микротрубочки расположены вокруг ядра;

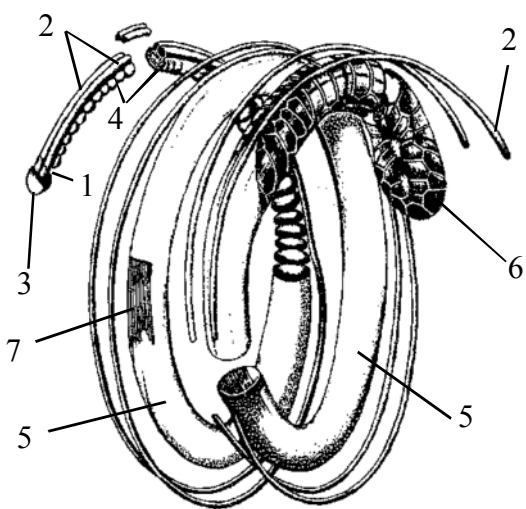


Рис. 218. Строение сперматозоида *Chara sp.*: 1 - базальное тело; 2 - жгутики; 3 - передний конец; 4 - митохондрия; 5 - хроматофор; 6 - ядро; 7 - микротрубочка

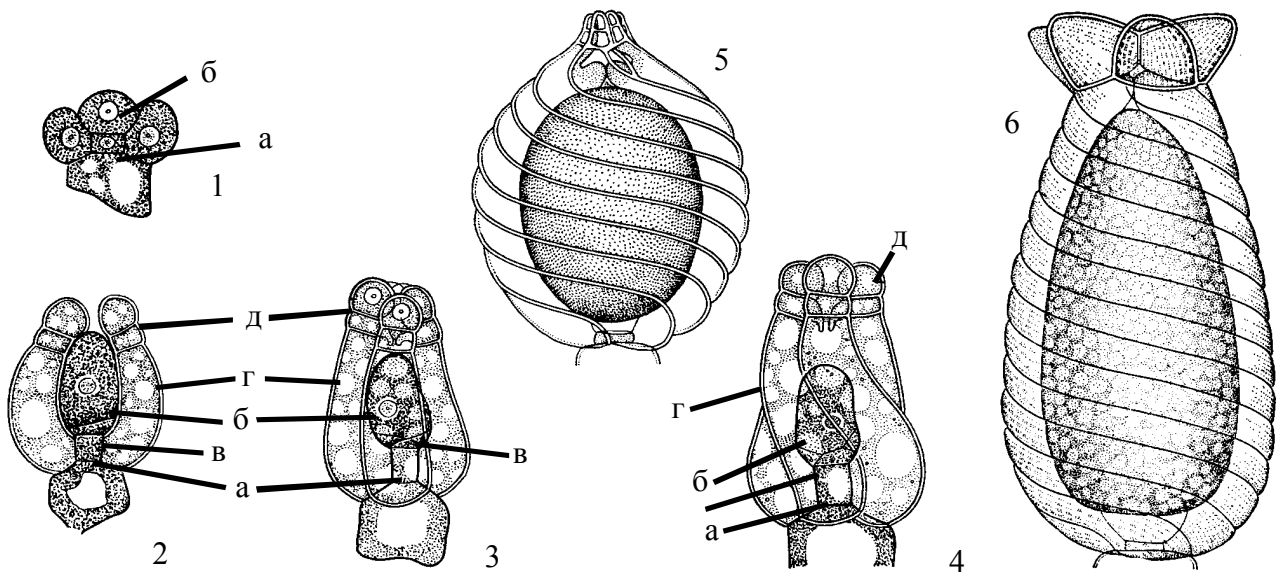


Рис. 219. Развитие и строение оогония: 1 - начальная стадия; 2-4 - стадии формирования яйцеклетки и обволакивающих клеток; 5 - зрелый оогоний Нителлы; 6 - зрелый оогоний Хары (а - клетка листового узла; б - яйцеклетка; в - поворотные клетки; г - обволакивающие клетки; д - клетки коронки)

в последней четверти клетки микротрубочки покрывают хроматофор (рис. 218). Жгутики покрыты чешуйками, формирующимися в аппарате Гольджи.

Оогонии формируются также из клетки узла листа. Исходная клетка делится пополам, отчленяя вверх центральную клетку, а вбок вокруг себя пять обволакивающих клеток. Центральная клетка делится один или два раза, в результате возникают неравновеликие клетки: крупная клетка, развивающаяся в дальнейшем в яйцеклетку, и одна-три мелкие стерильные клетки, получившие название поворотных, так как, возникнув сбоку или сверху от яйцеклетки, они постепенно перемещаются к её основанию. Эти клетки являются остатками собственно гаметангия. Одновременно с этим пять боковых клеток разрастаются вокруг яйцеклетки вверх по спирали справа налево и полностью обволакивают её. На вершине каждая из них отчленяет одну или две мелкие клетки, формирующие коронку. Зрелые оогонии имеют эллипсоидную или яйцевидную форму, до 1 мм длины (рис. 219). Под коронкой, клетки которой плотно соединены, нити слегка разъединяются и образуется щель, через которую проникает сперматозоид.

После оплодотворения вокруг оплодотворённой яйцеклетки формируется плотная целлюлозная оболочка. Внутренние стенки обволакивающих клеток утолщаются,

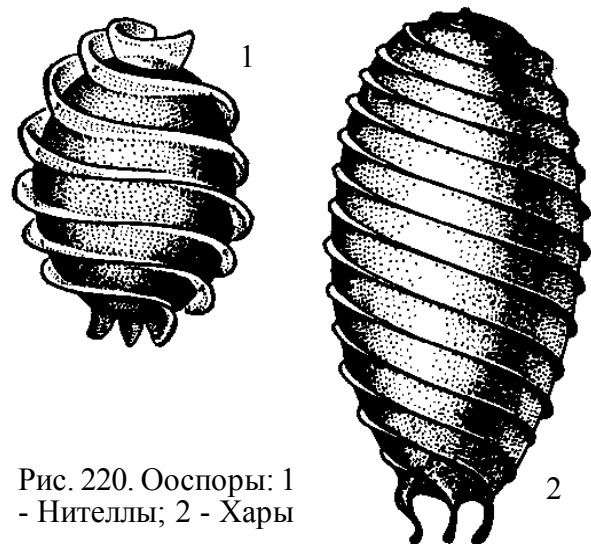


Рис. 220. Ооспоры: 1 - Нителлы; 2 - Хары

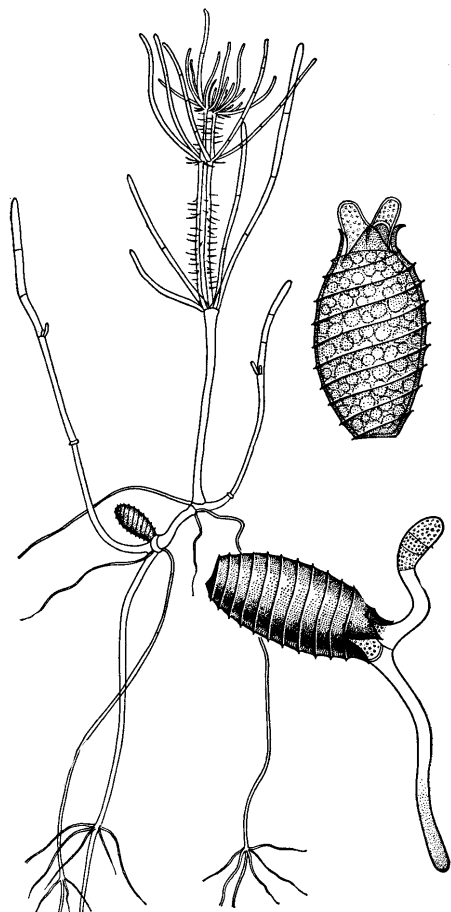


Рис. 221. Прорастание ооспоры и формирование молодого растения *Chara canescens*

опробковывают, в них откладывается кремнезём, а в полости клеток ещё и известь. Таким образом, вокруг зиготы формируется твёрдая оболочка и образуется ооспора, переходящая в состояние покоя. На поверхности ооспоры находятся спиралевидные рёбра, образованные выступающими швами в местах соприкосновения обволакивающих клеток (рис. 220). После периода покоя диплоидное ядро зиготы редуционно делится, четыре гаплоидных ядра распределяются неравномерно. Внутри ооспоры появляется перегородка, делящая её на две неравные части: верхняя клетка получает одно гаплоидное ядро, нижняя, богатая питательными веществами - три, которые затем дегенерируют. Стенка ооспоры на верхушке разрывается, верхняя

клетка продольно делится и обе клетки прорастают наружу. Они растут в противоположных направлениях, образуется первый ризоид и вертикальная нить - предросток (протонема), из которого затем развивается весь таллом (рис. 221).

Харовидные весьма многообразны в ископаемом состоянии, все современные формы входят в один класс, представленный одним порядком - Хароподобные (*Charales*), включающим два семейства.

### Порядок Хароподобные - *Charales*

Характеристика порядка совпадает с характеристикой класса. Отличительные особенности имеют представители семейств. Семейство Нителловые - *Nitellaceae* - отличается простым устройством таллома: коры и прилистников не образуется, листья имеют членисто-вильчатое строение, оогонии округлые или эллиптические, коронка состоит из 10 клеток, расположенных в два яруса. Типичным родом является Нителла (*Nitella mucronata*, рис. 222), виды которого имеют листья правильно однократно или

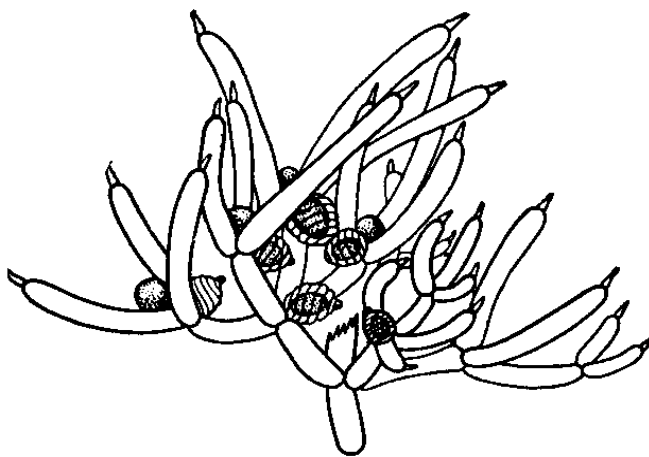


Рис. 222. Лист *Nitella mucronata* с оогониями и антеридиями



многократно вильчатые. Антеридии образуются на вершине члеников в развилках листа, оогонии - сбоку. Семейство Харовые - *Characeae* - характеризуется талломом с корой и прилистниками, реже кора отсутствует. Листья членистолинейного строения, с основной частью члеников и пучками одноклеточных листочков в узлах. Оогонии яйцевидные, с коронкой из 5 клеток, расположенных в один ярус. Самым крупным родом является Хара (*Chara sp.*, рис. 223), виды которого распространены в пресных и солоноватых водоёмах. Прилистники хорошо развиты, в однорядном или двурядном венчике. Стебли и листья покрыты корой. Листья состоят из большого числа члеников, листочки расположены по 4 и более в каждом листовом узле. Растения однодомные и двудомные, у однодомных видов оогонии располагаются выше антеридиев.

*Charophyta* являются древними растениями, ископаемые остатки которых известны с силура, а наибольшее количество сохранилось в девонских отложениях. Эта группа считается предковой для высших растений. Такой вывод сделан на основании ультраструктурных, биохимических и молекулярных доказательств. На родство указывают такие ультраструктурные особенности, как розеточный комплекс для синтеза целлюлозы клеточной стенки; многоклеточный и тканевой талломы; фрагмопласт в цитокинезе; наличие плазмодесм, осуществляющих взаимодействие между клетками, гомологичных с плазмодесмами высших растений; наличие меристематических апикальных клеток; сложно ветвящиеся талломы (веретено деления способно менять свой угол); способность образовывать ткани в отдельных участках таллома за счёт деления клеток в нескольких направлениях (в отличие от высших растений

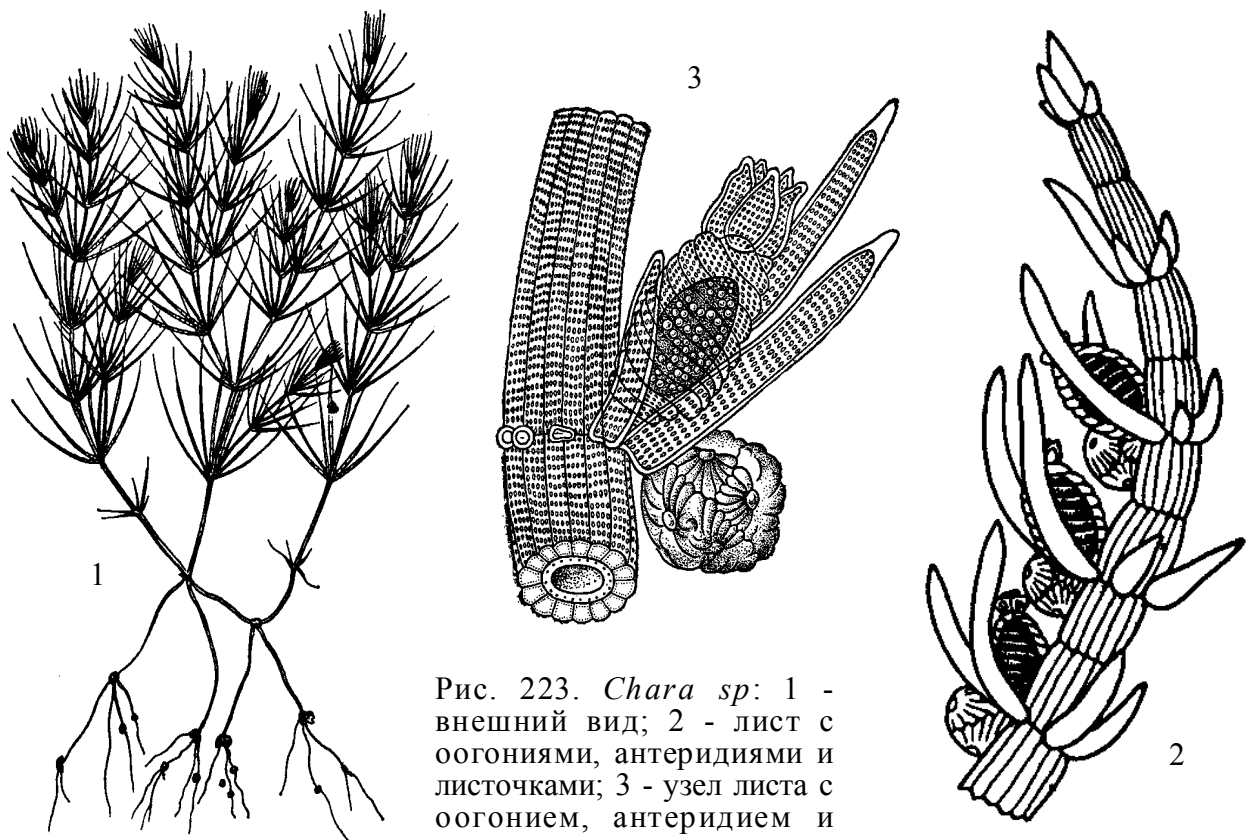


Рис. 223. *Chara sp.*: 1 - внешний вид; 2 - лист с оогониями, антеридиями и листочками; 3 - узел листа с оогонием, антеридием и листочками

образование тканей не связано с верхушечной меристемой); специализацией клеток внутри многоклеточного таллома и др. Филогенетический анализ, проведённый на сравнении нуклеотидных последовательностей различных рибосомальных, хроматофорных и ядерных генов, также устанавливает тесные связи с высшими растениями.

Харообразные представляют собой одну из ветвей *Chlorophyta* s.l. (рис. 224), внутри которой выделяются две группы: наиболее примитивные классы Мезостигмовидные, Хлорокибовидные, Клебсормидиевидные и Зигнемовидные с одной стороны, и Колеохетовидные и Харовидные с другой, наиболее близкие к высшим растениям.

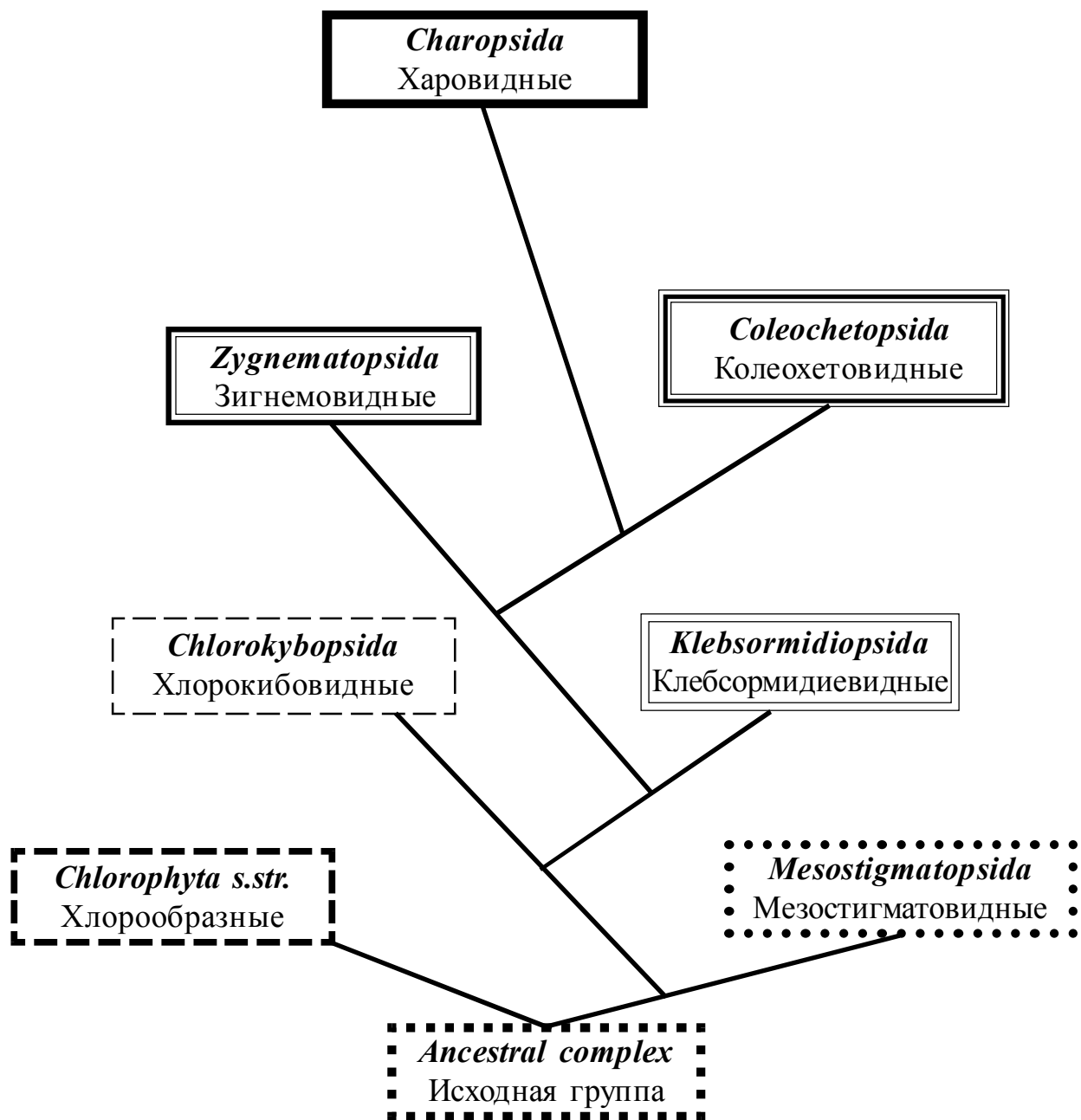


Рис. 224. Схема филогенетического положения Харообразных - *Charophyta* в составе *Chlorophyta* s.l.

## ОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ - *BRYOPHYTA*

Мохообразные являются представителями особой эволюционной линии высших растений, в цикле развития которой преобладает гаметофит. Это в подавляющем большинстве многолетние растения размерами от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров. Наиболее крупные размеры (до 60 см длины) имеют водные мхи рода *Fontinalis*, а также эпифитные мхи.

Гаметофит Мохообразных отличается простотой внутренней организации. В зависимости от систематической принадлежности он может быть пластинчатым или листостебельным, обоеполым или раздельнополым. У наиболее примитивных мхов он дифференцирован на основную и ассимиляционную ткани. У листостебельных форм имеются проводящие, запасующие, механические и покровные ткани, которые развиты слабо и не во всех систематических группах. Особенность анатомического строения гаметофитов заключается в том, что эпидермис не имеет кутикулы и типичных устьиц, а в проводящей системе отсутствуют ситовидных клеток и трахеиды (отсюда название - бессосудистые растения). У мхов, по существу, нет сложно устроенных вегетативных органов, а их стебли и листья можно называть таковыми лишь условно. Всасывающими структурами являются ризоиды. Гаметофит кроме функции размножения выполняет вегетативные функции - фотосинтеза, водоснабжения, минерального питания, вегетативного размножения. На нём формируются генеративные органы - архегонии и антеридии, располагающихся на ножках. Архегонии возникают или из точки роста, или из соседних с ней клеток, обычно защищены различными покровными образованиями от высыхания. Защищены также и антеридии. Оплодотворение происходит при наличии воды.

Из зиготы вырастает спорофит, называемый у мхов спорогоном. Он крайне редуцирован, не имеет корня, стебля, листьев, превращен в орган спороношения, у разных систематических групп имеет разное строение. Спорогон состоит из двух частей - коробочки и стопы. Стопа погружена в ткань гаметофита и выполняет функцию питания спорофита, она поглощает воду и питательные вещества, поставляемые гаметофитом. В коробочке формируются спорогенная ткань, из которой путём мейоза образуются гаплоидные споры. У многих Мохообразных между коробочкой и стопой в результате интеркалярного роста развивается ножка, выносящая коробочку наружу, что способствует лучшему рассеиванию спор.

Из споры, попавшей в благоприятные условия, прорастает протонема - нитчатое или пластинчатое образование, существование которой целиком зависит от условий среды. Она часто подразделяется на хлоронему - зелёную фотосинтезирующую часть, и ризонему - подземную бесцветную часть. У разных систематических групп протонема либо постепенно превращается в гаметофит, либо на ней формируются почки, каждая из которых вырастает в гаметофит. У

некоторых мхов стадия протонемы является основной в цикле развития, а гаметофит редуцируется. Главная роль протонемы у многих мхов - это массовое образование гаметофитов, ведущее к созданию моховой дерновинки.

Таким образом, организм Мохообразных в определённые периоды развития является дибрионтом, представляющим собой многофункциональный гаметофит и редуцированный до органа спороношения спорофит.

Мохообразные, кроме того, характеризуются рядом примитивных физиологических особенностей. Это, прежде всего, низкопродуктивный фотосинтез (в 40-50 раз ниже продуктивности Покрытосеменных), что объясняется общей низкой продуктивностью обмена веществ, а именно, низкой активностью ферментов, а также мелкими хлоропластами, которые в 5-10 раз беднее хлорофиллом по сравнению с цветковыми растениями. С другой стороны, фотосинтез мхов обладает рядом специфических особенностей, связанных с условиями произрастания. Он может протекать при низкой освещённости, составляющей 4% от полной. Существенной особенностью фотосинтеза является возможность быстрой перестройки ферментов в зависимости от изменения спектрального состава света. Так некоторые виды тундровых мхов способны фотосинтезировать под снегом на глубине до 20 см при температуре  $-14^{\circ}\text{C}$ .

Водный режим Мохообразных относится к пойкилогидрическому типу, для которого характерна способность поглощать воду за счёт капиллярности, гигроскопичности, набухания. К числу примитивных особенностей относится также способность при неблагоприятных условиях переходить в состояние анабиоза, при котором практически прекращаются все обменные процессы, растения могут длительный период (десятилетиями) переносить экстремальные условия - дефицит влаги, высокие или отрицательные температуры. Многие относятся к числу олиготрофных растений, способных произрастать на субстратах, бедных минеральными веществами, что также связано с пониженным обменом веществ.

Мохообразные по разнообразию занимают второе место среди высших растений после Покрытосеменных и насчитывают от 22000 до 27000 видов, широко распространённых по всему земному шару. Большинство из них являются обитателями тенистых лесов. Значительную роль они играют в формировании болот, доминируют в напочвенном покрове долгомошных и сфагновых лесов, тундровой зоны и влажных высокогорий.

Отдел включает два класса:

Класс Печёночниковидные - *Hepaticopsida*

Класс Бриевидные *Bryopsida*.

## **КЛАСС ПЕЧЁНОЧНИКОВИДНЫЕ - *HEPATICOPSIDA***

Отличается большим разнообразием внешнего вида и строения гаметофита, в то время как спорофит более или менее однотипен. У большинства

печеночников протонема слабо развита и недолговечна. Гаметофит имеет слоевищную форму или листостебельную, но обычно дорзивентральный. В некоторых случаях у тропических видов гаметофит сложно дифференцирован на нижнюю стеблевидную часть и верхнюю листовидную, как у Гименофитума (*Hymenophyllum sp.*, рис. 225). На брюшной стороне имеются ризоиды, а у листостебельных форм - амфигастрии, отличающиеся от листьев размерами, формой и характером развития. Листья Печёночниковидных однослойны, состоят их однородных клеток. Ризоиды одноклеточные, хотя могут иметь разное строение. Спрогоний характеризуется тем, что в коробочке споры развиваются непосредственно под стенкой, т.е. она функционально является спорангием, по созревании спор сгнивает или растрескивается и не имеет механизмов разбрасывания спор. Функцию разрыхления спор выполняют особые клетки - элатеры, имеющие спиральные утолщения и обладающие гигроскопичностью, могут закручиваться или раскручиваться. У всех известных видов имеется микориза. Класс подразделяется на два подкласса - Маршанциеродные (*Marchantiidae*) и Юнгерманниеродные (*Jungermanniiidae*).

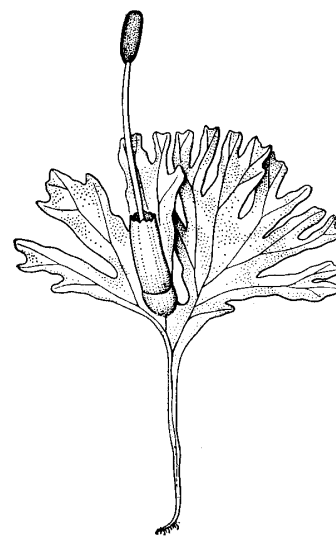


Рис. 225. *Hymenophyllum sp.*

### Подкласс Маршанциеродные - *Marchantiidae*

Характеризуется дорзивентральным строением слоевища и однослойной коробочкой. Подкласс насчитывает 70 видов и включает три порядка: Сферокарпоподобные (*Sphaerocarpaceae*), Риччиеподобные (*Ricciales*) и Маршанциепоподобные (*Marchantiales*).

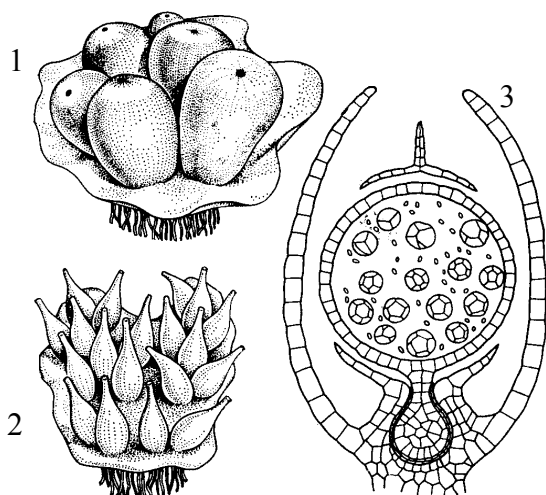


Рис. 226. *Sphaerocarpus sp.*: 1 - женский гаметофит; 2 - мужской гаметофит; 3 - разрез через спорогон и обёртку

### Порядок Сферокарпоподобные - *Sphaerocarpaceae*

Слоевище гомогенное, без воздушных камер и устьиц. Ризоиды гладкие. Гаметангии одиночные, в специальных обёртках. Типичным представителем порядка является Сферокарпус (*Sphaerocarpus sp.*, рис. 226), гаметофит которого имеет вид пластинки, состоящей из одинаковых клеток, в средней части образованной несколькими слоями, по краям однослойной. На нижней стороне слоевища находятся одноклеточные ризоиды, на верхней развиваются гаметангии,

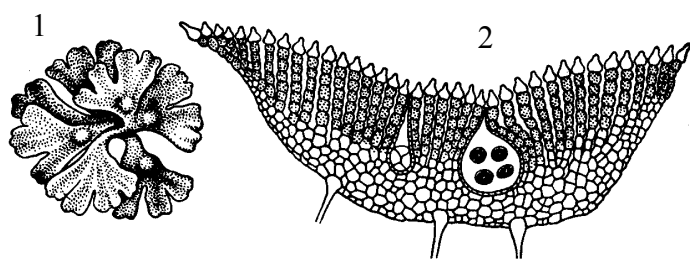


Рис. 227. *Riccia glauca*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез через слоевище со спорогонами

покрытые обёртками - перихециями. Гаметофиты раздельнополые. Спорофит - круглая коробочка со стопой, вместо элатер развиваются питательные клетки.

### Порядок Риччиеподобные - *Ricciales*

Представители порядка имеют дихотомически ветвящийся таллом, дифференцированный на основную и ассимиляционную ткани, как у Риччии сизой (*Riccia glauca*, рис. 227). Снизу таллом покрыт одним слоем эпидермальных клеток, от которых отходят простые ризоиды. Основная ткань образована несколькими слоями тонких бесхлорофилльных клеток, в которых откладывается крахмал. Ассимиляционная ткань построена из однорядных столбиков паренхимных клеток с хлоропластами. Ассимиляционные нити заканчиваются бесцветными, более крупными клетками, закрывающими проход в воздушные каналы между столбиками и предохраняющими слоевище от высыхания. Антеридии и архегонии погружены в основную ткань. Спорогон - округлая коробочка, элатер не образуется. В основном это обитатели сырых почв, реже водоёмов, где плавают на поверхности воды.

### Порядок Маршанциеподобные - *Marchantiales*

Для этого порядка характерно наиболее сложное строение таллома. Маршанция изменчивая (*Marchantia polymorpha*, рис. 228) имеет дихотомически ветвящееся слоевище со средней жилкой, дифференцированное на основную и ассимиляционную ткани. Основная ткань содержит т.н. масляные тельца, а также клетки и каналы, заполненные слизью. Ассимиляционная ткань разделена на воздушные полости, со дна которых поднимаются нити-ассимиляторы, и покрыта сверху однослойным эпидермисом. Воздушные камеры наверху открываются бочонковидными устьицами, окаймлёнными 16 клетками, расположенными в четыре ряда. Устьице постоянно открыто и не способно регулировать диаметр отверстия. На нижней поверхности таллома имеется два типа ризоидов - простые с гладкими стенками и язычковые, которые на внутренних стенках образуют выросты, увеличивающие внутреннюю поверхность стенки ризоида. Здесь находятся и амфигастрии, служащие для прикрепления таллома. Вегетативное размножение осуществляется с помощью выводковых почек, которые формируются в выводковых корзиночках на верхней поверхности таллома. Гаметофиты раздельнополые, на женском гаметофите формируется подставка на ножке с зонтиковидной верхней частью. Архегонии закладываются группами на морфологически верхней стороне многолучевого диска, но в результате неравномерного роста обеих сторон диска, перемещаются на нижнюю сторону. Каждый архегоний имеет покрывало - периантий, кроме

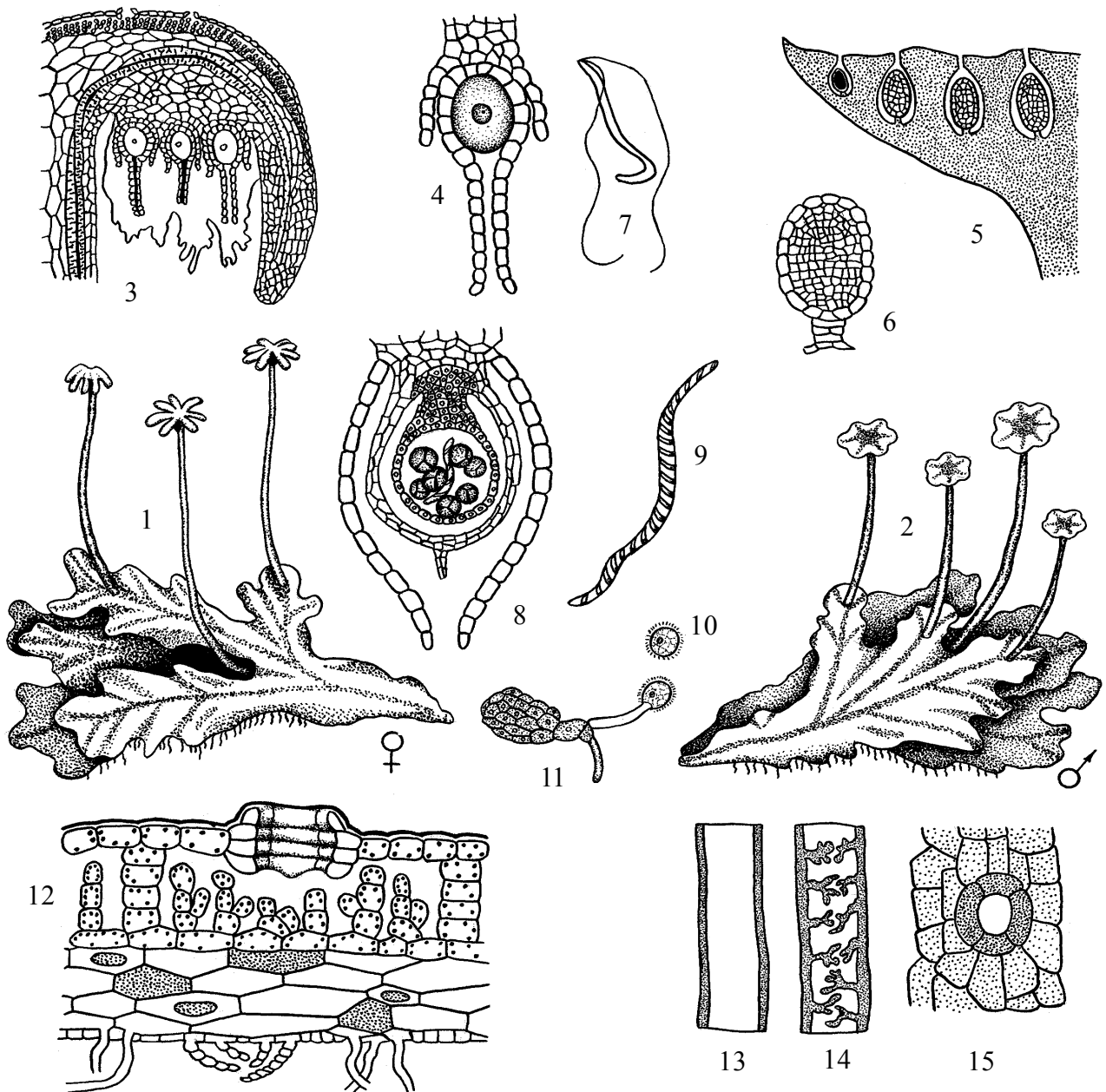


Рис. 228. *Marchantia polymorpha*: 1 - женский гаметофит; 2 - мужской гаметофит; 3 - верхняя часть женской подставки с архегониями; 4 - архегоний; 5 - верхняя часть мужской подставки с антеридиями; 6 - антеридий; 7 - сперматозоид; 8 - молодой спорогон; 9 - элатера; 10 - спора; 11 - молодая протонема; 12 - часть таллома в разрезе; 13 - простой ризоид; 14 - язычковый ризоид; 15 - устьице.

того, вся группа архегониев покрыта общим покрывалом - перихецием (инволюкрумом). Мужская подставка в верхней дискообразной части несет многочисленные антеридии, погружённые в полости диска. Спорогон представлен округлой коробочкой со стопой, вскрывающейся по созреванию несколькими створками. Кроме спор в коробочке находятся элатеры. Они гигроскопичны, скручиваясь в сухую погоду и раскручиваясь в сырую, они разрыхляют споровую массу и способствуют равномерному рассеиванию спор из коробочки.

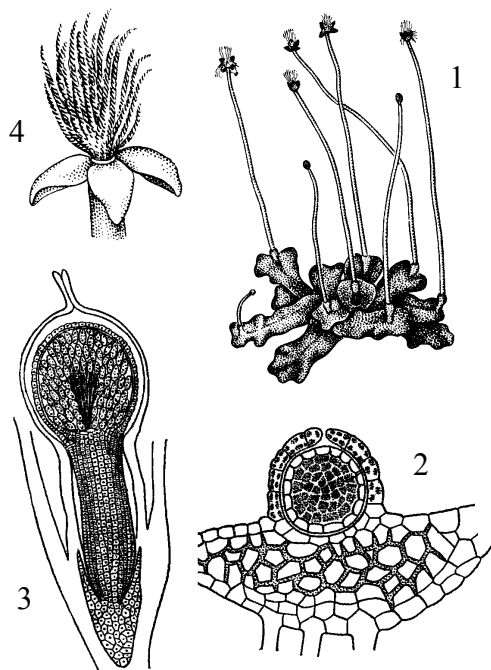


Рис. 229. *Pellia epiphylla*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез через слоевище с антеридием; 3 - молодой спорогон; 4 - раскрытая коробочка с пучком элатер

## Подкласс Юнгерманиевые - *Jungermanniiidae*

Наиболее многочисленная группа Печёночниковидных, насчитывающая до 6000 видов, распространённых в основном во влажных тропических и субтропических лесах. Характеризуется сложным морфологическим расчленением слоевища, имеющим дорзивентральную талломную или листостебельную форму. Подкласс включает три порядка: Метцгериеподобные (*Metzgeriales*), Гапломитриеподобные (*Haplomitriales*) и Юнгерманиеподобные (*Jungermanniales*).

## Порядок Метцгериеподобные - *Metzgeriales*

Таллом слоевищной формы, гомогенный, дорзивентральный, с дифференцированным срединным ребром, иногда рассечённый на листовидные лопасти. Архегонии закладываются рядом с точкой роста, поэтому рост таллома не прекращается. Вокруг архегониев формируется защитное чашевидное образование - покрывало, либо они защищены загибающимися лопастями таллома или плотной розеткой листовидных выростов. Антеридии шаровидные, погружены в ткань таллома. Спорогон состоит из коробочки, длинной ножки и гаустория. Коробочка вскрывается створками, элатеры собраны в пучок (элатофор), прикрепляющийся в центре коробочки, или отходящий от концов створок. Порядок включает около 10 семейств.

Семейство Пеллиевые (*Pelliaceae*) характеризуется крупным дихотомически ветвящимся слоевищем с широкой многослойной средней частью, постепенно переходящей в однослойные, иногда лопастные края. Таллом покрыт верхним и нижним эпидермисом.

Типичным представителем семейства является Пеллия эпифильная (*Pellia epiphylla*, рис. 229), широко распространённая по

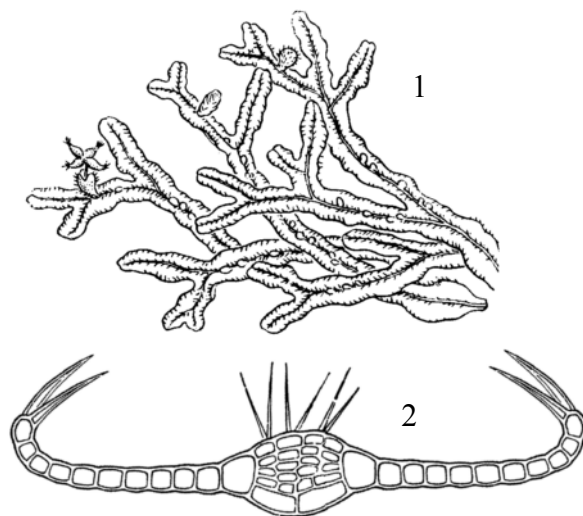


Рис. 230. *Metzgeria conjugata*: 1 - внешний вид таллома с раскрытой коробочкой; 2 - поперечный разрез таллома



сырым лесам, оврагам, вдоль ручьёв. От клеток нижнего эпидермиса, не резко отграниченного от ткани таллома, отходят простые ризоиды. Антеридии располагаются вдоль средней жилки таллома и погружены в его ткань. Над антеридием эпидермис образует куполообразное возвышение с отверстием. Архегонии образуются в небольших углублениях вблизи точки роста. Молодой спорогон первоначально заключён в брюшке архегония, от которого остаётся колпачок у основания ножки зрелого спорогона. Элатеры прикрепляются к центру коробочки.

Семейство Метцгериевые (*Metzgeriaceae*) представлено видами, имеющими дихотомически ветвящееся слоевище с узкой однослойной пластинкой и многослойной средней жилкой. Гаметангии располагаются на специальных веточках с нижней стороны слоевища. Колпачок мясистый, покрыт волосками. Пучки элатер прикрепляются к верхушкам сворок коробочки. В семействе один род Метцгерия (*Metzgeria*, рис. 230), насчитывающий свыше 120 видов, распространённых преимущественно в тропиках.

### Порядок Гапломитриевоподобные - *Haplomitriales*

Характерной особенностью является прямостоячие олиственные талломы с радиальной симметрией. Подземная часть имеет корневищеобразную форму и лишена ризоидов, что связано с сапрофитным образом жизни на гниющей древесине. Листья цельные, расположены трёхрядно. Антеридии и архегонии скучены по нескольку в пазухах верхних листьев или рассеяны вдоль стебля. После образования архегониев рост стебля прекращается, даже если точка роста не идёт на их образование. Порядок монотипный, включает одно семейство Гапломитриевоподобные (*Haplomitriaceae*) с двумя родами.

Род Гапломитриум (*Haplomitrium* sp., рис. 231,1) представлен одним видом, обитающим на сырой почве верещатников Западной Европы.

Двудомное растение, точка роста не идёт на образование архегония.

Род Калобриум (*Calobrium* sp., рис. 231,2) насчитывает 5 видов, распространённых в Восточной Азии, Новой Зеландии, Центральной и Южной Америке. Также двудомные растения, точка роста идёт на образование архегониев.

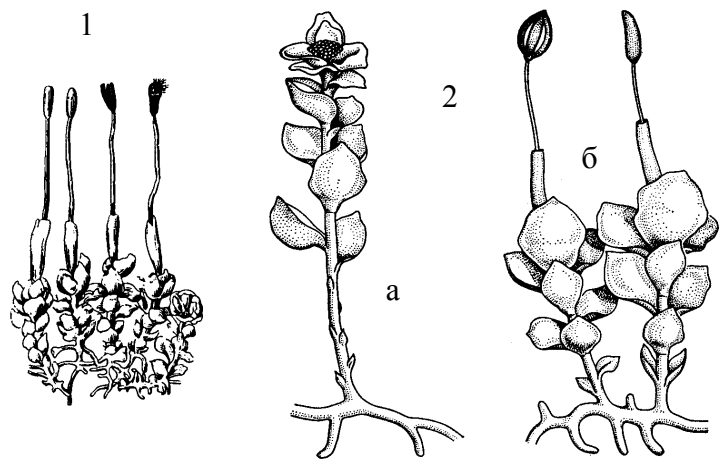


Рис. 231. 1 - *Haplomitrium* sp.; 2 - *Calobrium* sp. - а - мужской гаметофит, б - женский гаметофит

### Порядок Юнгерманиевоподобные - *Jungermanniales*

Гаметофит облиственный, обычно дорсивентральный, с двумя боковыми

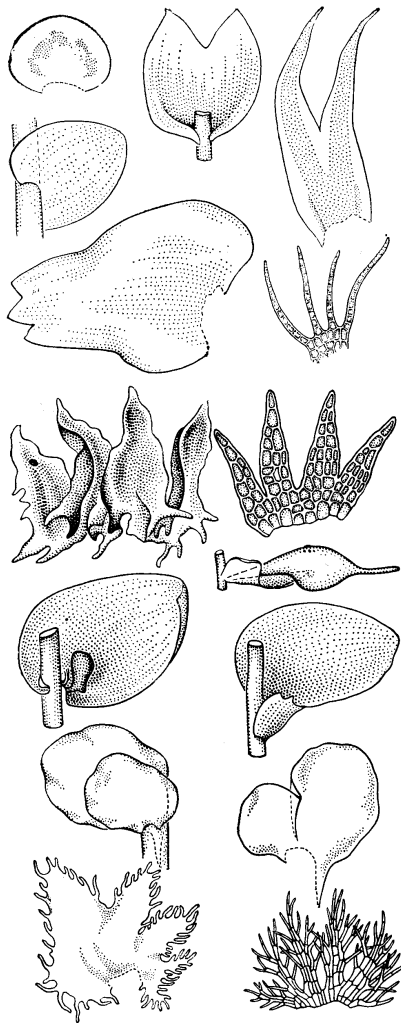


Рис. 232. Формы листьев у *Jungermanniales*

рядами листьев. Каждый лист развивается из двух клеток, расположенных около точки роста, поэтому в большинстве случаев листья двулопастные. Листья отличаются большим разнообразием. Их верхние лопасти выполняют функцию фотосинтеза и могут быть округлыми, яйцевидными, ланцетными, цельнокрайними или бахромчатыми, цельными или рассечёнными. У скальных видов листья часто покрыты гигроскопическими волосками или рассечены на однорядные нитевидные доли, способные поглощать атмосферную влагу (рис. 232). В некоторых случаях обе доли листа складываются вдоль, создавая капиллярное пространство, заполненное водой. Нижние лопасти обычно выполняют функцию поглощения воды. Они могут разрастаться в виде мешочка, активно поглощающего влагу по принципу капиллярности (рис. 233). Иногда мешковидные вздутия прикрываются клапанами, препятствующими испарению воды.

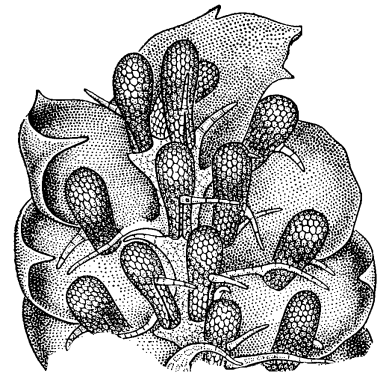


Рис. 233. Придатки листа для удержания воды

Таллом может ветвиться, боковые ветви возникают не в пазухах листьев, а под верхними лопастями вместо нижних лопастей. Амфигастрии формируются из одной клетки, часто редуцированы или отсутствуют.

Анатомическое строение таллома достаточно простое. Листья и амфигастрии однослойные, стебли состоят из паренхимных клеток, самые периферические из них имеют мелкие размеры и несколько утолщённые оболочки.

Представители порядка в основном двудомные растения. Антеридии образуются в пазухах боковых

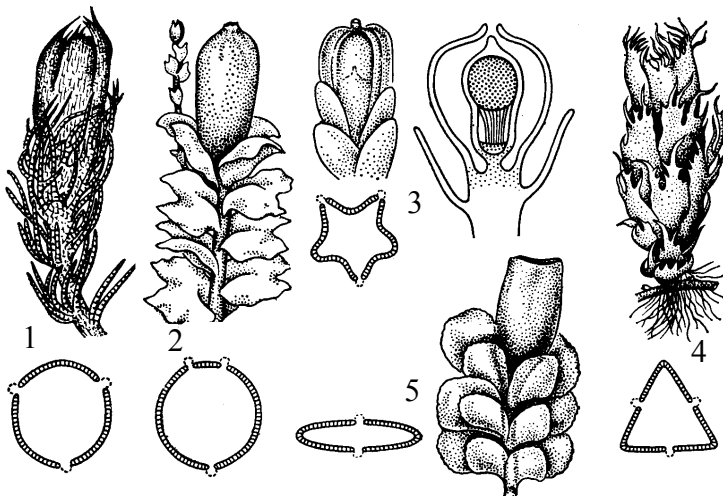


Рис. 234. Различные типы периантиев и их схематические разрезы: 1 - Блефаростома; 2 - Лейоколея; 3 - Лежения; 4 - Лепидозия; 5 - Скапания

листьев, архегонии формируются из верхушечной клетки, что приводит к прекращению роста побега. Архегонии защищены особыми образованиями, формирующимися путём срастания верхних листьев - периантия (рис. 234). Спорогонии развиваются на концах побегов, и кроме периантиев, у некоторых видов покрыты особыми защитными структурами - марсупиями - многослойными замкнутыми образованиями (рис. 235,1), или целокаулами - однослойными замкнутыми образованиями (рис. 235,2). Коробочка открывается четырьмя створками, споровая масса разрыхляется элатерами. У некоторых видов гаусторий сильно разрастается, прорывает ткань таллома и внедряется в почву. На нём формируются ризоиды, и спорофит переходит к самостоятельному кратковременному минеральному питанию.

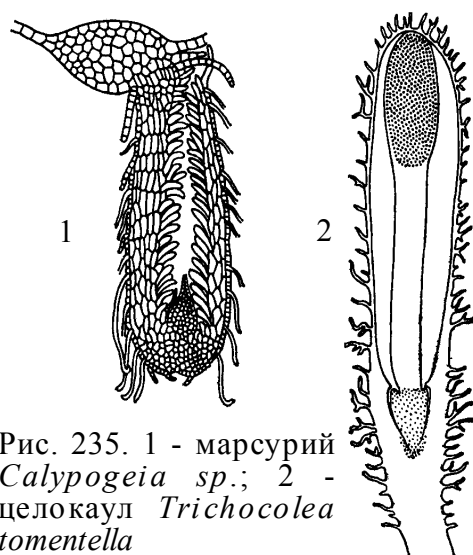


Рис. 235. 1 - марсурий *Calypogeia* sp.; 2 - целокаул *Trichocolea tomentella*

Порядок насчитывает свыше 40 семейств, включающих около 5000 видов. Это самый крупный и наиболее полиморфный порядок класса *Hepaticopsida*.

Семейство Радуловые (*Radulaceae*) представлено одним родом Радула (*Radula* sp., рис. 236), насчитывающим около 250 эпифитных или эпифильных видов, распространённых в тропиках. Таллом перистоветвистый, прижатый к субстрату. Листья цельнокрайние, лопастные, верхняя лопасть крупная, округлая, нижняя - мелкая ромбическая или трапециевидная, прижата к верхней. Амфигастриев нет, растения однодомные. Верхушечные листья срастаются вокруг группы архегониев, образуя колпакообразное покрывало - перихеций. Антеридии на ножках, находятся несколько ниже архегониев. Зрелый спорогон состоит из коробочки, ножки и гаустория. Ко времени созревания спор ножка разрастается и выносит коробочку за пределы перихеция. Коробочка раскрывается четырьмя створками.

Семейство Калипогеевые (*Calypogeiaceae*) характеризуется низбегающими цельнокрайними листьями с заострённой верхушкой и особым образованием - марсупием. Он закладывается на короткой боковой веточке, на которой ниже расположения архегония имеется интеркалярная меристематическая зона, образующая после оплодотворения чашеобразное вместилище, покрытое снаружи ризоидами, а внутри -

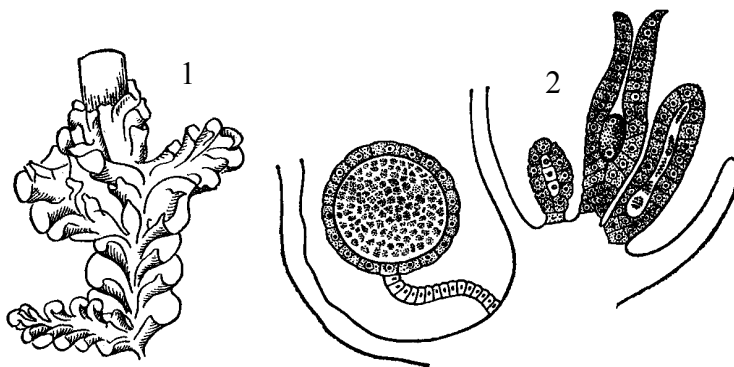


Рис. 236. *Radula* sp.: 1 - внешний вид таллома с периантием; 2 - антеридий и архегонии

слизистыми сосочками. Это вместилище удлиняется, становится трубчатым и на его дно опускаются архегонии. После оплодотворения развивается зародыш, который глубоко внедряется в меристематическую ткань марсупия.

Самым крупным родом является Калипогея (*Calipogeia*, рис. 235,1), насчитывающим 90 видов, распространённых почти по всему земному шару.

У других представителей семейства формируется целокаул, когда развивающийся зародыш спорофита проникает в булавовидную вздувшуюся верхушку стебля, которая образует однослойное защитное образование, как у Трихоколеи (*Trichocolea tomentella*, рис. 235,2).

## **КЛАСС БРИЕВИДНЫЕ - *BRYOPSIDA* (ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ)**

Самый многочисленный по количеству видов класс с широким распространением, высокой жизненной устойчивостью и большой фитоценотической ролью в растительном покрове Земли. Представители класса характеризуются листостебельными гаметофитами и радиальной симметрией. Им присуща групповая форма роста, благодаря чему создаются на больших площадях покровы различной мощности. Стебель имеет два типа роста - вертикальный (ортотропный) и горизонтальный (плагиотропный). В первом случае гаметангии образуются на верхушке стебля, и после оплодотворения рост стебля прекращается (верхоплодные, или акрокарпные мхи), во втором - на боковых побегах, и рост стебля после оплодотворения продолжается (бокоплодные, или плеврокарпные мхи). Всосывающие органы - многоклеточные ризоиды, развивающиеся на стеблях и листьях, часто обильно ветвящиеся и образующие шнуровидные тяжи. Коробочка имеет сложное строение, открывается крышечкой или щелями, элатер не образуется.

Класс насчитывает более 14500 видов и делится на три подкласса (которые в некоторых системах выделяются как самостоятельные классы): Сфагнородные (*Sphagnidae*), Андрееродные (*Andreaeidae*) и Бриеродные (*Bryidae*).

### **Подкласс Сфагнородные - *Sphagnidae***

Монотипный подкласс, представленный одним порядком Сфагноподобные (*Sphagnales*), включающим один род Сфагнум (*Sphagnum*, рис. 239), насчитывающим свыше 300 видов, особенно широко распространённых в умеренной зоне Северного полушария, где формируют обширные сфагновые болота. Стебель без ризоидов, состоит из гиалодермы, склеродермы и сердцевины, без центрального пучка (рис. 237). Листья однослойные, состоят из двух типов клеток - фотосинтезирующих и гиалиновых. Молодые листья, находящиеся в почке, состоят из однородных зелёных клеток ромбовидной формы. По мере развития листа эти клетки дифференцируются на два типа: одна из клеток начинает увеличиваться в размерах, а четыре прилегающие к ней -

удлиниться. В центральной крупной клетке происходит исчезновение хлоропластов и отложение во вторичной оболочке коллоидного вещества - гиалина. На последнем этапе формирования этой клетки в оболочке появляются сквозные круглые отверстия - поры, после чего клетка отмирает и заполняется воздухом. Через капиллярные отверстия клетка способна впитывать воду, а гиалин, обладающий способностью набухать, прочно её удерживает. Примыкающие к гиалиновым клеткам узкие живые клетки становятся фотосинтезирующими, по мере их формирования количество хлоропластов в них увеличивается и они становятся зелёными. Но воздух, заполняющий гиалиновые клетки, придаёт им белый цвет, который маскирует зелёный цвет живых клеток, поэтому эти мхи называют белыми мхами (рис. 238). Из таких же гиалиновых клеток состоит и гиалодерма, покрывающая стебель, но она многослойна, в отличие от листа. Механическая ткань стебля представлена древесинным цилиндром, состоящим из прозенхимных клеток с сильно утолщёнными стенками. Эта ткань обычно развита не сильно, поэтому стебли слабые, часто поникающие. В центре стебля

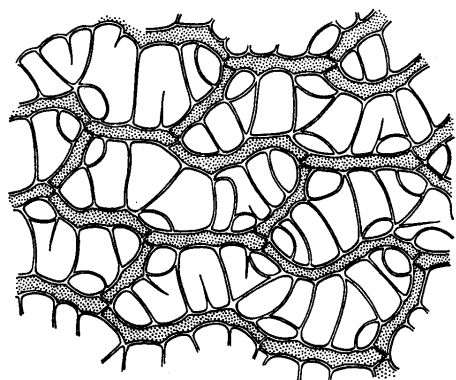


Рис. 238. Участок листа *Sphagnum palustre* с гиалиновыми и фотосинтезирующими клетками

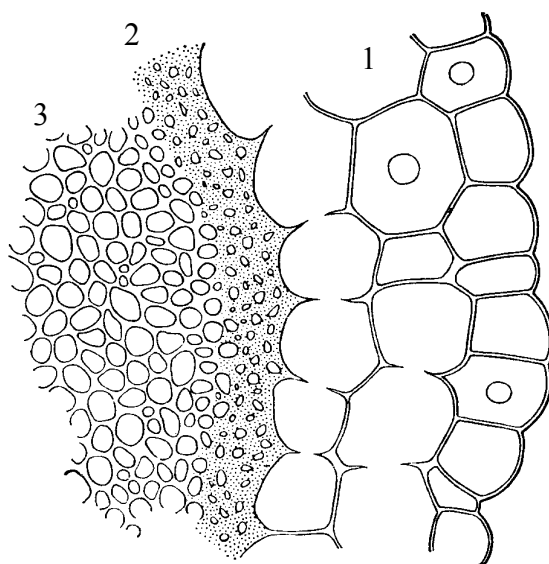


Рис. 237. Часть поперечного среза стебля *Sphagnum squarrosum*: 1 - гиалодерма; 2 - кора; 3 - сердцевина

расположена паренхима сердцевины. Стебель в молодом состоянии густо покрыт мелкими листьями, в основании которых развиваются многоклеточные ризоиды. С началом ветвления образование ризоидов прекращается, и взрослые растения ризоидов не имеют. Боковые побеги располагаются мутовчато, на вершине побега мутовки сближены и образуют плотную головку. По мере роста стебля междуузлия увеличиваются и мутовки раздвигаются, часть боковых побегов занимает горизонтальное положение, другие побеги, более длинные и тонкие, поникают, плотно прилегая к главному стеблю. Таким

образом формируется система горизонтальных и вертикальных побегов. Горизонтальные побеги выполняют функцию фотосинтеза. Кроме того, переплетаясь с боковыми побегами соседних растений, они способствуют поддержанию слабого главного побега в вертикальном состоянии, образуя в результате переплетения паутинистые куртины. Поникающие побеги, плотно облегающие стебель главного побега, способствуют поглощению воды и быстрой транспортировке её к вершине стебля по принципу капиллярности. По мере

нарастания побега его поглощающие воду участки отмирают. Гиалин, обнаруживающий кислую реакцию, создаёт кислую среду, в которой разложение отмерших частей затруднено. Поэтому в анаэробных условиях происходит процесс торфонакопления. Этому способствует также бактерицидные свойства сфагновых мхов, обусловленные наличием особого противогнильного вещества - сфагнола (благодаря чему в экстремальных случаях применяется в медицинской практике в качестве сфагно-марлевых повязок).

Гаметофиты двудомные или однодомные, но гаметангии развиваются на разных побегах. Ветви с антеридиями булавовидно вздутые, часто ярко окрашены, с мелкими покровными листьями, в пазухах которых располагается

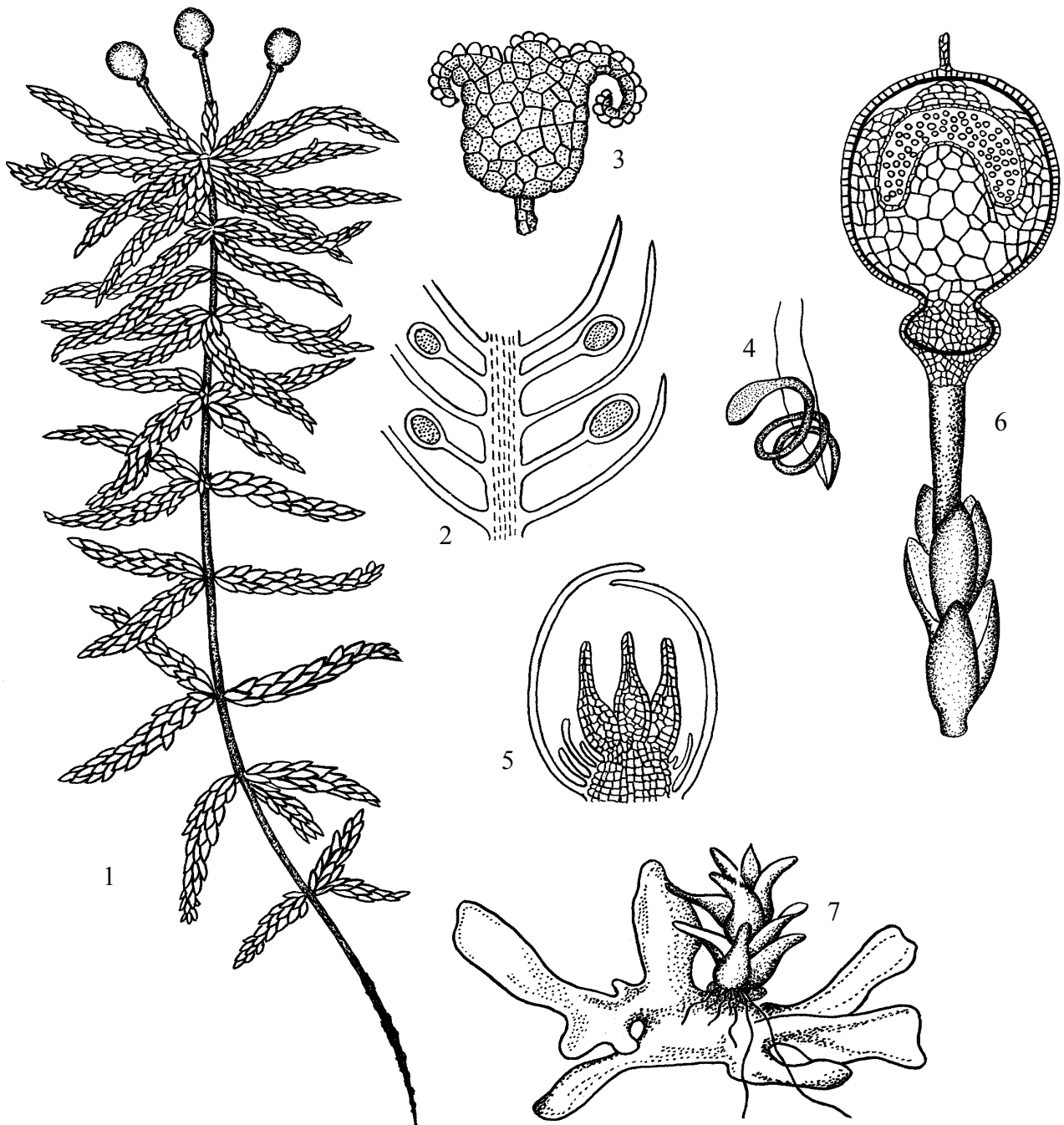


Рис. 239. *Sphagnum squarrosum*: 1 - внешний вид гаметофита со спорогониями; 2 - часть антеридиального побега; 3 - вскрывшийся антеридий; 4 - сперматозоид; 5 - группа архегониев; 6 - спорогон на ложной ножке; 7 - протонема с молодым гаметофитом

по одному антеридию. Архегонии развиваются на верхушке крупнолистных, сильно укороченных веточках пучка, обычно в количестве 1-5 (рис. 239). Один архегоний, начавший развиваться раньше других, подавляет развитие других архегониев, поэтому на каждой веточке формируется по одному спорогону, представленному крупной шаровидной коробочкой, прикрытой колпачком, образующимся из разросшегося архегония. По мере роста спорогона колпачок разрывается и остаётся у основания в виде обёртки. Эпидермис бесцветный, в нём имеются недоразвитые устьица. Стопа у многих видов имеет сосочки, внедряющиеся в ткань гаметофита. Коробочка состоит из урночки и крышечки. В центре урночки находится массивная куполообразная колонка, на которой расположен спорангий в виде полусферического мешка. Между урночкой и крышечкой формируется кольцо из тонкостенных клеток, которое по мере созревания спор ссыхается, и крышечка отбрасывается, споры разносятся ветром. По мере развития коробочки вершина архегониального побега вытягивается и образует ложную ножку, являющуюся частью гаметофита. Из споры вырастает пластинчатая протонема с многоклеточными ветвящимися ризоидами, каждая из которых образует несколько побегов.

Сфагновые мхи - высокоспециализированные организмы, обладающие механизмами поглощения влаги из почвы и атмосферы. Однако принцип поглощения основан исключительно на физических законах - капиллярности, гигроскопичности, набухании и т.д.

### **Подкласс Андреевые - *Andreaeidae***

Также монотипный подкласс, включающий один порядок Андрееподобные (*Andreaeales*), одно семейство Андреевые (*Andreaeaceae*) и два рода: один род Андрея (*Andreaea*), насчитывающий 120 видов, распространённых в умеренных и холодных областях земного шара; род Неуролома (*Neuroloma*), представленный одним видом, который растёт на Огненной Земле. Это мелкие, жёсткие и хрупкие мхи от красно-бурого до чёрно-бурого цвета, растущие подушками на скалах и камнях. Типичным представителем является Андрея скальная (*Andreaea rupestris*, рис. 240). Растения многолетние, стебель симподиально ветвится, многорядно олиствен, не имеет центрального проводящего пучка и образован почти однородными толстостенными клетками. Ризоиды многоклеточные, двух типов: цилиндрические, внедряющиеся в каменистый субстрат, и пластинчатые, стелющиеся по поверхности камней. Листья однослойные, с однородными клетками, способны к длительному нарастанию верхушкой, покрыты бесцветными гигроскопическими волосками, поглощающими влагу из атмосферы. У части видов в листе имеется центральная жилка. Спорогон состоит из коробочки и стопы, расположен на ложной ножке, образуемой гаметофитом. Коробочка удлинённо-яйцевидная, покрыта эпидермисом без устьиц, раскрывается продольными щелями на 4-8 створок, соединённых на верхушке коробочки, в молодом состоянии покрыта калиптрой. Внутри коробочки имеется

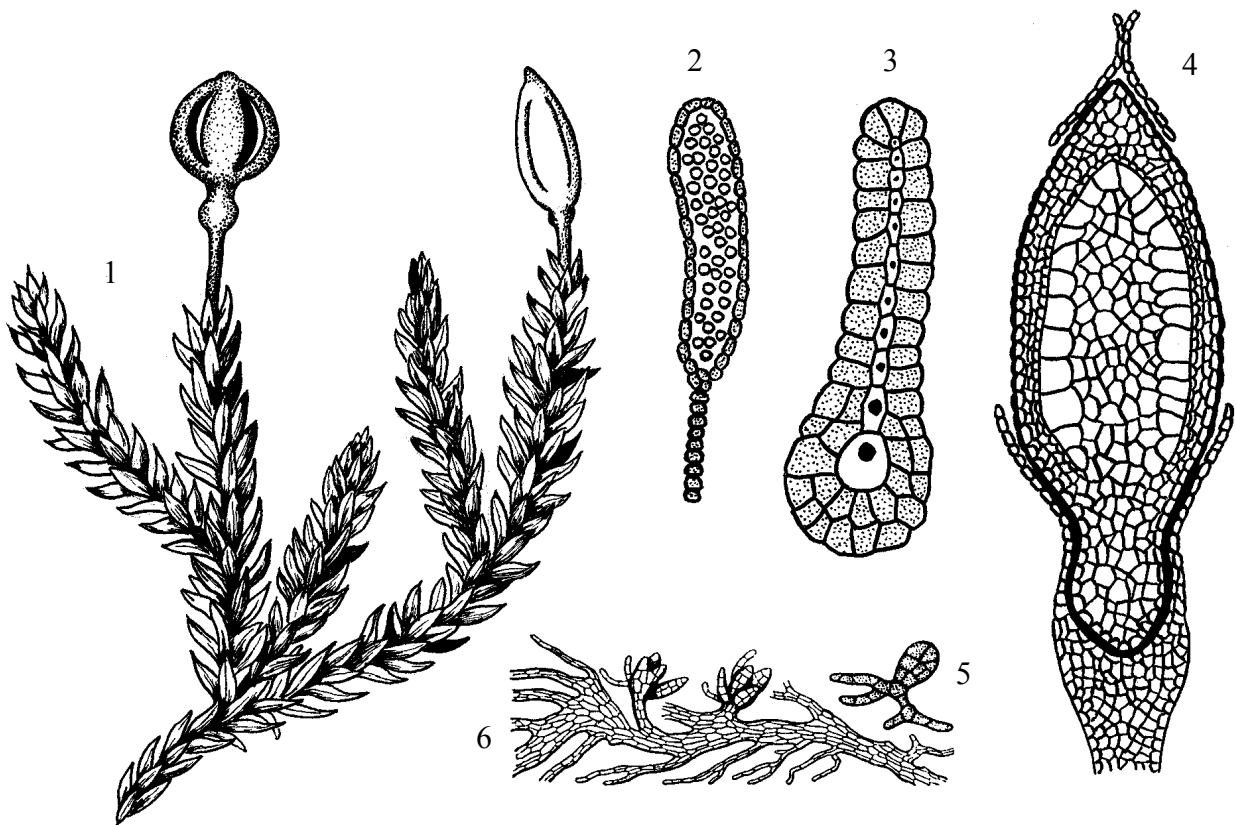


Рис. 240. *Andreaea rupestris*: 1 - внешний вид гаметофита со спорогонами; 2 - антеридий; 3 - архегоний; 4 - спорогон в разрезе; 5 - прорастающая спора; 6 - протонема с почками

продолговатая колонка. При подсыхании стенки коробочки дугообразно изгибаются, что приводит к увеличению щелей, через которые высыпаются споры. Развитие споры начинается после попадания её в благоприятные условия. При прорастании споры внутри неё образуется многоклеточное шаровидное тело, разрывающее оболочку споры и выходящее наружу. Из шаровидного тела образуется пластинчатая, сильно ветвящаяся протонема. На краях пластинки вырастают бесцветные нити, внедряющиеся в щели камней и функционирующие как ризоиды, прикрепляя протонему к субстрату. Другая часть клеток образует вертикальные нити-ассимиляторы. При неблагоприятных условиях они покрываются толстой кутикулой и переходят в стадию покоя.

### Подкласс Бриеродные - *Bryidae*

Наиболее обширный и полиморфный таксон, насчитывающий около 14000 видов, включающий однолетние и многолетние формы размерами от 1 мм до 50 см, распространённые по всему земному шару. Растут отдельными экземплярами и группами, в последнем случае образуют подушки, дерновины, ковры или сплошные заросли. Обитают на почве, коре деревьев, гнилой древесине, горных породах, реже на разложившихся трупах мелких животных, на экскрементах, в местах с различной степенью увлажнения и освещения.

Стебель Бриеродных имеет наиболее сложное анатомическое строение среди мхов (рис. 241). В нём выделяют три части - эпидермис, кору и центральный



цилиндр. Эпидермис не имеет кутикулы и устьиц. Кора состоит из наружной механической ткани, или склеродермы, и внутренней паренхимной. Склеродерма образована вытянутыми в длину, узкими прозенхимными клетками - стереидами, имеющими толстые стенки, на внутренней поверхности которых имеются утолщения в виде папиллообразных выростов, образующих густую сеть в полости клетки. Выросты служат для сохранения воды, клеточная оболочка способна к набуханию.

Основная ткань состоит из однородных паренхимных клеток, имеющих хлоропласты. Она выполняет функцию фотосинтеза, сохранения воды и запасных питательных веществ.

Проводящий цилиндр состоит из двух типов клеток - гидроидов, выполняющих функцию ксилемы, и лептоидов - флоэмы. Гидроиды по характеру дифференциации, форме, отсутствию в зрелом состоянии цитоплазмы похожи на трахеиды, от которых отличаются отсутствием лигнифицированных утолщений. Лептоиды во многом схожи с ситовидными клетками Папоротниковидных - они удлинены, имеют закруглённые концы и многочисленные отверстия в боковых и концевых стенках.

В основной ткани коры имеются также листовые следы, являющиеся продолжением жилок листа. Они или слепо заканчиваются в основной ткани, или сливаются с центральным пучком.

Поверхностные клетки эпидермиса стебля могут образовывать ризоиды - однорядные многоклеточные нити. Они служат для прикрепления к субстрату и адсорбции воды. Развиваются при основании прямостоячего стебля или по всей его длине, если стебель лежачий, на стороне, обращённой к субстрату. У некоторых бокоплодных мхов развиваются пальчаторассечённые зелёные выросты стебля - парафилии, которые одевают стебель густым зелёным войлоком. Парафилии не имеют жилок и располагаются на стебле беспорядочно. Они способны не только проводить и удерживать воду, но и выполнять функцию фотосинтеза.

Ветвление стебля не бывает дихотомическим. Оно обычно боковое, но не пазушное, новый боковой побег появляется ниже листа.

По расположению на стебле различают низовые, срединные и покровные листья. Низовые листья сильно редуцированы, чешуевидные, находятся в нижней или подземной части стебля. Срединные листья образуют основную фотосинтезирующую поверхность, расположены преимущественно в средней и верхней частях стебля. Покровные листья окружают гаметангии и обычно отличаются от стеблевых размерами, формой и анатомическим строением,

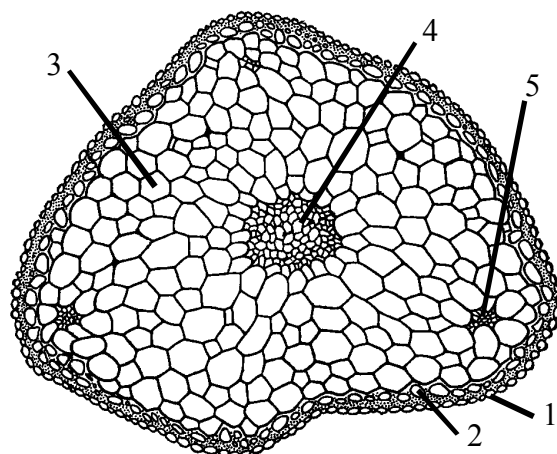


Рис. 241. Строения стебля *Mnium sp.*: 1 - эпидермис; 2 - кора; 3 - основная ткань; 4 - центральный пучок; 5 - листовые следы

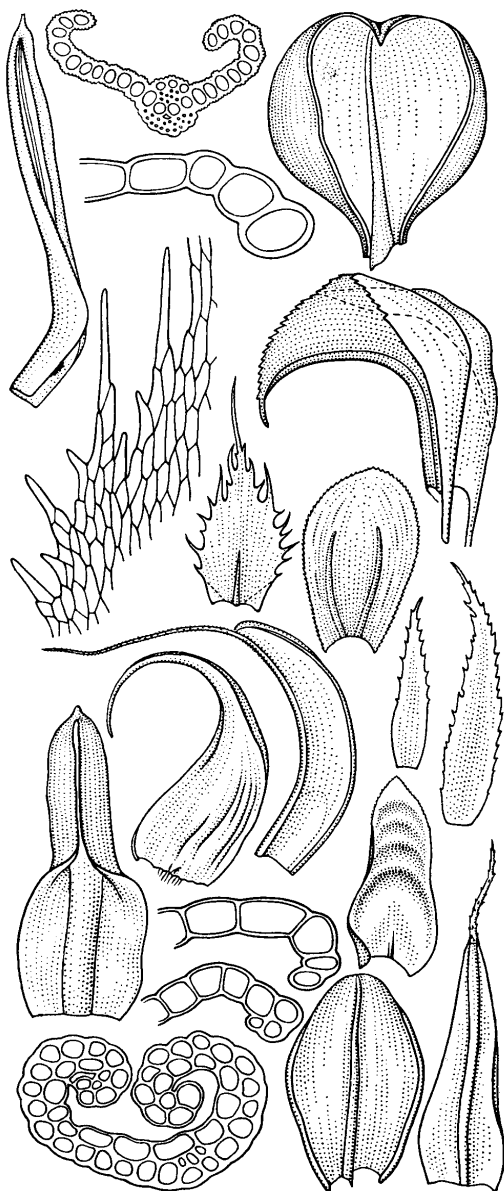


Рис. 242. Срединные листья различных представителей подкласса *Bryidae*

иногда - окраской. Листья, окружающие архегонии, называются перихециальными, антеридии - перигониальными.

Срединные листья всегда сидячие, простые, по краю цельные, реже зубчатые (рис. 242). Поверхность листа часто покрыта сосочками, частично отражающими свет, который падает на поверхность другого листа, от него - на поверхность следующего. Таким образом, один солнечный луч может достичь поверхности нескольких листьев.

Поверхность пластинки редко бывает плоской, она часто желобчатая, волнистая, складчатая, килеватая. Завёрнутость краёв листа создаёт микроскопические полости, удерживающие капиллярную воду. Листовая пластинка чаще однослойная, реже двух- или многослойная. У некоторых мхов (например, у *Polytrichum commune*, рис. 243) лист имеет более сложное строение. С нижней стороны лист покрыт эпидермисом, под которым располагаются клетки механической ткани, а над ними - тонкостенная паренхима. От неё отходят перпендикулярно вверх однослойные пластинки, которые тянутся параллельными рядами вдоль всего листа, только самый край лишён их. Это ассимиляторы, клетки которых содержат большое количество хлоропластов. Расстояния между ассимиляторами микроскопические, заполнены капиллярной

водой, прочно удерживаемой ассимиляторами. При подсыхании происходит закручивание листа на верхнюю сторону в трубку, при этом находящаяся между ассимиляторами вода не испаряется.

Жилка проходит посередине листа, может достигать его середины или выходить за пределы листовой пластинки в виде щетинки. Жилка обычно имеет сложное строение и состоит из четырёх типов клеток: указателей, проводителей, стереидных пучков и наружных клеток (рис. 244). Указатели - паренхимные тонкостенные клетки, расположенные в один или два ряда. Они проводят воду и снабжены на продольных стенках порами. Состояние листа зависит от тургора указателей. В сырую погоду они заполнены водой, вследствие чего жилка разбухает и вытягивается, а вместе с ней растягивается и пластинка листа. В сухую погоду жилка подсыхает, теряет своё натяжение и листовая пластинка изгибается. Сопроводители - тонкостенные, малого диаметра,

прозенхимные клетки, объединённые в тяж, расположенный на спинной стороне указателей, сходны с гидроидами центрального пучка стебля. Они выполняют функцию ксилемы. Стереидные пучки состоят из толстостенных прозенхимных клеток, соединённых в тяжи, сходных с лептоидами. Выполняют функцию флоэмы и механическую функцию. Наружные клетки образуют эпидермис жилки.

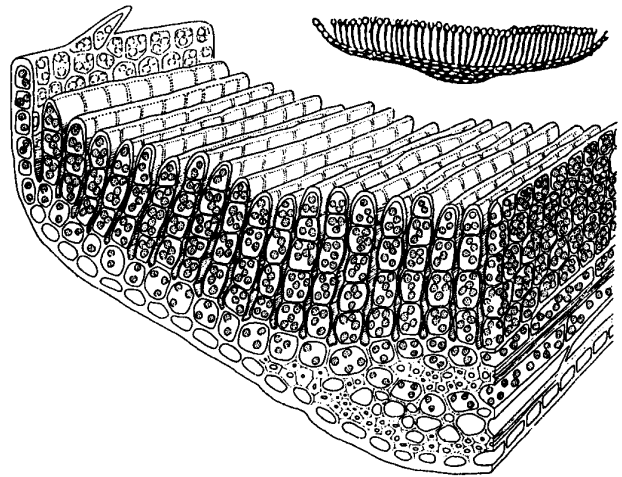


Рис. 243. Фрагмент листа *Polytrichum commune*

На развитом гаметофите формируются архегонии и антеридии, иногда на специальных генеративных побегах. Антеридиальные побеги, помимо перигониальных листьев, имеют парафизы, способные поглощать и удерживать влагу. Гаметофиты могут быть однодомными или двудомными. Двудомность мхов носит относительный характер, поскольку на одной протонеме могут развиваться мужские и женские экземпляры. Кроме того, у одних и тех же видов при развитии протонемы в условиях недостаточного питания формируются мужские гаметофиты, а при хорошем - женские. Строение архегониев и антеридиев типичное для отдела, то есть это наружные органы, расположенные на ножке. Обычно развиваются из верхушечной клетки и после их образования рост стебля прекращается. Исключение составляют виды рода Кукушкин лён (*Polytrichum*), у которых антеридии возникают в пазухах листьев и на мужском растении можно видеть по несколько антеридиальных розеток прошлых лет.

Оплодотворение происходит во время дождя или обильной росы. Спорогон состоит из стопы, ножки и коробочки. При его развитии первой формируется стопа, внедряющаяся в ткань гаметофита.

У одних видов поверхность стопы гладкая, у других поверхностные клетки стопы вытягиваются в сосочки. У некоторых видов образуются длинные ветвящиеся волоски, похожие на ризоиды. Они физиологически активны и выполняют функцию поглощения воды и питательных веществ из гаметофита. Ножка формируется за счёт интеркалярного роста и состоит из специализированных тканей: снаружи располагаются толстостенные клетки механической ткани, затем

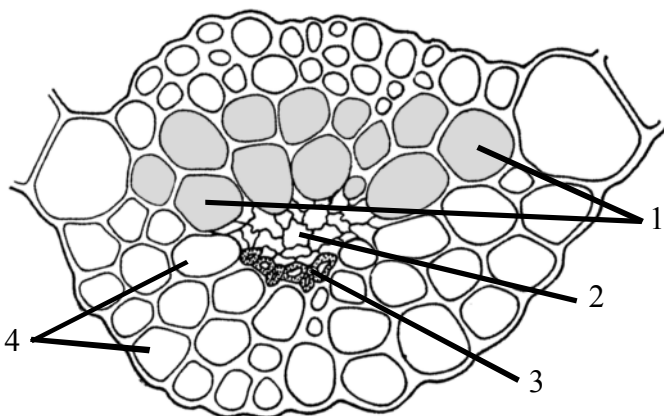


Рис. 244. Строение жилки листа *Mnium affine*: 1 - указатели; 2 - проводители; 3 - стереидный пучок; 4 - наружные клетки

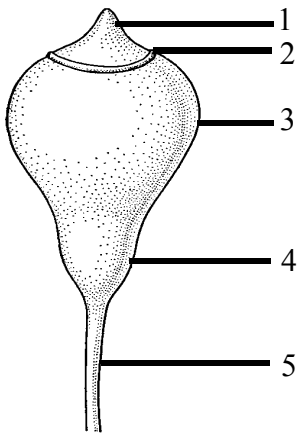


Рис. 245. Строение коробочки: 1 - крышечка; 2 - колечко; 3 - урночка; 4 - шейка; 5 - ножка

паренхима коры, а в центре - тяж из прозенхимных клеток, выполняющих проводящую функцию. Центральный пучок ножки может продолжаться в стопу и нередко проникает в центральный пучок гаметофита. У многих видов ножка наверху расширяется, образуя апофизу.

Коробочка в молодом состоянии покрыта калиптрой, в ней различают три части - шейку (апофизу), урночку и крышечку, граница между последними заметна в виде небольшого желобка (рис. 245). Внутри урночки располагается центральная колонка, доходящая до её вершины. Она состоит из прозенхимных проводящих клеток и обеспечивает развивающиеся споры водой и питательными веществами. У большинства мхов колонка на вершине переходит в горизонтальную пластинку - эпифрагму, упирающуюся своими краями в стенки

коробочки (рис. 246). Поверхность коробочки покрыта кутинизированным эпидермисом, в нижней части содержащим немногочисленные типичные устьица. Под эпидермисом располагается 2-3 слоя водоносной гиподермы, состоящей из тонкостенных клеток. К гиподерме примыкает ассимиляционная ткань, поэтому на ранних этапах развития спорофит способен частично питаться самостоятельно. Между стенкой и колонкой располагается спорангий, имеющий форму полого цилиндра. Он может прилегать к стенке или быть подвешенным на зелёных нитях. В спорангии путём мейоза формируются гаплоидные споры. К моменту их созревания стенка спорангия и колонка разрушаются и споры заполняют всю полость урночки. К этому времени на месте желобка формируется кольцо, участвующее в открывании коробочки. Стенки клеток кольца содержат большое количество слизи, и у многих видов вскрывание происходит во влажную погоду, когда в результате сильного набухания слизи клетки увеличиваются в объёме в 2-3 раза и вызывают растяжение и разрыв кольца. У других видов вскрывание происходит в сухую погоду, когда клетки, не содержащие слизи, подсыхают быстрее, чем клетки кольца, и в этом месте происходит разрыв.

По краям вскрывшейся коробочки имеется перистом, состоящий из одно- или двурядных зубцов, ресничек или нитей разнообразной формы (рис. 247). У некоторых видов перистом отсутствует, у других бывает недоразвитым. Общее свойство перистома - его гигроскопичность. Во влажную погоду он набухает и занимает горизонтальное положение, стягивая к центру края коробочки. Зубчики

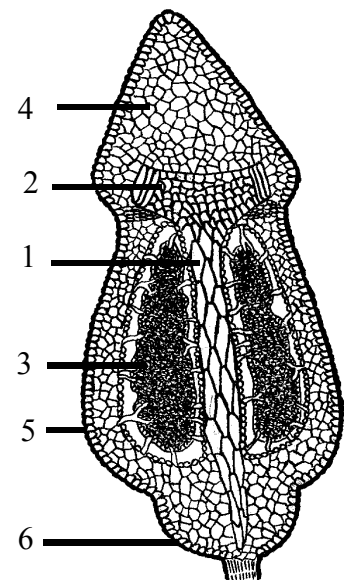


Рис. 246. Коробочка *Polytrichum commune* в разрезе: 1 - колонка; 2 - эпифрагма; 3 - спорангий; 4 - крышечка; 5 - урночка; 6 - шейка

перистома налегают на эпифрагму и закрывают коробочку. У видов, лишённых эпифрагмы, зубчики перистома длинные, и смыкаясь своими вершинами, также закрывают вход в урночку. В обоих случаях перистом препятствует попаданию влаги внутрь коробочки и загниванию спор. В сухую погоду зубцы перистома отгибаются наружу и споры высыпаются. Распространению спор также способствует ножка, имеющая обычно небольшие размеры, но у некоторых мхов превышает длину коробочки в 5, 10 и даже в 20 раз. Раскачиваясь, ножка способствует высыпанию спор.

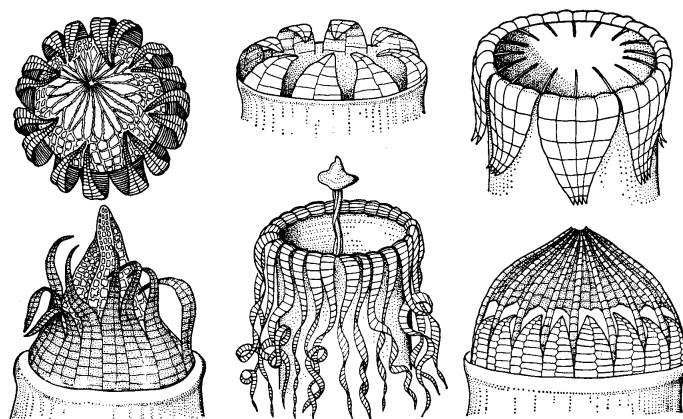


Рис. 247. Различные перистомы у *Bryidae*

Систематика подкласса окончательно не разработана, в разных системах насчитывается от 13 до 18 порядков, в основу выделения которых положено строение перистома. Перистом, образованный мёртвыми клетками, бывает двух основных типов: нематодонтный и артродонтный. Нематодонтный тип перистома образуется из цельных, тангентально сросшихся клеток в 1-4 слоя, число зубцов от 4 до 64. Артродонтный тип образован из тангентально сросшихся разрушенных клеток и может быть простым (один ряд зубцов) и двойным (два ряда). В последнем случае зубцы внутреннего слоя могут чередоваться с наружными, или быть супротивными им. По клеточному строению наружного и внутреннего слоёв зубцов перистома, артродонтный тип делится на две группы:

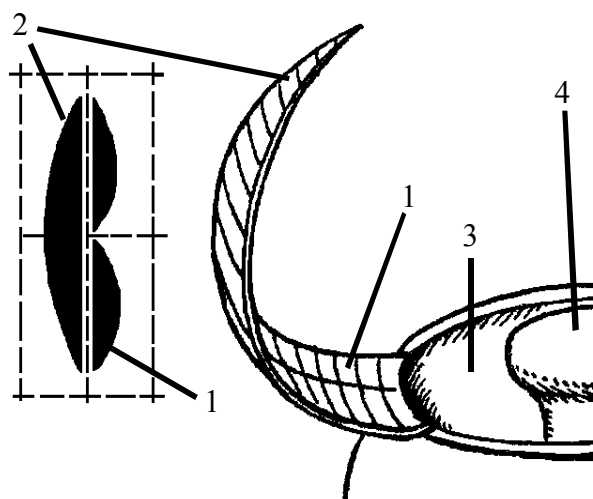


Рис. 248. Артродонтный гаплолепидный перистом: 1 - внутренний слой; 2 - наружный слой; 3 - полость коробочки; 4 - колонка

Гаплолепидный перистом - однорядный, наружный слой зубцов состоит из одного ряда клеток, внутренний - из двух, образующих на внутренней поверхности зубца зигзагообразную срединную линию (рис. 248);

Диплолепидный перистом - двурядный, зубцы внешнего слоя снаружи состоят из двух рядов клеток со срединной линией, внутри - из одного (рис. 249).

Объём порядков, их ареал и участие в сложении растительного покрова неравноценны. Одни порядки включают по одному семейству с небольшим количеством видов, другие являются крупными.

К нематодонтным мхам относятся порядки Политрихоподобные (*Polytrichales*)

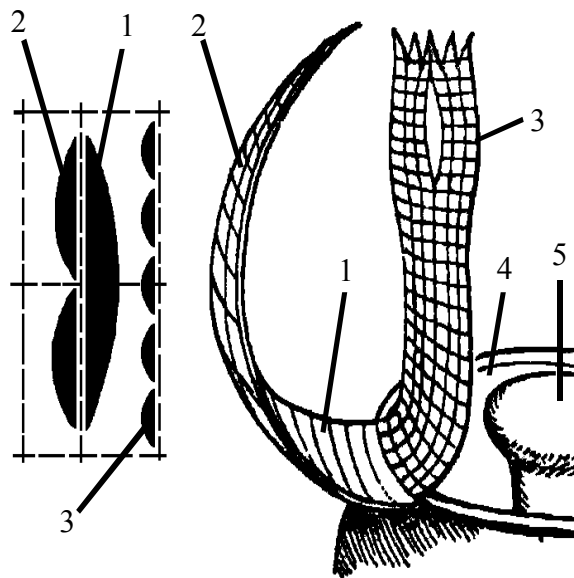


Рис. 249. Артродонтный диплолепидный перистом: 1 - внутренний слой; 2 - наружный слой; 3 - внутренний перистом; 4 - полость коробочки; 5 - колонка

рис. 250) могут достигать в высоту 50 см.

### Порядок Буксбаумиеподобные - *Buxbaumiales*

Мелкие однолетние и многолетние мхи, растущие рассеянно или группами, обитающими на почве или гнилой древесине в лесах, тундре, реже на каменистых склонах в горах. Протонема является преобладающей в цикле развития и может жить два сезона и более. Гаметофит редуцирован. У Буксбаумии безлистной (*Buxbaumia aphylla*, рис. 251) женский гаметофит развивается на протонеме и имеет побег длиной менее 1 мм с 5-7 яйцевидными однослойными зелёными листьями. Мужской гаметофит редуцирован до антеридия, развивающегося на протонеме, прикрытого однослойным бесцветным листом, имеющим форму двустворчатой раковины. Коробочка дорсивентральная, косо-яйцевидная, на относительно длинной ножке (7-10 мм длины). По мере роста спорогона, стебель гаметофита разрастается и муфтовидно окружает его ножку, образуя покрытое ризоидами влагалище. Вид широко распространён в Голарктике, преимущественно в бореальной зоне.

и Буксбаумиеподобные (*Buxbaumiales*).

### Порядок Политрихоподобные - *Polytrichales*

Многолетние крупные мхи, растущие дерновинками, образующие обширные покрытия на почве в лесах, на болотах и в тундре. Стебель прямостоячий, наиболее сложно дифференцирован на ткани. Листья с влагалищным основанием и продольными пластинками ассимиляторов. Перистом из 32 или 64 язычковидных зубцов. Представители порядка являются одними из самых крупных мхов. Так при благоприятных условиях экземпляры Кукушкина льна обыкновенного (*Polytrichum commune*,

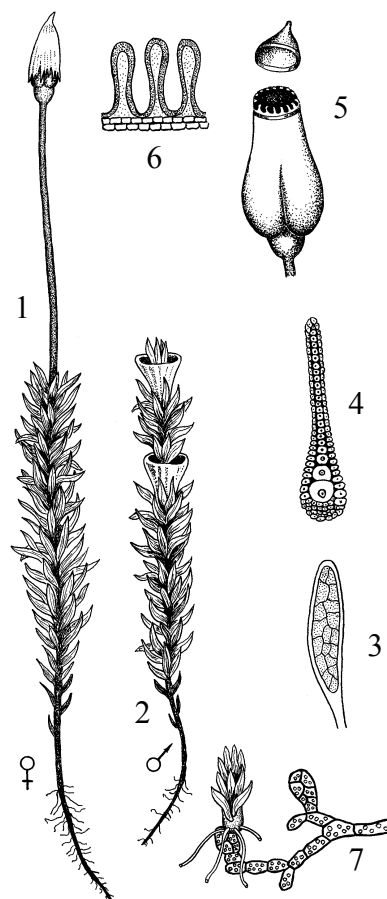


Рис. 250. *Polytrichum commune*: 1 - женский гаметофит со спорогоном; 2 - мужской гаметофит; 3 - антеридий; 4 - архегоний; 5 - коробочка; 6 - зубцы перистома; 7 - протонема

### Порядок Дикраноподобные - *Dicranales*

Относится к артродонтным гаплOLEПИДНЫМ мхам. Насчитывает 8 семейств и около 1500 видов почвенных или скальных мхов. Наиболее крупным является семейство Дикрановые (*Dicranaceae*), включающее до 50 родов.

Виды рода Дикранум (*Dicranum*) принимают большое участие в сложении напочвенного покрова тундр, болот и хвойных лесов. Дикранум буроватый (*Dicranum fuscescens*, рис. 252) распространён в северных широтах и в горах северного полушария. Стебель достигает 4-8 см длины, густо покрыт длинными до 7 мм длины листьями. Коробочка наклонённая, продолговатая, часто с небольшим зобиком.

### Порядок Фунариеподобные - *Funariales*

Характеризуется артродонтным диплоЛЕПИДНЫМ перистомом с супротивными зубцами. Представлен мелкими одно-двулетними растениями,

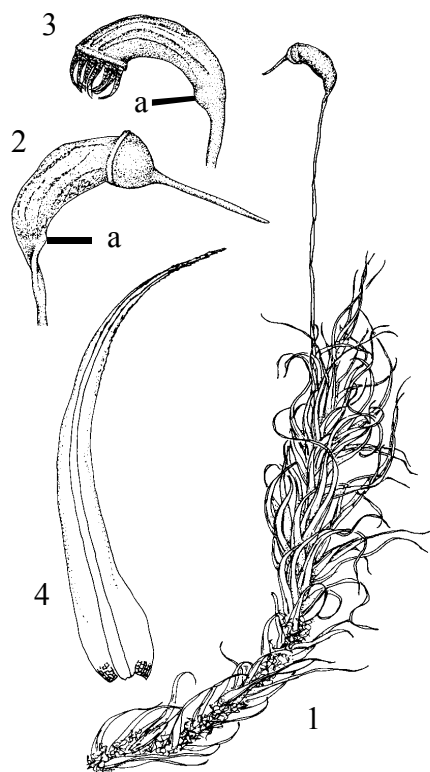


Рис. 252. *Dicranum fuscescens*: 1 - внешний вид; 2 - коробочка (а - зобик); 3 - вскрывшаяся коробочка; 4 - лист

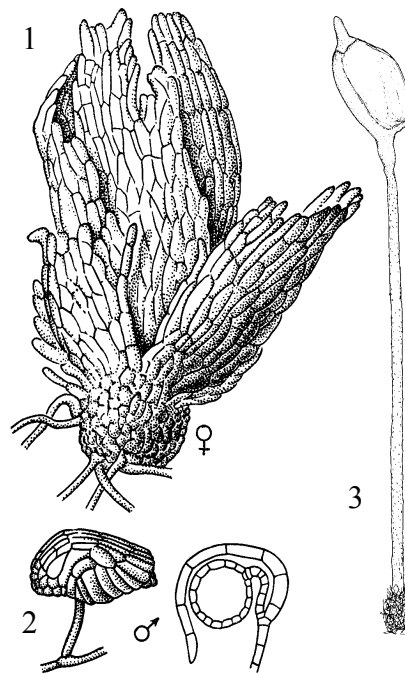


Рис. 251. *Buxbaumia aphylla*: 1 - женский гаметофит; 2 - антеридий на протонеме; 3 - спорогон с муфтовидным влагалищем

обитающими на почве и органическом субстрате. Насчитывает свыше 300 видов, объединённых в 6 семейств.

Семейство Фунариевые (*Funariaceae*) насчитывает около 250 видов, распространённых на всех континентах, встречающихся главным образом на влажной почве равнин. Род Фунария (*Funaria*) является самым крупным родом порядка и насчитывает около 200 видов. Наиболее известна Фунария гигрометрическая (*Funaria hygrometrica*, рис. 253), получившая своё название из-за способности ножки спорогона скручиваться в сухих условиях и раскручиваться во влажных. Вид распространён почти повсеместно как типичный нитрофил, часто растущий на пожарищах в лесах и вблизи человеческого жилья. Растения могут давать несколько поколений в течение одного сезона, если для этого имеются подходящие условия.

Среди артродонтных диплоЛЕПИДНЫХ с чередующимися зубцами перистома мхов

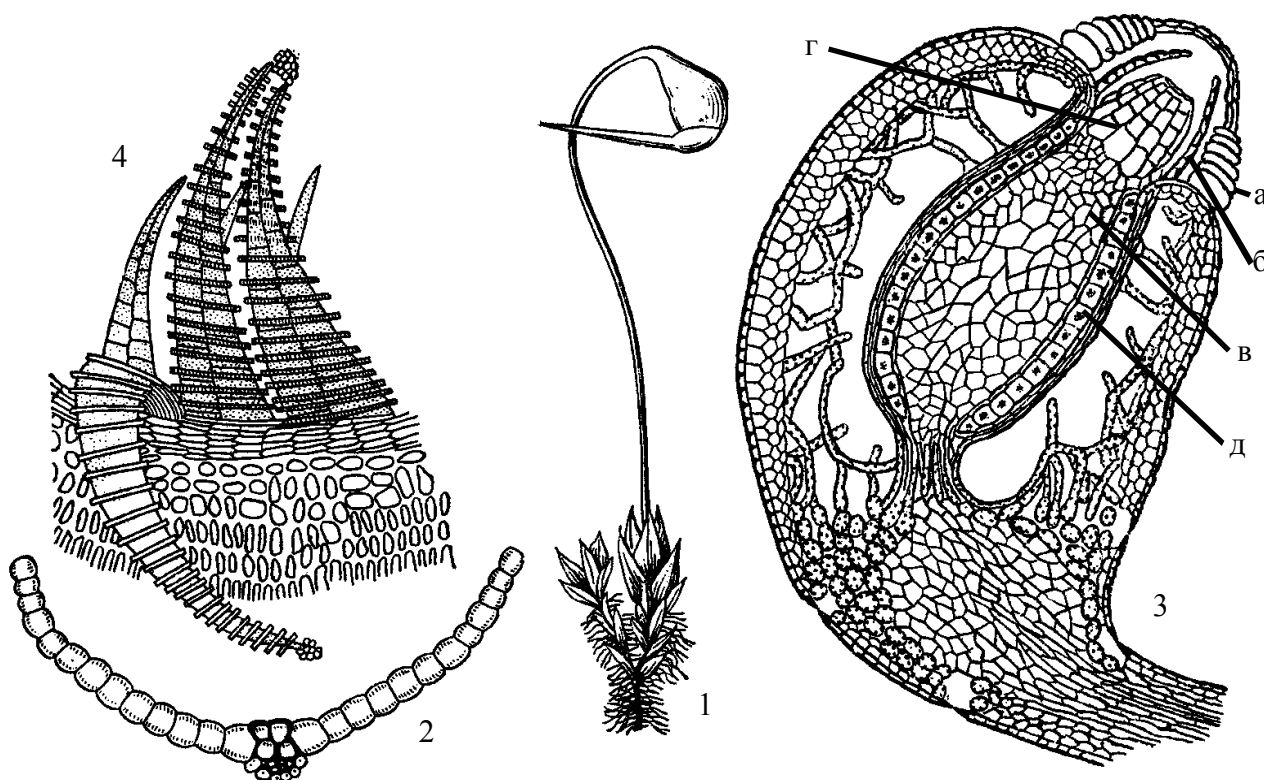


Рис. 253. *Funaria hygrometrica*: 1 - внешний вид; 2 - лист в разрезе; 3 - коробочка в разрезе (а - крышечка; б - перистом; в - колонка; г - эпифрагма; д - археспорий); 4 - зубцы перистома

наибольший интерес представляют порядки Сплахноподобные (*Splachnales*), Бриеподобные (*Bryales*) и Гипноподобные (*Hypnales*).

### Порядок Сплахноподобные - *Splachnales*

Включает два семейства. Семейство Сплахновые (*Splachnaceae*) насчитывает около 100 видов, обитающих на органическом субстрате - трупах животных и их экскрементах. Виды рода Сплахнум (*Splachnum*) поселяются на экскрементах животных. Сплахнум красный (*Splachnum rubrum*, рис. 254) имеет неветвящийся стебель, достигающий 1-2 см длины. Коробочка на длинной ножке (до 14 см длины) с зонтиковидной апофизой, окрашенной в пурпурно-красный цвет. Через устьица эпидермиса апофизы выделяется жидкость с неприятным запахом, привлекающая мух, которые являются распространителями клейких спор.

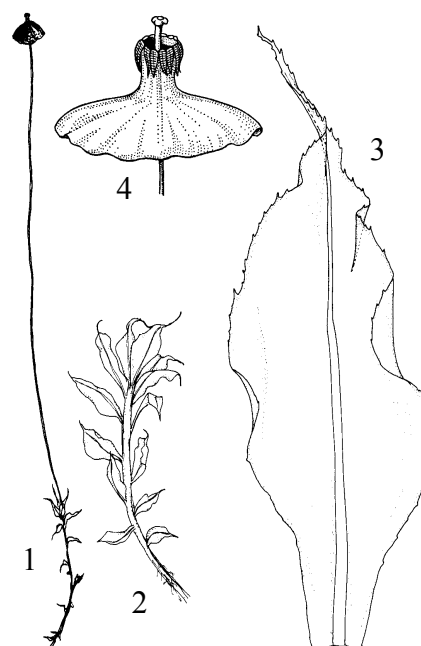


Рис. 254. *Splachnum rubrum*: 1 - внешний вид; 2 - гаметофит; 3 - лист; 4 - вскрывшаяся коробочка

### Порядок Бриеподобные - *Bryales*

Крупный порядок, насчитывающий 16 семейств и около 2000 видов. Это преимущественно почвенные, лесные и болотные мхи, реже скальные, в южном полушарии - эпифиты.



Самое крупное семейство Бриевые (*Bryaceae*), насчитывающее до 1700 видов. В умеренной зоне северного полушария широко распространён Родобриум розетковидный (*Rhodobryum roseum*, рис. 255), обитающий в лесах на затенённой почве. Прямостоячий стебель оканчивается розеткой крупных листьев. Спорогонии одиночные или их может быть 2-3, коробочка повислая, с продолговатой шейкой.

### Порядок Гипноподобные - *Hypnales*

Включает напочвенные, скальные и эпифитные мхи, образующие дерновинки и ковры. В порядке 12 семейств и свыше 3000 видов.

Семейство Гипновые (*Hypnales*) насчитывает 30 родов, среди которых монотипный род Птилиум (*Ptilium*), единственный вид которого Птилиум страусово перо (*Ptilium crista-castrensis*, рис. 256) имеет дважды перистый изящный стебель, в средней части которого формируются генеративные укороченные побеги, формирующие впоследствии спорогонии с поникающими коробочками.

Мохообразные являются древним таксоном высших растений, ископаемые остатки которых известны с силура и девона, причём уже в составе двух классов *Hepaticopsida* и *Bryopsida*. Среди печёночников талломные формы появились раньше листостебельных. Однако непосредственные предки Мохообразных неизвестны. На их происхождение имеется две точки зрения. Первая заключается

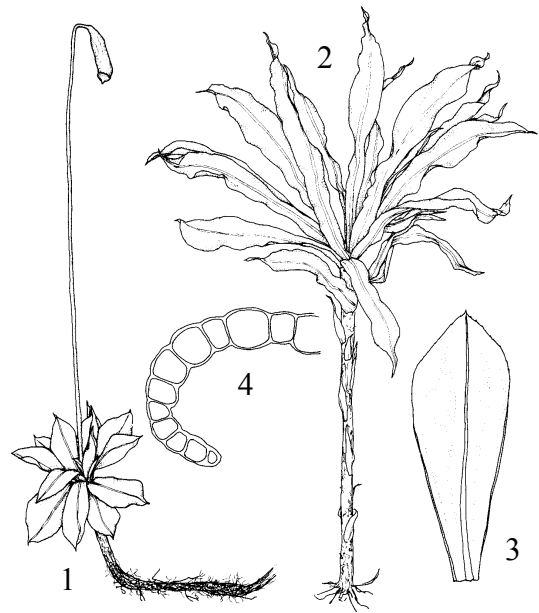


Рис. 255. *Rhodobryum roseum*: 1 - внешний вид; 2 - гаметофит; 3 - лист; 4 - лист в разрезе

в том, что предковые водорослевые формы имели дорсивентральный таллом, дихотомически ветвились и имели изоморфную смену генераций. При жизни в условиях суши произошла редукция диплоидной генерации и потеря самостоятельности спорофита. О том, что спорофит был самостоятельным организмом, свидетельствуют наличие

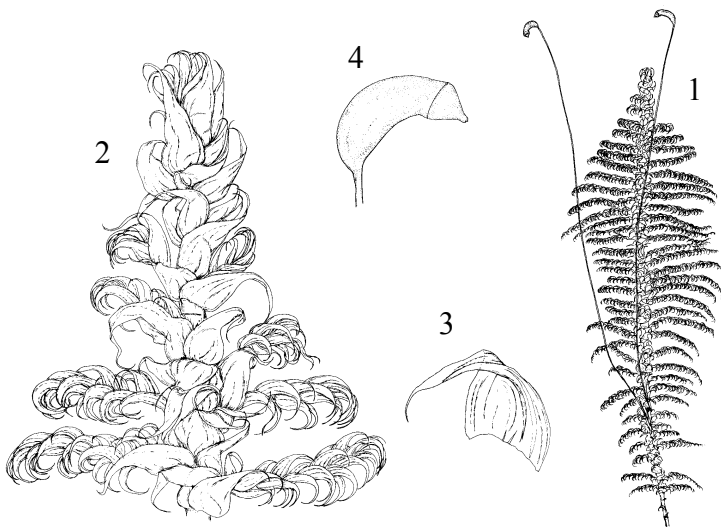


Рис. 256. *Ptilium crista-castrensis*: 1 - внешний вид; 2 - часть гаметофита; 3 - лист; 4 - коробочка

устыиц в эпидермисе коробочки

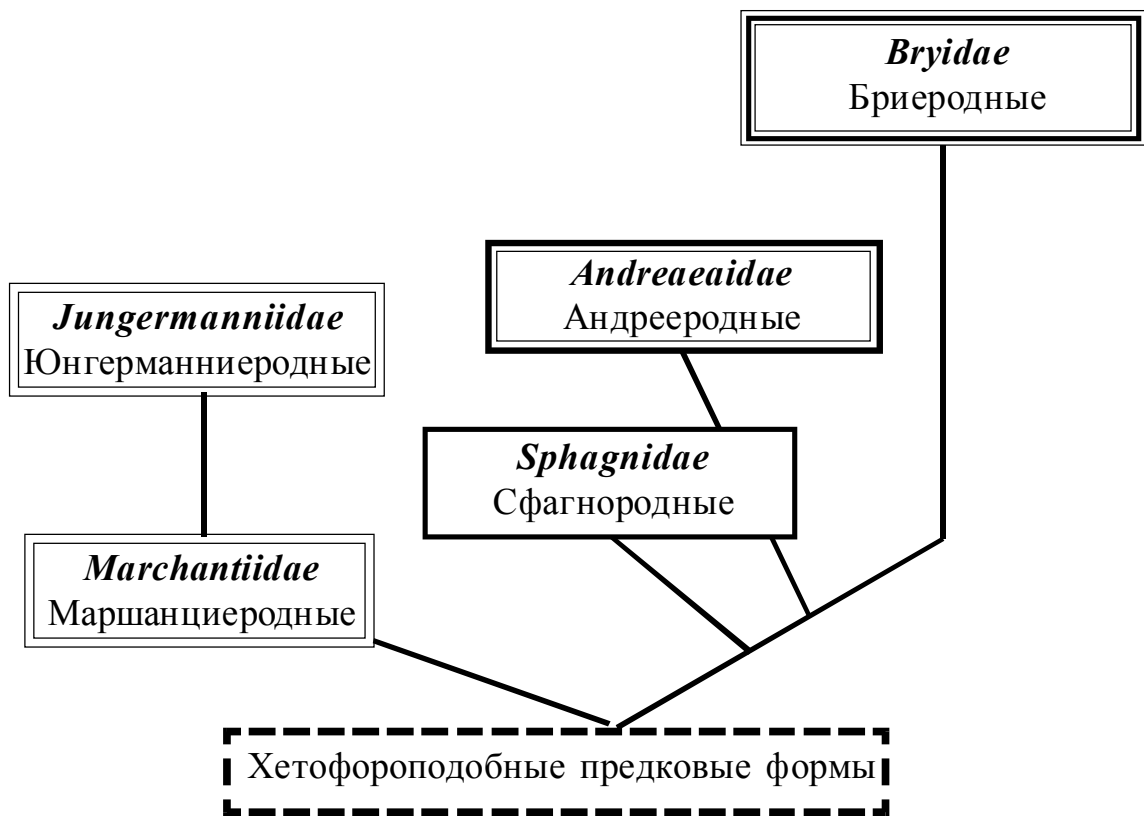


Рис. 257 Схема филогенетических отношений Мохообразных - *Bryophyta*

спорогона, проводящих тканей в ножке и колонке, случаи прорастания стопы через ткань гаметофита и образование на ней ризоидов. В результате потери самостоятельности спорофит редуцировался до органа спороношения с утратой всех вегетативных функций, которые перешли к гаметофиту, и он стал преобладающим в цикле развития. Постепенно выработалась листостебельная структура у наиболее высокоорганизованных форм, достигших наибольших размеров и растущих в сравнительно сухих условиях. Не смотря на большое разнообразие гаметофитов, Мохообразные не смогли занять господствующего положения на земле, и были ограничены в распространении увлажнёнными местами обитания, поскольку основной функцией гаметофита остаётся обеспечение полового процесса, происходящего в капельно-жидкой среде. Одним из вариантов этой точки зрения является предположение о том, что предками Мохообразных явились древние водоросли порядка *Chaetophorales*, обладавшие гетеротрихальным талломом и самыми разнообразными типами циклов развития. Начало одним Мохообразным дали водоросли, обладавшие изоморфной сменой генераций с последующей редукцией спорофита, другие же с самого начала унаследовали цикл развития с преобладанием гаметофита. Такая трактовка позволяет предположить независимое происхождение листостебельных и талломных форм. Генеральной линией эволюции в этом случае явилось трансформирование вертикальных участков гетеротрихального таллома, что привело к возникновению листостебельного таллома. В этом случае признаётся независимость происхождения *Hepaticopsida* и *Bryopsida*, эволюция в пределах каждого из этих таксонов шла независимо.

Вторая точка зрения рассматривает Мохообразные в качестве вторичной, регрессивной группы растений, берущих начало от Риниообразных, у которых спорофит является преобладающим в цикле развития. Эволюция шла в направлении от листостебельных форм к талломным в связи с приуроченностью к условиям повышенного увлажнения. У простейших Мохообразных, с этой точки зрения, спорофиты изменялись от листостебельных радиальных форм к дорсивентральным и, наконец, к безлистным талломным. Эта точка зрения опирается на сходство в строении спорангиев некоторых первых наземных растений, например, *Horneophyton*, со спорогонами Сфагноподобных и Андрееподобных, а также наличием редуцированных адаптивных структур (устийц, проводящей системы). Однако с этой точкой зрения трудно согласиться, поскольку принятие в качестве исходного для Мохообразных гаметофита типа Кукушкина льна мало обосновано - неизвестно, какими были гаметофиты у Риниообразных. В развитии гаметофита и спорофита Мохообразных обнаруживается прогрессивное направление. Гаметофит явно прогрессировал, постепенно вырабатывалось его сложное расчленение, увеличение поверхности, появление специализированных тканей, что необходимо для лучшего обслуживания спорофита. Поскольку эволюция гаметофита шла в воздушной среде, он выработал ряд признаков, характерных для линии развития с преобладанием спорофита - листостебельное строение, зачаточную стель. Такие же прогрессивные черты видны и в эволюции спорофита, выражающиеся в усовершенствовании аппарата рассеивания спор (от элатер до перистома).

Филогенетические связи в отделе *Bryophyta* приведены на рисунке 257. Выделяются две эволюционные линии, соответствующие двум классам - *Hepaticopsida* и *Bryopsida*.

## ОТДЕЛ АНТОЦЕРОТООБРАЗНЫЕ - *ANTHOCEROTOPHYTA*

Таксономическая категория этой группы растений окончательно не установлена, многие исследователи рассматривают её в ранге класса отдела Мохообразные. В некоторых системах ей придаётся ранг самостоятельного отдела на основе ряда признаков, не свойственным отделу *Bryophyta*. Эти отличия касаются особенностей строения как гаметофита, так и спорофита.

Гаметофит имеет наиболее примитивное строение среди всех высших растений. Он представлен дорсивентральным, лопастным талломом (слоевищем), состоящим всего из нескольких слоев одинаковых, тонкостенных клеток. На нижней стороне таллома развиваются ризоиды с гладкими стенками. Характерной особенностью является наличие в клетках пластинчатого хлоропласта (хроматофора) с пиреноидом (род Антоцерос - *Anthoceros*) или нескольких более мелких хлоропластов с пиреноидами или без них (род Мегацерос - *Megaceros*). Органы полового размножения развиваются эндогенно в ткани слоевища. Архегоний развивается из поверхностной клетки, делящейся поперечной перегородкой. Из нижней клетки формируются брюшная канальцевая клетка и

яйцеклетка, из верхней после ряда поперечных делений образуются шейковые канальцевые клетки. Таким образом, в отличие от других Мохообразных, архегоний является внутренним органом, стенки его неотличимы от основной ткани гаметофита, покровный слой архегония недостаточно отчетливо выделяется, то есть шейка и брюшко ещё не дифференцированы (рис. 258).

У Мохообразных архегонии наружные. Развитие этого органа начинается от одной поверхностной клетки, которая делится поперечной перегородкой на две, верхняя формирует сам архегоний, из нижней образуется его ножка. После трёх

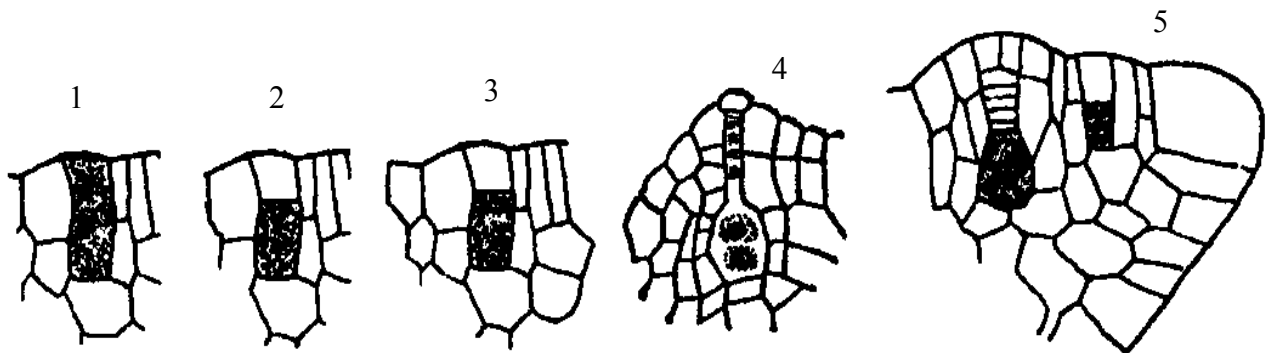


Рис. 258. Последовательные стадии развития архегония Антоцеротообразных

последовательных делений верхней клетки образуется центральная клетка и периферические. Затем зачаток архегония делится горизонтальной перегородкой на две половины, из нижней развивается брюшко с яйцеклеткой и брюшной канальцевой клеткой, из верхней - шейка с шейковыми канальцевыми клетками (рис. 259).

Особенностью спорофита является наличие вставочной меристемы между стопой и коробочкой. Спорофит растёт в течение всей жизни, а у видов,



Рис. 259. Последовательные стадии развития архегония Мохообразных

обитающих в умеренных широтах - в течение сезона. Клетки меристематической ткани постоянно делятся, вследствие чего спорофит долгое время растёт в длину, причём по мере роста происходит его формирование. В то время, как на вершине

происходит раскрытие створок и высыпание спор, в основании имеется ещё совершенно недифференцированная часть, состоящая из эмбриональной ткани. Коробочка имеет сложное строение, её ткани дифференцированы на покровную, ассимиляционную, археспориальную и зачаточную проводящую. В эпидермисе растущей коробочки находятся устьица, имеющие замыкающие клетки, т. е. способные осуществлять транспирацию, спорофит в целом обладает способностью к фотосинтезу. Кроме того, он способен к укоренению, что встречается у видов рода *Megaceros*. Обнаружено подобное явление и у *Anthoceros fusiformis*, растущего на тихоокеанском побережье Северной Америки, у которого спорофит достигает 16 см в высоту при очень маленьком гаметофите. Нижняя часть этого спорофита в центре имеет массивную стель и зеленую коровую фотосинтезирующую ткань, прилегающую к эпидермису. Осевая часть стели дифференцирована по типу сосудистых растений, она имеет проводящие ткани, морфологически сходные с протостелью Риниофитов. Стопа клубневидно утолщена, а ее нижние клетки образуют длинные ризоидальные выросты, уходящие в почву. Таким образом, спорофит способен жить как независимое растение.

Таким образом, отличительные особенности гаметофита и спорофита позволяют придать этой группе растений ранг самостоятельного отдела, не имеющего родства с настоящими *Bryophyta*.

Отдел включает два класса: Антоцеротовидные (*Anthocerotopsida*) и Горнеофитовидные (*Horneophytopsida*).

### **КЛАСС АНТОЦЕРОТОВИДНЫЕ - *ANTOCEROTOPSIDA***

Представители класса отличаются дорсивентральным, лопастным слоевищем, не дифференцированным на ткани (гомогенным), состоящим из нескольких слоёв одинаковых, тонкостенных клеток. Лишь у представителей рода Дендроцерос (*Dendroceros*) посередине имеется многослойное утолщение, условно называемое жилкой. На нижней стороне таллома развиваются ризоиды с гладкими стенками. Здесь же образуются межклеточные полости, заполненные слизью, которая выступает наружу и предохраняет точку роста. В полостях часто поселяются колонии водоросли рода *Nostoc*. Меристематические клетки формируют лопасти, налегающие друг на друга, придающие слоевищу курчавость. На верхней поверхности возникают пластинчатые или волосовидные придатки, создающие паутинистый налёт, который способен поглощать влагу из атмосферы и создавать вокруг слоевища влажную среду. При неблагоприятных условиях (дефиците влаги) на лопастях слоевища формируются клубневидные утолщения, покрытые сверху опробковевшими клетками, способные переносить неблагоприятные условия, а затем прорасти в новые растения.

Вегетативное размножение осуществляется выводковыми почками, которые образуются внутри клеток слоевища как апланоспоры у водорослей, при этом содержимое клеток отстаёт от стенок и покрывается оболочкой. Стенки

образующей клетки ослизняются, почка выходит наружу и вырастает в новое растение.

Гаметофит обоеполюй, но антеридии созревают раньше архегониев, что предотвращает самооплодотворение. Антеридии располагаются по одному или группами в особых полостях - антеридиальных камерах, закрытых сверху одним или двумя слоями клеток. Из клеток ножки антеридия могут возникать новые антеридии. Ко времени созревания антеридии окрашиваются в оранжевый цвет, клетки, закрывающие полость, вздуваются, затем кратерообразно разрываются и образуют зубчатую обёртку вокруг антеридиев, и сперматозоиды выходят наружу. Архегонии также являются внутренними органами, но располагаются не в полостях, а в ткани гаметофита.

Спорофит образуется в ткани слоевища. При его прорастании ткань гаметофита образует вокруг коробочки обёртку - вагинулу. Он состоит из длинной цилиндрической коробочки и стопы. Стопа часто имеет якоревидную форму, погружена в ткань гаметофита, пространство между стопой и гаметофитом заполнено слизью. Внутри коробочки находится узкая колонка, которая вместе с коробочкой подрастает снизу за счёт деятельности вставочной меристемы. Она выполняет механическую функцию и служит для проведения воды и питательных веществ. На верхушке коробочка вскрывается двумя длинными узкими створками. Между колонкой и стенками коробочки формируются тетрады спор и бесплодные нити - элатеры, которые могут быть одноклеточными

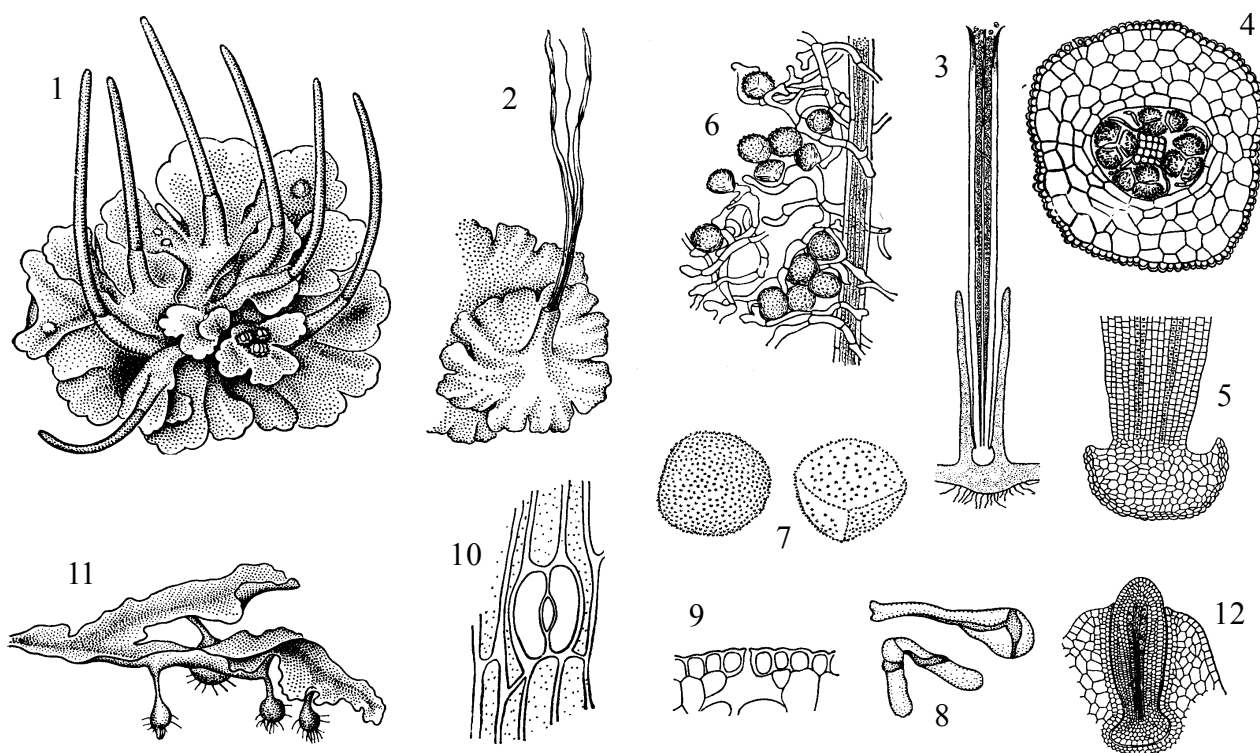


Рис. 260. *Antoceros laevis*: 1 - внешний вид гаметофита со спорофитами; 2 - часть слоевища со вскрывшейся коробочкой; 3 - схема строения спорофита; 4 - поперечный разрез коробочки; 5 - стопа и вставочная меристема; 6 - часть колонки с элатерами и спорами; 7 - споры; 8 - элатеры; 9 - поперечный срез устья; 10 - устье в эпидермисе коробочки; 11 - слоевище с выводковыми клубеньками; 12 - прорастание спорофита

и многоклеточными, иногда ветвистыми, часто коленчато согнутыми. До созревания спор они представляют собой удлинённые тонкостенные клетки с живой цитоплазмой, содержащей капельки масла и зёрна крахмала и выполняют функцию обеспечения питанием спорогенных клеток. Позднее в стенках элатер образуются спиральные утолщения, в зрелом состоянии они становятся гигроскопичными и служат для разрыхления и разбрасывания спор.

Споры долго остаются соединёнными в тетрады. При прорастании споры образуется слабо развитая протонема, состоящая из 1-3 клеток.

Класс *Anthocerotopsida* включает один порядок Антоцеротоподобные (*Anthocerotales*) и два семейства: Антоцеротовые (*Anthocerotaceae*) и Нототиловые (*Notothylaceae*).

Семейство Антоцеротовые (*Anthocerotaceae*) насчитывает около 300 видов, распространённых главным образом в тропических и умеренно тёплых областях земного шара. Одним из самых распространённых видов является Антоцерот гладкий (*Anthoceros laevis*, рис. 260), распространённый в северных и южных умеренных широтах всего земного шара. Является обитателем нарушенных и незадернованных субстратов, поселяется на залежах, по окраинам дорог и канав, на обнажённой влажной почве.

Семейство Нототиловые (*Notothylaceae*) включает один род Нототилас (*Notothylas*), насчитывающего 10 видов, которые приурочены в основном к тропикам южного полушария. Типичным представителем является Нототилас округлый (*Notothylas orbicularis*, рис. 261), у которого в коробочке имеется зачаточная колонка, отсутствует вставочная меристема, между стопой и коробочкой имеется короткая ножка. Развитый спорофит покрыт обёрткой гаметофита. Стенки коробочки без устьиц, элатеры неразветвлённые.

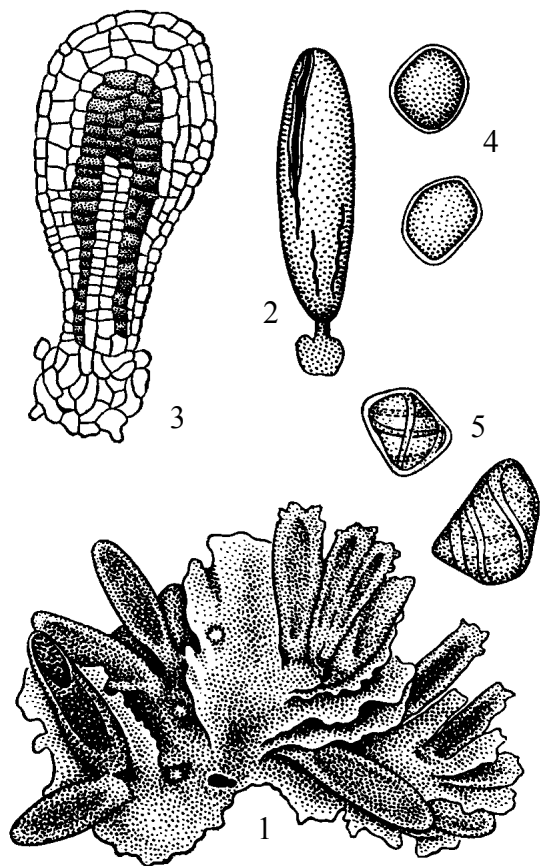


Рис. 261. *Notothylas orbicularis*: 1 - внешний вид; 2 - спорофит; 3 - спорофит в разрезе; 4 - споры; 5 - элатеры

## КЛАСС ГОРНЕОФИТОВИДНЫЕ - *HORNEOPHYTOPSIDA*

Монотипный класс, представленный одним видом - Горнеофитон Линье (*Horneophyton lignieri*, рис. 262), известным из отложений среднего девона. Так же, как и все первые наземные растения, он имел дихотомически ветвящийся стебель высотой до 20 см. Подземная часть была представлена клубневидным

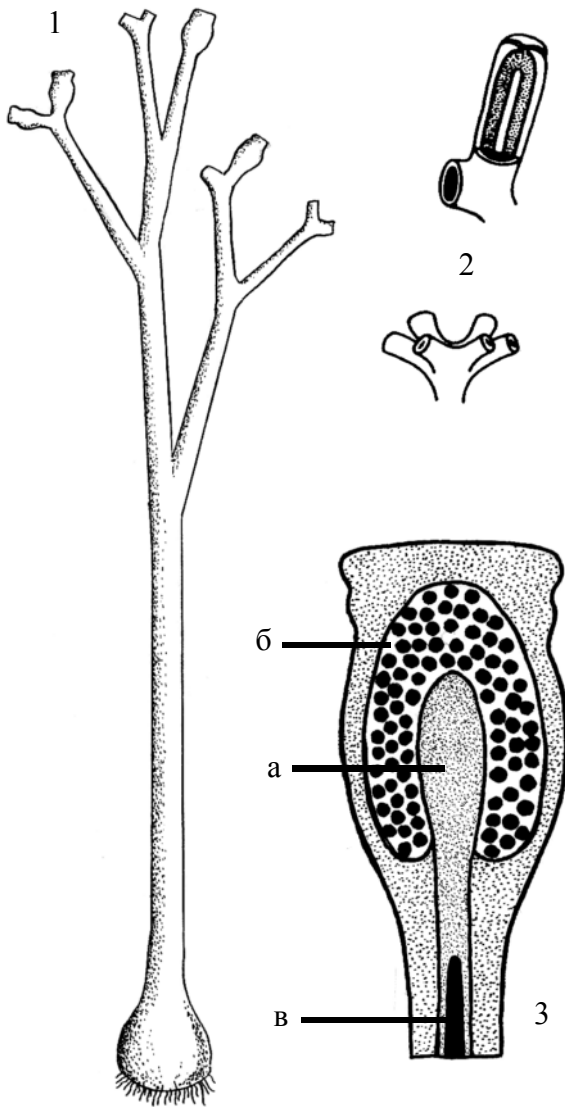


Рис. 262. *Horneophyton lignieri*: 1 - внешний вид; 2 - дихотомически разветвлённый спорангий; 3 - спорангий в разрезе (а - колонка; б - споры; в - ксилема)

образованием, покрытым ризоидами и лишённым проводящих тканей. В нём обнаружены следы гифов грибов, что предполагает наличие микоризы. В эпидермисе отсутствовали устьица. В спорангиях Горнеофитона имелась колонка, над которой формировалась продолговатая куполообразная спороносная полость. По созревании спорангий вскрывался порой. Цилиндрические спорангии до 4 мм длины мало отличались от стебля и были способны к ветвлению. Некоторые спорангии ветвились дважды и трижды дихотомически. Многослойная стенка спорангия являлась непосредственным продолжением периферической части коры. Колонка также дихотомически ветвилась и представляла собой продолжение проводящего пучка с выклинившейся ксилемой. Сама же колонка была представлена флоэмой. Предполагается, что формирование спорангия на вершине тела (конечного участка стебля) происходило путём превращения внутренних клеток коры в материнские клетки спор, а затем в споры.

Из девонских отложений описано растение под родовым названием Лионофитон (*Lyonophyton*, рис. 263) как предполагаемый гаметофит Горнеофитона. Лионофитон имел вертикальные

восходящие стебли, анатомическое строение которых сходно с таковыми Горнеофитона. На вершине оси имелось чашевидное расширение с лопастным краем. В центре чаши образовывался выступ, в который были погружены архегонии с сильно оттянутой шейкой. По периферии чаши с её внутренней стороны располагались округлые антеридии. Однако точка зрения, что Лионофитон является гаметофитом Горнеофитона, не обоснована. Сходное анатомическое строение стебля не является показателем родства, поскольку подавляющее большинство первых наземных растений имели протостель, но отнесены к разным отделам высших растений. Кроме того, строение нижней части стебля Горнеофитона, похожее на стопу и не имеющее проводящих тканей, предполагает начальное развитие спорофита на плоском, слоевищном



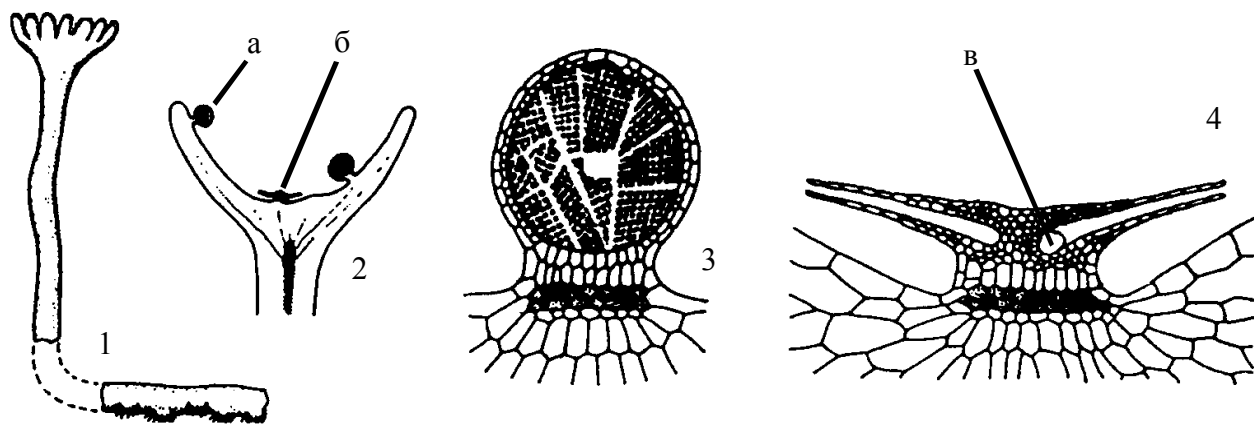


Рис. 263. *Lyonophyton sp.*: 1 - внешний вид; 2 - гаметангиофор (а - антеридий; б - архегонии); 3 - антеридий; 4 - архегонии (в - яйцеклетка)

гаметофите, который мог питать спорофит непродолжительное время, после чего формировались ризоиды, прораставшие через ткань гаметофита в субстрат, и спорофит переходил к самостоятельному существованию, как это происходит у некоторых современных Антоцеротовидных.

Филогенетические связи *Anthocerotophyta* приведены на рисунке 264. Этот таксон представляет собой особую эволюционную ветвь высших растений с преобладанием в цикле развития спорофита (о чём также свидетельствует и наличие внутреннего архегония на гаметофите), наиболее высокоорганизованные представители которой вымерли. Современные потомки эволюционировали по пути редукции спорофита и всё большей зависимости его от гаметофита (хотя часть из них сохранила ограниченную независимость). В связи с этим они утратили способность к ветвлению и сохранили лишь вставочную меристему.

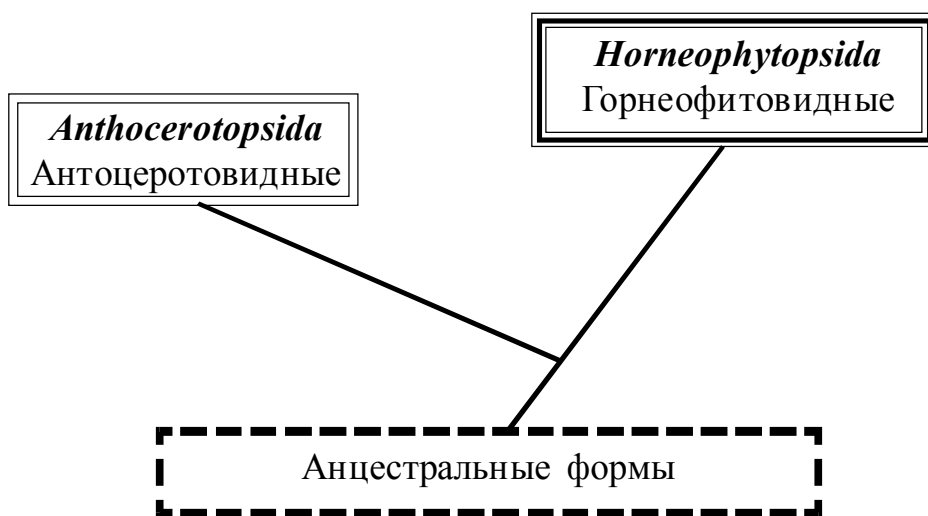


Рис. 264 Схема филогенетических связей Антоцеротообразных - *Anthocerotophyta*

## ОТДЕЛ РИНИЕОБРАЗНЫЕ - *RHYNIOРНУТА*

Отдел объединяет растения, большинство из которых являются ископаемыми, известными из ранних палеозойских отложений. Небольшая их часть в трансформированном виде сохранилась в современной флоре.

Ископаемые Риниеобразные являются наиболее древними наземными растениями, существовавшими на всех материках от верхнего силура до конца девона (80 - 90 млн. лет), вымершими около 400 млн. лет назад. Они обладали рядом признаков, отражавших начальную ступень эволюции высших растений. Тело состояло из цилиндрических осей, дихотомически ветвившихся во взаимно перпендикулярных плоскостях. Оси были покрыты эпидермисом с типичным устьичным аппаратом. Проводящая система устроена по типу протостели. Подземная часть была представлена корневищеподобными образованиями, получившими название ризоидов, покрытых простыми ризоидами. Конечные участки воздушных побегов получили название теломов, подразделялись на фертильные (несущие спорангии) и стерильные (без спорангиев). Соединявшие теломы оси получили название мезомов. В спорангиях развивались одинаковые споры, имевшие трёхлучевые швы. Спорангии толстостенные, без колонки, продолговатой или округлой формы, у некоторых видов срастались, образуя синангии, что характерно и для современных представителей отдела. Большинство ископаемых Риниеобразных были типичными наземными растениями, обитавшими преимущественно на болотистых местах вокруг морских и континентальных бассейнов.

Отдел объединяет три класса: Риниевидные (*Rhyniopsida*), Псилотовидные (*Psilotopsida*) и Ужовниковидные (*Ophioglossopsida*).

### КЛАСС РИНИЕВИДНЫЕ - *RHYNIOPSIDA*

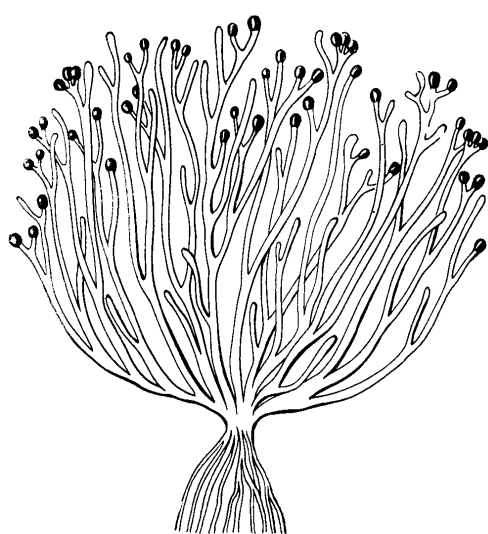


Рис. 265. *Cooksonia* sp.

Началом изучения первых наземных высших растений послужили находки в 1917-1921 годах окаменелых растительных остатков, обнаруженных в Шотландии у деревни Райни (*Rhyni*) в раннедевонских отложениях. Одно из найденных растений получило родовое название Риния (*Rhynia*) по названию населённого пункта и этот род стал типовым для отдела. Наиболее древние остатки этого класса растений относятся к верхнему силуру и представлены родом Куксония (*Cooksonia* sp., рис. 265). Растения высотой 5-10 см неравно дихотомически ветвились, благодаря чему большинство боковых ветвей были

направлены к центру растения, на концах ветвей располагались округлые спорангии. Куксония является самым древним известным высшим растением, жившим более 415 млн. лет назад.

Наиболее хорошо изучен род Риния (*Rhynia*), представленный двумя видами - Риния большая (*Rhynia major*, рис. 266) и Риния Гвин-Вогана (*Rhynia gwynnevaughanii*, рис. 267). Ринии были влаголюбивыми растениями, произраставшими на болотистых местах, где они образовывали довольно густые заросли. Риния большая достигала в высоту 50 см при диаметре стебля 5-6 мм. Подземная часть представляла горизонтальный ризомоид, на котором пучкам располагались ризоиды. Стебель неравно дихотомически ветвился, благодаря чему выделялась более толстая главная ось и тонкие короткие боковые ветви, на концах которых располагались продолговатые спорангии длиной 10-12 мм, без колонки внутри. В спорангиях развивались многочисленные одинаковые споры, располагавшиеся в тетрадах. Специальных приспособлений для вскрытия спорангиев не было. Проводящая система представляла типичную протостель, ксилема которой состояла из трахеид с кольчатыми или спиральными утолщениями. Формирование ксилемы происходило от центра к периферии, то есть ксилема была эндархная. Ксилему окружала флоэма, состоявшая из 4-5 рядов удлинённых клеток со скошенными стенками. Далее располагалась мощная кора, разделявшаяся на внутреннюю и наружную. Внутренняя состояла из рыхло соединённых паренхимных клеток с межклетниками, наружная - из нескольких слоёв плотно сдвинутых клеток. Кора выполняла функцию фотосинтеза и механическую функцию. Снаружи располагался кутикулизованный эпидермис, в котором имелись нормально развитые устьица с двумя замыкающими

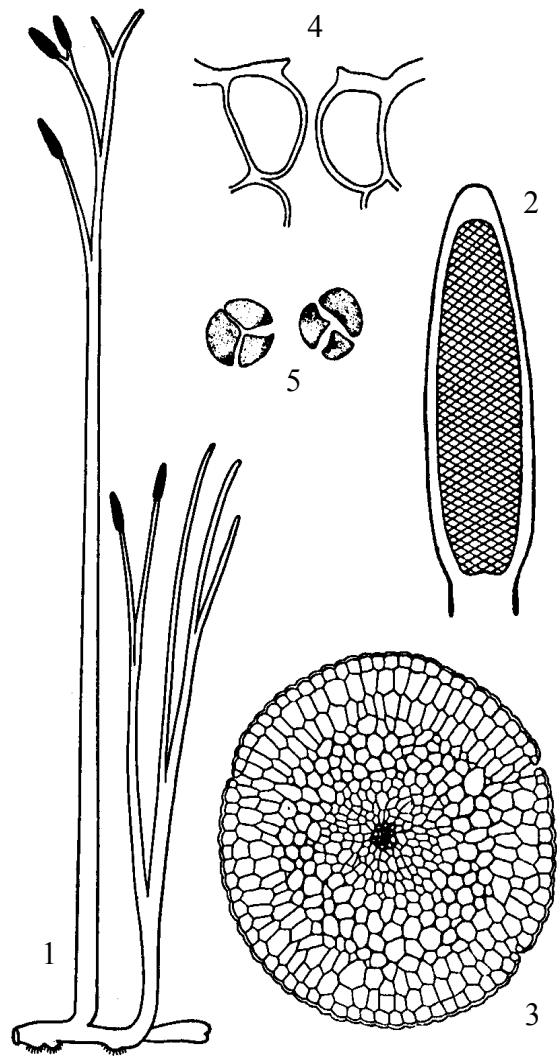


Рис. 266. *Rhynia major*: 1 - внешний вид; 2 - спорангий в разрезе; 3 - стебель в разрезе; 4 - устьице; 5 - споры

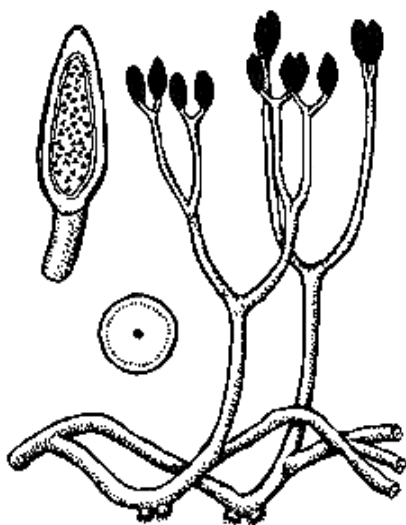


Рис. 267. *Rhynia gwynnevaughanii*

клетками. Снаружи располагался кутикулизованный эпидермис, в котором имелись нормально развитые устьица с двумя замыкающими

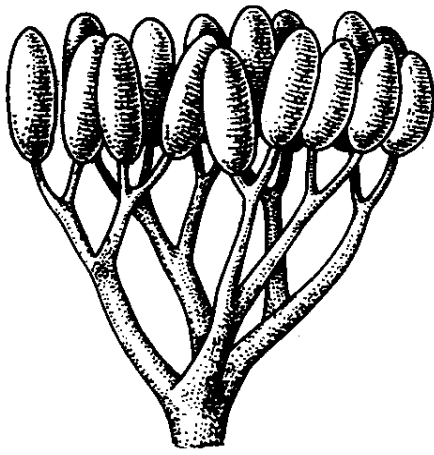


Рис. 268. *Hedeia* sp.

клетками и устьичной щелью.

Риния Гвин-Вогана отличалась меньшими размерами - до 20 см высоты и стеблями 2-3 мм в диаметре. Спорангии имели многослойную стенку, мало отличающуюся по строению от коры, в которой имелись два ряда клеток с утолщёнными оболочками, по которым происходило вскрытие спорангиев.

Гаметофит Риний не найден. Существует предположение, что подземная часть растений была гаметофитом, а надземная - спорофитом. Это предположение основано на исследованиях

Г. Меркера, который на шлифах подземных частей обнаружил структуры, подобные архегонию с прорастающим зародышем. Следовательно, горизонтальные подземные части растений являются не ризоидами, а гаметофитами, выполняющими функции корней спорофитов. Однако это мнение не является общепринятым.

Из других представителей класса известны Гедея (*Hedeia* sp., рис. 268) и Ярравия (*Yarravia* sp., рис. 269). Эти два рода показательны тем, что демонстрируют направление эволюционной трансформации

спороносных структур, проявляющих тенденцию к сближению спорангиев и их срастанию. У Гедеи спорангии собраны в пучки, внешне напоминающие соцветие щиток, у Ярравии спорангии срастаются в синангий, причём у некоторых видов синангии располагаются на укороченных отстоящих веточках, то есть кажутся боковыми (рис 269,3).

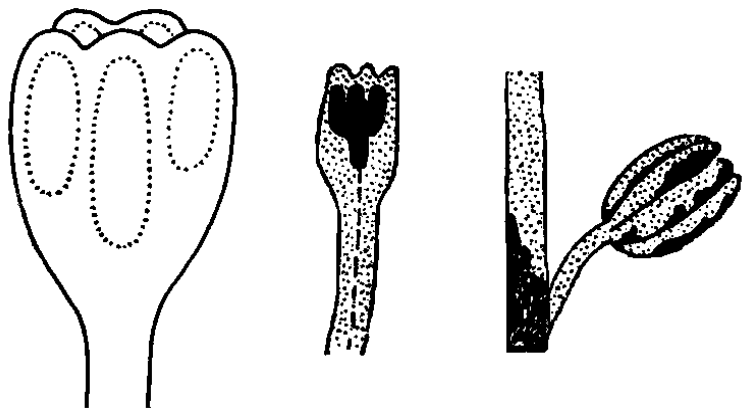


Рис. 269. 1 - схема строения синангия *Yarravia* sp.; 2 - синангий *Yarravia oblonga*; 3 - синангий *Y. subsphaerica*

## КЛАСС ПСИЛОТОВИДНЫЕ - *PSILOTOPSIDA*

Олиготипный таксон ныне живущих растений, представленный всего лишь двумя родами: Псилот (*Psilotum*) и Тмезиптерис (*Tmesipteris*). Это эпифиты, растущие на стволах пальм и древовидных папоротников, иногда на перегнойной почве и в трещинах скал. Растения лишены корней, их подземные органы представляют собой длинное разветвленное образование, покрытое многочисленными ризоидами. Этот признак сближает Псилотовидных с Риниевидными. Есть у них и целый ряд других признаков, свойственных

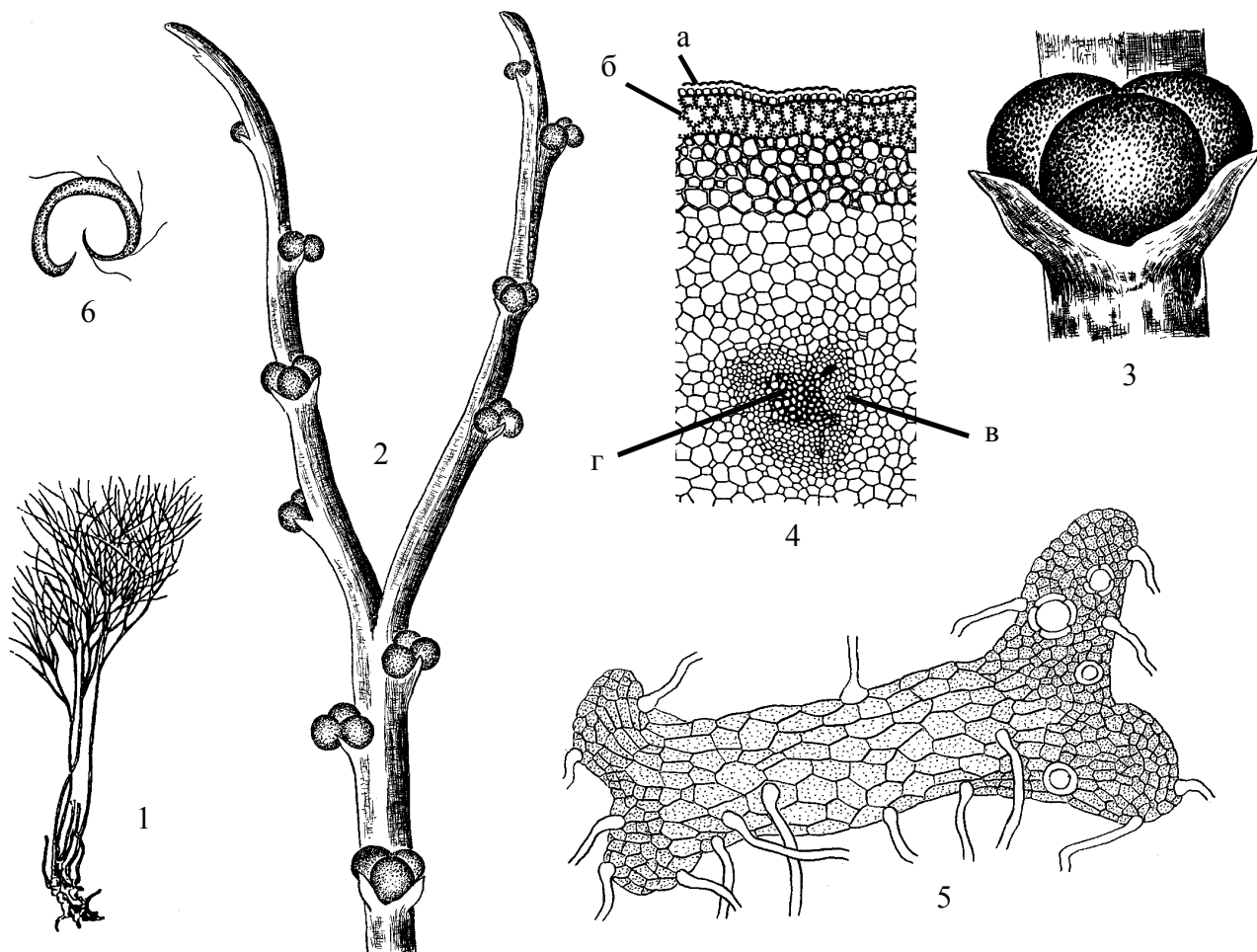


Рис. 270. *Psilotum nudum*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега с синангиями; 3 - синангий; 4 - часть стебля в разрезе (а - эпидермис; б - хлоренхима; в - флоэма; г - ксилема); 5 - гаметофит; 6 - сперматозоид

Риниовидным - дихотомическое ветвление, отсутствие проводящей системы в тонких ризомидах, наличие протостели в толстых ризомидах и в стебле (у Тмезиптериса - сифоностель), примитивное строение устьиц - без побочных клеток (как у Ринии). Гаметофит крупный, до 2 см длины, развивается в трещинах скал, в трещинах коры и под землей, дихотомически ветвится, лишен хлорофилла. Питается сапрофитным путем при посредстве симбиотических грибков, проникающих через ризоиды почти во все клетки. У тетраплоидной формы Псилота обнаружен гаметофит со слабо развитой протостелью. Антеридии и архегонии рассеяны по всей поверхности гаметофита. Сперматозоиды спиральные, многожгутиковые. Архегонии погруженные, с короткой выступающей шейкой, которая по созревании яйцеклетки отпадает. Образующийся в результате оплодотворения зародыш состоит из стебля и ножки, внедряющейся в ткань гаметофита. Ни корня, ни первичного листа зародыш не имеет, при его прорастании развивается сначала корневище (ризомиод), на котором возникают надземные побеги.

Род Псилот распространен в тропических странах обоих полушарий и представлен двумя видами. Наиболее известен Псилот голый (*Psilotum nudum*, рис. 270), широко распространенный в комнатной культуре. На стебле,

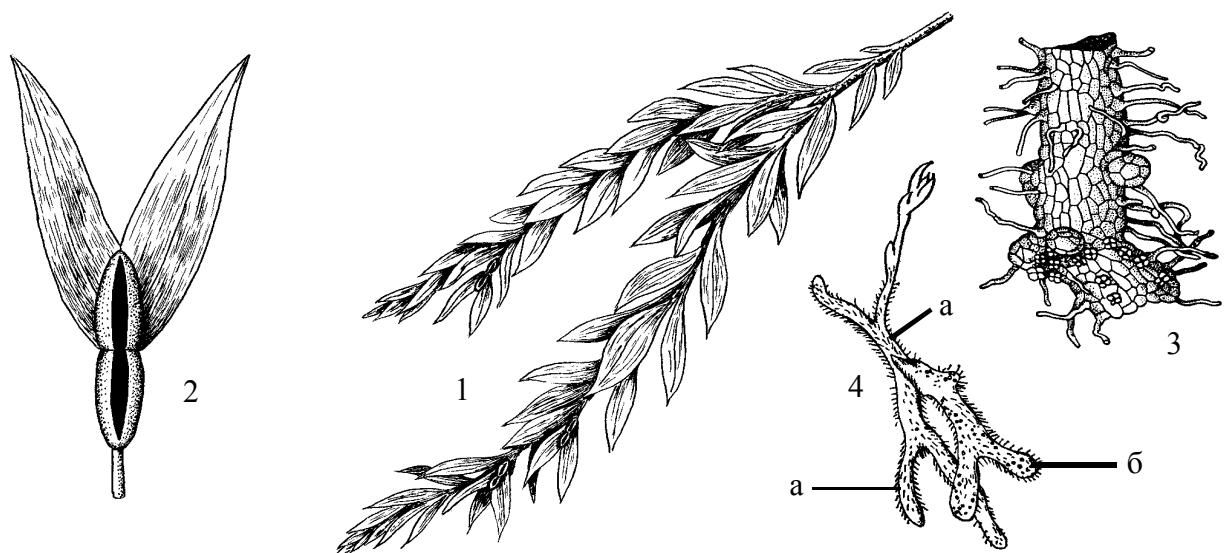


Рис. 271. *Tmesipteris tannensis*: 1 - внешний вид; 2 - синангий; 3 - гаметофит; 4 - молодой спорофит на гаметофите (а - спорофит; б - гаметофит)

достигающем в длину 100 см, расположены мелкие листовидные придатки, лишенные устьиц и жилок. Спороносные органы - трехкамерные синангии, располагающиеся по бокам стебля на верхушках коротких веточек, несущих у основания вильчатый придаток. Эта веточка обычно короткая и синангий кажется пазушным. Нередко она более или менее удлинена, а иногда очень сильно и лишена придатка, тогда синангии располагаются на верхушках дихотомически ветвящихся ветвей, как у Ярравии. В некоторых случаях, как аномальное явление, ножка синангия повторно дихотомически ветвится, и каждая ветвь несёт синангий. Среди культивируемых видов есть формы, совершенно лишённые боковых выростов, а синангии имеют больше трёх камер и расположены на вершинах ветвей. Такие формы практически ничем не отличаются от Ярравии.

Род Тмезиптерис насчитывает 10 видов, распространенных в Австралии и Юго-Восточной Азии. Стебель чаще всего неразветвленный или однажды дихотомирован, как у Тмезиптериса таннинского (*Tmesipteris tannensis*, рис. 271), достигает 25 см длины, висячий. В нижней части стебля располагаются недоразвитые листовидные придатки, также лишённые устьиц и жилок. Остальная часть стебля покрыта уплощёнными латерально (в вертикальной плоскости) и нисходящими на стебель ланцетными или эллиптическими пластинками, имеющими одну центральную жилку и покрытыми с обеих сторон устьицами, кроме самой верхушки, где нет устьиц и куда не заходит жилка. Предположительно эти "листья" являются филлокладиями, возникшими вследствие неравной дихотомии и уплощения укороченного бокового побега, чешуевидные же выросты имеют энциальная природу. Предполагается также, что верхушка филлокладия, куда не заходит жилка и где нет устьиц, также является энцием, что подтверждает стеблевую природу "листьев". В стебле имеются листовые следы, в центральном цилиндре, середина которого занята паренхимой - листовые прорывы. Синангии состоят из двух камер, расположены на ножке (конечные), прикрыты дихотомически разветвленным листовидным

образованием. Гаметофит имеет червеобразную форму, дихотомически ветвится. Развивающийся спорофит образует первоначально дихотомически разветвлённое с верхней и нижней сторон тельце и долго соединён с гаметофитом, внешне от него не отличаясь. При дальнейшем развитии из верхней части тельца возникают надземные побеги, из нижней - корневища. На основании этих отличий некоторые исследователи придают Тмезиптерису ранг класса (*Tmesipteropsida*).

### КЛАСС УЖОВНИКОВИДНЫЕ - *OPHIOGLOSSOPSIDA*

Современная систематика относит Ужовниковидные к отделу Папоротникообразных. Однако целый комплекс отличительных особенностей

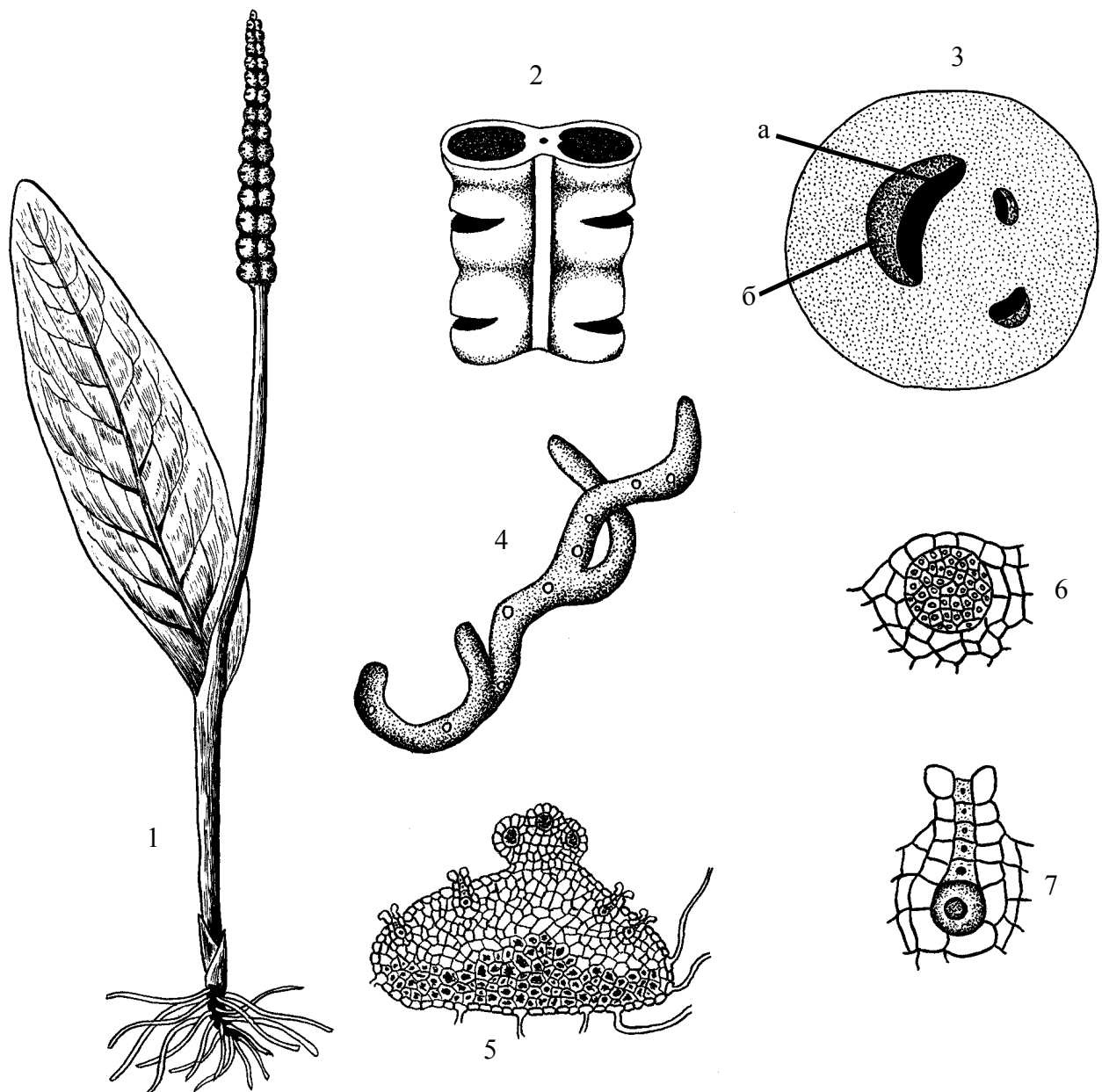


Рис. 272. *Ophioglossum vulgatum*: 1 - внешний вид; 2 - часть синангия; 3 - стебель в разрезе (а - ксилема; б - флоэма); 4 - гаметофит; 5 - гаметофит в разрезе; 6 - антеридий; 7 - архегоний

позволяет рассматривать этот таксон как самостоятельную ветвь эволюции, берущую начало от первых поселенцев суши. В первую очередь, это дихотомическое ветвление наземного побега, отсутствие улиткообразного почкосложения, характерного для папоротников, и ряд других признаков. На ранних этапах развития спорангии напоминают верхушку стебля Риниеобразных, на их боковых стенках и на ножках присутствуют устьица. Ужовниковидные имеют наивысшее число хромосом среди растений - от 90 до 1320.

Класс Ужовниковидные включает один порядок (*Ophioglossales*) с одним семейством (*Ophioglossaceae*), представленным тремя родами - Ужовник (*Ophioglossum*), Гроздовник (*Botrychium*) и Червеколосьник (*Helminthostachys*). Это многолетние, иногда вечнозелёные травянистые растения, растущие на рыхлой и влажной почве в лесах и на открытых местах, некоторые тропические виды являются эпифитами.

Род Ужовник (*Ophioglossum*) насчитывает около 45 видов, обитающих, главным образом, в тропических странах, где встречаются и эпифитные формы. В умеренных областях северного полушария широко распространен Ужовник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum*, рис. 272). Тело Ужовника представлено подземным горизонтальным корневищем и надземным ветриковым побегом, разделенным на две части - спороносную и стерильную. Стерильная часть имеет вид цельной овальной листовой пластинки, спороносная часть несет "колосок" с двумя рядами спорангиев. Спорангии каждого ряда срослись между собой, образовав синангии. Проводящая система - сифоностель. От корневища отходят толстые

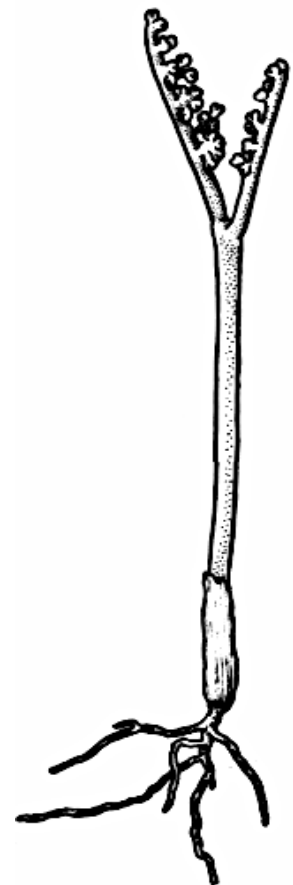


Рис. 273. *Botrychium paradoxum*

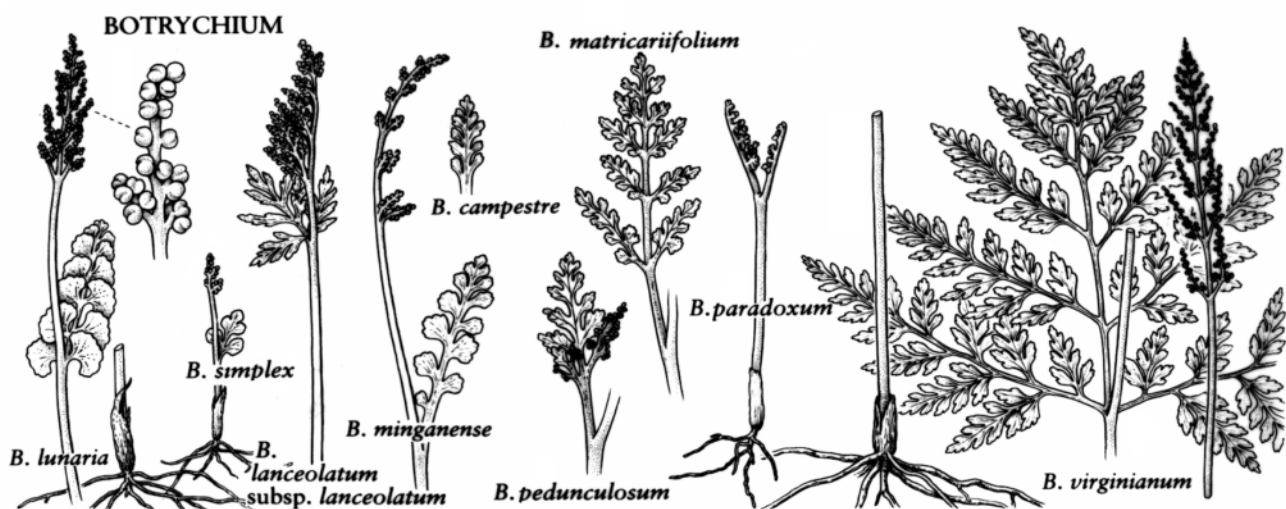


Рис. 274. Виды рода *Botrychium* с различной степенью рассечённости фотосинтезирующей части побега



мясистые корни, содержащие в коре микоризу. На корневище у основания надземного побега имеется почка, в которой находятся зачаточные побеги. Каждый надземный побег развивается в течение 4-5 лет. Медленный рост - это особенность Ужовниковидных. Другой характерной особенностью является наличие особых влагалищ, прикрывающих почку, и отсутствие улиткообразного закручивания в почкосложении. Ужовник - равноспоровое растение. Спорангии толстостенные, содержат большое количество спор - от 1500 до 15000 в каждом, не имеют кольца и открываются поперечной щелью. Споры прорастают после длительного периода покоя. Гаметофит подземный, цилиндрический, дихотомически ветвящийся, с микоризой, похож на гаметофит Псилотовидных. Он растёт за счет верхушечной меристемы и созревает через 10-20 лет, достигая в длину 6 см при диаметре 1 мм. На нем образуются многочисленные антеридии и архегонии. Сперматозоиды многожгутиковые. После оплодотворения зародыш развивается очень медленно. Для полного развития из зародыша растению требуется 5-6 лет. Некоторые Ужовники способны размножаться вегетативно, новые побеги у них появляются из почек, образующихся в подземной части.

Род Гроздовник насчитывает около 35 видов, распространенных по всей Земле. Один из видов этого рода имеет морфологические признаки, свойственные Риниеобразным. Это Гроздовник парадоксальный (*Botrychium paradoxum*, рис. 273), растущий в Северной Америке. Его дихотомически ветвящийся стебель напоминает стебель первых наземных растений. Он разветвляется на два разной длины побега и каждый является фертильным, несёт спорангии. Функцию фотосинтеза выполняет стебель. У других видов этого рода одна из боковых ветвей плоская, листовидная, в различной степени рассечённая, выполняет функцию фотосинтеза, в то время как вторая ветвь является спорангиеносной (рис. 274). У широко распространённого в умеренной зоне Гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria*, рис. 274) стерильная часть рассечена на сегменты, а спорангии сидят на ножках, не сросшиеся. В стебле имеется кольцо камбия, он способен к вторичному утолщению (что не свойственно папоротникам). Гаметофит дорсивентральный, яйцевидный.

Род Червеколосьник (*Helminthostachis*) монотипный, представлен одним видом - Червеколосьник цейлонский (*Helminthostachis zeylanica*, рис. 275), встречающимся в тропических лесах Юго-Восточной Азии. Растение вечнозелёное, его стерильная часть дважды-трижды рассечена на ланцетные сегменты, а спорангии в "колоске" сидят на веточках по три. Веточка заканчивается тройчатым листовидным придатком.

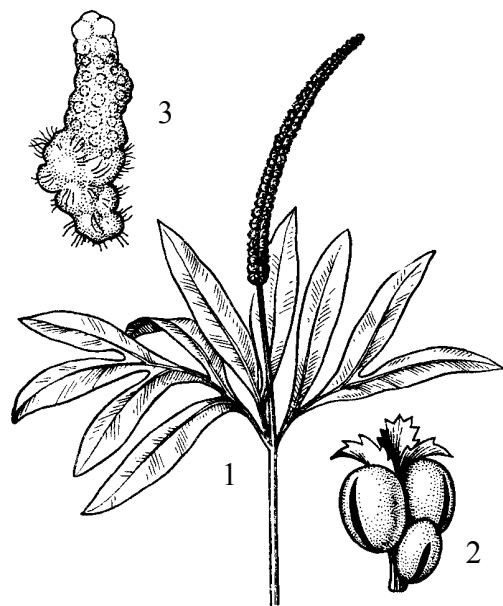


Рис. 275. *Helminthostachis zeylanica*: 1 - внешний вид; 2 - спорангии; 3 - гаметофит

Гаметофит короткий, в нижней части лопастный, в верхней, несущей гаметангии, - цилиндрический.

Систематическое положение древнейших ископаемых растений не является окончательно разработанным. Основная причина - относительно малое количество признаков, присущих примитивным наземным таксонам. Еще совсем недавно в систематике высших растений существовал отдел Псилофитообразные (*Psilophyta*). То, что этот отдел искусственный, понимали многие исследователи, поскольку между некоторыми таксонами проследить родственные связи очень трудно. Постепенно из этого отдела отдельные виды переносились в другие отделы (например, - Астероксилон, Дрепанофикус, Зостерофиллум, Госслингя - в отдел Плаунообразные; Гиения, Псилофитон - в отдел Хвощообразные и т.д.). Собственно Риниеобразные представляют собой древнейшие растения с конечными спорангиями и дихотомическим ветвлением, полностью лишённые каких либо выростов стебля (афильная линия эволюции растений), лишь у Псилотовидных появляются чешуевидные энциальные образования. Эволюция генеративных структур внутри группы шла по пути сближения и срастания спорангиев. Эта тенденция явно прослеживается в классе *Rhyniopsida*, синангии присущи всем представителям класса *Psilotopsida*, и эта же тенденция проявляется в классе *Ophioglossopsida*: в процессе эволюции спорангии сближались и срастались в синангии, имевшие первоначально расположение на верхушках побегов, а затем путём неравной дихотомии занявшие боковое положение.

Филогенетические связи Риниеобразных приведены на рисунке 276. Наиболее близкими в родственном отношении таксонами являются классы *Rhyniopsida* и *Psilotopsida*, имеющие много общих сходных признаков. Более обособленно стоят *Ophioglossopsida*, в эволюционном плане более высоко организованные, что проявляется в разделении функций теломов на спороносящую и фотосинтезирующую, появлению сердцевины в проводящей системе, приспособленность многих представителей к сезонному климату (наличие почек возобновления). Все эти признаки свидетельствуют о родстве Ужовниковидных не с Папоротникообразными, а с Риниеобразными.

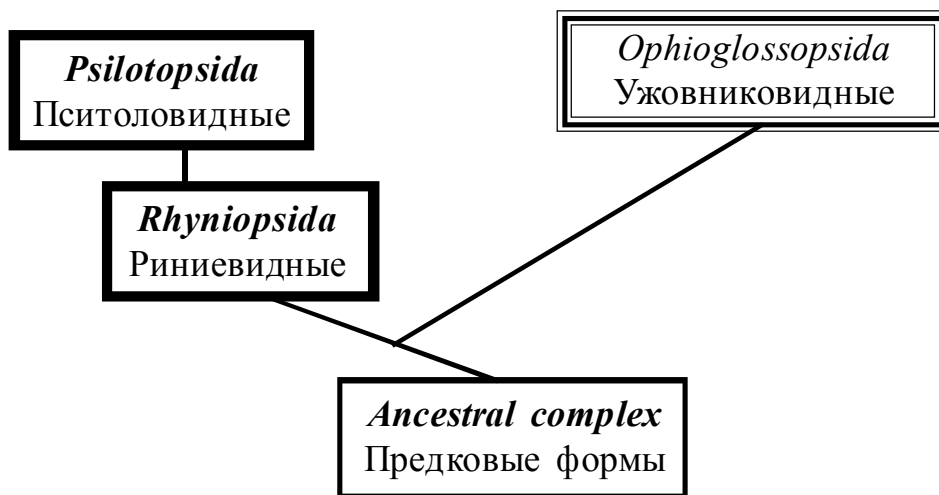


Рис. 276. Схема эволюционных отношений Риниеобразных - *Rhyniophyta*

## ОТДЕЛ ПЛАУНООБРАЗНЫЕ - *LYCOPODIOPHYTA*

Плаунообразные являются представителями одной из древнейших эволюционных линий развития высших растений, берущей начало в верхнем силуре - нижнем девоне, прошедшей в своём становлении практически все уровни организации - от афильного равноспоровых растений до пятикругового раздельнолепестного покрытосеменных. В начальных этапах формирования таксона проявляется принадлежность Плаунообразных к микрофильной линии эволюции высших растений, когда листья образуются путём эпигении и представляют собой выросты стебля - энации, в которые заходит проводящий пучок, а проводящий цилиндр изменяется от протостели через актиностель к плектостели (у отдельных представителей известна сифоностель). Второй особенностью отдела является изначально боковое расположение спорангиев, в процессе эволюции переходящих на спорофиллы и формирующих спороносящие зоны - стробилы. Стробилиарная структура генеративных органов спорофита хорошо выражена у современных и ископаемых равно- и разноспоровых, голосеменных, в меньшей степени у покрытосеменных (серёжковидные и початковидные "соцветия") представителей отдела.

В системе, принятой в настоящем издании, отдел включает 7 классов:

Класс Плауновидные - *Lycopodiopsida*

Класс Полушниковидные - *Isoëtopsida*

Класс Кордаитантовидные - *Cordaitanthopsida*

Класс Сосновидные - *Pinopsida*

Класс Ивовидные - *Salicopsida*

Класс Мириковидные - *Myricopsida*

Класс Перечновидные - *Piperopsida*

### КЛАСС ПЛАУНОВИДНЫЕ - *LYCOPODIOPSIDA*

Объединяет равноспоровые, дихотомически ветвящиеся растения с обоеполами, массивными гаметофитами. Спорангии располагаются непосредственно на стебле или на спорофиллах. Последние могут не отличаться от фотосинтезирующих листьев и располагаться беспорядочно, или быть собранными в спороносные "колоски". Класс подразделяется на 4 порядка: Зостерофиллоподобные (*Zosterophyllales*), Астероксиллоподобные (*Asteroxylales*), Протолепидодендронподобные (*Protolepidodendrales*) и Плауноподобные (*Lycopodiales*). Это подразделение носит достаточно условный характер, поскольку многие виды могут сочетать в себе признаки разных порядков и достаточно чётко демонстрируют постепенные эволюционные преобразования вегетативных и генеративных структур.

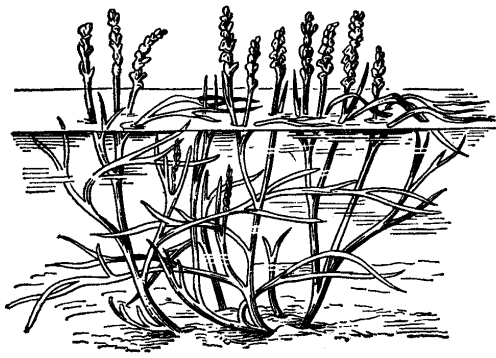


Рис. 277. *Zosterophyllum* sp.

### Порядок Зостерофиллоподобные - *Zosterophyllales*

Представлен небольшой группой ранне- и среднедевонских растений, отличающихся афилностью. Раннедевонский род Зостерофиллум (*Zosterophyllum* sp., рис. 277) был широко распространен в Европе, Западной Сибири, Китае, Северной Америке, Австралии. Это были маленькие, дихотомически

ветвящиеся растения с тонкими ризоидами и более сильно развитой протостелью. Трахеиды имели лестничные утолщения. Стебли покрывал толстый слой кутикулы, под эпидермисом находились толстые субэпидермальные клетки. Зостерофиллум по всей вероятности был галофитом, то есть произрастал в засоленных местообитаниях или был погружён нижней частью в солёную воду, по этой причине имел ксероморфные признаки. Спорангии имели почковидную форму, короткую ножку и располагались в колосовидных собраниях, раскрывались верхушечной щелью на две неравные части. У рода Госслингия (*Gosslingia* sp., рис. 278) спорангии были более или менее равномерно рассеяны на главных и боковых осях.

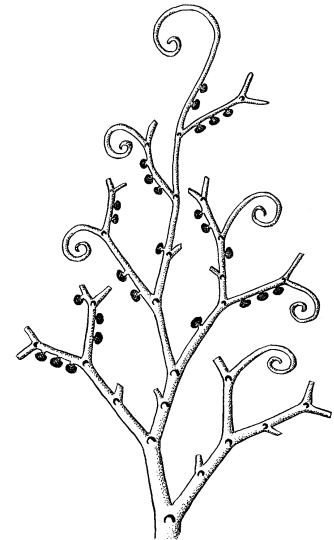


Рис. 278. *Gosslingia* sp.

Растения достигали в высоту 50 см, подземный орган был представлен дихотомически ветвящимся ризоидом, а верхушки молодых ветвей улиткообразно закручивались. На стебле на некотором расстоянии от места ветвления находились небольшие бугорки, в каждый из которых входил проводящий пучок.

### Порядок Астероксиллоподобные - *Asteroxylales*

Порядок объединяет виды, имеющие в разной степени развитые энации. Это также ископаемые таксоны, вымершие около 400 млн. лет назад. В ископаемом состоянии встречаются вместе с Ринией и Горнеофитом. Род Астероксилон (*Asteroxylon* sp., рис. 279, 1) известен из среднедевонских отложений Европы и Китая. Это были травянистые растения до 1 м в высоту, на стебле которых имелись выросты - энации. Эти примитивные листья были мелкими, шиловидными, имели в основании жилку, которая не доходила до верхушки. На стебле и листьях устьиц не было. Подземная часть в виде горизонтального дихотомически ветвящегося ризоида не имела корневых волосков. Стебли дихотомически ветвились, проводящая система представляла собой актиностель, переходящую в основании в сифноностель. Мощная кора имела воздушные полости и многочисленные листовые следы. Спорангии имели боковое

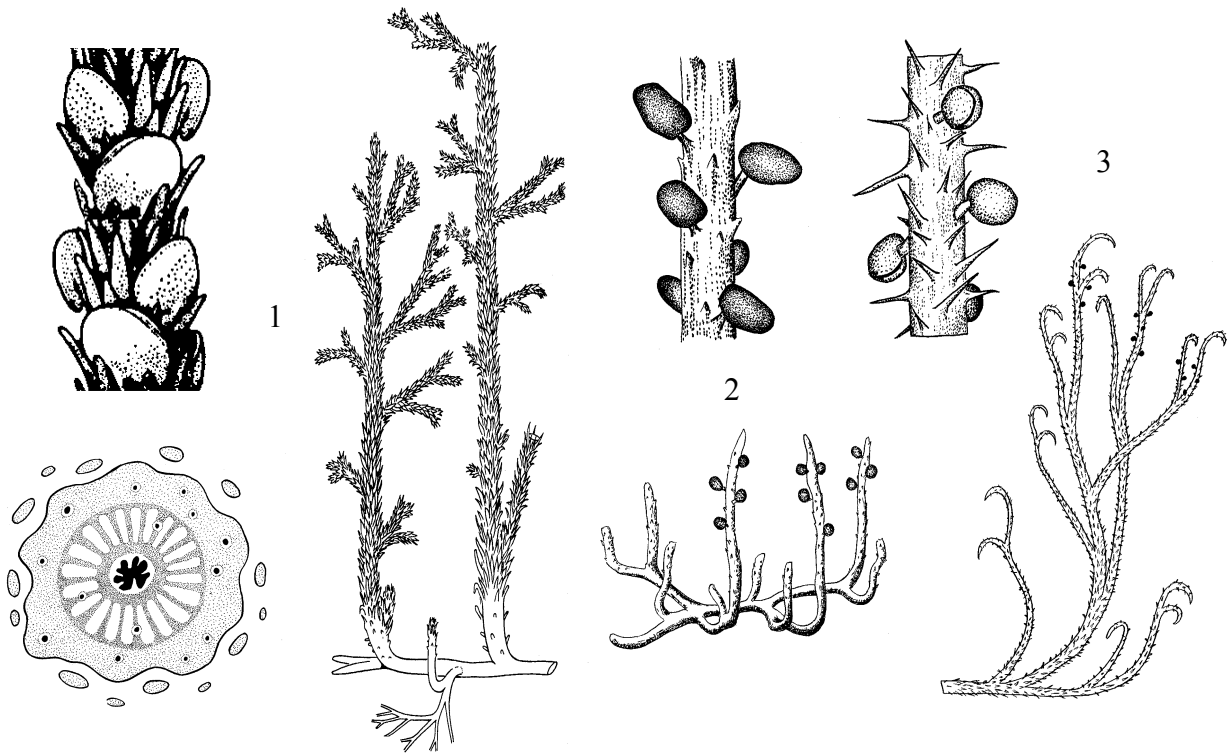


Рис. 279. Астероксилородные: 1 - *Asteroxylon* sp.; 2 - *Kaulangiophyton akantha*; 3 - *Sawdonia ornata*

положение и не связаны с энациями. У других представителей порядка энации значительно мельче. Так, у Каулангиофитона безиглового (*Kaulangiophyton akantha*, рис. 279,2) спорангии сидели на ножках на боковой поверхности приподнимающихся побегов, имеющих очень маленькие выросты. У Содонии украшенной (*Sawdonia ornata*, рис. 279,3) спорангии такого же типа располагались так же, но выросты стебля крупнее. У Астероксилона выросты стебля вполне листоподобные.

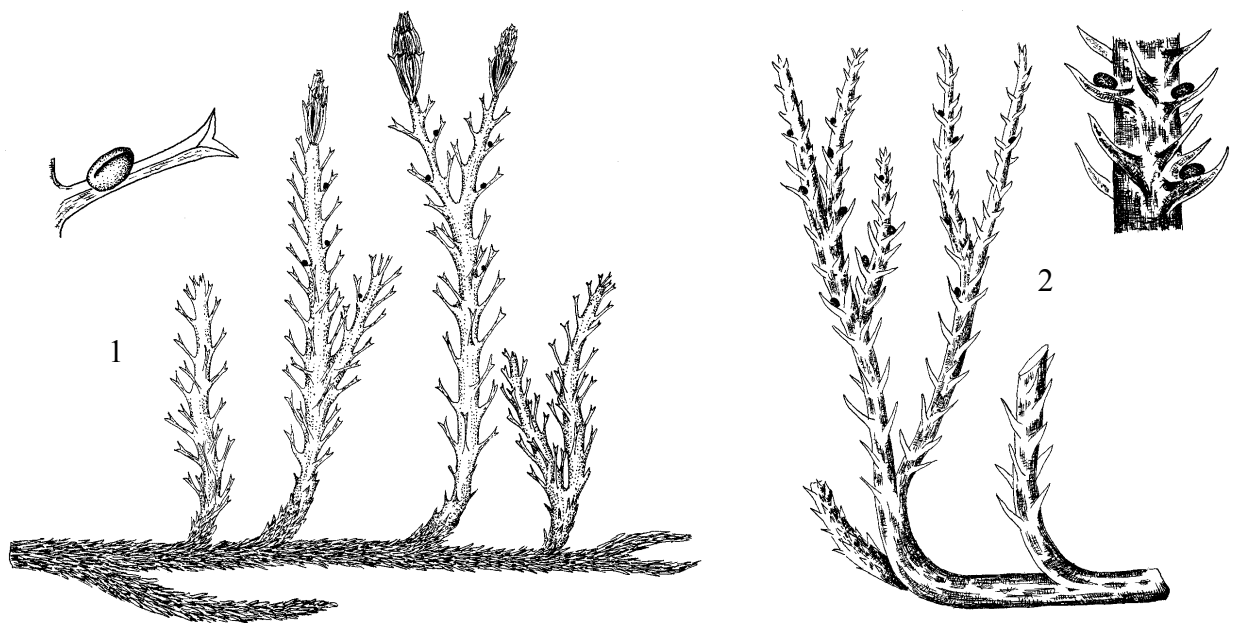


Рис. 280. Протолепидодендроновидные: 1 - *Protolipidodendron* sp.; 2 - *Drepanophycus* sp.

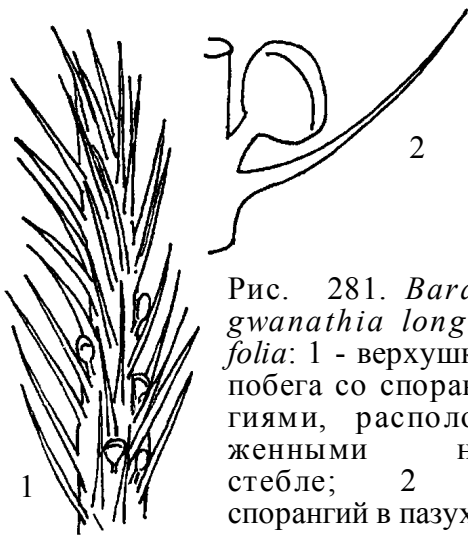


Рис. 281. *Baragwanathia longifolia*: 1 - верхушка побега со спорангиями, расположенными на стебле; 2 - спорангий в пазухе листа

### Порядок Протолепидодендроноподобные - *Protolepidodendrales*

Также целиком ископаемая группа растений, жившая одновременно с Риниофитами. Внешние признаки этих растений такие же, как и у предыдущего порядка - актиностебель, дихотомия, энации, равноспоровость. Отличительной особенностью является наличие дихотомически ветвящихся листьев, у которых средняя жилка доходит до вершины, и упорядоченное расположение спорангиев - в пазухе листа или перемещение его на лист

(появление спорофиллов). У девонского рода Дрепанофигус (*Drepanophycus sp.*, рис. 280,2), достигавшего в высоту 70 см, спорангии были расположены на верхней поверхности листа у его основания. Стерильные листья были игловидными, расположены на стебле беспорядочно. У Протолепидодендрона (*Protolepidodendron sp.*, рис. 280,1) листья на верхушке дихотомически ветвились и располагались на стебле спирально. Спорангии также лежали у основания листа, который не отличался от обычных вегетативных листьев. Большой интерес представляет нижнедевонский род Барагванатия (*Baragwanathia longifolia*, рис. 281), найденный в Австралии. Это были крупные растения более 1 м высоты при диаметре ствола 6,5 см, причём на долю ксилемы приходилось 1/5 объёма стебля. Дихотомически ветвящиеся побеги были покрыты узкими (до 1 мм) листьями, достигавшими в длину 4 см, некоторые из которых на верхушке дихотомически ветвились. На побегах среди вегетативных листьев имела спороносная зона, хотя чётко выраженных стробиллов ещё не было. Спорангии располагались на стебле и в пазухах спорофиллов.

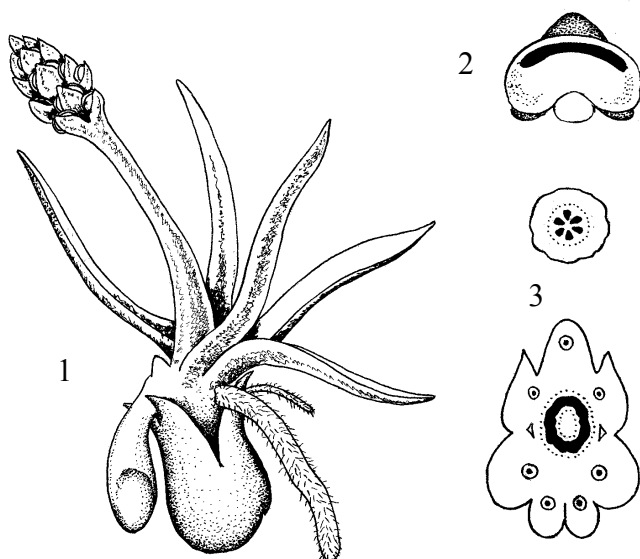


Рис. 282. *Phylloglossum drummondii*: 1 - внешний вид; 2 - спорофилл со спорангием; 3 - поперечные срезы ножки спороносного колоска в верхней и нижней частях

### Порядок Плауноподобные - *Lycopodiales*

Порядок представлен ныне живущими многолетними травянистыми вечнозелёными растениями, распространёнными преимущественно во влажных тропических и субтропических областях. Небольшое число видов произрастает в условиях умеренного и умеренно холодного климата. Гаметофиты обоеполюе, мясистые, подземные, сапрофитные или

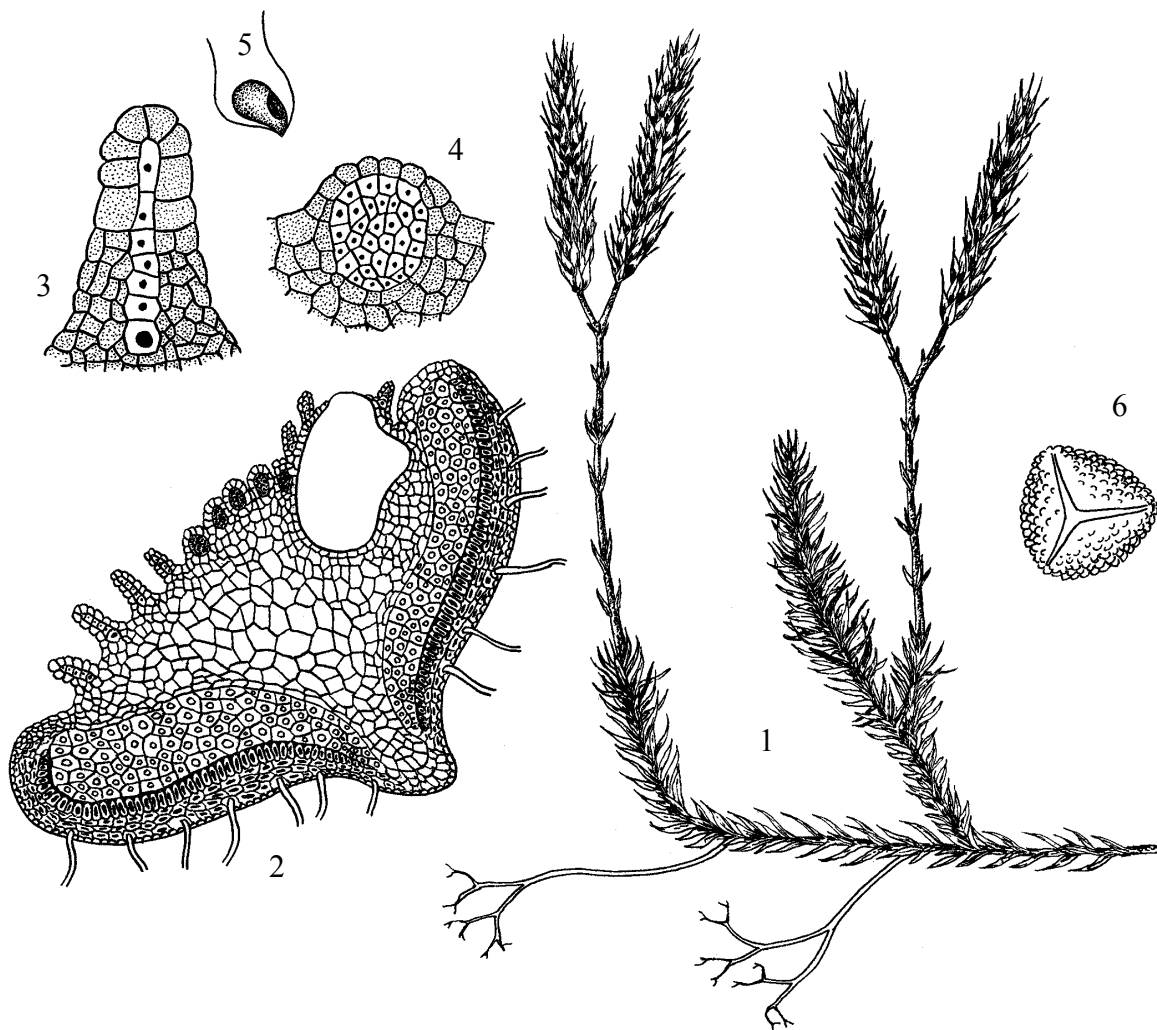


Рис. 283. *Lycopodium clavatum*: 1 - внешний вид; 2 - гаметофит в разрезе; 3 - архегоний; 4 - антеридий; 5 - сперматозоид; 6 - спора.

полусапрофитные, созревающие в течение 1-15 лет. Порядок содержит одно семейство - Плауновые (*Lycopodiaceae*) с несколькими родами.

Род Филлоглоссум (*Phylloglossum*) монотипный, представлен одним видом - Филлоглоссум Друммонда (*Phylloglossum drummondii*, рис. 282), распространенным на юге Австралии и в Новой Зеландии. Это маленький клубневидный многолетник высотой в несколько см. От верхней части клубня отходит пучок листьев, похожих на языки, 1-3 корня и ножка, кончик которой в конце зимы преобразуется в новый клубень. Старый клубень и все надземные части при этом отмирают. Зрелое растение образует спороносный колосок, сидящий на голой ножке. Проводящая система - сифностель, которая хорошо выражена в основании ножки, а в средней и верхней частях распадается на отдельные пучки. Вегетативное размножение с помощью листочков, которые отламываются и укореняются ножкой, образуя клубенек. Бесполое размножение при помощи спор, образующихся в почковидных спорангиях. Гаметофит надземный, цилиндрический, 2-6 мм длины. Молодой спорофит первые три года образует по одному листу. Филлоглоссум относится к группе т.н. пиррофитов - растений, приспособленных к жизни в местах с периодически повторяющимися

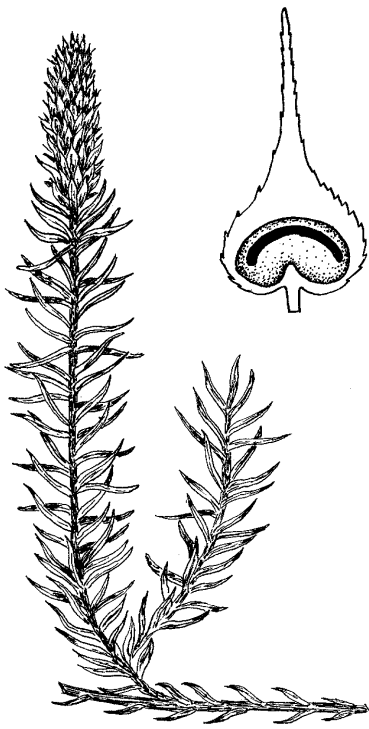


Рис. 284. *Lycopodium annotinum*

пожарами. Если травянистый покров и ветошь в течение многих лет не выгорают, Филлоглоссум в этом месте исчезает.

Виды рода Плаун (*Lycopodium*) обладают неравнодихотомическим ветвлением, при котором возникают главная ось - ползучий стебель и боковые побеги с ограниченным ростом. В Голарктике распространен Плаун булабовидный (*Lycopodium clavatum*, рис. 283), длина ползучих побегов которого может достигать 10 м. Листья мелкие, шиловидные, со средней жилкой, расположены на стебле по спирали. Проводящая система при формировании стебля меняется - у молодого растения в самом основании стебля сначала образуется протостель, несколько выше - актиностель и ещё выше - плектостель. У некоторых тропических видов протостель и актиностель сохраняются в течение всей жизни. В ползучих побегах обычно имеются гифы почвенных грибов.

Спорангии располагаются в пазухе спорофиллов, собранных в спороносный колосок. У Плауна булабовидного колоски располагаются на концах голых побегов, покрытых редкими чешуевидными выростами, у Плауна годичного (*Lycopodium annotinum*, рис. 284) - на концах полностью олиственных побегов. Спорангии имеют почковидную форму и вскрываются продольным швом. У плаунов два типа прорастания спор - надземное и подземное. Спора, попавшая под землю, развивается в гаметофит в течение 6-16 лет. Гаметофит после оплодотворения долго не отмирает и в течение нескольких лет питает спорофит благодаря сапрофитному образу жизни. На поверхности почвы спора прорастает в течение нескольких дней и дает надземный гаметофит, развивающийся в течение одного сезона. После оплодотворения он быстро погибает. Гаметофит плаунов обоеполюй, архегонии с длинной шейкой, сперматозоиды двужгутиковые. Из зиготы образуется зародыш, нижняя часть которого клубневидно расширяется, образуя протокорм, а из верхней части формируется почка, дающая начало побегу с

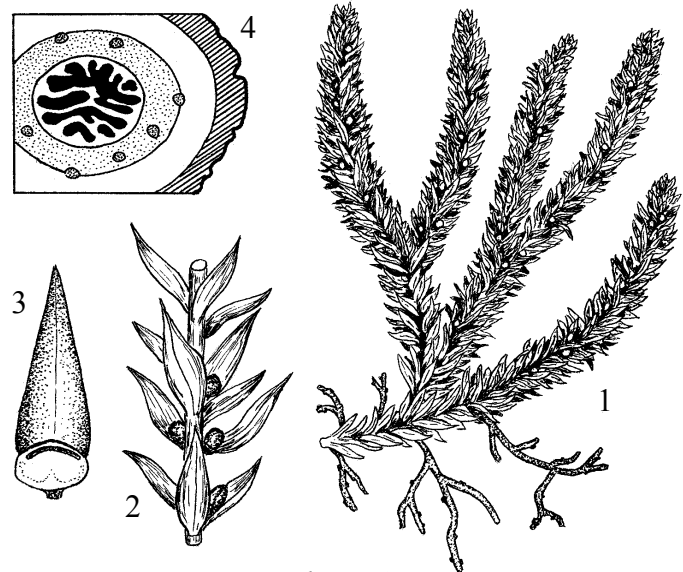


Рис. 285. *Huperzia selago*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега со спорофиллами и трофофиллами; 3 - спорофилл со спорангием; 4 - поперечный срез стебля



корнями. Таким образом, зародыш плаунов не имеет зародышевого корешка, их корни считаются первично-придаточными. Детальное изучение онтогенеза показывает, что новые корни возникают только из меристемы апекса побега. При её дихотомировании стебель и корень возникают одновременно как зачатки двух равноценных органов, что подтверждается сходством анатомического строения стебля и базальной части корня (по мере заглубления корня в почву его анатомическое строение меняется в связи со средой обитания). Если корень формируется на плагиотропном побеге, то он сразу углубляется в почву и внешне выглядит как придаточный корень. Если же он возникает на вершине ортотропного побега, то он проходит по коре вдоль всего побега и выходит наружу у самого его основания. Растения не способны образовывать заново на уже сформированном побеге придаточные корни и погибают при нарушении корневой системы.

Род Баранец (*Huperzia*) отличается отсутствием спороносного колоска, спорангии помещаются на спорофиллах, не отличающихся от обыкновенных листьев. На верхушках побегов образуются выводковые почки, которые по созревании опадают и прорастают в новое растение. У широко распространенного Баранца обыкновенного (*Huperzia selago*, рис. 285) гаметофит частично скрыт в земле, при этом его надземная часть способна фотосинтезировать, а подземная бесцветная, обеспечивает водоснабжение.

Род Дифазиум (*Diphasium sp.*, рис. 286) отличается мелкими, супротивно расположенными листьями, спороносные колоски располагаются как у Плауна булабовидного.

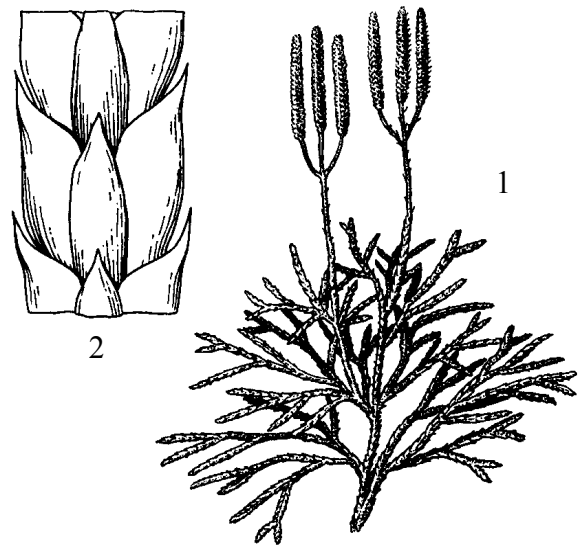


Рис. 286. *Diphasium sp.*: 1 - внешний вид; 2 - часть олистленного стебля

## КЛАСС ПОЛУШНИКОВИДНЫЕ - *ISOËTOPSIDA*

Представители этого класса наибольшего расцвета достигли в каменноугольном периоде, и в конце палеозоя все древовидные формы вымерли, их остатки образовали мощные залежи каменного угля. В настоящее время класс представлен небольшим числом видов, участие которых в сложении растительного покрова Земли незначительно. Все представители класса - разноспоровые растения. Класс включает три порядка: Селагинеллоподобные (*Selaginellales*),

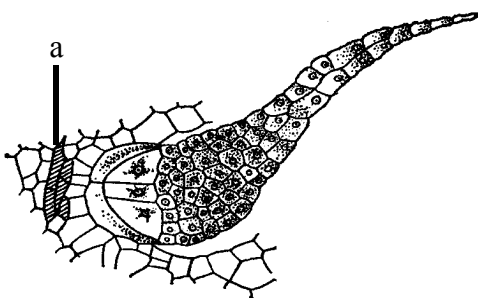


Рис. 287. Язычок в лигульной ямке (а - трахеиды)

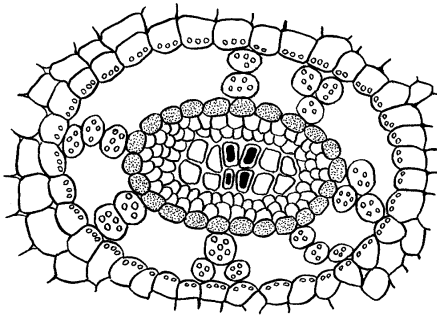


Рис. 288. Протостель на трабекулах в стебле *Selaginella* sp.

Лепидодендроподобные (*Lepidodendrales*) и Полушниковоподобные (*Isoëtales*).

### Порядок Селагинеллоподобные - *Selaginellales*

Представлен многолетними травянистыми растениями с цельными листьями. Основание листа расширено и образует подушечку, пронизанную системой межклетников, связанной с аэренхимой стебля. У расширенного основания листа находится язычок - лигула, к которой подходят трахеиды (рис. 287). У вегетативных листьев лигула засыхает и отмирает, сохраняется лишь на спорофиллах. Подземная часть - ризофор, имеющий анатомическое строение стеблевого типа, возникающий, как и стебель, экзогенно, и не имеющий на вершине чехлика. На ризофоре эндогенно образуются корни, часто обильно ветвящиеся.

Стебель покрыт слабо кутинизированным эпидермисом без устьиц. Основную массу стебля составляет кора, состоящая из периферической механической ткани и внутренней паренхимной. Внутренняя кора в стеблях и корнях образует трабекулярную ткань с радиальными участками аэренхимы, связанной с аэренхимой подушечки листа, что создаёт единую вентиляционную систему вдоль всего растения. С этим связано отсутствие устьиц, функцию которых берёт на себя аэрационная система. Стель различных видов варьирует от протостели (рис. 288) до эктофлойной сифоностели. У некоторых видов формируется полициклическая сифоностель, представляющая собой несколько цилиндров сифоностели, вставленных один в другой и разделённых слоями

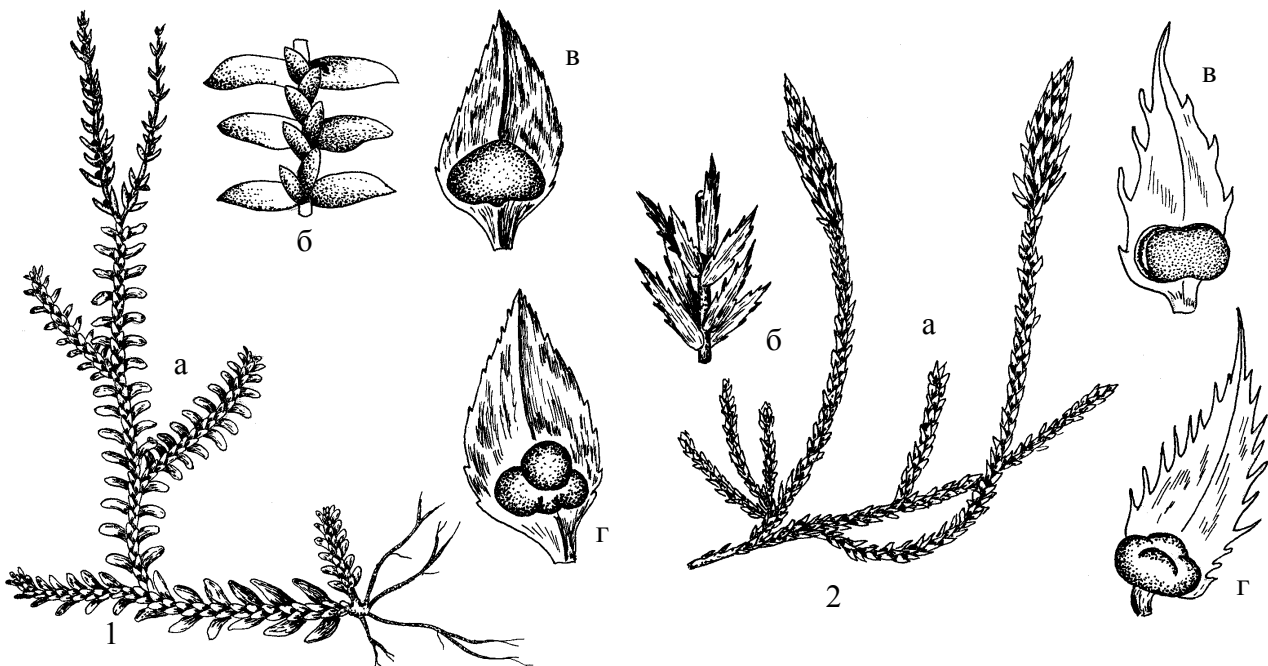


Рис. 289. 1 - *Selaginella helvetica*; 2 - *S. selaginelloides* (а - внешний вид; б - часть олиственного побега; в - микроспорофилл с микроспорангием; г - макроспорофилл с макроспорангием)

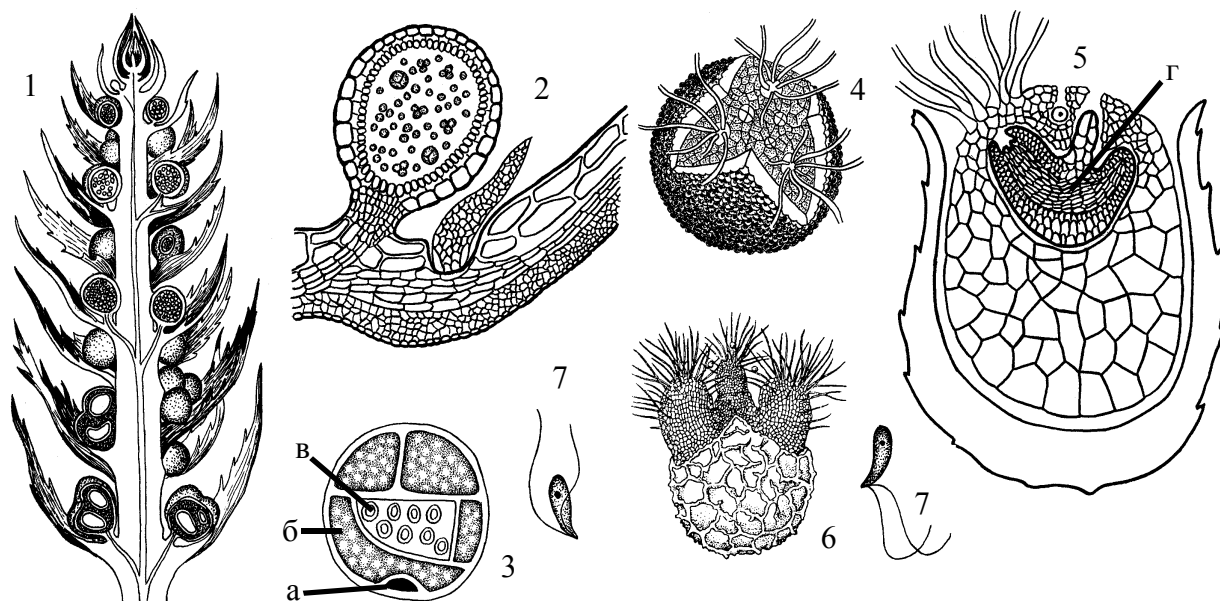


Рис. 290. 1 - *Selaginella selaginelloides*: 1 - спороносный колосок с макро- и микроспорангиями; 2 - часть микроспорофилла с микроспорангием и язычком; 3 - мужской гаметофит под оболочкой микроспоры (а - проталлиальная клетка; б - обкладка; в - сперматогенные клетки); 4 - женский гаметофит в макроспоре; 5 - женский гаметофит в разрезе (г - зародыш); 6 - трёхлопастный женский гаметофит с микроспорами на ризоидах; 7 - сперматозоид

паренхимы. Ксилема представлена трахеидами, но у некоторых видов имеются сосуды, состоящие из коротких члеников.

Спорангии располагаются на спорофиллах, собранных в спороносный колосок. Гаметофиты раздельнополюе, мелкие, развиваются в течение года, не покидая споровой оболочки. Сперматозоиды двужгутиковые.

Порядок монотипный, включает одно семейство Селагинелловые (*Selaginellaceae*) и один род - Селагинелла (*Selaginella*), насчитывающий около 700 видов дихотомически ветвящихся травянистых растений, обитающих в тенистых местах. Род делится на две неравные группы. Небольшая часть видов обладает радиально-симметричными побегами со спиральным расположением листьев, как, например, у Селагинеллы плаунковой (*Selaginella selaginelloides*, рис.289,2). У большей части видов побеги дорсивентральные и несут четырехрядно расположенные листья - два ряда мелких и два ряда крупных, как у Селагинеллы швейцарской (*Selaginella helvetica*, рис. 289,1).

Спороносные колоски несут спорангии двух типов - микроспорангии, расположенные обычно в верхней части колоска, и макроспорангии, расположенные в нижней части. В микроспорангиях образуется большое количество микроспор, которые при прорастании формируют сильно редуцированные мужские гаметофиты, не покидающие оболочки спор. Вегетативная часть такого гаметофита представлена одной проталлиальной клеткой, все остальное пространство занимает антеридий, состоящий из обкладки и 2-4 сперматогенных клеток (рис.290,3). На этой стадии развития споры высыпаются из спорангиев, и их дальнейшее развитие идет на земле. Из сперматогенных клеток образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов, все другие клетки ослизняются и сперматозоиды плавают в

общей плазме. В макроспорангиях формируются макроспоры в количестве 1-4, которые при созревании высыпаются из спорангиев, и развитие гаметофита идет на земле. Сначала делится ядро макроспоры и между ядрами образуются перегородки. В верхней части происходит энергичное деление клеток и оболочка споры лопается, гаметофит выступает наружу. Здесь появляются архегонии, ткань зеленеет, на поверхности гаметофита формируются бугорки с пучком длинных ризоидов, и гаметофит может питаться самостоятельно. Иногда гаметофит сильно разрастается и выступает тремя лопастями за пределы оболочки споры (рис. 290,6).

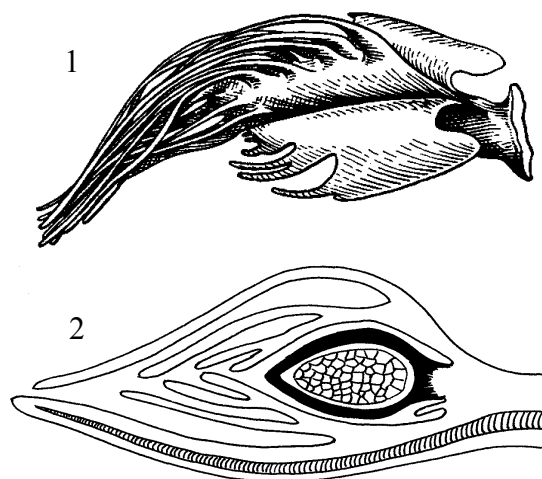


Рис. 291. *Miadesmia membranacea*: 1 - интегументоподобный мегаспорофилл; 2 - он же в разрезе с мегаспорангием

Оплодотворение происходит во время дождя. Из зиготы развивается зародыш, который первое время питается тканью гаметофита. У некоторых селлагинелл проросшие микроспоры переносятся ветром на макроспорангии, а макроспоры не покидают спорангия. В этом случае ризоиды выполняют функцию улавливания пыльцы, оплодотворение и развитие зародыша происходит на материнском растении под защитой стенки мегаспорангия. Этот процесс напоминает опыление и образование семени у семенных растений.

В ископаемом состоянии известны семенные селлагинеллы. Так, у палеозойской Миадесмии (*Miadesmia*, рис. 291) макроспоры развивались внутри спорангия, который был прикрыт выростами спорофилла, образующими микропиле.

### **Порядок Лепидодендроподобные - *Lepidodendrales***

Включает ископаемые древесные растения, объединённые в два семейства.

Семейство Лепидодендроновые (*Lepidodendraceae*) представлено верхнедевонскими и карбоновыми видами, занимавшими, особенно в карбоне, ведущее положение в развитии растительности Земли.

Наиболее распространенными были представители рода Лепидодендрон (*Lepidodendron sp.*, рис. 292) которые обладали колонновидными стволами до 45 м высоты и 2 м в диаметре. Основную часть стебля занимала кора. Крона формировалась из многочисленных дихотомически ветвящихся ветвей. В молодых стеблях в центре располагалась эктофлойная сифностель, реже протостель. В стебле закладывалось два кольца камбия - в проводящем цилиндре и в коре, причём камбий проводящего цилиндра продуцировал незначительное количество вторичной ксилемы (не более 15-20% от объёма стебля). Коровый камбий, активно делясь, откладывал к периферии мощный слой механической ткани (80%), которая выполняла опорную функцию (рис. 293).

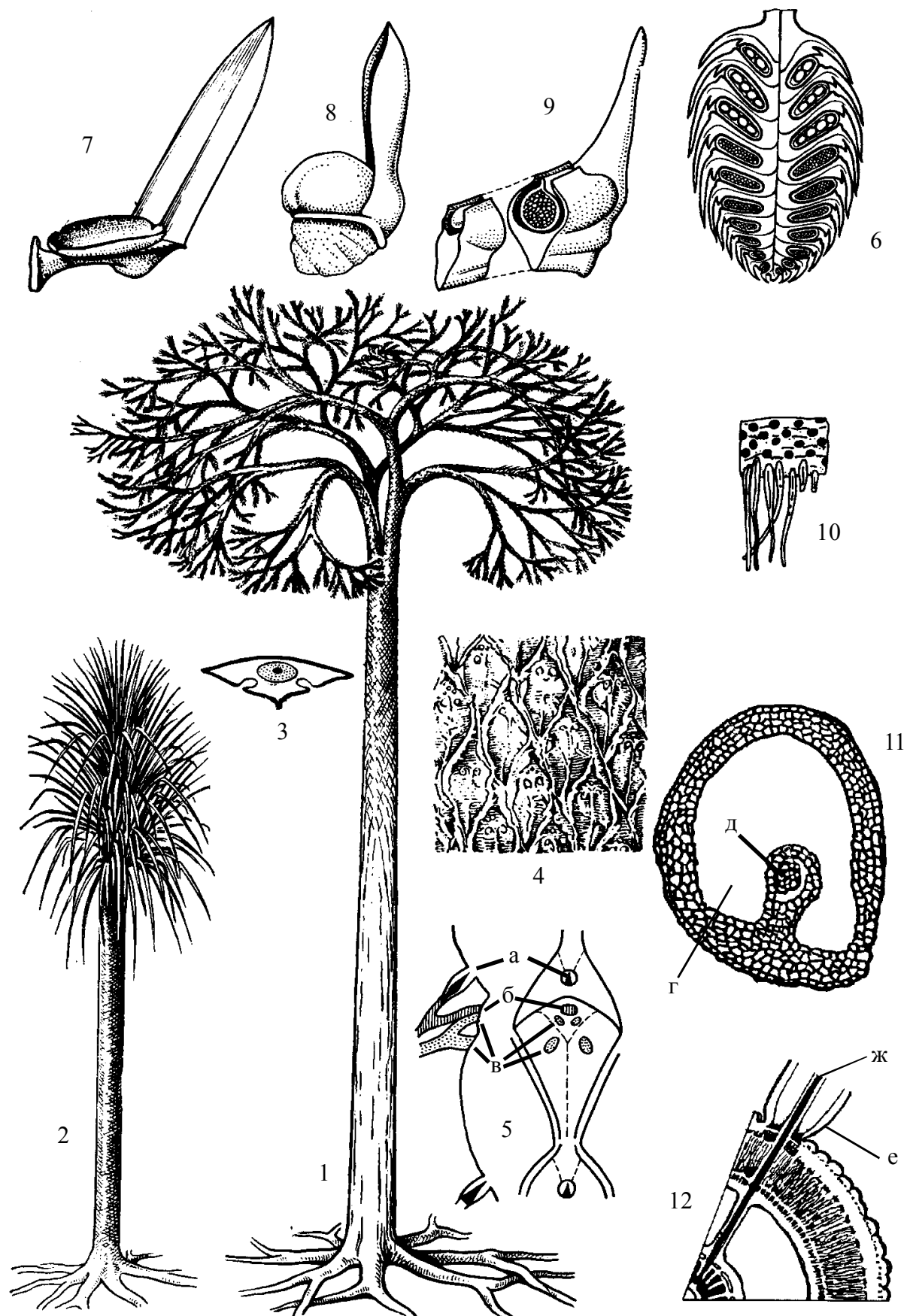


Рис. 292. *Lepidodendron* sp.: 1 - взрослое растение; 2 - молодое растение; 3 - схема поперечного среза листа; 4 - участок коры с подушками; 5 - строение листовой подушки (а - язычок; б - листовой рубец; в - парихнос); 6 - стробил; 7-9 - спорофиллы; 10 - стигмариий с аппендиксами; 11 - аппендикс в разрезе (г - полость; д - протостель); 12 - часть разреза через стигмариий с аппендиксом (е - аппендикс; ж - проводящий пучок)

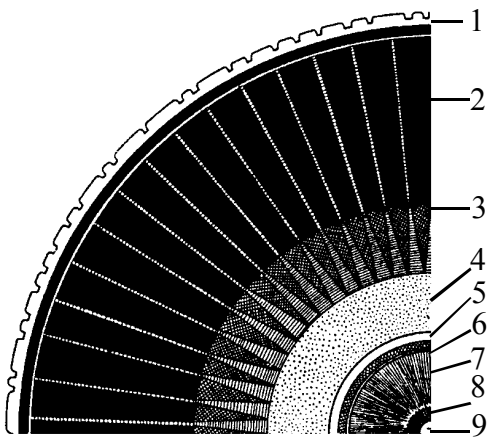


Рис. 293. Схема строения стебля *Lepidodendron sp.*: 1 - наружная кора с листовыми подушечками; 2 - внутренняя кора; 3 - коровый камбий; 4 - первичная кора; 5 - флоэма; 6 - пучковый камбий; 7 - вторичная ксилема; 8 - первичная ксилема; 9 - сердцевина

Листья молодых растений достигали 1 м длины. По мере роста стебля листья опадали, оставляя на стебле следы - листовые подушки. Они имели ромбическую форму, возвышались над поверхностью ствола, образовывали правильные ряды. На листовой подушке хорошо заметны следы от опавшего язычка, от жилки листа и два парных следа ткани, называемой парихнос. Устьица располагались на нижней поверхности листьев в двух продольных углублениях, благодаря чему испарение воды во влажной атмосфере не прерывалось, что имело большое значение для поддержания восходящего тока воды. Этому же способствовала и деятельность язычков, выделяющих воду, поставляемую к их основанию мощным пучком ксилемы.

Газообмен с окружающей средой осуществлялся не только через устьица, но и через парихны.

Существует предположение, что язычки выполняли не выделяющую, а поглощающую функцию. При конденсации воды она скапливалась в лигульной ямке, где и поглощалась лигулой. В этом проявлялась высокая специализация растений к условиям влажного климата каменноугольного периода. Произшедшее в перми значительное уменьшение влажности способствовало вымиранию лепидодендронов, слабо развитая корневая система и ксилема которых не смогли справиться с водоснабжением крупных растений, а через язычки вода уже не поступала.

Подземные органы - ризофоры (стигмарины) несли спирально расположенные всасывающие органы - аппендиксы, после опадания которых оставались округлые рубчики. Аппендиксы представляли собой полые органы с проводящим протостелическим пучком, подвешенным на трабекуле к стенке (рис.292,11).

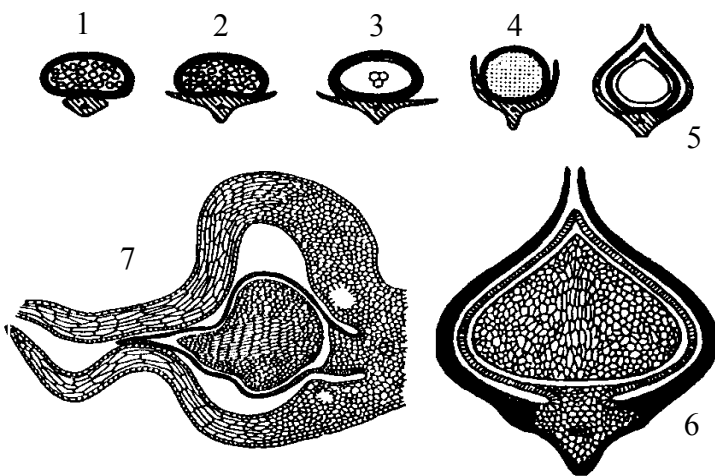


Рис. 294. 1-4 - различная степень разрастания макроспорофилла; 5-6 - семя с интегументовидной защитой макроспороангия *Lepidocarpon sp.*; 7 - продольный разрез

Органы спороношения - стробилы располагались на концах ветвей, достигали 50 см в длину и 5 см в диаметре. В нижней части стробилов располагались макроспороангии, в верхней части - микроспороангии. У рода

Лепидокарпон (*Lepidocarpon sp.*, рис. 294) в макроспорангиях образовывалась одна макроспора, которая прорастала в гаметофит, не покидая спорангия. Спорангий был прикрыт выростами спорофилла, соответствующими интегументу семенных растений, но не гомологичного ему. После образования гаметофита спорофиллы опадали и дальнейшее развитие проходило на земле, как у современных беззародышевых семенных растений.

Семейство Сигилляриевые (*Sigillariaceae*) отличалось слабым ветвлением стволов и ризофоров и наличием шестиугольных подушек, располагавшихся правильными рядами.

Род Сигиллярия (*Sigillaria sp.*, рис. 295, 1) был представлен крупными (до 30 м) деревьями с прямыми стволами, которые слабо ветвились в верхней части. Подушки на стебле располагались вертикально, между ними были глубокие борозды. Наружных парихн не было. Стробилы висели на ножках у основания олиственных побегов, они были однополыми. При созревании спорангий опадал вместе со спорофиллом.

Род Плевромейя (*Pleuromeia sp.*, рис. 295, 2) известен из нижнего триаса мезозойской эры. Эти растения достигали в высоту 2 м, имели прямой неразветвленный ствол с одним верхушечным стробилом. Нижняя часть стебля представляла собой четырехлопастный ризофор, верхняя часть была покрыта толстыми линейно-ланцетными листьями до 10 см длины, оставлявшими после опадания рубцы, сходные по строению с подушками сигиллярий. Плевромейи образовывали по берегам заросли, похожие на мангровые.

### Порядок Полушникоподобные - *Isoëtales*

Представлен травянистыми растениями, сохранившими некоторую способность к вторичному росту (что свойственно древесным растениям). Это

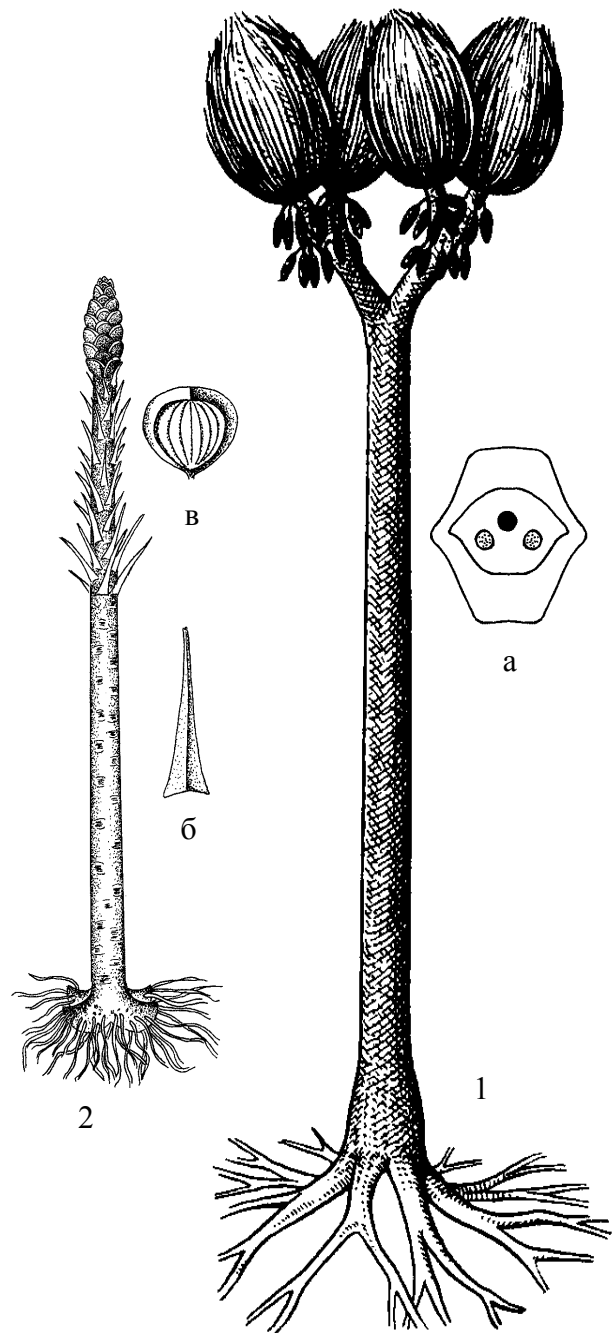


Рис. 295. 1 - *Sigillaria sp.* (а - листовая подушка с проводящим пучком и двумя парихнос); 2 - *Pleuromeia sp.* (б - лист; в - спорофилл со спорангием)

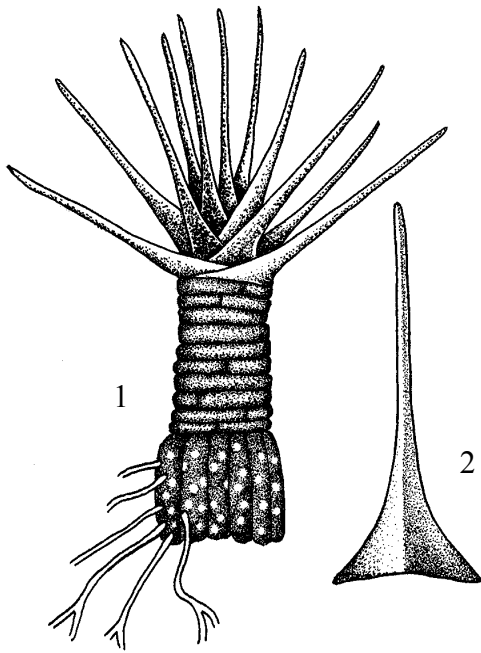


Рис. 296. *Nathorstiana* sp.: 1 - внешний вид; 2 - лист

многолетние разноспоровые растения с длинными язычковидными листьями. Корни развиваются на очень укороченных редуцированных ризофорах. Порядок включает одно семейство Полушниковые (*Isoëtaceae*) с тремя родами. Один род - Натгорстиана (*Nathorstiana*) - ископаемый, два других - Полушник (*Isoëtes*) и Стилитес (*Stylites*) - современные.

Натгорстиана (*Nathorstiana* sp., рис. 296) была небольшим растением около 12 см высоты. Внешне она походила и на Плевромейю, и на Полушник. Прямостоячий стебель был тесно покрыт линейными листьями, верхние из которых были спорофиллами. Нижняя часть растения была представлена короткими лопастевидными ветвями ризофора, похожего на ризофор

Плевромейи.

Род Полушник (*Isoëtes*) представлен небольшим числом видов водных или земноводных растений. В Голарктике распространен Полушник озёрный (*Isoëtes lacustris*, рис. 297). Стебель Полушника луковицевидный, 8-25 см длины, к основанию становится дву- или трехлопастным, что соответствует ризофору.

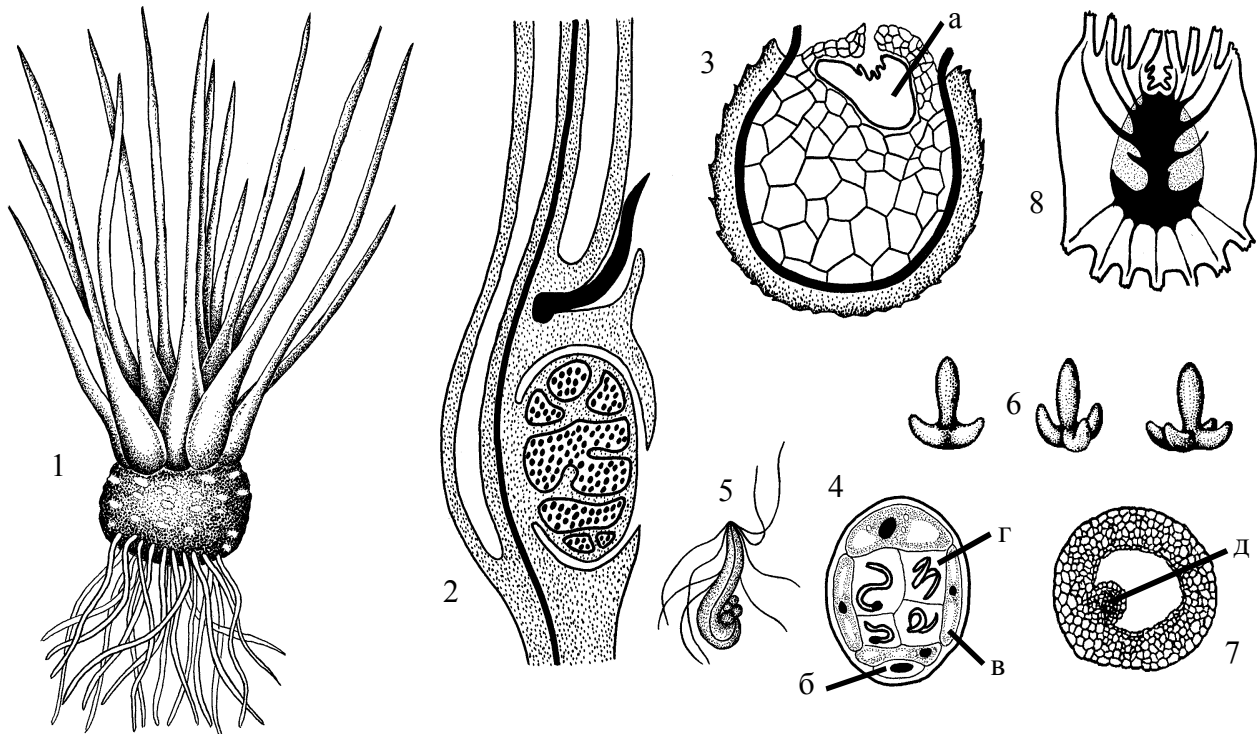


Рис. 297. *Isoëtes lacustris*: 1 - внешний вид; 2 - разрез через нижнюю часть микроспорофилла с микроспорангием и язычком; 3 - женский гаметофит в разрезе (а - зародыш); 4 - мужской гаметофит (б - проталлиальная клетка; в - обкладка; г - сперматогенные клетки); 5 - сперматозоид; 6 - различные формы стели; 7 - аппендикс в разрезе (д - протостель); 8 - схема продольного среза стебля



Внешняя граница между стеблем и ризофором нечеткая, она проходит там, где кончаются листья и начинается зона корней. Листья в нижней части широкие, в верхней шиловидно заостренные, с четырьмя воздухоносными полостями внутри. Наружные листья несут макроспорангии, средние - микроспорангии, внутренние - стерильные. На зиму спорофиллы отмирают, а перезимовавшие стерильные листья формируют мегаспорангии и микроспорангии., в центре нарастают новые стерильные листья. Спорангии располагаются в ямке - углублении листа.

Проводящая система - протостель, ветвящаяся вверху дихотомически, внизу на несколько лопастей. Расположение листьев и корней - спиральное, после их опадания на стебле остается след. Корни особого типа, внутри имеют полость, в которой на ножке подвешен проводящий пучок. Зрелый корень имеет корневой чехлик и несет близ конца недолго живущие корневые волоски. Спорангии не имеют приспособлений для вскрывания, споры освобождаются после сгнивания стенки спорангия и прорастают на следующий год после созревания. Гаметофиты еще более редуцированы, чем у Селагинеллы. Мужской состоит из одной проталлиальной клетки и антеридия с однослойной стенкой из четырех клеток, центральную часть занимают четыре сперматидия, каждый из которых впоследствии образует по одному многожгутиковому сперматозоиду. Макроспора прорастает в многоклеточный женский гаметофит, остающийся внутри споры. На верхней его стороне возникает несколько архегониев с короткой шейкой. Ризоидов не образуется. Из зиготы развивается зародыш, состоящий из листа, корня и ножки, с помощью которой он высасывает питательные вещества из крахмалоносной ткани гаметофита. Молодой спорофит долго остается прикрепленным к гаметофиту. У некоторых видов наблюдается явление возникновения молодого гаметофита в основании листа на месте макроспорангия.

Монотипный род Стилитес включает один вид - Стилитес андский (*Stylites andicola*, рис. 298), открытый в 1956 году в Центральноперианских Андах на берегу высокогорного ледникового озера (4750 м над у.м.). Внешне напоминает мезозойскую Натгорстиану. Произрастает на влажном известняковом субстрате. Стебель толстый, длинный (до 7 см), ветвящийся дихотомически. Ветви увенчаны густыми верхушечными розетками продолговато-ланцетных листьев до 5 см длиной с хвостовидно изогнутыми верхушками. Листья в основании черепитчато налегают друг на друга и на три четверти своей длины имеют кожистое окрыление. На приподнимающемся каудексе имеются две ложбинки,

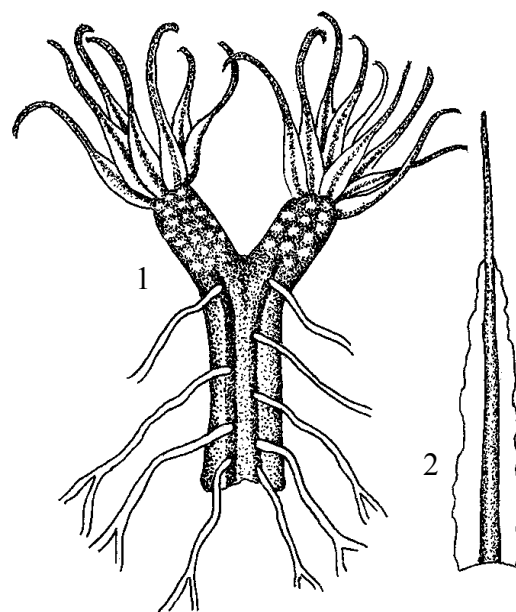


Рис. 298. *Stylites andicola*: 1 - внешний вид; 2 - лист

от которых отходят шнуровидные мясистые корни, втягивающие каудекс по мере нарастания.

В эволюции морфологических структур у различных Плауновидных прослеживается постепенность формирования основных присущих классу признаков. У древнейших представителей отдела спорангии сидят на ножке на боковой поверхности стебля без какого-либо порядка (Астероксилон, Содония, Каулангиофитон), но уже у Дрепанофикуса и Протолепидодендрона спорангии перемещаются на лист, то есть появляются спорофиллы, расположенные на стебле так же беспорядочно. У наиболее высокоорганизованных плаунов спорофиллы собраны в спороносный колосок. Появление разноспоровости заложило основы опыления и образования семени.

Филогенетические связи споровых растений в классе Плауновидных можно выразить схемой, представленной на рисунке 299. Их эволюция шла в трех направлениях. Первая линия развития - плауновая - характеризуется

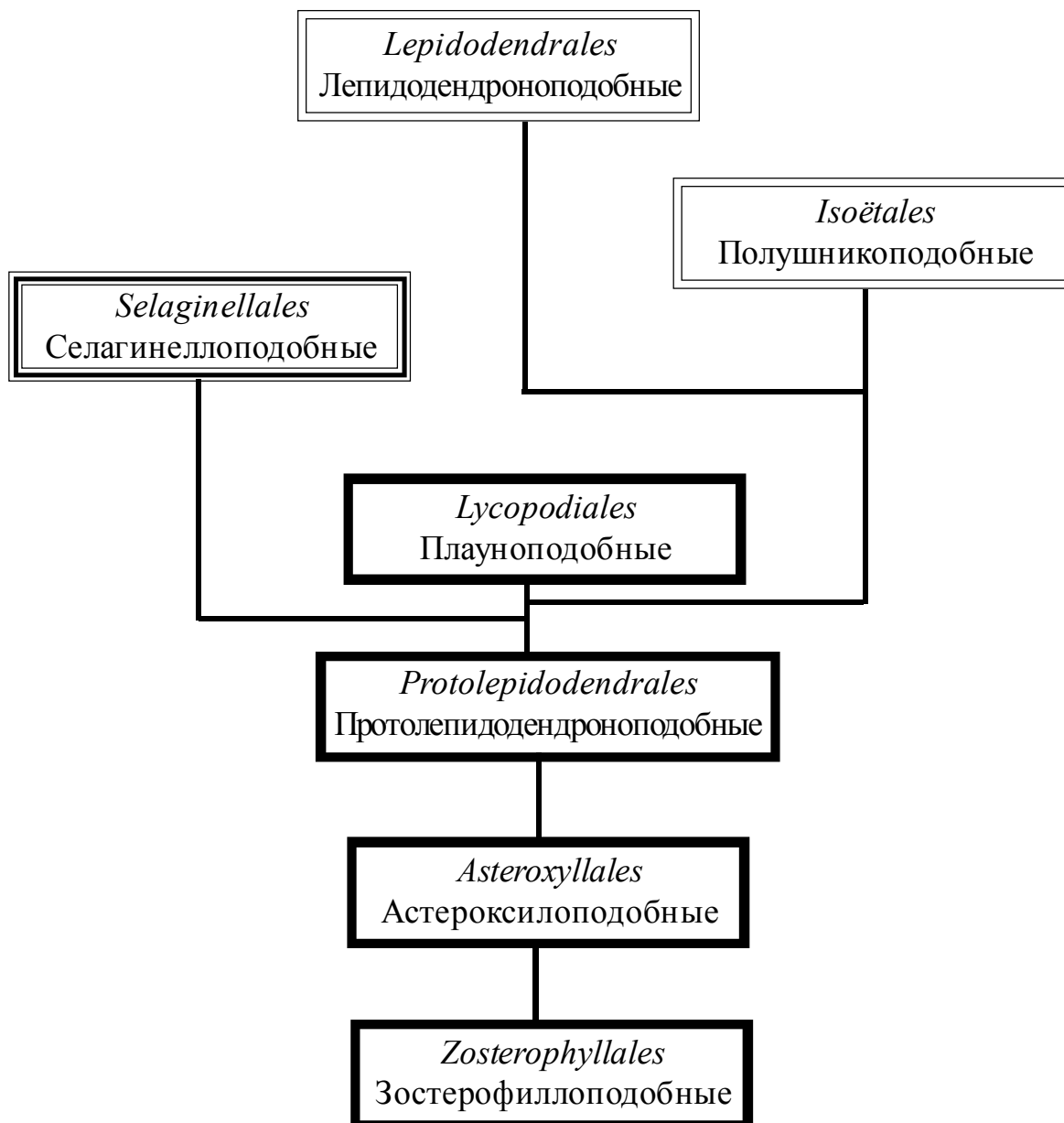


Рис. 299. Схема филогенетических отношений споровых Плауновидных - *Lycopodiopsida*

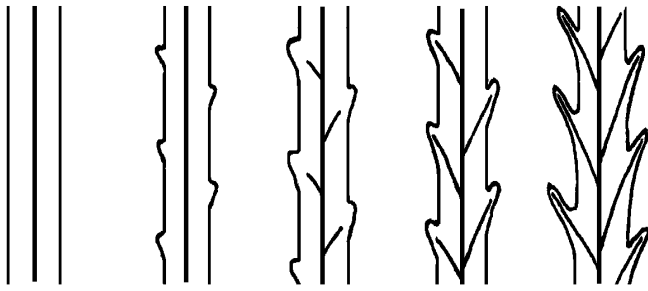


Рис. 300. Схема образования листа Плауновидных путём эпигении

равноспоровостью. В ней хорошо выражена эволюционная тенденция образования листьев путём эпигении (рис. 300) и постепенного перехода спорангия от расположения на стебле к расположению на листе с образованием спорофилла (рис. 301). Наиболее примитивным из современных видов здесь является род Баранец (*Huperzia*), у представителей которого нет спороносного колоска - признак Дрепанофикуса и Протолепидодендрона. У других таксонов этой линии спороносный колосок четко оформлен. У видов рода Дифазиум (*Diphasium*) имеется наиболее продвинутое свойство - супротивное листорасположение, в отличие от примитивного спирального, свойственного другим родам. Особое положение занимает род Филлоглоссум (*PhilloGLOSSUM*). Его строение и образ жизни напоминают явление неотении, когда размножение организмов происходит на личиночной стадии. Филлоглоссум - это по сути дела сильно развитый зародыш с мощным протокорнем, так и не перешедший во взрослую стадию. Представители плауновой линии развития отличаются отсутствием язычка на спорофиллах.

Вторая линия развития - селлагинелловая характеризуется тем, что все ее представители (современные и ископаемые) - травянистые растения, стебли которых не способны к вторичному утолщению. В этой линии наибольшее разнообразие жизненных форм (есть эпифиты и лианы) и экологических групп (вплоть до крайне ксерофильных). Важный неадаптивный признак - двужгутиковые сперматозоиды. Примитивными таксонами следует считать виды со спиральным листорасположением, продвинутыми - с супротивным. Высшим этапом эволюции этой линии явилось появление примитивных семенных растений.

Третья линия - лепидодендроновая характеризуется развитием мощных древовидных форм, большинство из которых к настоящему времени вымерли. Они имели шишкоподобные, обычно обоеполые спороносные колоски - стробилы. Разноспоровость в этой линии так же привела к появлению примитивного семени. Дожившие до наших дней представители порядка Полушникоподобные представляют боковую ветвь этой линии, развитие которой шло по пути укорочения и редукции стебля. Плевромейя имела один конечный стробил, Натгорстиана - морфологически та же Плевромейя, только с очень коротким стеблем. Верхнюю часть побега современного Полушника можно рассматривать как стробил, нижнюю часть - как ризофор, а среднюю - как редуцированный стебель когда-то разветвлённых крупных деревьев.

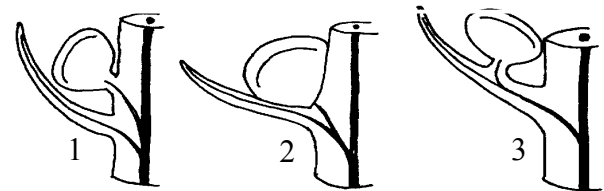


Рис. 301. Схема трансформации положения сорангия: 1 - на стебле; 2 - в пазухе листа; 3 - на спорофилле

## КЛАСС КОРДАИТАНТОВИДНЫЕ - *CORDAITANTHOPSIDA*

Вымершая группа растений, известная со среднего карбона, широкое распространение получившая в конце карбона-перми. Наибольшего развития Кордаитантоподобные достигли в карбоне. Это были крупные деревья до 30 м высоты, образывавшие вместе с другими голосеменными растениями леса на обширных территориях северного и южного полушарий. В ископаемом состоянии находят слои пород, целиком состоящие из опавших и наслоившихся друг на друга листьев. При раскалывании такая порода распадается на тонкие

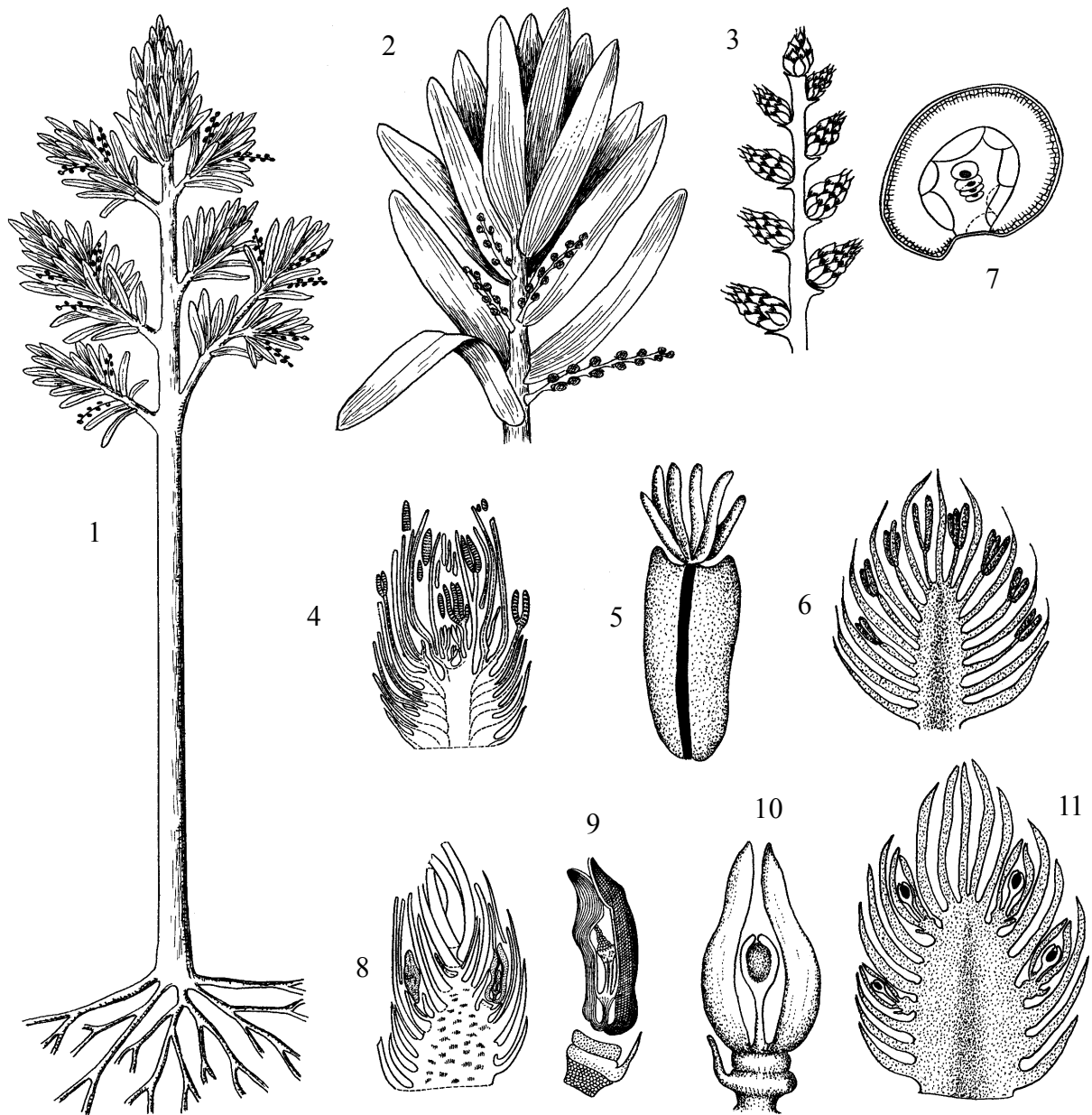


Рис. 302. *Cordaitanthus laevis*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега с собраниями микростробилов; 3 - собрание микростробилов; 4 - отпечаток микростробила; 5 - микроспорофилл с микроспорангиями; 6 - реконструкция микростробила; 7 - микроспора с мужским гаметофитом; 8 - отпечаток макростробила; 9-10 - отпечаток укороченного побега с семяпочкой и его реконструкция; 11 - реконструкция мегастробила

пластинки, на которых видны чёткие отпечатки листьев.

Наряду с крупными деревьями найдены и низкорослые с воздушными корнями. Стебли достигали диаметра 1 метра, обладали вторичным утолщением, имели хорошо развитую сердцевину. У большинства видов древесина не имела годичных колец, состояла из трахеид с округлыми порами, расположенными на радиальных стенках (как у современных Араукариеподобных). Листья кожистые, спирально расположенные, от нескольких сантиметров до 1 м длины и от 1 до 15 см ширины, имели разнообразную форму - были линейными, ланцетными, эллиптическими, обратнойцевидными, ромбовидными.

Кордаитантоподобные были двудомными растениями, генеративные структуры располагались в пазухах

листьев или между ними и представляли собой серёжковидные образования, несущие на удлинённой оси микро- и мегастробилы. Микростробилы состояли из короткой оси, в основании которой располагались стерильные чешуи, а в верхней чередующиеся с чешуями плоские микроспорофиллы, каждый из которых нёс на вершине пучок удлинённых микроспорангиев, как у Кордаитантуса гладкого (*Cordaitanthus laevis*, рис. 302). В микроспорофилл входила одна жилка, которая в верхней части ветвилась и входила в спорангии. Микроспоры имели один воздушный мешок, почти полностью охватывавший спору. Мегастробилы имели более сложное строение. На оси располагались два типа образований - чешуевидные листья и укороченные побеги. Последние несли семяпочку или несколько семяпочек, а у основания - кроющие листья (рис. 302,10; 303,3). Семяпочки были покрыты толстым интегументом, имели пыльцевую камеру, что свидетельствует о том, что мужские гаметы были со жгутиками (сперматозоиды) и все процессы оплодотворения и образования семени протекали так же, как у современных беззародышевоосеменных растений (Гинкговидных и Саговниковидных).

Родственные отношения Кордаитантоподобных не совсем ясны. Возможно, они связаны в своём происхождении с семенными Лепидодендроподобными, о чём свидетельствует стробилиарная природа репродуктивных структур. Многие палеоботаники рассматривают этот таксон как предковую группу хвойных.

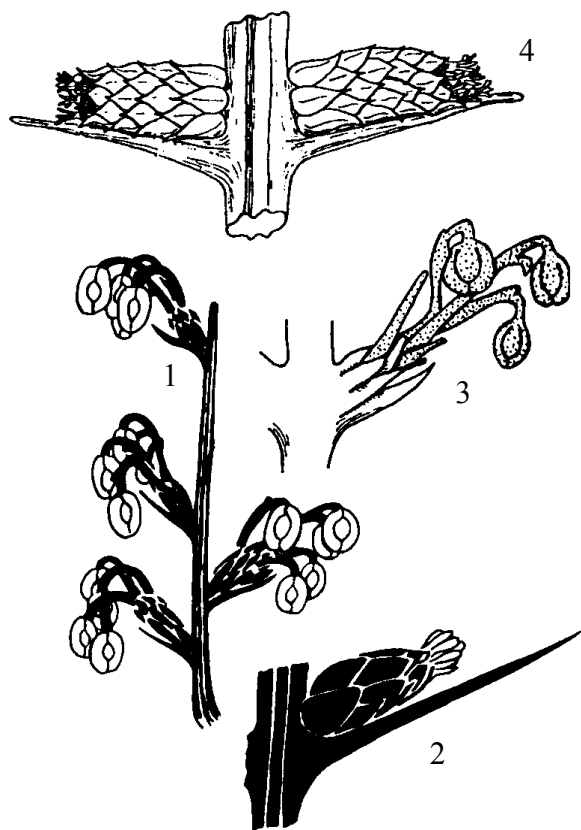


Рис. 303. *Cordaitanthus concinuus*: 1-2 - отпечатки мега- и микростробил; 3-4 - реконструкция мега- и микростробил

## КЛАСС СОСНОВИДНЫЕ - *PINOPSIDA*

Наиболее многочисленный таксон из современных голосеменных (хвойных) растений, насчитывающий около 600 видов, распространённых практически по всему земному шару, кроме Арктики и Антарктики. В ископаемом состоянии известны с карбона (около 370 млн. лет назад). В современной флоре хвойные представлены деревьями, реже кустарниками, травянистых форм среди них нет. Стебель имеет слабо развитую сердцевину, хорошо развитую древесину и кору с мощным слоем пробки. В коре, древесине и листьях расположены многочисленные смоляные ходы. Древесина состоит из трахеид с окаймленными порами. Многие виды достигают больших размеров - более 100 м в высоту (Секвойя вечнозеленая - *Sequoia sempervirens*) при диаметре ствола 11 м и живут долго - до 3000 лет (Секвойядендрон гигантский - *Sequoiadendron giganteum*), а североамериканская Сосна долговечная (*Pinus longaeva*), найденная в Восточной Неваде, имеет возраст 4900 лет.

Стебли ветвятся моноподиально. Побеги двух типов - удлиненные и укороченные. Проводящий цилиндр представляет собой типичную эустель с эндархной ксилемой, на 90-95% состоящую из трахеид с окаймленными порами, имеющими торус. Наибольшее число пор встречается на концах трахеид, то есть там, где интенсивность движения растворов наибольшая. Паренхимы в древесине очень мало или она вовсе отсутствует. В коре и древесине имеются смоляные ходы, состоящие из удлиненных межклеточных пространств, имеющих форму длинных узких каналов, наполненных эфирными маслами и смолой, выделяемыми выстилающими клетками.

Первичный корень сохраняется у многих представителей в течение всей жизни и развивается в виде мощного стержневого корня, от которого отходят боковые. У некоторых сосен главный корень не развивается и заменяется боковыми.

Листья не всегда имеют игловидную форму (собственно хвоя), встречаются виды, имеющие яйцевидную, ланцетную или иную форму листа, иногда листьев нет и их функцию выполняют филлокладии. Подавляющее большинство представителей - вечнозелёные растения, продолжительность жизни листьев которых определяется экологическими условиями. У светолюбивых видов листья живут от 2 до 5 лет, у теневыносливых - от 10 до 15, а в высокогорных условиях от 25 до 30 лет. У некоторых видов листья живут один сезон и опадают, для некоторых видов характерен веткопад, когда опадают не отдельные листья, а целые укороченные побеги. Все долгоживущие листья имеют ксероморфную структуру и сильно кутинизированы и склерифицированы, устьица у них располагаются на нижней стороне в углублениях, что значительно сокращает испарение воды в зимний период. Кроме того, они имеют гиподерму и складчатый мезофилл со смоляными ходами и одну центральную жилку.

Спороносные структуры отличаются большим разнообразием, все таксоны являются однодомными и имеют раздельнополые стробилы. Мужские стробилы

в центре имеют ось, на которой тесной спиралью или мутовками располагаются микроспорофиллы, несущие на нижней стороне микроспорангии. Микроспорофиллы в разных семействах имеют различную форму. Различают четыре типа микростробилов:

**Taxus-тип.** Микроспорофиллы щитковидные, радиальные, микроспорангии располагаются вокруг центральной части щитка.

**Cupressus-тип.** Микроспорофиллы на короткой ножке. Они или представляют собой чешуйку с сильно развитой на верхушке пластинкой и со свободными микроспорангиями на нижней стороне чешуйки, или имеют щиткообразную форму, причем нижний край щитка частично прикрывает микроспорангии.

**Araucaria-тип.** Микроспорофиллы чешуйчатые, на нижней их стороне в большом числе находятся свободные микроспорангии.

**Pinus-тип.** Микроспорофиллы чешуйчатые с относительно развитой или редуцированной пластинчатой верхушкой. Микроспорангиев два, срастающихся с нижней поверхностью микроспорофилла.

Эволюционная тенденция микроспорофиллов выражается в уменьшении размеров пластинчатой части микроспорофилла до почти полного исчезновения и в уменьшении числа микроспорангиев до двух (наибольшее число микроспорангиев встречается у *Agathis* - до 15 и у *Araucaria* - до 13). Эта тенденция наблюдается не только в филогенезе, но и в онтогенезе мужского стробила. Так, у Можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*) микроспорофиллы в средней части стробила обладают ясно выраженной пластинкой и несут на нижней стороне 3-4 микроспорангия. На вершине число их уменьшается, второй от верхушки микроспорофилл несёт всего два микроспорангия и имеет редуцированную пластинку, на самой верхушке шишки находятся отдельные микроспорангии. Здесь пластинка окончательно редуцировалась, а число микроспорангиев дошло до одного.

Женские стробилы (шишки), так же, как и мужские, подразделяются на 4 типа:

**Pinus-тип.** Семенная и кроющая чешуи развиты, семяпочек две, то есть шишка представляет собой сложный видоизменённый побег, на оси которого сидят метаморфизированные боковые побеги, превращённые в семянесущие органы (Сосноподобные).

У Сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) женская шишка состоит из оси, на которой помещаются тесной спиралью кроющие чешуи. В пазухе каждой кроющей чешуи находится семенная чешуя - более крупная, чем кроющая, несколько более мясистая и расширенная на верхнем конце. На семенной чешуе, ближе к ее основанию, сидят две семяпочки (мегаспорангии), направленные своими отверстиями (микрופиле) вниз. В образовании этого комплекса чешуй принимают участие не только листовые, но и стеблевые части растения. Об этом свидетельствуют и тератологические исследования. Например у Лиственницы (*Larix sibirica*) довольно часто наблюдается прорастание женских шишек. Оно состоит в том, что верхушка женской шишки не прекращает рост, а

продолжает расти, причем образуется нормальный побег, покрытый нормальной хвоей. При этом в самой шишке иногда никаких особых изменений не происходит. В других же случаях кроющие чешуи превращаются в нормальную хвою, а семенные чешуи претерпевают весьма существенные изменения, особенно в верхней части шишки. Здесь в пазухе хвои вместо семенной чешуи находится раскрывшаяся почка, образованная мелкими чешуйками. Из них наиболее крупные первые две (поперечные). Они соответствуют двум первым, поперечным чешуям нормальной почки. Между такими почками и настоящей семенной чешуей имеются все переходы. Так, просматривая шишку сверху вниз, можно видеть, как чешуи почки становятся мельче, сохраняют свои размеры лишь первые поперечные чешуи. Они постепенно срастаются друг с другом и в конце концов получается нормальная семенная чешуя, в пазухе которой (на верхней стороне) сидят две семяпочки. Таким образом, семенная чешуя соответствует пазушному побегу (сидящему в пазухе кроющей чешуи), она образовалась благодаря сращению его двух первых чешуй.

Анатомические исследования шишки хвойных показали, что комплекс чешуй состоит из кроющей чешуи, в пазухе которой возникает очень короткий побег, дающий только три листа. Из них два - прилистники, являющиеся мегаспорофиллами с одной семяпочкой на каждом. Третий лист превращается в широкую семенную чешую.

Таким образом, женская шишка представляет собой сложную спороносную систему, в которой на оси тесной спиралью располагаются кроющие листья (кроющие чешуи), несущие в пазухах спороносные побеги, весьма сильно редуцированные и измененные. Редукция их зашла настолько далеко, что от стеблевой части практически ничего не осталось, ее можно обнаружить только при эмбриологическом исследовании. Листовая же часть побега - прилистники (мегаспорофиллы) и первый лист - образовала широкую и плоскую семенную чешую, несущую мегаспорангии.

**Araucaria-тип.** Семенная и кроющая чешуи срастаются, лишь на верхушке остаётся свободная часть, образующая язычок (лигулу). Семяпочка одна, располагается на поверхности чешуи. У некоторых видов (*Araucaria badwillii*) в семенной и кроющей чешуях имеются два самостоятельных проводящих пучка, что характерно для пазушных побегов. У этого вида обнаружены кроющие чешуи не с одной, а с двумя и тремя семенными чешуями, каждая со своим семязачатком.

**Cupressus-тип.** Считается, что редукция и сращение семенной и кроющей чешуй у Кипарисоподобных и Таксодиеподобных привели к тому, что практически осталась одна кроющая чешуя, в пазухе которой сидят ортотропные мегаспорангии, количество которых больше двух. Органогенетические данные свидетельствуют о том, что никакой семянесущей структуры в пазухе шишечной чешуи не возникает и шишка представляет их себя простой видоизменённый побег, на оси которого сидят видоизменённые листья, в пазухах которых располагаются мегаспорангии.



**Taxus-тип.** Семяпочки одиночные, покрыты сочными образованиями, имеющими различную природу: изменённая семенная чешуя, образующая обычно срастающийся с интегументом эпиматий, сидящий на мясистой семяножке - рецептакуле - видоизменённой оси шишки (порядок Подокарпоподобные); изменённый фуникулюс, образующий бокаловидный покров - ариллус, не срастающийся с семенем (порядок Тисоподобные). В последнем случае семенная чешуя не образуется и мегаспорангий располагается на верхушке укороченного пазушного побега.

Эволюция стробилов хвойных шла в трёх направлениях. Первое характеризуется образованием сложного мегастробила, где мегаспорангии расположены на видоизменённых побегах, находящихся в пазухе кроющих чешуй (порядок *Pinales*). В процессе эволюции семенная и кроющая чешуи срастаются и формируется синтетическая структура, несущая единственный семезачаток (порядок *Araucariales*). Второе принципиально отличается от первого и представляет собой развитие шишки как простого мегастробила, образованного осью и чешуями с прикреплёнными или пазушными семязачатками (порядок *Cupressales*). Третье направление характеризуется образованием одиночных семяпочек, не скрытых внутри шишки, а имеющих сочные покровы, являющиеся аналогичными структурами, имеющими разное происхождение (порядки *Podocarpaceae*, *Taxales*).

Микроспоры многих Сосновидных снабжены двумя воздушными мешками, которые образовались вследствие расхождения интины и экзины и заполнения этого пространства воздухом. Микроспоры начинают прорастать еще внутри спорангия, при этом образуется мужской гаметофит, состоящий из двух проталлиальных клеток, вегетативной и генеративной клеток. Проталлиальные клетки вскоре рассасываются и к моменту выхода спор из спорангия в них содержится двухклеточный мужской гаметофит. При попадании пыльцы на микропиле семяпочки вегетативная клетка образует пыльцевую трубку, а генеративная делится пополам, образуя клетку-ножку и сперматогенную клетку, последняя образует два спермия. Семяпочка состоит из интегумента, в верхней части которого имеется микропиле, и нуцеллуса, в котором образуется археспориальная клетка, делящаяся редуциционно и образующая 4 мегаспоры. Развивается одна мегаспора - нижняя, три другие редуцируются. Мегаспора прорастает в женский гаметофит внутри семяпочки, вытесняя при своем развитии ткань нуцеллуса. В верхней части гаметофита формируется два архегония. Они слабо развиты, состоят из яйцеклетки, нескольких шейковых и одной брюшной канальцевой клетки. Микроспора, попадая на микропиле, втягивается подсыхающей жидкостью внутрь и там прорастает. Пыльцевая трубка, окруженная интиной, растет по направлению к архегонию, проникает в него и соприкасается с яйцеклеткой. Ее конец лопаются и содержимое изливается в цитоплазму яйцеклетки. Один спермий сливается с ядром яйцеклетки, второй отмирает. Зигота развивается в зародыш, состоящий из оси и нескольких семядолей. Интегумент семяпочки образует семенную кожуру, а гаметофит

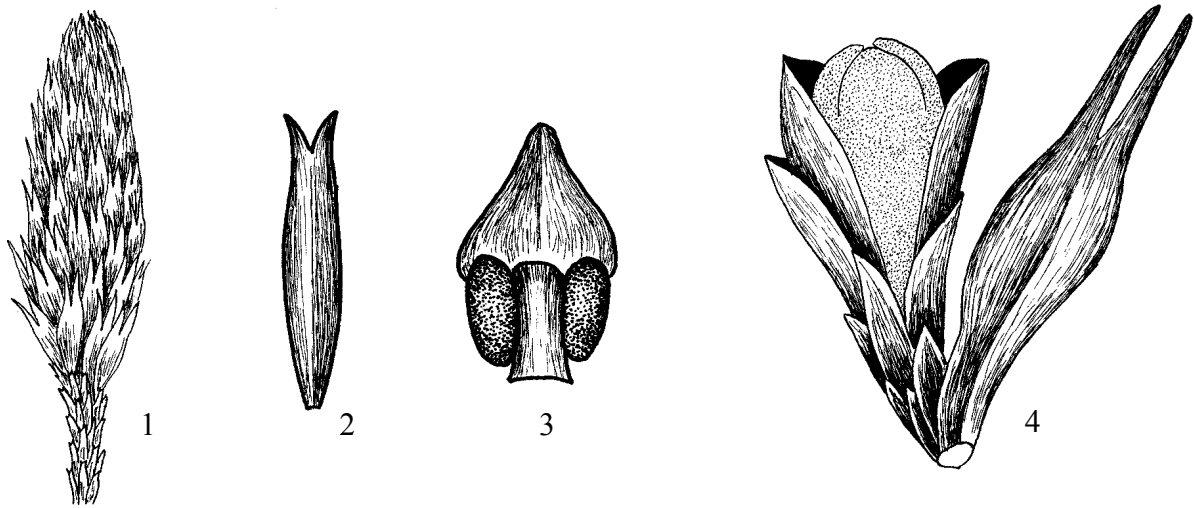


Рис. 304. *Lebachia piniformis*: 1 - женская шишка; 2 - лист; 3 - микроспорофилл с микроспорангиями; 4 - укороченный побег с семязпочкой в пазухе кроющей чешуи

становится запасом питательных веществ - эндоспермом (в отличие от эндосперма покрытосеменных его клетки гаплоидны). Семязпочка плотно прирастает к семенной чешуе, из ткани которой образуется легкое прозрачное крылышко.

В наиболее разработанной системе класса *Pinopsida* выделяется 7 порядков: Вольциеподобные (*Voltziales*), Подозамитоподобные (*Podozamitales*), Араукариеподобные (*Araucariales*), Сосноподобные (*Pinales*), Кипарисоподобные (*Cupressales*), Подокарпоподобные (*Podocarpaceales*) и Тисоподобные (*Taxales*).

### Порядок Вольциеподобные - *Voltziales*

Древнейший порядок, известный по палеоботаническим данным. Представители порядка имели много общего с Кордаитантовыми, существовали с позднего карбона до раннего мела. В пределах порядка выделяется два семейства: Лебахиевые (*Lebachiacae*) и Вольтциевые (*Voltziaceae*).

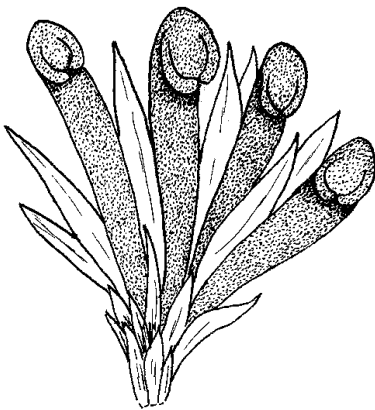


Рис. 305. Пазушный побег с семязпочками *Ernestiodendron* sp.

Семейство Лебахиевые (*Lebachiacae*) было представлено стройными деревьями с моноподиальным нарастанием. Боковые ветви на стволе располагались мутовчато и в свою очередь двурядно ветвились, образуя боковые веточки в одной плоскости. Вторичная древесина имела слабо выраженные годовичные кольца, содержала трахеиды с несколькими рядами пор, древесинной паренхимы и смоляных ходов не было. Листья располагались спирально и были разнообразны по форме: от цельных до дихотомически рассечённых и отдельных, при этом жилки у всех ветвились

дихотомически.

Наиболее распространённым был род Лебахия (*Lebachia*), представитель которого Лебахия сосновидная (*Lebachia piniformis*, рис. 304) являлась

однодомным растением. Микростробилы развивались на концах ветвей, несли многочисленные плоские микроспорофиллы, на каждом из которых развивалось два микроспорангия. Микроспора была окружена одним воздушным мешком. Мегастробилы состояли из оси, на которой располагались крупные кроющиеся чешуи, вильчато разветвлённые на верхушке. В пазухах этих чешуй развивались укороченные побеги, имевшие короткую ось, на которой спирально располагались стерильные чешуи и один фертильный мегаспорофилл, заканчивающийся семяпочкой. Таким образом, Лебахиевые наглядно демонстрируют побеговую природу семенной чешуи женской шишки pinus-типа. У некоторых Лебахиевых, например, у Эрнестиодендрона (*Ernestiodendron sp.*, рис. 305) пазушный побег нёс несколько мегаспорофиллов, заканчивающихся прямыми или обратными семяпочками.

Семейство Вольтциевые (*Voltziaceae*) отличалось ланцетными, не разветвлёнными на концах листьями и сросшимися семенными и кроющимися чешуями в женской шишке. Количество мегаспорофиллов у разных представителей разное - от 5 у примитивных форм, например, у Вольтции (*Voltzia sp.*, рис. 306,1) до двух у Глиптолеписа (*Gliptolepis sp.*, рис. 306,2). У самых высокоорганизованных представи-телей был один мегаспорофилл.

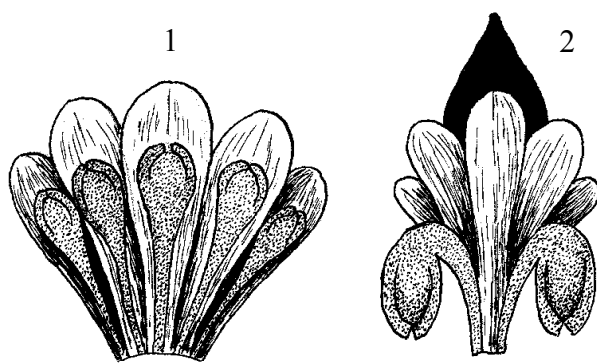


Рис. 306. Пазушные побеги с семяпочками: 1 - *Voltzia sp.*; 2 - *Gliptolepis sp.*

### Порядок Подозамитоподобные -*Podozamitales*

Представители порядка появляются в позднем триасе и полностью вымирают

в позднем мелу. Это были деревья, имевшие облик кипарисов, их ветви были покрыты мелкими, спирально расположенными чешуйчатыми листьями, древесина со смоляными ходами. Мужские шишки имели 12-16 микроспорофиллов, каждый из которых нёс по 10-12 микроспорангиев. Микроспоры не имели воздушных мешков. Женские шишки несли на оси кроющиеся и семенные чешуи, сросшиеся друг с другом. У представителя порядка

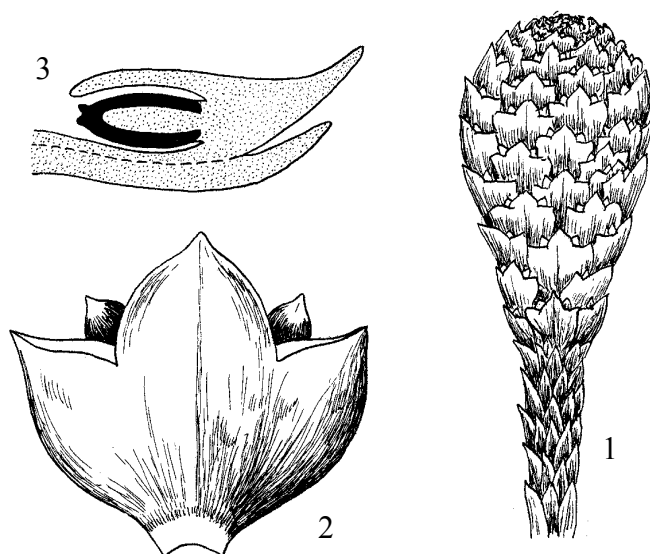


Рис. 307. *Cheirolepis munsteri*: 1 - мегастробил; 2 - шишковая чешуя; 3 - разрез через шишковую чешую

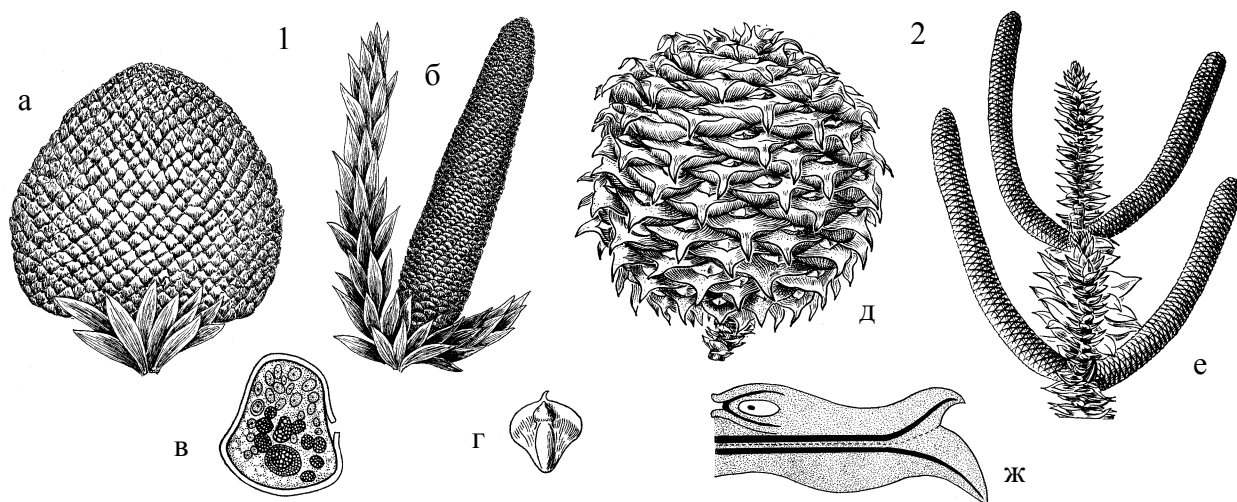


Рис. 308. 1 - *Araucaria araucana* (а - мегастробил; б - микростробил; в - мужской гаметофит; г - шишечная чешуя с семяпочкой и язычком); 2 - *Araucaria bidwillii* (д - мегастробил; е - микростробилы; ж - сросшиеся семенная и кроющая чешуи)

Хейролеписа Мюнстера (*Cheirolepis munsteri*, рис. 307) кроющая чешуя была трёхлопастной, семенная чешуя имела вырост - эпиматий, нависающий над семяпочкой.

### Порядок Араукариеподобные - *Araucariales*

В ископаемом состоянии известны с поздней перми, в юрском и меловом периодах были широко распространены по всему земному шару. В настоящее время распространены в южном полушарии. Характерной особенностью порядка являются трахеиды, являющиеся не только самыми длинными среди всего класса (10-12 мм), но и обладающие особой поровостью, получившей название араукариоидной: окаймлённые поры на стенках трахеид зрелой древесины скученные, большей частью соприкасающиеся и слитные, и тогда в очертании шестиугольные. Поры без торусов. Смоляные ходы отсутствуют даже в сердцевине. Листья очередные или супротивные, крупные, плоские, широколанцетные, яйцевидные, иногда почти округлые, реже шиловидные. Часто листья очень жёсткие, с острыми колючими вершинами. Жилкование обычно дихотомическое или параллельное, в шиловидных листьях одна жилка. Особенностью порядка является веткопад - свойство целиком сбрасывать облиственные боковые побеги или даже ветви с листьями.

Мужские шишки крупные, до 20-25 см длины, с многочисленными микроспорофиллами, располагающимися по спирали. Каждый спорофилл несёт большое количество микроспорангиев - до 20. Споры без воздушных мешков, мужской гаметофит образует до 15-20 проталлиальных клеток. Женские шишки также крупные, до 20-30 см длины, агауцаgia-типа, несут на оси до 200 семенных чешуй, раздвоенных на верхушке или цельных. Семяпочка одиночная, обращена микропиллярной частью к оси шишки. Женский гаметофит образует до 15-20 архегониев с длинными шейками, в которых находятся многочисленные шейковые канальцевые клетки. Особенностью Араукариеподобных является развитие у них ветвящихся пыльцевых трубок. Пыльца прорастает не на

семяпочке, а в пазухе шишечных чешуй. Главные ветви пыльцевой трубки направляются к нуцеллусу, а боковые вырастают в ось шишки и превращаются в гаустории. Таким образом, пыльцевая трубка мужского гаметофита выполняет две функции - доставки гамет и питания гаметофита.

Порядок включает одно семейство Араукариевые (*Araucariaceae*), насчитывающее два рода - Араукария (*Araucaria*) и Агатис (*Agathis*).

Род Араукария (*Araucaria*) насчитывает 20 видов, распространенных в Южной Америке и в Австралии. Это крупные, преимущественно двудомные деревья 60-75 м высотой, средний возраст которых 300 лет, максимальный - 2000. Наиболее известным видом является Араукария чилийская (*Araucaria araucana*, рис. 308,1). Это растение образует в условиях влажного тёплого климата Чили и Западной Аргентины светлые леса, которые напоминают сосновые. Высота деревьев до 60 м, стволы увенчаны на вершинах зонтиковидной кроной. У молодых деревьев ветви располагаются мутовчато вдоль всего ствола. С возрастом ветви нижней части ствола, а иногда почти до самой вершины, сбрасываются. Листья жёсткие, колючие, яйцевидной формы, длиной 3-4 см, живут 10-15 лет (максимум до 30-40). Мужские шишки достигают длины 25 см, располагаются поодиночке или группами. Микроспорофиллы несут 12-16 двурядно расположенных микроспорангиев. Женские шишки округлые, до 18 см в диаметре, достигают масс 1,6 кг. Семя полностью погружено в ткань семенной чешуи и опадает вместе с ней. Семена крупные, продолговатые, до 4 см длины, имеют зародыш с двумя семядолями.

В Австралии наиболее известным видом является Араукария Бидвилла (*Araucaria bidwillii*, рис. 308,2). Это двудомное растение достигает высоты 40-50 м. У взрослых деревьев ствол почти до половины освобождён от ветвей. Листья крупные, до 4-7 см длины, в верхней части кроны расположены спирально, яйцевидные, с остроконечием. На боковых побегах они двурядно расположены в одной плоскости. Шишки располагаются на концах коротких облиственных побегов, вегетативные листья которых постепенно переходят в чешуи шишки. Женские шишки являются самыми крупными среди хвойных, достигают 35 см в диаметре и массы до 3 кг. Семена также крупные, до 5,5 см длины при ширине 3 см. По созревании шишка рассыпается. Характерной особенностью является хорошо заметные самостоятельные проводящие пучки на разрезе шишечной чешуи, подтверждающие срастание некогда свободных семенной и кроющей чешуй.

Род Агатис (*Agathis*) насчитывает 20

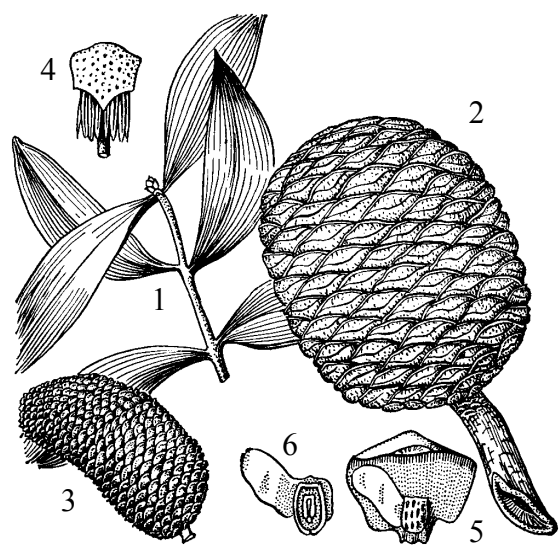


Рис. 309. *Agathis macrostachys*: 1 - облиственный побег; 2 - мегастробил; 3 - микростробил; 4 - микроспорофилл; 5 - шишечная чешуя с семенем; 6 - семя с крылом

видов, распространённых на островах Тихого океана между Австралией и Юго-Восточной Азией, включая Северо-Восточную Австралию и Новую Зеландию. Это также крупные деревья с колонновидными стволами, выше середины обычно разветвляющимися на несколько крупных распростёртых ветвей, образуя большую раскидистую крону. В отличие от араукарий, агатисы имеют хорошо выраженные округлые почки с плотно прижатыми почечными чешуями. Листья на вертикальных побегах спирально расположенные, на боковых - двурядные, супротивные или почти супротивные. Зрелые листья крупные, 5-18 см длины и 1-6 см ширины, продолжительность жизни листа до 15-20 лет. Форма листьев различна у разных видов, они могут быть эллиптическими, продолговатыми, яйцевидными, широколанцетовидными. Жилки листа многочисленны, почти параллельные, у основания дихотомически ветвящиеся. После опадения листьев на побегах остаются подушковидные рубцы.

Мужские шишки пазушные, цилиндрические, 2-6 см длиной при диаметре 1 см, у основания покрыты стерильными чешуями. Микроспорофиллы имеют щитковидную форму и несут по 3-15 микроспорангиев. Женские шишки шаровидные, достигают 15 см в диаметре, гладкие. Кроющие чешуи плотно прилегают друг к другу, как у Агатиса крупноколоскового (*Agathis macrostachys*, рис. 309). Семенные чешуи у большинства видов полностью редуцированы, кроющие чешуи плотно прилегают друг к другу, поэтому шишки гладкие (кроме Агатиса южного - *Agathis australis*, чешуи которого имеют короткие остроконечия, выступающие на поверхности шишки). Семяпочка одна, свободная. Семена достигают 1,5 см длины, имеют боковое крыло, образованное из интегумента.

Древесина обладает высокими техническими свойствами и высоко ценится, из неё получают также ароматические смолы.

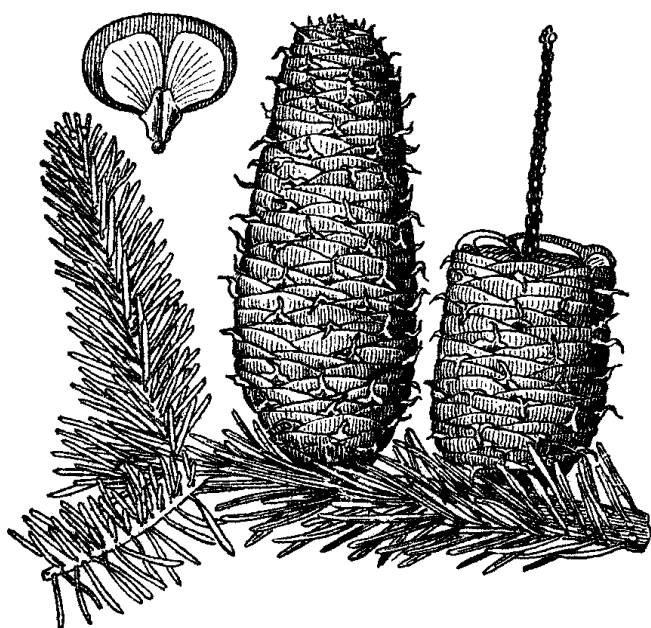


Рис. 310. *Abies nordmanniana*

### Порядок Сосноподобные - *Pinales*

Порядок включает одно семейство - Сосновые (*Pinaceae*), насчитывающее 10 родов и более 250 видов, преимущественно к северному полушарию. Это вечнозеленые или листопадные деревья, реже кустарники. Листья игловидные или уплощенные, одиночные, располагаются по спирали на удлинённых побегах, или собраны пучками на укороченных побегах. Почки, развивающиеся на концах побегов, покрыты плотно

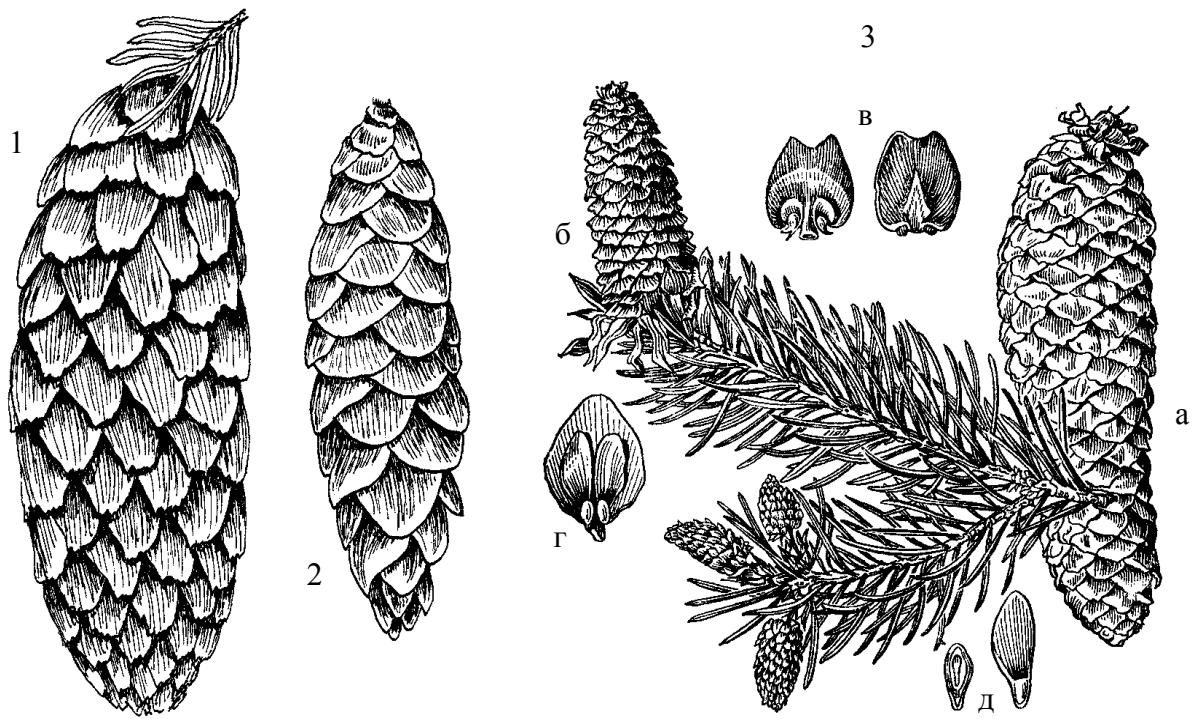


Рис. 311. 1 - *Picea pungens*; 2 - *P. orientalis*; 3 - *P. abies* (а - мегастробил; б - ветвь с мужскими шишками и молодой женской; в - семенная чешуя с внутренней и наружной стороны; г - семенная чешуя с двумя семенами; д - семя с крылом и без крыла)

прилегающими друг к другу чешуями, покрытыми защитным слоем смолы. Шишки раздельнополые. Мужские одиночные, реже собраны в группы, состоят из многочисленных плоских спорофиллов, несущих по два спорангия. Пыльцевые зёрна у большинства видов снабжены двумя воздушными мешками. Женские шишки разных размеров, от 3 до 50 см длины, состоят из оси, несущей кроющие чешуи, в пазухах которых располагаются семенные чешуи с двумя семечками на каждой чешуе (pinus-тип мегастробила). Большинство представителей семейства развивает мощную корневую систему, образуя большое количество коротких и сильно ветвящихся боковых корней, на которых развивается микориза.

Наиболее крупными родами семейства являются Пихта (*Abies*), Лиственница (*Larix*), Ель (*Picea*), Сосна (*Pinus*).

Род Пихта (*Abies*) насчитывает около 40 видов. Это крупные деревья, достигающие высоты 60-100 м и диаметра 2 м. Пихта Нордманна (*Abies nordmanniana*, рис. 310), или кавказская, являющаяся эндемиком Кавказа, достигает высоты 80 м и доживает до 600-700 лет. Листья вегетативных побегов мягкие, плоские, снизу с двумя светлыми полосками, в которых расположены устьица. Мужские шишки одиночные, расположены на концах укороченных побегов. Женские растут вертикально вверх. Кроющие чешуи деревянистые, плотно прилегают друг к другу. Шишка пропитана смолой, по созревании рассыпается, освобождая крупные семена, снабженные крылом. В Западной Европе наиболее распространённым видом является Пихта белая (*Abies alba*)

Род Ель (*Picea*) насчитывает до 50 видов, распространённых в Евразии и Северной америке. Листья четырехгранные, на каждой грани несут одну полосу

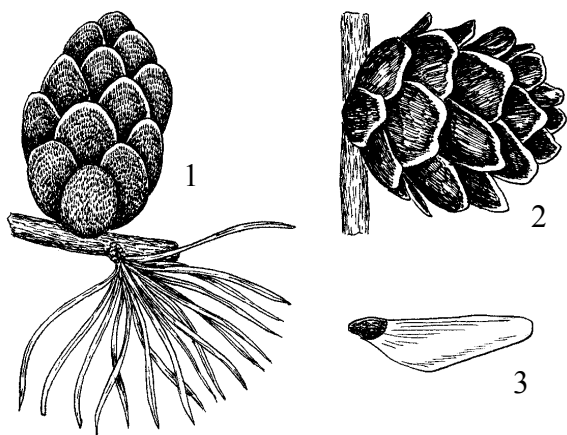


Рис. 312. *Larix sibirica*: 1 - молодая шишка; 2 - старая шишка; 3 - семя

снабжено крылом.

Ель восточная (*Picea orientalis*, рис. 311,2) - типичное горное растение, эндемик Кавказа, обитающая на высотах от 1000 до 2500 м над уровнем моря. Достигает высоты 65 м. Образует большое количество семян, отличающихся высокой всхожестью. Хорошо возобновляется, может поселяться на крутых и скалистых склонах.

Ель колючая (голубая) (*Picea pungens*, рис. 311,1) встречается в Канаде и на севере США. Широко распространена в культуре, декоративна, газо- и пылеустойчива.

В Европе наиболее широко распространена Ель обыкновенная (*Picea abies*, рис. 311,3), достигающая 20-50 м высоты. Она образует на огромных пространствах своего ареала чистые или с примесью других хвойных и лиственных деревьев леса.

Род Лиственница (*Larix*) насчитывает около 20 видов, распространённых в холодных и умеренных областях Европы, Азии и Северной Америки. Представители этого рода - листопадные растения, сбрасывающие хвою на зиму. Листья мягкие, плоские. На удлиненных побегах располагаются спирально, на укороченных - пучками, по 20-40 в каждом. Мужские шишки одиночные, располагаются на концах коротких безлистных побегов. Женские шишки мелкие, округлые, сидят на концах укороченных побегов. Молодые шишки зеленые или красноватые, семенные чешуи покрыты коротким опушением. Шишки созревают в конце сезона, но после освобождения

устьиц, на конце заостренные, сидят на продолговатых складках коры (подушечках). Держатся на дереве до 7 лет. Мужские шишки пазушные, желтовато-бурые. Микроспоры с двумя крупными воздушными мешками. Женские шишки появляются на концах прошлогодних ветвей, располагаются вертикально вверх, по созревании повисают. Шишка опадает целиком после созревания и высывания семян. Семенные чешуи на верхушке выемчатые, семя

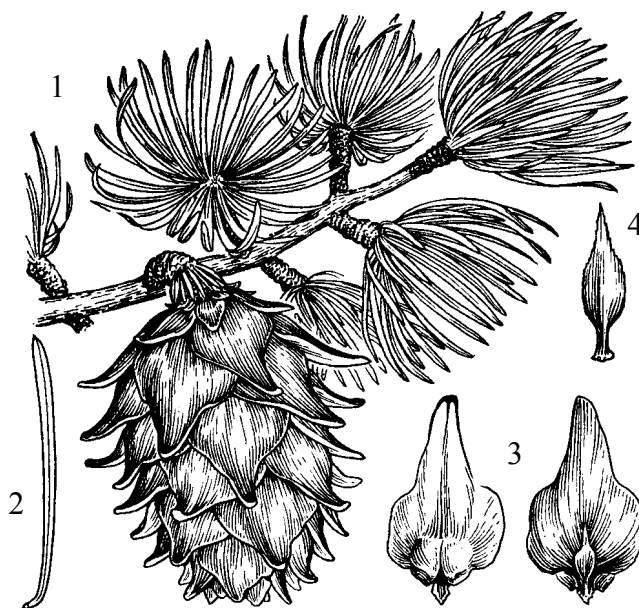


Рис. 313. *Pseudolarix kaempferi*: 1 - побег с шишкой; 2 - лист; 3 - семенная чешуя; 4 - кроющая чешуя



семян остаются на дереве еще несколько лет. Семена мелкие, с крылом. Лиственницы обладают тяжелой, прочной и долговечной древесиной. Лиственница сибирская (*Larix sibirica*, рис. 312) распространена в Сибири и на северо-востоке европейской части России. Хвоя в пучках по 15-30, от 2 до 5,5 см длины. Женские шишки 2,5-4 см длины, на коротком черешке, с 20-50 чешуями, не распадающиеся.

Род Лжелиственница (*Pseudolarix*) является монотипным, включающим один вид - Лжелиственница Кемпфера (*Pseudolarix kaempferi*, рис. 313), растущим в Восточном Китае. Растение характеризуется двумя типами побегов - длинными, на которых листья располагаются спирально, и укороченными, булавовидными, где листья сидят пучками по 15-30 на каждом. Микростробилы группами располагаются на коротких побегах. Женские шишки длиной 5-7 см созревают в первый год, после чего рассыпаются, в отличие от шишек Лиственницы. Семена маленькие, с крылом. Листья длиной до 5 см к осени приобретают золотистый оттенок и вскоре опадают.

Род Кедр (*Cedrus*) насчитывает 4 вида, распространённых в Седиземноморье и в Гималаях. Кедры - мощные деревья 25-50 м высоты, с раскидистой зонтиковидной или пирамидальной кроной. Листья жёсткие, игловидные, на укороченных побегах собраны пучками по 30-40. Держатся на дереве 3-6 лет. Отличительным признаком древесины является бахромчатость пор трахеид, связанная с неровными краями торуса. Нормальных смоляных ходов нет, но им свойственна особенность образовывать патологические вертикальные смоляные ходы.

Мужские шишки до 5 см длиной, одиночные, окружённые у основания пучками хвои. Женские шишки яйцевидные, направлены вверх, до 11 см длиной и 6 см шириной. Созревают на 2-3 год и сразу после созревания

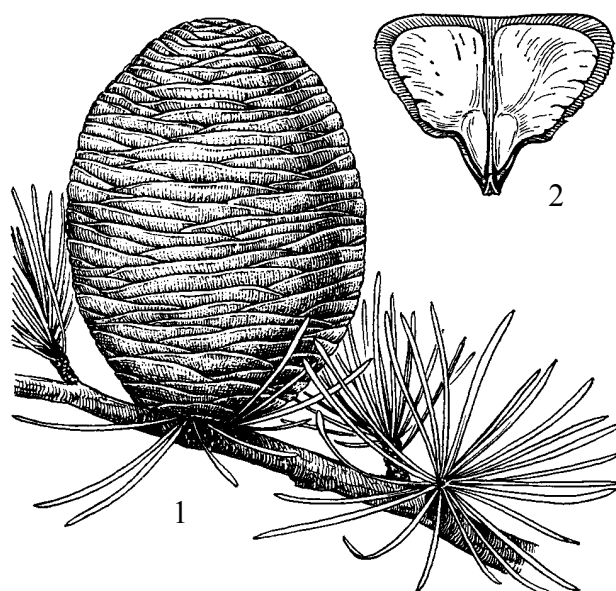


Рис. 314. *Cedrus deodara*: 1 - побег с шишкой; 2 - семенная чешуя с семенами

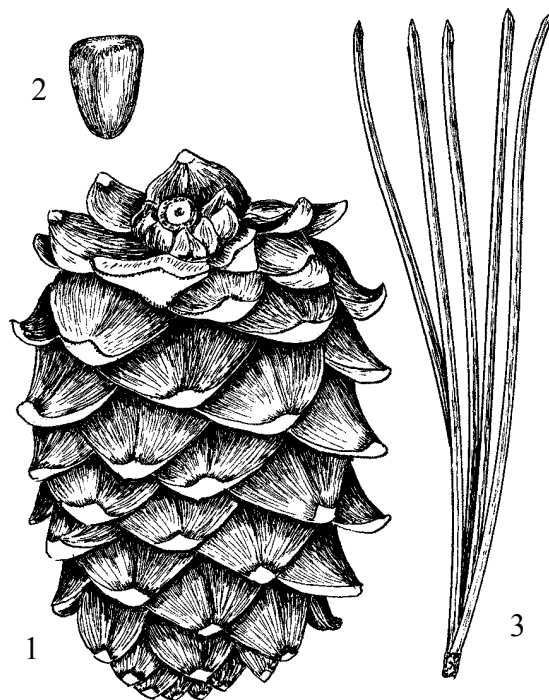


Рис. 315. *Pinus sibirica*: 1 - шишка; 2 - семя; 3 - укороченный побег

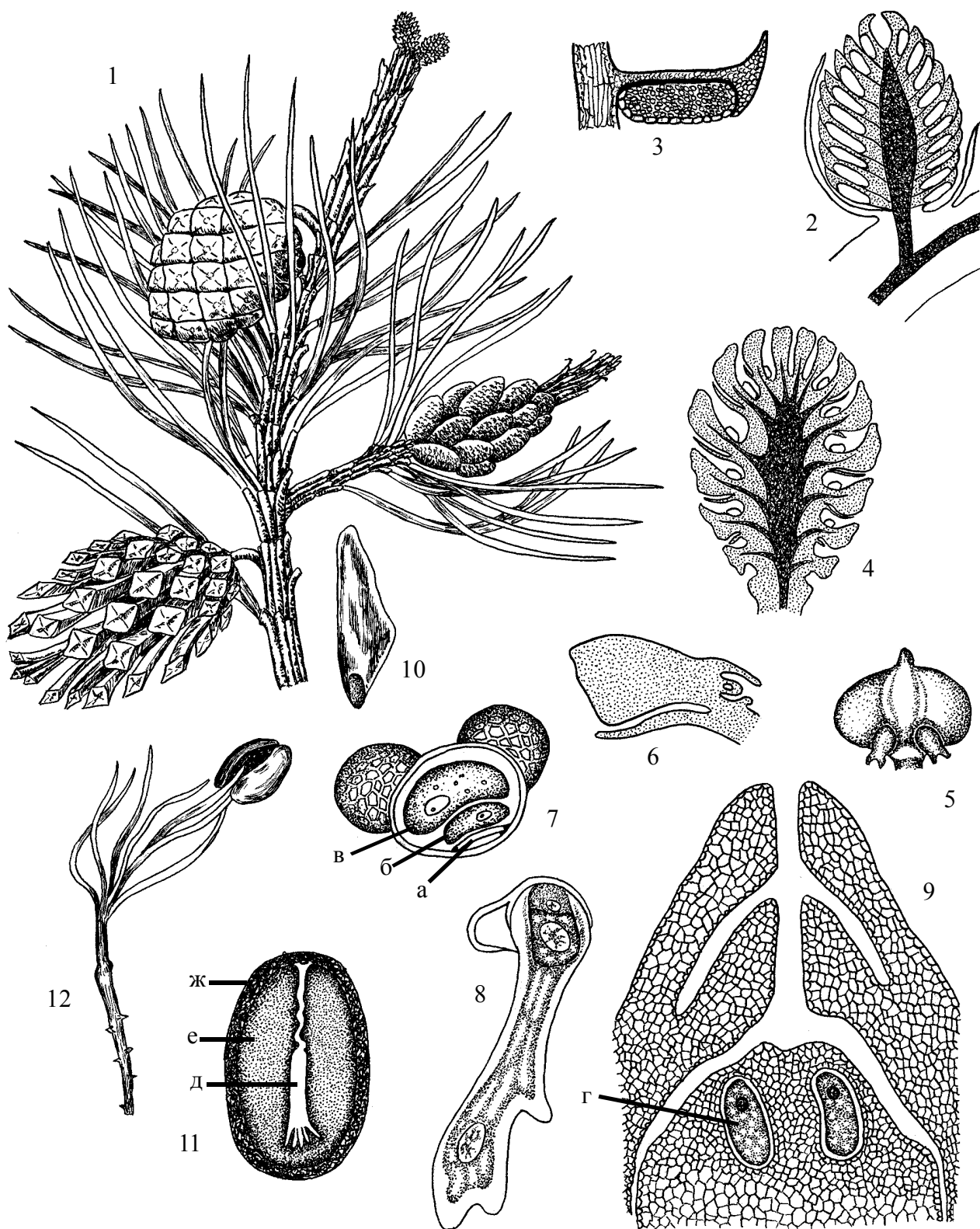


Рис. 316. *Pinus sylvestris*: 1 - часть побега с мужскими шишками и женскими шишками разного возраста; 2 - микростробил в разрезе; 3 - микроспорофилл в разрезе; 4 - мегастробил в разрезе; 5 - семенная чешуя с двумя семечками; 6 - продольный разрез через семенную и кроющую чешуи; 7 - мужской гаметофит внутри микроспоры (а - проталлиальные клетки; б - вегетативная клетка; в - генеративная клетка); 8 - мужской гаметофит с проросшей пыльцевой трубкой; 9 - верхняя часть семяпочки в разрезе с женским гаметофитом (г - архегоний); 10 - семя; 11 - семя в разрезе (д - зародыш; е - эндосперм; ж - семенная кожура); 12 - проросток

рассыпаются. Семенные чешуи очень широкие, деревянистые, плотно прилегают друг к другу. Кроющие чешуи мягкие, незаметные. Семена крылатые. В культуре широко распространён Кедр гималайский (*Cedrus deodara*, рис. 314), в диком виде растущий в Гималаях, Пакистане и Афганистане.

Род Сосна (*Pinus*) является самым крупным родом семейства, насчитывающим более 100 видов, распространённых в умеренных областях северного полушария. В субтропиках встречаются в горах. Это в основном деревья, достигающие 75 м высоты. Есть среди сосен и стелющиеся формы, например Сосна низкая (*Pinus pumila*), носящая также название "кедровый стланик". У сосен побеги двух типов - длинные и укороченные. Длинные побеги покрыты бурными листьями-чешуйками, в пазухах которых сидят укороченные побеги, несущие пучки листьев. Пучки содержат 2, 3 или 5 листьев. Каждая хвоинка в сечении плоско-выпуклая или трехгранная, имеет в средней жилке 1 или 2 проводящих пучка. Мужские шишки располагаются на верхушках ветвей, собраны в группы (колоски). Женские шишки прямостоячие, по созревании повислые. Семена созревают на второй год, опадают через 2 года.

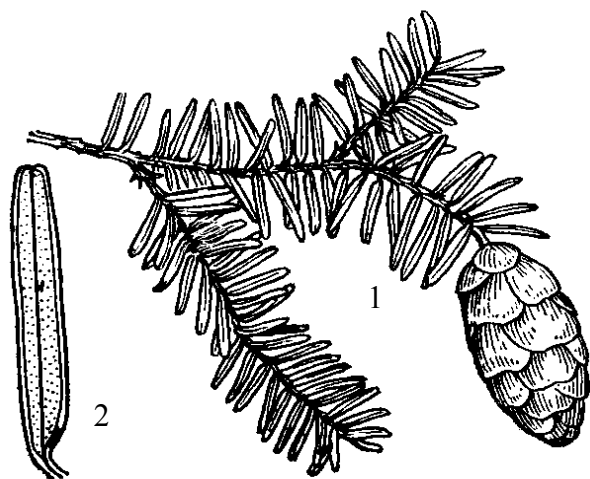


Рис. 317. *Tsuga canadensis*: 1 - побег с женской шишкой; 2 - лист

Сосна сибирская (*Pinus sibirica*, рис. 315) достигает высоты 40 м. Листья до 13 см длины, расположены на укороченных побегах пучками по 5. Шишки крупные, до 15 см длины, прямостоячие. Семена крупные, без крыла, съедобные, известны под названием "кедровые орешки".

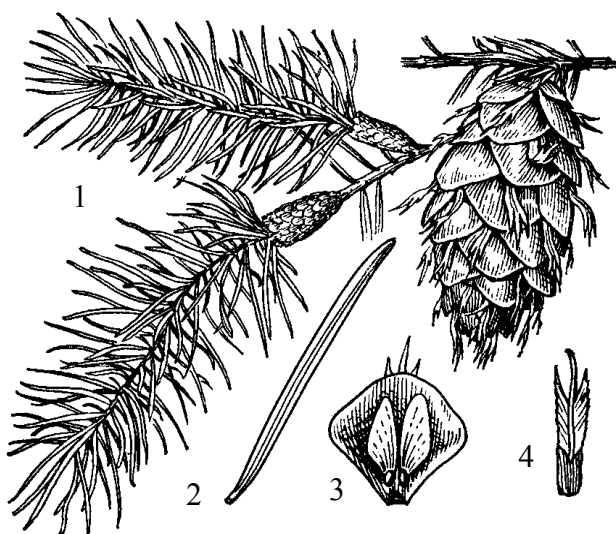


Рис. 318. *Pseudotsuga menziesii*: 1 - побег с женской шишкой; 2 - лист; 3 - семенная чешуя; 4 - кроющая чешуя

Самым широкораспространенным видом является Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*, рис. 316). Укороченные побеги несут по 2 листа, шишки длиной 3-6 см.

Хозяйственное значение сосен очень велико. Древесина используется в жилищном строительстве, кораблестроении, в вагоностроении, в столярном и мебельном производстве. Смолу используют для изготовления канифоли, скипидара, камфоры. Хвоя содержит большое количество витамина С и каротина, идёт на изготовление хвойно-витаминной

муки, применяемой в животноводстве. В декоративном озеленении городов используются мало, поскольку чувствительны к загрязнению воздуха.

Род Тсуга (*Tsuga*) насчитывает 18 видов, распространённых в Северной Америке, Японии, Индокитае. Это деревья, достигающие 60 м высоты. Ископаемые остатки известны из эоцена (около 50 млн. лет назад). Деревья имеют бурую кору с глубокими трещинами, часто слущивающуюся. Листья плоские, одиночные, располагаются двурядно. Мужские шишки сидят в пазухах прошлогодних побегов. Женские располагаются на концах побегов, свисающие, созревают в год образования и после выпадения семян долго остаются на дереве.

Тсуга канадская (*Tsuga canadensis*, рис. 317) образует обширные массивы в Канаде и на севере США. В её древесине отсутствуют смоляные ходы. Широко используется в целлюлозно-бумажной промышленности, в строительстве.

Род Лжетсуга (*Pseudotsuga*) включает до 18 видов, распространённых в Северной Америке, а также в Восточной Азии. Это большие деревья, достигающие 100 м высоты. Листья линейные, плоские, похожи на листья пихт. Отличительными особенностями строения древесины являются спиральные утолщения трахеид и наличие вертикальных и горизонтальных смоляных ходов, окружённых толстостенными эпителиальными клетками. Мужские шишки одиночные, цилиндрические, сидят в пазухе хвои. Женские располагаются на верхушках побегов, яйцевидные, свисающие. Кроющие чешуи длинные, трехлопастные. Созревают шишки в конце года и широко раскрываются, освобождая семена. Одним из самых распространённых видов является Лжетсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*, рис. 318), имеющая обширный ареал на западе Канады и США на побережье Тихого океана.

### Порядок Кипарисоподобные - *Cupressales*

Представлен древесными и кустарниковыми видами, у которых в древесине

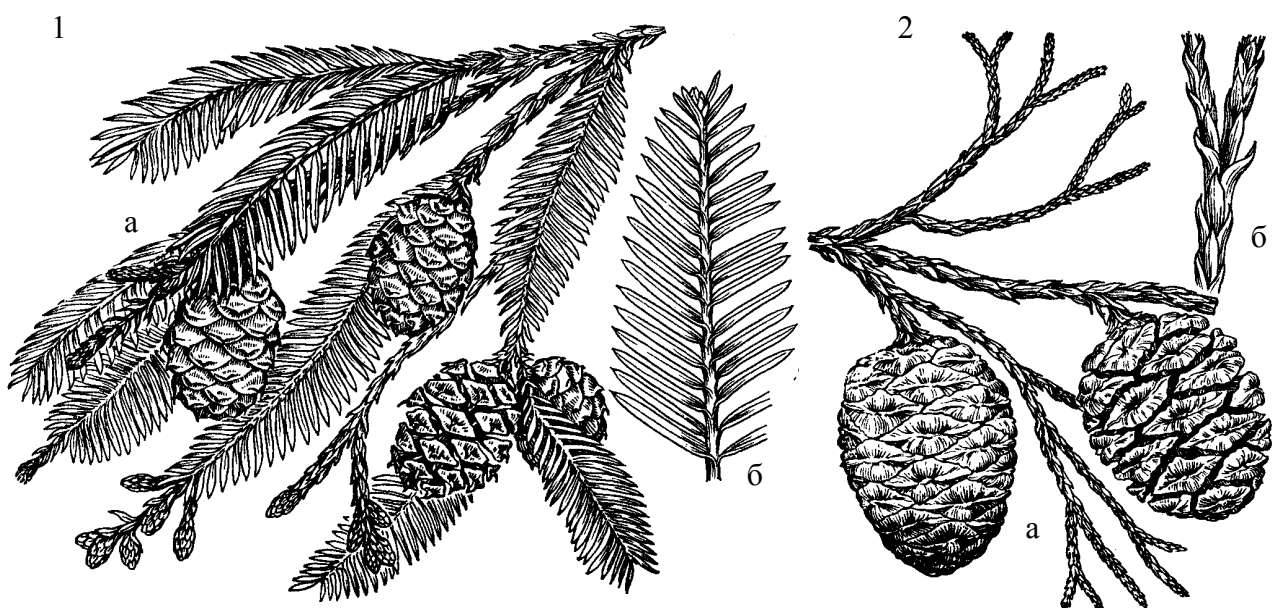


Рис. 319. 1 - *Sequoia sempervirens*; 2 - *Sequoiadendron giganteum* (а - побег с шишками; б - олистивный побег)

отсутствуют смоляные ходы. Женские шишки сипрессус-типа, семяпочки располагаются на спорофиллах. Порядок включает два семейства - Таксодиевые (*Taxodiaceae*) и Кипарисовые (*Cupressaceae*).

Семейство Таксодиевые (*Taxodiaceae*) представлено видами, являющимися "живыми ископаемыми". Это остатки некогда процветавшего семейства, возникшего 140 млн. лет назад. К настоящему времени виды этого семейства занимают небольшие площади в Северной Америке и Восточной Азии. Большинство родов семейства монотипные (представлены одним видом). Это крупные деревья, у многих видов наблюдается веткопад (опадение олиственных побегов). Листья линейные, игловидные или чешуевидные, расположены обычно спирально, иногда супротивно. Шишки раздельнополюе, обычно одиночные. Микроспоры без воздушных мешков. Кроющие и семенные чешуи срастаются друг с другом на раннем этапе развития шишки. Семязачатков от 2 до 9. Мужские гаметофиты не имеют проталлиальных клеток. Женские содержат от 4 до 60 архегониев. Семена бескрылые, снабжены небольшим выростом интегумента.

Секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*, рис. 319,1) названа в честь вождя индейцев, изобретшего алфавит племени чироков. Образует довольно обширные массивы на узкой полосе тихоокеанского побережья Северной Америки. Отдельные экземпляры достигают высоты 110-112 м при диаметре ствола 6-11 м. Побеги плоские, листья расположены двурядно, линейно-ланцетные, до 2 см длины. Женские шишки шаровидные, мелкие, 2-3 см в диаметре, созревают за один сезон. Семенные чешуи несут от 3 до 7 семяпочек.

Секвойядендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum*, рис. 319,2), или мамонтово дерево, имеет еще более узкий ареал. Он встречается в Калифорнии. В настоящее время все массивы взяты на учет, некоторые объявлены заповедниками. Отдельные экземпляры достигают 100 м высоты при диаметре

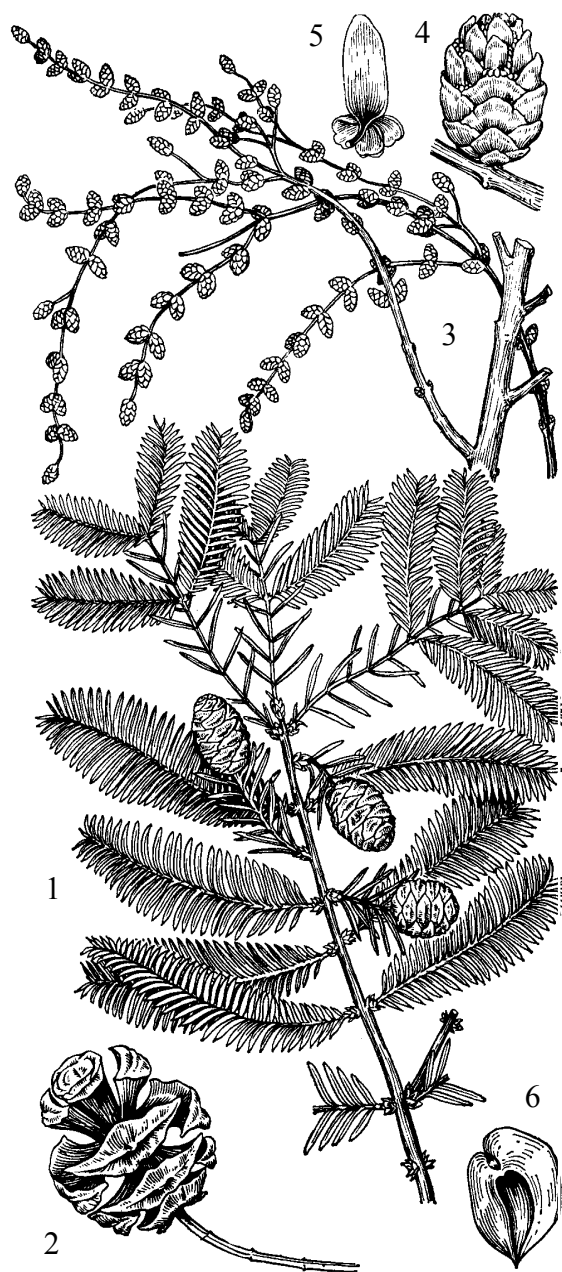


Рис. 320. *Metasequoia glyptostroboides*: 1 - побег с шишками; 2 - женская шишка; 3 - побег с микростробилами; 4 - микростробил; 5 - микроспорофилл с микроспорангиями; 6 - семя



Рис. 321. 1 - *Taxodium distichum* (а - побег с шишками; б - побег с микростробилами); 2 - *Cunninghamia lanceolata* (в - побег с шишками; г - побег с микростробилами; д - шишечная чешуя)

ствола 10 м, доживают до 3500-4000 лет. Листья узколанцетные, спирально расположенные, мелкие, 3-6 мм длиной. Шишки яйцевидные, 5-8 см длиной, созревают на второй год. Семенные чешуи с 3-14 семечками. В настоящее время Секвойя и Секвойядендрон широко распространены в культуре.

Метасеквойя глиптостробусовая (*Metasequoia gliptostroboides*, рис. 320) первоначально была описана в 1941 г. по ископаемым остаткам, а в 1944 г. обнаружена растущей в центральной части Китая. В настоящее время известно всего около 1000 экземпляров этого растения. Некоторые деревья достигают высоты 30-35 м и имеют возраст 600 лет. Мужские шишки собраны в длинные редкие безлистные "колоски", женские одиночные, имеют длинные олиственные ножки. Листья на побегах располагаются супротивно. Укороченные побеги на зиму опадают.

Таксодиум двурядный, или Болотный кипарис (*Taxodium distichum*, рис. 321,1), растет по берегам рек и на болотах юго-востока Северной Америки. Это деревья 40-45 м высотой с широко распростертой кроной. Корневая система очень мощная, хорошо удерживает растение в илистом субстрате. На корнях образуются вертикальные выросты - дыхательные

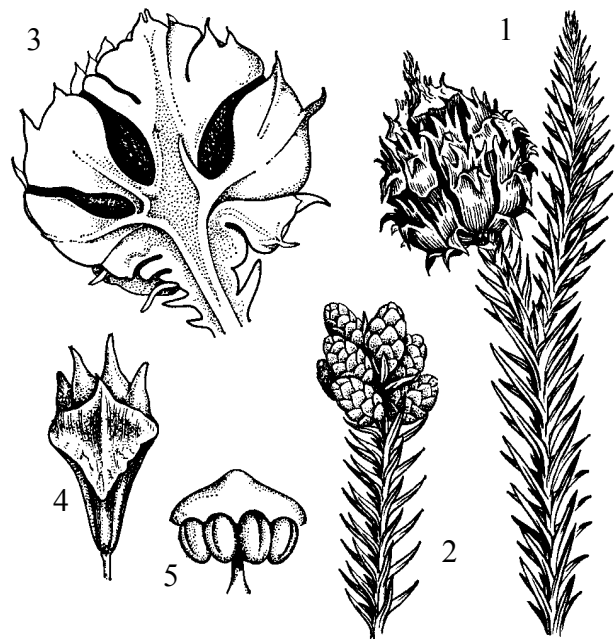


Рис. 322. *Cryptomeria japonica*: 1 - побег с женской шишкой; 2 - побег с мужскими шишками; 3 - мегастробил в разрезе; 4 - шишечная чешуя; микроспорофилл с микроспорангиями

корни (пневматофоры), имеющие коническую или бутылевидную форму и возвышающиеся на 1-2 м над уровнем почвы. Побеги двух типов - удлиненные и укороченные. Удлиненные несут спирально расположенные листья, в пазухах которых расположены укороченные побеги, листорасположение на которых двурядное. Эти побеги ежегодно опадают. Мужские шишки мелкие, собраны в редкие "колоски". Женские шаровидные или яйцевидные, 2-3 см длиной, располагаются на прямой короткой ножке. Семенная чешуя несет 2 семяпочки. По созревании шишки рассыпаются. Семена бескрылые, трехгранные, до 15 мм длины, созревают в первый год. Вид широко распространен в культуре.

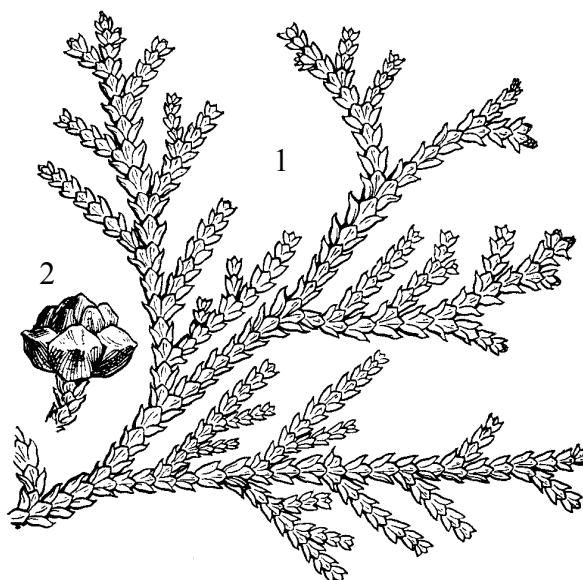


Рис. 323. *Thujopsis dolabrata*: 1 - вегетативный побег; 2 - мегастробил

Семена бескрылые, трехгранные, до 15 мм длины, созревают в первый год. Вид широко распространен в культуре.

Куннингамия ланцетовидная (*Cunninghamia lanceolata*, рис. 321,2) растет в Центральном и Южном Китае. Это дерево высотой до 50 м с почти мутовчатым расположением ветвей. Листья линейно-ланцетные, серповидно изогнутые, жесткие, кожистые, достигают длины 7 см. Растет в горах, на высотах от 1000 до 3600 м над уровнем моря. Мужские шишки мелкие, собраны на концах побегов в плотную "головку". Женские яйцевидные, до 10 см длиной, собраны группами по 3-5. Растение обладает прочной не гниющей древесиной. Китайцы называют его "деревом гробов", которые изготавливаются из ее древесины. Распространена в парковой культуре Крыма и Кавказа.

Криптомерия японская (*Cryptomeria japonica*, рис. 322) растет в Японии и Юго-Восточном Китае. Это дерево, достигающее высоты 60 м. Кора на стволе отслаивается полосами. Листья располагаются спирально, шиловидные, изогнутые. Мужские шишки собраны в плотные "колоски". Женские округлые, 1,5-2 см в диаметре. Семенные и кроющие чешуи срстаются краями, причем семенные более длинные, с 4-5 ланцетными зубцами. Семена овально-треугольные, с узкими крыльями.

Широко распространена в культуре, особенно на Кавказе, где используется для создания лесозащитных полос на чайных и цитрусовых плантациях.

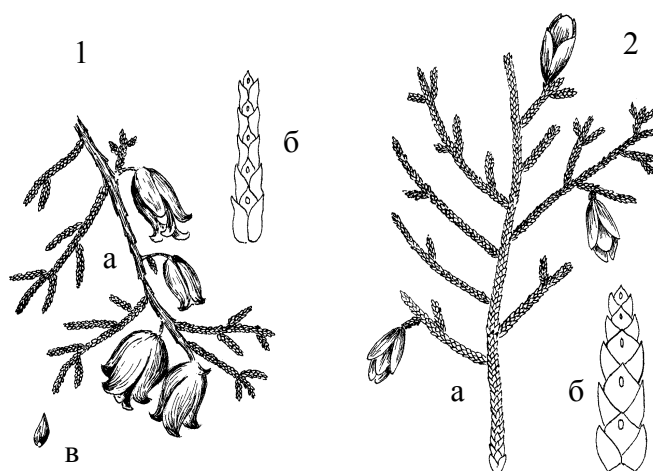


Рис. 324. 1 - *Platycladus orientalis*; 2 - *Thuja occidentalis* (а-побег с шишками; б - вегетативный побег; в - семя)



Семейство Кипарисовые (*Cupressaceae*) насчитывает 19 родов и около 130 видов, широко распространенных как в южном, так и в северном полушариях. Это вечнозеленые кустарники или деревья. Смоляные ходы в древесине отсутствуют, но имеются одиночные смоляные клетки - идиобласты. Листья чешуевидные или игловидные, располагаются супротивно или мутовчато. В листе имеется проводящий пучок, под которым идет смоляной канал. Мужские шишки мелкие, одиночные, развиваются на верхушках укороченных побегов. Женские состоят из нескольких пар перекрестно-парных или мутовчатых деревянистых чешуй. У некоторых представителей чешуи мясистые, срастаются между собой, образуя "шишкоягоду".

Род Туевик (*Thujopsis*) является монотипным родом, представленным одним видом - Туевик долотовидный (*Thujopsis dolabrata*, рис 323), растущим в густых влажных лесах Японии. Это вечнозеленое однодомное растение с пирамидальной кроной, достигающее высоты 30 м. Молодые побеги расположены двурядно, в одной плоскости. Хвоя накрест супротивная, чешуевидная. Женские шишки шаровидные, до 1,5 см в диаметре, с 8-10 чешуями, из которых плодущие только средние. Семена сплюснутые, с двумя узкими крыльями. Широко культивируется.

Род Туя (*Thuja*) насчитывает 5 видов, распространенных в Северной Америке и Юго-Восточной Азии. Это деревья или кустарники с накрест супротивными чешуйчатыми листьями.

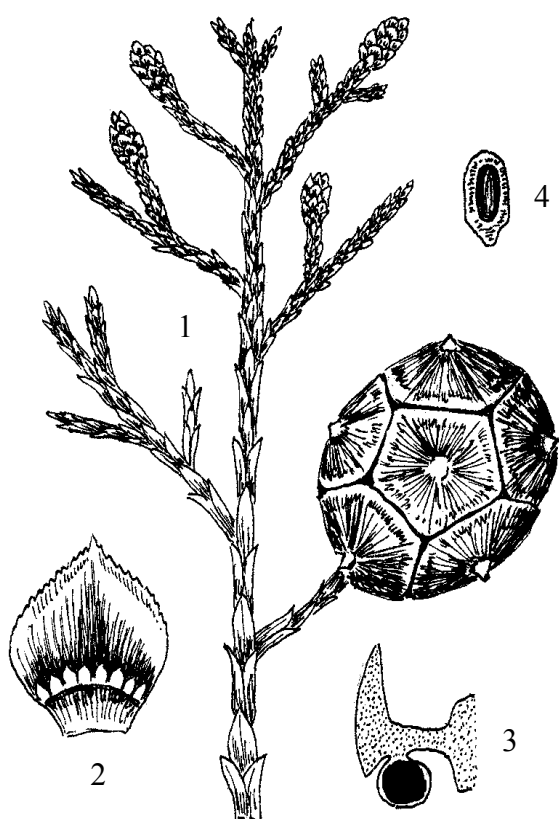


Рис. 325. *Cupressus sempervirens*: 1 - побег с мега- и микростробилами; 2 - семенная чешуя с семяпочками; 3 - микроспорофилл с микроспорангием в разрезе; 4 - семя

Туя западная (*Thuja occidentalis*, рис. 324,2) является наиболее распространенным в культуре видом. Это дерево, достигающее 10 м высоты. Молодые побеги ориентированы горизонтально. Хвоя 3-4 мм длиной, темно-зеленая. Шишки продолговатые, 10-15 мм длиной, зеленого цвета, зрелые - светло-бурые. Чешуи кожистые, несут по 2 семяпочки. Семена с двумя узкими крыльями.

Род Плосковеточник (*Platycladus*) является монотипным, представлен одним видом - Плосковеточником восточным (*Platycladus orientalis*, рис. 324,1), распространенным в Северном Китае. Это дерево или кустарник, достигающий 15 м высоты. Молодые побеги ориентированы вертикально. Хвоя чешуевидная, накрест супротивная, сизо-зеленая. Шишки обратнойцевидные, 10-15 мм длиной, молодые голубовато-зеленые, зрелые - буро-фиолетовые. Семенные чешуи



наверху с крючковидным отростком, несут 2 семяпочки. Семена бескрылые. Широко распространен в культуре .

Род Кипарис (*Cupressus*) насчитывает около 20 видов, распространенных в теплых областях Европы, Азии и Северной Америки. Это однодомные вечнозеленые деревья с пирамидальной или раскидистой кроной. Листья мелкие, чешуевидные, накрест супротивные, плотно прижаты к стеблю. Мужские шишки одиночные, мелкие, спорофиллы несут 2-6 микроспорангиев. Женские шишки округлые, с мутовчато расположенными чешуями, несущими по 20

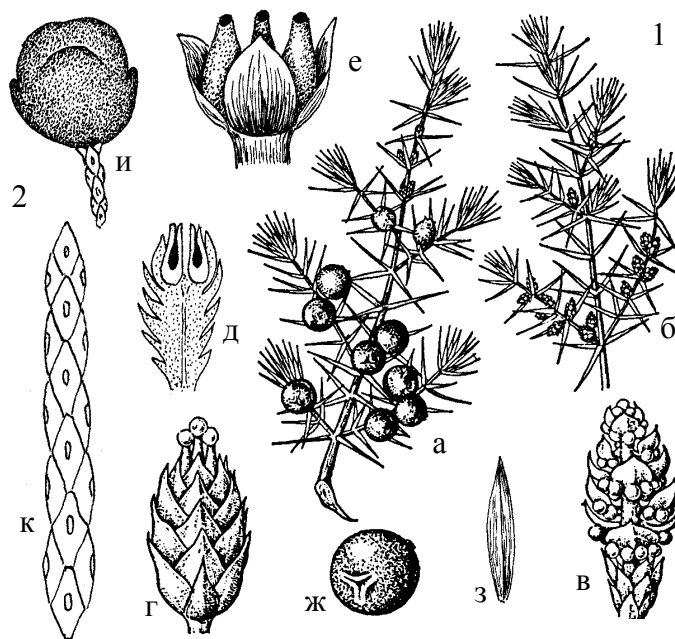


Рис. 326. 1 - *Juniperus oblonga* (а - побег с мегастробилами; б - побег с микростробилами; в - микростробил; г - макростробил; д - макростробил в разрезе; е - семяпочки; ж - шишковаягода; з - лист); 2 - *J. sabina* (и - шишковаягода; к - олистный побег)

семяпочек. По созревании шишки становятся деревянистыми. Созревают шишки на второй год, семена имеют небольшие крылья. В культуре широко распространен Кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens*, рис. 325), разводимый в Крыму и на Кавказе (родина Иран, Сирия).

Род Можжевельник (*Juniperus*) насчитывает около 70 видов, произрастающих в северном полушарии. Большинство видов растут в горах. Это вечнозеленые кустарники, иногда стелющиеся. Листья расположены в мутовках по 3 или накрест супротивно, игольчатые или чешуйчатые. Большинство представителей - двудомные растения. Мужские шишки располагаются поодиночке или группами, спорофиллы несут 3-6 микроспорангиев. Женские шишки располагаются на верхушках укороченных побегов. Они состоят из оси, на которой расположены бесплодные чешуи, а на вершине побега находятся 3 семенные чешуи, несущие по 1 семяпочке. После оплодотворения чешуи разрастаются, становятся мясистыми и срастаются между собой, образуя сочную шишку - "шишковаягода". Созревают шишки на второй или на третий год. Они становятся мягкими, сине-черными, покрыты восковым налетом. Семена распространяются животными, поедающими шишки.

Можжевельник продолговатый (*Juniperus oblonga*, рис. 326,1) - кустарник или дерево 6-8 м высоты. Хвоя игольчатая, располагается в мутовках по 3, 16-20 мм длиной, жесткая. Шишковыегоды шаровидные, 5-9 мм в диаметре, зрелые - черные, со слабым сизым налетом. Родина - Кавказ. Встречается повсеместно от предгорий до 2300 м. Растет на открытых каменистых склонах, в зарослях кустарников.



Рис. 327. *Podocarpus macrophyllus*

Можжевельник казацкий (*Juniperus sabina*, рис. 326,2) - кустарник с лежащими или приподнимающимися ветвями. Побеги темно-зеленые. Хвоя накрест супротивная, при растирании с неприятным запахом, 1-2 мм длины. Растение двудомное. Шишкоягоды одиночные, зрелые - бурочерные, с сизым налетом. Распространен в Южной и Средней Европе, на Кавказе, в Сибири. Растет на сухих склонах в предгорных и горных районах. Широко распространен в культуре. Листья и шишкоягоды ядовиты.

### Порядок Подокарпоподобные - *Podocarpaceae*

Порядок представлен одним семейством Подокарповые (*Podocarpaceae*), насчитывающим около 140 видов деревьев и кустарников, населяющих влажные районы южного полушария. Листья очередные, реже супротивные, разнообразной формы - от чешуйчатых или игольчатых до плоских, достигающих 12 см длины и 3,5 см ширины. Мужские шишки одиночные, каждый микроспорофилл несет 2 микроспорангия. Женских шишек не образуется, семяпочки одиночные, окруженные видоизмененной семенной чешуей - эпиматием (taxus-тип стробила). У многих видов семена напоминают плоды вишни, сидящие на сочной ножке - рецептакуле. В мужском гаметофите формируется от 4 до 8 проталлиальных клеток. Женский гаметофит окружен хорошо развитой оболочкой макроспоры, начинает формироваться путем деления ядер без образования клеточных стенок. Количество ядер достигает 256 (прототип зародышевого мешка).

Род Подокарп, или Ногоплодник (*Podocarpus*), является самым крупным родом среди хвойных и насчитывает около 115 видов. Это двудомные растения, достигающие 80 м высоты, иногда низкие кустарники.

Подокарп крупнолистный (*Podocarpus macrophyllus*, рис. 327) распространен в Китае и в Японии. Это дерево 12-15 м высотой с кожистыми ланцетными листьями, достигающими 10 см длины и 1

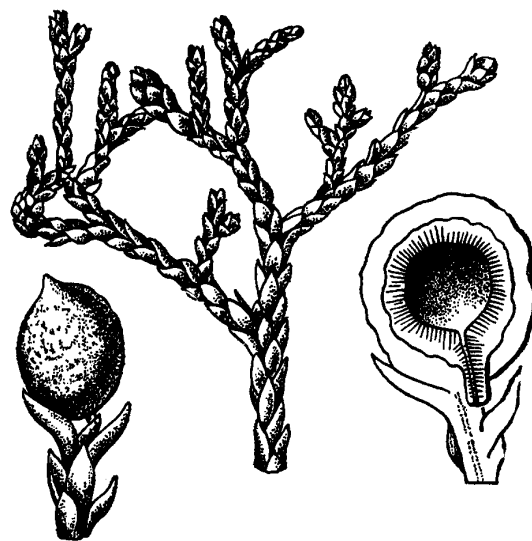


Рис. 328. *Parasitaxus ustus*: 1 - часть побега; 2 - семя; 3 - семя в разрезе

см ширины. Эпиматий, окружающий семяпочку, становится сочным и приобретает фиолетовый цвет, покрывается сизым налетом и достигает размеров 7-9 мм. Рецептакул сочный, ярко-красного цвета, в несколько раз больше эпиматия с семенем.

Род *Паразитакус* (*Parasitaxus*) является монотипным родом, который представлен одним видом - *Паразитакусом* опаленным (*Parasitaxus ustus*, рис. 328). Это уникальное растение, единственный настоящий паразит среди хвойных. Растение маленькое, до 25 см высоты, сильно ветвистое, лишенное хлорофилла и имеющее красноватую или пурпуровую окраску. Листья чешуйчатые, мелкие, мясистые. Поселяется не только на корнях деревьев, но и на стволах. Корни паразита пронизывают кору, располагаясь между ней и древесиной. Большинство из них распространяется вверх на большую высоту и лишь некоторые спускаются вниз. Растение очень редкое, с узким ареалом (Новая Каледония), нуждается в охране.

Род *Филлокладус* (*Phyllocladus*) представлен 5 видами. Это деревья до 30 м высоты с мутовчато расположенными ветвями. Особенностью видов этого рода является отсутствие настоящих листьев. Их функцию выполняют листовидно расширенные побеги - филлокладии. Распространены Филлокладусы на островах Новой Гвинеи, острове Тасмания и в Новой Зеландии.

*Филлокладус* асплениевый (*Phyllocladus aspleniifolius*, рис. 329) растет на острове Тасмания. Это дерево 5-20 м высоты с филлокладиями, похожими на листовые сегменты папоротника Асплениума. Эти плосковетки сохранили четкий след своего стеблевого происхождения - центральный цилиндр. Настоящие листья имеются только у проростков. Семена окружены эпиматием, окрашенным в красный цвет.



Рис. 329. *Phyllocladus aspleniifolius*: 1 - часть побега с семенами; 2 - проросток с настоящими листьями в нижней части

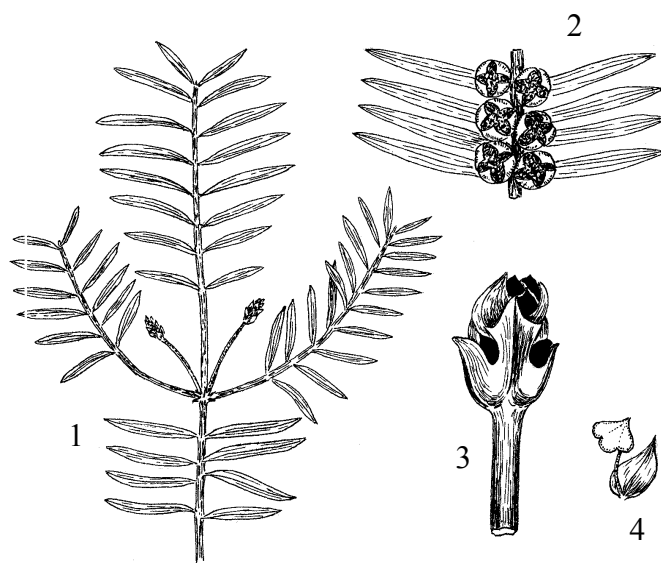


Рис. 330. *Cephalotaxus drupacea*: 1 - побег с женскими шишками; 2 - побег с микростробилами; 3 - женская шишка; 4 - микроспорофилл с микроспорангием

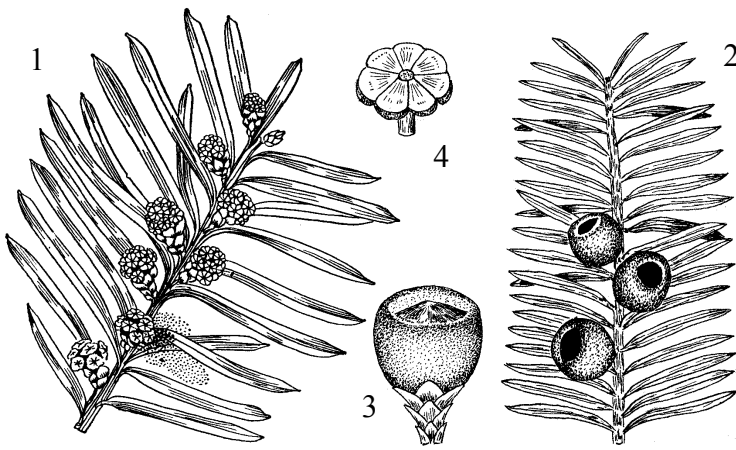


Рис. 331. *Taxus baccata*: 1 - побег с микростробилами; 2 - побег с семяпочками; 3 - семя с ариллусом; 4 - микроспорофилл

## Порядок Тисоподобные - *Taxales*

Порядок представлен деревьям и икустарниками с плоской хвоей. Особенностью порядка является то, что семяпочка окружена воротничковидной "кровелькой" (ариллусом), которая морфологически соответствует семенной чешуе других хвойных, в том числе

эпиматию Подокарпоподобных (taxus-тип стробила). Порядок включает 2 семейства: Головчатотисовые (*Cephalotaxaceae*) и Тисовые (*Taxaceae*).

Семейство Головчато-тисовые (*Cephalotaxaceae*) представлено одним родом, насчитывающим 6 видов, распространенных в Юго-Восточной Азии. Это вечнозеленые двудомные деревья 10-15 м высотой с супротивными или мутовчатыми ветвями. Листья расположены двурядно.

Головчатотис косянковый (*Cephalotaxus drupacea*, рис. 330) распространен в горах Китая и Японии. Это дерево, достигающее 15 м высоты. Мужские шишки собраны в головчатые образования. В таком шаровидном собрании развивается 6-12 микростробиллов, каждый из которых имеет свою кроющую чешую и несет 7-12 микроспорофиллов. К верхушке микроспорофилла прикрепляется 3 микроспорангия. Микроспоры без воздушных мешков, мужской гаметофит без проталлиальных клеток. Женские шишки мелкие, располагаются в пазухах прошлогодних побегов, сидят на удлиненной ножке и головчато утолщены на верхушке. На оси шишки крестообразно располагаются 3-4 пары семенных чешуй, в пазухах которых расположены по 2 семяпочки. Каждая семяпочка у основания окружена воротничковидным эпиматием, который превращается затем в мясистый покров. Из всех семяпочек в шишке развивается лишь одна, остальные отмирают. Растение распространено в культуре на Кавказе.

Семейство Тисовые (*Taxaceae*) представлено 5 родами и около 20 видами, распространенными в северном полушарии. Самым крупным родом является род Тис (*Taxus*), насчитывающий 8 видов.

Тис ягодный (*Taxus baccata*, рис. 331) - дерево до 20 м высоты, распространен в Западной Европе, Северной Африке, Малой Азии, в Крыму и на Кавказе. Отдельные экземпляры имеют возраст 2-3 тыс. лет. Древесина очень твердая, не поддается гниению, высоко ценится. Растения однодомные. Мужские шишки развиваются на нижней поверхности ветвей и состоят из зонтиковидных спорофиллов, имеющих диск и ножку. К нижней стороне диска прикрепляется 6-8 микроспорангиев, срастающихся с ножкой. Микроспоры без воздушных мешков, мужской гаметофит без проталлиальных клеток. Женских шишек не

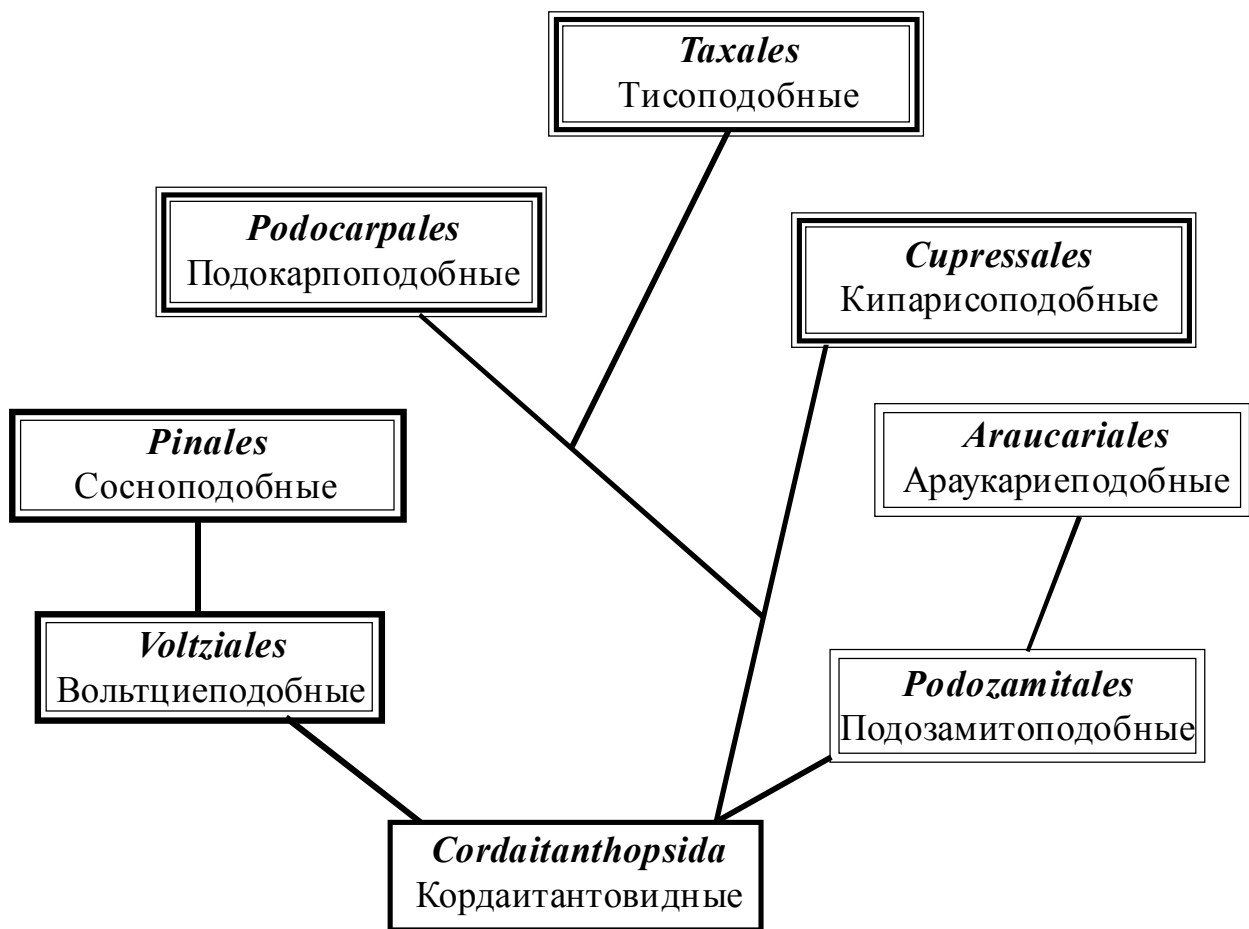


Рис. 332. Схема филогенетических отношений Сосновидных - *Pinopsida*

образуется. Семяпочка располагается на конце короткого побега. У основания она окружена чашевидным валиком (кровелькой, или ариллусом), который сильно разрастается после оплодотворения, образуя мясистый покров - "ягоду". Все части растения, кроме "ягоды", ядовиты.

Тис ягодный - древний, вымирающий вид, его ареал необратимо сокращается.

Сосновидные филогенетически связаны с Кордаитантовидными, что прослеживается в стробилярной структуре генеративных органов.

В процессе эволюции эти структуры претерпели значительные изменения. Наиболее примитивные шишки у ископаемых Сосновидных. Так у Лебахиеподобных семенной чешуи нет, семяпочки располагаются на укороченных олиственных пазушных побегах. У Вольтциеподобных эти побеги имеют дорзовентральное строение. У Подозамитоподобных семенные и кроющие чешуи сростаются и появляется лопастная семенная синчешуя. Таким же образом устроена и шишка современных Араукариеподобных. У Кипарисоподобных даже в онтогенезе не выявляется синтетический характер семянесущей структуры, и считается, что женская шишка состоит из оси, на которой сидят макроспорофиллы со спорангиями. Дальнейшая эволюция приводит к редукции макроспорофилла, который образует эпиматий (Подокарпоподобные). У Тисоподобных эта структура полностью редуцирована, семязачатки не связаны со спорофиллами, а сидят на концах укороченных побегов.

Филогенетические связи Сосновидных приведены на рисунке 332.

## КЛАСС ИВОВИДНЫЕ - *SALICOPSIDA*

По строению генеративных органов представители этого класса, оставаясь покрытосеменными, не являются цветковыми растениями. Этот таксон занимает обособленное положение в системе цветковых растений и, вероятно, имеет независимое происхождение от неизвестного таксона голосеменных растений, близкого к Кордаитантовидным. Связь с плауновой линией проявляется в строении генеративных органов.

Многие авторы считают цветок и даже его отдельные элементы за сложные образования, включающие осевые и листовые части. Согласно взглядам английского ученого Х. Томаса, плодолистик покрытосеменных - орган сложной природы. Его стенки образованы двумя сросшимися купулами, между которыми заметны следы осевой ткани, а плаценты являются верхушками фертильных ветвей. Эта теория справедлива применительно к покрытосеменным растениям, имеющим отношение к плауновой линии эволюции. Представители класса *Salicopsida* имеют паракарпный гинецей, образованный двумя плодолистиками, как, например, у видов рода Ива и Тополь. Исходной структурой для образования подобного пестика могли быть семяпочки типа Кордаитантовидных (рис. 333). Срастание парных кроющих семяпочку чешуй могло привести к образованию простейшего гинецея с центральным семязачатком. Количество семяпочек в процессе дальнейшей эволюции могло увеличиваться. Если принять такую схему образования пестика, то соцветие Ивы предстает как видоизмененный стробил, на оси которого в пазухах кроющих чешуй в замкнутых купулах располагаются семяпочки. Верхние несросшиеся части образующих купулу чешуй превращаются в воспринимающую пыльцу структуру - рыльце.

Цветки Ивовидных устроены очень просто и называться таковыми могут

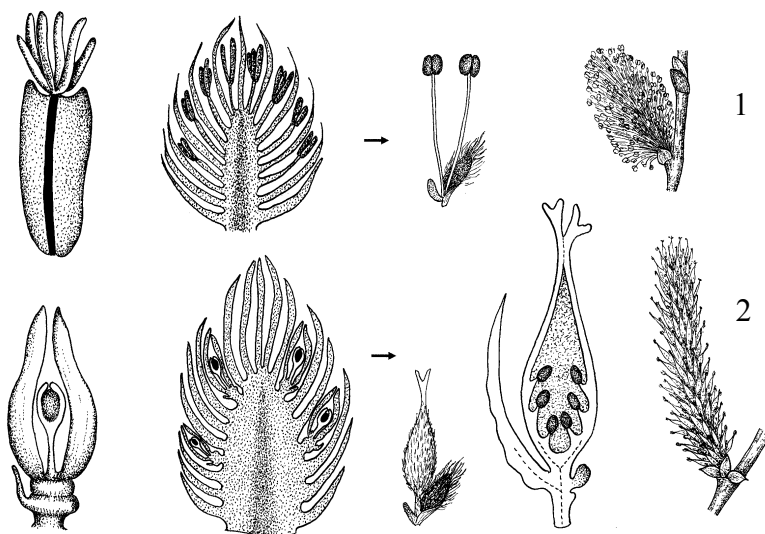


Рис. 333. Один из возможных путей трансформации мужских (1) и женских (2) стробиллов Кордаитантовидных в соцветия Ивовидных

лишь условно. Они собраны в раздельнополюе серёжковидные соцветия, которые после цветения у мужских экземпляров, а у женских после созревания и выпадения семян, целиком опадают. Цветки без околоцветника, сидят в пазухах прицветных чешуй, свободных или сросшихся. У видов рода Ива (*Salix*) имеется так называемый нектарный диск. Растения двудомные.

Класс включает два

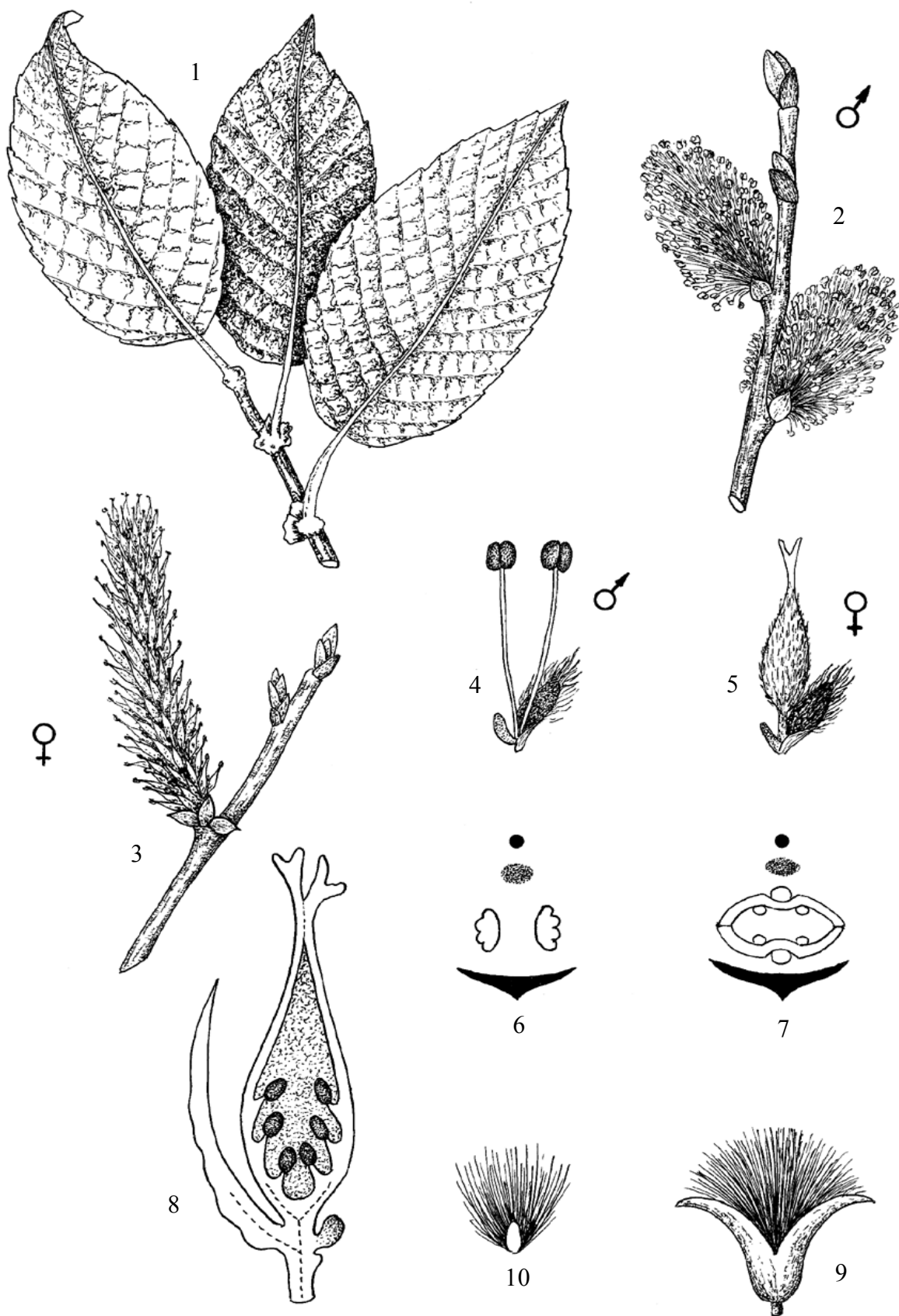


Рис. 334. *Salix caprea*: 1 - часть вегетативного побега; 2 - мужское соцветие; 3 - женское соцветие; 4 - мужской цветок; 5 - женский цветок; 6 - диаграмма мужского цветка; 7 - диаграмма женского цветка; 8 - женский цветок в разрезе; 9 - вскрывшийся плод; 10 - семя

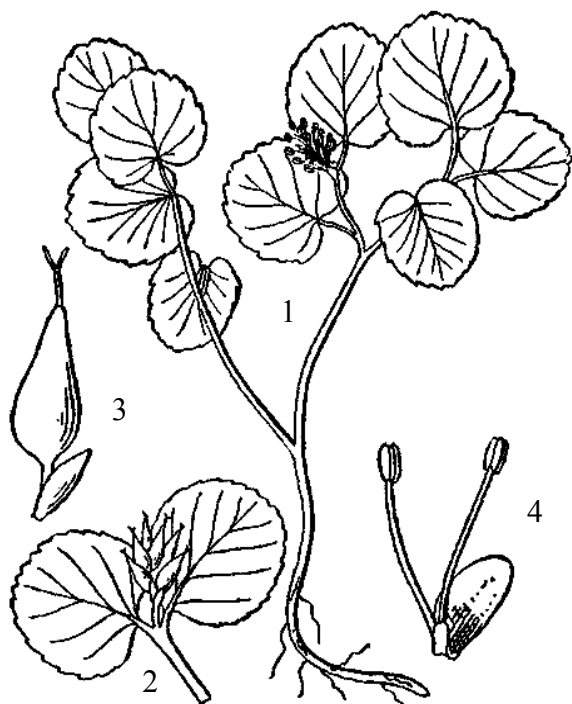


Рис. 335. *Salix herbacea*: 1 - мужское растение; 2 - часть женского побега; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок

порядка - Ивоцветные (*Salicales*) и Гарриецветные (*Garryales*), положение которых в современных системах окончательно не установлено.

### Порядок Ивоцветные - *Salicales*

Содержит одно семейство (*Salicaceae*) с тремя родами: Ива (*Salix*), Тополь (*Populus*) и Чозения (*Chosenia*). Все представители семейства - деревья и кустарники, распространённые в Северном полушарии. Листья простые, цельные, с прилистниками, располагаются на стебле поочерёдно. Околоцветника нет, цветок находится в пазухе кроющего листа (прицветника). Тычинок в мужском цветке от 2 до неопределённого количества. Пестик образован двумя, реже четырьмя плодолистками, завязь одногнёздная, с многочисленными, расположенными

постенно семяпочками. Плод - коробочка, вскрывающаяся двумя (четырьмя) створками, загибающимися вниз. Семена очень мелкие, с хохолком волосков, распространяются при помощи ветра. Попадая во влажную почву, семена прорастают очень быстро - в первые сутки. За первый год проросток достигает высоты 30-60 и даже 100 см. Прimitивным признаком является отсутствие у семени способности переносить неблагоприятные условия (нет периода покоя),

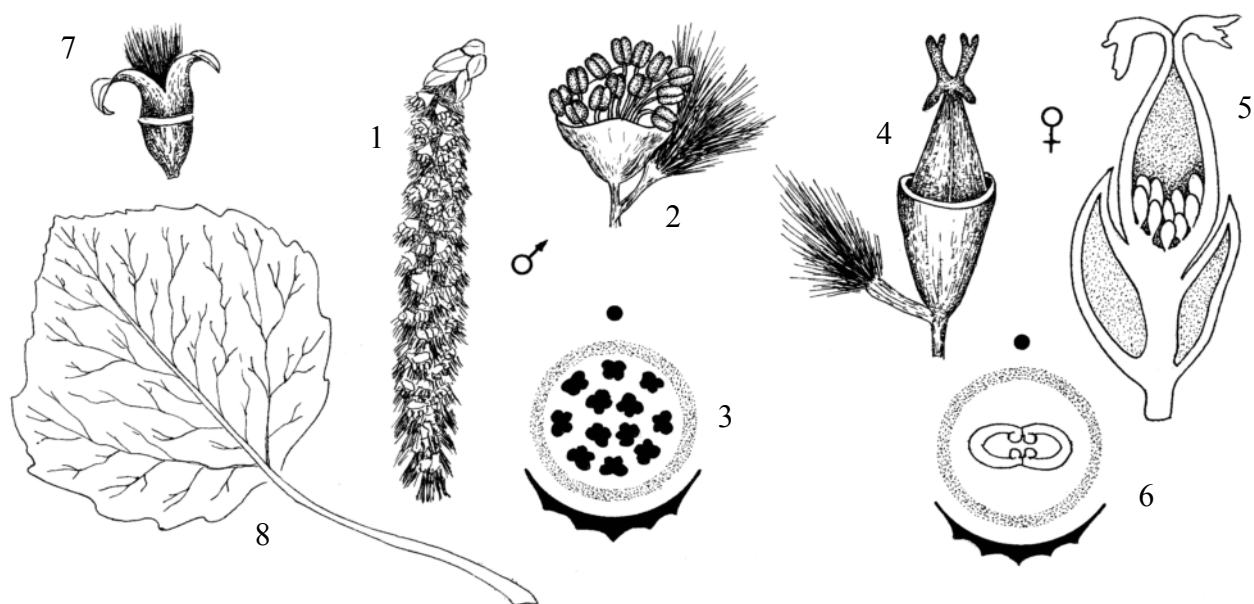


Рис. 336. *Populus tremula*: 1 - мужская серёжка; 2 - мужской цветок; 3 - диаграмма мужского цветка; 4 - женский цветок; 5 - он же в разрезе; 6 - диаграмма женского цветка; 7 - вскрывшийся плод; 8 - лист



семя сохраняет всхожесть в течение 3-4 недель. Известны халазогамия и многоклеточный археспорий.

Род Ива (*Salix*) насчитывает до 370 видов. Наиболее распространённым видом является Ива козья (*Salix caprea*, рис. 334). Представители этого рода в большинстве своём насекомоопыляемые растения. У основания мужских и женских цветков находится нектарный диск. Цветут ивы обычно рано весной, до распускания листьев, издавая аромат и выделяя большое количество нектара. Мужской цветок имеет всего 2 тычинки, но встречаются ивы с 3, 5 и большим количеством тычинок (до 20). У некоторых видов тычиночные нити срастаются. Кроме того, известны случаи образования обоеполых цветков. Многие виды рода - обитатели сырых мест и берегов водоёмов, с лёгкостью размножаются вегетативно обломками ветвей. Среди ив выделяется группа альпийских и тундровых видов, которые являются низкорослыми и стелющимися кустарничками. У них соцветие обычно находится на вершине побега, как у Ивы травянистой (*Salix herbacea*, рис. 335).

Род Тополь (*Populus*) насчитывает около 30 видов, представленных деревьями. В отличие от ив, тополя - ветроопыляемые растения. Цветки располагаются на цветоножках, с бокальчатым околоцветником. Тычинок от 6 до 40, гинецей из 2-4 плодолистиков. Рыльце пестика хорошо развито, приспособлено к ветроопылению. Почки и листья тополей выделяют смолистые вещества.

Одним из широко распространённых видов является Осина, или Тополь дрожащий (*Populus tremula*, рис. 336). Листья и почки этого вида не содержат смолистых веществ. Прицветные чешуи чёрные, бахромчаторассечённые и густо опушённые длинными волосками. Гинецей из двух плодолистиков, коробочка маленькая, узкая. Деревья недолговечны, дают обильную поросль от корней, особенно после рубки. Листья с широкой, волнистой листовой пластинкой и плоским черешком.

Другим широко распространённым видом является Осокорь, или Тополь чёрный (*Populus nigra*, рис. 337). У него дельтовидные листья с длинным черешком, в молодом состоянии выделяющие смолу. Приурочен к пойменным местообитаниям.

Среди тополей имеются виды, относящиеся

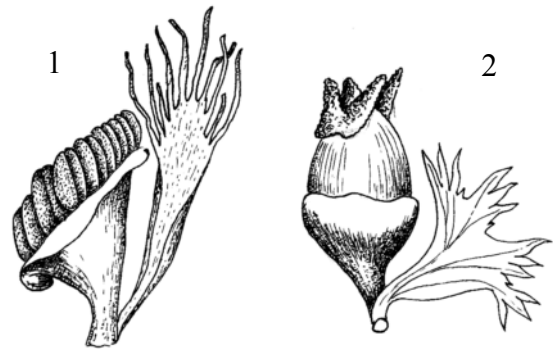


Рис. 337. *Populus nigra*: 1 - мужской цветок; 2 - женский цветок

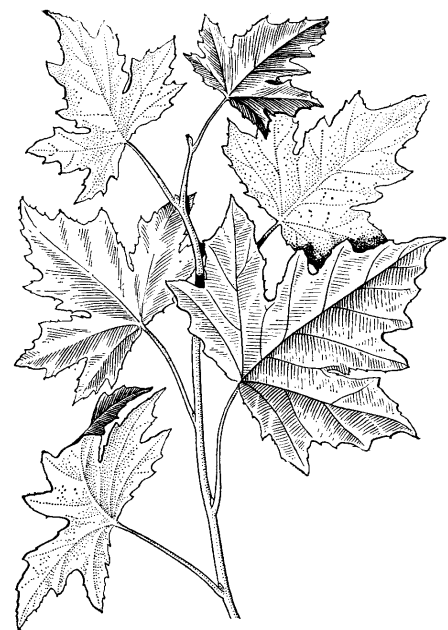


Рис. 338. *Populus alba*: молодой побег



Рис. 339. *Chosenia arbutifolia*: 1 - побег с женскими серёжками; 2 - побег с мужскими серёжками; 3 - мужской цветок; 4 - женский цветок; 5 - плод

к так называемым белым тополям. Они лишены смолы и имеют маленькую узкую коробочку и густо опушённое соцветие. Характерной особенностью являются пальчаторассечённые листья молодых побегов и белое опушение нижней поверхности листа. В Европе, на Кавказе, в Малой Азии и Южной Сибири распространён Тополь белый (*Populus alba*, рис. 338), широко культивируемый.

Род Чозения представлен всего одним видом - Чозения арбутолистная (*Chosenia arbutifolia*, рис. 339), цветки которой лишены и нектарников, и околоцветника и похожи на цветки Ивы. Это светолюбивое дерево, распространённое на востоке Евразии. Селится только на свежем галечниковом наносе, очень быстро развивает глубоко идущий вертикальный корень. Размножается только семенами. Все попытки размножить её вегетивно

успехов не имели.

Ископаемые остатки Ивоцветных известны из меловых отложений. Они возникли на севере, в арктических странах и распространялись оттуда на юг, претерпевая в своём развитии постепенное упрощение цветка путём уменьшения числа тычинок в цветке и установлению их постоянного количества у видов рода *Salix*, уменьшения количества семяпочек в завязи. Филогенетически более древним является род Тополь, отличающийся большим и неопределённым количеством членов цветка, приспособленностью к опылению ветром. С третичного времени Ивоцветные мало изменились и ископаемые виды их близки к современным. Предположение о том, что их предки имели цветки с хорошо развитым околоцветником и опылялись насекомыми, а затем упростились и перешли к опылению ветром и, наконец, снова к насекомоопылению у рода *Salix* заставляет систематиков искать место порядка среди высокоорганизованных покрытосеменных растений. В системе А.Л. Тахтаджяна порядок Ивоцветные помещён рядом с такими порядками, как Фиалкоцветные (*Violales*), Тамариксоцветные (*Tamaricales*), Тыквенноцветные (*Cucurbitales*), имеющими более или менее развитый околоцветник и паракарпный гинецей, последнее свойственно и Ивоцветным. Однако, как уже отмечалось, гинецей покрытосеменных, в том числе и паракарпный, в процессе эволюции формировался разными путями. Тип *Salicales*, несомненно, древний тип, и все его примитивные признаки первичны, о чём свидетельствуют палеоботанические данные.

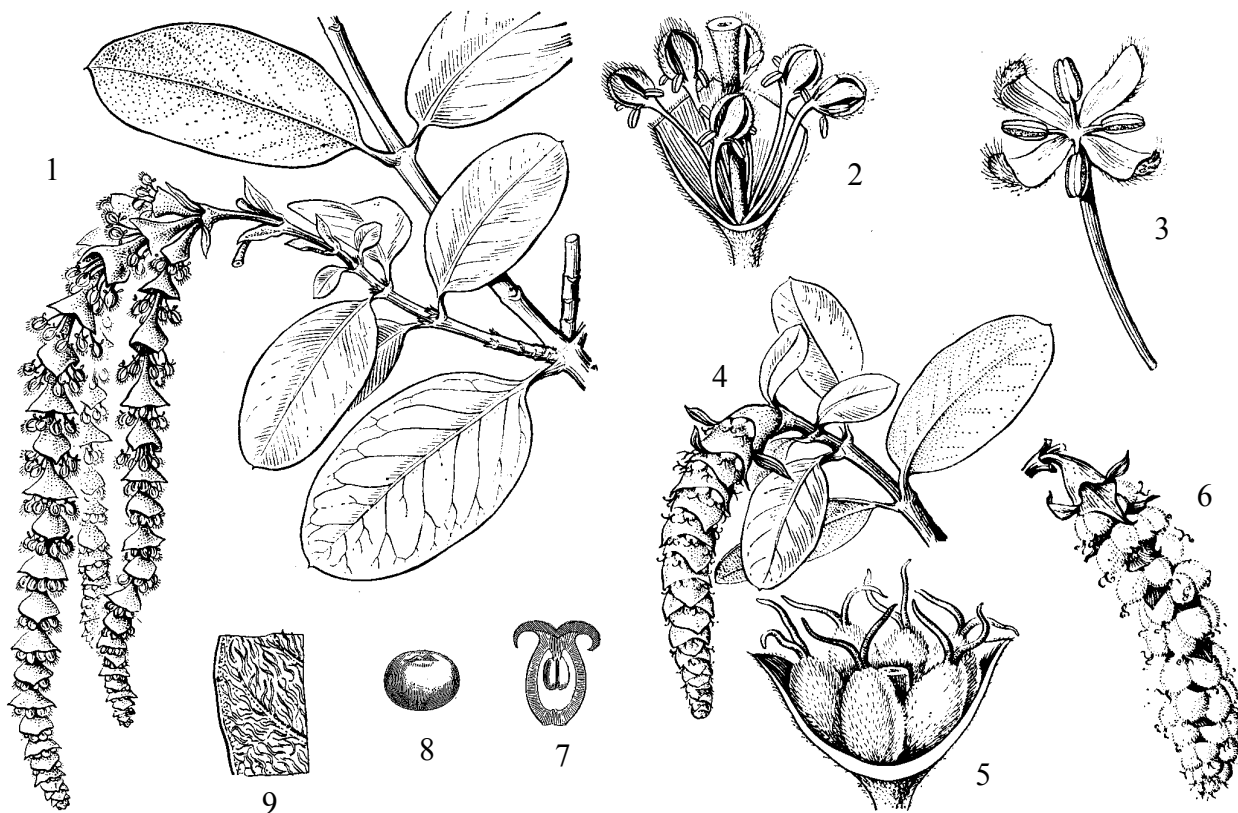


Рис. 340. *Garrya elliptica*: 1 - ветвь мужского растения с соцветием; 2 - часть соцветия с мужскими цветками; 3 - мужской цветок; 4 - ветвь женского растения с соцветием; 5 - часть соцветия с женскими цветками; 6 - соцветие с плодами; 7 - цветок в разрезе; 8 - плод; 9 - часть листа с опушением

### Порядок Гарриецветные - *Garryales*

Монотипный порядок с одним семейством Гарриевые (*Garryaceae*) и одним родом Гаррия (*Garrya*), ареал которого охватывает юго-западную часть Северной Америки, а также Кубу. Род насчитывает 14 видов, распространённых в основном в горах от 1000 до 3900 метров над уровнем моря, лишь один вид обитает на прибрежных песках - Гаррия эллиптическая (*Garrya elliptica*, рис. 340).

Виды рода Гаррия - вечнозелёные двудомные ветроопыляемые кустарники или деревья с супротивными простыми цельными листьями без прилистников. Листья имеют ксероморфные признаки - они толстые, кожистые, с нижней стороны покрыты густо расположенными волоскам, с мощной кутикулой и толстостенными клетками мезофилла, укреплённого многочисленными склереидами.

Цветки собраны в серёжковидные соцветия, располагаются в пазухах супротивных сросшихся прицветных чешуй. Женские цветки представлены пестиком, образованным двумя плодолистиками с одногнёздной верхней завязью, в которой находятся две семяпочки. Мужские цветки имеют цветоножку, на которой располагаются четыре тычинки, чередующиеся с четырьмя чешуевидными листочками околоцветника. Эти чешуйки срастаются на верхушке и препятствуют быстрому выпадению пыльцы, которая постепенно выдувается ветром через щели. Плод двусемянный, вначале сочный, мякоть быстро высыхает

и хрупкий экзокарпий долго сохраняется после созревания. Он постепенно разрушается и происходит выпадение семян.

Некоторые виды рода выращиваются как декоративные растения. Многие содержат биологически активные вещества - алколоиды, гликозиды и флавоноиды и применяются в народной медицине североамериканскими индейцами. Высокая токсичность экстрактов препятствует их использованию в научной медицине.

В ископаемом состоянии Гарриецветные неизвестны. Возможно, это связано с тем, что предковые формы, как и современные, были приурочены к засушливым или высокогорным местообитаниям, не способствующим сохранению, и эволюция видов шла по пути выработки ксероморфных признаков. Продвинутым признаком является определённое количество тычинок и появление четырёхлопастного околоцветника у мужских цветков. Исходной структурой такого цветка мог быть цветок типа современных тополей, имеющий короткую цветоножку с чашевидной верхней частью, ставшей лопастной.

В современных монофилетических системах порядок *Garryales* не имеет самостоятельного статуса, а семейство *Garryaceae* относится к порядку Кизилоцветные (*Cornales*). Основанием этому служат некоторые черты сходства морфологии пыльцы, строения устьичного аппарата, химизма. Однако анемофильность, двудомность, верхняя завязь, отсутствие околоцветника у женских цветков, габитуальные признаки генеративных органов сближают этот порядок с Ивоцветными, и во многих системах эти два порядка находятся рядом.

Таким образом, класс Ивовидные (*Salicopsida*) является достаточно хорошо обособленным примитивным таксоном покрытосеменных растений, имеющим независимое происхождение от голосеменных анцестральных форм, близких к Кордаитантовидным.

Филогенетические связи класса *Salicopsida* приведены на рисунке 341.

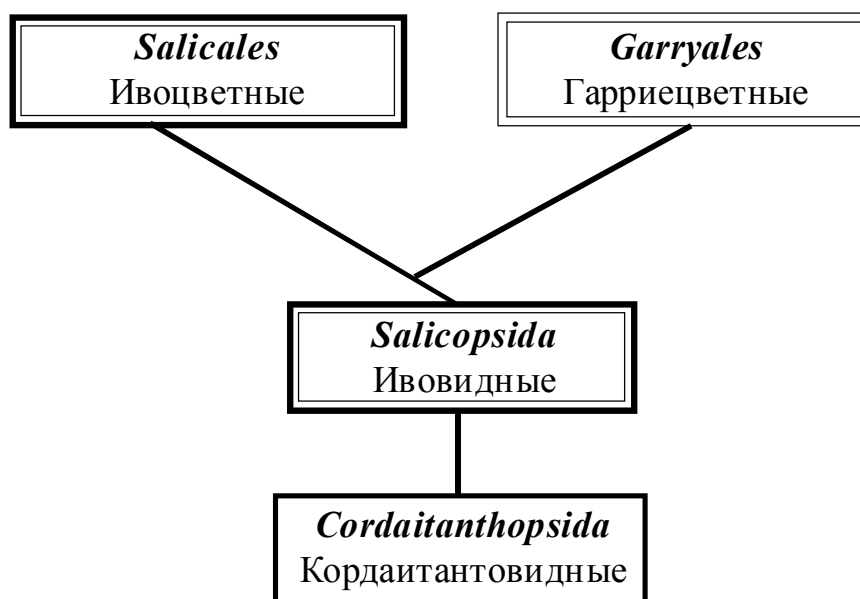


Рис. 341. Схема филогенетических отношений Ивовидных - *Salicopsida*

## КЛАСС МИРИКОВИДНЫЕ - *MYRICOPSIDA*

Наиболее примитивные представители класса имеют цветки раздельнополые и без околоцветника, собранные в стробилоподобные серёжковидные, подобные серёжкам Ивовидных, или иного типа соцветия. Отличительной чертой является наличие ценокарпного или псевдомономерного гинецея и однодомность, хотя проявление двудомности также имеет место. В процессе эволюции таксона происходило постепенное совершенствование цветка, который сначала стал однопокровным, а у наиболее высоко организованных представителей двупокровным. Связь с кордаитантоподобными предками менее выражена, чем у Ивовидных, и стробилиарность генеративных органов проявляется у самых примитивных представителей.

Класс подразделяется на два подкласса, занимающих разные эволюционные уровни: Мирикородные (*Myricidae*) и Гвоздикородные (*Caryophyllidae*).

### Подкласс Мирикородные - *Myricidae*

Подкласс представлен деревьями и кустарниками с простыми очередными или супротивными листьями с прилистниками или без них. Цветки мелкие, раздельнополые или обоеполые, с простым или двойным околоцветником, часто беспокровные. Растения ветроопыляемые или имеют цветки, приспособленные для опыления насекомыми. Включает следующие порядки: Мирикоцветные (*Myricales*), Орехоцветные (*Juglandales*), Берёзоцветные (*Betulales*), Букоцветные (*Fagales*), Баланопоцветные (*Balanopales*), Крапивоцветные (*Urticales*) и некоторые другие.

#### Порядок Мирикоцветные - *Myricales*

Монотипный порядок, включающий одно семейство Мириковые (*Myricaceae*), насчитывающее 3 рода и более 50 видов, распространённых на всех континентах, за исключением Австралии и Антарктиды. Наиболее известный вид - Мирика болотная (*Myrica gale*, рис. 342), невысокий кустарник (0,5-1,5 м), растущий в умеренных и холодных широтах северного полушария по морским побережьям, берегам рек и озёр. Растения двудомные, ветроопыляемые, цветение начинается до появления листьев, обычно в мае. Цветки собраны в раздельнополые серёжковидные соцветия.

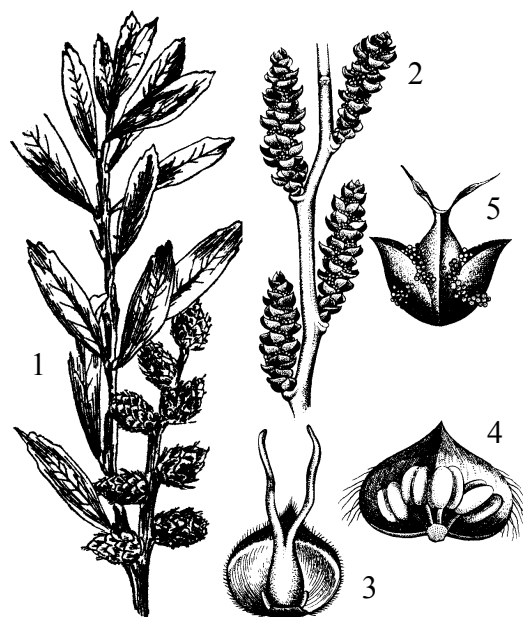


Рис. 342. *Myrica gale*: 1 - побег с женскими соцветиями; 2 - побег с мужскими соцветиями; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок; 5 - плод

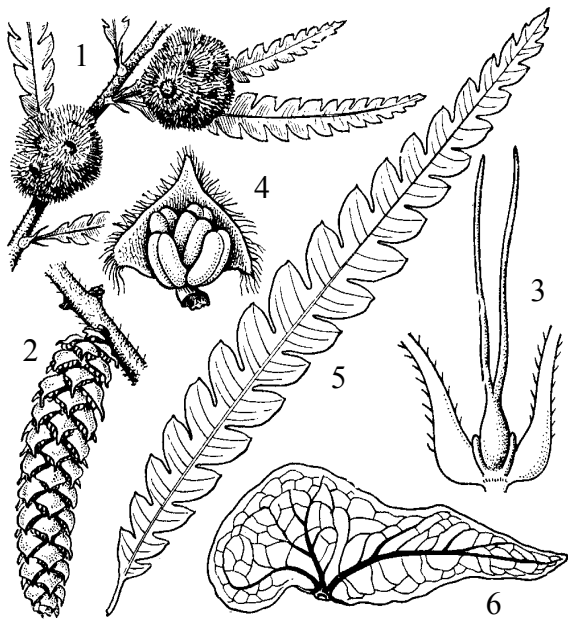


Рис. 343. *Comptonia peregrina*: 1 - побег с плодами; 2 - мужское соцветие; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок; 5 - лист; 6 - прилистник (увеличено x10)

Мужские цветки располагаются в пазухах чешуй, состоят из 4 тычинок, имеющих короткие тычиночные нити, сросшиеся у основания. Женские цветки также сидят в пазухах чешуй, состоят из пестика, образованного двумя плодолистиками с коротким столбиком и длинным двулопастным рыльцем. Завязь одногнёздная, с одним базальным семязачатком, покрытым одинарным интегументом. У основания завязи имеются два прицветника, которые впоследствии разрастаются и сливаются с завязью, образуя на плодах крыловидные выросты. Плод - костянкovidный, сухой, покрыт желёзками и имеет два крыловидных выроста, образованных разросшимися

прицветниками. Ось женского соцветия в процессе развития плодов одревесневает и остаётся на растении в течение нескольких сезонов.

У Мирики болотной наблюдается явление изменения пола от сезона к сезону, чаще всего захватывающий целую заросль: растения, дававшие мужские соцветия, в новом сезоне образуют женские, а через год могут стать однодомными, то есть формировать мужские и женские соцветия. Иногда однодомность продлевается на несколько лет. Реже образуются смешанные соцветия, ещё реже - обоеполые цветки.

Монотипный род Комптония (*Comptonia*), единственный вид которого Комптония иноземная (*Comptonia peregrina*, рис. 343), растёт в атлантической Северной Америке, отличается длинными, узкими, перистолопастными листьями и наличием прилистников. Кроме того, цветок имеет более развитые прицветники, в пазухах которых имеются зачаточные почки, что является неразвитым дихазием, свойственным соцветиям некоторых других порядков подкласса.

Мирикоцветные в ископаемом состоянии известны из третичных отложений Европы, в том числе и представители рода Комптония. Порядок представляет собой древний тип, игравший в третичное время, а вероятно и ранее, в меловую эпоху, гораздо более крупную роль в растительном покрове земного шара.

### Порядок Орехоцветные - *Juglandales*

Порядок содержит одно семейство Ореховые (*Juglandaceae*) с 7 родами и 60 видами. Географическое распространение этого семейства характерно для третичных, вымирающих реликтов. Большинство видов встречается в умеренном поясе Северного полушария, некоторые произрастают в тропиках, но главным

образом в горах. Ореховые - деревья с перистосложными листьями без прилистников. Цветки однополые, мелкие, невзрачные, собраны в однополые соцветия, женские иногда одиночные. Мужские цветки зигоморфные, с 2 прицветниками, с 2-100 тычинками. Пыльники двугнёздные. Женские - актиноморфные, с 2 прицветниками, с синкарпным гинецеем из 2 плодолистиков. Рыльце крупное, двулопастное. Плод костяковидный, крылатый или бескрылый. Семя крупное, без эндосперма, разделённое на две лопасти. Для представителей семейства характерна халазогамия.

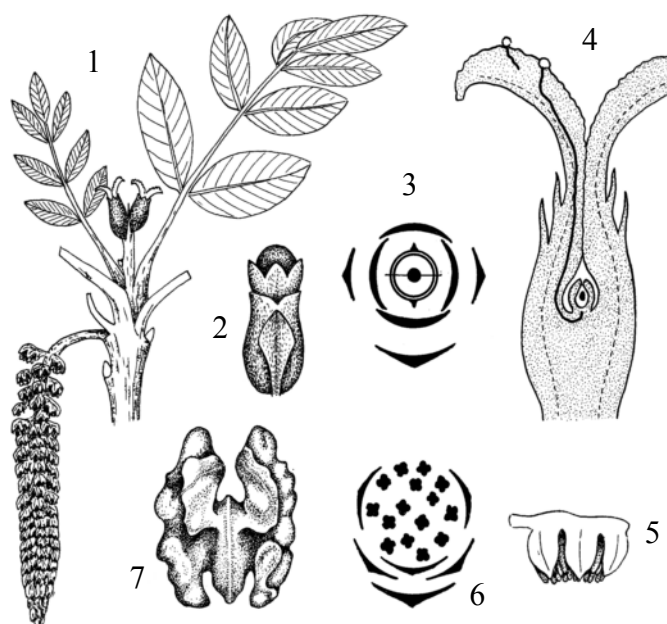


Рис. 344. *Juglans regia*: 1- часть побега; 2- женский цветок; 3- диаграмма женского цветка; 4- женский цветок в разрезе; 5- мужской цветок; 6- диаграмма мужского цветка; 7- семя

Род Орех (*Juglans*) насчитывает около 20 видов. Наиболее известным является Орех грецкий (*Juglans regia*, рис. 344), дико встречающийся на Балканах, в Средней Азии, Гималаях. Широко культивируется в Европе и Азии. Пыльниковые цветки собраны в соцветия серёжки. Каждый цветок имеет от 3 до 40 тычинок, окружённых тремя листочками околоцветника. Цветок располагается в пазухе кроющего листа и снабжён двумя боковыми прицветниками. Все эти органы чешуйчатые и срастаются между собой основаниями. Иногда в цветке присутствует агрофированный пестик. В серёжках в нижних цветках тычинок в 2-3 раза больше, чем в верхних. Пестичные цветки одиночные или располагаются по 2-3 в пазухе кроющего листа и имеют 2 боковых прицветника, обрастающих нижнюю завязь. Околоцветник простой, четырёхчленный, сростнолистный, чешуйчатый. Плодолистиков 2, завязь

одногнёздная, с одной прямой семязпочкой. Плод - сухая синкарпная костянка. Твёрдая скорлупа является внутренним слоем плода - эндокарпием, заключающим в себе одно семя, лишенное эндосперма, с двумя крупными морщинистыми семядолями, разделёнными каждая на 2 лопасти. Древесина высоко ценится, семена употребляются в пищу, из них получают масло.

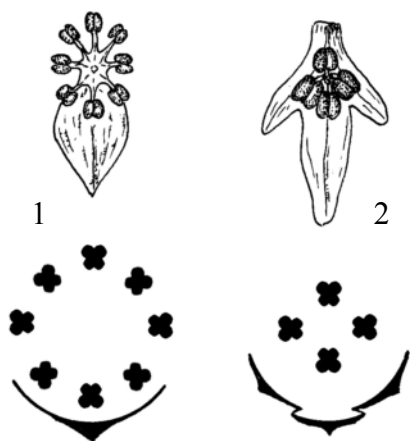


Рис. 345. 1 - *Platycarya strobilacea*; 2- *Carya alba*: мужские цветки и их диаграммы

Другие представители семейства имеют более просто устроенные цветки. Виды рода Кария (*Carya*), распространённые в Северной Америке, не имеют околоцветника (Кария белая - *Carya*

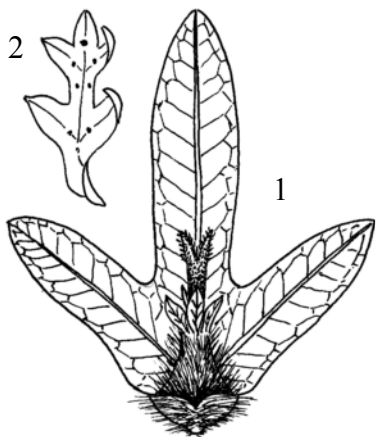


Рис. 346. *Engelhardia rigida*: 1 - женский цветок; 2 - мужской цветок с удалёнными тычинками

*alba*, рис. 345,2). Мужской цветок имеет только 3 прицветника, женский - 4. У Платикарии шишконосной (*Platycarya strobilacea*, рис. 345,1) мужской цветок лишён прицветников и сидит в пазухе кроющего листа, женский имеет 3 прицветника, срастающихся в нижней части с завязью. У Энгельхардии жёсткой (*Engelhardia rigida*, рис. 346) мужские и женские цветки такого же типа, как у орехов, но в женских цветках кроющий лист и 2 прицветника срастаются в тонкое, трёхлопастное крыло, прирастающее к плоду. Плод небольшой, округлый, 5-10 мм в диаметре, а главная лопасть достигает в длину 8 см.

Многочисленные палеонтологические находки представителей порядка *Juglandales* свидетельствуют о том, что они существовали уже в конце мелового периода. Семейство было представлено большим разнообразием видов, которые были близки к современным и распространялись далеко на север (до Гренландии и Аляски). С древнейших времён многие виды изменились мало и в настоящее время вымирают. Филогенетически это простейшие покрытосеменные, имеющие неясные связи. Наиболее близкими к ним из современных таксонов являются Берёзоцветные (*Betulales*) и Букоцветные (*Fagales*), но у них совершенно отсутствуют такие признаки, как эфирные масла в листьях и перикарпии, перистые листья, базальная плацентация.

### Порядок Берёзоцветные - *Betulales*

Представители порядка - деревья и кустарники с очередными простыми, большей частью пильчатыми или зубчатыми листьями с обычно опадающими прилистниками, широко распространенные в умеренных областях северного полушария. Цветки мелкие, раздельнополые, ветроопыляемые. Мужские соцветия серёжковидные, женские - короткие, головчатые, висячие или прямостоячие. Оба типа соцветий сложные, состоящие из сильно редуцированных дихазиев, занимающих боковое положение на главной оси сложного соцветия и располагающихся в пазухе кроющего листа. Центральная ось дихазия заканчивается цветком и образует два боковых ответвления, также заканчивающихся цветками. Количество ветвлений не более трёх. Каждый цветок имеет прицветник. Таким образом, в соцветии имеется 7 цветков, 6 прицветников и 1 кроющий лист (рис. 347). Оси всех порядков сильно укорочены, вследствие чего цветки дихазия образуют тесную группу. Обычно в соцветии развивается от 1 до 3 цветков, остальные редуцируются или

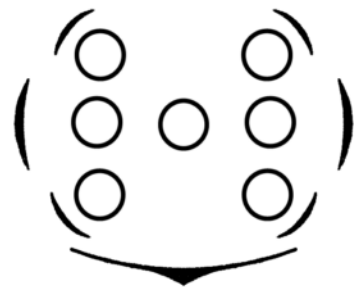


Рис. 347. Диаграмма соцветия *Betulales* и *Fagales*



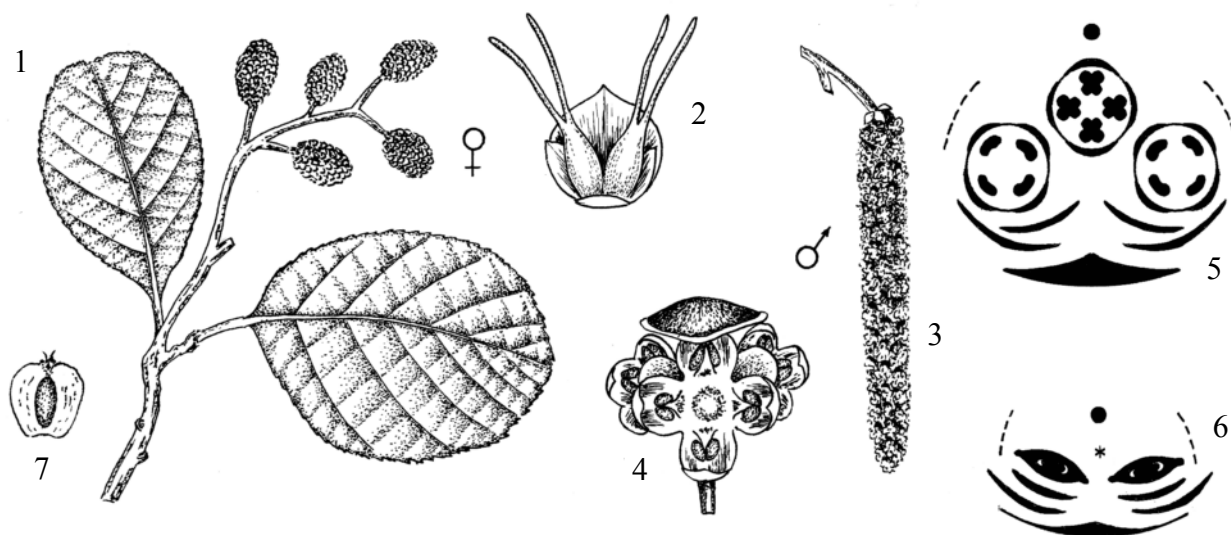


Рис. 348. *Alnus glutinosa*: 1 - побег с женскими серёжками; 2 - женские цветки; 3 - мужская серёжка; 4 - мужские цветки; 5 - диаграмма мужского соцветия; 6 - диаграмма женского соцветия; 7 - плод

видоизменяются. Цветки часто бывают с рудиментами другого пола. Количество частей цветка кратно трём, гинецей состоит из 2 или 3 плодолистиков, завязь 2-3-гнездная, с двумя обратными висячими семяпочками в каждом гнезде. Развивается обычно одна семяпочка. Плод - односемянной орех с твёрдым околоплодником. Многие представители порядка имеют в нуцеллусе многоклеточный археспорий, им свойственна халазогамия и ветвящаяся пыльцевая трубка.

Порядок включает 2 семейства: Берёзовые (*Betulaceae*) и Лещиновые (*Corylaceae*).

Семейство Берёзовые (*Betulaceae*) включает два рода - Ольха (*Alnus*) и Берёза (*Betula*). Это типичные бореальные растения, распространённые в умеренных областях Северного полушария, представленные однодомными листопадными деревьями или кустарниками.

Род О́льха (*Alnus*) насчитывает более 30 видов и является наиболее примитивным в семействе. Пыльниковые и пестичные серёжки появляются за год до цветения, перезимовывают и цветут до появления листьев. У Ольхи клейкой (*Alnus glutinosa*, рис. 348) в мужских серёжках под каждой кроющей чешуей располагается трёхцветковый дихазий, причём при каждом цветке имеется 2 прицветника. Прицветники и кроющая чешуя срастаются между собой в один пятилопастный орган, в пазухе которого сидят три мужских цветка. Каждый цветок имеет четырёхлопастный чешуйчатый околоцветник, сrostнолистный у основания. Тычинок 4, супротивных листочкам околоцветника. Женские дихазии двуцветковые, центральный цветок атрофируется. Прицветные чешуи срастаются, как и в мужских цветках, образуя пятилопастную, ко времени созревания плодов древеснеющую чешую. После созревания плодов чешуи не опадают и вместе с осью соцветия напоминают шишку голосеменных растений. Цветки без околоцветника, пестик образован двумя плодолистиками, с двумя рыльцами и двугнёздной завязью. Плод - бескрылый орешек.

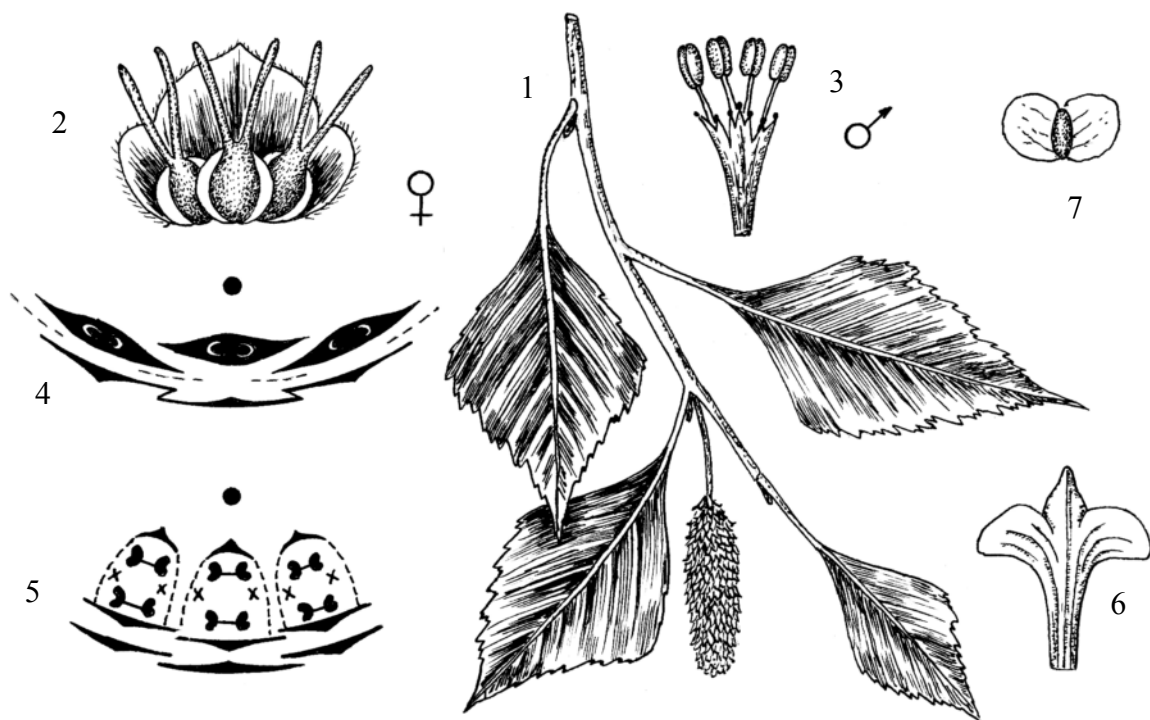


Рис. 349. *Betula pendula*: 1 - побег с женской серёжкой; 2 - женские цветки; 3 - мужской цветок; 4 - диаграмма женского соцветия; 5 - диаграмма мужского соцветия; 6 - кроющая чешуя; 7 - плод

Род Берёза (*Betula*) насчитывает более 60 видов. У видов этого рода в перидерме образуются крупные, горизонтально вытянутые чечевички. Слои пробки легко отслаиваются, содержат в своих клетках порошкообразное вещество бетулин, придающее коре белую окраску. Пыльниковые серёжки закладываются и появляются осенью, а пестичные - в год цветения. У Берёзы повислой (*Betula pendula*, рис. 349) мужские дихазии трёхцветковые, располагаются в пазухе трёхлопастной чешуи. Каждый цветок имеет четырёхлистный околоцветник, в котором боковые листочки не развиваются. Тычинок закладывается 4 и они располагаются против лепестков, но 2 боковые тычинки атрофируются, а

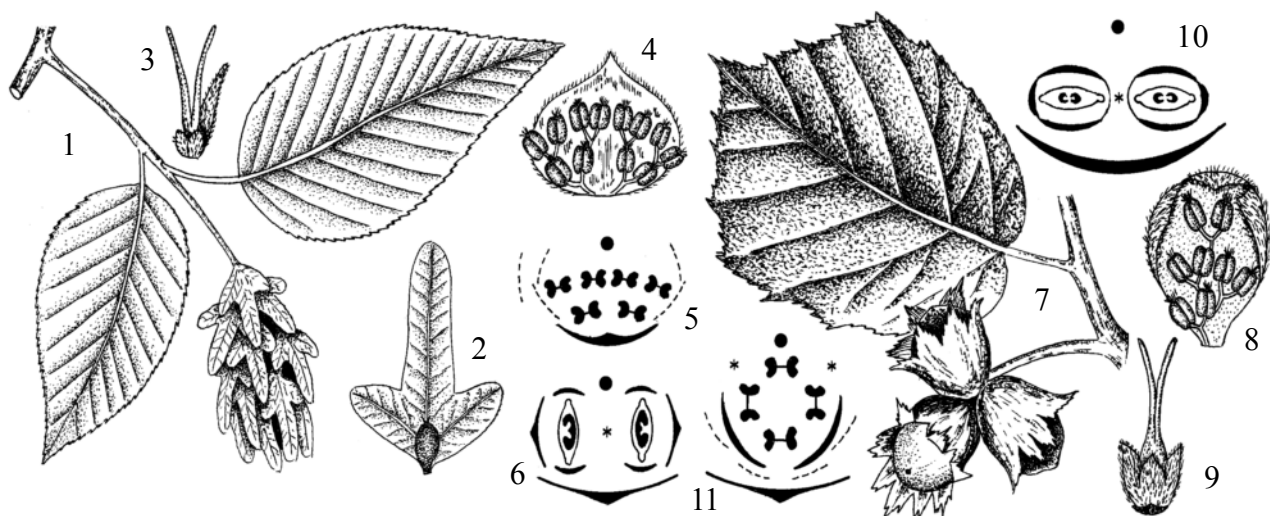


Рис. 350. *Carpinus caucasica*: 1 - побег с плодами; 2 - плод; 3 - женский цветок; 4 - мужское соцветие; 5 - диаграмма мужского соцветия; 6 - диаграмма женского соцветия. *Corylus avellana*: 7 - побег с плодами; 8 - мужской цветок; 9 - женский цветок; 10 - диаграмма женского соцветия; 11 - диаграмма мужского соцветия

передние и задние расщепляются и несут двухкамерные пыльники. Женские дихазии тоже трёхцветковые, располагаются в пазухе чешуи, образованной срастанием кроющего листа и двух прицветников, образуемая при этом трёхлопастная чешуя у разных видов имеет разную форму и является одним из диагностических признаков. Пестик с двулопастным рыльцем, гинецей синкарпный, завязь двугнёздная, с одной висячей семяпочкой в каждом гнезде. Плод - орех с широкими крыльями. Пестичные серёжки по созревании плодов распадаются на части.

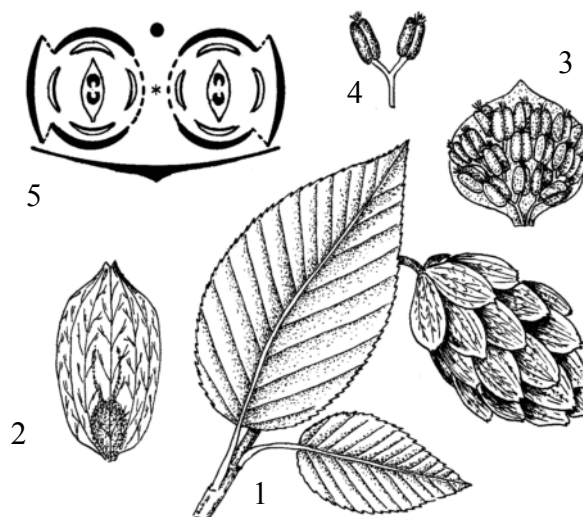


Рис. 351. *Ostrya carpinifolia*: 1 - побег с плодами; 2 - плод в плюске; 3 - мужское соцветие; 4 - тычинка; 5 - диаграмма женского соцветия

Семейство Лещиновые (*Corylaceae*) близко к предыдущему и многие систематики объединяют эти семейства в одно. От Берёзовых отличается тем, что мужские цветки одиночные, сидят в пазухах кроющих чешуй, без околоцветника, только с двумя прицветными чешуями и неопределённым количеством расщеплённых тычинок. Женские цветки с околоцветником из нескольких сросшихся между собой чешуевидных листочков. В пазухе каждой прицветной чешуи находится двуцветковый дихазий. Средний цветок атрофируется, но прицветные чешуи остаются. В результате каждый цветок имеет 3 прицветные чешуи, которые срастаются, образуя при плодах травянистую плюску, как у Лещины обыкновенной (*Corylus avellana*, рис. 350,7-11). Таким образом, у Лещиновых каждый цветок имеет собственную плюску, окружающую плод орех. У Граба кавказского (*Carpinus caucasica*, рис. 350,1-6) плюска трёхлопастная, боковые лопасти её в 2-3 раза короче средней. Она окружает плод лишь у основания. У Хмелеграба обыкновенного (*Ostrya carpinifolia*, рис. 351) плод полностью окружён перепончатой мешковидной плюской, сомкнутой наверху.

### Порядок Букоцветные - *Fagales*

Деревья и кустарники с очередными, редко мутовчатыми простыми листьями от цельных до перистолопастных, с линейными, рано опадающими прилистниками. Цветки в редуцированных дихазиях (рис. 347), раздельнополюе, мелкие, ветроопыляемые. Женские дихазии состоят из 1-7 цветков (развивается обычно 1-3 цветка) и окружены у основания плюской, образованной видоизменёнными ветвями соцветия и прицветными чешуями. Плюска обычно покрыта чешуйками, шипами, бугорками или щетинками, может быть лопастной или цельной. В отличие от Лещиновых, плюска окружает не каждый цветок и плод, а все цветки и плоды, формирующиеся в соцветии.

Цветки с шестичленным чешуйчатым околоцветником, свободным или сросшимся. Тычинок от 4 до 40, с тонкими свободными нитями. Гинецей синкарпный, из трёх плодолистиков (реже их 2-12), завязь трёхгнездная, с двумя висячими семязачатками в каждом гнезде, из которых развивается только один. В некоторых случаях околоцветник срастается с завязью, поэтому завязь считается нижней. Порядок монотипный, включает одно семейство.

Семейство Буковые (*Fagaceae*) содержит 8 родов и более 900 видов.

Род Бук (*Fagus*) представлен 10 видами, распространёнными в умеренных широтах Евразии и восточной части Северной Америки. Бук восточный (*Fagus orientalis*, рис. 353,1-5) растёт на Кавказе и в Малой Азии, образуя местами буковые леса, а в высокогорьях буковые криволесья. Мужские цветки в висячих головчатых дихазидальных соцветиях, с колокольчатой чашечкой и неопределённым числом тычинок (10-20) на длинных нитях. Женские цветки с шестичленным чешуйчатым околоцветником. И в мужских, и в женских дихазиях развивается по два цветка. Плюска с 4 створками, к моменту созревания плодов сильно разрастается и древеснеет. Плод - трёхгранный орех с острыми рёбрами. В плюске обычно 2 ореха.

Род Дуб (*Quercus*) насчитывает около 450 видов, распространённых в умеренных, субтропических и тропических широтах обоих полушарий. Большинство дубов - высокие деревья, листопадные или вечнозелёные, иногда кустарники. Многие дубы - долгоживущие растения, достигающие возраста 700-900 лет, например, Дуб сильный (*Quercus robur*, рис. 353,6-9). В мужских и женских дихазиях развивается только центральный цветок. Мужской цветок имеет шестичленный сростнолистный околоцветник и 6 тычинок. Женский состоит из пестика с 3 короткими столбиками, заканчивающимися длинными рыльцами. В цветке имеется слабо развитый околоцветник из 6 листочков. Прицветники соцветия срастаются, образуя блюдцевидную плюску. Плюска покрыта чешуйками, в отличие от плюски буков цельная, бесшовная.



Рис. 352. *Castanea sativa*: 1 - диаграмма соцветия; 2 - плоды в плюске-

Род Каштан (*Castanea*) насчитывает 12 видов, распространённых в субтропиках Евразии и на востоке Северной Америки. Это деревья или кустарники с эллиптическими острозубчатыми листьями, покрытыми снизу микроскопическими головчатыми желёзками. Цветки собраны в колосовидные соцветия. Мужские на жёстких прямостоячих осях в 3-7 - цветковых дихазиях, с 6-20 тычинками. Женские дихазии располагаются по 1-3 в основании обоеполых соцветий. Плюска появляется уже во время цветения, покрыта ветвистыми шипами, полностью закрывает орехи, раскрывается 4 или 2 створками. Орехи яйцевидной формы, иногда

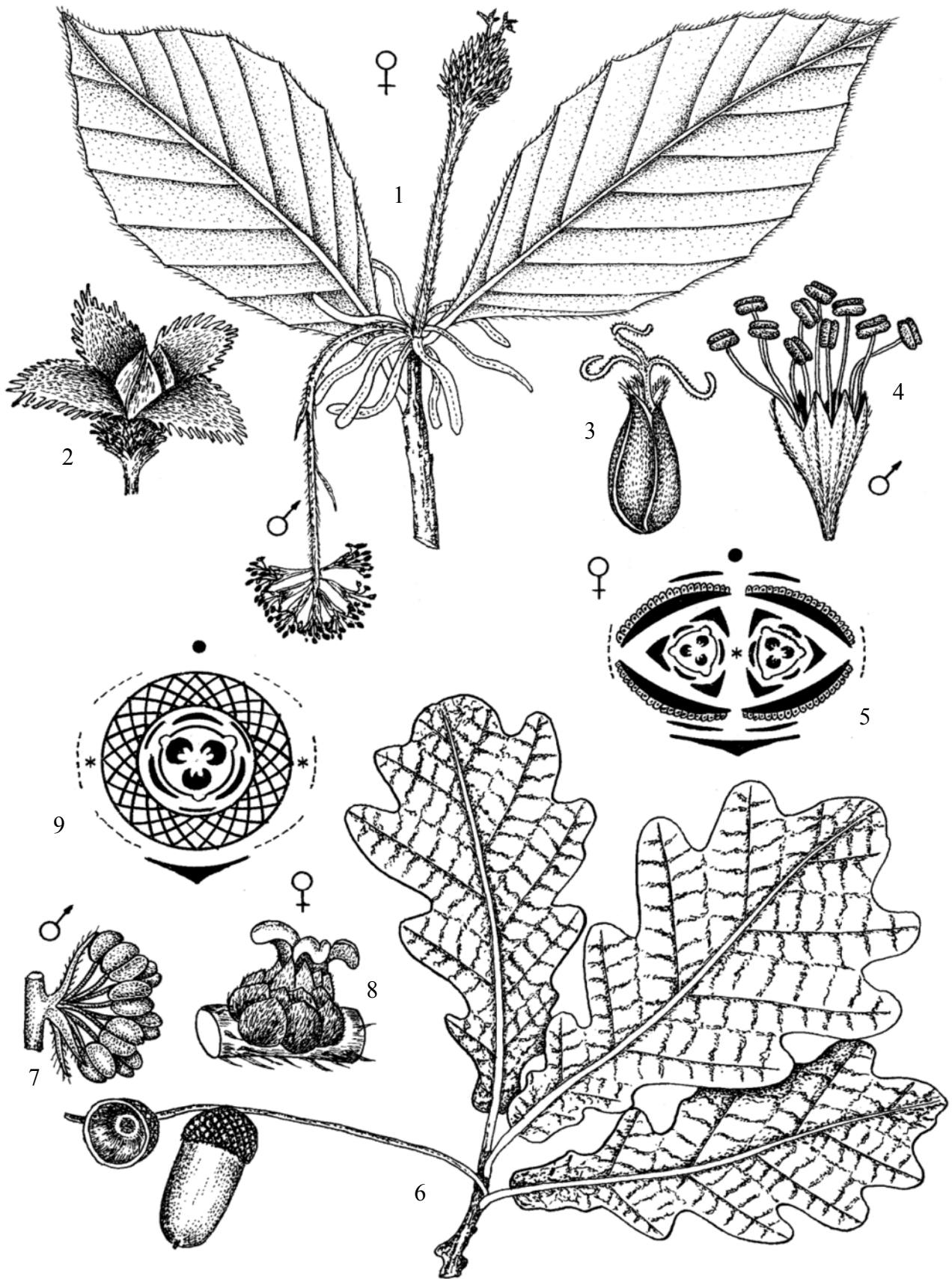


Рис. 353. *Fagus orientalis*: 1 - побег с мужским и женским соцветиями; 2 - плоды в плюске; 3 - женский цветок; 4 - мужской цветок; 5 - диаграмма женского соцветия. *Quercus robur*: 6 - побег с плодом и плюской; 7 - мужской цветок; 8 - женский цветок; 9 - диаграмма женского соцветия

деформированные благодаря сжатию в плоске, с тонким сухим околоплодником и широким плодовым рубцом при основании. На Кавказе и в Южной Европе растёт Каштан посевной (*Castanea sativa*, рис. 352). Это крупные деревья, достигающие 35 м высоты и до 2 м в диаметре. Их возраст в среднем 200-300 лет. Плоды играют значительную роль в питании населения большинства стран Южной Европы, а в некоторых местностях заменяют хлеб - из сушеных каштанов готовят муку, по питательности почти не уступающую пшеничной.

Ископаемые остатки представителей порядков *Betulales* и *Fagales* известны из мелового периода. Все они, как и современные виды, были ветроопыляемыми растениями. В морфологическом отношении эти порядки занимает более высокую ступень, чем порядок *Juglandales*, что выражается в преобладании цветков с околоцветником, хотя и чешуйчатым, более сложными соцветиями, образованием плюски. Наряду с этим сохранились и примитивные признаки - многоклеточный археспорий, халазогамия (отсутствующая у *Fagales*). Наиболее примитивным является семейство *Betulaceae*, женские цветки которого лишены околоцветника и плюски. У *Corylaceae* появляется чешуйчатый, с неопределённым количеством чешуй околоцветник и частная плюска. Представители семейства *Fagaceae* имеют шестичленный околоцветник и общую плюску и являются самыми высокоорганизованным порядком. Явление атрофии, расщепления тычинок есть результат лучшего приспособления к ветроопылению и анемохории. Едва ли можно согласиться с мнением систематиков, считающих, что *Betulales* и *Fagales* произошли от насекомоопыляемых форм с хорошо развитым, окрашенным околоцветником путём возвращения к ветроопылению и редукции околоцветника. Эта группа растений изначально примитивна.



Рис. 354. *Balanops sparsiflora*: 1 - побег с женскими цветками; 2-3 - завязь; 4 - женский цветок с прицветными чешуями

### Порядок Баланопоцветные – *Balanopales*

Монотипный порядок, включающий одноимённое тропическое семейство, насчитывающее немногим более десятка видов, встречающихся в Австралии, на островах Новая Каледония, Новые Гебриды и Фиджи. Это небольшие вечнозелёные деревья и кустарники, плоды которых похожи на жёлуди дубов, от которых отличаются происхождением обёртки, числом семян и другими признаками. Листья простые, кожистые, цельные или зубчатые, без прилистников. Цветки мелкие, невзрачные, без околоцветника, раздельнополые.

Мужские цветки собраны в маленькие серёжковидные соцветия, состоят из 5-6 коротких тычинок с почти сидячими пыльниками. Иногда в мужских цветках наблюдаются рудименты гинецея. Женские цветки одиночные, окружены многочисленными кроющими чешуями, состоят из сидячей завязи с 2-3 сросшимися столбиками, каждый из которых почти до основания расщеплён на 2 шиловидные доли с сосочками на внутренней стороне, как у Баланопса редкоцветкового (*Balanops sparsiflora*, рис. 354). Наличие большого количества чешуй свидетельствует о том, что это образование является рудиментом серёжковидного соцветия, в котором остался лишь один терминальный цветок. Завязь разделена неполными перегородками на три гнезда, в каждом из которых по два семязачатка. Гинецей синкарпный, иногда переходный к паракарпному, состоит из 2-3 плодолистиков. Костянообразный плод снаружи окружён многочисленными чепепитчато налегающими листочками. Внутри плода находятся 2-3 односеменные косточки.

Порядок является древним и примитивным, важным с точки зрения понимания возможности морфологической эволюции, а именно перехода изначально паракарпного гинецея древних таксонов со стролбиловидными соцветиями в синкарпный гинецей более продвинутых таксонов этой эволюционной линии.

### Порядок Крапивоцветные - *Urticales*

Деревья, кустарники и травянистые растения с простыми очередными листьями, обычно с прилистниками, распространённые главным образом в тропических странах. Цветки циклические, гомохламидные или голые, двучленные, реже трёх- или пятичленные, раздельнополые или обоеполые. Количество тычинок в цветке равно числу частей околоцветника. Завязь верхняя, из 1 или 2 плодолистиков. Цветки собраны в цимозные дихазальные соцветия, иногда очень сложные. Плод орех или костянка, часто в его образовании принимает участие ось соцветия. К анатомическим особенностям Крапивоцветных относится наличие в тканях цистолитов, многие представители имеют млечники, содержащие в млечном соке ядовитые алкалоиды. Характерно также развитие на вегетативных органах жёстких, иногда жгучих волосков. У некоторых представителей хорошо развиты эластичные лубяные волокна. На древность порядка указывает наличие халазогамии. Однако эта халазогамия не типичная, является

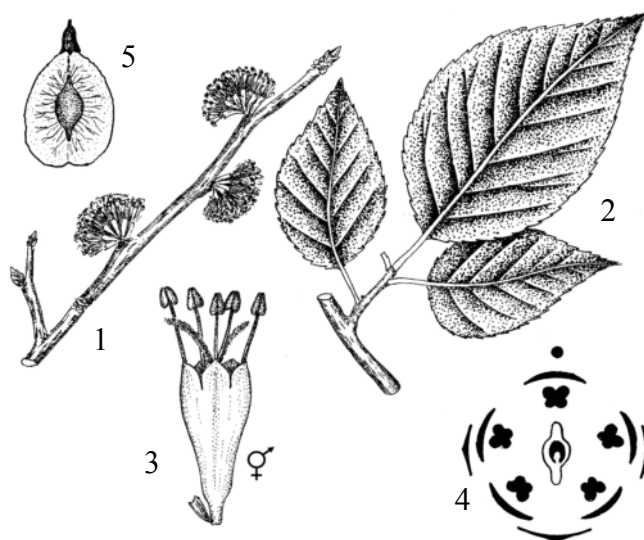


Рис. 355. *Ulmus campestris*: 1 - цветущий побег; 2 - олиственный побег; 3 - обоеполюый цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод

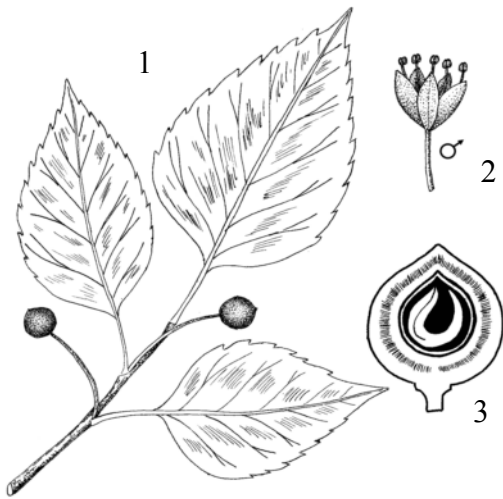


Рис. 356. *Celtis caucasica*: 1 - побег с плодами; 2 - мужской цветок; 3 - плод в разрезе

переходной к порогамии, поскольку пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок не через халазу и не через микропиле, а через боковые покровы семяпочки.

Порядок включает 5 семейств: Ильмовые (*Ulmaceae*), Тутовые (*Moraceae*), Коноплёвые (*Cannabaceae*), Цекропиевые (*Cecropiaceae*) и Крапивные (*Urticaceae*).

Семейство Ильмовые (*Ulmaceae*) представлено ветроопыляемыми древесными формами без млечного сока, с простыми очередными листьями и быстро опадающими прилистниками. Цветки мелкие, обоеполые или одновременно обоеполые и

мужские, собраны в пазушные соцветия, ветроопыляемые, с простым 4-5-членным околоцветником. Количество тычинок равно числу частей околоцветника. Гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками, в одном из которых развивается семяпочка, второй остаётся стерильным. Плод - крылатая семянка, как у Ильма полевого (*Ulmus campestris*, рис. 355), распространяемая при помощи ветра, чему способствует не только крыло, но и крупные воздухоносные полости в межклетниках околоплодника. Созревание плодов длится около месяца, и уже в конце весны они опадают. Семена не имеют периода покоя и в благоприятных условиях через несколько суток после опадания плодов прорастают.

Род Каркас (*Celtis*) насчитывает более 50 видов и является самым крупным в семействе, его ареал охватывает весь умеренный пояс земного шара. Это листопадные деревья с мужскими и обоеполыми цветками. Мужские цветки собраны в многоцветковые соцветия в пазухах чешуевидных листьев, женские расположены выше по побегу в пазухах обыкновенных листьев. В отличие от Ильма, плод у Каркаса костянка (*Celtis caucasica*, рис. 356).

Семейство Тутовые (*Moraceae*) насчитывает 65 родов и около 1700 видов,



Рис. 357. *Ficus carica*: 1 - мужской цветок; 2 - женские длинностолбиковые цветки; 3 - женские галловые цветки; 4 - побег с соцветиями; 5 - соцветие в разрезе



распространённых преимущественно в тропических областях и отличающихся разнообразием жизненных форм. Это вечнозелёные и листопадные деревья, кустарники, однолетние и многолетние травы, лианы. Цветки раздельнополые, собраны в специализированные соцветия.

Главенствующее положение в семействе занимает род Фигус (*Ficus*), насчитывающий до 1000 видов. К этому роду относится и известный Инжир (*Ficus carica*, рис. 357). Соцветие Инжира - сиконий - имеет вид полый сферы, внутри которой по стенкам расположены цветки. Чрезвычайно сложными являются взаимоотношения фикусов с насекомыми-опылителями. Среди насекомых имеется целое семейство ос-агонид (*Agonidae*), специализирующееся только на опылении видов рода Фигус, большая часть их жизненного цикла проходит внутри соцветий. Так Инжир опыляется одним видом этого семейства - осой бластофагой (*Blastophaga psenes*) и является ярким примером взаимной приспособленности насекомого и растения, результатом длительной сопряжённой эволюции.

Другой широко распространённый род - Шелковица (*Morus*) представлен

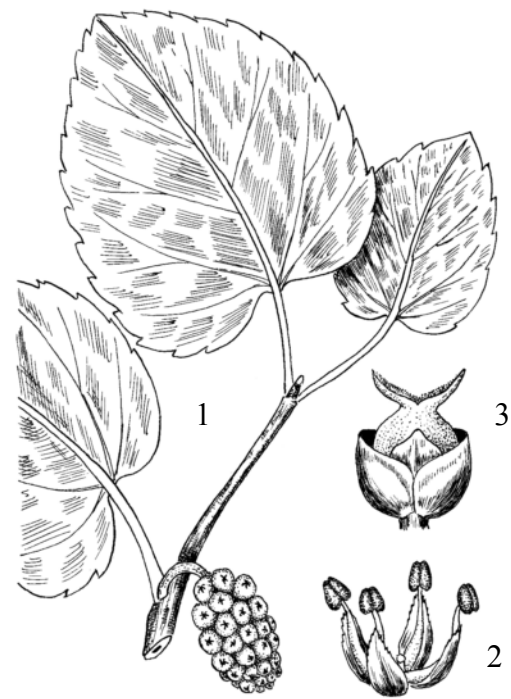


Рис. 358. *Morus alba*: 1 - побег с соплодием; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок

деревьями с простыми листьями и однополыми серёжковидными соцветиями. После цветения околоцветники женских цветков разрастаются и покрывают завязь слоем мясистой ткани. В результате каждый плодик выглядит как мясистая костянка. Впоследствии мясистые покровы срастаются, образуя соплодия, как у Шелковицы белой (*Morus alba*, рис.358). Соплодия богаты сахарами и витаминами, однако основная ценность этого растения связана с использованием его листьев для выращивания гусениц тутового шелкопряда (*Bombyx mori*), из коконов которого получают натуральный шёлк.

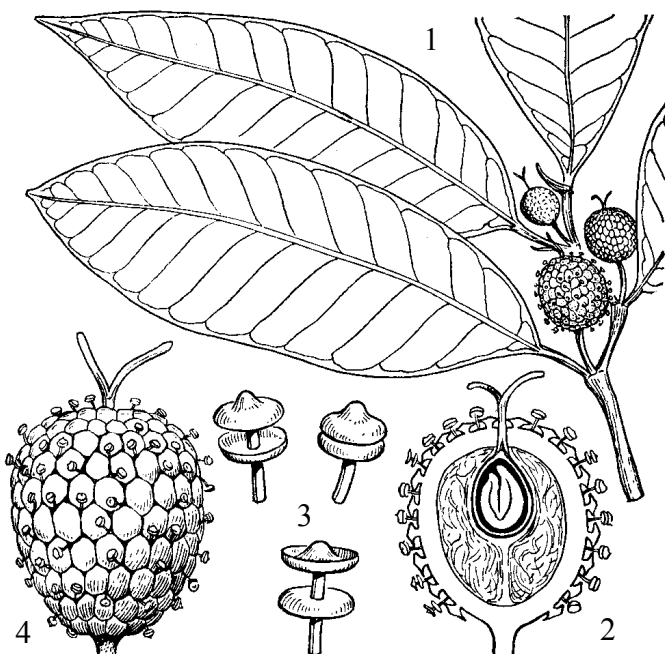


Рис. 359. *Brosimum alicastrum*: 1 - побег с соцветиями; 2 - соцветие в разрезе; 3 - тычинки; 4 - общий вид соцветия

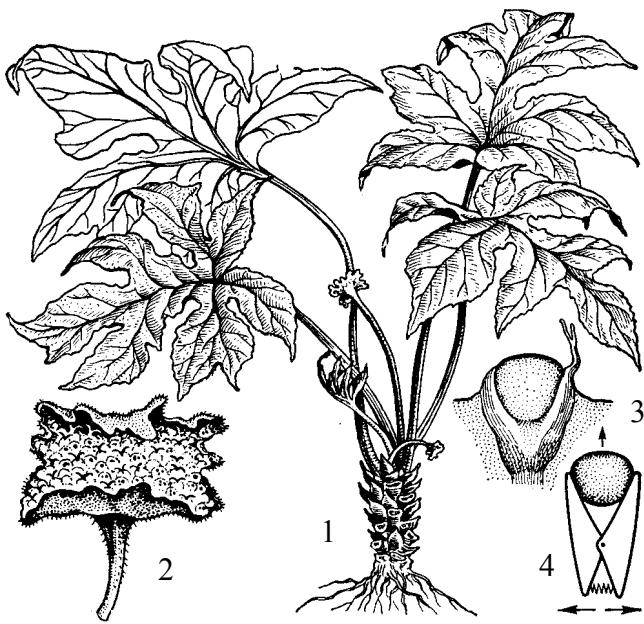


Рис. 360. *Dorstenia contrajerva*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3 - часть цветоноса с погружённым плодом; 4 - схема выбрасывающего механизма

У Бросимума напитокного (*Brosimum alicastrum*, рис. 359), растущего в Южной Америке, мужские цветки располагаются на поверхности соцветия и представлены одной тычинкой, раскрывающейся поперечной экваториальной щелью, и чешуевидным прицветником. Единственный женский цветок погружён внутрь оси соцветия. По созревании соцветия становятся мясистыми и называются хлебными орехами, из которых готовят хлеб. Кроме того, латекс пьют вместо молока, отчего растение имеет ещё одно название - "дерево-корова".

Род Дорстения (*Dorstenia*) представлен травянистыми

растениями с небольшим стеблем (до 1 см длины) и крупными, длинночерешковыми лопастными листьями. Цветки располагаются на плоском дисковидном соцветии, вперемежку мужские и женские, погружены в ткань цветоноса. К моменту созревания плодов они с силой выбрасываются в окружающее пространство под воздействием разбухающей ткани, находящейся под плодом. Дорстении даже в тропических дождевых лесах растут во влажных местах - у водопадов, вдоль ручьёв. Наибольшее многообразие рода проявляется в тропической Африке и Америке. Многие виды разводятся как декоративные и лекарственные растения, например, центральноамериканская Дорстения противоядная (*Dorstenia contrajerva*, рис. 360).

Семейство Коноплёвые (*Cannabaceae*) представлено 2 родами и 4 видами, распространёнными в северной умеренной зоне. Это травянистые растения с прямостоящими или вьющимися стеблями, очередными или супротивными листьями и остающимися прилистниками. Цветки мелкие, невзрачные, раздельнополые, собраны в головчатые или колосовидные соцветия. Растения двудомные. Гинецей состоит из 2 плодолистиков. Плод - орех с непадающим околоцветником.

Род Хмель (*Humulus*) представлен 2 видами, из которых наиболее известным является Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*, рис. 361,1-6). Это многолетняя травянистая лиана с супротивными 3-6-лопастными листьями, достигающая в длину 10 м. Мужские цветки собраны в метельчатые соцветия, женские - в головчатые, которые по созревании плодов становятся похожими на шишку. На кроющих чешуях, околоцветнике и прицветничках имеются золотисто-жёлтые желёзки, содержащие алкалоид лупулин, применяемый при изготовлении пива.

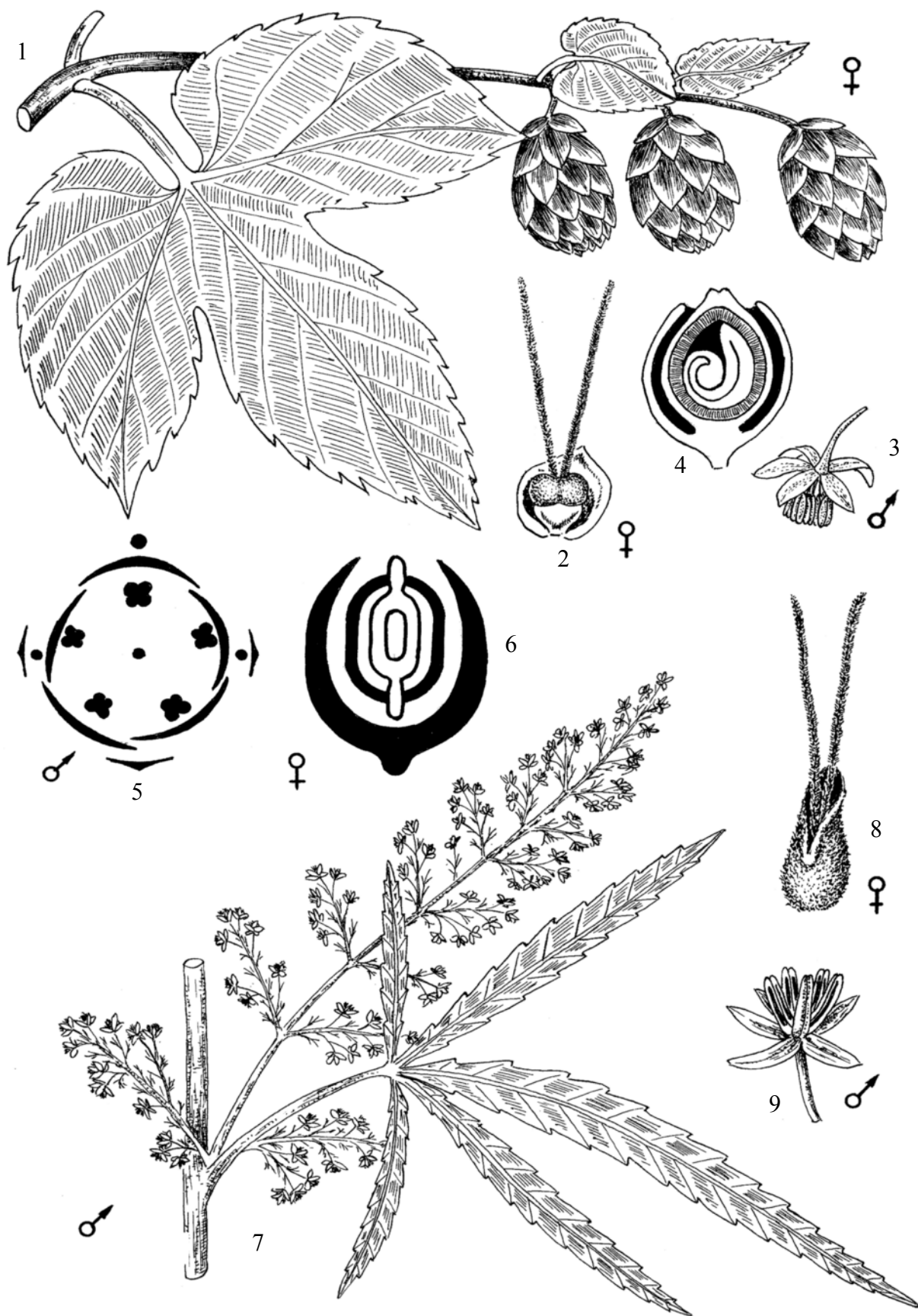


Рис. 361. *Humulus lupulus*: 1 - побег с плодами; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - плод в разрезе; 5 - диаграмма мужского цветка; 6 - диаграмма женского цветка. *Cannabis sativa*: 7 - побег с мужскими соцветиями; 8 - женский цветок; 9 - мужской цветок

Род Конопля (*Cannabis*) насчитывает 3 вида, хотя многие ботаники придерживаются мнения, что это один полиморфный вид - Конопля посевная (*Cannabis sativa*, рис. 361,7-9). Это однолетнее растение с очередными пальчатосложными листьями. Мужские и женские особи отличаются друг от друга очень резко, что отражено в их русских названиях - "посконь" и "матерка". Мужские цветки собраны в метельчатые соцветия, с простым 5-членным околоцветником. Тычинок 5. Женские соцветия колосовидные. Цветки мелкие, сидячие. Пестик с двумя длинными рыльцами.

Конопля широко культивируется и очень легко дичает. Из неё получают масло и волокно: грубое, идущее на изготовление веревок и канатов - матерка (из женских экземпляров) и тонкое, используемое для прядения - посконь (из мужских экземпляров). Введённая в культуру с незапамятных времён, она играет в жизни человека две различные роли. На севере, примерно до 45° северной широты - это текстильное и пищевое растение. На юге, главным образом в Азии - источник наркотических средств. В условиях умеренного и холодного климата она теряет наркотические свойства, а если они сохраняются, то одновременно вызывают отравление.

Семейство Цекропиевые (*Cecropiaceae*) представлено двудомными деревьями и кустарниками, включает 6 родов и около 200 видов, распространённых главным

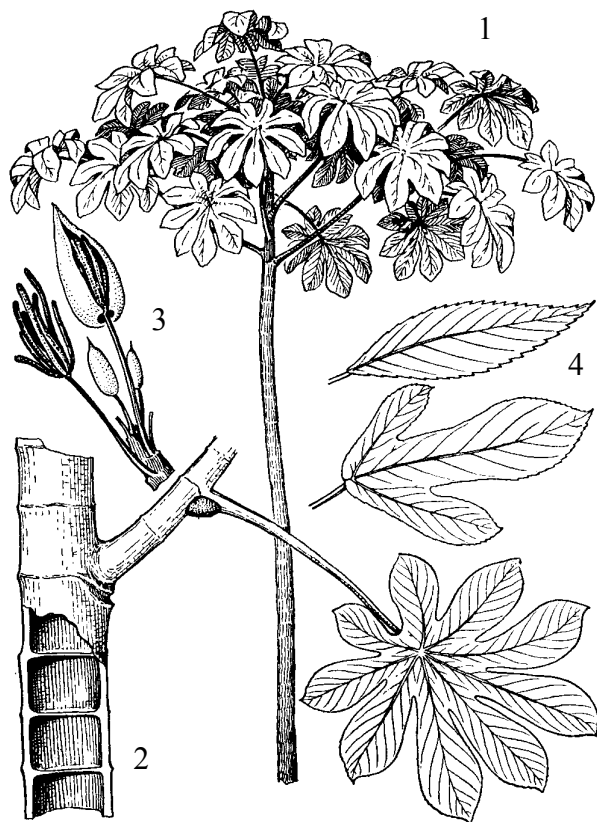


Рис. 362. *Cecropia adenopus*: 1 - внешний вид; 2 - ветвь с листом и мюллеровским тельцем у основания черешка; 3 - мужское соцветие; 4 - простой и трёхлопастный листья молодых растений

образом в тропической Америке, небольшое количество видов встречаются в тропической Африке и Азии. Цекропиевые занимают промежуточное положение между Тузовыми и Крапивными. Вегетативные признаки (строение и форма листьев и прилистников, наличие млечного сока, преобладание древесных форм) сближает их с Тузовыми. По генеративным признакам (ортотропный семязачаток, лопатовидный зародыш, четырёхчленные цветки, одна ветвь рыльца и строение соцветий) они стоят ближе к Крапивным.

Стволы и ветви внутри полые и разделены на изолированные камеры. Листья у некоторых видов, например, у Цекропии железистой (*Cecropia adenopus*, рис. 362) разного типа: у всходов цельные, у молодых растений обычно трёхлопастные, у взрослых - пальчаторассечённые на 7-16 долей,

диаметром до 0,5 м. Цветки мелкие, однополые, четырёхчленные, собраны в однополые соцветия типа серёжек.

Полые стволы и ветви часто являются местом обитания муравьёв-ацтеков (*Azteca muelleri*). Заселение муравьями дерева начинается с проникновения самки внутрь ствола. Питаются самка и личинки паренхимной тканью сердцевины молодых побегов, но позднее основной пищей муравьёв являются так называемые мюллеровские тельца - беловатые округлые образования диаметром до 3 мм, образующиеся в основании листовых черешков. Основным содержимым этих телец является гликоген. После поедания муравьями мюллеровского тельца рядом вырастает новое. Отношения между муравьями и растением относят к симбиотическим: растения предоставляет муравьям место для жилья и пищу, муравьи защищают растение от муравьёв-листорезов, а также от обрастания травянистыми и древесными лианами.

Семейство Крапивные (*Urticaceae*) включает около 60 родов и более 1000 видов, распространённых преимущественно в тропиках. Это ветроопыляемые травянистые или древесные растения с невзрачными раздельнополыми цветками. Многие

представители имеют жгучие волоски, содержащие едкую жидкость сложного химического состава. Ожоги тропических Крапивных иногда приводят к тяжёлым последствиям. Например, ожог Лапортеи сильножгучей (*Laportea urentissima*) из Юго-Восточной Азии может вызвать смерть ребёнка, а австралийской Лапортеи гигантской (*L. gigas*) приводит к обмороку и чувствуется в течение нескольких месяцев.

Род Крапива (*Urtica*) насчитывает около 50 видов, один из которых, Крапива двудомная (*Urtica dioica*, рис. 363), является неизменным спутником жилья человека. Это многолетнее травянистое растение, быстро размножающееся с помощью корневищ,

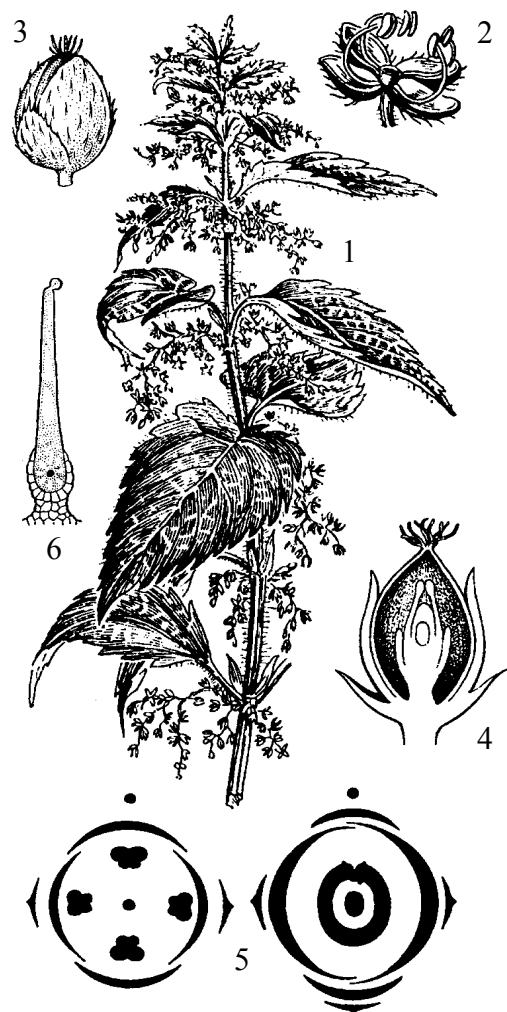


Рис. 363. *Urtica dioica*: 1 - мужское растение; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - он же в разрезе; 5 - диаграммы мужского и женского цветков; 6 - жгучий волосок

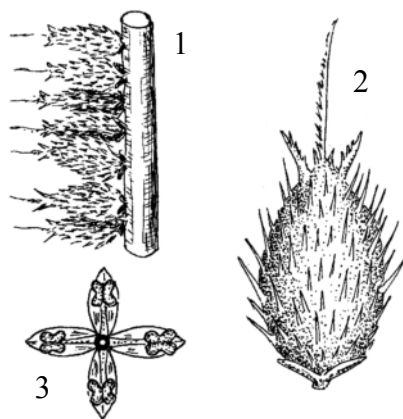


Рис. 364. *Boehmeria nivea*: 1 - часть женского соцветия; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок

особенно на богатых нитратами почвах. Растение двудомное. Мужские цветки четырёхчленные, с 4 тычинками. Женские содержат 1 пестик с одногнёздной завязью и сросшимися листочками околоцветника. Плод - орех, остающийся внутри непадающего околоцветника.

Крапива двудомная - полезнейшее растение. Её листья обладают бактерицидным действием, богаты витаминами А, С, К и минеральными солями, семена богаты маслом. Она издавна известна как прядильное растение, идущее на изготовление тканей.

Но наиболее тонкое волокно получают из другого представителя семейства - Китайской крапивы, или Рами (*Boehmeria nivea*, рис. 364). Это крупное травянистое растение с цельными, снизу серебристыми листьями. Женские соцветия серёжковидные, их нитевидные оси достигают длины 50 см. Из луба Рами получают шелковистое волокно, идущее на изготовление высококачественных тканей.

Ископаемые остатки представителей *Urticales* известны из верхнемеловых отложений Европы и Северной Америки. В Гренландии найдены ископаемые меловые остатки и ныне живущих родов. Всё это, наряду с простотой строения цветка, свидетельствует о древности таксона. Наиболее примитивными типами в порядке являются представители семейства *Ulmaceae*, представленные исключительно древесными формами, которым присущ переходной тип халазогамии. Филогенетически этот порядок можно связать с *Juglandales* и *Fagales*, что, однако, не означает происхождения современных Крапивоцветных от современных Букоцветных и Орехоцветных. Все эти порядки появились на заре жизни цветковых растений и представляют собой один морфологический тип, всё более усложняющийся и совершенствующийся.

### **Подкласс Гвоздикородные - *Caryophyllidae***

Представлен большей частью многолетними или однолетними травянистыми растениями, реже деревьями, кустарниками, полукустарниками с простыми очередными или супротивными листьями с прилистниками или без них. Цветки мелкие или относительно крупные, обоеполые или раздельнополые, ветроопыляемые или насекомоопыляемые. Околоцветник простой или двойной, у наиболее высокоорганизованных порядков цветков пятикратной. Подкласс включает четыре порядка: Гречихоцветные (*Polygonales*), Гвоздикоцветные (*Caryophyllales*), Плюмбагоцветные (*Plumbaginales*) и Первоцветные (*Primulales*).

#### **Порядок Гречихоцветные - *Polygonales***

Одно- и многолетние травы, кустарники или лианы, редко деревья с простыми очередными листьями, снабжёнными при основании раструбом, образованным сросшимися прилистниками. Цветки мелкие, собраны в сложные соцветия, обычно обоеполые, циклические или ациклические, с простым 3-6-членным околоцветником. Тычинок обычно 6, расположенных в двух кругах, иногда

тычинок 3-9 или больше. Гинецей ценокарпный, одногнездный, образован тремя плодolistиками. Завязь верхняя с одним базальным семязачатком. Плод - орех. Порядок включает лишь одно семейство.

Семейство Гречишные (*Polygonaceae*) насчитывает около 30 родов и 800 видов, распространённых главным образом в умеренном поясе всего земного шара. По строению околоцветника семейство делится на 3 подсемейства: Щавелевые (*Rumicioideae*), Гречишные (*Polygonoideae*) и Кокколобовые (*Coccoloboideae*).

Подсемейство Щавелевые (*Rumicioideae*) характеризуется циклическим цветком и включает разнообразные по морфологии и географии рода и виды, большей частью ветроопыляемые.

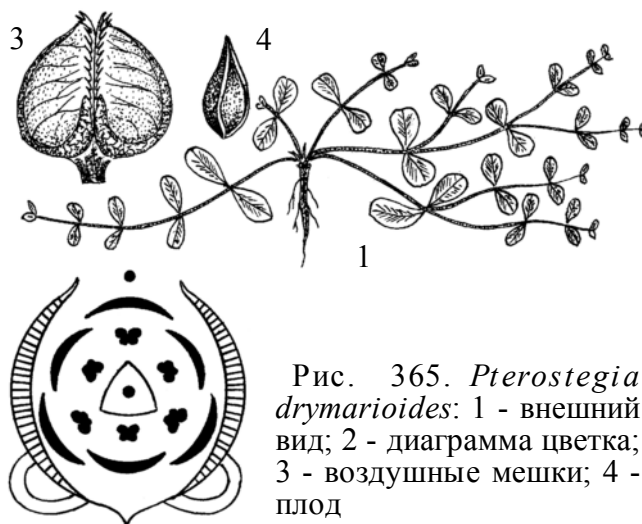


Рис. 365. *Pterostegia drymarioides*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - воздушные мешки; 4 - плод

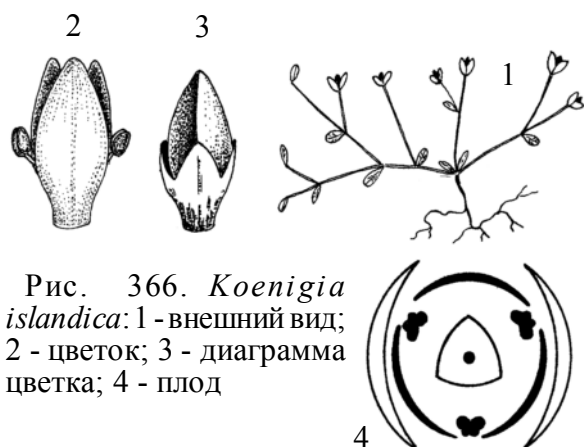


Рис. 366. *Koenigia islandica*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод

распространению плодов при помощи ветра. Диаграмма цветка построена по типичному плану однодольных и является исходной для семейства.

Род Кенигия (*Koenigia*) является монотипным циркумполярным родом, представленным одним видом - Кенигия исландская (*Koenigia islandica*, рис. 366). Это однолетнее крошечное растение в несколько см длиной, имеющее упрощённое строение цветка - два прицветника, три листочка околоцветника и три тычинки. Гинецей имеет типичное для семейства строение.

Род Ревень (*Rheum*) имеет центральноазиатское распространение и насчитывает около 30 видов. Это крупные травы с большими, пальчаторассечёнными листьями. У Ревеня аптечного

Род Птеростегия (*Pterostegia*) является калифорнийским эндемиком. Это маленькое, стелющееся по земле однолетнее растение (*Pterostegia drymarioides*, рис. 365). Цветки одиночные или по несколько в пазухах супротивных листьев. Два прицветника ко времени созревания плода срастаются между собой и образуют воздушные мешки, способствующие

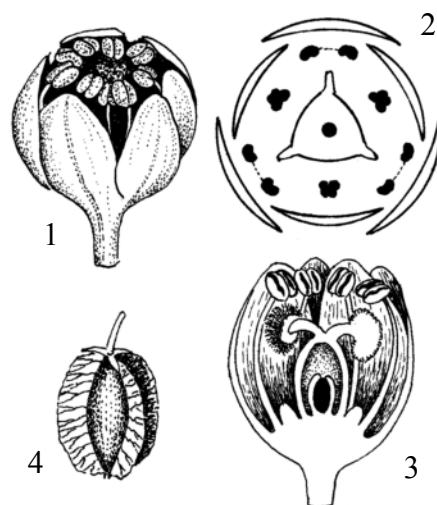


Рис. 367. *Rheum officinale*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод

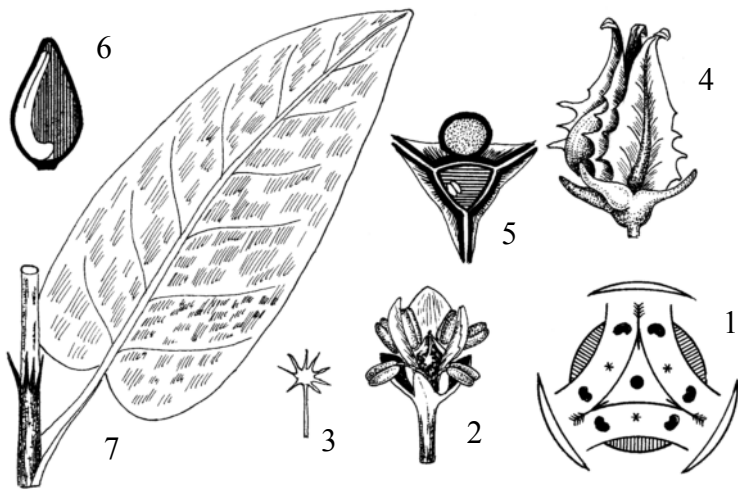


Рис. 368. *Rumex obtusifolius*: 1 - диаграмма цветка; 2 - цветок; 3 - лопасть рыльца; 4 - плод; 5 - плод в поперечном разрезе; 6 - плод в продольном разрезе; 7 - лист

(*Rheum officinale*, рис. 367) в цветке 9 тычинок, причём 6 тычинок наружного круга образованы путём раздвоения. По созревании плодов по рёбрам образуются крыловидные придатки.

Род Щавель (*Rumex*) является космополитным и насчитывает более 100 видов. В его цветке 6 тычинок, но все они наружного круга, двугнёздные, а 3 тычинки внутреннего круга редуцированы. При плодах 3 внутренние доли

околоцветника разрастаются и окружают плод, не прирастая к нему. На них развиваются вздутия (желваки или каллюсы) из губчатой паренхимной ткани, как у Щавеля туполистного (*Rumex obtusifolius*, рис. 368).

Подсемейство Гречишные (*Polygonoideae*) характеризуется ациклическими цветками, большей частью насекомоопыляемыми. Листочков околоцветника 5, они обычно окрашенные, венчиковидные. Количество тычинок от 5 до 8. Такой андроцей образован расщеплением некоторых тычинок наружного круга и атрофией внутреннего. Тычинки наружного круга обращены пыльниками внутрь, внутреннего - наружу. Наряду с трёхчленным гинецеем встречается двучленный. У многих представителей у основания тычинок развиваются нектарники.

Центральным родом подсемейства является род Горец (*Polygonum*), имеющий космополитный ареал и насчитывающий около 300 видов. Исходным типом цветка этого рода можно считать цветок Горца змеиного (*Polygonum bistorta*, рис. 369, 1-4), имеющего 5-членный околоцветник, 8-членный андроцей и 3-членный гинецей. Изменение в строении цветка выражается в редукции его частей. Так у Горца лопатолистного (*Polygonum lapathifolium*, рис. 369, 5) околоцветник 5-членный, андроцей состоит из 6 тычинок, а гинецей из 2 плодолистиков. У Горца земноводного (*Polygonum amphibium*, рис. 369, 6) количество тычинок сокращается до 5, а у Горца мушмулолистного (*Polygonum diospyrifolium*, рис. 369, 7) околоцветник и андроцей 4-членные.

Род Гречиха (*Fagopyrum*) насчитывает всего 2 вида и близок к роду Горец. Цветок Гречихи обыкновенной (*Fagopyrum sagittatum*, рис. 369, 8) имеет такую же диаграмму, как и цветок Горца змеиного, однако наряду с нектарниками имеет приспособления, способствующие более успешному перекрёстному опылению. Цветки Гречихи гетеростиличны, а именно двух типов: короткостолбчатые, у которых тычинки длиннее столбиков, и длинностолбчатые, у которых тычинки короче столбиков, при этом в одном цветке тычинки и рыльца пестиков



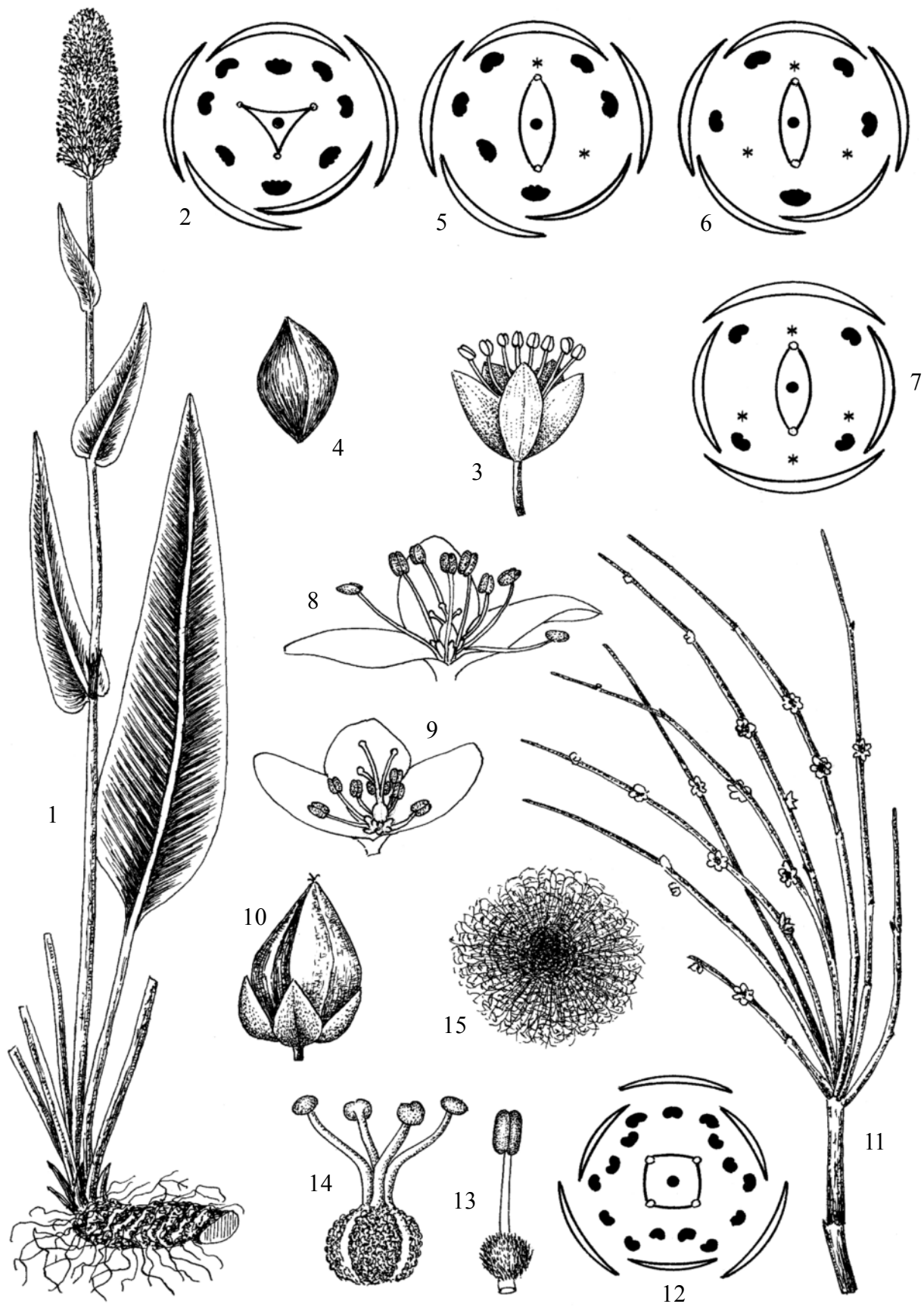


Рис. 369. *Polygonum bistorta*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - цветок; 4 - плод. Диаграммы цветков: 5 - *Polygonum lapathifolium*; 6 - *P. amphibium*; 7 - *P. diospyrifolium*. *Fagopyrum sagittatum*: 8 - цветок с короткими столбиками; 9 - цветок с длинными столбиками; 10 - плод. *Calligonum caput-medusae*: 11 - часть побега; 12 - диаграмма цветка; 13 - тычинка; 14 - пестик; 15 - плод

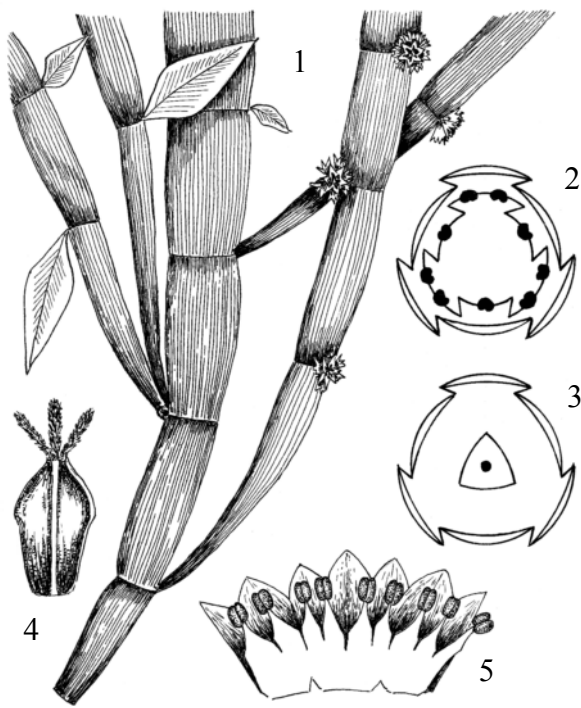


Рис. 370. *Muehlenbeckia platyclada*: 1 - часть побега; 2-3 - диаграммы мужского и женского цветков; 4 - пестик; 5 - развёрнутый мужской цветок

созревают одновременно. Гречиха - издавна выращиваемое культурное растение, из семян которого получают гречневую крупу и муку, из листьев - рутин (антисклеротический витамин Р). Кроме того это хороший медонос.

Род Джужгун (*Calligonum*) распространён в Центральной и Средней Азии и в Северной Африке, приспособлен к крайностям континентального климата. Это ксерофильные кустарники, лишённые листьев. Цветки несколько отличаются от общего плана строения. Так у Джужгуна головы медузы (*Calligonum caput-medusae*, рис. 369, 11-15) цветок имеет 6 лепестков, 15 тычинок и пестик из 4 плодолистиков. Плоды приспособлены для распространения ветром. По созреванию на них образуются

радиальные тонкие выросты, разветвлённые на концах. Такой плод представляет лёгкий, упругий шарик, переносимый ветром на большие расстояния.

Подсемейство Кокколобовые (*Coccoloboideae*) представлено невысокими деревьями и кустарниками, распространёнными в тропических и субтропических областях Южной Америки.

Род Мюленбекия (*Muehlenbeckia*) насчитывает 15 видов, распространённых в Австралии, Новой Зеландии и Южной Америке. У растущей на Соломоновых островах Мюленбекии плоскоцветочной (*Muehlenbeckia platyclada*, рис. 370) листья мясистые, ромбические рано опадающие. Функцию фотосинтеза выполняют плоские стебли, видоизменённые в кладодии. Цветки раздельнополые, листочки околоцветника и тычинки срастаются у основания. В пестичных цветках имеются редуцированные тычинки (стаминодии), в тычиночных - зачаточная завязь.

Род Кокколоба (*Coccoloba*) представлен 125 видами, распространёнными в тропиках Южной Америки. Кокколоба ягодоносная (*Coccoloba uvifera*, рис. 371), культивируемая как плодовое и декоративное растение, имеет сочные плоды, мякоть которых образована разросшимся и ставшим мясистым околоцветником.

У южноамериканского рода Триплярис

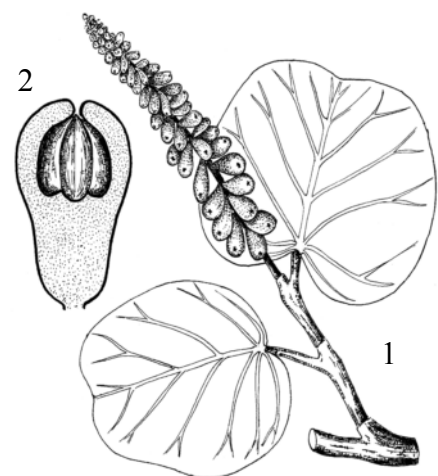


Рис. 371. *Coccoloba uvifera*: 1 - часть побега с плодами; 2 - плод

Рис. 372. *Triplaris* sp.: плод с крыловидными выростами

(*Triplaris*) доли околоцветника при плодах удлинняются и образуют крылья, способствующие распространению плодов ветром (*Triplaris* sp., рис. 372).



В ископаемом состоянии *Polygonales* неизвестны. Однако современное распространение некоторых его представителей может служить показателем древности, в частности рода *Muehlenbeckia*, имеющего дизъюнктивный ареал, как и всё подсемейство *Coccoloboideae*. В морфологическом отношении за прототип цветка порядка принимается цветок *Pterostegia*, из которого легко выводятся диаграммы более простых и более сложных цветков представителей порядка, усложнение которых связано с редукцией. Исследованиями установлено, что ациклический цветок *Polygonoideae* не является спиральным, а образован одновременным заложением в эмбриональном состоянии зачатков листочков околоцветника. Сначала закладываются два листочка, затем один и ещё два, а не поочерёдно, как при спиральном расположении. Строение усложняется из-за явлений смещения, редукции и расщепления членов цветка. Кроме того, в этом порядке прослеживается переход от ветроопыляемости к насекомоопыляемости, появлению гетерохламии. Однако окрашенный венчик здесь не новообразование, сформировавшееся из тычинок, а дифференцировка простого чашечковидного околоцветника, когда его внутренний круг становится органом, выполняющим функцию привлечения насекомых. Наиболее ярко это явление выражено у представителей подсемейства *Polygonoideae*, где не только весь околоцветник окрашен, но и формируются нектарники и приспособления, препятствующие самоопылению.

Филогенетически *Polygonales* связан, с одной стороны, с порядком *Urticales*, с другой стороны близок к следующему порядку Гвоздикоцветные - *Caryophyllales*.

### **Порядок Гвоздикоцветные - *Caryophyllales***

Представлен в основном травянистыми растениями, реже кустарниками. Листья простые, иногда с прилистниками. Цветки актиноморфные, 4-5-членные, с простым или двойным околоцветником. Тычинок 5-10, в 1-2 кругах, реже тычинки многочисленные. Гинецей чаще всего лизикарпный, с базальным семязачатком или центральной колонкой, на которой располагаются многочисленные семяпочки. Семена с согнутым зародышем, питательная ткань - эндосперм или перисперм. Порядок включает 17 семейств, из которых наиболее крупными являются: Щирицевые (*Amaranthaceae*), Маревые (*Chenopodiaceae*), Айзооновые (*Aizoaceae*), Кактусовые (*Cactaceae*) и Гвоздичные (*Caryophyllaceae*).

Семейство Щирицевые, или Амарантовые (*Amaranthaceae*) включает около 65 родов и 850 видов, распространённых главным образом в тропических и субтропических областях земного шара, но преимущественно в Америке и Африке. Это однолетние и многолетние травы, реже полукустарники. Листья

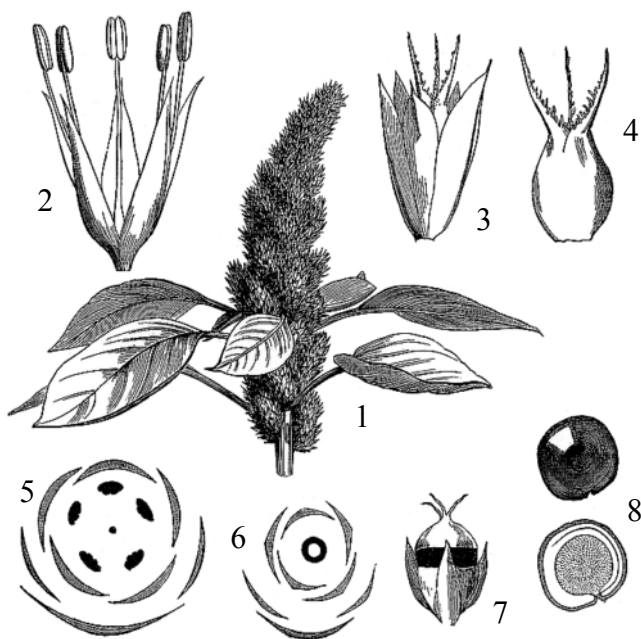


Рис. 373. *Amaranthus retroflexus*: 1 - верхняя часть цветущего растения; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - пестик; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плод; 8 - семя

насекомыми. Плод - орех, реже ягода. Семена линзовидные, округлые или почковидные, с кольцевым зародышем, окружающим перисперм.

Наиболее широко распространённым видом является Щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus*, рис. 373), являющаяся обычным рудеральным сорняком тёплых и умеренных областей, а также засоряющим поля с культурой корнеплодных растений.

Высокоорганизованный обоеполюй цветок имеется у видов рода Гомфрена (*Gomphrena*, рис. 374). Продвинутость этого рода выражается в том, что тычинки срастаются в трубку, имеющую наверху придатки - псевдостаминодии.

Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*) насчитывает 100 родов и более 1500 видов, распространённых по всему земному шару от полярной зоны до тропиков. Это однолетние и многолетние травы, полукустарники, редко кустарники и небольшие деревья. Листья разнообразны по форме, без прилистников, располагаются обычно поочерёдно. Цветки мелкие, невзрачные, зелёные или жёлтые, одиночные или в многоцветковых клубочках, представляющих собой дихазальные соцветия, диаграмма которых совпадает с диаграммой соцветия порядка *Fagales*. Клубочки собраны в колосовидные, кистевидные или метельчатые соцветия. Листочков

очередные или супротивные, цельные, без прилистников. Цветки мелкие, актиноморфные, безлепестные, однополые или обоеполые. Чашечка из 5 чашелистиков, во многих случаях часть чашелистиков редуцируется, и тогда их остаётся от 1 до 4, реже околоцветника нет совсем. Тычинок 5, иногда меньше. Гинецей из 2-3 плодолистиков, паракарпный, с базальным семязачатком. Цветки одиночные или в небольших верхушечных соцветиях (клубочках), собранных в сложные бокоцветные соцветия (кисти, метёлки и др.). У большинства видов цветки вырабатывают нектар и опыляются

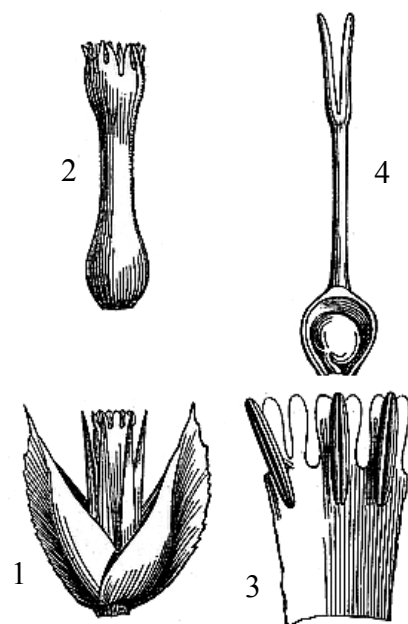


Рис. 374. *Gomphrena* sp.: 1 - цветок; 2 - тычиночная трубка; 3 - часть развёрнутой тычиночной трубки; 4 - пестик

околоцветника обычно 5, иногда 3 или 4, редко околоцветник отсутствует. Тычинки противостоят листочкам околоцветника, в количестве равном им или меньше. Гинецей обычно из 2, реже из 3-5 плодолистиков. Плод - нераскрывающийся орешек, околоплодник плёнчатый, окружён остающейся чашечкой и вместе с ней опадающий, редко околоплодник мясистый или твердеющий, открывающийся крышечкой. Для систематики Маревых большое значение имеет форма покрывающих их волосков, которые могут быть пузыревидными, членистыми, ветвистыми, звёздчатыми, двухконечными (мальпигиевыми) и в виде прозрачных чешуек.

Семейство делится на два подсемейства: Маревые (*Chenopodioideae*) и Солянковые (*Salsoloideae*).

Подсемейство Маревые (*Chenopodioideae*) отличается подковообразно согнутым зародышем и наличием в семени эндосперма. Наиболее крупными родами подсемейства являются род Лебеда (*Atriplex*), насчитывающий около 220 видов, и род Марь (*Chenopodium*), насчитывающий около 250 видов. Многие виды этих родов являются рудеральными растениями, такими, как Марь городская (*Chenopodium urbicum*, рис. 375,1-4). Это однолетнее растение 25-100 см высотой с треугольно-копьевидными, выемчатыми листьями, покрытыми снизу мучнистым налётом, образованным мелкими волосками, имеющими легко отламывающуюся конечную крупную клетку, заполненную пахучим клеточным соком. Цветки пятичленные, невзрачные, собраны клубочками, образуют общее метельчатое соцветие. Завязь верхняя, одногнёздная, с одной согнутой семяпочкой. Плод - орех, сдавленный с двух сторон. Для многих видов подсемейства свойственна гетерофлория и гетерокарпия, следствием которых является большая семенная продуктивность (до 10000 семян на одном растении) и разновременное прорастание семян (от 3 дней до нескольких лет).

Экономически важным представителем является род Свекла (*Beta*). Цветки Свеклы обыкновенной (*Beta vulgaris*, рис. 375,5-6) пятичленные, с полунижней завязью. Тычинки у основания срастаются и образуют железистый диск. Плоды с древеснеющим околоплодником, срастаются по 2-3 вследствие сближения цветков в клубочках, образуют характерные морщинистые соплодия.

Подавляющее большинство Маревых - обитатели аридных и засоленных территорий, живущие в условиях крайней сухости и чрезвычайного засоления почвы. Так Солерос европейский (*Salicornia europaea*, рис. 375,7-9) часто растёт в концентрированном соляном растворе по окраинам соляных озёр. Жизни в таких экстремальных условиях способствует высокое осмотическое давление в клетках тканей, а также строение тела. Солерос - ярко выраженный суккулент с мясистыми членистыми стеблями и редуцированными листьями. Анатомическое строение стебля этого вида, как и многих Маревых, отличается своеобразием: сосудисто-волокнистые пучки располагаются чередующимися кольцами, по типу однодольных растений. Благодаря этому происходит быстрое одревеснение и образование перидермы даже у однолетников. Строение цветка Солероса имеет

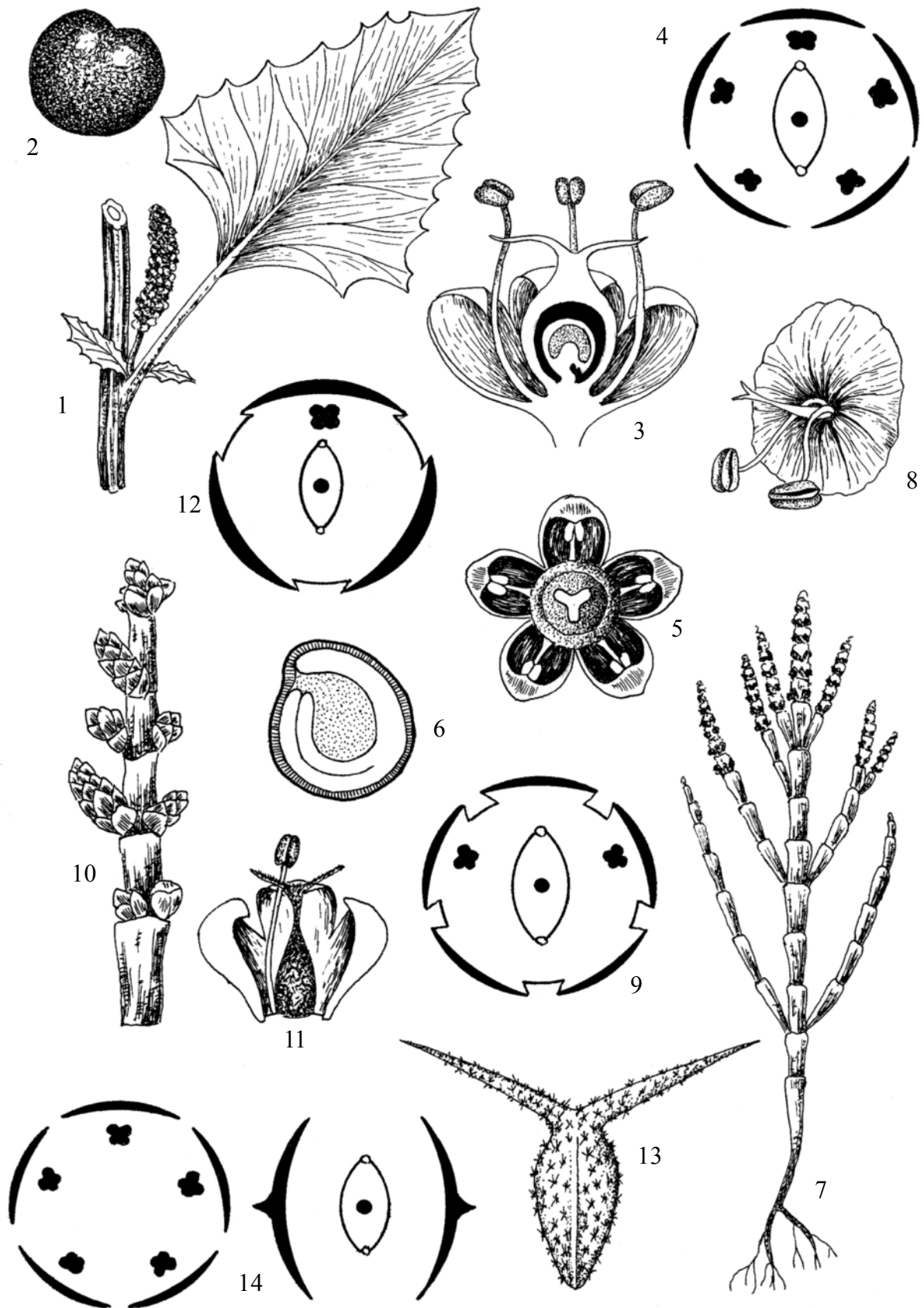


Рис. 375. *Chenopodium urbicum*: 1 - часть побега; 2 - плод; 3 - цветок в разрезе; 4 - диаграмма цветка. *Beta vulgaris*: 5 - цветок; 6 - плод в разрезе. *Salicornia europaea*: 7 - внешний вид; 8 - цветок; 9 - диаграмма цветка. *Halogeton strobilaceum*: 10 - часть побега; 11 - цветок в развёрнутом виде; 12 - диаграмма цветка. *Ceratocarpus arenarius*: 13 - плод; 14 - диаграммы мужского и женского цветков

свои особенности - листочки околоцветника срастаются, андроцей представлен двумя тычинками, три остальных редуцированы. Наиболее простой цветок в подсемействе имеет Сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*, рис. 375,10-12), у которого всего 3 листочка околоцветника, а андроцей представлен одной тычинкой. У этого вида листья редуцированы до бугорчатых чешуй.

У многих представителей при плодах образуются выросты, участвующие в распространении плодов. Так у Рогача песчаного (*Ceratocarpus arenarius*, рис. 375,13-14) формируются накалывающиеся плоды, шипы которых образованы сросшимися прицветниками. У этого вида цветки раздельнополые, причём у женских цветков околоцветник редуцирован и его функцию выполняют прицветники.

Подсемейство Солянковые (*Salsoloideae*) отличается спирально закрученным зародышем и отсутствием эндосперма. Функцию питательной ткани семени выполняет перисперм.

У распространённого в Северной Америке Саркобатуса червелистного (*Sarcobatus vermiculatus*, рис. 376) цветки раздельнополые, причём мужские имеют упрощённое строение. Они лишены околоцветника, состоят из тычинок, которые без особого порядка распределены в основании кроющих листьев, образующих плотное верхушечное колосовидное соцветие. Женские цветки одиночные, пазушные, со спайнолистным околоцветником, сросшимся с завязью и при плодах образующим складчатое крыло.

Род Солянка (*Salsola*) представлен типичными галофитами, имеющими травянистые, полукустарниковые и кустарниковые жизненные формы. Наиболее широко распространённым видом является Солянка русская, или Курай (*Salsola ruthenica*, рис. 377), обитающая в песчаных степях, на песках, как сорное на бахчах, залежах, в посевах. Это однолетнее растение, достигающее 100 см высоты, с нитевидно-линейными, полуцилиндрическими листьями. Цветки собраны по 1-3 в колосовидное соцветие. Околоцветник пятичленный, при плодах образует перепончатые крылья, из которых 3 хорошо развиты. Распространение семян по типу "перекати-поле": в конце вегетационного периода куст засыхает, его боковые ветви подгибаются внутрь, растение приобретает шаровидную форму. Стебель отламывается у корневой шейки, побег подхватывается ветром и переносится на большие расстояния, разбрасывая плоды.

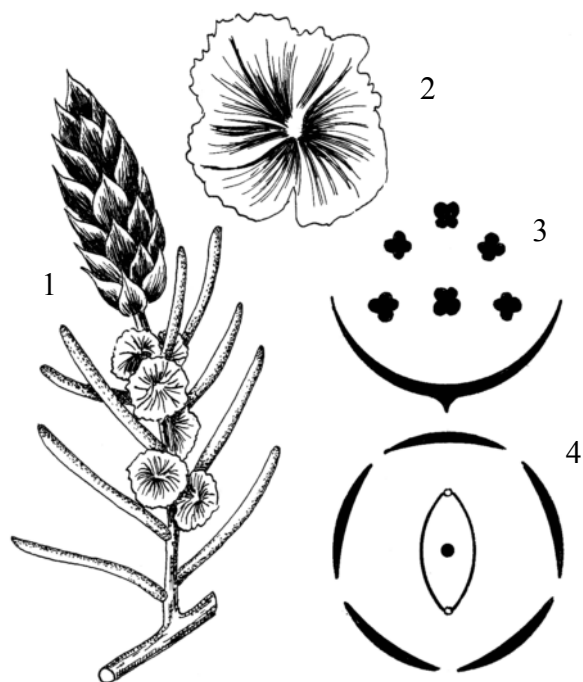


Рис. 376. *Sarcobatus vermiculatus*: 1 - часть побега с женскими и мужскими цветками; 2 - плод; 3-4 - диаграммы мужского и женского цветков

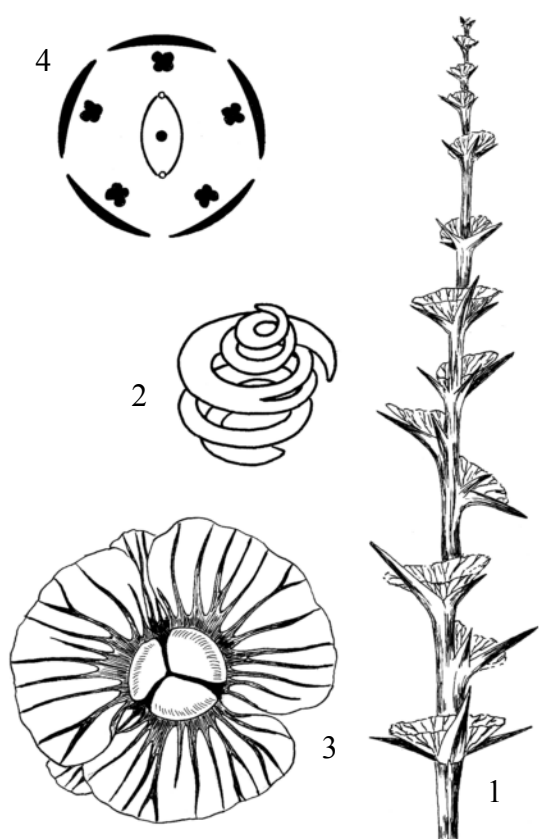


Рис. 377. *Salsola ruthenica*: 1 - часть побега с плодами; 2 - зародыш семени; 3 - плод; 4 - диаграмма цветка

Среди Солянковых большое количество видов представлено суккулентными кустарниками, лишёнными листьев, у которых функцию фотосинтеза выполняют стебли. Одним из таких видов является Анабазис безлистный (*Anabasis aphylla*, рис. 378), распространённый в Средней Азии и на востоке Кавказа. Цветки Анабазиса мелкие, обоеполые, невзрачные, сидят одиночно в пазухах прицветников, образуя густые колосовидные соцветия. Околоцветник простой, чашечковидный, из 5 свободных листочков. Тычинок 5, нити их срастаются в подпестичный диск, несущий лопасти, чередующиеся с тычинками. Пестик с верхней одногнёздной завязью и 2-3 короткими рыльцами. Плоды сочные, крылатые. Растение содержит алкалоид анабазин, являющийся сильным инсектицидом контактного действия (дуст), использование которого в быту ограничено из-за сильной токсичности.

Семейство Айзооновые (*Aizoaceae*)

насчитывает около 2500 (включая Мезембриантемовые - *Mesembryanthemaceae*) видов и представлено многолетними, реже однолетними травянистыми растениями и полукустарничками или кустарниками с атипичным поликамбиальным утолщением стебля. Представители семейства распространены главным образом в Юго-Западной и Южной Африке, более всего в Капской флористической области, а также в Австралии и Новой Зеландии. Листья простые, без прилистников, сидячие, суккулентные, очередные или супротивные, в последнем случае сросшиеся у основания. Цветки обоеполые, одиночные или в цимозных соцветиях. Околоцветник простой или двойной. Чашечка состоит из 2-8, чаще 5 более или менее сросшихся мясистых чашелистиков. Лепестков неопределённое количество, они являются видоизменёнными тычинками и располагаются в несколько (1-6) кругов, прирастают к трубке чашечки. Тычинки нитевидные, в количестве от 4-5 до 8-10, или в результате расщепления многочисленные (до 120), свободные или сросшиеся в основании в пучки. Часто в цветке присутствуют

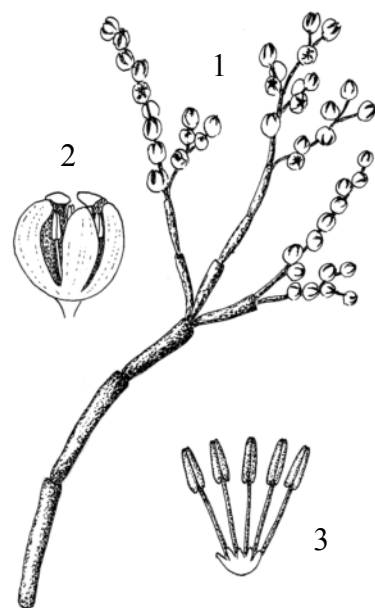


Рис. 378. *Anabasis aphylla*: 1 - часть побега; 2 - цветок; 3 - андроцей



стаминодии. Гинецей из 2-5 или более плодолистиков, синкарпный, реже переходный к паракарпному, со свободными столбиками. Завязь верхняя, средняя или нижняя, 2-23 гнездная. В каждом гнезде множество семязачатков, реже один. Цветки внешне напоминают соцветие представителей семейства Сложноцветные. Плод - коробочка, как у Бергерантуса стрелконосного (*Bergeranthus scapiger*, рис. 379), реже плоды дробные или не вскрывающиеся ягодообразные.

Айзооновые в большинстве своём являются листовыми суккулентами, мясистые листья которых покрыты восковым налётом, или опушены, или имеют сосочки, наполненные водой, отражающие свет. У крайне специализированных суккулентов стебель редуцируется, каждый побег несёт два листа, срастающиеся в конусовидное влагалище вокруг расположенной ниже поверхности субстрата верхушечной почки. Над поверхностью почвы выдаются лишь плоско-выпуклые верхушки листьев, напоминающие формой и окраской камни, как у видов рода Литопис (*Lithops sp.*, рис. 380). Ткань листа, расположенная под эпидермисом, не имеет хлоропластов и выполняет водозапасающую функцию. Хлорофиллоносные клетки располагаются в глубине листа в виде ассимиляционных полей, куда лучи солнца поступают уже ослабленными, их сила также уменьшается за счёт образования в клетках эпидермиса листа кристаллов оксалата кальция.

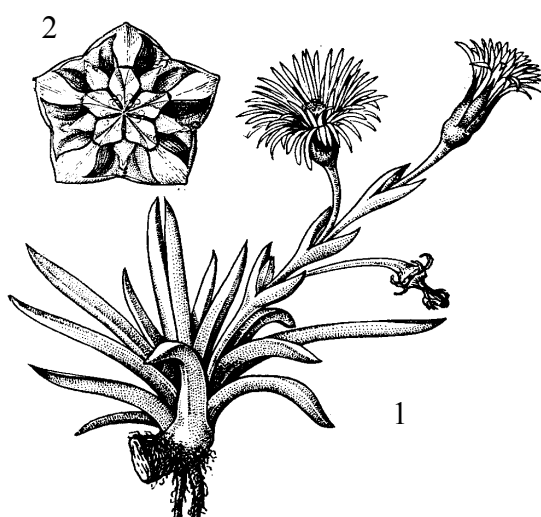


Рис. 379. *Bergeranthus scapiger*: 1 - внешний вид; 2 - раскрытый плод

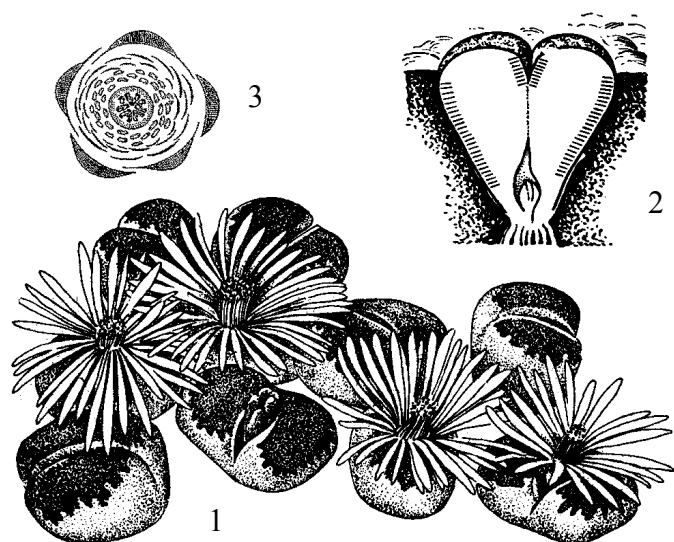


Рис. 380. *Lithops sp.*: 1 - внешний вид; 2 - растение в продольном разрезе; 3 - диаграмма цветка

Виды рода Фаукария (*Faucaria*) представлены многолетними травянистыми растениями с очень коротким стеблем, со временем кустящимся, и плотно расположенными двумя-тремя парами сросшихся в основании супротивных листьев. Листья яйцевидно-ромбические, до 5 см длины, трёхгранные на конце, с хрящевыми зубчиками по краям. Цветки крупные, 3-8 см в диаметре, обычно жёлтые, появляются между листьями верхней пары. Род насчитывает 36 видов, распространённых в

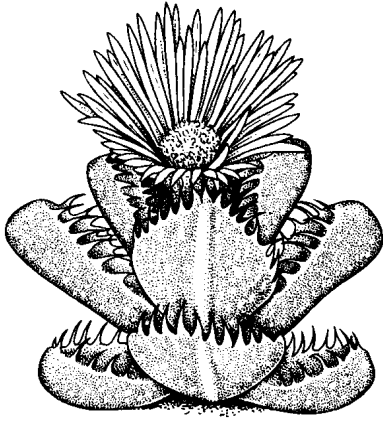


Рис. 381. *Faucaria tigrina*

Южной Африке. Одним из распространённых в культуре видов является Фаукария тигриная (*Faucaria tigrina*, рис. 381).

Кустарничками представлены виды рода Триходиадема (*Trichodiadema*), достигающими в высоту от 4 до 30 см. Стебли часто повисающие, корни клубневидно утолщённые. Листья сочные, супротивные, сросшиеся у основания, цилиндрические, густо покрыты сосочками. На концах листьев находится пучок коротких волосковидных щетинок, напоминающих ареолу кактусов (псевдоареола). В природных условиях на щетинках собирается роса, блестящая в лучах солнца (отсюда и название, которое переводится как "диадема на волосках"). Наиболее длинные щетинки развиваются у Триходиадемы густой (*Trichodiadema densum*, рис. 382).

Семейство Кактусовые (*Cactaceae*) насчитывает около 2500 видов, распространённых в Южной, Центральной и южной части Северной Америки, отчасти в Африке. Количество родов в разных системах семейства колеблется от 50 до 220. Это высокоспециализированные стеблевые суккуленты с редуцированными листьями. Стебли многолетние, сочные, зелёные, покрыты колючками или волосками. Размеры и форма стеблей весьма разнообразны - от гигантских колонновидных растений, достигающих в высоту 10-12 м, до небольших, шаровидных, 2-5 сантиметровых растений. Листья имеются лишь у представителей нескольких родов. У большинства же видов листья закладываются в виде мелких бугорков, где идёт интенсивное деление и разрастание основания листа, а пластинка не развивается. Разросшиеся основания листа выступают на стебле в виде сосочков, или сливаются и образуют рёбра. В стебле сильно развита первичная кора и сердцевина, состоящие из тонкостенных клеток, служащие основной водозапасающей тканью. Вода расходуется медленно, так как клеточный сок наряду с органическими кислотами и сахарами содержит слизистые вещества, обладающие водоудерживающими свойствами. Испарение воды значительно сокращается благодаря наличию рёбер, равномерно распределяющих свет и тень, а также сильному утолщению клеток эпидермиса, часто покрытых воском.

Характерным признаком семейства является наличие на стебле ареол - видоизменённых почек, которые остаются жизнедеятельными в течение



Рис. 382. *Trichodiadema densum*

всей жизни растения и где развиваются колючки и волоски. Колючки являются видоизменёнными почечными чешуями, то есть имеют листовое происхождение. Они отличаются большим разнообразием формы и размеров (от 1-2 мм до 25 см). Одной из важнейших функций колючек является способность конденсировать пары воды из воздуха. Кроме того, они выполняют защитную функцию, предохраняя растения от поедания животными.

Цветки одиночные, реже собраны в кистевидные соцветия, почти всегда сидячие, обоеполые, актиноморфные, реже зигоморфные, у большинства видов имеет хорошо развитую голую, или покрытую колючками цветочную трубку.

Доли околоцветника многочисленные, расположены спирально, наружные зелёные чашелистики постепенно переходят во внутренние окрашенные лепестки. Тычинки многочисленные, от нескольких сот до 2-3 тысяч. Гинецей из трёх-многих плодолистиков, паракарпный, с более или менее сросшимися столбиками. Завязь нижняя, реже средняя или верхняя. Плоды ягодообразные, часто снабжены ареолами, у многих видов съедобные.

Семейство делится на три подсемейства: Перескиевые (*Pereskioideae*), Опунциевые (*Opuntioideae*) и Цереусовые (*Cereoideae*).

Подсемейство Перескиевые (*Pereskioideae*) отличается одревесневающими несуккулентными стеблями и нормально развитыми листьями. Цветки располагаются в кистевидных соцветиях, реже одиночные, на цветоножке, со средней или нижней завязью, красные, белые, розовые или оранжевые. Наиболее распространены виды рода Переския (*Pereskia grandiflora*, рис. 383), являющиеся небольшими деревьями, кустарниками, кустарничками или одревесневающими лианами, встречающимися в тропических областях Мексики и Южной Америки, в саваннах и колючих кустарниковых зарослях.

К подсемейству Опунциевые (*Opuntioideae*) относятся кустарники или кустарнички, часто подушковидной формы, с сочными шаровидными, цилиндрическими, чаще плоскими стеблями. Листья мелкие, сочные, шиловидные, рано опадающие. Цветки одиночные, сидячие, жёлтые или оранжевые, реже белые. Завязь нижняя. Отличительной особенностью является наличие в ареолах особых колючек - глохидий, имеющих микроскопические крючковидные выросты и легко обламывающиеся. Самым крупным родом является Опунция (*Opuntia tuna*, рис. 384). Представители подсемейства распространены широко по всей Америке от 56° южной широты до 54° северной.

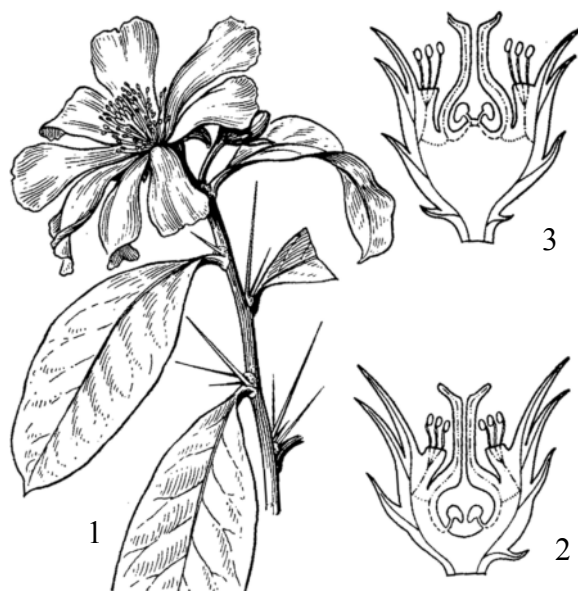


Рис. 383. *Pereskia grandiflora*: 1 - цветущий побег с листьями; 2 - цветок в разрезе; 3 - цветок с верхней завязью Перескии шиповатой

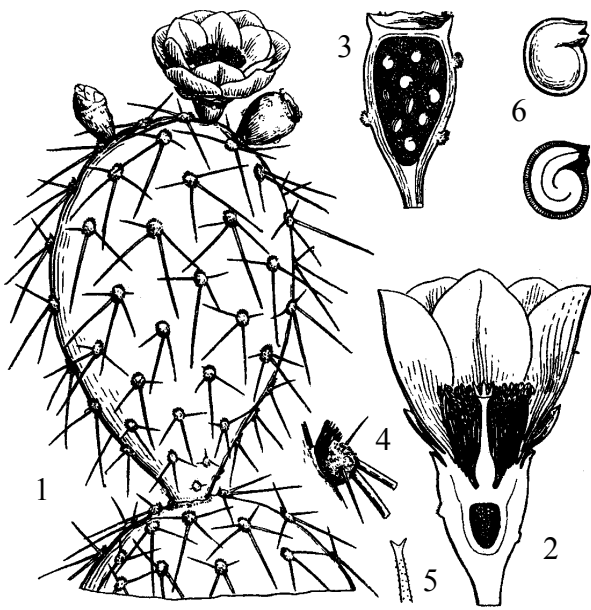


Рис. 384. *Opuntia tuna*: 1 - цветущий побег; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод в разрезе; 4 - ареола; 5 - глохидия; 6 - семя

К подсемейству Цереусовые (*Cereoideae*) относятся древовидные, кустарниковые и травянистые формы. Некоторые виды растут как эпифиты или лианы во влажных тропических лесах. Характерно отсутствие листьев и глохидий. Цветки одиночные, сидячие, с нижней завязью. Распространено подсемейство в Северной и Южной Америке в пределах от 52° северной широты до 46° южной широты.

Типичным родом подсемейства является род Цереус (*Cereus*), насчитывающий более 40 видов, распространённых в основном в Южной Америке. Стебли большинства видов колонновидные, прямостоячие, иногда

сильно разветвлённые, как у Цереуса гигантского (*Cereus giganteus*, рис. 385, 1-2). Некоторые виды растут в виде кустарников или стелются по земле. Есть и эпифитные виды, такие, как Цереус плетевидный (*Cereus flagelliformis*, рис. 385, 3-6). Стебли у всех цереусов ребристые, вдоль рёбер располагаются сероволочные ареолы. Цветки одиночные, трубчатые, разной длины и окраски. Плоды многих видов съедобные.

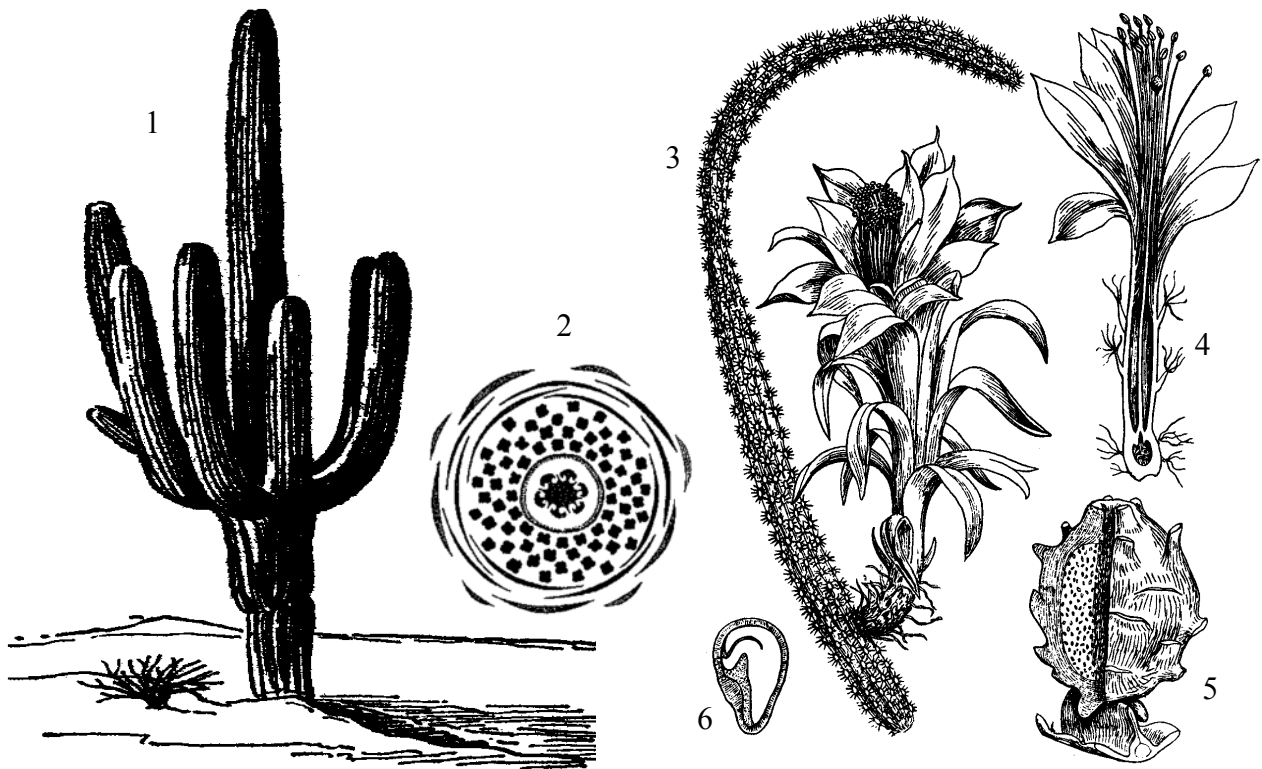


Рис. 385. *Cereus giganteus*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка. *Cereus flagelliformis*: 3 - часть побега с цветком; 4 - цветок в разрезе; 5 - плод; 6 - семя в разрезе

У видов некоторых родов цветки возникают на специализированном органе - цефалии, представляющим собой плотное войлочное образование на вершине стебля. Он появляется в генеративную фазу развития растения и формируется за счёт особого деления точки роста, когда вместо рёбер образуются многочисленные сосочки с ареолами, густо покрытыми волосками и щетинками, как у Мелокактуса обыкновенного (*Melocactus communis*, рис. 386).

Виды рода Рипсалис (*Rhipsalis*, рис. 387) распространены в лесах Восточной Бразилии, где насчитывают свыше 60 видов. Это эпифитные растения с сильно ветвящимися стеблями и воздушными корнями, поглощающими атмосферную влагу. Стебли цилиндрические или гранёные, ареолы мелкие, едва заметные. Цветки одиночные, мелкие. Плод ягодообразный.

Особую группу образуют виды, у которых основания листьев сильно разрастаются и образуют бугорки - мамиллы (сосочки), иногда достаточно крупные. Они располагаются спирально, на верхушке расположены ареолы. Такие структуры формируются у видов родов Маммиллярия (*Mammillaria*) и Пародия (*Parodia*, рис. 388,1). Наиболее крупные мамиллы формируются у Лехтенбергии (*Leuchtenbergia principis*, рис. 388,2), выполняющие функцию суккулентной листовой пластинки.

Семейство Гвоздичные (*Caryophyllaceae*) насчитывает около 80 родов и 2000 видов, распространённых по всему земному шару и в самых различных местообитаниях, часто встречаются в экстремальных условиях. Так в Гималаях, на высоте 6000 м над уровнем моря, значительно выше всех других цветковых растений, встречается Звездчатка стелющаяся (*Stellaria decumbens*), а на Джомолунгме, на высоте 6218 м обнаружена Песчанка моховидная (*Arenaria musciformis*). В Антарктиде, где высших растений практически нет, растёт один вид этого семейства - Колобантус Кито (*Colobanthus quitensis*), а в северных широтах дальше всех встречается

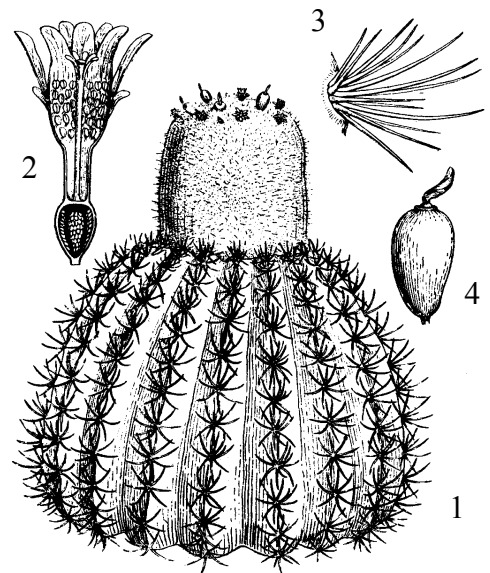


Рис. 386. *Melocactus communis*: 1 - внешний вид растения с цефалием; 2 - цветок в разрезе; 3 - ареола; 4 - плод

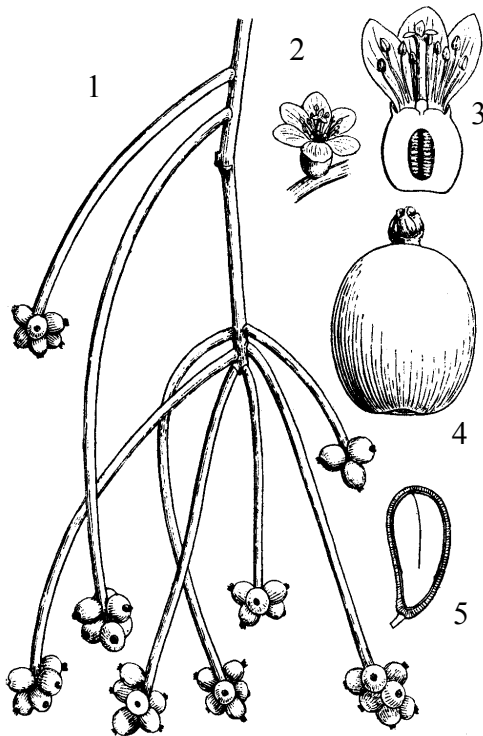


Рис. 387. *Rhipsalis cassitha*: 1 - часть побега с плодами; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод; 5 - семя

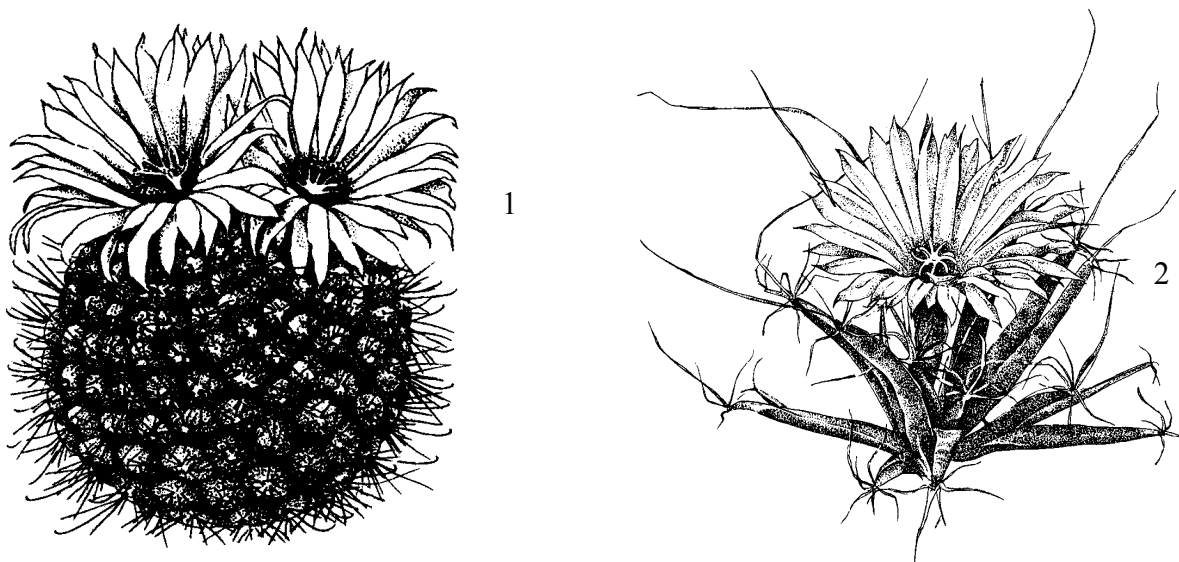


Рис. 388. *Parodia microsperma* (1) и *Leuchtenbergia principis* (2)

Ясколка альпийская (*Cerastium alpinum*), растущая на северном берегу Гренландии (83°с.ш.). Обитают Гвоздичные и в засушливых районах, в степях, полупустынях и пустынях. Наибольшее количество видов сосредоточено в Средиземноморье и в Средней Азии. Семейство представлено травянистыми растениями с супротивными, цельными листьями, снабжёнными прилистниками или без них. Цветки собраны в дихазиальные соцветия, редко одиночные, актиноморфные, у большинства представителей пятичленные.



Рис. 389. *Paronychia cephalotes*: 1 - диаграмма цветка; 2 - плод с прицветниками

Андроцей состоит из 5-10 тычинок, в большинстве случаев обдиплостемонный (наружный круг тычинок расположен против лепестков), что является особенностью семейства. Гинецей лизикарпный, образован 2-5 плодолистиками.

Плоды - коробочки, орехи, редко ягоды. По строению цветка семейство делится на 3 подсемейства: Приноготковые (*Paronychioideae*), Мокричные (*Alsinoideae*) и Смолёвковые (*Silenoideae*).

Подсемейство Приноготковые (*Paronychioideae*) характеризуется наличием прилистников и простым чашечковидным околоцветником. Наиболее просто устроен цветок у Паронихии головчатой (*Paronychia cephalotes*, рис. 389). Он состоит из 5 чашелистиков, 5 тычинок и двучленного гинецея с одиночной базальной семяпочкой. По созревании плодов (орехов) чашечка разрастается и полностью закрывает орех. Плёнчатые прицветники остаются при

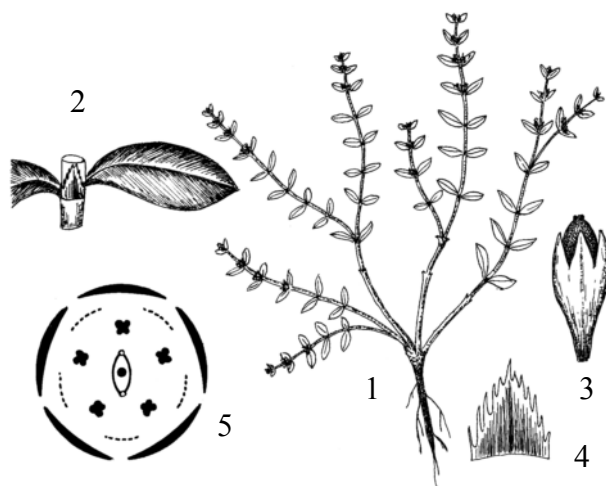


Рис. 390. *Herniaria glabra*: 1 - внешний вид; 2 - узел; 3 - плод; 4 - прилистник; 5 - диаграмма цветка

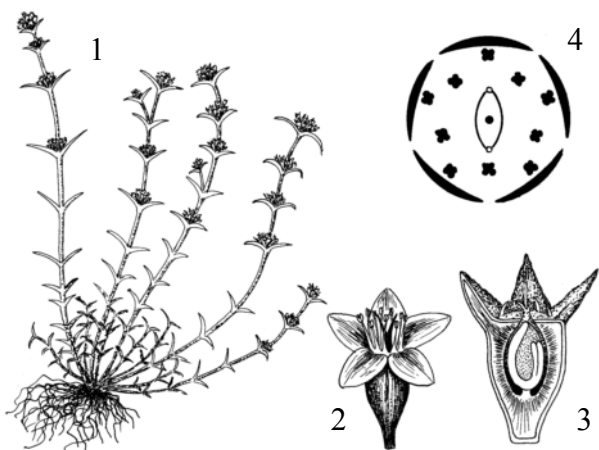


Рис. 391. *Scleranthus annuus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - плод в разрезе; 4 - диаграмма цветка

листиками. Дивала однолетняя (*Scleranthus annuus*, рис. 391) - широко распространённый сорняк с узкими, шиловидными листьями и мелкими цветками, собранными в плотные соцветия. Чашелистики и тычинки прикрепляются к глубоко



Рис. 392. *Stellaria media*: 1 - диаграмма цветка; 2 - цветок

вогнутому цветоложу, которое после созревания плода твердеет и плотно его охватывает. Чашелистики остаются при плодах. Многими систематиками этот род относится к подсемейству Мокричных из-за отсутствия прилистников, но строение цветка (простой околоцветник, одногнёздная завязь с базальной семяпочкой и плода (орех) говорит о принадлежности его к подсемейству Приноготковых.

Подсемейство Мокричные (*Alsinoideae*) характеризуется отсутствием прилистников, раздельнолистной чашечкой, двойным околоцветником и лепестками без ноготков.

Наиболее простой цветок в подсемействе имеет Звездчатка средняя, или Мокрица (*Stellaria media*, рис. 392), часто встречающаяся на рыхлых и влажных почвах как сорняк. Это растение цветёт в течение всего вегетационного периода и даёт в год 2 поколения. Цветок четырёхкруговой, чашелистиков и лепестков по 5. Лепестки белые, двураздельные. Тычинок 5, завязь образована 3 плодолистиками. Плод - коробочка, раскрывающаяся почти до основания шестью створками.

плодах и обеспечивают их распространение при помощи ветра.

У широко распространённого сорняка Грыжника гладкого (*Herniaria glabra*, рис. 390) цветки собраны в плотные клубочки и имеют щетинковидные лепестки, но и они чаще отсутствуют. Плод - орех, опадающий вместе с чашечкой.

Род Дивала (*Scleranthus*) имеет цветок, состоящий из 5 чашелистиков, 10 тычинок и пестика, образованного двумя плодо-



Рис. 393. *Spargula vulgaris*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка



Рис. 394. *Sagina procumbens*:  
д и а г р а м м а  
ц в е т к а

Пятикратной цветок имеет Торица обыкновенная (*Spergula vulgaris*, рис. 393). Это космополитный сорняк с тонкими ветвистыми стеблями, нитевидными листьями, расположенными в ложных мутовках и снабжённых при основании плёнчатыми прилистниками. Цветки располагаются на длинных цветоножках и при оцветании отклоняются вниз. Околоцветник двойной, лепестки белые, цельные. Тычинок 10. Завязь образована 5 плодолистиками. Плод - коробочка, вскрывающаяся зубчиками. Одно растение образует от 3000 до 10000 семян, имеющих разные сроки прорастания.

В подсемействе встречаются представители с четырёхчленным околоцветником. Так у Мшанки лежачей (*Sagina procumbens*, рис. 394) цветок имеет 4 чашелистика, 4 лепестка, 4 тычинки и пестик, состоящий из 4 плодолистиков. У этого вида наряду с обычными цветками встречаются и клейстогамные.

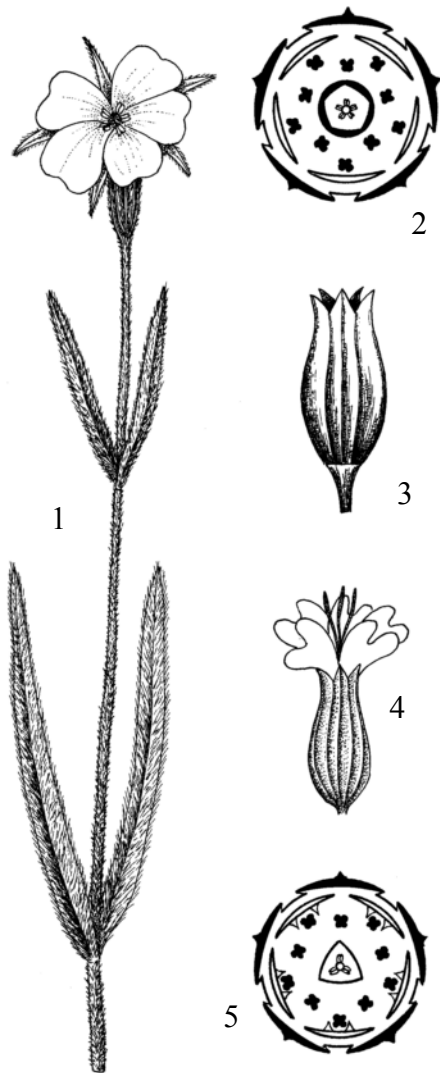


Рис. 395. *Agrostemma githago*: 1 - верхняя часть растения; 2 - диаграмма цветка; 3 - плод. *Silene dichotoma*: 4 - цветок; 5 - диаграмма цветка

Подсемейство Смолёвковые (*Silenoideae*) характеризуется отсутствием прилистников и сростнолистной чашечкой. Лепестки обычно с ноготком. У некоторых видов в месте перехода ноготка в отгиб образуются выросты, называемые привенчиком, как у Горлицы кукушкина (*Cocciganthe flos-cuculi*, рис. 396,3-4). У многих видов цветоножка выше места прикрепления чашелистиков удлиняется, образуя андрогинофор, к которому прикрепляются другие части цветка значительно выше дна чашечки. Андроцей у представителей подсемейства представлен 10 тычинками, гинецей - 2-5 плодолистиками. Куколь обыкновенный (*Agrostemma githago*, рис. 395,1-3) имеет одиночные цветки с крупными, розовыми, цельными лепестками. Завязь образована 5 плодолистиками. Это растение является сорняком культурных злаков. Ранее широко распространённый в Средиземноморье, этот вид проник до Австралии и Капской области. Его семена содержат ядовитый гликозид гитагин, действующий на сердце и нервную систему и разрушающий красные кровяные тельца. Примесь семян в муке в количестве 0,5% опасна для здоровья.

Род Смолёвка (*Silene*) отличается трёхчленным гинецеем и трёхгнездной у основания завязью. У



Смолёвки вильчатой (*Silene dichotoma*, рис. 395,4-5), как и у многих видов этого рода, стебель под соцветием выделяет клейкое вещество, препятствующее проникновению в цветок мелких ползающих насекомых. Эти виды опыляются бабочками, откладывающими яйца у основания завязи. Лепестки с привенчиком.

Некоторые виды подсемейства - двудомные растения, как, например, широко распространённый сорняк Дрёма белая (*Melandrium album*, рис. 396,5). Мужские цветки имеют узкую чашечку, женские - широкую, которая при плодах становится вздутой. Лепестки белые, с двураздельным отгибом и привенчиком.

Наиболее известным родом является род Гвоздика (*Dianthus*), насчитывающий более 300 видов, многие из которых являются культивируемыми декоративными растениями. У культурных гвоздик часто встречается махровый венчик, образуемый расщеплением тычинок и превращением их в лепестки. Лепестки на концах обычно зубчатые или рассечённые на узколинейные дольки, как у Гвоздики пышной (*Dianthus superbis*, рис. 396,1-2).

Многие виды семейства содержат сапонины - вещества, которые при взбалтывании с водой дают обильную пену, не содержащую щёлочи в отличие от мыльной. Одним из таких видов является Мыльнянка аптечная (*Saponaria officinalis*), известная под названием "мыльного корня". Диаграмма цветка этого вида совпадает с диаграммой цветка Гвоздики.

Порядок *Caryophyllales* объединяет самые различные таксоны, общей особенностью которых является наличие у всех семейств согнутых (кампилотропных) семязпочек и большей частью почковидных семян с согнутым или спиральным зародышем, окружённым у большинства представителей периспермом. Иногда перисперм отсутствует, а у Гвоздики зародыш прямой. Наиболее развитый цветок имеет семейство *Caryophyllaceae*, формула которого  $Ca_{(5)} Co_5 A_{5+5} G_{(2)}$ , но наряду с этим самые примитивные представители порядка имеют более просто устроенный цветок с формулой  $P_5 A_5 G_{(2)}$ , аналогичной формуле предыдущих порядков *Urticales* и *Polygonales*. Среди *Caryophyllales* эта формула встречается у большинства семейств. В цветках некоторых *Caryophyllales* наблюдается явление увеличения количества органов путём расщепления, особенно часто увеличивается количество тычинок. Это особенно проявляется в семействе Айзооновые (*Aizoaceae*), где не только наблюдается значительное увеличение количества тычинок вследствие расщепления 10

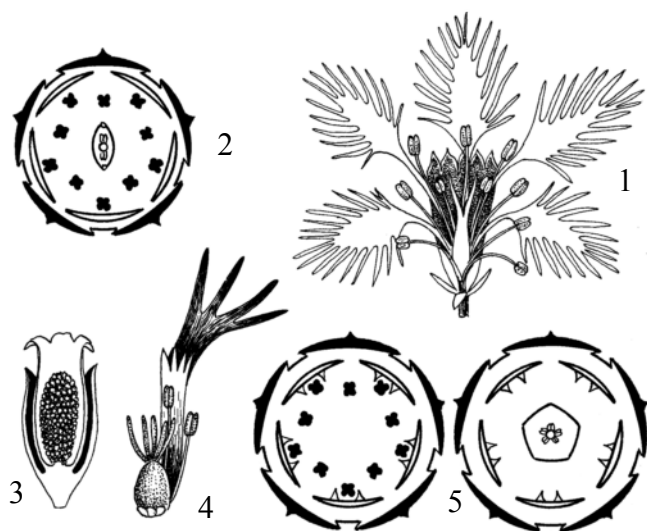


Рис. 396. *Dianthus superbis*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка. *Coccyanthe flos-cuculi*: 3 - лепесток венчика с привенчиком и пестиком; 4 - плод в разрезе. *Melandrium album*: 5 - диаграммы мужского и женского цветков

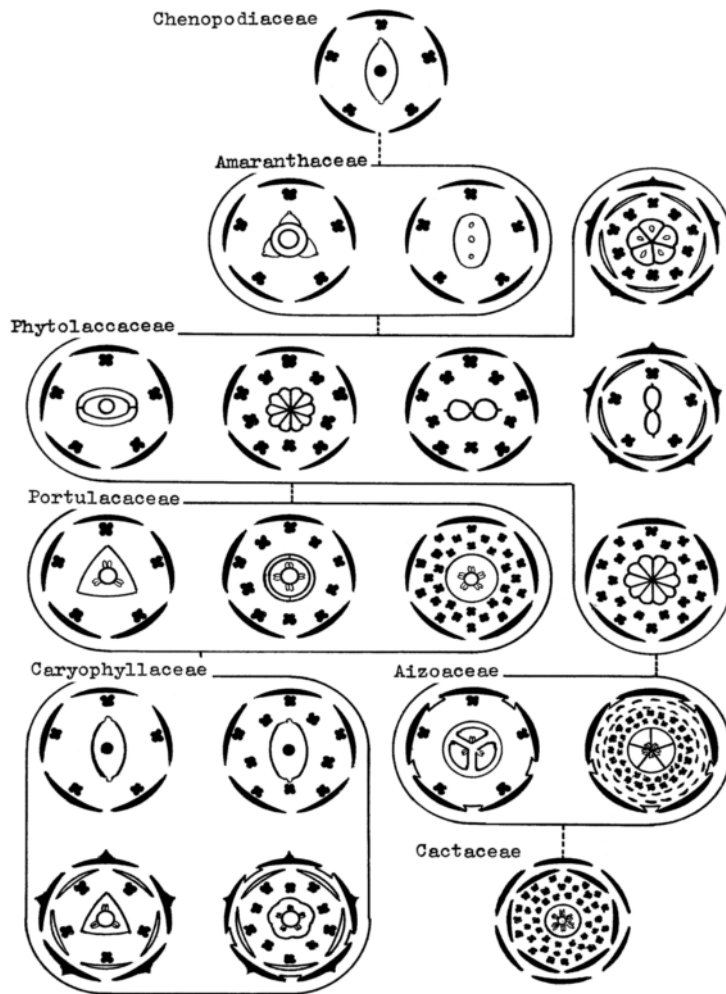


Рис. 397. Схема филогенетических отношений основных семейств порядка *Caryophyllales*

первоначально заложенных, но и образование дополнительного венчика путём расщепления наружных тычинок на 2 части - плодущую внутреннюю (собственно тычинку) и бесплодную, лепестковидную наружную. Несмотря на большое разнообразие в строении цветков, все таксоны порядка связаны между собой переходными типами, что можно видеть из предложенной Н.И.Кузнецовым схемы филогенетических связей основных семейств порядка *Caryophyllales* (рис. 397). Диаграммы цветков этих семейств можно выводить одну из другой, поскольку они связаны постепенными переходами. Из схемы видно, что по строению цветка границы между отдельными семействами, особенно между примитивными представителями, трудно провести. Много сходного между семействами и в строении вегетативных органов. Анатомические особенности строения стеблей некоторых семейств отличаются от всех двудольных. Так у представителей семейств Маревые (*Chenopodiaceae*), Амарантовые (*Amaranthaceae*), Никтагиновые (*Nyctaginaceae*) и др. древесина корней и стеблей образуется по типу однодольных: первоначально заложенный в сосудисто-волоконных пучках камбий прекращает свою деятельность, а в основной ткани закладывается вторичное камбиальное кольцо, образующее элементы ксилемы и флоэмы.

В филогенетическом отношении порядок *Caryophyllales* близок к порядку *Urticales*, в нём происходит постепенное усложнение цветка от однопокровного

ветроопыляемого к двупокровному пятикруговому цветку, опыляемому насекомыми.

### Порядок Плюмбагоцветные - *Plumbaginales*

Многолетние или редко однолетние травянистые растения, полукустарники или кустарнички, иногда лианы с простыми очередными листьями без прилистников. Цветки собраны в цимозные головчатые или метельчатые соцветия или кисти, обоеполые, актиноморфные, пятичленные, с двойным околоцветником и 1-2 прицветными чешуями. Чашечка сростнолистная, обычно остающаяся при плодах. Лепестки венчика сростаются у основания, реже венчик сростнолепестный. Тычинок 5, противостоящих лепесткам и более или менее сростающихся с лепестками венчика. Гинецей лизикарпный, пятичленный. Завязь верхняя, с одним базальным семязачатком на длинной нитевидной семяножке. Плоды сухие, опадают вместе с чашечкой, вскрываются разными способами.

Порядок включает одно семейство Плюмбаговые (*Plumbaginaceae*), насчитывающее более 20 родов и 600 видов, распространённых повсеместно, особенно в засушливых и засоленных местообитаниях. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка. Наибольшее число видов встречается в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях.

У многих видов семейства листья собраны в прикорневую розетку, а стебли превращены в безлистные цветоносы. Такие виды обычно являются обитателями степей и пустынь. Ко времени созревания плодов ветви соцветия отгибаются вниз и всё соцветие превращается в рыхлое шаровидное образование. Цветонос у основания легко отламывается и соцветие переносится ветром по типу "перекаги-поля", что способствует распространению семян, как у Гониолимона Бессера (*Goniolimon besserianum*, рис. 398).

В семействе развито явление гетероморфизма цветка, выражающееся в разном строении рылец (и, соответственно - пыльцевых зёрен). У Кермека обыкновенного (*Limonium vulgare*, рис. 399) у разных особей развиваются пыльцевые зёрна с разной поверхностью экзины - с крупносетчатой (форма А) и мелкосетчатой (форма В). То же наблюдается и в отношении рылец: у одних особей они с мелкососочковой структурой, у других - с крупнососочковой.

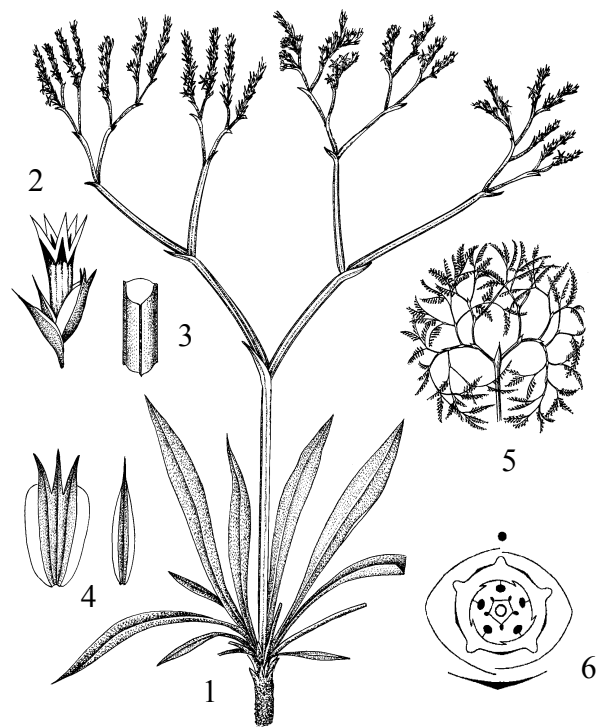


Рис. 398. *Goniolimon besserianum*: 1 - внешний вид; 2 - чашечка; 3 - фрагмент стебля; 4 - прицветники; 5 - соцветие во время созревания плодов; 6 - диаграмма цветка

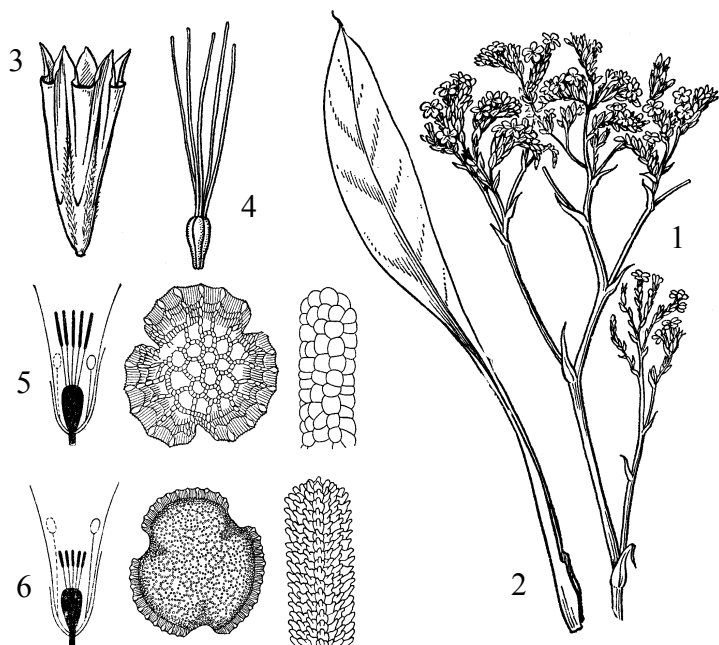


Рис. 399. *Limonium vulgare*: 1 - часть соцветия; 2 - лист; 3 - чашечка; 4 - гинецей; 5 - схема цветка с длинными столбиками, его пыльцевое зерно (форма А) и рыльце; 6 - схема цветка с короткими столбиками, его пыльцевое зерно (форма В) и рыльце

Также наблюдается разница в длине столбиков и тычиночных нитей - у одних столбики длинные, рыльца с крупнозернистой поверхностью, тычинки равны по длине столбикам или короче, а развивающаяся в них пыльца относится к форме А; у других столбики короткие, рыльца с мелкососочковой поверхностью, а пыльцевые зёрна относятся к форме В. При опылении развитие пыльцевой трубки возможно, если пыльцевые зёрна формы А с крупносетчатой поверхностью попадают на мелкососочковое рыльце, а пыльцевые зёрна формы В - на рыльца с крупнозернистой поверхностью. При других комбинация

пыльцевые зёрна или не прорастают, или пыльцевые трубки не могут проникнуть сквозь рыльца. Самоопылению препятствует также гетеростилия.

Наиболее крупным родом является Акантолимон (*Acantholimon*, рис. 400), насчитывающий около 250 видов, распространённых главным образом в Передней и Средней Азии. Они являются ксерофитами, растущими в виде колючих подушек. У большинства видов имеется два типа листьев: более мезофильные, весенние, рано отмирающие и опадающие, и более жёсткие, ксерофильные, летние, которые осенью тоже отмирают, но остаются на стебле и участвуют в создании и поддержании подушковидной формы растения. Такой диморфизм листьев связан с



Рис. 400. Разные виды рода *Acantholimon*

резкой сезонностью в выпадении осадков, когда влажный и прохладный зимне-весенний период сменяется сухим и жарким летне-осенним.

### Порядок Первоцветные - *Primulales*

Деревья, кустарники и травы с очередными, реже супротивными или мутовчатыми простыми и цельными листьями без прилистников. Цветки собраны в различного рода соцветия, реже одиночные, обоеполые, реже однополые, обычно актиноморфные, пятичленные. Чашелистики свободные или сросшиеся, венчик сростнолепестный, реже свободнолепестный или отсутствует. Тычинки в одинаковом числе с лепестками, супротивные им, большей частью прикреплены к трубке венчика, реже свободные. У некоторых видов кроме внутреннего круга имеется внешний круг чешуевидных стаминодиев, супротивных чашелистикам.

Гинецей лизикарпный, с простым или лопастным столбиком, часто с головчатым рыльцем. Завязь верхняя, реже средняя или нижняя. Плоды - ягоды, костянки или коробочки, семена с обильным эндоспермом.

Порядок включает 4 семейства, из которых самым крупным является Первоцветные (*Primulaceae*), насчитывающее около 30 родов и 1000 видов, распространённых по всему земному шару, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария. Это преимущественно многолетние корневищные травы, часто с розеткой листьев и безлистным стеблем-стрелкой, обычно наземные, редко водные.

Виды рода Цикламен (*Cyclamen*) имеют многолетний клубень гипокотильного происхождения, достигающий 10 см в диаметре и несущий розетку листьев и цветоносы с одиночными цветками. Обычно это ранневесенние эфемероиды, венчик которых имеет отогнутые вверх лепестки. После цветения цветоножки при плодах спирально закручиваются и увлекают коробочки к земле. Выпадающие из них крупные клейкие семена распространяются муравьями. Цикламен абхазский (*Cyclamen abchasicum*, рис. 401), растущий в высокогорьях Западного Кавказа, является осенним эфемероидом, цветущим в августе-сентябре. В



Рис. 401. *Cyclamen abchasicum*



Рис. 402. *Anagallis arvensis*: 1 - внешний вид; 2 - плод



Рис. 403. *Samolus valerandi*

горшечной культуре широко распространён Цикламен персидский (*Cyclamen persicum*), имеющий разную окраску крупного венчика - розовую, тёмно-красную, белую и др.

Среди представителей семейства есть небольшое число видов, являющихся однолетними травами. Это Очный цвет (*Anagallis arvensis*, рис. 402), встречающийся как сорняк в посевах и на огородах.

Есть виды, связанные с водными местообитаниями. Среди них представители рода Самолус (*Samolus*), населяющих приморские страны Южного полушария и Северную Америку. Космополитным видом является Самолус Валеранда (*Samolus valerandi*, рис. 403), распространённая в Северном полушарии, приуроченная к берегам рек, озёр, прудов. Мелкие цветки этого вида собраны в рыхлую кисть. В цветке 5 тычинок и 5 стаминодий. Цветоножки выше середины коленчато-изогнуты, с мелким, заострённым прицветничком в месте изгиба. Плод - шаровидная коробочка с мелкими (до 0,4 мм) семенами. Это самоопыляющееся растение. Тычинки в цветке находятся на уровне рыльца, расставлены в стороны. По созревании пыльцы они загибаются в сторону

пестика и прикасаются к рыльцу, отлагая на него пыльцу. Завязь, в отличие от других представителей семейства, полунижняя, сростается с чашечкой, поэтому, когда образуется плод, он плотно окружен чашечкой с 5 зубцами в верхней части. Семена по созревании падают в ил или на сырую землю и прилипают вместе с грязью к ногам птиц - куликов, трясогузок, цапель и др., которые распространяют семена на другие водоёмы.

Род Первоцвет (*Primula*) насчитывает более 500 видов, распространённых по всему земному шару, но преимущественно в умеренных зонах и в альпийском поясе гор. Это многолетники с коротким корневищем и прикорневой розеткой листьев, цветки одиночные, находящиеся в пазухах листьев, или в зонтиковидном соцветии на верхушке безлистной стрелки, как у Первоцвета приятного (*Primula amoena*, рис. 404) Венчик у этого вида до 2-2,5 см в диаметре, розово-пурпурный, трубка венчика в 1,5 раза превышает

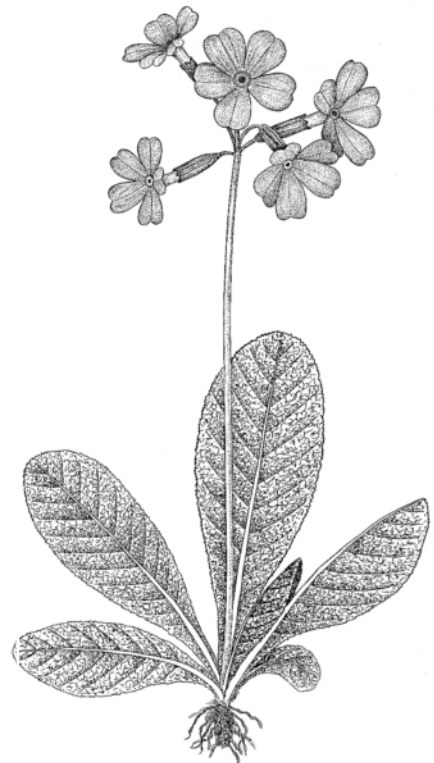


Рис. 404. *Primula amoena*

длину чашечки. Лепестки обратосердцевидные, с неглубокой выемкой на вершине. Плод - коробочка, едва выступающая из чашечки.

Многие виды этого рода имеют приспособления для эффективного перекрёстного опыления. У них образуется два типа цветков: на одних растениях - длинностолбиковые, на других - короткостолбиковые (это явление получило название гетеростилии). У длинностолбиковых цветков в зеве венчика на уровне отгиба или чуть выше расположено рыльце, тычинки прикреплены к средней части трубки венчика, в то время как у короткостолбиковой формы наоборот - в зеве венчика

видны тычинки, прикреплённые к верхней части трубки, а рыльце находится на том же уровне, что и тычинки у первой формы (рис. 405). Когда насекомое-опылитель (шмель) погружает свой хоботок внутрь трубки венчика длинностолбикового цветка, пыльца на его хоботке оказывается на таком же уровне, на котором расположено рыльце короткостолбикового цветка, и наоборот. Явление гетеростилии сопровождается и другими признаками: у длинностолбиковых цветков пыльца мельче, а рыльца имеют крупные папиллы. У короткостолбиковых она крупнее, а папиллы мельче. Таким образом, пыльца короткостолбиковых цветков эффективнее принимается рыльцами длинностолбиковых, и наоборот.



Рис. 406. *Lysimachia nummularia*

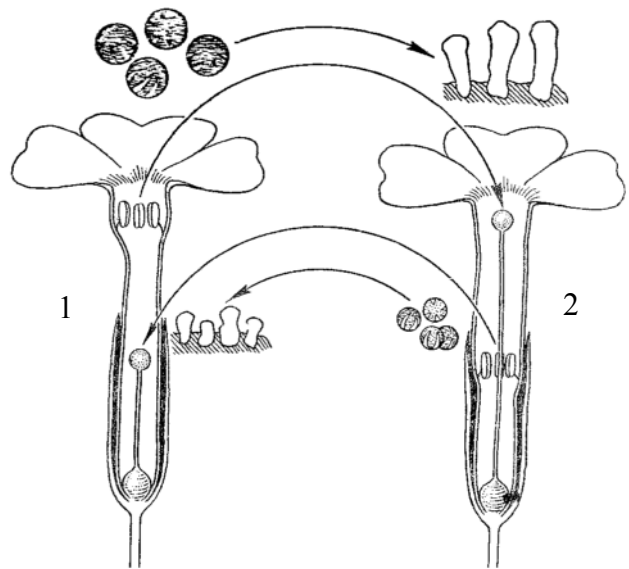


Рис. 405. Схема перекрёстного опыления: 1 - короткостолбиковый цветок с мелкими сосочками рыльца и крупной пылью; 2 - длинностолбиковый цветок с крупными сосочками рыльца и мелкой пылью

Род Вербейник насчитывает около 110 видов, населяющих умеренные и субтропические зоны Северного полушария. Одним из интересных видов является Вербейник монетный (*Lysimachia nummularia*, рис. 406) - травянистый многолетник с лежачими, укореняющимися стеблями до 30 см длиной, покрытыми супротивными, округлыми листьями до 25 мм в диаметре. Цветки с двойным околоцветником, одиночные, пятичленные, располагаются в пазухах листьев. Венчик окрашен в жёлтый цвет, до 30 мм в диаметре. Тычинок 5, сросшихся у основания. Плод - шаровидная коробочка, раскрывающаяся пятью створками.

Вербейник монетный размножается только вегетативно при помощи ползучих, укореняющихся стеблей. В пазухах листьев в верхней части побегов образуются почки, которые укореняются и в следующем году дают начало новым растениям. Популяция вида представляет собой один большой клон, состоящий из вегетативных потомков. Рыльца пестиков не воспринимают не только собственную пыльцу, но и пыльцу цветков других особей этого клона, поэтому нормально развитых семян не образуется.

Этот вид является полутенелюбивым лесным. Предпочитает богатые гумусом или илистые почвы. Растет в лесах, на лесных полянах и опушках, лугах, пастбищах, по берегам водоёмов. Цветёт с мая по июль. Широко распространён в Европе, занесён в Северную Америку и Японию.

Филогенетические отношения таксонов класса *Myricopsida* представлены на рисунке 407. Надпорядок *Myricanae* включает достаточно обособленные порядки, родственные связи между которыми слабо прослеживаются. С другой стороны, порядки надпорядка *Caryophyllanae* имеют более тесные родственные связи. Наиболее высокоорганизованными являются представители порядков *Plumbaginales* и *Primulales*, цветок которых является четырёхкруговым сростнолепестным. О родстве с *Caryophyllales* свидетельствует гаплостемонный андроцей и лизикарпный гинецей, сохранивший, как у примитивных таксонов класса, базальный семязачаток.

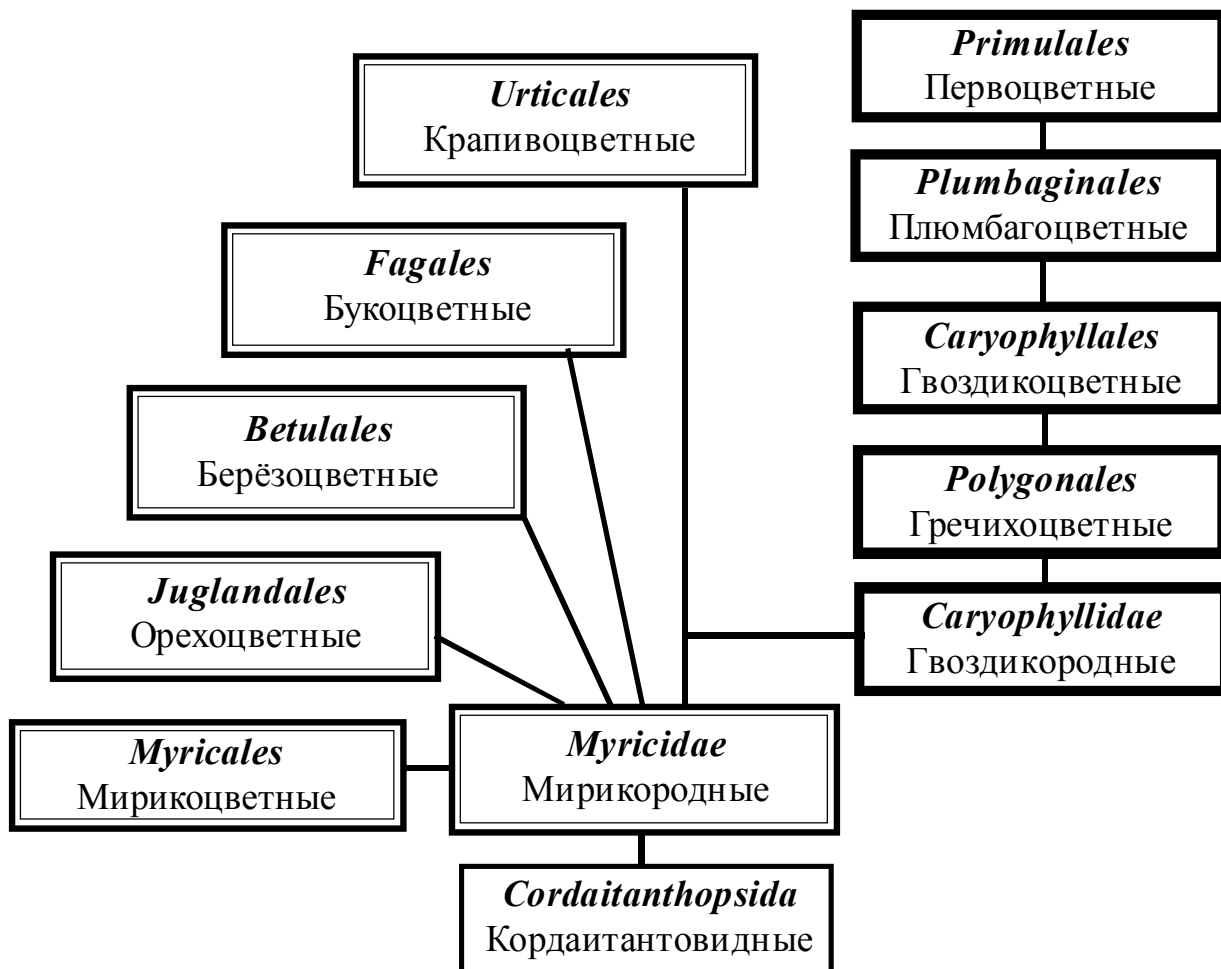


Рис. 407. Схема филогенетических отношений в классе Мириковидные - *Myricopsida*



## КЛАСС ПЕРЕЧНОВИДНЫЕ - *PIPEROPSIDA*

Характерным признаком таксона является наличие более или менее трансформированного стробилоподобного початковидного соцветия (или производного от такового). У большинства представителей зародыш с одной семядолей, у примитивных таксонов с двумя. Цветки обычно без околоцветника или с чешуевидным околоцветником, у наиболее высоко организованных представителей околоцветник двойной, шестичленный. Гинецей паракарпный, псевдомономерный, а также апокарпный и синкарпный. Большею частью ветроопыляемые растения, у насекомоопыляемых привлекающие структуры развиваются из присоцветных листьев (покрывала). Связь с кордаитантоподобными предками прослеживается слабо и лишь у самых примитивных представителей.

Класс подразделяется на три подкласса: Перечнородные (*Piperidae*), Пальмородные (*Arecidae*) и Ароиднородные (*Aroididae*).

### Подкласс Перечнородные - *Piperidae*

Подкласс представлен травянистыми растениями, лианами, кустарниками, реже небольшими деревьями с простыми очередными или супротивными листьями, реже мутовчатыми, без прилистников, реже с прилистниками, которые прирастают к черешку листа. Цветки мелкие, обоеполые, реже раздельнополые, без околоцветника, с чешуевидными прицветниками или без них. Опыление при помощи ветра, воды, насекомых, а также имеет место самоопыление. Включает два порядка: Перечноцветные (*Piperales*) и Хлорантоцветные (*Chloranthales*).

#### Порядок Перечноцветные - *Piperales*

Характеризуется початковидными, кистевидными или колосовидными соцветиями, цветками без околоцветника или с чешуевидным околоцветником. Включает 2 семейства: Перечные (*Piperaceae*) и Савруровые (*Saururaceae*).

Семейство Перечные (*Piperaceae*) насчитывает 10 родов и около 3000 видов. Самыми крупными родами являются Перец (*Piper*) и Пеперомия (*Peperomia*), распространённые в тропиках Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Это кустарники или травы, реже деревья, часто с узловатыми стеблями, с простыми цельнокрайними листьями, нередко имеющими дуговое жилкование. Обитают на опушках тропических лесов, на сырых тенистых местах, некоторые представители являются эпифитами. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые, голые, без околоцветника и настоящих прицветников. Количество членов цветка кратно трём (формула цветка однодольных растений). Опыляются при помощи ветра или воды. Несмотря на невзрачность, цветки посещаются насекомыми. У многих видов имеется не свойственное двудольным анатомическое строение стебля: проводящие пучки у них расположены

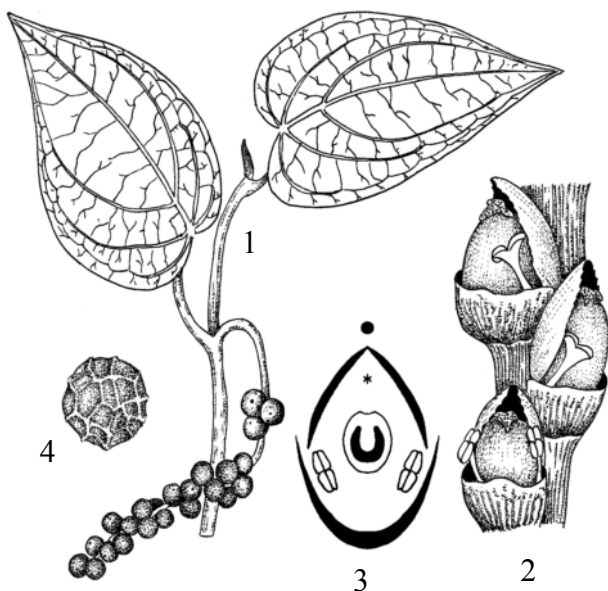


Рис. 408. *Piper nigrum*: 1 - побег с плодами; 2 - часть соцветия; 3- диаграмма цветка; 4 - плод

одногнездная, с одной прямой семязпочкой. Плод - костянка, семя с периспермом. Плоды содержат большое количество эфирных масел и служат пряностью.

Род Пеперомия (*Peperomia*) насчитывает около 800 видов. Это эпифитные или скальные растения, иногда кустарники и травы. Некоторые представители широко распространены в культуре в качестве комнатных растений, например Пеперомия туполистная (*Peperomia obtusifolia*, рис. 409). У видов этого рода листья очередные или супротивные, часто суккулентные. Цветки обоеполые, тычинок 2, столбик нитевидный. Особенностью является наличие особого типа зародышевого мешка (Peperomia-тип). В нём образуется не 8, а 16 ядер, из которых одно идёт на образование яйцеклетки, одно образует синнергиду, а 8, сливаясь между собой, образуют центральное октоплоидное ядро. Остальные ядра атрофируются. Таким образом, у Пеперомии после двойного оплодотворения образуется наноплоидный (9n) эндосперм. Однако он не развивается и питательная ткань семени представлена периспермом. Плоды костянковидные, с тонким слизистым околоплодником. Зародыш имеет две семядоли, но у многих видов при прорастании семени из земли выходит лишь одна семядоля, другая же остаётся в семени под землёй и

разбросанно, по типу однодольных. Однако пучки открытые и имеют функционирующий камбий.

Наибольшее количество видов (около 2000) насчитывает род Перец (*Piper*). Большой известностью пользуется Перец чёрный (*Piper nigrum*, рис. 408) - лазящий кустарник, широко культивируемый в тропических странах. Цветки расположены в пазухе кроющего листа и прикрыты сверху двумя листовидными складками початка, имеющими вид прицветников. В цветке 2 тычинки и след от третьей, редуцированной. Пестик образован тремя плодолистиками, имеет трёхлопастное рыльце. Завязь

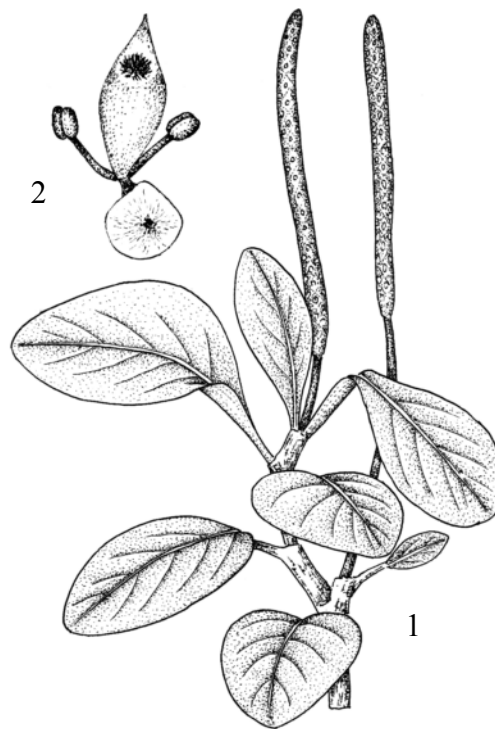


Рис. 409. *Peperomia obtusifolia*: 1 - внешний вид; 2 - цветок

выполняет функцию органа, высасывающего из эндосперма питательные вещества, подобно семядолям однодольных растений.

Во флорах топических стран Перечные играют заметную роль в сложении растительных сообществ. Велика и их экономическая роль, многие используются как пряности с глубокой древности. Листья Перца бетеля (*Piper betle*) употребляются жителями тропических стран для жевания. В предварительно намазанный гашёной известью лист заворачивают плод пальмы Ареки (*Areca catechu*) и всё это жуют. При этом зубы чернеют, а десна окрашиваются в красно-бурый цвет. Некоторые другие виды используют в медицине и пищевой промышленности.

Семейство Савруровые (*Saururaceae*) насчитывает 4 рода и 6 видов, распространённых в Азии и в Америке. Это многолетние корневищные травы, растущие на болотах, мелководьях, вдоль рек и в других увлажнённых местах. Листья очередные, простые, цельные, с дуговидным или перистым жилкованием, с прилистниками, приросшими к черешку. Проводящие пучки в стебле расположены кольцевидно. Цветки невзрачные, мелкие, обычно обоеполые, без

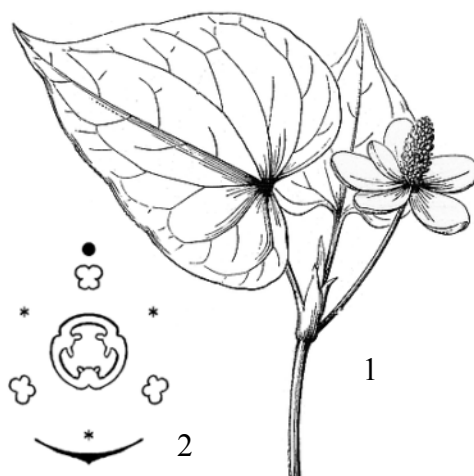


Рис. 410. *Houttuynia cordata*: 1 - побег с соцветием 2 - диаграмма цветка

околоцветника, с прицветниками, собраны в густые колосовидные или кистевидные соцветия. У некоторых видов у основания соцветия образуется венчиковидное покрывало, отчего соцветие становится похожим на отдельный цветок, как у Хуттонии сердцевидной (*Houttuynia cordata*, рис. 410). Тычинок в цветке у разных представителей от 3 до восьми, но большей частью 6. Пестик из 3-4 плодолистиков, гинецей паракарпный. Лишь у видов рода Саврурус (*Saururus cernuus*, рис. 411) плодолистики почти свободные, сросшиеся только у основания. Семязачатков от 1 до 8. Прimitивным признаком является частичная открытость столбика и завязи. Плод - многосемянная мясистая коробочка, вскрывающаяся верхушечным округлым отверстием,

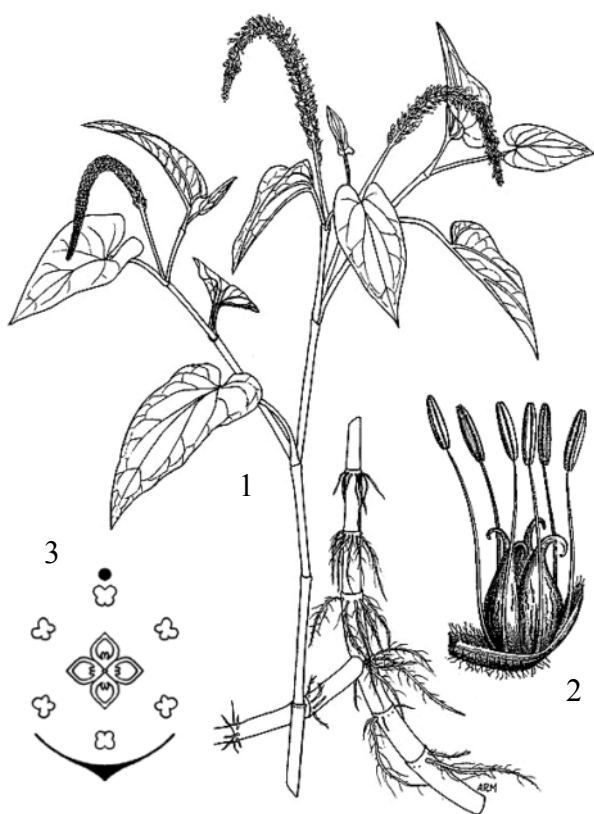


Рис. 411. *Saururus cernuus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка

или (у Савруруса) состоит из нескрывающихся, мясистых, сросшихся у основания односемянных плодиков.

У представителей семейства развито вегетативное размножение при помощи деления корневища.

В ископаемом состоянии *Piperales* не известны, но этот порядок древний, о чём свидетельствует простота строения цветка и характер географического распространения (в странах, сохранивших много древних типов). Многие виды сочетают в себе признаки однодольных и двудольных растений - общая формула цветка соответствует однодольным растениям, но зародыш с двумя семядолями. Весь порядок стоит в системе обособленно, генетические отношения с другими таксонами не прослеживаются.

### Порядок Хлорантоцветные - *Chloranthales*

Монотипный порядок, включающий одно семейство Хлорантовые (*Chloranthaceae*), насчитывающее 5 родов и около 70 видов, распространённых в тропических и субтропических областях Азии, в Меланезии, Полинезии, Новой Зеландии, тропической Америке и на Мадагаскаре. Наиболее широко распространены виды рода Хлорантус (*Chloranthus*), один из которых, Хлорантус японский (*Chloranthus japonicus*, рис. 412) на севере достигает Приморья и Сахалина. Это деревья, кустарники и травянистые растения с супротивными или мутовчатыми листьями, снабжёнными прилистниками. Сосуды ксилемы с лестничной перфорацией, у некоторых видов вместо сосудов трахеиды. Цветки мелкие, невзрачные, без околоцветника и прицветных листьев, собраны в колосовидные или головчатые соцветия, обоеполые или раздельнополые. Общий план

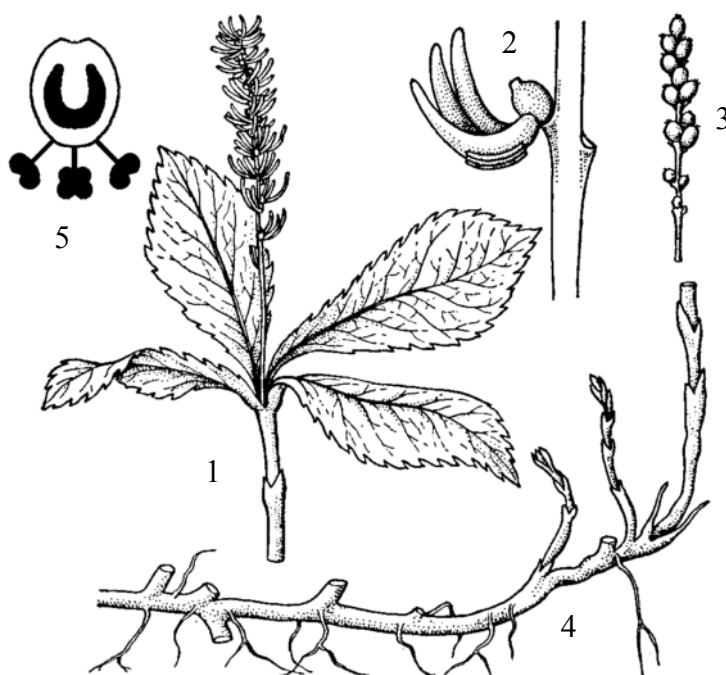


Рис. 412. *Chloranthus japonicus*: 1 - цветущий побег; 2 - цветок; 3 - плоды; 4 - корневище; 5 - диаграмма цветка

строения цветка трёхчленный, что характерно для однодольных. Андроцей редуцирован и специализирован. У Хлорантуса 3 тычинки, которые обычно срастаются между собой в трёхраздельную или трёхлопастную пластинку, несущую 4 пары микроспорангиев - две пары на средней лопасти и по одной паре на боковых. У представителей других родов андроцей состоит из одной тычинки. В обоеполых цветка тычинки часто прирастают к пестику.

Гинецей состоит из одного плодолистика с сидячим рыльцем и одним семязачатком. Плод - костянка, семена с очень маленьким зародышем и сильно развитым эндоспермом. Отдельные представители порядка имеют декоративное значение, некоторые употребляются для ароматизации чая.

### Подкласс Пальмородные - *Arecidae*

Подкласс представлен вторичнодревовидными растениями, обычно с прямым колонновидным стволом, реже встречаются почти бесстебельные формы и лианы. Листья крупные, перистые или веерные, расчленены на черешок и пластинку (но закладываются как цельные), образуют крону на вершине ствола, у лиан располагаются вдоль всего стебля. Монотипный подкласс, включающий один порядок Пальмоцветные (*Arecales*) и одно семейство Пальмовые, или Арековые (*Arecaceae*).

#### Порядок Пальмоцветные - *Arecales*

Древовидные растения, обычно с прямым колоновидным древеснеющим стеблем, редко с ветвящимся стволом, иногда кустарниковидные растения с тонкими стеблями и лианы. У древовидных форм листья образуют крону на вершине ствола, у лиан и некоторых кустарниковидных форм они расположены вдоль стебля, имеющего длинные междоузлия. Листья большие, иногда достигающие 25 м длины, ясно расчлененные на черешок и пластинку. Пластинка веерная или перистая, иногда дважды перистая. По типу прикрепления сегментов

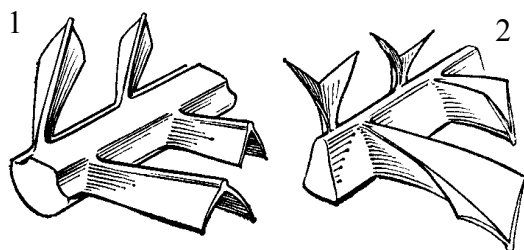


Рис. 413. 1 - фрагмент редупликатного листа; 2 - фрагмент индупликатного листа

листья пальм делятся на две группы: у одних пальм сегменты на поперечном сечении V-образные (индупликатные, рис. 413,2), у других - Л-образные (редупликатные, рис. 413,1). Основания черешков обычно влагалищные, охватывающие ствол. Многочисленные цветки собраны в крупные разветвленные рацемозные соцветия - метёлки, ветви

которых являются колосьями с толстыми осями. Молодые соцветия окружены одним большим покрывалом (кроющим листом) и, кроме того, несут несколько небольших покрывал. Цветки многочисленные, мелкие или иногда крупные, сидячие и часто даже погруженные в ось соцветия или на очень коротких ножках, обоопольные или чаще одноопольные (однодомные или реже двудомные), актиноморфные или слабозигоморфные, трёхчленные. Околоцветник из 6, иногда 4 сегментов в 2 кругах, реже спиральный, сегменты свободные или частично сросшиеся, кожистые или мясистые, желтые или белые, редко околоцветник рудиментарный или отсутствует. Тычинок обычно 6 в 2 кругах, иногда круг 1, часто число тычинок увеличивается (иногда до 900 и больше), хотя и остается кратным 3. Нити тычинок свободные или сросшиеся, часто приросшие к

лепесткам. Гинецей из 3(4) свободных или чаще сросшихся плодолистиков, иногда псевдомономерный. Завязь верхняя, при синкарпном гинецее трёхгнездная. Плод - сухая или мясистая костянка с эндокарпием, обычно приросшим к семени, или реже ягодообразный, редко более или менее раскрывающийся. Семена с очень маленьким цилиндрическим или коническим зародышем и обильным, обычно роговидным эндоспермом.

Семейство Арековые, или Пальмовые (*Arecaceae*) насчитывает до 240 родов и около 3400 видов, широко распространённых в тропических и субтропических странах, но наибольшего разнообразия достигают в Юго-Восточной Азии и в тропической Южной Америке. Пальмы - характерные компоненты многих тропических экосистем. Большинство обитают во влажных и тенистых местах, но встречаются и в аридных областях на выходах подземных вод. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка, оно делится на 9 подсемейств: Корифовые (*Coryphoideae*), Фениксовые (*Phoenicoideae*), Борассовые (*Borassioideae*), Кариотовые (*Caryotoideae*), Ниповые (*Nypoideae*), Лепидокариевые (*Lepidocaryoideae*), Арековые (*Arecoideae*), Кокосовые (*Cocosoideae*) и Фителефантовые (*Phytelephantoideae*).

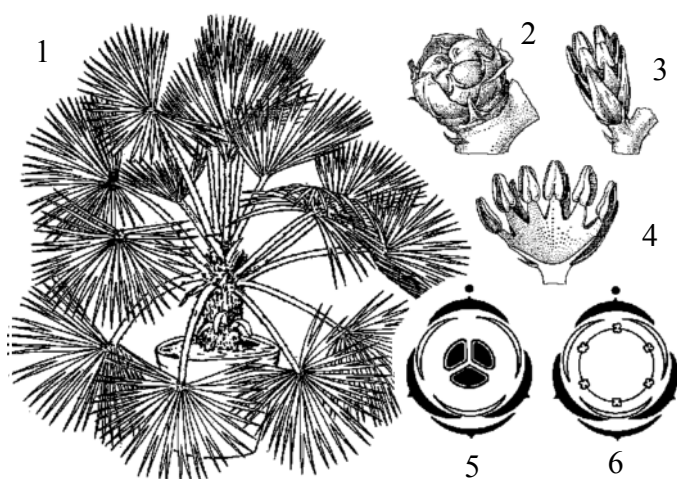


Рис. 414. *Chamaerops humilis*: 1 - внешний вид; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - разрез мужского цветка; 5-6 - диаграммы женского и мужского цветков

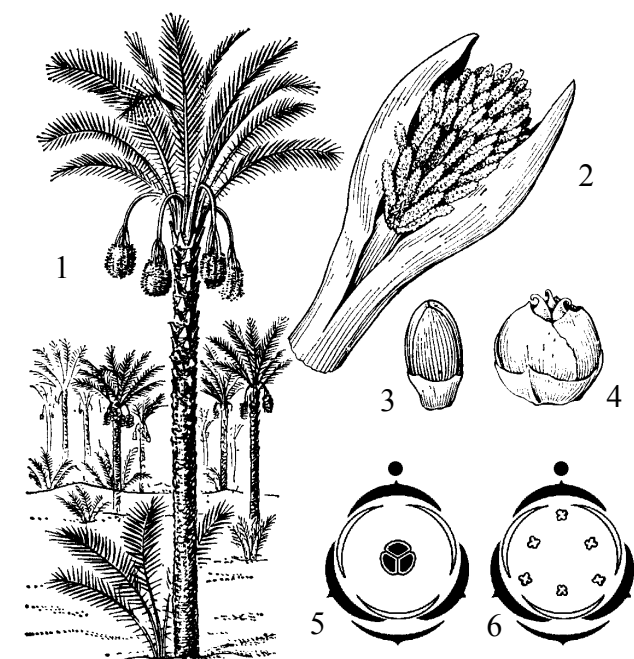


Рис. 415. *Phoenix dactylifera*: 1 - внешний вид; 2 - общее соцветие; 3 - мужской цветок; 4 - женский цветок; 5-6 - диаграммы женского и мужского цветков

Фителефантовые (*Phytelephantoideae*).

Подсемейство Корифовые (*Coryphoideae*) объединяет пальмы с веерными индупликатными листьями. Цветки обычно трёхчленные, часто раздельнополые, собранные в простые или сложные соцветия. Гинецей апокарпный, реже мономерный. Одним из хорошо известных представителей этого подсемейства является широко культивируемый Хамеропс низкий (*Chamaerops humilis*, рис. 414).

Подсемейство Фениксовые (*Phoenicoideae*) монотипное, включает один род Феникс (*Phoenix*), 17 видов которого являются двудомными растениями. Характерным признаком подсемейства являются перистые

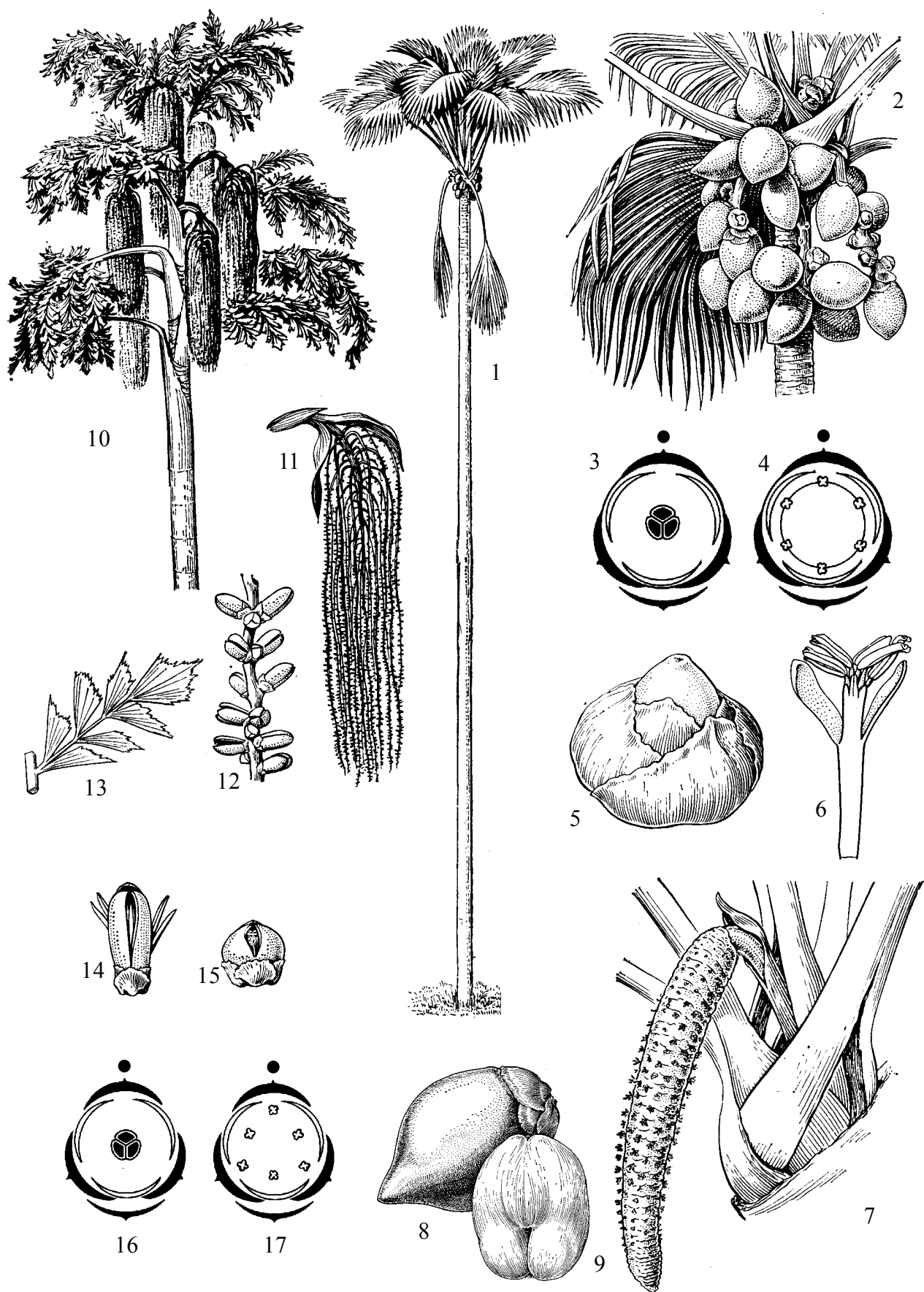


Рис. 416. *Lodoicea maldivica*: 1 - внешний вид; 2 - плоды; 3-4 - диаграммы женского и мужского цветков; 5-6 - женский и мужской цветки; 7 - мужское соцветие; 8-9 плод и двулопастный эндосперм. *Caryota urens*: 10 - общий вид; 11 - соцветие; 12 - фрагмент соцветия; 13 - фрагмент листа; 14-15 - мужской и женский цветки; 16-17 - диаграммы женского и мужского цветков -

индуликатные листья, нижние сегменты которых превращаются в острые шипы. Цветок типичного строения, шестичленный, гинецей апокарпный, из 3 плодолистиков. Плод ягодообразный, содержит единственное семя. Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*, рис. 415) - древнейшее культурное растение, распространённое от засушливых областей Северной Африки до южного Пакистана. Финики - основной продукт питания миллионов людей, из них готовят десятки разнообразных блюд, пекут хлеб, из сока свежих плодов делают напитки, из сока стволов получают вино и сахар.

Подсемейство Борассовые (*Borassoideae*) характеризуется веерными листьями и диморфными цветками. Соцветия простые, с толстыми осями. Мужские цветки с трубчатой чашечкой и распростертыми лепестками на удлинённом цветоносе. Женские более крупные, с черепитчатыми или сросшимися у основания чашелистиками и черепитчатыми лепестками. Гинецей синкарпный, с трёхгнездной завязью. Плод - костянка. Самым известным представителем подсемейства является Сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*, рис. 416, 1-9), реликтовый вид Сейшельских островов, естественные места обитания которого объявлены заповедными. Это необычайно медленно растущее дерево. Мужские соцветия достигают 1-2 м, на их мясистых осях пучками по 20-30 располагаются погруженные в ямки цветки, раскрывающиеся



Рис. 417. *Nypa fruticans*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие с верхушечной головкой женских цветков и боковыми колосьями мужских; 3 - головка женских цветков; 4-5 - мужской и женский цветки; 6-7 - диаграммы женского и мужского цветков; 8 - головка плодов



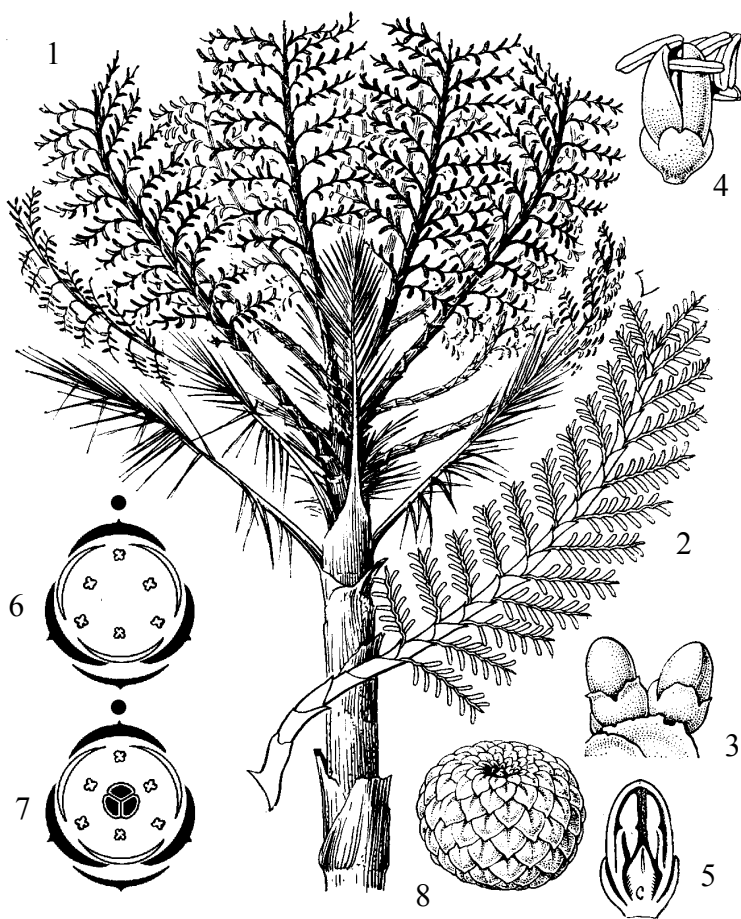


Рис. 418. *Metroxylon sagu*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент соцветия; 3 - пара цветков; 4 - мужской цветок; 5 - обоеполюй цветок в разрезе; 6-7 - диаграммы мужского и обоеполого цветков; 8 - плод

неодновременно, поэтому цветение растягивается на 8-10 лет. Плод созревает 8-10 лет и достигает массы 13-18 кг. Под волокнистым мезокарпием находится двухлопастная косточка, содержащая крупное двухлопастное семя, которое прорастает 1-1,5 года и проросток питается веществами эндосперма в течение 4 лет. Желеобразная мякоть плода считается лакомством.

Подсемейство Кариотовые (*Caryotoideae*) представлено монокарпическими пальмами, растущими в Юго-Восточной Азии. Отличительным признаком являются перистые или дважды перистые листья, сегменты которых имеют веерное жилкование. Цветонос несёт несколько кроющих листьев и состоит из многочисленных свисающих

ветвей, реже соцветие колосовидное. Цветки собраны в триады, состоящие из двух мужских цветков и одного женского, или соцветия раздельнополюе. Андроцей обычно из 6 тычинок, реже их количество достигает 250. Гинецей синкарпный, из трёх плодолистиков. Плод с сочным мезокарпием. Экономически важным растением этого подсемейства является Аренга перистая (*Arenga pinnata*), или сахарная пальма, которую культивируют по всей тропической Азии из-за сока, получаемого подсечкой мужских соцветий. Кроме того, из неё получают прочное, не гниющее в воде волокно. В Индии выращивают Кариоту жгучую (*Caryota urens*, рис. 416, 10-17), или винную пальму, из сока соцветий которой получают вино, сахар, из сердцевины - саго. Из основания листьев получают волокно, из которого изготавливают очень крепкие верёвки. Мякоть плода обжигающая из-за присутствия многочисленных кристаллов оксалата кальция.

Подсемейство Ниповые (*Nypoideae*) монотипное, представлено одним родом с одним видом - Нипа кустистая (*Nypa fruticans*, рис. 417), образующей густые заросли на илистых берегах рек Юго-Восточной Азии. Стебли подземные, ползучие, дихотомически ветвящиеся. Черешки листьев пронизаны аэренхимой, на сегментах с нижней стороны имеются блестящие чешуи. Соцветие возникает в основании листьев и состоит из главной оси, на конце которой находится

головка из женских цветков, и нескольких боковых ветвистых осей, заканчивающихся колосом мужских цветков. Оно густо покрыто кроющими листьями, предохраняющими развивающиеся цветки от затопления водой. Мужские цветки имеют 3 тычинки, полностью сросшиеся в массивную колонку. Гинецей апокарпный, из 3 крупных незамкнутых плодолистиков, имеющих воронковидное рыльцевое отверстие. Нипа играет значительную роль в жизни населения, являясь источником получения вина, сахара, спирта, соли, съедобного эндосперма семени, волокна.

Подсемейство Лепидокариевые (*Lepidocaryoideae*) включает виды, обитающие в наиболее влажных тропических областях. Основным отличительным признаком является покрытый черепитчатыми чешуями гинецей и плод. Листья перистые или веерные, редуликатные. Цветки раздельнополые или обоеполые, располагаются поодиночке или парами. Чашечка сростнолистная, лепестки свободные. Тычинок 6, реже 20-70, гинецей синкарпный, трёхчленный.

Важнейшим представителем подсемейства является Саговая пальма (*Metroxylon sagu*, рис. 418), обитающая в Новой Гвинее, Таиланде, Индонезии и широко культивируемая. Крахмал, извлекаемый из сердцевины стеблей, является основным продуктом питания для местного населения. Это однодомная монокарпическая пальма с

подземным корневищем и многочисленными стеблями, образующая в период цветения огромное верхушечное метельчатое соцветие, конечные ветви которого напоминают початки кукурузы. На них в пазухах прицветников плотно расположены пары цветков - мужской и обоеполюй.

Большинство видов рода Каламус (*Calamus* sp., рис. 419) распространённых в дождевых лесах Азии и Африки - лазящие лианы, известные под названием "ротанговые пальмы", достигающие в длину 150-180 м. Закрепление за

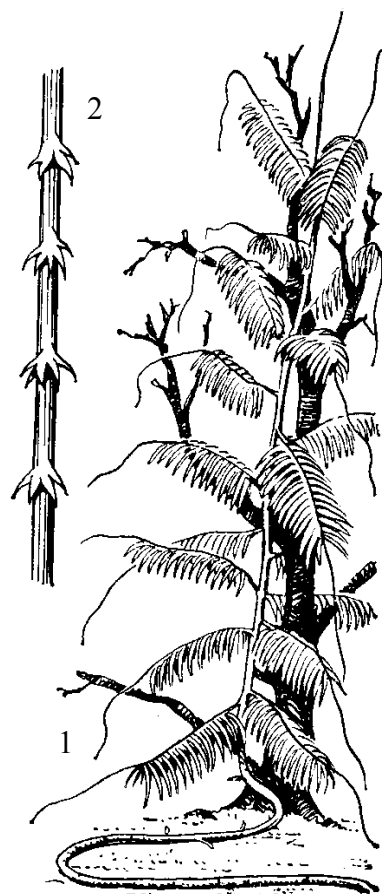


Рис. 419. *Calamus* sp.: 1 - внешний вид; 2 - когтевидные шипы на видоизменённом побеге

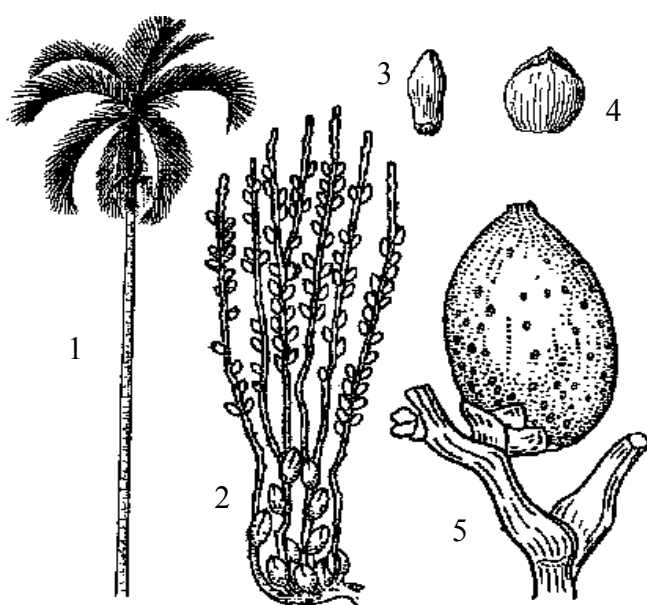


Рис. 420. *Areca catechu*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3-4 - мужской и женский цветки; 5 - плод

опору осуществляется либо плетевидным продолжением рахиса листа, либо хлыстовидными стерильными соцветиями, снабженными когтевидными шипами. Кроме того, трубчатые влагалища листьев усажены одиночными или скученными шипами и колючками. Виды рода - двудомные растения, образующие боковые соцветия, часто колючие, со стерильными колючими верхушками. Ротанги являются объектом промышленной заготовки для изготовления плетёной мебели, корзин, тростей, поясов и т.д.

Подсемейство Арековые (*Arecoideae*) отличается трубчатыми влагалищными, опадающими целиком редуликатными листьями, оставляющими на гладком стебле кольцевые рубцы. Цветки раздельнополые, реже обоеполые, одиночные, в вертикальных рядах, парах или триадах. Мужские цветки с 3-6 тычинками и рудиментом гинецея. Женские цветки с маленькими стаминодиями. Гинецей синкарпный из 3 плодолистиков. Плод обычно односемянный.

Одной из самых экономически важных в тропиках Старого Света является бетельная пальма - Арека катеху (*Areca catechu*, рис. 420). Это изящная пальма высотой до 30 м и кроной перистых листьев образует односеменные плоды величиной с куриное яйцо, содержащие алкалоиды ареколин и арекоидин, а также танины. Мелко нарезанные ломтики семян входят в состав бетелевой жвачки. Их заворачивают в листья бетеля (*Piper betle*) с добавлением гамбира (*Uncaria gambir*) и негашеной извести. Эту жвачку употребляют миллионы жителей тропической Азии и Африки. При жевании полость рта и слюна окрашиваются

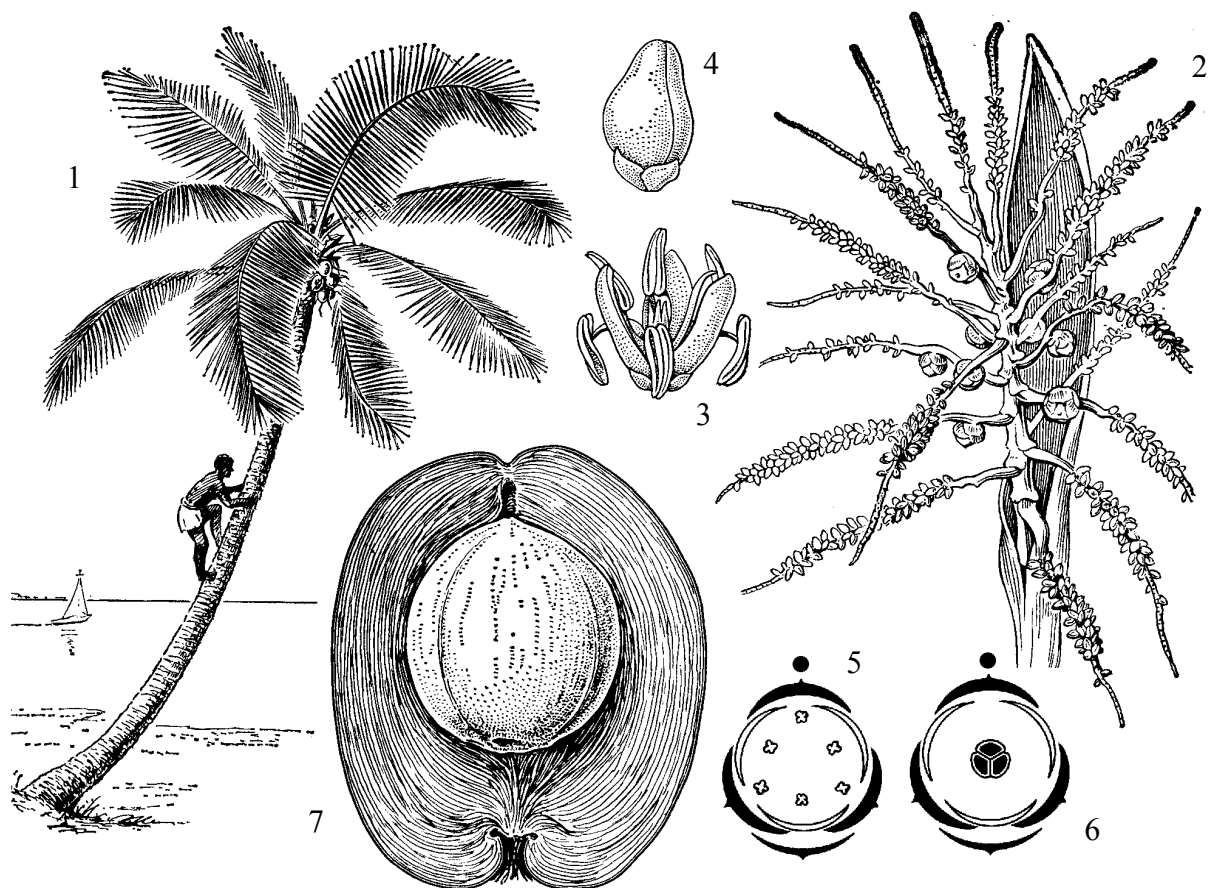


Рис. 421. *Cocos nucifera*.: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3-4 - мужской и женский цветки; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плод

в кроваво-красный цвет.

Подсемейство **Кокосовые** (*Cocosoideae*) представлено разнообразными жизненными формами - бесстебельными пальмами с ползучими корневищами, лазающими лианами, высокими древовидными растениями с одиночным стеблем или многостебельные, с перистыми листьями. Соцветие разветвленное или колосовидное, покрыто неопадаящим кроющим листом. Цветки обычно в триадах из двух мужских и центрального женского цветка. Мужские цветки несут 6 тычинок и рудиментарный гинецей. Женские цветки крупнее мужских, со свободными или сросшимися стаминодиями. Гинецей синкарпный, из 3-7 плодолистиков. Плод 1-7 семянный, эндокарпий толстый, костяной, с 3 или более проростковыми порами.

Кокосовая пальма (*Cocos nucifera*, рис. 421) произрастает на океанических побережьях тропиков. Её плоды, называемые "кокосовыми орехами", на самом деле являются костянками с волокнистым мезокарпием толщиной от 2 до 15 см и твёрдым каменистым эндокарпием с 3 проростковыми порами. Эндосперм незрелого плода жидкий, содержит до 0,5 л прозрачной жидкости, в состав которой входят сахар и витамины. По мере созревания плода появляются капли масла и эндосперм становится эмульсией белого цвета ("кокосовое молоко"), затем густеет и превращается в белую мякоть. На островах Тихого океана Кокосовая пальма служит основным источником жизни населения. Высушенный эндосперм семян - копра - является источником кокосового масла, используемого в кулинарии, кондитерской промышленности, в производстве маргарина, лучших сортов мыла, косметики, свечей и т.д. Волокно мезокарпия - копр - материал для изготовления верёвок, канатов, циновок, ковров, щёток. Из твёрдого эндокарпия плодов делают посуду, пуговицы, гребни, музыкальные инструменты, украшения. Из сока, вытекающего при подсечке соцветий,

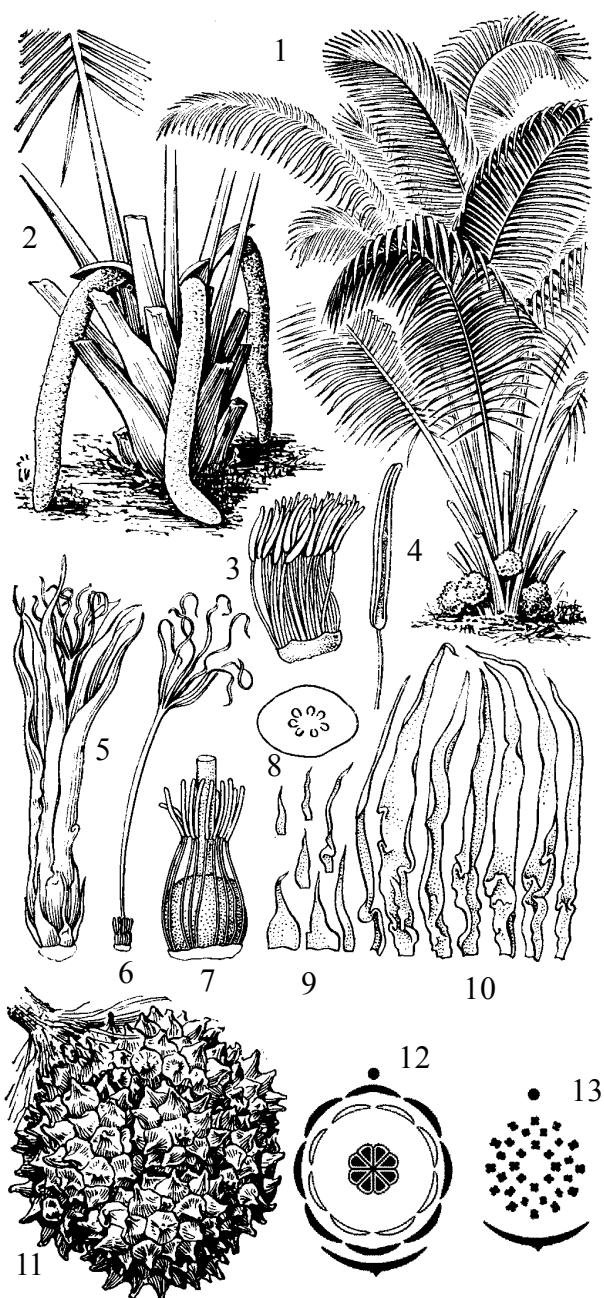


Рис. 422. *Phytelephas macrocarpa*: 1 - внешний вид; 2 - мужские соцветия; 3 - мужской цветок; 4 - тычинка; 5 - женский цветок; 6 - гинецей со стаминодиями; 7 - завязь; 8 - завязь в разрезе; 9 - чашелистики; 10 - лепестки; 11 - головка плодов; 12-13 - диаграммы женского и мужского цветков

получают пальмовый сахар, вино, спирт, уксус. Стволы применяют при постройке жилищ, изготовлении мебели, как топливо. Листья используются как кровельный материал, из них плетут корзины, шляпы, веера и т.п.

Подсемейство Фителефантовые (*Phytelephantoideae*) - специализированная группа пальм, распространённых в Центральной и Южной Америке. Это короткостебельные двудомные растения с перистыми редуцированными листьями и диморфными соцветиями. Тычинок в мужских цветках неопределённое количество. Синкарпный гинецей состоит из 7-10 плодолистиков, плоды бородавчато-бугорчатые, собранные в крупную головку. Эндосперм семян по созреванию становится твёрдым, роговидным, известен под названием "растительная слоновая кость". Семена Фителефаса крупноплодного (*Phytelephas macrocarpa*, рис. 422) служат предметом экспорта. Из их эндосперма изготавливают пуговицы, игральные кости, украшения, шахматные фигуры, игрушки и т.д.

Пальмы - экономически очень важная группа растений, имеющая огромное значение в жизни человека, уступающая лишь злакам, а по разнообразию использования занимающая первое место.

### **Подкласс Ароиднородные - *Arididae***

Древняя группа растений, характеризующаяся большим морфологическим и экологическим разнообразием, включающая большое разнообразие травянистых и древовидных форм, среди которых много эпифитов и лиан. Включает 4 порядка: Циклантоцветные (*Cyclanthales*), Панданоцветные (*Pandanales*), Рогозоцветные (*Typhales*) и Аронникоцветные (*Arales*).

#### **Порядок Циклантоцветные - *Cyclanthales***

Пальмовидные многолетние травы с коротким стеблем или подземными корневищами, реже тонкие полукустарниковые лианы. Листья очередные, спиральные или двурядные, с влагалищем, черешком и цельными веерными или двуплодными или двураздельными пластинками. Цветки многочисленные, мелкие, сильно редуцированные, однополые, сидячие, собраны в простые пазушные густые початки, которые бывают в молодости окружены 2 или больше опадающими зелеными или лепестковидными покрывалами. Мужские и женские цветки сидят в одном соцветии и расположены или по спирали (и тогда женские цветки окружены мужскими), или же соцветие состоит из чередующихся мужских и женских мутовок. Мужские цветки без околоцветника или с симметричным или асимметричным простым или двойным околоцветником, часто редуцированным на одной стороне. Тычинок от 6 до 150, чаще 10-20, нити у основания сросшиеся. Женские цветки с простым околоцветником, состоящим из 4 свободных или сросшихся сегментов и 4 супротивных им стаминодиев, снабженных иногда рудиментарными пыльниками. Гинецей из 4 сросшихся плодолистиков, чередующихся со стаминодиями. Завязь свободная или



Рис. 423. *Carلودовика palmata*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3 - схема расположения цветков в соцветии группами из 1 женского и 4 мужских; 4 - мужской цветок; 5 - женский цветок; 6 - молодой плод; 7 - продольный разрез завязи; 8 - семя; 9 - раскрывающееся соплодие; 10-11 - диаграммы женского и мужского цветков; 12 - проросток. *Cyclanthus bipartitus*: 13 - внешний вид; 14 - соцветие в мужской фазе цветения; 15 - молодое соплодие; 16 - оно же, вид сверху; 17 - разрез соплодия в женскую фазу цветения; 18 - часть женской мутовки; 19 - разрез соцветия в мужскую фазу цветения; 20 - зрелое соплодие; 21 - разрез через соплодие; 22 - семя

погружена в ось соцветия, одногнездная, с многочисленными семязачатками. Плоды многосемянные, ягодообразные, на ранних стадиях часто более или менее сросшиеся и образующие соплодие. Семена с маленьким или среднего размера зародышем и обильным эндоспермом, содержащим жирные масла и белки. Порядок монотипный.

Семейство Циклантовые (*Cyclanthaceae*) включает 11 родов и 180 видов, распространённых в Центральной и тропической Южной Америке и Вест-Индии. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

Наиболее известным представителем является Карлюдовика пальчатая (*Carludovica palmata*, рис. 423,1-12), растущая в Центральной Америке. Длинные цилиндрические початки с 3-4 кроющимися листьями по созреванию образуют сочное соплодие, изгибающееся вниз. Наружный слой, состоящий из одревесневших остатков околоцветника, высыхает и отщепляется как корка, обнажая сочную внутреннюю часть. Этот вид широко культивируется для изготовления так называемых панамских шляп, которые плетут из расщеплённых на узкие полоски листьев.

Уникальное строение соцветия имеет Циклантус двураздельный (*Cyclanthus*

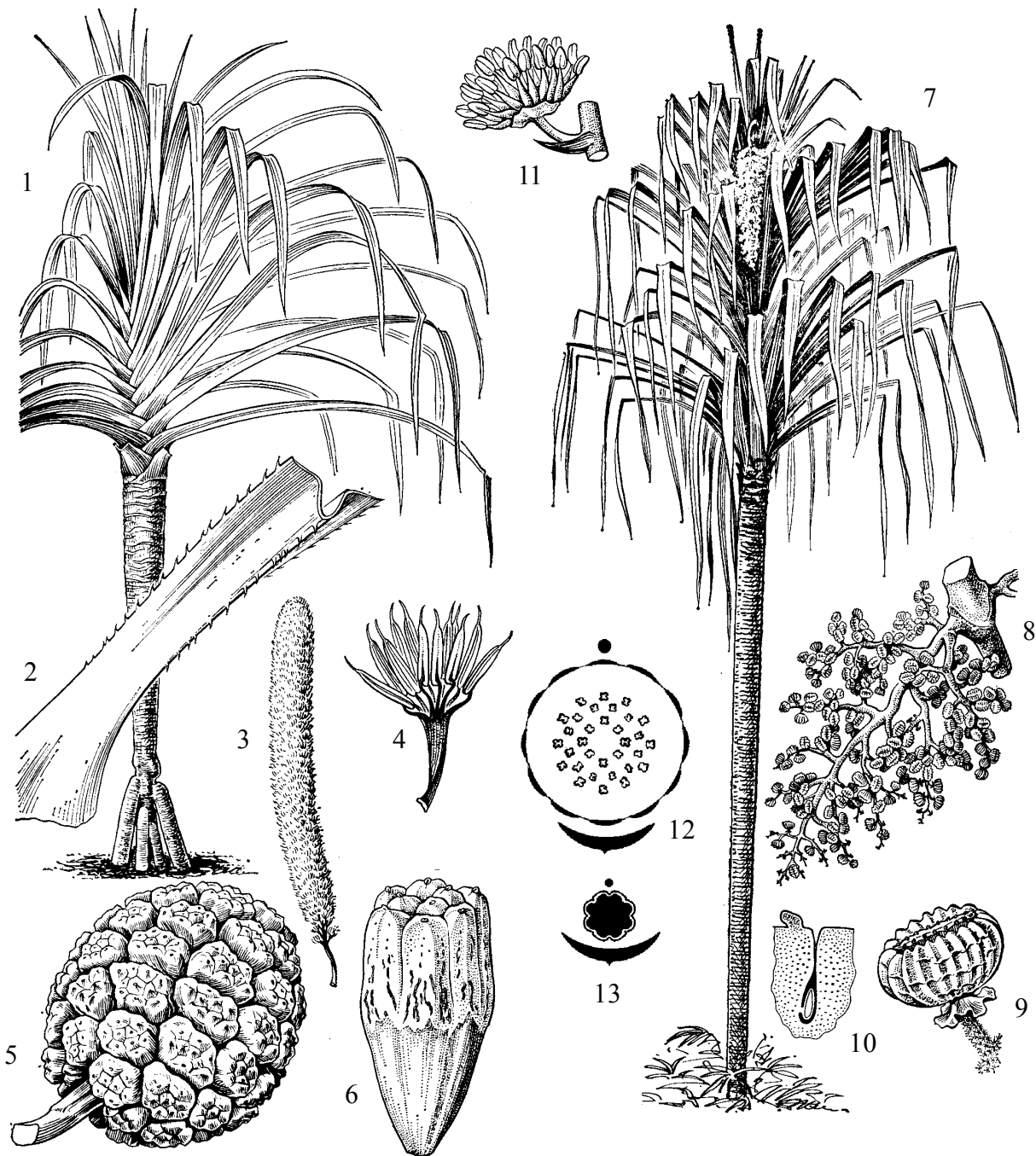


Рис. 424. *Pandanus furcatus*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент листа; 3 - мужской початок; 4 - колонка с тычинками; 5 - соплодие; 6 - фаланга из сросшихся костянок. *Sararanga sinuosa*: 7 - внешний вид; 8 - соцветие с плодами; 9 - плод; 10 - гнездо завязи с семязачатком; 11 - мужской цветок; 12-13 - диаграммы мужского и женского цветков

*bipartitus*, рис. 423,13-22). Из-за сильного срастания частей цветков в мутовках отдельные цветки неразличимы. Мужские цветки состоят из многочисленных тычинок, образующих двурядные кольцевые мутовки. Женские мутовки составлены двумя рядами плодолистиков, завязи которых срастаются, образуя общую круговую полость. По периферии каждого ряда плодолистиков расположена пластинка из слившихся стаминодиев. Соплодие по внешнему виду напоминает винт и по созревании свисает вниз, мутовки разрываются, образуя диски с многочисленными семенами, соскальзывающие с оси соплодия на землю.

### **Порядок Панданоцветные - *Pandanales***

Древовидные многолетние растения, иногда лианы, произрастающие большей частью на морских побережьях и на болотистых местах. Стебли простые или ложнодихотомически разветвленные, деревянистые. Высоко над землёй часто растут воздушные корни, и после отмирания нижней части стебля растение держится на этих корнях как на ходулях. Листья цельные, обычно узкие и длинные, жесткие, очередные. Соцветия - метельчатые или чаще густые початки в молодости заключенные в кроющие листья, которые часто бывают ярко окрашены. Цветки однополые, двудомные, очень мелкие и многочисленные, сильно редуцированные, обычно лишенные прицветников и без околоцветника или иногда с рудиментарным коротким сростнолистным околоцветником. Мужские цветки в соцветии слабо отграничены друг от друга. Тычинки многочисленные, их нити свободные или часто сросшиеся. В мужских цветках иногда встречается очень маленький рудиментарный гинецей. Женские цветки иногда с маленькими стаминодиями, свободные или сросшиеся с соседними женскими цветками. Гинецей из многих (до 70 - 80) или нескольких плодолистиков, иногда псевдомономерный, с очень коротким столбиком или без столбика. Завязь верхняя, одногнездная. Плоды ягодообразные, образуют соплодия из 10-1000 плодов, чаще плоды представляют костянки, с 12-80 косточками в плоде. Семена довольно мелкие, с маленьким зародышем и обильным маслянистым или крахмалистым эндоспермом. Порядок монотипный.

Семейство Пандановые (*Pandanaceae*) насчитывает 3 рода и более 800 видов, распространённых в тропических областях Старого Света. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

Наиболее разнообразен род Панданус (*Pandanus*), многие виды которого являются обитателями морских побережий, образуя труднопроходимые заросли. У некоторых представителей гинецей имеет примитивные черты строения: плодолистики в верхней части не срастаются, по их краям развивается диффузная рыльцевая поверхность с переплетающимися железистыми волосками. Пыльцевая трубка проходит через слой волосков в заполненную студенистым веществом полость над семяпочкой. Многие виды образуют ходульные корни, как например, Панданус вильчатый (*Pandanus furcatus*, рис. 424,1-6). Виды рода Сараранга (*Sararanga*) не имеют ходульных корней и не образуют зарослей.



Самым крупным растением этого рода является Сараранга глубоковыемчатая (*Sararanga sinuosa*, рис. 424,7-13), достигающая 20 м высоты.

### Порядок Рогозцетные - *Typhales*

Корневищные травы, произрастающие на влажных местообитаниях и в мелководье с симподиально ветвящимся ползучим корневищем, богатым крахмалом. Листья очередные, двурядные, с влагалищным основанием и продолговатой линейной пластинкой. Цветки однополые, однодомные, многочисленны, сидячие или почти сидячие, в густых колосьях или шаровидных головках. Околоцветник из нескольких малозаметных пленчатых чешуек или многочисленных тонких щетинок. Тычинок 1-8, часто 3, нити свободные или сросшиеся у основания. Гинецей псевдомнономерный, но иногда встречаются гинецеи с 2 или 3 фертильными гнездами. Завязь верхняя. Плоды пирамидальные, нераскрывающиеся, костянообразные, с губчатым или редко мясистым экзокарпием и твердым роговидным эндокарпием, или плоды сухие, веретеновидные, при полном созревании раскрывающиеся. Порядок включает два семейства.

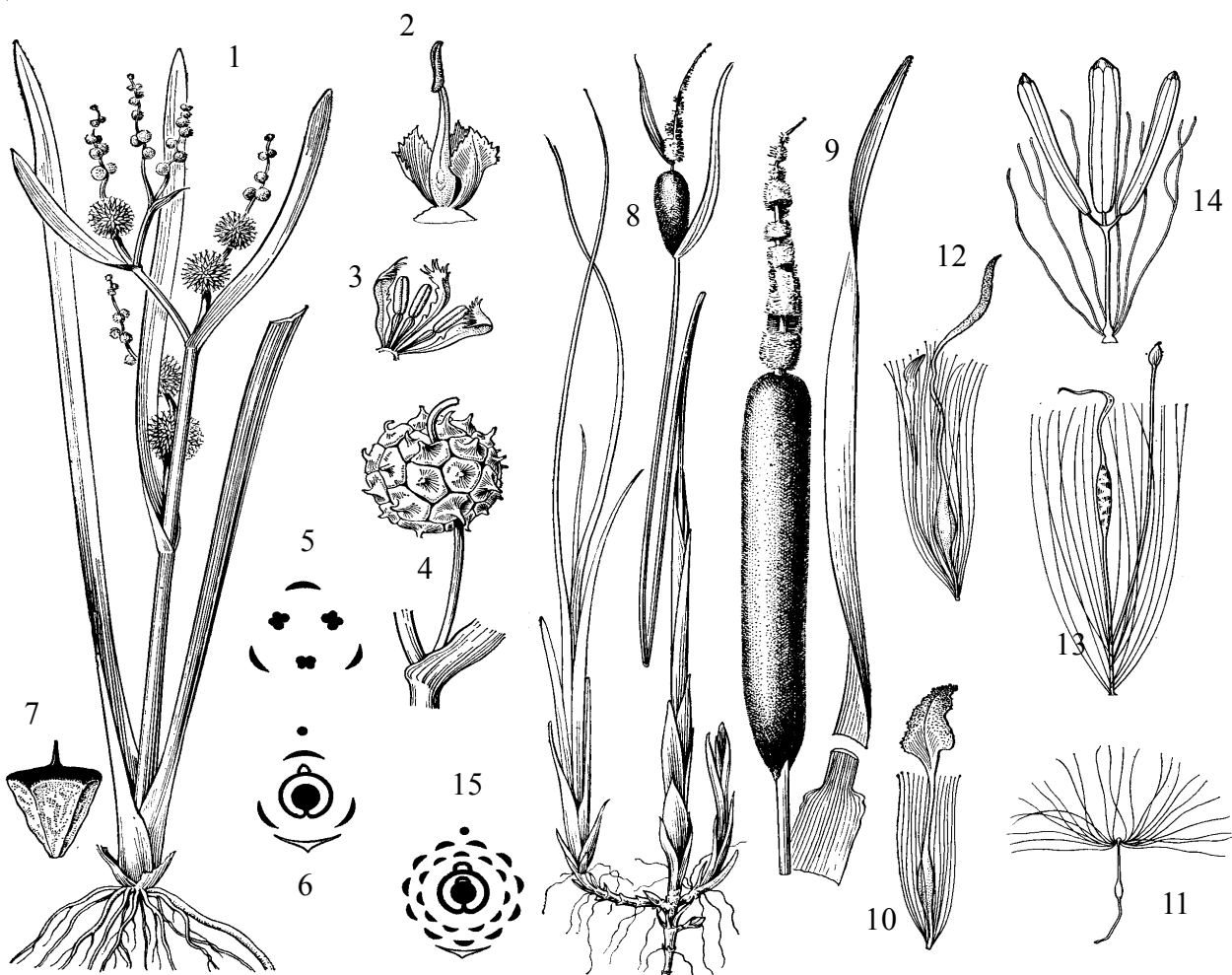


Рис. 425. *Sparganium erectum*: 1 - внешний вид; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - соплодие; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плод. *Typha minima*: 8 - внешний вид. *Typha latifolia*: 9 - соцветие; 10 - женский цветок; 11 - плод. *Typha angustifolia*: 12 - плодущий женский цветок; 13 - стерильный женский цветок; 14 - мужской цветок; 15 - диаграмма женского цветка

Семейство Ежеголовниковые (*Sparganiaceae*) представлено одним родом с 15 видами, широко распространенными во внутропических областях северного полушария. Цветки собраны в раздельнополые головки, которые, в свою очередь, образуют простое колосовидное или сложное метельчатое соцветие. Околоцветник из 3-6 свободных чешуй. Мужские цветки имеют 3 (реже 1-8) тычинки, женские также с тремя чешуями, сохраняющимися после цветения. Одним из широко распространённых видов этого семейства является Ежеголовник прямой (*Sparganium erectum*, рис. 425,1-7).

Семейство Рогозовые (*Typhaceae*) включает один род с 15 видами, распространенными очень широко, но главным образом в Евразии и Северной Америке. Они характеризуются простыми прямостоячими стеблями с базальными листьями и с верхушечными соцветиями в виде початков. В верхней рыхлой части початка располагаются мужские цветки, состоящие из 3 тычинок, нити которых срастаются почти до пыльников. Женская часть початка плотная, содержит цветки трёх типов: плодущие с веретеновидной завязью, стерильные с цилиндрической завязью и неплодущие булавовидные цветки. Околоцветник женских цветков состоит из многочисленных длинных и тонких волосков. У многих видов имеются прицветники. Широко распространены в умеренных областях Рогоз малый (*Typha minima*, рис. 425,8), Рогоз широколистный (*Typha latifolia*, рис. 425,9-11) и Рогоз узколистный (*Typha angustifolia*, рис. 425,12-15).

### Порядок Аронникоцветные - *Arales*

Наземные травы очень разных размеров и облика, нередко с более или менее деревянистым стеблем, иногда лианы и эпифиты, реже водные растения (плавающие или погруженные в воду). Листья прикорневые или стеблевые, очередные, спиральные, реже двурядные, в большинстве случаев черешковые с влагалищным основанием. Пластинки широкие, цельные или более или менее расчлененные, жилкование перистое, но у многих родов оно сетчатое. Цветки мелкие, многочисленные, собранные в соцветие - початок, покрытый более или менее развитым, часто яркоокрашенным покрывалом, обоеполые или однополые, двух-трёхчленные. Околоцветник в обоеполых цветках иногда очень яркий, из 6 или 4 сегментов, свободных или сросшихся, в 2 кругах (редко до 8 сегментов). В однополых цветках околоцветник отсутствует. Тычинок 6 или 4, в 2 кругах, или тычинок меньше (3-1),

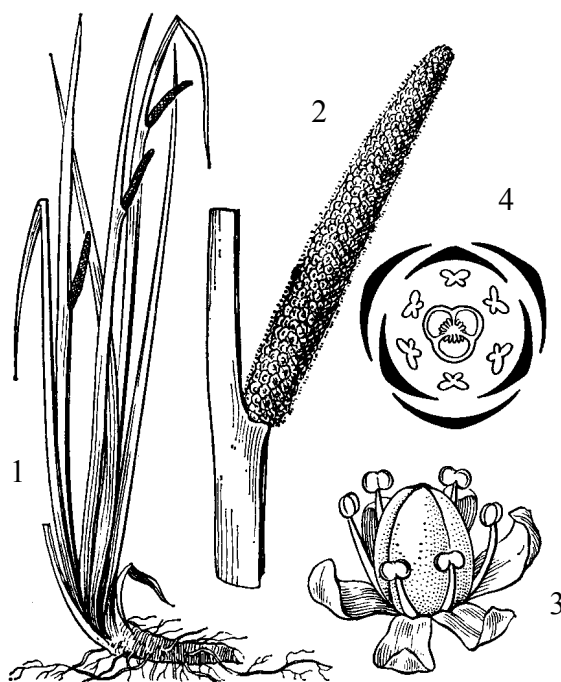


Рис. 426. *Acorus calamus*: 1 - внешний вид; 2 - початок; 3 - цветок; 4 - диаграмма цветка

редко 8, супротивных сегментам околоцветника (когда он имеется), свободных или нередко соединенных в синандрии, которые иногда в свою очередь соединены друг с другом. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, иногда псевдомономерный, с очень коротким столбиком или рыльце сидячее. Завязь свободная или погруженная в ось соцветия, одногнездная или реже трёх-многгнездная. Плоды обычно ягодообразные, но иногда довольно сухие, нераскрывающиеся. Семена с относительно большим зародышем и маслянистым или иногда также крахмалистым эндоспермом, иногда без эндосперма.

Семейство Ароидные, или Аронниковые (*Araceae*) насчитывает 110 родов и более 1800 видов, имеющих тропическое распространение с немногими видами в умеренных областях. Это травянистые растения с корневищами или клубнями, встречаются древовидные формы, лианы и эпифиты. Цветки собраны в соцветие початок, располагающиеся очень тесно, так что их не всегда можно разграничить. Цветение происходит в две фазы (протогиния), что препятствует самоопылению. Соцветие отличается большим разнообразием и является основным признаком деления семейства на подсемейства, которых насчитывается 9: Аирные (*Acoroideae*), Потосовые (*Pothoideae*), Монстеровые (*Monsteroideae*), Калловые (*Calloideae*), Лазиевые (*Lasioideae*), Филодендровые (*Philodendroideae*), Колоказиевые (*Calocasioideae*), Аронниковые (*Aroideae*) и Пистиевые (*Pistioideae*).

Подсемейство Аирные (*Acoroideae*) олиготипное (насчитывает 3 вида), характеризуется узкими бесчерешковыми листьями и примитивным соцветием, несущим только обоеполые цветки. Кроющий лист узкий, невзрачный, не прикрывает початок. Во внетропических областях Северного полушария широко распространён Аир обыкновенный (*Acorus calamus*, рис. 426), обитающий по берегам рек и озёр, на заболоченных местах. Цветок шестичленный, его диаграмма совпадает с

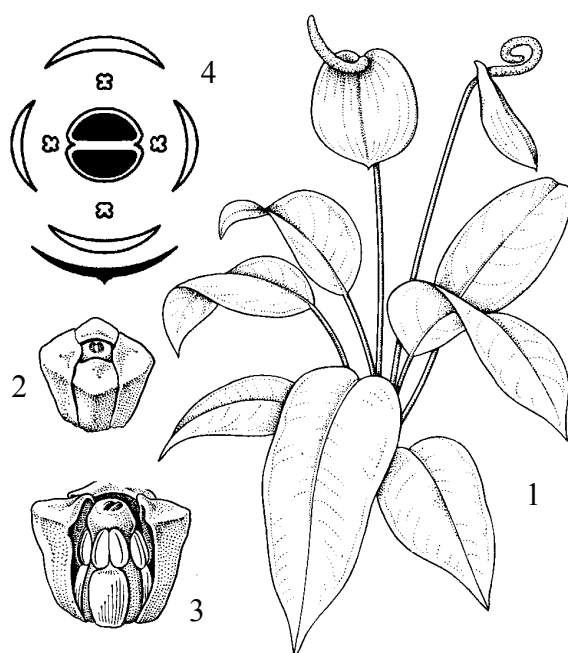


Рис. 427. *Anthurium scherzerianum*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - диаграмма цветка



Рис. 428. *Monstera deliciosa*

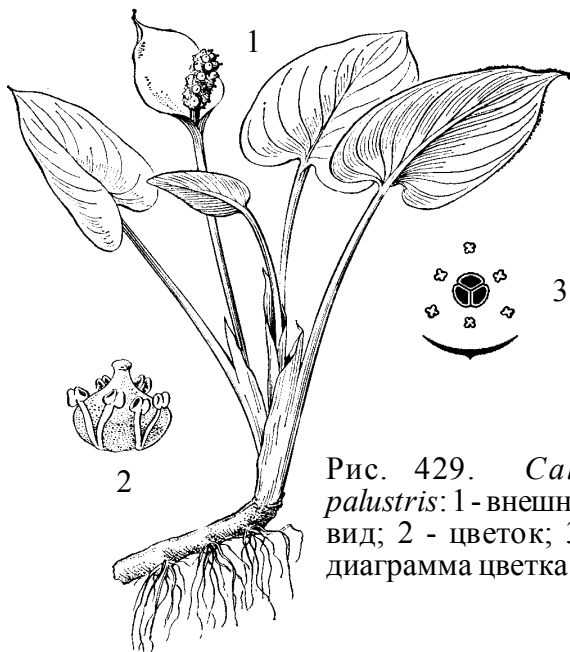


Рис. 429. *Calla palustris*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка

декоративные растения, например, Антуриум Шерцера (*Anthurium scherzerianum*, рис. 427) с ярко окрашенным покрывалом распространён в оранжерейной и комнатной культуре.

Подсемейство Монстеровые (*Monsteroideae*) включает корнелазяющие растения, обитающие в тропических дождевых лесах (более 160 видов). Соцветие закрыто покрывалом, открывающимся во время цветения. Цветки обоеполые, без околоцветника. Тычинок 6. Плоды - сочные ягоды, тесно расположенные на початке. Широко культивируется Монстера деликатесная (*Monstera deliciosa*, рис. 428), привлекающая внимание не только крупными продырявленными листьями, но и сочными съедобными плодами, употребляемыми в пищу при достижении полной зрелости (недозрелые плоды содержат большое количество трихосклеридов и рафид, обжигающих полость рта).

Подсемейство Калловые (*Calloideae*) - олиготипное, насчитывает 4 рода и 5 видов, распространённых в умеренной зоне северного полушария. Это корневищные травы с простыми цельнокрайными листьями и обоеполыми цветками с околоцветником. В отличие от предыдущих подсемейств Калловые имеют членистые млечники. Лишь у относящегося к монотипному роду Белокрыльника болотного (*Calla palustris*, рис. 429) цветок без

диаграммой семейства *Liliaceae*. Плод - сухая ягода.

Подсемейство Потосовые (*Pothoideae*) представлено видами, распространёнными в тропиках. Самым крупным является неотропический род Антуриум (*Anthurium*), насчитывающий около 500 видов, обитающих в тропических лесах. Листья черешковые, разнообразной формы и рассечения. Соцветие с обоеполыми цветками и ярко окрашенным покрывалом. Околоцветник четырёхчленный, тычинок 4, завязь двугнёздная. Плоды - сочные ягоды. Антуриумы широко используются как

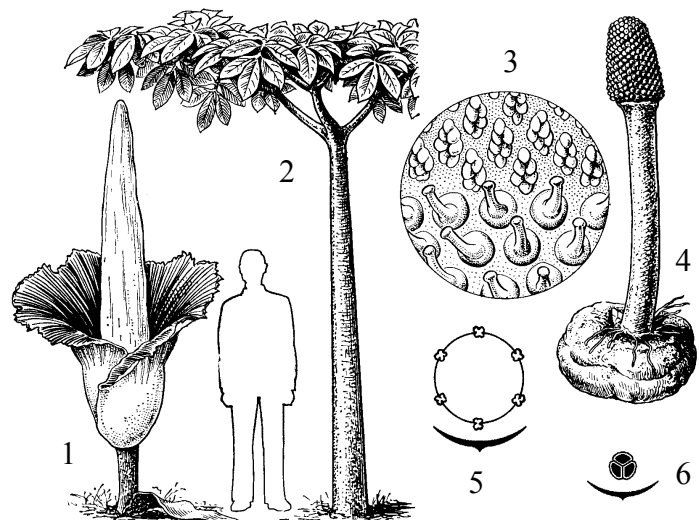


Рис. 430. *Amorphophallus titanus*: 1 - стадия цветения (соцветие); 2- вегетативная стадия (лист); 3 - фрагмент соцветия в переходной зоне между женскими и мужскими цветками; 4 - растение в стадии плодоношения; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков

околоцветника, с шестичленным андроцеом. Плоды интенсивно красные, семена мелкие, с развитой воздухоносной тканью, распространяются водой и не теряют плавучести несколько месяцев.

Подсемейство Лазиевые (*Lasioideae*) насчитывает около 15 родов и 150 видов тропических гигрофильных трав, нередко больших размеров, с корневищами или клубнями. Цветки обоеполые и раздельнополые, 2-3 членные, обоеполые обычно с околоцветником. Тычинок 4-6, гинецей из 2-5 плодолистиков, завязь одногнёздная. Наибольший интерес представляет Аморфофаллус гигантский (*Amorphophallus titanus*, рис. 430), обитающий в тропических дождевых лесах Западной Суматры. В период цветения над землёй возвышается огромное соцветие, значительно превышающее рост человека, покрытое

крупным гофрированным покрывалом. Верхняя часть початка стерильна, достигает полутора метров длины, в нижней части оси располагаются женские цветки, над ними - до 5 тысяч мужских. Соцветие издаёт зловонный запах. После образования плодов появляется единственный лист со сложноперистой пластинкой, достигающий 2-5 м в высоту. В подземной части находится крупный клубень, который с каждой генерацией увеличивается (известен 5-метровый черешок и 40 килограммовый клубень).

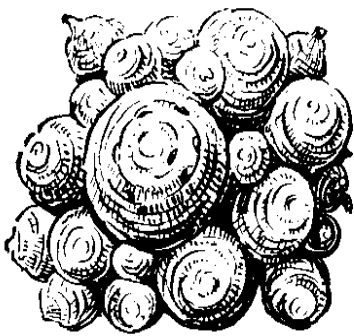


Рис. 432. *Calocasia antiquorum*: клубни

Подсемейство Филодендровые (*Philodendroideae*) включает 15 родов и более 500 видов преимущественно лазающих растений, распространённых в тропиках. Цветки раздельнополые, без околоцветника. Тычинок обычно 4, сросшихся в синандрий. Гинецей из 2-14 плодолистиков, плод - сочная ягода. Покрывало толстое, мясистое, свёрнутое в трубку, с перетяжкой. Выше женских цветков, в области перетяжки, располагается зона стерильных мужских цветков. Верхняя часть початка занята мужскими цветками, тычинки которых имеют сильно разросшийся связник, тесно располагаются в цветке, так что границы между

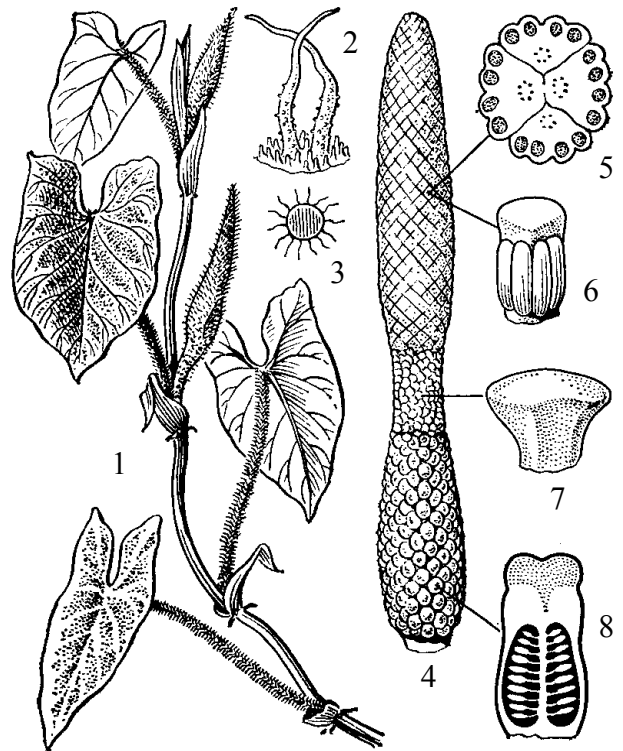


Рис. 431. *Philodendron verrucosum*: 1 - внешний вид; 2 - волоски на черешках листьев; 3 - черешок листа в разрезе; 4 - початок; 5 - поперечный разрез мужского цветка; 6 - тычинка; 7 - стерильный цветок; 8 - продольный разрез завязи

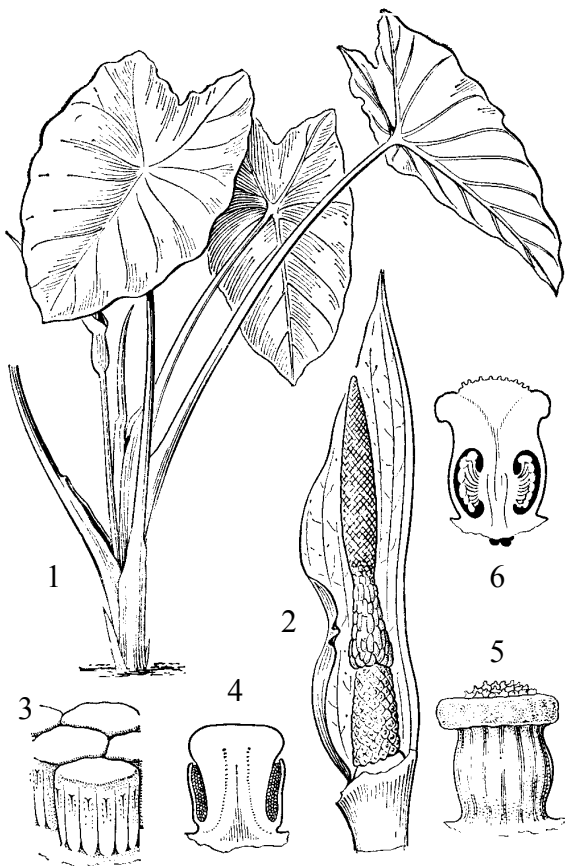


Рис. 433. *Xanthosoma sagittifolia*: 1 - внешний вид; 2 - соцветие; 3 - мужские цветки; 4 - продольный разрез синандрия; 5 - гинецей; 6 - продольный разрез завязи

завязью занимают нижнюю часть соцветия. Важное пищевое значение имеет Калоказия древняя (*Calocasia antiquorum*, рис. 432), клубни которой известны под названием "таро", ради которых это растение возделывают уже более 2000 лет, известно большое количество сортов. Таро используют также, как и клубни картофеля. Не менее важное экономическое значение имеет Ксантосома стрелолистная (*Xanthosoma sagittifolium*, рис. 433), известная под названием "маланга", клубневидные корневища и надземные части которого употребляются в пищу.

Подсемейство Аронниковые (*Aroideae*) насчитывает 30 родов и около 200 видов, распространённых преимущественно в тропических и субтропических зонах. Это небольшие прямостоячие наземные травы с клубнями или корневищами. Цветки раздельнополые, голые, тычинки свободные или в синандриях, завязь одногнёздная. Покрывало с перетяжкой. Соцветие имеет сложное строение: в нижней части располагаются женские цветки,

ними и между самими цветками неразличимы. При цветении тычинки сдавливаются и из пыльников выступает пыльца, склеенная в липкие ленты. Многие виды разводятся как декоративные растения, как, например, южноамериканский Филодендрон бородавчатый (*Philodendron verrucosum*, рис. 431).

Подсемейство Калоказиевые (*Calocasioideae*) представлено крупными травами с короткими стеблями и мощными клубнями или корневищами, насчитывает 15 родов и около 150 видов, распространённых в тропиках. Покрывало с перетяжкой, в этой области на початке располагаются стерильные мужские цветки. Такие же цветки занимают верхушку соцветия, между этими двумя стерильными зонами располагаются фертильные мужские цветки, состоящие из сросшихся в синандрии тычинок.

Женские цветки с

одногнёздной

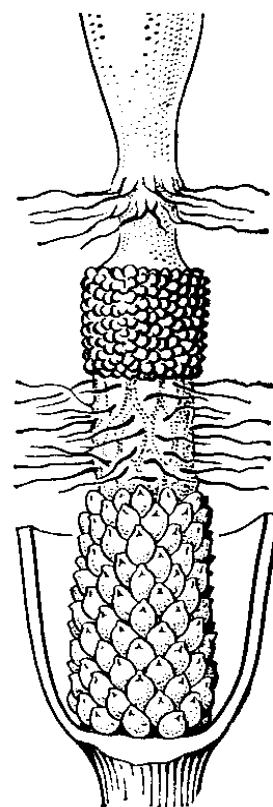


Рис. 434. *Arum maculatum*: соцветие (покрывало удалено)

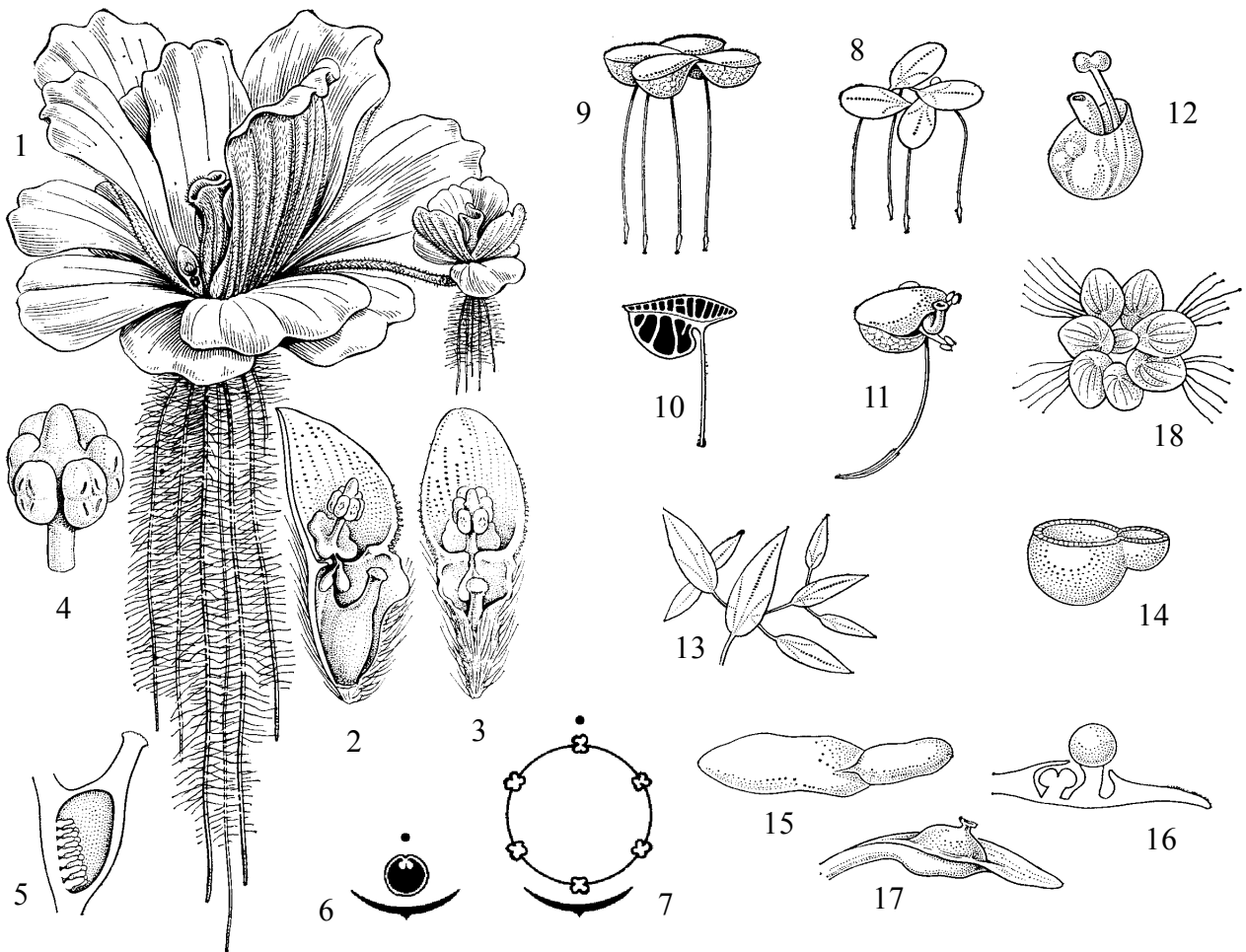


Рис. 435. *Pistia stratiotes*: 1 - внешний вид; 2-3 - соцветие; 4 - мужской цветок; 5 - гинецей в разрезе; 6-7 - диаграммы женского и мужского цветков. *Lemna minor*: 8 - внешний вид. *Lemna gibba*: 9 - внешний вид; 10 - разрез листеца; 11 - цветущий листец; 12 - соцветие. *Lemna trisulca*: 13 - внешний вид. *Wolffia arrhiza*: 14 - внешний вид. *Wolffiella lingulata*: 15 - выход дочернего листеца; 16 - соцветие в разрезе; 17 - плод. *Spirodella polyrhiza*: 18 - внешний вид

затем идёт зона стерильных цветков, видоизменённых в волоски, далее зона мужских цветков и верхняя часть соцветия переходит в стерильный придаток, служащий для привлечения насекомых-опылителей. Некоторые виды подсемейства заходят в умеренные зоны. Например, широко распространённый в лесах Аронник пятнистый (*Arum maculatum*, рис. 434).

Подсемейство Пистиевые (*Pistioideae*) представлено всего одним видом - Пистия телорезовидная (*Pistia stratiotes*, рис. 435, 1-7), распространённым в тропиках. Это водное плавающее растение, широко известное в аквариумной культуре. Соцветие небольшое, до 2 см длины. В нижней части початка находится единственный женский цветок, отделяемый неполной перетяжкой покрывала от 2-8 мужских цветков со сросшимися в синандрии тычинками. Пистия очень быстро размножается вегетативно с помощью столонов, на концах которых возникают новые особи.

Семейство Рясковые (*Lemnaceae*) включает 6 родов и около 30 видов водных плавающих растений, имеющих космополитное распространение. Это самые маленькие цветковые растения, величина которых не превышает 1 см.

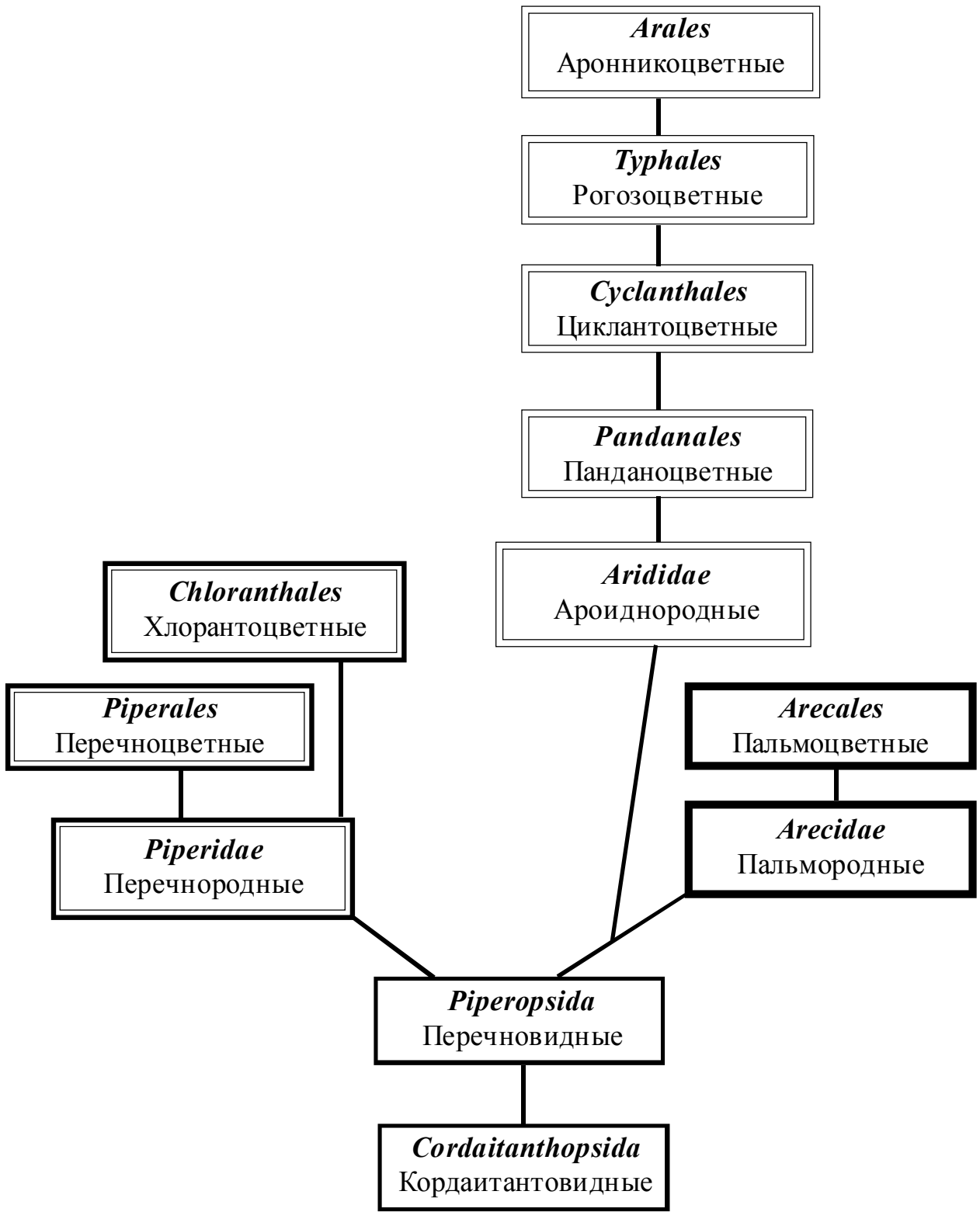


Рис. 436. Схема филогенетических отношений Перечновидных - *Piperopsida*



Вегетативное тело напоминает плавающий лист или слоевище, представляющее собой не дифференцированный на стебель и лист побег - листец. Соцветия до крайности редуцированные, включенные первоначально в рудиментарное пленчатое покрывало или же без покрывала и состоят из 1-2 мужских и 1 женского цветка. Околоцветник отсутствует, мужские цветки состоят из 1 тычинки, женский помещается между мужскими, гинецей псевдомономерный. Плод мешочкообразный, содержит от 1 до 6 семян. Широко распространёнными видами являются: Ряска малая (*Lemna minor*, рис. 435,8), Ряска горбатая (*Lemna gibba*, рис. 435,9-12), Ряска тройчатая (*Lemna trisulca*, рис. 435,13), Многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza*, рис. 435,18), Вольфия бескорневая (*Wolffia arrhyza*, рис. 435,14), Вольфиелла языковидная (*Wolffiella lingulata*, рис. 435,15-17).

Подкласс *Arecidae* в своём происхождении, по мнению многих систематиков, связан с *Liliidae* и через них с *Magnoliidae*. Об этом свидетельствует наличие у некоторых представителей примитивных признаков - древесных жизненных форм, неопределённости частей цветка, апокарпности гинецея. Однако есть и другая точка зрения на происхождение *Arecidae*: в системах Г. Галлира, Н.И.Кузнецова, Н.А.Буша и др. Арециды связываются с *Piperales*. Эволюция цветка в этой группе порядков идет в направлении редукции околоцветника и перехода к однополовости, а также совершенствовании соцветия - початка. Этот признак является одним из сближающих Арециды с Перечноцветными. Непосредственная генетическая связь между слагающими подкласс порядками может быть представлена как происхождение их от общего предка.

Филогенетические отношения в классе *Piperopsida* представлены на рисунке 436. Внутри класса выделяются три филогенетические линии, соответствующие рангу подклассов. Наиболее древней и обособленной группой являются *Piperidae*. Две другие группы - *Arecidae* и *Arididae* - более близки в родственном отношении и имеют общее происхождение.

В целом отдел Плаунообразные (*Lycopodiophyta*) представляет собой отдельную филогенетическую группу высших растений, в которой на уровне споровых растений (особенно равноспоровых) прослеживаются черты микрофильной эволюционной линии. Общим объединяющим признаком является стробилиарность генеративных структур, хорошо выраженная на уровнях голосеменных растений и трансформированная у покрытосеменных. Что касается последних, то этот признак более или менее выражен у примитивных таксонов, но постепенно исчезает, и эта трансформация хорошо прослеживается через ряд переходных форм.

Филогенетические отношения в отделе *Lycopodiophyta* приведены на рисунке 437.

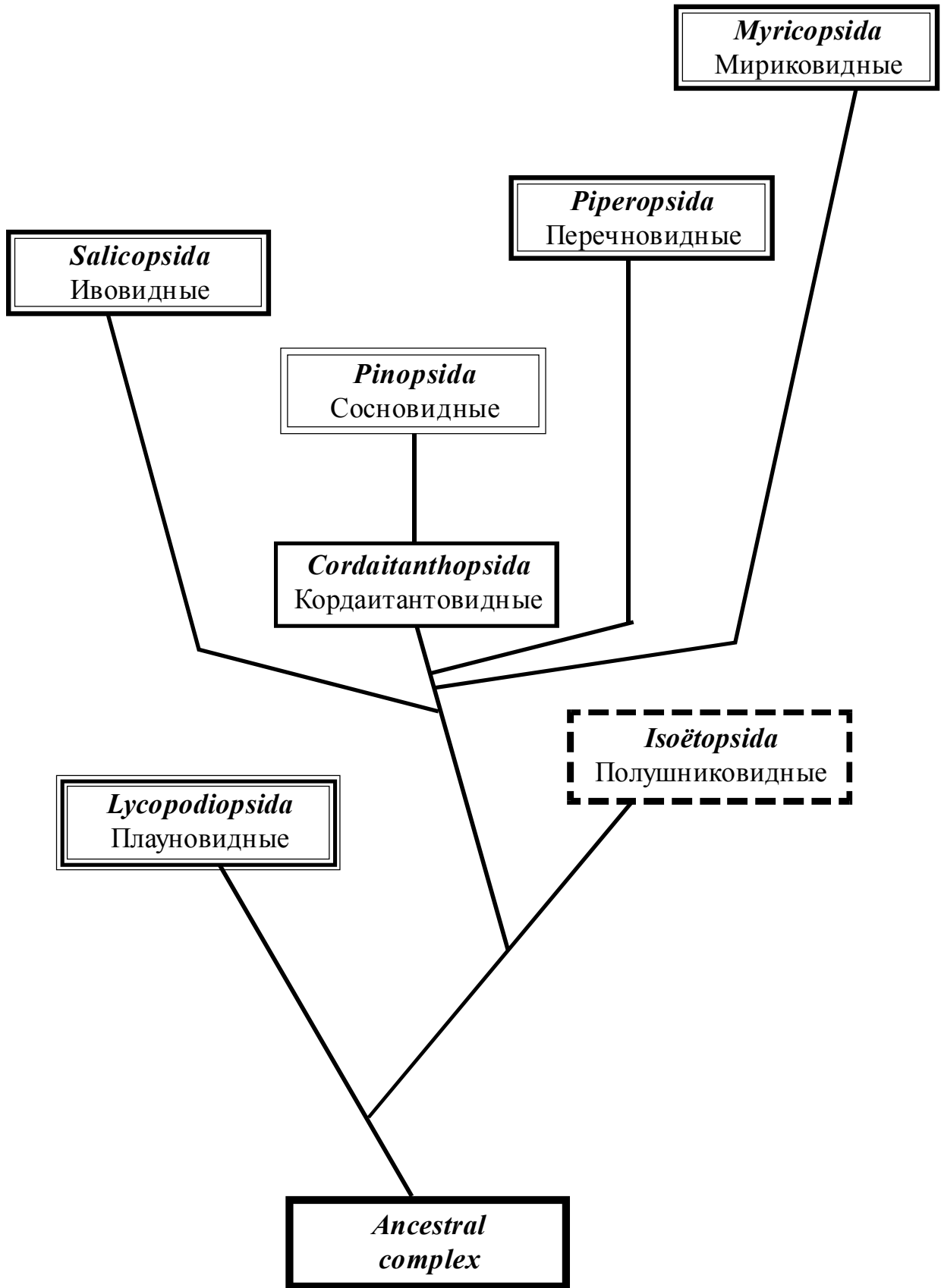


Рис. 437. Схема филогенетических отношений в отделе Плаунообразных - *Lycopodiophyta*

## ОТДЕЛ ХВОЩЕОБРАЗНЫЕ - *EQUISETOPHYTA*

Для представителей отдела характерна членистость побегов, состоящих из узлов с мутовчато расположенными листьями и междоузлий. Современные хвощи - травянистые растения, среди вымерших были древесные формы. Самые древние достоверные остатки хвощей известны из верхнедевонских отложений, в позднем девоне существовали представители всех классов. Наибольшего расцвета хвощи достигли в каменноугольном периоде. Большинство ископаемых хвощей были крупными деревьями, образовавшими леса на болотистых местах вместе с лепидодендронами и сигилляриями. Их остатки дали начало залежам каменного угля. В начале триаса древовидные формы вымерли.

Листья хвощей мелкие (микрофильная линия эволюции), но иного происхождения, чем у плаунов. Они не являются энациями - выростами стебля, а возникли из коротких боковых веточек (теломов), ставших плоскими. Проводящая система - артростель. У споровых представителей отдела спорангии располагаются на особо устроенных спорофиллах - спорангиофорах, направлены своей верхней частью вниз, к основанию спорангиофора (обратные). У семенных представителей макроспорангиофоры редуцированы и анатропность спорангиев не прослеживается. Стебли у равноспоровых представителей отдела продольно ребристые.

В системе, принятой в настоящем издании, отдел включает 5 классов:

Класс Гиениевидные - *Hyeniopsida*

Класс Клинолистовидные - *Sphaenophyllopsida*

Класс Хвощевидные - *Equisetopsida*

Класс Эфедровидные - *Ephedropsida*

Класс Казуариновидные - *Casuarinopsida*

### КЛАСС ГИЕНИЕВИДНЫЕ - *HYENIOPSIDA*

Вымершая группа растений, остатки которых известны из нижнего девона. Это одна из древнейших и примитивнейших групп споровых растений, для которой было характерно дихотомическое ветвление, отсутствие настоящих листьев. В системе высших растений этот таксон занимает неустойчивое положение и многие исследователи рассматривают его как примитивные прапаротникообразные. Но наличие анатопных спорангиев, зачатков мутовчатого ветвления и членистости у наиболее высоко организованных представителей позволяют относить этот класс к отделу Хвощеобразных.

Класс включает два порядка: Тримерофитоподобные (*Trimerophytales*) и Гиениеподобные (*Hyeniales*).

#### Порядок Тримерофитоподобные - *Trimerophytales*

Представители порядка отличаются наличием ясно выраженных осей разных

порядков, причём характер ветвления является стойким таксономическим признаком: у примитивных представителей многие теломы после дихотомии больше не ветвятся и формируется более или менее выраженная главная ось, у других боковые оси лишь однажды дихотомически ветвятся, у третьих ветвление трихотомическое.

Род Псилофит (*Psilophyton*) известен из отложений раннего девона Западной Европы, Западной Сибири, Восточного Казахстана, Китая, Северной Америки. Эти растения высотой до 70 см местами образовывали обширные заросли на заболоченных местах. Главная ось слабо дифференцирована, боковые оси более или менее толстые, дихотомически ветвились и в свою очередь формировали множественные без определённого порядка ветвящиеся более тонкие веточки. Для рода характерна равная и неравная трёхмерная дихотомия. Эпидермис стебля был покрыт кутикулой. У одних

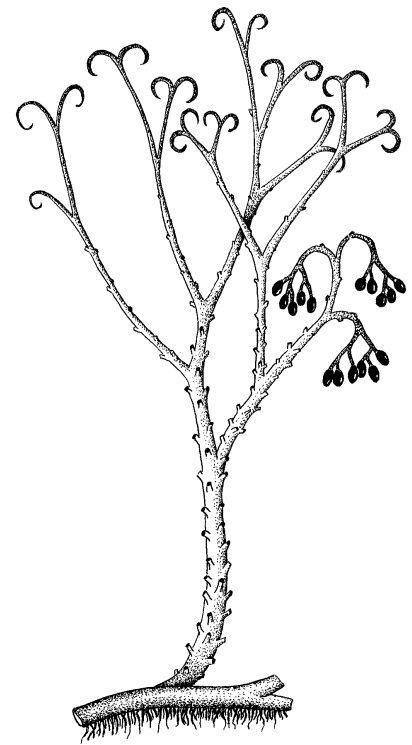


Рис. 438. *Psilophyton princeps*

видов оси голые, у других покрыты шиповидными энциальными образованиями до 2-2,5 мм длины. Проводящая система - протостель. Молодые конечные оси были загнуты книзу. Спороносные оси ветвились вильчато до 7 раз и оканчивались двумя продолговато-эллиптическими анатропными спорангиями.

Наиболее известным и изученным видом является Псилофит первичный

(*Psilophyton princeps*, рис. 438), найденный в 1859 г. в девонских отложениях Канады Джеймсом Досоном. Это открытие положило начало изучению первых высших растений, хотя и осталась не замеченным, настолько это растение оказалось необычным. Их более детальное и систематическое изучение началось лишь с 1917 г. после открытия Риниеобразных (*Rhyniophyta*).

Род Тримерофит (*Trimerophyton*) также известен из раннедевонских отложений. По ряду признаков его представители являются более продвинутыми, чем виды рода Псилофит. Основное отличие заключается в типе ветвления осей: в узлах главных осей отходили в сторону сразу три прямые оси, которые повторно трифуркировали, а дихотомически ветвились только более тонкие ответвления.

Виды рода Пертика (*Pertica sp.*, рис. 439)

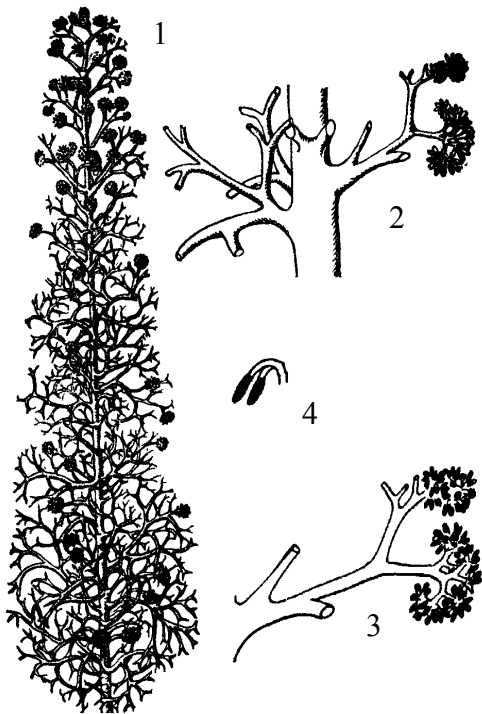


Рис. 439. *Pertica sp.*: 1 - внешний вид; 2 - часть побега; 3 - спорангии; 4 - спорангиофор

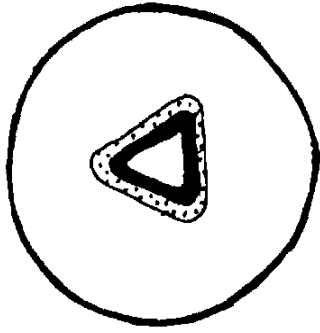


Рис. 440. Сифоностель Гиениеподобных

были наиболее крупными представителями Тримерофитоподобных, достигавшими 3 м в высоту. Дихотомическое ветвление наблюдалось только у наиболее тонких ветвей, которые располагались спирально или собирались в мутовки.

### Порядок Гиениеподобные - *Hyeniales*

Представители порядка появились в конце раннего и в среднем девроне и вымерли в раннем карбоне. Для них характерны стели разного строения, в основном сифоностель (рис. 440).

Порядок включает два семейства, представленные одноимёнными родами.

Семейство Гиениевые (*Hyeniaceae*) представлено единственным родом Гиения (*Hyenia elegans*, рис. 441, 1-3), еще не имевшим ясного членистого строения. Это были некрупные (20-30 см высоты) травянистые растения с горизонтально растущим довольно толстым дихотомически ветвящимся ризомоидом. Вертикальные побеги слабо дихотомически ветвились и были покрыты мелкими, дважды-трижды дихотомически ветвившимися, слегка уплощёнными образованиями, имевшими отчетливую веточную природу. В верхней части "листья" располагались мутовками, в нижней - по спирали. Спорангиофоры располагались мутовками и были собраны в рыхлые колоски. Они также дихотомически ветвились, на каждом ответвлении располагались по 2-3 спорангия, обращенные верхушками вниз. Проводящая система - сифоностель. Семейство Каламофитовые (*Calamophytaceae*) представлено родом

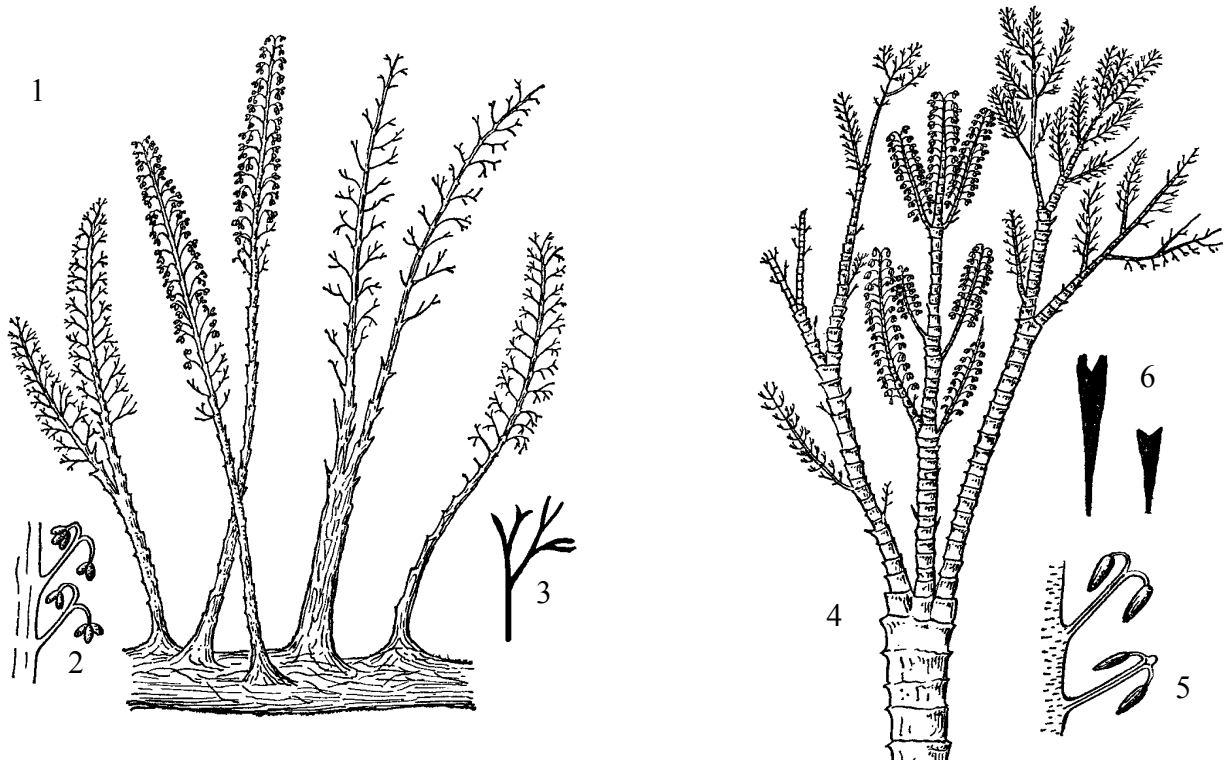


Рис. 441. *Hyenia elegans*: 1 - внешний вид; 2 - спорангиофоры; 3 - лист. *Calamophyton* sp.: 4 - внешний вид; 5 - спорангиофоры; 6 - листья

Каламофитон (*Calamophyton sp.*, рис. 441,4-6), у которого была ясно выражена членистость. Это были небольшие древесные растения (до 25 см высоты) с пучком ветвей на верхушке, формировавшим крону. Листья ветвились дихотомически, достигали 1 см в длину, в нижней части стебля располагались по спирали, в верхней - мутовками по два. Спорангиофоры составляли рыхлый колосок, имели на ответвлениях по 1-2 спорангия. Проведённая более поздняя реконструкция этой структуры выявила её более сложное строение, а именно веерообразное расположение обращённых участков спорангиофора и большее общее количество спорангиев на одном спорангиофоре.

## КЛАСС КЛИНОЛИСТОВИДНЫЕ - *SPHAENOPHYLLOPSIDA*

Представлен большей частью вымершими растениями, жившими от девона до триаса, образующими густые заросли в болотистых лесах. Для них характерно членистостебельность побегов, мутовчатое расположение листьев, количество которых кратно трём. Класс включает два порядка: Клинолистоподобные (*Sphaenophyllales*) и Сальвиниеподобные (*Salviniales*).

### Порядок Клинолистоподобные - *Sphaenophyllales*

У Клинолистоподобных кроме членистости стебли были бороздчатыми и обладали вторичным ростом. Побеги превышали длину нескольких метров при толщине стебля 0,1-0,5 см. Предполагается, что они были лианами, имевшими лазающие стебли с прицепками. Экологически они были полуводными растениями, т.к. у них наблюдается гетерофилия. Хорошо изучен род Клинолист (*Sphaenophyllum cuneifolium*, рис. 442). Листорасположение мутовчатое, количество листьев в мутовках от 3 до 18. Листья в очертании были клиновидными, иногда цельными, в верхней части зубчатые, с дихотомическим

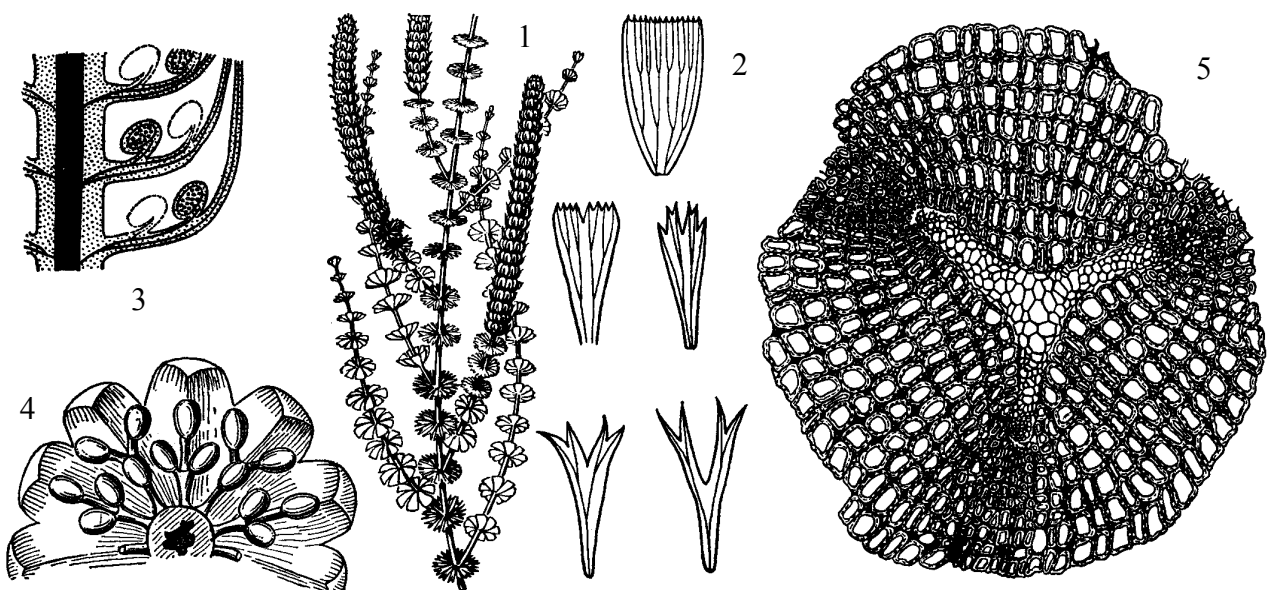


Рис. 442. *Sphaenophyllum cuneifolium*: 1 - внешний вид; 2 - листья различных узлов; 3 - продольный разрез части спороносного колоска; 4 - часть узла спороносного колоска; 5 - поперечный разрез стебля с трёхлучевой первичной ксилемой в центре

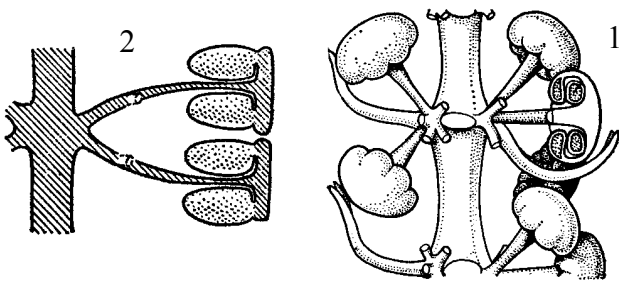


Рис. 443. Варианты строения спороносных колосков у Клинолистоподобных: 1 - несросшиеся фертильные и стерильные части; 2 - только фертильные части

жилкованием, чаще дихотомически раздельные на узкие дольки. За ребрами внутри стебля находились проводящие пучки, ребра междоузлий лежали точно друг над другом. На стебле в узлах иногда образовывались придаточные корни. Проводящая система имела особое строение. Между пучками трехлучевой первичной ксилемы

располагались пучки первичной флоэмы, камбий возникал снаружы от первичной ксилемы, и вторичная структура формировалась так же, как и вторичная структура корней цветковых растений. Спороносные колоски имели разное строение, достигали 10 см длины и не всегда были конечными. На оси колоска мутовками располагались спорангиофоры. В колосках спорангиофоры чередовались с кроющими листьями, последние иногда срастались между собой, образуя вогнутую чашу, от основания которой отходили приросшие к нему спорангиофоры. Известны виды, у которых спороносные колоски состояли из двух несросшихся частей - спороносной и стерильной (рис. 443), а также виды, имевшие только спорангиофоры без кроющих листьев.

Большинство видов были равноспоровыми растениями, но некоторые имели микро- и макроспорангии. Так у *Sphaenophyllum delectum* в микроспорангиях образовывалось большое количество микроспор, в макроспорангиях - до 16 макроспор. Макроспора в 10 раз превышала размеры микроспоры.

### Порядок Сальвиниеподобные - *Salviniales*

Порядок монотипный, представлен одним одноимённым семейством Сальвиниевые (*Salviniaceae*). Это семейство включает 10 видов водных растений, распространенных, в основном, в тропических странах. В умеренных широтах широко распространена Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*, рис. 444). Тело Сальвинии представлено стеблем, имеющим внутри протостель и большие воздухоносные полости, в которых на трабекулах подвешен проводящий цилиндр. Ксилема практически редуцирована до 1-2 трахеид. На стебле мутовками по три располагаются листья - два листа плавающие, надводные и один лист - погруженный, подводный, рассеченный на нитевидные доли, густо покрытые волосками. Надводные листья покрыты особыми сосочками, состоящими из округлых клеток, стенки которых покрыты воском. Эти сосочки придают листу светло-зелёную окраску и способствуют удалению воды с поверхности листа. Подводный лист выполняет функцию корня, является стабилизирующим аппаратом, и на нем развиваются органы спороношения - спорокарпии. По анатомическому строению он напоминает стебель, в центре располагается проводящий пучок, вокруг которого имеются воздухоносные полости. В спорокарпиях образуются микро- и мегаспорангиофоры, несущие микро- и

мегаспорангии, причем мегаспорангии содержат по 1 мегаспоре. Спорокарпий имеет двойную оболочку, которая замкнута и между стенками находится воздушная полость. Спорангии сидят на ножках, ножки микроспорангиев ветвятся, а у некоторых видов ветвятся и ножки мегаспорангиев. Спорангии лептоспорангиатного типа, лишены приспособлений для вскрытия. Споры погружены в пенистую массу, образованную расплывшимися клетками тапетума. Осенью спорокарпии опадают и опускаются на дно. Весной, после сгнивания оболочек спорокарпия, спорангии всплывают на поверхность воды. Споры прорастают внутри спорангиев.

Микроспора образует сильно редуцированный мужской гаметофит, состоящий из ризоидальной клетки, вегетативной клетки и двух трехклеточных антеридиев. Вегетативная клетка увеличивается в размерах и выдвигает гаметофит из микроспоры. Каждая сперматогенная клетка при делении образует 4 многожгутиковых сперматозоида, которые выходят в воду.

Мегаспора прорастает внутри мегаспорангия и образует женский гаметофит, окруженный его стенками. При ее прорастании после первого деления образуются две клетки, из верхней развивается собственно гаметофит, а нижняя разрастается, ядро ее делится, но перегородок между ядрами не образуется. Эта сильно разросшаяся клетка заполнена питательными веществами. Гаметофит в верхней части разрывает оболочку мегаспоры и мегаспорангия и выходит наружу в виде зеленой веерообразной пластинки, в ткань которой погружены несколько архегониев. Питательные вещества расходуются на развитие собственно гаметофита, который остаётся прикреплённым к оболочкам мегаспорангия и мегаспоры. После оплодотворения из зиготы образуется зародыш, долгое время связанный с гаметофитом. При развитии проростка не образуется органов, свернутых в улитку.

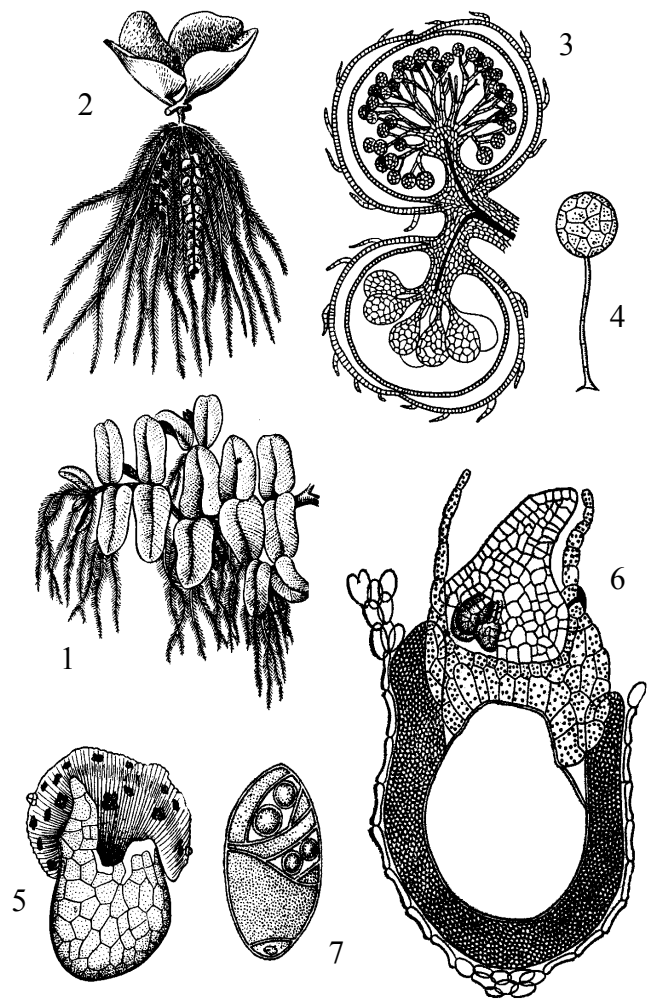


Рис. 444. *Salvinia natans*: 1 - внешний вид; 2 - муртовка листьев; 3 - продольный разрез через спорокарпии; 4 - микроспорангий; 5 - женский гаметофит, вышедший из оболочки мегаспорангия; 6 - женский гаметофит в разрезе на оболочках споры и спорангия; 7 - мужской гаметофит с проталлиальной, вегетативной клетками и двумя антеридиями



Положение Сальвиниеподобных в системе высших растений до конца не определено. В большинстве систем этот порядок относят к отделу Папоротникообразных. Но у них нет существенных признаков папоротников - улиткообразного почкосложения, кольца на спорангии. Более того, Сальвиниеподобные обладают признаками, которые свойственны хвощам - членистый стебель, мутовчатое листорасположение, чего нет ни у одного папоротника.

## КЛАСС ХВОЩЕВИДНЫЕ - *EQUISETOPSIDA*

Представлен растениями, имеющими по-настоящему членистые стебли, хорошо выраженный конечный спороносный колосок, мутовчато расположенные листья. Самые древние достоверные остатки представителей класса известны из отложений верхнего девона, расцвет приходится на каменноугольный период. В мезозое во многих районах Хвощевидные были доминантными растениями, образовывали чистые заросли и сформировали мощные напластования каменных углей, или выступали как компоненты лепидодендроновых лесов. В перми почти все представители этого класса вымерли. Класс делится на два порядка: Каламитоподобные (*Calamitales*) и Хвощеподобные (*Equisetales*).

### Порядок Каламитоподобные - *Calamitales*

По облику напоминали современные хвощи, но увеличенные в десятки раз. Каламитовые впервые появляются в нижнем карбоне, наибольшего расцвета достигают в среднем карбоне, немногие из них дожили до конца триаса. Они имели древовидную форму и достигали 8 - 10 м в высоту и 0,5 м в диаметре. Основной фотосинтезирующий орган - листья - располагались в мутовках (от 3 до 70 листьев в пределах одного узла в зависимости от его возраста). Внутри стебля развивалась сердцевина, которая у взрослых растений разрушалась, образуя центральную полость. Мощный слой древесины имел каринальные полости. Стебель был членистым, членики короткие, шире своей длины. Подземная часть - ползучее корневище, тоже членистое, с мутовчато расположенными корнями. Спорангии располагались в спороносных колосках

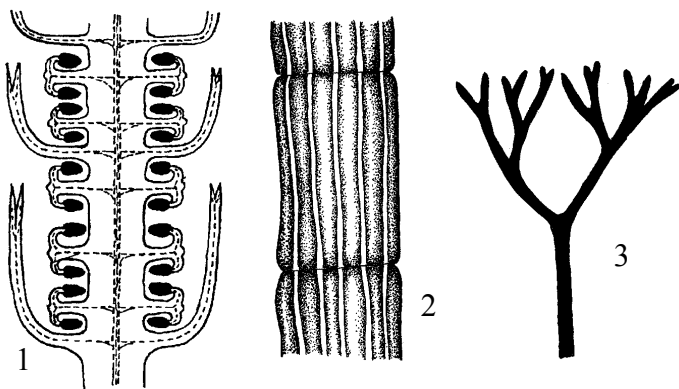


Рис. 445. *Asterocalamites sp.*: 1 - спороносный колосок в разрезе; 2 - часть стебля; 3 - лист

на щитовидных спорофиллах, каждый из которых нес по 4 спорангия. Порядок представлен двумя семействами - Астерокаламитовые и Каламитовые.

Семейство Астерокаламитовые (*Asterocalamitaceae*) представлено родом Астерокаламит (*Asterocalamites sp.*, рис. 445). Ребра стебля в узлах не чередовались, но под

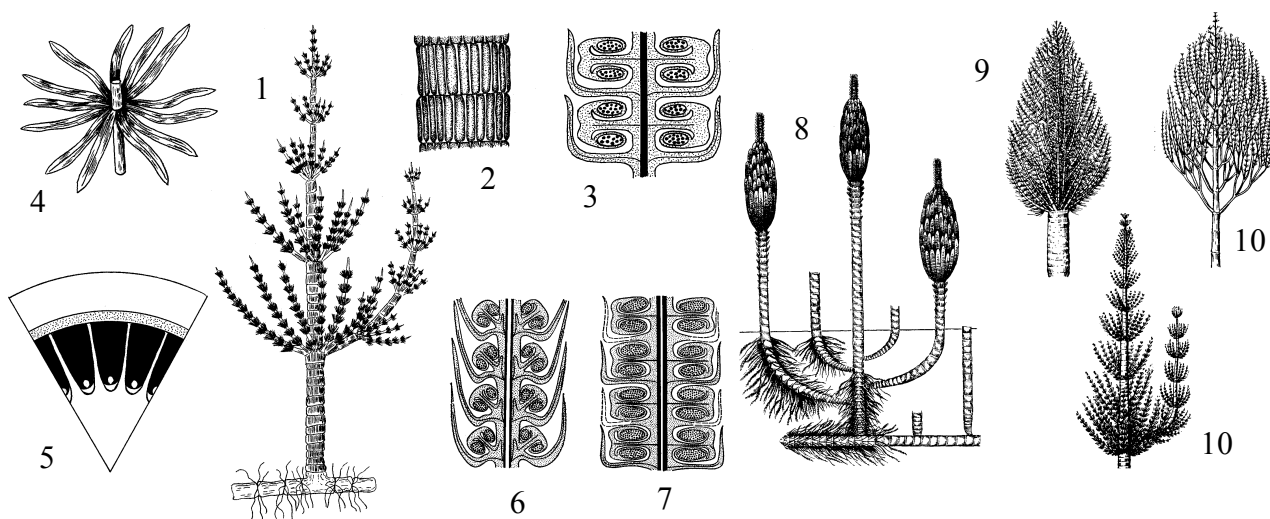


Рис. 446. *Calamites sp.*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент стебля; 3 - спороносный колосок в разрезе; 4 - мутовка листьев; 5 - часть стебля в разрезе. *Paleostachya sp.*: 6 - разрез спороносного колоска. *Calamostachys sp.*: 7 - разрез спороносного колоска; 8-11 - каламиты с разными типами ветвления

ребрами в стебле дихотомически делился проводящий пучок. (У Клинолистовидных такого деления не было). Листья узкие, длиной до 5 см, дихотомически ветвящиеся. Членики стебля длиннее своей ширины. Спорангиофоры были щитковидными, располагались на оси стробила мутовками по 8-10. Мутовки спорофиллов чередовались с мутовками вегетативных листьев, пластинки которых дихотомически расчленились.

Семейство Каламитовые (*Calamitaceae*) включало древовидные растения до 20-30 м высоты, представлено широкораспространенным родом Каламит (*Calamites sp*, рис. 446,1-5). Стеблевые ребра каламитов в узлах чередовались, проводящие пучки стебля ветвились дихотомически и чередовались тоже. Листья располагались в мутовках по 8-20, были свободными или сросшимися, длиной от 5 до 20 см. Листья цельные, линейные, с одной жилкой, содержали хлорофилл и выполняли функцию фотосинтеза. В стебле имелась центральная полость, в каждом пучке ксилемы - каринальная полость, проводящая воду, кольцо камбия и мощная кора. В стебле хорошо заметны сердцевинные лучи.

Поскольку многие крупные древесные каламиты жили на зыбкой заболоченной почве, то у них развивались для удержания стволов в вертикальном положении мощная система воздушных опорных корней. Мелкие корни имели ди-, три- и тетрархное актиностелическое строение, лучи ксилемы чередовались с участками флоэмы. В более толстых и крупных корнях формировалась полиархная ксилема, на периферии формировалась перидерма.

Спороносные колоски имели различное строение и достигали 12 см длины и 4 см в диаметре и отличались большим разнообразием, мутовки спорофиллов чередовались с мутовками бесплодных листьев, которые прикрывали спорофиллы. У Каламостахиса (*Calamostachys sp.*, рис. 446,7) кроющиеся листья загибались кверху и прикрывали спорангиофоры. У Палеостахии (*Paleostachya sp.*, рис. 446,6) спорангиофоры располагались в пазухах кроющихся листьев, что

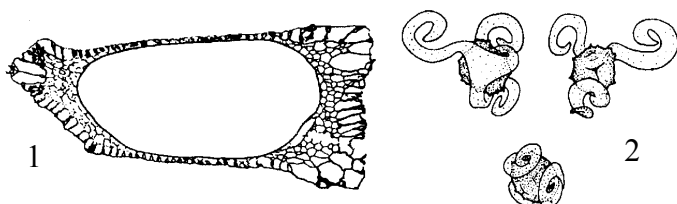


Рис. 447. *Calamocarpum insignis*: 1 - продольный разрез мегаспорангия с единственной спорой, занимающей весь спорангий; 2 - микроспоры с элатерами *Elaterites triferens*.

было вторичным явлением, поскольку проводящий пучок, идущий в ножку спорангиофора, сначала направляется кверху, к месту прежнего расположения спорангиофора, а затем загибается вниз и входит в его основание.

Таким образом, стробилы Каламитоподобных коренным

образом отличаются от стробиллов Клинолистоподобных тем, что у них фертильные и стерильные структуры принадлежат разным мутовкам. У Клинолистоподобных они принадлежат одной мутовке и являются сестринской парой.

Среди Каламитоподобных были разноспоровые и семенные растения. Мегаспоры у этих растений были в 3-4 раза крупнее микроспор. У Каламокарпона замечательного (*Calamocarpum insignis*, рис. 447,1) в мегаспорангиях развивалась одна мегаспора, прораставшая ещё в нём. При этом спорангий был хорошо укрыт краями спорангиофора и стерильными структурами, т.е. формировалось примитивное семя. У некоторых видов споры имели выросты - элатеры (*Elaterites triferens*, рис. 447,2).

### Порядок Хвощеподобные - *Equisetales*

Ископаемые остатки представителей порядка известны с карбона. Среди

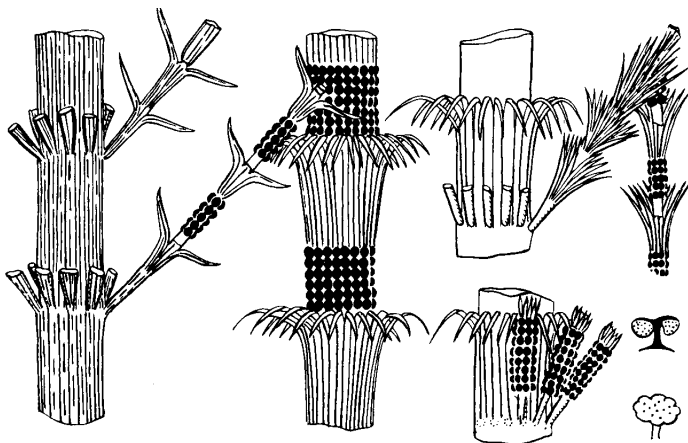


Рис. 448. Ископаемые Хвощеподобные со спороносными зонами на главном и боковых побегах

вымерших представителей насчитывают до четырёх семейств, общим признаком которых были сросшиеся в основании листья и наличие фертильных (спороносных) зон на верхних междоузлиях центрального стебля или боковых ветвей (рис. 448). Общим объединяющим признаком ископаемых и современных Хвощеподобных является отсутствие стерильных

чешуй в стробилах и фертильных зонах.

Ныне живущие растения объединены в одно семейство Хвощёвые (*Equisetaceae*) с одним родом Хвощ (*Equisetum*), насчитывающим более 30 видов, распространенных повсеместно, кроме Австралии и Новой Зеландии. Современные хвощи - небольшие травянистые растения до 100 см высотой (*Equisetum giganteum*, растущий в Бразилии - лиана более 10 метров). Растут хвощи на болотах, в лесах, в кустарниках, на лугах, пашнях, железнодорожных

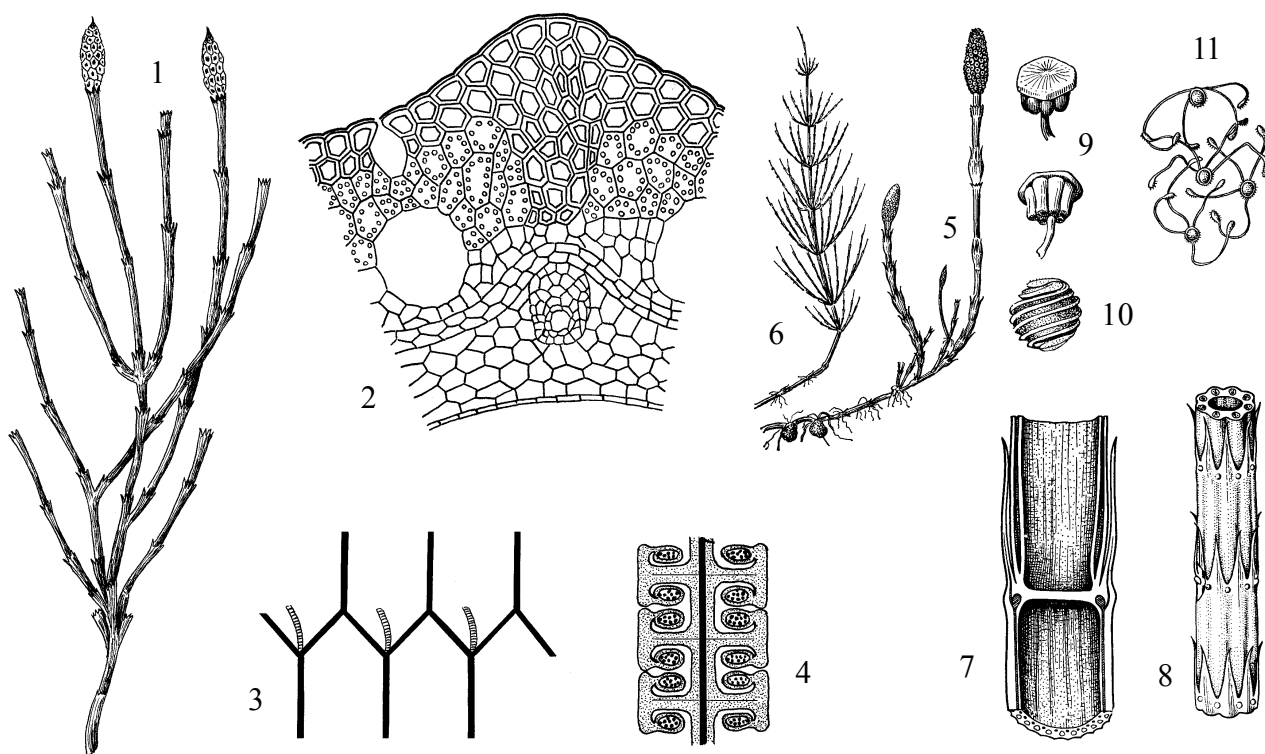


Рис. 449. *Equisetum ramosissimum*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент поперечного среза стебля; 3 - схема прохождения проводящих пучков в узле; 4 - часть продольного среза спороносного колоска. *Equisetum arvense*: 5 - весенний спороносный побег; 6 - летний фотосинтезирующий побег; 7 - часть продольного разреза стебля; 8 - фрагмент стебля с коронками листьев; 9 - спорангиофоры; 10 - спора; 11 - споры с развернувшимися элатерами

насыпях и других местах. У одних хвощей весной вырастает зеленый фотосинтезирующий побег, на котором летом появляются спороносные колоски, как у Хвоща ветвистого (*Equisetum ramosissimum*, рис. 449,1-4). У других весной появляется незеленый нефотосинтезирующий побег со спороносным колоском, который после спороношения отмирает, а от корневища отрастает летний фотосинтезирующий побег без спороносных колосков, как у Хвоща полевого (*Equisetum arvense*, рис. 449,5-11).

Листья у хвощей представлены листовым влагалищем, охватывающим основание междоузлия и защищающим зоны вставочной меристемы. По верхнему краю влагалища сидят зубцевидные листовые пластинки, которые в почке сращены между собой и образуют колпачок, прикрывающий точку роста. При дальнейшем росте стебля листовые пластинки отходят друг от друга, но разрыв происходит не всегда по месту срастания, поэтому число зубцов по краю влагалища может не соответствовать действительному числу листьев. Зубцевидные листовые пластинки обычно короткие и содержат мало хлоренхимы.

Функцию фотосинтеза выполняет стебель. Он состоит из коры, проводящего цилиндра и центральной полости. Сверху стебель покрыт эпидермисом, оболочки клеток которого пропитаны кремнеземом, что придает стеблям дополнительную жесткость и прочность. Стебель ребристый, в ребрах располагаются механические ткани, в ложбинках - ассимиляционные, под каждым участком которых находится валекулярная (ложбиночная) полость,

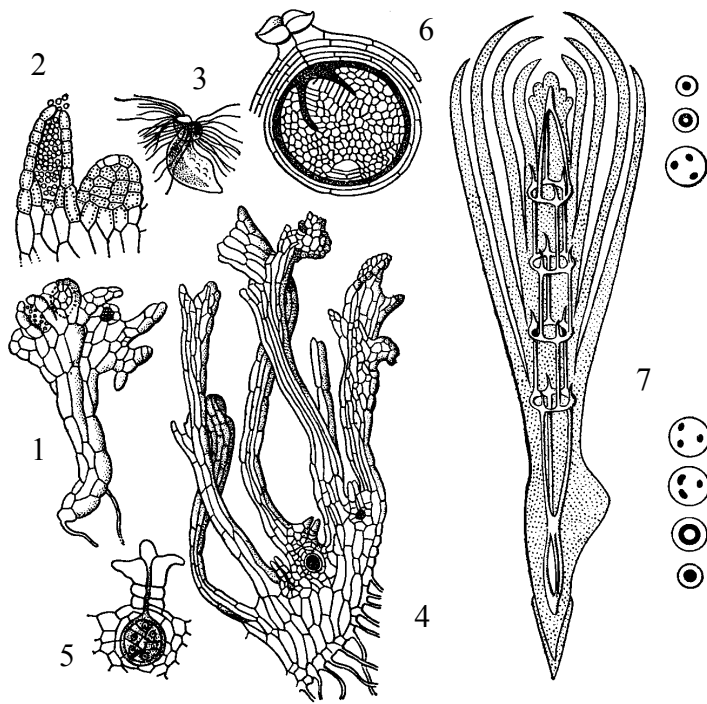


Рис. 450. *Equisetum ramosissimum*: 1 - мужской гаметофит; 2 - антеридий 3 - сперматозоид; 4 - женский гаметофит; 5 - архегоний; 6 - зародыш; 7 - схема молодого спорофита и стель на разных уровнях

заполненная в начале своего развития водой, затем воздухом. Валекулярные и центральная полость соседних междоузлий разделены перегородками. Под механической тканью располагаются проводящие закрытые колатеральные пучки. В пучке есть каринальная полость, как у каламитов. Проводящие пучки междоузлий в средней части стебля, подходя к вышерасположенному узлу, делятся на три ветви, из которых средняя отклоняется наружу и входит в лист. Боковые ветви, сливаясь с боковыми ветвями соседних

пучков, образуют синтетические пучки, проходящие в следующее междоузлие (рис. 449,3).

Стебель ветвится моноподиально, боковые почки первоначально прикрыты основаниями листовых влагалищ, при своём развитии боковые побеги прорывают их. Подземная часть представлена вертикальным и горизонтальным корневищем, последнее является органом накопления продуктов запаса и вегетативного размножения. На корневищах формируются запасяющие органы - клубни.

Спороносный колосок состоит только из спорангиофоров. Последние имеют щитовидную форму и ножку, спорангии мешковидные, располагаются вокруг ножки в числе 5-12. Хвощи - растения равноспоровые, их споры имеют элатеры - третью оболочку, состоящую из двух спирально закрученных лент, расширяющихся на концах. В сухую погоду элатеры раскручиваются, сцепляются с элатерами других спор, и это способствует распространению спор группами. Физиологически хвощи являются разноспоровыми растениями, при равной величине из одних спор вырастают мужские гаметофиты, из других - женские. Детальное изучение цикла развития хвощей показало, что 50% спор дают чисто мужские гаметофиты, а другие 50% образуют обоеполые гаметофиты. Причем на последних сначала развиваются только архегонии. Если же не произошло оплодотворения, дополнительно развиваются антеридии, обеспечивающие этот процесс. Гаметофиты имеют пластинчатую форму, мужские мелкие, в антеридиях развиваются многожгутиковые сперматозоиды. Женские более крупные, ветвистые, архегонии с короткой шейкой. Зародыш первоначально скрыт в ткани

гаметофита, их может быть несколько на одном гаметофите. Молодой стебель хвоща имеет протостелическое строение (рис. 450).

Практическое значение хвощей невелико. Их стебли используются как абразивный материал для полировки дерева, для чистки посуды. У Хвоща полевого на корневище образуются клубневидные побеги, употребляемые в пищу. Некоторые хвощи являются сорняками.

### КЛАСС ЭФЕДРОВИДНЫЕ - *EPHEDROPSIDA*

Класс монотипный, представлен одним родом Эфедра (*Ephedra*), насчитывающим около 40 видов, произрастающих в областях с сухим климатом - Средиземноморье, Азии, Северной и Южной Америке, в степях, полупустынях, пустынях, на песчаных и скалистых местообитаниях, в ксерофильных лесах и редколесьях. Это низкие сильноветвистые кустарники от нескольких сантиметров до 6-8 м высоты. Проводящая система - эустель, во вторичной ксилеме которой наряду с трахеидами имеются и сосуды. Функцию фотосинтеза выполняют стебли. Наиболее широко распространена Эфедра двухколосковая (*Ephedra distachia*, рис. 451). Листья Эфедры чешуевидные, рано опадающие. Стробилы однополые, растения почти всегда двудомные, у некоторых видов имеются атавистические признаки двуполовости стробилов. Женские и мужские генеративные органы собраны в шишкообразные "соцветия". Микростробилы состоят из удлиненной оси, на которой супротивно расположены 2-8 пар кроющих чешуй. Нижние 1-2 пары обычно стерильны, а у основания остальных находится вилочкообразный вырост - антеннофор, заканчивающийся 2-8 синангиями. Микроспорангии 2-3-4-х гнездные. У основания антеннофора находится примитивный "околоцветник", состоящий из двух широких чешуй, более или менее сросшихся. Макростробилы располагаются на концах коротких боковых побегов или на междоузлиях удлиненных побегов, одиночно или по 2-

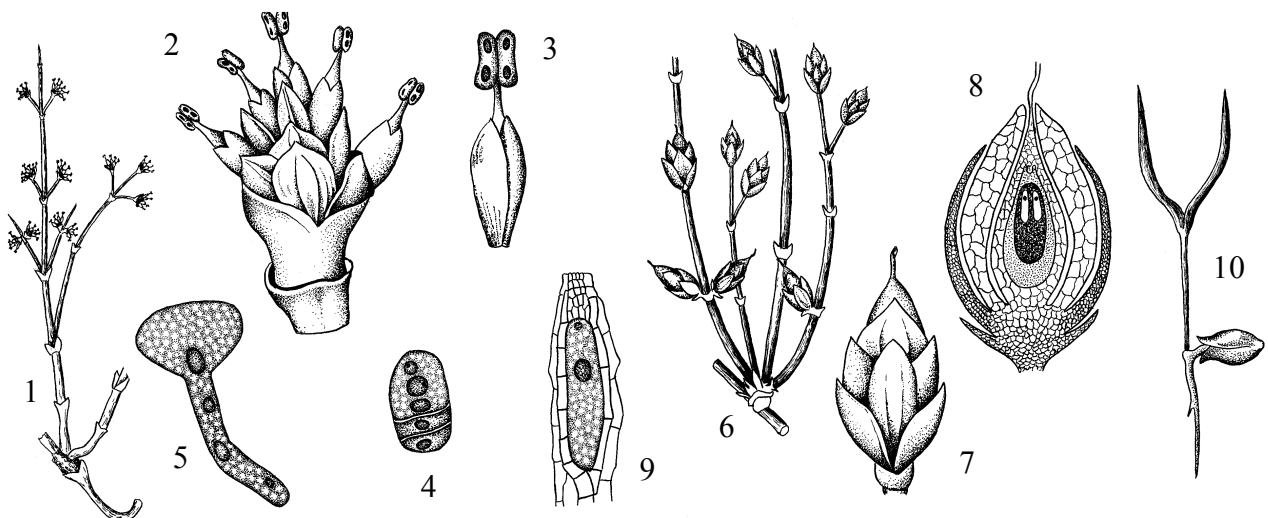


Рис. 451. *Ephedra distachia*: 1 - ветвь с микростробилами; 2 - микростробил; 3 - микроспорофилл; 4 - прорастающая микроспора; 5 - мужской гаметофит; 6 - ветвь с макростробилами; 7 - макростробил; 8 - разрез через семязпочку с женским гаметофитом; 9 - архегоний; 10 - проросток

3. Каждый макростробил состоит из 4-7 супротивных кроющих чешуй, сидящих на оси. В середине верхней пары чешуй формируется семяпочка. Она одета двумя покровами. Наружный покров состоит из 2 листьев, которые срастаются и по созревании семяпочки становятся мясистыми, яркоокрашенными. Из этого покрова выглядывает верхняя часть интегумента, который вытягивается в микропилярную трубку, улавливающую микроспоры. Внутренняя часть семяпочки занята нуцеллусом, имеющим пыльцевую камеру. На верху микропилярной трубки ко времени опыления появляется капелька жидкости, к которой прилипает микроспора.

Опыление осуществляется при помощи ветра. Пыльцевые зерна, попадая на каплю жидкости, втягиваются в микропилярную трубку до пыльцевой камеры, т.е. прямо на женский гаметофит.

Мужской гаметофит развивается в микроспоре при ее прорастании путем нескольких делений ядра. Сначала образуется одна проталлиальная клетка, ядро второй проталлиальной клетки и антеридиальное ядро, но перегородок не образуется. Дальше делится антеридиальное ядро, образуя два ядра - генеративное и ядро трубчатой клетки. Эти ядра тоже не отделяются перегородками. Ядро генеративной клетки делится и образует ядро клетки-ножки и ядро сперматогенной клетки, последнее дает начало двум спермиям. Таким образом, мужской гаметофит состоит из одной маленькой проталлиальной клетки и одной большой, в цитоплазме которой находятся 5 ядер: проталлиальное, трубчатое (вегетативное), ядро клетки-ножки, два спермия. Пыльцевая трубка очень короткая. К моменту внедрения ее в женский гаметофит ядра клетки-ножки и трубчатой клетки исчезают.

В нуцеллусе семяпочки формируется одна макроспора, дающая начало женскому гаметофиту. В нем закладываются 2-3 или 5 архегониев с большим числом шейковых клеток - до 32 и более. При оплодотворении один спермий сливается с ядром брюшной канальцевой клетки, которая не отделена перегородкой, что некоторые исследователи рассматривают как примитивный прообраз двойного оплодотворения. В семени развивается 1 зародыш с двумя семядолями, окруженный гаплоидным эндоспермом. Семена имеют мясистый покров красного или оранжевого цвета, что способствует их распространению животными.

Эфедра хвощовая служит источником получения эфедрина - важного сердечного и противоастматического средства. Из "ягод" иногда готовят варенье, по вкусу напоминающее мед.

## КЛАСС КАЗУАРИНОВИДНЫЕ - *CASUARINOPSIDA*

Монотипный таксон, представленный одноимённым порядком (*Casuarinales*), семейством (*Casuarinaceae*) и одним родом Казуарина (*Casuarina*), насчитывающим около 60 видов, отличающимися крайне примитивными признаками. Самым важным показателем примитивности служит наличие

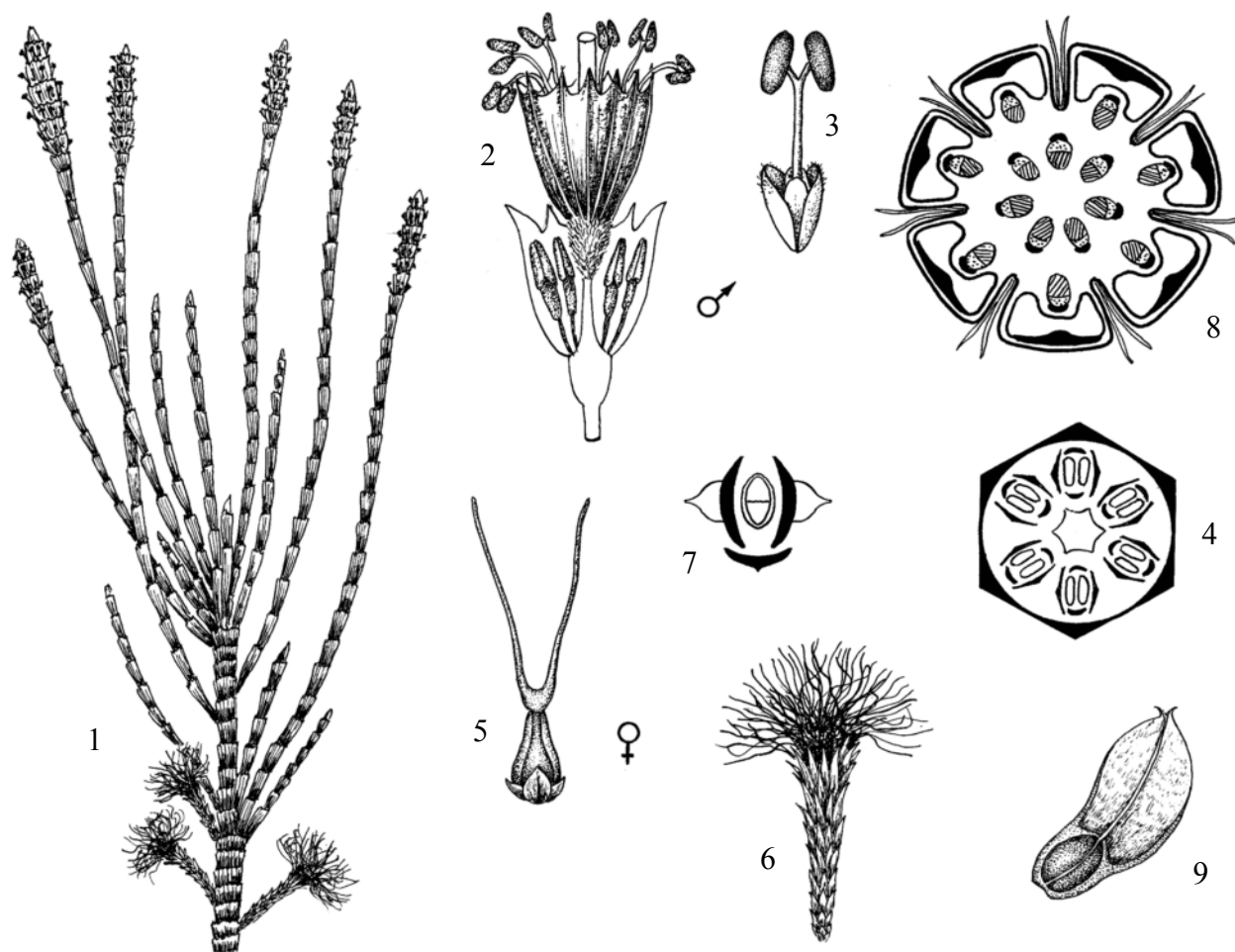


Рис. 452. *Casuarina equisetifolia*: 1 - часть побега с мужскими и женскими соцветиями; 2 - часть мужского соцветия; 3 - мужской цветок; 4 - диаграмма мужского соцветия; 5 - женский цветок; 6 - женское соцветие; 7 - диаграмма женского цветка; 8 - поперечный разрез стебля; 9 - плод

халазогамии и многоклеточного археспория, следствием чего является развитие нескольких зародышевых мешков в семяпочке. В этом отношении Казуариновидные не только наипростейшие покрытосеменные, они ниже голосеменных и даже ниже разноспоровых папоротников. В системе Покрытосеменных занимают обособленное место, не имея не только родственных, но даже аналогичных форм.

Распространены Казуариновидные в Австралии и прилегающих к ней островах Тихого океана. Своим габитусом напоминают хвощи. Название род получил за сходство тонких побегов с оперением австралийских нелетающих птиц казуаров, тело которых покрыто тонкими волосовидными перьями.

Это деревья или кустарники с членистыми стеблями, ветвящимися мутовчато. Листья чешуевидные, сросшиеся в зубчатые влагалища. Междоузлия с продольными рёбрами и бороздками. Функцию фотосинтеза выполняют стебли. В их рёбрах под слоем механической ткани залегает фотосинтезирующая хлоренхима. Побеги двух типов: фотосинтезирующие, ежегодно опадающие и одревесневающие, многолетние.

Наиболее широко распространённым видом является Казуарина хвощелистная (*Casuarina equisetifolia*, рис. 452). Мужские цветки состоят из тычинки,



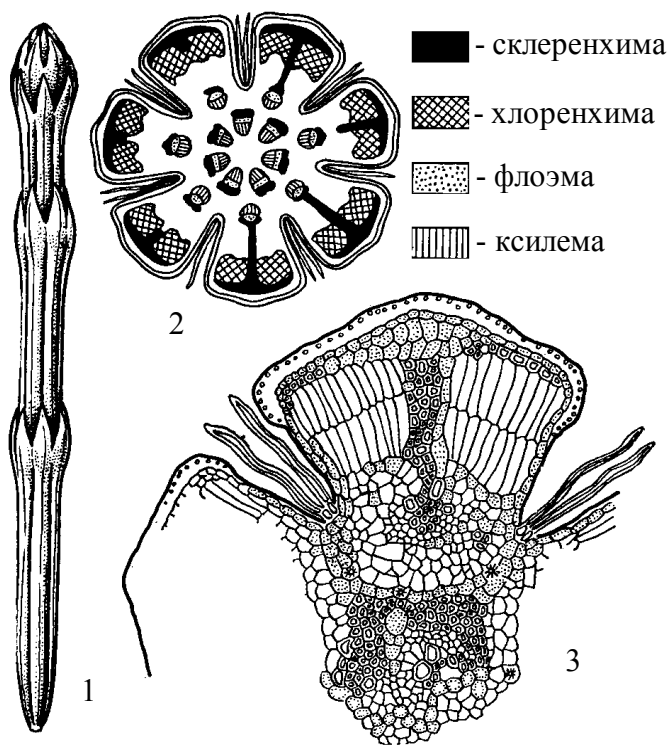


Рис. 453. *Casuarina litorea*: 1 - фрагмент побега; 2 - схема поперечного разреза стебля; 3 - фрагмент поперечного разреза стебля

окружённой четырьмя  
прицветничками. Цветки

расположены мутовчато внутри "воротничка". Тычинки на конце дихотомически ветвятся, на каждом ответвлении находится двугнёздный пыльник. Мужское соцветие похоже на спороносный колосок хвощей. Женские цветки состоят из пестика, снабжённого двумя прицветничками и расположенного в пазухе прицветника. Пестик состоит из двух плодолистиков. Столбик с двумя длинными рыльцами. Завязь первоначально двугнёздная, но развивается одно гнездо с 2-4 семязачатками, полного развития достигает лишь один из них. Цветки собраны в головчатое соцветие.

Плод ореховидный, с одним крылом

и одним семенем, которое срастается с околоплодником. После созревания семян соплодия одревесневают и напоминают шишки голосеменных. Опыление происходит при помощи ветра.

В анатомическом строении есть ряд примитивных признаков, ставящих этот таксон в совершенно особое положение. В стебле два круга (а не один, как у всех двудольных) сосудисто-волокнистых пучков (рис. 453). Наряду с сосудами в ксилеме имеются и трахеиды. Устьица располагаются в углублениях между рёбрами, они голосеменного типа. При халазогамии пыльцевая трубка проникает в семязпочку не через микропиле, а через халазу, что является древним признаком. Кроме того, пыльцевая трубка способна ветвиться и образовывать гаустории подобно Араукарии, причём её гаустории разрушают прорастающие мегаспоры, оставляя нетронутым тот зародышевый мешок, в котором происходит оплодотворение. В семязпочке Казуарины развивается до 20 зародышевых мешков.

Казуарины обладают очень прочной древесиной, которая носит промышленное название "железное дерево" и употребляется для изготовления мебели. На корнях растений часто образуются клубеньки с азотфиксирующими бактериями.

Некоторые исследователи (Веттштейн и др.) связывают происхождение Казуариновидных с Хвощевой эволюционной линией. К сожалению палеонтологических доказательств древности Казуариновых пока нет. Однако их обособленное систематическое положение говорит в пользу большой древности и примитивности этого таксона. Об этом же свидетельствует их

распространение в странах с обилием древних, примитивных растительных и животных типов.

Хвоцеобразные представляют собой хорошо обособленную группу растений, эволюция которой шла по пути совершенствования членистой структуры стебля. Их листья имеют теломное происхождение и спорангиофоры тоже не являются видоизмененными листьями, а представляют собой видоизмененный побег, произошедший от спороносных структур Гиении и Каламофитона, который сформировался благодаря уплощению верхней части спороносных теломов, в

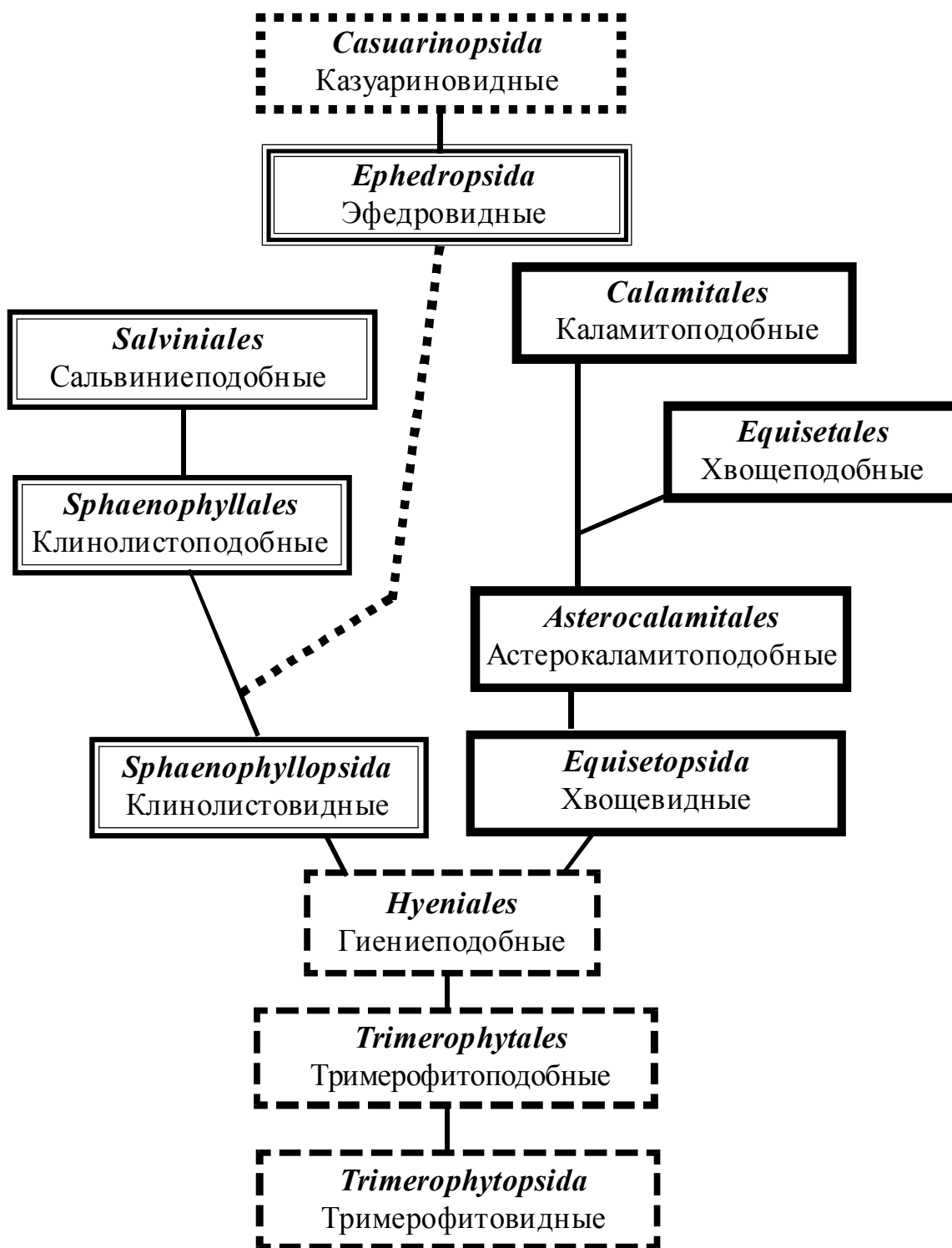


Рис. 454. Схема филогенетических отношений в отделе Хвоцеобразные - *Equisetophyta*

результате чего получилась структура грибообразной формы.

Филогенетические связи в отделе можно выразить схемой, представленной на рисунке 454.

Хвоцеобразные (*Equisetophyta*) связаны в своем происхождении с Тримерофитоподобными (*Trimerophytales*), которые, очевидно, входили в состав сборной группы, давшей начало по меньшей мере трем направлениям эволюции высших растений - членистостебельному, кладоксилеевому и прогимноспермному. Эволюция членистостебельного направления привела к формированию таксонов, объединяемых в отдел *Equisetophyta*, для представителей которого характерна членистость побегов, состоящих из узлов с мутовчато расположенными листьями и междоузлий.

Среди Хвоцеобразных ясно выделяются две филогенетические линии. Первую составляют представители класса Хвоцевидные (*Equisetopsida*) - современные и ископаемые виды порядков Хвоцеподобные (*Equisetales*) и Каламитоподобные (*Calamitales*) и близкие к ним типы. Эти таксоны имеют в стебле сердцевинную полость, вокруг которой располагаются проводящие пучки, их протоксилема обращена к сердцевине (эндархная). Современные хвощи являются боковым ответвлением этой линии развития, они имеют признаки каламитов, но не обладают способностью ко вторичному утолщению. Этот таксон характеризуется особым строением спорангиофоров, появлением третьей оболочки у спор, превратившейся в элатеры. Развитие каламитов привело к появлению примитивного семени, поэтому в эволюционном плане они достигли такой же ступени, как и лепидодендроны. Вторая линия включает представителей класса Клинолистовидные (*Sphaenophyllopsida*), у которых нет полости в стеблях, а древесина монолитная, в виде треугольной призмы с протоксилемой вдоль ребер, т.е. обращенной в сторону коры. Также они отличались особым строением спороносных структур. Эволюция этой линии завершилась появлением разноспоровости, однако семенные таксоны этой группы в ископаемом состоянии неизвестны. Б.М. Козо-Полянский относит к этой линии и Сальвиниеподобные (*Salviniales*), положение которых в системе лептоспорангиатных папоротников вызывает сомнение, поскольку у них нет существенных признаков этого таксона - улиткообразного почкосложения и кольца на спорангии. Более того, они обладают признаками, которые свойственны хвощам - членистый стебель, мутовчатое листорасположение, чего нет ни у одного папоротника.

Филогенетические связи представителей семенных таксонов *Ephedropsida* и *Casuarinopsida* с этими двумя основными филогенетическими линиями в ископаемом состоянии не выявлены. Тем не менее, строение их вегетативных структур (членистость, редуцированные листья) указывает на такую связь. Что же касается генеративных органов, то их связь просматривается только между собой, и как происходила их трансформация в процессе эволюции, какими были переходные формы от грибовидного спорангиофора к семяпочке Эфедры и пестику Казуарины, неизвестно.

## ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ - *POLYPODIOPHYTA*

Наиболее древние представители отдела известны с девона и имеют приблизительно одинаковый геологический возраст с Хвощеобразными. Этот таксон относится к макрофильной линии эволюции, листья которых формировались из ветвящейся системы крупных теломов, ставших плоскими, крупными, с ветвящейся системой жилок, получивших название "вайи". У современных равноспоровых представителей, у ископаемых равно- и разноспоровых и у части ископаемых голосеменных таксонов вайевая природа листа хорошо выражена, что проявляется в улиткообразном почкосложении и росте листа верхушкой. У части ископаемых голосеменных и у всех ископаемых и современных покрытосеменных таксонов этот признак не выражен, лист не свёрнут в улитку и растёт за счёт вставочных меристем. Покрытосеменные представители отдела характеризуются настоящим цветком, имеющим развитый околоцветник и кондупликатные плодолистки.

Отдел Папоротникообразные (*Polypodiophyta*) является крупнейшим филумом высших растений, где только современные споровые представители насчитывают более 10000 видов. В системе, принятой в настоящем издании, отдел насчитывает 9 классов:

- Класс Кладоксиловидные - *Cladoxilopsida*
- Класс Протоптеридиевидные - *Protopteridopsida*
- Класс Археоптерисовидные - *Archaepteridopsida*
- Класс Зигоптерисовидные - *Zygopteridopsida*
- Класс Мараттиевидные - *Marattiopsida*
- Класс Многоножковидные - *Polypodiopsida*
- Класс Гинкговидные - *Gynkgopsida*
- Класс Саговниковидные - *Cycadopsida*
- Класс Магнолиевидные - *Magnoliopsida*

### КЛАСС КЛАДОКСИЛОВИДНЫЕ - *CLADOXYLOPSIDA*

Класс включает ископаемые равноспоровые девонские растения, представленные родами Псевдоспорохнус (*Pseudosporochnus*) и Кладоксилон (*Cladoxylon*), относящихся к соответствующим семействам.

Псевдоспорохнус (*Pseudosporochnus sp.*, рис. 455) имел центральный ствол до 1 м высотой и крону ветвей первого порядка, разветвлявшихся на пучок из 3-4 ветвей второго порядка. Эти ветви несли дихотомически ветвящиеся более тонкие оси следующих порядков, располагавшихся по спирали. Одни из этих тонких осей были стерильными, другие равнодихотомически разветвлялись и заканчивались двумя сближенными спорангиями. Проводящий цилиндр представлял собой расчленённую актиностель, в центре которой находились несколько округлых или продолговатых пучков, окружённых периферическим

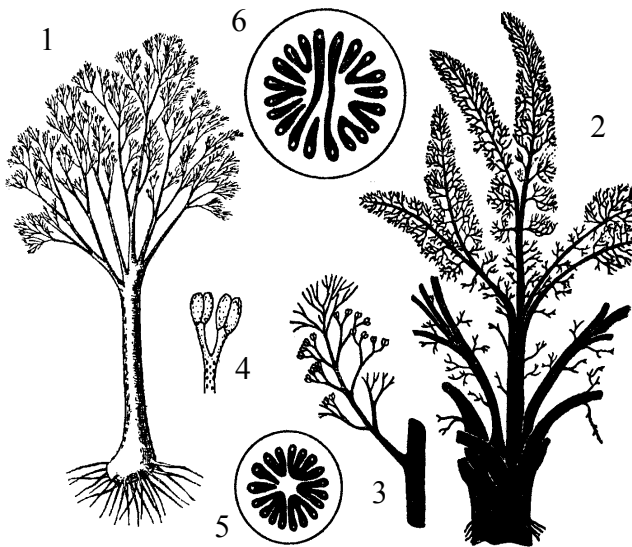


Рис. 455. *Pseudosporochnus* sp.: 1 - внешний вид; 2 - верхняя часть ствола с ветками; 3 - фрагмент спороносного побега; 4 - спорангии; 5-6 - разрез стебля разной толщины

ветвились, каждая веточка заканчивалась одним спорангием. Спорангии не имели приспособлений для вскрывания.

Кладоксилонидные связаны в своём происхождении с Тримерофитовидными и представляют собой особое эволюционное направление - кладоксилеевое - характеризуется развитием стебля, в котором проходит несколько, иногда много, проводящих пучков. Такое строение, видимо, произошло путем постепенного расчленения центрального пучка. Сначала образовалась многолучевая в сечении структура, затем в лучах появились лакуны, заполненные основной тканью (паренхимой). Параллельно стала закладываться сердцевина. Увеличение лакун и разрастание сердцевины привели к возникновению множества соединяющихся время от времени пучков, которые позже расположились правильными циклами. На примере описанных выше видов можно проследить изменение морфологических структур: у Псевдоспорохнуса боковые вегетативные и спорангиеносные побеги еще тримерофитового типа, у него срастались и уплощались конечные теломы. У Кладоксилона появляются мелкие листья, являющиеся плоскими боковыми побегами, и веерообразные

кольцом из несоединённых пучков W-образной и V-образной формы. Вторичная древесина не найдена.

Род Кладоксилон (*Cladoxylon*) насчитывает несколько видов, один из которых, Кладоксилон узловатый (*Cladoxylon nodosus*, рис. 456) был кустарником высотой 25 см с дихотомически ветвящимися побегами. Проводящая система - расчлененная актиностель, многочисленные меристелы которой составляли вдоль по длине стебля анастомозирующую систему. Листья плоские, вильчато разветвленные. Спорофиллы развивались в верхней части растения, дихотомически

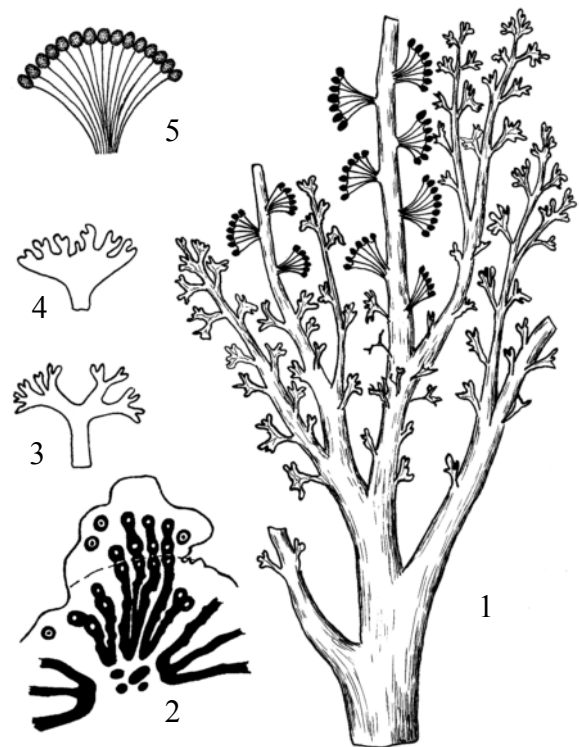


Рис. 456. *Cladoxylon nodosus*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент поперечного разреза стебля; 3-4 - листья; 5 - спорофилл



Рис. 457. *Protopteridium hostinense*: 1 - часть стерильного побега; 2 - побег с афлебиями (а); 3 - спорангий в разрезе; 4-5 - варианты расположения спорангиев; 6 - улиткообразно свёрнутый фрагмент конца побега; 7 - *Protopteridium minutum*

плоские спорофиллы, несущие на концах жилок спорангии. Кладоксилонидные представляют собой тупиковую линию эволюции и их потомки среди более высокоорганизованных споровых растений неизвестны.

### КЛАСС ПРОТОПТЕРИДИЕВИДНЫЕ - *PROTOPTERIDOPSISIDA*

Наиболее примитивная древняя группа, известная с раннего девона (400 млн. лет). Анатомическое строение осей у этих архаичных растений было примитивным, за редким исключением протостелическим с мезархной первичной ксилемой. Вторичная ксилема состояла из точечных трахеид с округлыми окаймлёнными порами. Иногда развивалась и сложная вторичная флоэма. Спорангии были относительно крупными, конечными, одиночными или собранными в пучки. Все споры были одинаковыми, с трёхлучевым тетрадным рубцом. Вегетативные фотосинтезирующие органы были уплощёнными. Класс включает два порядка: Протоптеридиеподобные (*Protopteridales*) и Аневрофитоподобные (*Aneurophytales*).

#### Порядок Протоптеридиеподобные - *Protopteridales*

Наиболее хорошо известен род Протоптеридиум (*Protopteridium*, рис. 457), насчитывающий 5 видов. Это были, по-видимому, травянистые растения.

Надземная часть состояла из равно и неравно дихотомически ветвящихся осей. Стебли прямостоячие, дихотомически ветвящиеся, проводящая система - протостель. Боковые ветки плоские, вильчато разветвленные. Конечные ветки напоминали перистые листья папоротников, в молодом состоянии свернутые в улитку, в их основании были развиты два прилистника (типа афлебий). Однако они ещё не были настоящими листьями, а лишь листовидными структурами. Их можно рассматривать как первый этап возникновения настоящих крупных плоских листьев папоротникового типа. Спорангии находились на верхушках конечных веточек и имели продольную полосу мелких клеток, способствовавших их вскрыванию.

### Порядок Аневрофитоподобные - *Aneurophytales*

Представители порядка были древесными растениями с прямыми стволами, луковичеобразно расширенными в основании. Наиболее известен род Аневрофитон (*Aneurophyton sp.*, рис. 458). Крона состояла из моноподиально ветвящихся округлых на поперечном сечении осей. Боковые веточки последних порядков представляли собой вильчатые сегменты и располагались супротивно. Настоящих плоских листьев не было, но конечные оси в почкосложении были

улиткообразно свёрнутыми и боковые оси сидели почти супротивно на основных осях. Проводящая система - актиностель с мезархной первичной ксилемой. Отличительной чертой является групповое расположение спорангиев на длинных осях.

Протоптеридиевидные в своём происхождении связаны с Тримерофитовидными, а именно с той частью этой, по всей видимости, сборной группы, определившей макрофильное направление эволюции высших растений. Они демонстрируют начальные этапы формирования вайи и соруса.

### КЛАСС АРХЕОПТЕРИСОВИДНЫЕ - *ARCHAEOPTERIDOPSIDA*

Находки представителей этого класса приурочены к отложениям конца среднего девона - началу

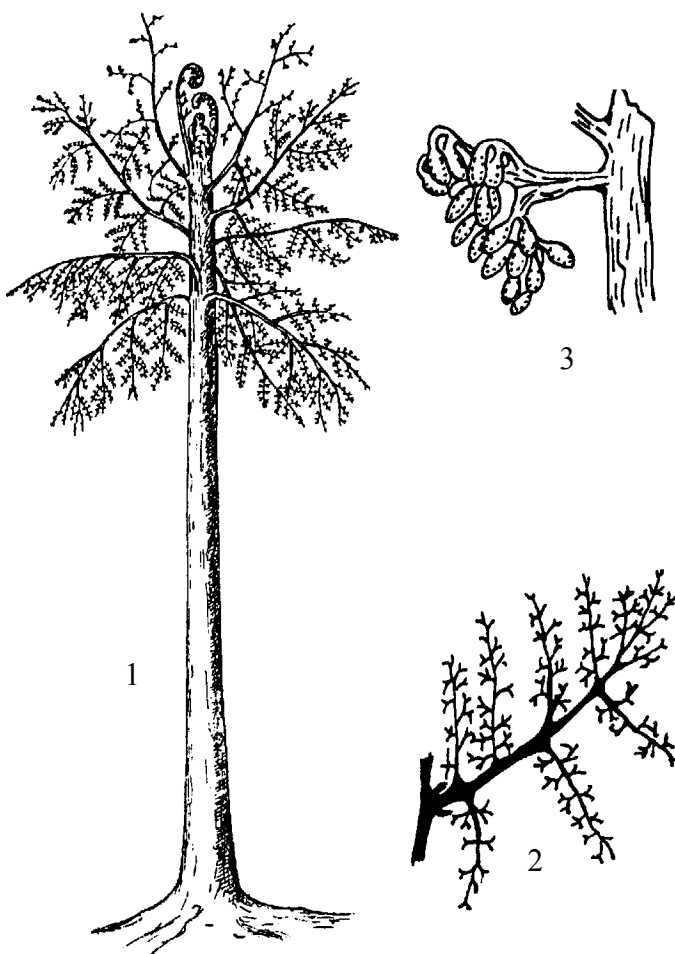


Рис. 458. *Aneurophyton sp.*: 1 - внешний вид; 2 - вегетативная ветвь; 3 - фрагмент фертильной ветви

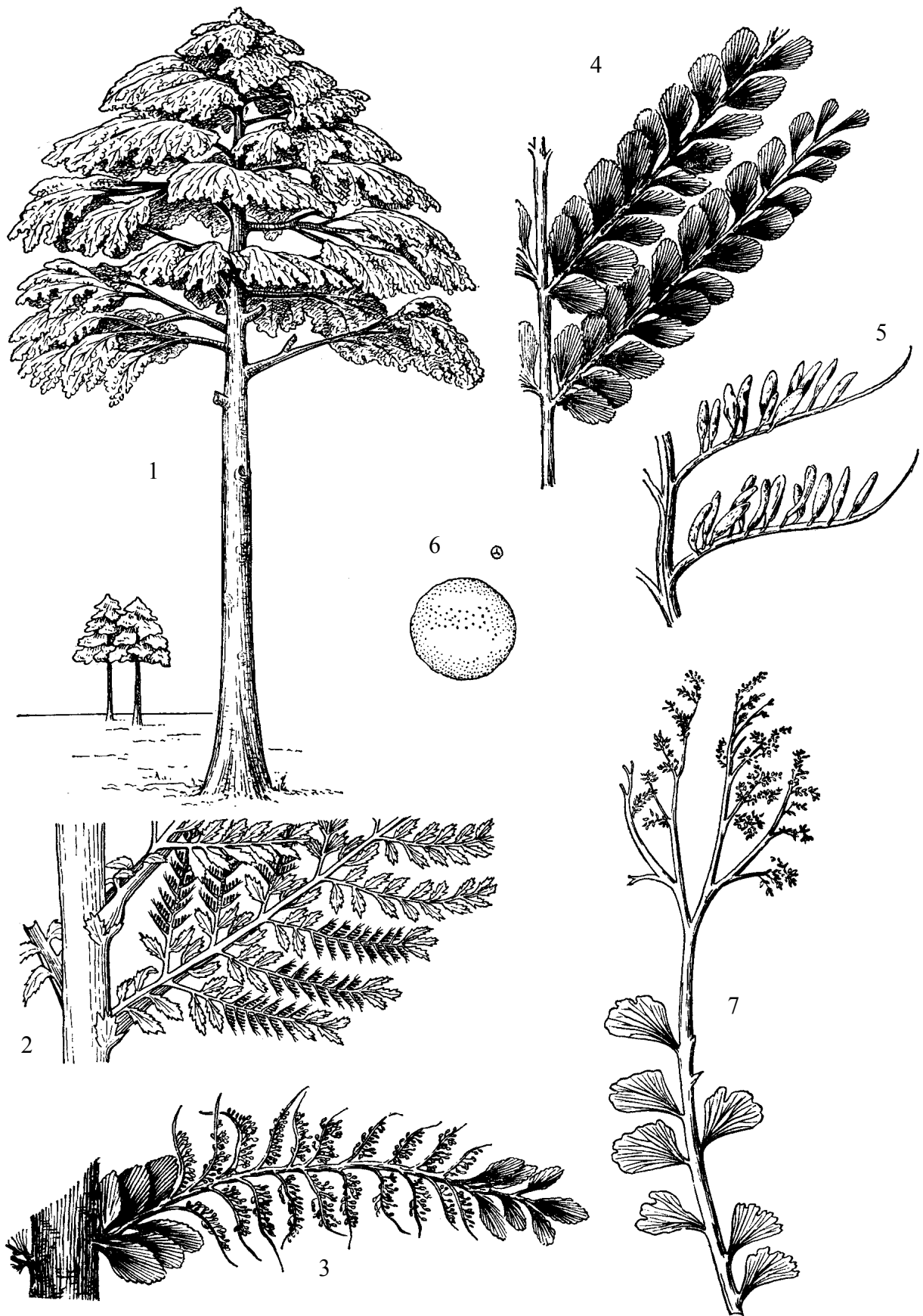


Рис. 459. *Archaeopteris hibernica*: 1 - внешний вид; 2 - часть олистивного стебля; 3 - спороносный побег; *Archaeopteris latifolia*: 4 - часть стерильного побега; 5 - часть фертильного побега; 6 - соотношение микро- и мегаспор; *Rhacopteris paniculifera*: 7 - фертильный побег с верхушечным положением сильно разветвлённой спороносной части



карбона (390-360 млн. лет тому назад). От предыдущих классов отличаются настоящими листьями папоротникового облика с вильчато или перисто рассечённой пластинкой

Наиболее древний род Археоптерис (*Archaeopteris*, рис. 459,1-6), виды которого имели древовидный облик, отдаленно напоминающий современные хвойные. Листья крупные, двояко-перистые, с цельными или рассеченными сегментами. Лист разделялся на спороносную и вегетативную части.

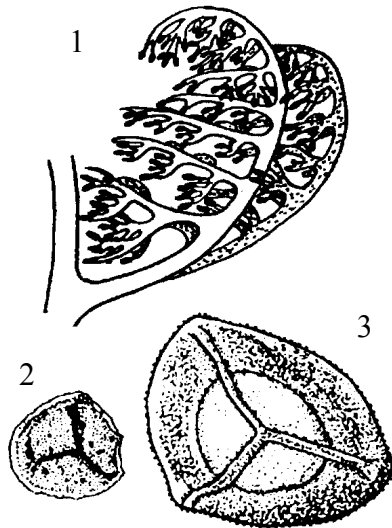


Рис. 460. *Rellimia* sp.: 1 - фертильная ветвь со спорангиями; 2-3 - микро- и мегаспоры

Спороносная часть состояла из черешочков, на которых находились продолговатые спорангии. Растения были разноспоровыми. Стебель ветвился моноподиально, проводящая система - сифногельм. В отличие от предыдущих классов, в проводящем цилиндре имелся камбий и растения обладали вторичным ростом, формируя мощную вторичную древесину. Листья были крупными, перистыми. Крупные спорангии располагались на перисторассечённой доле спорофилла одно- или двурядно. Спороносные сегменты чередовались со стерильными. Спорангии не имели кольца. У других представителей, например, у рода Ракоптерис (*Rhacopteris paniculifera*, рис. 459,7), спорангии собирались в спороносные метельчатые фертильные структуры на верхушках вай. Продвинутость в эволюционном плане этого класса

проявляется еще и в том, что у ряда видов, например, у Реллимии (*Rellimia* sp., рис. 460), споры были разными, развивались соответственно в микро- и мегаспорангиях, то есть этот класс достиг уровня разноспоровых растений.

## КЛАСС ЗИГОПТЕРИСОВИДНЫЕ - *ZIGOPTERIDOPSIDA*

Представители класса возникли в позднем девоне и вымерли в перми. Временем расцвета был каменноугольный период. В большинстве случаев это небольшие растения, обликом напоминавшие типичные папоротники, но среди них встречались и древовидные формы. Проводящая система - протостель, у наиболее продвинутых форм - сифногельм. Камбий обнаружен только у отдельных представителей.

Представители класса демонстрируют изменение морфологических структур в эволюционном плане от радиально-симметричного листа к дорзивентральному. У них преобладает дихотомическое ветвление, причём у наиболее примитивных дихотомия равная, а у более продвинутых - неравная. При неравной дихотомии одна, более короткая ветвь образует "лист", а более интенсивно растущая продолжает "стебель". Листоподобный орган отличается ограниченным ростом осей и большей степенью их ветвления, улиткообразно свёрнут в ювенильном

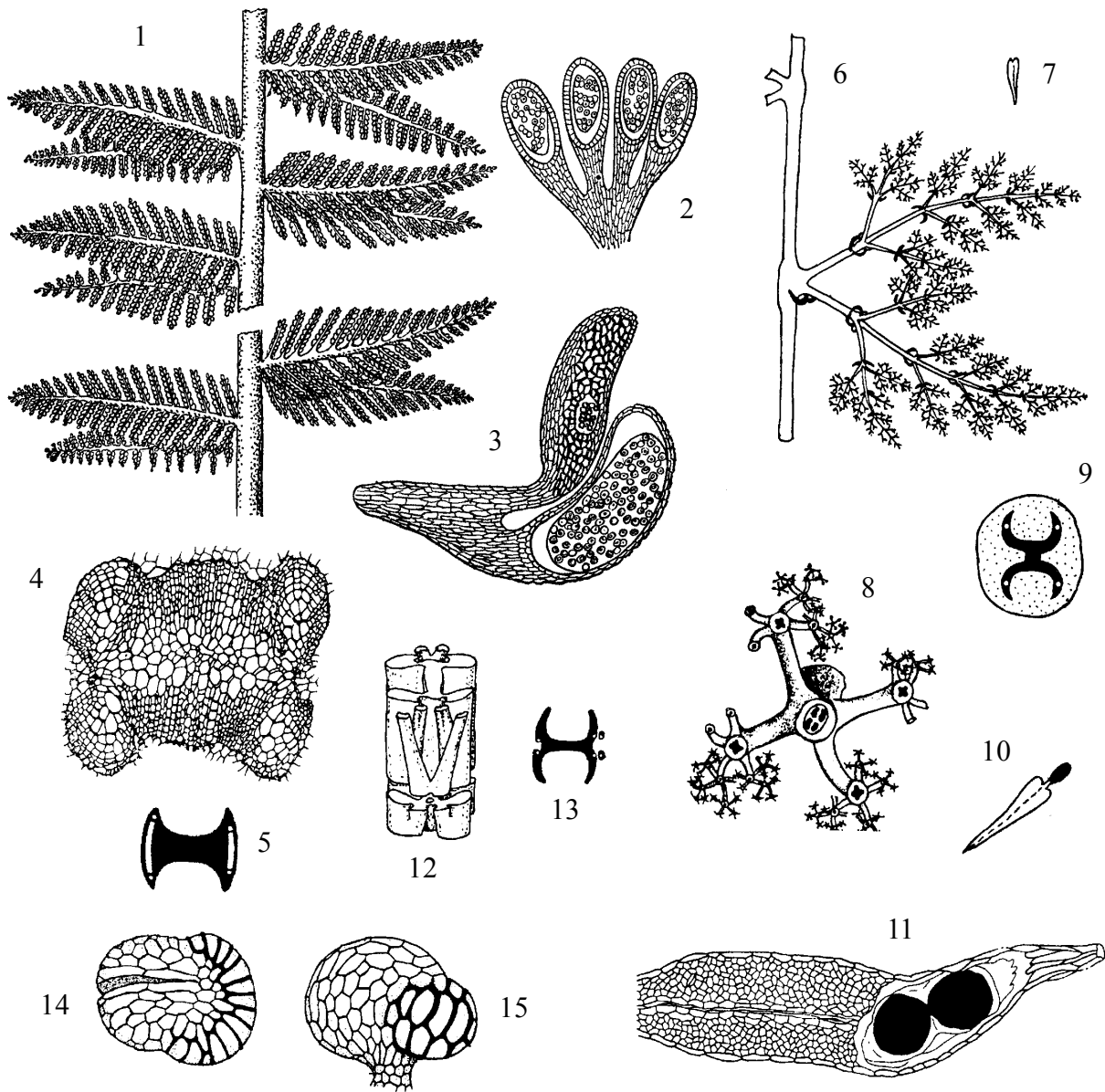


Рис. 461. *Zygopteris* sp.: 1 - фрагмент побега; 2 - сорус; 3 - продольный разрез спорангия через кольцо; 4-5 - древесина рахиса листа и схема её строения; *Stauropteris* sp.: 6 - часть побега; 7 - уплощённая верхушка побега; 8 - схема ветвления; 9 - поперечный разрез стебля; 10 - спороносное окончание побега; 11 - мегаспорангий с двумя мегаспорами; *Etapteris* sp.: 12-13 - схема строения древесины; *Botryopteris* sp.: 14-15 - спорангии с боковым кольцом

состоянии. Спорангии крупные, верхушечные, эуспорангиатные и лептоспорангиатные, причём у последних формировалось примитивное кольцо с одной стороны спорангия или с двух сторон. Так у Ботриоптериса (*Botryopteris* sp., рис. 461, 14-15) спорангий имел боковое поперечное кольцо. Ножки спорангиев были свободными или срастались на некоторую высоту, образуя примитивный сорус. У некоторых видов спорангии срастались полностью, формируя синангий.

У наиболее примитивных форм листоветви состояли из направленных в разные стороны осей и уплощения наблюдались только на конечных частях. Так у Ставроптериса (*Stauropteris* sp., рис. 461, 6-11) листоветви имели вид кустистого побега, состоящего из цилиндрических осей, верхние из которых были плоскими.

В основании листоветви находились примитивные прилистники - афлебии. Все ветвления в плане представляли четырёхрядную структуру, также крестообразную форму имела и ксилема. Некоторые виды были разноспоровыми растениями.

Виды рода Этаптерис (*Etapteris sp.*, рис. 461,12-13) жившие в нижнем и верхнем карбоне и в перми, имели листья папоротникового облика, но состояли из перисторасположенных веточек, несущих на себе плоские листочки, располагавшиеся так же, как у Ставроптериса. В черешках ксилема имела в сечении форму "Н". Спорангии располагались на веточках третьего порядка и сидели группами.

У Зигоптериса (*Zygopteris sp.*, рис. 461,1-5) листья состояли из черешка, на котором располагались попарно боковые ответвления, несущие плоские мелкие листочки, располагавшиеся в одной плоскости со стержнем. Спорангии были верхушечные, собраны в группы, раскрывались при помощи продольного кольца. Жизненная форма - лианы. У некоторых видов спорангии срастались в четырёхкамерные синангии, сидящие на ножке, подвёрнутой с верхушки жилки под лист.

### КЛАСС МАРАТТИЕВИДНЫЕ - *MARATTIOPSIDA*

Включает в себя как вымершие, расцвет которых приходится на каменноугольный и пермский периоды, так и ныне живущие таксоны. Ископаемые представители были древовидными растениями с колонновидными стволами и кроной крупных перистых листьев. Наиболее распространёнными были виды рода Псарониус (*Psaronius sp.*, рис. 462), встречающиеся в каменноугольных

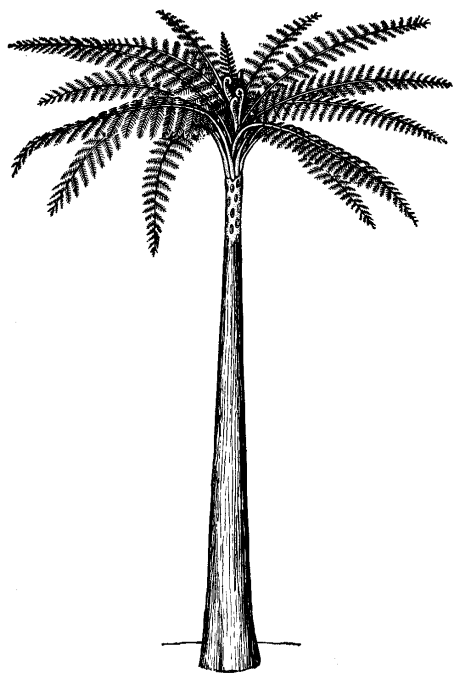


Рис. 462. *Psaronius sp.*

отложениях всех континентов. При высоте ствола 10 м диаметр собственно древесины в основании составлял несколько миллиметров, утолщаясь вверх до 20 см. Механические свойства стволу придавала ложная кора, образованная из оснований черешков листьев, туго переплетённых многочисленными придаточными корнями, закладывавшимися в наружном кольце стелы. Ложная кора была значительно толще в основании и утоньшалась кверху, благодаря чему ствол принимал нормальную форму, расширялся к основанию и был устойчивым. Проводящая система в основании ствола представляла амфифлойную сифностель, выше по стволу сменявшуюся полициклической диктиостелью, состоящей из нескольких (до 12) концентрических кругов. Она представляла собой систему вложенных друг в

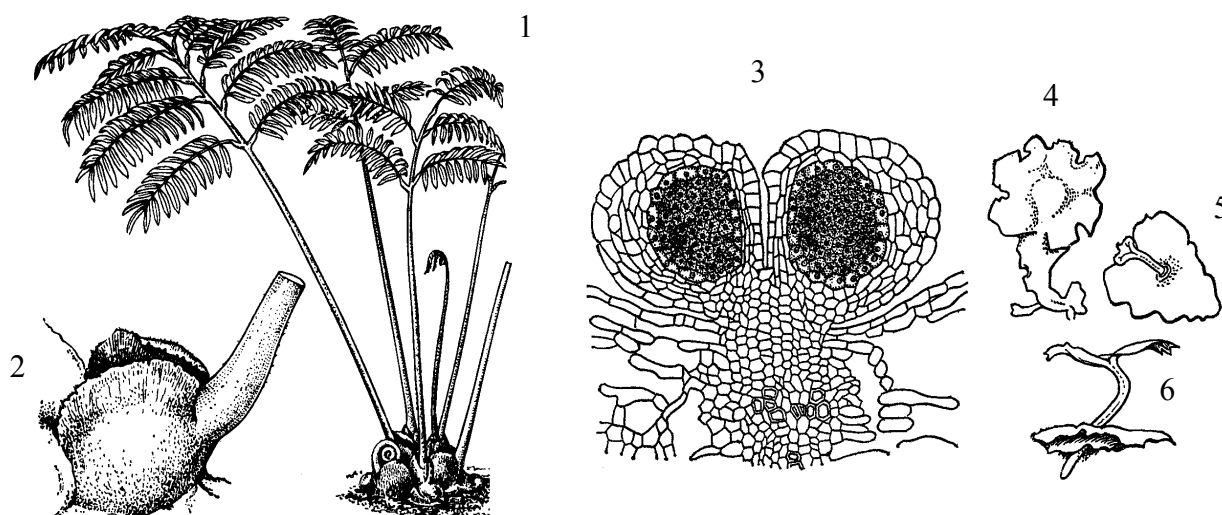


Рис. 463. *Angiopteris evecta*: 1 - общий вид; 2 - основание листа с афлебиями; 3 - продольный разрез через спорангии; 4 - гаметофит; 5-6 - гаметофит с молодым спорофитом

друга конусов, направленных верхушками вниз. Листья были крупными, с дихотомически ветвящимся рахисом, несущим перистые сегменты, на нижней поверхности которых располагались спорангии.

Современные представители этого класса распространены в тропических областях земного шара и насчитывают 7 родов, объединенных в одно семейство Мараттиевые (*Marattiaceae*). Это древесные растения, не имеющие механических элементов, утолщение стволов которых также во многом осуществляется за счёт ложной коры, но развивающейся не так интенсивно, как у ископаемых таксонов. Стебли шаровидные, редко достигают в длину 1 м, полупогруженные в почву. Проводящая система представлена сифоностелью или диктиостелью. Корни всегда придаточные, толстые, мясистые, образующиеся эндогенно под листьями и характеризующиеся полиархной актиностелью. Листья в молодом состоянии свернуты в улитку, перистые или пальчатые, реже цельные, достигают в длину 6 м. На листьях имеются сочленения, способствующие ориентации листовой пластинки относительно солнечных лучей. Это вздутия на черешках и черешочках, образованные рыхлой тонкостенной тканью, способной быстро терять воду, менять тургор, что и вызывает изменение в положении частей листа. Поскольку в листьях, даже в черешках, отсутствуют механические ткани, то лист держится только за счёт тургора в клетках. При недостатке атмосферной или почвенной влаги листья увядают, складываются по утолщениям и сегментам и повисают вдоль ствола. При появлении воды они быстро восстанавливают тургор и выпрямляются. В основании черешков листьев развиваются массивные афлебии (прилистники), содержащие воду и запасные питательные вещества. Они могут образовывать корни, отваливаться, укореняться и развиваться в новое растение, то есть являются органами вегетативного размножения.

Мараттиевые относятся к группе эуспорангиатных папоротников, спорангии не имеют кольца (кроме видов рода *Ангиоптерис*, имеющих примитивное кольцо

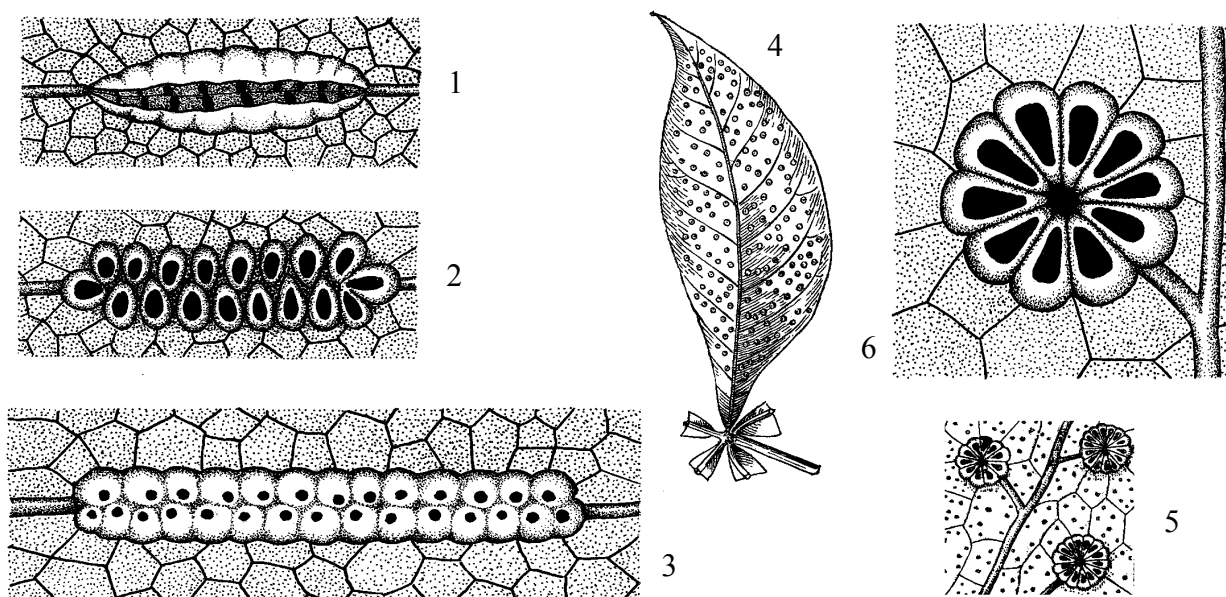


Рис. 464. Синангии Мараттиевидных: 1 - *Marattia fraxinea*; 2 - *Angiopteris evecta*; 3 - *Danaea elliptica*; 4-6 - *Chrystensenia aesculifolia*

в виде полоски из толстостенных клеток), вскрываются щелью или порами. На стенках спорангиев имеются устья. У большинства видов спорангии срастаются, образуя синангий различной формы и сложности. Наиболее примитивный синангий у Ангиоптериса (*Angiopteris evecta*, рис. 463; 464,2), где спорангии срастаются только ножками. На нижней стороне листьев на боковых жилках ближе к краю листа лежат удлинённые сорусы, включающие до 20 спорангиев, расположенных в два ряда, соединённых только в основании. У Мараттии (*Marattia fraxinea*, рис. 464,1) спорангии расположены вдоль жилок и срослись полностью. По созревании такой синангий открывается одной щелью, а каждое гнездо синангия раскрывается внутрь брюшным швом. У Кристенсении (*Chrystensenia aesculifolia*, рис.464,4-6), распространённой в Индокитае, листья напоминают лист Конского каштана, несут округлые синангий, состоящие из 10-15 спорангиев, расположенных кольцом. У Данеи (*Danaea elliptica*, рис. 464,3) синангии длинные, до 3 см, состоят из 100 и более спорангиев, границы между которыми слабо различимы. Вскрываются гнезда синангия верхушечной порой.

Гаметофиты Мараттиевых крупные (до 3 см), надземные, сердцевидные или продолговатые, дорзивентральные, микотрофные, многолетние, с многочисленными ризоидами. Взрослые гаметофиты могут на верхушке дихотомически ветвиться вплоть до образования боковых веточек. Архегонии с короткими шейками, полностью погружены в ткань гаметофита. Антеридии развиваются на нижней поверхности, сперматозоиды многожгутиковые. На первых порах развития проросток питается за счёт гаметофита.

Современные роды Мараттиевых составляют неоднородную группу, различающуюся характером спороношения и строения вегетативных органов. Они являются остатками, фрагментами некогда большой и многообразной группы папоротников.

## КЛАСС МНОГОНОЖКОВИДНЫЕ - *POLYPODIOPSIDA*

Наиболее многочисленная группа лептоспорангиатных папоротников, насчитывающая более 10000 видов, широко распространенных по всему земному шару в самых различных местообитаниях. Представители этого таксона появляются в триасе и карбоне, максимального расцвета достигают в мелу. Наибольшее разнообразие современные папоротники имеют в тропических лесах, где они растут не только на почве, но и как эпифиты на стволах деревьев. Это в основном травянистые растения, но среди них есть и древовидные формы, достигающие высоты 25 м. Стебель древовидных папоротников называется стволом, травянистых - корневищем. Иногда стебли ветвятся дихотомически. Корни папоротников придаточные, ветвятся моноподиально. Проводящая система - сифоностель и диктиостель. Листья носят особое название - вайи. Морфологически лист соответствует ветви, расчлененной на ветви, где имеется конус нарастания. При отхождении листа от стебля в проводящем цилиндре образуется листовая прорыв, чего нет у хвощей и плаунов. В молодом состоянии листья свернуты в улитку. Листья отличаются большим разнообразием, обычно совмещают две функции - фотосинтеза и спороношения. Но у некоторых папоротников листья дифференцированы на стерильные (фотосинтезирующие) и фертильные (несущие спорангии). Лист состоит из черешка и пластинки, последняя может быть простой или однажды-дважды-трижды и т.д. перистой. Органы спороношения - спорангии располагаются обычно на нижней поверхности листа не поодиночке, а группами, которые образуют сорусы. Сорусы бывают покрытыми защитным образованием - индузием или лишены его. Спорангии образуются из одной клетки и покрыты тонкой однослойной оболочкой, имеют форму двояковыпуклой линзы и снабжены особым приспособлением для вскрывания - кольцом. Кольцо состоит из ряда клеток, три стенки которых утолщены, а одна - обращенная наружу - тонкая. Одним концом кольцо прикрепляется к ножке спорангия, другой же конец заканчивается т.н. стомием, состоящим из клеток с тонкими стенками. Постепенно по мере созревания спорангия клетки кольца теряют воду и наружные тонкие стенки силами сцепления с водой втягиваются внутрь клеток, становятся вогнутыми, стягивая концы вертикальных стенок. Возникает сильное напряжение, приводящее к разрыву спорангия в области стомия, а кольцо медленно загибается в обратную сторону, как бы выворачивается наизнанку. По мере дальнейшего испарения воды напряжение в клетках возрастает и вдруг одновременно во всех клетках преодолевает силы сцепления стенок с водой, в них образуется вакуум, и кольцо с силой возвращается к исходному положению, действуя подобно катапульте, разбрасывая освободившиеся уже споры. У некоторых папоротников имеется поперечное или косое кольцо, не прикрепленное к ножке. В этом случае эффект катапульты отсутствует. Споры большинства папоротников имеют дополнительную третью оболочку - перину, образующуюся из тапетума и

неплотно прилегающую к экзине. У некоторых папоротников (Осмундовые) споры содержат хлоропласты и имеют зеленый цвет. Такие споры прорастают без периода покоя. Гаметофит у большинства папоротников недолговечный, размерами до 0,5 см, сердцевидной формы. В его центральной, более массивной части образуются архегонии и антеридии, гаметофит покрыт многочисленными ризоидами. Сперматозоиды многожгутиковые. У разноспоровых папоротников гаметофиты раздельнополые, развиваются под оболочкой споры. Папоротники обитают в самых различных местах. Большинство папоротников умеренной зоны северного полушария - это наземные многолетние травянистые растения с подземным корневищем, растущие под пологом леса. Есть среди папоротников и ксерофиты, например, Скребница аптечная (*Ceterach officinarum*), произрастающая в трещинах скал в южных областях Голарктики. В тропических лесах встречаются папоротники-лианы, эпифиты, древовидные папоротники.

Класс делится на три подкласса, представляющие собой три эволюционные линии: Схизейнородные (*Schizaeidae*), Многоножкородные (*Polypodiidae*) и Диксоньеродные (*Dicksoniidae*).

### **Подкласс Схизейнородные - *Schizaeidae***

Подкласс объединяет наиболее примитивные лептоспорангиатные папоротники и включает 4 порядка: Осмундоподобные (*Osmundales*), Схизейноподобные (*Schizaeales*), Птерисоподобные (*Pteridales*) и Марсилиеподобные (*Marsileales*).

#### **Порядок Осмундоподобные - *Osmundales***

Представлен одним семейством (*Osmundaceae*), насчитывающими до 40 видов, объединённых в четыре рода. Ископаемые остатки известны с позднего карбона. Современные представители - многолетние растения с массивным и коротким прямостоячим стеблем, увенчанным короной крупных листьев. Стебли покрыты чехлом из черешков опавших листьев и многочисленных корней, иногда дихотомически разветвлены на верхушке. У молодого растения проводящая система - протостель, позднее в ней появляется сердцевина. Листья крупные, дважды перистые, черешки у основания с прилистниками. Спорангии не собраны в сорусы, располагаются на нижней поверхности листа. Для раскрытия спорангия служит группа толстостенных клеток, расположенных на его верхушке, но они не имеют формы кольца. Спорангии смешанного типа - эу-лептоспорангиатные. Начинает свое развитие спорангий из группы клеток (по эуспорангиатному типу), затем из этой группы выделяется одна, дающая начало собственно спорангию (лептоспорангиатный тип). Споры содержат хлоропласты и очень быстро теряют способность к прорастанию. Упав на землю, свежие споры сразу же прорастают, образуя многолетние массивные гаметофиты длиной до 30 мм. Антеридии располагаются снизу наиболее тонких частей слоевища. В каждом образуется более 100 сперматозоидов, освобождающихся

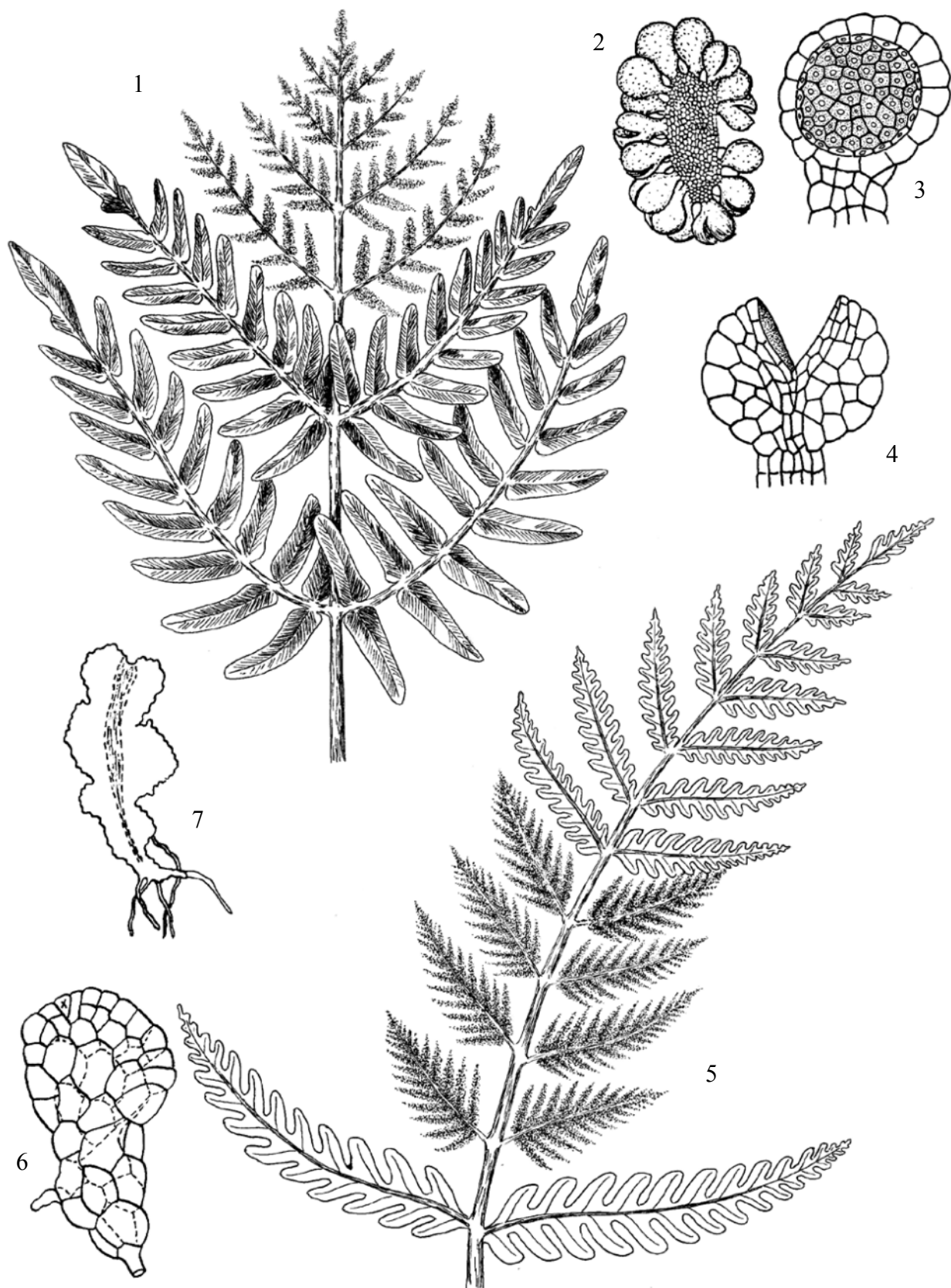


Рис. 465. *Osmunda regalis*: 1 - часть листа, с фотосинтезирующей нижней частью и спороносящей верхней; 2 - поперечный разрез через фертильную часть листа со спорами; 3 - спорангий в разрезе; 4 - вскрывшийся спорангий; *Osmundastrum claytoniana*: 5 - лист со спороносной средней частью; 6 - молодой гаметофит; 7 - зрелый гаметофит со средней жилкой



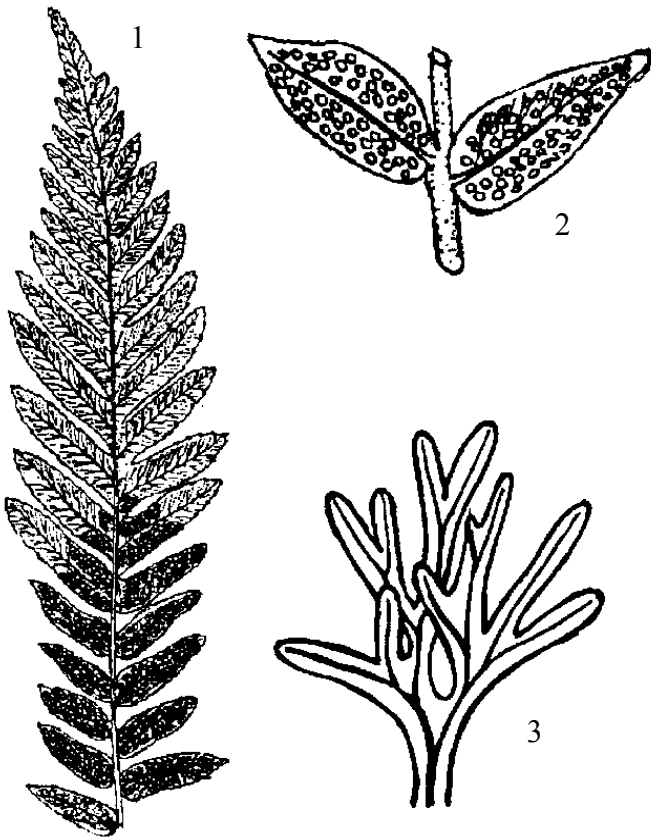


Рис. 466. *Todea sp.*: 1 - лист со спорангиями в нижней части; 2 - спороносные сегменты; 3 - ювенильный лист с дихотомическим ветвлением

через верхушечную пору. Архегонии развиваются в области средней жилки, на нижней стороне гаметофита. Они обладают длинной, прямой, выступающей шейкой.

Род Осмунда распространен в приокеанических областях обоих полушарий и насчитывает 9 видов. Осмунда величаяя (*Osmunda regalis*, рис. 465,1-4) широко распространена в Европе, на Черноморском побережье Кавказа, в Северной Америке, Южной Африке и Юго-Западной Индии. Это миниатюрный древовидный папоротник с коротким толстым стволиком, одетым остатками отмерших листьев, переплетённых чёрными воздушными корнями, несущий воронку крупных (до 2 м дл.) листьев. Лист делится на две части - нижнюю фотосинтезирующую и верхнюю спороносную. В спороносной части спорангии располагаются на краю

сегментов, которые редуцированы и лишены хлорофилла. Это влаголюбивый папоротник, живущий в заболоченных ольшаниках, во влажных широколиственных лесах, на ключевых торфяных лесных болотах.

На юге Приморья, в Китае, Японии, Гималаях, а также в Северной Америке, растет Осмундаструм Клейтона (*Osmundastrum claithoniana*, рис. 465,5-7), являющийся реликтовым видом, занесённым в странах произрастания в Красные книги. Его листья, расположенные в виде воронки на несколько выступающем из земли корневище, в средней части несут спороносные незеленые сегменты, а нижняя и верхняя части являются фотосинтезирующими. Обитает на лесных полянах, по лесным оврагам.

Виды рода Тодя (*Todea sp.*, рис. 466) являются древовидными растениями, стебель которых достигает в высоту 2 м и в диаметре 60 см. Это растения влажных тропических лесов, растущие в лесных ущельях, на болотистых местах, влажных лугах Африки, Новой Зеландии и Австралии. Известны также из триасовых и юрских отложений. Листья этих папоротников крупные, до 2,5 м длины, кожистые, не обладают диморфизмом спороносной и вегетативной зон, спорангии располагаются на нижней поверхности боковых сегментов нижней трети листа. Растения весьма долговечные. Возраст отдельных экземпляров в природе определяется в 1000 и даже в 2000 лет.

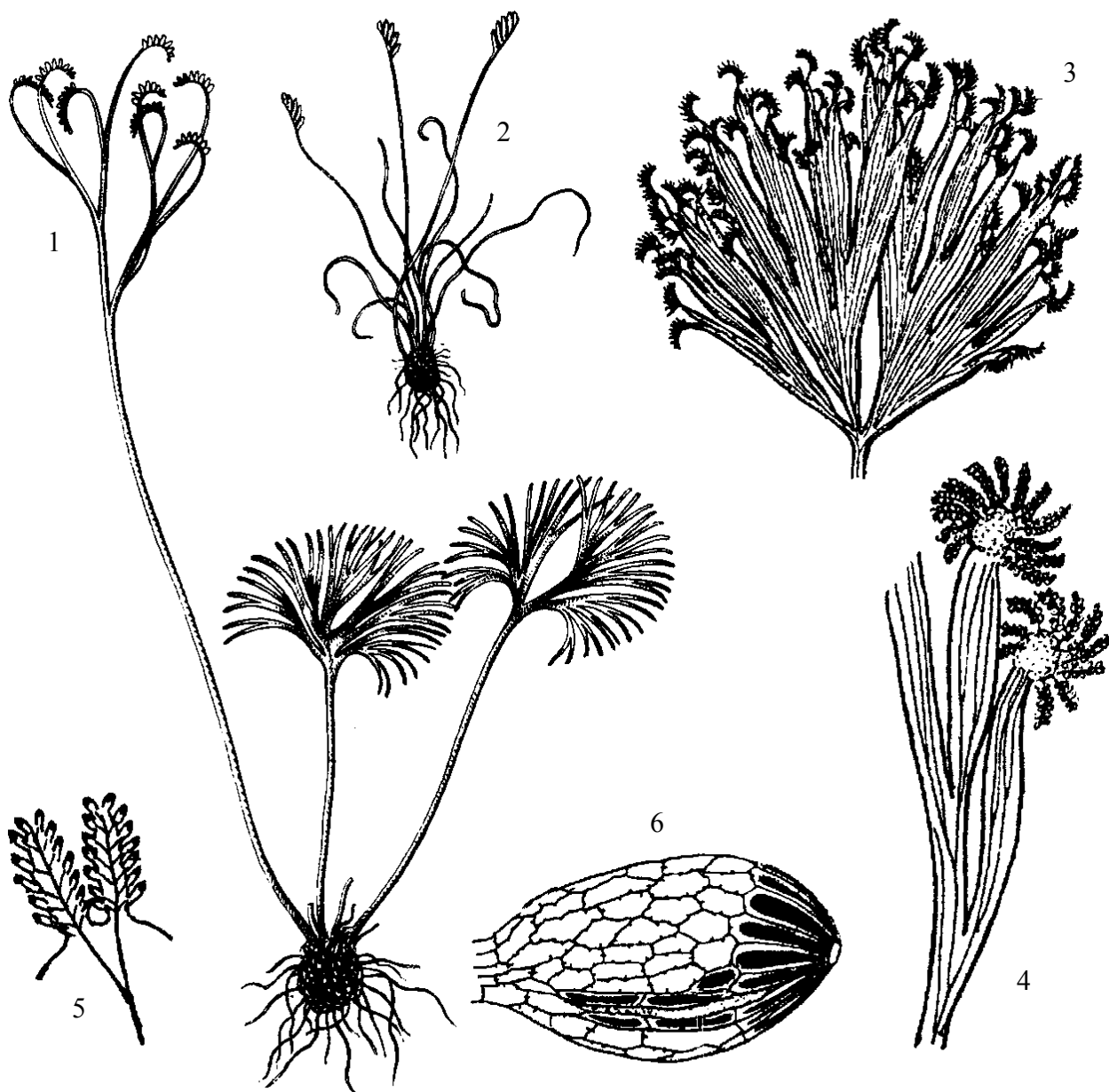


Рис. 467. *Schizaea dichotoma*: 1 - внешний вид; *Schizaea pusilla*: 2 - внешний вид; *Schizaea elegans*: 3 - фертильный лист; 4 - доли фертильного листа с веерообразными спороносными сегментами; 5 - спороносные сегменты; 6 - спорангий

### Порядок Схизейноподобные - *Schizaeales*

Представлен современными травянистыми, в основном тропическими и субтропическими растениями, в умеренные широты заходят лишь немногие виды. В ископаемом состоянии известны с каменноугольного периода. Листья крайне разнообразны по форме пластинки, а черешки прямостоячие, тонкие, иногда узкокрылатые. Обычно трофофиллы и спорофиллы сходны, но у некоторых видов резко выражен диморфизм частей листа. Проводящая система корневищ представлена разными типами стелей - от протостели до диктиостели. Спорангии одиночные, для них характерно наличие верхушечного кольца, не обладающего катапультирующим эффектом. Порядок включает три семейства: Схизейные (*Schizaeaceae*), Лигодиевые (*Lygodiaceae*) и Анемиевые (*Anemiaceae*).



Рис. 468. *Schizaea fistulosa*

Семейство Схизейные (*Schizaeaceae*) представлено родами Схизея (*Schizaea*) и Актиностахис (*Actinostachys*).

Род Схизея (*Schizaea*) насчитывает 30 видов, распространённых как в тропиках, так и во внетропических районах южного полушария, а в северном полушарии - только в Северной Америке. Это травянистые растения, пластинка листа которых многократно дихотомически расщеплена до самого основания. Спороангии расположены рядами, около края доли листа или по самому краю. На ранних стадиях развития спорангии закладываются на краю листа, а позже, за счёт неравномерного роста, а именно, за счёт более интенсивного роста верхней поверхности, формируются нависающие "крылья", которые смещают спорангии на нижнюю поверхность, а сами являются защитными образованиями. Расположение спороносных зон у разных видов различается. У одних видов спороносные зоны представлены редуцированными сегментами, веером располагающиеся на

верхушке доли листа, как у Схизеи изящной (*Schizaea elegans*, рис. 467,3-6). У других видов листья подразделяются на спороносные и фотосинтезирующие, как у Схизеи дихотомической (*Schizaea dichotoma*, рис. 467,1) и Схизеи маленькой (*Schizaea pusilla*, рис. 467,2). Гаметофиты нитчатые, до 5 см длиной, надземные или подземные, сильно ветвящиеся, с длинным ризоидофором, от которого отходит пучок ризоидов. Антеридии располагаются на антеридиофорах, а архегонии - на архегониофорах. Наиболее примитивным видом рода является Схизея фистульная (*Schizaea fistulosa*, рис. 468), обитающая в Новой Зеландии. У этого папоротника отсутствуют плоские листовидные структуры и спорангии располагаются в верхней части округлых спорангиофоров.

Род Актиностахис (*Actinostachys*) насчитывает 13 видов, имеющих разорванный ареал: один участок охватывает Индию, Мадагаскар, Австралию, другой Центральную и Южную Америку. Это папоротники с коротким горизонтальным корневищем, от которого отходит пучок узких, цельных, линейных, лентовидных листьев длиной от 2 до нескольких сантиметров. У Актиностахиса пальчатого (*Actinostachys digitata*, рис. 469,1-3) лист лентовидный, до 2 см длиной. Некоторые листья несут на конце пальчаторазветвленные спороносные зоны. Молодые листья в основании черешков покрыты волосками или чешуйками. Спорангии развиваются на краю листа из одной клетки, т.е. имеют первоначально краевое

положение, но затем могут оказаться на нижней стороне вследствие усиленного роста пластинки листа над спорангием. Кольцо спорангия верхушечное, полное, поперечное, состоит из одного ряда клеток. Гаметофит клубневидный, покрыт ризоидами. Крайняя степень редукции спорофита наблюдается у *Актиностахиса* крупнобазального (*Actinostachys macrofunda*, рис. 469,4-6), у которого имеются только спорангиофоры, прикрепленные к массивному гаметофиту, за счёт которого идёт их развитие.

Семейство Лигодиевые (*Lygodiaceae*) включает один род Лигодиум (*Lygodium*), насчитывающий 45 видов, обитающих в основном в Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании, а также в тропической Африке и Южной Америке. Это лианы, обитающие по опушкам тропических дождевых лесов, бамбуковых зарослей, как сорняки на банановых плантациях. У Лигодиума вьющегося (*Lygodium volubile*, рис. 469,7) лист лиановидный, достигает в длину 30 м. Это уникальное явление в растительном мире. Лист обладает неограниченным ростом и образован серией последовательных, очень неравных дихотомических ветвлений, при которых одна ветвь продолжает расти, а другая оканчивается спящей почкой. По краю некоторых долей листа располагаются спороносные зоны, где на концах жилок располагаются одиночные спорангии. Каждый

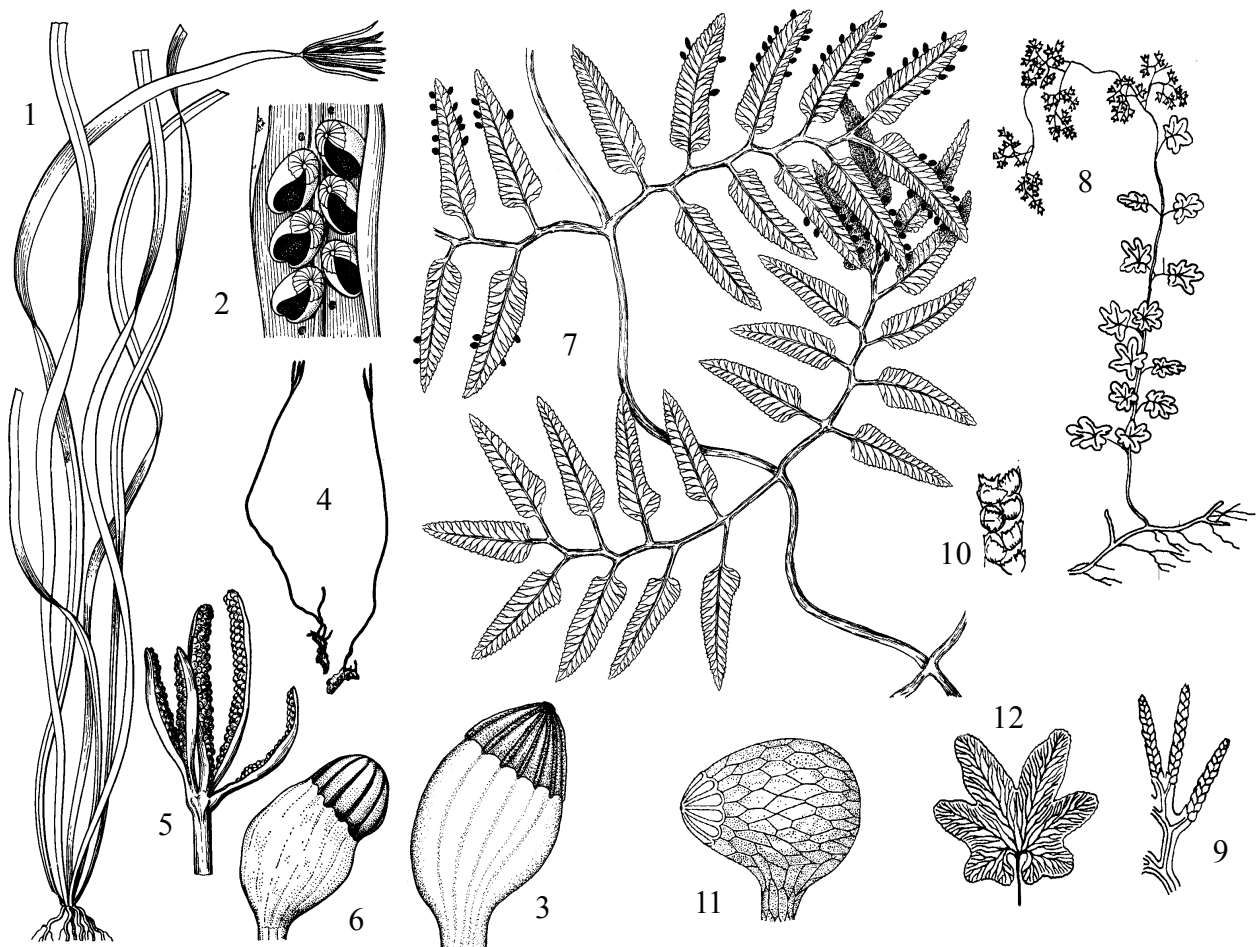


Рис. 469. *Actinostachys digitata*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент спорангиеносной части листа; 3 - спорангий; *Actinostachys macrofunda*: 4 - внешний вид спорофитов на гаметофите; 5 - спорангиеносная часть; 6 - спорангий; *Lygodium volubile*: 7 - часть листа; *Lygodium palmatum*: 8 - внешний вид; 9-10 - спорангиеносная часть; 11 - спорангий; 12 - фертильный лист

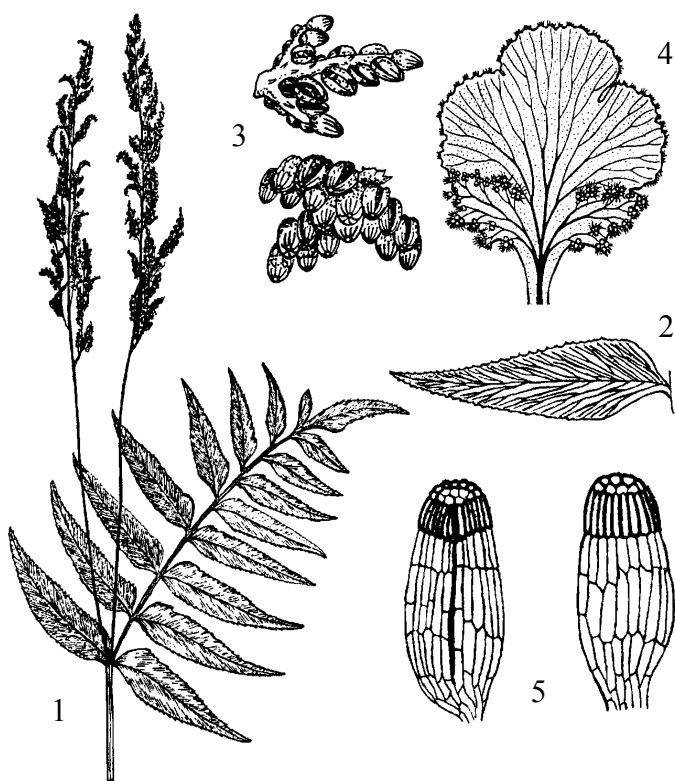


Рис. 470. *Anemia phyllitidis*: 1 - лист со стерильной и фертильной частями; 2 - доля стерильного сегмента; 3 - группы спорангиев; *Anemia elegans*: 4 - лист со спорангиями; 5 - спорангии

спорангий защищён специальным кармашкоподобным индузиальным выростом пластинки листа, прикреплённым вдоль жилки и открывающимся спереди. Этот вырост представляет собой результат разрастания эпидермальных клеток листа. По происхождению спорангии краевые. У видов этого рода гаметофиты сердцевидные. Некоторые виды имеют разделение на верхнюю спороносную зону и нижнюю стерильную, как, например, у Лигодиума пальмовидного (*Lygodium palmatum*, рис. 469,8-12).

Семейство Анемиевые (*Anemiaceae*) насчитывает два рода - Анемия (*Anemia*) и Мория (*Mohria*), виды которых являются обитателями сухих мест и отличаются ярко выраженным диморфизмом листьев.

Род Анемия (*Anemia*) насчитывает 7 видов, распространённых в основном в Южной Америке, Африке и Индии. Это травянистые растения до 50-70 см высоты с сильно ветвящимся корневищем, в котором центральный цилиндр по мере роста проходит стадии протостели, сифоностели и диктиостели. Листья черешковые, перистые, с сегментами разной формы. Самая нижняя пара сегментов резко отличается по форме от остальных и несёт спорангии, расположенные на нитевидных долях сближенно по сторонам средней жилки, как у Анемии листоватой (*Anemia phyllitidis*, рис. 470,1-2). У некоторых видов рода диморфизм листьев выражен не так резко или даже отсутствует, как у Анемии изящной (*Anemia elegans*, рис. 470,4-5). Гаметофиты асимметричные.

### Порядок Птерисоподобные - *Pteridales*

Для представителей порядка характерно полное отсутствие индузиума, либо наличие его зачатка. Спорангии защищены краем листа либо выростами ткани листа. Настоящий сорус имеется далеко не у всех представителей. Расположение спорангиев связано с краем листа, а именно с окончаниями его боковых жилок, у некоторых таксонов спорангии располагаются по всей длине жилок на нижней поверхности листа. Спорангии имеют продольное вертикальное кольцо из толстостенных клеток. Гаметофиты ремневидные, сердцевидные, почковидные, часто асимметричные. Порядок включает 3 семейства: Адиантовые (*Adiantaceae*), Птерисовые (*Pteridaceae*), и Виттариевые (*Vittariaceae*).

Семейство Адриантовые (*Adiantaceae*). Центральное место в семействе занимает род Адриантум (*Adiantum*), насчитывающий 200 видов, большинство из которых распространены в тропиках Америки. Это наземные растения с ползучими или прямостоячими корневищами. Местами их обитания являются тенистые влажные леса, но есть виды, произрастающие на открытых местах. Листья перистые с дихотомически ветвящимися жилками, характерной их особенностью является водоотталкивание. Капли воды стекают с них, не смачивая поверхность, покрытую восковым веществом. Корневище ползучее или прямостоячее, с сифоностелью или диктиостелью, снаружи покрыто узкими коричневыми чешуйками. Сорусы располагаются вдоль концов жилок, идущих до самого края сегментов. Эта покрытая сорусами часть сегмента отгибается

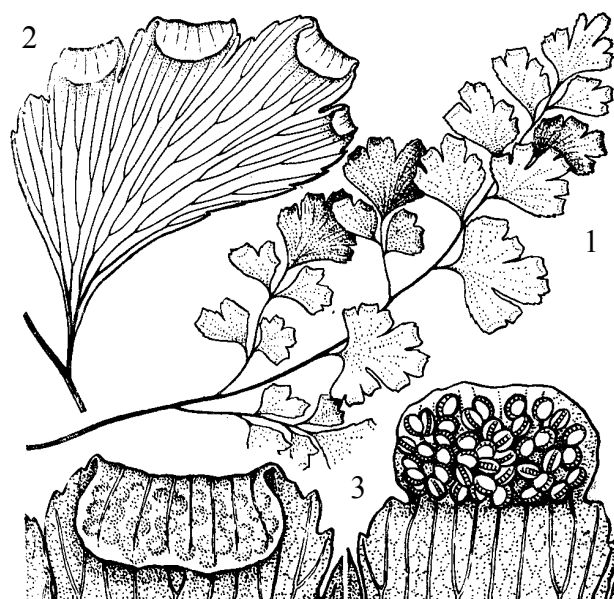


Рис. 471. *Adiantum capillus-veneris*: 1 - лист; 2 - сегмент листа с сорусами; 3 - край сегмента листа

вниз, сегмент в верхней части складывается пополам, и сорусы оказываются в защитном кармашке.

В культуре широко распространен Адриантум венерин волос (*Adiantum capillus-veneris*, рис. 471), который дико произрастает в субтропических и умеренных областях, в том числе в Закавказье, на Западном Кавказе и в Крыму. Листья имеют жёсткие тонкие черешки чёрного цвета, напоминающие своей консистенцией конский волос. Предпочитает каменистые влажные известняковые субстраты.

Семейство Птерисовые (*Pteridaceae*) представлено видами, распространёнными во влажных тропиках и субтропиках. Наиболее крупным родом является род Птерис (*Pteris*), насчитывающий более 280 видов. Некоторые из них

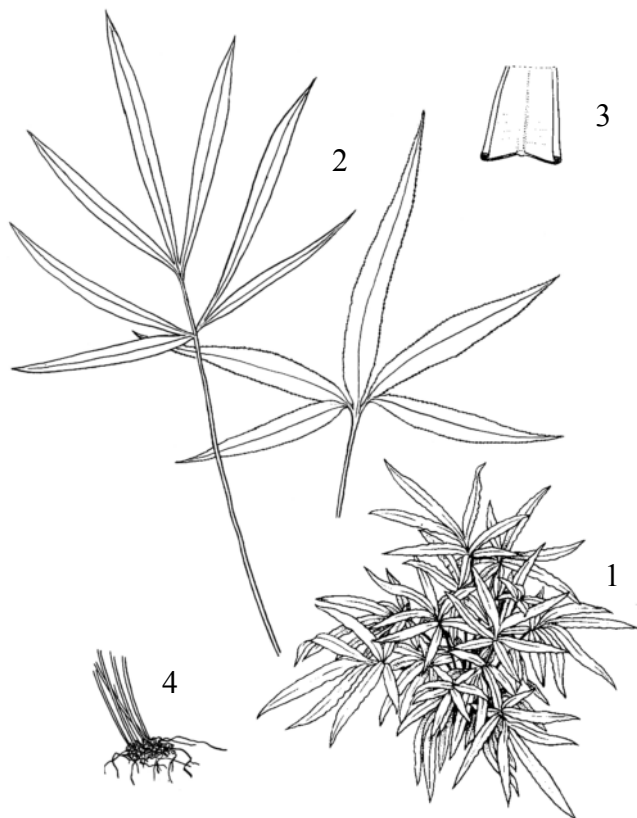


Рис. 472. *Pteris cretica*: 1 - внешний вид; 2 - листья; 3 - часть сегмента листа; 4 - корневая система

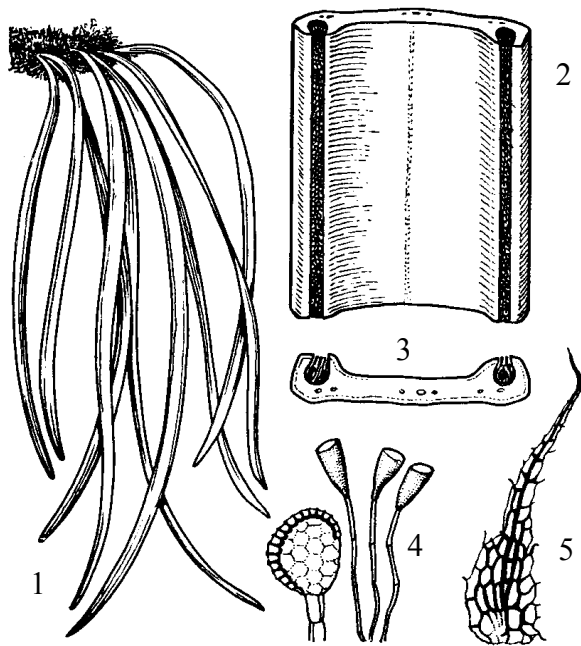


Рис. 473. *Vittaria ensifolia*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами; 3 - лист в разрезе; 4 - спорангии и парафизы; 5 - чешуя

распространены в комнатной культуре. У представителей рода короткое корневище, покрытое чешуями и волосками. Листья перистые, спорангии располагаются сплошной полосой вдоль края листа над краевой жилкой вместе с парафизами и образуют ценосорус. Ножки спорангиев длинные, кольцо вертикальное.

Некоторые виды выращиваются в культуре, например, Птерис критский (*Pteris cretica*, рис. 472). Его ареал простирается от Средиземноморья до Китая и Японии. Растет он также в Африке, на Мадагаскаре, в горных лесах Закавказья, в Крыму. Широко распространен в тропиках и умеренных областях Южного полушария. Это

многолетнее травянистое растение с ползучим корневищем. Листья кожистые, продолговатые, до 55 см длины, на длинных, голых черешках, оливково-зеленые, состоят из сегментов двух типов: стерильных и фертильных. Первые - ланцетные, остропильчатые, вторые - более узкие, цельнокрайние. Ценосорус расположен по краю листа и прикрыт ложным линейным покрывальцем, образованным из отвернутого края листа. Спорангии перемешаны с большим количеством парафиз, имеют ножку из 3 рядов клеток и вертикальное кольцо для вскрытия. Этот вид является облигатным апомиктом, что способствует легкой приспособляемости его к необычным условиям существования. Также наблюдается явление апоспории, когда гаметофит образуется из вегетативных клеток спорофита, а также и явление апогамии, когда спорофит образуется не из зиготы, а из соматических клеток гаметофита. В последнем случае спорогенез проходит без мейоза, и все деления в цикле развития митотические.

Семейство Виттариевые (*Vittariaceae*) является небольшой группой специализированных папоротников, главным образом эпифитов тропиков и субтропиков. Насчитывает 9 родов и до 100 видов, являющихся небольшими травянистыми растениями с простыми, цельными листьями и ползучим корневищем, покрытым решётчатыми чешуями. Сорусы располагаются в специальных углублениях, идущих параллельно краю листа.

Самым крупным родом является Виттария (*Vittaria*), насчитывающий 80 видов. У Виттарии мечевидной (*Vittaria ensiformis*, рис. 473) листья сближены на конце корневища и повисают. Лист имеет особый тип жилкования, получивший название "виттариоидный": боковые жилки на конце смыкаются и образуют одну прикраевую жилку, кнаружи от которой в ткани листа образуется углубление, в котором располагаются спорангии, формирующие непрерывную линию. Края

углубления приподнимаются над поверхностью листа и выполняют защитную функцию. Кроме того, защитную функцию выполняют и многочисленные парафизы, похожие на недоразвитые спорангии, которых иногда больше самих спорангиев. Гаметофиты ремневидные, до 10 мм длины, долгоживущие, способны размножаться вегетативно. На них образуются геммы (почки), представляющие собой выросты из 4-10 клеток, которые разносятся ветром или водой и дают начало новым гаметофитам. Иногда они образуют сплошные покровы на скалах или коре деревьев.

### **Порядок Марсилиеподобные - *Marsileales***

Порядок Марсилиеподобные (*Marsileales*) является монотипным, включает одно семейство с тремя родами: Марсилия (*Marsilea*), Регнеллидиум (*Regnellidium*) и Пилулярия (*Pilularia*). Это разноспоровые папоротники, ведущие водный или полуводный образ жизни. Растения обладают горизонтальным, стелющимся тонким корневищем, от которого отходят два ряда листьев и придаточные корни. Проводящая система - амфифлоидная сифоностель с внутренней и внешней эндодермой. Корневище покрыто толстой корой из нескольких слоёв паренхимных клеток с воздухоносными полостями. Листья длинночерешковые, разделены на вегетативную и спороносную части. Вегетативная часть уплощена и у разных представителей имеет разную форму, имея тенденцию к редукции. Жилкование листовой пластинки дихотомическое. Сорусы располагаются в особых органах - спорокарпиях. Лист оканчивается четырьмя или двумя листочками, которые на ночь складываются, или может вообще не иметь листовых пластинок.

Спорокарпий имеет листовое происхождение, это своего рода замкнутый спорофилл. Внутри спорокарпия находится хрящевидное тело, закрученное в улитку, на котором в два ряда располагаются сорусы, покрытые индузием, который закрывает весь сорус, срастается своими краями, образуя замкнутый двойной мешковидный чехол. Сорус имеет продолговатую форму, внутри него имеется гребневидная, продольно вытянутая плацента, имеющая треугольное сечение. Сверху на гребне вдоль всей плаценты располагаются мегаспорангии, а по бокам - микроспорангии. Сорусы могут содержать спорангии одного типа - микро- или мегаспорангии. Спорангии лептоспорангиатного типа, с редуцированным кольцом, сходным с кольцом Схизейноподобных, или вовсе без него. В микроспорангиях развиваются 32 или 64 микроспоры, в мегаспорангиях - одна мегаспора.

Ранние стадии развития спорокарпия сходны с развитием листовых сегментов и напоминают образование спорофиллов у Схизеи. Позже по краям сегментов формируются по два ряда зачатков сорусов, затем из-за неравномерного разрастания края молодого спорокарпия происходит разрастание наружной поверхности, в результате чего краевые клетки вместе с зачаточными бугорками сорусов перемещаются вниз и оказываются на нижней стороне пластинки листа. Ткань стенки спорокарпия с внешней стороны сорусов быстро образует



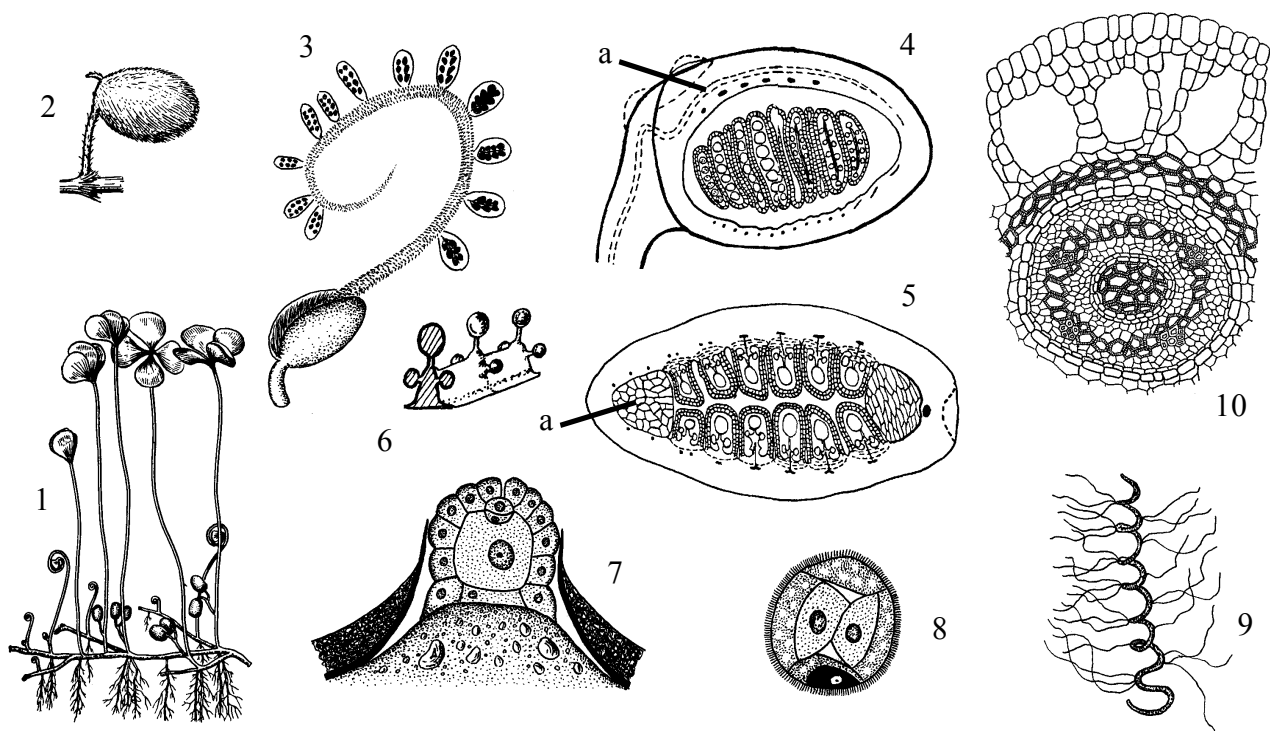


Рис. 474. *Marsilea quadrifolia*: 1 - внешний вид; 2 - спорокарпий; 3 - вскрытый спорокарпий с развёрнутым хрящевидным телом; 4 - продольный разрез спорокарпия; 5 - поперечный разрез спорокарпия (а - хрящевидное тело); 6 - часть плаценты с мегаспорангиями на гребне и микроспорангиями вдоль обеих сторон; 7 - верхняя часть женского гаметофита с архегонием; 8 - мужской гаметофит; 9 - сперматозоид; 10 - часть поперечного среза стебля

крыловидные выросты, которые срастаются между собой и полость спорокарпия замыкается. Затем внутри сорусов формируются зачатки спорангиев, а край листа вдоль шва сращения преобразуется в хрящевидное тело.

Гаметофиты образуются очень быстро - в течение 1-2 суток и недолговечны, сильно редуцированы. Мужской гаметофит состоит из одной проталлиальной клетки, четырех клеток обкладки и двух сперматогенных клеток. Сперматозоиды многожгутиковые, спиральные, из каждой сперматогенной клетки образуется 16 сперматозоидов, представляющих собой спирально закрученные клетки с многочисленными жгутиками и с пузырьком из остатков цитоплазмы на нижнем конце. Женский гаметофит развивается под оболочкой макроспоры. Сначала на её узком конце формируется сосочек, в котором сосредоточена основная часть цитоплазмы и ядро. Эта часть впоследствии отделяется перегородкой и из неё развивается архегоний, остальная часть мегаспоры является хранилищем запасных питательных веществ. Архегоний состоит из крупной яйцеклетки, брюшной канальцевой клетки и единственной шейковой клетки, окружённых стерильными клетками стенок архегония. Всё развитие архегония, а позже и зародыша, происходит за счёт питательных веществ, накопленных в мегаспоре и хранящихся в её нижней отделённой части. Зрелый гаметофит окружен толстым слоем слизи, которая улавливает и задерживает сперматозоиды.

Род Марсилия (*Marsilea*) насчитывает около 60 видов, распространённых в основном в тропиках и субтропиках, небольшая часть видов заходит в умеренные зоны. У Марсилии четырехлистной (*Marsilea quadrifolia*, рис. 474) спорокарпий

располагается у основания черешка листа. Черешки листьев длинные, тонкие, несущие на верхушке четыре листочка, из которых два нижних располагаются поочередно, а два верхних - супротивно, но все они лежат в одной плоскости. Эта верхняя пара листочков является результатом расщепления одной конечной доли непарноперистого листа. Такой лист возник в результате редукции извилиноподобного дихоподия, подобного листу Лигодиума.

Споры в спорокарпиях не теряют способности к прорастанию в течение десятилетий, если находятся в сухих условиях. Спорокарпии разносятся течением, водоплавающими птицами, причём они не разрушаются в желудках. Марсилия способна размножаться вегетативно.

Род Регнеллидиум (*Regnellidium*) монотипный, включает один вид - Регнеллидиум двулистный (*Regnellidium diphyllum*, рис. 475,1), распространённый на юге Бразилии. Отличается длинным черешком (до 20 см) и тем, что вегетативная часть листа имеет две листовые пластинки.

Род Пилулярия (*Pilularia*) представлен 6 видами, распространёнными в Евразии, Америке, Австралии и Новой Зеландии. У Пилулярии шариконосной (*Pilularia globulifera*, рис. 475,2) листья линейные, 10-40 см длины, без листовых пластинок. У основания листьев располагаются маленькие спорокарпии. Они содержат по 2-4 соруса и открываются четырьмя створками. Спорангии косые, напоминающие спорангии Схизейноподобных, с рудиментарным верхушечным кольцом. Женский гаметофит имеет более длинные шейки архегониев, чем у Марсилии.

Все представители порядка являются вторичноводными растениями, эволюция которых шла по пути приспособления к водному образу жизни. Все три рода можно рассматривать как последовательный ряд возрастающего приспособления к водным условиям, с чем связана редукция собственно листовой пластинки. В ископаемом состоянии Марсилиеподобные встречаются с мелового периода.

### Подкласс Многоножкородные - *Polypodiidae*

Подкласс объединяет травянистые растения, сорусы которых располагаются на нижней поверхности листа и не имеют индустрия. Спорангии с косым или прямым кольцом. Включает три порядка: Глейхениеподобные (*Gleicheniales*), Матониеподобные (*Matoniales*) и Многоножкоподобные (*Polypodiales*).



Рис. 475. *Regnellidium diphyllum*: 1 - внешний вид; *Pilularia globulifera*: 2 - внешний вид

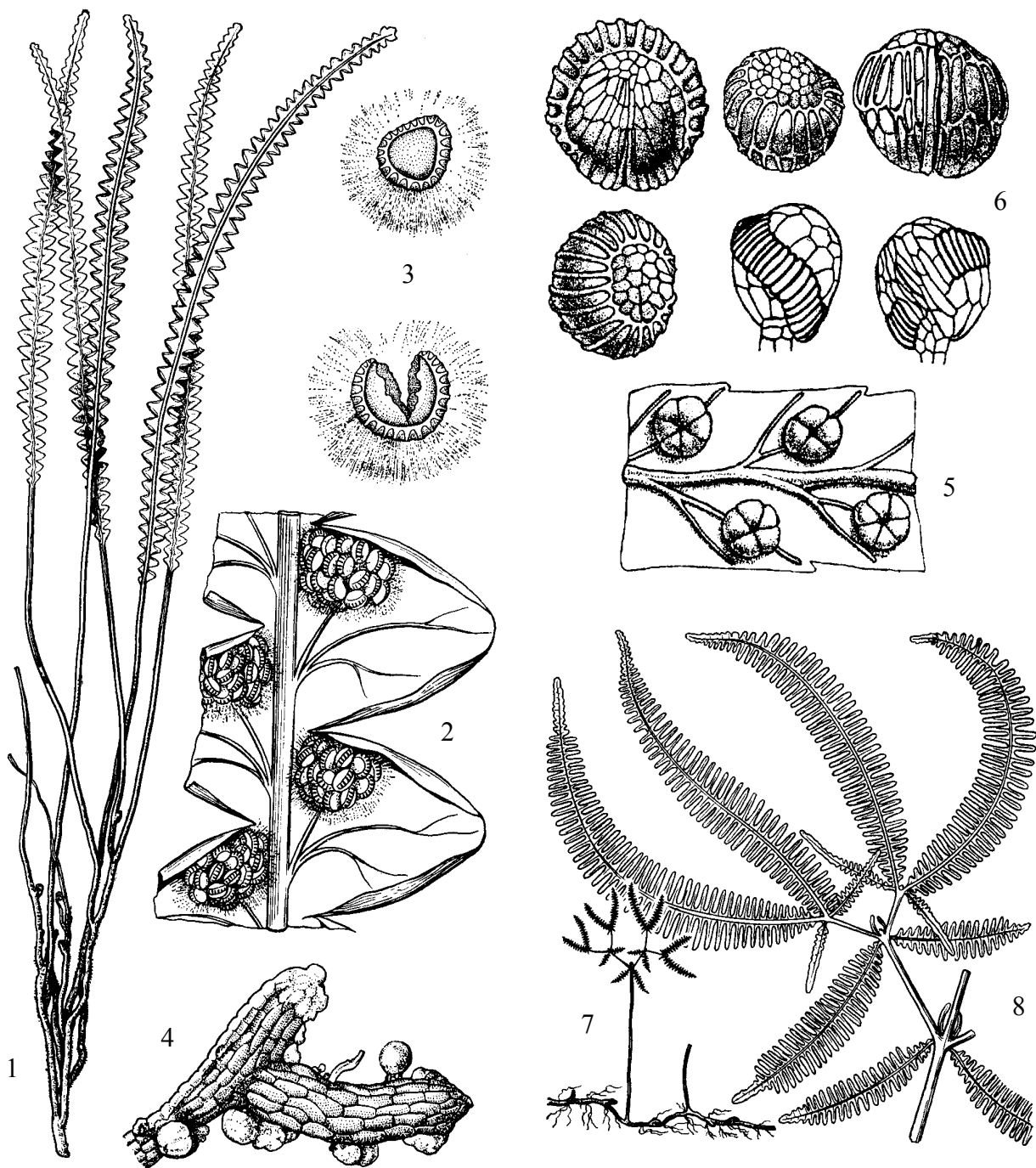


Рис. 476. *Stromatopteris moniliformis*: 1 - внешний вид; 2 - часть нижней поверхности листа с сорусами; 3 - спорангии; 4 - часть гаметофита с антеридиями; *Gleichenia dichotoma*: 5 - фрагмент нижней части листа с сорусами; 6 - спорангии в разных положениях; *Dicranopteris linearis*: 7 - общий вид; 8 - часть листа

### Порядок Глейхениеподобные - *Gleicheniales*

Представители порядка распространены во влажных районах тропиков и субтропиков. Наибольшее количество произрастает в тропической Америке и в Малазийской флористической области. В ископаемом состоянии известны на территории Северной Америки, Европы, Азии, вплоть до широты Гренландии. Отличительной особенностью являются относительно крупные спорангии с косым кольцом. Порядок включает два семейства: Глейхениевые (*Gleicheniaceae*) и Строматоптерисовые (*Stromatopteridaceae*).

Семейство Глейхениевые (*Gleicheniaceae*) насчитывает два рода: Глейхения (*Gleichenia*) с 50 видами и Дикраноптерис (*Dicranopteris*) с 10 видами, для которых характерно тонкое, сильно ветвящееся, ползучее дорзивентральное корневище в несколько метров длины, на котором располагаются большие, дважды-трижды перистые листья. Ветвление листьев ложнодихотомическое: ось каждого порядка растёт ограниченное время и затем прекращает рост, а у верхушки начинают расти супротивно оси следующих порядков. Эти две оси, в свою очередь, также вскоре прекращают рост, и каждая даёт начало двум боковым осям следующего порядка, и т.д. Сорусы содержат от 2 до 15 спорангиев. Листья Глейхении дихотомической (*Gleichenia dichotoma*, рис. 476,5-6) похожи на систему ветвей, образуются в результате многократного ветвления на узкие доли, и достигают до 6 м длины, опираясь на стволы деревьев и кустарников, добираются до верхушек их крон. Дикраноптерис линейный (*Dicranopteris linearis*, рис. 476,7-8) образует заросли, формирующие на почве настил метровой толщины из переплетённых листьев. Корневища растут очень быстро, благодаря чему эти папоротники быстро заселяют нарушенные местообитания. При благоприятных условиях отдельные листья достигают в длину 50 метров.

Семейство Строматоптерисовые (*Stromatopteridaceae*) является монотипным, содержит один род и один вид - Строматоптерис чёткообразный (*Stromatopteris moniliformis*, рис. 476,1-4), растущий в Новой Каледонии в тенистых дождевых лесах. Корневище многократно ветвится на горизонтальные и вертикальные участки, от горизонтальных частей отходят крупные листья. Для растений характерно отсутствие корневых волосков на корнях, всасывание воды происходит за счёт гифов гриба, образующего микоризу в ткани корневища. Листья имеют ксероморфный облик, достигают 30 см длины, их перья имеют завёрнутый край. Сорусы содержат от 6 до 33 спорангиев.

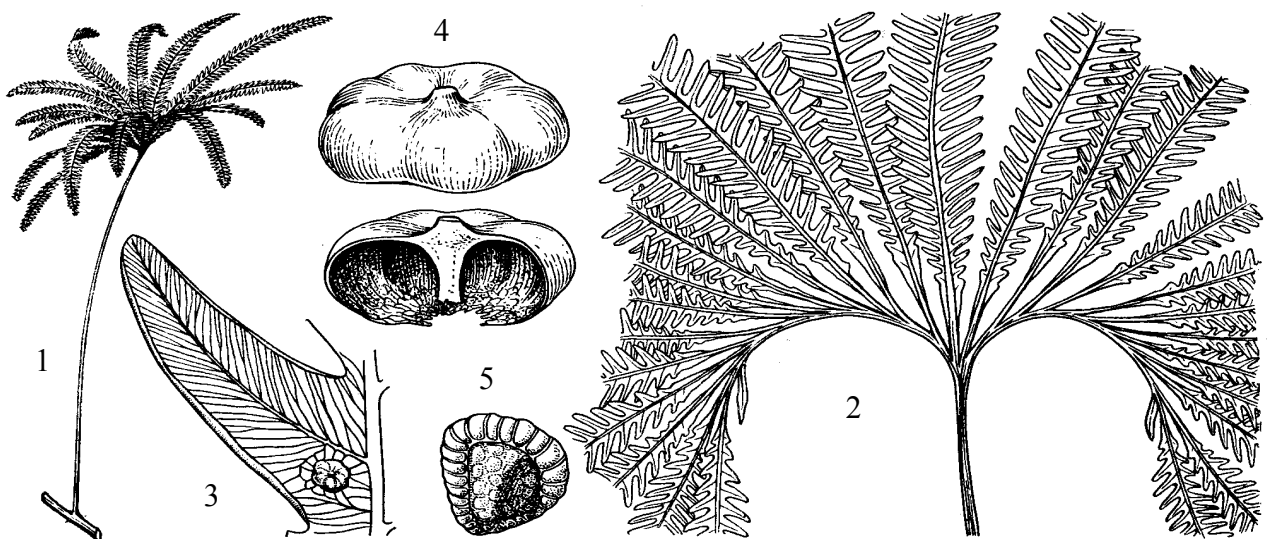


Рис. 477. *Matonia pectinata*: 1 - внешний вид; 2 - основание пластинки листа; 3 - сегмент с сорусами; 4 - индузиум; 5 - спорангий

## Порядок Матониеподобные - *Matoniales*

Монотипный порядок с одноимённым семейством, включающим несколько родов, из которых наиболее характерным является род Матония (*Matonia*), виды которого распространены в Юго-Восточной Азии. Это травянистые растения с длинными, ветвящимися подземными корневищами, имеющими полициклическую сифоностель в старых частях и протостель в молодых. Листья имеют длинные черешки и перистую или пальчатую пластинку, доли листа всегда перистые. Спорангии собраны в сидячие сорусы и имеют косое кольцо. Сорусы округлые, сидячие, с зонтиковидным индузием, в молодом состоянии полностью его покрывающим. Позже края индузия отгибаются и сорусы становятся видны. У Матонии гребенчатой (*Matonia pectinata*, рис. 477) листья кожистые, пальчатые. При образовании листа листовая пластинка разделяется на две половины, каждая из которых состоит из многочисленных перисорасположенных сегментов, направленных в одну сторону. Такой лист формируется по типу двойного завитка, когда каждый очередной сегмент отчленяется внутрь. Рост такого листа неограниченный. Сорусы располагаются несколькими рядами по сторонам средней жилки доли листа. Гаметофит сердцевидный, зелёный, имеет много крыловидных выростов, с многочисленными ризоидами. Архегонии имеют длинную, искривлённую шейку, как у Глейхениеподобных.

## Порядок Многоножкоподобные - *Polypodiales*

Один из наиболее крупных порядков, насчитывающий до 1500 видов, относящихся к 50 родам. Насчитывает несколько семейств, главнейшими из которых являются Диптерисовые (*Dipteridaceae*) и Полиподиевые (*Polypodiaceae*).

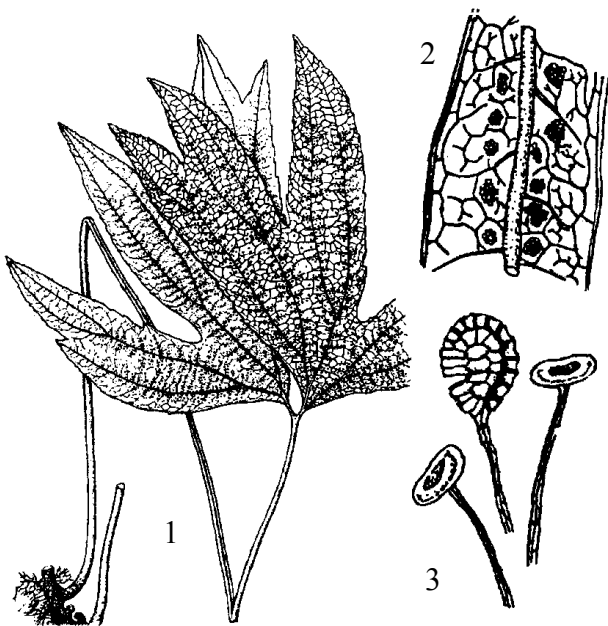


Рис. 478. *Dipteris sinensis*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами; 3 - спорангий и парафизы

Семейство Диптерисовые (*Dipteridaceae*) представлено древними папоротниками, известными в ископаемом состоянии с триаса. В настоящее время семейство монотипное с родом Диптерис (*Dipteris*, рис. 478), насчитывающим 8 видов, распространённых от Индии до Китая и на островах Полинезии. Это крупные наземные папоротники с огромными длинночерешковыми листьями до 1 м длиной, с длинными ползучими корневищами, покрытыми волосками. Листья разделены дихотомически на две половины, которые повторно дихотомически ветвятся. Сорусы мелкие, округлые, располагаются на самых мелких жилках. Индузиума нет.

Спорангии имеют длинную ножку и почти вертикальное кольцо, полное или неполное.

Семейство Полиподиевые (*Polypodiaceae*) характеризуется мясистыми корневищами, покрытыми чешуйками и волосками, на котором листья располагаются в два ряда. Сорусы эллиптические или округлые, без индусиума, у некоторых видов имеются парафизы, спорангии с продольным кольцом. Представители семейства известны в ископаемом состоянии с позднего триаса. В настоящее время распространены по всему земному шару, особенно в тропиках Старого Света. Многие из них являются эпифитами и эпилитами.

Род Полиподиум (Многоножка) представлен крупными наземными или эпифитными формами с кожистыми перисто-рассеченными листьями. У Многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare*, рис. 479) черешок листа соединяется с корневищем при помощи специального сочленения, способствующего ориентации листа относительно лучей солнца. Сегменты листа с закруглёнными краями, нижняя пара иногда имеет ушки. Сорусы округлые, располагаются между краем сегмента и его средней жилкой. Обитает этот папоротник на скалах, валунах, на тенистых каменистых склонах, реже в лесах на почве.

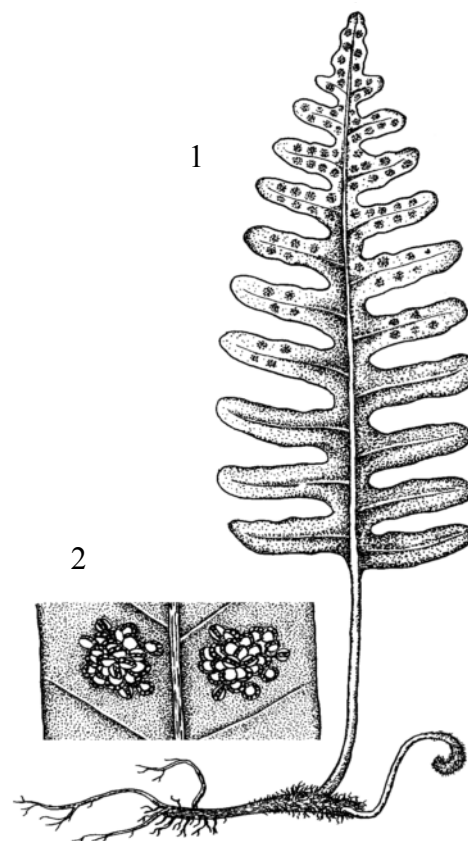


Рис. 479. *Polypodium vulgare*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами

### Подкласс Диксониеродные - *Dicksoniidae*

Подкласс объединяет так называемые "настоящие папоротники", большинство из которых обитают в умеренных широтах. Все они являются лептоспорангиатными папоротниками, спорангии которых имеют полное кольцо, косое или вертикальное, которое может прерываться около ножки. Сорусы всегда на плаценте, более или менее сильно выпуклой или плоской, с хорошо развитым индусием, лишь у отдельных таксонов он редуцирован. У некоторых видов в защите соруса принимает участие и завернутый край листа. Подкласс включает следующие порядки: Гименофиллоподобные (*Hymenophyllales*), Диксониеподобные (*Dicksoniales*), Аспидиеподобные (*Aspidiales*) и Азоллоподобные (*Azollales*).

#### Порядок Гименофиллоподобные - *Hymenophyllales*

Монотипный порядок, представленный семейством Гименофилловые (*Hymenophyllaceae*), насчитывающим около 700 видов. Это мелкие эпифитные

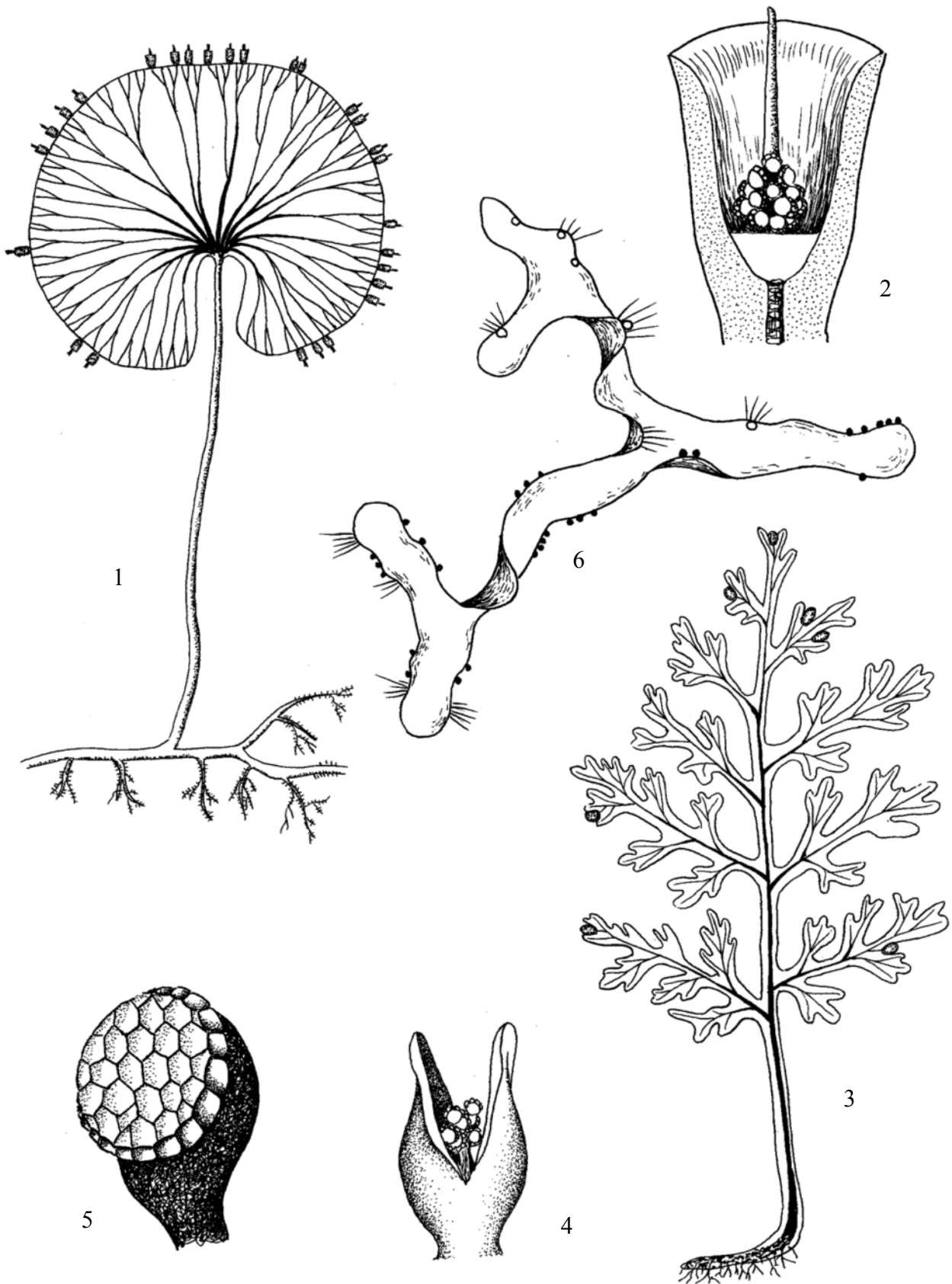


Рис. 480. *Trichomanes reniforme*: 1 - внешний вид; 2 - сорус в разрезе; *Hymenophyllum dilatatum*: 3 - внешний вид; 4 - сорус с двулопастным индузием; 5 - спорангий с косым кольцом; 6 - гаметофит

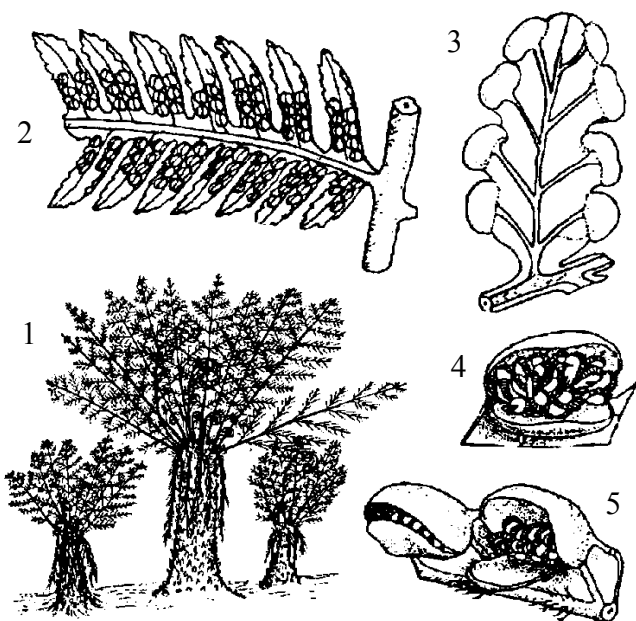


Рис. 481. *Dicksonia arborescens*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами; 3 - спороносное перо с поверхности; 4-5 - сорусы

или эпилитные папоротники, обитатели тропических дождевых лесов. Все представители семейства - гигрофильные растения, листья которых имеют очень тонкую прозрачную пластинку, состоящую всего из 1-4 слоёв клеток. Эпидермис не имеет устьиц. Листья цельные или расчленённые, отходят от дорзального корневища сверху двумя рядами. Сорусы располагаются по краю листа, на верхушках жилок. Плацента хорошо развита и часто выходит за пределы соруса. Вокруг соруса из ткани листа формируется чашевидный, трубчатый или двухлопастный индузий. Кольцо спорангиев неполное или почти полное, косое или поперечное.

Открывается спорангий косо́й боковой щелью.

Наиболее крупными родами семейства являются Гименофиллум (*Hymenophyllum*) и Трихоманес (*Trichomanes*). У Гименофиллума (*Hymenophyllum dilatatum*, рис. 480,3-6) листья перисторассечённые, с краевыми сорусами, защищёнными двулопастным индузием. Гаметофит лентовидный, зелёный, с краевыми архегониями и антеридиями. Виды рода Трихоманес (*Trichomanes reniforme*, рис. 480,1-2) имеют цельные листья и воронковидной индузиум. Гаметофиты нитчатые, с массой ризоидов.

Большинство этих папоротников почти всю жизнь имеют скрученные листья. Некоторые из них способны без вреда для себя терять воду, а потом быстро восстанавливать тургор.

### Порядок Диксониеподобные - *Dicksoniales*

Семейство Диксониевые (*Dicksoniaceae*) насчитывает 4 рода древовидных папоротников, для которых характерны прямостоячие стволы, утолщённые за счёт ложной коры, и отсутствие чешуй на рахисах

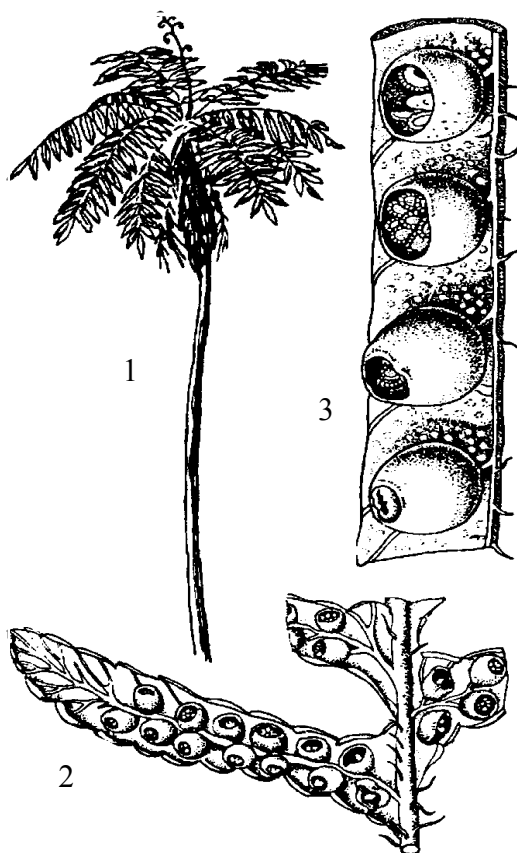


Рис. 482. *Cyathea contaminans*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами; 4 - сорусы



листа и корневищах. Сорусы располагаются на концах жилок недалеко от края листа, покрыты двойным индузием, состоящим из двух створок. Верхняя створка представляет собой вогнутый зубец сегмента листа, она более плотная, содержит в эпидермисе устьица. Нижняя створка является собственно индузием, она тонкая, прозрачная. Плацента выпуклая, спорангии на длинных ножках, с косым или почти вертикальным кольцом, которое прерывается около ножки. Гаметофит сердцевидный, зелёный.

В роде Диксония (*Dicksonia*, рис. 481) насчитывается 25 видов, обитающих на островах Малайского архипелага, Филиппинах, в Новой Гвинее, Восточной Австралии на островах Тихого океана, в тропической Америке. Высота стволов достигает 15 м, они покрыты основаниями черешков листьев, придаточными корнями. Крона образована крупными листьями, дважды-триждыперистыми. После отмирания листья увядают и повисают вдоль ствола. В основании ствола образуются почки, дающие короткие горизонтальные побеги, формирующие новые стволы. Таким образом растения образуют заросли и заселяют большие территории.

Семейство Циатеиные (*Cyatheaceae*) отличается поверхностным расположением сорусов, сидящих на жилках на приподнятой свободной плаценте, а также наличием чешуй и опушения. Самый крупный род семейства Циатея (*Cyathea*) включает 600 видов, распространённых в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Высота стволов достигает 20 м. Проводящая система представлена диктиостелью. В паренхиме коры и в черешках листьев имеются слизевые мешки. Листья крупные, до 6 м длиной, на длинных черешках, покрытых шипами или бородавками, дважды-четыреждыперистые. Имеются и афлебии, представляющие собой уменьшенные боковые сегменты



Рис. 483. *Thyrsopteris elegans*: 1 - часть листа со стерильными и спороносными сегментами; 2 - часть спороносного сегмента; 3 - сорус

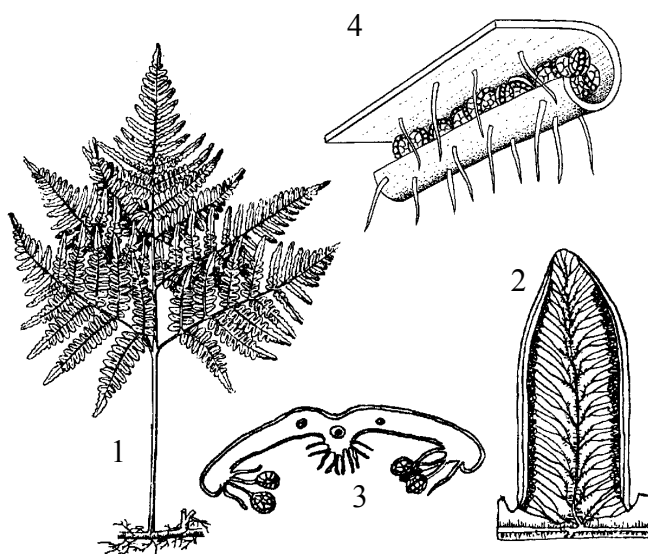


Рис. 484. *Pteridium aquilinum*: 1 - внешний вид; 2 - спороносный сегмент; 3 - поперечный разрез спороносного сегмента; 4 - край спороносного сегмента

листа, часто нитевидно рассечённые. В сорусах имеются волосковидные парафизы. Индузий чашевидный, в молодом состоянии замкнутый, как у Циатеи грязноватой (*Cyathea contaminans*, рис. 482).

У некоторых видов выражении диморфизм стерильной и фертильной частей вайи. Так у Тирсоптериса элегантного (*Thyrsopteris elegans*, рис. 483), растущего на острове Сан-Фернандес в Тихом океане, фертильны вторая и третья пары нижних сегментов первого порядка. Их сегменты второго порядка лишены листовой пластинки и округлые сорусы кажутся сидящими на верхушках осей. Плацента колонновидная, а две створки индузиума свободны только на ранних этапах развития, затем срастаются и приобретают вид неглубокой чаши.

Семейство Деннштедтиевые, или Гиполеписовые (*Dennstaettiaceae*, или *Hypolepidaceae*) объединяет 13 родов, виды которых формируют ползучее, разветвлённое корневище, покрытое волосками. Самым крупным родом является Деннштедтия (*Dennstaedtia*), насчитывающим 70 видов, распространённых в умеренной зоне Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии. Это крупные лесные папоротники с сильно рассечёнными листьями. Сорусы, как и у Диксониевых, имеют двойной индузиум, образованный краем листа и собственно покрывалом. Эти две части срастаются и образуют двустворчатую или чашевидную структуру. У некоторых видов наблюдается редукция внутреннего покрывала и образование слитного соруса. Так у Орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum*, рис. 484) края сегментов листа завернутые и закрывают непрерывную линию ценосоруса, лежащего на сосудистой плаценте, соединяющей края боковых жилок. С внутренней стороны этого тяжа прикрепляется внутреннее покрывальце, напоминающее разорванную плёнку, иногда принимающую вид волосков.

### **Порядок Аспидиеподобные - *Aspidiales***

Крупный таксон, объединяющий более 4000 видов. Это травянистые лептоспорангиатные папоротники с сорусами разной формы с развитым индузием, расположенными на нижней стороне листа. В исключительных случаях индузиум отсутствует. Порядок включает 11 семейств.

Семейство Асплениевые (*Aspleniaceae*) имеет удлиненные сорусы, расположенные с одной стороны боковых жилок. Наиболее крупным является род Асплениум (*Asplenium*), насчитывающий до 700 видов, распространённых по всему земному шару, многие из которых - эпифиты тропических лесов. Для видов рода характерно диктиостелическое корневище, покрытое чешуями. Наиболее широко распространёнными видами являются Асплениум постенный (*Asplenium ruta-muraria*, рис. 485,3), Асплениум волосовидный (*Asplenium trichomanes*, рис. 479,4) и Асплениум северный (*Asplenium septentrionale*, рис. 485,6).

В Голарктике широко распространён Листовник обыкновенный (*Phyllitis scolopendrium*, рис. 485,1-2), растущий в сырых тенистых лесах. Он имеет цельную листовую пластинку длиной до 60 см и парные параллельные сорусы, по

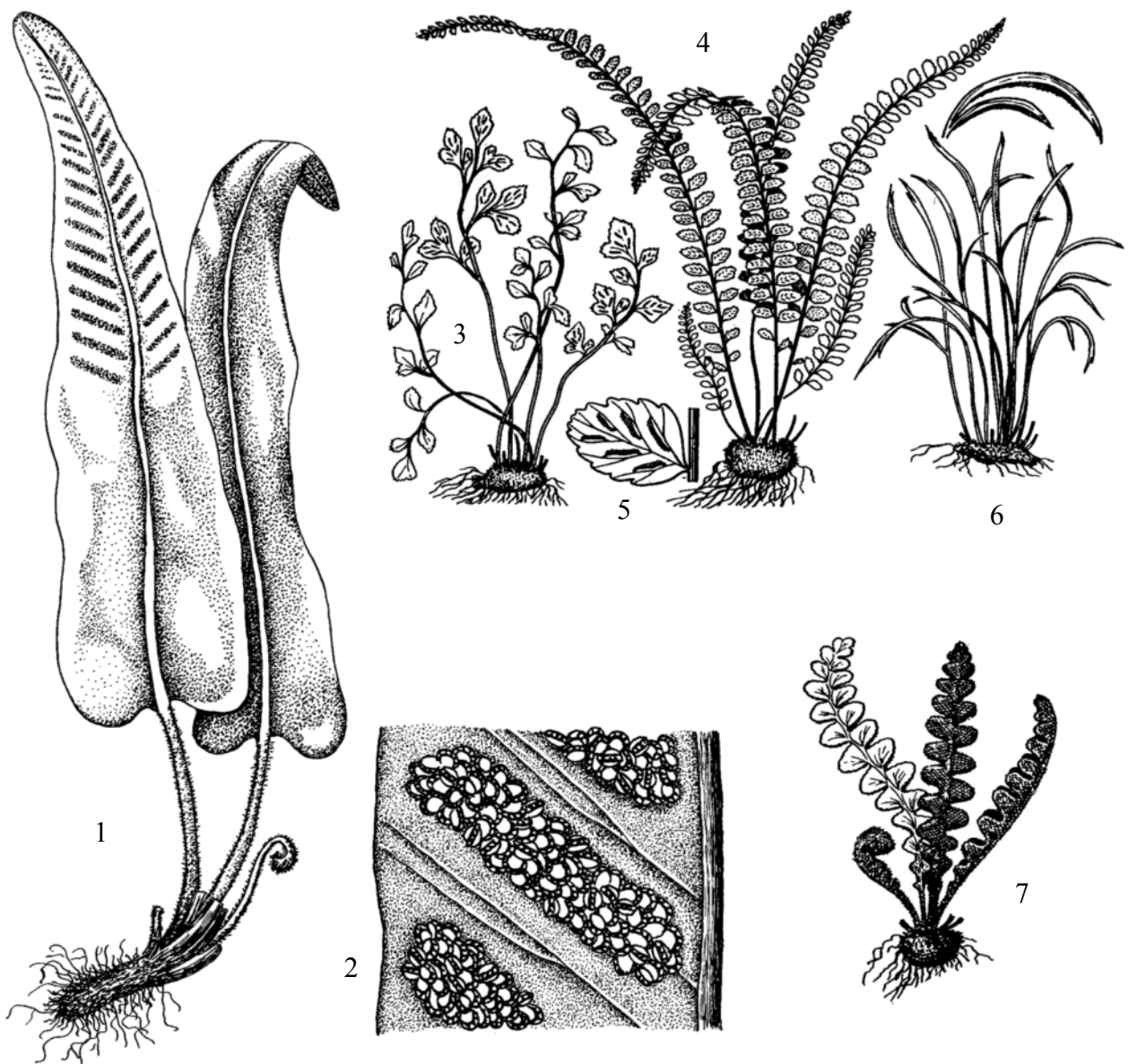


Рис. 485. *Phyllitis scolopendrium*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами; *Asplenium ruta-muraria*: 3 - внешний вид; *Asplenium trichomanes*: 4 - внешний вид; 5 - спороносный сегмент; *Asplenium septentrionale*: 6 - внешний вид; *Ceterach officinarum*: 7 - внешний вид

созревании сливающиеся в один. Растения теневыносливые, произрастают в укрытиях, во влажных лесных западинах, на затенённых скалах, иногда на известняках.

Ксерофильным видом является Скребница аптечная (*Ceterach officinarum*, рис. 485,7), распространённая в горных областях Евразии и Африки. Растение имеет кожистые, перистонадрезанные листья, сверху голые, снизу покрытые рыжими чешуйками. Во время засухи листья свёртываются таким образом, что покрытая чешуйками сторона оказывается снаружи.

Семейство Аспидиевые (*Aspidiaceae*) объединяет главным образом лесные виды, широко распространенные по всему земному шару. Отличительным признаком семейства является наличие сорусов, расположенных далеко от края листа, обычно покрытых покрывальцем. Одним из широко распространенных представителей является Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*, рис. 486). Его

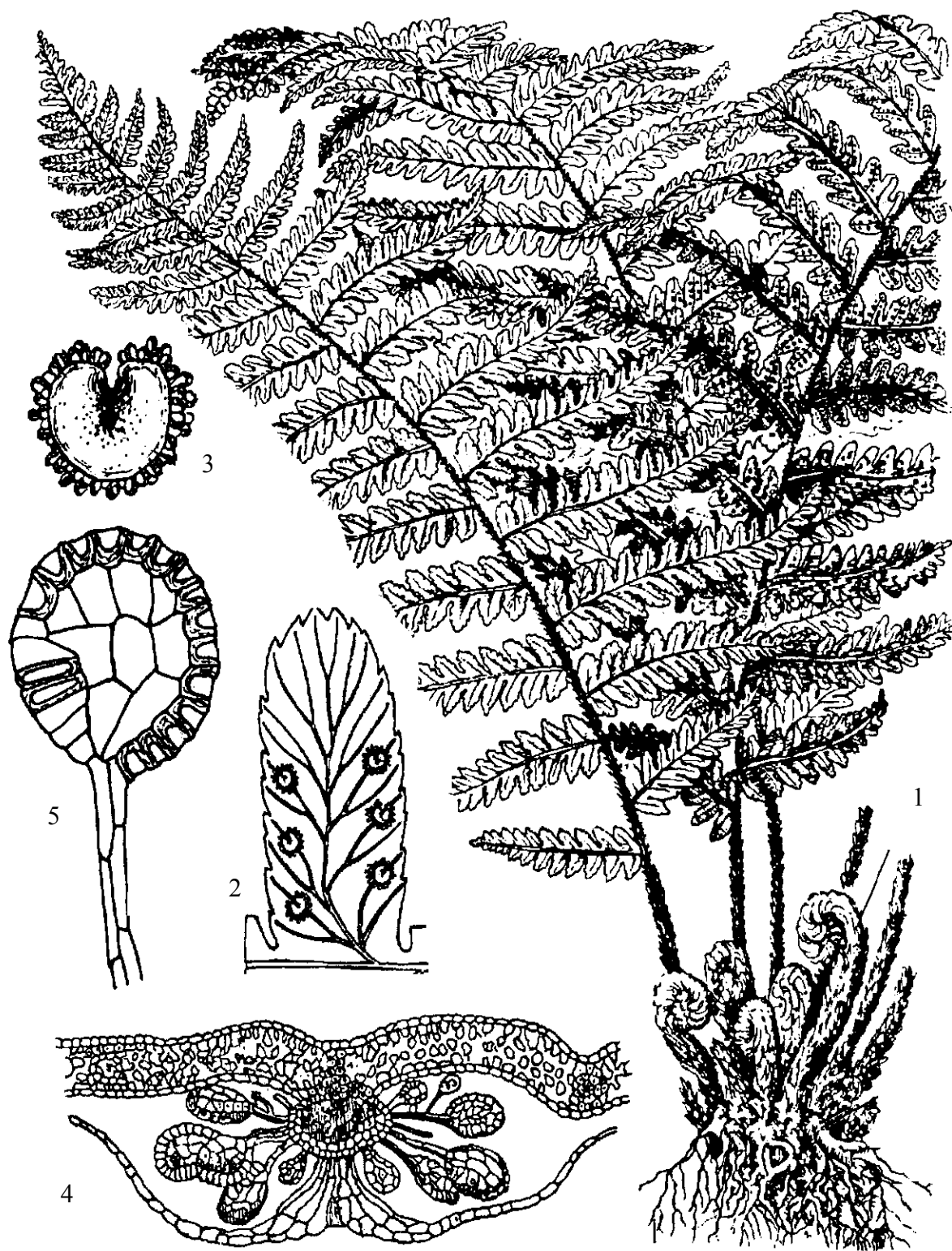


Рис. 486. *Dryopteris filix-mas*: 1 - внешний вид; 2 - фертильная доля листа с сорусами; 3 - сорус; 4 - поперечный разрез через сорус; 5 - спорангий

крупные, до 1,5 м длины листья несут на нижней поверхности округлые сорусы, покрытые почковидным покрывальцем. Листья отходят от корневища пучком, пластинка дваждыперисторассечённая, тонкая. Лист растёт медленно, только весной третьего года он разворачивается и к осени отмирает. Гаметофит тонкий,

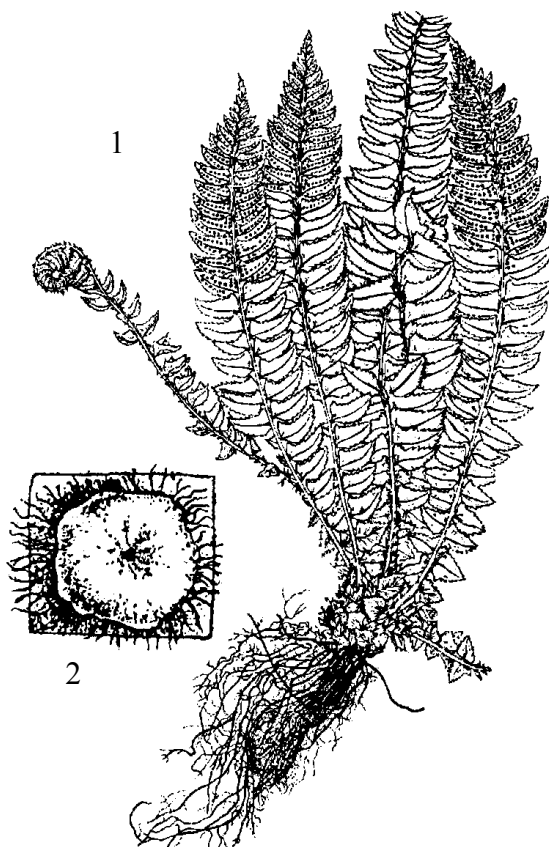


Рис. 487. *Polystichum lonchitis*: 1 - внешний вид; 2 - сорус

жилки сегментов. Представители семейства отличаются разнообразием форм сорусов и покрывалец, что служит систематическим признаком для выделения подсемейств. У Пузырника ломкого (*Cystopteris fragilis*, рис. 488,1-2) Сорус округлый и покрывальце прикрепляется сбоку. У Вудсии эльбской (*Woodsia ilvensis*, рис. 488,3-4) покрывальце рассечено на множество лентовидных долек.

Семейство Оноклеевые (*Onocleaceae*) отличается диморфизмом листьев. У Страусника обыкновенного (*Matteuccia struthiopteris*, рис. 489,3-6) сорусы расположены на особых листьях - спорофиллах. Края их сегментов свёрнуты до средней жилки, под прикрытием этих завёрнутых краёв располагаются сорусы, которые имеют и индузиумы, прикреплённые под сорусом и разорванные по краям. Спорофиллы располагаются внутри воронки вегетативных листьев -

сердцевидный, покрыт железистыми волосками. Отличительной особенностью этого папоротника является то, что черешки его листьев покрыты светло-бурыми, густо расположенными крупными чешуями (афлебиями).

Род Многорядник (*Polystichum*) включает 200 видов, распространённых в умеренных широтах. Отличительной особенностью является щитовидный индузиум и остистые листья. У Многорядника копельистного (*Polystichum lonchitis*, рис. 487) листья ланцетные, перисторассечённые, жёсткокожистые, зимующие. Самые нижние доли листа треугольные, с коротким ушком у основания верхнего края. Остальные доли широко серповидные, с крупными ушками. Сорусы располагаются правильными рядами с обеих сторон от средней

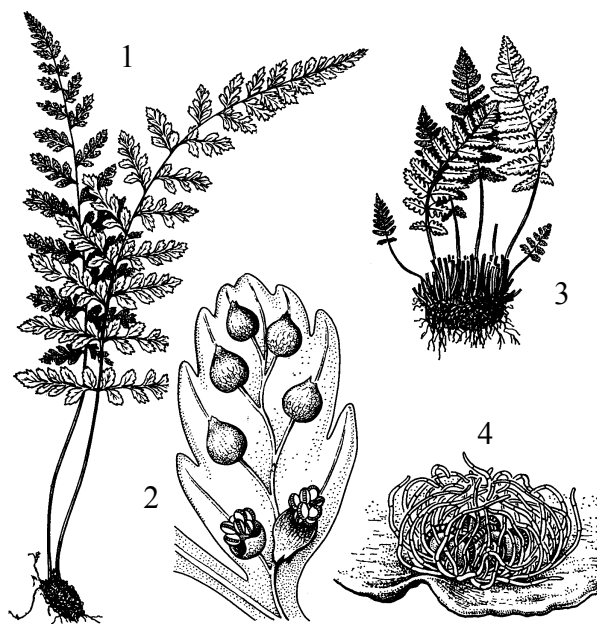


Рис. 488. *Cystopteris fragilis*: 1 - внешний вид; 2 - часть листа с сорусами; *Woodsia ilvensis*: 3 - внешний вид; 4 - сорус

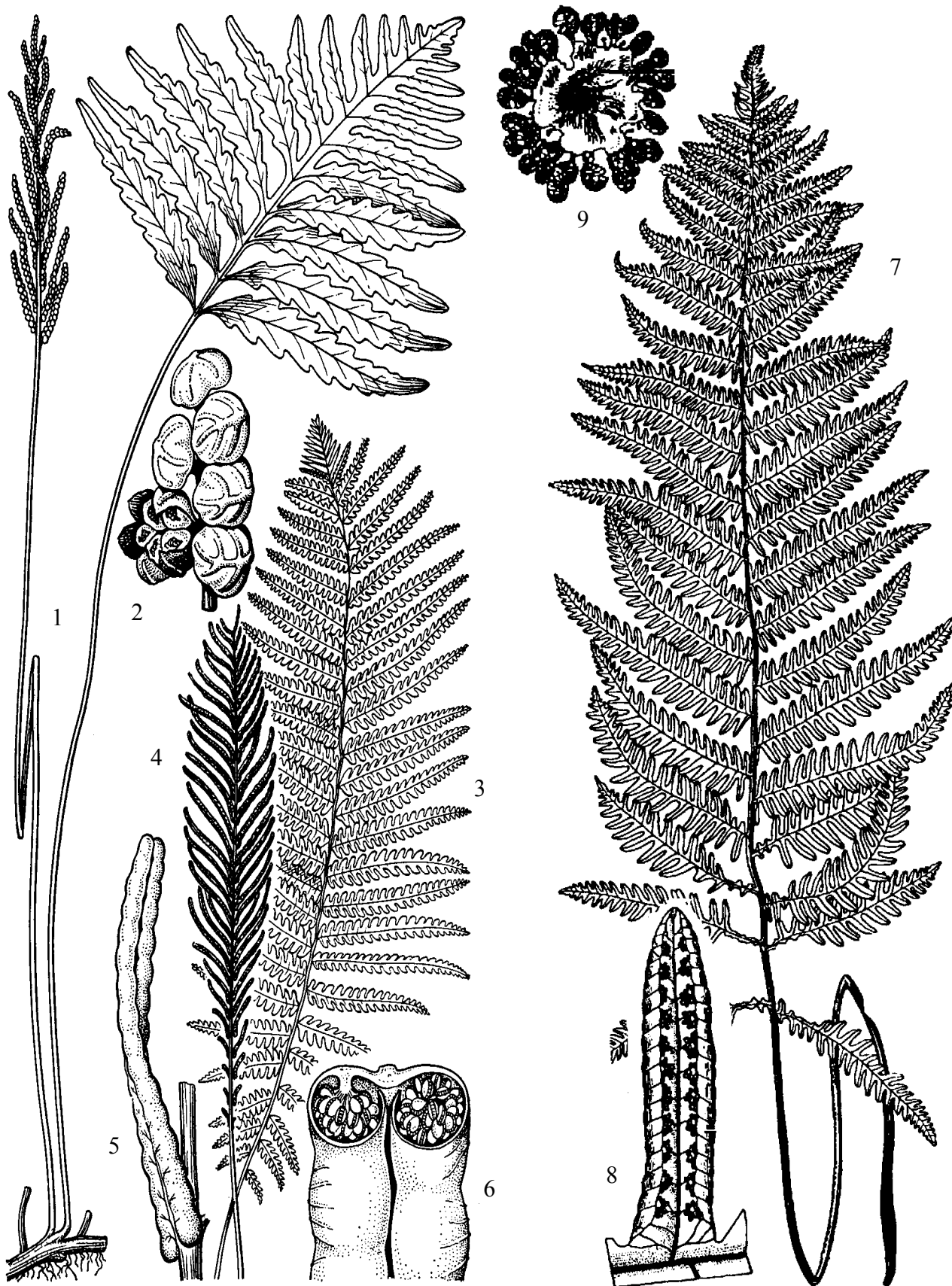


Рис. 489. *Onoclea sensibilis*: 1 - внешний вид; 2 - фрагмент сегмента спорофилла с сорусами, открывающимися створками; *Matteuccia struthiopteris*: 3 - стерильный лист; 4 - спорофилл; 5 - сегмент спорофилла; 6 - часть сегмента с сорусами, укрытыми завёрнутым краем листа, с выпуклой плацентой; *Thelypteris palustris*: 7 - лист; 8 - фертильный сегмент листа; 9 - сорус

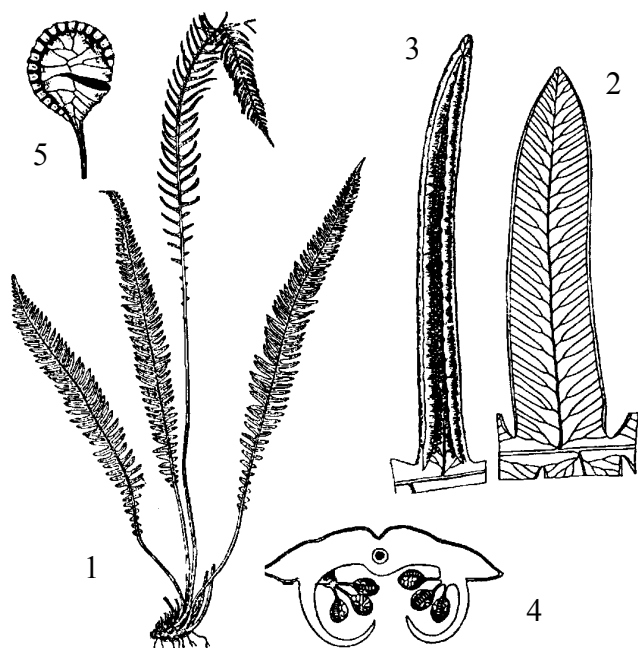


Рис. 490. *Blechnum spicant*: 1 - внешний вид; 2 - стерильная доля листа; 3 - фертильная доля спорофилла; 4 - разрез через фертильную долю; 5 - спорангий

фотосинтезирующие, поэтому способны прорасти сразу после выпадения, весной, когда ещё достаточно влажно.

Семейство Телиптерисовые (*Thelypteridaceae*) отличается наличием одноклеточных игловидных волосков на рахисе и двух проводящих пучков в черешке, которые сливаются у основания пластинки. Семейство насчитывает около 900 видов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках, лишь около 10 видов распространены в умеренных зонах. Одним из таких видов является Телиптерис болотный (*Thelypteris palustris*, рис. 489,7-9), обитающий по окраинам осоковых и торфяных болот, по берегам рек, в заболоченных лесах. Листья дважды перистые, кожистые, с чёрными черешками. Сорусы располагаются посередине между средней жилкой и краем сегмента, который заворачивается и выполняет защитную функцию.

Семейство Блехновые (*Blechnaceae*) насчитывает 11 родов, виды которых распространены в основном в южном полушарии.

трофофиллов. В этом семействе есть монотипный род Оноклея (*Onoclea*) с единственным видом Оноклея чувствительная (*Onoclea sensibilis*, рис. 489,1-2), растущим в восточной части Северной Америки и в Восточной Азии. Длинночерешковый трофофилл имеет перисторасчленённую пластинку. Спорофиллы короче трофофиллов, дважды перистые, с четковидными сегментами второго порядка, на которых располагаются округлые сорусы. Спорангиеносные сегменты заворачиваются внутрь и закрывают сорус, в результате чего каждый сегмент становится шаровидным. Споры у всех видов семейства крупные, зелёные,

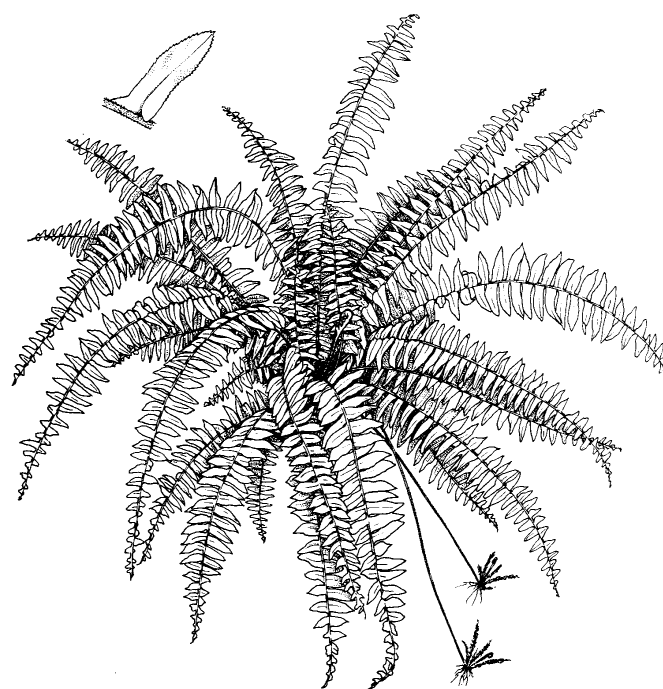


Рис. 491. *Nephrolepis exaltata*



Самым крупным родом является Дербянка (*Blechnum*), насчитывающий более 200 видов, произрастающих в основном в тропиках и субтропиках. В северном полушарии встречается небольшое количество видов, а в умеренной зоне лишь один - Дербянка колосистая (*Blechnum spicant*, рис. 490). У этого вида листья плотные, кожистые, однажды перистые, дифференцированы на трофофиллы и спорофиллы. Вегетативные листья до 70 см длиной, отходят розеткой от косо­го корневища. В центре розетки формируется один спорофилл с более длинным черешком и узкой перистой пластинкой с узкими боковыми сегментами, края которых заворачиваются и полностью покрывают сорус. Сорусы линейные и сливаются в сплошную массу. Спорофиллы недолговечны и отмирают к осени.

Семейство Давалиевые (*Davalliaceae*) насчитывает 12 родов и около 230 видов тропических эпифитных или наскальных растений. Листья расставленные и располагаются на верхней стороне корневища на специальных выступах и имеют сочленения. Они разнообразной формы и размеров, от перисторассечённых до цельных, с ксероморфными признаками. Сочленения являются приспособлением для листопадности на время сухого периода. Корневища покрыты чешуйками, что помогает растениям переносить засуху. Сорусы округлые или вытянутые, располагаются на концах жилок. Они защищены кармашковидными индузиумами, прикрепленными основаниями к пластинке листа. Гаметофиты сердцевидные, тонкие с одноклеточными мягкими ризоидами. У многих видов распространено вегетативное размножение с помощью корневищ. Одним из распространённых видов, встречающихся и в комнатной культуре, является Нефролепис возвышенный (*Nephrolepis exaltata*,

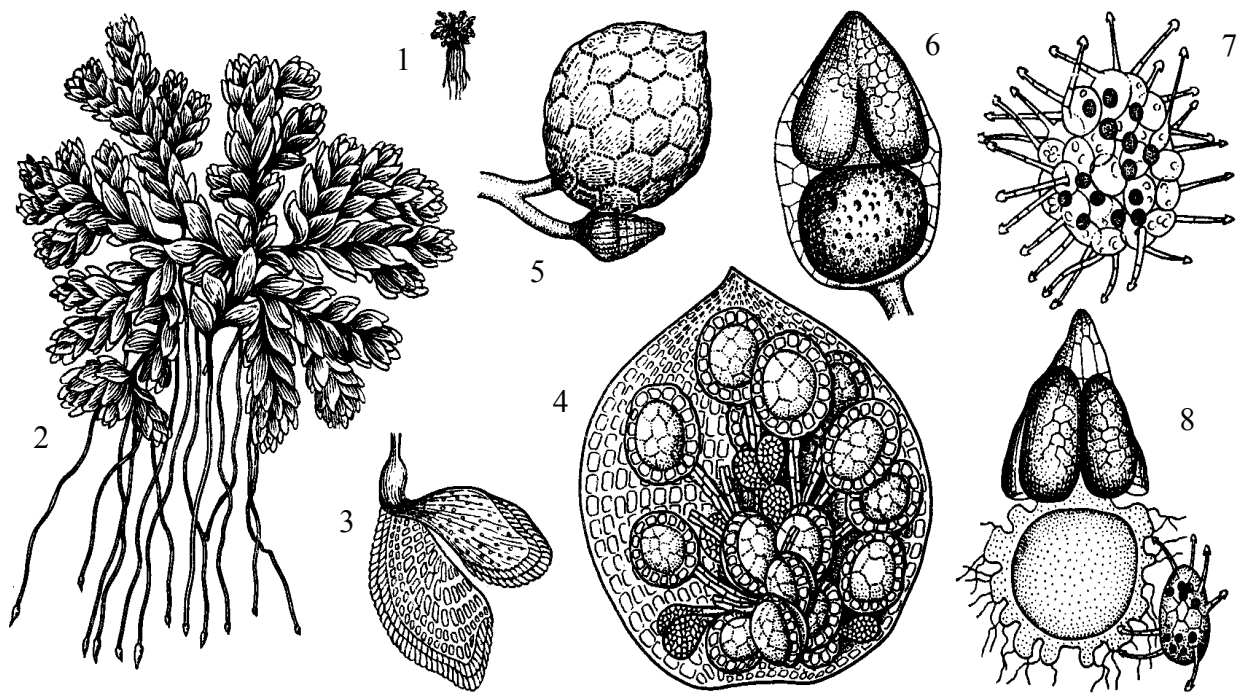


Рис. 492. *Azolla microphylla*: 1-2 - внешний вид; 3 - лист; 4 - микросорус с открытым индузием; 5 - мега- и микросорус на лопасти листа; 6 - мегасорус с одной мегаспорой и массулой 7 - массула с микроспорами и глохидиями; 8 - мегаспора с прикрепившейся к ней массулой с микроспорами



рис. 491), который в природе является пионером заселения склонов вулканов через 4-5 месяцев после извержения. Это крупные растения с листьями до 2,5-3,5 м длины, имеющих сочленения в основании боковых сегментов. Для этого вида характерно вегетативное размножение клубнями и усами. Из клубней вырастает растение с нормальными листьями, но листья растений, выросших из усов, могут быть иной формы.

### Порядок Азоллоподобные - *Azollales*

Монотипный порядок с одноимённым семейством (*Azollaceae*) и родом Азолла (*Azolla*), насчитывающим 6 видов, распространённых в тропиках обеих полушарий. Это водные плавающие растения мелких размеров 1-2 мм высотой с тонкими, сильно разветвлёнными стеблями, горизонтально распростёртыми по поверхности воды. Стебли покрыты расположенными в два ряда чередующимися мелкими листьями, плотно налегающими друг на друга, как у Азоллы мелколистной (*Azolla microphylla*, рис. 492). Листья глубоко рассечены на две доли, одна из которых, более крупная, выставляется над водой, а нижняя погружена в воду. От стебля снизу отходят тонкие, длинные, неветвящиеся придаточные корни. В центре стебля располагается редуцированная сифоностель, часто протостель. В надводной доле листа у его основания имеется полость, наполненная слизью, где поселяется сине-зелёная водоросль Анабена (*Anabaena*). Нижний, подводный сегмент лишён полости и служит для всасывания воды. Проводящие пучки входят в оба сегмента.

Все виды рода однодомные разноспоровые растения. Спороносным является первый лист каждой боковой ветви. Сорусы развиваются на нижнем сегменте в количестве 2-4, покрыты нежными тонкими индузиями. Один сорус содержит

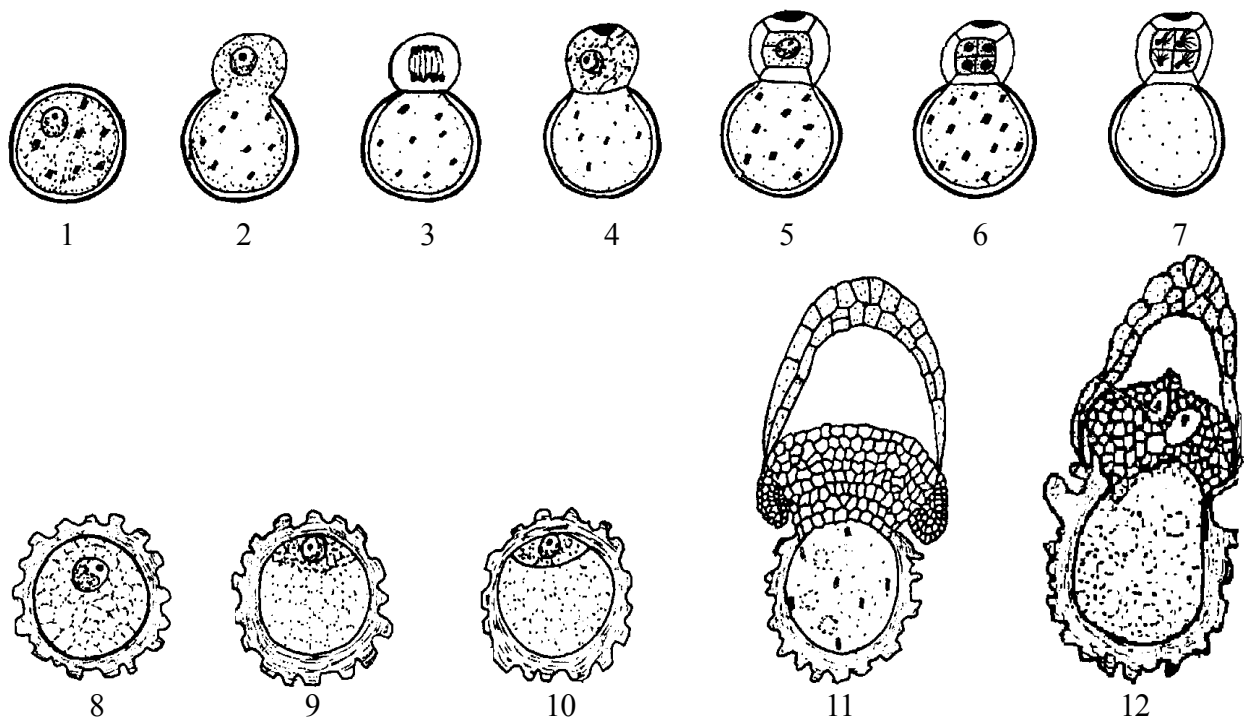


Рис. 493. *Azolla microphylla*: 1-7 - формирование мужского гаметофита; 8-12 - формирование женского гаметофита

микроспорангии, другие - мегаспорангии. Микросорусы значительно крупнее мегасорусов, они шарообразные, с двухслойным индузием, образующим замкнутую полость, в которой также живёт *Anabaena*. Микроспорангии шарообразные, на длинных тонких ножках, с косым рудиментарным полным кольцом. В спорангии развивается 64 микроспоры, которые заключены в пенистое вещество из затвердевающего периплазмодия, масса которого не сплошная, а разбита на 4 участка, внутри которых заключены споры. Эти участки называются массулами. На поверхности массул образуются выросты, заканчивающиеся крючочками, с помощью которых плавающие в воде массулы закрепляются за неровности поверхности мегаспор, что является своеобразным типом гидроопыления.

Мегасорусы в три раза меньше микросорусов, с единственной мегаспорой, хотя их образуется 32, остальные отмирают. При росте мегаспоры пенистый периплазмодий разбивается на 4 массулы, функционирующая мегаспора оказывается заключённой в самую крупную массулу, остальные три включают в себя недоразвитые споры. и располагаются над большой массулой в виде трёх грушевидных придатков. Всё это развивается внутри мегаспорангия и внутри соруса. Остатки стенки мегаспорангия сохраняются на верхушке массул, а в остальных частях разрушаются. Остатки индузия сохраняются в основании крупной массулы. Три верхние массулы служат поплавками, не позволяющими споре переворачиваться.

При образовании мужского гаметофита наверху микроспоры трёхлучевая щель раскрывается и над спорой выступает сосочек. Позже происходит первое деление споры, в результате которого этот сосочек отчленяется клеточной оболочкой от остальной микроспоры. В результате второго деления сосочка отчленяется маленькая линзообразная верхушечная ризоидальная клетка, под которой формируется крупная антеридиальная клетка. Из этой клетки развивается антеридий, состоящий из крупной центральной клетки и пяти клеток обкладки (рис. 493, 1-7). Центральная клетка образует 8 сперматозоидов, каждый из которых даёт по одному сперматозоиду.

Зрелые сперматозоиды разрывают стенку антеридия и выходят наружу. Развивающийся мужской гаметофит питается за счёт питательных веществ, накопленных в микроспоре в нижней неклеточной части гаметофита.

При образовании женского гаметофита ядро и цитоплазма концентрируются у верхнего конца мегаспоры. Затем ядро делится, и всё содержимое разделяется на две неравные клетки - верхнюю

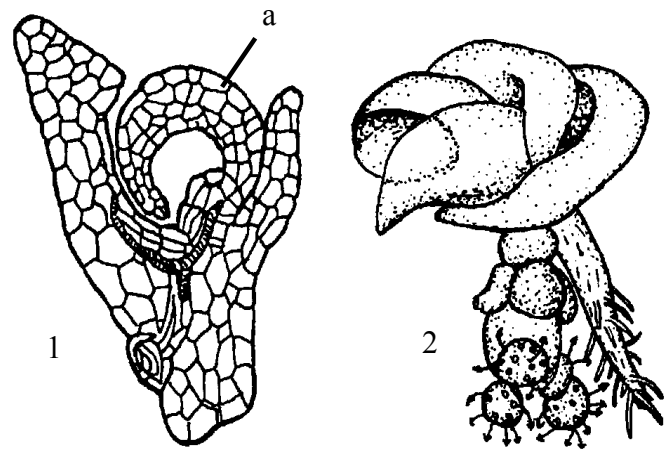


Рис. 494. *Azolla microphylla*: 1 - продольный разрез молодого спорофита (а - первый лист); 2 - мегаспора с молодым проростком

линзообразную клетку, вбирающую в себя основную массу цитоплазмы, и нижнюю крупную, содержащую запасные питательные вещества. В дальнейшем ядро этой крупной клетки многократно делится, но перегородок между ядрами не образуется. Собственно гаметофит формируется из верхней линзообразной клетки. Он представляет собой треугольную пластинку, при образовании которой оболочка споры разрывается и пластинка выходит наружу. На ней формируется один или несколько архегониев (рис. 493,8-12). Питание развивающегося гаметофита происходит за счёт запасных веществ, находящихся в нижней клетке. Эти же питательные вещества идут на развитие зародыша и проростка.

При прорастании зиготы она делится на две клетки. Из верхней развивается первый лист и верхушка стебля. Из нижней формируется ножка, которая связывает зародыш и проросток с питательными веществами нижней клетки, и корень. Лист в зачаточном состоянии скручен в улитку (рис. 494)

Азолла способна интенсивно размножаться вегетативно, покрывая сплошным ковром поверхность водоёма. Её часто используют как зелёное удобрение в целях обогащения почвы азотистыми соединениями, образующимися в результате жизнедеятельности сине-зелёных водорослей.

Папоротники представляют собой хорошо обособленную группу растений, характерными признаками которой являются следующие: листья папоротников растут верхушкой, в проводящем цилиндре имеются листовые прорывы, проводящая система - сифностель и ее производное - диктиостель, имеется приспособление для вскрывания спорангиев - кольцо, спорангии собраны в сорусы, листья в молодом состоянии свернуты в улитку. Эволюция папоротников шла по пути формирования сорусов и совершенствования спорангия. У наиболее древних папоротников спорангии были одиночными и располагались на верхушках ветвей, на концах сегментов листа или на краю листовой пластинки. У эволюционно более продвинутых спорангии переместились на нижнюю поверхность листа. Постепенно спорангии сгруппировались в сорусы, которые сначала не имели защитного покрова, затем сформировался индузий. У наиболее примитивных папоротников спорангии не имеют особого механизма для вскрывания. В процессе эволюции на спорангиях выделяется группа клеток с неравномерно утолщенными стенками, которые при подсыхании разрывают стенки спорангия. Затем эти клетки образуют кольцо. Наиболее примитивное - поперечное кольцо, которое приводит к вскрытию спорангия вдоль, причем разбрасывания спор не происходит. Затем кольцо становится косым и, наконец, прямым, одним концом прикрепляется к ножке спорангия, при этом появляется катапультирующий эффект. Вершиной эволюции папоротников явилось появление разноспоровости и примитивного семени.

Филогенетически папоротники делятся на две эволюционные линии развития макрофильных споровых, у которых процесс образования вайи и переход спорангиев на пластинку листа совершался независимо и в разное время. Первая берёт начало от Протоптеридиевидных (*Protopteridopsida*) и Зигоптерисовидных (*Zygopteridopsida*) и образует собственно папоротниковую линию эволюции,

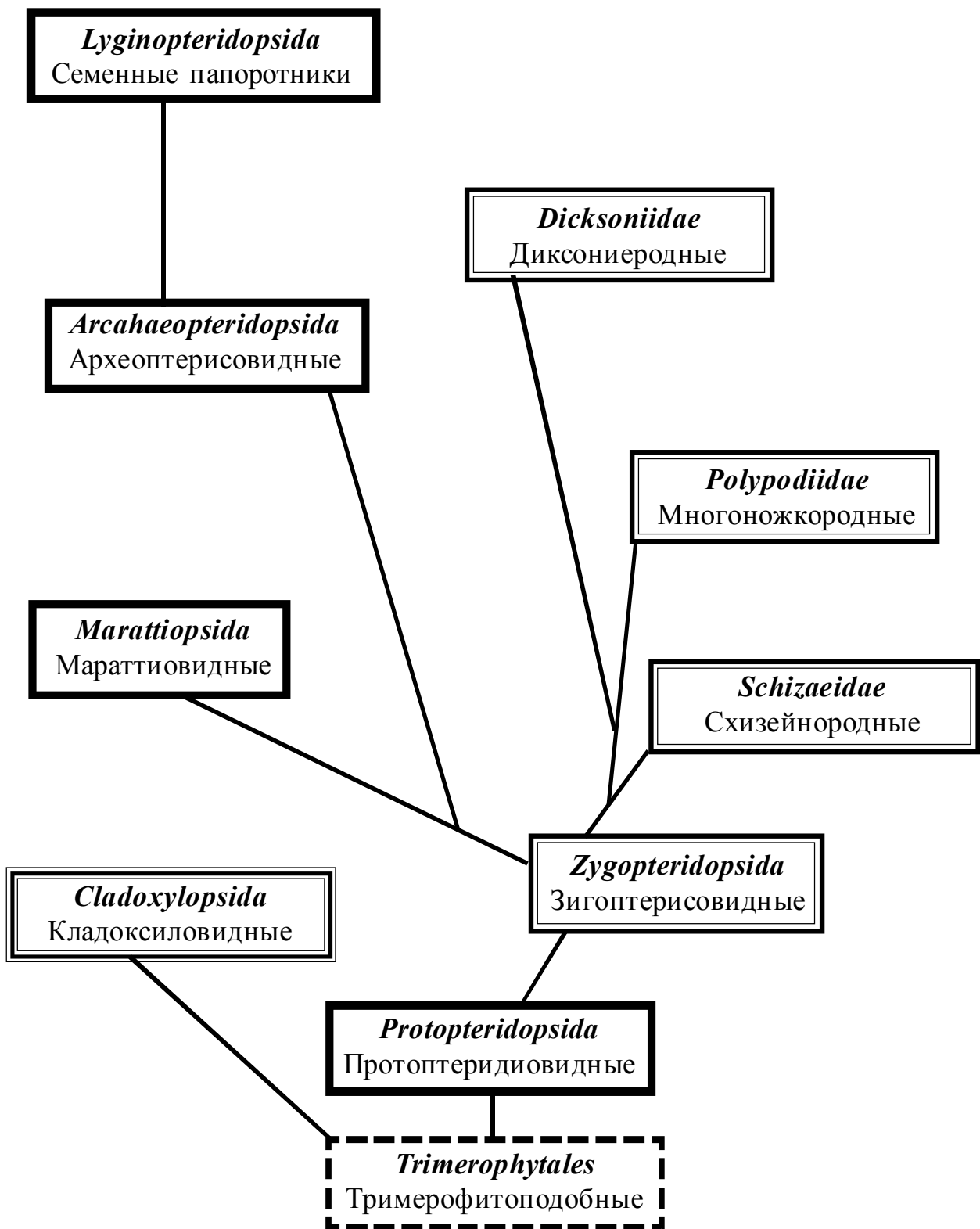


Рис. 495. Схема филогенетических отношений споровых Папоротникообразных (*Polypodiophyta*)

приведшую к образованию лептоспорангиатных папоротников. У Зигоптерисовидных можно проследить постепенное развитие листьев, типичных для папоротников. У высших представителей встречаются спороносные листья с настоящими сорусами. Сразу в нескольких таксономических группах стенка спорангиев становится однослойной, возникает устройство для вскрытия спорангия - кольцо. Эволюция этой ветви закончилась появлением разноспоровости, которая не привела к появлению семени, поскольку все семенные и скопаемые растения имеют эуспорангиатный тип спорангия. В этой ветви наиболее примитивным порядком является порядок Осмундоподобных, имеющих промежуточный тип спорангия. Класс Мараттиовидные (*Marattiopsida*) также связан в своём происхождении с Зигоптерисовидными и является продолжением эуспорангиатной линии эволюции папоротников, направление развития которых шло по пути срастания спорангиев и образования различного рода синангиев. Одним из признаков, сближающих эти два таксона, является наличие прилистников у основания рахиса листа.

Вторая эволюционная макрофильная линия привела к возникновению класса Археоптерисовидные (*Archaeopteridopsida*), высшие представители которого были крупными деревьями и имели стволы до 1,5 м в диаметре с хорошо сохранившейся древесиной, сложенной трахеидами, такими же, как у Кордаитантовидных и некоторых хвойных. У видов рода Археоптерис (*Archaeopteris*) спорангии сидят на боковых веточках вайи и отделены от стерильных листьев, или спорангии развиваются на недоразвитых листьях и иногда прикрепляются к их вогнутым пластинкам. Отличительной особенностью класса является разноспоровость. Дальнейшее преобразование такого отчасти стерильного, а отчасти спороносного листа могло привести к появлению первых семязачатков.

Развитие ветви эуспорангиатных папоротников завершилось появлением семени, как например у класса *Lyginopteridopsida*, - полностью вымершей группы семенных папоротников. Наиболее вероятные филогенетические связи спорных Папоротникообразных приведены на рисунке 495.

## КЛАСС ГИНКГОВИДНЫЕ - *GINKGOPSIDA*

Общим признаком класса являются первично платиспермические бескупульные семена, располагающиеся на различного рода спорангиеносных структурах - от листовидных до побегоподобных. Это были крупные деревья и мелкие стелющиеся кустарники. Стебли в большинстве случаев эустелические с одним кругом проводящих пучков. Вторичная древесина иногда мощная, сложена трахеидами с точечными окаймлёнными порами на радиальных стенках. Листья от сложноперистых или дихотомически ветвящихся до простых, с веерным или параллельным, открытым или сетчатым жилкованием. Класс делится на восемь порядков, наиболее крупными из которых являются Каллистофитоподобные (*Callistophytales*), Пельтаспермоподобные (*Peltaspermales*), Гинкгоподобные (*Ginkgoales*), Лептостробоподобные (*Leptostrobales*), Кейтониеподобные (*Caytoniales*) и Глоссоптерисоподобные (*Glossopteridales*).

### Порядок Каллистофитоподобные - *Callistophytales*

Кустарниковые растения с тонкими, иногда несколько сантиметров в диаметре стеблями, имеющими сердцевину и радиально расположенные вокруг неё проводящие пучки. У Каллистофитона (*Callistophyton*, рис. 496,1-4) стелющиеся стебли диаметром до 3 см имели билатеральную симметрию. Семена мелкие, располагались на различного рода спорофиллах - от перистых, как у Эмлектоптериса (*Emlectopteris*, рис. 496,5-6) до цельных, как у Спермоптериса (*Spermopteris*, рис. 496,7-10). Интегумент срастался с нуцеллусом только в

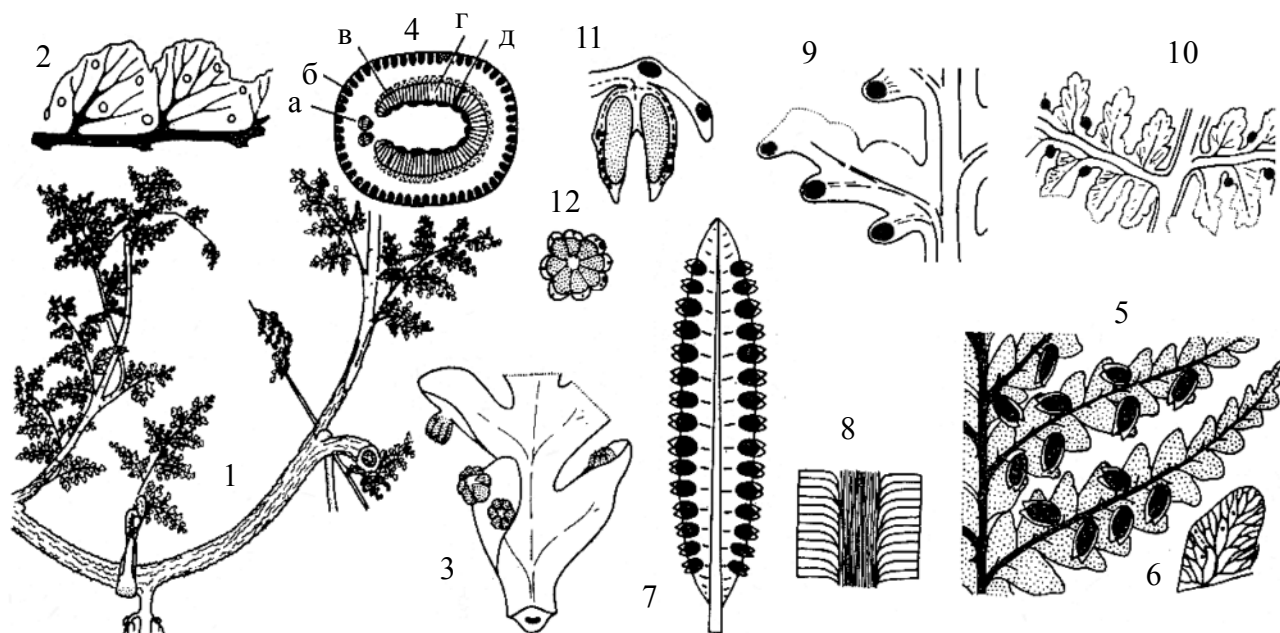


Рис. 496. *Callistophyton* sp.: 1 - часть стебля; 2 - жилкование; 3 - микроспорофилл; 4 - строение стебля (а - листовая след; б - кора; в - флоэма; г - вторичная древесина; д - первичная древесина); *Emlectopteris* sp.: 5 - спорофилл; 6 - жилкование; *Spermopteris* sp.: 7 - спорофилл; 8 - жилкование; 9 - расположение семяпочек на концах сегментов; 10 - расположение семяпочек в углублениях сегментов; *Idanothekion* sp.: 11-12 - продольный и поперечный срезы синангия



Рис. 497. Переход от папоротниковидных листьев к гинкговидным у Пельтаспермоподобных нижней части. Семяпочки располагались как на вершинах сегментов, так и между ними. У некоторых видов формировались синангии, как у Иданотекиона (*Idanotekion*, рис. 496, 11-12), состоявшие из 5-9 спорангиев, сросшихся нижними частями и открывавшимися с внутренней стороны.

### Порядок Пельтаспермоподобные - *Peltaspermales*

Пельтаспермоподобные филогенетически связаны с Каллистофитоподобными, но отличаются от них тем, что папоротниковидные

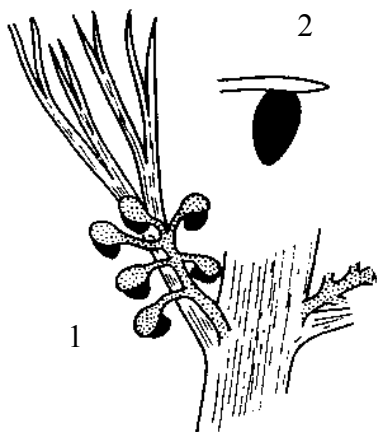


Рис. 498. *Trichopitys* sp.: 1- фертильный побег с пазушным спорофиллом; 2 - прикрепление смяпочки

листья постепенно переходят к гинкговидным (рис 497), а спорофиллы преобразуются в семяносные структуры, всё более утрачивающие сходство с вегетативными листьями и приобретающие облик специализированных фертильных побегов (рис. 498). У примитивных типов эти структуры перистые, несущие на концах боковых сегментов семяпочки, как у Трихопитиса (*Trichopitys*, рис. 498). У продвинутых типов семяносные структуры представляют собой дисковидное образование с подвёрнутыми краями и при сильном подворачивании образуется почти закрытая капсула (рис. 499). Листья перистые, с открытым жилкованием, для них характерна вильчатость рахиса. Есть представители с цельными и дланевидно

расчленёнными листьями.

### Порядок Гинкгоподобные - *Ginkgoales*

Представлен двудомными листопадными деревьями с мощным ветвистым стволом, образующим крону по типу покрытосеменных растений. Листья имеют веерообразную или линейно-ланцетную пластинку, цельные или рассечённые. Жилкование листьев веерное или дихотомическое, без анастомозов. В ископаемом состоянии известно более 17 родов, которые были распространены по всей Евразии и Северной Америке. Временем наибольшего расцвета была юра, а в нижнем мелу число видов сильно сокращается. В юрский и раннемеловой периоды растения этой группы были одними из основных лесобразующих

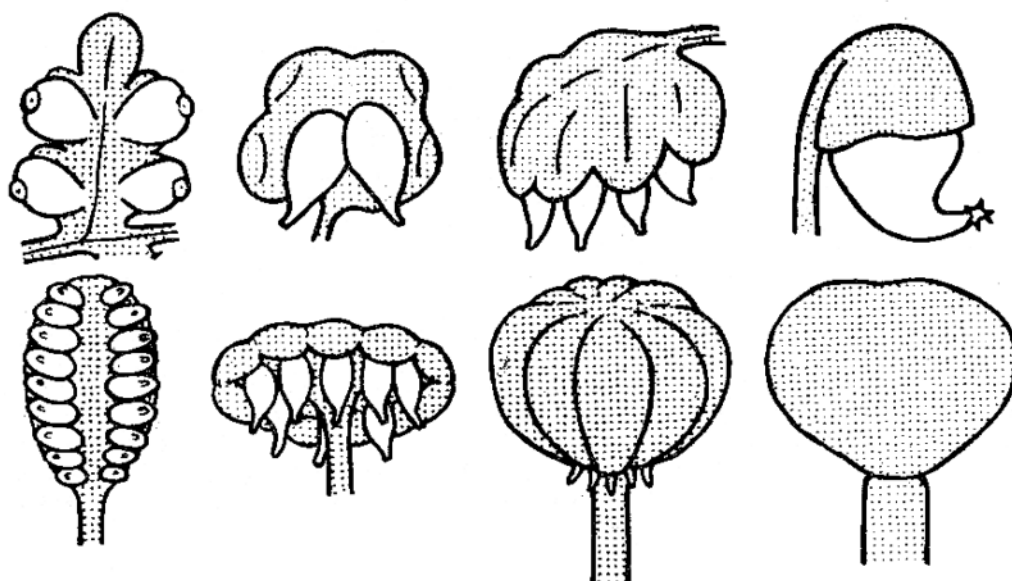


Рис. 499. Различные фруктификации у Пельтаспермоподобных от плоских листоподобных до замкнутых капсул

пород умеренной зоны Северного полушария. Наиболее крупным и распространённым родом был Гинкго (*Ginkgo*), один вид которого - Гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*, рис. 500) - дожил до наших дней и является реликтовым растением, в диком виде встречающимся в горах Юго-Восточного Китая у истоков реки Янцзы.

Гинкго двулопастный - дерево, достигающее 30 м в высоту и более 3 м в диаметре. Основную массу ствола составляет древесина, лишенная смоляных ходов. Листья веерообразные, плоские, на длинном черешке, с V-образным вырезом на верхушке, делящим лист на две лопасти. Жилкование дихотомическое. Растение листопадное, двудомное. Микроспорангии располагаются попарно на верхушке коротких нитевидных спорофиллов и собраны в "сережку". Семяпочки располагаются на концах дихотомически ветвящихся спорофиллов. Каждый спорофилл несет по 2 семязачатка, но развивается в большинстве случаев один.

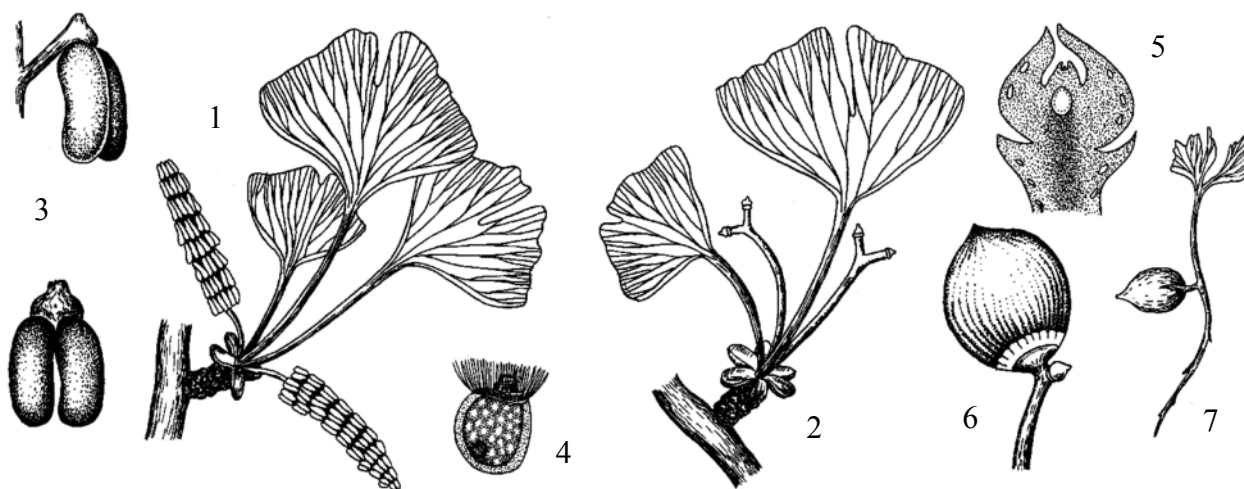


Рис. 500. *Ginkgo biloba*: 1 - побег с мужскими «сережками»; 2 - побег с семязачатками; 3 - микроспорангии; 4 - сперматозоид; 5 - семязачаток в разрезе; 6 - семя; 7 - проросток



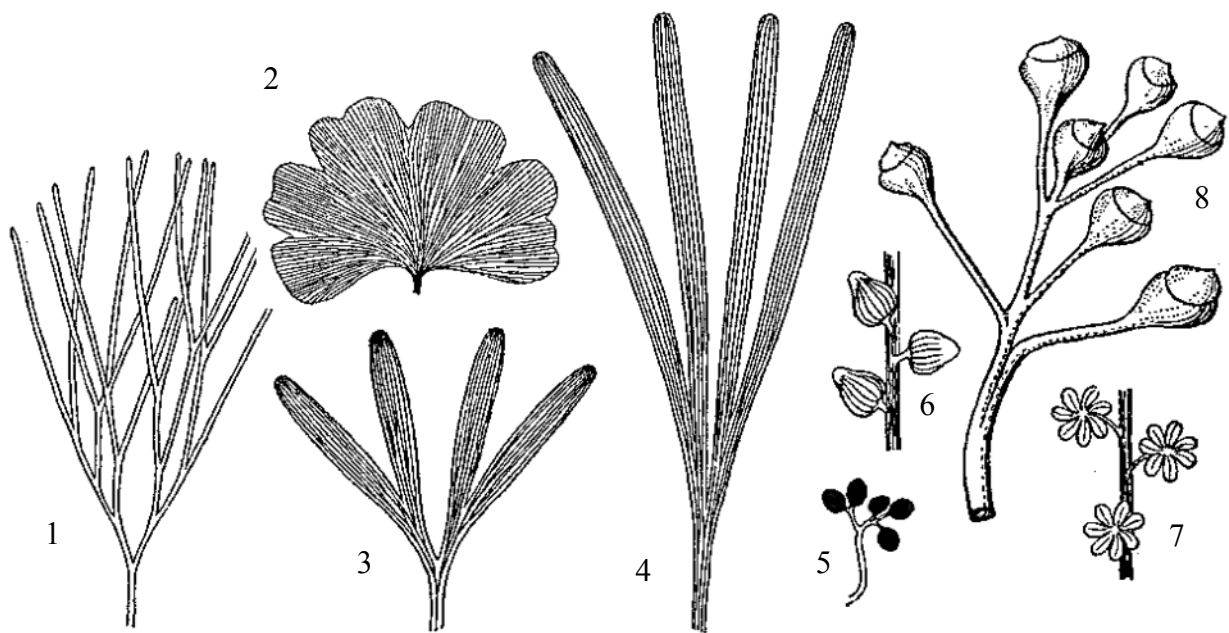


Рис. 501. 1-4 - листья ископаемых Гинкгоподобных; 5-7 - репродуктивные органы ископаемых Гинкгоподобных; 8 - разветвлённый макроспорофилл, встречающийся у *Ginkgo biloba*

Каждая семяпочка у основания окружена кольцевым валиком - воротничком, образованным спорофиллом. Семя созревает до оплодотворения, его наружный и внутренний слои становятся мясистыми, средний - деревянистым. Из макроспоры развивается женский гаметофит, поглощающий при своем развитии ткань нуцеллуса, в зрелом состоянии он имеет два архегония, шейки которых открываются на дне пыльцевой камеры. Пыльца улавливается опыляющей жидкостью, капелька которой выступает из микропиле. Пыльца под оболочкой содержит мужской гаметофит, представленный тремя клетками - проталлиальной, вегетативной и антеридиальной. При прорастании микроспоры вегетативная клетка образует гаусторий с тонкими отростками, внедряющийся в ткань нуцеллуса. Антеридиальная клетка делится на две - клетку-ножку и сперматогенную клетку, последняя образует два сперматозоида со спиральным блефаропластом, несущим многочисленные жгутики. Гаметофит растет, приближается к архегониям, его конец лопаются и содержимое вместе со сперматозоидами, ядрами проталлиальной клетки и клетки-ножки изливается в углубление женского гаметофита - пыльцевую камеру. Здесь сперматозоиды некоторое время плавают, затем один из них проникает в архегоний и производит оплодотворение. Этот процесс происходит в уже опавших с дерева семяпочках. Семена не имеют периода покоя, зародыш развивается в течение 3 месяцев, затем семя прорастает.

В Китае, Японии и Корее Гинкго известен с незапамятных времен. Семена Гинкго находят применение в китайской медицине, кроме того они издавна употребляются в пищу на Востоке. В настоящее время это растение широко распространено в ботанических садах Европы и Северной Америки. Гинкго - весьма долговечное растение. В Азии известно несколько экземпляров, возраст которых превышает 1000 лет.

Ископаемые представители этого рода имели рассечённые на несколько лопастей листья (рис. 501,1-4) и макроспорофиллы (рис 501,5-8), что иногда наблюдается и у *Ginkgo biloba*.

### Порядок Лептостробоподобные - *Leptostrobales*

Представители порядка отличались семяносными структурами, представлявшими собой сидячие на тонкой оси двустворчатые капсулы. Каждая семяносная створка была округлой формы, имела радиальную ребристость и подвёрнутые края. Недалеко от края створки к ней прикреплялись семена, оставлявшие после опадения округлые рубцы (рис. 502). По месту соприкосновения створок находилось большое количество выростов - папилл. Эта папиллозная кайма функционировала как рыльце, на котором прорастала пыльца. Листья дихотомирующие, похожи на листья Гинкоподобных, или линейные, с тупой верхушкой, иногда зубчатой, с параллельным жилкованием.

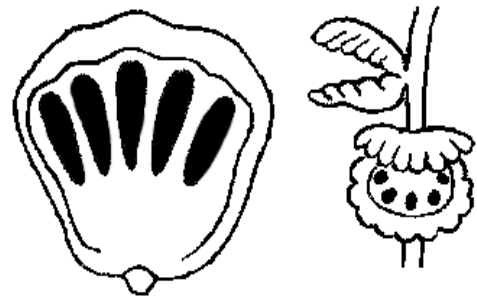


Рис. 502. Семяносные структуры Лептостробоподобных

### Порядок Кейтониеподобные - *Caytoniales*

У представителей этого порядка найдены только листья - стерильные и спороносные, а также фертильные образования. Это были небольшие, возможно прибрежно-водные растения. Их пальчатые листья состояли из 3-6 ланцетных листочков со средней жилкой и сетчатым жилкованием. Микроспорофиллы Кейтонии (*Caytonia*, рис. 503) имели плоскую ось, на которой пучками располагались синангии, по

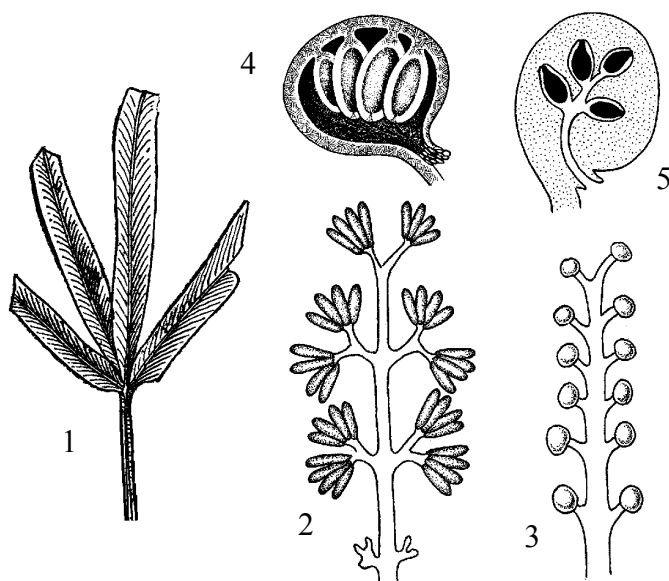


Рис. 503. *Caytonia* sp.: 1 - лист; 2 - микроспорофилл; 3 макроспорофилл; 4-5 - капсулы с семяпочками

форме похожие на пыльники покрытосеменных растений, содержащие по 4 камеры. Микроспоры имели воздушные мешки. Мегаспорофиллы были перистыми, несли на концах боковых ответвлений завернутые замкнутые капсулы, представляющие собой камеры, содержащие внутри от 6 до 30 семяпочек, интегументы которых почти до основания были свободными. Капсулы имели рыльцевидные придатки, служащие для улавливания пыльцы. Внутри камеры вел

канал с полостью и семяпочки были обращены в полость камеры, через который микроспоры могли проникать к микропиле семязачатков с помощью секреторной капли, где и происходило прорастание спор. Таким образом, Кейтониеподобные были в какой-то мере покрытосеменными растениям, но капсула не являлась пестиком, поскольку она сохраняла связь с внешней средой.

### Порядок Глоссоптерисоподобные - *Glossopteridales* (= *Arberiales*)

Представители порядка являлись обитателями древнего южного материка Гондваны. Появившиеся в позднем карбоне, наибольшего расцвета достигшие в Перми и вымершие в триасе, они в период своего расцвета являлись доминирующими компонентами палеофлоры. Это небольшие деревья 4-6 м высотой или кустарники, обитавшие на влажных почвах. Древесина не имела смоляных ходов и содержала годичные кольца, свидетельствующие о сезонности климата. Отличительной чертой порядка было наличие цельных листьев с сетчатым жилкованием. Листья видов рода Глоссоптерис (*Glossopteris*, рис. 504,5), самого крупного рода порядка, насчитывающего более 70 видов, были до 30 см длиной и разнообразными по форме, но чаще они цельные, цельнокрайние, языковидные, обратояйцевидные или овальные, с острой или притупленной верхушкой, сидячие или располагались на коротких черешках. Листья имели хорошо развитую среднюю жилку, от которой отходили боковые жилки, соединяющиеся перемычками-анастомозами. На средней жилке у

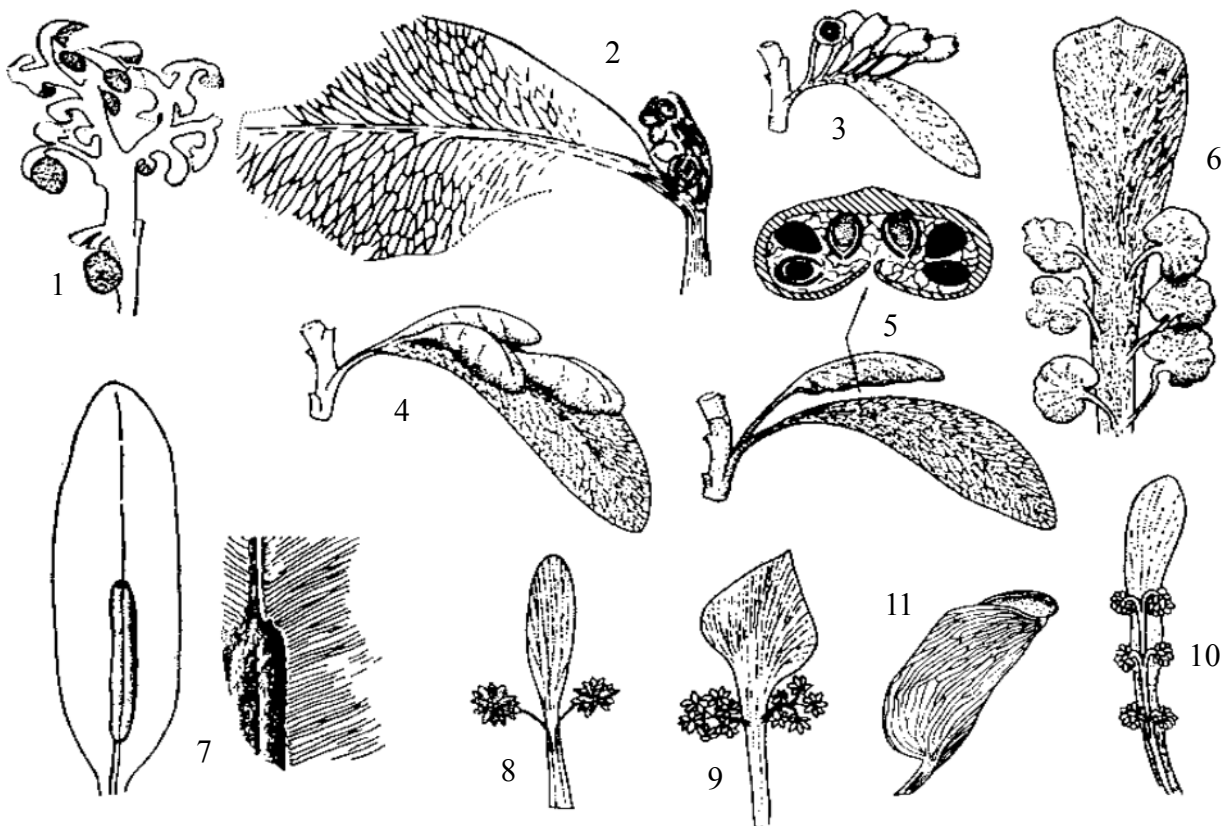


Рис. 504. Глоссоптерисоподобные: 1 - *Arberia minasica*; 2 - *Australoglossa walkomii*; 3 - *Denkiaria indica*; 4 - *Jambadostrobos pretiosus*; 5 - *Glossopteris* sp.; 6 - *Lidgettonia mucronata*; 7 - *Senotheca murulidihensis*; 8-10 - микроспорофиллы; 11 - микроспорангий

основания располагался спорофилл с завернутыми вниз краями, несущий на нижней поверхности семяпочки, рассеянные по всей поверхности и заключённые в рыхлую сетку ветвящихся волосков. У многих представителей интегумент свободен от нуцеллуса. Представители других родов отличались большим разнообразием фертильных образований. У одних семяпочки располагались на неправильно ветвящихся веточках и прикреплялись к средней жилке несущего листа (рис. 504,1,2). У других округлые или овальные спорофиллы прикреплялись к несущему листу по нескольку (рис. 504,4,6). У рода Денкания (*Denkania*, рис. 504,3) ножки несли по одному семени, окружённому куполовидным образованием. Известны случаи прирастания спорофилла к несущему листу (род Сенотека - *Senotheca*, рис. 504,7). Микроспорангии располагались на ветвящихся побегах и прикреплялись попарно или по нескольку к несущему листу (рис. 504,8-10).

## КЛАСС САГОВНИКОВИДНЫЕ - *CYCADOPSIDA*

К классу принадлежат голосеменные растения с радиоспермическими семенами и радиальными или билатеральными купулами, превращающимися у более продвинутых порядков во внешний интегумент. Древнейший таксон, геологическая история которого начинается с конца девона. Временем расцвета является каменноугольный и пермский периоды. Листья наиболее примитивных представителей папоротниковидного типа, дважды или трижды перистые, с проявлением дихотомического ветвления. В процессе эволюции листья уплощаются и становятся цельными. Проводящая система - простая или рассечённая протостель или сифоностель. Класс включает шесть порядков: Лигиноптерисоподобные (*Lyginopteridales*), Тригонокарпоподобные (*Trigonocarpales*), Саговникоподобные (*Cycadales*), Беннетитоподобные (*Bennetitales*), Вельвичиеподобные (*Welwitschiales*) и Гнетоподобные (*Gnetales*).

### Порядок Лигиноптерисоподобные - *Lyginopteridales (Lagenostomales)*

К порядку принадлежат наиболее примитивные представители, отличавшиеся ветвящимися безлистными фертильными образованиями, несущими односемянными или многосемянными купулами.

По симметрии купулы все Лигиноптерисоподобные делятся на две группы - с билатерально симметричными купулами и радиально симметричными купулами.

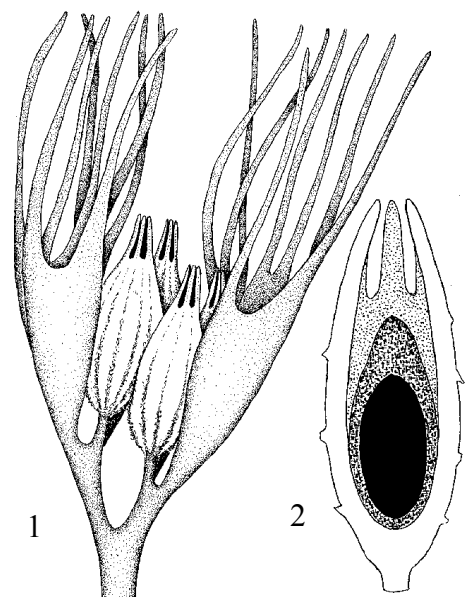


Рис. 505. *Archaeosperma arnoldii*.: 1 - семяночная структура; 2 - семяпочка в разрезе

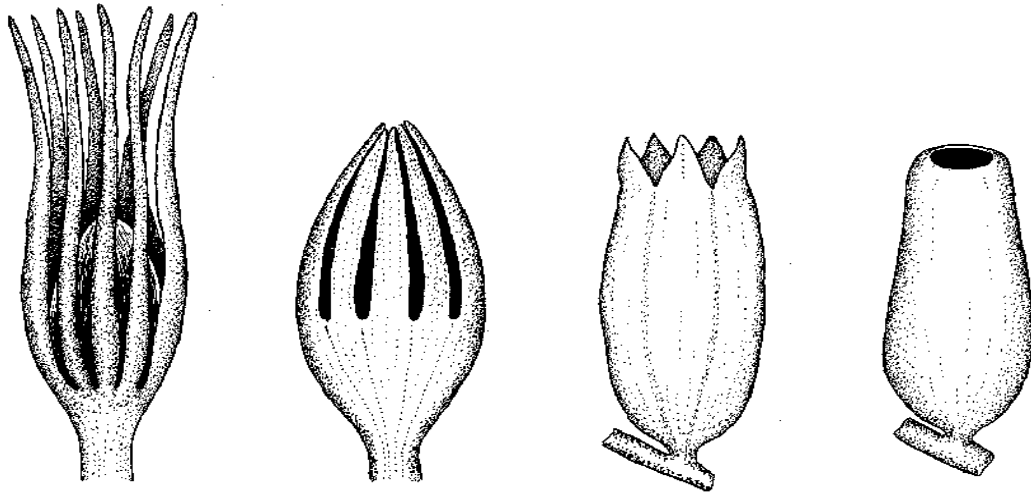


Рис. 506. Семяпочки Лигиноптперисоподобных с разной степенью срастания интегумента: 1 - *Genomosperma kidstonii*; 2 - *G. latens*; 3 - *Eurystoma angulare*; 4 - *Stamnostoma huttonense*

К первой группе относится девонская Археосперма Арнольда (*Archaeosperma arnoldii*, рис. 505), жившая 370 млн. лет назад. Элементарными семяносными структурами этого вида были парные семяпочки, располагавшиеся на дихотомически ветвящемся побеге, окружённые билатерально-симметричной куполой, рассеченной до середины на 8 узких долей. Интегумент семени не полностью закрывал нуцеллус, а переходил в верхней части в свободные "щупальца". У других представителей можно проследить разную степень срастания частей интегумента (рис. 506).



Рис. 507. *Calymmatotheca hoeninghausii*: 1 - часть побега; 2 - микроспорофилл; 3 - семяпочка с куполой

Вторая группа представлена древовидными формами с крупными, спирально расположенными листьями, в основании вильчато делившимися на две симметричные половины, каждая из которых была перисто рассечена. В почкосложении листья были улиткообразно закручены. Стебли были колонновидными или лиановидными, с придаточными корнями. Фертильные и стерильные листья одинаковые или дифференцированы на спорофиллы и трофофиллы. Семязачатки с пыльцевой камерой, часто окружены особым образованием - куполой, представляющей собой видоизменённые листья или дольки листа. Стробилы отсутствовали.

Хорошо изучены ископаемые остатки Калимматотеки Хёнингхауза (*Calymmatotheca hoeninghausii*, рис. 507), имевшей длинный тонкий (до 4 см в

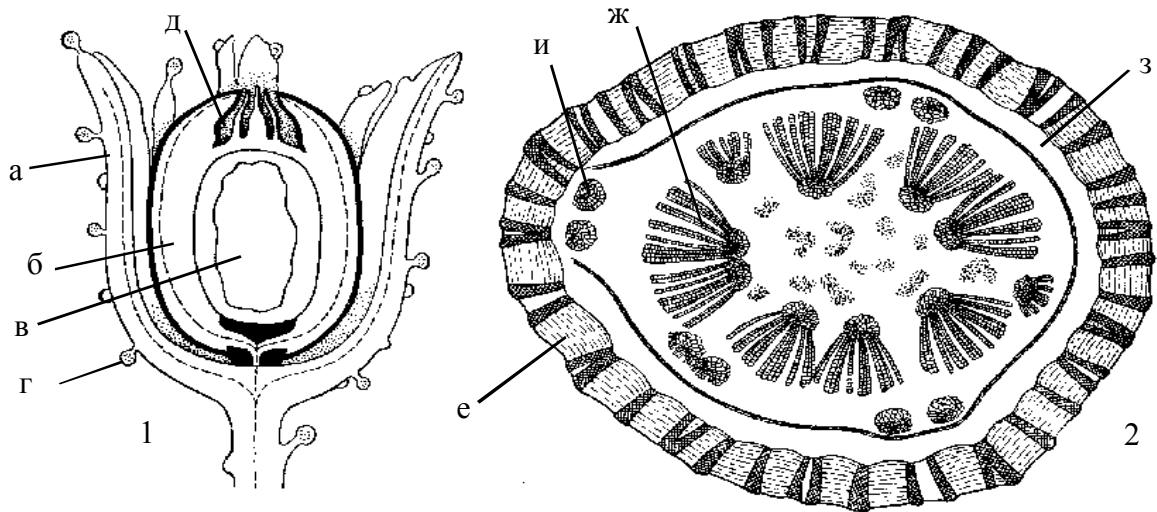


Рис. 508. 1 - семяпочка в разрезе; 2 - поперечный разрез стебля: а - купула; б - интегумент; в - гаметофит; г - железа; д - пыльцевая камера; е - кора; ж - ксилема; з - флоэма; и - листовые следы

диаметре) стебель, несущий крупные, до 50 см длиной дважды-трижды перистые листья, в молодом состоянии свернутые в улитку. Стебель имел сложное анатомическое строение. В центре располагалась мощная сердцевина, окруженная кольцом коллатеральных пучков, затем - вторичные проводящие пучки с камбием и мощная кора, в которой имелись крупные листовые следы. Молодой стебель имел протостелическое строение. Вторичная ксилема была хорошо развита и была расчленена широкими древесинными лучами на сектора. Наружная кора состояла из сложного сетчатого переплетения тяжелой склеренхимных клеток (рис. 508,2).

Микроспорангии располагались на микроспорофиллах, разделенных на стерильную и фертильную части. Спороносные сегменты имели блюдцевидную форму и несли 6-7 микроспорангиев. Макроспорофиллы также подразделялись на две части, семяпочки располагались на концах ветвящихся осей. Они были мелкими, до 2-5 мм длиной. Интегумент срастался с нуцеллусом почти по всей длине, за исключением верхушки. В верхней части нуцеллус имел пыльцевую камеру. Семяпочка была окружена лопастной купулой, имевшей железистые придатки (рис. 508,1). Из ножки купулы проводящий пучок переходит в ножку семязачатка и по

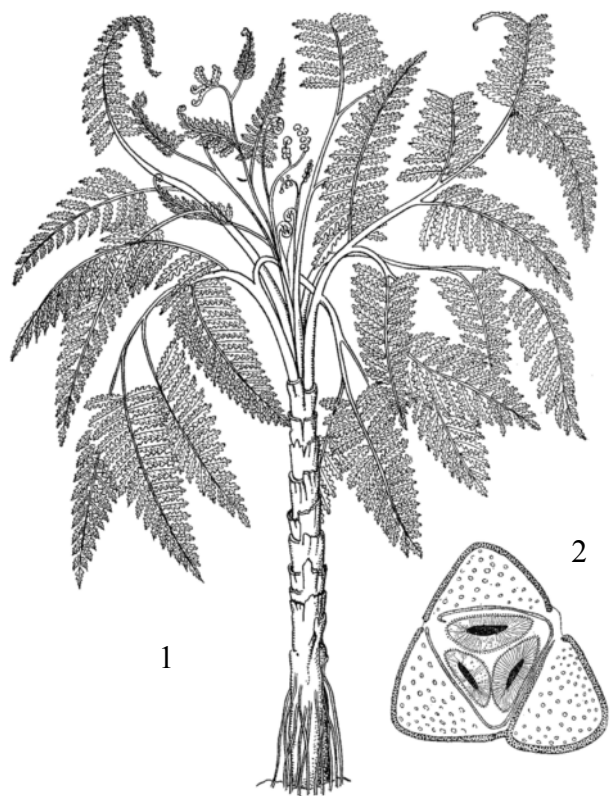


Рис. 509. *Medullosa noei*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный срез стебля

строению сходен с проводящим пучком листового черешка. Считается, что купула возникла из сегментов листа, окружавших мегаспорангий. Семена достигали 3-5 мм длины, не имели зародыша.

### Порядок Тригонокарпоподобные - *Trigonocarpales (Medullosales)*

Был представлен растениями древовидного облика, имевшими иное строение

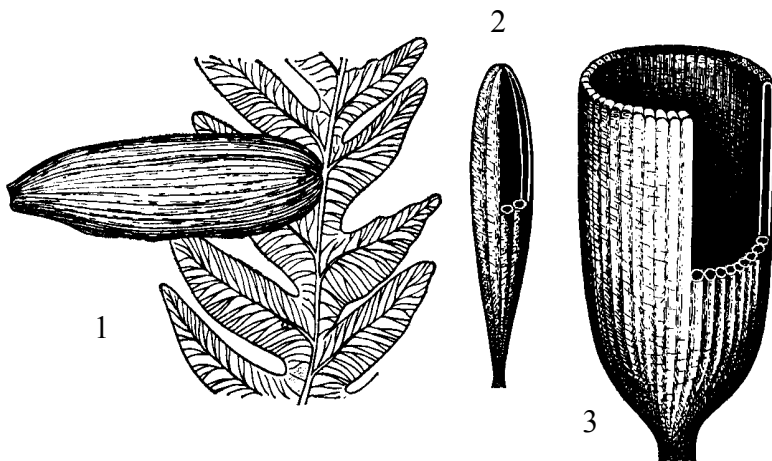


Рис. 510. 1 - Семя *Alethopteris norinii*; 2-3 - синангии микроспорангиев *Aulacotheca* и *Whittleseyia*

стебля, чем у Лигиноптерисоподобных. Проводящий цилиндр стебля был рассечен на ряд элементарных стел - меристел, каждая из которых образовывала свои вторичные ткани и анастомозы, соединяющие меристелы друг с другом, как у Медуллозы (*Medullosa poei*, рис. 509). В узлах меристелы сливались, затем опять расходились.

Меристелы были погружены в основную ткань стебля, представленную паренхимой, в наружной части которой проходили многочисленные листовые следы, которые в своём основании имели концентрическое строение, а в наружной зоне коры и листовом черешке были представлены многочисленными колатеральными пучками. Наружная кора состояла из массивной паренхимы, содержащей секреторные каналы. Микроспорангии срастались друг с другом (рис. 510), образуя синангии чашевидной формы, в стенках которых в виде продольных каналов

располагались камеры спорангиев. Семяпочки были окружены купулой, интегумент и нуцеллус срастались только в нижней части. У некоторых представителей порядка купулы отсутствовали, как, например, у Алетоптериса (*Alethopteris norinii*, рис. 510,1). Семена достигали у некоторых представителей до 11 см в длину и до 6 см в диаметре, как, например, у рода Пахитеста (*Pachyteta*, рис. 512). Тонкий внутренний интегумент пронизан расположенными по кругу

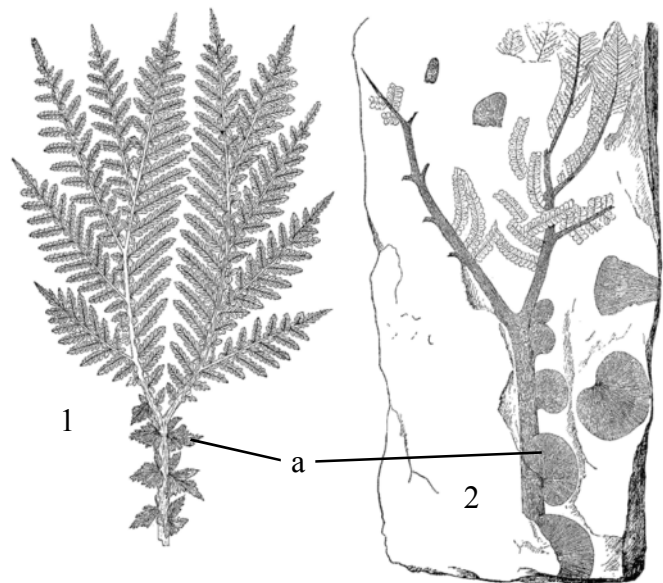
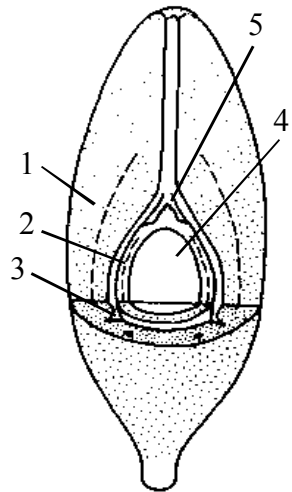


Рис. 511. 1 - *Odontopteris minor*; 2 - *Neuropteris heterophylla*: а - афлебии

Рис. 512. Схема строения семени *Pachytosta sp.*: 1 - купула; 2 - интегумент; 3 - место срастания лопастей купулы; 4 - гаметофит; 5 - пыльцевая камера



проводящими пучками, внешний интегумент толстый, трёхслойный, с одревесневшим средним слоем, несущим три крупных ребра (отсюда название порядка) и различное количество дополнительных рёбер. Три радиальных слоя во внешнем интегументе интерпретируются как места срастания ранее свободных долей купулы. Листья имели папоротниковый облик и были в различной степени рассечены. Часто рахис был покрыт листоподобными выростами - аблефиями, как у видов рода Одонтоптерис (*Odontopteris*, рис. 511,1) и Невроптерис (*Neuropteris*, рис. 511,2).

### Порядок Саговникоподобные - *Cycadales*

Саговникоподобные близки к Тригонокарпоподобным по строению семян и по анатомии стеблей, но резко отличаются расположением семян на семяночных структурах. Лишь у немногих представителей эти структуры сохраняют листоподобную структуру и имеют вид листовой пластинки, к краям которой прикрепляются семяпочки (рис. 513,1). Такие структуры образуют рыхлые собрания на верхушке ствола. У большинства представителей спороносные структуры имеют вид деревянистых чешуй с двумя семенами, свисающими вниз, собранными в компактные шишки (рис. 513,4).

Саговникоподобные распространены в тропических и субтропических областях, в ископаемом состоянии известны из полярных широт. В современной флоре представлены во всех частях света, кроме Европы и Антарктиды, имеются три области родового эндемизма - Африка, Америка и Австралия. Эта группа растений появилась в позднем карбоне и распространилась по всему земному шару от арктических областей до Антарктиды. Одним из наиболее изученных представителей ископаемых Саговниковидных является Бьювия простая (*Bjuvia simplex*, рис. 514), известная из триасовых отложений Европы.

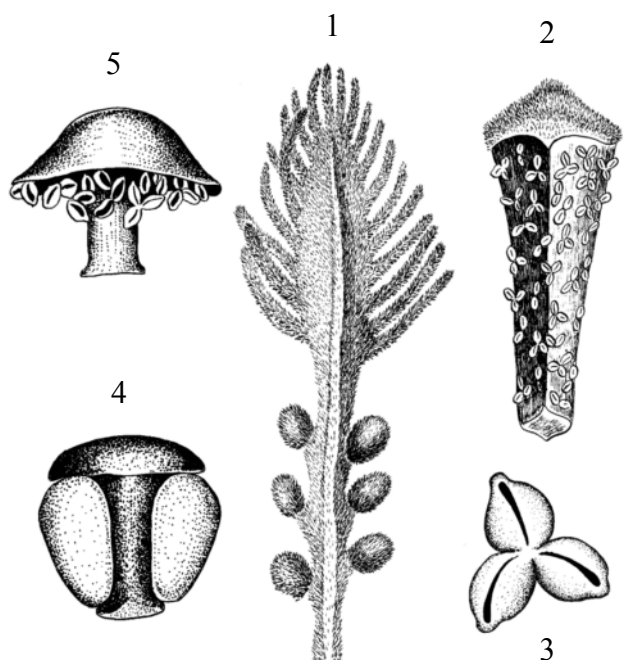


Рис. 513. *Cycas revoluta*: 1 - макроспорофилл; 2 - микроспорофилл; 3 - синангий; *Zamia floridana*: 4 - макроспорофилл; 5 - микроспорофилл



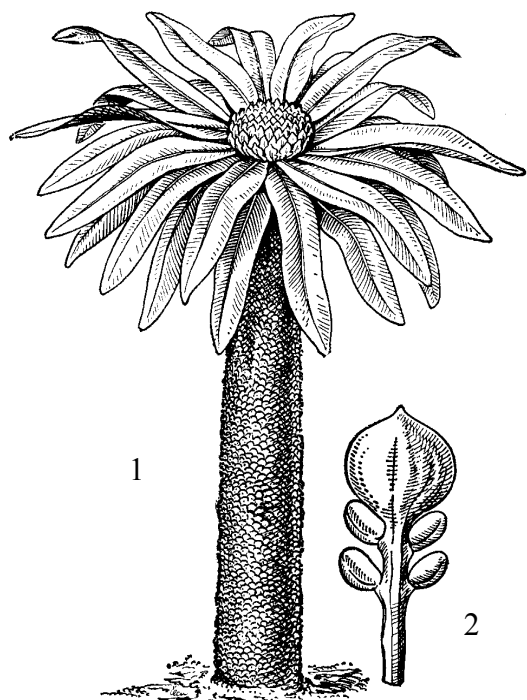


Рис. 514. *Bjuvia simplex*: 1 - внешний вид; 2 - макроспорофилл

Стебель Саговниковидных колонновидный, до 8 м высотой (Макрозамия - 20 м) или клубневидный, подземный, обычно неветвящийся. Крону образуют крупные перистые листья с параллельным или веерным жилкованием сегментов, которые в молодом состоянии свернуты в улитку. У некоторых видов листья достигают 3 м длины. Основной объем стебля занимает сердцевина, клетки которой заполнены крахмалом, затем идет узкий слой древесины и коры. Органы спороношения собраны в шишки.

Саговники - двудомные растения, мужские и женские шишки образуются на разных особях, причем с образованием шишки верхушечная точка роста прекращает свое существование. Дальнейший рост стебля осуществляется за счет почки, закладывающейся в пазухе

листа, расположенного ниже шишки. Растущий из этой почки стебель отклоняет шишку в боковое положение. Таким образом, стебель ветвится и нарастает симподиально.

Корневая система хорошо развита и имеет главный корень, нередко такой же толстый, как и стебель, веретеновидной формы. Саговниковидные являются первой группой растений, у которых в ходе эволюции появился главный корень. У одних видов он короткий, у других достигает 10-12 м, постепенно суживается к концу и слабо ветвится. Иногда он растёт близко к поверхности почти горизонтально.

Стробилы состоят из оси, на которой спирально или мутовчато расположены чешуевидные спорофиллы в большом количестве (до 400-600). На нижней поверхности микроспорофиллов развиваются эллиптические или шаровидные микроспорангии, располагающиеся группами по 2-3. На одном микроспорофилле может быть до 1000 микроспорангиев (у некоторых видов рода *Замия* (*Zamia*) количество микроспорангиев на одном микроспорофилле может достигать 2). Спорангии эуспорангиатного типа, округлой формы, на ножке, вскрываются продольной трещиной. Мегаспорофиллы обычно несут по 2 семяпочки (мегаспорангия), иногда семяпочек больше. Обычно стробилы крупные, до 1 м длиной, микростробилы обычно более узкие и вытянутые. Мегастробилы некоторых видов достигают массы 45-50 кг.

Процессы оплодотворения и образования семени сходны с таковыми у Гинкго. Микроспоры прорастают внутри микроспорангиев, образуя мужской гаметофит, заключенный в оболочку споры. Он состоит из трех клеток -

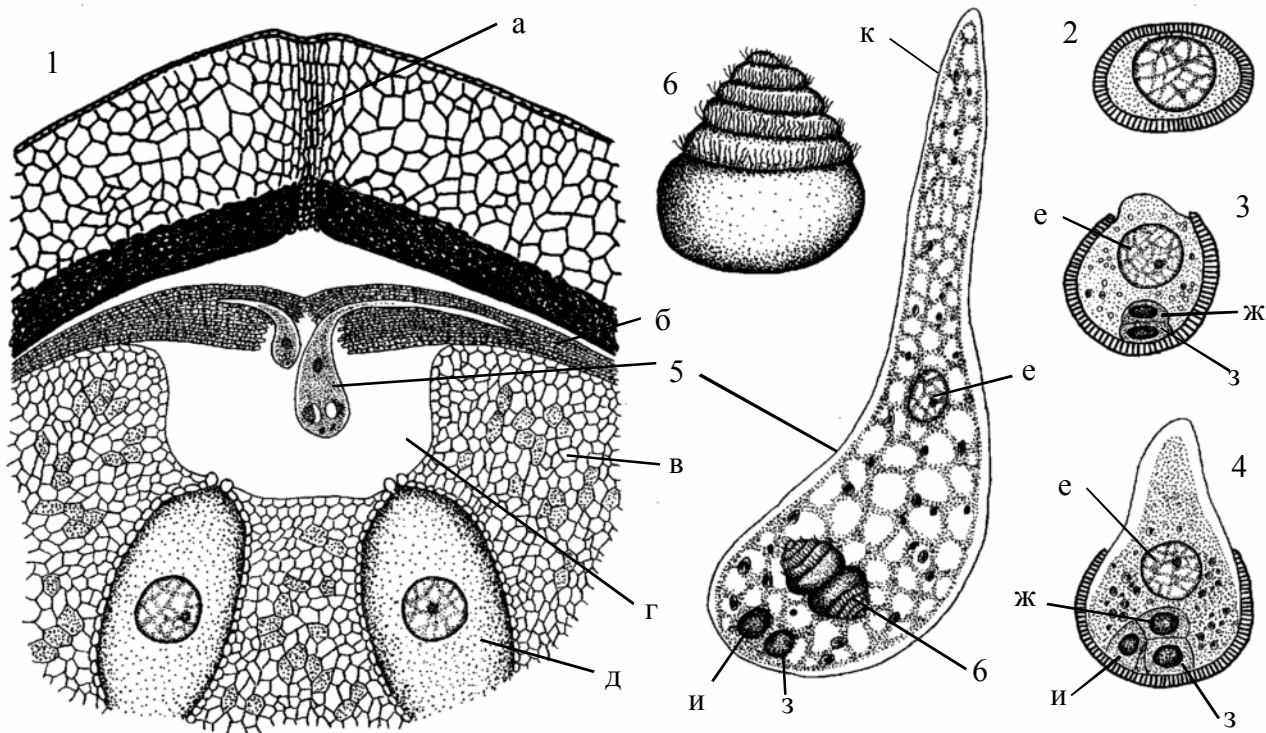


Рис. 515. *Cycas revoluta*: 1 - верхняя часть семяпочки в разрезе; 2 - микроспора 3-4 - прорастание микроспоры; 5 - мужской гаметофит; 6 - сперматозоид (а - микропиле; б - нуцеллус; в - гаметофит; г - пыльцевая камера; д - архегоний; е вегетативное ядро; ж - генеративное ядро; з - проталлиальная клетка; и - клетка-ножка; к - пыльцевая трубка - гаусторий)

проталлиальной, антеридиальной и вегетативной. Распространяются микроспоры при помощи ветра. К моменту опыления на микропиле семяпочки образуется капелька жидкости, которая улавливает споры. После опыления эта капелька подсыхает и втягивается в пыльцевую камеру, увлекая за собой микроспору. Ее оставшаяся часть заклеивает пыльцевход.

После опыления семяпочка увеличивается и достигает размеров семени, хотя оплодотворения еще не произошло. Период от опыления до оплодотворения длится 0,5 года. Нуцеллус почти до конца срастается с интегументом, образует в верхней части нуцеллярный конус. В нуцеллусе образуется одна мегаспора, которой свойственны архаичные признаки: она одета двуслойной оболочкой и покрыта кутикулой. Мегаспора прорастает в нуцеллусе, образуя женский гаметофит, который потребляет при своем развитии клетки нуцеллуса и внутреннего слоя мясистого интегумента. В клетках гаметофита находятся многочисленные лейкопласты. Если оплодотворения не произошло, то гаметофит через микропиле прорастает наружу и его конец зеленеет, лейкопласты превращаются в хлоропласты. В верхней части гаметофита под микропиле развиваются около 10 архегониев (архаичный признак), содержащих очень крупные яйцеклетки. Между микропиле и верхней частью гаметофита образуется крупная полость - пыльцевая камера.

При прорастании микроспоры вегетативная клетка вытягивается и превращается в длинную гаусторию, внедряющуюся в ткань нуцеллуса и

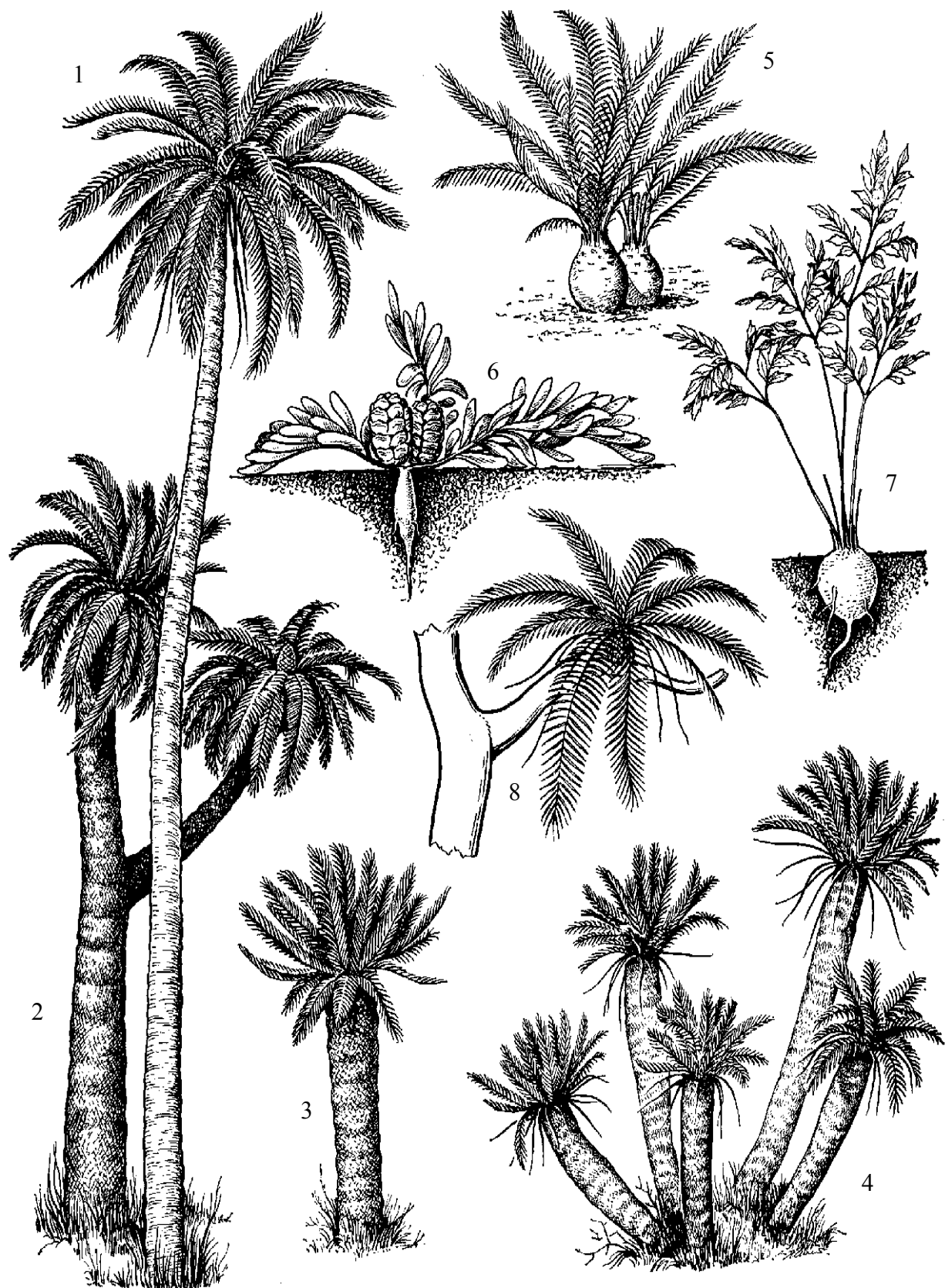


Рис. 516. Саговникоподобные: 1 - *Microcycas calocoma*; 2 - *Encephalartos transvenosus*; 3 - *Cycas revoluta*; 4 - *Encephalartos princeps*; 5 - *Macrozamia spiralis*; 6 - *Zamia silicea*; 7 - *Bowenia serruata*; 8 - *Zamia peppingiata*

выполняющую функцию питания гаметофита (рис. 515). Антеридиальная (генеративная) клетка делится, образуя сперматогенную клетку и клетку-ножку. Сперматогенная клетка сильно разрастается и при следующем делении образует два крупных сперматозоида, превышающих размерами микроспору. Они имеют кубаревидную форму и опоясаны от середины до переднего конца спиральной лентой блефаропласта, несущего короткие жгутики в количестве нескольких тысяч (до 20 тыс.). Гаметофит, нарастая передним концом, продвигается в пыльцевую камеру, при этом стенки клетки-ножки и проталлиальной клетки расплываются и их ядра располагаются вместе со сперматозоидами в общей плазме. К моменту оплодотворения разросшийся гаметофит оказывается в непосредственной близости от архегониев. Интина лопается и его содержимое изливается в пыльцевую камеру. Здесь сперматозоиды плавают некоторое время, затем один из них проникает в архегоний и сливается с яйцеклеткой, другой редуцируется.

После оплодотворения образуется зигота, которая начинает расти путем свободного деления ядер, их образуется несколько сот. Затем между ядрами формируются перегородки. Образуется подвесок, проталкивающий предзародыш в питательную ткань. В полностью созревшем семени зародыш не дифференцирован. Его созревание идет уже после опадения семени.

Класс является монотипным, представленным одним порядком Саговникоподобные (*Cycadopsida*), включающим три семейства: Саговниковые (*Cycadaceae*), Стангериевые (*Stangeriaceae*) и Замиевые (*Zamiaceae*).

Семейство Саговниковые (*Cycadaceae*) является монотипным, содержит один род Саговник (*Cycas*), насчитывающий около 20 видов, распространенных в Азии и Австралии, а также на островах Тихого океана. Центром его видовой разнообразия является Юго-Восточная Азия, где сосредоточено 11 видов.

Отличительной особенностью рода является отсутствие компактных женских стробилов. У этих растений мегаспорангии находятся на листовидных мегаспорофиллах, расположенных спирально на верхушке ствола. Спорофиллы лишены хлорофилла, покрыты желтоватыми волосками, часто окрашены, у основания на черешке несут немногочисленные крупные семяпочки до 5-6 см длиной, покрытые толстым интегументом, наружный и внутренний слои которого по созреванию семени становятся мясистыми, а средний - твердым, с одревесневшими клетками. Семена сочные, ярко окрашены в желтый, красный или оранжевый цвета, поедаются животными и таким образом распространяются. Семена не имеют периода покоя, их развитие идет непрерывно в течение 1-2 лет.

Микростробилы достигают в длину 70 см, несут на оси микроспорофиллы, на нижней поверхности которых располагаются микросорусы, содержащие по 2-4 микроспорангии (рис.513,2,3; 516,3). В каждом микроспорангии формируется несколько тысяч микроспор.

Семейство Стангериевые (*Stangeriaceae*) является монотипным и включает один вид - Стангерия шерстистая (*Stangeria eriopus*). Имеет облик многолетнего травянистого растения, распространенного в Центральной и Юго-Восточной

Африке. Стебель подземный, до 10 см в диаметре, реповидный, переходящий в главный корень. Над почвой возвышаются 1-2 крупных папоротниковидных листа, достигающих 2 м длины. Отличительной особенностью листьев является особый тип жилкования, не свойственный другим Саговиковидным - боковые жилки отходят от главной параллельно друг другу, ветвясь в основании дихотомически.

Семейство Замиевые (*Zamiaceae*) насчитывает 8 родов, имеющих стробилы типичного строения и параллельное или веерное жилкование сегментов листа.

Род Лепидозамия (*Lepidozamia*) является эндемичным родом тропической и субтропической части Восточной Австралии. Отличительной особенностью рода является то, что каждая последующая крона листьев на прямом неветвящемся стволе отделена от предыдущей широким поясом чешуйчатых листьев. Род включает два вида, один из которых, Лепидозамия Хоупа (*Lepidozamia hopei*), является самым высоким представителем из всех Саговниковидных, стебель которого достигает высоты 20 м

Род Макрозамия (*Macrozamia*) насчитывает 14 видов, распространённых в Австралии, обитающих в склерофильных сообществах. Большая часть видов рода имеет подземный стеблекорень с пучком перистых листьев над почвой, реже ствол редькообразный, возвышающийся над почвой, как у Макрозамии спиральной (*Macrozamia spiralis*, рис. 516,5). Отличительной особенностью рода является образование большого количества микростробиллов - от 10 до 100.

Род Энцефалартос (*Encephalartos*) является самым крупным родом семейства, насчитывающим 40 видов, обитающих в Африке. Это невысокие пальмовидные растения со стволом 1-4 м высотой, реже больше. Есть и бесстебельные виды. Ствол часто ветвится у основания, как у Энцефалартоса превосходного (*Encephalartos princeps*, рис. 516,4) или у верхушки, как у Энцефалартоса поперечножилчатого (*Encephalartos transvenosus*, рис. 516,2). Последний достигает в высоту 13 м и образует женские стробилы до 80 см длиной и 50 кг весом. Листья жёсткие, с колюче-остроконечными сегментами, несущими зубцы на боковых сторонах, нижние сегменты часто превращены в шипы.

Род Диоон (*Dioon*) насчитывает 4 вида, три из которых распространены в Мексике, один - в Гондурасе. Отличительной особенностью рода является наличие ложных семяножек у семяпочек, которые являются выростами нижней части мегаспорофиллов. Растения имеют прямой неветвящийся ствол, который у Диоона колючего (*Dioon spinulosa*) достигает 16 м высоты и несёт крону листьев с колючезубчатой окраиной сегментов. Мегастробилы крупные, до 15 кг весом.

Род Микроцикас (*Microcycas*) является монотипным, единственный вид которого Микроцикас красивокрылый (*Microcycas calocoma*, рис. 516,1) является эндемиком острова Куба. Это стройное пальмовидное растение 6-8 м высотой, ствол которого не покрыт листовыми основаниями, а защищён перидермой. Этот вид имеет много примитивных черт в строении гаметофитов: большое количество сперматозоидов в мужском гаметофите - их образуется 16-20, а также

большое число архегониев в женском гаметофите - до 200. В связи с этим в каждом семени развивается несколько зародышей.

Род Цератозамия (*Ceratozamia*) насчитывает 6 видов, распространённых в Центральной Америке (Юго-Восточной Мексике и Гватемале). Растения имеют короткий ствол до 1-2 м, одетый панцирем из оснований опавших листьев. Также отличительной чертой является форма спорофиллов, которые заканчиваются двумя роговидными выростами. У Цератозамии мексиканской (*Ceratozamia mexicana*) эти выросты настолько жёсткие и острые, что крупную цилиндрическую шишку длиной более 30 см трудно удержать в руках.

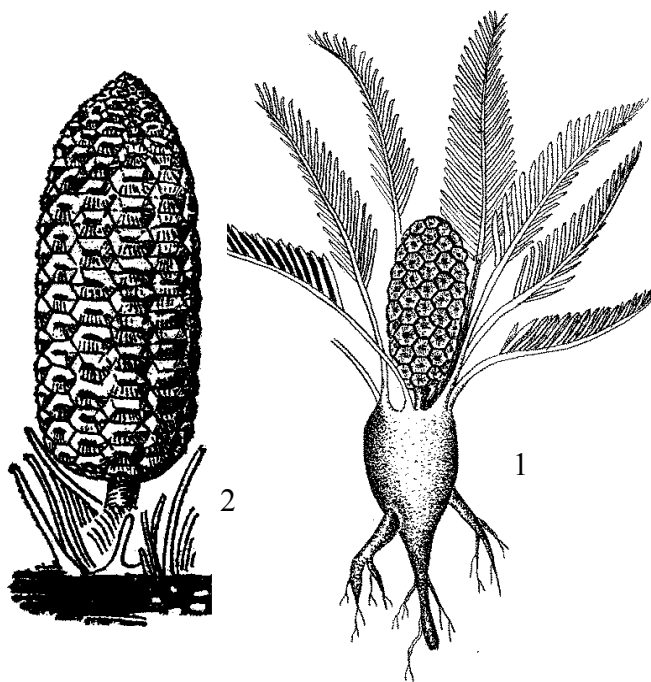


Рис. 517. *Zamia floridana*: 1 - внешний вид; 2 - макростробил

Род Замия (*Zamia*) насчитывает более 30 видов, распространённых в тропической и субтропической Америке от Чили и Бразилии до Мексики и Флориды. Растения имеют реповидный ствол, скрытый в почве или возвышающийся над ней. Сегменты листьев с веерным жилкованием и тупой закруглённой верхушкой. Замия флоридская (*Zamia floridana*, рис. 517) обитает в сосновых субтропических лесах Флориды. Имеет реповидный, скрытый в земле ствол, который переходит в морковеподобный главный корень. Стробилы крупные, почти сидячие, иногда крупнее стебля. Спорофиллы имеют щитковидную форму.

Род Бовения (*Bowenia*) насчитывает два вида, распространённых в Австралии, отличающихся реповидным подземным стеблем и длинночерешковыми дважды перистыми листьями с ромбовидными сегментами, имеющими веерное жилкование, как у Бовении мелкопильчатой (*Bowenia serrulata*, рис. 516,7). Стробилы мелкие, несколько см длины, скрыты под листьями у самой почвы.

Практическое значение саговников невелико. Их используют в пищу, извлекая из ствола крахмал - т.н. "саго", а также эндосперм и мясистую оболочку семян. Молодые сочные листья употребляются в пищу как овощ. Некоторые саговники ядовиты. Как декоративные растения саговники разводятся в оранжереях.

### Порядок Беннетитоподобные - *Bennetitales*

Порядок представлен полностью вымершей группой растений, полного расцвета достигшей в юрский период и вымершей в конце мелового (около 70 млн. лет назад). По внешнему виду и характеру вегетативных органов они были похожи на саговники. Стебли их были простыми, славетвистыми или

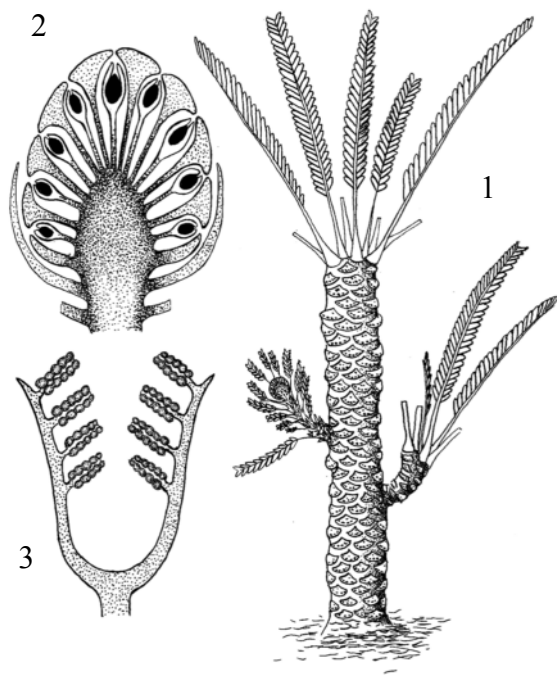


Рис. 518. *Williamsonia seawardiana*: 1 - внешний вид; 2 - макростробил; 3 - микростробил в разрезе

клубневидными. Значительную часть стебля занимала сердцевина. Листья жесткие, кожистые, однажды перистые. Стробилы большей частью обоеполые, редко однополые. Ось стробила мясистая, коническая. На ней располагались на ножках семяпочки, окруженные межсеменными чешуями. Верхушки этих чешуй были расширены и смыкались краями, защищая семяпочки. Снаружи такие образования напоминали шишку, составленную из плотно пригнанных полигональных чешуй, между которыми в углах выдавались микропиллярные трубки семезачатков. Ниже на оси шишки располагались микроспорофиллы, несущие большое количество микроспорангиев, еще ниже - стерильные листья, в молодом

состоянии закрывающие шишку и выполняющие функцию чашелистиков.

Особенностью Беннетитоподобных являлось и то, что их семя было устроено так же, как у некоторых цветковых растений (фасоль, одуванчик), т.е. зародыш занимал весь внутренний объем и имел две крупные семядоли, служившие местом отложения запасных питательных веществ. Такие семена несвойственны не только остальным голосеменным, но и примитивным цветковым растениям. Появление их у Беннетитоподобных представляет собой большой шаг вперед в процессе эволюции.

Порядок включал два семейства: Вильямсониевые (*Williamsoniaceae*) и Беннетитовые (*Bennetitaceae*).

Семейство Вильямсониевые (*Williamsoniaceae*) представлено прямостоячими неветвистыми или слабоветвистыми растениями высотой до 2 м, с перистыми крупными листьями и раздельнополыми стробилами. У видов рода Вильямсония (*Williamsonia*, рис. 518) стробилы были раздельнополыми и собрание микроспорофиллов имело вид относительно глубокой чаши, на краях которой помещались выросты, несущие микроспорангии. Чаша образовалась из сросшихся оснований микроспорофиллов, на дне ее формировались нектароподобные органы. Лопasti чаши, несущие спорангии, могли быть плоскими или вогнутыми.

Женский стробил состоял из конусовидной или шаровидной оси, на которой сидели в большом количестве мегаспорофиллы, чередуясь с бесплодными чешуями. Мегаспорофилл имел длинную тонкую ножку, на конце которой находился мегаспорангий, представленный семяпочкой. Семяпочка была одета

одним покровом, верхний конец которого вытянут в длинную микропиллярную трубку с микропиле на верхушке. Мегаспорофиллы помещались между бесплодными чешуями, являвшимися, по-видимому, видоизмененными листьями. Эти чешуи превышали мегаспорофиллы, расширялись на верхушке и смыкались между собой краями, образуя сплошную поверхность с небольшими отверстиями, через которые выдавались наружу микропиллярные трубки.

Виды рода Вильямсониелла (*Williamsoniella*) имели обоеполые стробилы. У Вильямсониеллы корончатой (*Williamsoniella coronata*, рис. 519) стробилы были довольно мелкими и сидели на длинных ножках. На конусовидной оси стробила прикреплялись более 300 семязпочек и около 1200 межсемянных чешуй. Верхушка

оси была стерильной и возвышалась над стробилом. К основанию оси мутовчато прикреплялись 12-14 не сросшихся между собой микроспорофиллов, по своему строению отличающихся от микроспорофиллов Вильямсониеллы.

Они были сочные, мясистые, по форме напоминали дольки апельсина. Посредине микроспорофилла находились две пары пальцевидных выростов, к которым прикреплялись синангии. Снаружи стробил был защищен несколькими рядами покроволистиков, густо покрытых волосками. Во время опыления кроющие листья и микроспорофиллы, по-видимому, широко раскрывались, а впоследствии опадали.

Семейство Беннетитовые (*Benнетitaceae*) было представлено растениями, имевшими толстые короткие стволы с кроной крупных перистых листьев, которые в молодом состоянии были свёрнуты в улитку. Стробилы располагались по периферии ствола и были защищены основаниями черешков отмерших листьев, несли микро и макроспорангии, т.е. были обоеполыми. На одном стволе находилось более 600

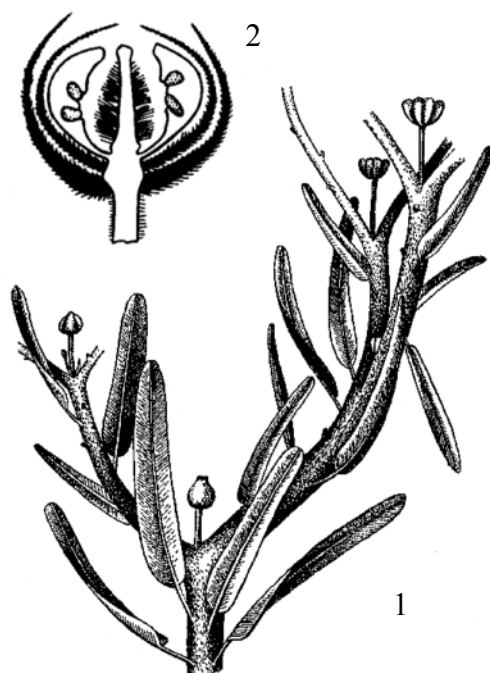


Рис. 519. *Williamsoniella coronata*: 1 - внешний вид; 2 - обоеполый стробил в разрезе



Рис. 520. *Cycadeoidea dacotensis* в реконструкции Д. Уиланда: 1 - стробил в молодом состоянии; 2 - зрелый стробил



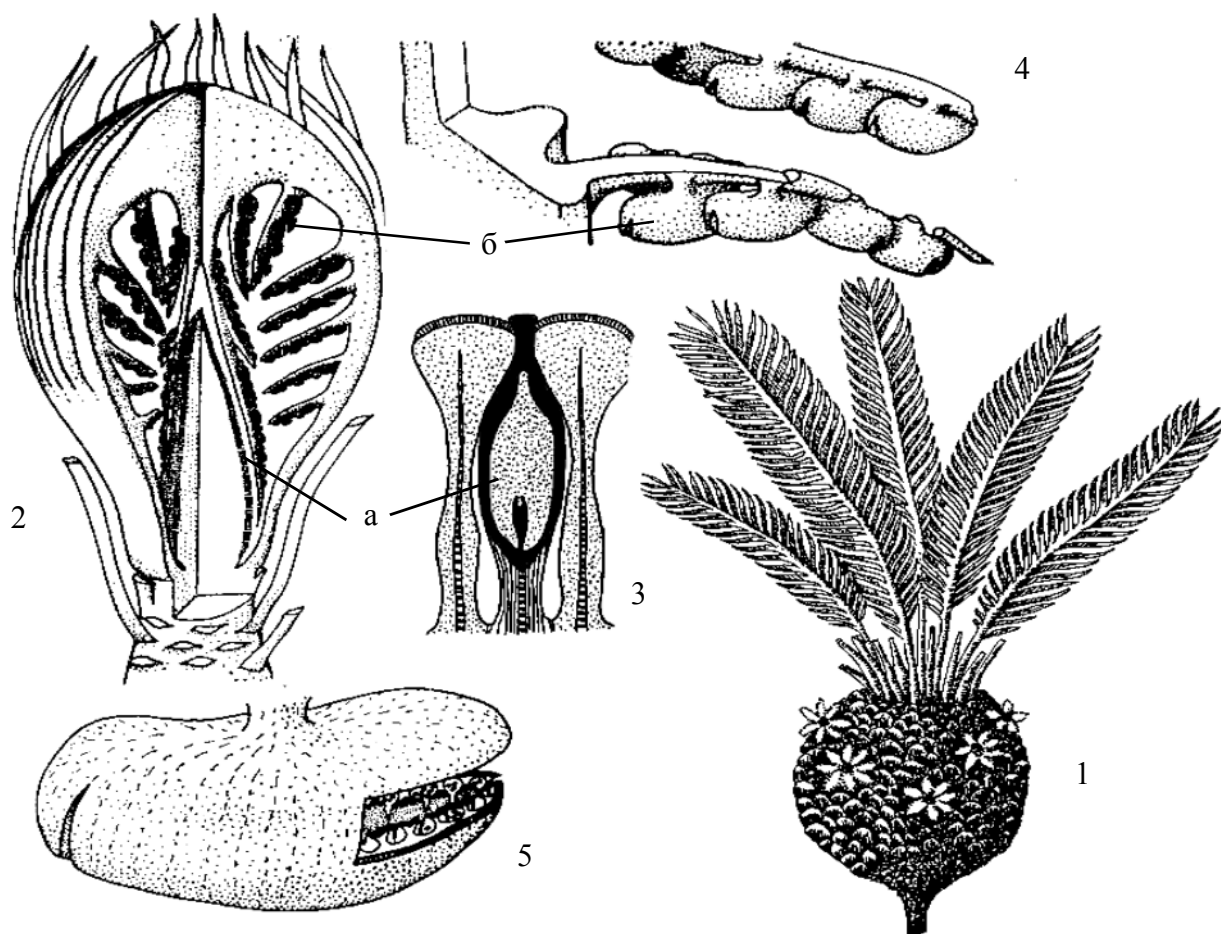


Рис. 521. *Cycadeoidea dacotensis* в реконструкции Т. Делевориаса: 1 - внешний вид; 2 - стробил в разрезе (а - семяпочки; б - микросинангии); 3 - семяпочка с кроющимися чешуями; 4 - микросинангии; 5 - микросинангий со спорангиями внутри

стробилов.

Наиболее хорошо изученной генеративной структурой является обоеполый стробил Цикадеоидеи (*Cycadeoidea dacotensis*, рис. 520). Реконструкция стробила этого вида, предложенная в начале XX в. американским ученым Д. Уиландом, послужила основой для создания эуантовой теории происхождения цветка.

Основу стробила составляла мясистая ось, на которой располагались многочисленные семена и межсеменные чешуи. К основанию оси мутовчато прикреплялись микроспорофиллы, имевшие перистое строение. Через него проходила ось (рахис), расширяющаяся на конце в небольшую пластинку. По обе стороны рахиса помещались парами ответвления, на которых в два ряда сидели синангии, наполненные микроспорами. Нижними частями микроспорофиллы срастались между собой, образуя диск. Ко времени опыления они широко раскрывались. Снаружи стробилы были защищены многочисленными густо опушенными кроющимися листьями. Однако такие раскрытые стробилы не обнаружены, не смотря на огромное количество находок Цикадеоидеи.

Реконструкция стробила, предложенная Т. Делевориасом, внесла существенные изменения в представления об их строении, в особенности о

строении микроспорофиллов, которые были довольно сложно устроенными специализированными образованиями. Каждый из микроспорофиллов был похож на сочную дольку апельсина, в которой удалена центральная часть. "Окно" было заполнено "перекладинами", к которым прикреплялись овальные синангии. Микроспорофиллы срастались в основании. Такое устройство стробила исключало возможность ветроопыления, поскольку готовые к восприятию пыльцы семезачатки были окружены массивными микроспорофиллами и несколькими рядами кроющих листьев (рис. 521). Опылялись Цикадеоидеи грызущими насекомыми (жуками), о чем свидетельствуют многочисленные повреждения стробилов.

Таким образом, современные представления о строении стробила Цикадеоидеи показали, что микроспорофильная часть Беннетитовидных имеет единый план строения - это чашевидно-лопастное образование, лопасти которого более или менее срастаются в основании и несут на своей внутренней поверхности микроспорангии и микросинангии.

### Порядок Гнетоподобные - *Gnetales*

Представители порядка характеризуются рядом особенностей: отсутствием смоляных ходов, наличием сосудов во вторичной ксилеме, дихазальным ветвлением собраний стробилов, наличием похожего на околоцветник покрова вокруг стробилов, признаками прошлой обоеполовости стробилов, длинными микропилярными трубками, зародышем с двумя семядолями, супротивным листорасположением, редукцией женского гаметофита.

Порядок монотипный, содержит 1 род - Гнетум (*Gnetum*), насчитывающий около 30 видов, распространенных во влажных тропиках. В большинстве случаев это лианы - вьющиеся, лазающие или цепляющиеся. Некоторые виды - кустарники. У представителя рода Гнетума гнемоноидного (*Gnetum gnemonoides*, рис. 522) имеются большие, широкие, кожистые листья с типичным сетчатым жилкованием, очень похожие на листья двудольных растений. Листья располагаются супротивно, имеют короткие черешки. Стебли членистые и часто вздутые в узлах. Проводящая система - эустель. Вторичная ксилема состоит из

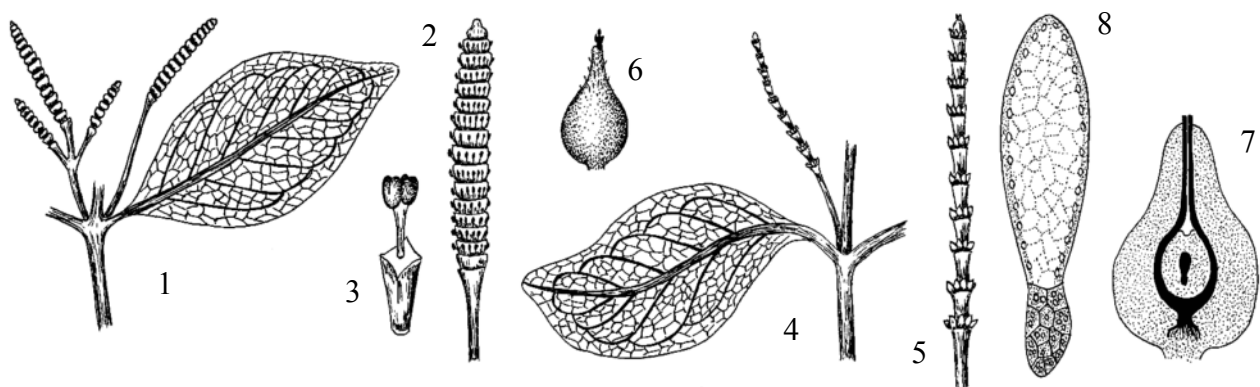


Рис. 522. *Gnetum gnemonoides*: 1 - побег с мужскими микроспорофиллами; 2 - собрание микроспорофиллов; 3 - микроспорофилл; 4 - побег с семяпочками; 5 - собрание семяпочек; 6 - семяпочка; 7 - семяпочка в разрезе; 8 - женский гаметофит

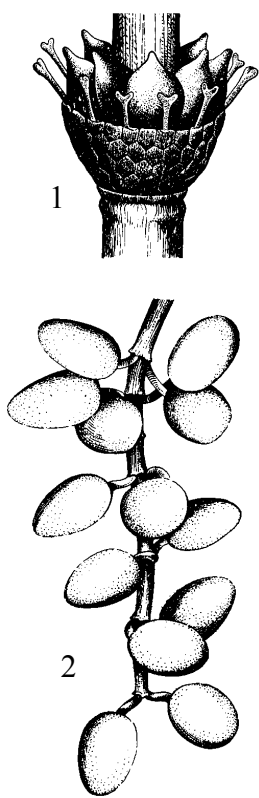


Рис. 523. *Gnetum gnemonoides*: 1 - расположение семяпочек на оси; 2 - зрелые семена

трахеид и сосудов.

Растения двудомные. Мужские шишки сережковидные, сложные, имеют вид колосков. На оси образуется "воротничок", в пазухе которого спирально в несколько рядов расположены микроспорофиллы, причем самый верхний ряд у многих видов может быть представлен стерильными семяпочками. Каждый микроспорофилл окружен покрывалом, имеющим вид усеченной пирамиды, образованный двумя сросшимися листочками. Микроспорофилл состоит из уплощенной оси, заканчивающейся наверху двумя одногнездными микроспорангиями.

Мегастробилы имеют вид колосков, на оси которых расположены воротнички, в пазухах которых находится от 4 до 10 семяпочек (рис. 523,1). Каждая семяпочка окружена снаружи покровом - "околоцветником" и двумя интегументами, причем внутренний интегумент образует

микропилярную трубку.

Мужской гаметофит одноклеточный, четырехядерный. При первом делении ядра микроспоры образуется 2 ядра - вегетативное и антеридиальное. Проталлиальных клеток и ядер не образуется. Антеридиальное ядро делится, образуя ядро клетки-ножки и сперматогенное ядро. Последнее образует два спермия. Микроспоры переносятся насекомыми и попадают на капельку жидкости, выделяемую микропилярной трубкой, и втягиваются внутрь.

В мегаспорангиях образуется 3-4 археспориальные клетки, каждая из которых формирует по 4 мегаспоры, 3 из которых впоследствии редуцируются. Прорастает иногда несколько мегаспор. При прорастании мегаспоры происходит многократное деление ядра без образования перегородок. Лишь в нижней части гаметофита отделяется несколько клеток с ядрами. Всего образуется 256 или 512 ядер. При соприкосновении пыльцевой трубки с женским гаметофитом в его верхней части обособляются 2-3 ядра, вокруг них формируется слой цитоплазмы и они становятся яйцеклетками. Пыльцевая трубка врастает в гаметофит и оба спермия, вегетативное ядро и ядро клетки-ножки вместе с цитоплазмой изливаются в женский гаметофит. Оба спермия сливаются с яйцеклетками, образуется две зиготы, но развивается один зародыш. После оплодотворения между ядрами образуются перегородки, причем получают клетки с разным количеством ядер. Ядра сливаются и формируется питательная ткань с клетками, ядра которых содержат разное количество хромосом. (хп - плоидная ткань, "гнетум-эндосперм"). Зародыш имеет длинный гипокотиль и две семядоли. При созревании семени наружный покров становится мясистым

и окрашивается в красный или оранжевый цвет. Семена крупные, до 6-7 см длиной, съедобные.

### Порядок Вельвичиеподобные - *Welwitschiales*

Порядок представлен одним родом, имеющим один вид - Вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*, рис. 524), растущим в бесплодных каменистых пустынях Юго-Западной Африки, главным образом в пустыне Намиб, отличающейся крайней сухостью и знойностью. Целыми месяцами здесь не выпадает ни капли дождя, годовое количество осадков в некоторых местах не превышает 25 мм. Вельвичия - крайне выраженный ксерофит, приспособленный к условиям резко пустынного климата. Почти единственным источником влаги является густой туман, который окутывает побережье 300 дней в году. Конденсируясь на листьях, влага впитывается устьицами. Вельвичия имеет длинный, до 3 м корень и толстый, диаметром до 1,2 м стембель (ствол), почти полностью скрытый в земле. Надземная часть достигает 50 см высоты. Большая часть ствола представляет собой подсемядольное колено - гипокотиль. Книзу ствол конусовидно суживается, наверху он седловидно-двулопастный, по краям лопастей несет по одному гигантскому листу. Листья имеют неограниченный рост, растут со скоростью 8-15 см в год и достигают в длину 3-4 и более метров. У взрослого растения концы листьев разделяются на длинные ленты, постепенно отмирающие в верхней части. Некоторые экземпляры достигают 2000-летнего возраста. Вельвичия является "взрослым проростком", надсемядольная часть ее не развита, ее ствол соответствует эпикотиллю, который несет лишь 2 первых листа. Проводящая система - эустиль с неправильным расположением пучков,



Рис. 524. *Welwitschia mirabilis*: 1 - внешний вид; 2 - собрание микростробиллов; 3 - микростробил с разрезанной трубкой и редуцированной семяпочкой; 4 - макростробил; 5 - семяпочка в разрезе; 6 - женский гаметофит; 7 - проросток

во вторичной ксилеме имеются трахеиды и сосуды. Ситовидные клетки флоэмы имеют ядра. Вельвичия - растение двудомное. Микро и мегастробилы образуют ветвистые структуры, возникающие над основанием листьев, в их пазухах.

Собрание микростробилов ветвится дихотомически. Каждая отдельная веточка похожа на шишку, состоящую из супротивно расположенных чешуй, в пазухах которых сидит по одному микростробилу. Каждый микростробил состоит из четырех покроволистиков и шести микроспорофиллов, сросшихся основаниями в трубку. В центре трубки расположена рудиментарная семязпочка. На верхушке микроспорофиллов располагаются трехкамерные сорусы, каждое гнездо которых вскрывается трещиной.

Собрание мегастробилов гораздо крупнее. Мегастробил состоит из одной пары покроволистиков, окружающих единственный семязчаток. Интегумент вытягивается в очень длинную микропилярную трубку.

Мужской гаметофит при первом делении ядра образует два ядра - проталлиальное и вегетативное (без образования перегородок). Антеридиальное ядро при следующем делении образует вегетативное и генеративное ядра. В таком виде пыльцевое зерно переносится на семязчаток, попадает на каплю жидкости и втягивается внутрь нуцеллуса. Здесь генеративное ядро делится и образует 2 спермия.

Женский гаметофит развивается из одной мегаспоры. В нем полностью отсутствуют архегонии, как и у Гнетума. Первоначально многочисленные ядра (до 1024) равномерно распределяются внутри гаметофита. В нижней его части образуются перегородки, отделяющие 12 ядер. Ядра в этих клетках сливаются в одно, затем делятся. В верхней части образуется выпячивание стенки гаметофита и образуется трубка, в которую переходит цитоплазма и одно гаплоидное ядро. Это т.н. проталлиальная трубка, она удлиняется и вырастает в нуцеллус. В нуцеллусе она встречается с пыльцевой трубкой, стенки их в месте соприкосновения разрушаются, ядро проталлиальной трубки переходит в пыльцевую и сливается с одним из спермиев. После оплодотворения зигота опускается через проталлиальную трубку в гаметофит. Между группами ядер образуются перегородки, ядра сливаются. Таким образом у Вельвичии, как и у Гнетума, формируется хп - плоидный эндосперм. Проросток имеет 2 семядоли и 2 листа. Семядоли сохраняются 2-3 года.

Строение стробилов современных Гнетоподобных и Вельвичиеподобных свидетельствует о том, что их предки имели обоеполющий стробил, что указывает на их родство с Беннетитоподобными, не смотря на их резкое габитуальное различие. Есть и другие признаки, свидетельствующие о родстве - дихотомическое ветвление собраний стробилов, микропилярные трубки, имевшиеся не только у Беннетитоподобных, но и у некоторых Лигиноптерисоподобных. Мужской стробил Вельвичии с рудиментарным семязчатком легко выводится из обоеполющего стробила Беннетитоподобных, он формировался путём редукции количества семязчатков до одного и срастания и редукции микроспорофиллов. Всё это свидетельствует о том, что Гнетоподобные являются боковой сильно

специализированной ветвью Беннетитоподобных.

Схема филогенетических отношений голосеменных растений папоротниковой (“макрофилльной”) эволюционной линии представлена на рисунке 525. Здесь выделяются два таксона с разной эволюционной перспективой, соответствующих классам. Общим признаком Гинкговидных являются первично платиспермические бескупульные семена, располагающиеся на различного рода спорангиеносных структурах – от листовидных до побегоподобных. У примитивных представителей листья ещё папоротниковидного облика, у продвинутых - от сложноперистых или дихотомически ветвящихся до простых, с веерным или параллельным, открытым или сетчатым жилкованием. Эволюция этой линии закончилась на уровне беззародышевоосеменных астей.

К Саговниковидным относятся голосеменные растения с радиоспермическими семенами и радиальными или билатеральными купулами, превращающимися у более продвинутых порядков во внешний интегумент. Листья сохраняют папоротниковидный облик значительно дольше, и лишь у самых высокоорганизованных представителей оболочкосеменных растений этот признак исчезает. Эта эволюционная линия дала наибольшее количество таксонов покрытосеменных растений.

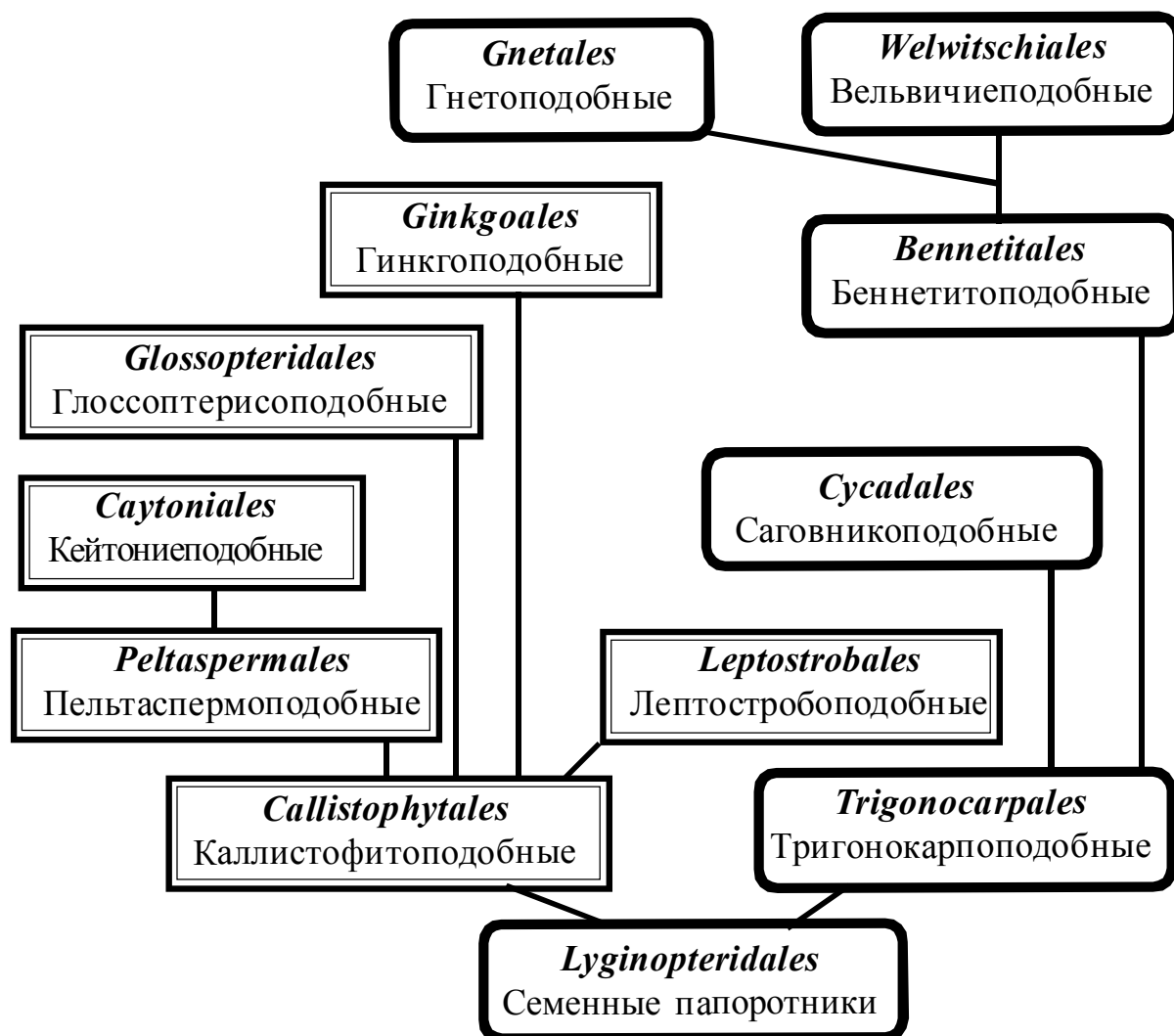


Рис. 525 Схема филогенетических отношений Гинкговидных и Саговниковидных

## КЛАСС МАГНОЛИЕВИДНЫЕ - *MAGNOLIOPSIDA*

Крупнейший таксон покрытосеменных растений, связанный в своём происхождении с макрофильной (папоротниковой) линией эволюции. Включает порядки трёх эволюционных уровней, причём порядки первого уровня имеют цветок, примитивными чертами которого являются неопределённость частей и их спиральное или гемициклическое положение, а также апокарпный гинецей. Класс подразделяется на шесть подклассов: Магнолиеродные (*Magnoliidae*), Лютикородные (*Ranunculidae*), Шиповниковродные (*Rosidae*), Кувшинкородные (*Nymphaeidae*), Частухородные (*Alismatidae*) и Триурисородные (*Triurididae*).

### Подкласс Магнолиеродные - *Magnoliidae*

Подкласс объединяет таксоны, имеющие на первом уровне преимущественно древесные формы и апокарпный гинецей, на втором уровне древесные и травянистые формы с синкарпным гинецеем, на третьем уровне преимущественно травянистые формы с синкарпным гинецеем. На всех уровнях цветки с преимущественно верхней завязью. Выделяются три группы порядков (надпорядки): Магнолиеродственные (*Magnolianaes*), Диллениеродственные (*Dilleniianaes*) и Ясноткородственные (*Lamianaes*).

#### Группа порядков (надпорядок) Магнолиеродственные - *Magnolianaes*

Включает порядки, представленные большей частью древесными, реже травянистыми растениями со спиральными или гемициклическими цветками. Гинецей апокарпный, реже синкарпный. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Многим таксонам свойственна гетеробатмичность. В ископаемом состоянии представители многих порядков известны из отложений мелового периода. Они были широко распространены по земному шару от Европы, включая Гренландию, до Сахалина, а также в Австралии. Центром их происхождения считается Юго-Восточная Азия, где сохранилось наибольшее разнообразие примитивных форм. Основные порядки: Троходендроцветные (*Trochodendrales*), Магнолиецветные (*Magnoliales*), Винтероцветные (*Winterales*), Эупоматиецветные (*Eupomatiales*), Анноноцветные (*Annonales*), Бадьяноцветные (*Illiciales*) и Лавроцветные (*Laurales*).

#### Порядок Троходендроцветные - *Trochodendrales*

Олиготипный таксон, представленный деревьями с очередными простыми листьями без прилистников. Проводящие элементы ксилемы - длинные трахеиды с лестничными или округлыми окаймлёнными порами. Цветки мелкие, обоеполые, в верхушечных соцветиях, безлепестные или вовсе без околоцветника. Тычинки многочисленные или их 4. Плоды - синкарпные многолистовки. Порядок содержит два монотипных семейства: Троходендроновые

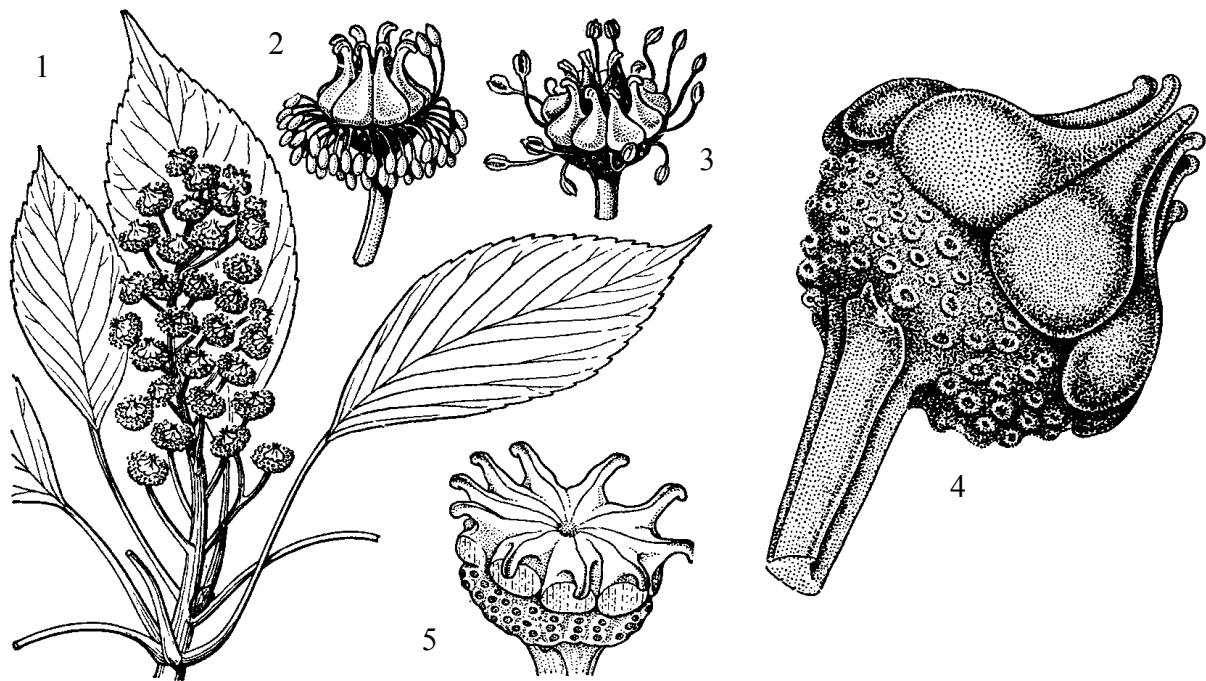


Рис. 526. *Trochodendron aralioides*: 1 - часть цветущего побега; 2-3 - цветки на разных этапах развития; 4 - цветок с удалёнными тычинками; 5 - плод

(*Trochodendraceae*) и Тетрацентровые (*Tetracentraceae*).

Семейство Троходендроновые (*Trochodendraceae*) содержит один род, представленный одним видом - Троходендрон аралиевидный (*Trochodendron aralioides*, рис. 526), обитающим в Японии, Корее и на Тайване в буковых или смешанных лесах. Это вечнозелёное дерево 5-25 м высотой с простыми



Рис. 527. *Tetracentron sinensis*: 1 - фрагмент побега; 2 - бутон; 3 - цветок; 4 - цветок в разрезе; 5 - плод; 6 - плод в разрезе; 7 - семя; 8 - трахеиды с лестничными и округлыми окаймлёнными порами

кожистыми листьями, расположенными на длинных черешках. Цветки небольшие, в коротких верхушечных соцветиях, обоеполые, без околоцветника, с двумя редуцированными прицветниками, приросшими к цветоножке и цветоложу. Тычинки многочисленные (до 70), спиральные, с длинными нитями, прирастающими своими основаниями к нижней части плодолистиков. Пестиков от 5 до 11, сросшихся боковыми поверхностями. Столбики короткие, отогнуты наружу. Спинная часть плодолистиков выпуклая и играет роль нектарников. Плод - синкарпная многолистовка, семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.



Семейство Тетрацентровые (*Tetracentraceae*) также монотипное, представленное одним видом - Тетрацентрон китайский (*Tetracentron sinensis*, рис. 527), встречающимся в Гималаях, Юго-Западном и Центральном Китае. Произрастает в горных лесах, достигает высоты 30 м и до 1 м в диаметре. Листья очередные, с прилистниками, приросшими к черешкам. Цветки мелкие, сидячие, собраны в длинные висячие колосья, обоеполые, 4-членные, безлепестные, с 4 яйцевидными чашелистиками. Тычинок 4, супротивных чашелистикам. Пестиков 4, сросшихся боковыми поверхностями. Растение анемофильное. Плод - синкарпная многолистовка.

### Порядок Магнолиецветные - *Magnoliales*

Большей частью листопадные или вечнозелёные деревья и кустарники со спиральными, циклическими или гемициклическими цветками. Тычинки многочисленные, часто плоские. Гинецей апокарпный, реже синкарпный или паракарпный. Порядок содержит 3 семейства, из которых наибольший интерес представляют Дегенериевые (*Degeneriaceae*) и Магнолиевые (*Magnoliaceae*).

Семейство Дегенериевые (*Degeneriaceae*) является одним из самых архаичных семейств Магнолиевидных, оно монотипно, представлено одним видом - Дегенерией фиджийской (*Degeneria vitiensis*, рис. 528), найденной в 1941 году О.Дегенером на островах Фиджи. Открытие Дегенера было одной из ботанических сенсаций века. Это растение оказалось подлинным живым ископаемым.

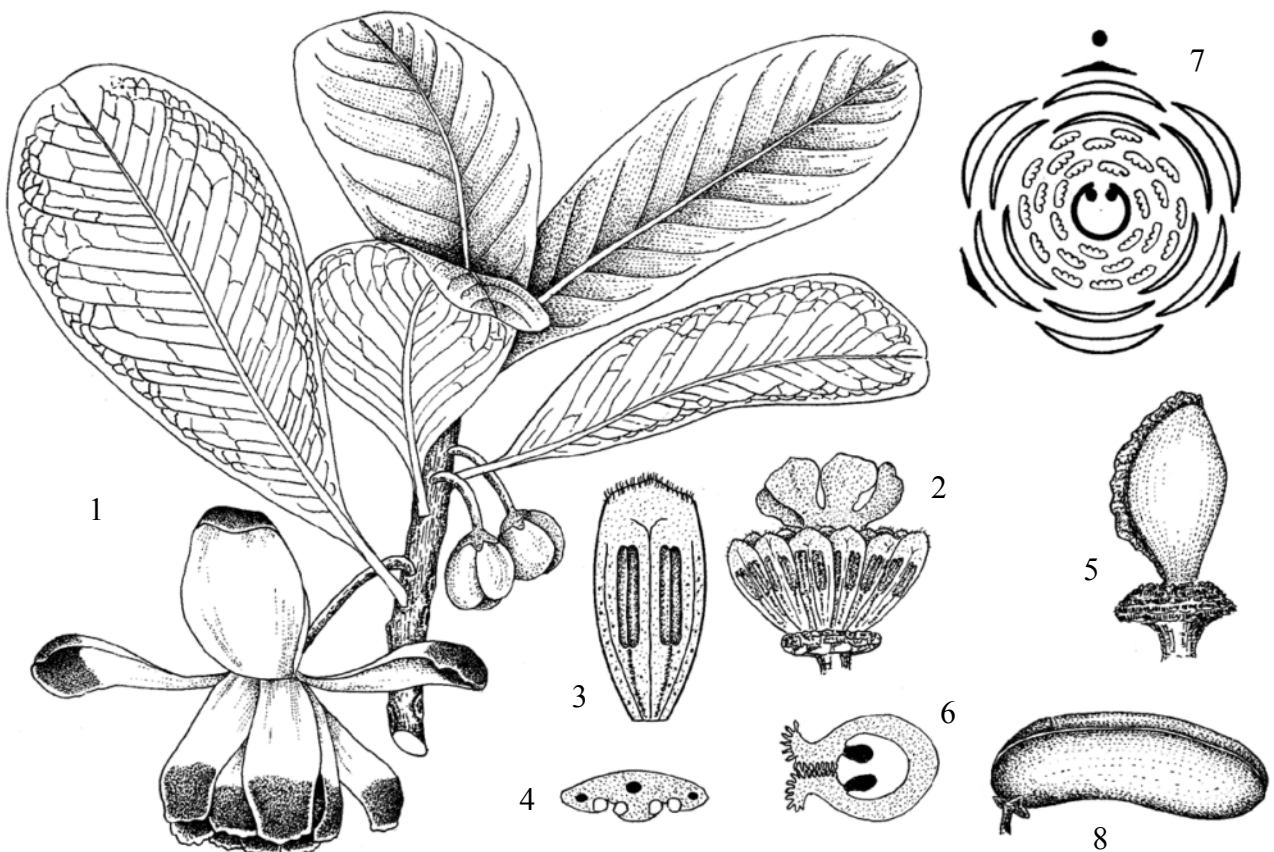


Рис. 528. *Degeneria vitiensis*: 1 - часть цветущего побега; 2 - цветок без околоцветника; 3 - тычинка; 4 - тычинка в разрезе; 5 - пестик; 6 - пестик в разрезе; 7 - диаграмма цветка; 8 - плод

Дегенерия фиджийская - это дерево, достигающее 15 м высоты, с очередными простыми листьями, без прилистников. В древесине имеются сосуды с лестничной перфорацией. Цветки одиночные, средних размеров, на длинных цветоножках, расположенных над пазухами листьев. Околоцветник состоит из трёх мелких чашелистиков и 12-18 лепестков, расположенных в 3-5 кругах. Лепестки окрашены в два цвета - верхняя часть их коричневая, нижняя - желтоватая. Тычинки многочисленные, плоские, лепестковидные, мясистые, имеют три жилки. Длинные микроспорангии расположены попарно между средней и боковыми жилками и погружены в ткань пластинки. Выше андроеца имеется несколько мясистых стаминодиев. Гинецей состоит из одного плодолистика (иногда из двух), расположенного на верхушке цветоноса. Этот плодолистик необычайно примитивен. Его края не сомкнуты, отогнуты наружу и покрыты железистыми волосками, образующими рыльцевую поверхность. К моменту созревания семяпочек волоски разрастаются, образуя густой войлочный покров, закрывающий щель между краями плодолистика. Эта область является поверхностью, воспринимающей пыльцу. Таким образом, сформированного рыльца у Дегенерии нет и прорастающая пыльцевая трубка продвигается между волосками, достигая микропиле семяпочки, не проходя по стенкам завязи. Цветки опыляются жуками, поедающими мясистые стаминодии. Плод - листовка, достигающая 5 см длины, содержит более 20 семян и раскрывается после опадания. Семена имеют ярко окрашенный мясистый наружный интегумент, но самая замечательная их особенность - это наличие зародыша с тремя, реже с четырьмя семядолями. Это примитивнейший признак, наследие голосеменных предков.

Семейство Магнолиевые (*Magnoliaceae*) насчитывает 12 родов и около 230 видов, распространённых в субтропических областях Северного полушария, преимущественно в Восточной и Юго-Восточной Азии и на юге Северной

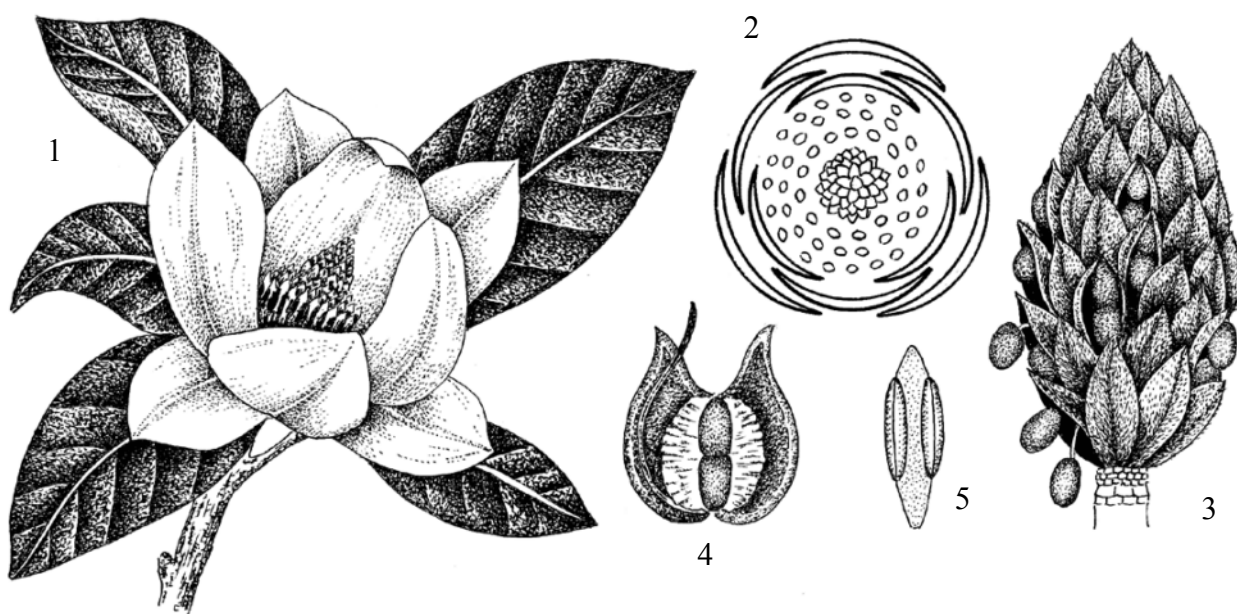


Рис. 529. *Magnolia grandiflora*: 1 - часть цветущего побега; 2 - диаграмма цветка; 3 - многолистовка; 4 - отдельный вскрытый плод; 5 - тычинка

Америки. Самая большая концентрация Магнолиевых наблюдается в Восточных Гималаях, в Юго-Западном Китае и в Индокитае. Его представители - деревья, достигающие в высоту 35-40 м, реже кустарники. Листья очередные, простые, вечнозелёные или опадающие, с рано опадающими прилистниками. Цветки крупные, яркие, одиночные, расположенные на концах ветвей. Типичным представителем семейства является род Магнолия (*Magnolia*), насчитывающий 75 видов. На территории России в диком виде встречается лишь один вид - Магнолия обратная (*Magnolia obovata*), растущая на северной границе ареала на острове Кунашир (растет также в Японии и Китае). В культуре на Черноморском побережье Кавказа широко распространена Магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*, рис. 529). Это вечнозелёное

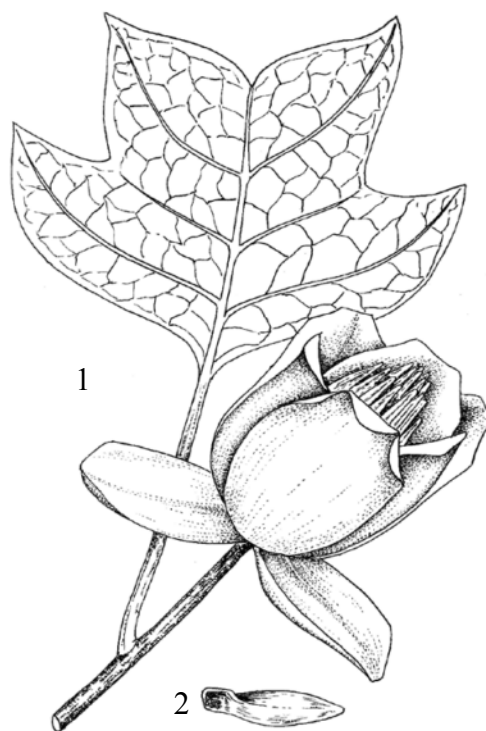


Рис. 530. *Liriodendron tulipifera*: 1 - фрагмент побега; 2 - плод

дерево, достигающее 20 м высоты. Цветки до 10 и более см в диаметре, имеют вытянутое конусовидное цветоложе, на котором располагаются в трёхчленных кругах 6-12 крупных белых лепестков. Тычинки и пестики расположены спирально. Каждая тычинка имеет широкую лентовидную тычиночную нить и хорошо заметный связник, возвышающийся над пыльниками. Две трети цветоложа занято пестиками. Края плодолистиков полностью сросшиеся. Столбик отсутствует, и улавливающая пыльцу поверхность находится в верхней части пестика. Внутри одногнёздной завязи помещаются 2 семечки. После цветения листочки околоцветника и тычинки опадают и на месте их прикрепления остаются заметные следы. Цветоложе разрастается, каждый пестик образует плод - листовку, вскрывающуюся по брюшному шву. Из образовавшейся щели свисают на длинных нитях мясистые семена, окрашенные в красный цвет. Опыление у Магнолии крупноцветковой осуществляется при помощи жуков. Её цветки протогиничны, рыльца способны воспринимать пыльцу до раскрытия пыльников ещё в бутоне. Жуки проникают в бутоны, прогрызая лепестки, питаются рыльцами, пыльцой, выделениями лепестков, производя опыление. В полностью раскрытом цветке рыльца пыльцу уже не воспринимают, поэтому посещающие цветки другие насекомые в опылении не участвуют.

Род Тюльпанное дерево (*Liriodendron*) насчитывает всего два вида. Один из них, Тюльпанное дерево обыкновенное (*Liriodendron tulipifera*, рис. 530), растет в юго-восточной части Северной Америки и широко распространён в культуре. Это крупное листопадное дерево, достигающее в высоту 75 м при диаметре ствола 10 м. Листья простые, четырёхлопастные, с выемкой на верхушке. Цветки

внешне напоминают цветок тюльпана, окрашены в жёлто-оранжевый цвет. Околоцветник трёхкруговой, причём наружный круг образует трёхчленную чашечку, во время цветения отогнутую назад. Шесть внутренних лепестков прямостоячие, образуют бокал в виде тюльпана. Внутри цветка на длинном коническом цветоложе находится большое количество тычинок и пестиков. В отличие от Магнолии, плоды у Тюльпанного дерева нераскрывающиеся (орешки), они имеют небольшую лопасть, по созреванию опадают с цветоложа и могут переноситься ветром. Древесина очень ценится, кора обладает лекарственными свойствами.

### Порядок Винтероцветные - *Winterales*

Относительно небольшой порядок, насчитывающий 8 родов и около 100 видов. Это деревья и кустарники с простыми цельными очередными листьями, лишёнными прилистников, распространённые на Малайском архипелаге, Новой Гвинее, в Австралии, Новой Зеландии, на островах Фиджи, в Новой Каледонии, на Соломоновых островах, и в Америке от Южной Мексики до Магелланова пролива. Особенностью порядка является отсутствие сосудов во всех органах растения, проводящими элементами ксилемы являются очень длинные, толстостенные трахеиды.

Цветки собраны в пазушные или верхушечные соцветия, реже одиночные, циклические. Чашечка состоит из 2-6 тонких, как бумага, свободных створчатых чашелистиков, или чашелистики срастаются в опадающий колпачок. Лепестков 2-17, иногда до 25, окрашенных в белый, жёлтый, розовый, красный, оранжевый или коричневый цвета, расположенных в нескольких чередующихся кругах, иногда лепестков нет. Андроцей состоит из нескольких или многочисленных тычинок, расположенных кругами, причём внешний круг чередуется с лепестками венчика, а внутренний - с плодолистиками. Тычинки лентовидные или

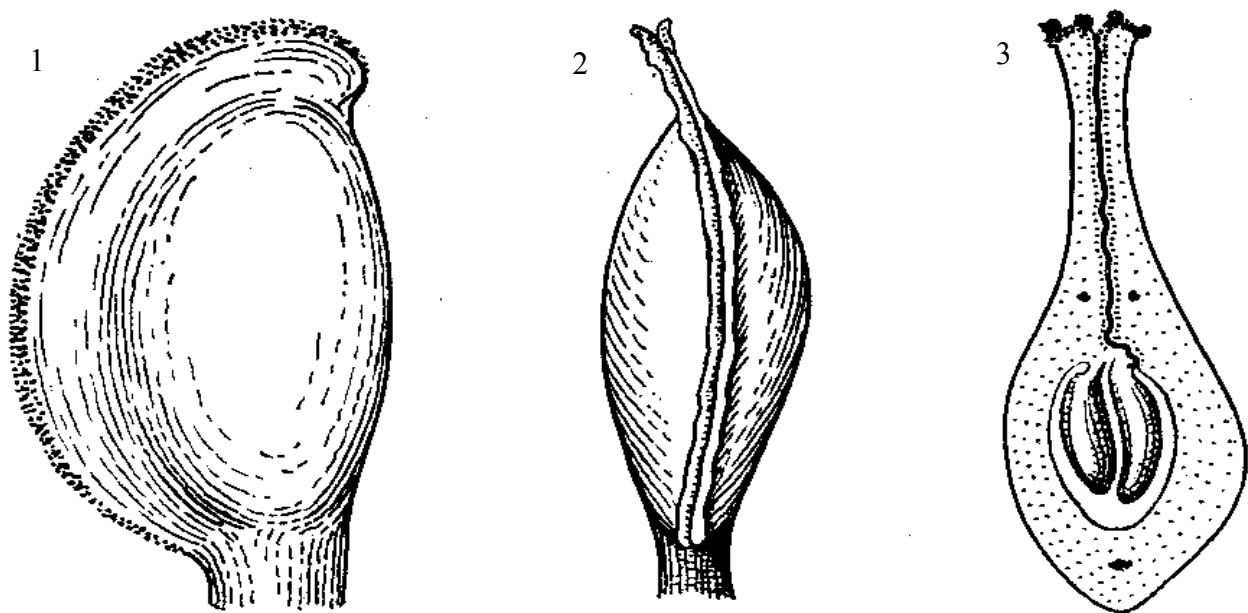


Рис. 531. *Tasmania* sp.: 1 - кондупоикатный плодолистик, вид сбоку; 2 - вид со стороны шва; 3 - продольный разрез (видны парные рыльцевые гребни)

пластинчатые, не дифференцированы на нить и связник, с центральной жилкой, иногда на верхушке дихотомически ветвящейся. Гинецей состоит из нескольких (до 24) плодолистиков, редко из одного. У большинства видов плодолистики свободные (апокарпный гинецей), реже сросшиеся у основания или полностью. Пестики не дифференцированы на завязь, столбик и рыльце, каждый плодолистик представляет собой сложенную вдоль средней жилки (кондупликатную) пластинку, края которой у некоторых видов к моменту опыления не бывают сросшимися, а только сближенными. Эти края покрыты сосочковидными волосками,



Рис. 532. *Drimys winteri*: фрагмент побега

улавливающими пыльцу. Примитивность плодолистиков проявляется ещё и в том, что семяпочки расположены не по их краям, а по всей внутренней поверхности на боковых жилках, отходящих от центральной. Рыльцевая поверхность протягивается вдоль его краёв по всей или почти по всей их поверхности. У более высокоорганизованных видов рыльцевая поверхность ограничена верхней частью плодолистика. Плоды - сочные многолистовки, образующие из эндокарпия и плацент мягкую ткань - пульпу, в которую погружены семена. По созреванию плоды краснеют, а потом становятся чёрными. У видов рода Тасмания (*Tasmannia sp.*, рис. 531) плоды по форме не отличаются от плодолистиков, а лишь становятся крупнее. У видов с синкарпным гинецеем развивается синкарпная многолистовка.

Наиболее известным представителем порядка является южноамериканский Дримис Винтера (*Drimys winteri*, рис. 532), кора которого широко применялась в прошлом как тонизирующее и противочинготное средство.

### Порядок Эупоматиецветные - *Eupomatiales*

Включает одноимённое семейство Эупоматиевые (*Eupomatiaceae*), представленное одним родом с двумя видами, распространёнными в Восточной Австралии. Один из них - Эупоматия лавровая (*Eupomatia laurina*, рис. 533) - кустарник или небольшое дерево с простыми кожистыми листьями без прилистников. В древесине находятся исключительно примитивные сосуды, членики которых очень длинные и узкие, с косыми конечными стенками, несущими лестничную перфорацию с большим количеством перекладин (до 150). Цветки лишены околоцветника. Нераспустившийся цветок защищен опадающим колпачком - калиптрой, образованным видоизменённым прицветником,

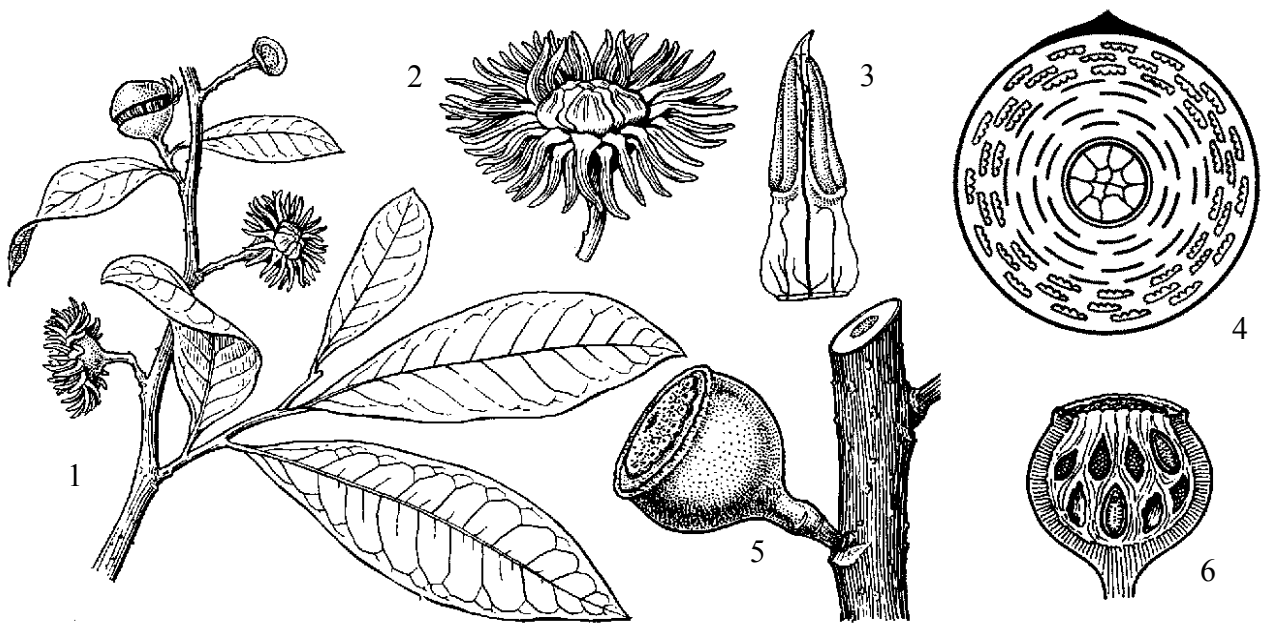


Рис. 533. *Eupomatia laurina*: 1 - часть побега; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод; 6 - плод в разрезе

прикрепленным к краю вогнутого цветоложа. Многочисленные тычинки расположены спирально. Они имеют лентовидную форму, расширены книзу. Верхние тычинки превращены в стаминодии, окрашенные в яркий цвет. В распустившемся цветке тычинки отогнуты книзу, а лепестковидные стаминодии образуют ложный внутренний околоцветник. Гинецей синкарпный. Многочисленные плодолистики располагаются спирально внутри вогнутого цветоложа. Они лишены столбика и в верхней части слегка открыты, внутри

содержат многочисленные семязачатки. Плод ягодообразный, сочный.

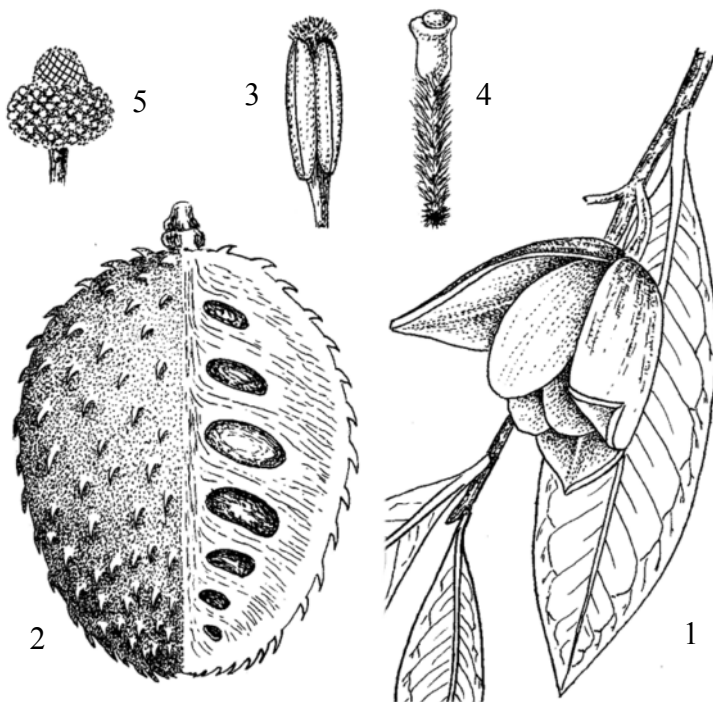


Рис. 534. *Annona muricata*: 1 - фрагмент побега; 2 - плод; 3 - тычинка; 4 - пестик; 5 - андроцей и гинецей

### Порядок Анноноцветные - *Annonales*

Также, как и предыдущий, включает одно семейство Анноновые (*Annonaceae*), содержащее более 2000 видов, распространённых в тропических странах. Это кустарники или небольшие деревья с простыми листьями без прилистников, в древесине содержатся сосуды с простой перфорацией. Цветки

одиночные или в соцветиях. Околоцветник двойной, чашечка состоит из трёх

чашелистиков, венчик из шести лепестков. Тычинки многочисленные, тесно скучены на цветоложе, с очень короткими нитями, с толстым надсвязником, образуют полушаровидную массу, из середины которой выступают плодолистики. Гинецей апокарпный, плодолистики многочисленные, расположены по спирали. Плод состоит из отдельных сочных плодиков, свободных или срастающихся по созреванию в ягодообразный псевдосинкарпий. У Анноны колючей (*Annona muricata*, рис. 534) такой плод достигает 30 см длины. Плоды Анноновых съедобны, имеют нежную, ароматную мякоть.

### Порядок Бадьяноцветные - *Illiciales*

Представлен небольшими деревьями, кустарниками или лианами с простыми цельными листьями без прилистников. Порядок дитипный, включает два семейства: Бадьяновые (*Illiciaceae*) и Лимонниковые (*Schisandraceae*).

Семейство Бадьяновые (*Illiciaceae*) содержит один род - Бадьян (*Illicium*), насчитывающий более 40 видов, распространённых в Юго-Восточной Азии и Центральной Америке. Это вечнозелёные растения. Цветки обоеполые, гемициклические, одиночные или по 2-3 в пазухе листа или надпазушные. Околоцветник спиральный, самые наружные его листочки маленькие, постепенно увеличивающиеся к внутренним, в неопределённом числе. Тычинки многочисленные, с короткими и толстыми нитями. Гинецей апокарпный, из 5-21 плодолистика, циклический. Плод - кожистая или деревянистая многолистовка, состоящая из односемянных листовок, вскрывающихся по брюшному шву.



Рис. 536. *Schisandra sinensis*

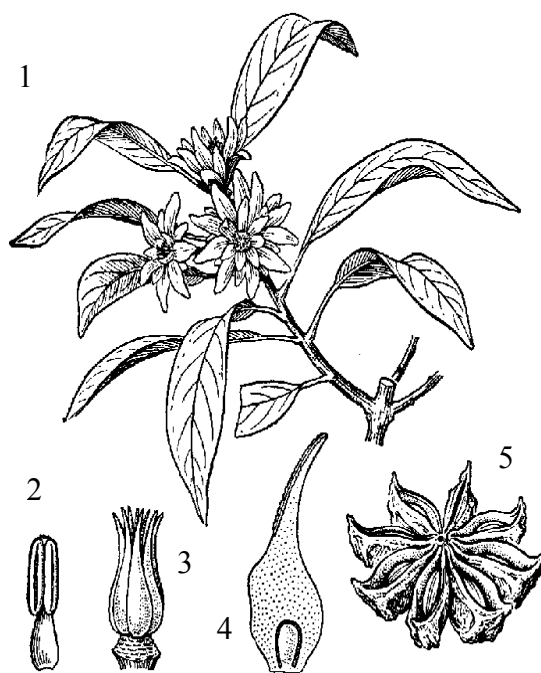


Рис. 535. *Illicium anisatum*: 1 - фрагмент побега; 2 - тычинка; 3 - гинецей; 4 - плодолистик в разрезе; 5 - плод

Бадьян анисовый (*Illicium anisatum*, рис. 535), распространённый в Японии и Южной Корее, широко распространён в культуре, в том числе и на Черноморском побережье Кавказа. На родине часто культивируется как священное дерево, кора и семена которого употребляются для благовоний и используются в народной медицине.

Семейство Лимонниковые (*Schisandraceae*) включает два рода - Лимонник (*Schisandra*) и Кадсура (*Kadsura*), виды которых распространены в Юго-Восточной Азии, преимущественно в Китае. Наиболее известным представителем семейства является Лимонник китайский (*Schisandra sinensis*, рис. 536), встречающийся также и на Дальнем Востоке. Это деревянистая лиана, достигающая 15 м длины. Цветки раздельнополые, розово-белые, листочки околоцветника толстоватые, восковидные. Мужские цветки несут 3-7 тычинок, сросшихся в нижней части, женские цветки имеют 30-40 свободных плодолистиков. Растение бывает как однодомным, так и двудомным. После цветения цветоножка сильно вытягивается и к моменту созревания плодов - сочных листовок - приобретает вид гроздевидной кисти. Плоды окрашены в ярко-красный цвет, семена имеют лимонный запах и специфический вкус. Они применяются в медицине как активное тонизирующее средство.

Род Кадсура (*Kadsura*) включает около 20 видов, распространённых от острова Шри-Ланка до Китая и Японии. Это вечнозелёные кустарниковые лианы. Околоцветник простой, из 7-24 листочков. Тычинок много (до 80), раздельных или сливающихся в колонку. Гинецей из многочисленных (20-300) плодолистиков, скученных в головчатую мясистую массу. Наиболее известным видом является Кадсура японская (*Kadsura japonica*, рис. 537), растущая в Японии и Южной Корее, с древности культивируемая как лекарственное растение.

### Порядок Лавроцветные - *Laurales*

Деревья или кустарники, иногда древесные лианы, реже паразитические безлистные травы. Листья очередные, реже супротивные или мутовчатые, цельные, иногда лопастные. Цветки спиральные, спироциклические или циклические, обоеполые или реже раздельнополые, в цимозных или рацемозных соцветиях, с более или менее развитым чашевидным гипантием, образованным срастанием оснований частей околоцветника и тычинок. Околоцветник неясно

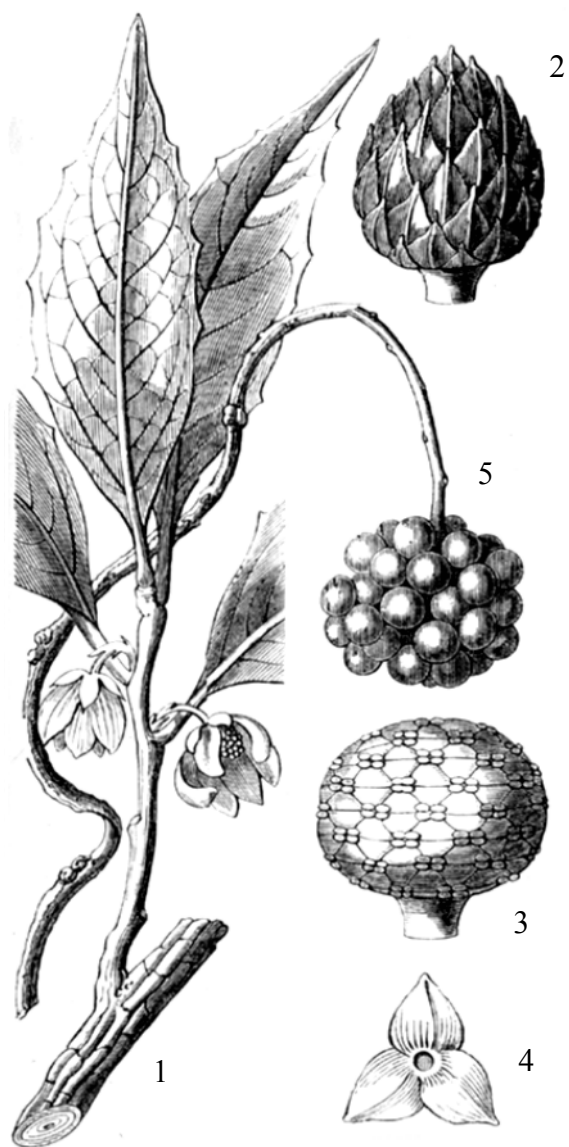


Рис. 537. *Kadsura japonica*: 1 - фрагмент побега; 2 - гинецей; 3 - андроцей; 4 - чашечка; 5 - плод



дифференцирован на чашечку и венчик. Андроцей из 3-5-многих тычинок, циклический или спиральный, тычинки лентовидные или чаще дифференцированы на нить и пыльник. Гинецей большей частью апокарпный, плоды разного типа. Включает несколько семейств, одним из наиболее примитивных является семейство Лакторисовые (*Lactoridaceae*), а наиболее крупными и продвинутыми - Монимиевые (*Monimiaceae*) и Лавровые (*Lauraceae*).

Семейство Лакторисовые (*Lactoridaceae*) является монотипным, содержит один род и один вид - Лакторис фернадесовский (*Lactoris fernandeziana*, рис. 538), являющийся

эндемиком острова Робинзон-Крузо, входящего в группу островов Хуан-Фернандес. Это небольшой кустарник с очередными мелкими, тонкими листьями, снабжёнными относительно большими перепончатыми раструбоподобными прилистниками. Цветки мелкие, циклические, безлепестные. Околоцветник представлен тремя свободными плёчатými чашелистиками. Тычинок 6, расположенных в двух кругах, внутренний круг тычинок иногда представлен стаминодиями. Гинецей апокарпный, из трёх пестиков, сросшихся у основания брюшными частями, с неясно дифференцированными столбиками. Плод - трёхлистровка, плодики вскрываются вдоль брюшного шва.

Семейство Монимиевые (*Monimiaceae*) объединяет около 35 родов и не менее 450 видов, распространённых в тропиках и субтропиках в основном южного полушария. Это деревья и кустарники, в большинстве своём вечнозелёные, с супротивными, цельными кожистыми листьями, часто с зубчатой или пильчатой окрайкой. Цветки в большинстве случаев раздельнополые, мелкие и невзрачные, иногда одиночные, чаще собраны в верхушечные соцветия - кисти, метёлки. У многих видов наблюдается каулифлория. Цветки большинства видов

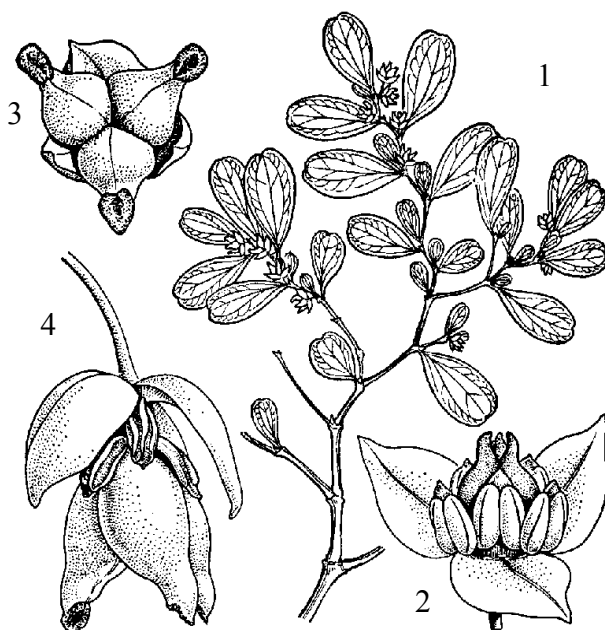


Рис. 538. *Lactoris fernandeziana*: 1 - фрагмент побега; 2 - обоеполюый цветок; 3 - женский цветок; 4 - молодые плоды

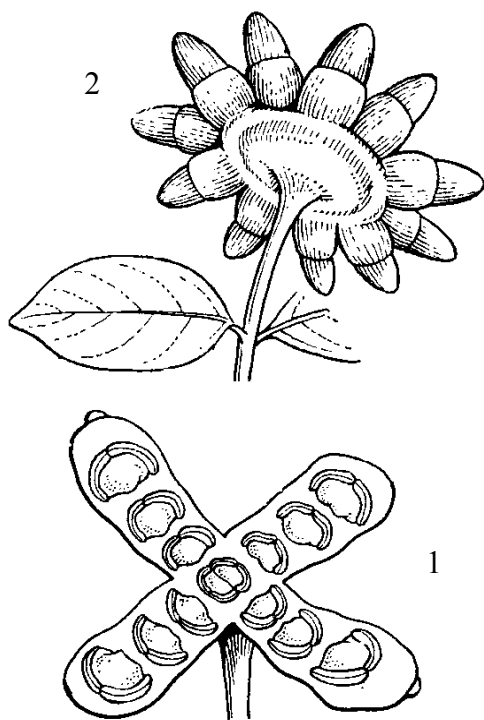


Рис. 539. *Ehippiandra myrtoidea*: 1 - мужской цветок; 2 - гинангий с плодиками, окружёнными купулами

обладают гипантием, несущим на внутренней поверхности тычинки или пестики. После цветения гипантий обычно разрастается и становится мясистым, часто разрывается на лопасти. Тычинки и плодолистики в цветках обычно многочисленны. Мужские цветки с сидячими тычинками. Гинецей апокарпный, плоды - орешки или костянки, расположенные внутри гипантия.

Эфипиандра миртовидная (*Ehippiandra myrtoidea*, рис. 539) относится к монотипному мадагаскарскому роду. Это

низкий кустарник с мелкими цельнокрайними листьями. Чашевидный гипантий мужского цветка во время цветения разрывается на 4 примерно одинаковые лопасти, на внутренней стороне которых симметрично расположены по 3 сидячие тычинки. Мелкие плодики чёрного цвета (костянки) сидят на красном блюдцевидном цветоложе. Каждый плодик у основания окружён мясистой плюской, образованной мясистой редуцированной чашечкой.

Монотипный южноамериканский род (Бразилия, Парагвай) Эннекартия (*Hennecartia omphalandra*, рис. 540) - невысокий однодомный или двудомный кустарник с крупными мужскими кистевидными соцветиями и одиночными пазушными женскими цветками. Тычинки сидячие, тесно скучены на дисковидном цветоложе, со щитковидным пыльником и грибовидным связником. Пыльники вскрываются щелью, открывающей их верхнюю часть, как крышечку, от нижней блюдцевидной части. Не верушке женского гипантия

имеется 5 коротких выростов, имитирующих рыльца. Эти выросты сближены и оставляют свободным лишь узкий вход внутрь цветка. У входа в канал внутри гипантия находятся короткие столбики с рыльцами всего лишь двух плодолистиков. Пыльцевые зёрна, попавшие на выросты гипантия, прорастают в пыльцевые трубки, проникающие через канал внутри цветка на рыльце. Таким образом, Эннекартия демонстрирует пример "дваждыпокрытосеменного" растения.

Семейство Лавровые (*Lauraceae*) насчитывает около 40 родов и около 2500 видов, распространённых

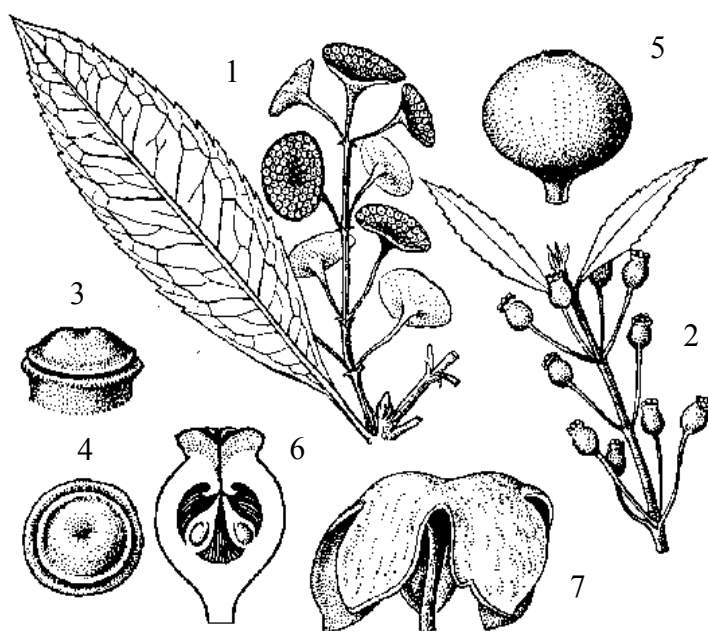


Рис. 540. *Hennecartia omphalandra*: 1 - побег с мужским соцветием; 2 - побег с женским соцветием; 3-4 - тычинка; 5 - плод; 6 - плод в разрезе; 7 - открытый плод (цветоложе отвёрнуто)

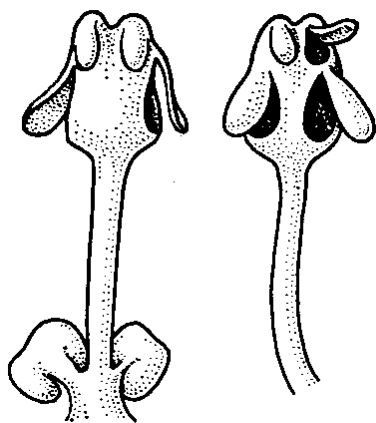


Рис. 541. Тычинки Лавровых

главным образом в тропических и субтропических областях земного шара. Оно представлено вечнозелеными, реже листопадными деревьями и кустарниками с простыми цельнокрайними листьями без прилистников. Цветки мелкие, в пазушных соцветиях, обоеполые, реже раздельнополые, циклические, обычно трёхчленные, реже двучленные. Околоцветник состоит из 6 или 4 листочков, расположенных в два круга, более или менее сросшихся у основания. Тычинки в 4 кругах, причём внутренний круг представлен редуцированными тычинками - стаминодиями или нектарными железами. Тычинки двух внешних кругов лишены нектарных желез, а тычинки третьего круга снабжены каждая двумя нектарниками на ножках, представляющих собой редуцированные тычинки. Пыльники открываются клапанами, которые откидываются от основания к верхушке (рис. 541). Гинецей мономерный, состоит из одного плодолистика, края которого, хотя и тесно прилегают друг к другу, но срастаются лишь на поздних стадиях развития.

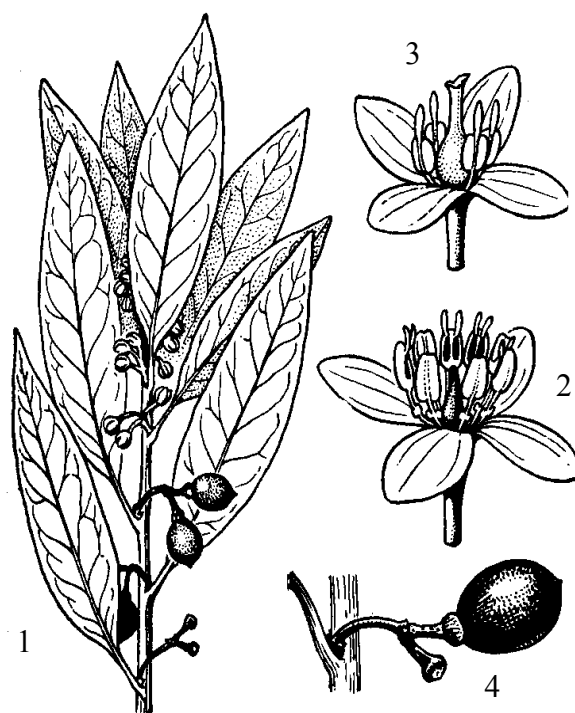


Рис. 542. *Laurus nobilis*: 1 - побег с женскими цветками и плодами; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - плод

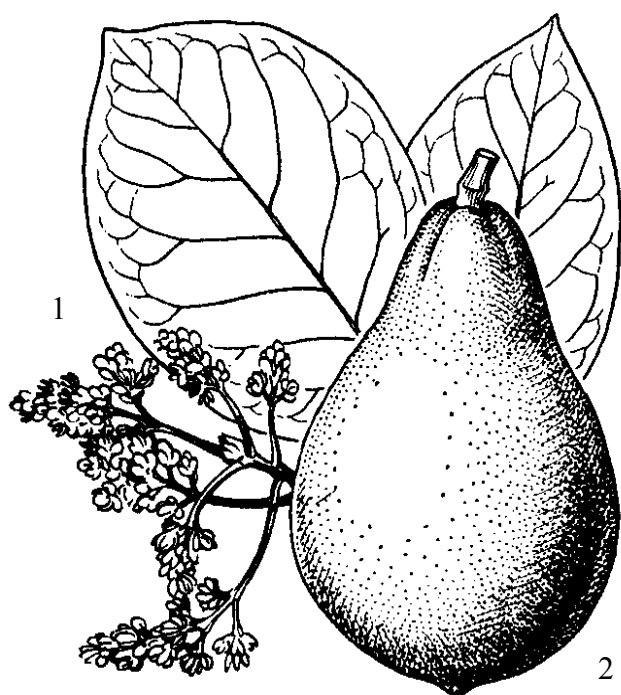


Рис. 543. *Persea americana*: 1 - фрагмент побега с цветками и листьями; 2 - плод

Столбик обычно развит и заканчивается рыльцем. Реже столбика нет и рыльце сидячее. Завязь обычно верхняя, очень редко нижняя. Плод сочный, ягодообразный или костяновидный, реже сухой.

Наиболее известным представителем семейства является Лавр благородный (*Laurus nobilis*, рис. 542), широко распространённый в Средиземноморье. В Древней Греции считался священным растением. Лавровым венком увенчивали поэтов, героев, атлетов, воинов. Сухие листья с древних времён употребляются как ароматическая приправа к пище, используются в консервной и кондитерской промышленности.

Эфирное масло из листьев применяется в парфюмерии, в кондитерском и ликёрном производствах и медицине, а жирное масло из плодов - в ветеринарии и мыловарении.

Другим важным представителем является Авокадо, или Персея американская (*Persea americana*, рис. 543) - ценное плодовое дерево с крупными, ягодообразными плодами, выращиваемое в культуре на Черноморском побережье Кавказа.

Надпорядок *Magnolianaе* представлен архаичными цветковыми растениями, причём многие из них сочетают в себе примитивные признаки с признаками высокой организации. Примитивен также цветок, однако ни халазогамии, ни многоклеточного археспория, ни прочих признаков примитивных явлений при образовании зародышевого мешка здесь не наблюдается. В этом отношении этот таксон уже давно, вероятно ещё в меловой период, ушёл далеко по пути эволюции от голосеменных предков, сохранив с ними нечто общее - строение древесины у некоторых представителей, в которой вместо сосудов имеются трахеиды с окаймленными порами (порядок *Winterales*).

### **Группа порядков (надпорядок) Диллениеродственные - *Dilleniaanae***

Включает деревья, кустарники и травянистые растения с простыми, реже сложными листьями с прилистниками или без них. Цветки обычно с двойным околоцветником, спиральным, гемициклическим или циклическим. Лепестки свободные, реже сросшиеся. Гинецей апокарпный, чаще синкарпный. Завязь верхняя, реже нижняя. Основные порядки: Диллениецветные (*Dilleniaales*), Чаецветные (*Theales*), Зверобоецветные (*Hypericales*), Мальвоцветные (*Malvales*), Верескоцветные (*Ericales*) и Молочаецветные (*Euphorbiales*).

### **Порядок Диллениецветные - *Dilleniaales***

Представлен деревьями, кустарниками, иногда лианами и многолетними травами с очередными, редко супротивными цельными, реже лопастными листьями. Прилистники крыловидные и приросшие к черешку или отсутствуют. Членики сосудов с лестничной перфорацией. Цветки актиноморфные, обоеполые, гемициклические. Тычинки многочисленные, большей частью свободные, но с тенденцией к срастанию в пучки. Гинецей апокарпный. Плод - многолистовка, многоорешек или ягодообразный. Порядок монотипный, содержит одноимённое семейство.

Семейство Диллениевые (*Dilleniaceae*) насчитывает 18 родов и около 530 видов, широко распространённых в тропических областях обоих полушарий, особенно в Австралии. Это преимущественно вечнозелёные деревья и кустарники, иногда лианы, реже травянистые растения с очередными цельными, иногда лопастными, простыми листьями без прилистников. Иногда листья крупные, от 30 см до 1,5 м длиной. Цветки собраны в верхушечные или пазушные соцветия, реже одиночные, от 1 см в диаметре до 20, белые или жёлтые, актиноморфные, обоеполые. Околоцветник спироциклический. Чашелистиков

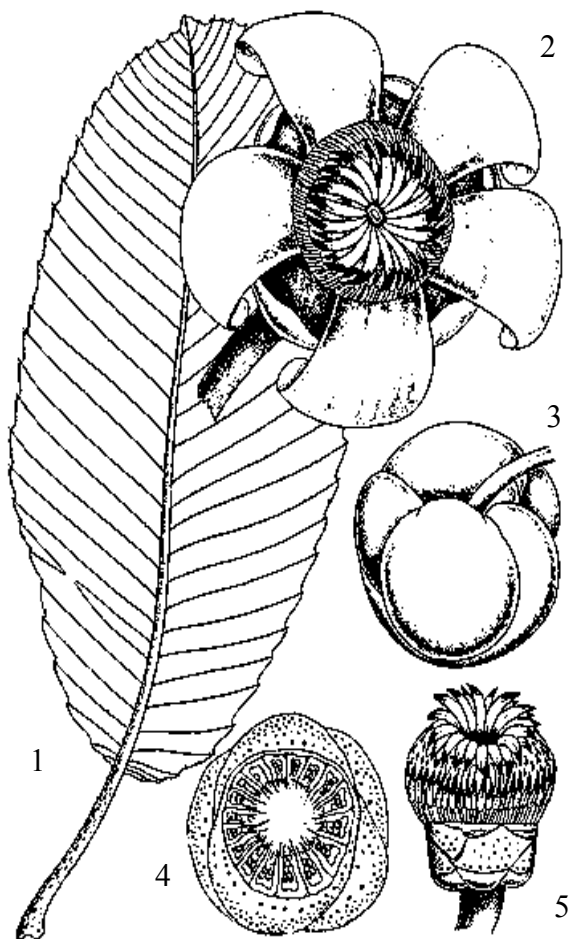


Рис. 544. *Dillenia indica*: 1 - лист; 2 - цветок; 3 - плод; 4 - плод в разрезе; 5 - андроцей и гинецей

5, реже 4-6 или 11-15, спиральных, остающихся при плодах. Лепестков 5, реже 3, быстро опадающих. Тычинки в неопределённом числе (200-500), реже из 10 или 3. Нити тычинок свободные, реже сросшиеся при основании. Наблюдаются все стадии срастания тычинок в 5 пучков, редукция числа тычинок в этих пучках до нескольких или до одной. Часть тычинок иногда превращаются в стаминодии. Гинецей обычно апокарпный, из нескольких (до 20) плодолистиков, реже синкарпный. Плод - многолистовка, многоорешек или ягодообразный, реже - коробочка.

В Южной и Юго-Восточной Азии широко распространена Дилления индийская (*Dillenia indica*, рис. 544) - вечнозелёное дерево до 30 м высоты с раскидистой округлой кроной и оранжево-коричневым или красноватым стволом. На верхушках ветвей располагаются крупные гофрированные листья и одиночные ароматные цветки диаметром до 20 см. В цветке до 500

жёлтых тычинок, гинецей несёт 14-20 длинных плоских, похожих на лепестки, звездообразно расходящихся столбиков. Эти цветки считаются одними из самых красивых среди покрытосеменных. Плодолистики гинецея расположены вокруг центральной конической части цветоложа и срастаются с ним и между собой брюшными частями. Плод состоит из увеличенных в размерах плодолистиков и окружающих их сильно разросшихся мясистых чашелистиков. Такой плод достигает в диаметре 10 см и напоминает крупное яблоко.

### Порядок Чаецветные - *Theales*

Деревья или кустарники с простыми очередными кожистыми листьями без прилистников. Цветки обычно одиночные, реже в соцветиях, средних размеров или крупные, обоеполые, актиноморфные, белые, розовые или красные. Чашечка из 5-7 чашелистиков, остающихся при плодах. Венчик пятичленный, иногда лепестков больше. Тычинки в неопределённом числе, свободные или сросшиеся у основания. Гинецей синкарпный или паракарпный, из двух-многих плодолистиков. Плод - коробочка или сухая костянка, иногда ягода. Порядок насчитывает 13 семейств, из которых наиболее известным является семейство Чайные (*Theaceae*).

Семейство Чайные (*Theaceae*) насчитывает 24 рода и около 560 видов, распространённых в субтропических и тропических областях земного шара. Некоторые представители имеют примитивное строение древесины, проводящими элементами которой являются сосуды с лестничной перфорацией с большим числом перекладин (более 100). Для семейства характерен спиральный или спироциклический околоцветник, семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Самым популярным растением является Чайное дерево китайское (*Thea sinensis*, рис. 545), относящееся к монотипному роду. На родине, в Юго-Восточной Азии, это дерево до 10 м высотой, растущее под

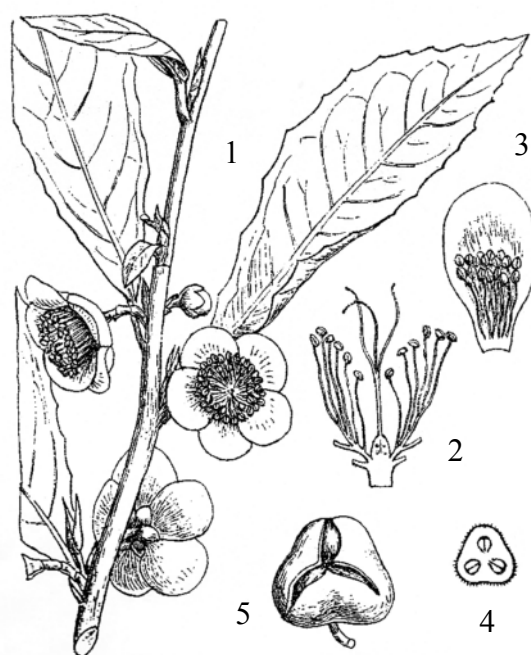


Рис. 545. *Thea sinensis*: 1 - часть побега; 2 - цветок в разрезе; 3 - листочек околоцветника с группой тычинок; 4 - завязь в разрезе; 5 - плод

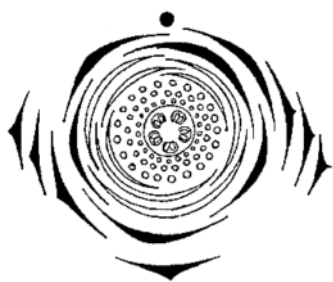


Рис. 546. *Camellia japonica*: диаграмма цветка

пологом субтропического леса. Многочисленные культурные сорта являются кустарниками с крупными белыми цветками до 4 см в диаметре. Чашелистиков 5-6, лепестков до 9. Плод - 3-5 - гнездная коробочка, в каждом гнезде находится по одному шаровидному семени.

Другим известным представителем семейства является род Камелия (*Camellia*), систематически близкий к роду *Thea*, отличающийся от него черешковыми листьями и опадающими чашелистиками.

Род насчитывает 80 видов, распространённых в Восточной Азии. В культуре широко распространена Камелия японская (*Camellia japonica*, рис. 546), разводимая как декоративное растение.

### Порядок Зверобоецветные - *Hypericales*

Деревья и кустарники, реже полукустарники и травянистые растения с супротивными или мутовчатыми простыми листьями без прилистников. Цветки одиночные или в зонтиковидных или щитковидных цимозных соцветиях, раздельнополые или обоеполые, спироциклические или циклические, с двойным околоцветником. Чашелистики и лепестки в различном количестве, чаще всего их 4-6, не сросшихся. Тычинки срастаются в пучки, иногда до самых пыльников, реже тычинки свободные. В женских цветках часто встречаются стаминодии. Завязь верхняя, с различным количеством гнезд (от 1 до 6), плацентация центрально-угловая или стенная. Плод коробочка, ягода или костянка. Семена без эндосперма с крупным зародышем, часто с ариллусом. В межклетниках

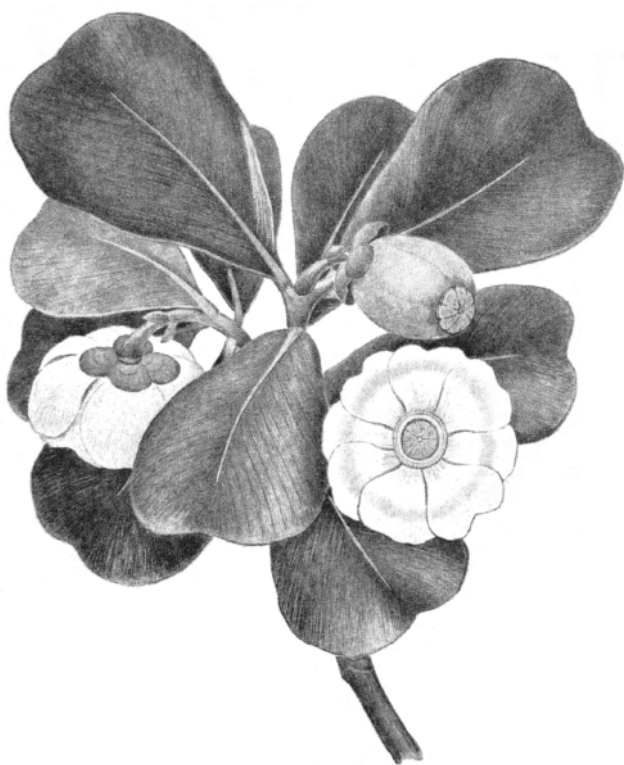


Рис. 547. *Clusia rosea*

имеются эфирные масла или смолы. Порядок включает одноимённое семейство, насчитывающее около 50 родов и 900 видов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках, представители рода Зверобой (*Hypericum*) встречаются также в умеренных областях. В системе покрытосеменных, принятых в "Жизни растений", порядку придаётся ранг семейства (*Clusiaceae*) в составе порядка *Theales*.

Среди тропических представителей семейства встречаются эпифитные деревья-удушители. Семя Клузии розовой (*Clusia rosea*, рис. 547), занесённое в крону деревьев, прорастает в богатых гумусом щелях коры. Главный корень ветвится, оплетая ствол, проникает в субстрат и обеспечивает питание молодого растения. После этого от основания стебля отрастают многочисленные придаточные корни, ползущие и плотно прижимающиеся к стволу, достигающие почвы. Ствол хозяина постепенно отмирает внутри плотного сплетения корней эпифита, оставляя трубчатую полость, и Клузия продолжает существовать уже как самостоятельное дерево. Для видов этого рода характерна ещё одна особенность - сочные вскрывающиеся плоды: при созревании плода внешние части плодолистиков отваливаются, а остаются центральная колонка и перегородки.

Одним из известных тропических плодовых деревьев является Мангустан (*Garcinia mangostana*, рис. 548). Его плоды достигают в диаметре 5 см, в них съедобна только внутренняя часть - эндокарпий, представляющий собой муссоподобную кисло-сладкую мякоть, в которую погружены семена. Мезокарпий содержит дубильные вещества и несъедобен. Семена образуются апомиктически и всегда несут наследственность материнского

имеются эфирные масла или смолы.

Порядок включает одноимённое семейство, насчитывающее около 50 родов и 900 видов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках, представители рода Зверобой (*Hypericum*) встречаются также в умеренных областях. В системе покрытосеменных, принятых в "Жизни растений", порядку придаётся ранг семейства (*Clusiaceae*) в составе порядка *Theales*.

Среди тропических представителей семейства встречаются эпифитные деревья-удушители. Семя Клузии розовой (*Clusia rosea*, рис. 547), занесённое в крону деревьев, прорастает в богатых гумусом щелях коры. Главный корень ветвится,

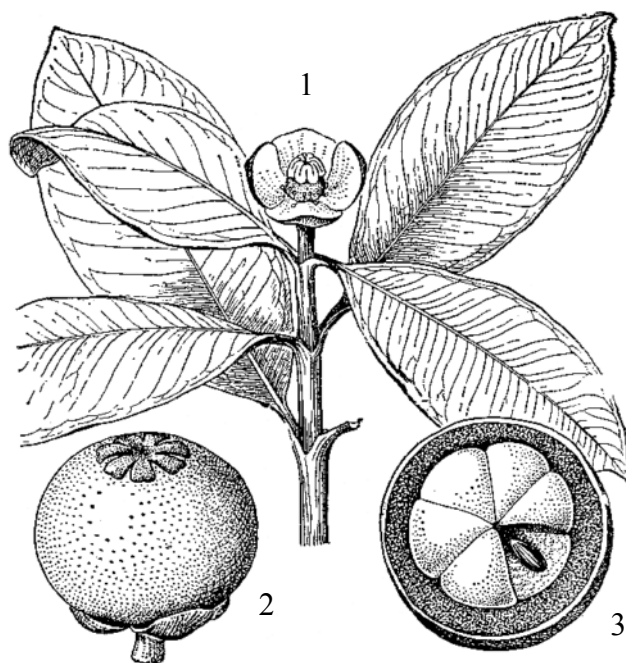


Рис. 548. *Garcinia mangostana*: 1 - цветущий побег; 2 - плод; 3 - плод в разрезе

растения, поэтому, возможно, все деревья плантаций генетически идентичны. В диком виде Мангустан неизвестен.

Одним из крупнейших родов семейства является Зверобой (*Hypericum*). Его виды являются экологически пластичными, встречаются как на влажных местах по лугам, болотам, в мелкой воде у края озёр, так и на очень сухих местообитаниях - в трещинах скал, на каменистых россыпях, песках, в зарослях кустарников, на пастбищах, залежах, у дорог и т.д. В цветке обычно пять пучков тычинок, пестик состоит из пяти сросшихся плодолистиков. У некоторых видов плодолистиков и пучков тычинок три, как у Зверобоя пятнистого (*Hypericum maculatum*, рис. 549).

Наиболее известным видом умеренных широт является Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*, рис. 550), межклеточные секреторные вместилища которого хорошо заметны в листьях, если их рассматривать на просвет. Это популярное лекарственное растение, препараты которого обладают мочегонным, противовоспалительным, ранозаживляющим, фотосенсибилизирующим и противомикробным свойствами, траву также используют в ликёро-водочном производстве. Однако в некоторых странах (Австралия, Новая Зеландия, запад Северной Америки) он является злостным сорняком пастбищ.



Рис. 550. *Hypericum perforatum*

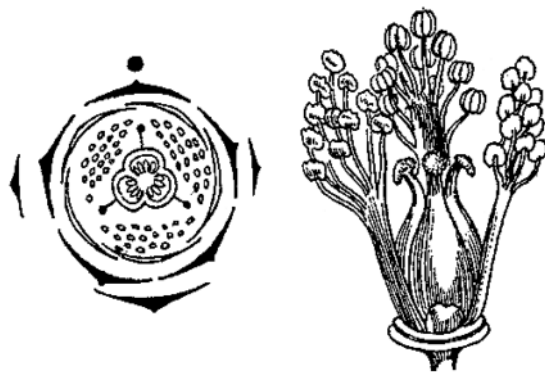


Рис. 549. *Hypericum maculatum*: 1 - диаграмма цветка; 2 - андроцей и гинецей

Интенсивно размножаясь вегетативно и семенами (каждое растение даёт за сезон около 23 000 семян), он делает пастбища опасными для сельскохозяйственных животных. Содержащийся в нём красный пигмент гиперин с фотодинамической активностью вызывает у животных, поедающих это растение, повышенную чувствительность белых участков кожи к солнечному свету. У животных появляются раны на теле и голове, распухают уши, они теряют вес и силу и могут погибнуть. Борьба с засорением пастбищ Зверобоем проводится биологическими методами разведением некоторых видов жуков.

#### Порядок Мальвоцветные - *Malvales*

Порядок представлен деревьями, кустарниками и травянистыми растениями



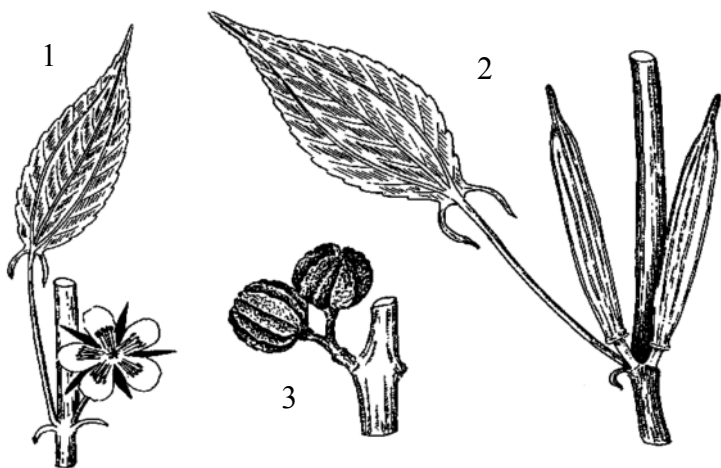


Рис. 551. *Corchorus ditorius*: 1 - часть побега с цветком; 2 - плоды; *Corchorus capsularis*: 3 - плоды

с очередными простыми листьями, обычно снабженными прилистниками. Молодые части растений часто покрыты звездчатыми волосками или пельтатными чешуйками, а в паренхимных тканях обычны слизевые клетки, полости или каналы. Цветки в различных цимозных соцветиях, нередко одиночные, обоеполые, пятичленные, актиноморфные, с двойным

околоцветником, часто с подчашием. Тычинки в двух кругах, причём внешние тычинки превращаются в стаминодии или отсутствуют, а члены внутреннего круга обычно срастаются в колонку вокруг гинецея или образуют несколько пучков. Гинецей ценокарпный, завязь верхняя, многогнёздная. Плоды обычно сухие, иногда костянковидные или ягоды. Семена с эндоспермом или без него, с прямым, реже согнутым зародышем.

Порядок включает 11 семейств, из которых наиболее крупными являются Липовые (*Tiliaceae*), Стеркулиевые (*Sterculiaceae*), Бомбаксовые (*Bombacaceae*) и Мальвовые (*Malvaceae*).

Семейство Липовые (*Tiliaceae*) насчитывает 46 родов и 450 видов, большинство из которых обитают в тропических и субтропических областях Азии, Америки, Африки, Австралии, лишь один род Липа (*Tilia*) занимает ареал в пределах северных умеренных широт. Тычинки многочисленные, реже их 10, свободные или коротко сросшиеся у основания. Гинецей из 2 или многих плодолистиков. Плод коробочка или односеменной орех.

Род Джут (*Corchorus*) насчитывает около 100 видов кустарников или травянистых растений, широко распространённых в тропиках и субтропиках обоих полушарий. Два однолетних вида этого рода относятся к числу волокнистых растений мирового значения (второе место после хлопчатника) и широко возделываются, особенно в Индии и в Пакистане. Это Джут круглоплодный (*Corchorus capsularis*, рис. 551,3) и Джут длинноплодный (*Corchorus ditorius*, рис. 551,1-2). Волокно, получаемое из стеблей этих растений, идёт на изготовление верёвок, мешочной тары, тканей и ковровых изделий. Мешки из джута не пропускают воду, их широко используют для перевозки сахара, соли, цемента и прочих товаров, которые необходимо беречь от промачивания. Листья и молодые побеги употребляют в пищу.

Род Липа (*Tilia*) насчитывает около 50 видов, распространённых в Северном полушарии. Это деревья, достигающие 15-25 м высоты и доживающие до 100-150 лет. Для видов этого рода характерно наличие присоцветного листа (крыла), служащего для распространения плодов при помощи ветра, как у Липы

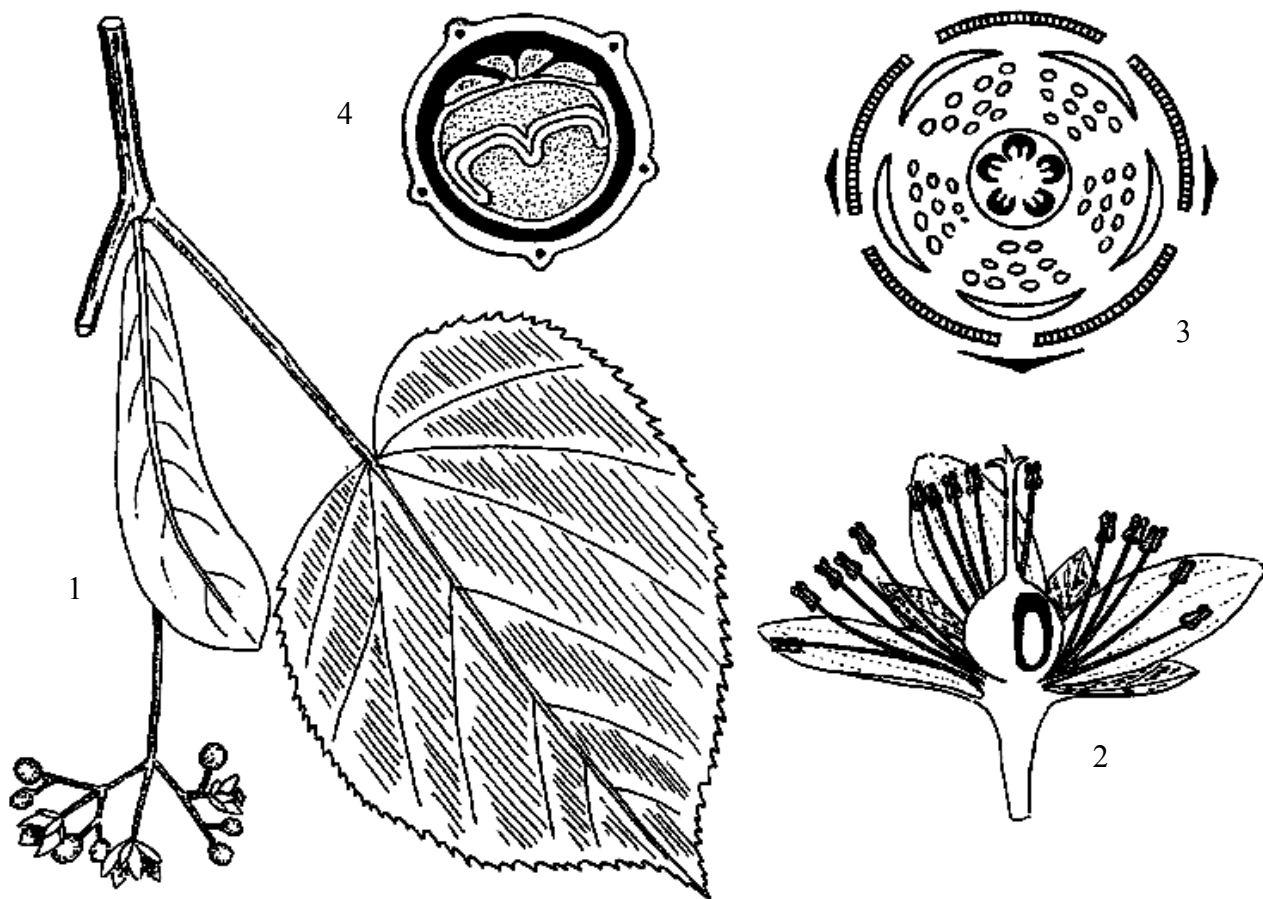


Рис. 552. *Tilia caucasica*: 1 - часть побега с соцветием; 2 - цветок в разрезе; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод в разрезе

кавказской (*Tilia caucasica*, рис. 552). Тычинок от 15 до 80, сросшихся в 5 пучков, противостоящих лепесткам. Завязь пятигнездная, в каждом гнезде по 2 семязачатка, но из всех 10 развивается обычно 1. Плод - односемянной орех, реже двусемянной. Зародыш имеет пальчатые семядоли. Липа - одна из наиболее газоустойчивых пород, лучший медонос и пергонос. Цветки издавна известны как прекрасное лекарственное потогонное средство. Древесина широко используется для производства посуды, фанеры, спичек, музыкальных инструментов, игрушек. Из луба готовят мочало, а из коры молодых деревьев - лыко, которое идет на изготовление лаптей, кулей, рогож и т.д.

Семейство Стеркулиевые (*Sterculiaceae*) насчитывает около 60 родов и до 1000 видов, широко распространённых в тропических областях обоих полушарий. В цветке 5 чашелистиков, сросшихся у основания, 5 мелких лепестков, часто редуцированных. Тычинки расположены в 2 круга, внешние превращены в стаминодии или недоразвиты. Внутренние часто ветвятся, тычиночные нити срастаются в трубку, иногда со стаминодиями. Гинецей обычно из 5 плодолистиков, синкарпный или вторично апокарпный (плодолистики свободны в нижней части, но столбики сросшиеся). Плоды разных типов, сухие или мясистые, часто распадающиеся на отдельные плодики.

Род Теоброма (*Theobroma*) насчитывает 22 вида, обитающих в Центральной и Южной Америке. Наиболее известным представителем этого рода является

Шоколадное дерево (*Theobroma cacao*, рис. 553,1-7). Это вечнозелёное дерево 10-15 м высотой с крупными листьями и мелкими цветками, располагающимися пучками на стволах (каулифлория). Плоды крупные (15-25 см), сочные, с плотной кожурой, жёлтого или красно-жёлтого цвета, пятигнёздные. Каждый плод содержит 20-30 крупных семян, называемых какао-бобами, из которых после соответствующей обработки получают масло какао, а оставшийся жмых размалывают и используют как порошок напитка какао, а также для приготовления шоколада.

Род Кола (*Cola*) насчитывает до 125 видов, обитающих в тропической Африке. Наиболее известны 2 вида этого рода: Кола блестящая (*Cola nitida*) и Кола заострённая (*Cola acuminata*, рис. 553,8-14), из семян которых получают порошок, идущий на изготовление таких известных напитков, как кока-кола и пепси-кола. Это деревья с цельными листьями и раздельнополыми цветками. Венчик редуцирован. Плод - коробочка, при созревании растрескивающаяся на 5 долей-листочков. Семена без эндосперма, крупные, с двумя, а иногда с 4-6 семядолями, содержат алкалоиды кофеин, колатин, теобромин, используемые в медицине для тонизации мышечной и сердечной деятельности, возбуждения центральной нервной системы.

Семейство Бомбаксовые, или Баобабовые (*Bombacaceae*) насчитывает около 200 видов, распространённых в тропиках обоих полушарий. Это листопадные или вечнозелёные деревья с пальчатосложными листьями. Чашечка обычно с подчашием. Тычинки срастаются в длинную трубку, окружающую столбик. Гинецей из 2-5 плодолистиков. Плод - синкарпная коробочка, иногда мясистая и нераскрывающаяся. Цветки, как правило, недолговечны, живут одну ночь, опыляются летучими мышами, птицами, насекомыми.

Род Баобаб (*Adansonia*) насчитывает 9 видов, из которых 6 распространены на Мадагаскаре, 2 - в Австралии и 1-в Африке. Наиболее известным представителем рода является Баобаб пальчатый (*Adansonia digitata*, рис. 554,1-2). Это дерево до 20 м высотой и 4-10 м в диаметре. Листья пальчатосложные, опадающие в жаркий сезон. Цветки крупные, 12-20 см в диаметре, ароматные, свисающие вниз на длинных цветоножках. Плод - продолговатая коробочка до 40 см длиной, мясистая, используется в пищу и для получения прохладительных напитков. Древесина рыхлая, содержит большой запас воды, часто загнивает, отчего ствол обычно полый. Из коры получают волокно для изготовления веревок, сетей, одежды.

В древесине представителей семейства преобладает паренхимная водозапасающая ткань. Свежесрубленная древесина пропитана водой и очень тяжела, но при подсыхании становится легче пробки. Самой лёгкой древесиной (плотность 0,12-0,3) обладает южноамериканская Охрома пирамидальная, или Бальзовое дерево (*Ochroma pyramidale*, рис. 554,8-10).

Род Сейба (*Ceiba*) включает 20 видов, из которых наиболее известным является южноамериканская Сейба пяти тычинковая (*Ceiba pentandra*, рис. 554,5-7), широко культивируемая по всей тропической зоне. Это дерево с густой

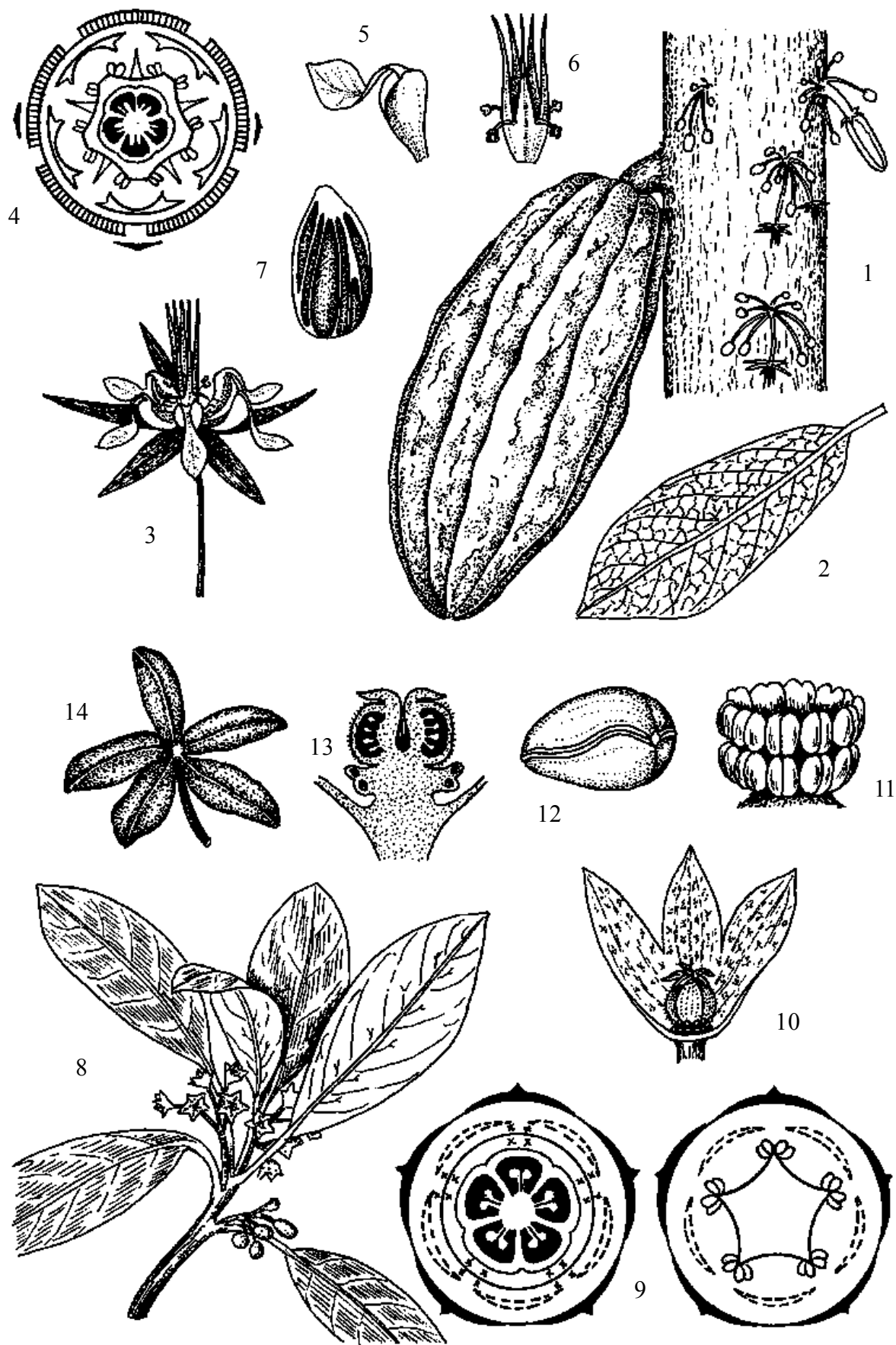


Рис. 553. *Theobroma cacao*: 1 - часть побега с цветками и плодом; 2 - лист; 3 - цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - лепесток; 6 - андроцей со стаминодиями; 7 - плод. *Cola acuminata*: 8 - часть цветущего побега; 9 - диаграммы женского и мужского цветков; 10 - женский цветок в разрезе; 11 - андроцей; 12 - семя; 13 - гинецей в разрезе; 14 - плод

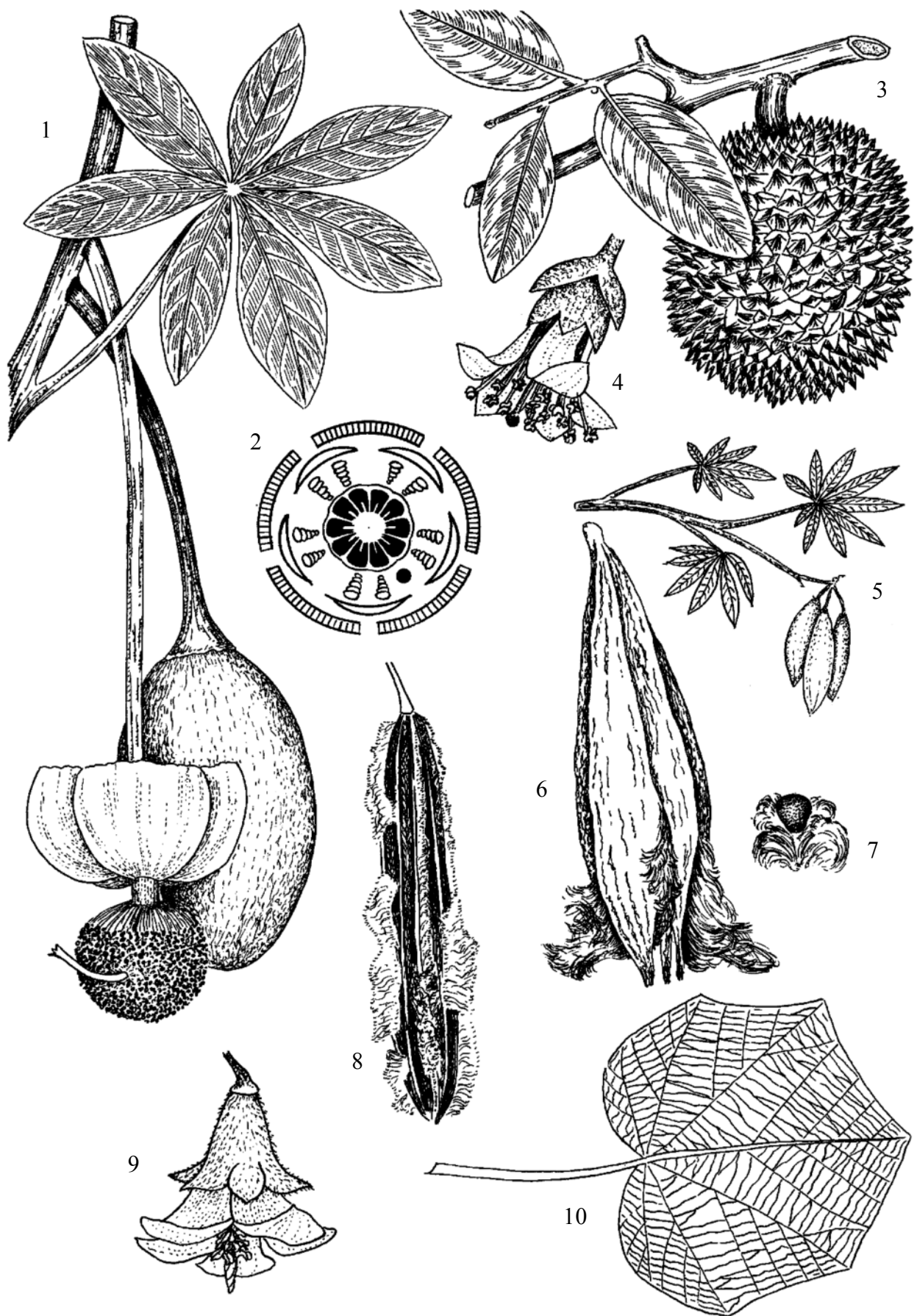


Рис. 554. *Adansonia digitata*: 1 - часть побега с цветками и плодом; 2 - диаграмма цветка. *Durio zibethinus*: 3 - часть побега с плодом; 4 - цветок. *Ceiba pentandra*: 5 - часть побега с плодом; 6 - плод; 7 - семя. *Ochroma pyramidale*: 8 - плод; 9 - цветок; 10 - лист

кроной, достигающее 45 м высоты, имеющее в основании ствола досковидные корни. Цветки 2-5 см в диаметре, беловато-жёлтые, раскрываются во второй половине дня. Андроцей состоит из 5 групп тычинок. Плод - продолговатая коробочка 10-12 см длиной, внутренние стенки которой покрыты тонкими шелковистыми волосками, являющимися выростами эпидермиса этих стенок. При вскрытии коробочки волоски отделяются от стенок и с помощью слизи приклеиваются к лёгким семенам, увеличивая их летучесть. Волоски носят название "капок" и широко используются вместо ваты для набивки подушек, в производстве мягкой мебели, для спасательных жилетов. Сейба - основной поставщик капока, поэтому его также называют шерстяным, шёлковым или хлопковым деревом, хотя капок и не используется для изготовления пряжи и тканей из-за ломкости волосков.

В тропической Азии широко культивируется Дуриан цибетиновый (*Durio zibethinus*, рис. 554,3-4). Это большое, вечнозелёное дерево с простыми листьями и крупными каулифлорными или рамифлорными цветками, которые открываются вечером и опыляются летучими мышами и пчёлами. Плоды достигают в диаметре 20 см и массы до 4 кг, имеют очень твёрдую оболочку и покрыты мощными колючками. Плод раскрывается 5 створками, по краю которых располагаются семена с мясистыми придатками (ариллусами), вкус которых напоминает взбитые сливки с примесью земляники и ананаса, но запах отвратителен. Говорят, отважившийся попробовать плод Дуриана, сохраняет пристрастие к нему на всю жизнь.

Семейство Мальвовые (*Malvaceae*) насчитывает около 85 родов и более 1600 видов травянистых растений, кустарников или небольших деревьев, распространённых в умеренно тёплых, тропических и субтропических областях земного шара. Листья очередные, с прилистниками, пальчатолопастные или пальчатораздельные, реже цельные. Цветки актиноморфные, реже немного зигоморфные, обычно обоеполые, пятичленные, для многих видов характерно наличие подчашия. Тычинки в 2 кругах, 5 тычинок наружного круга редуцированы, внутренние срастаются тычиночными нитями и в верхней части расщепляются, так что каждый пыльник имеет только 2 гнезда. Пестик из 3 или многих плодолистиков. Плод - многогнездная коробочка, раскрывающаяся продольными щелями, или дробный, распадающийся на отдельные части (мерикарпии), которые могут быть односеменными или многосеменными, в последнем случае каждый мерикарпий вскрывается продольной щелью. Характерно наличие в тканях слизистых вместилищ, играющих роль в водном балансе растений, связывая воду, что позволяет некоторым видам обитать в засушливых условиях, сохраняя мезофильный облик.

Род Хлопчатник (*Gossypium*) насчитывает до 35 диких и культурных видов. Это важнейшая техническая культура, дающая до 75% мирового производства волокна. Обычно культивируются 4 вида, из которых Хлопчатник травянистый (гуза) (*Gossypium herbaceum*) и Хлопчатник древовидный (*G. arboreum*) имеют афро-азиатское происхождение, а Хлопчатник волосистый (*G. hirsutum*) и

Хлопчатник барбадосский (*G. barbadense*) - американское. На семенах этих видов образуются волокна длиной от 20 до 50 мм, представляющие вытянутые клетки эпидермиса. Из волокон вырабатываются ткани бытового назначения (сатин, ситец, батист, парашютная и др.), киноплёнка, взрывчатые вещества, а также искусственный шёлк, бумага, изоляционные ткани. Семена используют для получения пищевого и технического масел, а отходы идут на корм животных. Стебли используются для выработки бумаги, лаков, спирта.

В странах Средней Азии возделывают Хлопчатник волосистый (упланд) (*Gossypium hirsutum*, рис. 555,1-5), родина которого - Мексика. Это многолетник, но возделывается как однолетнее растение. Стебель достигает высоты 70-170 см, несёт крупные, пяти-трёхлопастные листья. Цветки крупные, лепестки кремовые, при увядании краснеющие. Коробочки яйцевидные или шаровидные, при созревании раскрывающиеся. Семена покрыты длинными (волокно) и короткими (подпушек) волосками. Волокно белое, 25-36 мм длины.

Род Гибиск (*Hibiscus*) насчитывает 250 видов, обитающих в тёплых странах. Это преимущественно деревья и кустарники, реже травянистые растения. В культуре широко распространён Кенаф (*Hibiscus cannabinus*, рис. 555,8-9). Это однолетнее растение с рассеченными листьями, похожими на лист Конопли. Цветки жёлтые. Из стеблей получают волокно, мало уступающее джутовому, а при хорошей обработке приближающееся к льняному. В комнатной культуре распространён Гибиск китайский, или Китайская роза (*Hibiscus rosa-sinensis*, рис. 555,7), родина которого - Юго-Восточная Азия. Из травянистых представителей рода широко распространён Гибиск вздутый (*Hibiscus trionum*, рис. 555,6). Это однолетник, достигающий высоты 15-50 см, встречающийся как сорняк в посевах, а также на нарушенных местообитаниях.

Род Канатник (*Abutilon*) насчитывает более 100 видов, распространённых преимущественно в тропиках и субтропиках. В хозяйственных целях используется Канатник Теофраста (*Abutilon theophrastii*, рис. 556,1-2), который в диком состоянии распространён в Европе, Африке, Азии. Это травянистый однолетник, достигающий 4,5 м высоты, с крупными, округло-сердцевидными, заострёнными листьями. Цветки жёлтые, подчашья нет. Плод состоит из 11-30 мерикарпиев, расположенных кольцом вокруг столбика. Каждый мерикарпий вскрывается щелью и содержит 3-5 семян. Из стеблей получают волокно, применяющееся при изготовлении верёвок, канатов, тарных тканей.

Род Алтей (*Althaea*) насчитывает более 10 видов, распространённых в умеренных зонах Евразии. Это однолетние или многолетние травы, в цветках которых подчашье состоит из 6-12 сросшихся у основания листочков. Во многих странах возделывается и встречается в диком виде Алтей лекарственный (*Althaea officinalis*, рис. 556,3-5). Это многолетник, достигающий 60-150 см высоты, с трёх- или пятилопастными листьями с вытянутой верхушкой. Цветки розовые, 2-3 см в диаметре. Подчашье из 8-12 линейных листочков. Пестик с плоской завязью. Плоды сухие, дисковидные, по созревании распадающиеся на односемянные орешки, густо покрыты звездчатыми волосками.



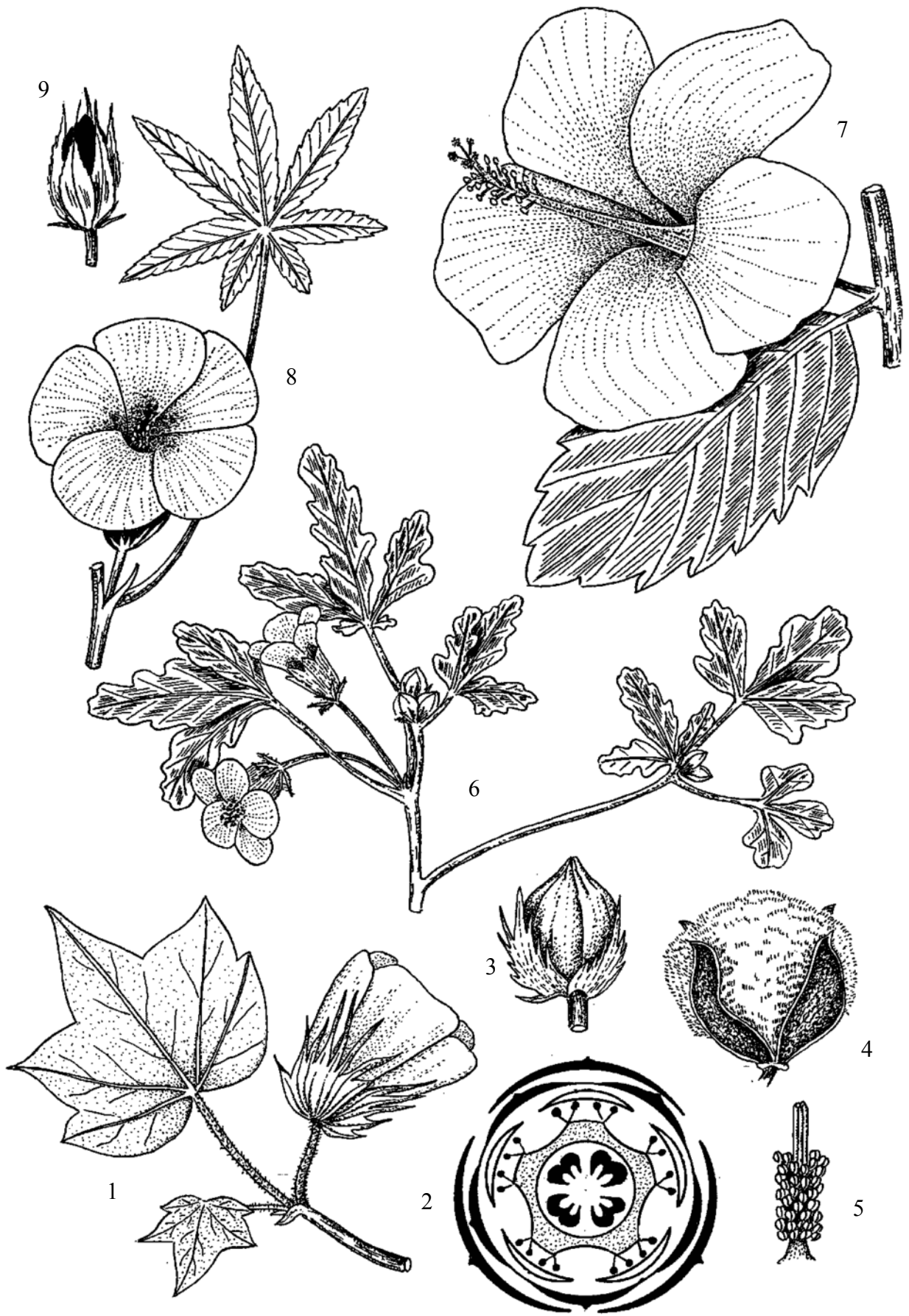


Рис. 555. *Gossypium hirsutum*: 1 - часть цветущего побега; 2 - диаграмма цветка; 3 - незрелый плод; 4 - вскрытый плод; 5 - андроцей и гинецей. *Hibiscus trionum*: 6 - часть цветущего побега. *Hibiscus rosa-sinensis*: 7 - цветок и лист. *Hibiscus cannabinus*: 8 - цветок и лист; 9 - плод





Рис. 556. *Abutilon theophrastii*: 1 - часть цветущего побега; 2 - диаграмма цветка. *Althaea officinalis*: 3 - часть побега; 4 - диаграмма цветка; 5 - гинецей. *Malva neglecta*: 6 - часть побега; 7 - плод

Род Мальва (*Malva*) насчитывает более 125 видов, распространённых в Евразии, Африке и Северной Америке. Обычным рудеральным видом является Мальва незамеченная, или Просвирник (*Malva neglecta*, рис. 556,6-7). Это травянистый однолетник с лежачими стеблями и округло-сердцевидными, неглубоколопастными листьями. Цветки мелкие, бледно-фиолетовые или белые. Подчашье состоит из 3 свободных листочков. Плод дисковидный, в незрелом виде съедобный ("калачики"), по созревании распадающийся на односемянные орешки.

### Порядок Верескоцветные - *Ericales*

Жизненные формы - небольшие деревья и кустарники, реже многолетние травы с простыми очередными, реже супротивными или мутовчатыми листьями без прилистников. Цветки собраны в кистевидные соцветия, обоеполые, реже однополые, обычно актиноморфные, большей частью обдиплостемонные. Чашелистиков и лепестков обычно 5, встречается и другое количество (3-7). Чашечка свободнолистная или чашелистики сростаются у основания. Венчик обычно сростнолепестный. Тычинки в одинаковом числе с лепестками или их вдвое больше, они прикрепляются к цветоложу, реже к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, из 2-10 плодолистиков, завязь верхняя или нижняя. Плоды - локулицидные или септицидные коробочки, ягоды или костянки. Семена мелкие, с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Порядок включает 7 семейств, из которых наиболее крупным является семейство Вересковые (*Ericaceae*), насчитывающее 140 родов и около 3500 видов, широко распространённых в субтропических, умеренных и холодных областях земного шара, а также в горах тропиков, но отсутствуют в пустынях и степях.

В семействе преобладают кустарники или кустарнички, реже встречаются травы, в том числе сапрофитные. Есть крупные деревья, достигающие в высоту 20 м, и эпифиты тропических дождевых лесов. Побеги многих видов покрыты мелкими кожистыми листьями, концентрирующимися на их концах ("эрикоидный облик"). Листья могут быть кожистыми, вечнозелёными, или опадающими, они подразделяются на три типа (рис. 557): 1 - тип рододендрона (плоский); 2 - игловидный, напоминающий хвоинку; 3 - эрикоидный лист с сильно завёрнутыми краями (тип вереска). У некоторых видов при недостатке влаги лист может

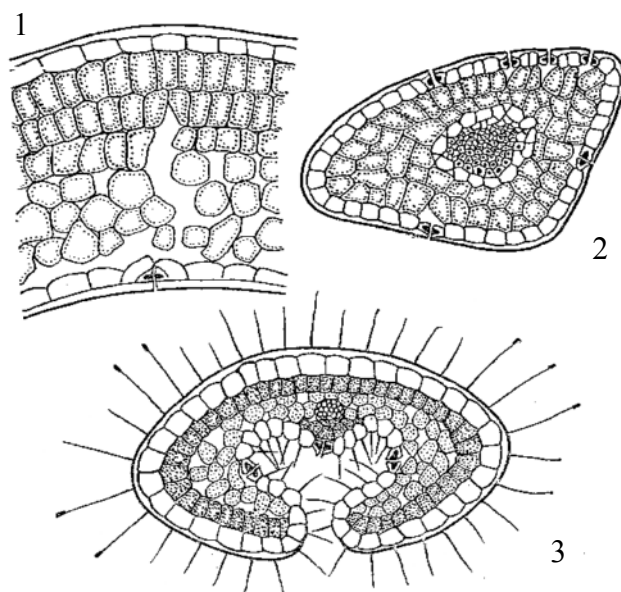


Рис. 557. Поперечные разрезы листьев: 1 - плоский (клюква); 2 - игловидный (хариманиелла); 3 - эрикоидный (вереск)

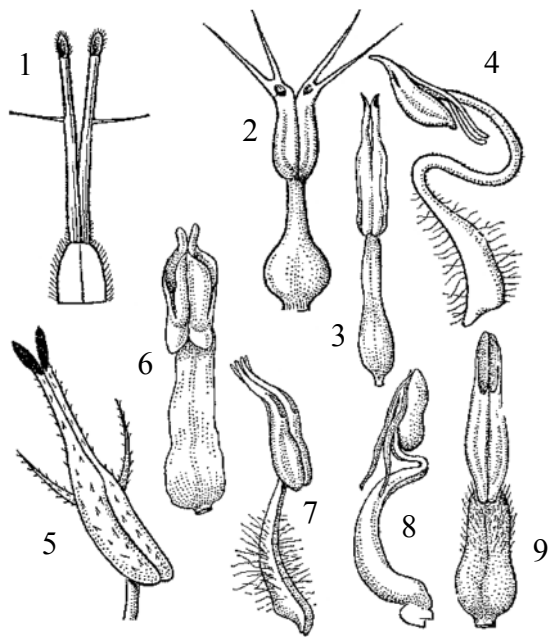


Рис. 558. Тычинки Вересковых: 1 - *Vaccinium stamineum*; 2 - *Zenobia pulverulenta*; 3 - *Chamaedaphne calyculata*; 4 - *Lyonia fruticosa*; 5 - *Vaccinium myrtillus*; 6 - *Elliotia racemosa*; 7 - *Gaultheria procumbens*; 9 - *Oxydendrum arboreum*

свёртываться. Цветки собраны в кистевидное соцветие, реже соцветие бывает щитковидным. Большинство представителей имеют 5 чашелистиков, 5 лепестков, 10 тычинок и пятигнёздный синкарпный гинецей. У большинства видов лепестки срастаются у основания, у видов рода Багульник (*Ledum*) они свободные. Характерным признаком семейства является наличие нектарного диска у основания завязи.

Тычинки обладают большим морфологическим разнообразием (рис. 558). Общим их признаком является наличие двух гнёзд пыльников и вскрывание порами. Тычинки часто снабжены двумя придатками, по наличию которых семейство в старых системах носило название *Bicornes* (двурогие). Придатки служат плечами рычага,

способствующими высыпанию пыльцы при посещении цветка насекомыми.

Семейство делится на 6 подсемейств, которые в некоторых системах выделяются в самостоятельные семейства.

Наиболее примитивным считается подсемейство Рододендроновых (*Rhododendroideae*), куда входят исключительно деревья и кустарники. Венчик свободнолепестный или сrostнолепестный, с широким зевом, тычинки без придатков, пыльники вскрываются верхушечными порами, плоды - септицидные коробочки.

Наиболее крупным родом является род Рододендрон (*Rhododendron*), число видов которого превышает 1000 (1200-1300). Это вечнозеленые, полувечнозеленые и листопадные кустарники, кустарнички, реже деревья. Высота от нескольких сантиметров до 15-30 м. Листья в большинстве продолговато-овальные, длиной 10-15 см, редко больше - до 30 см, есть среди рододендронов и эпифиты.

Большинство видов рододендрона в природных условиях растет в лесах, образуя подлесок, но есть и виды открытых пространств, образующие сплошные заросли в субальпийских и альпийских поясах гор. Распространены рододендроны в холодных и умеренных областях Северного полушария. Родиной большинства известных ныне видов является Восточная Азия. Ареал их включает бассейны большинства рек, берущих начало в горах Тибета, западные провинции Китая - Сычуань и Юньнань, Корею и Японию, п-ов Камчатку, Новую Гвинею, Северную Австралию. В Европе обнаружено лишь 9 видов рододендрона, в Северной Америке - 29 видов. В Южной Америке и в Африке

рододендроны не встречаются.

На Кавказе произрастает пять видов рода *Rhododendron*, среди которых выделяется эндемичный Рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum*, рис. 559), образующий собственные

фитоценозы, в которых доминирует и является эдификатором, создает свой микроклимат, формирует специфические почвы, влияет на возобновление древесного яруса, на рост и развитие травянистого покрова. Сплошные заросли этого вида имеют ландшафтообразующее значение. Откладывая ежегодно обильный слой листвы, медленно разрушающийся в условиях холодного климата, рододендрон является мощным торфообразователем. Это вечнозеленый кустарник до 1-1,5 м высоты с приподнимающимися стеблями и продолговато-овальными, зимующими кожистыми листьями, покрытыми снизу густым коротким рыжим войлоком. Цветки собраны в зонтиковидное соцветие, венчик до 3 см длиной и в диаметре, желтовато-белый с зелеными или красноватыми крапинками в зеве, тычинок 10. Рододендрон образует большое количество мелких, распространяемых ветром семян.

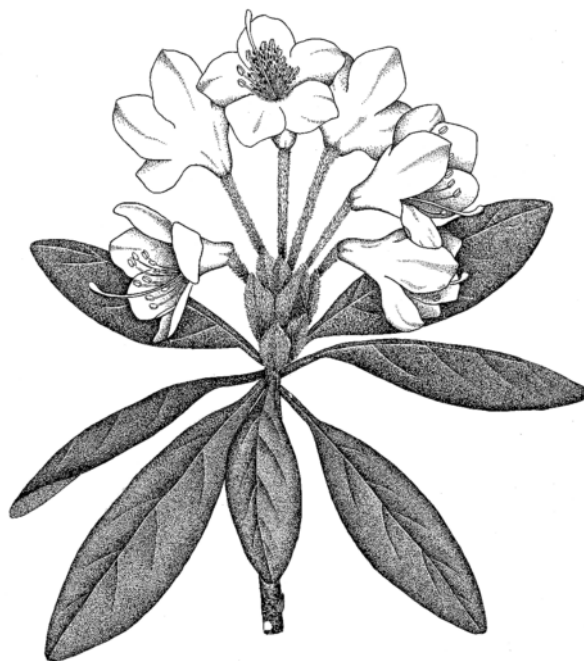


Рис. 559. *Rhododendron caucasicum*



Рис. 560. *Rhododendron luteum*

Другим распространённым видом является Рододендрон жёлтый (*Rhododendron luteum*, рис. 560), растущий на Кавказе и в Турции, островные местонахождения имеются в Польше, Белоруссии и Украинском Полесье. Это листопадный кустарник с жёлтыми ароматными цветками, андроцей представлен 5 тычинками. Группу листопадных рододендронов с 5 тычинками ранее выделяли в особый род Азалия (*Azalea*), и Рододендрон жёлтый был известен под названием Азалии понтийской (*Azalea pontica*). Это деление рода на две группы сохранилось в декоративном цветоводстве.

Обширное подсемейство Вакциниевые (*Vaccinioideae*) включает

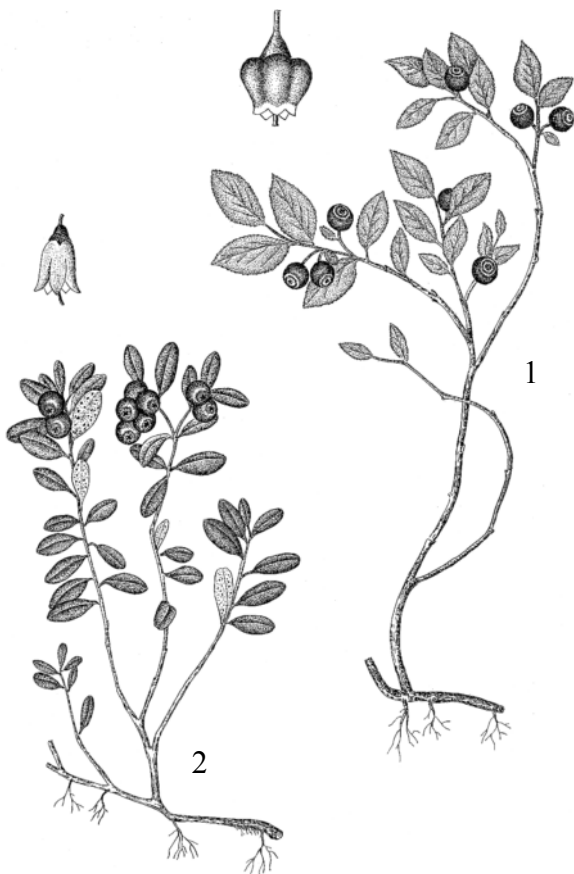


Рис. 561. 1 - *Vaccinium myrtillus*; 2 - *Rhodococcum vitis-idaea*

древесные растения от небольших деревьев до маленьких кустарников. Венчик обычно сростнолепестный, кувшинчатый или трубчатый, тычинки с придатками, плод ягода или коробочка.

Одним из крупных родов является Черника (*Vaccinium*), насчитывающий около 350 видов, распространённых в умеренных и холодных областях северного полушария. Среди видов этого подсемейства есть ряд интересных и полезных для человека растений. Это Черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*, рис. 561,1) - листопадный кустарник высотой 15-40 см с угловато-ребристыми ветвями, ягоды которого съедобны в сыром и сушёном виде; Брусника обыкновенная (*Rhodococcum vitis-idaea*, рис. 561,2) - вечнозелёный кустарничек до 25 см высотой с кожистыми листьями и красными ягодами, содержащими большое

количество сахара и органических кислот; Клюква болотная (*Oxycoccus palustris*, рис. 562) - вечнозелёный стелющийся полукустарник с тонкими стеблями, мелкими кожистыми листьями и тёмно-красными ягодами, широко распространённый по сфагновым и торфяным болотам. Ягоды содержат органические кислоты, витамины С и Р, пектиновые вещества, широко используются в пищевой и ликёро-водочной промышленности.

Небольшое подсемейство Грушанковые (*Pyroloideae*) включает 4 рода и около 30 видов, распространённых в холодных и умеренных областях северного полушария. Это травянистые микоризообразующие вечнозелёные растения с прикорневой розеткой листьев. Цветки собраны в кистевидное соцветие, иногда одиночные, как у Одноцветки обыкновенной (*Moneses uniflora*, рис. 563,1), приспособленные к гравитационной автогамии. Венчик 5-4-членный, цветки открытые или бокальчатые, насекомоопыляемые. Исключением является Ортилия маленькая (*Orthyilia secunda*, рис. 563,2), опыляемая ветром, в связи с чем её пыльцевые зёрна одиночные, в отличие от насекомоопыляемых представителей, у которых они объединены в тетрады. Плод - сухая локулицидная коробочка с большим количеством очень

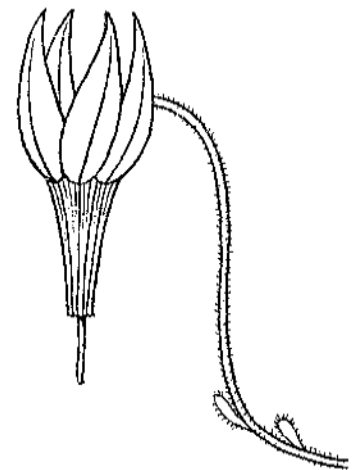


Рис. 562. *Oxycoccus palustris*: цветок

мелких семян, зародыш в которых представлен несколькими клетками и не имеет семядолей.

К подсемейству Вертляницевые (*Monotropoideae*) относится 10 родов, большинство из которых монотипны, распространённых в умеренных областях северного полушария и в горах тропиков. Все виды этого подсемейства являются сапрофитами, в связи с чем утратили зелёную окраску. Они имеют толстый, мясистый стебель с чешуевидными листьями. Основным условием существования этих растений является наличие на почве мощной подстилки из растительного опада, богатой органическими веществами, которые потребляются с помощью грибов. Установлено, что у Подъельника обыкновенного (*Hypomytis monotropa*, рис.



Рис. 564. *Hypomytis monotropa*

564) гифы одного и того же гриба образуют микоризу не только с растением, но и с корнями ближайших деревьев, через эти гифы Подъельник получает некоторые питательные вещества из корней дерева.

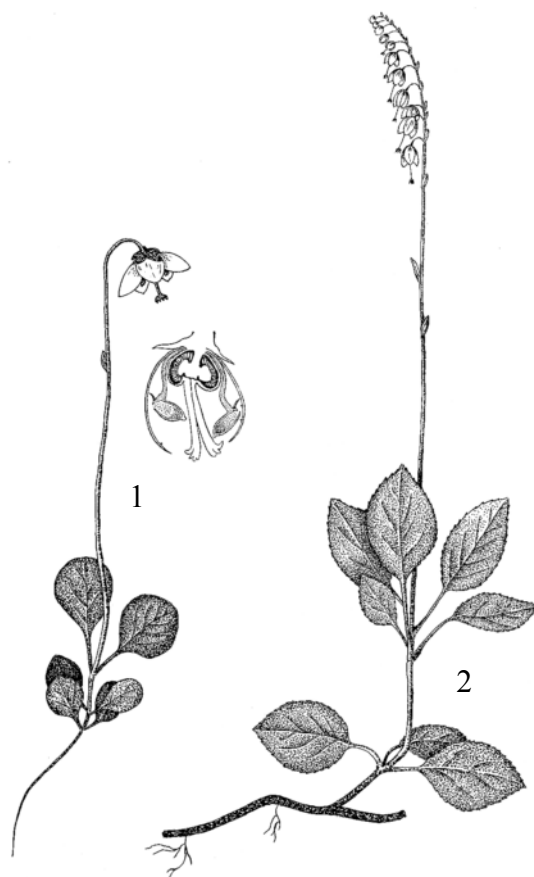


Рис. 563. 1 - *Moneses uniflora*; 2 - *Orthylia secunda*

### Порядок Молочаецветные - *Euphorbiales*

Порядок включает деревья, кустарники и травянистые растения с млечным соком. Листья обычно очередные, простые или реже сложные, с перистым или пальчатым жилкованием, большей частью с прилистниками. Цветки в соцветиях разных типов, однополые, актиноморфные, с двойным околоцветником или безлепестные, нередко вообще без околоцветника. Околоцветник пятичленный, реже четырёх- или трёхчленный. Чашелистики и лепестки обычно свободные. Тычинок 5-много, или число их редуцировано, свободных или различным образом сросшихся. Гинецей синкарпный, производный от паракарпного, очень редко псевдомономерный, обычно из 3, реже 2 или 4, иногда многих плодолистиков. Плоды разных типов, но в

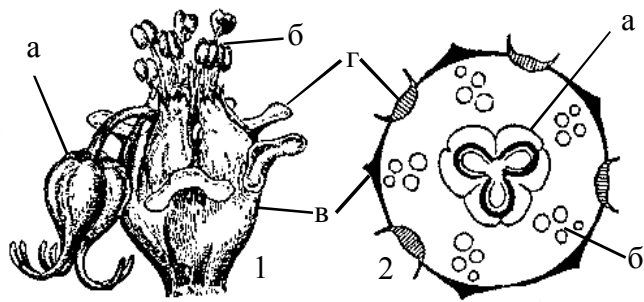


Рис. 565. Циаций: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма: а - женский цветок; б - мужские цветки; в - бокальчик; г - железа

большинстве случаев коробочки. Семена с прямым или согнутым зародышем и обильным эндоспермом, реже без эндосперма.

Порядок насчитывает 4 семейства, из которых самым крупным является Молочайные (*Euphorbiaceae*), насчитывающее 300 родов и около 7500 видов, распространённых космополитно, за исключением Арктики, но особенно

многочисленны в тропических и субтропических областях. Это деревья дождевого тропического леса, кактусовидные стеблевые суккуленты засушливых областей тропиков, эрикоидные кустарники Австралии, многолетние травы умеренных и холодных областей, есть лианы и водные растения.

У большинства видов семейства имеется млечный сок, содержащий различные вещества в растворённом или во взвешенном состоянии. Это протеины, сахара, аминокислоты, стерины, эфирные масла, сапонины, каучук, смолы и др. Некоторые растения содержат в млечном соке крахмальные зёрна, достигающих крупных размеров и имеющих разную форму - шариковидную, гантелевидную, палочковидную. Млечный сок у большинства видов находится в нечленистых млечниках, развивающихся из одной клетки, образующих разветвлённые системы трубок, пронизывающих все органы растения. У некоторых видов образуются членистые млечники за счёт растворения соседних клеточных стенок отдельных клеток.

Наиболее крупным родом является Молочай (*Euphorbia*), насчитывающий около 2000 видов. Характерным признаком рода является наличие особого типа соцветия - циация, выполняющего функцию отдельного обоополого цветка. Он состоит из женского цветка с редуцированным околоцветником или совершенно лишённым его, окружённого 4-5 сильно редуцированными мужскими верхцветными соцветиями, состоящими из 1-10 цветков. Прицветнички мужских цветков хорошо выражены или более-

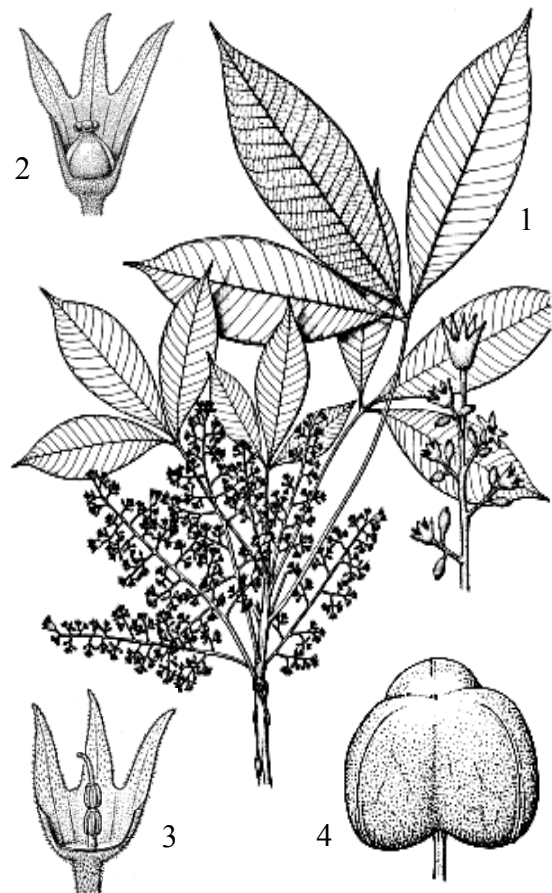


Рис. 566. *Hevea brasiliensis*: 1 - цветущий побег; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - плод



менее редуцированы, прицветники расположены против мужских соцветий и срастаются в колокольчатый или полушаровидный покров - бокальчик (рис. 565). Эти прицветники чередуются с 4-5 цельными или лопастными желёзками (нектарниками), иногда снабжёнными лепестковидными придатками.

Плод - особый тип дробной коробочки, так называемая регма, при созревании распадающаяся на гнёзда, с остающейся в центре колонкой. У многих видов семена снабжены небольшим выростом - карункулой, который возникает в результате разрастания ткани интегумента в области микропиле. Карункула способствует отделению семени от плаценты и выбрасыванию семени. Кроме того, ткани карункулы богаты жирными маслами и служат хорошей приманкой для муравьёв, участвующих в распространении семян.

Среди представителей семейства имеются и наиболее важные каучуконосные растения земного шара. Это виды рода Гевея (*Hevea*), распространённые в южноамериканских тропических дождевых лесах. Наибольший процент каучука (40-50%) содержится в млечном соке Гевеи бразильской (*Hevea brasiliensis*, рис. 566) - каучуконосного дерева бассейна реки Амазонки. Это растение широко культивируется в странах Азии и Африки. Каучук, получаемый из этого растения, составляет более 90% мирового производства натурального каучука.

Ценными в хозяйственном отношении являются виды рода Тунг (*Aleurites*). Это декоративные деревья с костянковидными плодами, распространённые в тропических и субтропических областях Азии. Из семян добывают очень ценное в техническом отношении быстро высыхающее тунговое масло, применяемое в производстве высококачественных эмалей, лаков и красок. Лучшее тунговое масло получают из семян Тунга Форда (*Aleurites fordii*, рис. 567), произрастающего в Китае и культивируемого во многих странах.

Также ценным техническим растением является Клещевина обыкновенная (*Ricinus communis*, рис. 568) - древесное растение тропической Африки и Азии, широко культивируемое во всех районах умеренного пояса земного шара как

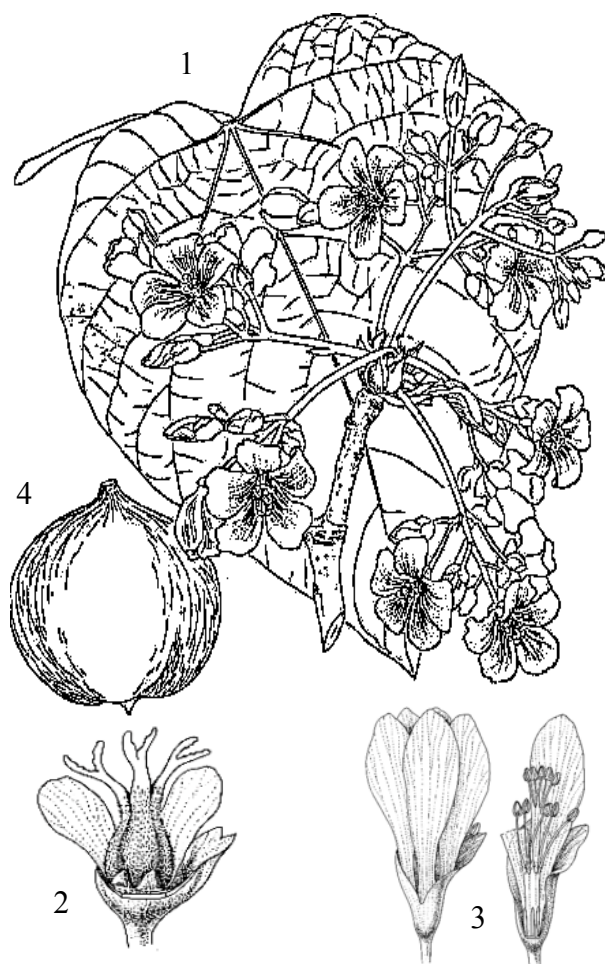


Рис. 567. *Aleurites fordii*: 1 - соцветие и лист; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок, внешний вид и в разрезе; 4 - плод





Рис. 568. *Ricinus communis*: 1 - соцветие и лист; 2 - мужской цветок; 3 - тычинка; 4 - женский цветок; 5 - завязь в поперечном разрезе; 6 - завязь в продольном разрезе; 7 - плод; 8 - вскрывшийся фрагмент плода; 9 - семя; 10 - семя в разрезе

муку и крупу. Маниок широко культивируется в Южной и Центральной Америке, а также в Азии, особенно в Индонезии.

Многие виды семейства культивируются как декоративные растения. К их числу относится Пуансеттия красивейшая (*Poinsettia pulcherrima*, рис. 570,1) - кустарник до 1,5 м высотой, произрастающий в тропических листопадных лесах Тихоокеанского побережья Мексики. Ярко-красные верхушечные листья наподобие венца окружают циаии, нектарные железы которых вырабатывают богатый глюкозой и фруктозой нектар, привлекающий птиц, которые являются главными опылителями этого вида.

В декоративных целях культивируются многие виды рода Молочай, имеющие кактусовидную безлистную форму,

однолетняя культура. Из семян этого вида получают невысыхающее техническое масло, находящее широкое применение в промышленности, а также в медицине: с древнейших времён масло клещевины известно как хорошее слабительное. Оно находит применение и как горючее. Кроме того, этот вид культивируется в качестве декоративного растения, особенно формы с пёстроокрашенными листьями.

Важным пищевым растением тропиков является Маниок съедобный (*Manihot esculenta*, рис. 569). Это быстрорастущий кустарник с пальчатолопастными листьями и однодомными цветками. Из крупных клубневидно вздутых корней этого растения, достигающих в длину 1 м и имеющих массу до 15 кг, получают



Рис. 569. *Manihot esculenta*: 1 - нижняя часть с клубнями; 2 - лист; 3 - соцветие; 4 - мужской цветок; 5 - женский цветок; 6 - семя

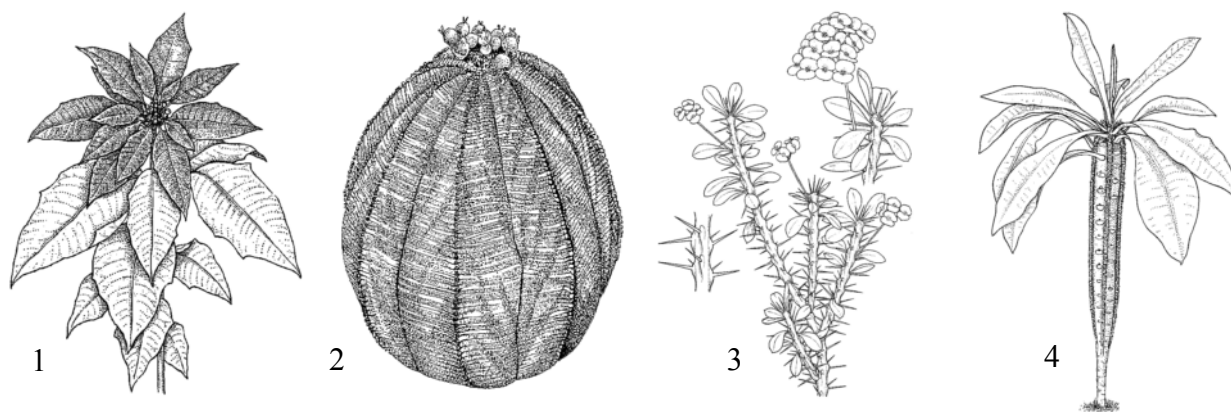


Рис. 570. 1 - *Poinsettia pulcherrima*; 2 - *Euphorbia obesa*; 3 - *E. splendens*; 4 - *E. lophogona*

например Молочай пухлый (*Euphorbia obesa*, рис. 570,2), а также суккулентные виды с листьями - колючий кустарник Молочай блестящий (*Euphorbia splendens*, рис. 570,3), неветвящийся с крупными листьями Молочай лофогона (*Euphorbia lophogona*, рис. 570,4) и другие виды.

Млечный сок многих тропических и субтропических видов используют в парфюмерии и для других целей. Почти все виды содержат вещество эуфорбин и являются ядовитыми растениями. Отравления молочаями очень тяжёлые и вызывают ожоги, долго не заживающие язвы, сильное воспаление слизистых оболочек, нарушение функции желудочно-кишечного тракта. Сорные виды пастбищ опасны для скота не столько на пастбищах, где животные избегают эти растения, сколько в сене.

Надпорядок *Dillenianae* представлен таксонами, в которых наблюдается постепенное усложнение строения цветка от примитивных *Dilleniales*, с апокарпным гинецеем и множественным андроцеем к типичным пятикруговым типам с синкарпным гинецеем и двумя кругами тычинок, причём у переходных порядков (*Hypericales*, *Malvales*) наблюдается явление трансформации андроцея, выраженное в срастании тычинок всего андроцея или образования групп сросшихся тычинок. У наиболее высокоорганизованных таксонов (*Euphorbiales*) наблюдается редукция частей цветка (околоцветника, андроцея), что, видимо, связано с трансформацией оси соцветия и образования циация, по сути являющегося антодием и выполняющим функцию одиночного цветка.

### Группа порядков (надпорядок) Ясноткородственные - *Lamianae*

Подавляющее большинство представителей надпорядка - травянистые растения, часто однолетние, деревья и кустарники относительно немногочисленны. Листья простые, цельные, без прилистников, супротивные или мутовчатые. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, 4-5 членные, обычно со сrostнолистной чашечкой и сrostнолепестным венчиком. Гинецей синкарпный, из двух плодolistиков. Завязь верхняя, реже нижняя. Основные порядки: Маслиноцветные (*Oleales*), Горечавкоцветные (*Gentianales*), Паслёноцветные (*Solanales*), Вьюнковоцветные (*Convolvulales*), Норичниковоцветные (*Scrophulariales*), Бурачниковоцветные (*Boraginales*) и Ясноткоцветные (*Lamiales*).

## Порядок Маслиноцветные - *Oleales*

Деревья и кустарники, иногда вьющиеся, с супротивными, реже очередными листьями, простыми или сложными, без прилистников. Цветки мелкие, в цимозных, реже рацемозных соцветиях, иногда одиночные, обычно обоеполые, актиноморфные, четырёхчленные. Чашечка большей частью маленькая, четырёхлопастная, створчатая, редко отсутствует. Венчик сростнолепестный, иногда глубоколопастный и кажущийся раздельнолепестным. Тычинок 2, прикрепленных к трубке венчика, редко 4. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков, завязь верхняя, двугнёздная. Плоды - коробочки, раскрывающиеся створками или крышечкой, крылатые орехи, ягоды или костянки. Семена с прямым лопатовидным зародышем и с маслянистым эндоспермом или без него.

Порядок монотипный, представлен одним семейством Маслиновые (*Oleaceae*), насчитывающим до 30 родов и 600 видов, имеющих почти космополитное распространение, но наиболее разнообразных в Юго-Восточной Азии и Австралии. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

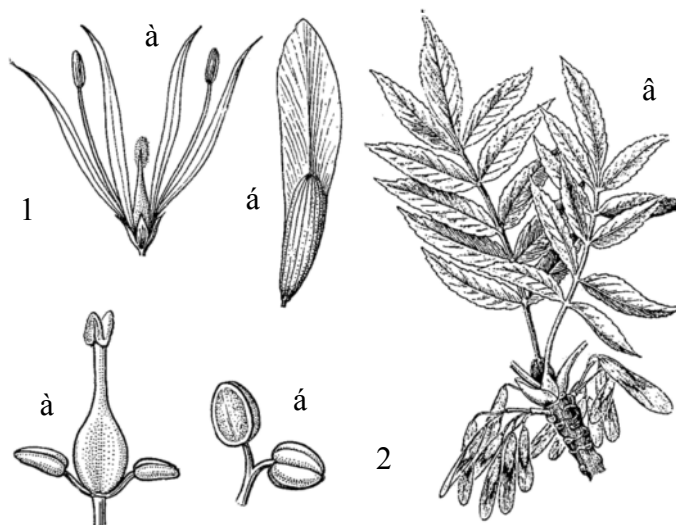


Рис. 571. 1 - *Fraxinus ornus*: а - цветок; б - плод. ; 2 - *F. excelsior*: а - обоеполый цветок; б - мужской цветок; в - побег с плодами

Большинство представителей обитают в лесах от равнин до высокогорного пояса, встречаясь рассеянно среди деревьев среднего и верхнего ярусов или в качестве кустарников подлеска. Часто образуют красивоцветущие заросли на открытых пространствах.

Виды рода Ясень (*Fraxinus*) являются важнейшими лесообразующими видами умеренных областей. У Ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*, рис. 571,2) цветки двух типов - мужские и обоеполые, и они лишены околоцветника. Это один из немногих анемофильных представителей семейства. У части обоеполых цветков пыльники рано опадают и они становятся женскими. При этом наблюдается самое разное сочетание этих цветков на одном дереве и даже в

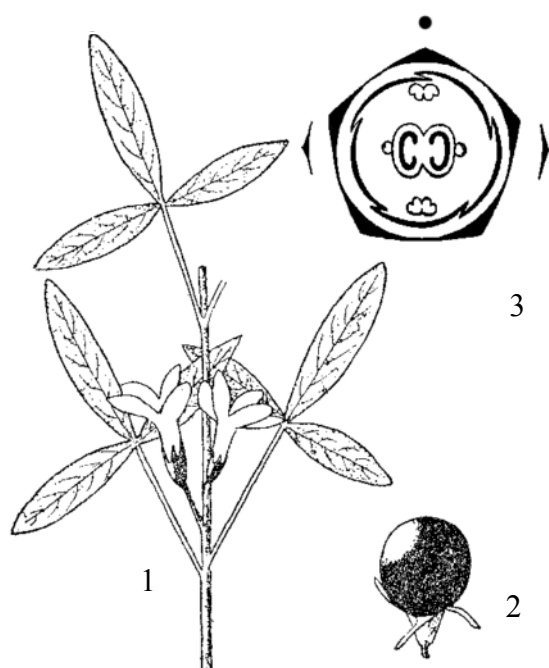


Рис. 572. *Jasminum fruticans*: 1- часть цветущего побега; 2 - плод; 3 - диаграмма цветка

одном соцветии: мужские и обоеполые, женские и обоеполые на одном растении; женские на одном, обоеполые на другом; женские, обоеполые и мужские на разных деревьях и т.д. Насчитывается до 10 форм в отношении распределения полов, которые определяются отчасти внешними условиями. У других видов этого рода околоцветник имеется, например, у Ясеня манного (*Fraxinus ornus*, рис.571,1), лепестки венчика которого рассечены почти до основания. Это энтомофильное растение, имеющее клейкую пыльцу с выраженной скульптурой. Многие виды имеют экономическое значение. Их прочная, упругая древесина используется в сельскохозяйственном машиностроении, вагоностроении, мебельном производстве.



Рис. 573. *Jasminum officinale*: 1- часть цветущего побега; 2 - плод;

Самым крупным родом является Жасмин (*Jasminum*), насчитывающий свыше 200 видов, распространённых в Африке, Азии, Австралии, один вид растёт в Южной Европе - это Жасмин кустарниковый (*Jasminum fruticans*, рис. 572), у нас встречающийся в Дагестане и в окрестностях Новороссийска. Это вечнозелёный кустарник с тройчатыми листьями и крылатыми черешками. Цветки до 2 см в диаметре, жёлтые, плод - чёрная ягода. В культуре широко распространён Жасмин лекарственный (*Jasminum officinale*, рис. 573) с белыми или красноватыми пахучими цветками.

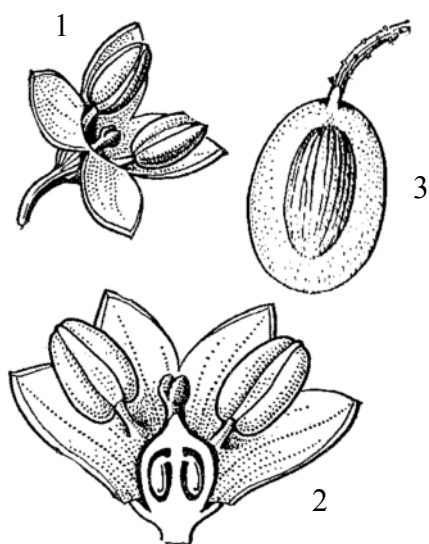


Рис. 574. *Olea europaea*: 1- цветок; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод в разрезе

Одним из важнейших является Маслина европейская (*Olea europaea*, рис. 574), интенсивно культивируемая в Средиземноморье. Ландшафты некоторых стран, например, Греции, - сплошные плантации этого растения. Плоды употребляются как приправа к кушаньям, но главное значение имеет оливковое масло, которое получают из мезокарпиев костянок путём холодного прессования плодов, являющееся продуктом экспорта ряда стран. Маслина - засухоустойчивое дерево и способна выдерживать кратковременные морозы до 18°С. Возраст может

К семейству относится много культурных растений, имеющих важное хозяйственное

значение. Одним из важнейших является Маслина европейская

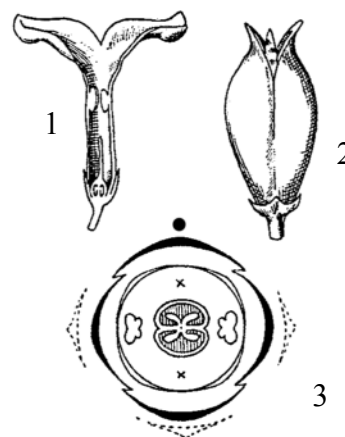


Рис. 575. *Syringa vulgaris*: 1- цветок; 2 - плод; 3 - диаграмма цветка

достигать до 1000 лет и более.

Многие виды используются как декоративные растения. В культуре встречаются до 20 видов сирени, но наиболее распространённым видом является Сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris*, рис. 575), в диком виде встречающаяся в горных областях южной Европы. В настоящее время известно около 500 сортов сирени. Другим широко распространённым видом является Форзиция промежуточная (*Forsythia intermedia*), цветущая ранней весной до распускания листьев крупными жёлтыми цветками.

### Порядок Горечавкоцветные - *Gentianales*

Включает деревья, кустарники и травянистые растения с супротивными, реже очередными и мутовчатыми цельными листьями без прилистников или с рудиментарными прилистниками. Цветки в цимозных, реже в рацемозных соцветиях, иногда одиночные, обоеполые, актиноморфные, 4-5 - членные, со сростнолепестным венчиком. Лопастей венчика в почкосложении обычно скрученные. Тычинки в одинаковом числе с лепестками, или реже меньше. Гинецей синкарпный, из двух, реже 3-5 плодолистиков, завязь верхняя или нижняя. Плод - коробочка или другого типа. Семена с прямым маленьким зародышем и обильным эндоспермом, реже эндосперм почти отсутствует. Порядок насчитывает 13 семейств, из которых наиболее крупными являются Мареновые (*Rubiaceae*), Кутровые (*Apocynaceae*), Ластовневые (*Asclepiadaceae*), Горечавковые (*Gentianaceae*).

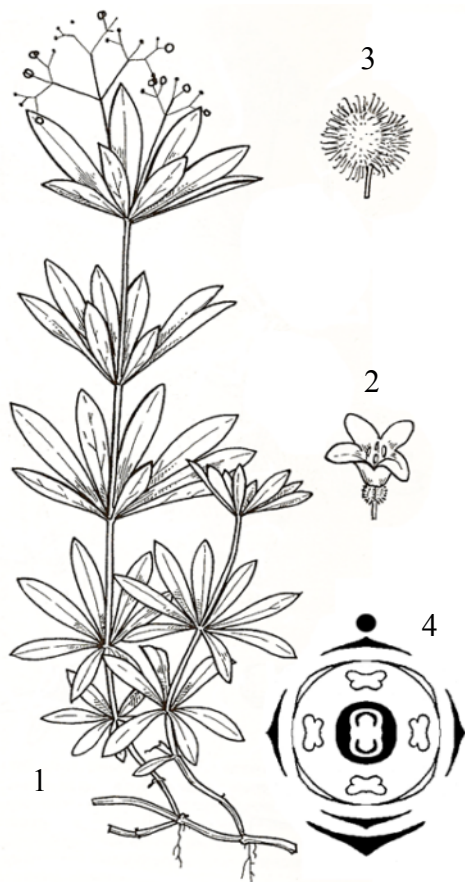


Рис. 576. *Asperula odorata*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - плод; 4 - диаграмма цветка

Семейство Мареновые (*Rubiaceae*) насчитывает около 500 родов и 7000 видов, распространённых космополитно, но главным образом в тропических, субтропических и теплоумеренных областях. Немногие виды произрастают в холодных областях, даже в Арктике и Антарктике.

Листья супротивные, простые, цельнокрайние, иногда мутовчатые, как у широко распространённого в лесах умеренной Евразии Ясменника душистого (*Asperula odorata*, рис. 576). Цветки обоеполые, актиноморфные, в сложных соцветиях. Околоцветник 4-5 - членный. Чашечка более или менее редуцирована, венчик сростнолепестный с трубкой и воронковидным или колесовидным отгибом. Тычинок 4-5, тычиночные нити прикрепляются к трубке венчика. Завязь нижняя, чаще всего двугнёздная. Плоды разнообразные по размерам и консистенции, от 2 мм до 15-20 см, сочные или сухие, ягоды или

костянки, коробочки, а также распадающийся на мерикарпии. Семена обычно с эндоспермом.

Большинство видов - древесные растения до 40-45 метров с досковидными корнями, а также кустарники и древесные лианы, реже полукустарники или травы. Особенно широко Мареновые распространены в тропических странах, где характерны не только для влажных лесов, но и для саванн и зарослей кустарников. В умеренных широтах семейство представлено многолетними или однолетними травами. Многие виды - насекомопопьяемые растения,

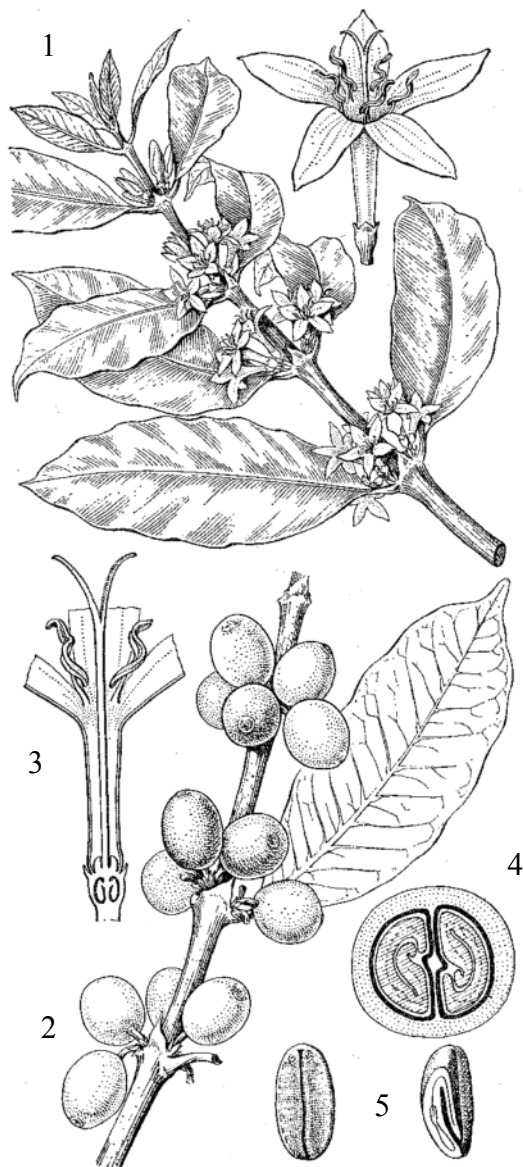


Рис. 578. *Coffea arabica*: 1 - цветущий побег; 2 - побег с плодами; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод в разрезе; 5 - семя

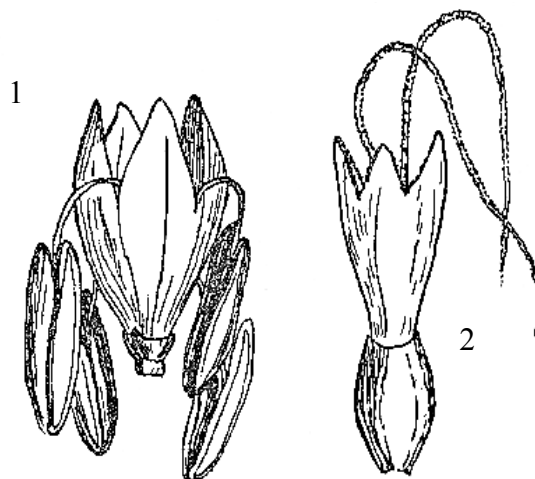


Рис. 577. *Corposma* sp.: 1 - мужской цветок; 2 - женский цветок

привлекающие насекомых кроме яркой окраски цветка (белой, жёлтой, оранжево-красной, пурпурной и др.) обильным нектаром и нежным ароматом. Имеются различные приспособления, препятствующие самоопылению - от протандрии до диморфной гетеростилии, у некоторых гетеростильных видов наблюдается самонесовместимость. Самоопылению препятствует также раздельнополовость цветков, как, например, у видов малезийско-австралийского рода Корпосма (*Corposma*, рис. 577), в цветках которого есть редуцированные структуры другого пола.

К этому семейству принадлежит ряд важных в экономическом отношении растений. Важнейшее среди них - Кофе арабийское (*Coffea arabica*, рис. 578), родина которого - Эфиопия. Плантации кофе встречаются во всех тропических странах. Это теневыносливое вечнозелёное небольшое дерево, плантации его часто располагаются под пологом других древесных, более высоких культур. Кофе обильно цветёт и плодоносит, образуя похожие на вишни синкарпные двухсемянные костянки, из которых добывают после соответствующей





Рис. 579. *Cinchona officinalis*: 1 - цветущий побег; 2 - длинностолбиковый цветок; 3 - короткостолбиковый цветок; 4 - плод; 5 - семя

обработки семена, содержащие алкалоид кофеин.

Другим важным в хозяйственном отношении растением является Хинное дерево (*Cinchona officinalis*, рис. 579), которое некогда принадлежало к важнейшим лекарственным растениям мира, поскольку представляло собой почти единственное средство против малярии - бича тропических стран. В диком виде встречается по восточным склонам Анд в Южной Америке. В лекарственных целях используется кора, содержащая алкалоид хинин, обладающий угнетающим действием на эритроцитарные формы малярийных плазмодиев. В настоящее время хинин синтезируется искусственно, однако синтез его очень сложен и дорог, поэтому до сих пор в

Азии сохраняют своё значение плантации хинного дерева.

Многие Мареновые известны как красильные растения. Одним из таких издавна культивируемых видов является Марена красильная (*Rubia tinctorium*, рис. 580) - средиземноморское растение, из корневищ которого получают красную краску - крапп, используемую для окраски ковров.

Семейство Кутровые (*Aprocynaceae*) насчитывает около 300 родов и 1500 видов, распространённых в основном в тропических и субтропических областях, небольшое число видов обитают в умеренных странах. Это в основном древесные лианы, деревья и кустарники, травянистые формы встречаются лишь в 6 родах. Листья цельные и цельнокрайние, супротивные, реже мутовчатые или очередные, характерно наличие в листьях и других органах канальцев, содержащих млечный сок, латекс, нередко с высоким процентом каучука. Цветки обоеполые, актиноморфные, пятичленные, обычно собраны в метёлкообразные, кистевидные или щитковидные соцветия, реже одиночные, ярко окрашенные. Чашечка почти до основания рассечена. Венчик может быть трубчатым, воронковидным, колокольчатым или блюдцевидным, в почкосложении скрученный, в трубке часто имеются чешуевидные придатки, иногда лепестковидные и далеко выступающие из зева венчика, как, например, у Олеандра

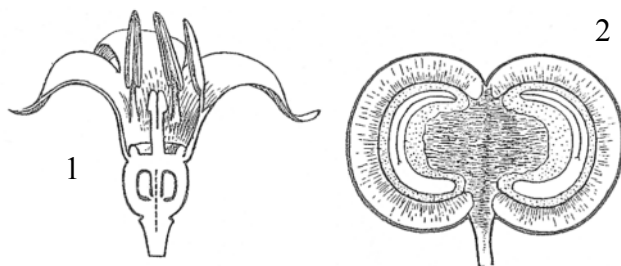


Рис. 580. *Rubia tinctorium*: 1 - цветок в разрезе; 2 - плод в разрезе

обыкновенного (*Nerium oleander*, рис. 581), широко распространённого в культуре как декоративное растение. Тычинок 5 с короткими тычиночными нитями, прикрепленными к трубке венчика. Пыльники свободные или прочно соединены с рыльцевой головкой, часто с придатками. Завязь верхняя, из двух плодолистиков, двугнёздная, часто наблюдается вторичная апокарпия., при этом плодолистики обычно по всей длине свободные, но их стилодии срастаются между собой в столбик, заканчивающийся сильно утолщённой рыльцевой головкой. Плод состоит из двух листовок, реже ягода, коробочка или костянка. Семена с эндоспермом, часто с пучком волосков, иногда



Рис. 581. *Nerium oleander*: 1 - цветущий побег; 2 - цветок

крылатые.

Все представители семейства - насекомоопыляемые растения. В цветках большинства видов рыльцевая головка прикрыта сверху крышечкой из пыльников с пятью отверстиями, образуемой благодаря S-образно изогнутым тычинкам, как у Барвинка травянистого (*Vinca herbacea*, рис. 582). Насекомые с длинным хоботком, способные достать нектар у основания завязи, протискивают хоботок между пыльниками и рыльцем, при этом он смазывается липкой жидкостью и при обратном движении к хоботку прилипает пыльца из пыльников, нависающих над рыльцем. При посещении других цветков пыльца легко попадает на их рыльца.

Некоторые представители культивируются для получения натурального каучука, например, Клитандра (*Clitandra*). Многие виды являются лекарственными растениями. Например, из семян и корней

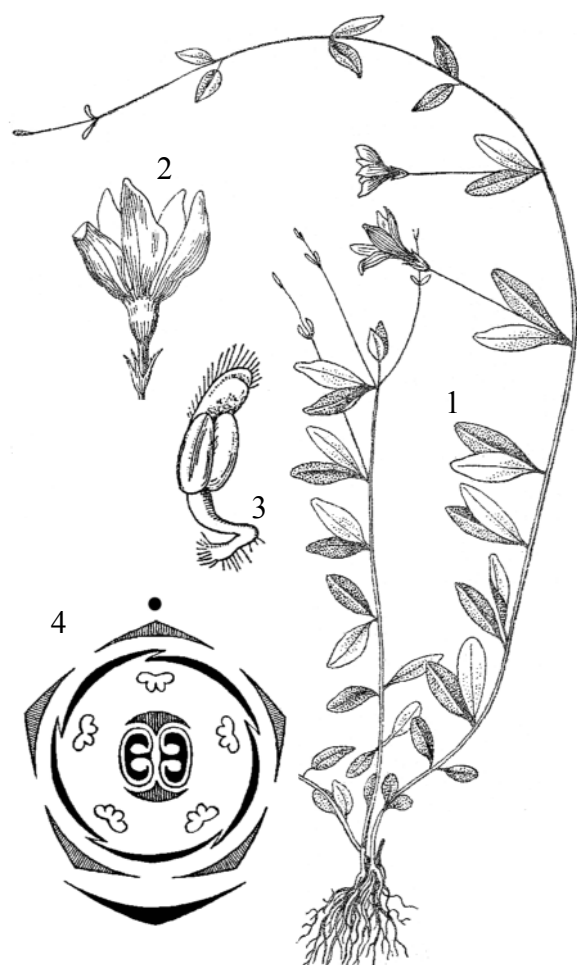


Рис. 582. *Vinca herbacea*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - диаграмма цветка



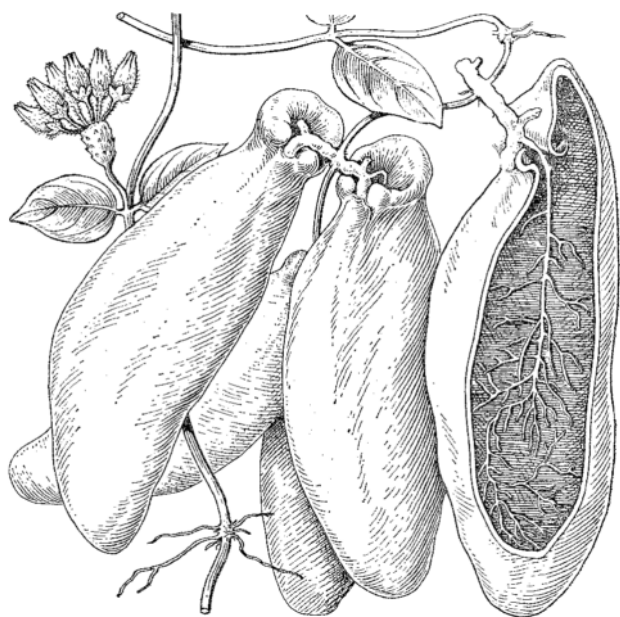


Рис. 583. *Dischidia rafflesiana*: мешковидные листья с воздушными корнями

африканского Строфанта приятного (*Strophanthus gratus*) получают ядовитый гликозид строфантин, входящий в состав лекарств, поддерживающих сердечную деятельность. Туземцы используют ядовитые вещества различных представителей семейства для ядовитых стрел.

Семейство Ластовневые (*Asclepiadaceae*) сходно с Кутровыми по своему географическому распространению и насчитывает примерно 250 родов и 3000 видов. Из жизненных форм преобладают лианы с более или менее одревесневающими стеблями, встречаются также деревья

и кустарники, многие виды приспособлены к засушливым местообитаниям и являются стеблевыми и листовыми суккулентами. Немало также и многолетних травянистых растений. К наиболее оригинальным в биологическом отношении относятся виды азиатско-австралийского рода Дисхидия, особенно Дисхидии Раффлеза (*Dischidia rafflesiana*, рис. 583). Эта эпифитная лиана имеет листья двух типов: одни обычные, другие - видоизменённые в мешковидные органы, служащие хранилищем запасов воды. Такой лист образован завёрнутыми на нижнюю сторону и сросшимися краями листовую пластинку, у основания которой имеется широкое, окаймлённое валиком отверстие, в которое входят разветвлённые воздушные корни, всасывающие попадающую в такой резервуар во время дождей воду.

Листья Ластовневых довольно однотипны. Они почти всегда супротивные, редко мутовчатые или очередные, без прилистников. Листья и стебли имеют каналы, содержащие млечный сок латекс. Цветки обоеполые, актиноморфные, собраны в различного рода соцветия или одиночные. Чашечка почти до основания рассечена, венчик часто колесовидный, реже воронковидный или колокольчатый, его лопасти в почкосложении скрученные или створчатые. В последнем случае

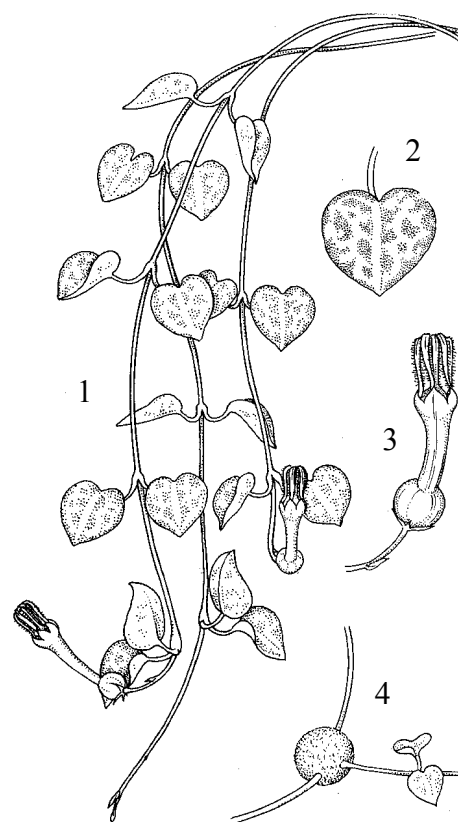


Рис. 584. *Ceropogia woodii*: 1 - внешний вид; 2 - лист; 3 - цветок; 4 - клубень

они иногда срастаются своими верхушками, как у видов рода Церопегия (*Ceropegia woodii*, рис. 584).

Цветок имеет более сложное строение, связанное с образованием внутри венчика одной или нескольких коронок из придатков венчика, сильно укороченных тычиночных нитей или стерильных частей пыльников. Нередко образующие коронку придатки срастаются между собой, образуя внутренний венчик. Кроме того, имеется гиностегий - структура, образованная путём объединения пыльников всех тычинок в кольцо, прирастающее к утолщённой верхушке короткого столбика (рыльцевой головке), или только слипающееся с ней. Воспринимающая пыльцу поверхность рыльца находится на нижней стороне Т-образной головки. Таким образом, рыльце оказывается покрытым сверху пятигранной конусовидной колонкой из пыльников.

В строении пыльников имеются существенные различия, на основании чего семейство делится на два подсемейства. У подсемейства Обвойниковых (*Periplocoideae*) пыльцевые зёрна в четырёхгнездных пыльниках объединены в многочисленные тетрады (группы из четырёх зёрен), у подсемейства Ластовневых (*Asclepioideae*) все микроспоры каждого из двух фертильных гнезд



Рис. 586. *Periploca graeca*: 1 - часть цветущего побега; 2 - плод

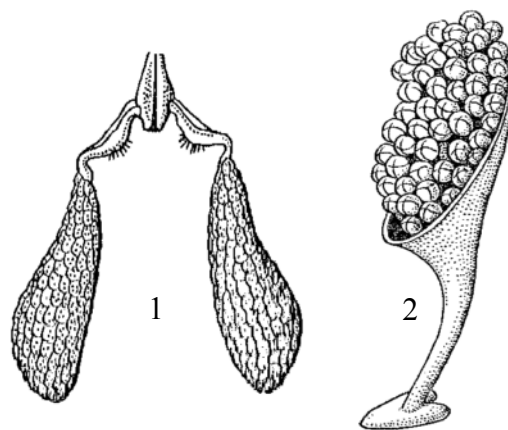


Рис. 585. 1 - транслятор с корпускулой и двумя группами поллиней; 2 - воронковидный транслятор с липким диском

пыльников объединены в мешочковидные комочки - поллинии. Кроме того, оба подсемейства отличаются строением особых переносчиков пыльцы - трансляторов, расположенных в щелях между пыльниками, образованных затвердевшими выделениями специальных желёзок на рыльцевой головке. У Обвойниковых трансляторы имеют ложкообразную или воронковидную форму и оканчиваются ножкой с липким диском (рис. 585,2). У подсемейства Ластовневых они состоят из зажимающего срединного тельца (корпускулы), от которого отходят пара ножек, прикрепляющихся к поллиниям правого и левого гнезд соседних пыльников (рис. 585,1).

Отличается и сам способ опыления. У Обвойниковых, например, у Обвойника греческого (*Periploca graeca*, рис. 586), способ опыления напоминает таковой у

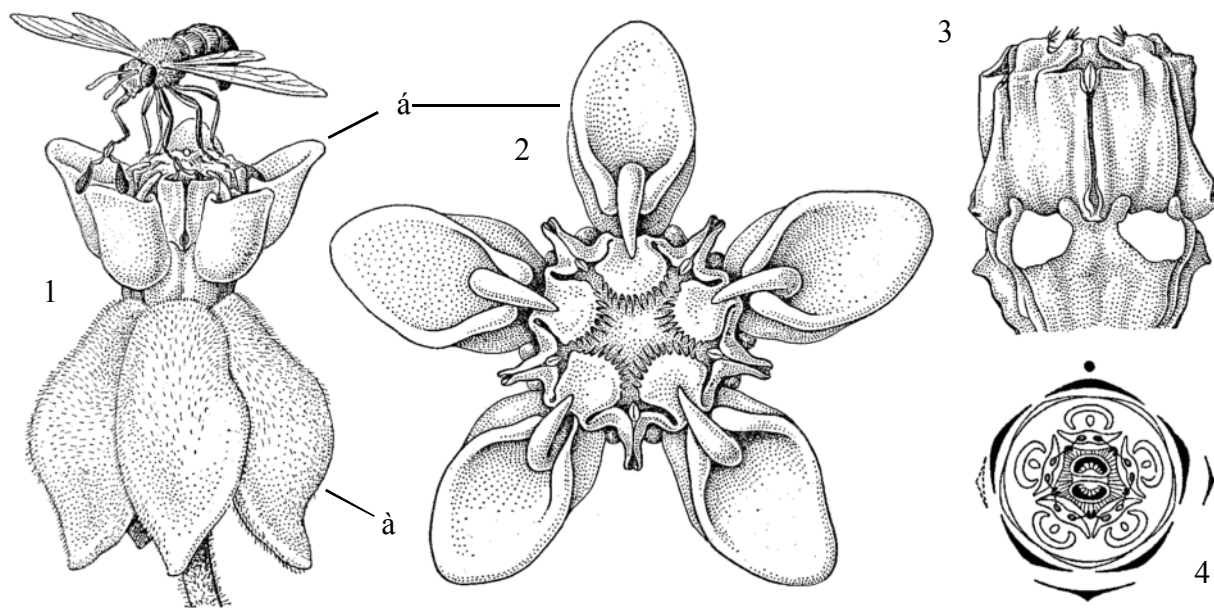


Рис. 587. *Asclepias siriaca*: 1 - цветок, вид сбоку; 2 - цветок, вид сверху; 3 - гиностегий; 4 - диаграмма цветка: а - венчик; б - коронка

орхидей. Насекомое, отыскивая нектар, касается головой липкого диска транслятора, который к ней приклеивается. При посещении другого цветка расширенная часть транслятора оказывается против воспринимающего пыльцу участка рыльцевой головки и снабжает его пылью. Более сложен процесс опыления у подсемейства Ластовневых. Посещая богатый нектаром цветок Ластовня сирийского (*Asclepias siriaca*, рис. 587), насекомое стремится закрепиться на гладкой поверхности венчика и гиностегия. Оно наступает на вырезы между нектароносными листочками коронки и соскальзывает в щели между пыльниками, где концы ног зажимаются корпускулами. Покидая цветок, насекомое уносит на своих коготках трансляторы с поллиниями. Посещая другой цветок, насекомое вновь попадает ножками в щели и заталкивает в пыльцевые

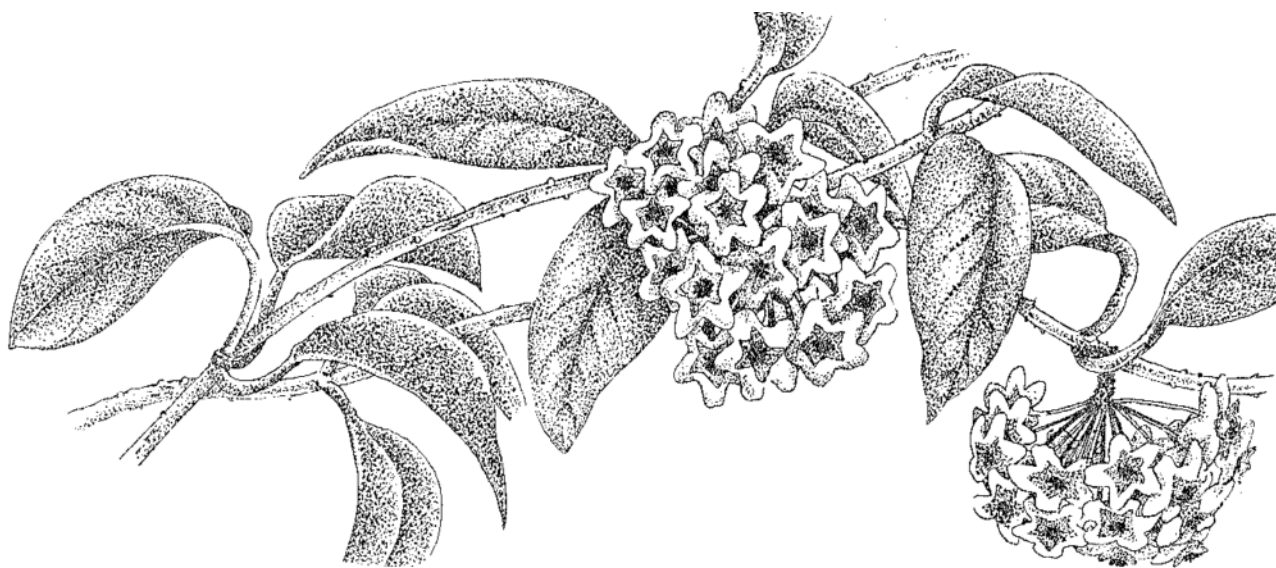


Рис. 588. *Noya carnososa*: 1 - побег с соцветиями

камеры поллинии. При вытаскивании ног из щелей ножки транслятора обламываются и поллинии остаются в рыльцевой камере. При этом к ногам насекомого могут прикрепиться новые трансляторы с поллиниями.

Плоды состоят из двух раскрывающихся по брюшному шву листовок, формирующихся из апокарпного гинецея, два плодолистика которого на верхушке соединены рыльцевой головкой. Семена многочисленные, с хохолком волосков, распространяемых при помощи ветра.

Хозяйственное значение представителей семейства невелико. Происходящий из Северной Америки уже упомянутый Ластовень сирийский (*Asclepias siriaca*) культивируется и дичает во многих внетропических странах, в том числе и на юге России.

Волокна его стебля пригодны для изготовления грубых тканей и веревок, а волоски семян используются как заменитель ваты, в семенах содержится более 20% технического масла. Кроме того, это засухоустойчивый медонос.

Многие виды известны как оранжерейные и комнатные растений, одними из популярных являются Восковой плющ (*Hoya carnosa*, рис. 588) и многочисленные суккулентные виды рода Стапелия (*Stapelia gigantea*, рис. 589).

Семейство Горечавковые (*Gentianaceae*) - большое семейство, насчитывающее более 80 родов и 1000 видов, распространённых по всему земному шару, но наибольшее разнообразие наблюдается в умеренных и субтропических областях, а также в горах тропиков. В умеренных широтах и в горах в семействе господствуют однолетние и многолетние травянистые растения, в субтропических и тропических областях - полукустарники, кустарники, лианы, деревья до 5 м высотой и сапрофиты. Семейство имеет широкую экологическую амплитуду, его представители встречаются в тундре, степях, в лесах разных типов, на лугах, на болотах, по берегам водоёмов, но особенно их много в горах, в альпийском поясе, где они часто господствуют.

Стебли обычно не ветвящиеся или ложнодихотомически ветвящиеся, листья простые, супротивные, реже очередные, цельнокрайние, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные, в цимозных соцветиях. Околоцветник двойной, как правило, 4-5 - членный. Чашечка сростнолистная, реже чашелистики свободные. Венчик сростнолепестный, со скрученными в бутоне зубцами, разнообразной окраски - белый, жёлтый, розовый, красный,

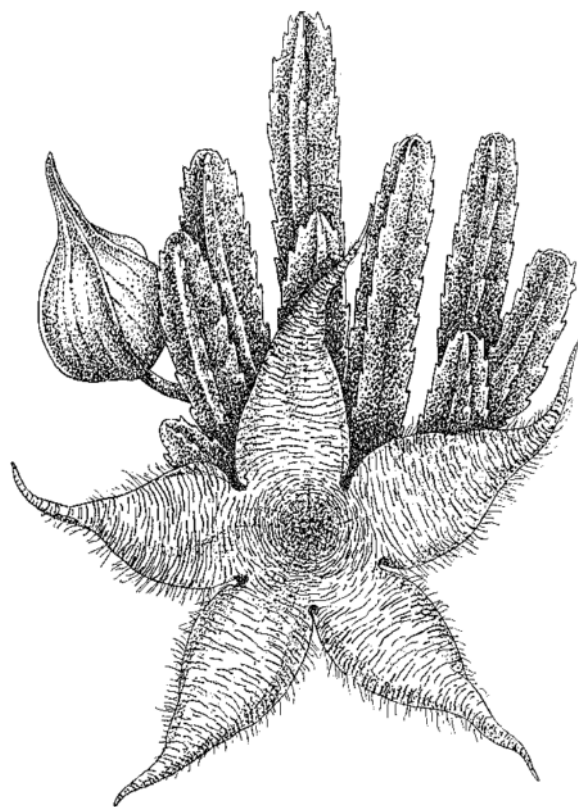


Рис. 589. *Stapelia gigantea*

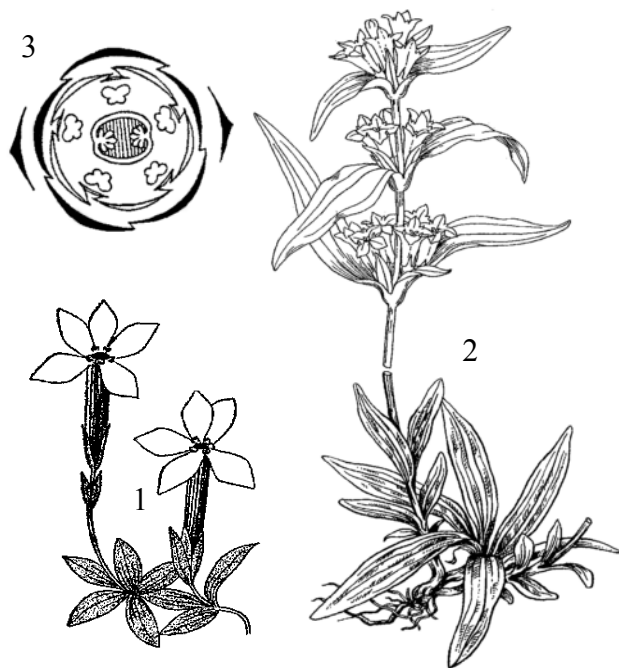


Рис. 590. 1 - *Gentiana angulosa*; 2 - *Gentiana cruciata*; 3 - диаграмма цветка

насчитывающим не менее 450 видов, распространённых во внетропических областях обоих полушарий, исключая Африку, а также отчасти в горных районах тропиков. Это растения с неветвящимися стеблями и одиночными, как у Горечавки угловатой (*Gentiana angulosa*, рис 590,1.) цветками, или многочисленными, и тогда расположенными по одному или по несколько в пазухах верхушечных листьев, как у Горечавки крестовидной (*Gentiana cruciata*, рис. 590,2). Отличительной чертой строения цветка является наличие между лопастями венчика складок, цельных или бахромчатых, образующих дополнительные зубцы. Горечавки особенно часто встречаются на альпийских и субальпийских лугах, где являются их подлинным украшением благодаря ярко окрашенным крупным синим или фиолетовым цветкам. Род Сверция (*Swertia*) насчитывает 79 видов, распространённых в горах Европы, Азии, Восточной Африки и тихоокеанской Северной Америки. Цветки собраны в кистевидные или метельчатые соцветия, с короткой трубкой, колесовидные, их отличительной особенностью является наличие у оснований лепестков двух чашевидных нектарников с бахромчатыми

оранжевый, голубой, синий. Количество тычинок равно числу лепестков, тычиночные нити прикреплены к трубке или зеву венчика. Гинецей паракарпный, завязь верхняя, из двух плодолистиков, одногнёздная, но париетальные плаценты у некоторых видов образуют перегородку, и завязь становится двугнёздной. Плод - коробочка, открывающаяся двумя створками, у некоторых тропических видов плоды ягодообразные. Семена мелкие, с маленьким зародышем и обильным эндоспермом, крылатые или бескрылые.

Одним из крупных родов является Горечавка (*Gentiana*),

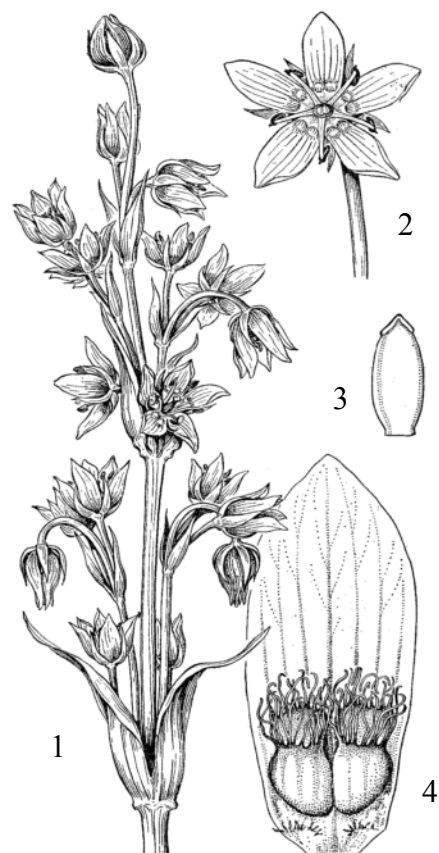


Рис. 591. *Swertia kingii*: 1 - цветущий побег; 2 - цветок; 3 - пестик; 4 - лепесток с нектарниками

краями и короткий столбик пестика, который может отсутствовать, и тогда рыльца сидячие, как у Сверции Кинга (*Swertia kingii*, рис. 591).

У видов рода Золототысячник (*Centaurium*) цветки собраны в вильчато разветвлённое, как у Золототысячника малого (*Centaurium minus*, рис. 592, 1-4), реже колосовидное соцветие, венчик гвоздевидный, с цилиндрической трубкой и почти плоским отгибом. Отличительной особенностью рода является наличие почти двугнёздной завязи и, соответственно, такого же почти двугнёздного плода (коробочки), раскрывающегося двумя створками.

Примером сапрофитных представителей семейства является обитающий в тропических лесах Америки Лейфаймос безлистный (*Leiphaimos aphylla*, рис. 592, 5-10).

Это маленькое бесхлорофилльное растение с чешуйчатыми редуцированными листьями и одиночным верхушечным цветком, получающее питательные вещества за счёт симбиоза с почвенными грибами.

Многие виды семейства являются лекарственными растениями, источниками гликозидов, флавоноидов и других веществ.

### Порядок Паслёноцветные - *Solanales*

Порядок представлен травами, кустарниками или деревьями с простыми очередными или иногда сложными листьями без прилистников. Цветки собраны в цимозные соцветия или одиночные, обоеполые, актиноморфные или почти актиноморфные, реже зигоморфные. Чашечка сростнолистная, 5-лопастная. Венчик сростнолепестный, от колосовидного до трубчатого, обычно 5-лопастный. Тычинок 5, чередующихся с лопастями венчика и приросших к его трубке. Гинецей из 2, реже из 3-5 плодолистиков, завязь верхняя, двугнёздная. Плоскость симметрии цветка находится под углом к медианной плоскости, что отражается на диаграмме цветка. Плод ягода или коробочка.

Порядок включает 5 семейств, из которых наиболее крупным является семейство Паслёновые (*Solanaceae*).

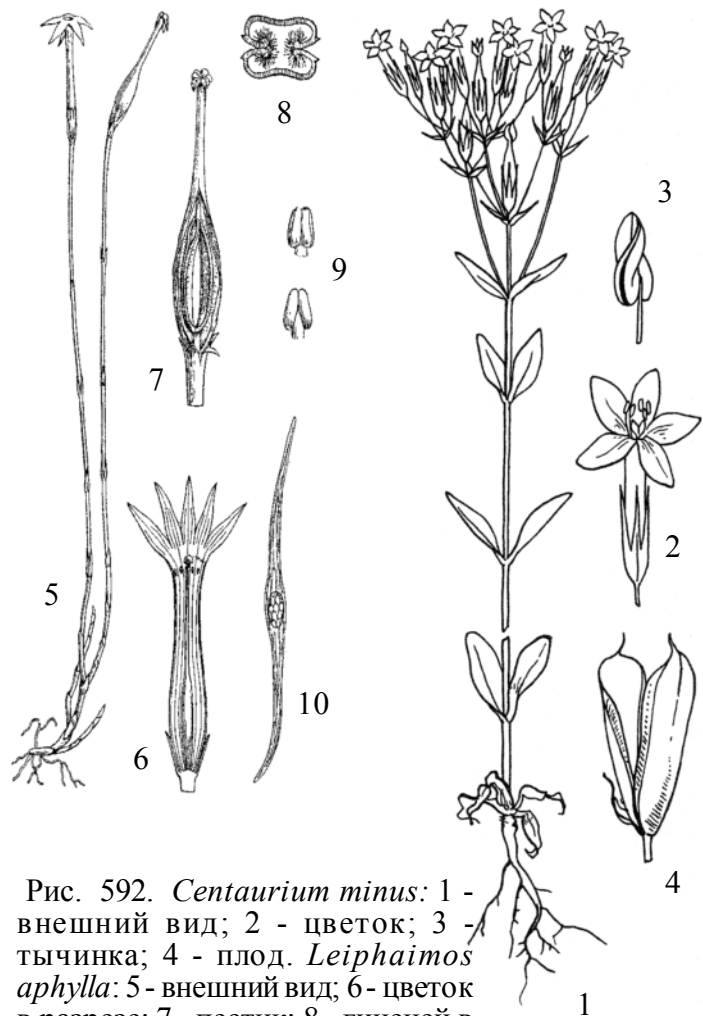


Рис. 592. *Centaurium minus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - плод. *Leiphaimos aphylla*: 5 - внешний вид; 6 - цветок в разрезе; 7 - пестик; 8 - гинецей в разрезе; 9 - тычинка; 10 - семя

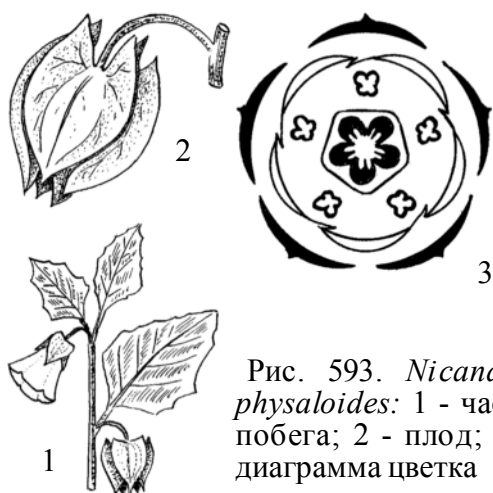


Рис. 593. *Nicandra physaloides*: 1 - часть побега; 2 - плод; 3 - диаграмма цветка

Семейство Паслёновые (*Solanaceae*) насчитывает 90 родов и около 3000 видов, распространённых почти космополитно, но главным образом в тропической Южной Америке. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

Самым примитивным родом семейства является монотипный род Никандра (*Nicandra*), единственный представитель которого Никандра физалисовидная (*Nicandra physaloides*, рис. 593) родом из Южной Америки, распространён как сорняк

в Евразии и Северной Америке. Завязь обычно 3-5-гнездная. Чашечка при плодах сильно увеличивается и становится перепончатой, с 5 крылатыми ребрами. Плод - сухая шаровидная ягода, скрытая в чашечке, неправильно растрескивающаяся.

Наиболее крупным родом семейства является род Паслён (*Solanum*), насчитывающий около 1700 видов, распространённых по всему земному шару, кроме Арктики и Антарктики. Это травы, полукустарники, кустарники или в тропиках деревья, нередко вооружённые шипами. Листья цельные, лопастные, раздельные, иногда перистосложные. В культуре умеренных широт Северного полушария широко распространён Картофель клубненосный (*Solanum tuberosum*, рис. 594, 1-6). Название "картофель" охватывает большую группу видов (более 150), для которых характерно образование подземных столонов с клубнями на них. Виды этой группы обитают исключительно в Южной и Центральной Америке, а также на юге США. Родиной *Solanum tuberosum* считается Чили, откуда он был завезён в Испанию в 1560-70 годах, а оттуда в другие страны Европы и в Азию. В Россию картофель был завезён Петром I в 1700 г. Морфологической особенностью этого вида является колесовидный венчик белого, красноватого, фиолетового или синеватого цвета, а также прерывисто перисторассечённые листья. Соцветие - завиток, плод - шаровидная зелёная ягода 1,5-2 см в диаметре.

К этому же роду относится и Баклажан обыкновенный (*Solanum melongena*, рис. 594, 11-12), многолетнее травянистое растение (в культуре возделывается как однолетнее) с высоким стеблем, крупными листьями, фиолетовыми цветками и грушевидными или цилиндрическими крупными плодами (ягодами) жёлтого, коричневого, зелёного или фиолетового цветов. В диком виде произрастает в Индии и Бирме. В настоящее время широко распространён в культуре, его плоды употребляют в пищу в варёном, жареном, запечённом видах, консервируют, готовят баклажанную икру и т.д.

Из дикорастущих представителей этого рода широко распространён Паслён чёрный (*Solanum nigrum*, рис. 594, 7-8), однолетнее травянистое растение, сорняк полей, садов и огородов. Вегетативные органы содержат ядовитый алкалоид соланин, ягоды съедобны, богаты витамином С (содержание аскорбиновой





Рис. 594. *Solanum tuberosum*: 1 - побег с клубнями; 2 - лист; 3 - цветок; 4 - цветок в разрезе; 5 - диаграмма цветка; 6 - плод. *Solanum nigrum*: 7 - побег с плодами; 8 - цветок. *Solanum cornutum*: 9 - часть побегша; 10 - плод. *Solanum melongena*: 11 часть побега; 12 - плод



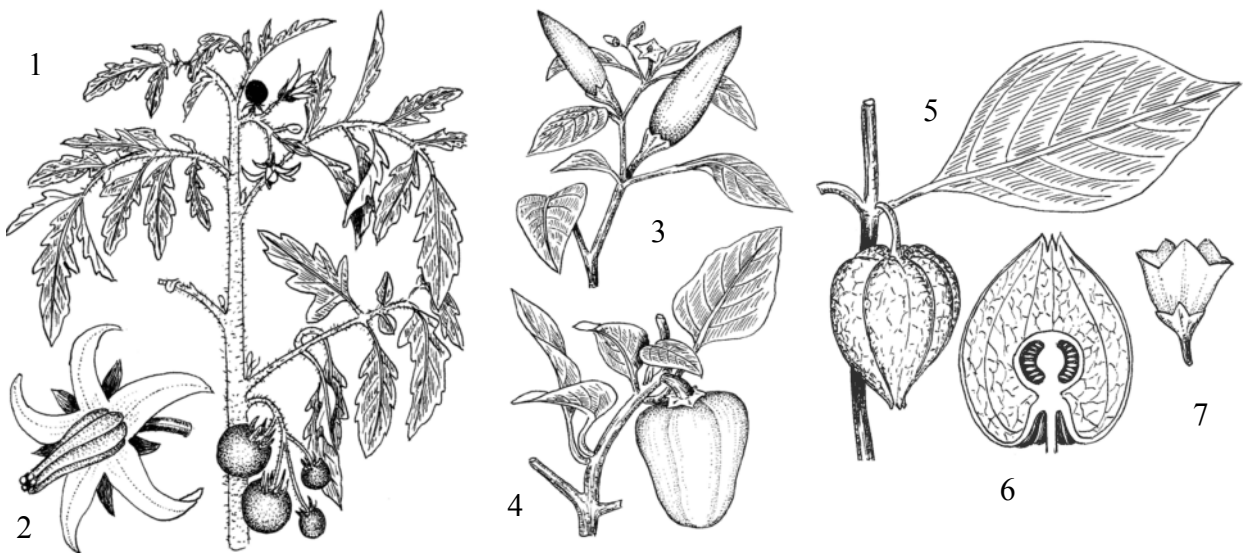


Рис. 595. *Lycopersicon esculentum*: 1 - побег с плодами; 2 - цветок. *Capsicum annuum*: 3 - «горький перец»; 4 - «сладкий перец». *Physalis alkekengi*: 5 - часть побега с плодом; 6 - плод и чашечка в разрезе; 7 - цветок

кислоты в 3-4 раза больше, чем в ягодах чёрной смородины). Зрелые плоды на Кавказе и в Поволжье употребляют в пищу в качестве начинки для пирогов.

Одним из опасных карантинных сорняков, занесённых из Америки на Кавказ в 1924 году, является Паслён рогатый (*Solanum cornutum*, рис. 594,9-10), за последние 70 лет сильно распространившийся, достигший северной границы степной зоны Евразии. Это однолетнее растение, достигающее 60-150 см высоты. Стебли и листья покрыты прямыми, жёлтыми колочками. Чашечка пушистая, при плодах колючая, облегающая шаровидную ягоду. Одна из тычинок крупнее других.

Систематически близок к роду Паслён род Томат (*Lycopersicon*), содержащий 7 видов, обитающих на Тихоокеанском побережье Южной Америки. Томат съедобный (*Lycopersicon esculentum*, рис. 595,1-2) является наиболее распространённым овощным растением в мире. Родина его - горные районы Перу и Эквадора. Морфологическими особенностями этого вида является наличие железистого опушения, придающего растению специфический запах, и многогнездная ягода. Цветки обоеполые, жёлтые, собраны в соцветие внепазушный завиток. В настоящее время известно большое количество сортов, выполнено большое количество работ по генетике и селекции томатов. Одна из первых хромосомных карт растений была составлена именно для томата.

Важной овощной культурой является Перец однолетний (*Capsicum annuum*, рис. 595,3-4), распространённый в странах с умеренным и субтропическим климатом. Родиной этого вида является Центральная и Южная Америка. Мякоть плодов содержит большое количество белка, железа, витаминов С, А, В, рутина, каротина. Горький вкус мелкоплодных (острых) сортов определяется наличием фенольного соединения капсаицина, что позволяет использовать их в качестве приправы. Крупноплодные сорта (сладкий перец) используют в пищу в сыром виде, а также консервируют.

Съедобные плоды имеют некоторые виды рода Физалис (*Physalis*), насчитывающего около 100 видов. Физалис характеризуется очень крупной, замкнутой, пузыревидно вздутой, окрашенной в красно-оранжевый цвет чашечкой, заключающей в себе плод (ягоду). Особенно крупная и яркая чашечка при плодах у Физалиса обыкновенного (*Physalis alkekengi*, рис. 595,5-7), что позволяет использовать его как декоративное растение. Плоды этого вида обладают невысокими вкусовыми качествами.

Важным лекарственным растением является Красавка кавказская (*Atropa caucasica*, рис. 596) - многолетнее травянистое растение с цилиндрически-колокольчатым венчиком грязно-фиолетового цвета и двугнёздной сочной ягодой, окрашенной в чёрный цвет. Все части растения содержат алкалоиды (атропин, гиосциамин и др.) и ядовиты. Препараты используются в медицинской практике как противоспазмолитическое и болеутоляющее средство. Это растение занесено в Красную книгу РСФСР, поэтому сбор его в качестве лекарственного сырья запрещен.

Чрезвычайно ядовитым растением является Белена чёрная (*Hyoscyamus niger*, рис. 597,6-9) - двулетнее сорное растение, растущее у жилья, у дорог, на нарушенных ценозах. Цветки воронковидные, со слегка косым пятилопастным отгибом, грязновато-жёлтой окраски с фиолетовыми жилками. Чашечка кувшинчатая, пятизубчатая. Плод - двугнёздная коробочка, заключённая в чашечку, открывающаяся крышечкой. Содержащиеся во всех органах алкалоиды - атропин, гиосциамин, скополамин позволяют использовать препараты белены наряду с препаратами красавки.

Пузырница восточная (*Physochlaina orientalis*, рис. 597,10-12), распространена в Малой Азии и на Кавказе. Это травянистое многолетнее растение 30-40 см высотой, обитатель нижнего и среднего горных поясов. Венчик трубчато-колокольчатый, грязно-фиолетовый. Плод - коробочка, раскрывающаяся поперёк, заключённая во вздутую чашечку. Растение ядовито, содержит алкалоиды атропин и гиосциамин.

Виды рода Дурман (*Datura*) отличаются длинной, трубчатой, пятигранной чашечкой, воронковидным, крупным венчиком и развитием в завязи двух ложных перегородок, что делает её четырёхгнёздной. Одним из широко распространённых видов является Дурман обыкновенный (*Datura stramonium*, рис. 597,1-5). Плод - овальная коробочка, усаженная шипами, раскрывающаяся четырьмя створками. Цветки обладают дурманящим запахом и опыляются преимущественно длиннохоботковыми ночными бабочками (бражниками). Растение также ядовито,



Рис. 596. *Atropa caucasica*

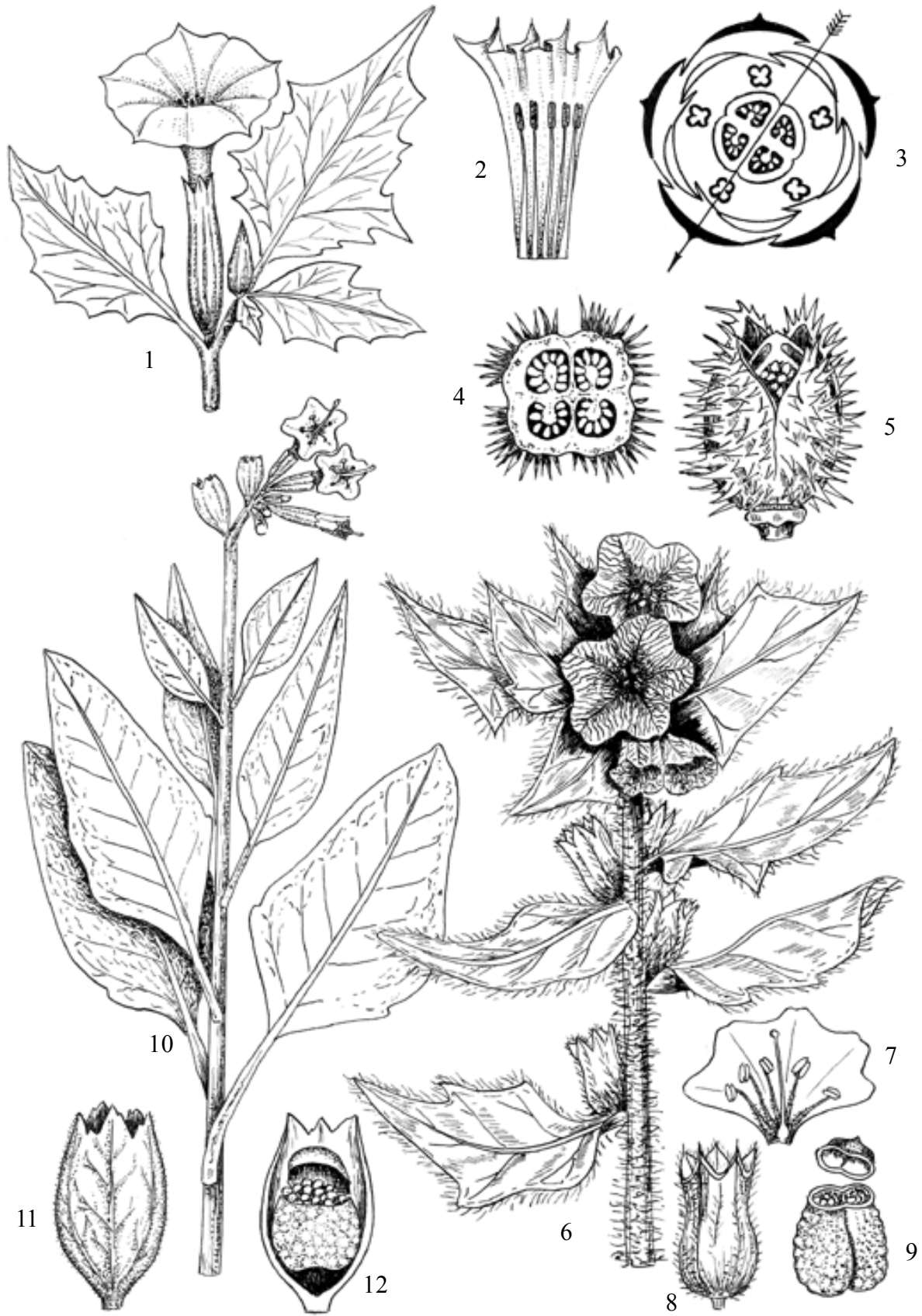


Рис. 597. *Datura stramonium*: 1 - цветок; 2 - цветок в разрезе; 3 - диаграмма цветка; 4 - гинецей в разрезе; 5 - плод. *Hyoscyamus niger*: 6 - верхняя часть растения; 7 - цветок; 8 - чашечка; 9 - плод. *Physochlaina orientalis*: 10 - верхняя часть; 11 - чашечка; 12 - плод

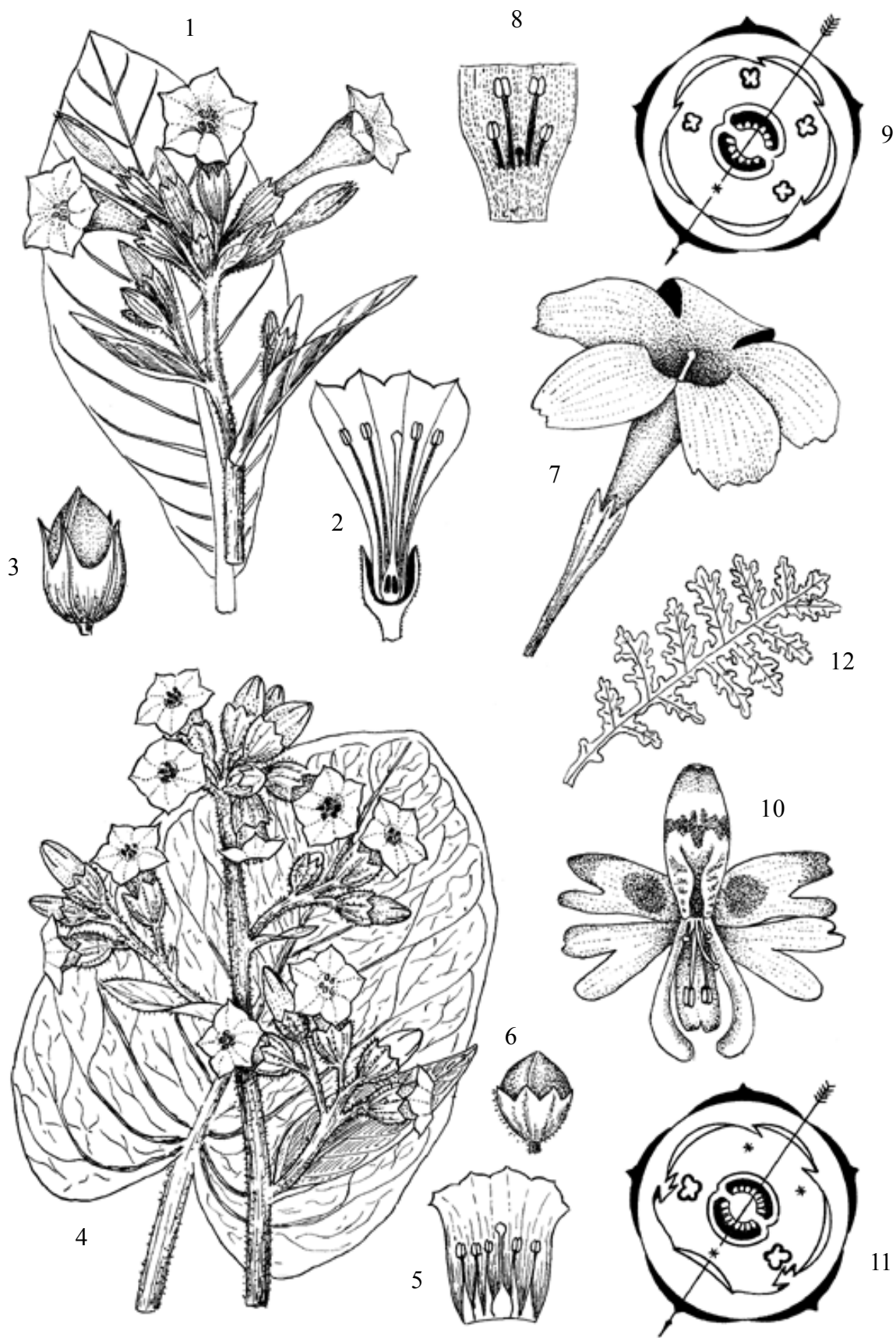


Рис. 598. *Nicotiana tabacum*: 1 - побег и лист; 2 - цветок в разрезе; 3 - плод. *Nicotiana rustica*: 4 - побег и лист; 5 - цветок в разрезе; 6 - плод. *Salpiglossis sinuata*: 7 - цветок; 8 - андроцей; 9 - диаграмма цветка. *Schizanthus pinnatus*: 10 - цветок; 11 - диаграмма цветка; 12 - лист

содержит алколоиды атропин, гиосциамин, скополамин и др. Культивируется в Краснодарском крае как лекарственное растение.

Род Табак (*Nicotiana*) насчитывает около 100 видов, распространённых в Северной, Центральной и Южной Америке, на Малайском архипелаге, в Австралии. В культуре наиболее известен Табак настоящий (*Nicotiana tabacum*, рис. 598,1-3) и Табак махорка (*Nicotiana rustica*, рис. 598,4-6). Центром происхождения считаются предгорные области Боливии и Перу, районы древних индейских цивилизаций. Табак одним из первых был завезён в Европу из Америки и быстро распространился по всему миру. Это однолетнее травянистое растение с колокольчатой чашечкой и воронковидным венчиком. Плод - двугнёздная коробочка, раскрывающаяся двумя створками. Листья содержат ядовитый алкалоид никотин, употребляются для изготовления табачных изделий, а также чистого никотина, применяемого для защиты растений от вредителей. Махорка используется главным образом для получения никотиновой и лимонной кислот, меньшая часть сырья идёт на изготовление курительной крупки.

Более высокая организация цветка проявляется у представителей рода Сальпиглоссис (*Salpiglossis*), 8 видов которого распространены в субтропической Северной Америке. У культивируемого в качестве декоративного растения Сальпиглоссиса выемчатого (*Salpiglossis sinuata*, рис. 598,7-9) цветки слегка зигоморфные, к трубке венчика прикреплены 4 фертильные тычинки (две коротких и две длинных) и одна рудиментарная, стерильная.

Настоящий зигоморфный цветок имеется у представителей эндемичного чилийского рода Схизантус (*Schizanthus*), насчитывающего 10 видов. У Схизантуса перистого (*Schizanthus pinnatus*, рис. 598,10-12) цветок имеет ярко выраженную двугубость. Андроцей представлен 2 фертильными тычинками и двумя стаминодиями. Пятая тычинка редуцирована.

### **Порядок Вьюнковоцветные - *Convolvulales***

Представлен многолетними травами, обычно лиановыми или стелющимися, реже прямостоячими кустарниками или небольшими деревьями. Листья очередные, простые, цельные, зубчатые, лопастные или перисторассечённые, без прилистников. Характерно наличие на листьях железистых волосков. В листьях и стебле часто встречаются секреторные клетки с млечным соком. Цветки часто крупные, в терминальных или пазушных дихазиях или иногда одиночные и пазушные, обычно с 2 брактеолями (прицветниками), иногда увеличенными и образующими покрывало, обополюе или редко однополюе, обычно актиноморфные, пятичленные. Чашелистики обычно свободные, черепитчатые, иногда неравные. Венчик сростнолепестный, более или менее лопастный или с цельным краем, воронковидный, реже колокольчатый или трубчатый, в почкосложении обычно внутрь сложенный и часто свёрнутый. Тычинки в числе 5, прикреплены к основанию трубки венчика или к выемке между его лопастями. Гинецей из 2 плодолистиков, синкарпный. Завязь верхняя, 1-2 - гнёздная. Плоды - коробочки, иногда вскрывающиеся поперечной щелью или неправильно, реже

плоды нераскрывающиеся, сочные или ореховидные. Семена с большим прямым или согнутым зародышем со складчатыми семядолями, окружённым твёрдым хрящеватым эндоспермом, или зародыш недифференцированный, завёрнут по кругу или спирально вокруг крахмалистого эндосперма.

Порядок включает два семейства - Вьюнковые (*Convolvulaceae*) и Повиликовые (*Cuscutaceae*).

Семейство Вьюнковые (*Convolvulaceae*) насчитывает около 60 родов и 1700 видов, распространённых почти космополитно, но наибольшего разнообразия достигающих в тропических и субтропических областях Азии и Америки.

Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка. Вьюнковые являются насекомопыляемыми растениями, имеют яркую окраску, нектарный диск у основания завязи, запах. Многие тропические виды опыляются птицами и летучими мышами. Цветки обычно недолговечные, открываясь утром, увядают к вечеру того же дня, они также реагируют на недостаток освещения, оставаясь закрытыми в дождливую и сумеречную погоду. Недостаток света у ряда видов приводит к клейстогамии: цветки остаются нераскрытыми и опыление происходит в бутонах.

Экологическая амплитуда Вьюнковых довольно широка. Они встречаются по берегам морей, в высокогорьях, в открытых степных фитоценозах, в пустынях, среди кустарников, во влажных лесах и в открытой воде, на болотах, заливных лугах, солончаках, на сухих горных склонах и по берегам рек.

Одним из крупных родов семейства является род Вьюнок (*Convolvulus*), насчитывающий 250 видов. Наиболее известным видом рода является Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*, рис.599), широко распространённым по всему земному шару, но главным образом в умеренных областях. Это многолетний корнеотпрысковый трудноискоренимый сорняк с бледно-розовыми цветками, растущий в посевах, на залежах, по насыпям, в оврагах, вдоль дорог и т.д. Обладает глубокой корневой системой и высокой способностью образования придаточных почек на корнях.

Близким к Вьюнку родом является Повой (*Calystegia*), насчитывающий 25 видов, произрастающих главным образом в умеренных областях обоих полушарий. Это многолетние вьющиеся растения с одиночными цветками в

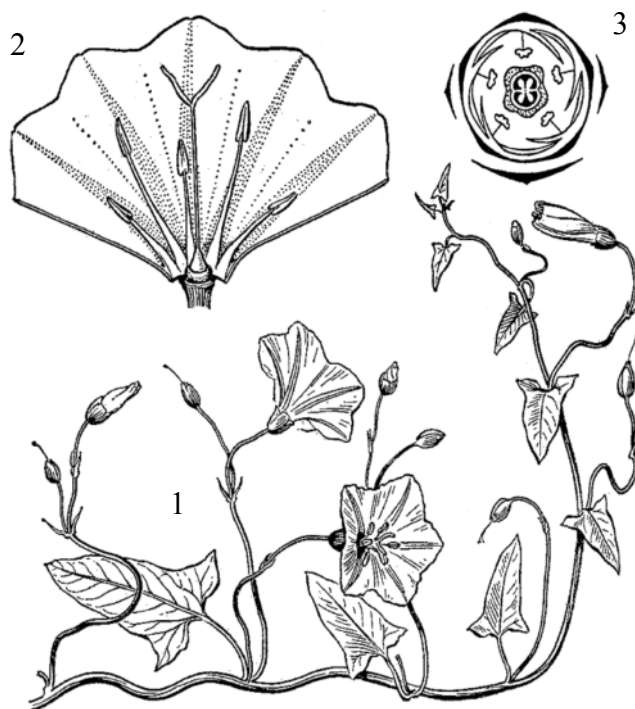


Рис. 599. *Convolvulus arvensis*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка



Рис. 600. *Calystegia sepium*

пазухах листьев. Повой заборный (*Calystegia sepium*, рис. 600) распространён у нас повсеместно в зарослях кустарников. Его корни используют в Китае как овощ.

Большой род Ипомея (*Ipomoea*) насчитывает около 500 видов, распространённых в тропических и тёпло-умеренных областях обоих полушарий. Это большей частью многолетние или однолетние вьющиеся или стелющиеся травы, реже кустарники или небольшие деревья, а также водные растения. К этому роду относится одно из ценнейших крахмалосных пищевых растений - Батат (*Ipomoea batatas*, рис. 601), широко возделываемый в тропических и субтропических странах. Это многолетнее травянистое растение с ползучими длинными стеблями, цельными или пальчатолопастными листьями и крупными розовыми или белыми цветками.

Подземная часть имеет видоизменённые корни - "клубни", достигающие веса 1-2 кг. Благодаря высокому проценту сахаров они имеют сладкий вкус. Многие представители этого рода обладают также лекарственными свойствами.

Семейство Повиликовые (*Cuscutaceae*) близкородственно Вьюнковым, с которым часто объединяется в одно семейство. Семейство представлено одним

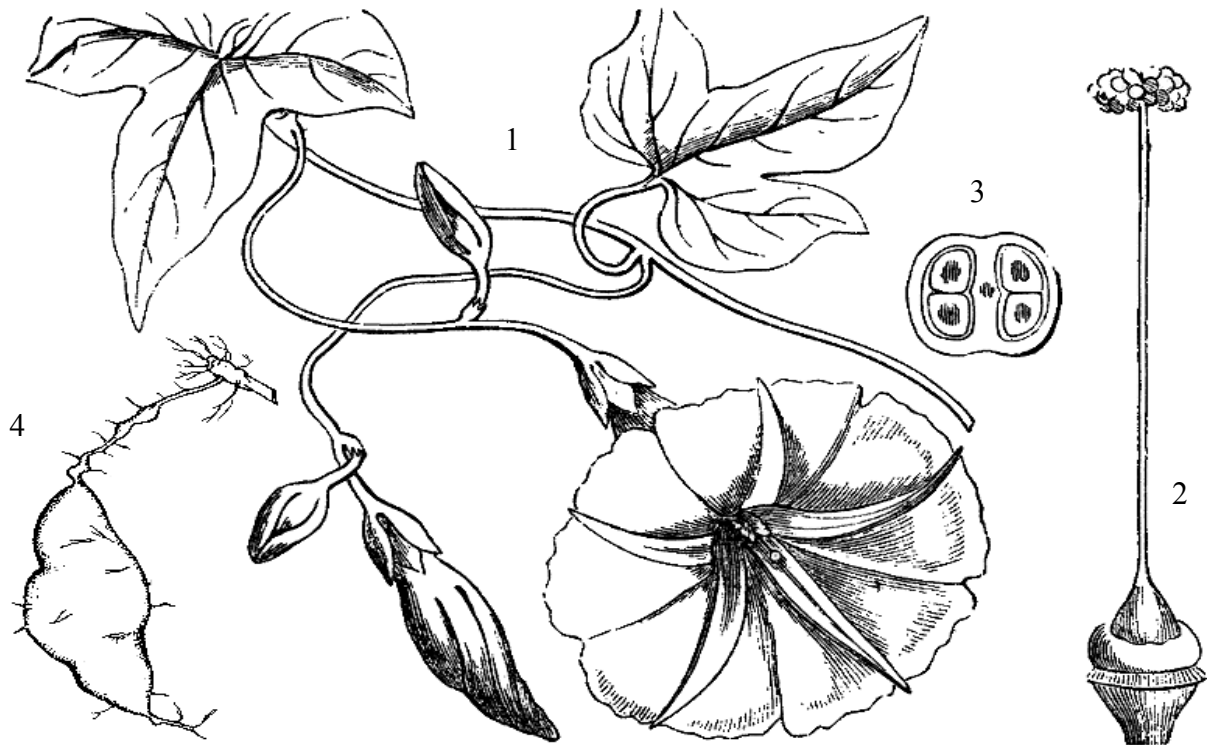


Рис. 601. *Ipomoea batatas*: 1 - внешний вид; 2 - пестик; 3 - гинецей в разрезе; 4 - «клубень» (уменьшено)

родом Повилика (*Cuscuta*), насчитывающим более 150 видов, широко распространённых на всех континентах. Это вьющиеся паразитные травы. Их нитевидные или шнуровидные стебли с редуцированными до незаметных чешуй листьями или вовсе лишёнными их обвиваются вокруг растения-хозяина и присасываются к нему с помощью гаусториев. Большинство видов - однолетние растения, но известны многолетние тропические виды. Повилики паразитируют на представителях различных семейств, большинство являются полифагами, например, Повилика европейская (*Cuscuta europaea*, рис. 602). Отдельные виды имеют ограниченный круг растений-хозяев или являются монофагами, как Повилика льняная (*C. epilinum*), паразитирующая обычно на культурном льне. Кроме цветковых растений, питающимися растениями могут быть папоротники, хвощи, некоторые хвойные и даже харовые водоросли.

Цветки представителей рода довольно мелкие, собраны в густые головчатые соцветия или кисти. Чашечка полушаровидная, колокольчатая или трубчатая, с 5, реже 4 лопастями. Венчик сростнолепестный, трубчатый или колокольчатый, 4-5 - членный, белый, палевый, жёлтый или красный. Тычинки прикреплены к трубке венчика супротивно выемкам между его лопастями. В цветке имеется образование в виде короны из тонких плёнчатых чешуек, являющихся выростами оснований тычиночных нитей. Гинецей синкарпный, из 2, реже 3 плодолистиков. Плоды - шаровидные коробочки, раскрывающиеся кольцеобразной поперечной трещиной. Повилики обильно плодоносят, на одном растении образуется от 3 до 30 тысяч семян. Зрелый зародыш крупный, сильно удлинённый, спирально свёрнутый, особого строения: его базальный конец не имеет зачаточного корня, но содержит запасы питательных веществ, а апикальная часть не имеет семядолей. Эти особенности зародыша связаны с характером прорастания и паразитизмом. При прорастании базальная часть зародыша погружается в почву, а апикальная вытягивается и производит вращательные движения, что способствует соприкосновению с растением-хозяином. Проросток быстро обвивает стебель хозяина, его корневой конец засыхает, а стебель растёт по спирали, на нём образуются корни-присоски, внедряющиеся в центральный цилиндр растения-хозяина.

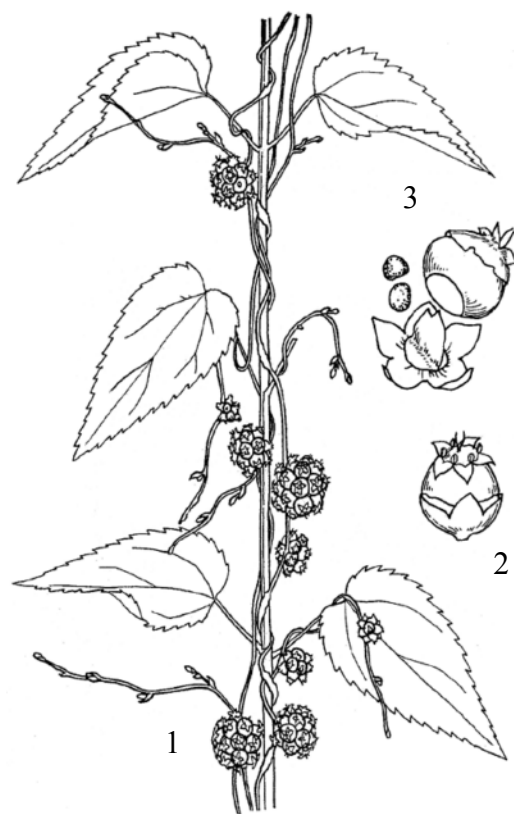


Рис. 602. *Cuscuta europaea*: 1 - часть побега на растении-хозяине; 2 - цветок; 3 - плод



## Порядок Норичникоцветные - *Scrophulariales*

Порядок Норичникоцветные (*Scrophulariales*) представлен травянистыми растениями и полукустарниками, реже кустарниками и деревьями. Листья очередные и супротивные, иногда мутовчатые, простые, без прилистников. Цветки в цимозных или рацемозных соцветиях или одиночные, зигоморфные. Околоцветник 4-5-членный, чашечка сростнолистная, венчик сростнолепестный, часто двугубый. Тычинок от 5 до 2, приросших к трубке венчика. Гинецей из двух плодолистиков, редко из 3 или 4. Завязь верхняя с многими семязачатками в каждом гнезде. Плод - коробочка, иногда костянковидный или ягодовидный.

Порядок включает 17 семейств, из которых центральным является семейство Норичниковых (*Scrophulariaceae*).

Семейство Норичниковые (*Scrophulariaceae*) - самое большое и разнородное семейство порядка, представленное 300 родами и более чем 5000 видами, имеющими космополитное распространение, но наиболее многочисленными в умеренных областях и в горах тропиков. Преобладают многолетние и однолетние травы, анатомической особенностью которых является наличие биколатеральных проводящих пучков. В семействе можно наблюдать переход от обычных автотрофных растений к полупаразитам, а затем к высокоспециализированным облигатным паразитам.

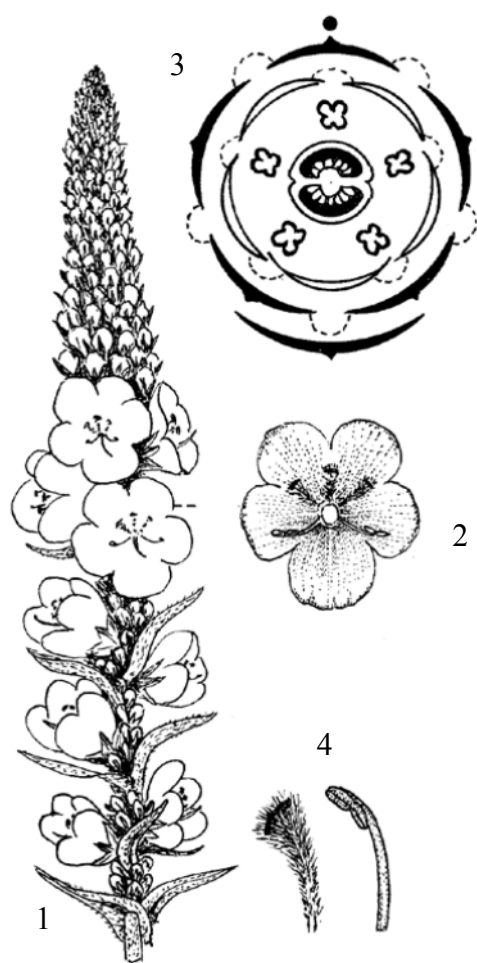


Рис. 603. *Verbascum thapsiforme*: 1 - соцветие; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - тычинки

Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка. Венчик колесовидный, ширококолокольчатый или трубчатый, с 4-5-лопастным отгибом, чаще двугубый, в котором верхняя губа образована двумя лепестками, нижняя - тремя. Тычинок 5, 4 или 2. Завязь верхняя, двугнёздная, плод - многосеменная синкарпная коробочка.

Род Коровяк (*Verbascum*) насчитывает около 300 видов, населяющих Евразию и Северную Америку. Венчик колесовидный, с короткой трубкой, пятилопастный, слегка неправильный. Тычинок 5, неодинаковых, передние тычинки длиннее. Нити всех тычинок или только 3 верхних мохнатые. Обычно высокие двулетние растения, как, например, Коровяк скипетровидный (*Verbascum thapsiforme*, рис. 603), достигающий высоты 2 м, являющийся лекарственным растением, препараты которого используются при заболеваниях верхних дыхательных путей.

Род Наперстянка (*Digitalis*) насчитывает около 30 видов, распространённых в Евразии. Венчик слегка неправильный, трубчато-

колокольчатый, по краю коротко двугубый. Тычинок 4. Виды этого рода имеют существенное лечебное значение, их препараты используются как сильное сердечное средство при хронической сердечной недостаточности и при острых нарушениях сердечной деятельности. Наибольшей известностью пользуется Наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*, рис. 604) - западноевропейское растение, культивируемое как лекарственное и декоративное.

Род Лянка (*Linaria*) насчитывает около 150 видов, распространённых во внетропической части Евразии и Америки. Венчик двугубый, с длинным шпорцем и замкнутым зевом. Андроей из 4 тычинок. У Лянки обыкновенной (*Linaria vulgaris*, рис. 605) две губы венчика тесно сближены, поэтому нектар доступен только крупным насекомым, которые, садясь на нижнюю губу, отодвигают её от верхней. Такой же способ опыления и у Львиного зева большого (*Antirrhinum majus*) - среднеевропейского вида, культивируемого в разных цветовых вариациях.

Род Вероника (*Veronica*) насчитывает более 300 видов, населяющих умеренные и холодные зоны всего земного шара. Венчик колесовидный, с короткой трубкой, обычно 4-лопастный. Тычинок 2.

Чашелистиков 5, как у Вероники восточной (*Veronica orientalis*, рис. 606,5-8) или 4, как у Вероники плющелистной (*Veronica hederifolia*, рис. 606,1-4).

Большая группа видов является полупаразитами. Среди них представители рода Погремок (*Rhinanthus*), насчитывающего более 20 видов, населяющих Евразию и Северную Америку. У широко распространённого Погремка шиловидного (*Rhinanthus subulatus*, рис. 606,9-14) на корнях при соприкосновении с корнями растения-хозяина развивается присоска (гаусторий), представляющая собой округлое утолщение, охватывающее

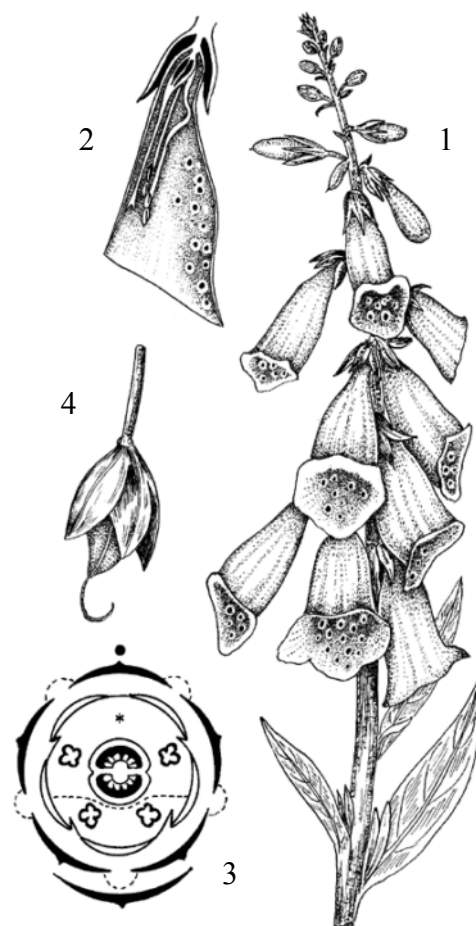


Рис. 604. *Digitalis purpurea*: 1 - соцветие; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод

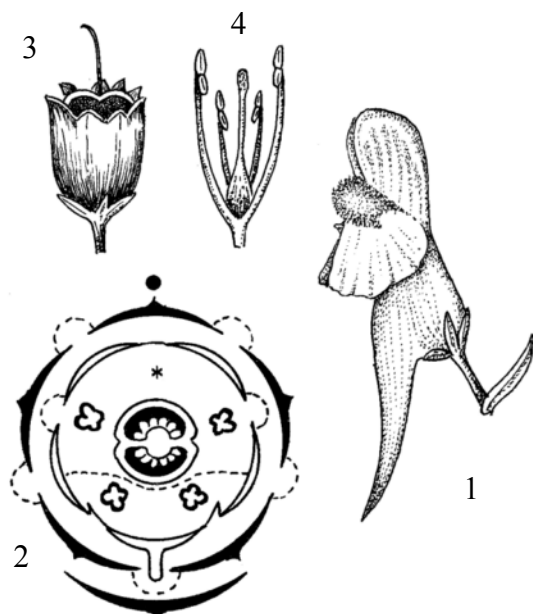


Рис. 605. *Linaria vulgaris*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка; 3 - плод; 4 - андроей

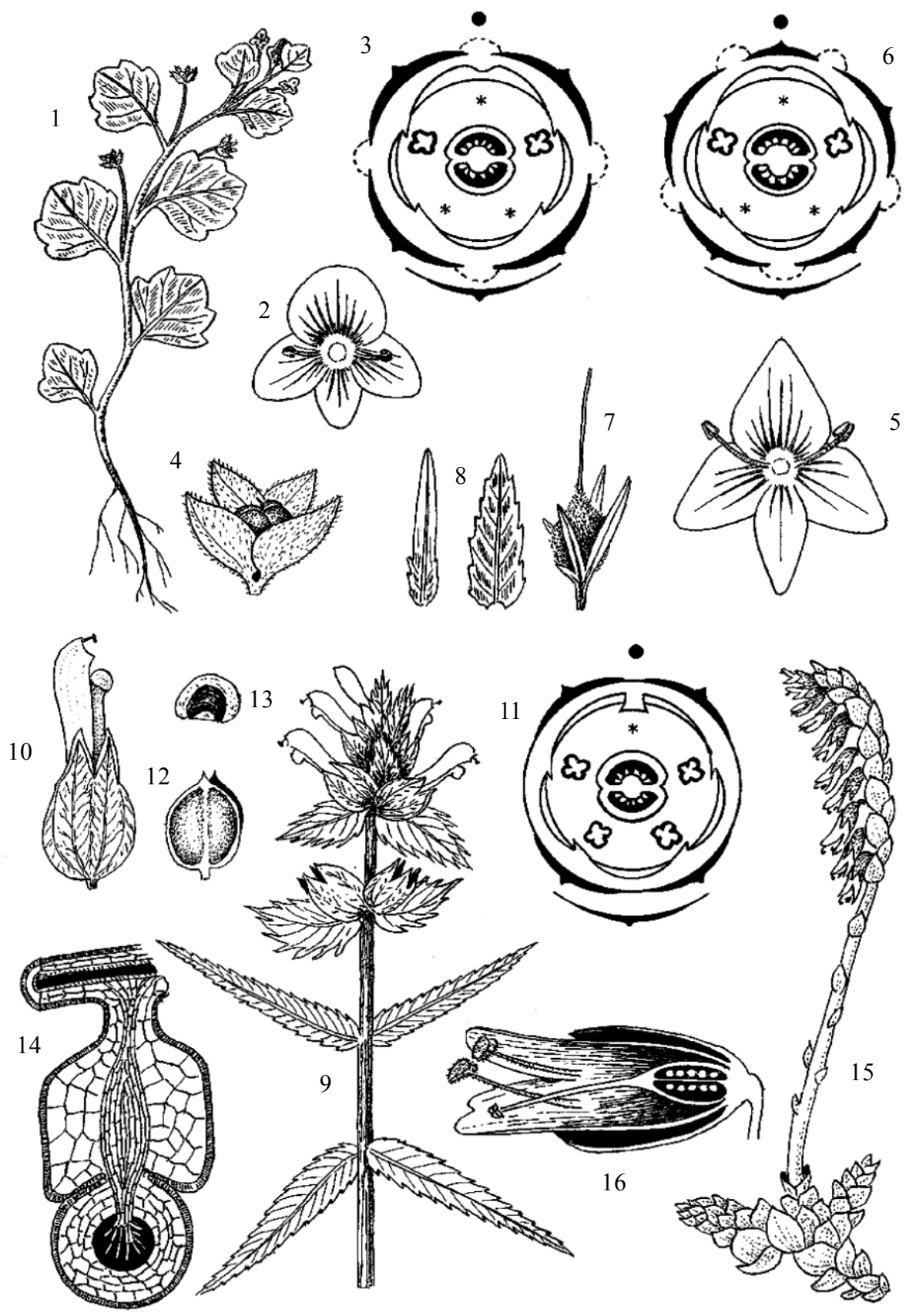


Рис. 606. *Veronica hederifolia*: 1- внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод. *Veronica orientalis*: 5 - цветок; 6 - диаграмма цветка; 7 - плод; 8 - стеблевые листья. *Rhinanthus subulatus*: 9 - верхняя часть растения; 10 - цветок; 11 - диаграмма цветка; 12 - плод; 13 - семя; 14 - гаусторий. *Lathraea squamaria*: 15 - внешний вид; 16 - цветок в разрезе

почти наполовину корень хозяина. Из гаустория развиваются всасывающие клетки, проникающие через кору до проводящего пучка. Большинство полупаразитов не образуют корневых волосков и получают воду и растворённые минеральные вещества из корней растения-хозяина.

К полным паразитам относится Петров крест чешуйчатый (*Lathraea squamaria*, рис. 606,15-16), паразитирующий на корнях берёзы, лещины, граба. У этого вида развитие происходит в том случае, если прорастающий зародыш соприкасается с корнем растения-хозяина. Под землёй формируется толстое корневище, покрытое мясистыми чешуями. Корневище растет в течение 10-15 лет, ветвясь и образуя новые гаустории. Затем надземный побег появляется ежегодно рано весной, в момент максимального сокодвижения. Он окрашен в бледно-розовый цвет, несёт соцветие с чешуйчатыми листьями.

### **Порядок Бурачничкоцветные - *Boraginales***

Порядок представлен травянистыми растениями и кустарниками, реже деревьями и лианами, с простыми, очередными (реже супротивными) листьями без прилистников. Листья и стебли покрыты жёсткими одноклеточными волосками. Цветки в цимозных соцветиях, реже одиночные, обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные. Околоцветник и андроцей обычно пятичленные. Чашелистики сросшиеся у основания, венчик сростнолепестный. Тычинки прикрепляются к трубке венчика Гинецей из 2 плодолистиков, реже из 4-5 или более. Завязь верхняя, плод - коробочка, костянквидный или дробный.

Порядок включает 7 семейств, из которых центральным является семейство Бурачниковых (*Boraginaceae*).

Семейство Бурачничковые (*Boraginaceae*) насчитывает около 100 родов и 2000 видов, широко распространённых по всему земному шару. Характеристика семейства в основном совпадает с характеристикой порядка. Цветки собраны в соцветия завитки, нередко сложные. Венчик с длинной или короткой трубкой, его форма разнообразна. Вход в венчик (зев) часто прикрыт чешуйчатыми выростами лепестков. Гинецей состоит из 2 плодолистиков, завязь вначале двугнездная, с 2 семезачатками в каждом гнезде. Впоследствии каждое гнездо делится ложной перегородкой, благодаря чему завязь становится 4-гнездной и содержит по 1 семечке в каждом гнезде. Столбик гинобазический (выходит из углубления между гнездами). При созревании плода дольки завязи отделяются друг от друга в виде 4 односемянных орешков (эремов). Почти все виды семейства энтомофильны.

Род Восковник (*Cerintho*) содержит около 10 видов, населяющих Европу, страны Средиземноморья и Западную Азию. Отличительной особенностью рода является отсутствие опушения и образование двухкамерных эремов, содержащих по 2 семени. У широко распространённого Восковника малого (*Cerintho minor*, рис. 607,1-5) листья покрыты восковым налётом, верхние стеблеобъемлющие, нижние - черешковые. Завитки многоцветковые, венчик бледно-жёлтый, до трети надрезанный на ланцетные, острые доли, без чешуек в зеве. Пыльники

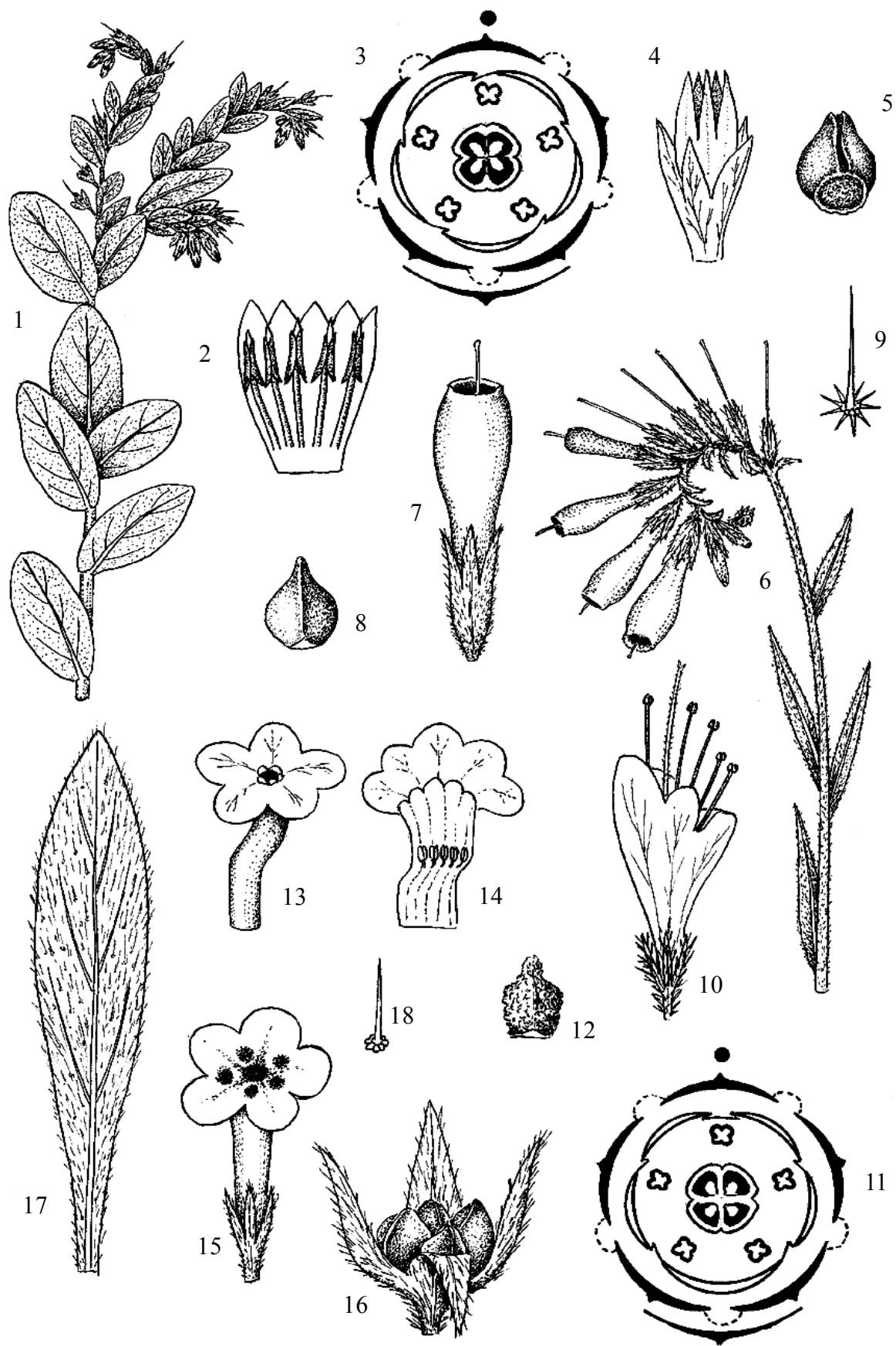


Рис. 607. *Cerinthe minor*: 1-верхняя часть побега; 2-развёрнутая цветочная трубка; 3-диаграмма цветка; 4-цветок; 5-двусемянный орешек. *Onosma caucasica*: 6-соцветие; 7-цветок; 8-орешек; 9-волосок. *Echium vulgare*: 10-цветок; 11-диаграмма цветка; 12-орешек. *Airyanthus echioides*: 15-цветок; 16-плод; 17-лист; 18-волосок.



Рис. 608. *Borago officinalis*: 1- верхняя часть побега; 2 - цветок; 3 - диграмма цветка; 4 - тычинка. *Myosotis arvensis*: 5 - внешний вид; 6 - цветок в разрезе; 7 - орешек. *Synoglossum officinale*: 8 - цветок в разрезе; 9 - плод; 10 - орешек. *Lappula squarrosa*: 11 - часть развёрнутой цветочной трубки; 12 - орешек. *Asperugo procumbens*: 13 - часть побега с плодами; 14 - плод, заключённый в чашечку.

стреловидные, наверху с острым придатком.

Род Оносма (*Onosma*) насчитывает более 150 видов, распространённых в Евразии. Венчик трубчатый или булавовидный, без чешуек в зеве. Пыльники у основания глубоко расщепленные, на верхушке с плёнчатым придатком. У растущей на Кавказе в среднем и нижнем горных поясах Оносмы кавказской (*Onosma caucasica*, рис. 607,6-9) листья и стебли покрыты щетинками, сидящими на звёздчато опушенных бугорках. Цветки крупные, лимонно-жёлтые, орешки с коротким носиком. Такой же жёлтый венчик без чешуек в зеве имеет и Айпиант синяковый (*Airyanthus echioides*, рис. 607,15-18), но у этого вида крупный колесовидный отгиб, на котором имеется 5 чёрно-коричневых пятен.

Род Синяк (*Echium*) насчитывает более 40 видов, распространённых в умеренной Евразии. Отличительной особенностью видов этого рода является наличие воронковидного зигоморфного венчика с неправильно-пятилопастным отгибом. Тычинки неодинаковой длины, далеко выдаются из трубки венчика вместе со столбиком. Широко распространён как рудеральный и сеgetальный сорняк Синяк обыкновенный (*Echium vulgare*, рис. 607,10-12), являющийся хорошим медоносом.

Зигоморфный венчик имеется также у Кривоцвета восточного (*Lycopsis orientalis*, рис. 607,13-14), относящегося к олиготипному роду. Трубка венчика посередине коленчато изогнута, что и придаёт цветку зигоморфность.

Род Бурачник (*Borago*) насчитывает всего 3 вида, распространённых в странах Средиземноморья. В Западной Европе разводится как овощное растение (листья имеют запах и вкус огурца, употребляются как салат) Бурачник лекарственный (*Borago officinalis*, рис. 608,1-4), встречающийся и в одичавшем состоянии. Венчик синего цвета с очень короткой трубкой и колесовидным отгибом. Тычинки с шиловидными придатками у основания, сложены конусом. Хороший медонос.

Род Незабудка (*Myosotis*) насчитывает около 50 видов, растущих в умеренных зонах Северного полушария. Венчик голубого цвета, воронковидный, с плоским отгибом, в зеве с бугорками или чешуйками. Одним из широко распространённых видов является Незабудка полевая (*Myosotis arvensis*, рис. 608,5-7) - двулетнее растение, образующее в первый год прикорневую розетку листьев. Некоторые виды этого рода разводятся как декоративные растения.

Род Чернокорень (*Cynoglossum*) насчитывает около 60 видов, распространённых космополитно в умеренных и субтропических зонах. Венчик воронковидный, в зеве с чешуйками, тёмно-красного цвета. Отличительной особенностью является наличие на орешках цепких щетинок, заканчивающихся пучком тонких колючек, что позволяет им цепляться за шерсть животных. Чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale*, рис. 608,8-10) используется как инсектицидное средство и для борьбы с грызунами. Цепляющиеся плоды имеет также Липучка ежевидная (*Lappula squarrosa*, рис. 608,11-12).

Острица Простёртая (*Asperugo procumbens*, рис. 608,13-14), относящаяся к олиготипному роду, распространена повсеместно как сорное растение.

Характерной особенностью является сильно разрастающаяся при плодах чашечка, становящаяся плоской и двураздельной.

Многие виды семейства меняют окраску венчика в течение вегетации. Например, жёлтый или белый венчик становится красноватым, розовый - голубым или фиолетовым. Замечено также, что окраска меняется после посещения цветка опылителями. Приспособительное значение этого явления не вполне ясно.

### **Порядок Ясноткоцветные - *Lamiales***

Представлен многолетними или однолетними травами и полукустарниками, реже кустарниками и деревьями. Листья супротивные (редко очередные), иногда мутовчатые, простые, без прилистников. Цветки в цимозных соцветиях, обоеполые, редко раздельнополые, с 5-членным околоцветником. Чашечка сростнолистная, иногда двугубая. Венчик сростнолепестный, двугубый. Тычинок 4 или 2, реже 5 или 1. Гинецей синкарпный, состоит из 2 плодолистиков с терминальным или гинобазическим столбиком. Завязь верхняя, плод - костянка, коробочка или ценобий.

Порядок включает 3 семейства, из которых центральным является семейство Яснотковые (*Lamiaceae*).

Семейство Яснотковые (*Lamiaceae*) насчитывает около 200 родов и 5000 видов, имеющих космополитное распространение. Отличительной особенностью семейства является четырёхгранный стебель, несущий супротивные цельные листья без прилистников; сростнолепестный венчик, состоящий из трубки и двугубого зева; двугнёздная завязь, содержащая по 2 семезачатка в каждом гнезде, разделённом ложной перегородкой; дробный плод - ценобий, распадающийся на 4 односеменных орешка (эрема). Большинство видов имеют железистые волоски, выделяющие эфирные масла разного состава, придающие растениям специфический запах. Цветки редко одиночные, чаще собраны в ложные мутовки, составленные двумя супротивными соцветиями. Верхняя губа венчика образована двумя лепестками, нижняя - тремя, является посадочной площадкой для насекомых-опылителей. Тычинок обычно 4, прикрепленных к трубке венчика, причём 2 тычинки длинные, 2 - короткие.

Систематика семейства до конца не разработана главным образом из-за сходства с близким семейством Вербеновые (*Verbenaceae*). В нём выделяют от 6 до 11 подсемейств, из которых наиболее морфологически выраженными являются Живучковые (*Ajugoideae*), Шлемниковые (*Scutellarioideae*) и Яснотковые (*Lamioideae*).

Подсемейство Живучковые (*Ajugoideae*) характеризуется гинецеем с терминальным столбиком и орешками с латерально-вентральным прикреплением, обычно большей поверхностью контакта, часто больше половины высоты завязи. Род Живучка (*Ajuga*) насчитывает более 50 видов, растущих в умеренных зонах всего земного шара. Венчик засыхающий и остающийся при плодах, с волосистым кольцом в нижней части трубки. Верхняя губа короткая или



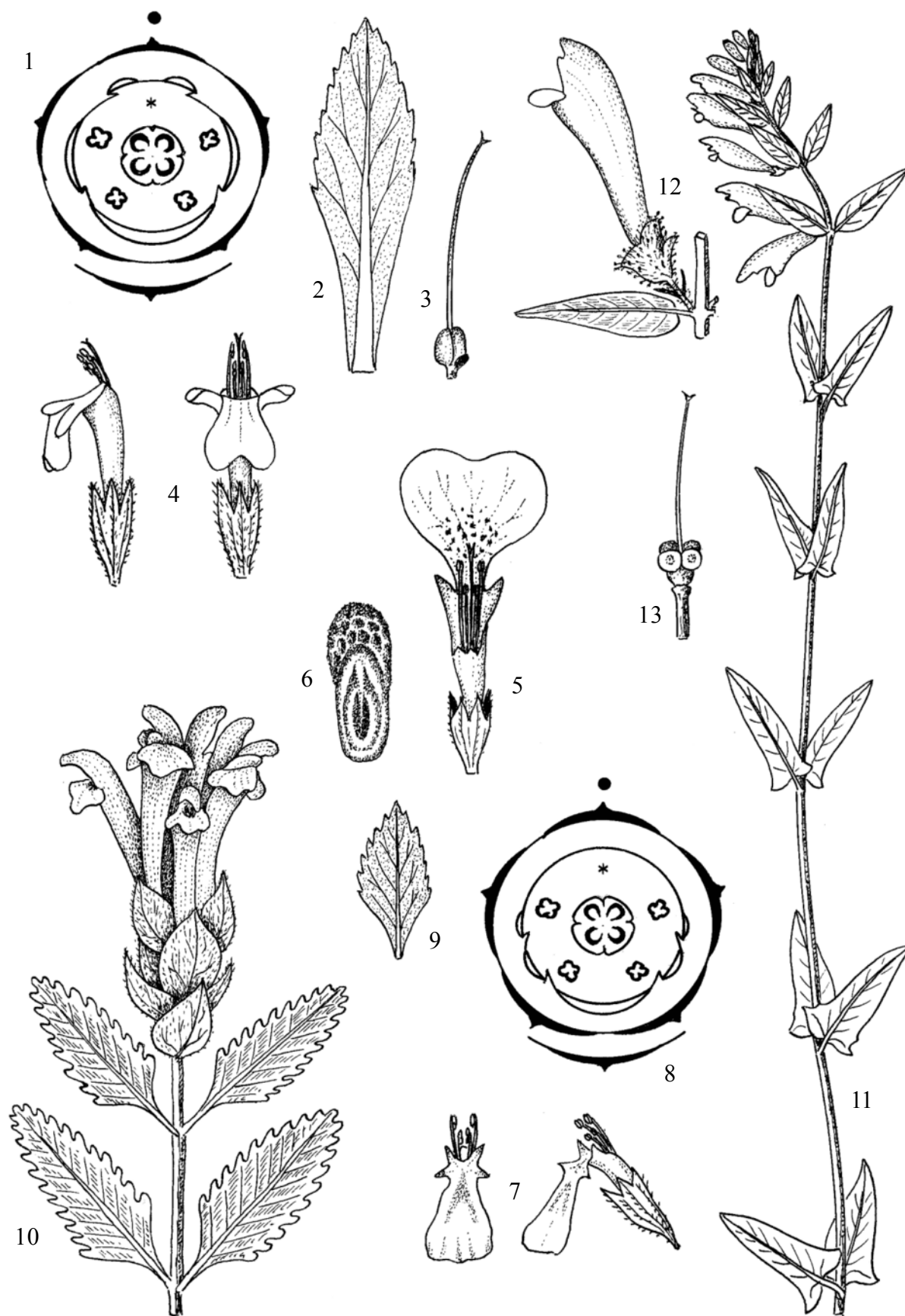


Рис. 609. *Ajuga genevensis*: 1- диаграмма цветка; 2 - лист; 3 - гинецей; 4 - цветок. *Ajuga pseudochia*: 5 - цветок; 6 - орешек. *Teucrium chamaedris*: 7 - цветок; 8 - диаграмма цветка; 9 - лист. *Scutellaria polyodon*: 10 - верхняя часть цветущего побега. *Scutellaria hastifolia*: 11 - внешний вид; 12 - цветок; 13 - гинецей.

редуцирована, нижняя крупная, с широкой средней долей и небольшими боковыми. Тычинки выдаются из трубки венчика, боковые более длинные. Цветки синие, как у Живучки женеvской (*Ajuga genevensis*, рис.609, 1-4) или жёлтые, как у Живучки ложнохиосской (*Ajuga pseudochia*, рис. 609,5-6).

Род Дубровник (*Teucrium*) насчитывает более 100 видов, растущих в умеренных зонах всего земного шара. Характерной особенностью видов этого рода является венчик с раскрытой сверху трубкой и пятилопастной губой, средняя лопасть которой крупная, боковые - в виде зубчиков, как у Дубровника обыкновенного (*Teucrium chamaedris*, рис. 609,7-9).

Подсемейство Шлемниковые (*Scutellarioideae*) характеризуется гинобазическим столбиком, орешками с базальным прикреплением и малой площадью поверхности контакта. Орешки с тонким перикарпом, семена перевёрнутые, зародыш с изогнутым корешком, лежащим на одной из семядолей. В это подсемейство входят только 2 рода - большой род Шлемник (*Scutellaria*), насчитывающий около 300 видов, широко распространённых по всему земному шару, и монотипный род Салазария (*Salazaria*), распространённый в США и Мексике. Виды рода Шлемник (*Scutellaria*) отличаются двугубой чашечкой с цельными, после цветения замкнутыми губами, из которых верхняя снабжена округлым поперечным мешковидным вздутым придатком. Цветки в пазухах прицветных листьев одиночные, собраны в четырёхстороннее соцветие, как у Шлемника многозубого (*Scutellaria polyodon*, рис. 609,10), являющегося эндемиком Центрального Кавказа, или соцветие одностороннее, как у Шлемника копьелистного (*Scutellaria hastifolia*, рис. 609,11-13), широко распространённого вида, обитающего на сырых местах, по берегам и как сорное в посевах.

Подсемейство Яснотковые (*Lamioideae*) характеризуется таким же гинецеем, как и у Шлемниковых, отличается прямыми семенами и ровным зародышем с коротким прямым корешком. Подпестичный диск не развит, цветки обычно в многоцветковых соцветиях (двойных завитках или плейохазиях), сидящих в пазухах листьев. Типовым родом семейства является род Яснотка (*Lamium*), насчитывающий около 50 видов, населяющих Европу, Северную Африку и умеренную Азию. Чашечка трубчато-колокольчатая, пятизубчатая. Верхняя губа венчика в виде шлема, нижняя - трёхлопастная, её средняя лопасть крупная, боковые - в виде шиловидных зубцов. Наружные тычинки длиннее внутренних.

Одним из наиболее распространённых видов является Яснотка белая (*Lamium album*, рис. 610,1-4), известная также под названием "глухая крапива". Цветки собраны в двойные завитки, каждый из которых содержит по 7 цветков на очень коротких цветоножках, отчего супротивно расположенные соцветия образуют ложную мутовку. В народной медицине венчики цветков в виде настоя или настойки применяют как кровоостанавливающее и вяжущее средство при лёгочных и маточных кровотечениях. У Яснотки стеблеобъемлющей (*Lamium amplexicaule*, рис. 610,5-7) в неблагоприятных климатических условиях образуются клейстогамные цветки, венчик которых не выступает из чашечки и не опадает. Род Чебрец (*Thymus*) насчитывает свыше 100 видов, населяющих

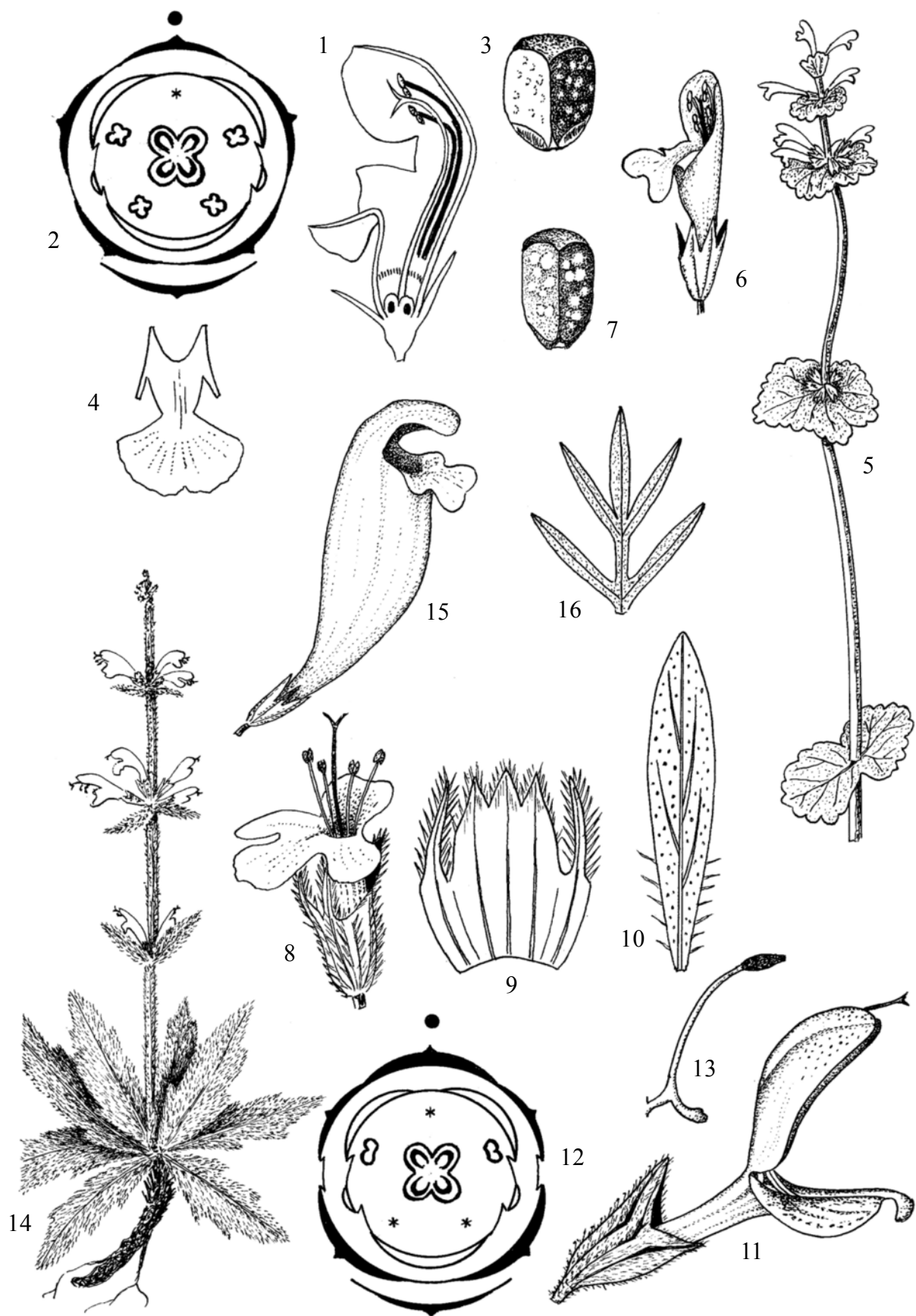


Рис. 610. *Lamium album*: 1 - цветок в разрезе; 2 - диаграмма цветка; 3 - орешек; 4 - нижняя губа. *Lamium amplexicaule*: 5 - верхняя часть растения; 6 - цветок; 7 - орешек. *Thymus marschallianus*: 8 - цветок; 9 - развёрнутая трубка чашечки; 10 - лист. *Salvia glutinosa*: 11 - цветок; 12 - диаграмма цветка; 13 - тычинка. *Salvia canescens*: 14 - внешний вид. *Dracocephalum austriacum*: 15 - цветок; 16 - лист.

главным образом страны Средиземноморья. Виды этого рода являются полукустарниками с одревесневающей нижней частью и травянистой верхней. Чашечка с цилиндрической или колокольчатой трубкой, двугубая. Верхняя губа трёхзубчатая, нижняя состоит из 2 узких, реснитчатых зубцов, зев чашечки отделен кольцом волосков. Виды этого рода содержат эфирные масла, главным образом тимол, используемый в медицине как отхаркивающее средство при заболеваниях верхних дыхательных путей (входит в состав пертуссина). Одним из широко распространённых в степной зоне видов является Чебрец Маршаллов (*Thymus marshallianus*, рис. 610,8-10), растущий на сухих травянистых и каменистых склонах, лесных полянах, в степях.

Самым крупным родом в семействе является Шалфей (*Salvia*), насчитывающий более 700 видов, широко распространённых в умеренных, тропических и субтропических областях. Виды этого рода отличаются строением андрцея, состоящего из 2 тычинок. Каждая тычинка имеет короткую тычиночную нить и длинный связник, на одном конце которого находится развитое гнездо пыльника, на втором - ложкообразный рудимент второго пыльника (педалька). Такая тычинка представляет собой рычажное устройство, позволяющее эффективно нагружать пылью посетившее цветок насекомое. Виды этого рода встречаются в самых разнообразных экологических условиях. В широколиственных лесах распространён Шалфей железистый (*Salvia glutinosa*, рис. 610,11-13), являющийся мезофильным растением. Настоящим ксерофитом является Шалфей седеющий (*Salvia canescens*, рис. 610,14), эндемик центральной части Северного Кавказа, растущий на сухих каменистых и глинистых склонах и на скалах в условиях дефицита влаги.

Род Змееголовник (*Dracocephalum*) насчитывает более 40 видов, распространённых в умеренных областях Северного полушария. Многие виды этого рода имеют перистораздельные листья, как у Змееголовника австрийского (*Dracocephalum austriacum*, рис. 610,15-16) Венчик крупный, до 4 см длиной, расширяющийся кверху. Наружные тычинки короче внутренних.

Многие виды семейства издавна используются в медицине. К важнейшим относятся: Мята перечная (*Mentha piperita*), используемая для получения мятного масла и ментола, и Пустырник пятилопастный (*Leonurus quinquelobatus*), препараты которого понижают кровяное давление. В лекарственных целях используются и многие другие виды: Шалфей мускатный (*Salvia sclarea*), Шалфей лекарственный (*Salvia officinalis*), Душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), Мелисса лекарственная (*Melissa officinalis*) и многие другие.

Надпорядок *Lamianae* включает наиболее высокоорганизованных представителей подкласса *Magnoliida*, имеющих четырёхкруговой цветок. Объединяющим порядком признаком является синкарпный двумерный гинецей, трансформирующийся в двух направлениях - постепенный переход к паракарпии и образование однокамерного гинецея с неполными перегородками, который наблюдается в порядке *Gentianales*. Второе направление - образование ложных перегородок и формирование четырёхкамерного гинецея и сокращение числа

семянчек в камерах до одной (порядки *Boraginales*, *Lamiales*).

Общая схема филогенетических отношений подкласса *Magnoliidae* представлена на рисунке 611.

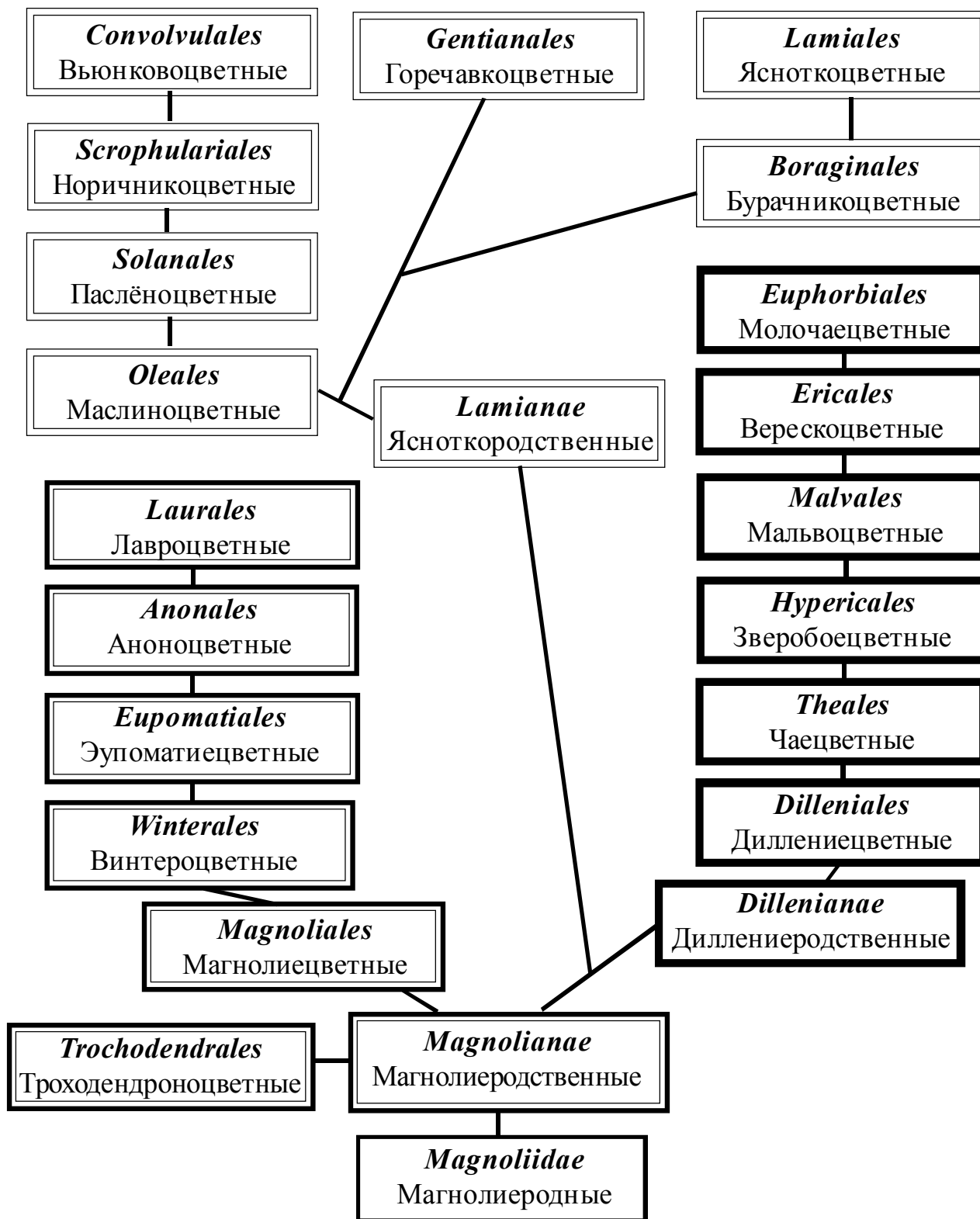


Рис. 611. Схема филогенетических отношений в подклассе Магнолиеродные - *Magnoliidae*

## ПОДКЛАСС ЛЮТИКОРОДНЫЕ - *RANUNCULIDAE*

Подкласс объединяет преимущественно травянистые растения с обоеполами, реже раздельнополами цветками, спироциклическими или циклическими. Гинецей у примитивных представителей апокарпный, у более высокоорганизованных - паракарпный. На первом и втором уровнях цветки с преимущественно верхней завязью, на третьем - с нижней. Выделяются четыре группы порядков (надпорядки): Лютикородственные (*Ranunculanae*), Макородственные (*Papaveranae*), Тыквородственные (*Cucurbitanae*) и Астрородственные (*Asteranae*).

### Группа порядков (надпорядок) Лютикородственные - *Ranunculanae*

подавляющее большинство представителей надпорядка - травянистые растения, часто однолетние, деревья малочисленны, также есть кустарники и древесные лианы. Листья простые или сложные, без прилистников, очередные или мутовчатые. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, спироциклические. Гинецей апокарпный, завязь верхняя. Основные порядки: Лютикоцветные (*Ranunculales*), Барбарисоцветные (*Berberidales*), Пионоцветные (*Paeoniales*).

### Порядок Лютикоцветные - *Ranunculales*

Большой частью травы, кустарники или лианы. Листья простые или сложные, обычно без прилистников. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обоеполые или однополые, актиноморфные, реже зигоморфные, с двойным или простым околоцветником, реже без околоцветника. Тычинки многочисленные или их 6. Гинецей большей частью апокарпный. Семена обычно с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Порядок включает 7 семейств, из которых наиболее крупным является Лютиковые (*Ranunculaceae*).

Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*) насчитывает около 50 родов и свыше 2000 видов, широко распространённых по всем континентам, преимущественно в Голарктике. Большинство представителей предпочитает умеренный и прохладный климат, многие - сырые места. В этом семействе немало водных растений. Большая часть видов представлена многолетними травами, но есть одно- и двулетние травы, кустарники и лианы. Листья очередные, реже супротивные, простые, раздельные или лопатные, иногда цельные. Цветки в кистевидных или метельчатых соцветиях, реже одиночные, обоеполые, спиральные, гемициклические или циклические, актиноморфные, реже зигоморфные. Тычинок много, их расположение спиральное. Гинецей апокарпный, редко синкарпный, иногда мономерный. Большинство представителей - насекомоопыляемые растения, многие ядовиты.

Систематика семейства окончательно не разработана и подвергается

постоянной переработке, поскольку это семейство крайне гетеробатмично. Наиболее разработанными являются системы японского ботаника Тамура и академика А.Л.Тахтаджяна, делящих его на 6 подсемейств. Наиболее ярко выраженные морфологические типы представлены подсемействами Гидастисовые (*Hydrastidoideae*), Коптидовые (*Coptidoideae*), Морозниковые (*Helleboroideae*) и Лютиковые (*Ranunculoideae*).

Подсемейство Гидастисовые (*Hydrastydoideae*) представлено одним родом и двумя видами, один из которых - Гидастис канадский (*Hydrastis canadensis*, рис. 612,1-4) распространён в Северной Америке. Это корневищное травянистое растение 15-30 см высотой с дланевидно рассеченными листьями. Цветок одиночный, расположен на верхушке стебля, имеет простой околоцветник, состоящий из 3 чашелистиков, рано опадающих. Лепестки и нектарники отсутствуют. Тычинки в неопределённом количестве, пестики в числе 8-16, свободные. Плод - сочная многокостянка с чёрными семенами. Прimitивным признаком является наличие амфикрибральных проводящих пучков, в состав которых входят сосуды с лестничной перфорацией.

Подсемейство Коптидовые (*Coptidoideae*) насчитывает 7 родов, виды которых отличаются мелкими хромосомами. Наиболее примитивным является род Коптис (*Coptis*), у которого плодолистики сидят на длинных ножках и выше уровня прикрепления самых верхних семяпочек открыты. Цветок Коптиса трёхлистного (*Coptis trifolia*, рис. 612,9-10) имеет 5 чашелистиков, 5 лепестковидных нектарников, неопределённое количество тычинок и 3 открытых в верхней части пестика.

Примитивными признаками обладают и другие представители этого подсемейства. Так у Воронца колосовидного (*Actaea spicata*, рис. 612,5-8) двойной околоцветник с непостоянным числом листочков, 4-5 рано опадающих чашелистиков и 4-6 лепестков. Гинецей мономерный с сидячим, едва избегающим рыльцем. Тычинки в неопределённом количестве, с коротким надсвязником. Проводящая система стебля состоит из рассеянных сосудисто-волокнуистых пучков (как у однодольных). Плод - сочная однолисточка чёрного цвета с продольным желобком на поверхности. Сочная ткань околоплодника развита слабо, основную массу плода составляют семена в двух плотных рядах. Семена дают всходы после двух зимних периодов, причём проросток, появляющийся в первую весну, развивает придаточные сосущие и запасные клубневидные корни. В июле семядоли отмирают, растение сохраняется осенью и зимой в виде клубеньков, и только после второй зимы даёт первый лист.

Подсемейство Морозниковые (*Helleboroideae*) отличается строением плодолистиков и плодов. Семяпочки многочисленные, располагаются в два ряда вдоль брюшного шва. Плод - много- или однолисточка, редко коробочка. В пределах подсемейства наблюдается большое разнообразие в строении цветка.

Род Морозник (*Helleborus*) насчитывает более 20 видов, распространённых в умеренной Евразии. У Морозника кавказского (*Helleborus caucasicus*, рис. 613) околоцветник состоит из 5 бледно-зелёных лепестковидных, при плодах

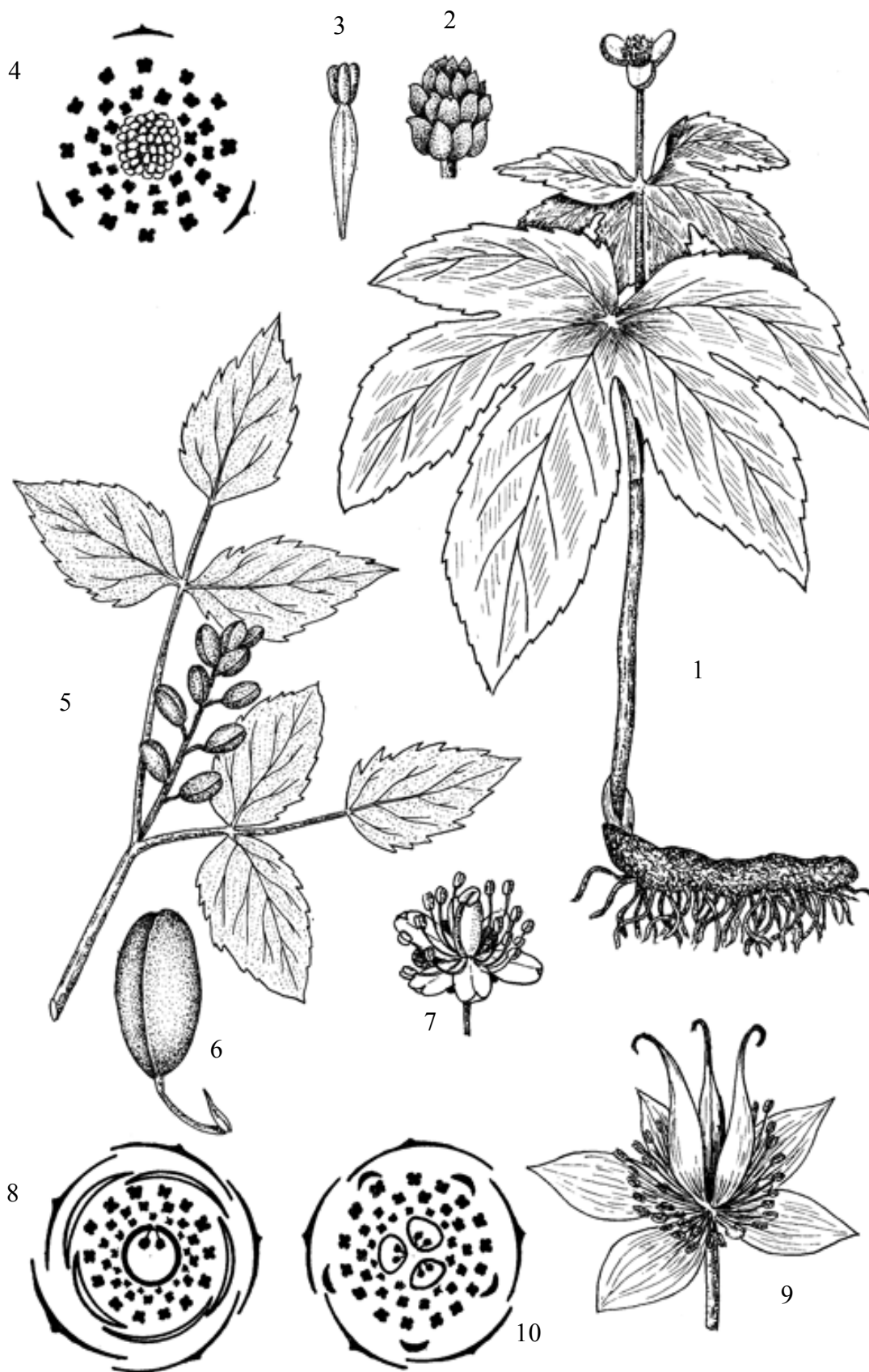


Рис. 612. *Hydrastis canadensis*: 1 - внешний вид; 2 - плод; 3 - тычинка; 4 - диаграмма цветка. *Actaea spicata*: 5 - часть побега с плодами; 6 - плод; 7 - цветок; 8 - диаграмма цветка. *Coptis trifolia*: 9 - цветок; 10 - диаграмма цветка



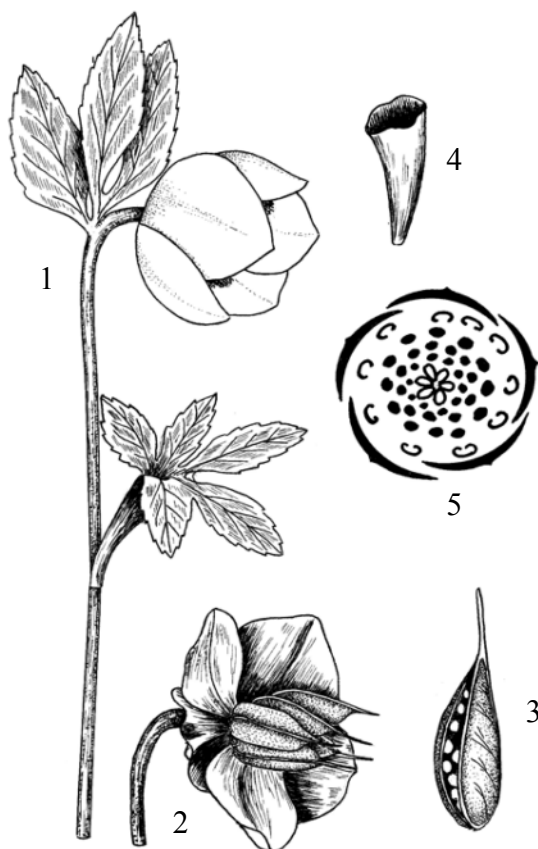


Рис. 613. *Helleborus caucasicus*: 1 - часть цветущего побега; 2 - плоды с чашечкой; 3 - листовка; 4 - нектарник; 5 - диаграмма цветка.

Западной Евразии. Виды этого рода отличаются строением гинецея, у большинства представителей он синкарпный. Цветок Чернушки дамасской (*Nigella damascena*, рис. 615, 4-6) имеет 5 лепестковидных чашелистиков, окрашенных в голубой цвет, 8 небольших двугубых, на верхушке расщепленных лепестков (нектарников), несущих медовую ямку, прикрытую нижней губой. Тычинок много, плодолистки с длинными столбиками, в числе 5, срастаются в синкарпный гинецей. Наружная оболочка завязи имеет воздушные камеры.

Зигоморфные цветки имеют представители родов Дельфиниум (*Delphinium*), Живокость (*Consolida*), Аконит (*Aconitum*). У Живокости метельчатой (*Consolida paniculata*, рис. 615, 1-3) цветок имеет 5 лепестковидных листочков околоцветника, верхний из которых вытянут в шпору. Нектарник один, тоже имеет форму

остающихся листочков. Нектарники в виде конусовидных воронок, выстланных внутри нектароносной тканью, в числе 5-10. Тычинки многочисленные. Листовки кожистые, с длинным носиком. Все представители - зимнезелёные, рано цветущие растения, заслуживающие введения в культуру.

Род Водосбор (*Aquilegia*) насчитывает более 75 видов, распространённых в Северном полушарии. Виды этого рода имеют циклический цветок, все члены которого расположены кругами. Так у Водосбора кавказского (*Aquilegia caucasica*, рис. 614) в цветке 5 окрашенных чашелистиков, 5 лепестков, снабженных большими шпорцами, являющимися нектарниками, много тычинок, но в количестве кратном 5 и располагающихся кругами, и 5 плодолистиков. Самые внутренние тычинки часто превращаются в стаминодии, занимающие 1-2 круга.

Род Чернушка (*Nigella*) насчитывает более 15 видов, распространённых в

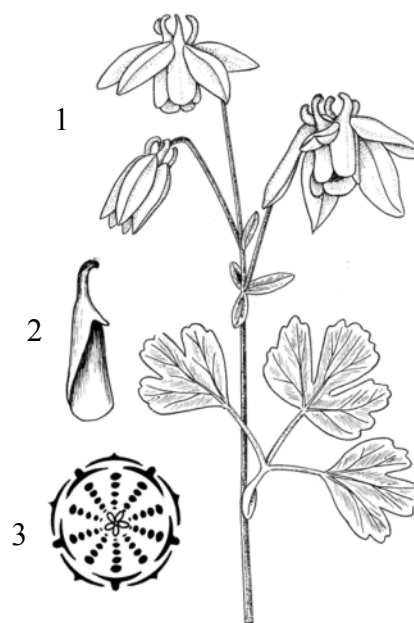


Рис. 614. *Aquilegia caucasica*: 1 - часть цветущего побега; 2 - нектарник; 3 - диаграмма цветка.

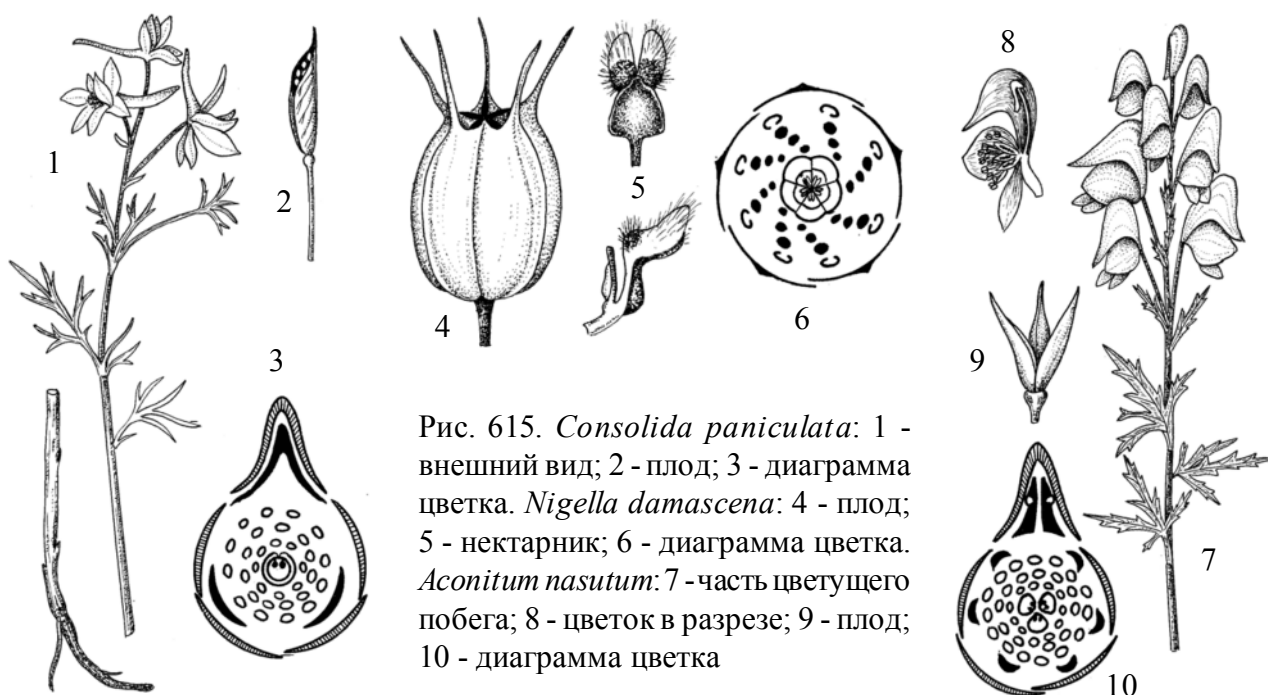


Рис. 615. *Consolidida paniculata*: 1 - внешний вид; 2 - плод; 3 - диаграмма цветка. *Nigella damascena*: 4 - плод; 5 - нектарник; 6 - диаграмма цветка. *Aconitum nasutum*: 7 - часть цветущего побега; 8 - цветок в разрезе; 9 - плод; 10 - диаграмма цветка

шпоры, входящую в шпору околоцветника. Тычинок много, плодолистик один.

Сложное строение нектарников имеют цветки рода Аконит (*Aconitum*). У Аконита носатого (*Aconitum nasutum*, рис. 615,7-10) цветок зигоморфный, один из лепестков крупнее остальных и имеет форму шлема, внутри которого помещаются 2 нектарника, являющихся сложными образованиями. Они имеют изогнутый шпорец, на конце которого помещаются нектароносные железы, и плоскую лепестковидную часть - губу. Остальные лепестки в числе 6-8, чешуевидные. Тычинок много, плодолистиков 3. Виды этого рода настолько тесно приспособлены к опылению при помощи шмелей (*Bombus*), что географическое распространение рода на земном шаре совпадает с географическим распространением этих насекомых. Все виды рода - ядовитые растения, многие декоративны.

Отличительными признаками подсемейства Лютиковые (*Ranunculoideae*, или Ветренициевые - *Anemonoideae*) являются одиночные семяпочки в плодолистиках и плоды орешки, опадающие после созревания с цветоложа. Цветки спиральные и гемициклические, всегда актиноморфные.

Род Васелистник (*Thalictrum*) насчитывает 120 видов. У Васелистника малого (*Thalictrum minus*, рис. 616) цветки мелкие, собраны в метельчатое соцветие. Листья перистые, с округлыми или обратнойцевидными листочками. Околоцветник простой, из 4 рано опадающих чашелистиков. Тычинки многочисленные, пыльники с шиловидным остроконечием. Пестики также многочисленные. Нектарники отсутствуют, растение ветроопыляемое.

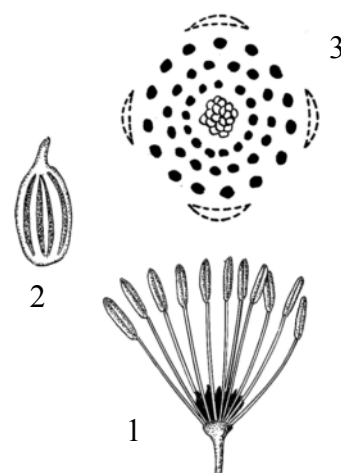


Рис. 616. *Thalictrum minus*: 1 - цветок; 2 - орешек; 3 - диаграмма цветка

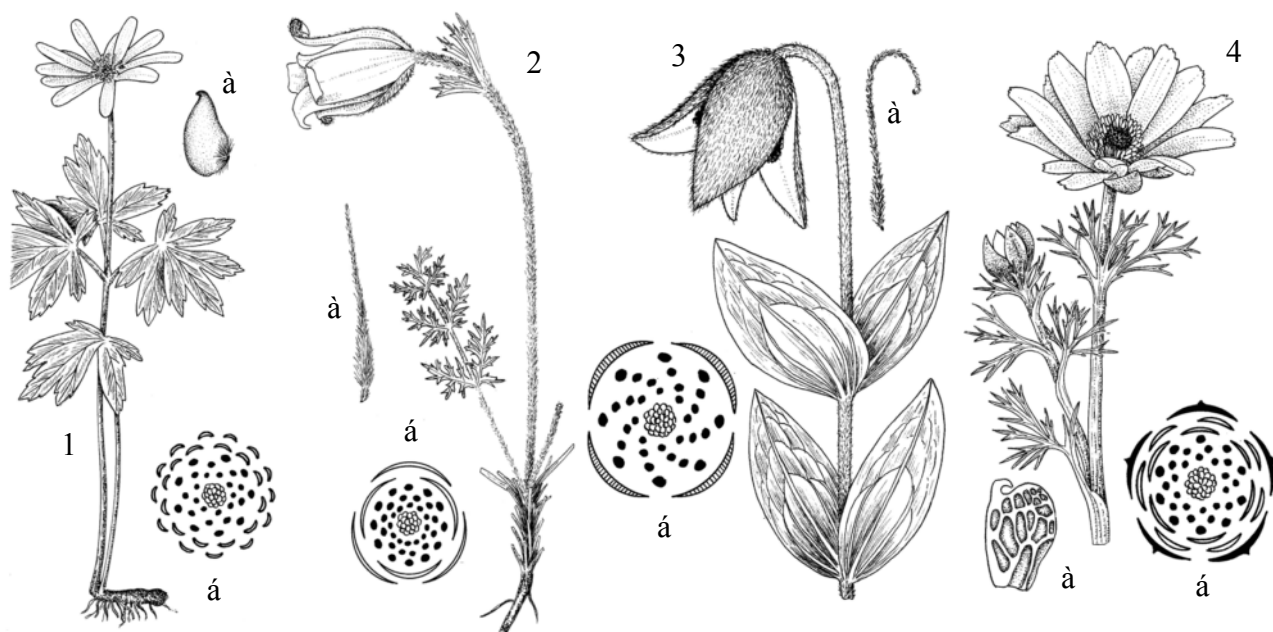


Рис. 617. 1 - *Anemone blanda*; 2 - *Pulsatilla albana*; 3 - *Clematis integrifolia*; 4 - *Adonis vernalis*: а - плод; б - диаграмма цветка.

Род Ветреница (*Anemone*) насчитывает около 100 видов, распространённых в северной умеренной зоне. Цветки одиночные или собраны в зонтиковидное соцветие. Околоцветник простой, состоящий из 5 или неопределённого числа листочков, как у Ветреницы нежной (*Anemone blanda*, рис. 617,1) цветки лишены нектарников, тычинки и пестики в неопределённом количестве. Отличительной особенностью этого рода является наличие покрывала, образованного тремя мутовчато расположенными листьями в верхней части стебля. Все виды рода ядовиты, многие отличаются декоративностью.

Род Сон (*Pulsatilla*) насчитывает более 30 видов, растущих в северной умеренной зоне. Цветки одиночные, с простым околоцветником, лепестков обычно 6. Нектарников нет, тычинки и пестики в неопределённом количестве. Орешки снабжены длинной, волосистой остью, которая позволяет им распространяться при помощи ветра. У видов этого рода также имеется покрывало, но его листочки срастаются у основания. Все виды рода ядовиты, многие декоративны и заслуживают введения в культуру, как, например, Сон албанский (*Pulsatilla albana*, рис. 617,2).

Род Ломонос (*Clematis*) насчитывает около 200 видов, распространённых в умеренных и тёплых областях земного шара. Среди представителей рода встречаются травянистые растения и вьющиеся лианы с одревесневающими стеблями и супротивно расположенными листьями, обычно перистыми, но иногда цельными, как у Ломноса цельнолистного (*Clematis integrifolia*, рис. 617,3). Цветки с простым околоцветником, без нектарников, количество лепестков обычно 4. Тычинки и пестики в неопределённом количестве, орешки с опушенной остью. Все виды рода декоративны, многие введены в культуру.

Род Горицвет (*Adonis*) насчитывает более 20 видов, распространённых в умеренной Евразии. Виды этого рода имеют двойной околоцветник. У Горицвета

весеннего (*Adonis vernalis*, рис. 617,4) в цветке имеется пятичленная чашечка и венчик, состоящий из неопределённого количества лепестков. Тычинки и пестики также многочисленны, нектарники отсутствуют. Орешки без ости, с крючковидно загнутым носиком, морщинистые. Этот вид является ценным лекарственным растением, препараты которого применяются при лечении болезней сердца.

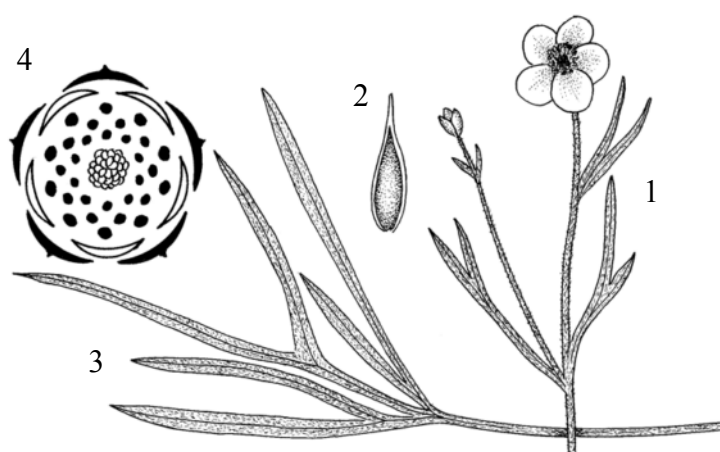


Рис. 618. *Ranunculus meridionalis*: 1 - часть цветущего побега; 2 - плод с чашечкой; 3 - лист; 4 - диаграмма цветка

Род Лютик (*Ranunculus*) насчитывает более 300 видов, распространённых по всему земному шару, но преимущественно в Северном полушарии. Представители этого рода имеют цветки с определённым количеством частей околоцветника. В цветке 5 чашелистиков и 5 лепестков, в основании которых имеется нектароносная ткань - медовые ямки. Тычинки и пестики в неопределённом количестве. Плоды - орешки, обычно с носиком. Листья цельные или пальчаторассечённые, иногда опушенные, как у Лютика южного (*Ranunculus meridionalis*, рис. 618). Все виды рода ядовиты, некоторые декоративны и введены в культуру.

Представители семейства стоят на разных ступенях эволюции. Низшие типы представлены формами, которые по строению цветков близки к представителям порядка *Magnoliales*, высшие ушли далеко вперёд по пути эволюции цветка и по приспособленности к перекрёстному опылению при помощи вполне определённых насекомых, и в этом отношении они устроены гораздо сложнее многих высокоорганизованных типов двудольных с пятичленным, пятициклическим цветком.

Большинство Лютиковых опыляются насекомыми, которых привлекают или нектаром, или пылью, в изобилии образуемой многочисленными тычинками. Приспособлением к перекрёстному опылению является и часто встречаемая протандрия. Небольшое количество видов приспособлено к опылению ветром, как, например, представители рода *Thalictrum*, но это явление вторичное, а не первичное, как у многих простейших ветроопыляемых Однопокровных.

Эволюция цветка *Ranunculales* шла по пути сокращения числа листочков околоцветника и появления цикличности. Здесь можно выделить 3 типа цветков. У наиболее примитивных представителей имеются спиральные цветки, все органы которых расположены по спирали (*Adonis*, *Helleborus*, *Anemone*), причём иногда этот примитивнейший признак сочетается с признаком высокой организации (гетеробатмия), как, например, у родов *Aconitum* и *Delphinium*,

имеющих высоко развитую степень зигоморфии, и у рода *Nigella*, имеющего синкарпный гинецей. Второй тип цветка - гемициклический, когда чашелистики и лепестки располагаются чередующимися кругами, а все остальные органы - спирально (*Ranunculus*). Третий тип цветка - циклический, у которого все органы расположены чередующимися кругами (*Aquilegia*). У более низко организованных представителей семейства околоцветник простой, венчиковидный (*Anemone, Clematis*). Такой околоцветник, даже если он окрашен, является чашечкой. У более высокоорганизованных типов околоцветник двойной. Наружный круг представлен окрашенной (иногда слабо) чашечкой, внутренний - листовидно расширенными лепестками, несущими у основания медовые ямки. По происхождению эти лепестки представляют собой метаморфозированные тычинки и носят название нектарники.

У многих представителей семейства семядоли срастаются в одну (*Ranunculus*), виды многих родов по анатомическому строению стебля сходны с однодольными (*Actaea, Thalictrum*), род Чистяк (*Ficaria*) имеет недоразвитый главный корень и мочковатую корневую систему.

Таким образом, семейство *Ranunculaceae* является полиморфным, что позволяет проследить направление морфологической эволюции репродуктивных органов от примитивных до высокой степени организованных.

### Порядок Барбарисоцветные - *Berberidales*

Монотипный порядок с семейством Барбарисовые (*Berberidaceae*), включающим 14 родов и около 650 видов, распространённых преимущественно в умеренных и субтропических областях северного полушария. Это деревья, кустарники и многолетние травы. Характерно наличие в вегетативных органах



Рис. 619. *Berberis vulgaris*: 1 - побег с цветками; 2 - побег с плодами; 3 - диаграмма цветка

алкалоидов, в особенности берберина. Цветки обычно в простых или сложных кистях, метёлках, реже одиночные, большей частью мелкие, актиноморфные, обоеполые, обычно циклические. Околоцветник дифференцирован на чашелистики и лепестки, их количество кратно трём или двум, реже околоцветник отсутствует. У большинства представителей лепестки снабжены в нижней части нектарниками. Тычинок 4-9, реже 12-18, свободных, обычно в двух кругах, пыльники открываются двумя маленькими клапанами. Гинецей состоит из одного псевдомономерного пестика (редко их несколько), образованного двумя плодолистками (реже тремя), имеющего верхушечное расширенное рыльце, почти



сидячее или на коротком столбике. У большинства представителей плод мясистый, ягодообразный, у некоторых - сухой, коробочкообразный. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Самым большим и распространённым родом является Барбарис (*Berberis*), виды которого встречаются в Северной Африке, умеренных областях Евразии, Северной и Южной Америке. Это вечнозелёные или листопадные кустарники, реже небольшие деревья. Листья их считаются простыми, однако у их основания имеется сочленение, которое свидетельствует о том, что это листья сложные, редуцированные до одного верхнего непарного листочка. На длинных побегах листья превращены в 3-5-раздельные или простые колючки, в пазухах которых развиваются укороченные побеги с нормальными зелёными листьями. Цветки в кистях на коротких боковых побегах. У Барбариса обыкновенного (*Berberis vulgaris*, рис. 619) три круга околоцветника, внешний из которых соответствует чашелистикам. У основания лепестков двух внутренних кругов имеются нектарники. Тычинок 6 в двух кругах. Плоды красные, сочные, распространяются эндохорно птицами и млекопитающими. Они съедобны, используются в кондитерской промышленности и в качестве приправы. Кроме того, в них содержатся алкалоиды, витамины и дубильные вещества, применяемые в лечебной практике как вяжущее средство.

Род Магония (*Mahonia*) близок к роду Барбарис, включает около 110 видов, распространённых в субтропических и тропических областях Азии от Гималаев до Китая и Суматры и в Северной и Центральной Америке. У видов этого рода листья крупные, непарноперистосложные, вечнозелёные. В культуре широко распространена Магония падуболистная (*Mahonia aquifolia*, рис. 620) - вечнозелёный кустарник до 1,5 м высотой, родом из Северной Америки. Цветки золотисто-жёлтые, собраны в многоцветковые кисти. Плоды синевато-чёрные, с сизым налётом, съедобные.

Из травянистых представителей семейства интерес представляет род



Рис. 620. *Mahonia aquifolia*

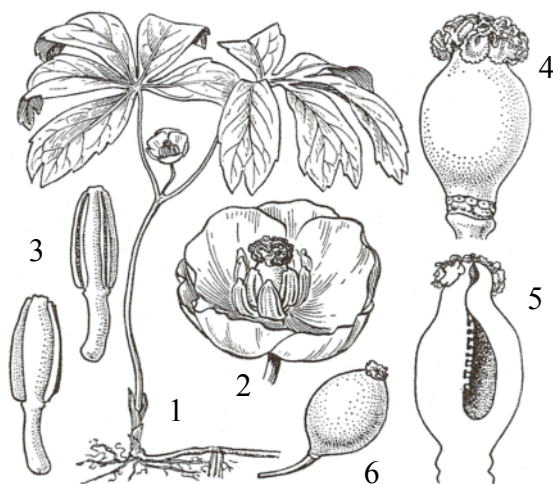


Рис. 621. *Podophyllum peltatum*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинки; 4-5 - гинецей; 6 - плод

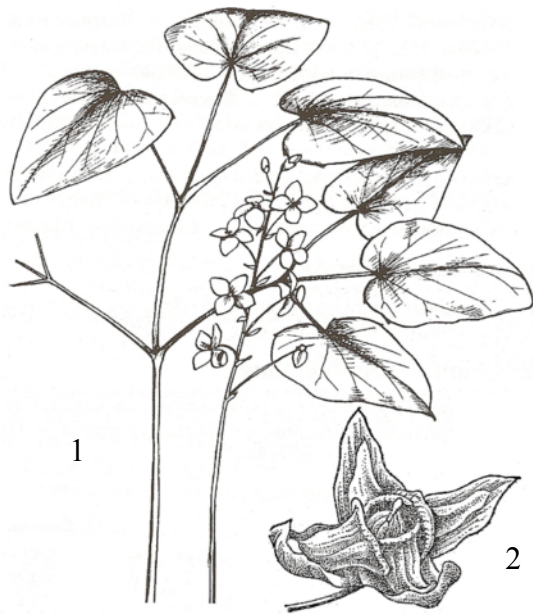


Рис. 622. *Epimedium colchicum*: 1 - внешний вид; 2 - цветок

Ноголистник (*Podophyllum*), насчитывающий 10 видов, 9 из которых распространены в Гималаях и Восточной Азии, один вид - Ноголистник щитовидный (*Podophyllum peltatum*, рис. 621) - на востоке Северной Америки. У этого вида имеется длинное ползучее корневище и два крупных длинночерешковых пальчатолопастных листа. Цветки крупные, до 5 см в диаметре, одиночные или в числе 2-3. Плод ягодообразный, с многочисленными семенами. Особенности строения цветка являются отсутствие нектарников на лепестках и вскрытие пыльников продольными щелями (а не клапанами).

Корни и корневища растения являются сырьём для получения подофиллина - лекарственного препарата, обладающего противоопухолевой активностью.

У видов рода Горянка (*Epimedium*) цветки димерные, чашечка четырёхлистная, внутренних чашелистиков также 4, они плоские. Лепестки маленькие, в форме капюшона. Тычинок 4. Род насчитывает 18 видов, распространённых в умеренных и тропических областях. В лесах Западного Кавказа встречается Горянка колхидская (*Epimedium colchicum*, рис.622) - травянистый многолетник с толстым корневищем и дважды-тройчатыми, кожистыми, зимнезелёными листьями. Вид занесён в федеральную Красную книгу.

### Порядок Пионоцветные - *Paeoniales*.

Монотипный порядок, представленный одним родом Пион (*Paeonia*), насчитывающим до 40 видов, распространённых преимущественно в умеренных и частично холодных областях Азии, в Средиземноморье, а также в западной части Северной Америки. Это многолетние травы или реже небольшие кустарники с очередными тройчатыми листьями, лишёнными прилистников.



Рис. 623. *Paeonia anomala*: гинецей

Отличительными особенностями от предыдущего порядка являются амфикрибральные проводящие пучки стебля, сосуды с лестничной перфорацией, наличие при основании гинецея мясистого лопастного нектарного диска, толстостенные плодолистики с почти сидячим расширенным рыльцем, особый тип эмбриогенеза, характеризующийся возникновением ценоцитной предэмбриональной структуры (при первых

делениях зиготы делятся только ядра и образуется большая многоядерная клетка - ценоцит. Позже, после образования перегородок между ядрами, закладываются меристематические начала нескольких зародышей, из которых лишь один достигает полного развития).

У Пионоцветных крупные терминальные одиночные цветки, спиральные или спироциклические, актиноморфные, обоеполые. Лепестков 5 или реже до 10. Тычинки многочисленные, с тонкими нитями, соединёнными в 5 пучков. Андроцей вторично полиандричный: в молодых цветочных бутонах закладывается 5 тычиночных зачатков, на которых образуются множество бугорков, формирующих тычинки. Пыльники вскрываются продольной щелью. Гинецей апокарпный, из 2-5 плодолистиков (*Paeonia anomala*, рис. 623).

Одним из наиболее широко распространённых видов является Пион тонколистный (*Paeonia tenuifolia*, рис. 624), встречающийся в евразийской степной зоне от Венгрии до Оренбурга. Это травянистое растение, достигающее высоты 50 см. Стебель покрыт листьями, которые многократно рассечены на узкие, линейные дольки шириной 1-2 мм. Верхние листья скучены под цветком. Цветок одиночный, крупный, до 7 см в диаметре, тёмно-красного цвета. Внутри цветка на выпуклом цветоложе расположено множество (до 200) тычинок. Цветки не имеют нектарников и опыляются жуками, поедающими пыльцу. Чашечка состоит из 5 чашелистиков, которые имеют так называемые "водяные устья", выделяющие сладковатую жидкость, привлекающую муравьёв. Плоды - крупные листовки, покрытые густым рыжим опушением, по созреванию раскрывающиеся швом. Подземная часть состоит из короткого корневища, на котором располагаются придаточные корни, образующие шишковидные утолщения, заполненные крахмалом.

У Пиона кавказского (*Paeonia caucasica*, рис. 625), достигающего в высоту 1 м, листья дваждытройчатые, с овальными листочками.

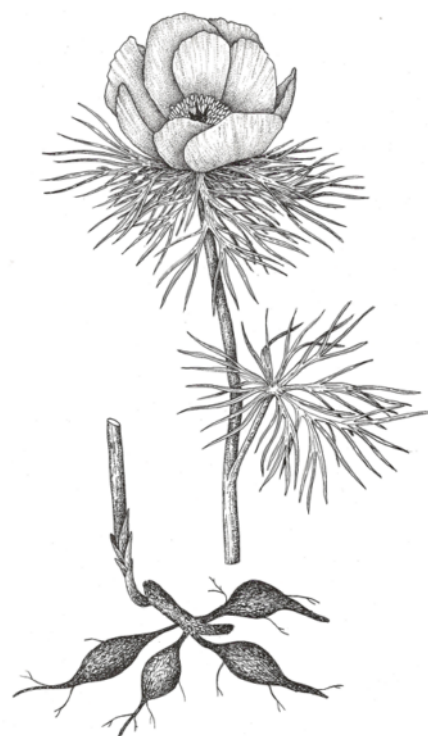


Рис. 624. *Paeonia tenuifolia*



Рис. 625. *Paeonia caucasica*



Крупные, до 10 см в диаметре цветки окрашены в красно-пурпуровый цвет, располагаются на конце побега. Листовки покрыты белым войлочным опушением, вскрываются швом, обнажая крупные семена, которые окрашены по-разному: зрелые - сине-чёрные, незрелые - красные. Подземная часть растения представлена корневищем с небольшими корневыми утолщениями. Оба вида занесены в федеральную Красную книгу.

Пионы с древних времён введены в культуру (Китай). Сейчас известно более 10000 сортов. В культуре виды этого рода живут без пересадки до 100 лет.

В целом *Paeoniales* является более продвинутой, чем *Ranunculales*, о чём свидетельствует строение и васкуляризация андроцея, наличие нектарного диска и уникальный тип эмбриогенеза.

### **Группа порядков (надпорядок) Макородственные - *Papaveranae***

Травянистые однолетние и многолетние растения, реже полукустарники. Листья простые, без прилистников, редко почти супротивные или мутовчатые. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, пятикруговые. Гинецей паракарпный, завязь верхняя. Основные порядки: Макоцветные (*Papaverales*), Каперцевые (*Capparales*) и Фиалкоцветные (*Violales*).

### **Порядок Макоцветные - *Papaverales*.**

Таксон представлен травянистыми растениями, имеющими млечники, млечные мешки или секреторные клетки. Листья очередные, без прилистников. Цветки с двойным околоцветником, актиноморфные или зигоморфные, двух или трёхчленные. Тычинки многочисленные или в числе 2-12. Гинецей паракарпный. Порядок включает 3 семейства: Маковые (*Papaveraceae*), Гипекоумные (*Hypnaceae*) и Дымянковые (*Fumariaceae*).

Семейство Маковые (*Papaveraceae*) насчитывает около 250 видов, распространённых в умеренных и субтропических областях Северного полушария. Это травянистые растения с членистыми млечниками. Цветки актиноморфные, чашечка состоит из двух (редко трёх) рано опадающих чашелистиков, венчик из четырёх (шести) расположенных в двух кругах лепестков. Тычинок неопределённое число, кратное двум, расположенных кругами. Нектарники отсутствуют.

Наиболее простую организацию цветка имеет встречающийся в Северной Америке Платистемон калифорнийский (*Platystemon californicus*, рис. 626,1-4), относящийся к монотипному роду. Это однолетник с одиночными цветками, построенными по тройному типу. Чашечка трёхчленная, венчик состоит из 6 лепестков, расположенных в двух кругах. Тычинки листовидно расширенные, в неопределённом количестве. Гинецей состоит из многих плодолистиков, верхние части которых свободные, нижние срастаются, образуя одногнёздную завязь. По созреванию плодов плодолистики снова продольно отделяются друг от друга, проявляя тем самым неполную ценокарпию.

Род Мак (*Papaver*), насчитывающий более 110 видов, имеет типичную для

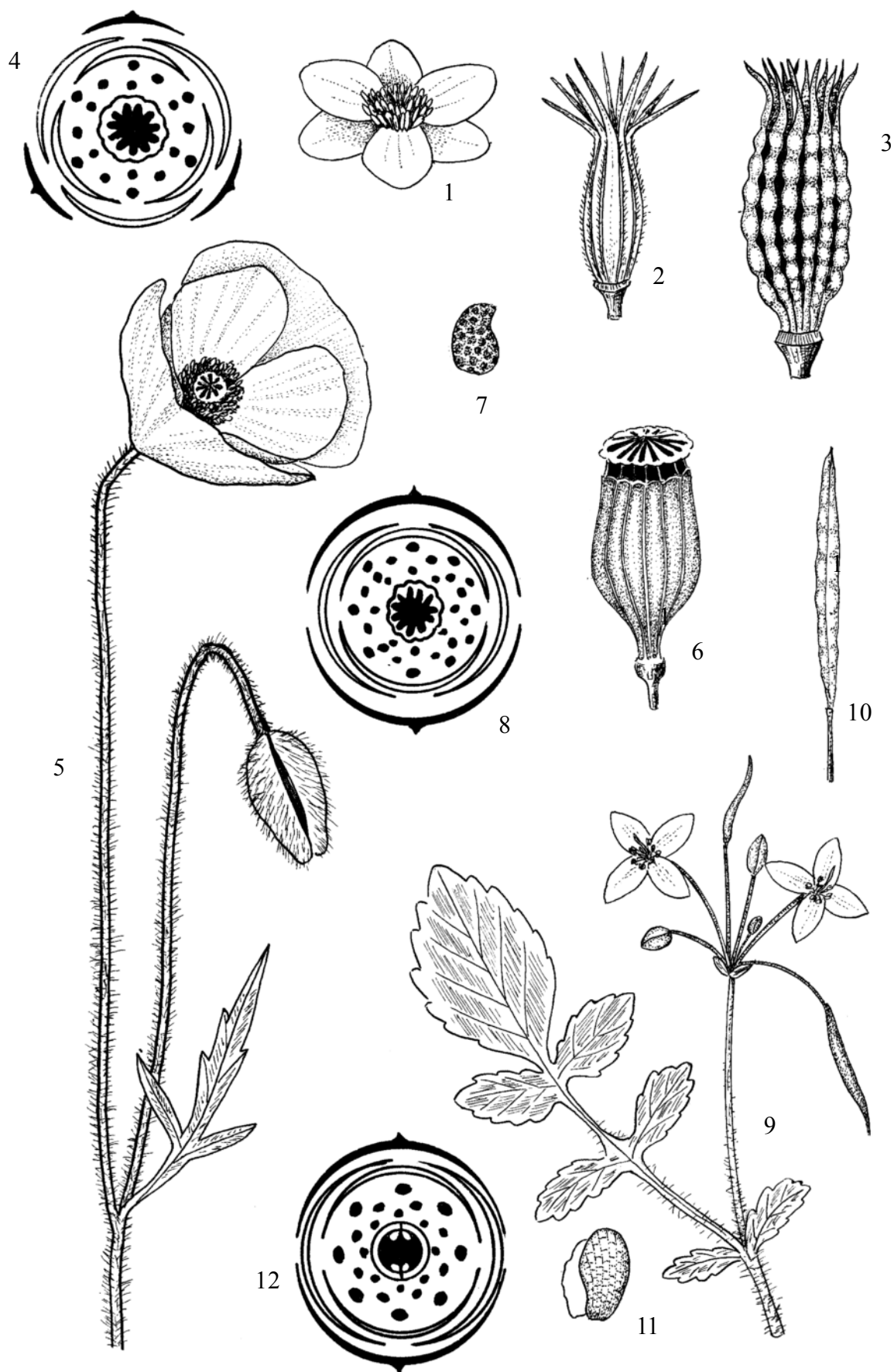


Рис. 626. *Platystemon californicum*: 1 - цветок; 2 - гинецей; 3 - плод; 4 - диаграмма цветка. *Papaver rhoeas*: 5 - верхняя часть растения с цветком и бутоном; 6 - плод; 7 - семя; 8 - диаграмма цветка. *Chelidonium majus*: 9 - часть цветущего побега; 10 - плод; 11 - семя; 12 - диаграмма цветка.

семейства организацию цветка. У широко распространённого Мака-самосейки (*Papaver rhoeas*, рис. 626,5-8) гинецей состоит из полностью сросшихся плодолистиков с многолучевым плоским рыльцем, образующим диск. Завязь одногнёздная, с многими неполными перегородками и многочисленными семязачками. Плод - коробочка, вскрываемая многочисленными дырочками, образующимися под диском.

Род Чистотел (*Chelidonium*) является монотипным. Единственный представитель рода Чистотел большой (*Chelidonium majus*, рис. 626,9-12) является травянистым многолетником с оранжевым млечным соком. Листья глубоко перисторассечённые. Цветки жёлтые, собраны в зонтиковидное соцветие. Цветок имеет такое же строение, как и у Мака, за исключением гинецея - он состоит из двух плодолистиков. Завязь одногнёздная, с двумя рядами семязачек вдоль краёв сросшихся плодолистиков. Плод - длинная стручковидная коробочка. Семена с мясистыми придатками, распространяются муравьями. Растение ядовито, содержит 7 алкалоидов. Применяется как народное средство для сведения бородавок и для лечения многих болезней.

Семейство Гипекоумные (*Hypnocoaceae*) является монотипным, представлено одним родом Гипекоум (*Hypnocoium*), насчитывающим 18 видов. Это травянистые растения с густой розеткой трижды перистых листьев. Млечники и млечные мешки отсутствуют. Цветки собраны в многоцветковые соцветия. У Гипекоума белеющего (*Hypnocoium albescens*, рис. 627,1-3) околоцветник состоит из двух опадающих чашелистиков и четырёх лепестков. Два наружных лепестка трёхлопастные, два внутренних - трёхраздельные, причём средняя лопасть расположена вертикально и окружает тычинки и пестик, у её основания имеется нектарная ямка. Тычинок 4, расположенных в двух кругах. Гинецей из двух плодолистиков. Плод стручковидный, обычно разламывающийся поперёк на членики.

Семейство Дымянковые (*Fumariaceae*) насчитывает около 400 видов, распространённых в северной умеренной зоне. Это травянистые растения с очередными, сильно рассечёнными листьями. Млечники и млечные мешки отсутствуют, но имеются гомологичные им секреторные клетки. Цветки в кистевидных соцветиях, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник состоит из двух рано опадающих чашелистиков, четырёх лепестков, расположенных в двух кругах. Тычинок всего две, причём каждая тычинка трёхраздельная, несёт посередине четырёхгнёздный пыльник, по краям - два двухгнёздных. Гинецей паракарпный, из двух плодолистиков. Плод - стручковидная коробочка, реже односеменной орешек. Семена с придатками. У широко распространённой в культуре Дицентры представительной (*Dicentra spectabilis*, рис. 627,4-6) наружные лепестки выпуклые, с нектарниками. Они темно-розовые, сростаются у основания, имеют сердцевидную форму. Цветок актиноморфный, имеет две плоскости симметрии. Внутренние лепестки белые.

Род Хохлатка (*Corydalis*) является самым крупным в семействе, насчитывает около 350 видов. Это травянистые эфемероидные многолетники с

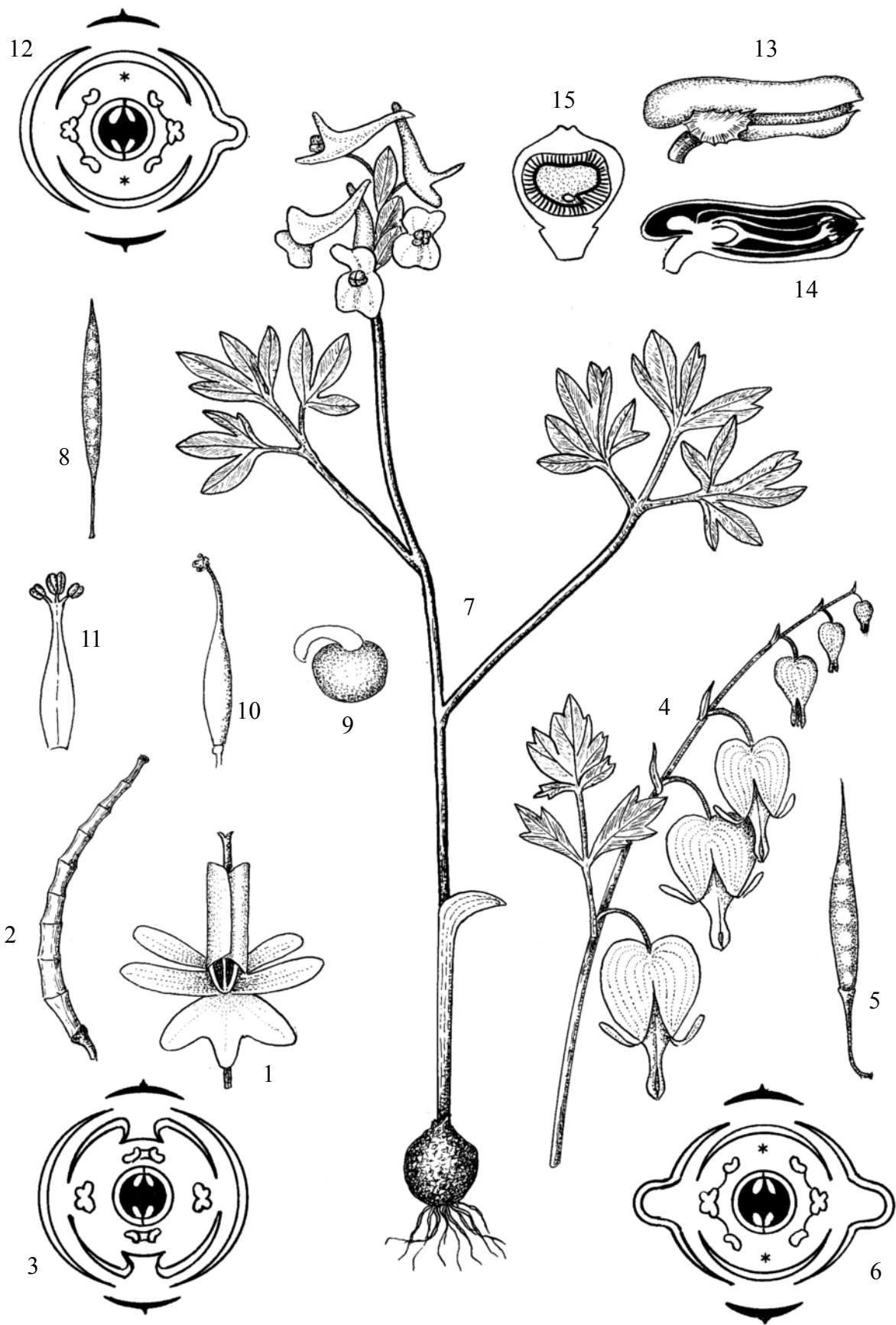


Рис. 627. *Hupescoum albescens*: 1 - цветок; 2 - плод; 3 - диаграмма цветка. *Dicentra spectabilis*: 4 - часть цветущего побега; 5 - плод; 6 - диаграмма цветка. *Corydalis caucasica*: 7 - внешний вид; 8 - плод; 9 - семя; 10 - пестик; 11 - тычинка; 12 - диаграмма цветка. *Fumaria officinalis*: 13 - цветок; 14 - цветок в разрезе; 15 - плод в разрезе

перисторассечёнными листьями. Зародыш имеет одну листовидную, ланцетную семядолю. У Хохлатки кавказской (*Corydalis caucasica*, рис. 627,7-12) в подземной части имеется шаровидный клубень и чешуевидный лист. Цветки розовые, со шпорцем, зигоморфные, с хорошо выраженными верхней и нижней губами.

У Дымянки лекарственной (*Fumaria officinalia*, рис. 627,13-15), травянистого однолетника с перисторассечёнными листьями, цветки мелкие, с коротким шпорцем, губы не выражены. Цветок имеет такую же диаграмму, как и у Хохлатки. Плод - односеменной орех.

Порядок *Papaverales* филогенетически тесно связан с порядком *Ranunculales*, с его высшими представителями, имеющими спироциклические цветки. У примитивных представителей Маковых неопределённое число тычинок и плодолистиков, а также неполная ценокарпия (*Platystemon*). Однако у всех представителей околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик и имеет круговое строение. Также кругами располагаются тычинки и плодолистики. Внутри порядка эволюция шла по пути сокращения числа тычинок (до двух) и плодолистиков (также до двух). У высших представителей цветки зигоморфные, с нектарниками, высоко специализированные для опыления насекомыми.

### **Порядок Каперцевые - *Capparales*.**

Включает деревья, кустарники и травянистые растения с очередными (редко супротивными) листьями без прилистников, реже с прилистниками. Цветки обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, иногда безлепестные, с нектарниками. Околоцветник четырёхчленный (реже 5-6-членный), свободный, тычинок 4 или много. Гинецей паракарпный, состоит из двух, реже 3-12 плодолистиков, завязь верхняя. Основные семейства порядка: Каперцевые (*Capparaceae*), Капустные, или Крестоцветные (*Brassicaceae*) и Резедовые (*Resedaceae*).

Семейство Каперцевые (*Capparaceae*) насчитывает около 40 родов и 850 видов, широко распространённых в тропических и умеренно тёплых областях земного шара. Это деревья, кустарники или травы с очередными листьями, часто снабженными прилистниками, видоизменёнными в колючки.

Род Каперцы (*Capparis*) насчитывает около 300 видов. В сухих областях Евразии распространены Каперцы травянистые (*Capparis herbacea*, рис. 628,1-3). Это многолетник с длинным (до 12 м) корнем и лежачими стеблями. Цветки белые, крупные, пазушные, с 4 чашелистиками и 4 лепестками. Тычинок неопределённое количество. Гинецей паракарпный, одногнёздный, состоит из многих плодолистиков, с неполными перегородками. Пестик находится на удлинённом выросте цветоложа - гинофоре. Плод - ягодообразная, мясистая коробочка с многочисленными сероватыми семенами. Плоды съедобны. Бутоны, молодые плоды и концы побегов маринуют и используют в пищу в качестве приправы (каперцы).

Андроцей в семействе устроен разнообразно и у многих представителей

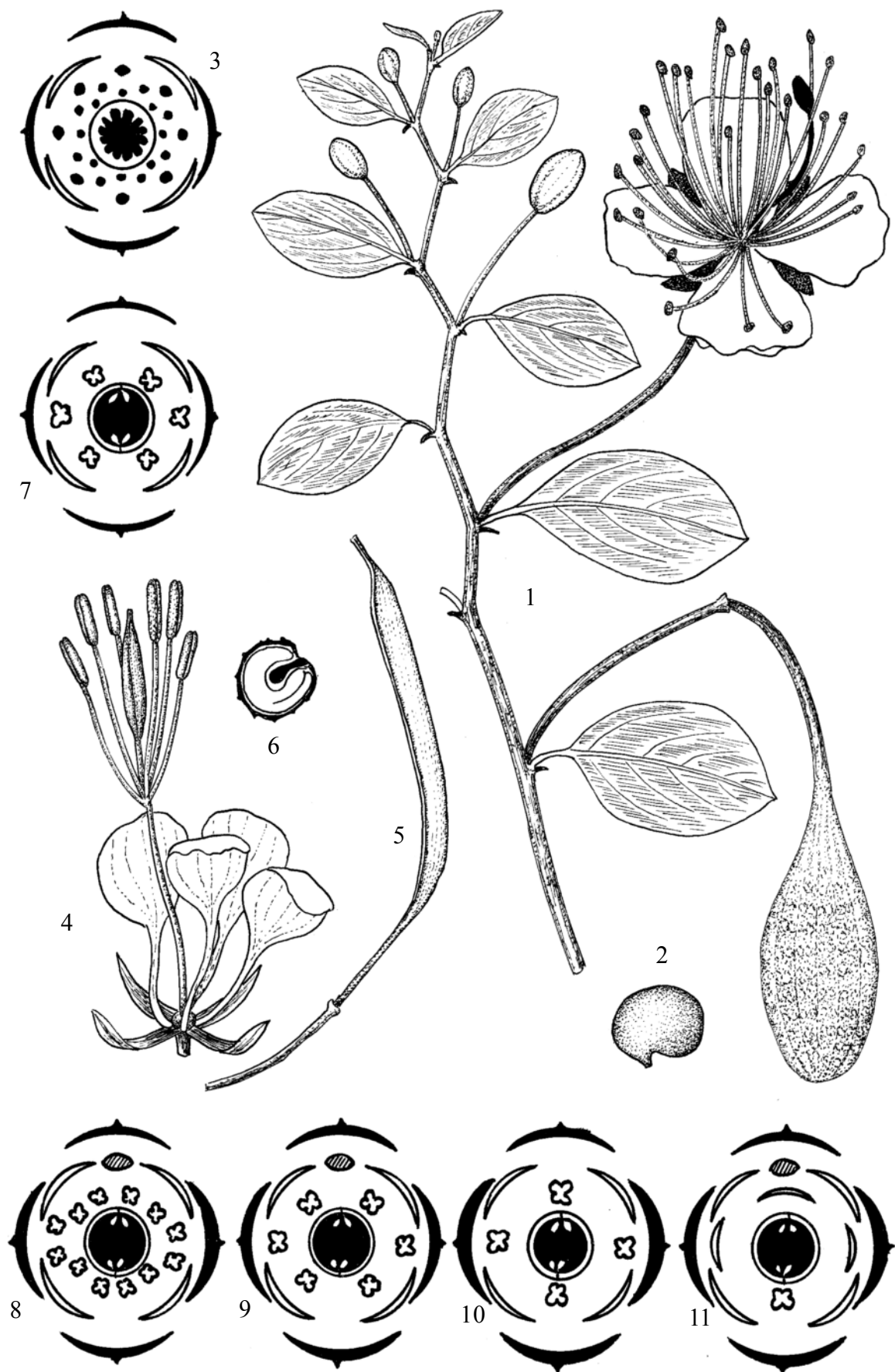


Рис. 628. *Capparis herbacea*: 1 - часть побега с цветком и плодом; 2 - семя; 3 - диаграмма цветка. *Gynandropsis pentaphylla*: 4 - цветок с андрогинофором; 5 - плод; 6 - семя в разрезе; 7 - диаграмма цветка. Диаграммы цветков: 8 - *Polanisia graveolens*; 9 - *Cleome spinosa*; 10 - *Cleome tetrandra*; 11 - *Dactylaena micrantha*

имеется определённое количество тычинок. Диаграммы цветков этих представителей представлены на рисунке 628,8-11. У Полянизии пахучей (*Polanisia graveoiens*) в цветке 12 тычинок, у Клеомы колючей (*Cleome spinosa*) - 6, Клеомы четырёхтычинковой (*Cleome tetrandra*) - 4, а у Дактилены мелкоцветковой (*Dactylaena mycrantha*) всего одна тычинка, три остальные превращены в лепестковидные стаминодии. Кроме того, в цветках многих представителей имеются медовые диски, имеющие различное строение и расположение. Характерной структурой семейства является андрогинофор, выносящий тычинки и пестик высоко над околоцветником, как у Гинандропсиса пятилистного (*Gynandropsis pentaphylla*, рис. 628,4-7). Плод у многих представителей - сухая стручковидная коробочка без перегородки или с перегородкой внутри.

Семейство Капустные (Крестоцветные, *Brassicaceae*) насчитывает до 380 родов и 3200 видов, распространённых в основном в умеренной зоне Северного полушария, главным образом в Старом Свете. Виды семейства приспособлены к самым различным условиям обитания - от морских побережий до горных высот 4500-5700 м над уровнем моря, от арктических областей до полупустынь и пустынь, широко представлены также в лесах. Большинство видов - многолетние, двулетние или однолетние травы с очередными листьями, часто нижние листья собраны в прикорневую розетку. У некоторых видов наблюдается гетерофилия. Например, у Клоповника пронзённолистного (*Lepidium perfoliatum*) розеточные листья рассечены на узкие, линейные дольки, тогда как стеблевые цельные, округлые, стеблеохватывающие.

Важным систематическим признаком является наличие или отсутствие опушения, причём волоски могут быть простыми, вильчатыми, звездчатыми, мальпигиевыми или железистыми. Цветки собраны в кистевидные или щитковидные соцветия, без прицветников. Чашечка состоит из 4 чашелистиков, расположенных в два круга. Лепестков также 4, расположенных в один круг. Тычинок 6, расположенных в два круга. Две наружные тычинки короткие, четыре внутренние - длинные (двусильный андроцей). Как показали исследования, внутренние тычинки закладываются в виде двух зародышевых бугорков, т.е. в зачатке цветка тычинок 4. Затем каждый бугорок расщепляется и образует по 2 тычинки. У основания тычинок развиваются нектарники. Пестик один, из двух плодолистиков. Гинецей паракарпный. Завязь верхняя, двугнёздная, разделена ложной перегородкой, образованной выростами краев плодолистиков. Некоторые исследователи считают, что пестик в семействе образован четырьмя плодолистиками, из которых два стерильны, образуют створки плода, а два других - плодущие, они образуют рамку (реплюм), к которой прикрепляются семена, и ложную перегородку. Для семейства характерно однообразие в строении цветка, диаграмма которого у подавляющего большинства представителей одинакова. Отличия касаются размеров и окраски. Лишь у немногих представителей может варьировать количество тычинок. Так у Клоповника сорного (*Lepidium ruderales*, рис. 629,1-3) в цветке 2, иногда 4

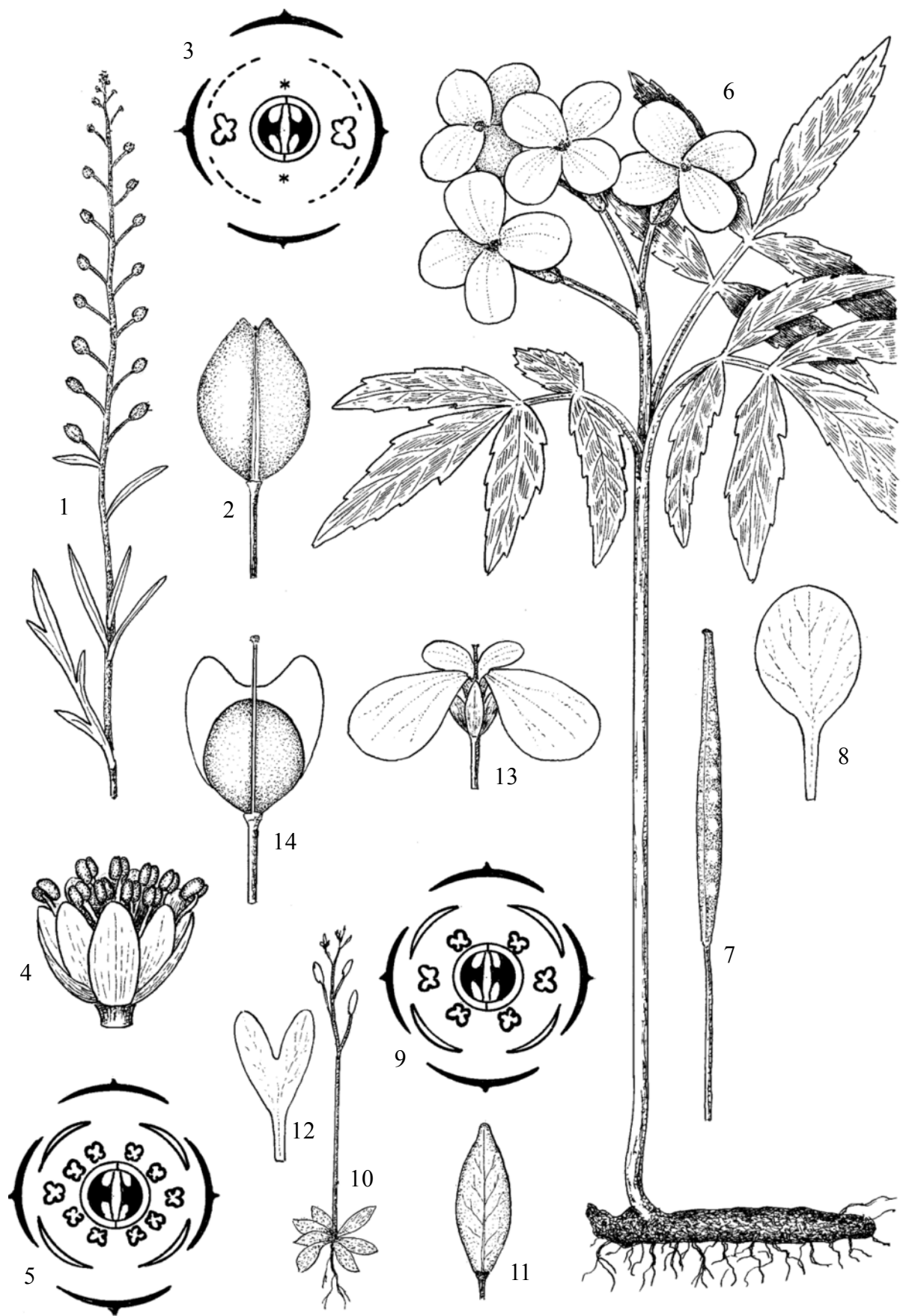


Рис. 629. *Lepidium ruderale*: 1 - часть побега с плодами; 2 - плод 3 - диаграмма цветка. *Megacarpa polyandra*: 4 - цветок; 5 - диаграмма цветка. *Dentaria quinquefolia*: 6 - внешний вид; 7 - плод; 8 - лепесток; 9 - диаграмма цветка. *Erophila verna*: 10 - внешний вид; 11 - плод; 12 - лепесток. *Iberis taurica*: 13 - цветок; 14 - плод



тычинки, а венчик отсутствует. Здесь наблюдается явление редукции. У Мегакарпеи многотычинковой (*Megacarpa polyandra*, рис. 629,4-5) в цветке 10 тычинок, что является результатом двойного расщепления внутреннего круга.

Лепестки цветков обычно цельные, продолговатые, в верхней части более широкие. У многих представителей лепесток разделён на ноготок и отгиб, как у Зубянки пятилисточковой (*Dentaria quinquefolia*, рис. 629,6-9). Иногда лепестки на верхушке с глубокой выемкой, как у Веснянки обыкновенной (*Erophila verna*, рис. 629,10-12). Зигоморфные цветки встречаются у представителей рода Иберийка (*Iberis*). Так у Иберийки крымской (*Iberis taurica*, рис. 629,13-14) наружные лепестки нижних цветков зонтиковидной кисти сильно увеличены, что делает соцветие более заметным для насекомых-опылителей. Верхние цветки в соцветии актиноморфные.

Плоды отличаются большим разнообразием и являются важным систематическим признаком. Удлиненные плоды, длина которых более чем в 3 раза превышает ширину, называются стручками. Короткие плоды, длина которых превышает ширину не более чем в 3 раза, называются стручочками. Те и другие могут быть раскрывающимися и нераскрывающимися. При вскрытии плода створки опадают и на плодоножке остаётся рамка с семенами.

На рисунке 630 показаны плоды представителей семейства. Стручок кроме типичной формы (Гулявник Лёзилиев - *Sisymbrium loeselii*, рис.630,1) может иметь верхнюю бесплодную часть - носик (Горчица белая - *Synapis alba*, рис.630,2), также может быть членистым (Редька дикая - *Raphanus raphanistrum* рис.630,3), в последнем случае при созревании такой плод разламывается на отдельные членики. Стручок может быть плоским, сильно сжатым, обоюдоострым (Желтушник щитовидный - *Erysimum cuspidatum* рис.630,4). Наибольшим разнообразием в строении отличаются стручочки. Они бывают двух типов. У одних выпуклость створок незначительна и наибольшая ширина равна ширине перегородки (широкоперегородчатые стручочки: Рыжик мелкоплодный - *Camelina microcarpa* (рис.630,5), Бурачок чашечный - *Alyssum alyssoides* (рис.630,6). У других створки сильно выпуклые, наибольшая ширина совпадает с плоскостью, перпендикулярной перегородке (узкоперегородчатые стручочки: Ярутка полевая - *Thlaspi arvense* (рис.630,8), Толстостенка крупнолистная - *Rachyphragma macrophyllum* (рис.630,9). Стручочки могут быть невскрывающимися (орешковидные плоды). У Репника морщинистого (*Rapistrum rugosum*, рис.630,10) стручочек двучленистый, верхний членик крупнее нижнего, оба с семенами. У Катрана Стевена (*Crambe steveniana* рис.630,11) верхняя камера содержит одно семя, нижняя бесплодная. Полёвка пронзённолистная (*Myagrum perfoliatum*, рис.630,17) имеет трёхгнездные стручочки, внизу оттянутые и заключающие одно семя, вверху расширенные в два пустых гнезда. Калепина неравномерная (*Calepina irregularis*, рис.630,16) имеет одногнездный односеменной стручочек. Стручочки могут иметь самую разнообразную форму, структуру поверхности и дополнительные образования: обратносердцевидный (Кардария крупковая - *Cardaria draba*, рис.630,15), обратнотреугольный

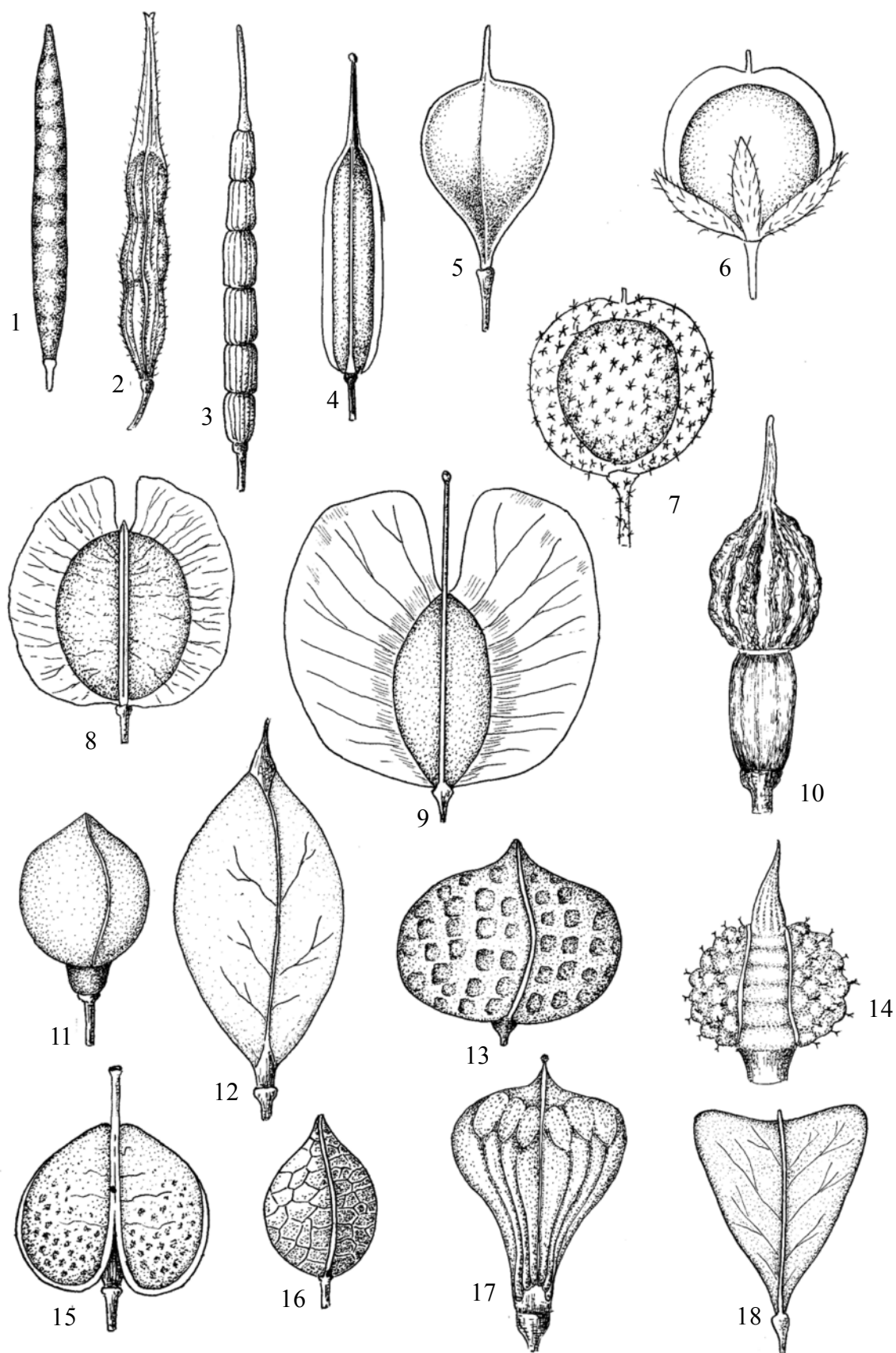


Рис. 630. Плоды представителей семейства *Brassicaceae*: 1 - *Sisymbrium loeselii*; 2 - *Synapis alba*; 3 - *Raphanus raphanistrum*; 4 - *Erysimum cuspidatum*; 5 - *Camelina microcarpa*; 6 - *Alyssum alyssoides*; 7 - *Alyssum trichostachium*; 8 - *Thlaspi arvense*; 9 - *Pachyphragma macrophyllum*; 10 - *Rapistrum rugosum*; 11 - *Crambe steveniana*; 12 - *Pseudovesicaria digitata*; 13 - *Neslia paniculata*; 14 - *Euclidium syriacum*; 15 - *Cardaria draba*; 16 - *Calepina irregularis*; 17 - *Myagrum perfoliatum*; 18 - *Capsella bursa-pastoris*

(Пастушья сумка обыкновенная - *Capsella bursa-pastoris*, рис.630,18), округлый со звёздчатым опушением (Бурачок пушистый - *Alyssum trichostachyum*, рис.630,7), взутый (Лжепузырник пальчатый - *Pseudovesicaria digitata*, рис.630,12), ячеистый (Неслия метельчатая - *Neslia paniculata*, рис.630,13), с носиком (Крепкоплодник сирийский - *Euclidium syriacum*, рис.630,14) и т.д.

Семена не имеют эндосперма, зародыш всегда согнутый, с разным положением корешка относительно семядолей, что также имеет систематическое значение.

Среди представителей семейства немало видов, имеющих важное хозяйственное значение. Наиболее широко распространены в культуре виды рода Капуста (*Brassica*), насчитывающего более 50 представителей, используемых как масличные, овощные и кормовые растения.

Горчица - под этим названием объединяются несколько видов - Горчица сарептская (*Brassica juncea*), Горчица чёрная (*B. nigra*) и относящаяся к другому роду Горчица белая (*Sinapis alba*). Из семян этих растений получают горчичное масло, считающееся одним из лучших растительных масел, используемое в кондитерской, парфюмерной и фармацевтической промышленности. Жмыхи, остающиеся после выделения масла, перемалывают в тонкий порошок, известный под названием сухой горчицы.

Рапс (*Brassica oleifera*) - масличное растение, из семян которого получают технические масла (содержание масел 45-50%).

Сурепица, или Сарзан (*Brassica campestris*) также используется для получения технического масла (содержание масла 35-40%).

Капуста огородная (*Brassica aggr. oleracea*) имеет сложный и полиморфный состав, состоящий из нескольких разновидностей, которые в настоящее время принято считать близкородственными видами. Это важное овощное растение, дикий предок которого обитает в Средиземноморье. Наиболее близкой к дикому предку является Капуста листовая (*Brassica acephala*), не образующая кочанов. Капуста кормовая (*B. subspontanea*) образует сочный стеблеплод высотой 1-1,5 м и используется на корм скоту. Брюссельская капуста (*B. gemmifera*) образует на стебле почки, представляющие миниатюрное повторение кочана. Кочанная капуста (*B. capitata*) образует плотный кочан - сильно разросшуюся почку. Савойская капуста (*B. sabauda*) образует кочан меньшего размера, её листья тонкие, гофрированные. Кольраби (*B. gongiloides*) имеет реповидно утолщённый стебель и длинночерешковые листья. Цветная капуста (*B. botrytis*) образует сильно разросшиеся, ветвистые соцветия, несущие недоразвитые цветки на сочных цветоножках. Капуста пекинская (*B. pekinensis*) - однолетнее растение, дающее розетку крупных (до 60 см) листьев, собранных в рыхлый кочан. Употребляется как салатное растение и для варки.

К корнеплодным представителям рода *Brassica* относятся Брюква (*B. napus*) и репа, или Турнепс (*B. rapa*), используемые как пищевые и кормовые растения.

Кроме рода *Brassica* в культуре распространены и представители других родов.

Редька огородная (*Raphanus sativus*) образует крупные корнеплоды,

содержащие большое количество витаминов и эфирных масел. Одной из разновидностей её является Редис (*R. sativus var. radicula*), имеющий много сортов с различной окраской корнеплодов.

Хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana*) используется в качестве приправы (корни) и в лечебных целях, является одним из лучших противогрибковых растений.

Вайда красильная (*Isatis tinctoria*) является ценным красильным растением, из которого получают синюю краску, подобную индиго.

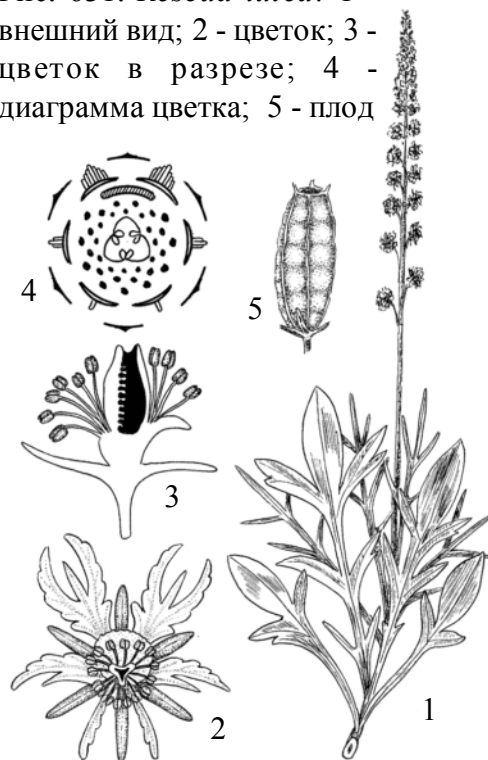
Некоторые представители семейства используются как декоративные растения. Левкой двурогий (*Matthiola bicornis*) - однолетник с сильноветвящимися стеблями и мелкими лиловыми цветками, открывающимися вечером, с сильным, приятным ароматом. Лунник однолетний (*Lunaria annua*), образующий крупные, плоские, полупрозрачные стручочки длиной 4-5 см, сохраняющиеся всю зиму. Используется для сухих букетов. Иберийка зонтичная (*Iberis umbellata*) - однолетник с цветками, собранными в зонтиковидные, почти плоские кисти, разной окраски - лиловой, розовой, белой, пурпурной. Краевые цветки в соцветии зигоморфные.

Целый ряд Капустных известен как сорные растения. Это виды родов Гулявник (*Sisymbrium*), Сурепка (*Barbarea*), Ярутка (*Thlaspi*), Рыжик (*Camelina*), Крупка (*Draba*) и многие другие. Некоторые виды являются лекарственными растениями, например, Пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris*), используемая как кровоостанавливающее средство.

Семейство Резедовые (*Resedaceae*) насчитывает 6 родов и около 75 видов, имеющих главным образом средиземноморское и ирано-туранское распространение. К этому семейству относятся одно- и многолетние травы, полукустарники, редко кустарники с очередными, цельными или перистораздельными листьями, имеющими мелкие прилистники в виде желёзок. Цветки собраны в кисти или колосья, обоеполые или раздельнополые, зигоморфные. Чашелистиков и лепестков обычно 4-8, свободных, иногда они отсутствуют или их 2. Тычинок от 3 до 40, их число колеблется в пределах одного вида. Гинецей паракарпный, из 2-7 плодолистиков, которые в верхней части не срастаются. Тычинки и пестики расположены на коротком андрогинофоре. Зигоморфия обусловлена усиленным развитием обращенных к оси соцветия частей цветка и положением медоносного диска, образованного разросшимся цветоложем.

Наиболее крупным родом в семействе

Рис. 631. *Reseda lutea*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод



является род Резеда (*Reseda*), насчитывающий более 55 видов. Одним из самых распространённых видов является Резеда жёлтая (*Reseda lutea*, рис. 631). Это однолетник или двулетник 30-50 см высотой, ветвистый от основания. Цветки собраны в кисти. Лепестки зеленовато-жёлтые, верхние отдельные. Тычинки в числе 10-24. Пестик образован тремя плодолистиками, свободными в верхней части. В цветке имеется нектарный диск, расположенный асимметрично. Семена изогнуто-почковидные, без эндосперма. Этот вид широко распространён в Европе, Передней Азии, Северной Африке. Обитает на сорных местах, у дорог, в огородах, на пастбищах.

Порядок *Capparales* филогенетически связан с порядком *Papaverales*, а именно с его примитивными представителями, имеющими неопределённое число тычинок и одногнёздный гинецей с многочисленными неполными перегородками. Эволюция внутри порядка шла по пути сокращения количества тычинок до 4-6 и плодолистиков до 2. Зигоморфия почти не выражена, образуется за счёт увеличения в размерах части лепестков венчика и смещения нектарного диска, в то время, как у *Fumariaceae* имеются резко зигоморфные цветки со шпорцем. Большинство представителей имеет число частей околоцветника кратное двум, только у самых примитивных представителей кратно трём (так же, как и у *Papaveraceae*). Наиболее высокоорганизованным в порядке являются семейство *Brassicaceae*, представители которого имеют наибольшее количество видов и широкую экологическую амплитуду.

### **Порядок Фиалкоцветные - *Violales*.**

Деревья, кустарники и травы с очередными или реже супротивными простыми цельными или лопастными листьями с прилистниками, реже без прилистников. Цветки большей частью в различного рода соцветиях, обоеполые или реже раздельнополые, актиноморфные или зигоморфные, циклические, реже спиральные, пятичленные, редко безлепестные. Чашелистиков и лепестков обычно 5, свободных или сросшихся у основания, число тычинок обычно равно числу лепестков. Гинецей паракарпный, из 2-5, чаще 3 плодолистиков. Завязь верхняя, реже полунижняя, с многочисленными семязачатками. Плоды разного типа, большей частью коробочки или ягоды. Семена часто с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Порядок включает 14 семейств, из которых наиболее крупными являются Флакуртиевые (*Flacourtiaceae*), Фиалковые (*Violaceae*) и Страстоцветные (*Passifloraceae*).

Семейство Флакуртиевые (*Flaciurtiaceae*) насчитывает около 75 родов и 1250 видов, распространённых в тропических и субтропических областях Восточной Азии, Южной Африки, Северной и Южной Америки. Обычно это невысокие, вечнозелёные, реже листопадные деревья и кустарники, иногда вьющиеся. Многие деревья имеют досковидные корни. Листья очередные, реже супротивные, обычно с небольшими рано опадающими прилистниками, простые, с перистым или пальчатым жилкованием. Цветки обоеполые или однополые, мелкие, собраны в пазушные или верхушечные соцветия. Реже цветки

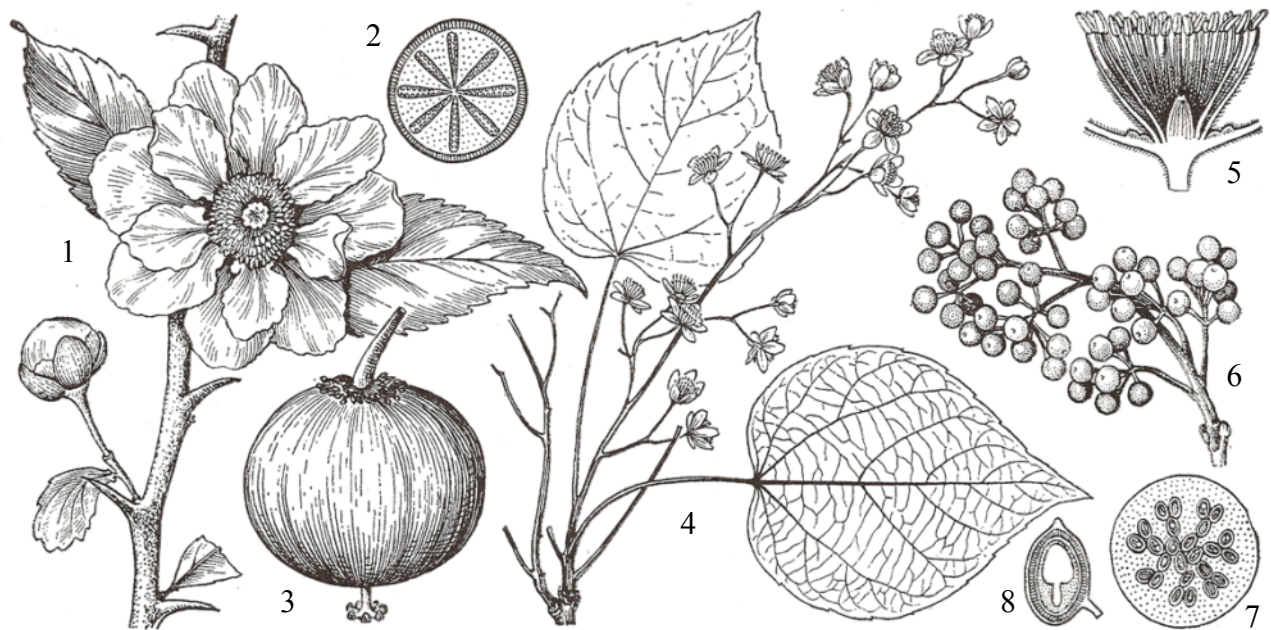


Рис. 632. *Oncoba spinosa*: 1 - ветвь с цветком; 2 - завязь в разрезе; 3 - плод. *Idesia polycarpa*: 4 - ветвь с цветками; 5 - цветок в разрезе; 6 - ветвь с плодами; 7 - плод в разрезе; 8 - семя в разрезе

крупные, до в 8 см в диаметре, как у африканской Онкобы колючей (*Oncoba spinosa*, рис. 632,1-3). В основном цветки циклические, но у менее продвинутых в эволюционном отношении родов (*Erythrospermum*) околоцветник состоит из большого числа лепестков, расположенных по спирали, остальные части цветка - кругами. Чашелистиков 3-5, свободных или при основании сросшихся. Лепестки в различном числе, часто их 5, иногда отсутствуют. Андроцей состоит из многочисленных тычинок, иногда собранных пучками, или тычинок 3-5. Между андроцеем и гинецеем у представителей некоторых родов развит нектароносный диск. Гинецей паракарпный, образован 2-10 плодолистиками, чаще тремя. Завязь верхняя, реже полунижняя, одногнёздная, но в некоторых случаях при сильном развитии плацент завязь может быть неполно-многогнёздной. Плод коробочка или ягода, реже орехообразный.

Большинство представителей семейства произрастают в тропических лесах, входя в состав подлеска, но некоторые виды представлены высокими деревьями, составляющими первый ярус. Помимо влажных лесов они встречаются в сухих зарослях и саваннах, у таких видов побеги часто превращены в колючки. У многих видов мезофилл листа имеет просвечивающиеся точки и полосы.

Небольшая часть видов представлена листопадными формами. Среди них Идезия многоплодная (*Idesia polycarpa*, рис. 632,4-8), произрастающая в Южной Японии и Китае. Её мясистые, многосемянные, ягодообразные плоды по внешнему виду напоминают плоды рябины. Это растение культивируется во многих странах, в том числе и на Черноморском побережье Кавказа.

Многие виды используются как плодовые деревья, например, Флакуртия индийская (*Flacourtia indica*) - небольшое двудомное дерево с прямыми острыми колючками на ветвях, плоды которого по форме и вкусу похожи на сливу.



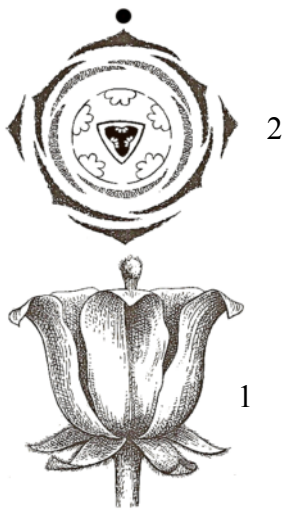


Рис. 633. *Rinorea macrocarpa*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка

Семейство Фиалковые (*Violaceae*) включает 29 родов и 900 видов, широко распространённых по всему земному шару, особенно в тропических и субтропических областях. Это травы и кустарники, редко деревья с очередными простыми листьями и прилистниками. Цветки обоеполые, зигоморфные или актиноморфные, в соцветиях различного типа или одиночные. Околоцветник двойной, 5-членный, чашелистики и лепестки свободные или сросшиеся у основания. Тычинок 5, свободных или несколько сросшихся тычиночными нитями, которые часто имеют нектароносные чешуйки. Связник обычно с придатком. Гинецей паракарпный, из 3 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнёздная. Столбик часто S-образно изогнут. Плод - паракарпная коробочка. Семена с эндоспермом, часто с ариллусом, иногда крылатые.

Наиболее примитивным в семействе является род Ринорея (*Rinorea*), насчитывающий более 300 видов, распространённых в тропиках обоих полушарий, особенно в Африке. Это кустарники или небольшие деревья подлеска тропического дождевого леса. Большинство видов имеют актиноморфные цветки со свободными тычинками, на тычинках развиты крупные нектароносные придатки, как у Ринореи крупноплодной (*Rinorea macrocarpa*, рис. 633).

Самый продвинутый в эволюционном плане род семейства - Фиалка (*Viola*), насчитывающий около 500 видов, распространённых преимущественно в умеренной зоне северного полушария и ограничено в тропических и субтропических горных областях. Это многолетние и однолетние травы с развитым облиственным стеблем или с укороченным стеблем и розеткой прикорневых листьев, как у Фиалки болотной (*Viola palustris*, рис. 634). Цветки зигоморфные, разной окраски, с пятью неравными лепестками. Самый нижний лепесток, в основании с мешковидным или горбовидным выростом или вытянут в шпорец. Нектар выделяется чешуйками двух нижних тычиночных нитей и скапливается в шпорце венчика, который играет роль вторичного нектарника. Тычинки с

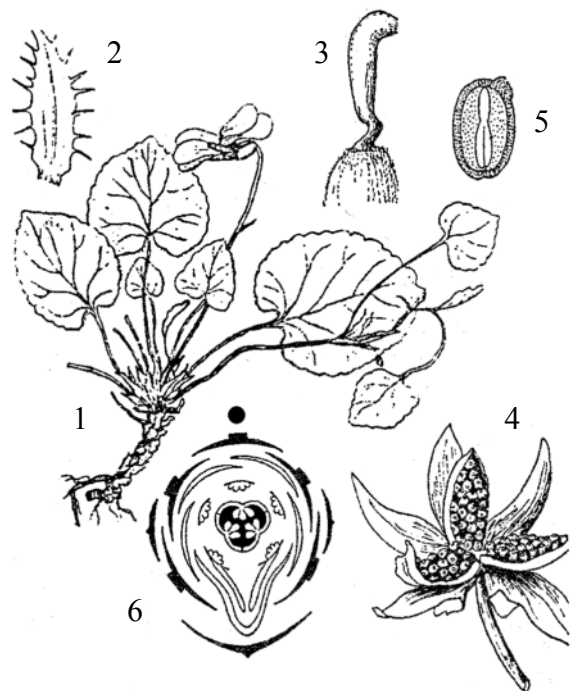


Рис. 634. *Viola palustris*: 1 - внешний вид; 2 - прилистник; 3 - столбик; 4 - вскрывшаяся коробочка; 5 - семя в разрезе; 6 - диаграмма цветка

очень короткими нитями, плотно окружают завязь. Крупные перепончатые придатки связников плотно смыкаются друг с другом и сжимают столбик ниже рыльца, образуя полый конус. При вскрытии пыльников пыльца освобождается внутрь конуса, где она доступна насекомым с длинными хоботками. В конце цветения пыльца освобождается из конуса и накапливается на переднем лепестке, появляется возможность для переноса пальцы короткохоботковыми посетителями и осуществления самоопыления, если не произошло перекрёстного. Для многих видов характерны нераспускающиеся клейстогамные цветки, а яркие хазмогамные цветки остаются во многих случаях стерильными.

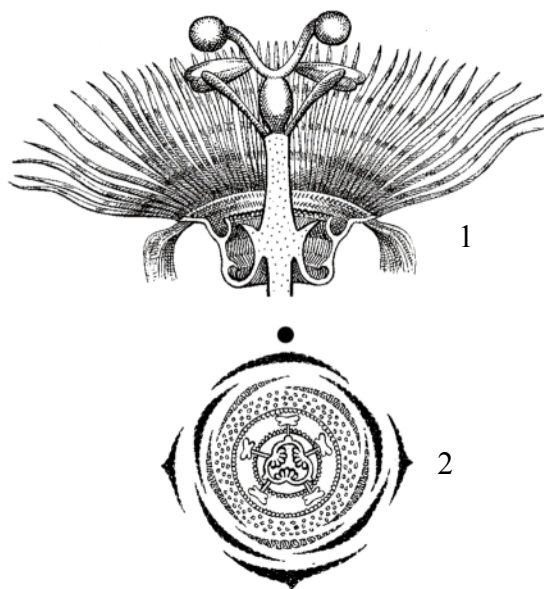


Рис. 635. *Passiflora elegans*: 1 - цветок в разрезе; 2 - диаграмма цветка

Многие виды и гибриды культивируются как декоративные растения. Особенно широко распространена в культуре Фиалка душистая (Анютины глазки, *Viola x wittrockiana*) - садовая форма, возникшая в результате искусственного скрещивания нескольких видов.

Семейство Страстоцветные (*Passifloraceae*) насчитывает более 20 родов и около 700 видов, распространённых в тропических и субтропических областях, особенно в Америке и Африке. Большинство видов - это травянистые или древесные лианы, большей частью лазающие с помощью усиков, с очередными цельными или лопастными листьями с прилистниками. Цветки обоеполые, актиноморфные, крупные, в соцветиях различного типа. Околоцветник двойной, 5-членный, или простой вследствие редукции лепестков. Чашечка свободно- или сростнолистная, иногда венчиковидная. Цветочная ось у обоеполых цветков блюдцевидно или трубковидно расширена, с нектарниками в основании. Околоцветник состоит из 5 ярко окрашенных лепестков, свободных или частично сросшихся. Между околоцветником и андроцеом находится корона, образованная выростами цветоложа, состоящая из одного или нескольких рядов нитей или чешуй. Она ярко окрашена, часто контрастно полосами в разные цвета, и играет важную роль в привлечении насекомых. Тычинок 5, коротко сросшихся, в большинстве случаев отходящих от цветоложа, у многих видов имеется андрогинофор. Гинецей паракарпный. Завязь верхняя, из трёх плодолистиков, одногнёздная, часто на гинефоре или андрогинофоре. Плод ягода или коробочка.

Самым крупным родом в семействе является Страстоцвет (*Passiflora*), насчитывающий до 400 видов, распространённых в основном в тропической Америке. Многие виды этого рода широко представлены в культуре открытого и закрытого грунта. Наиболее часто в оранжереях и комнатной культуре



встречается бразильский Страстоцвет изящный (*Passiflora elegans*, рис. 635).

Представители других родов, обитающие в Африке, по большей части являются ксерофитами и обитают в засушливых областях.

Наиболее примитивным семейством порядка считается Флокоуртиевые (*Flacourtiaceae*), через которое порядок сближается с наиболее примитивными таксонами *Ranunculidae*. Этими признаками являются неопределённость частей андроцея и гинецея, спиральное расположение частей цветка. Многие исследователи выводят из них Ивовые (*Salicaceae*). Другие семейства, имея общий признак - паракарпный, большей частью трёхчленный гинецей, близкородственны семейству *Flacourtiaceae*.

### **Группа порядков (надпорядок) Тыквородственные - *Cucurbitanae***

Многолетние и однолетние травянистые растения, реже кустарники или деревья. Листья простые, реже сложные, без прилистников, реже с прилистниками, очередные. Цветки обычно раздельнополые, актиноморфные, циклические, четырёхкруговые. Гинецей паракарпный, завязь нижняя. Основные порядки: Тыквенноцветные (*Cucurbitales*), Бегониецветные (*Begoniales*).

### **Порядок Тыквенноцветные - *Cucurbitales*.**

Порядок Тыквенноцветные (*Cucurbitales*) представлен многолетними или однолетними вьющимися или стелющимися травами, обычно снабженными усиками, представляющими собой видоизменённые побеги. Листья очередные, пальчато- или перистолопастные, иногда раздельные, без прилистников. Проводящие пучки осевых органов почти всегда биколатеральные. Цветки в пазушных соцветиях или одиночные, раздельнополые, однодомные или двудомные, 5-членные, реже 6-членные. Околоцветник вместе с основаниями тычиночных нитей образует цветочную трубку, приросшую к завязи. Чашечка и венчик 3-6-лопастные, тычинок 3 или 5, чередующихся с лопастями венчика, обычно сросшихся. Гинецей паракарпный, из 3-5 плодолистиков. Завязь нижняя, плод - ягода или тыква, реже коробочка.

Порядок монотипный, включает одно семейство Тыквенные (*Cucurbitaceae*), насчитывающее 90 родов и более 700 видов, широко распространённых в тропических и субтропических областях, лишь сравнительно небольшое количество видов растёт в умеренных и холодных зонах.

Род Переступень (*Bryonia*) насчитывает 12 видов, распространённых в Евразии и Северной Африке. В Средней Азии и на Кавказе встречается Переступень белый (*Bryonia alba*, рис. 636, 1-7) - однодомное растение, обитающее среди кустарников, на лесных опушках, на сорных местах. Этот вид обладает чрезвычайно чувствительными усиками, толстым редьковидным корнем, содержащим ядовитые гликозиды, применяемые в медицине в качестве болеутоляющего, ранозаживляющего и слабительного средства. Мужские цветки с 5 тычинками, из которых 4 срастаются попарно (трёхбратственный андроцей). Пестик женских цветков состоит из 3 плодолистиков. Плод - ягода, при

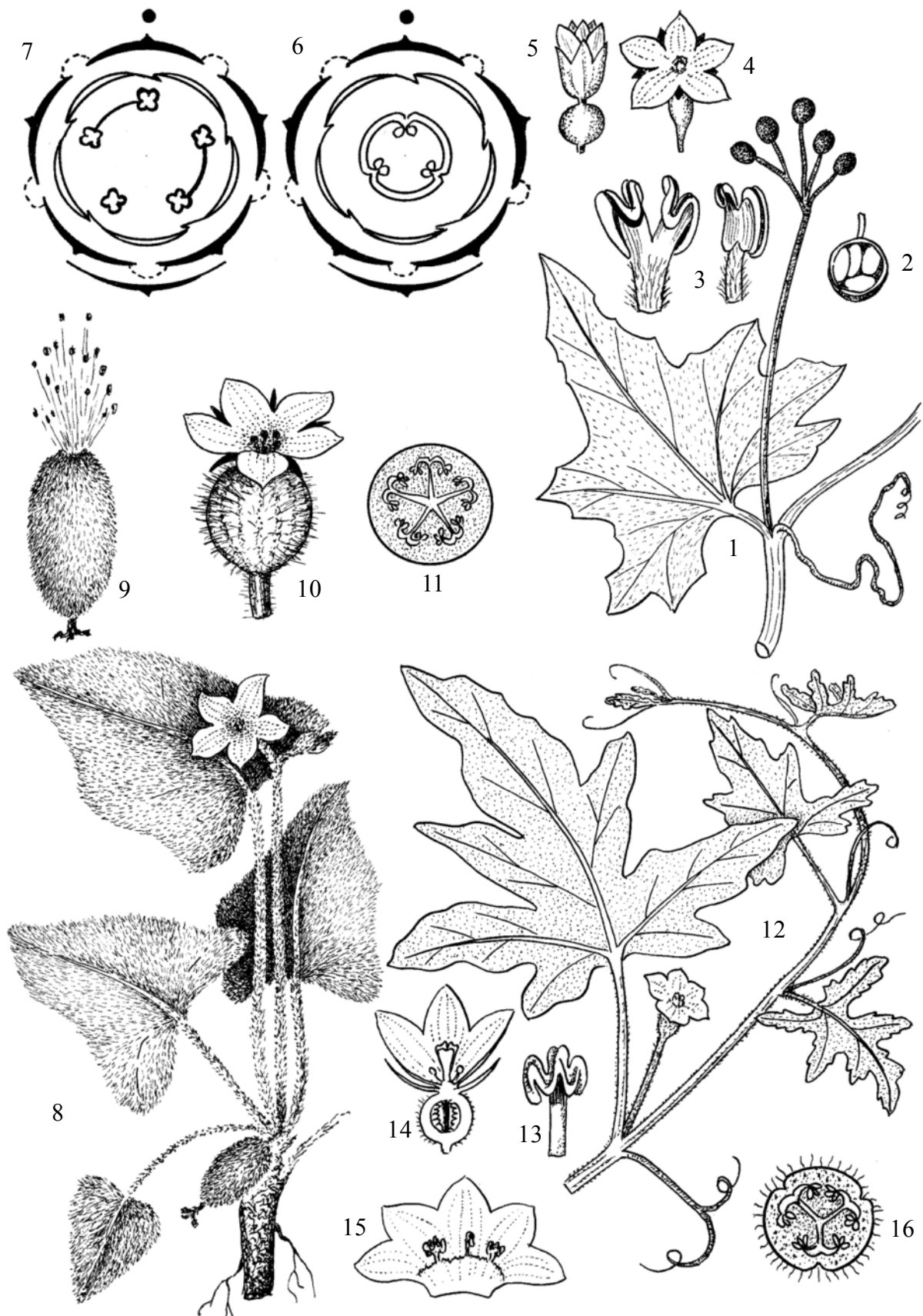


Рис. 636. *Bryonia alba*: 1 - часть побега с плодами; 2 - плод в разрезе; 3 - тычинки; 4-5 - мужской и женский цветки; 6-7 - диаграмма женского и мужского цветков. *Ecbalium elaterium*: 8 - внешний вид; 9 - плод, разбрасывающий семена. *Citrulus lanatus*: 10 - женский цветок; 11 - завязь в разрезе. *Citrulus colocintus*: 12 - часть побега с цветком; 13 - сросшиеся две тычинки; 14 - женский цветок в разрезе; 15 - развёрнутая трубка мужского цветка; 16 - завязь в разрезе

созревании лопающаяся от малейшего прикосновения, при этом семена приклеиваются к шерсти задевшего растение животного и таким образом распространяются.

Относящийся к монотипному роду Бешеный огурец обыкновенный (*Ecballium elaterium*, рис. 636,8-9) распространён в Средиземноморье, Малой Азии, в Крыму и на Кавказе. Он обладает способностью активно разбрасывать семена. К моменту созревания плодов (тыквин) в них возникает большое гидростатическое давление (до 6 атм.). При лёгком прикосновении к плоду он отрывается от ножки и из образовавшегося в этом месте отверстия выбрасывается сильная струя клейкой слизи, увлекающая за собой семена, разбрасывая их на расстояние более 12 м.

Род Арбуз (*Citrulus*) насчитывает 3 вида, распространённых в тропических и субтропических областях земного шара. Одной из самых широко распространённых культур в засушливых районах является Арбуз обыкновенный (*Citrulus lanatus*, рис. 636,10-11) - сильноветвистое растение с густоопушённым стеблем, образующее крупные, мясистые, сладкие плоды - тыквины, имеющие твёрдый экзокарпий. Цветки пазушные, серно-жёлтого цвета, широковоронковидные. Мужские содержат 5 тычинок, из которых 4 срослись попарно не только тычиночными нитями, но и пыльниками, одна свободная. Завязь женских цветков образована 5 плодолистиками. Центром происхождения этого вида является пустыня Намиб и полупустыня Калахари в Южной Африке, где до сих пор встречаются обширные заросли дикого предка. Другим интересным видом этого рода является Колоцинт обыкновенный (*Citrulus colocynthus*, рис. 636,12-16) - обитатель пустынь Средиземноморья и Юго-Западной Азии. Андроцей трёхбратственный, гинецей образован 3 плодолистиками. Мелкие шаровидные плоды покрыты восковым налётом, мякоть горькая, несъедобная. Плод содержит гликозиды, обладающие слабительным действием, для чего растения возделываются во многих странах.

Монотипный род Лагенария (*Lagenaria*) представлен видом Лагенария обыкновенная (*Lagenaria siceraria*, рис. 637,1-2), являющимся одним из древнейших культурных растений (посудная тыква), неизвестным в диком виде. Это лиана до 15 м длиной. Цветки белые, до 12 см в диаметре, лепестки сросшиеся лишь в нижней части. Андроцей трёхсильный. У зрелых плодов мякоть высыхает, а коровая оболочка, состоящая из одревесневших элементов и содержащая каменистые клетки, становится чрезвычайно прочной и водонепроницаемой, что позволяет использовать их в качестве посуды.

Род Тыква (*Cucurbita*) насчитывает около 20 видов, дико произрастающих исключительно в Америке. Наиболее распространённым в культуре видом является Тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo*, рис. 637,7-10), имеющая большое количество сортов, в том числе кабачки и патиссоны. Цветки крупные, образующие глубокую чашу. В мужских цветках тычинки срастаются, образуя колонку из тычиночных нитей и головку из сложно изогнутых сросшихся пыльников. Плод на пятигранной плодоножке, с твёрдой коркой.

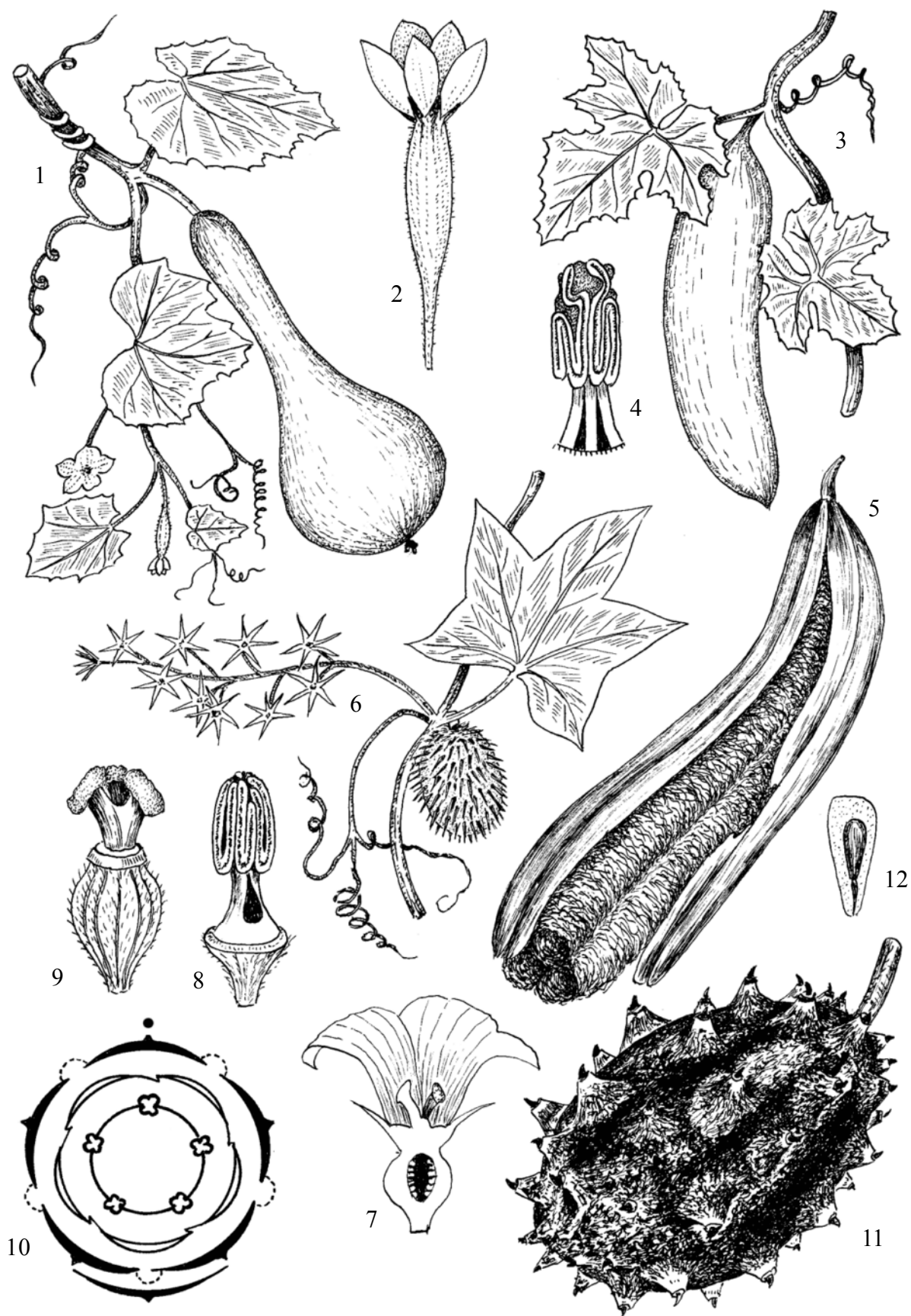


Рис. 637. *Lagenaria siceraria*: 1 - часть побега с цветками и плодом; 2 - женский цветок. *Luffa cylindrica*: 3 - часть побега с плодом; 5 - андроцей; 6 - зрелый вскрывшийся плод. *Echinocystis lobata*: 6 - часть побега с плодом и мужским соцветием. *Cucurbita pepo*: 7 - цветок в разрезе; 8 - андроцей; 9 - гинецей; 10 - диаграмма цветка. *Cucumis anguria*: 11 - плод; 12 - семя

Древней культурой Африки, Индии и Китая является Люффа цилиндрическая (*Luffa cylindrica*, рис. 637,3-5), мезокарп зрелых плодов которой представляет собой густую тонковолокнистую сетку сосудисто-волокнистых пучков, в центральной части заполненную семенами. Этот твёрдый каркас служит для быстрого освобождения семян из зрелого плода после того, как откроется колпачок на его верхушке. В быту применяется для изготовления мочалок, туфлей, корзин.

Род Огурец (*Cucumis*) насчитывает более 25 видов, распространённых главным образом в Африке, несколько видов встречаются в Азии. Плоды многих видов покрыты шипиками, являющимися выделительными железами, удаляющими избытки воды. Огурец ангурия (*Cucumis anguria*, рис. 637, 11-12) образует чешуйчато-шиповатые плоды, шипики которых расположены на длинных, конических выростах.

Отличительными морфологическими особенностями обладает Эхиноцистис лопастный (*Echinocystis lobata*, рис. 637,6), относящийся к монотипному роду. Это однолетняя травянистая лиана длиной до 6 м. Цветки в отличие от других представителей семейства шестичленные и раздельнолепестные. Мужские собраны в кистевидные соцветия, женские - одиночные, располагаются рядом с мужским соцветием. Плод колючий, до 5 см длиной, вскрывающийся на верхушке, с 2-3 плоскими, крупными семенами. Родина этого вида - восточные районы Канады и США, распространён в культуре как декоративное растение, встречается в одичавшем виде.

Важными культурными растениями являются и другие представители этого семейства: Огурец посевной (*Cucumis sativus*), Дыня обыкновенная (*Melo sativa*), Чайот, или Мексиканский огурец (*Sechium edule*), Тыква наибольшая (*Cucurbita maxima*), Тыква вонючая (*Cucurbita foetidissima*), Момордика (*Momordica charantia*), Трихозант (*Trichosanthes cucumerina*), Бенинказа (*Benincasa hispida*) и другие.

Порядок *Cucurbitales* филогенетически связан с порядком *Capparales* через ряд промежуточных таксонов. О высокой организации цветка свидетельствуют наличие у всех представителей раздельнополовости и нижней завязи. Внутри порядка эволюция шла по пути срастания тычинок попарно сначала тычиночными нитями (*Bryonia*), затем тычиночными нитями и пыльниками (*Citrulus*). Самые высокоорганизованные цветки имеют 5 сросшихся тычинок (*Cucurbita*), образующих колонку и головку.

### **Порядок Бегониецветные - *Begoniales***

Включает деревья, кустарники, чаще травянистые растения. Листья очередные, простые, цельные, иногда сложные, с опадающими прилистниками или без прилистников. Цветки раздельнополые, зигоморфные, реже актиноморфные, в цимозных, часто дихазальных соцветиях, с двойным околоцветником или безлепестные. Завязь нижняя, одногнёздная или в результате срастания плацент многогнёздная. Порядок включает два семейства, из которых

большинство видов насчитывает Бегониевые (*Begoniaceae*).

Семейство Бегониевые (*Begoniaceae*) включает 5 родов и более 1000 видов, широко распространённых в тропических областях, кроме Австралии и Полинезии. Около 1000 видов принадлежат роду Бегония (*Begonia*). Это многолетние травы с ползучими или клубневидно утолщёнными корневищами, или кустарники с одревесневающим прямостоячим стеблем, есть лианы и эпифиты, листовые суккуленты. Листья разнообразной окраски, асимметричные, с рано опадающими прилистниками, опушённые длинными волосками, расположенными часто пучками. Цветки зигоморфные, раздельнополые, собраны в дихазиальные соцветия. Околоцветник

состоит из 2-5 (у женских 6-8) листочков, окрашенных в разные цвета от красного до белого, у большинства видов нет чёткого разделения на чашечку и венчик. В мужских цветках тычинок много, расположенных в несколько кругов (у видов рода Бегониелла (*Begoniella*) тычинок 4). Тычинки срастаются в колонку или свободные. Женские цветки в соцветии распускаются позже мужских. Нижняя завязь у большинства видов образована 3 плодолистиками и по рёбрам имеет крылья, одно из которых часто развито больше других, как у Бегонии лазящей (*Begonia scandens*, рис. 638). Завязь вследствие срастания интрузивных плацент трёхгнездная, семязачатки многочисленные. Плод - крыловидная коробочка, растрескивающаяся продольно. Семена мелкие, многочисленные, до 7000 и более в одной коробочке.

Бегонии широко распространены в культуре, где чаще всего размножаются не семенами, а вегетативно. По способности к вегетативному размножению они превосходят почти все известные растения. Положенный на влажную землю лист, многократно перерезанный поперёк жилок, даёт корни в местах поранения, закладывает почки и образует новые побеги. В лабораторных условиях удаётся получить новые растения из нескольких десятков клеток листа.

Порядок относительно близок к *Cucurbitales*, но большое число своеобразных признаков затрудняет установление истинных родственных связей.

### Группа порядков (надпорядок) Астрородственные - *Asteranae*

Один из самых крупных таксонов этого ранга, включающий преимущественно травянистые растения, реже полукустарники, кустарники и деревья. Характерно наличие запасного углевода инулина, у многих представителей в вегетативных

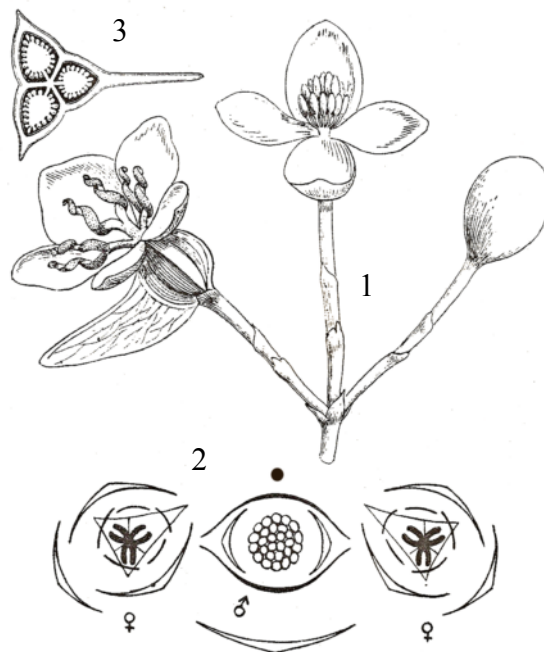


Рис. 638. *Begonia scandens*: 1 - часть соцветия с мужским цветком и двумя женскими; 2 - диаграмма соцветия; 3 - завязь в разрезе.



органах имеются млечники. Цветки в различного рода соцветиях, реже одиночные, большей частью обоеполые и актиноморфные. Венчик сростнолепестные, тычинок 5, прикрепленных к трубке венчика. Гинецей из 2-5 плодолистиков, паракарпный, завязь нижняя. Наиболее

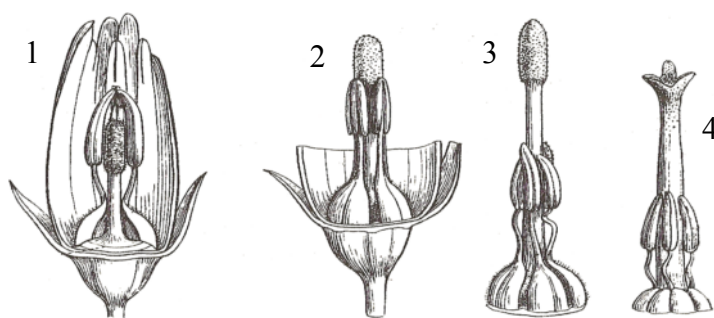


Рис. 639. Протандрия: 1-3 - мужская фаза; 4 - женская фаза

крупными являются порядки Колокольчиковые (*Campanulales*), Гудениецветные (*Goodeniales*) и Астроцветные (*Asterales*).

### Порядок Колокольчиковые - *Campanulales*

Травянистые, реже кустарниковидные, редко древовидные растения с простыми листьями без прилистников, расположенными поочередно, реже супротивно или мутовчато. В листьях и стеблях большинства представителей имеются членистые млечники. Цветки в цимозных или рацемозных соцветиях, иногда одиночные, обоеполые, актиноморфные, реже зигоморфные, пятичленные. Чашечка сростнолистная, венчик сростнолепестный. Тычинок обычно 5, прикрепленных к основанию трубки венчика. Гинецей из 2-3, реже 5 плодолистиков, паракарпный, но в результате срастания интрузивных плацент обычно вторично синкарпный. Завязь обычно нижняя, со многими семязачатками. Под основанием столбика находится нектарный диск. Плод - коробочка, иногда ягодообразный. Порядок включает 7 семейств, из которых наиболее крупным является семейство



Рис. 640. *Cyananthus microphyllus*: цветок в разрезе

Колокольчиковые (*Campanulaceae*).

Семейство Колокольчиковые (*Campanulaceae*) насчитывает более 80 родов и 2300 видов, широко распространенных по всему земному шару, но наибольшее разнообразие в умеренных областях Северного полушария. Большинство видов - однолетние или многолетние травы, с прямостоячими, реже вьющимися стеблями, наземные или редко водные, или эпифиты. Основные характеристики семейства совпадают с характеристикой порядка.

Для подавляющего большинства видов характерно



Рис. 641. *Campanula dolomitica*

перекрёстное опыление, обеспечивающееся протандрией. В мужскую фазу пыльники вскрываются ещё в бутоне щелями, направленными в сторону столбика, верхняя часть которого вместе с сомкнутыми лопастями рыльца покрыта волосками, пыльца прилипает к этим волоскам. После этого венчик раскрывается и все тычинки засыхают и скручиваются, а столбик постепенно удлиняется и выносит пыльцу наружу, где она становится доступной для насекомых-опылителей (рис. 639). В женскую фазу лопасти рыльца звездовидно расходятся, обнажая воспринимающую пыльцу внутреннюю поверхность, куда при посещении насекомого попадает пыльца с другого цветка.

Наиболее примитивными в семействе являются представители рода Цианантус (*Cyananthus*), распространённые в Гималаях, Тибете и Юго-Западном Китае. Особенностью этих низких многолетних трав является верхняя завязь цветка, как у Цианантуса мелколистного (*Cyananthus microphyllus*, рис. 640). Другой примитивной особенностью видов рода является строение пыльцевой оболочки, не имеющей отверстий (ор) в бороздах.

Самым крупным родом является Колокольчик (*Campanula*), насчитывающий до 350 видов, распространённых в основном во внетропических

областях Северного полушария. Виды рода обладают широкой экологической амплитудой, встречаются в самых разнообразных климатических зонах и растительных сообществах, особенно многочисленны в горах. Одни виды имеют достаточно большие ареалы, как, например, Колокольчик рапунцеливидный (*Campanula rapunculoides*, рис. 642), ареал которого охватывает Европу, Кавказ, Северный Казахстан. Многие имеют узкие ареалы и являются локальными эндемиками, как, например растущий на Скалистом хребте Северного Кавказа Колокольчик доломитовый (*Campanula dolomitica*, рис. 641). У этого вида, как и у части других видов, имеется важный систематический признак, служащий также диагностическим - наличие в углублениях между зубцами чашечки отогнутых вниз придатков.

Наиболее высокоорганизованные виды семейства



Рис. 642. *Campanula rapunculoides*

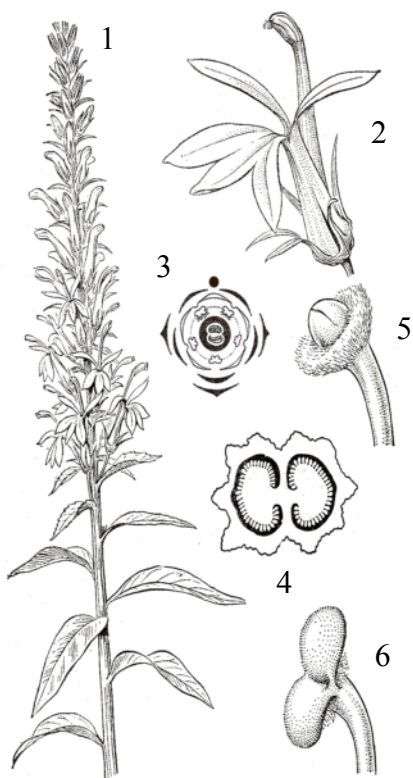


Рис. 643. *Lobelia cardinalis*: 1 - часть цветущего побега; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - завязь в разрезе; 5 - верхушка столбика; 6 - рыльце



имеют зигоморфные цветки и завязь из двух плодолистиков. У видов рода Лобелия (*Lobelia*), насчитывающего около 380 видов, распространённых главным образом в горах тропиков и субтропиков, венчик более или менее двугубый, его трубка разрезана вдоль, благодаря чему зубцы венчика смещены в одну сторону, как у Лобелии пурпуровой (*Lobelia cardinalis*, рис. 643).

Родственные связи *Campanulales* не совсем ясны. У них имеется целый ряд общих признаков с *Asterales* - форма венчика, нижняя завязь, фитохимия (инулин), протандрия, способ опыления и некоторые другие.

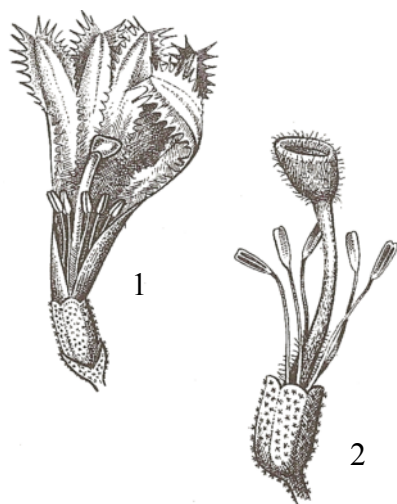


Рис. 644. *Scaevola spinensis*: 1 - цветок; 2 - андроцей и гинецей

### Порядок Гудениецветные - *Goodeniales*

Включает 15 родов и около 350 видов, распространённых главным образом в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии, Японии, тропической Азии, в Африке и на Мадагаскаре, в тропической Америке. Это многолетние травы, полукустарники, кустарники с очередными или редко супротивными цельными листьями без прилистников. В органах накапливается инулин, млечники отсутствуют. Цветки одиночные и пазушные, или в верхоцветных или бокоцветных соцветиях, обычно зигоморфные. Чашечка трубчатая, пятилопастная. Венчик сростнолепестный, обычно двугубый, пятилопастный. Трубка венчика обычно открыта

на одной стороне и лепестки часто с плёнчатыми крыльями. Тычинок 5, обычно свободных от венчика, реже коротко приросшие к его основанию. Гинецей из 2 плодолистиков. Завязь нижняя, двугнёздная. Рыльце окружено пыльцевой чашей, края которой покрыты волосками. Плод - коробочка, раскрывающаяся створками, реже костяновидный или орех.

Цветки протандричны. Тесно сомкнутые и спаянные в трубку пыльники раскрываются ещё в бутоне и пыльца собирается в пыльцевой чаше по мере удлинения столбика (*Сцевола колючая* - *Scaevola spinensis*, рис. 644). Мужская фаза заканчивается тем, что столбик наклоняется вниз, располагаясь над входом в горизонтальный цветок. Посещающие цветок насекомые неизбежно нагружаются пыльцой из чаши. После её опустошения наступает женская фаза, рыльце раскрывается двумя лопастями и готово к восприятию



Рис. 645. *Scaevola taccada*: 1 - побег с цветками; 2 - цветок; 3 - столбик и рыльце; 4 - тычинка; 5 - плоды

пыльцы.

Большинство представителей семейства произрастают в относительно сухих местообитаниях, особенно на песчаных побережьях. К одному из таких видов относится Сцевола таккада (*Scaevola taccada*, рис. 645) - кустарник с крупными мясистыми листьями, бледно-голубыми цветками и мелкими белыми ягодоподобными плодами.

Не смотря на отсутствие млечников, *Goodeniales* родственны *Campanulales* (строение их цветков сходно с представителями рода *Lobelia*) и имеют с ними общее происхождение.

### **Порядок Астроцветные - *Asterales***

Порядок представлен многолетними и однолетними травами и полукустарниками, реже кустарниками и деревьями. Листья очередные, реже супротивные, простые, без прилистников. У многих представителей имеются млечники во всех вегетативных органах. Цветки собраны в соцветия-корзинки, которые в свою очередь часто образуют сложные соцветия. Основу корзинки образует ось, имеющая стеблевое происхождение, на нижней части которой помещаются сближенные верховые листья, образующие обёртку (соцветие Сложноцветных является антодием). Околоцветник 5-членный. Трубка чашечки полностью прирастает к завязи и видоизменяется, превращаясь в хохолок (паппус). Цветок сростнолепестный, пяти основных типов: трубчатый (актиноморфный, обоеполый), язычковый (зигоморфный, обоеполый, с короткой трубкой и 5-зубчатым отгибом), ложноязычковый (зигоморфный, бесполой или женский, с короткой трубкой и плоским 3-зубчатым отгибом), двугубый (зигоморфный, обоеполый, с двучленной верхней и трёхчленной нижней губой), воронковидный (зигоморфный, бесполой). Тычинок 5, прикрепленных к трубке венчика. Пыльники сросшиеся в трубку, тычиночные нити свободные. Гинецей паракарпный, из 2 плодолистиков, столбик с двухлопастным рыльцем. Завязь нижняя, одногнёздная, с одним семязачатком. Плод - семянка, обычно с паппусом, реже паппус опадающий или отсутствует. Основным запасным углеводом является инулин (а не крахмал, как у большинства других Двудольных).

Порядок монотипный, содержит одно семейство Астровые (*Asteraceae*), насчитывающее около 1300 родов и 25000 видов и являющееся самым крупным семейством Двудольных. Распространение космополитное, но наибольшее разнообразие в субтропиках и умеренных областях.

Систематически семейство делится на 2 подсемейства: Астровые (*Asteroideae*) и Цикориевые (*Cychorioideae*).

Подсемейство Астровые (*Asteroideae*) характеризуется тем, что центральную часть корзинки занимают трубчатые цветки, а периферическую - ложноязычковые, двугубые или воронковидные, или соцветие может состоять только из трубчатых цветков. Растения обычно без млечного сока.

Типовым родом подсемейства является род Астра (*Aster*), насчитывающий около 500 видов, распространённых в умеренных областях обоих полушарий.

Одним из широко распространённых видов этого рода является Астра альпийская (*Aster alpinus*, рис. 646,1-4), растущая в Европе и на Кавказе. Это травянистое многолетнее растение до 30 см высотой. Соцветие - одиночная корзинка до 4 см в диаметре. Центральные цветки трубчатые, жёлтые, краевые - ложноязычковые, фиолетовые, голубые или розовые. Трубчатые цветки протандричны. Пыльники раскрываются ещё в бутоне и пыльца оказывается внутри пыльниковой трубки. На этой мужской фазе столбик ещё короткий и лопасти рыльца плотно сомкнуты. К моменту раскрытия цветка столбик удлиняется и при помощи выметающих волосков пыльца выталкивается из тычиночной трубки. Лопасты рыльца раскрываются и обнажается поверхность с воспринимающими пыльцу сосочками (женская фаза).

Виды рода Лопух (*Arctium*) имеют только трубчатые цветки. Корзинки в щитковидном соцветии, шаровидные, листочки обёртки у некоторых видов снабжены крючковидным остроконечием, цепляющимся за шерсть животных и способствующим распространению плодов. Таким способом распространяются корзинки Лопуха репейникового (*Arctium lappa*, рис. 646,5-6).

Крупный род Василёк (*Centaurea*), насчитывающий более 500 видов, представлен однолетними, двулетними и многолетними травянистыми растениями. Корзинки в центральной части содержат трубчатые цветки, по периферии - бесплодные воронковидные. Листочки обёртки снабжены колючкой или придатком - цельнокрайним, бахромчатым, зубчатым или гребенчатым. Семянки снабжены двурядным паппусом. Внутренний ряд состоит из коротких щетинок, имеющих иногда вид зубчиков, наружный - из длинных волосков. Широко распространён как сорное растение Василёк синий (*Centaurea cyanus*, рис. 646,7-11). Краевые цветки этого вида используются как мочегонное лекарственное средство.

В настоящее время этот род разделён на несколько родов, одним из которых является эндемичный кавказский род Псефеллюс (*Psephellus*), внутри которого в свою очередь развит локальный эндемизм. Одним из таких локальных эндемиков является Псефеллюс Анны (*Psephellus annae*, рис. 646,12-14), растущий на Ставропольской возвышенности, обитающий на сухих каменистых южных склонах наивысших точек рельефа. Виды рода Псефеллюс отличаются розовыми цветками и хохолком семянки, состоящим из многочисленных однотипных, коротких щетинок.

Двугубые цветки встречаются редко. Такие цветки имеются в корзинке южноамериканских лиан из рода Мутисия (*Mutisia*, рис. 647,1-3).

Кроме перечисленных типов корзинок в подсемействе встречаются и другие. Так у Мордовника обыкновенного (*Echinops ritro*, рис. 647,4-6) корзинки одноцветковые, с трубчатым цветком до 2 см длиной, собраны в свою очередь в шаровидное соцветие, содержащее до 200 корзинок. У Дурнишника обыкновенного (*Xanthium strumarium*, рис. 647,7-10) корзинки раздельнополые, однодомные. Мужские цветки трубчато-колокольчатые, тычиночные нити



Рис. 646. *Aster alpinus*: 1 - внешний вид; 2 - ложноязычковый цветок; 3-4 - диаграммы трубчатого и ложноязычкового цветков. *Arctium lappa*: 5 - корзинка в разрезе; 6 - верхняя часть столбика с выметающими волосками. *Centaurea cyanus*: 7 - верхняя часть побега с соцветием; 8 - трубчатый цветок; 9 - воронковидный цветок; 10 - плод; 11 - листочек обёртки. *Psephellus annae*: 12 - внешний вид; 13 - плод; 14 - листочек обёртки

срастаются в трубку, пыльники свободные. Женские корзинки двуцветковые, покрыты сростнолистной обёрткой с крючковидными шипиками и 2 роговидными выростами, внутри разделённые перегородкой на 2 гнезда. Венчик нитевидно-трубчатый, малозаметный. При плодах обёртки женских корзинок разрастаются и затвердевают, образуя ложный плод, покрытый крючковидными шипами. Одноцветковые женские корзинки имеются и у широко распространенного сорняка Амброзии полынелистной (*Ambrosia artemisiifolia*, рис. 647,11). Женские цветки без венчика, заключены в сросшуюся обёртку, имеющую в средней части 5 выростов и вытянутый носик на верхушке. Плод заключён внутри отвердевшей обёртки. Конусовидное, полое внутри цветоложе имеется у Ромашки аптечной (*Matricaria chamomilla*, рис. 647,12-14). Этот признак позволяет идентифицировать лекарственное сырьё от похожих видов, не имеющих лекарственного значения.

Представитель монотипного рода Мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*, рис. 647,15-17) весной образует лишь цветоносный побег, лишённый зелёных листьев. Вегетативные побеги с тёмно-зелёными сверху и серовато-белыми снизу листьями развиваются после цветения. Краевые цветки ложноязычковые, с длинной трубкой, женские, плодущие. Внутренние цветки трубчатые, обополюе, но из-за недоразвития семязпочек бесплодные, функционирующие как мужские. Семянки с очень длинным хохолком, после созревания и опадения быстро прорастают. Является лекарственным растением, в народной медицине используется как отхаркивающее средство.

Некоторые виды подсемейства выращиваются как масличные и пищевые растения. Одной из важнейших масличных культур является Подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*, рис. 648,4-6), родина которого Северная Америка. Это высокое, до 2-3 м высотой растение с крупной корзинкой до 50 см в диаметре. Общее цветоложе ячеистое, каждый цветок имеет жёсткий прицветник. Краевые цветки ложноязычковые, бесплодные, центральные - трубчатые. Плод - семянка сжатойцевидной формы, содержащая до 50% масла. В качестве кормовой культуры возделывается Подсолнечник клубненосный, или Топинамбур (*Helianthus tuberosus*, рис. 648,1-3). Это травянистый многолетник до 2,5 м высотой (родина - Северная Америка). Многочисленные столоны на подземных участках стебля несут на концах мелкие клубни с выпуклыми почками (глазками). Корзинка 2-4 см в диаметре, цветки жёлтые, краевые ложноязычковые, срединные - трубчатые. В клубнях содержится 30-40% инулина, они используются в пищу как картофель, кроме того, из них получают спирт, сироп, уксус и другие продукты.

Во многих странах Западной Европы, а в России - в Краснодарском крае, выращивается как овощное растение Артишок обыкновенный (*Cynara scolymus*, рис. 648,15-17). Это многолетнее растение до 2 м высотой, в диком виде растущее в Южной Европе и в Северной Африке. Корзинки крупные, до 15-20 см шириной, с мясистым цветоложем и крупными, сочными листочками обёртки. Краевые цветки синие, ложноязычковые, срединные - трубчатые, жёлтые. В пищу

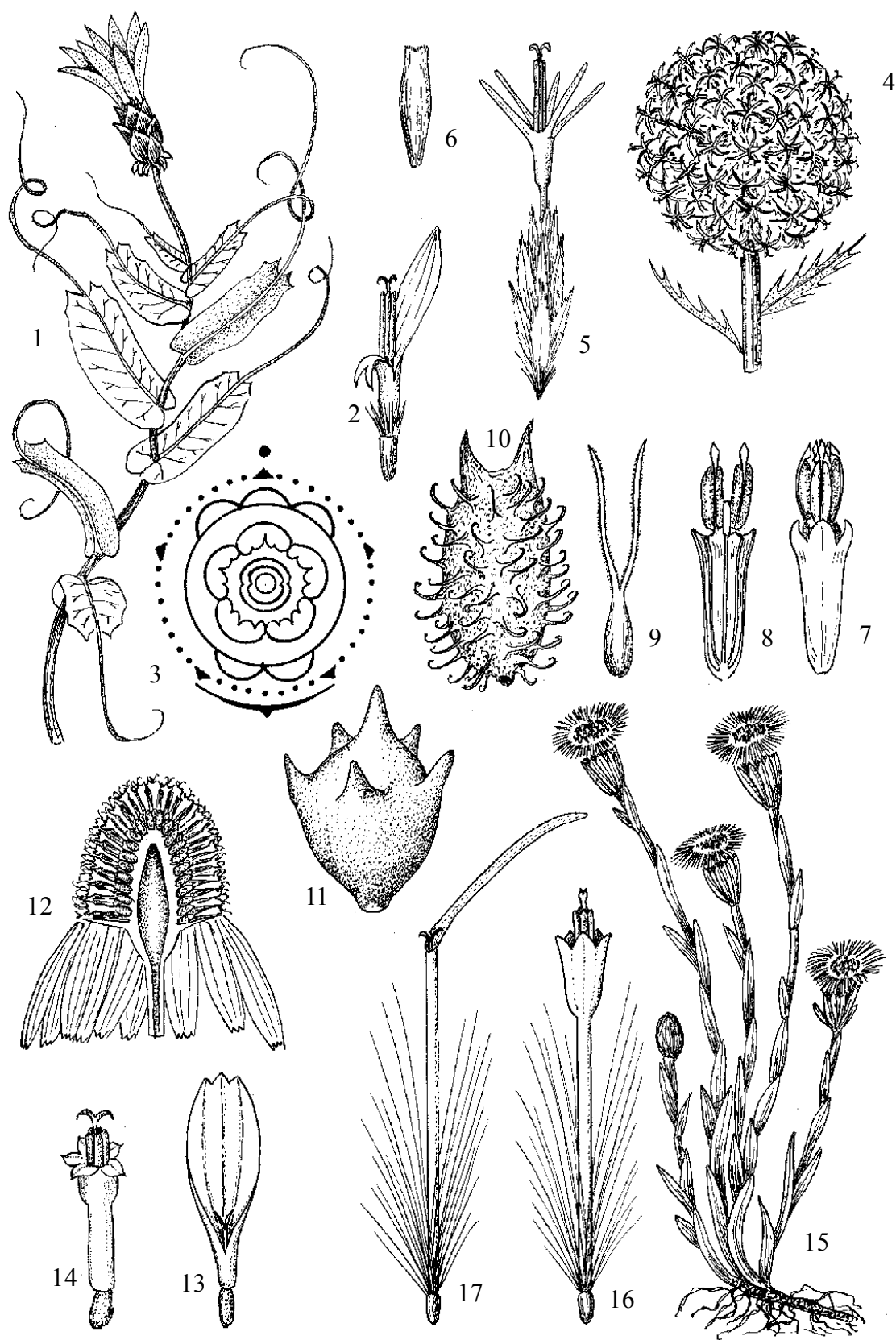


Рис. 647. *Mutisia pulchella*: 1 - верхняя часть побега с корзинкой; 2 - двугубый цветок; 3 - диаграмма цветка. *Echinops ritro*: 4 - общее соцветие; 5 - корзинка; 6 - плод. *Xanthium strumarium*: 7 - мужской цветок; 8 - мужской цветок в разрезе; 9 - женский цветок; 10 - ложный плод. *Ambrosia artemisiifolia*: 11 - ложный плод. *Matricaria chamomilla*: 12 - корзинка в разрезе; 13 - ложноязычковый цветок; 14 - трубчатый цветок. *Tussilago farfara*: 15 - внешний вид весенней генерации; 16 - трубчатый цветок; 17 - ложноязычковый цветок.

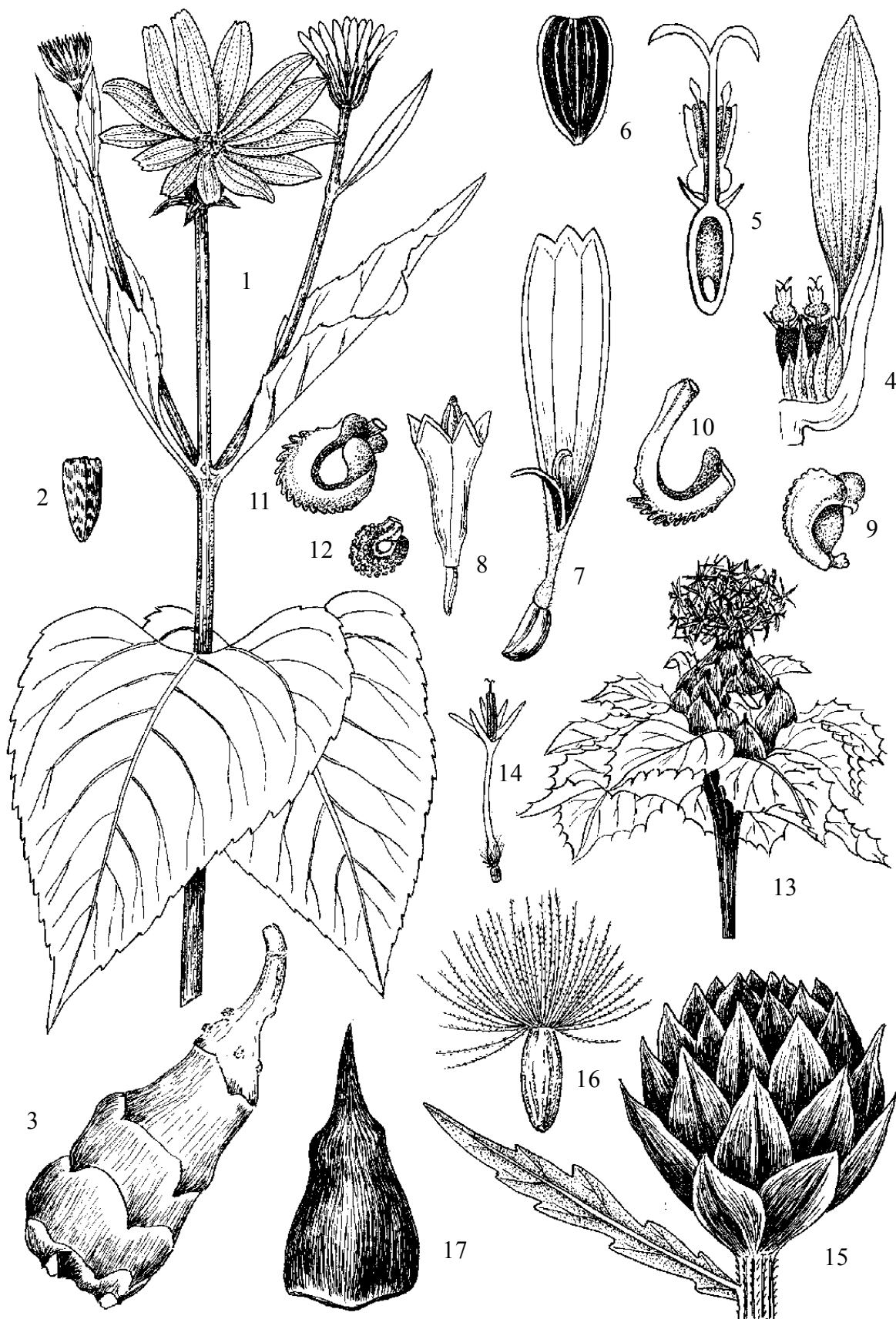


Рис. 648. *Helianthus tuberosus*: 1 - верхняя часть побега с корзинкой; 2 - плод; 3 - клубень. *Helianthus annuus*: 4 - часть корзинки в разрезе; 5 - трубчатый цветок в разрезе; 6 - плод. *Calendula officinalis*: 7 - ложноязычковый цветок; 8 - трубчатый цветок; 9-12 - плоды. *Carthamus tinctorius*: 13 - корзинка с верхними стеблевыми листьями; 14 - цветок. *Cynara scolymus*: 15 - корзинка; 16 - плод; 17 - мясистый листочек обёртки



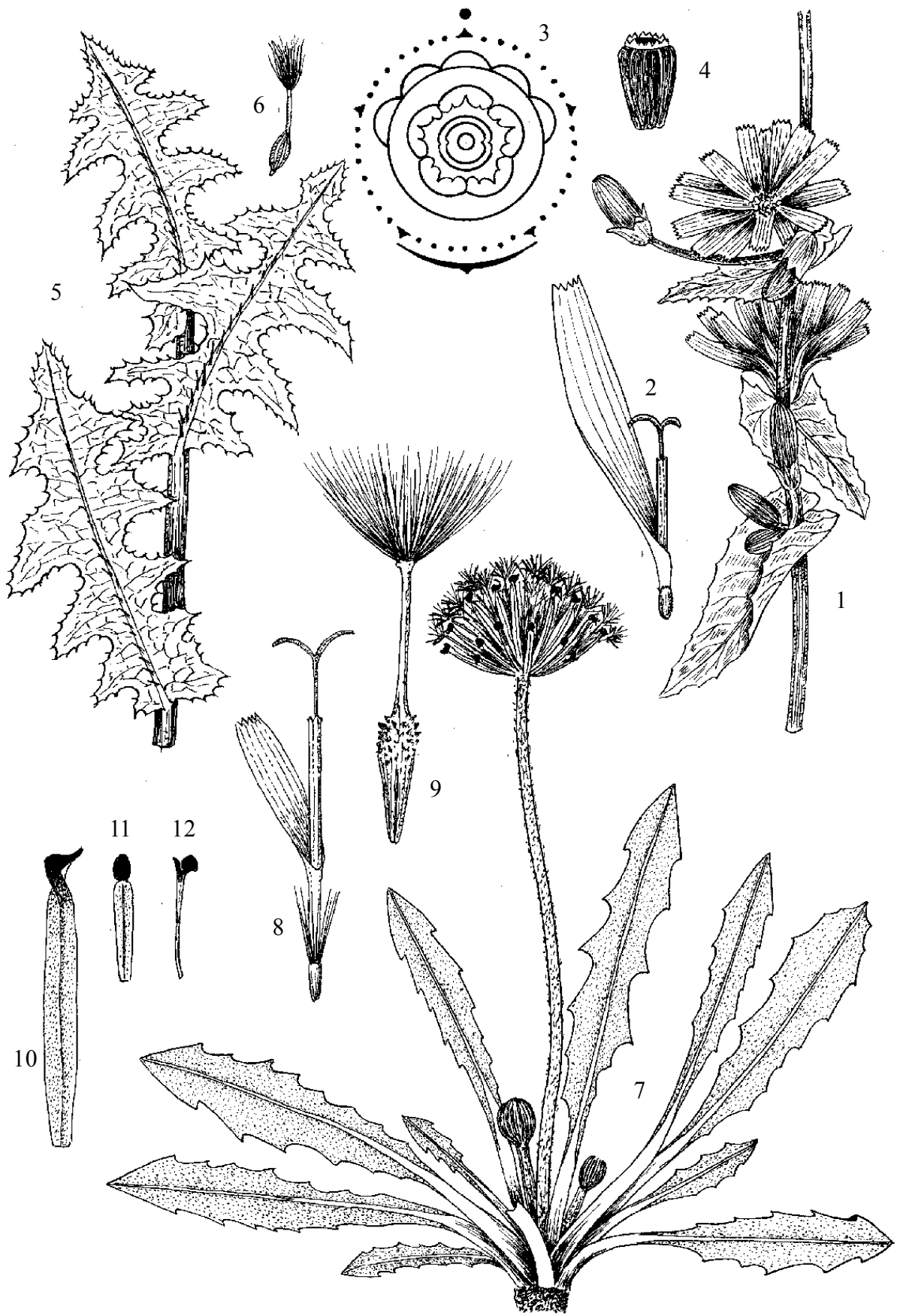


Рис. 649. *Sychorium inthybus*: 1 - часть побега с корзинкой; 2 - язычковый цветок; 3 - диаграмма язычкового цветка; 4 - плод. *Lactuca serriola*: 5 - часть побега с листьями; 6 - плод. *Taraxacum podkumokense*: 7 - внешний вид; 8 - цветок; 9 - плод; 10-12 - листочки обёртки.



употребляются корзинки с нераспустившимися цветками, которые едят сырыми, отваренными и обжаренными. В составе углеводов имеется инулин, полезный для диабетиков.

В качестве масличного растения возделывается Софлор красильный (*Carthamus tinctorius*, рис. 648,13-14) - травянистый однолетник эфиопского происхождения, достигающий 90-120 см высоты, несущий продолговатоланцетные, сидячие листья, зубчатые по краю. Корзинки 1-4 см в диаметре. Цветки ярко-жёлтые или оранжевые. Семянки 6-8 см длиной, содержат до 37% масла, по качеству не уступающего подсолнечному. Из лепестков добывают красный и жёлтый краситель, используемый в кулинарии и для окраски тканей.

Некоторые виды разводятся как лекарственные растения. Одним из таких является Календула лекарственная (*Calendula officinalis*, рис. 648,7-12), которая в диком виде произрастает в средиземноморских странах. Препараты календулы применяются для лечения ран, ожогов, для полоскания полости рта при ангинах и стоматитах, а также при многих других заболеваниях. Биологической особенностью этого вида является гетерокарпия - в одной корзинке встречаются когтевидные, ладьевидные и кольцевидные семянки, а также переходные между ними формы.

Подсемейство Цикориевые (*Cichorioideae*) характеризуется наличием в корзинках только язычковых цветков и содержанием млечного сока в вегетативных органах.

Типовым родом подсемейства является род Цикорий (*Cichorium*), насчитывающий около 10 видов, распространённых в умеренно тёплых и субтропических районах Евразии и Африки. Одним из широко распространённых видов этого рода является Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*, рис. 649,1-4), занесённый даже в Северную Америку. Обитает на лугах, лесных полянах, в населённых пунктах. Культивируется ради корнеплодов, из которых получают суррогат кофе. Отвар корней - лекарственное средство, применяемое для повышения аппетита и улучшения пищеварения.

Род Латук (*Lactuca*) насчитывает около 150 видов, распространённых в Евразии и тропической Южной Африке, небольшое количество видов встречается в Северной Америке. Среди видов этого рода встречаются так называемые компасные растения. В полуденные часы они способны располагать свои листья ребром к падающему свету, при этом одна широкая сторона пластинки обращена на восток, другая - на запад. Такое положение листа предохраняет его от перегрева. Из таких видов в Евразии широко распространён Латук компасный (*Lactuca serriola*, рис. 649,5-6).

Крупным родом является Одуванчик (*Taraxacum*), насчитывающий около 2000 видов, распространённых в умеренных областях обоих полушарий. Многие виды являются апомиктическими, утратившими способность к перекрёстному опылению, в связи с чем в этом роде чрезвычайно развит эндемизм. Одним из таких локальных эндемиков является Одуванчик подкумский (*Taraxacum podkumokense*, рис. 649,7-12), эндемик верховий реки Подкумок и его притоков

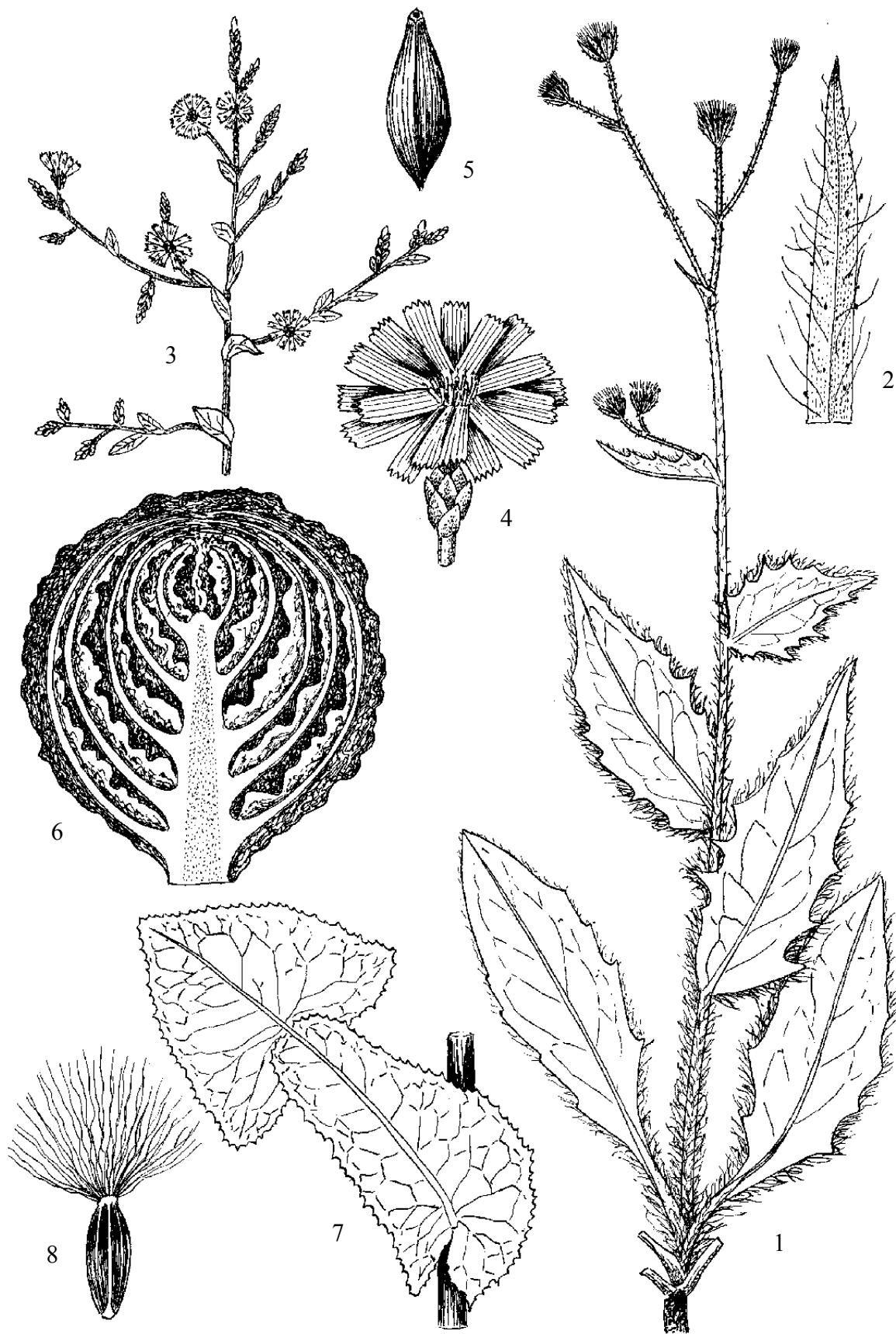


Рис. 650. *Hieracium caucasiense*: 1 - внешний вид; 2 - листочек обёртки; *Lactuca sativa*: 3 - верхняя часть побега; 4 - корзинка; 5 - плод без летучки; 6 - кочан в разрезе. *Sonchus oleraceus*: 7 - лист; 8 - плод

в области Скалистого хребта Северного Кавказа.

Род Ястребинка (*Hieracium*) насчитывает более 15000 видов, обитающих в умеренных и холодных областях преимущественно Северного полушария, и является одним из наиболее крупных и полиморфных родов растений. Почти все виды этого рода образуют зрелые семянки без оплодотворения (апомиксис). В связи с особенностями размножения и отсутствием обмена генетическим материалом в этом роде также сильно развит эндемизм. Одним из таких эндемиков является Ястребинка предкавказская (*Hieracium caucasiense*, рис. 650,1-2).

Род Осот (*Sonchus*) насчитывает около 40 видов, распространённых главным образом в Евразии и Африке, многие виды являются космополитными сорняками. Один из них - Осот огородный (*Sonchus oleraceus*, рис. 650,7-8), травянистый однолетник, цветущий с июня до глубокой осени. Цветки этого вида чувствительны к изменению влажности воздуха и могут служить своеобразным барометром: если корзинки в ясный день не раскрываются, то на следующий день очень вероятен дождь.

Одним из популярных салатных растений является Салат посевной (*Lactuca sativa*, рис. 650,3-6), введённый в культуру в Средиземноморье, выращивался уже в странах древних цивилизаций - Египте, Греции, Риме. В диком виде не встречается. Это однолетнее розеточное растение. Стебель до 1,5 м высотой, вверху ветвистый. Листья розетки различной формы, крупные, гладкие или морщинистые, гофрированные, курчавые, часто плотно смыкающиеся в кочан. Употребление в пищу листьев оказывает регулирующее воздействие на водный баланс организма человека, обеспечивающее благоприятное соотношение в нём калия и натрия, а также благотворно влияет на деятельность почек, печени, поджелудочной железы и кровеносно-сосудистой системы.

Порядок *Asterales* филогенетически связан с порядком *Cucurbitales* (через Колокольчиковые - *Campanulales*) и является самым высокоорганизованным среди двудольных. Чашечка видоизменяется в паппус, причём у наиболее примитивных представителей он состоит из 5 чешуек, соответствующих 5 лопастям отгиба чашечки. Исходным типом венчика считается актиноморфный трубчатый, из которого образовались с одной стороны двугубый, ложноязычковый и воронковидный типы, с другой - язычковый тип. Высокая организация таксона проявляется также в приспособленности большинства видов к энтомофилии, что выражается в образовании простых и сложных антодиев, наличии механизмов нагрузки пылью и препятствующих самоопылению и т.д. Наличие самых разнообразных травянистых жизненных форм и вторичных древесных форм также свидетельствует о высокой эволюционной организации порядка.

Общая схема филогенетических отношений подкласса *Ranunculidae* представлена на рисунке 651. Наиболее примитивные порядки являются Многоплодниковыми, одно из направлений эволюции которых имеет тенденцию к сокращению частей гинецея до появления мономерного пестика у *Berberidales*.

Второе направление проявляет тенденцию к паракарпии, переход которой заметен у *Papaverales*. Это второе направление представлено большим количеством высокоорганизованных таксонов, с одной стороны пятикрупные с верхней завязью *Capparales* и *Violales*, с другой - четырёхкрупные с нижней завязью, представленные двумя ветвями: *Cucurbitanae* с раздельнополыми цветками и *Asteranae* с обоеполыми цветками. В этих ветвях у некоторых представителей проявляется тенденция к вторичной синкарпии.

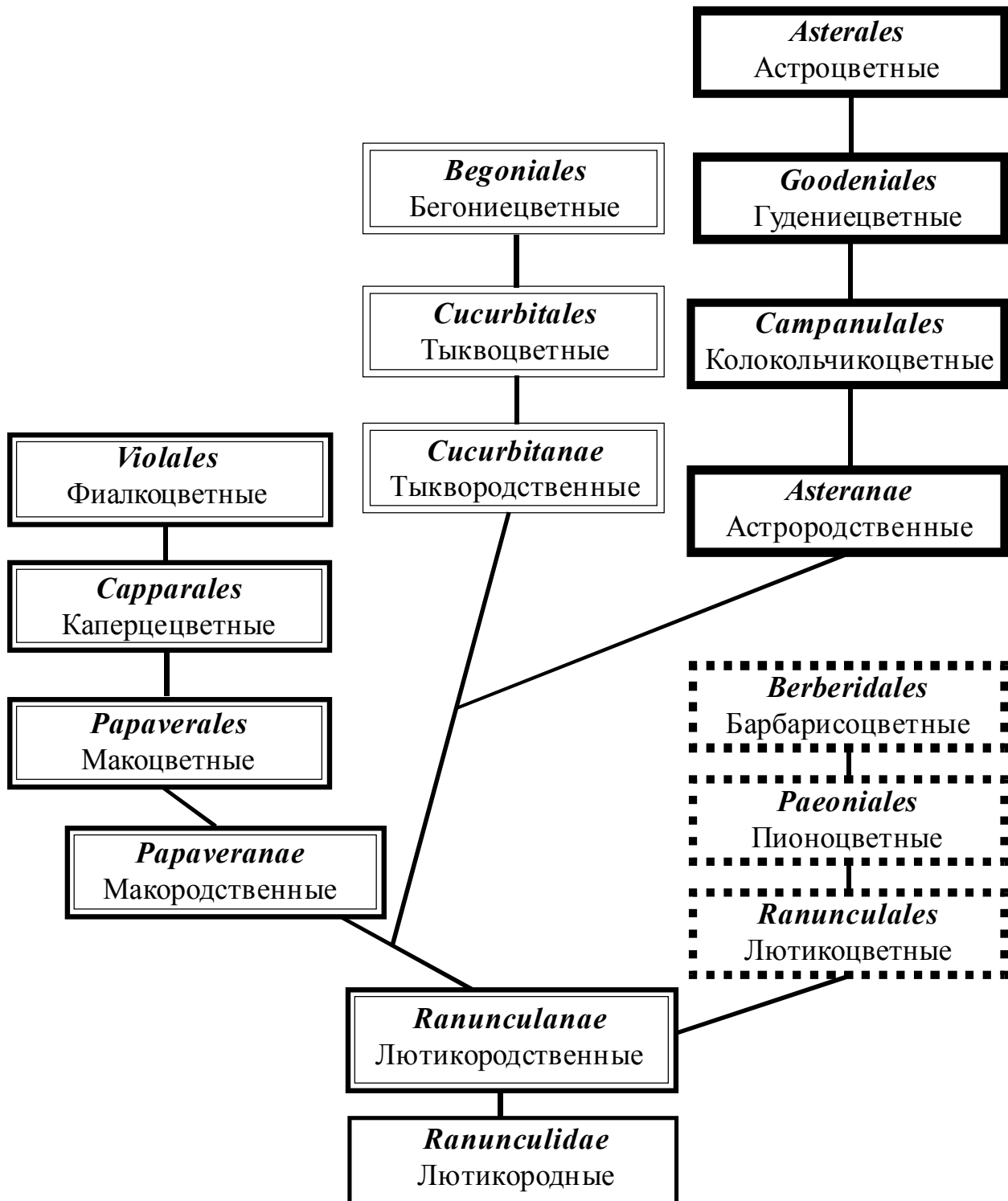


Рис. 651. Схема филогенетических отношений в подклассе Лютикородные - *Ranunculidae*

## ПОДКЛАСС РОЗОРОДНЫЕ - *ROSIDAE*

Подкласс включает деревья, кустарники и травянистые растения с простыми или сложными листьями, с прилистниками или без них. Цветки в различного рода соцветиях или одиночные, обоеполые или раздельнополые, актиноморфные или зигоморфные, циклические, обычно с двойным околоцветником. Тычинки от многочисленных до нескольких. Гинецей у примитивных представителей апокарпный, у более высокоорганизованных - синкарпный. Завязь верхняя или нижняя. Выделяются три группы порядков (надпорядки): Розородственные (*Rosanae*), Гераниеродственные (*Geranianae*) и Кизилородственные (*Cornanae*).

### **Группа порядков (надпорядок) Розородственные - *Rosanae***

Таксон объединяет древесные и травянистые растения с обоеполыми или раздельнополыми цветками, спироциклическими или циклическими. Гинецей у примитивных представителей апокарпный, у более высокоорганизованных - синкарпный. Завязь верхняя или нижняя. Основные порядки - Гамамелисоцветные (*Hamamelidales*) и Розоцветные (*Rosales*).

### **Порядок Гамамелисоцветные - *Hamamelidales***

Деревья и кустарники с очередными простыми цельными или лопастными листьями, с прилистниками. Соцветия разного типа - кисти, колосья или головки, простые или сложные, реже цимозные метельчатые. Цветки средних размеров или мелкие, обоеполые или раздельнополые, актиноморфные или зигоморфные, обычно с двойным околоцветником, реже безлепестные, иногда без околоцветника. Чашелистиков и лепестков 4-5, иногда другое количество. Тычинок 4-5, реже 10, расположенных в одном круге. Гинецей апокарпный, из 2, реже 3-9 плодолистиков, или синкарпный. Плоды - многоорешки или многолистовки, чаще деревянистые коробочки.

Порядок включает 4 семейства, из которых наиболее характерными являются Платановые (*Platanaceae*) и Гамамелисовые (*Hamamelidaceae*)

Семейство Платановые (*Platanaceae*) представлено древесными биоморфами с очередными пальчато-лопастными листьями с крупными опадающими прилистниками. Цветки мелкие, раздельнополые, собраны в шаровидные соцветия, мужские и женские цветки располагаются на общем цветоносе. Чашечка почти редуцирована, из 3-4 чашелистиков, лепестки имеются только в мужских цветках, мелкие, невзрачные, обычно в числе 3-4. Тычинок 3-4 (7), с щитовидным надсвязником. В женских цветках имеются стаминодии. Гинецей апокарпный, свободный, из 5-9 плодолистиков. Характерны низбегающие рыльца. Плоды - орешки, окружённые длинными волосками. Семена без эндосперма.

Семейство монотипное, включает один род Платан (*Platanus*) с 10 видами,

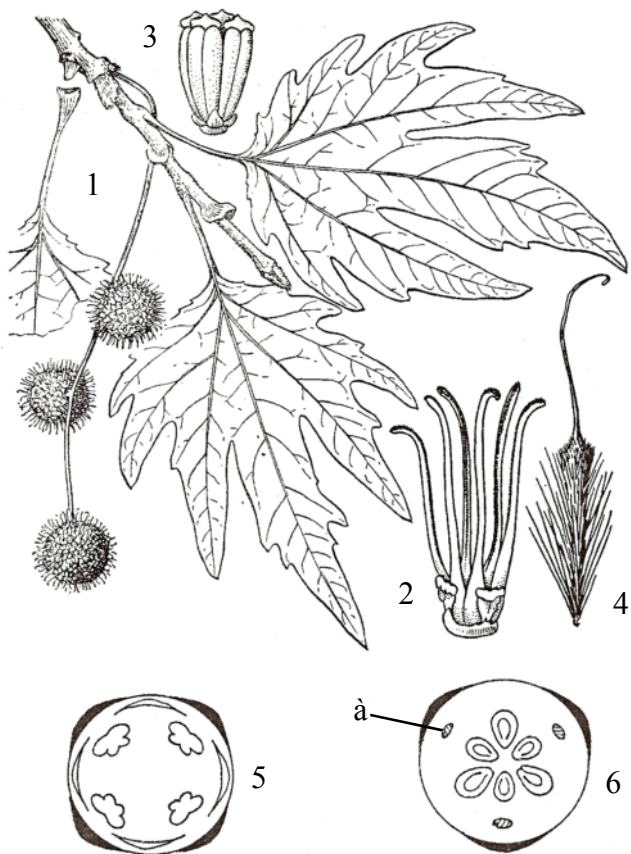


Рис. 652. *Platanus orientalis*: 1 - часть побега с плодами; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4 - плод; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков (а - стаминодий)

распространёнными в Северной Америке и Евразии от Балкан до Гималаев. В культуре широко распространён Платан восточный (*Platanus orientalis*, рис. 652), имеющий средиземноморское происхождение. Особенностью видов рода является отслаивающаяся и опадающая кора стволов и ветвей, а также своеобразное приспособление для защиты почек - они защищены в течение лета расширенным основанием черешка листа, надетого на них в виде колпачка. После опадения листьев защиту почек осуществляют почечные чешуи, из которых наружные также имеют форму колпачка, расщепляются продольно и опадают при росте почки.

Платаны являются долгожителями, они могут доживать до 2000 лет и более, в старости часто

становясь дуплистыми и разделяясь на несколько стволов. Древесина относится к числу наиболее декоративных, используется в производстве мебели.

Семейство Гаммелисовые (*Hamamelidaceae*) включает деревья и кустарники с очередными цельными, иногда лопастными листьями с прилистниками. Растения вечнозелёные или листопадные. Семейство имеет дизъюнктивный ареал и включает 28 родов и около 100 видов. Наибольшее число родов и видов сосредоточено в Юго-Восточной Азии, небольшое количество - в Северной и Центральной Америке, Африке и на Мадагаскаре. Цветки собраны в головчатые, кистевидные или колосовидные соцветия, обоеполые или раздельнополые, актиноморфные, с двойным или простым околоцветником, иногда без околоцветника. Чашелистиков, лепестков и тычинок 4-5, часто в цветках присутствуют стаминодии, обычны надсвязники. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков, завязь полунижняя или почти нижняя, реже верхняя, двугнёздная. Иногда гинецей простой, состоит из одного плодолистика. Плод - коробочка.

Характерным признаком семейства, свидетельствующим о его древности, является наличие длинных членков сосудов ксилемы с лестничной перфорацией с большим количеством перекладин (от 50 до 100).

Одним из наиболее известных представителей семейства является Гаммелис вирджинский (*Hamamelis virginiana*, рис. 653), широко распространённый в

культуре. Это кустарник или небольшое дерево с асимметричными у основания листьями с перистым жилкованием, цветущее поздней осенью. Цветки опыляются мухами, которых привлекает специфический неприятный запах. Опыление этими насекомыми связано с цветением в холодный сезон года, когда мухи являются наиболее эффективными опылителями. Переходный характер опыления (анемо-энтомофилия) имеется у Парротии персидской (*Parrotia persica*, рис. 654), распространённой на юго-западном и южном побережье Каспийского моря, называемым также "железным деревом" за исключительно красивую и твёрдую древесину. Цветение начинается в январе и заканчивается в апреле. Цветки собраны в небольшие густые пазушные головки или пучки, обёрнутые несколькими крупными перепончатыми тёмно-коричневыми прицветниками, с 5-7 довольно крупными кожистыми чашелистиками и 5-7 супротивными им тычинками. Тычинки с длинными нитями и пыльниками, окрашенными в яркие красные и фиолетовые тона. Цветки опыляются как ветром, так и насекомыми.



Рис. 654. *Parrotia persica*

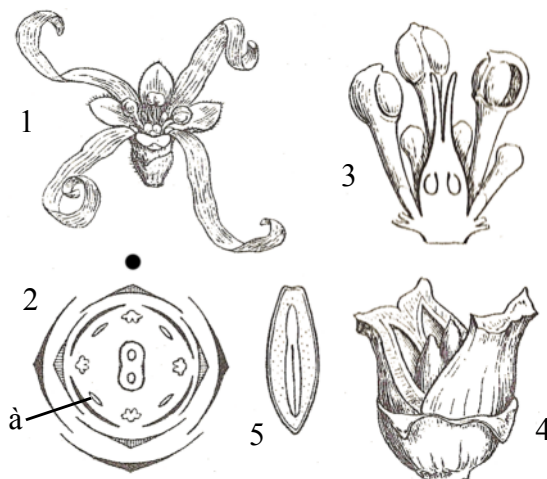


Рис. 653. *Hamamelis virginiana*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка (а - стаминодий); 3 - цветок в разрезе; 4 - плод; 5 - семя

Систематическое положение порядка окончательно не установлено. Это древний таксон покрытосеменных растений, наибольшего расцвета достигший в третичный период. Примитивными признаками наряду со строением сосудов ксилемы также являются низбегающие рыльца и надсвязники. Порядок чаще всего сближают с *Rosales*, с которыми он имеет ряд общих признаков - апокарпный гинецей, плоды-орешки, раздельнополовость некоторых представителей.

**Порядок Розоцветные - *Rosales***  
 Порядок включает 3 семейства, из которых центральным является одноимённое семейство (*Rosaceae*) ниже приведённая характеристика которого совпадает с характеристикой порядка.

Семейство Розовые (Шиповниковые, *Rosaceae*) насчитывает около 3400 видов, распространённых космополитно, но главным образом в умеренных и субтропических областях Северного полушария. Жизненные формы - деревья, кустарники и травянистые растения с простыми или сложными очередными листьями, имеющими прилистники, которые могут рано опадать. Цветки собраны



в различного рода соцветия, реже одиночные, обоеполые или раздельнополые, актиноморфные, реже зигоморфные. Количество чашелистиков и лепестков равно 5, реже 4 или 6, их расположение круговое. Цветоложе выпуклое, плоское или вогнутое, в последнем случае носит название гипантий, нижняя часть которого образована цветоложем, а верхняя - сросшимися основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок. У некоторых представителей чашечка двойная (с подчашием), листочки подчашия образуются путём срастания прилистников, расположенных у основания чашелистиков. Венчик обычно ярко окрашен, иногда малозаметен или отсутствует. Андроцей циклический, количество тычинок обычно в несколько раз кратно превышает число лепестков. Гинецей изменчив, количество плодолистиков колеблется от 1 до неопределённого числа, они свободные или сросшиеся. Завязь верхняя или нижняя. Плоды разнообразны (сухие или сочные) - листовки, орешки, костянки и различные типы ложных плодов, в образовании которых принимает участие гипантий. Семена без эндосперма.

Большинство Розовых - энтомофильные растения, цветки которых вырабатывают большое количество пыльцы или нектар. Нектароносная ткань часто имеет форму утолщённого диска, расположенного на внутренней поверхности гипантия между местом прикрепления тычинок и плодолистиков.

По строению генеративных органов семейство делится на 4 подсемейства: Спирейные (*Spiraeoideae*), Шиповниковые (*Rosoideae*), Яблоневые (*Maloideae*) и Сливовые (*Prunoideae*).

Подсемейство Спирейные (*Spiraeoideae*) насчитывает около 20 родов и 180 видов. Это листопадные, реже вечнозелёные кустарники или деревья, многолетние травы с цельными или перистыми листьями, с прилистниками или без них. Цветки собраны в кисти, метёлки или щитки. Гипантий плоский или широковогнутый. Плодолистиков обычно 2-5, реже 1-8, свободных или сросшихся у основания. Плоды - листовки, раскрывающиеся по внутреннему шву.

Род Спирея, или Таволга (*Spiraea*) насчитывает более 100 видов, широко распространённых в Голарктике. Многие виды этого рода введены в культуру как декоративные растения. Одним из широко распространённых видов является Спирея городчатая (*Spiraea crenata*, рис. 655,1-5), в диком виде встречающаяся в Восточной Европе, на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии. Это кустарник 1-1,5 м высоты с прямостоячими и дуговидно изогнутыми ветвями. Листья мелкие, обратнойцевидные, от середины городчато-зубчатые. Цветки белые, собраны в густые зонтиковидные соцветия. Внутренний круг тычинок превращен в нектарники, расположенные по краю слабовогнутого цветоложа. Плод - кожистая пятилистовка, плодики вскрываются по внутреннему шву.

Род Пузыреплодник (*Physocarpus*) отличается сросшимися у основания плодолистиками. У Пузыреплодника калинолистного (*Physocarpus opulifolia*, рис.655,10-12) листовки по созреванию вздуваются, что способствует их распространению при помощи ветра.





Рис. 655. *Spiraea crenata*: 1 - часть побега; 2 - цветок в разрезе; 3 - лист; 4 - плод; 5 - диаграмма цветка. *Aruncus vulgaris*: 6 - часть побега; 7 - плод; 8 - мужской цветок в разрезе; 9 - женский цветок в разрезе. *Physocarpus opulifolia*: 10 - лист; 11 - плод; 12 - отдельная листовка

Род Волжанка (*Aruncus*) содержит всего 3 вида, один из которых, Волжанка обыкновенная (*Aruncus vulgaris*, рис. 655,6-9), распространена в Европе и на Кавказе. У этого вида цветки раздельнополые, собраны в метельчатые соцветия, состоящие из многочисленных колосовидных кистей. Женские цветки содержат 3 плодолистика и недоразвитые тычинки. Мужские цветки имеют 5 развитых тычинок, 20 стаминодиев и 3 недоразвитых плодолистика. Листовки повислые.

Подсемейство Шиповниковые (*Rosoideae*) включает около 50 родов и 1700 видов, которые обладают широкой экологической амплитудой, встречаются в самых различных сообществах от тундр до высокогорий. Жизненные формы - кустарники, полукустарники, травы, редко деревья. Листья простые или сложные (перистые, пальчатые, тройчатые), обычно с прилистниками. У кустарников на черешках листьев и на стеблях часто имеются шипы (эмергенцы), образованные эпидермисом и подстилающими тканями. Цветки собраны в дихазидальные соцветия, иногда одиночные. Чашелистиков и лепестков обычно 5, иногда 4, у многих видов имеется подчашие. Тычинок и плодолистиков от 1-4 до неопределённого количества, у некоторых видов цветки раздельнополые. Плодики - односемянные нескрывающиеся орешки или костянки, а плод в целом - многоорешек или многокостянка, часто в формировании плода принимает участие цветоложе и образуется ложный плод.

Род Шиповник (*Rosa*) насчитывает более 300 видов, распространённых в Евразии. Все виды рода - кустарники с перистыми листьями и прилистниками, приросшими к черешку. Гипантий крупный, в верхней части суженный. Подчашия нет. У многих видов чашелистики располагаются спирально, причём 2 нижних чашелистика перистонадрезанные или с крупными боковыми придатками, 2 нижних - цельнокрайние, а средний с придатками только с одной стороны. Такие чашелистики имеются у Шиповника собачьего (*Rosa canina*, рис. 656,7-10). Тычинки и пестики многочисленные. Столбики нитевидные, длинные, выставляются над цветоложем и образуют плотную головку. По созревании плодов (орешков) гипантий разрастается, становится мясистым, яркоокрашенным и образуется ложный плод цинародий, сочная часть которого содержит большое количество витамина С. Многие виды этого рода введены в культуру, представляют одни из самых декоративных растений и известны в многочисленных сортах, из лепестков некоторых видов получают розовое масло. Почти все виды - хорошие дубители, из их корней получают коричневую краску.

Род Рубус (*Rubus*) насчитывает более 250 видов, распространённых по всему земному шару, но главным образом в Европе и Юго-Восточной Азии. Это травянистые растения или кустарники, имеющие однолетние вегетативные и одревесневающие двулетние генеративные побеги, отмирающие после плодоношения. Листья тройчатые или перистосложные. Цветки обоеполые, с выпуклым цветоложем. Чашелистиков 5, срастающихся при плодах. Подчашия нет. Лепестков 5, обычно белых. Тычинок и пестиков неопределённое количество. Плод - многокостянка, плодики у основания срастаются.

Малина обыкновенная (*Rubus idaeus*, рис. 656,5-6) является родоначальником

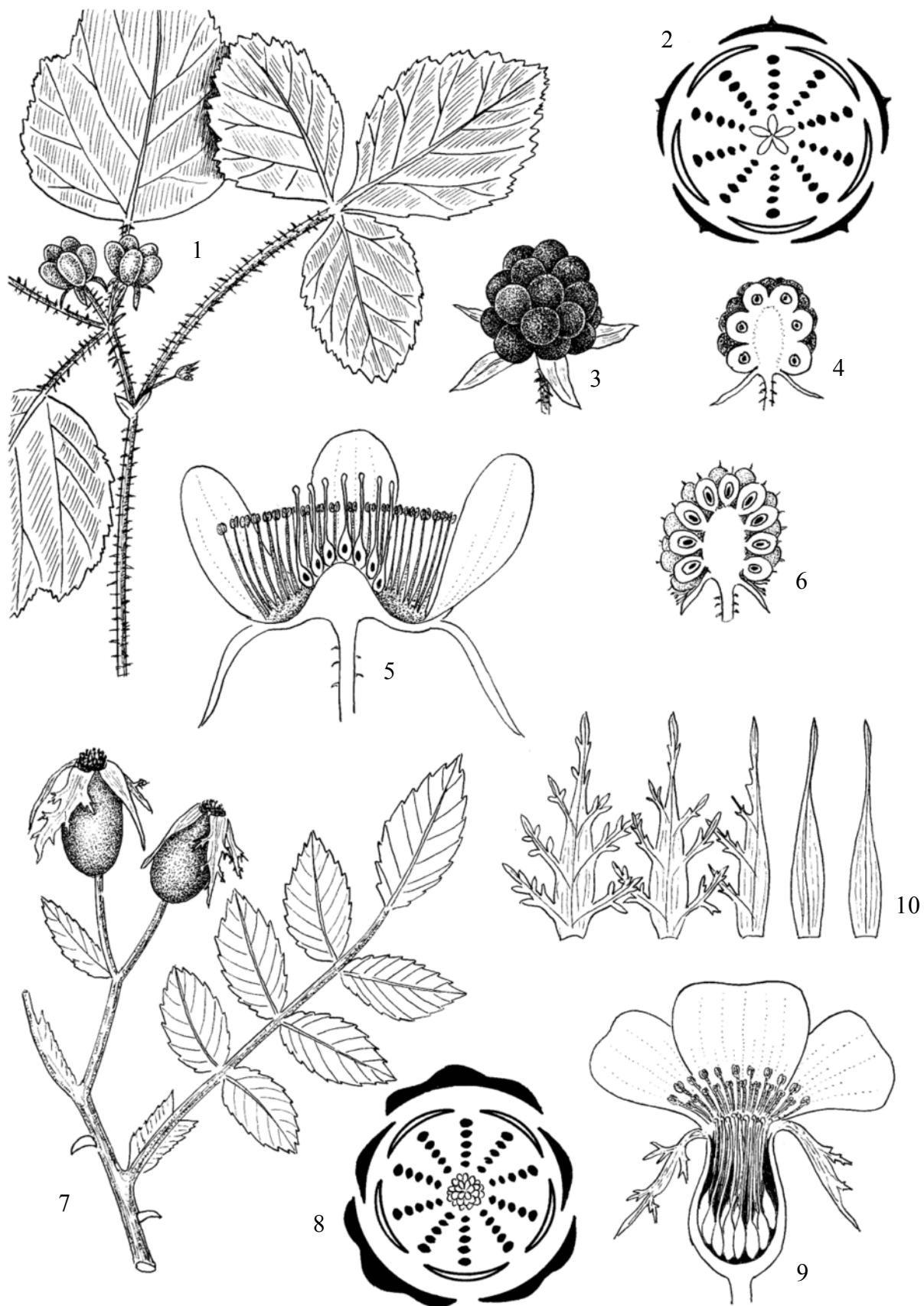


Рис. 656. *Rubus saxatilis*: 1 - верхняя часть побега с плодами; 2 - диаграмма цветка. *Rubus caesius*: 3 - плод; 4 - плод в разрезе. *Rubus idaeus*: 5 - цветок в разрезе; 6 - плод в разрезе. *Rosa canina*: 7 - часть побега с плодами; 8 - диаграмма цветка; 9 - цветок в разрезе; 10 - чашелистики

многих культурных сортов. Плоды не срстаются с цветоложем, содержат до 9% сахара, используются в медицине как потогонное и жаропонижающее средство.

Костяника (*Rubus saxatilis*, рис. 656,1-2) - травянистый многолетник 20-30 см высотой с тройчатыми листьями, образует у основания стелющиеся петлевидные побеги, при помощи которых происходит вегетативное размножение. Плоды - немногочисленные ярко-красные костянки, отделяющиеся друг от друга.

Ежевика - кустарники и полукустарники, способные укореняться верхушками дугообразных надземных побегов. Плоды - черно-синие многокостянки, часто с восковым налётом, срстающиеся с цветоложем, как у Ежевики сизой (*Rubus caesius*, рис. 656,3-4), широко распространённой в Евразии. Места её обитания - подлесок пойменных лесов, а также опушки, вырубki, обочины дорог. В культуре образует вкусные, крупные плоды, употребляемые в свежем и сушёном виде.

Род Манжетка (*Alchemilla*) насчитывает более 250 видов, населяющих Европу и Африку, особенно обильно горные области. Это многолетние травы с подземными корневищами и розеткой веерных длинночерешковых листьев с плёнчатыми прилистниками, как у Манжетки сетчагожилковой (*Alchemilla retinervis*, рис. 657,11-13), цветки мелкие, обоеполые, четырёхчленные, собраны небольшими клубочками в зонтиковидно-шаровидные соцветия. Подчашие и чашечка четырёхлистные. Лепестков нет, тычинок 4. Гипантий в зеве с железистым диском. Пестик 1, с гинобазическим столбиком. Виды этого рода являются облигатными апомиктами, у многих из них тычинки почти исчезли, а там, где остались, они имеют или пустые пыльники, или недоразвитую пыльцу.

Род Лапчатка (*Potentilla*) насчитывает более 300 видов, населяющих умеренные и арктические зоны Северного полушария. Это травянистые растения с пальчатыми или перистыми листьями. Цветки пятичленные, чашечка с подчашием. Иногда количество чашелистиков и лепестков равно 4, как у Лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta*, рис. 657,7-8). Цветоложе выпуклое, тычинок и пестиков много. Плод - многоорешек.

Род Земляника (*Fragaria*) насчитывает около 10 видов, населяющих Европу и Северную Америку. В диком виде широко распространена Земляника лесная (*Fragaria vesca*, рис. 657,14-17) - травянистый многолетник с тройчатыми листьями, образующий длинные, безлистные укореняющиеся побеги - усы. По созревании плодов (орешков) цветоложе становится мясистым, сочным, окрашенным в красный цвет и образуется ложный плод земляника. Такой же плод, но более крупный, образуется у культурной Земляники ананасной (*Fragaria ananassa*), известной больше под названием клубники.

Плоды представителей подсемейства имеют различные приспособления для распространения. Сочные, яркоокрашенные плоды (многокостянки) распространяются птицами и разносятся на большие расстояния. Растущий в Европе и на Кавказе Репейничек обыкновенный (*Agrimonia eupatoria*, рис. 657,9) образует твердеющий гипантий, в верхней части которого находятся загнутые щетинки, цепляющиеся за шерсть животных и за одежду человека. У Гравилата

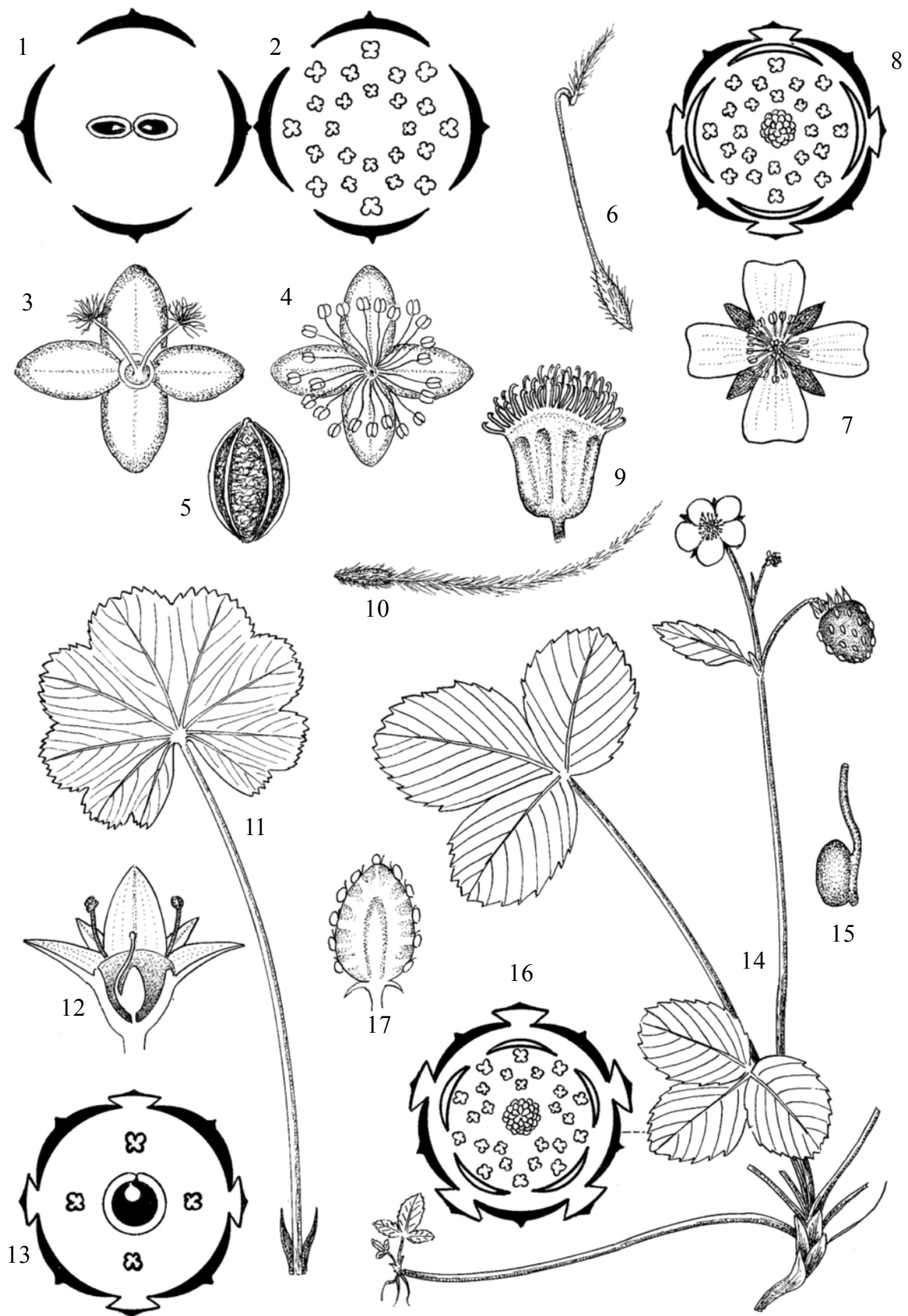


Рис. 657. *Poterium polygamum*: 1-2 - диаграммы женского и мужского цветков; 3-4 - женский и мужской цветки; 5 - плод. *Geum rivale*: 6 - плодик. *Potentilla erecta*: 7 - цветок; 8 - диаграмма цветка. *Agrimonia eupatoria*: 9 - плод. *Dryas caucasica*: 10 - плодик. *Alchemilla retinervis*: 11 - лист; 12 - цветок в разрезе; 13 - диаграмма цветка. *Fragaria vesca*: 14 - внешний вид; 15 - пестик; 16 - диаграмма цветка; 17 - ложный плод в разрезе

речного (*Geum rivale*, рис. 657,6) цепляющийся орган образуется из видоизмененного столбика пестика, верхняя часть которого обламывается, оставляя загнутый крючок. Плоды некоторых видов распространяются ветром. Дриада кавказская (*Dryas caucasica*, рис. 657,10) имеет плоды с длинными, перистоволосистыми столбиками, придающими им свойства летучести.

Некоторые виды подсемейства являются ветроопыляемыми растениями. У Черноголовника многобрачного (*Poterium polygamum*, рис. 657,1-5) цветки мелкие, собраны в головчатые соцветия до 20 мм в диаметре. Верхние цветки в соцветии женские, средние - обоеполые, нижние - мужские. Тычинок 20-30, пестиков 2-3. Плоды заключены в четырёхгранный, по ребрам крылатый гипантий, распространяются ветром.

Подсемейство Яблоневые (*Maloideae*) насчитывает около 25 родов и 600 видов, обитающих в умеренном и субтропическом поясах Северного полушария. Это деревья или кустарники с простыми, реже перистосложными листьями. Цветки одиночные или в пучках, иногда в сложных кистевидных или щитковидных соцветиях. Гинецей синкарпный, состоит из 2-5 плодолистиков, завязь нижняя. Чашелистиков и лепестков 5, тычинок много. Завязь срастается с цветоложем и образует ложный плод яблоко, где внутренние стенки плодолистиков становятся каменистыми или кожистыми. На разрезе некоторых плодов видна граница между тканями завязи и цветоложа.

Самым крупным родом в подсемействе является род Боярышник (*Crataegus*), насчитывающий около 200 видов, распространённых в северной умеренной зоне. Листья перистолопастные или раздельные, стебли покрыты колючками - видоизменёнными безлистными побегами, как у Боярышника пятистолбикового (*Crataegus pentagyna*, рис. 658,1-3). У этого вида плоды чёрные, с отделяющимися друг от друга камерами яблока - "косточками", имеющими каменистые оболочки. У Боярышника согнутостолбикового (*Crataegus kyrtostyla*, рис. 658,4-5) плоды красные. Он распространён повсеместно в Европе и на Кавказе.

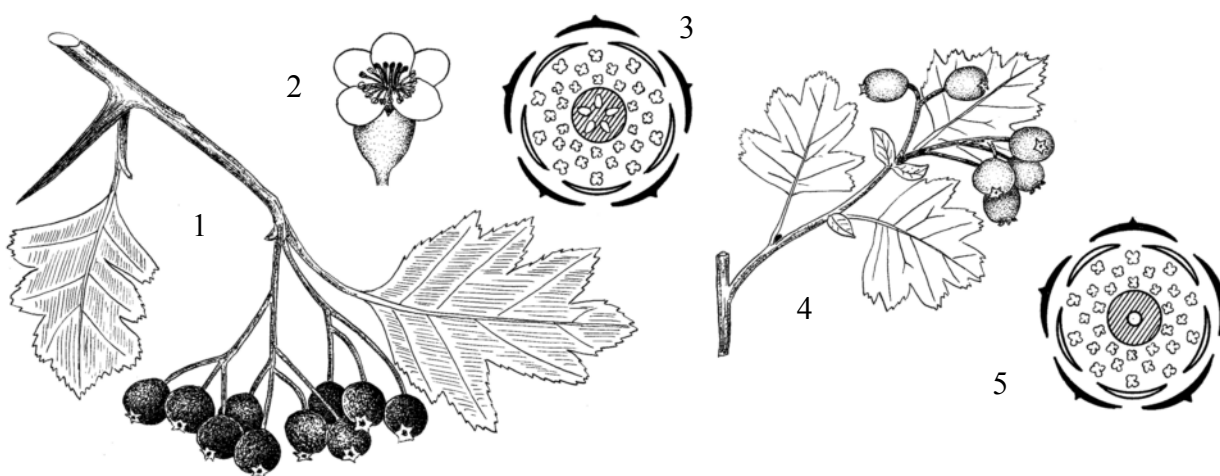


Рис. 658. *Crataegus pentagyna*: 1 - часть побега с плодами; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка. *Crataegus kyrtostyla*: 4 - часть побега с плодами; 5 - диаграмма цветка

Род Рябина (*Sorbus*) насчитывает до 100 видов, распространённых в северной умеренной зоне. Это деревья и кустарники с простыми или сложными листьями. Цветки собраны в многоцветковые ветвистые щитки. Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*, рис. 659,1-2) имеет непарноперистые листья и оранжево-красные плоды (яблоки), используемые для настоек, варенья, изготовления пастилы. Рябина глоговина (*Sorbus torminalis*, рис. 659,3) имеет простые листья с 3-5 острыми лопастями и мелкие, буроватые плоды. Многие виды этого рода введены в культуру и выращиваются в парках и скверах.

Важнейшими плодовыми культурами умеренных широт являются яблони и груши. Яблонь известно около 10000 сортов, объединённых под названием Яблони домашней (*Malus domestica*), в происхождении которых участвовали разные виды диких яблонь, в том числе и широко распространённая на Кавказе Яблоня восточная (*Malus orientalis*, рис. 659,7-11). Груша обыкновенная (*Pyrus communis*) насчитывает около 5000 сортов, имеющих также гибридогенное происхождение. Одним из исходных видов является Груша кавказская (*Pyrus caucasica*, рис. 659,5), широко распространённая в диком виде на Кавказе.

Айва обыкновенная (*Cydonia oblonga*, рис. 659,4) является представителем монотипного рода, в естественных условиях растёт на Кавказе, в Средней Азии и в Иране. В культуру введена не менее 4000 лет назад.

Род Мушмула (*Mespilus*) также является монотипным. Мушмула германская (*Mespilus germanica*, рис. 659,6) распространена в Южной и Юго-Восточной Европе, на Кавказе и в Передней Азии. Цветки одиночные, располагаются на концах побегов. Плод приплюснуто-шаровидный, с длинными чашелистиками. В культуре получены сорта с крупными плодами.

Подсемейство Сливовые (*Prunoideae*) насчитывает более 10 родов и свыше 400 видов. Это листопадные или вечнозелёные деревья с простыми, цельными листьями и опадающими прилистниками. Цветки одиночные или собраны в пучки, кисти, щитки, пятичленные, чашечка без подчашия. Тычинок много, пестик 1, расположен на дне вогнутого цветоложа, которое не принимает участие в образовании плода. Плод - костянка с твёрдым, каменистым эндокарпием.

Род Слива (*Prunus*) насчитывает около 10 видов, населяющих умеренные зоны Евразии. Наиболее распространённым видом является Слива степная, или Тёрн (*Prunus stepposa*, рис. 660,4-7) - колючий кустарник с тёмно-синими плодами, образующий густые заросли. В культуре широко распространена Слива домашняя (*Prunus domestica*), возникшая от скрещивания Тёрна и Алычи (*Prunus divaricata*). В диком состоянии неизвестна, число сортов достигает 2000.

Род Вишня (*Cerasus*) насчитывает более 50 видов, распространённых в умеренных зонах. Многие виды введены в культуру как плодовые и декоративные растения. Особенно широко распространены Черешня (*Cerasus avium*), дико растущая в Южной Европе, на Кавказе и в Малой Азии, и Вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris*), в диком виде не встречающаяся. Она представляет собой гибрид Черешни и Вишни кустарниковой (*Cerasus fruticosa*, рис. 660,3). Этот кустарник очень декоративен и заслуживает введения в культуру.



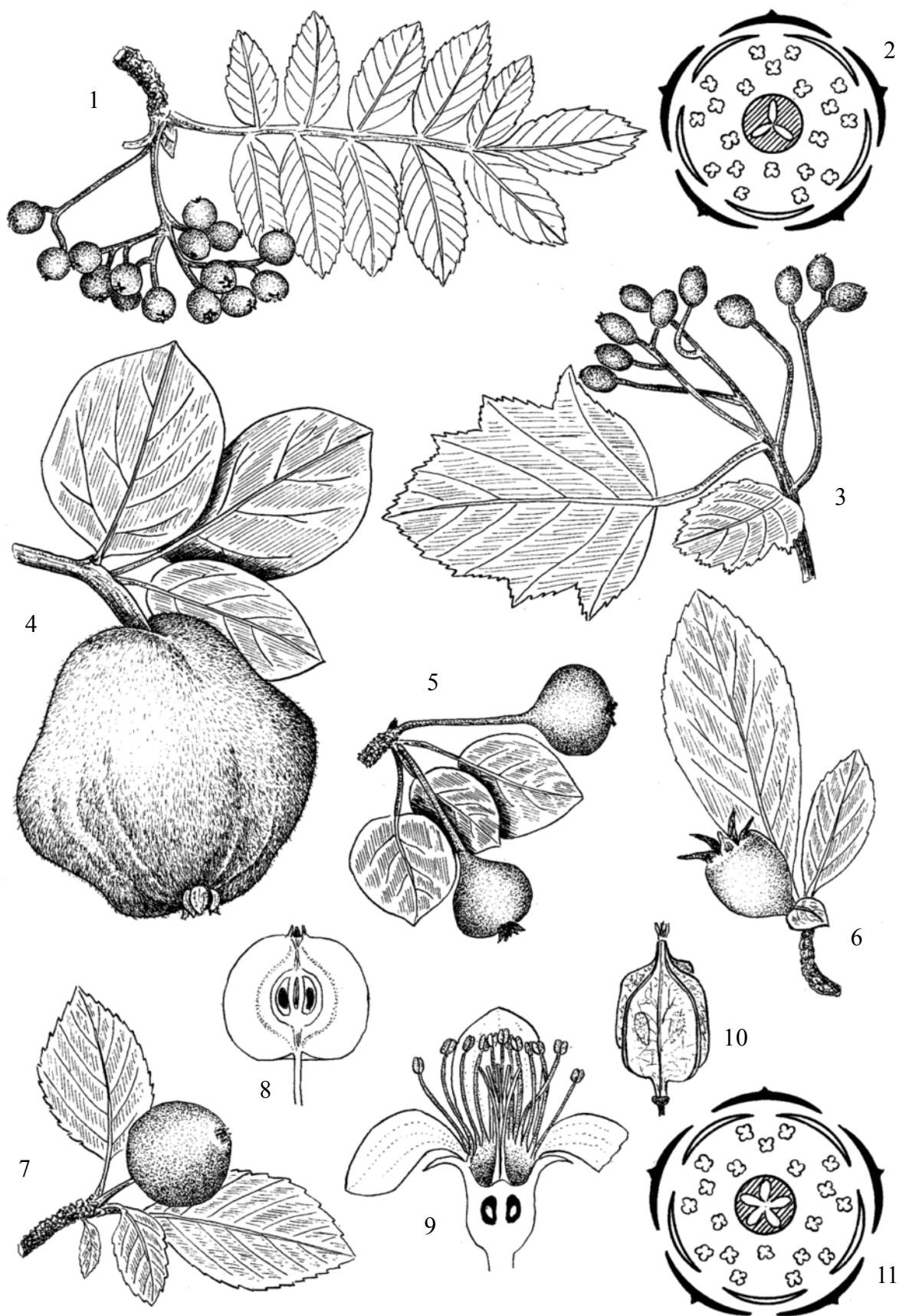


Рис. 659. *Sorbus aucuparia*: 1 - часть побега с плодами; 2 - диаграмма цветка. *Sorbus torminalis*: 3 - часть побега с плодами. *Cydonia oblonga*: 4 - плод. *Pyrus caucasica*: 5 - часть побега с плодами; *Mespilus germanica*: 6 - плод. *Malus orientalis*: 7 - часть побега с плодом; 8 - плод в разрезе; 9 - цветок в разрезе; 10 - отпрепарированная внутренняя часть плода; 11 - диаграмма цветка





Рис. 660. *Laurocerasus officinalis*: 1 - часть побега с плодами. *Amygdalus nana*: 2 - часть побега с плодом. *Cerasus fruticosa*: 3 - часть побега с плодами. *Prunus stepposa*: 4 - часть побега с плодами; 5 - цветок в разрезе; 6 - плод в разрезе; 7 - диаграмма цветка

Род Миндаль (*Amygdalus*) насчитывает более 40 видов, распространённых в Передней и Центральной Азии и на Кавказе. От других родов отличается наличием сухой костянки с войлочной поверхностью и почти сидячими цветками. В культуре распространён Миндаль обыкновенный (*Amygdalus communis*). В степной зоне Евразии в диком виде встречается лишь один представитель этого рода - Миндаль низкий (*Amygdalus nana*, рис. 660,2), являющийся перспективным декоративным кустарником.

Род Лавровишня (*Laurocerasus*) насчитывает несколько видов, растущих в Северной Америке, в Евразии и на Кавказе. Лавровишня лекарственная (*Laurocerasus officinalis*, рис. 660,1) - вечнозелёный кустарник с кожистыми листьями. Цветки пятичленные, собраны в соцветие кисть. Кора и почки содержат синильную кислоту, костянки съедобны. Из листьев готовится "вишнёвая вода", служащая успокаивающим средством при многих болезнях.

Порядок *Rosales* филогенетически связан с порядком *Ranunculales*. Низшие таксоны этих порядков сближает апокарпия и большое, хотя и определённое количество членов андроцея, расположенных кругами. Кроме пятимерных цветков имеются и четырёхмерные. Высшие *Rosales* имеют нижнюю завязь и синкарпный гинецей. Большинство видов опыляются насекомыми, многие виды кантарофильны, то есть не образуют нектара, а привлекают насекомых (в основном жуков) наличием большого количества пыльцы, что имеет место и у многих *Magnoliales* и *Ranunculales*. Имеются также и анемофильные виды.

### **Группа порядков (надпорядок) Гераниеродственные - *Geraniae***

Надпорядок объединяет преимущественно травянистые растения, а также деревья и кустарники с обоеполыми циклическими пятикруговыми цветками. Гинецей у примитивных представителей апокарпный, с намечающейся синкарпией, у более высокоорганизованных простой или синкарпный. Цветки с преимущественно верхней завязью. Основные порядки: Камнеломкоцветные (*Saxifragales*), Гераниецветные (*Geraniales*), Бобоцветные (*Fabales*), Истодоцветные (*Polygalales*), Рутоцветные (*Rutales*).

### **Порядок Камнеломкоцветные - *Saxifragales***

Порядок представлен многолетними или однолетними травянистыми растениями, реже кустарниками с простыми очередными листьями без прилистников. Цветки в различных соцветиях или одиночные, актиноморфные, редко зигоморфные, с двойным околоцветником. Количество тычинок равно числу чашелистиков или вдвое больше. Гинецей апокарпный или ценокарпный, завязь верхняя или нижняя. Семена мелкие, с прямым зародышем. Порядок включает 13 семейств, из которых наибольшим количеством видов представлены семейства Толстянковые (*Crassulaceae*) и Камнеломковые (*Saxifragaceae*).

Семейство Толстянковые (*Crassulaceae*) насчитывает около 35 родов и 1500 видов, широко распространённых по всему земному шару, но большинство видов сосредоточено в Южной Африке. Это травянистые растения с сочными

листьями (листовые суккуленты). Цветки в кистевидных, колосовидных или щитковидных соцветиях, актиноморфные, обоеполые, свободнолепестные или сростнолепестные.

Количество частей околоцветника обычно от 4 до 6, такое же количество плодолистиков, тычинок вдвое больше. В некоторых случаях число всех частей цветка колеблется от 5 до 32 (род Молодило). Плод - многолистовка, семена без эндосперма. Систематически семейство делится на 6 подсемейств, отличающихся строением цветка.

Подсемейство Очитковые (*Sedoideae*) представлено травянистыми растениями с супротивными или очередными листьями. Цветки 4-6-членные, свободнолепестные, число тычинок в 2 раза больше числа лепестков. Самый крупный род подсемейства Очиток (*Sedum*) насчитывает около 200 видов, распространённых в Европе, Азии и Северной Америке. Типичный представитель рода - Очиток едкий (*Sedum acre*, рис. 661,1-4) - произрастает в Европе, Западной Сибири и на Кавказе.

У представителей подсемейства Молодиловые (*Sempervivoideae*) листья собраны в прикорневую розетку, цветки 5-32-членные, лепестки свободные, у основания сросшиеся. У растущего на Кавказе Молодила кавказского (*Sempervivum caucasicum*, рис. 661,5-9) количество частей цветка колеблется от 12 до 16. Тычинки расположены в 2 круга, у основания срастаются.

Центральным родом подсемейства Эхевериевых (*Echeverioideae*) является американский род Эхеверия (*Echeveria*), насчитывающий около 150 видов. Листья очередные, собраны в розетку. Цветки пятичленные, лепестки сросшиеся у основания или до половины длины, тычинок в 2 раза больше. В культуре широко распространена Эхеверия Деренберга (*Echeveria derenbergii*, рис. 661,10-11), являющаяся популярным растением среди цветоводов.

Подсемейство Котиледоновые (*Cotyledonoideae*) включает представителей с очередными или супротивными листьями на черешках, с пятичленными цветками, лепестки которых срастаются в трубку. Тычинок 10. Типичным представителем подсемейства является Хиастофилла супротиволистная (*Chiastophyllum oppositifolium*, рис. 662,1-3).

В подсемействе Каланхоевые (*Kalanchoideae*) самый большой род Каланхое (*Kalanchoë*) насчитывает более 200 видов, распространённых в Африке и Юго-Восточной Азии. Листья супротивные, на черешках. Цветки четырёхчленные, лепестки срастаются в трубку. Тычинок 8, прикрепляющихся к трубке венчика. Виды этого рода широко распространены в комнатной культуре, многие из них образуют на листьях выводковые почки - "детки", при помощи которых происходит вегетативное размножение, как у Каланхое трубкоцветного (*Kalanchoë tubiflora*, рис. 662,4-7), родина которого - Южный Мадагаскар.

К подсемейству Толстянковых (*Crassuloideae*) относится большой род Толстянка (*Crassula*), насчитывающий около 300 видов, распространённых главным образом в Южной Африке. Это многолетние суккулентные травы, полукустарники и кустарники с супротивными листьями. Цветки 4-5-членные,

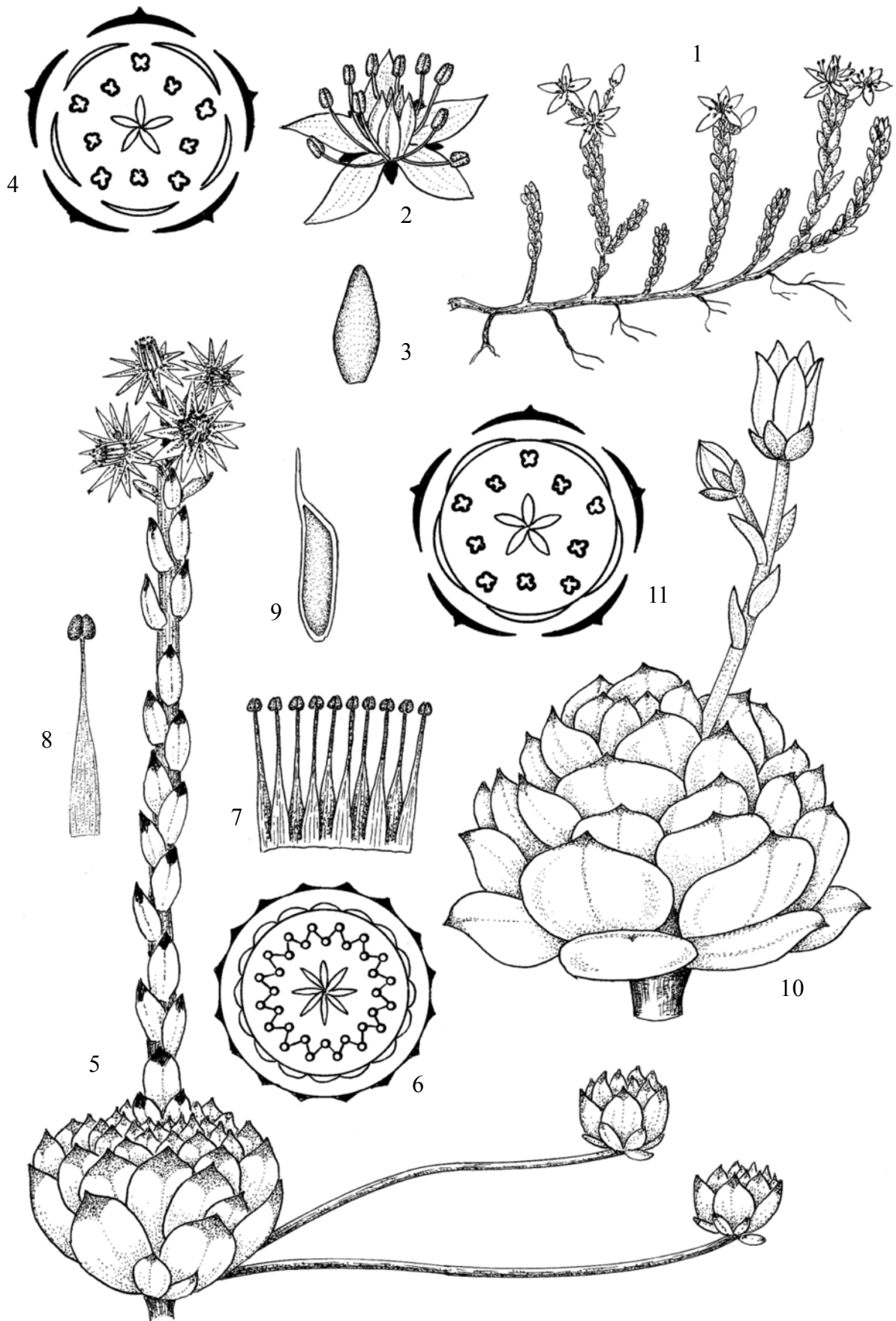


Рис. 661. *Sedum acre*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - лист; 4 - диаграмма цветка. *Sempervivum caucasicum*: 5 - внешний вид; 6 - диаграмма цветка; 7 - часть андроеца в развёрнутом виде; 8 - тычинка; 9 - листовка. *Echeveria derenbergii*: 10 - внешний вид; 11 - диаграмма цветка

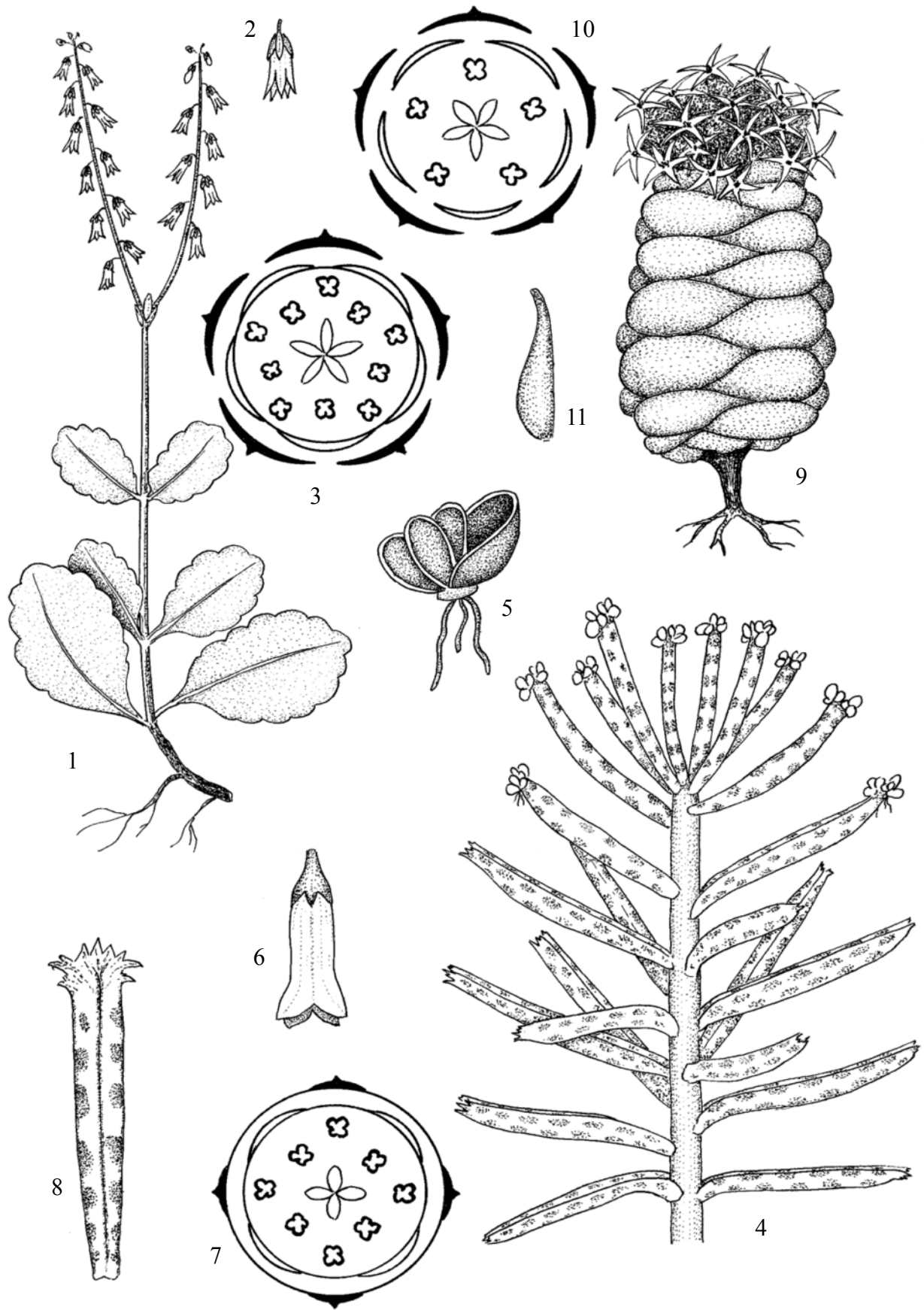


Рис. 662. *Chiastophyllum oppositifolium*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка. *Kalanchoë tubiflora*: 4 - внешний вид; 5 - детка; 6 - цветок; 7 - диаграмма цветка; 8 - дист. *Crassula columnaris*: 9 - внешний вид; 10 - диаграмма цветка; 11 - пестик

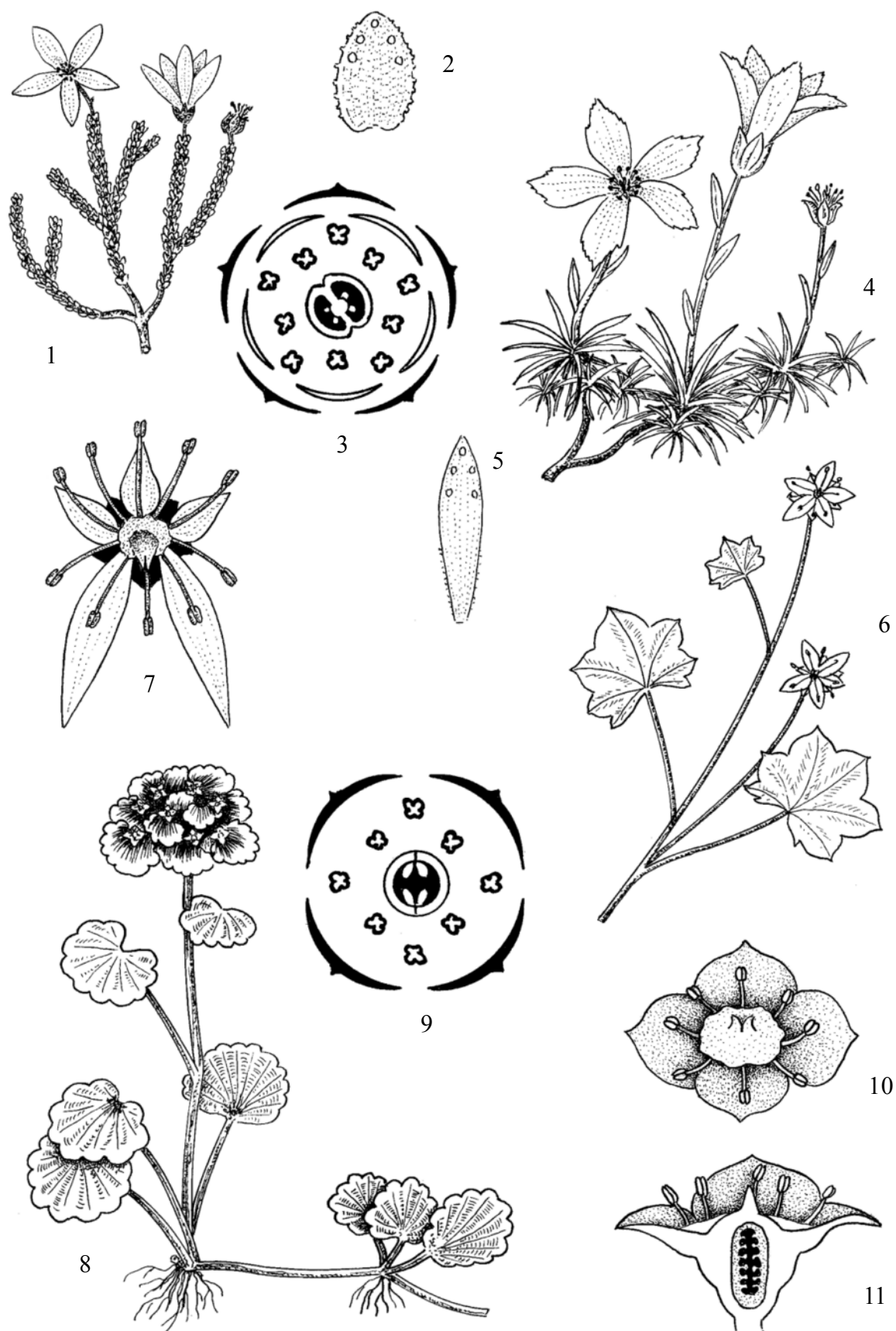


Рис. 663. *Saxifraga columnaris*: 1 - внешний вид; 2 - лист; 3 - диаграмма цветка. *Saxifraga dinnikii*: 4 - внешний вид; 5 - лист. *Saxifraga cymbalaria*: 6 - верхняя часть побега. *Saxifraga stolonifera*: 7 - цветок. *Chrysosplenium alternifolium*: 8 - внешний вид; 9 - диаграмма цветка; 10 - цветок; 11 - цветок в разрезе

со свободными лепестками и чашелистиками. Тычинки равны числу лепестков и прикрепляются к их основаниям. Виды этого рода широко распространены в комнатной культуре, одним из оригинальных видов является Толстянка колончатая (*Crassula columnaris*, рис. 662,9-11), имеющая плотно расположенные листья и компактное соцветие.

Семейство Камнеломковые (*Saxifragaceae*) насчитывает около 30 родов и до 600 видов, распространённых преимущественно в холодной и умеренной зонах Северного полушария. Все представители семейства - травянистые растения с простыми листьями. Цветки актиноморфные, редко зигоморфные, околоцветник пятичленный, реже четырёхчленный, лепестки иногда отсутствуют. Тычинок 5-10, гинецей у большинства представителей ценокарпный (синкарпный или паракарпный), из 2-5 плодолистиков. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Плод - коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Семена с мелким зародышем и обильным эндоспермом. Представители семейства - насекомоопыляемые растения. Нектар выделяется нектарниками, расположенными у основания гинецея или в нижней части лепестков.

Самым крупным родом семейства является род Камнеломка (*Saxifraga*), насчитывающий около 370 видов, распространённых в основном в тундре Северного полушария и в горных областях. Цветки пятичленные, андроцей состоит из 10 тычинок, расположенных в 2 кругах. Пестик образован 2 плодолистиками, завязь верхняя или полунижняя.

Большинство горных видов этого рода являются петрофитами, живущими на скалах, особенно известняковых. По отношению к влаге они являются субсерофитами, имеют мясистые, сильно кутинизированные листья, длинный корень, часто подушечную форму роста. Их особенностью является способность выделять известь на поверхности листьев. Выделение извести осуществляется через гидатоды, расположенные в углублениях - ямках. Углекислый кальций в растворённом виде поступает из проводящих пучков в ямку, где после испарения воды остаётся осадок, к которому снизу добавляются новые порции извести. Постепенно ямки полностью заполняются, и если они располагаются близко друг к другу, то по краю листа образуется сплошная известковая полоса. Известковый налёт затрудняет отдачу воды и служит защитой от интенсивного освещения. Среди видов рода большое количество локальных эндемиков, как, например, эндемики центральной части Кавказа Камнеломка Динника (*Saxifraga dinnikii*, рис. 663,4-5) и Камнеломка колончатая (*Saxifraga columnaris*, рис. 663,1-3), занесённые в Красную книгу РФ.

Большую часть видов рода Камнеломка составляют мезофиты и гигрофиты, растущие в лесах. Их листья крупные, сочные, со слабой кутикулой, известь не выделяют. Распространённая в горных лесах Камнеломка кимвальная (*Saxifraga cymbalaria*, рис. 663,6) имеет слабый, ветвистый стебель и одиночные жёлтые цветки, расположенные в пазухах пальчатолопастных листьев. У некоторых видов цветки зигоморфные, как у широко распространённой в комнатной культуре китайской Камнеломки стебленосной (*Saxifraga stolonifera*, рис. 663,7), в цветке

которой два лепестка намного крупнее остальных.

Род Селезёночник (*Chrysosplenium*) насчитывает около 60 видов, широко распространённых в Голарктике. Околоцветник состоит из 4 чашелистиков, венчик отсутствует, тычинок 8. Гинецей образован 2 плодолистиками, паракарпный. У Селезёночника очереднолистного (*Chrysosplenium alternifolium*, рис. 663,8-11) верхние листья сближены под соцветием в виде плоской розетки и окрашены в желтоватый цвет, в центре розетки располагаются мелкие цветки, также окрашенные в жёлтый цвет, выделяющие обильный нектар.

Порядок *Saxifragales* филогенетически близок к *Rosales* и представляет собой более высокую ступень развития в направлении от примитивных таксонов к таксонам с вполне определённым количеством как частей околоцветника, так и генеративной части цветка, имеющих круговое расположение. Более высокая организация выражается ещё и в том, что многие виды имеют ценокарпный гинецей, нижнюю завязь, сростнолепестный околоцветник и хорошо развитые нектарники. Имеет место и зигоморфия, но она выражается лишь в увеличении части лепестков венчика.

### **Порядок Гераниецветные - *Geraniales***

Представлен травянистыми, реже древесными и кустарниковыми растениями с простыми, реже сложными листьями. В вегетативных органах часто встречаются клетки со слизью. Цветки актиноморфные, реже зигоморфные, пятичленные, циклические. Тычинки часто срастаются у основания, располагаются в двух кругах, иногда один круг редуцирован. Гинецей синкарпный, пятичленный, реже двух-трёхчленный. Плод - коробочка.

Порядок включает 8 семейств, из которых главными являются Кисличные (*Oxalidaceae*), Льновые (*Linaceae*), Гераниевые (*Geraniaceae*), Настурциевые (*Tropaeolaceae*) и Бальзаминовые (*Balsaminaceae*).

Семейство Кисличные (*Oxalidaceae*) насчитывает 6 родов и около 1000 видов, распространённых главным образом в тропических и субтропических областях, лишь немногочисленные представители заходят в умеренные зоны. Это многолетние, иногда однолетние травы, редко древесные растения с очередными, обычно сложными листьями без прилистников. Самый крупный род семейства Кислица (*Oxalis*) насчитывает 850 видов, обитающих в основном в странах Южной Америки и Южной Африки. Немногие представители рода заходят далеко на север, в страны Северной Америки и Евразии. Одним из таких видов является Кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*, рис. 664,1-5) - небольшое травянистое растение, образующее нередко нижний ярус в еловых и сосновых лесах. Листья тройчатые, на длинных черешках, листочки сердцевидные, ночью и в пасмурную погоду складываются. Андроцей двусильный, наружные тычинки короче внутренних, располагаются напротив лепестков (обдиплостемонный андроцей), у основания сросшиеся. Гинецей состоит из 5 плодолистиков, сросшихся на две трети, их верхние части и столбики свободные. Наряду с открытыми (хазмогамными) имеются и закрытые (клеистогамные) цветки. Плод



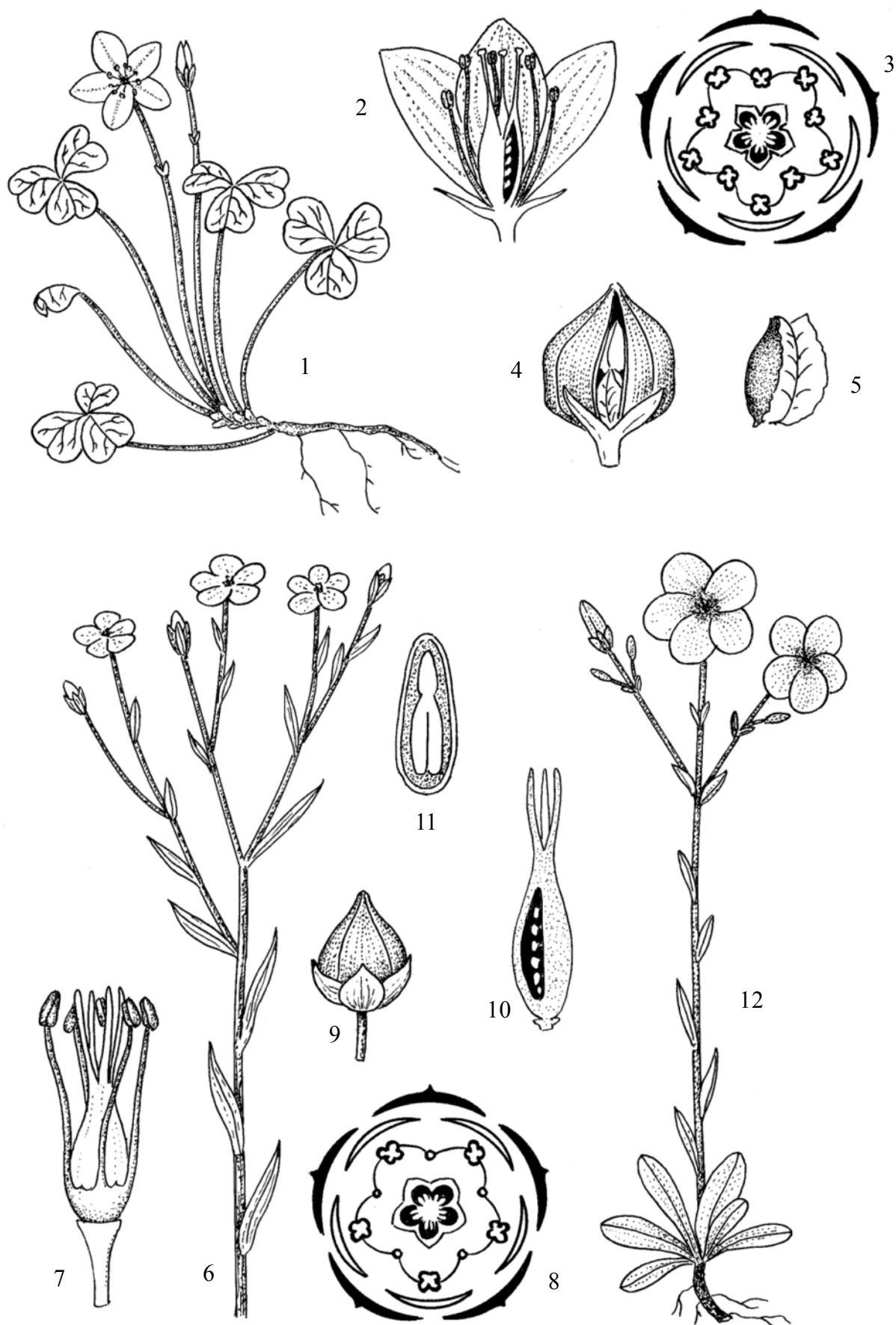


Рис. 664. *Oxalis acetosella*: 1 - внешний вид; 2 - цветок в разрезе; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод; 5 - семя. *Linum usitatissimum*: 6 - верхняя часть побега; 7 - андроцей и гинецей; 8 - диаграмма цветка; 9 - плод; 10 - гинецей в разрезе; 11 - семя в разрезе. *Linum tauricum*: 12 - внешний вид

- коробочка, вскрывающаяся путём разрыва гнёзд, и семена выбрасываются на расстояние до 2 м благодаря быстрому разрыву и разворачиванию семенной кожуры.

Семейство Льновые (*Linaceae*) включает 18 родов и около 330 видов, распространённых по всему земному шару, но главным образом в умеренных и субтропических областях. Это травы, реже деревья и кустарники, с очередными или супротивными цельными листьями, обычно с прилистниками, которые иногда представлены желёзками. Цветки собраны в разного рода соцветия, иногда одиночные. Лепестки ярко окрашены, часто с ноготками. Тычинок 5, реже 4 или 10-25, неодинаковой длины. Нити тычинок обычно расширены, у основания сросшиеся в трубку, в выемках которой имеются стаминодии (внутренний круг тычинок). Гинецей синкарпный, из 2-5 плодолистиков со свободными столбиками. Плод - коробочка.

Самым крупным родом семейства является Лён (*Linum*), насчитывающий более 140 видов. Один из видов этого рода - Лён обыкновенный (*Linum usitatissimum*, рис. 664,6-11) широко культивируется как волокнистое и масличное растение. Его культура известна с древних времён (5-3 тысячи лет до н.э.). В диком виде культурный лён неизвестен. Наиболее близкими к нему видами являются Лён узколистый (*Linum angustifolium*) и Лён австрийский (*Linum austriacum*). Многие виды льнов декоративны и заслуживают введения в культуру, как, например, растущий в Крыму и на Кавказе жёлтоцветковый Лён крымский (*Linum tauricum*, рис. 664,12).

Семейство Гераниевые (*Geraniaceae*) насчитывает 11 родов и около 800 видов, распространённых преимущественно в умеренных областях. Большинство видов - травянистые растения. Листья очередные или супротивные, с прилистниками. Часто имеется опушение из простых и железистых волосков, выделяющих эфирные масла. Цветки собраны в монохазии, дихазии или зонтиковидные соцветия, актиноморфные, реже зигоморфные. Тычинок обычно 10, реже 15 или 5, у основания сросшихся. Наружные тычинки располагаются против лепестков (обдиплостемонный андроцей). Гинецей синкарпный, из 3-5 плодолистиков. Столбик 1, с 3-5 лучевым рыльцем. Плод - коробочка.

Род Герань (*Geranium*) насчитывает около 400 видов, распространённых по всему земному шару. Это травянистые растения с супротивными пальчатыми листьями с прилистниками. Тычинок 10, все с пыльниками. Плод - удлинённая коробочка с остающимися чашелистиками, вскрывающаяся путём закручивания створок снизу вверх, при этом происходит разбрасывание семян. У широко распространённой Герани клубневой (*Geranium tuberosum*, рис. 665,4-6) подземная часть представлена угловато-округлым клубнем, содержащим запас питательных веществ и почки возобновления.

Род Журавельник, или Аистник (*Erodium*) насчитывает около 90 видов травянистых растений, распространённых по всему земному шару. Листья очередные, перистые, с прилистниками. В цветке 5 тычинок с пыльниками, 5 - без пыльников. При вскрывании коробочки её створки закручиваются

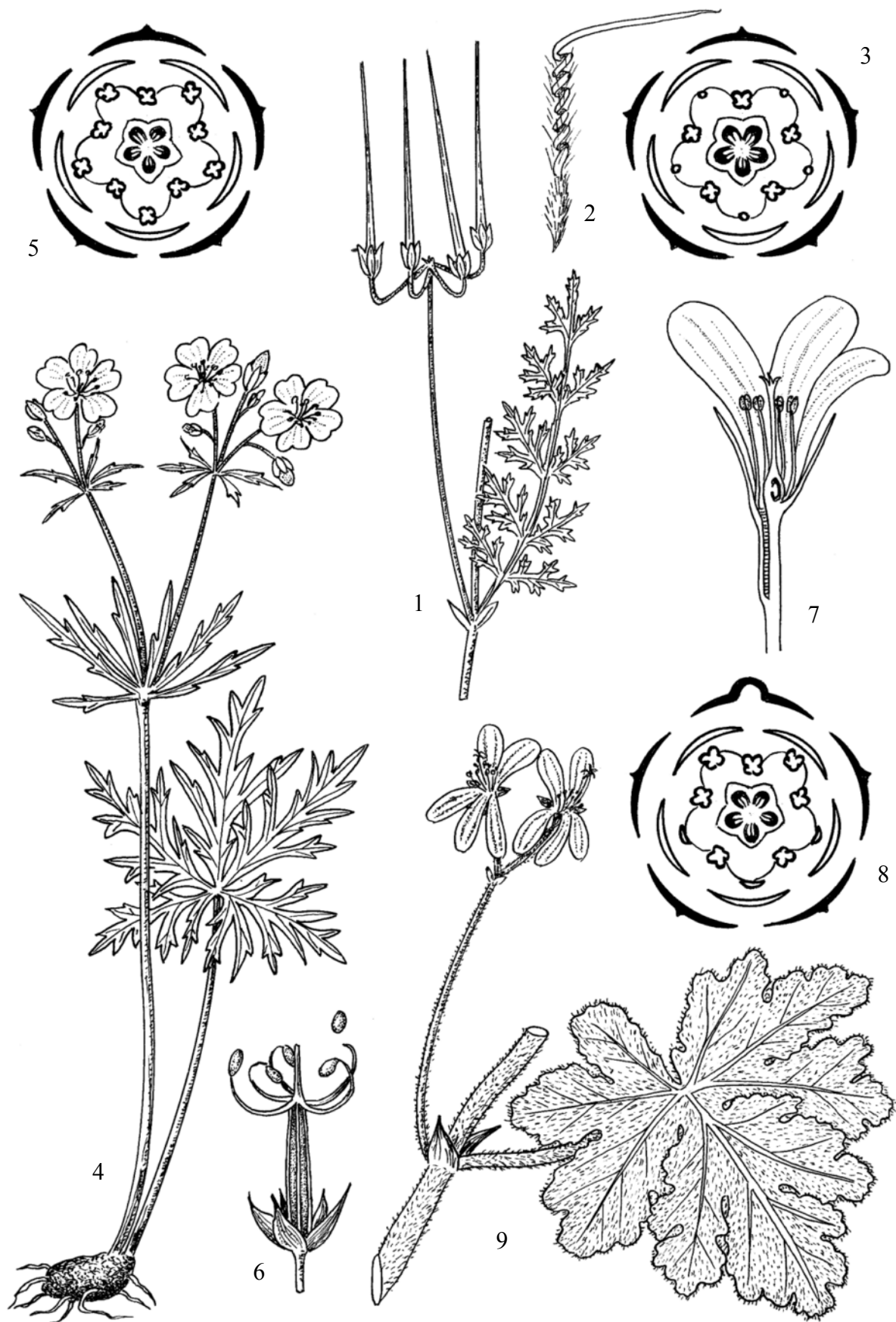


Рис. 665. *Erodium cicutarium*: 1 - часть побега с плодами; 2 - семя; 3 - диаграмма цветка. *Geranium tuberosum*: 4 - внешний вид; 5 - диаграмма цветка; 6 - вскрывшийся плод. *Pelargonium zonale*: 7 - цветок в разрезе; 8 - диаграмма цветка. *Pelargonium roseum*: 9 - часть побега

пружинообразно, неся на одном конце заострённое семя, покрытое жёсткими волосками. Эта диаспора является самозарывающейся. Волокна спиральной части являются гигроскопичными, в сырую погоду распрямляются, раскручиваются, в результате чего нижний конец с семенем ввинчивается в землю. В сухую погоду створки снова скручивается, но волоски препятствуют обратному ходу семени. Одним из широко распространённых видов этого рода является Журавельник цикutowый (*Erodium cicutarium*, рис. 665,1-3), обитатель сухих склонов, пашен, сорных мест.

Род Пеларгония (*Pelargonium*) насчитывает около 250 видов, распространённых в основном в Капской области. Многие виды этого рода известны в оранжерейной и комнатной культуре под названием герани. Это травянистые растения или кустарники с цельными листьями и зигоморфными цветками, в которых задний чашелистик вытянут в длинную нектароносную шпору, приросшую к цветоножке. Лепестки венчика также неравные, часто 2 верхних отличаются от остальных по размеру и окраске. В андроеце 3 тычинки наружного круга недоразвиты. Стебли и листья покрыты железками с эфирным маслом, что придаёт растениям специфический запах. Наиболее широко распространённым в комнатной культуре видом является Пеларгония опоясанная (*Pelargonium zonale*, рис. 665,7-8). В Закавказье, в Крыму и на Северном Кавказе культивируется Пеларгония розовая (*Pelargonium roseum*, рис. 665,9), побеги которой используются для получения эфирного гераниевого масла, применяемого в медицине для ароматизации лекарств, а также как главный компонент при производстве многих духов.

Семейство Настурциевые, или Капуциновые (*Tropaeolaceae*) насчитывает 2 рода и более 80 видов, населяющих тропическую Америку. Это многолетние травы, обладающие сильным запахом. Черешки листьев способны обвиваться вокруг других растений. Цветки зигоморфные. Чашечка состоит из 5 лепестковидных, ярко окрашенных чашелистиков, из которых задний и 2 боковых образуют шпору. Лепестков также 5, причём 3 передних имеют ноготок и снабжены по краю бахромчатыми ресничками. Тычинок 8, свободных, расположенных в двух кругах. Гинецей образован тремя плодолистиками. При созревании плод распадается на 3 односемянных костянковидных плодика. Семена без эндосперма. Для всех представителей семейства характерен пряный запах и вкус, обусловленный наличием в их клетках мирозина.

Наиболее известным представителем семейства является Настурция большая (*Tropaeolus majus*, рис. 666,1-6), широко распространённая в садовой культуре. На родине, в Южной Америке, она является важным пищевым растением, листья которого применяются для салатов, а из цветков готовят уксус со своеобразным привкусом. Бутоны маринуют и применяют в качестве приправы.

Семейство Бальзаминовые (*Balsaminaceae*) насчитывает 4 рода и около 600 видов, распространённых главным образом в тропической Азии и Африке, немногие виды заходят в умеренные области. Это многолетние или чаще однолетние травы с сочными, иногда прозрачными стеблями и простыми

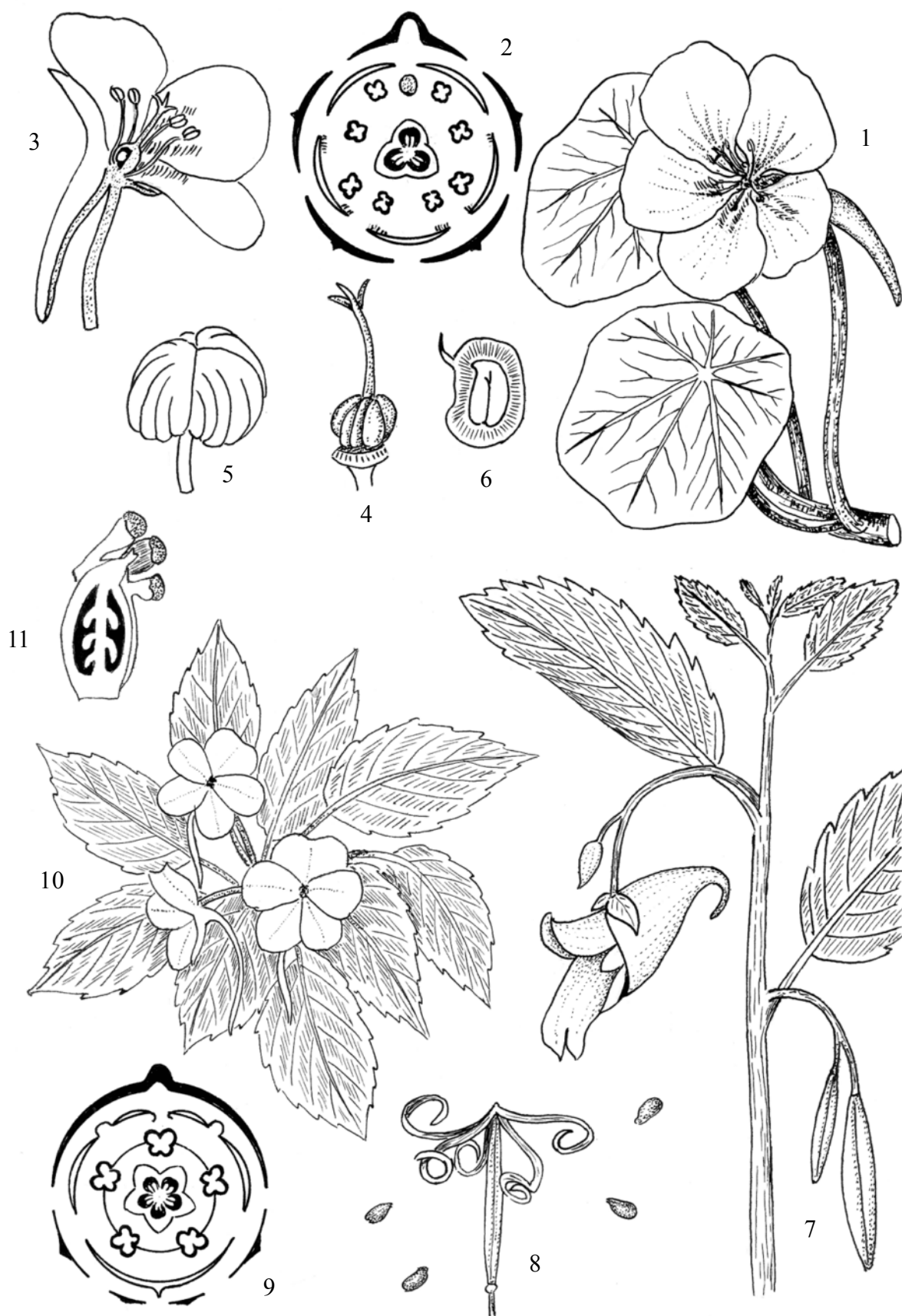


Рис. 666. *Tropaeolus majus*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - цветок в разрезе; 4 - пестик; 5 - плод; 6 - семя в разрезе. *Impatiens noli-tangere*: 7 - верхняя часть побега с цветком и плодом; 8 - вскрывшийся плод; 9 - диаграмма цветка. *Impatiens balsamina*: 10 - часть побега с цветками; 11 - разрез через гинецей и андроцей

листьями без прилистников. Цветки одиночные или в цимозных соцветиях, обоеполые, зигоморфные, в результате закручивания цветоножки перевёрнутые (резупинатные). Чашелистиков 5, неравных, нижний вытянут в шпорец, 2 боковых сдвинуты вперёд, 2 передних часто редуцированы. Лепестков 5, передний крупный, боковые и задние попарно сросшиеся по обе стороны цветка, поэтому венчик кажется состоящим из 3 лепестков. Тычинок 5, с короткими и толстыми нитями и короткими пыльниками, сцепленными между собой вокруг завязи в форме крышечки, которая впоследствии отрывается у основания и приподнимается удлиняющимся гинецеем. Гинецей синкарпный, из 4-5 плодолистиков. Плод - коробочка, раскрывающаяся внезапно посредством скручивания створок. У широко распространённой в лесах умеренной зоны Недотроги обыкновенной (*Impatiens noli-tangere*, рис. 666,7-9) наряду с хорошо развитыми имеются нераскрывающиеся клейстогамные цветки. В комнатной культуре широко распространена Недотрога бальзаминовая, или Бальзамин (*Impatiens balsamina*, рис. 666,10-11), завезённый в Европу ещё в 1542 году из Юго-Восточной Азии и имеющим большое разнообразие форм с белыми, жёлтыми, пурпурными, фиолетовыми, красными и синими цветками.

Порядок *Geraniales* близок к *Saxifragales*, от которых отличается сросшимися тычинками, синкарпией, настоящей зигоморфией некоторых представителей. Внутри порядка эволюция шла по пути полного срастания плодолистиков и развития зигоморфии. Так у *Oxalis* плодолистники срастаются на две трети, у *Linum* - полностью, свободны только столбики, у *Geranium* и столбики срастаются, оставляя свободными только рыльца. Зачатки зигоморфии наблюдаются у *Geraniaceae* (*Pelargonium*), вполне зигоморфные цветки у *Tropaeolaceae* и *Balsaminaceae*.

### **Порядок Бобоцветные - *Fabales***

Порядок Бобоцветные (*Fabales*) насчитывает около 650 родов и 18000 видов, распространённых на всех материках. Это деревья, кустарники, полукустарники, многолетние или однолетние травы с очередными, обычно сложными листьями, в большинстве случаев снабженными прилистниками. Иногда в результате недоразвития части листочков листья вторичнопростые. Цветки в кистях, колосьях или головках, реже одиночные, обоеполые или раздельнополые, зигоморфные, реже актиноморфные, большей частью пятичленные, обычно с двойным околоцветником. Чашелистики обычно срастаются у основания, лепестки свободные или два из пяти срастаются в верхней части. Тычинок обычно 10, свободных или сросшихся, реже их от 4 до 9 или неопределённое количество. Гинецей апокарпный, мономерный, однако известно несколько архаичных родов, в цветках которых находятся от 2 до 16 свободных плодолистиков. Плод - боб. Семена с большим прямым или согнутым зародышем, без эндосперма.

Систематически порядок делится на 3 семейства: Мимозовые (*Mimosaceae*), Цезальпиниевые (*Caesalpinniaceae*) и Бобовые (*Fabaceae*), некоторые систематики

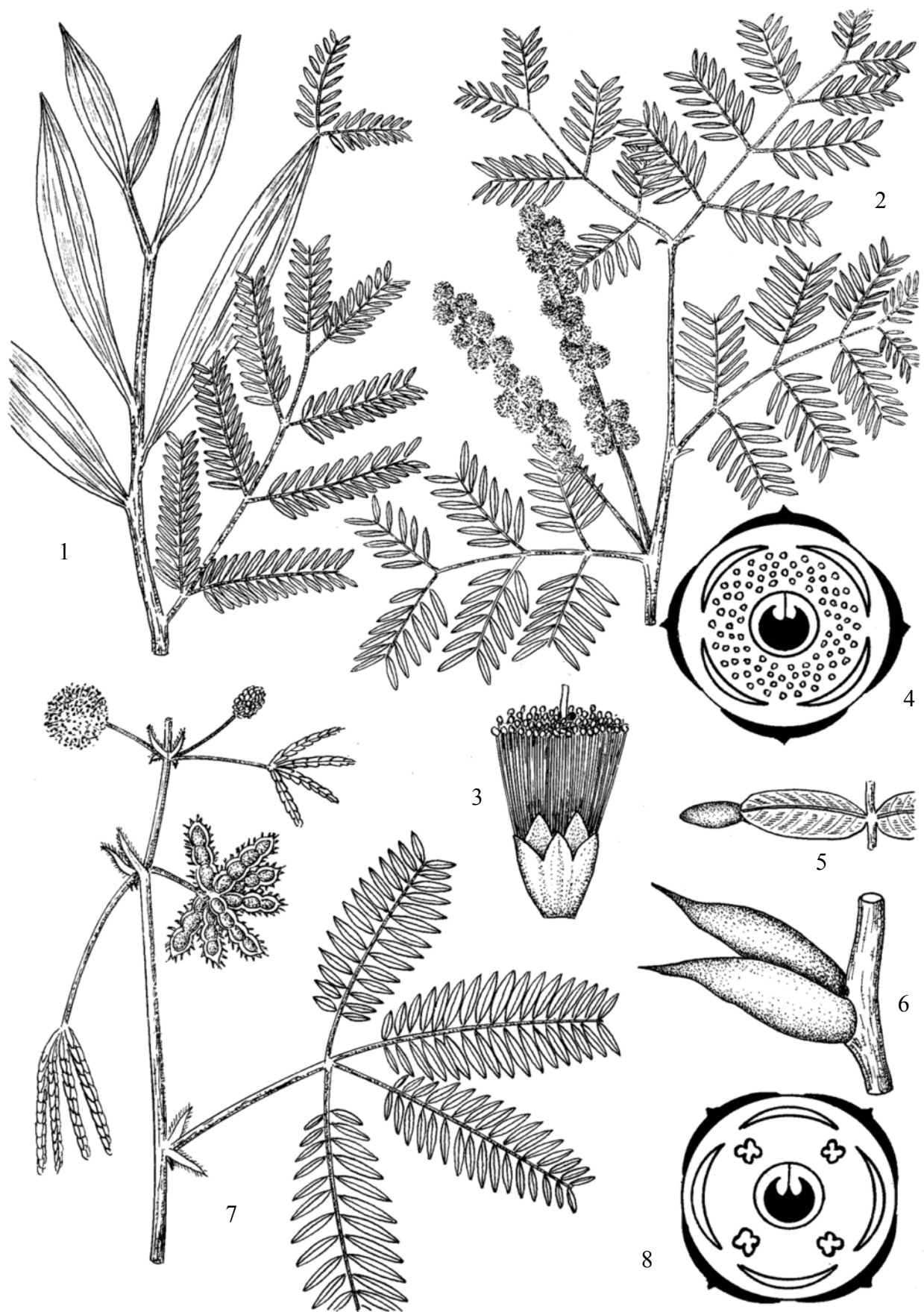


Рис. 667. *Acacia heterophylla*: 1 - часть побега с листьями и филлодиями. *Acacia senegal*: 2 - часть цветущего побега; 3 - цветок; 4 - диаграмма цветка. *Acacia cornigera*: 5 - листочек с придатком; 6 - одревесневшие пустотелые прилистники. *Mimosa pudica*: 7 - часть побега с плодами и соцветием; 8 - диаграмма цветка

рассматривают эти семейства в ранге подсемейств.

Семейство Мимозовые (*Mimosaceae*) представлено преимущественно древесными растениями с дважды перистосложными листьями, имеющими прилистники. Цветки актиноморфные, мелкие, собраны в головки и колосовидные соцветия. Околоцветник двойной, иногда венчик недоразвит. Чашелистиков от 3 до 6, сросшихся у основания. Число тычинок различно, у одних родов столько же, сколько и чашелистиков, у других - вдвое больше или неопределённое число. Пыльники ярко окрашены в жёлтый, розовый или красный цвета, располагаются на длинных тычиночных нитях. Пестик образован одним плодолистиком, плод - боб, раскрывающийся или разламывающийся на отдельные членики.

Самым крупным родом семейства является род Акация (*Acacia*), насчитывающий около 800 видов, распространённых в тропиках и субтропиках Южного полушария, более половины видов сосредоточены в Австралии. Австралийские акации часто имеют листья с редуцированными листовыми пластинками и расширенным рахисом сложного листа (филлодием), как у Акации разнолистной (*Acacia heterophylla*, рис. 667,1). Африканские акации часто имеют зонтиковидную крону, многие виды содержат камеди, объединённые названием гуммиарабик, используемые в медицине как эмульгаторы для приготовления масляных эмульсий, а также как обволакивающее средство при желудочно-желудочных заболеваниях. Наибольший процент гуммиарабика содержит Акация сенегальская (*Acacia senegal*, рис. 667,2-4), растущая в верховьях Нила и в Западной Африке и широко культивируемая. Американские акации имеют одревесневшие прилистники, иногда с пустотами внутри. У растущей в Центральной Америке Акации рогаоносной (*Acacia cornigera*, рис. 667,5-6) прилистники крупные, роговидные, пустые внутри. В этих полостях поселяются муравьи из рода *Pseudomirma*, защищающие растение от нападения муравьев-листорезов. На концах листочков находятся придатки (питательные тельца), содержащие азотистые вещества и масла. Этими придатками питаются поселившиеся муравьи. На Черноморском побережье Кавказа культивируется Акация серебристая (*Acacia dealbata*), завезённая из Австралии. Она цветёт рано весной, её цветущие ветви вывозят в северные города, где продают под неправильным названием мимозы.

Крупный род Мимоза (*Mimosa*) распространён главным образом на Американском континенте. К нему относится Мимоза стыдливая (*Mimosa pudica*, рис. 667,7-8), родина которой - Бразилия. В настоящее время этот вид распространён по всему тропическому поясу и часто разводится в оранжереях. Это однолетнее травянистое растение или полукустарник с дважды перистыми листьями. Цветки четырёхчленные, собраны в шаровидные соцветия, тычинок 4. Листья видов этого рода отличаются особенностью реагировать на прикосновение. Они складываются благодаря быстрому изменению тургорного давления в клетках паренхимы, прилегающим к проводящим пучкам.

Семейство Цезальпиниевые (*Caesalpinaceae*) включает деревья, кустарники, реже травянистые растения с перистыми или дважды перистыми листьями с



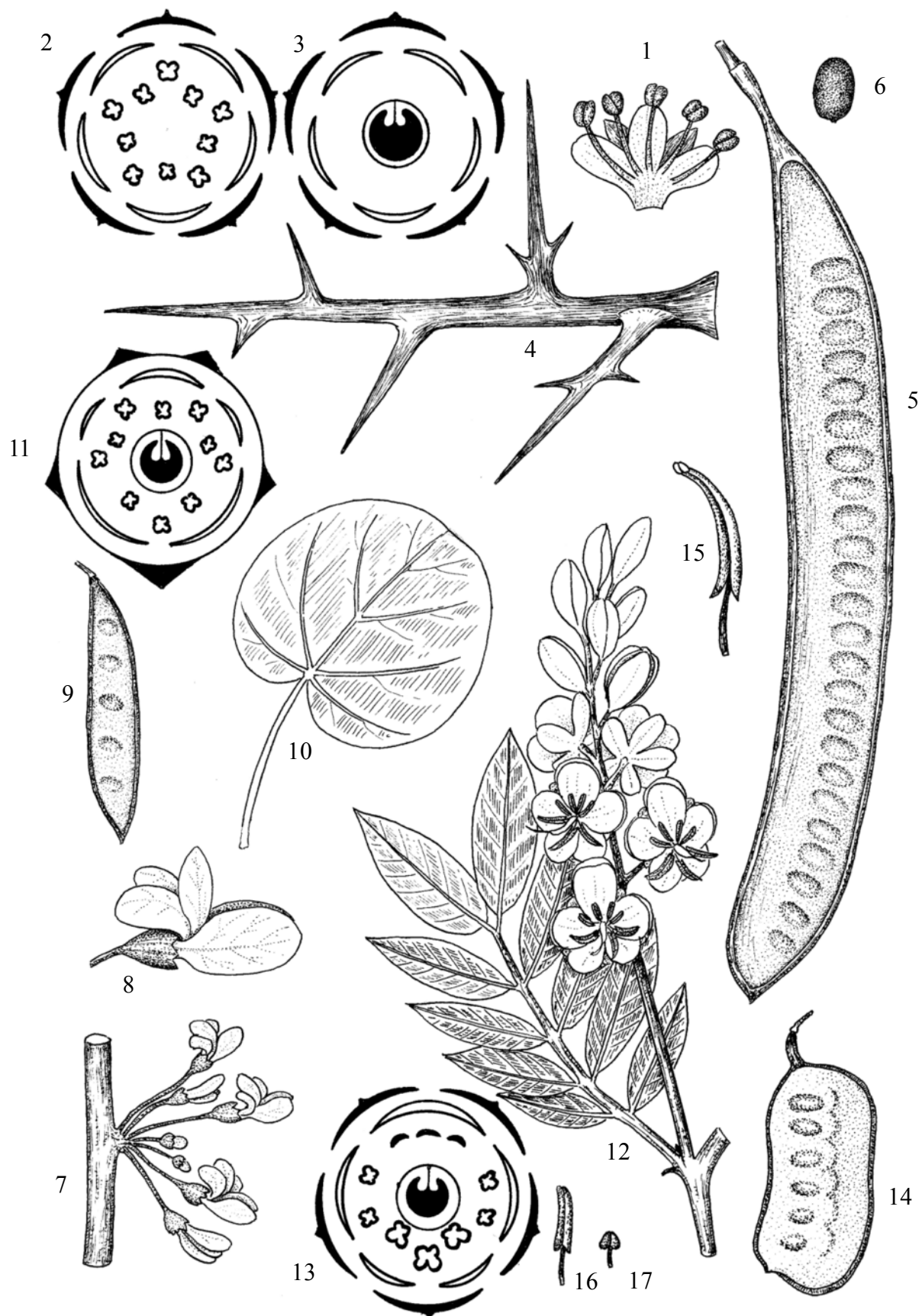


Рис. 668. *Gleditschia triacanthos*: 1 - мужской цветок в разрезе; 2-3 - диаграммы мужского и женского цветков; 4 - колючка; 5 - плод; 6 - семя. *Cercis siliquastrum*: 7 - часть цветущего побега; 8 - цветок; 9 - плод; 10 - лист; 11 - диаграмма цветка. *Cassia acutifolia*: 12 - часть цветущего побега; 13 - диаграмма цветка; 14 - плод; 15 - фертильная тычинка; 16 - привлекающая тычинка; 17 - недоразвитая тычинка

прилистниками. Большинство видов распространены в тропиках. Цветки обычно зигоморфные, реже почти актиноморфные, циклические, пятичленные, реже четырёхчленные. У многих представителей формируется гипантий, образованный срастанием оснований чашелистиков, лепестков и тычинок. Его функция - выделение и накопление нектара. Лепестки свободные, неравные, наиболее крупный задний лепесток, он прикрыт краями боковых, которые прикрываются нижними лепестками. Тычинок 10, они располагаются в 2 круга, свободные, иногда часть тычинок редуцируется или превращается в стаминодии. Пестик состоит из 1 плодолистика, у некоторых представителей на коротком гинофоре.

Род Гледичия (*Gleditschia*) насчитывает 12 видов, населяющих Северную и Южную Америку, умеренную и субтропическую Азию и тропическую Африку. В культуре широко распространена Гледичия трёхколючковая (*Gleditschia triacanthos*, рис. 668,1-6), родина которой - Северная Америка. Это высокое дерево, достигающее 30-40 м высоты. Стебли покрыты ветвистыми колючками (видоизменёнными побегами), достигающими длины 10-15 см. Листья дважды перистосложные, с мелкими листочками. Цветки раздельнополые, правильные, мелкие, зеленоватые, 3-5-членные, собраны в кистевидные соцветия. Тычинок 6-10. Бобы до 50 см длины, тёмно-коричневые, кожистые, блестящие, со сладкой мякотью.

Род Церцис (*Cercis*) насчитывает 7 видов, распространённых в Северной Америке, Южной Европе, Центральной Азии и Японии. В культуре широко распространён Церцис европейский, или Иудино дерево (*Cercis siliquastrum*, рис. 668,7-11). Это декоративное растение 5-6 м высотой, с округлыми, сердцевидными у основания листьями. Цветки собраны в пучки, располагающиеся на стволах (каулифлория), цветут до распускания листьев. Венчик розовый, зигоморфный, три лепестка отогнуты назад, два направлены вперёд, закрывают андроцей. Тычинок 10, свободных. Боб линейный, плоский, 7-10 см длиной, с узким крылом по верхнему шву.

Род Кассия (*Cassia*) насчитывает более 450 видов, растущих в тропиках и субтропиках всего земного шара. На Черноморском и Каспийском побережьях Кавказа культивируется Кассия остролистная (*Cassia acutifolia*, рис. 668,12-17), родина которой - Восточная Африка. Это ветвистый полукустарник, достигающий 1 м высоты, с парноперистыми листьями и зигоморфными, жёлтыми цветками, собранными в кисти. Венчик пятичленный, лепестки с короткими ноготками. Андроцей состоит из 10 неодинаковых тычинок, 3 из которых недоразвиты, 2 пары боковых - короткие, яркоокрашенные, служат для привлечения насекомых, 3 нижние - плодущие, длинные, изогнутые. Боб плоский, широкий, 3-5 см длиной, кожистый. Листья используются в медицине в качестве слабительного средства.

Семейство Бобовые (*Fabaceae*) включает деревья, кустарники, полукустарники и травянистые растения с перистыми или пальчатыми сложными листьями, имеющими прилистники. Цветки среднего размера или мелкие, собраны в кисти, головки, зонтики или колосья. Чашечка сростнолистная,



Рис. 669. *Sophora japonica*: 1 - часть побега с плодам; 2 - диаграмма цветка. *Genista patula*: 3 - часть побега; 4 - диаграмма ветка; 5 - плод. *Faba bona*: 6 - часть побега; 7 - диаграмма цветка; 8 - плод; 9 - семя

актиноморфная, зигоморфная или двугубая. Из 5 лепестков венчика один крупный, называется парусом, или флагом, его верхняя часть - отгиб - располагается почти под прямым углом к остальным лепесткам - крыльям (или вёслам) и лодочке. Лепестки лодочки на вершине срастаются. Тычинок 10, очень редко 9 или 5. У большинства видов 9 тычинок срастаются в незамкнутую трубку, щель которой прикрыта десятой, свободной тычинкой (двубратственный андроцей). Реже тычинки свободные или срастаются все 10, но в любом случае андроцей сохраняет следы двух пятичленных кругов, что выражается в неравенстве тычинок: 5 длинных тычинок чередуются с 5 короткими. Пестик состоит из 1 плодолистика, завязь верхняя, одногнёздная. Плод боб, раскрывающийся двумя створками или разламывающийся на односемянные членики. Семена без эндосперма, содержат согнутый зародыш с двумя массивными семядолями.

Подавляющее большинство видов опыляются насекомыми. Нектар скапливается между основанием пестика и тычиночной трубкой, незамкнутость которой обеспечивает насекомым доступ к нектару. Цветки обычно протандричны, некоторые виды являются самоопыляющимися.

Свободный андроцей имеется у рода Софора (*Sophora*), насчитывающего 50 видов, распространённых в тропических и субтропических, реже в умеренных поясах обоих полушарий. У Софоры японской (*Sophora japonica*, рис. 669,1-2) цветки ядовитые, бутоны являются источником промышленного получения рутина, препараты которого применяются для предупреждения кровоизлияний при гипертонической болезни. Бобы нераскрывающиеся, мясистые, между семенами с перетяжками. Настойка из плодов используется как ранозаживляющее средство. Этот вид культивируется в качестве декоративного растения.

Виды с однобратственным андроцеем имеются в родах Дрок (*Genista*), Ракитник (*Cytisus*), Ракитничек (*Chamaecytisus*), Стальник (*Ononis*), Аргиролобиум (*Argyrolobium*), Язвенник (*Anthyllis*), Козлятник (*Galega*) и др.

Род Дрок (*Genista*) насчитывает около 75 видов, распространённых в Европе и Западной Азии. Это обильноцветущие кустарники и полукустарники, отличающиеся цельными, простыми листьями. Дрок отклоненный (*Genista patula*, рис. 669,3-5) имеет ярко-жёлтые цветки с длинными прицветниками, собранными в колосовидное соцветие. Чашечка двугубая, лепестки лодочки ноготками прирастают к тычиночной трубке. Все виды этого рода могут использоваться для получения жёлтой краски, используемой для окраски тканей.

Типовым родом семейства является род Бобы (*Faba*). Конские бобы (*Faba bona*, рис. 669,6-9) являются древнейшим возделываемым растением, о чём свидетельствуют ископаемые остатки, относящиеся к каменному веку. В настоящее время этот вид выращивается как кормовая культура, семена овощных сортов используются в пищу в незрелом виде, из них готовят консервы и муку. Цветки, типичные для семейства, собраны в короткие кисти. Лепестки белые, с чёрным пятном на крыльях.

По хозяйственному значению Бобовые - одно из важнейших семейств

покрытосеменных растений. На корнях большинства видов имеются клубеньки. Они образуются из-за разрастания паренхимной ткани под воздействием внедрившихся бактерий из рода *Rhizobium*, которые способны усваивать свободный азот атмосферы, вводя его в биологический круговорот обмена веществ. Ежегодно Бобовые, живущие в симбиозе с бактериями, возвращают в почву не менее 100-140 кг/га связанного азота.

Плод Бобовых развивается из единственного плодолистика и вскрывается двумя створками. На рисунке 670 приведены различные типы бобов. У некоторых видов при вскрывании плода створки быстро скручиваются, разбрасывая семена на расстояние около метра от материнского растения. Такие плоды имеются у Вики посевной (*Vicia sativa*). У многих видов рода Люцерна (*Medicago*) плод закручен спирально, как, например, у Люцерны посевной (*Medicago sativa*). У Люцерны решётчатой (*Medicago cancellata*) поверхность спирально закрученного боба покрыта красивым сетчатым рисунком из жилок, а у Люцерны маленькой (*Medicago minima*) имеются выросты, при помощи которых плоды цепляются за шерсть животных и распространяется. У Люцерны хмелевидной (*Medicago lupulina*) плод изогнутый и расширенный на конце, а у Люцерны серповидной (*Medicago falcata*) изогнут слабо, серповидный. В ряде случаев бобы могут быть односемянными, невскрывающимися, как у Донника лекарственного (*Melilotus officinalis*) и Эremosпартон безлистного (*Eremosparton aphyllum*). Невскрывающийся плод и у Копеечника Биберштейна (*Hedysarum biebersteinii*), который по созреванию разламывается на односемянные членики. Часто бобы опушены, как у Чины шершавой (*Lathyrus hirsutus*). Иногда боб заключён в разросшуюся чашечку, как у Клевера земляничного (*Trifolium fragiferum*) и Астрагала чашечного (*Astragalus calycinus*). У видов рода

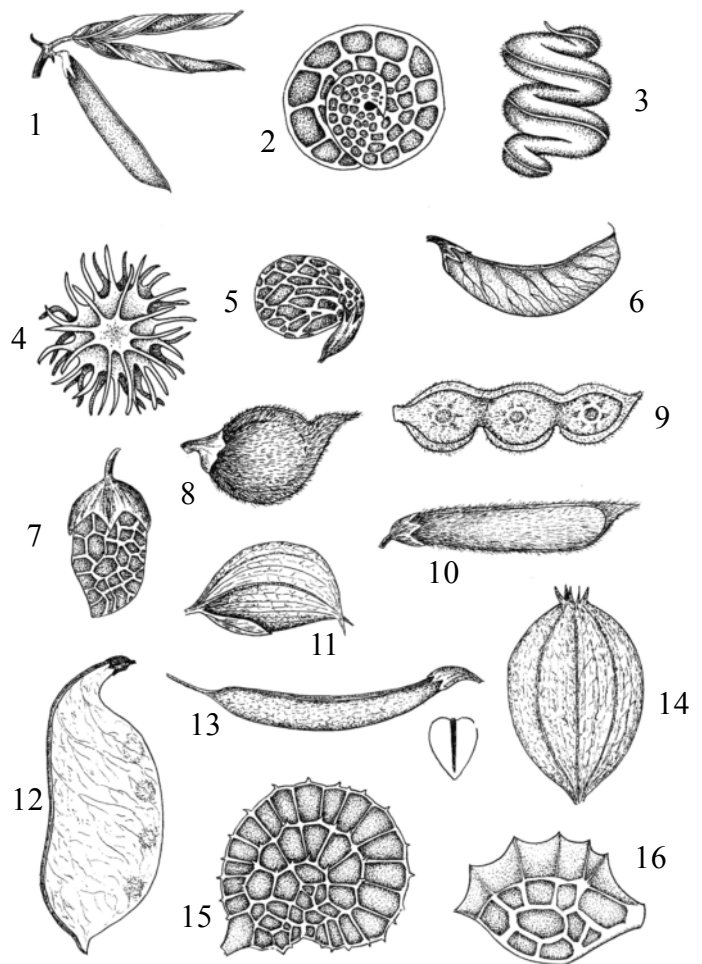


Рис. 670. Плоды представителей семейства Fabaceae: 1 - *Vicia sativa*; 2 - *Medicago cancellata*; 3 - *M. sativa*; 4 - *M. minima*; 5 - *M. lupulina*; 6 - *M. falcata*; 7 - *Melilotus officinalis*; 8 - *Eremosparton aphyllum*; 9 - *Hedysarum biebersteinii*; 10 - *Lathyrus hirsutus*; 11 - *Trifolium fragiferum*; 12 - *Colutea orientalis*; 13 - *Astragalus demetrii*; 14 - *A. calycinus*; 15 - *Xanthobrychis vassilczenkoi*; 16 - *Onobrychis biebersteinii*



Рис. 671. *Lathyrus nissolia*: 1 - общий вид. *Cargana mollis*: 2 - часть цветущего побега; 3 - колючка. *Lathyrus aphaca*: 4 - верхняя часть побега. *Tragacantha aurea*: 5 - часть цветущего побега с листьями и колючками. *Lathyrus sylvestris*: 6 - часть цветущего побега; *Vicia cracca*: 7 - часть побега с листом и плодами. *Lathyrus tuberosus*: 8 - корневой клубень

Астрагал (*Astragalus* - крупнейший род мировой флоры, насчитывающий более 2000 видов) бобы имеют внутреннюю перегородку, отходящую от спинного шва и не достигающую до брюшного, как у Астрагала Дмитрия (*Astragalus demetri*). Вздутые плоды Колютеи восточной (*Colutea orientalis*) по созреванию становятся пузыревидными, лёгкими, подхватываются ветром и разносятся на большие расстояния. Улиткообразную форму имеет боб у Ксантобрихиса Васильченко (*Xanthobrychis vassilczenkoi*). У Эспарцета Биберштейна (*Onobrychis biebersteinii*) он имеет форму раковины двустворчатого моллюска.

У представителей семейства часто встречаются метаморфозы листа, реже других органов. Эти метаморфозы приведены на рисунке 671. У Вики мышинной (*Vicia cracca*) конец рахиса превращается в ветвистый усик, цепляющийся за опору и

поддерживающий стебель в вертикальном положении. Чина безлисточковая (*Lathyrus aphaca*) не имеет листьев, их функцию выполняют разросшиеся прилистники, а рахис целиком превращается в усик. Не имеет боковых листочков и лист Чины злаколистной (*Lathyrus nissolia*), у которой рахис листовидно расширен и превращен в филлодий, выполняющий функцию листа. У некоторых видов лист превращается в колючку. У Астрагаканты (*Astracantha aurea*) рахис листа прочный, острый, после опадения листочков одревесневает и становится колючкой. У Караганы мягкой (*Caragana mollis*) в колючку превращается не только рахис, но и прилистники. Некоторые виды имеют крылатый стебель, на котором образуются плоские выросты, увеличивающие фотосинтетическую поверхность растения. Такой стебель имеет Чина лесная (*Lathyrus sylvestris*). У этого вида крылья имеются и на нижней части рахиса, соответствующей филлодию, а верхняя его часть превращена в ветвистый усик. Метаморфозам

подвержены и подземные органы. Кроме уже упоминавшихся клубеньков у некоторых видов образуются клубневидные утолщения, заполненные крахмалом, как у Чины клубненоносной (*Lathyrus tuberosus*).

В мировом земледелии Бобовые занимают одно из ведущих мест среди покрытосеменных растений, многие виды издавна введены в культуру и используются как пищевые и кормовые растения. На рисунке 672 приведены наиболее широко распространённые пищевые виды (зернобобовые).

Соя обыкновенная (*Glycine max*) - однолетнее травянистое растение, родина которого - Юго-Восточная Азия. В культуре известна с VI века до н.э. и в настоящее время занимает первое место в мире по площади возделывания (42 млн. га). Используется как пищевое, техническое и кормовое растение, соевое масло занимает одно из первых мест в мировом производстве растительных масел, оно используется в пищу, для мыловарения, выработки клеёнки, пластмасс, линолеума, в текстильной промышленности. Жмых содержит до 60% белка и используется как добавка к корму животных.

Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*) - однолетнее травянистое растение родом из Центральной и Южной Америки, где возделывалась уже 5-6 тыс. лет назад. По площади возделывания занимает второе место (24 млн. га). Семена содержат до 30% белка и отличаются высокими вкусовыми достоинствами. В пищу используются и зелёные бобы в свежем и консервированном видах.

Горох посевной (*Pisum sativum*) занимает третье место по площади возделывания (14 млн. га). Это однолетнее пищевое и кормовое растение, введённое в культуру ещё в каменном веке. Семена его богаты белком (до 35%), сбалансированным по аминокислотному составу, обладают высокими вкусовыми достоинствами. Незрелые семена и зелёные бобы содержат до 30% сахара, каротин, витамины В, РР и С, это прекрасный продукт для консервирования.

Чина посевная (*Lathyrus sativus*) - однолетнее засухоустойчивое растение, родина которого - Средиземноморье. Широко возделывается в Юго-Восточной Азии и Северной Африке. В продовольственных целях используется так же, как Горох посевной. Семена являются источником получения казеина, используемого в текстильной, авиационной и других отраслях промышленности, при производстве фанеры.

Чечевица съедобная (*Lens esculenta*) - травянистый однолетник, родина которого Гималаи. Семена содержат до 40% белка и обладают высокими пищевыми достоинствами, их используют для приготовления белковых препаратов, колбас, консервов, шоколада, конфет, печенья. Солома используется на корм скоту.

Нут обыкновенный (*Cicer arietinum*) - травянистый однолетник родом из Средиземноморья. В мировом земледелии является распространённым растением, его посевы занимают почти 11 млн. га. Семена богаты белком (до 25%) и жиром (до 4,5%), их используют в пищу и для кормления животных, готовят халву и другие восточные сладости, незрелые семена используют



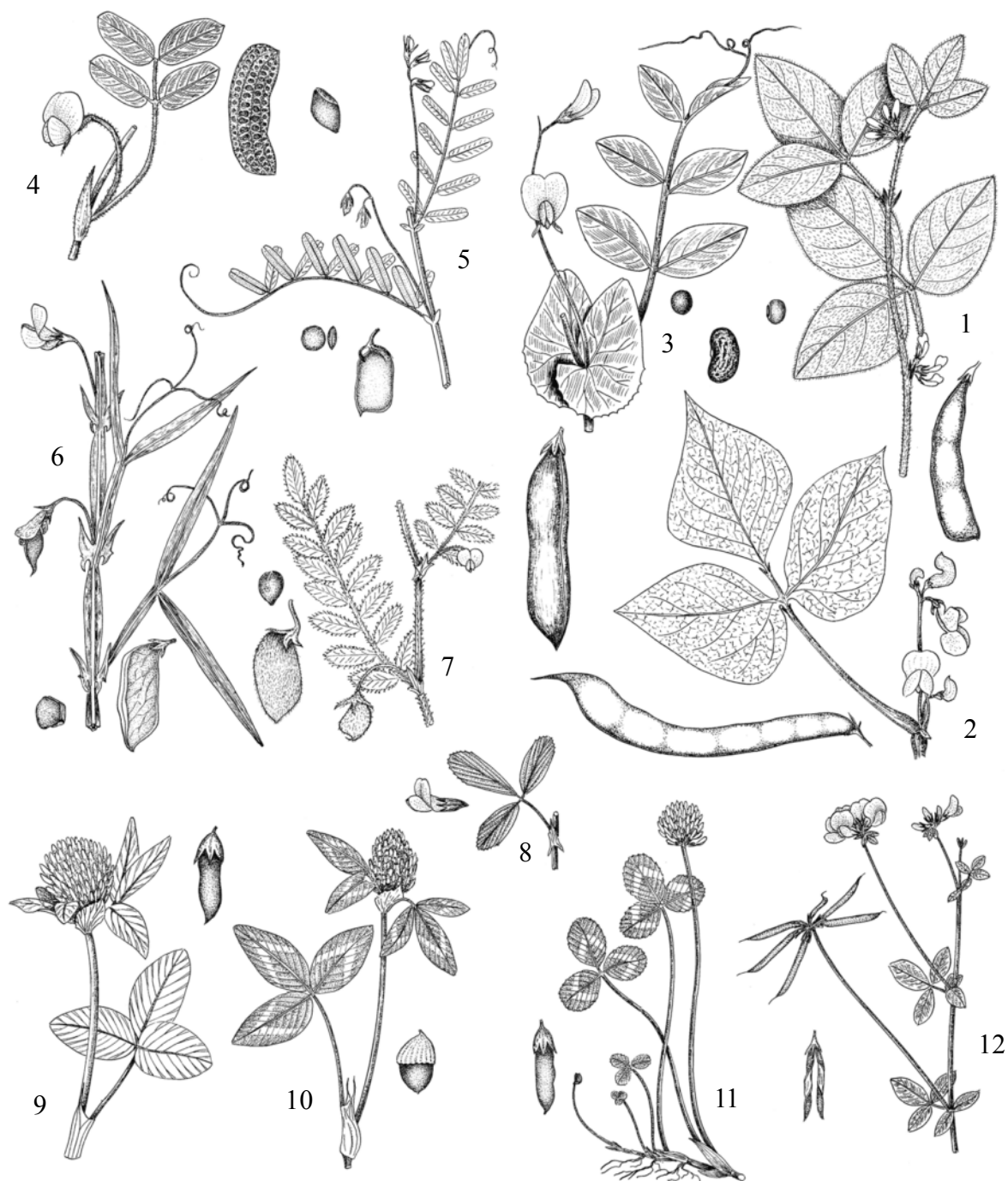


Рис. 672. Культивируемые виды семейства *Fabaceae*: 1 - *Glycine max*; 2 - *Phaseolus vulgaris*; 3 - *Pisum sativum*; 4 - *Arachis hypogaea*; 5 - *Lens esculenta*; 6 - *Lathyrus sativa*; 7 - *Cicer arietinum*; 8 - *Medicago falcata*; 9 - *Trifolium hybridum*; 10 - *T. pratense*; 11 - *T. repens*; 12 - *Lotus corniculatus*

как зелёный горошек.

Арахис подземный, или Земляной орех (*Arachis hypogaea*) - травянистый однолетник южноамериканского происхождения. В мире этой культурой занято 15 млн. га. Семена содержат до 37% белка и до 60% масла, используемого в пищевой, консервной, мыловаренной и фармацевтической промышленности, употребляются в пищу без переработки как лакомство. От других видов отличается клейстогамными цветками, которые после оплодотворения при помощи удлиняющегося гинофора проникают в почву на 8-10 см, где происходит



развитие завязи и созревание плода.

Большое количество представителей семейства используются как кормовые растения. Из них первое место занимают виды рода Клевер (*Trifolium*). В культуре наиболее распространены 3 вида этого рода, приведённые на рисунке: Клевер луговой (*Trifolium pratense*) Клевер гибридный (*Trifolium hybridum*) и Клевер ползучий (*Trifolium repens*), широко распространённые и в диком виде по всей Евразии. Клеверное сено по содержанию белка в 1,5 раза превосходит сено злаков, оно содержит много минеральных солей и каротина.

Среди многолетних трав широко распространены в культуре виды рода Люцерна (*Medicago*), которые принадлежат к лучшим кормовым травам и по древности происхождения могут конкурировать с пшеницей. Первоначально введены в культуру на восточном побережье Средиземного моря, в Малой и Средней Азии. В настоящее время в культуре распространены 4 вида: Люцерна посевная (синяя) (*Medicago sativa*), Люцерна серповидная (жёлтая) (*Medicago falcata*), Люцерна голубая (*Medicago coerulea*) и Люцерна гибридная (*Medicago hybrida*). Кормовая ценность зелёной массы этих видов очень высокая: около 3,5% белка, много каротина, минеральных солей. Используются для приготовления витаминного сена, сенажа, травяной муки, комбинированного силоса.

Как кормовые травы используются и многие другие виды этого семейства: Лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus*, рис. 672,12), представители родов Эспарцет (*Onobrychis*), Донник (*Melilotus*) и другие. Немало видов культивируются как декоративные растения.

Порядок *Fabales* филогенетически связан с порядком *Rosales* через наиболее примитивных представителей, у которых в цветках большое и неопределённое число тычинок (*Mimosaceae*), иногда апокарпный гинецей, состоящий из нескольких плодолистиков. Наличие гипантия также сближает эти порядки. Но в эволюционном плане *Fabales* стоят на высокой ступени развития, о чём свидетельствует зигоморфия цветка, приспособленного к перекрёстному опылению, часто при помощи определённых видов насекомых, наличие клейстогамных видов, различных приспособлений к распространению семян, метаморфозы. Срастание тычинок и части лепестков также является показателем высокой организации цветка, однако простой гинецей, состоящий из одного плодолистика - показатель примитивности, что является одним из проявлений гетеробатмии.

### **Порядок Истодоцветные - *Polygalales***

Жизненные формы - деревья, кустарники или травянистые растения, иногда древесные лианы. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, простые и обычно цельные, без прилистников, реже с небольшими рано опадающими прилистниками. Цветки в разного рода соцветиях, обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, в основном пятичленные. Тычинок от 1 до 10, часто некоторые из них стерильные. Гинецей синкарпный, иногда псевдомономерный,

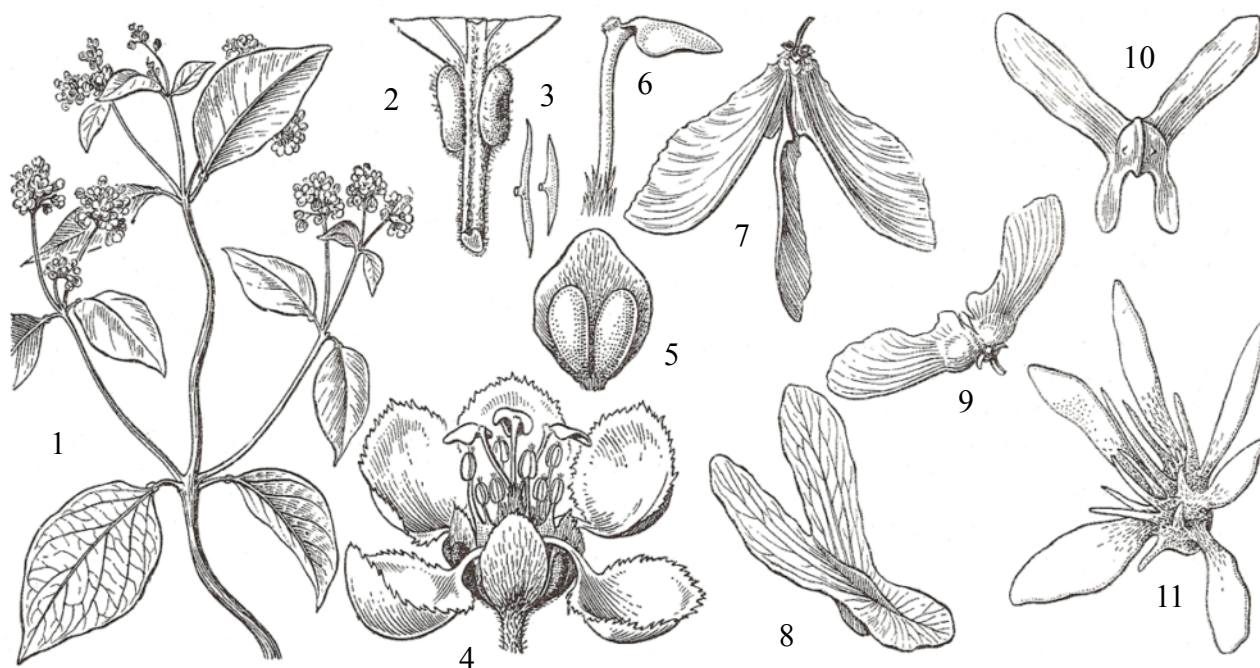


Рис. 673. *Stigmaphyllon martianum*: 1 - побег с цветками; 2 - основание листа с желёзками; 3 - «мальпигиевые» волоски; 4 - цветок; 5 - чашелистик с двумя масляными желёзками; 6 - столбик с рыльцем, снабжённым листовым придатком; 7 - плод, распадающийся на три крылатые части; 8 - плоды других видов семейства

из 3-5, реже 2 плодолистиков. Завязь обычно верхняя. Плоды разных типов.

Порядок включает 6 семейств, из которых наиболее характерными являются Мальпигиевые (*Malpighiaceae*) и Истодовые (*Polygalaceae*).

Семейство Мальпигиевые (*Malpighiaceae*) представлено лианами, кустарниками и невысокими деревьями с супротивными цельными листьями с прилистниками, распространёнными в тропиках, особенно в Южной и Центральной Америке. Насчитывает больше 60 родов и 800 видов. Цветки собраны в соцветие кисть. Околоцветник двойной, пятичленный, актиноморфный. Чашечка сростно- или раздельнолистная, часто с нектарными желёзками. Лепестки свободные, часто бахромчатые или зубчатые, разделены на ноготок и отгиб, как у Стигмафиллона Мартиуса (*Stigmaphyllon martianum*, рис. 673,1-7). Тычинок 10 в двух кругах, наружные тычинки противостоят лепесткам (обдиплостемонный андроцей). Гинецей синкакрпный, из 3-5 плодолистиков, завязь верхняя. Плод мерикарпический, распадающийся по созреванию на крылатые сегменты (рис. 673,7-11), или плод костянка с несколькими семенами.

Для многих представителей семейства характерны так называемые «мальпигиевые волоски» (рис. 673,3), густо покрывающие листья с нижней стороны. Они имеют вид компасной стрелки, сидящей на короткой ножке, размером не более 5 мм.

Мальпигиевые - существенный компонент лиановой растительности американских тропиков. Экономическое значение состоит главным образом в съедобности их плодов, употребляемых в пищу населением. Плоды Мальпигии

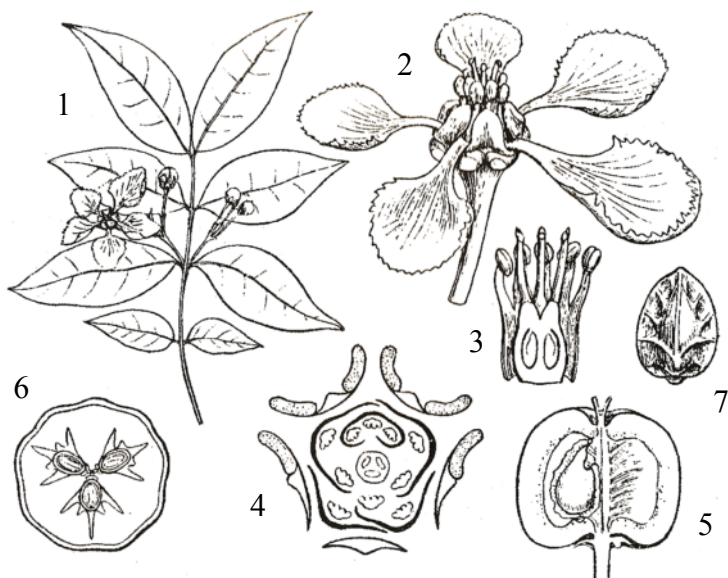


Рис. 674. *Malpighia glabra*: 1 - побег с цветками; 2 - цветок; 3 - завязь в разрезе; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод в вертикальном разрезе; 6 - плод в горизонтальном разрезе; 7 - семя

очередными или супротивными листьями, обычно без прилистников. Распространены повсюду, кроме Арктики, Новой Зеландии и Полинезии. В семействе насчитывается около 18 родов и до 1000 видов. Цветки обоеполые, зигоморфные, в кистях или метёлках. Околоцветник двойной. Чашелистиков 5, свободных, из них 2 внутренних лепестковидные. Лепестков обычно 5, сросшихся между собой и тычиночной трубкой, причём нижний в форме лодочки и часто с придатком. Тычинок обычно 8, в двух кругах, сросшихся в незамкнутую трубку, иногда тычинок меньше. Гинецей синкарпный, из 2, реже 3 плодолистиков. Завязь верхняя, двугнёздная, с одним семязачатком в каждом гнезде. Плод - коробочка или ореховидный, нередко с крылом. Семена также часто крылатые или волосистые, снабжены ариллоидом.

Наиболее крупным родом в семействе является Истод (*Polygala*), насчитывающий 600 видов. Механизм опыления цветков имеет много общего с Бобовыми, насекомых привлекает яркая и часто неодинаковая окраска крыльев и киля, а также нектар. Столбик у многих видов сверху разделён на две доли, одна из которых рыльцевая с воспринимающей пыльцу поверхностью, другая имеет ложкообразную форму, как у Истода обыкновенного (*Polygala vulgaris*, рис. 675)

голой (*Malpighia glabra*, рис. 674) являются одним из самых богатых источников витамина С, его содержание составляет 1000-3000 мг на 100 г веса и в 100 раз превышает таковое в апельсинах. Некоторые представители известны как сильнейшие наркотические галлюциногенные растения, используемые племенами при ритуальных религиозных празднествах.

Семейство Истодовые (*Polygalaceae*) - невысокие деревья, кустарники, лианы или травянистые растения, иногда сапрофиты или паразиты, с

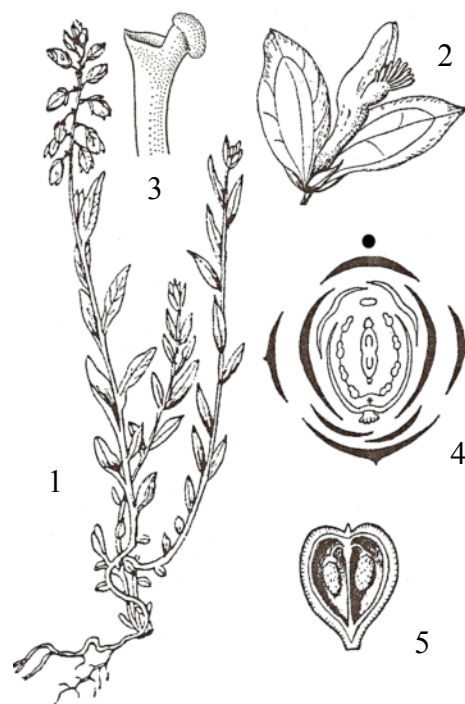
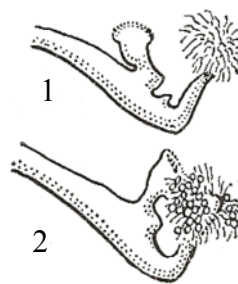


Рис. 675. *Polygala vulgaris*: 1 - внешний вид; 2 - цветок с удалёнными внешними чашелистиками; 3 - столбик; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод в разрезе

Рис. 676. *Polygala lutea*: 1 - столбик при закрытых пыльниках; 2 - столбик при открывшихся пыльниках



или в виде пучка волосков и служит вместилищем пыльцы, которая попадает на насекомое при посещении цветка. Довольно обычным явлением является автогамия. У Истода жёлтого (*Polygala lutea*, рис. 676) столбик заканчивается щёткой волосков, в которых собирается пыльца из окружающих пыльников, а воспринимающая пыльцу доля отогнута назад. Позднее она изгибается, приходя в соприкосновение со щёткой волосков, хранящих пыльцу.

Порядок *Polygalales* тесно связан с *Linales*, особенно через семейство *Malpighiaceae*.

### Порядок Рутоцветные - *Rutales*

Представлен деревьями, кустарниками, реже травянистыми растениями с очередными или реже супротивными листьями, большей частью сложными, перистыми, реже простыми, в большинстве случаев без прилистников. В вегетативных органах часто встречаются вместилища выделений с эфирными маслами, бальзамом или смолой. Цветки большей частью обоеполые, актиноморфные, реже зигоморфные, 4-5-членные, с двойным околоцветником. Гинецей апокарпный, чаще ценокарпный из 1-5 плодолистиков. Завязь верхняя или нижняя, в каждом гнезде по 2 семязачатка. Плоды разного типа. Семена с прямым или согнутым зародышем, со скудным эндоспермом или без эндосперма.

Порядок включает 17 семейств, из которых наиболее крупными и характерными являются Рутовые (*Rutaceae*), Парнолистниковые (*Zygophyllaceae*) и Сумаховые (*Anacardiaceae*).

Семейство Рутовые (*Rutaceae*) насчитывает до 150 родов и 1600 видов, широко распространённых в тропических, субтропических и теплоумеренных областях, особенно в Южной Африке и Австралии. Это преимущественно вечнозелёные деревья и кустарники, иногда лианы, очень редко многолетние травы, например, Рута душистая (*Ruta graveolens*, рис. 677). Характерной особенностью является наличие в листьях многочисленных, просвечивающихся в виде точек желёзок - лизигенных вместилищ с эфирными маслами. Цветки обычно небольшие, актиноморфные

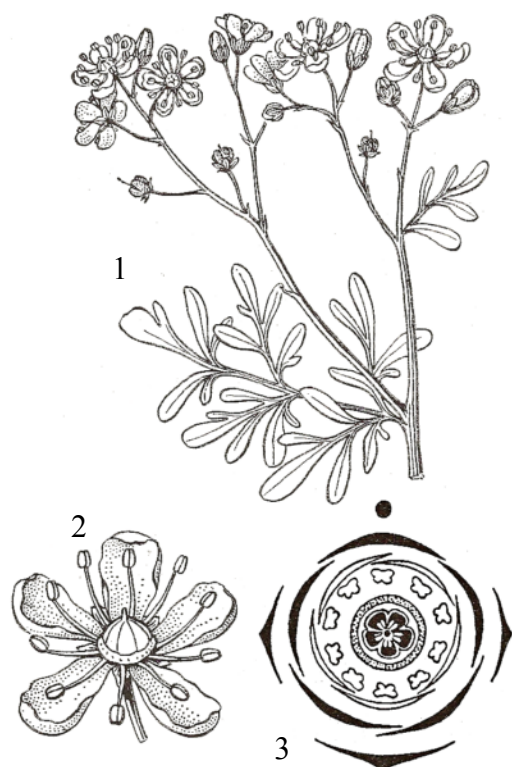


Рис. 677. *Ruta graveolens*: 1 - верхняя часть цветущего растения; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка



или слабо зигоморфные. Между андроцеом и гинецеом имеется хорошо развитый нектарный диск. Тычинок обычно в два раза больше, чем лепестков, расположенных в двух кругах. Часто тычинки наружного круга превращаются в стаминодии, иногда тычинок в несколько раз больше, чем лепестков. Например, в подсемействе Цитрусовые (*Citrusoideae*) их количество может достигать 60 за счёт расщепления. Гинецей из разного числа плодолистиков - от 1-3 до 20. Плодолистики часто срастаются только столбиками или основаниями, реже полностью, образуя синкарпный гинецей. Плоды отличаются большим разнообразием, бывают сухими или сочными. Сухие часто распадаются на отдельные плодики, или же они лопастные, коробочковидные, как у Ясенца белого (*Dictamnus albus*, рис. 678,2), или с крыльями, как у Гелиетты мелколистной (*Helietta parvifolia*, рис. 678,1). Сочные плоды разного типа, но самым уникальным и замечательным, не встречающимся в других семействах, является плод гесперидий (или померанец), присущий роду Цитрус (*Citrus*, рис. 679,1-3). Для него характерно наличие довольно толстой двуслойной кожуры и мякоти, целиком заполняющей гнёзда плода и окружающей семена. Мякоть состоит из множества веретеновидных, заполненных соком волосков - соковых мешочков. Это выросты внутреннего эпидермиса плодолистиков, образующиеся в процессе развития плода. Они возникают на периферических стенках гнёзд завязи и врастают в полость гнезда. Каждый волосок увеличивается, после чего его клетки разрушаются и образованная полость заполняется клеточным соком. Базальный конец волоска обычно превращается в

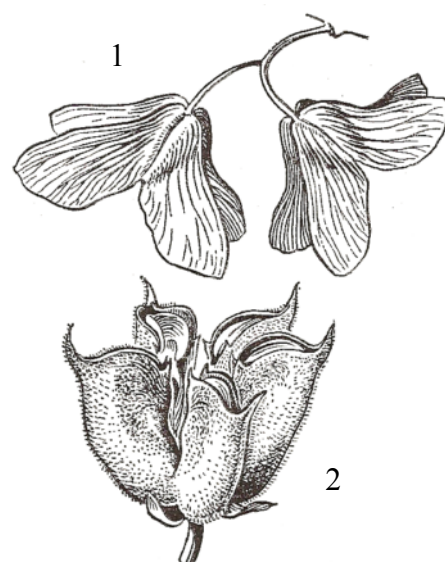


Рис. 678. Плоды: 1 - *Helietta parviflora*; 2 - *Dictamnus albus*

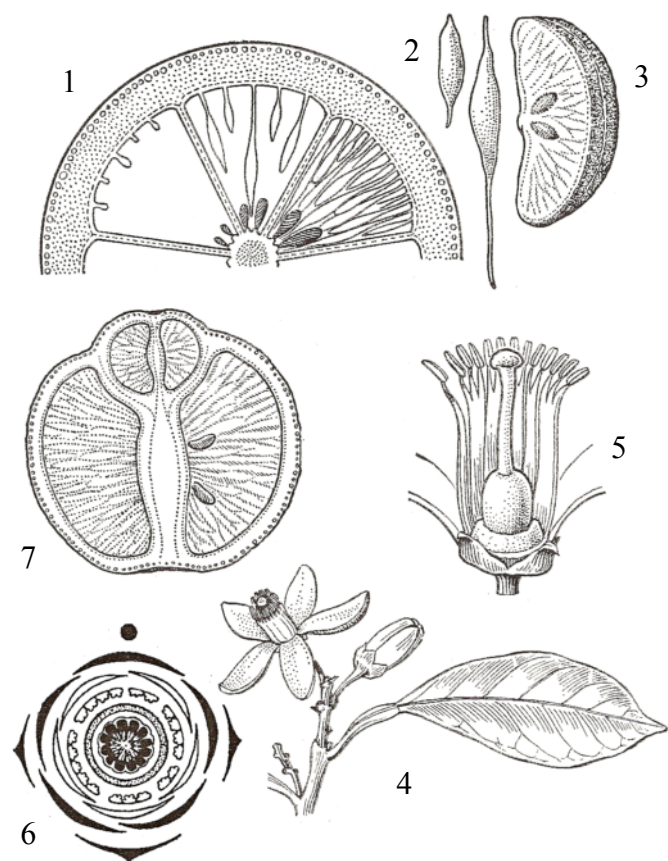


Рис. 679. *Citrus sinensis*: 1 - поперечный разрез гесперидия; 2 - соковые мешочки; 3 - отдельное гнездо с семенами; 4 - побег с цветком и бутонном; 5 - продольный разрез цветка; 6 - диаграмма цветка; 7 - аномальный плод

ножку. Совокупность мешочков образует мякоть, заполняющую полость камеры гинецея. В каждой камере имеется одно или два семени. Кожура гесперидия состоит из двух слоёв. Наружный - экзокарпий, или флаверо, содержит большое количество шаровидных многоклеточных желёзок, выделяющих эфирные масла. Второй слой - мезокарпий, или альbedo, имеет губчатую структуру, рыхлый. На ранних этапах развития плода он является водоносным слоем, но по мере формирования соковых мешочков постепенно атрофируется и приобретает губчатую структуру. Иногда наблюдаются аномалии гесперидия, вызванные тем, что гинецей образует два этажа плодолистиков, в результате чего развиваются два близнецовых плода - внутри большого плода, на его верхушке, имеется второй, маленький, рудиментарный, который виден через небольшое отверстие (пупок) в кожуре большого плода (рис. 679,7).

Все Цитрусовые - деревья и кустарники, распространённые в диком состоянии в тропической и субтропической Азии, в культуре - по всем тропикам и субтропикам земного шара. Культивируются 28 видов подсемейства, наибольшее значение имеют апельсин (*Citrus sinensis*, рис.679,1-6), мандарин (*Citrus reticulatus*), лимон (*Citrus limon*), грейпфрут (*Citrus decumana*), лайм (*Citrus limetta*), помпельмус (или помело, или шеддок - *Citrus grandis*) и др.

Семейство Парнолистниковые (*Zygophyllaceae*) включает около 23 родов и 240 видов, распространённых на всех континентах, кроме Антарктиды, но в

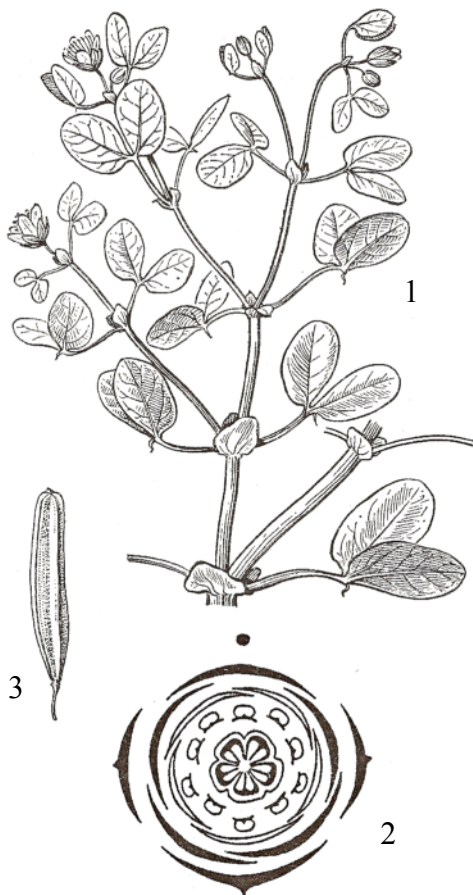


Рис. 680. *Zygophyllum fabago*: 1 - верхняя часть цветущего побега; 2 - диаграмма цветка; 3 - плод

основном это обитатели засушливых областей тропиков, субтропиков и умеренно тёплой зоны. Основные места обитания - песчаные, каменистые, глинистые и засоленные субстраты. Это в основном кустарники и полукустарники, реже многолетние и однолетние травы. Листорасположение супротивное, реже очередное. Листья с прилистниками, иногда колючими, обычно парноперистые, причём у некоторых состоят всего из двух листочков, как у Парнолистника обыкновенного (*Zygophyllum fabago*, рис. 680). Цветки одиночные или собраны в кистевидные или полузонтковидные соцветия, обоеполые, реже однополые, и тогда растения двудомные, актиноморфные, реже зигоморфные, пятичленные или иногда четырёхчленные. Околоцветник двойной, свободный, иногда чашелистики сростаются у основания. Тычинок 8-10, в двух кругах, в цветках обычно развит нектарный диск. Гинецей из 5, реже 2-3

плодолистиков. Завязь сидячая или на гинофоре. Плод обычно коробочка, часто крылатая, иногда мясистая. Семена с эндоспермом или без него.

Многие виды - характерные растения пустынь и засоленных местообитаний. К одному из таких видов относится Селитрянга Шобера (*Nitraria schoberi*, рис. 681), распространённая в пустынях Средней Азии, доходя на юго-западе до Предкавказья и Закавказья. Заросли этого невысокого жёсткого кустарника придают характерный облик арало-каспийским пустыням. Это естественный пескоукрепитель, одно из немногих плодово-ягодных растений, способных расти на солончаках и хорошо переносящих засыпание песком.

Плоды этого вида небольшие, похожие на кизил, окрашены в красный или тёмно-вишнёвый цвет, богатые аскорбиновой кислотой и сладковатые на вкус. Провяленные плоды по вкусу и запаху напоминают изюм.

Другим известным растением семейства является Гармала обыкновенная (*Peganum harmala*, рис. 682) - высокий полукустарник с рассечёнными листьями и крупными белыми цветками.

Растение не поедается скотом и растёт на совершенно бесплодных местообитаниях. Содержит алкалоиды, оказывающие воздействие на центральную нервную систему. Этим объясняется её популярность во многих мусульманских странах как наркотика, а также многосторонне используемого лекарственного средства. В чайханах и других заведениях практикуется окуривание дымом от тлеющих в специальных жаровнях побегов. При этом возникает своеобразный и довольно приятный аромат.

Также широко распространены Якорцы обыкновенные (*Tribulus terrestris*, рис. 683) - однолетние стелющиеся травы с жёлтыми

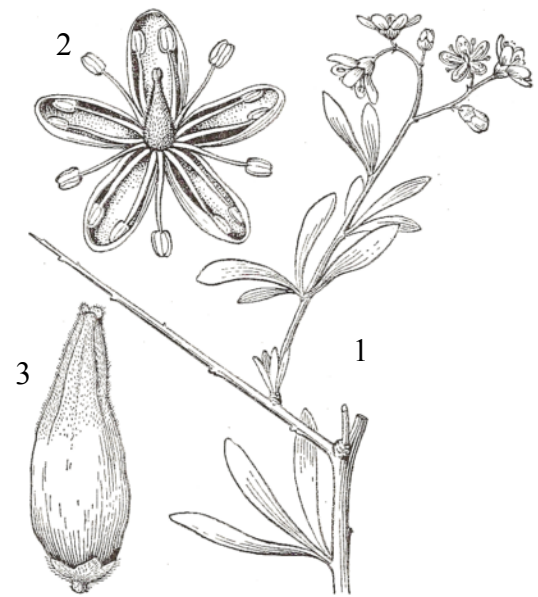


Рис. 681. *Nitraria schoberi*: 1 - верхняя часть цветущего побега; 2 - цветок; 3 - плод

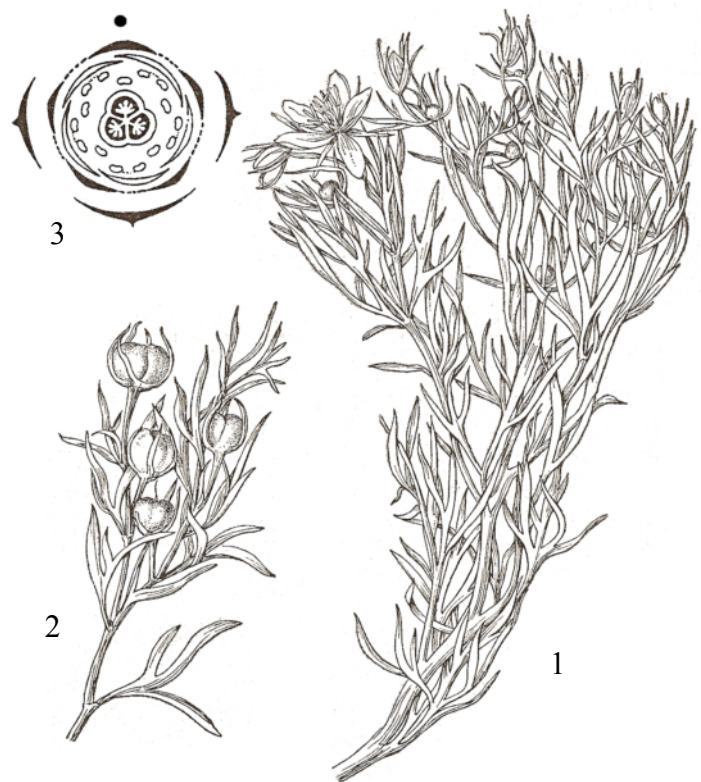


Рис. 682. *Peganum harmala*: 1 - верхняя часть цветущего побега; 2 - плоды; 3 - диаграмма цветка



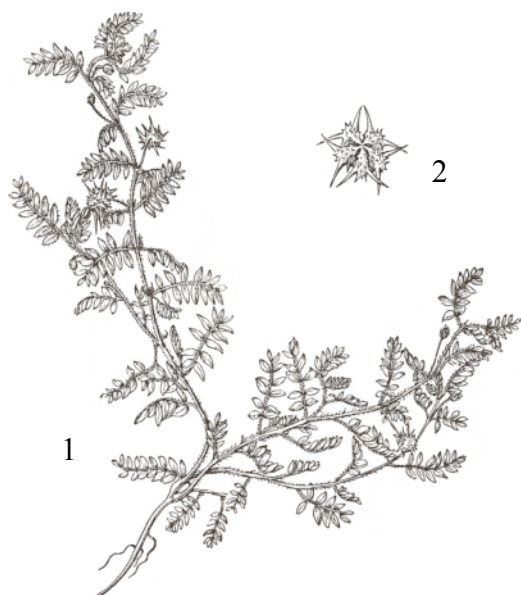


Рис. 683. *Tribulus terrestris*: 1 - внешний вид; 2 - плод

цветами, напоминающими цветки видов рода Лапчатка (*Potentilla*), и парноперистыми листьями. Плоды снабжены острыми шипами и по созревании распадаются на мерикарпии. Растение содержит важные в лекарственном отношении гликозиды и заготавливается в промышленных масштабах, особенно в Средней Азии.

Семейство Сумаховые, или Анакардиевые (*Anacardiaceae*) содержит 80 родов и около 600 видов, распространённых в основном в тропических и субтропических областях, в небольшом числе в умеренных зонах. Включает деревья и кустарники с

очередными перистосложными или простыми листьями без прилистников. Цветки обоеполые или нередко раздельнополые, актиноморфные, пятичленные. Чашелистики в основании сросшиеся. Лепестки свободные или реже у основания сросшиеся, иногда после цветения разрастающиеся. Развита нектарный диск, иногда вытянутый в гинофор. Тычинок 5-10, иногда у основания сросшихся, реже тычинка 1, а остальные превращены в стаминодии (у видов рода Анакардиум - *Anacardium*). Гинецей апокарпный или синкарпный, из 1-5 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, реже 3-5-гнездная. Плод - костянка с 1 или несколькими семенами и смолистым мезокарпием. Семена без эндосперма.

Наиболее известным внетропическим представителем Анакардиевых является род Фисташка (*Pistacia*), насчитывающий около 20 видов, распространённых в



Рис. 684. *Pistacia vera*: побег с плодами

Средиземноморье, Северо-Восточной Африке, Средней и Восточной Азии и Центральной Америке. Это вечнозелёные или листопадные деревья или кустарники с простыми, тройчатыми или перистыми листьями. Наибольшее практическое значение имеет Фисташка настоящая (*Pistacia vera*, рис. 684). Плоды (фисташковые орехи) достигают 2 см длины и отличаются прекрасным вкусом. Растение культивируется по всему Средиземноморью.

Другим важным плодовым деревом, культивируемым в тропиках, является Манго (*Mangifera indica*, рис. 685, 1-



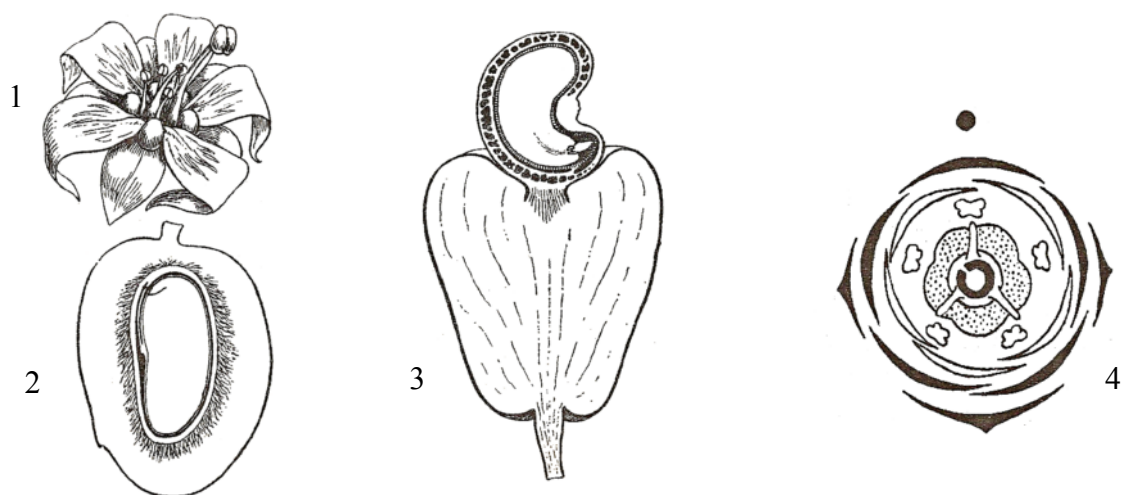


Рис. 685. *Mangifera indica*: 1 - цветок; 2 - плод в разрезе. *Anacardium occidentale*: 3 - плод и гипокарпий в разрезе. *Cotinus coggygia*: 4 - диаграмма цветка

2), происходящее из Южной Азии. Деревья отличаются высокой урожайностью, исключительными вкусовыми качествами плодов, чрезвычайно богатых витамином С. Существует более 1000 сортов, плоды некоторых из них достигают 25 см длины и 10 см ширины.

Также большое распространение в тропиках имеет культура Анакардиума западного (*Anacardium occidentale*, рис. 685,3), происходящего из Вест-Индии. Его своеобразные плоды состоят из двух частей: собственно плод - сравнительно небольшая, обычно изогнутая костянка с маслянистым семенем, и в несколько раз более крупное, грушевидное, мясистое и тоже съедобное образование - подставка, или гипокарпий, разрастающийся из цветоножки. Семена известны как "орехи кешью", употребляемые в пищу в сыром, поджаренном, засахаренном виде.

Многие виды семейства содержат в большом количестве дубильные вещества. К ним относится кустарник Скумпия кожевенная (*Cotinus coggygia*, рис. 685,4), родиной из Средиземноморья, широко распространённый в культуре и встречающийся в составе лесозащитных полос. Скумпия декоративна, с оригинальными пушистыми соцветиями и красивыми, ярко окрашенными осенью в красные, фиолетово-красные, оранжевые цвета листьями. Имеет применение в медицине, дубильные вещества используются для выделения сафьяна.

Порядок имеет обособленное положение, но общее строение цветка указывает на его связи с многими порядками *Geraniales*.

### **Группа порядков (надпорядок) Кизилородственные - *Cornanae***

Таксон объединяет древесные и травянистые растения с обоеполюми или раздельнополюми цветками, циклическими, четырёхкруговыми. Гинецей обычно синкарпный, завязь верхняя, у более высокоорганизованных порядков нижняя. Основные порядки - Бересклетоцветные (*Celastrales*), Сандалоцветные (*Santalales*), Крушиноцветные (*Rhamnales*), Протеецветные (*Proteales*),

Кизиловцветные (*Cornales*), Зонтикоцветные (*Apiales*) и Ворсянкоцветные (*Dipsacales*).

### Порядок Бересклетоцветные - *Celastrales*

Деревья и кустарники, реже травы с простыми очередными или супротивными листьями с мелкими прилистниками или без них. Цветки в цимозных или рацемозных соцветиях, мелкие, зеленоватые или беловатые, обычно 4-членные, реже 5-членные, актиноморфные, с двойным околоцветником. Чашелистики и лепестки свободные, реже более или менее сросшиеся. Тычинки обычно в равном числе с лепестками и чередуются с ними. Гинецей ценокарпный, из 2-5 плодолистиков. Обычно имеется хорошо развитый нектарный диск, часто приросший к завязи. Завязь верхняя или почти полунижняя. Плоды разного типа, часто костяновидные. Семена с мясистым эндоспермом, реже без него.

Порядок включает 11 семейств, из которых наиболее крупным является Бересклетовые (*Celastraceae*).

Семейство Бересклетовые (*Celastraceae*) насчитывает около 75 родов и 1150 видов, широко распространённых в тропических, субтропических и умеренных областях земного шара. Включает исключительно древесные биоморфы. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

Наиболее крупным родом семейства является Бересклет (*Euonymus*), насчитывающий 220 видов, большинство из которых произрастают в Юго-Восточной Азии. В лесах умеренной зоны Евразии широко распространён Бересклет европейский (*Euonymus europaea*, рис. 686) - кустарник или небольшое дерево с супротивными листьями и квадратными в сечении молодыми побегами. Цветки четырёхчленные, с развитым нектарным диском, являющимся важной частью цветка и выполняющим разные функции. Его мясистые и богатые сахаром и летучими веществами ткани, с одной стороны, привлекают насекомых-

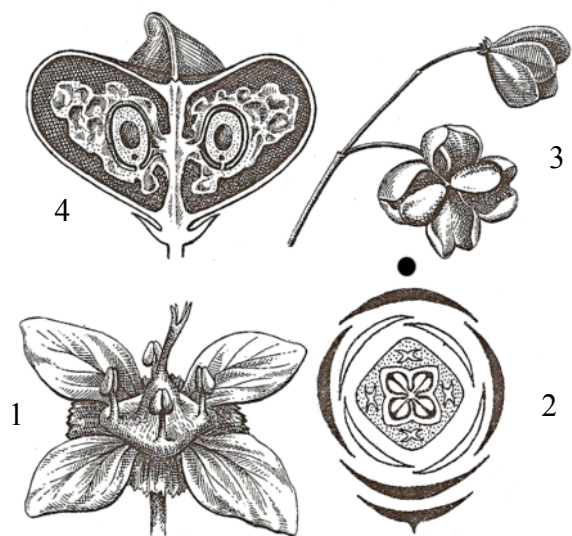


Рис. 686. *Euonymus europaea*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка; 3 - плоды; 4 - плод в разрезе

опылителей, с другой, являясь пищей для насекомых с грызущим ротовым аппаратом - отвлекают их от поедания завязей и тычинок. Диск располагается в центре цветка над венчиком и кольцеобразно окружает гинецей. К диску прикрепляются тычинки. Плод - четырёхрёберная коробочка, висющая на длинной ножке, при вскрытии которой семена свисают на тонких семяножках. Они заключены в ярко-оранжевые блестящие сочные ариллусы, привлекающие птиц, которые разносят семена на большие расстояния.

Раздельнополые цветки имеются у

видов рода Древогубец (*Celastrum*). Это лианы до 10 м длиной. Листья очередные, крючкообразные прилистники позволяют им взбираться по стволам деревьев и отвесным скалам. У Древогубца лазящего (*Celastrus scandens*, рис. 687) цветки пятичленные, гинецей из трёх плодолистиков.

Филогенетически порядок связан с примитивными *Geraniae*, имеющими актиноморфный цветок. Новым этапом эволюции явилось сокращение одного круга тычинок и появление нектарного диска.

### Порядок Сандалоцветные - *Santalales*

Деревья, кустарники или многолетние травы, часто полупаразиты. Листья очередные или супротивные, мелкие, цельные, без прилистников. Цветки мелкие, актиноморфные, обоеполые или раздельнополые, с простым венчиковидным или чашечковидным околоцветником из 3-6 листочков. Характерен трубчатый гипантий. Тычинки в числе листочков околоцветника и супротивны им. Хорошо развит лопастный нектарный диск, считается, что он возник в результате редукции венчика. Завязь верхняя или нижняя, одногнёздная, с колончатой плацентацией и 1-3 семязачатками. Плод орех или костянка, семена с хорошо развитым эндоспермом.

Порядок включает 9 семейств, из которых наиболее характерными являются семейства Сандаловые (*Santalaceae*) и Омёловые (*Viscaceae*).

Семейство Сандаловые (*Santalaceae*) включает 35 родов и около 425 видов, широко распространённых в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Это деревья, кустарники, реже травы полупаразитического образа жизни вплоть до полного паразитизма. Обычно паразитируют на корнях других растений, но есть стеблевые полупаразиты и даже эндопаразиты, к которым относятся виды рода Фацеллярия (*Phacellaria*), всё вегетативное развитие которых проходит в тканях стебля растения-хозяина. Особенностью семейства является редуцированный в той или иной степени интегумент. Например, у Экзокарпоса Бидвилла (*Exocarpos bidwillii*, рис. 688) семязачаток не только беспокровный, но у него нет даже ясной

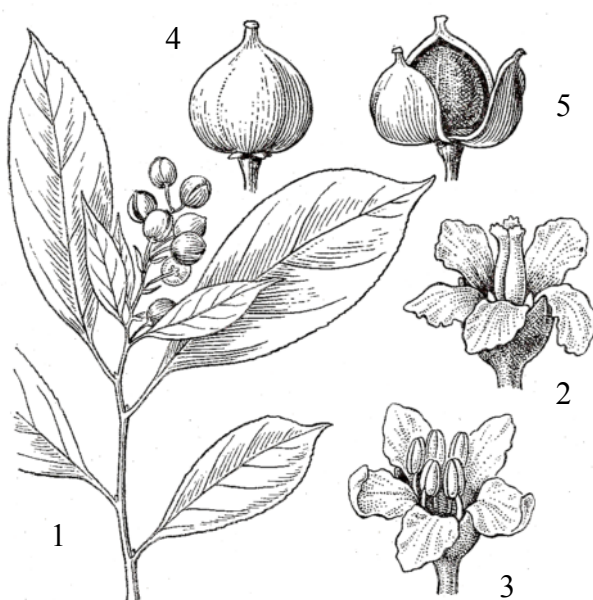


Рис. 687. *Celastrus scandens*: 1 - ветвь с плодами; 2 - женский цветок; 3 - мужской цветок; 4-5 - плод

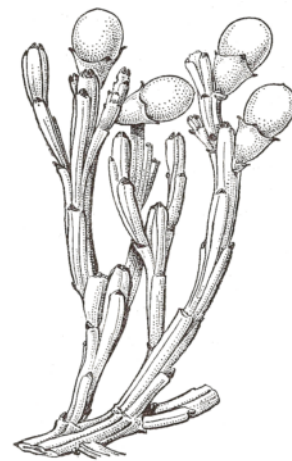


Рис. 688. *Exocarpos bidwillii*





Рис. 689. *Santalum fernandezianum*: 1 - общий вид растения; 2 - ветвь с соцветием; 3 - цветок; 4 - цветок в разрезе

В умеренных областях широко распространены виды рода Ленец (*Thesium*). На их корнях возникают особые грушевидные образования, которые при соприкосновении с корнем будущего растения-хозяина дают выросты, обволакивающие корень со всех сторон. Специальные ферменты растворяют клетки коры корня хозяина и трахеиды гаусториев начинают высасывать воду непосредственно из сосудов питающего растения. Цветки обоеполюе, завязь нижняя (Ленец распростёртый - *Thesium divaricatum*, рис. 690).

Семейство Омёловые (*Viscaceae*) насчитывает 11 родов и более 500 видов, распространённых главным образом в тропических и субтропических областях, отдельные виды заходят в умеренную зону. Это полупаразитические кустарники или

дифференциации между семязачатком и плацентой. При развитии семени интегумент, если он имеется, замещается растущим эндоспермом, и поэтому у всех представителей семейства семя лишено семенной кожуры.

Наиболее известным таксоном семейства является род Сандалум (*Santalum*), содержащий 20 видов, распространённых в восточной части острова Ява, на Малых Зондских островах, на юге Новой Гвинеи и Австралии и других островах Тихого океана. Это деревья и кустарники с вечнозелёными супротивными листьями, с зеленовато-желтоватыми или красными обоеполюми цветками. Все виды паразитируют на корнях других растений. Печально известен Сандалум фернандезский (*Santalum fernandezianum*, рис. 689), который был уничтожен уже в начале XX века из-за ценной, долго сохраняющей приятный аромат красной древесины и "посмертно" включён в Красную книгу мировой флоры.



Рис. 690. *Thesium divaricatum*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод; 5 - плод в разрезе

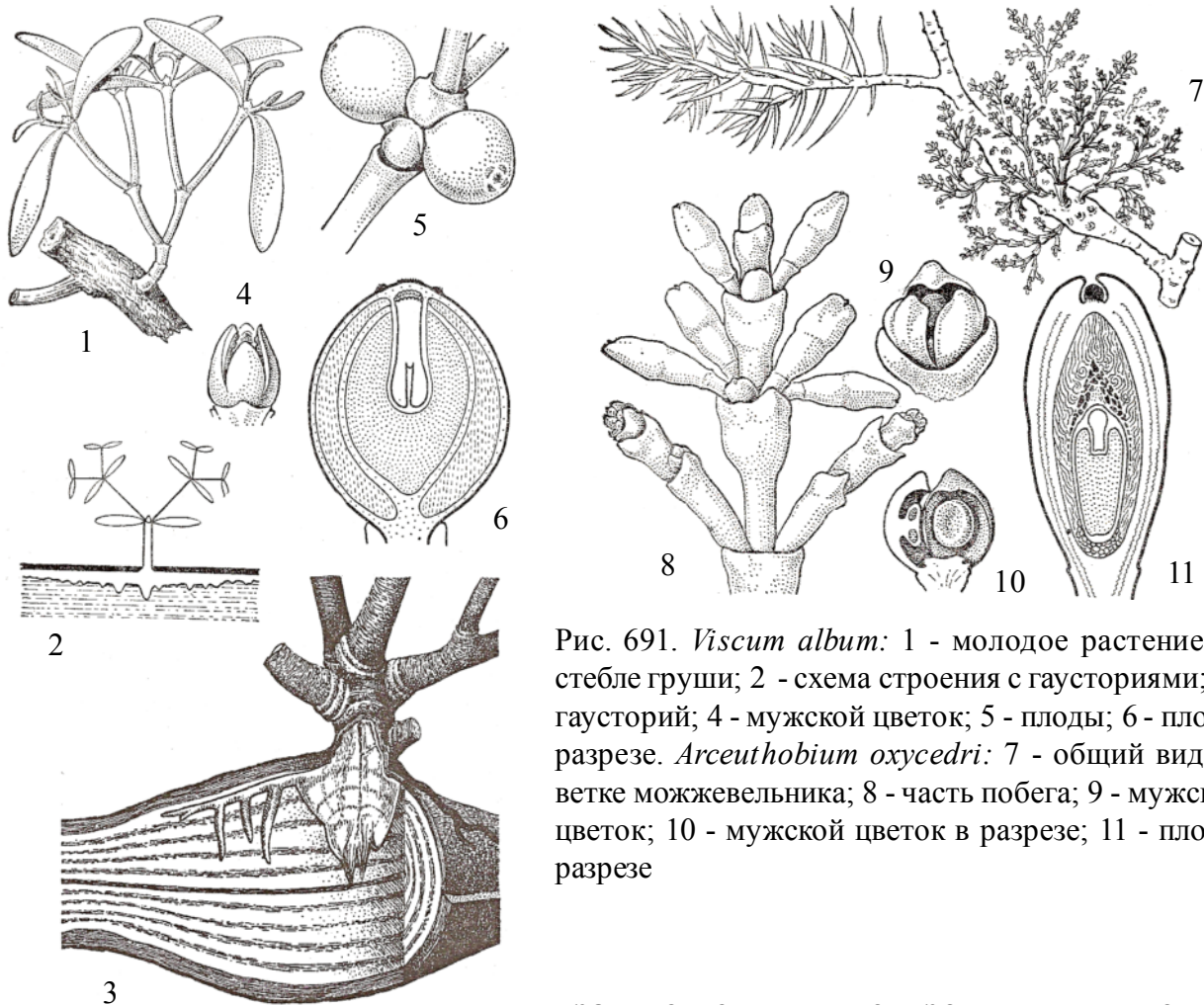


Рис. 691. *Viscum album*: 1 - молодое растение на стебле груши; 2 - схема строения с гаусториями; 3 - гаусторий; 4 - мужской цветок; 5 - плоды; 6 - плод в разрезе. *Arceuthobium oxycedri*: 7 - общий вид на ветке можжевельника; 8 - часть побега; 9 - мужской цветок; 10 - мужской цветок в разрезе; 11 - плод в разрезе

травы с цельными супротивными листьями без прилистников, живущие на стволах и ветвях деревьев. Цветки мелкие, актиноморфные, раздельнополые. Околоцветник простой, 2-4-членный, сильно редуцированный. Тычинки в одинаковом числе с долями околоцветника. Особенностью тычинок является большое количество пыльников (до 60), открывающихся мелкими порами. Гинецей из 3-4 плодолистиков, завязь нижняя, одногнёздная. Плоды ягодообразные, обычно с 1 семенем, в стенке плода развивается характерный клейкий слой. Семена без кожуры, с мясистым эндоспермом, зародыш с 2-6 семядолями.

Наиболее известным представителем семейства в умеренной флоре является Омёла белая (*Viscum album*, рис. 691, 1-6) - вечнозелёный кустарник, паразитирующий на ветвях деревьев, преимущественно из семейств *Rosaceae* и *Salicaceae*. Плоды заносятся на ветви птицами, при прорастании гипокотиль образует подушечку в форме диска, плотно прилегающую к коре хозяина. Из диска образуется мощный, заострённый отросток, проникающий глубоко внутрь древесины. Отросток даёт сосущий тяж, идущий вдоль камбия хозяина, и, в свою очередь, образует несколько отростков, примыкающих к проводящим элементам питающего дерева.

Небольшой род Арцеутобиум (*Arceuthobium*) насчитывает 15 видов. Это маленькие кустарники с супротивными чешуевидными листьями (функцию фотосинтеза выполняет стебель), паразитирующие исключительно на

голосеменных растениях. Наиболее широко распространён Арцеутобиум можжевельниковый (*Arceuthobium oxycedri*, рис. 681,7-11), паразитирующий на видах рода Можжевельник (*Juniperus*). Присутствие паразита вызывает уменьшение прироста поражённых деревьев, их деформацию, нередко и гибель, особенно в культуре.

Наиболее архаичные представители *Santalales* близки к примитивным семействам *Celastrales*, о чём свидетельствует как строение гинецея, так и семязачатка.

### **Порядок Крушиноцветные - *Rhamnales***

Порядок Крушиноцветные (*Rhamnales*) представлен деревьями, кустарниками, лианами с простыми очередными листьями. Цветки мелкие, четырёхкруговые вследствие выпадения внешнего круга тычинок. Включает 2 семейства: Крушиновые (*Rhamnaceae*) и Виноградные (*Vitaceae*).

Семейство Крушиновые (*Rhamnaceae*) насчитывает 60 родов и более 900 видов, почти исключительно деревьев и кустарников, часто колючих, с простыми цельными листьями с прилистниками. Цветки мелкие, собраны в цимозные соцветия, обоеполые или раздельнополые, 4-5-членные. Тычинки располагаются напротив лепестков, каждый лепесток охватывает тычинку. Пестик один с 1-4-гнездной завязью, у его основания имеется нектарный диск. Цветоложе углублённое (гипантий), свободно охватывает завязь или срастается с ней. Плод - костянка или сухой, распадающийся на односемянные плодики.

Род Жостер (*Rhamnus*) насчитывает около 150 видов, имеющих широкое распространение по всему земному шару. В степной полосе Евразии встречается Жостер слабительный (*Rhamnus cathartica*, рис. 692,1-3), цветки которого раздельнополые, четырёхчленные, растения двудомные. Плоды сочные, костянковидные, чёрные, 6-8 мм в диаметре, применяются в медицине как мягкодействующее слабительное средство.

У Крушины ломкой (*Frangula alnus*, рис. 692,4-6) цветки обоеполые, пятичленные. Пестик с верхней трёхгнездной завязью. Плоды сочные, костянковидные. Кора растения используется в медицине в качестве слабительного средства при хронических запорах.

Сухой плод образуется у Держи-дерева, или Христовой колючки (*Paliurus spina-christi*, рис. 692,7-8). Он представляет собой сухую кубаревидную костянку, опоясанную тонким дисковидным крылом, служащим для распространения при помощи ветра. При основании листьев из прилистников образуются парные шипы, один из которых направлен вниз, другой вверх. Заросли этого кустарника непроходимы .

Своеобразное приспособление для распространения плодов птицами имеется у Конфетного дерева (*Hovenia dulcis*, рис. 692,9-10). Перед созреванием плодов плодоножки утолщаются, становятся мясистыми и сладкими, окрашиваются в жёлтый или оранжевый цвет. Эти плодоножки съедобны, их едят в свежем и вяленом виде. Этот вид широко распространён в культуре в странах Юго-



Рис. 692. *Rhamnus cathartica*: 1 - побег с плодами; 2 - диаграмма мужского и женского цветков; 3 - плод в разрезе. *Frangula alnus*: 4 - побег с плодами; 5 - цветок в разрезе; 6 - диаграмма цветка. *Paliurus spina-christi*: 7 - побег с плодами; 8 - плод в разрезе. *Hovenia dulcis*: 9 - побег с плодами; 10 - плод с мясистой плодоножкой. *Ziziphus jujuba*: 11 - побег с плодом; 12 - цветок



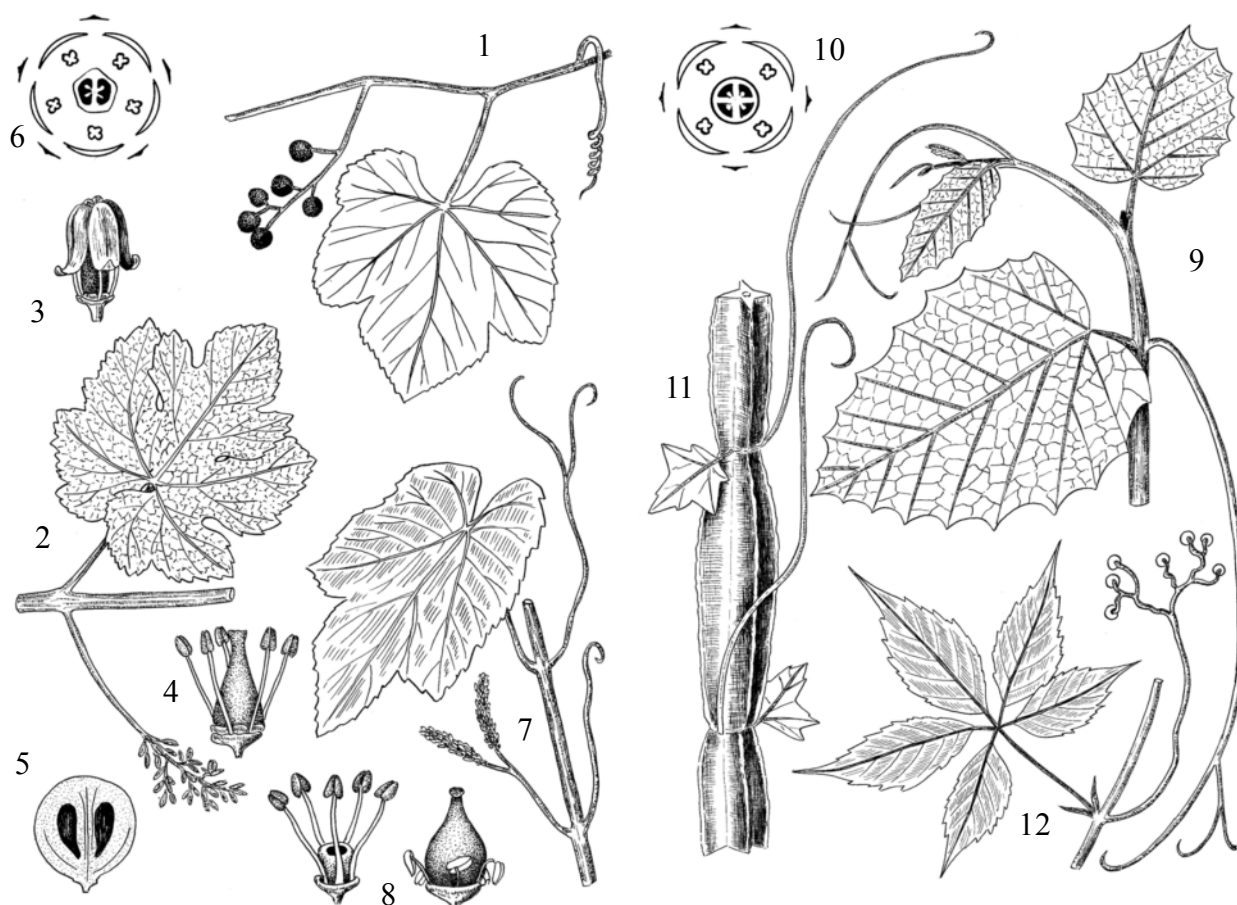


Рис. 693. *Vitis sylvestris*: 1 - часть побега с плодами. *Vitis vinifera*: 2 - часть побега с соцветием; 3 - цветок; 4 - цветок без венчика; 5 - плод в разрезе; 6 - диаграмма цветка. *Vitis labrusca*: 7 - часть побега; 8 - мужской и женский цветки. *Cissus antarctica*: 9 - часть побега; 10 - диаграмма цветка. *Cissus quadrangularis*: 11 - часть побега. *Partenocissus quinquefolia*: 12 - часть побега с листом и усиком с присосками

Восточной Азии, в Закавказье и в Средиземноморье. В этих же странах широко культивируется Зизифус настоящий (*Ziziphus jujuba*, рис. 692, 11-12), имеющий крупные, сочные плоды с очень сладкой и питательной мякотью.

Семейство Виноградные (*Vitaceae*) насчитывает 12 родов и около 700 видов, распространённых в умеренных, субтропических и тропических областях. Это невысокие деревья, кустарники или деревянистые лианы с очередными листьями, простыми или сложными. Лианы снабжены усиками - видоизменёнными побегами (соцветиями), завивающимися вокруг опоры. Цветки мелкие, зеленоватые, актиноморфные, 4-5-членные, обоеполые или раздельнополые. Чашечка развита слабо, иногда редуцирована. Лепестки обычно срастаются верхушками и опадают в виде колпачка при раскрытии цветка. При основании завязи развивается нектарный диск, к которому прикреплены тычинки. Гинецей состоит из двух плодолистиков, завязь верхняя. Плод - ягода.

Наиболее известным родом является Виноград (*Vitis*), насчитывающий около 70 видов, распространённых в Северном полушарии. Самым распространённым видом этого рода является Виноград винный (*Vitis vinifera*, рис. 693, 2-6), возделывание и применение которого началось за несколько тысячелетий до



н.э. В настоящее время этот вид насчитывает около 5000 сортов и в диком виде неизвестен. Наиболее близким к нему видом является Виноград лесной (*Vitis sylvestris*, рис. 693,1), распространённый в Западной Европе, на Кавказе и в Малой Азии. У этого вида цветки раздельнополые, но в каждом из них имеется рудимент другого пола. Виноград лесной легко скрещивается с культурными сортами, образуя большое разнообразие форм. Он обладает высокой холодо- и засухоустойчивостью, устойчив также к грибным заболеваниям, в связи с чем представляет интерес для селекции.

В середине XIX века на Кавказ был завезён возделываемый в США и Канаде Виноград американский (*Vitis labrusca*, рис. 693,7-8). Сейчас сорт этого винограда - Изабелла - культивируется в Крыму, на Северном Кавказе и в Закавказье. Он является более морозостойким и жаровыносливым, чем европейский, а главное, довольно устойчив к страшному вредителю виноградников тле Филлоксере.

Самым крупным родом семейства является род Циссус (*Cissus*), насчитывающий более 350 видов, распространённых в тропических областях. Многие виды этого рода выращиваются в комнатной и оранжерейной культуре. Одним из них является Циссус антарктический (*Cissus antarctica*, рис. 693,9-10) - вечнозелёная лиана с цельными, пальчато-зубчатыми листьями, родина которой - Австралия.

Среди видов этого рода есть и суккуленты, как, например, растущий в тропической Африке и в Индии Циссус четырёхугольный (*Cissus quadrangularis*, рис. 693,11). В открытом грунте культивируется Девичий виноград пятилистный (*Parthenocissus quinquefolia*, рис. 693,12), родина которого - восток Северной Америки. Это густолиственная лиана с пальчатосложными листьями. Усики имеют 5-8 разветвлений, на концах которых образуются присоски, помогающие побегу прикрепляться к опоре. Плоды - несъедобные ягоды, около 0,6 см в диаметре. Широко применяется для вертикального озеленения.

Порядок *Rhamnales* филогенетически связан с порядком *Celastrales* через ряд промежуточных таксонов с диплостемонным андроцеом.

### **Порядок Протеецветные - *Proteales***

Небольшие деревья или чаще кустарники, реже кустарнички. Листья очередные или иногда почти супротивные или в ложных мутовках, простые или сложные, без прилистников. Цветки одиночные или по два в пазухах прицветных чешуй, чаще собраны в кисти, зонтики, головки или колосья, большей частью обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные, циклические, безлепестные. Чашелистиков 4, лепестковидных, свободных или чаще сросшихся в трубку. Обычно имеется нектарный диск, часто 4-лопастный, представляющий собой сильно редуцированный и видоизменённый венчик. Тычинок 4, с широкими тычиночными нитями, обычно сросшимися с чашелистиками. Гинецей из 1 кондупликатного плодолистика. Плоды - листовки, орешки, крылатки или костянки. Семена с прямым зародышем, обычно без эндосперма.

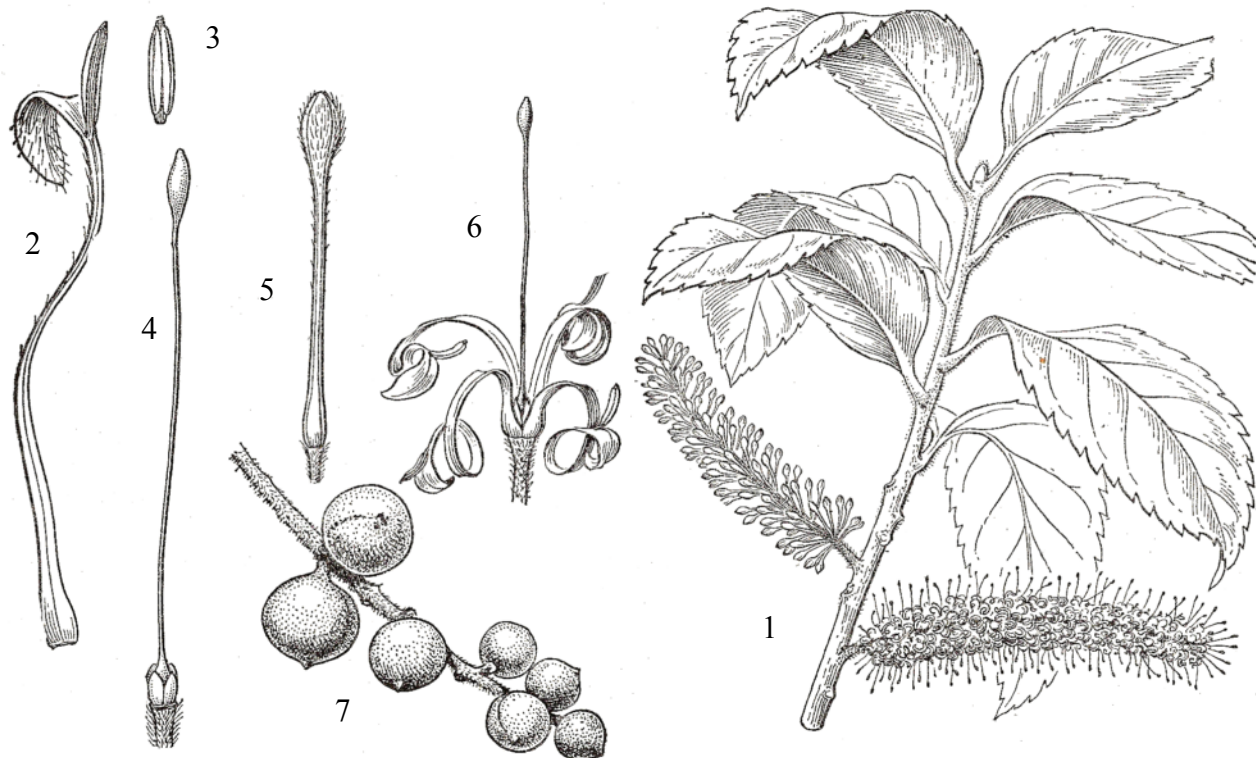


Рис. 694. *Helicia formosana*: 1 - ветвь с соцветиями; 2 - тычинка; 3 - пыльник; 4 - гинецей; 5 - бутон; 6 - цветок; 7 - плоды

Порядок монотипный, включает одноимённое семейство, насчитывающее 75 родов и более 1000 видов, распространённых в тропической и Южной Африке, тропической Азии, Австралии и островах Тихого океана. Самую северную границу ареала, доходящего до Японии, имеет Хелиция формозской (*Helicia formosana*, рис. 694). Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка.

Особенностью семейства является строение плодолистика. Он обладает такими примитивными признаками, как кондупликатность. У многих представителей на ранней стадии развития он не вполне замкнут в нижней части - в области завязи или у основания рыльца. Здесь свободные края плодолистика несут железистые волоски, подобно плодолисту Дегенерии (*Degeneria*). С другой стороны, имеется нитевидный столбик, прямой или согнутый, с косым или боковым рыльцем, с малой площадью воспринимающей пыльцу поверхности. У многих видов имеется гинофор.

Цветки большинства Протеиных протандричны. У многих видов механизм опыления сходен с Колокольчиковыми (*Campanulaceae*), когда пыльца ещё в бутоне в мужскую фазу собирается на столбике пестика, а в женскую фазу рыльце становится восприимчивым к пыльце. У других видов, как, например, у Банксии ярко-красной (*Banksia coccinea*, рис. 695), в мужскую фазу столбик прорывает стенку околоцветника и изгибается дугой, в то время как его верхняя часть, окружённая тычинками, остаётся в нераскрывшейся части бутона. Верхушка столбика уплощена и расширена в форме прямого или косога диска. Пыльники

вскрываются в бутоне и пыльца откладывается на дисковидную поверхность рыльца. Некоторое время дисковидная поверхность рыльца остаётся зажатой в верхней части бутона. При прикосновении опылителя к цветку диск с силой высвобождается наружу и осыпает насекомое пыльцой. После этого начинается женская фаза, воспринимающая пыльцу поверхность в центре диска увеличивается и рыльце становится готовым к восприятию пыльцы, принесённой опылителем с другого цветка.

Для большинства Протеиных характерна жестколистность и резко выраженная ксероморфная структура. Многие виды являются пиетрофитами - растениями, приспособившимися к периодическим пожарам, у них выражена способность к образованию обильной корневой поросли. У видов рода Банксия (*Banksia*) листовки, обладающие чрезвычайно плотным околоплодником, открываются лишь после сильного нагревания.

Порядок занимает в системе изолированное положение из-за проявления гетеробатмичности. Н.И. Кузнецов предполагал для него независимое происхождение от своего голосеменного предка. Чаще всего его выводят из *Rosales*. Общий план строения цветка, наличие нектарного диска, являющегося видоизменённым венчиком, ставят его в один ряд с другими порядками *Cornanae*.

### Порядок Кизилоцветные - *Cornales*

Представлен деревьями или чаще кустарниками, редко полукустарниками с простыми очередными или чаще супротивными листьями, большей частью цельными, без прилистников. Цветки мелкие, часто собраны в различного рода рацемозные соцветия, обычно обоеполые, актиноморфные, 4-членные, реже 5-членные. Доли чашечки обычно сильно редуцированы. Количество тычинок равно числу лепестков, реже их больше. Характерно наличие нектарного диска. Гинецей синкарпный, иногда псевдомономерный, большей частью из двух плодолистиков. Завязь нижняя с одним висячим семязачатком в каждом гнезде. Плоды костянквидные, реже ягоды. Семена с маленьким зародышем и обильным



Рис. 695. *Banksia coccinea*: 1 - ветвь с соцветием; 2 - бутон; 3 - цветок; 4 - лепесток с тычинкой; 5 - продольный разрез бутона; 6 - диаграмма цветка

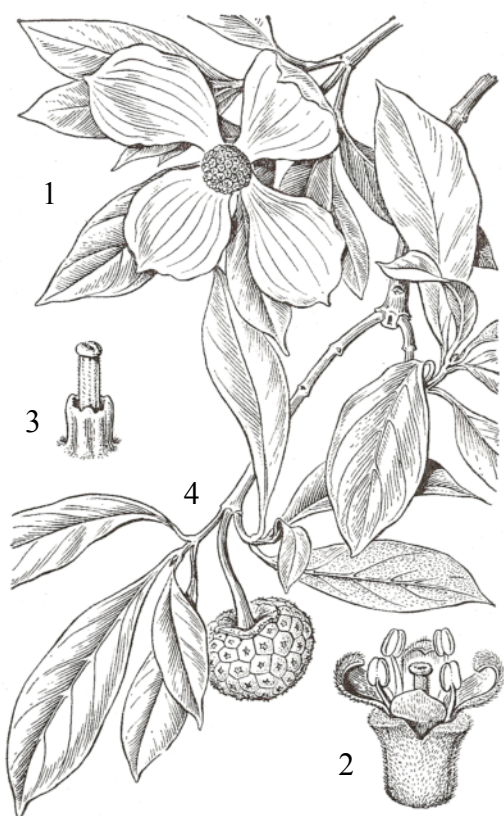


Рис. 696. *Cornus capitata*: 1 - ветвь с головчатым соцветием и лепестковидными чешуями; 2 - цветок; 3 - столбик с диском; 4 - плодоносящая ветвь.

эндоспермом.

Порядок включает 7 семейств, большинство из которых являются олиготипными. Самым крупным семейством является Кизиловые (*Cornaceae*), насчитывающее 6 родов и 55 видов, распространённых в северных умеренных областях и Арктике, Южном Китае, Центральной Америке и Восточной Африке.

Наибольшее число видов в семействе принадлежит роду Кизил (*Cornus*) - около 50, обитающих в основном в умеренных областях Северного полушария. Чаще всего это листопадные деревья и кустарники, реже низкорослые полукустарники почти травянистого типа. Цветки четырёхчленные, с четырьмя мелкими зубцами или лопастями чашечки и с 4 белыми, пурпуровыми или жёлтыми лепестками. Цветки собраны в верхушечные или пазушные вильчато разветвлённые соцветия, иногда принимающие вид ложного зонтика или головки. В связи с невзрачностью цветков у

многих видов для привлечения насекомых-опылителей соцветия окружены крупными присоцветными листьями, окрашенными в яркие цвета. В этом случае соцветие играет роль крупного одиночного цветка и является антодием. На Черноморском побережье Кавказа культивируется гималайско-китайский вид Кизил головчатый (*Cornus capitata*, рис. 696), или "клубничное дерево". Своё второе название этот вид получил за плотное головчатое соцветие, окружённое 4 крупными яркими присоцветными листьями, развивающееся в сочное, похожее на ложный плод клубники, съедобное соплодие с клубничным ароматом.

Наиболее известным видом семейства, широко распространённым в естественных условиях и в культуре, является южно-европейско-кавказский Кизил мужской (*Cornus mas*, рис. 697). Он цветёт до появления листьев в марте-

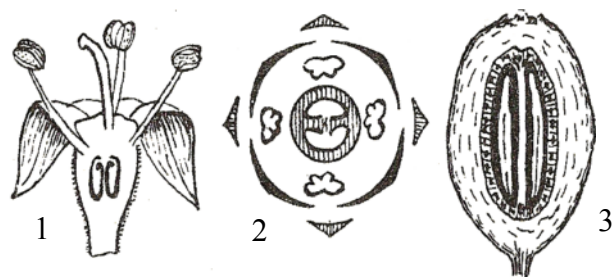


Рис. 697. *Cornus mas*: 1 - цветок в разрезе; 2 - диаграмма цветка; 3 - плод в разрезе

апреле. Цветки жёлтые, собраны в зонтиковидные соцветия, активно посещаются насекомыми, в том числе и пчёлами. Плоды - сочные костянки тёмно-красного цвета, богатые сахарами, органическими кислотами и витамином С.

Порядок *Cornales* филогенетически связан с наиболее



высокоорганизованными представителями *Geraniales*, в частности, *Saxifragales*. Несмотря на наличие примитивных признаков (древесные биоморфы) обладает высокоорганизованным четырёхкруговым цветком с нижней завязью.

### **Порядок Зонтикоцветные - *Apiales***

Представлен деревьями, кустарниками и травами с очередными, редко супротивными или мутовчатыми листьями, цельными или рассеченными, с прилистниками или с влагалищным основанием. В тканях часто находятся схизогенные секреторные каналы или вместилища, содержащие эфирные масла и смолы. Цветки обычно мелкие, в верхушечных или пазушных зонтиках, редко в кистях или колосьях, пятичленные. Чашечка представлена 5 зубчиками, иногда редуцирована. Лепестки венчика свободные, реже отсутствуют. Тычинок 5, расположенных между лепестками, иногда вдвое больше, реже неопределённое количество. Гинецей ценокарпный, из 2, реже 3-5 плодолистиков. Завязь нижняя, увенчанная железистым нектарным диском. Плоды костянковидные или ягодообразные, чаще сухие (двусемянка, вислоплодик). Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Порядок насчитывает 2 семейства: Аралиевые (*Araliaceae*) и Сельдерейные, или Зонтичные (*Apiaceae*).

Семейство Аралиевые (*Araliaceae*) насчитывает более 850 видов, распространённых в основном в тропиках и субтропиках, лишь немногие виды захотят в умеренные зоны и приурочены к океаническим побережьям. Это большей частью деревья и кустарники, в том числе лианы и эпифиты. Листья в подавляющем большинстве случаев пальчатосложные, реже перистосложные или простые, у основания черешка находится широкое, более или менее охватывающее стебель влагалище. Стебли и листья часто покрыты многочисленными шипами, как у растущего на Дальнем Востоке Элеутерококка колючего (*Eleutherococcus senticosus*, рис. 698,1-2). Цветки собраны в разнообразные соцветия - метёлки, элементарной частью которых является зонтик, реже головки, кисти или колосья. Плод - костянка, 2-5-косточковая, ярко окрашенная. У Элеутерококка завязь пятигнёздная. Плоды чёрные, почти шаровидные, в сухом состоянии с 5 сильно выступающими ребрами, с 5 крупными, сплюснутыми с боков косточками.

Наиболее широко распространён в умеренной зоне Северного полушария род Плющ (*Hedera*), насчитывающий 15 видов. Это лианы, прикрепляющиеся к опоре придаточными корнями. Вегетативные и генеративные побеги резко отличаются друг от друга, последние не несут придаточных корней и их листья имеют иную форму, как у растущего на Кавказе Плюща кавказского (*Hedera caucasigena*, рис. 698,3-5). Цветки видов этого рода имеют пятигнёздную завязь.

Небольшим количеством видов в семействе представлены травянистые жизненные формы. Одним из таких представителей является знаменитый Женьшень (*Panax ginseng*, рис. 698,6-9), распространённый в лесах Приморского края, Кореи и северо-востока Китая. Цветки имеют двугнёздную завязь. Для

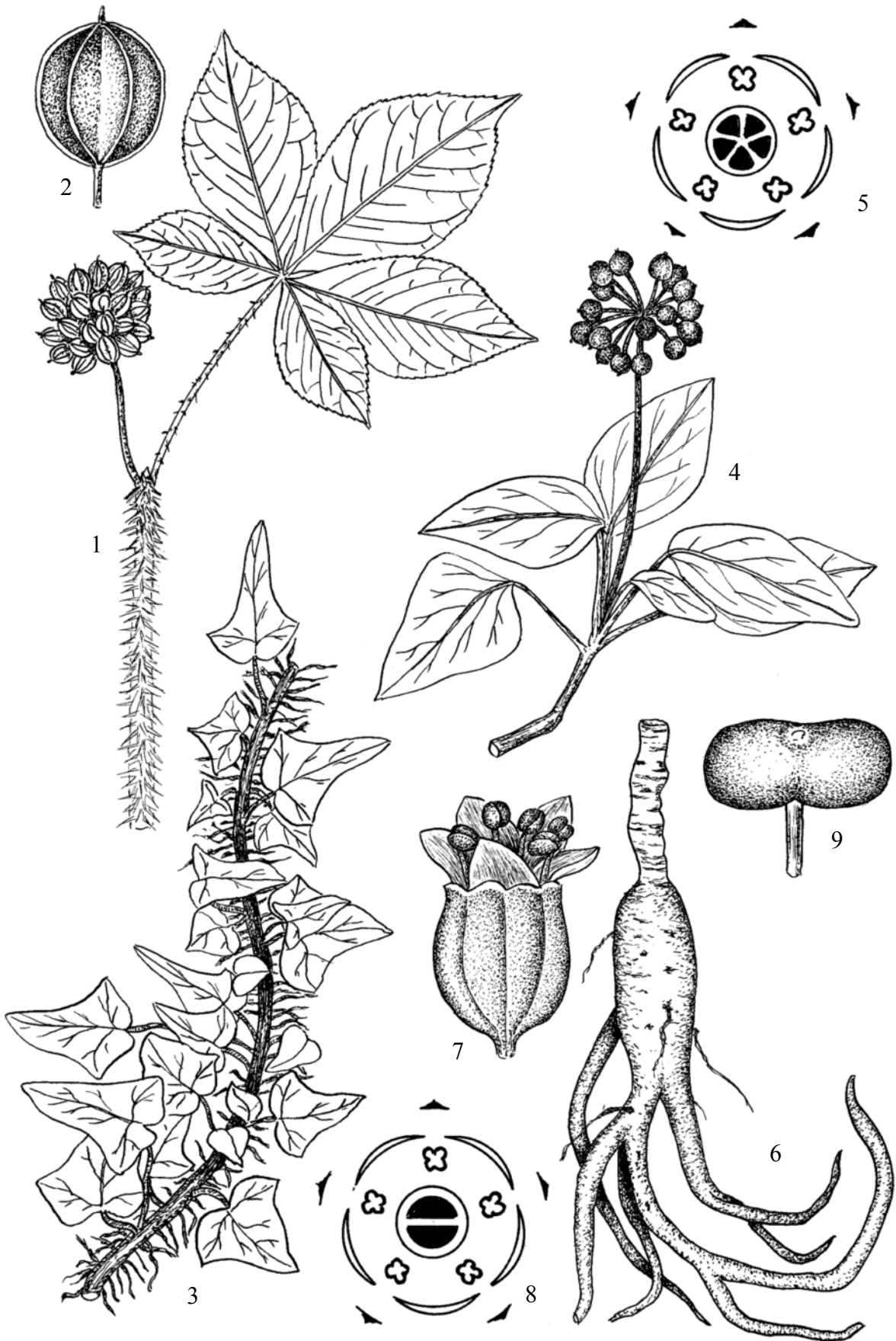


Рис. 698. *Eleutherococcus senticosus*: 1 - часть побега с плодами; 2 - плод. *Hedera caucasigena*: 3 - вегетативный побег; 4 - генеративный побег; 5 - диаграмма цветка. *Panax ginseng*: 6 - подземная часть; 7 - цветок; 8 - диаграмма цветка; 9 - плод

этого реликтового растения характерно крайне медленное развитие. Семена прорастают после двух лет покоя, первое цветение наблюдается у 8-10-летних растений. Подземные органы представлены корневищем и мясистым главным корнем. В них содержатся тритерпеновые гликозиды редкого в природе типа, обладающие тонизирующим и стимулирующим действием. Самые крупные из найденных корней имеют массу 300-400 г и возраст более 200 лет. В настоящее время Женьшень разводится в искусственных условиях, в том числе и на Северном Кавказе, а также используется метод культуры изолированных тканей.

Семейство Сельдерейные, или Зонтичные (*Apiaceae*) насчитывает около 3500 видов, распространённых по всему земному шару, но главным образом в умеренных областях Северного полушария. В большинстве случаев это травянистые растения с поочерёдно расположенными листьями, имеющими ясно выраженное, иногда сильно разрастающееся влагалище. Листовая пластинка редко цельная, чаще пальчато- или перисторасчленённая. Стебли обычно имеют утолщённые узлы. Междоузлия часто бороздчатые или ребристые, нередко полые внутри благодаря раннему разрушению сердцевины. Цветки собраны в простые или сложные зонтики. У основания простых зонтиков часто имеются мелкие листья, образующие обёртку. В случае сложного зонтика различают обёртку (листья у основания лучей первого порядка) и оберточку (листья у основания лучей второго порядка). Нередко обёртка, а иногда и оберточка отсутствуют. Цветки типичного для порядка строения, завязь всегда двугнёздная. Лепестки белые, жёлтые, розовые, на вершине часто раздвоенные. Плод сухой, двугнёздный, по созревании разделяется на два односемянных плодика (мерикарпия), находящихся на карпофоре - продолжении плодоножек - вильчато разветвлённым наверху. Название плода - двусемянка, или вислоплодник.

Анатомическое и морфологическое строение плода является важным систематическим признаком семейства. В околоплоднике каждой семянки по её длине проходят 5 проводящих пучков, соответственно которым на поверхности заметны 5 рёбрышек: 2 краевых и 3 спинных. Они отделены друг от друга ложбинками, под которыми расположены эфирно-масляные ходы (масляные каналы), число и размещение которых разнообразно. Иногда на месте ложбинок возникают вторичные рёбрышки. Первичные и вторичные рёбрышки могут быть крыловидными или нести различные придатки в виде шипиков, чешуек, бугорков и т.д. Семя плотно прилегает к околоплоднику или сростается с ним. Форма эндосперма (на поперечном разрезе) также имеет важное систематическое значение. Он может быть 3 типов: прямой (на поверхности, обращенной к плоскости расщепления плода - спайке - плоский, слегка выпуклый или вогнутый), согнутый (на той же поверхности проходит глубокая ложбина), и выдолбленный (имеет вогнутую форму на поперечном и на продольном разрезе). Семейство делится на 3 подсемейства: Щитолистниковые (*Hydrocotyloideae*), Подлесниковые (*Saniculoideae*) и Сельдерейные (*Apioideae*).

Подсемейство Щитолистниковые (*Hydrocotyloideae*) характеризуется костянообразными плодами с деревянистым внутренним слоем околоплодника

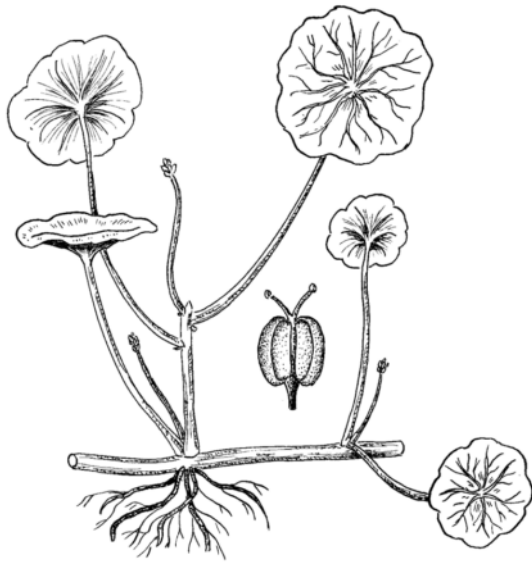


Рис. 699. *Hydrocotyle vulgaris*

(эндокарпием), отсутствием свободного карпофора и масляных каналов. Насчитывает около 400 видов, распространённых преимущественно в Южном полушарии, многие распространены в горах тропиков. При основании черешков листьев имеются небольшие прилистники.

Род Щитолистник (*Hydrocotyle*) насчитывает более 90 видов, растущих в тропиках, реже в умеренных поясах всего земного шара. В Европе и на Кавказе распространён Щитолистник обыкновенный (*Hydrocotyle vulgaris*, рис. 699). Это водное растение, имеющее

щитовидные листья, черешок которых прикрепляется к центру листовой пластинки. Цветки обоеполые, расположены в густых головчатых зонтиках, ось которых выходит из пазух листьев стелющегося побега. Плодики с боков плоско сжатые, с острыми ребрами. Масляных ходов нет. Это растение часто культивируется в аквариумах. У Центеллы азиатской (*Centella asiatica*, рис. 700) листья округло-почковидные, на коротких черешках, с широкой выемкой у основания, расположены мутовчато.

Подсемейство Подлесниковые (*Saniculoideae*) отличается мягким эндокарпием плодов, в котором имеются масляные каналы, и нектарником в виде железистого кольца, свободного карпофора нет. Кроме того, цветки видов этого подсемейства собраны в простые зонтики или головки. Прилистников нет.

Род Подлесник (*Sanicula*) насчитывают более 40 видов, распространённых по всему земному шару. Цветки в головчатых зонтиках, собранных в свою очередь в цимозные соцветия, обоеполые и отчасти мужские. Плоды шаровидные, густо усаженные крючковатыми щетинками, без ясно различимых рёбер. Масляные ходы многочисленны. Широко распространён Подлесник европейский (*Sanicula europaea*, рис. 701, 1-3), растущий в лесах, имеющий прикорневую розетку пальчатораздельных листьев на

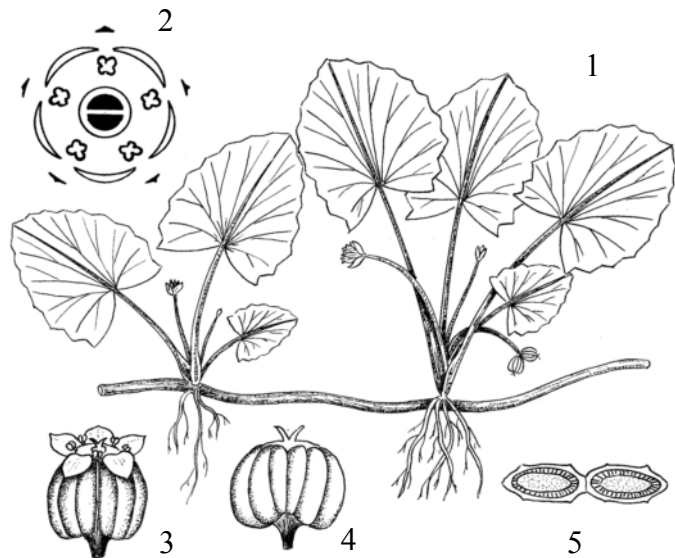


Рис. 700. *Centella asiatica*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - цветок; 4 - плод; 5 - плод в разрезе



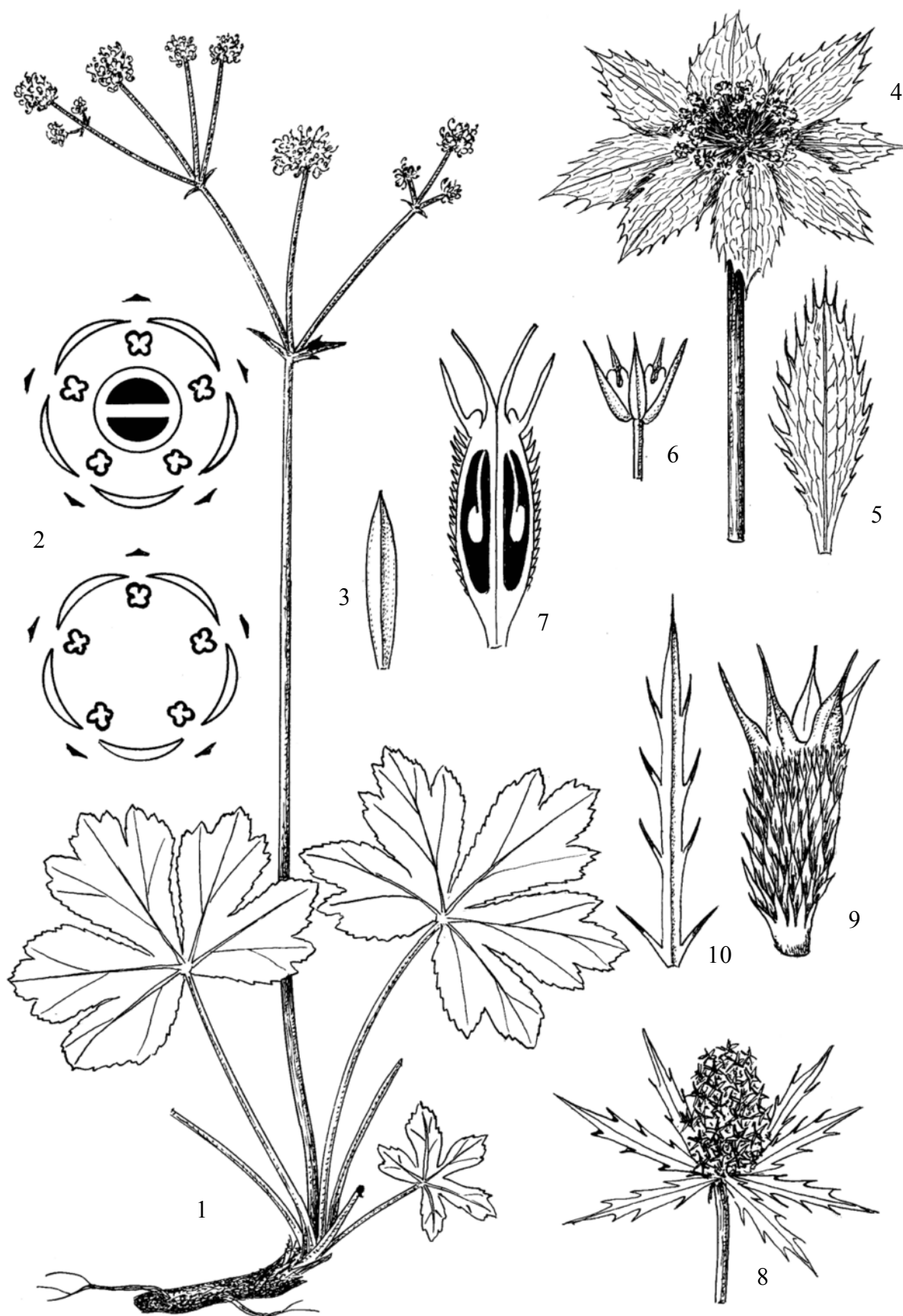


Рис. 701. *Sanicula europaea*: 1 - внешний вид; 2 - диаграммы обоеполого и мужского цветков; 3 - листочек обёртки. *Astrantia maxima*: 4 - соцветие; 5 - листочек обёртки; 6 - мужской цветок; 7 - женский цветок в разрезе. *Eryngium planum*: 8 - соцветие; 9 - плод; 10 - листочек обёртки

длинных черешках. Стеблевые листья уменьшенные или их совсем нет.

Род Астранция (*Astrantia*) насчитывает более 15 видов, распространённых в Европе, Малой Азии и на Кавказе. Цветки обоеполые и мужские, собраны в простой зонтик. Соцветие представляет собой антодий, листочки обёртки окрашены в розовый цвет, выполняют функцию привлечения насекомых-опылителей, как, например, у Астранции наибольшей (*Astrantia maxima*, рис. 701,4-7).

Род Синеголовник (*Eryngium*) насчитывает более 200 видов, распространённых по всему земному шару, кроме Центральной и Южной Африки. Цветки обоеполые, собраны в густые головки, окруженные колючими листочками обёртки. Зубцы чашечки также колючие, плод овальный, без рёбер, покрыт чешуйками. У широко распространённого в степной зоне Синеголовника плосколистного (*Eryngium planum*, рис. 701,8-10) головки соцветия, листья и стебли окрашены в голубой или синий цвет, жёсткие, склерифицированные, стеблевые листья и листочки обёртки колючие. Виды этого рода используются для сухих букетов.

Подсемейство Сельдерейные (*Apioideae*) представлено многочисленными родами и видами почти исключительно во внетропических странах Северного полушария. Эндокарп мягкий, с хорошо развитыми масляными каналами. Нектарник в виде сплошного выпуклого диска, карпофор почти всегда хорошо развит. На рисунке 702 приведены примеры двусемянок с различным типом эндосперма: прямым (Тмин обыкновенный - *Carum carvi*), вогнутым (Болиголов пятнистый - *Conium maculatum*) и выдолбленным (Кориандр посевной - *Coriandrum sativum*).

У некоторых видов Зонтичных хорошо выражена гетерофилия, как, например, у распространённой в лесах Южной Европы и Кавказа Смирнии пронзённой (*Smiranium perfoliatum*, рис. 703). У этого вида нижние листья на черешках, дважды

рассеченные, с яйцевидными листочками. Средние листья сидячие, трёхлопастные. Верхние также сидячие, цельные, широкояйцевидные, стеблеобъемлющие, эндосперм выдолбленный.

Многие виды семейства являются важными сельскохозяйственными культурами. Среди пищевых на первом месте стоит Морковь посевная (*Daucus sativa*, рис. 704,1). Это двулетнее растение, образующее в первый год розетку прикорневых листьев и

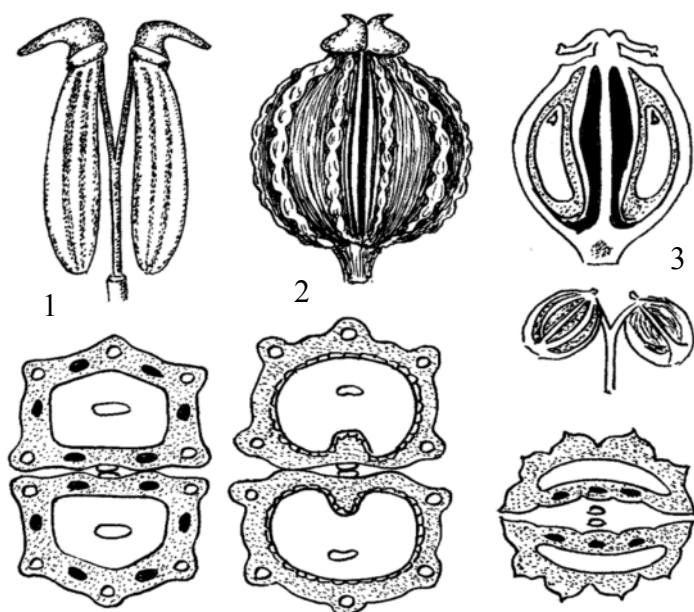


Рис. 702. Плоды *Apioideae*: 1 - *Carum carvi*; 2 - *Conium maculatum*; 3 - *Coriandrum sativum*

корнеплод, содержащий большое количество сахаров и каротин. В природе широко распространена Морковь дикая (*Daucus carota*, рис.704,2-4), обитающая на лугах, на сорных местах, по окраинам дорог. У этого вида корень тонкий, неокрашенный, несъедобный. Отличительной особенностью является наличие в центре соцветия одиночного бесплодного цветка на длинной цветоножке, лепестки которого окрашены в тёмно-красный цвет. Семянки со слабо развитыми первичными рёбрышками, покрытыми

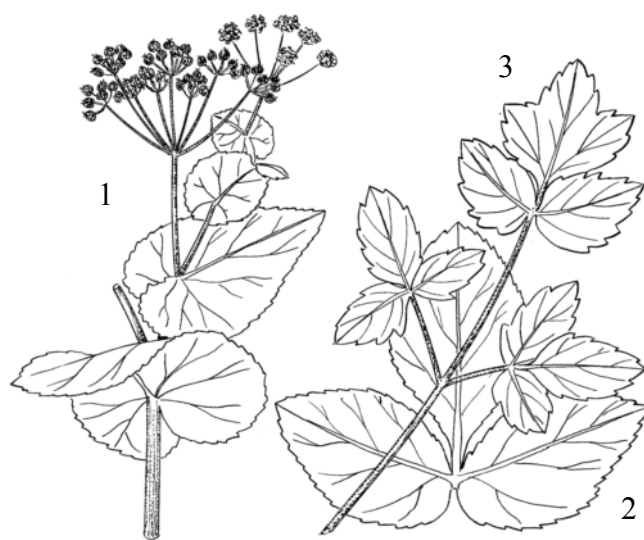


Рис. 703. *Smiranium perfoliatum*: 1- верхняя часть побега; 2 - средний лист; 3 - прикорневой лист

шипиками, и хорошо развитыми вторичными, имеющими многочисленные длинные шипы, крючковидно загнутыми на конце.

Не меньшее значение имеют и другие представители семейства: Петрушка курчавая (*Petroselinum crispum*), Сельдерей пахучий (*Apium graveolens*), Пастернак посевной (*Pastinaca sativa*), Укроп пахучий (*Anethum graveolens*), Тмин обыкновенный (*Carum carvi*), Кориандр посевной, или Кинза (*Coriandrum sativum*) и др.

Порядок *Apiales* филогенетически близок к порядку *Rhamnales* одинаковым общим планом строения цветка, сходным строением и положением семяпочек и их числом, наличием вместилищ выделений. С другой стороны, некоторые признаки сближают этот порядок с *Rosales*, у которых также встречается четырёхкруговые цветки, нижняя завязь и однопокровные семяпочки.

### Порядок Ворсянкоцветные - *Dipsacales*

Небольшие деревья, кустарники или травянистые растения с супротивными, реже мутовчатыми листьями, обычно без прилистников. Цветки в различного рода соцветиях, обычно обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, 4-5-членные, со сростнолепестным венчиком. Тычинки прикреплены к трубке или зеву венчика, в количестве равном его долям. Гинецей синкарпный, из 2-5 плодолистиков, иногда псевдомономерный. Завязь нижняя,

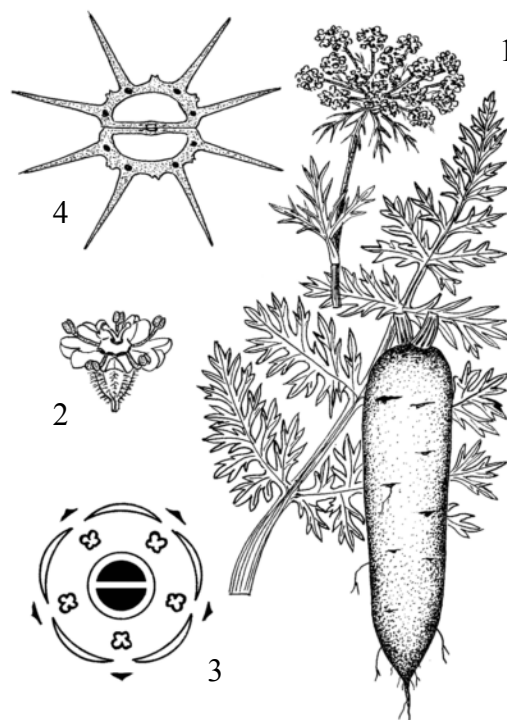


Рис. 704. *Daucus sativa*: 1 - корнеплод, лист и соцветие; *Daucus carota*: 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод в разрезе

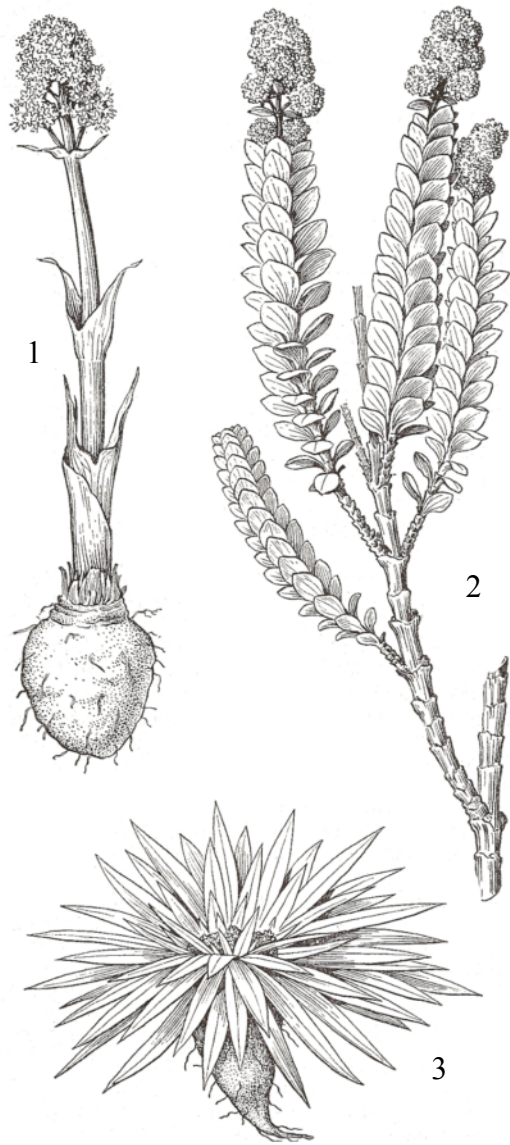


Рис. 705. 1 - *Valeriana denudata*; 2 - *V. bonplandiana*; 3 - *V. rigida*

редко верхняя. Плоды разных типов, раскрывающиеся или нераскрывающиеся, семена с эндоспермом или без него.

Порядок включает 8 семейств, из которых наиболее крупными являются Валериановые (*Valerianaceae*) и Ворсянковые (*Dipsacaceae*).

Семейство Валериановые (*Valerianaceae*) содержит 13 родов и свыше 400 видов, из которых 200 видов приходится на род Валериана (*Valeriana*), распространённых в умеренных и холодных районах Евразии, Северной Америки и Южной Африки. Этот род представлен многообразием жизненных форм и приспособлением к различным условиям обитания - от холодных высокогорий и арктических тундр до жарких пустынь, от сухих скал до болот при однообразии и постоянстве в строении цветка и плода. Особенно разнообразны виды этого рода в Центральной и Южной Америке. В горах Мексики на высоте 3000 м над уровнем моря растёт Валериана обнажённая (*Valeriana denudata*, рис. 705,1), имеющая подземный клубень, из которого выходит красноватый стебель с редуцированными листьями с широкими листовыми

влагалищами. В Северных Андах встречается кустарниковая Валериана бонпландская (*Valeriana bonplandiana*, рис. 705,2), достигающая в высоту 2,5 м, имеющая цельные плотнокожистые вечнозелёные листья на сближенных междоузлиях. Здесь же на высоте до 4000 м растёт Валериана жёсткая (*Valeriana rigida*, рис. 705,3) с укороченным стеблем и жёсткими шиловидными листьями, собранными в прикорневую розетку. В умеренной зоне Северного полушария широко распространена Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*, рис. 706; 707,1), являющаяся ценным лекарственным растением.

Цветки представителей семейства обычно зигоморфные, мелкие, в многоцветковых соцветиях, 5-членные, обычно обоеполые. Чашечка в виде зубчиков, чашелистики при плодах разрастаются в перистые ости, спаянные между собой в основании и образующие хорошо заметный белый хохолок (рис. 706,4), что является приспособлением к анемохории. Венчик почти всегда трубчатый, воронковидный, 5-лопастный. В основании трубки венчика находятся

мешковидные вздутия, внутри которых имеются волоски, у некоторых видов имеется шпорец. Тычинки прикрепляются к трубке венчика и чередуются с его лопастями. Число тычинок различно, закладывается 5 тычиночных бугорков, но развиваются не все, в сформированном цветке у разных представителей тычинок от 4 до 1 (рис. 707). Гинецей состоит из трёх плодолистиков, из которых плодущим является только один. Плод сухой, ореховидный, семена с прямым зародышем, без эндосперма.

Почти все многолетние представители семейства имеют характерный запах и горький вкус, обусловленный присутствием эфирного масла, содержащего валериановую кислоту, камфару, ванерол, а также алкалоиды валерин и хатилин. Благодаря этому растения семейства являются сырьём для приготовления успокаивающего, тонизирующего и стимулирующего средства, широко используемого в медицине.

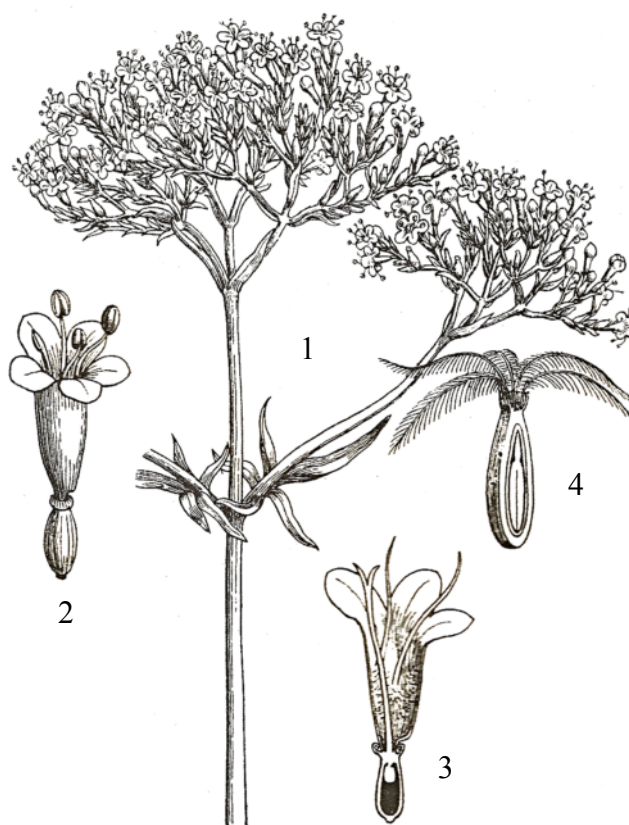


Рис. 706. *Valeriana officinalis*: 1 - соцветие; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - плод

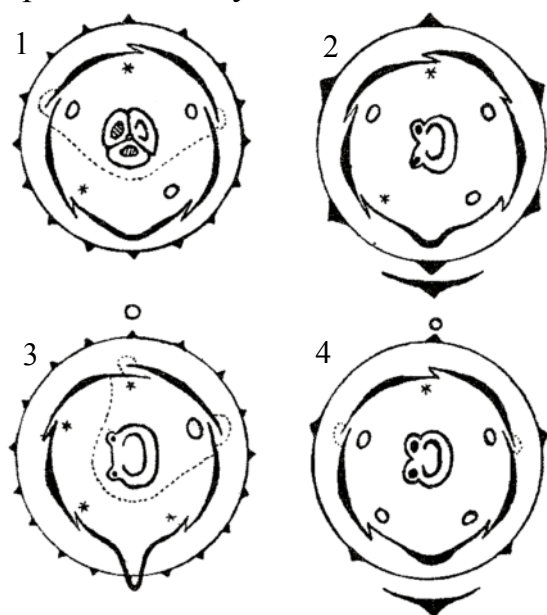


Рис. 707. Диаграммы цветков *Valerianaceae*: 1 - *Valeriana officinalis*; 2 - *Valerianella coronata*; 3 - *Centrantus ruber*; 4 - *Partinia* sp.

Семейство Ворсянковые (*Dipsacaceae*) включает 10 родов и около 300 видов, распространённых главным образом в странах Средиземноморья и в Западной Азии, а также в Европе. Немногие виды на восток доходят до Гималаев, Японии, Китая, на севере - до таёжной зоны. Они встречаются в лесах и на болотах, на сухих склонах, на субальпийских лугах и в степных, полупустынных и пустынных сообществах.

Представители семейства - многолетние, двулетние и однолетние травы, реже полукустарники, с прямым или вьющимся стеблем, иногда почти бесстебельные, с супротивными простыми или рассечёнными листьями без прилистников. Цветки в верхоцветных соцветиях,



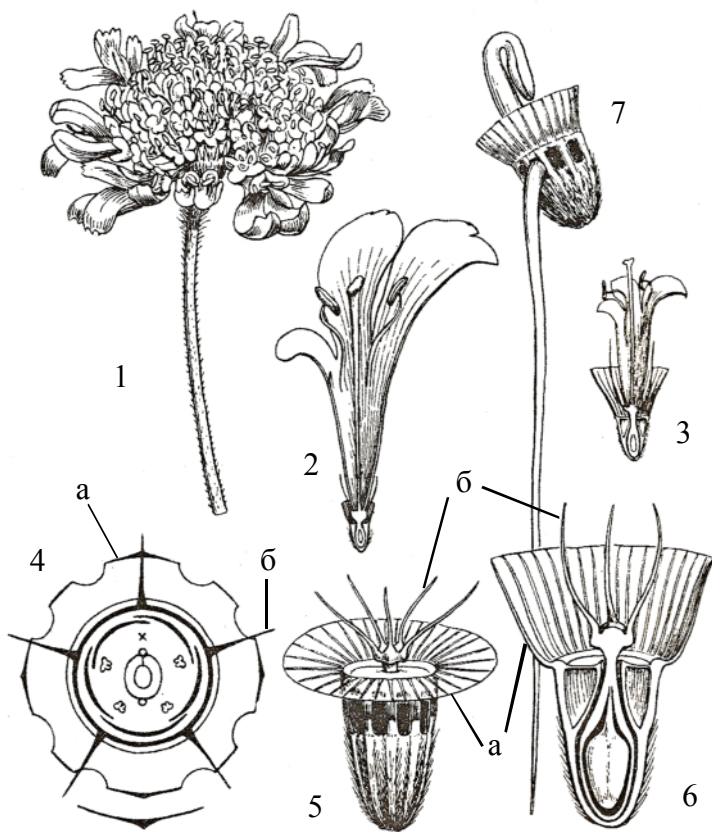


Рис. 708. *Scabiosa graminifolia*: 1 - соцветие; 2 - краевой цветок в разрезе; 3 - центральный цветок в разрезе; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод; 6 - плод в разрезе (а - обёрточка; б - чашечка); 7 - проросток

образующих густые головки, внешне напоминающие соцветие Сложноцветных, как у Скабиозы злаколистной (*Scabiosa graminifolia*, рис. 708). Головки состоят из конической, овальной или почти плоской оси, усаженной чешуйчатыми или плёнчатыми, иногда редуцированными до щетинок прицветниками, с цветками, расположенными по нескольким спиральям снизу вверх, и окружённой многочисленными листочками общей обёртки. Характерно также наличие сросшейся вокруг цветка обёрточки (или внешней чашечки), в то время как собственно чашечка редуцирована, расположена на верхушке завязи и представлена щетинками, либо её нет совсем. Цветки обычно зигоморфные,

особенно краевые в соцветии. Венчик образует довольно длинную трубку, в отгибе 4-5-лопастный, окрашенный в разные цвета - белый, розовый, красный, синий, жёлтый и др. Тычинок 4, реже 2, прикреплённых в верхней части венчика. Гинецей из двух плодолистиков, псевдомномерный. Завязь нижняя, одногнёздная, с одним висящим семязачатком. Плод - орех, заключённый во внешнюю чашечку и обычно увенчанный щетинками настоящей чашечки. Семена с тонкой кожурой, маслянистым эндоспермом. Зародыш прямой, хорошо дифференцированный, с мясистыми семядолями.

У Ворсянковых довольно своеобразный порядок распускания цветков в соцветии, происходящее волнами: от середины соцветия вверх и вниз; от основания соцветия и его середины вверх; от основания соцветия к вершине. Цветки протандричны, в цветущем соцветии можно наблюдать три чёткие фазы: интерфазу - когда все цветки открыты, но пыльники и рыльца находятся внутри венчика; мужскую фазу - когда все пыльники выносятся за пределы венчика и начинают пылить; женскую - когда пыльца из пыльников высыпается и большая их часть опадает, рыльца выступают за пределы венчика. Краевые цветки в соцветии имеют неразвитые семязачатки и пыльники, их функция ограничивается привлечением насекомых. Они открываются первыми и не увядают до оцветания всего соцветия, которое биологически подобно одиночному цветку - антоиду.

Порядок является наиболее высокоорганизованным в эволюционном плане среди *Cornanae*, о чём свидетельствует преобладание травянистых биоморф, нижняя завязь, редукция частей андроцея, приспособления к опылению и распространению плодов. Наиболее близок к порядку *Cornales* и имеет общее с ним происхождение.

Общая схема филогенетических отношений подкласса *Rosidae* представлена на рисунке 709. Наиболее примитивной группой порядков является *Rosanae*, представители которой относятся к Многоплодниковым с апокарпным гинецеем, но уже среди них проявляется тенденция к синкарпии. В группе порядков *Geraniae* этот признак проявляется у многих представителей, особенно у *Saxifragales*, простым апокарпным гинецеем обладает крупный порядок *Fabales*. В ветви *Geraniales-Polygalales-Rutales* прослеживается тенденция от частичного до полного срастания отдельных плодолистиков с образованием столбика с лопастным рыльцем, затем головчатым.

Наиболее организованными является группа порядков *Cornanae*, обладающие четырёхкруговыми цветками, характеризующиеся развитием нектарного диска у большинства представителей. Среди порядков, цветки которых имеют верхнюю завязь, обособленно стоит порядок *Proteales*, представители которого обладают простым апокарпным гинецеем, проявляющим тенденцию неполного срастания краёв плодолистика (гетеробатмия). Наиболее высокоорганизованными таксонами являются *Cornales*, *Apiales* и *Dipsacales*, цветки которых имеют нижнюю завязь, у многих представителей соцветия являются антоидами. Среди них имеет место проявление параллелизма в эволюции морфологических признаков, которыми обладает *Asterales*, а именно образование однокамерного (как у *Asteraceae*) псевдомономерного гинецея у *Dipsacaceae* через редукцию камер у *Valerianaceae*, но на основе не паракарпного, а синкарпного гинецея.

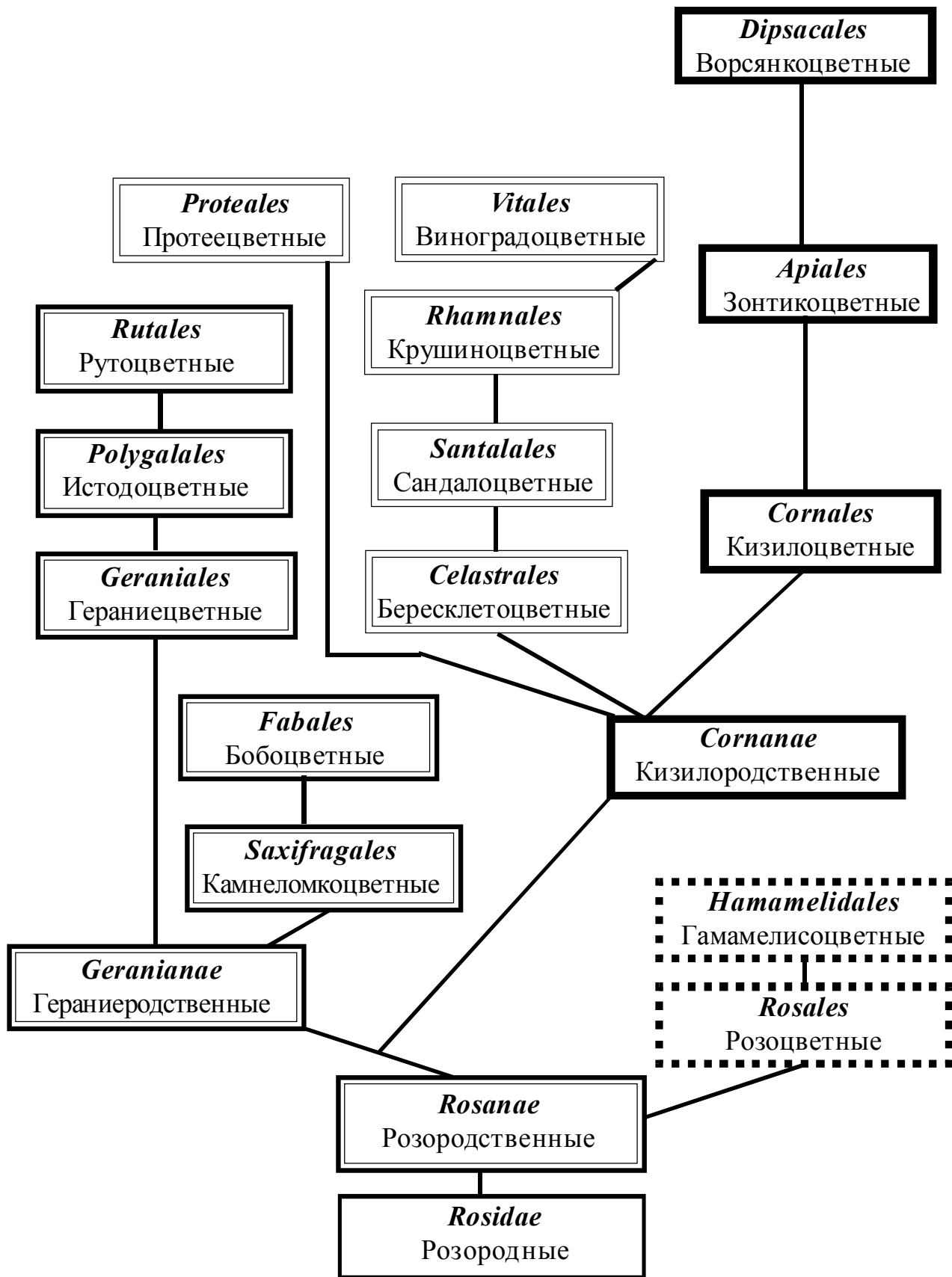


Рис. 709. Схема филогенетических отношений в подклассе Розородные - *Rosidae*



## ПОДКЛАСС КУВШИНКОРОДНЫЕ - *NYMPHAEIDAE*

Олиготипный таксон, представленный вторичноводными травянистыми растениями с простыми цельными или рассечёнными листьями без прилистников. Цветки одиночные, обоеполые или раздельнополые, актиноморфные, спиральные или спироциклические. Тычинки от многочисленных до нескольких. Гинецей апокарпный, завязь верхняя или нижняя. Подкласс включает одноимённый надпорядок и три порядка: Кувшиноцветные (*Nymphaeales*), Роголистникоцветные (*Ceratophyllales*) и Лотосоцветные (*Nelumbonales*).

### Порядок Кувшиноцветные - *Nymphaeales*

Представлен корневищными водными травянистыми растениями с очередными, цельными листьями, иногда с прилистниками. Сосуды отсутствуют, у некоторых представителей имеются только в корнях. Цветки крупные или небольшие, одиночные, обоеполые, преимущественно спироциклические. Околоцветник двойной. Тычинки многочисленные. Гинецей апокарпный или синкарпный. Порядок представлен двумя семействами: Кабомбовые (*Cabombaceae*) и Кувшинковые (*Nymphaeaceae*).

Семейство Кабомбовые (*Cabombaceae*) включает 2 рода, распространённых главным образом в Тропической Америке, Восточной Азии и в Австралии. Представители этого семейства имеют клубневидные корневища, длинные, шнуровидные стебли с двумя типами листьев - подводными, рассечёнными на узкие дольки, и надводными - цельными, плотными, лежащими на поверхности воды. Род Кабомба (*Cabomba*) насчитывает 7 видов, распространённых в Америке. Подводные листья расположены супротивно и имеют веерообразную форму. Стебель Кабомбы водной (*Cabomba aquatica*, рис. 710) достигает в длину 2 м. На его верхнем конце образуются 2-3 плавающих листа, имеющих округлую форму. От верхней части стебля отходят цветоносные побеги, выносящие над поверхностью воды мелкие цветки жёлто-белого цвета. В цветке 3 чашелистика, 3 лепестка, 6 тычинок и 3 свободных плодолистика. В каждом плодолистике 2-3 семечки, располагающиеся между средней и боковыми жилками.

Плоды листовкообразные, но не раскрывающиеся. Семена с маленьким

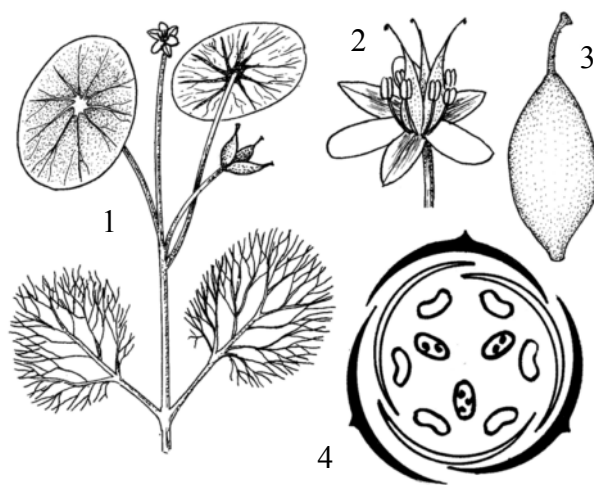


Рис. 710. *Cabomba aquatica*: 1 - верхняя часть побега с подводными и надводными листьями; 2 - цветок; 3 - плод; 4 - диаграмма цветка

зародышем, окруженным тонким слоем эндосперма и обильным периспермом. Виды рода Кабомба являются популярными аквариумными растениями, легко размножаются вегетативно.

Род Бразения (*Brasenia*) насчитывает всего 2 вида, распространённых в Юго-Восточной Азии, Африке и в Австралии. У Бразении пурпурной (*Brasenia purpurea*, рис. 711, 1-3) подводные листья цельные, на коротком черешке, надводные - щитовидные, округлые, 5-8 см в диаметре. Цветки одиночные, чашелистиков и лепестков по 3, тычинок 12-18, пестиков - 4-18. Плоды - невскрывающиеся 1-2-семенные листовки.

Семейство Кувшинковые (*Nymphaeaceae*) содержит около 80 видов, имеющих космополитное распространение. Листья крупные, плавающие, цветки также крупные, одиночные. У Кувшинки чистобелой (*Nymphaea candida*, рис. 711, 4-8)

имеется крупное, ветвистое корневище с проводящей системой - атактостелью, состоящей из рассеянно расположенных, закрытых проводящих пучков (по типу однодольных). Цветки спиральные, с неопределённым количеством частей околоцветника, тычинок и плодолистиков. Чашечка представлена 3-5 чашелистиками. Лепестки венчика постепенно переходят в тычинки. Гинецей синкарпный, завязь нижняя. Плод образован разросшимся, вогнутым цветоложем, заключающим многочисленные сросшиеся плодолистики (кожистая ягода).

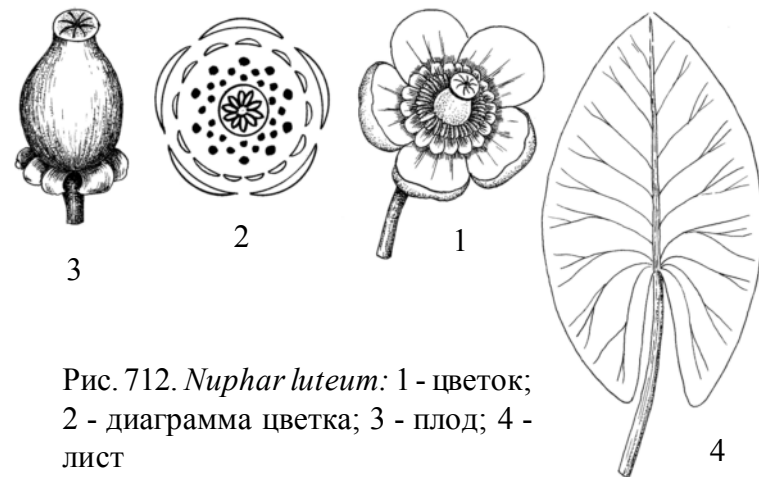


Рис. 712. *Nuphar luteum*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка; 3 - плод; 4 - лист

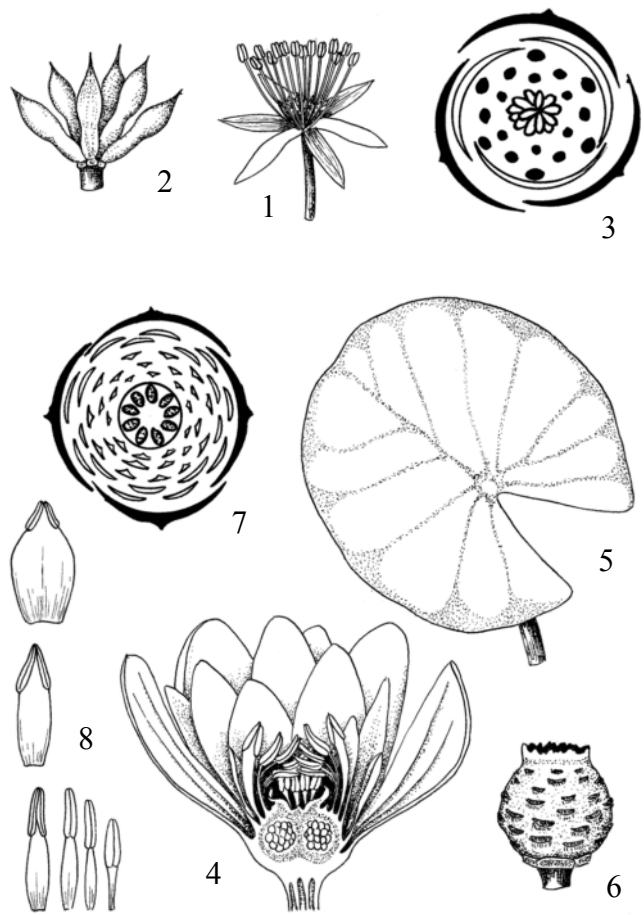


Рис. 711. *Brasenia purpurea*: 1 - цветок; 2 - плод; 3 - диаграмма цветка. *Nymphaea candida*: 4 - цветок в разрезе; 5 - лист; 6 - плод; 7 - диаграмма цветка; 8 - тычинки

Род Кубышка (*Nuphar*) насчитывает около 10 видов. Кубышка жёлтая (*Nuphar luteum*, рис. 712) имеет длинное, достигающее

нескольких метров длины корневище. Плавающие листья сердцевидно-овальные, на длинных, трёхгранных черешках. Цветки ярко-жёлтые, с двойным околоцветником. Чашелистики крупные, мясистые, в числе 5, окрашены в жёлтый цвет. Лепестки мелкие, в неопределённом количестве, чаще их 13. Тычинок много. Гинецей синкарпный, завязь верхняя. Пестик кувшиноподобный, с многолучевым рыльцем. Плод - кожистая ягода.

### Порядок Роголистникоцветные - *Ceratophyllales*

Включает полностью погружённые в воду многолетние растения, лишённые корней. Листья мутовчатые, однажды- или дважды дихотомически рассечённые, сидячие. Ксилема редуцирована, без сосудов, с трахеидами, превращенными в нелигнифицированные удлинённые запасующие клетки, в которых откладывается крахмал. Цветки одиночные, мелкие, раздельнополые, растения однодомные. Чашелистиков в женских цветках около 12, в мужских - 9-10, у основания сросшихся. Тычинок 5-27, чаще 8-18, свободных, расположенных спирально на выпуклом цветоложе, с очень короткими и широкими нитями, переходящими в широкие и мясистые связники с надсвязниками. Гинецей из одного плодолистика, с длинным и острым стилодием и одним семязачатком. Плоды - орешки. Семена с тонкой кожурой, без эндосперма, с толстыми мясистыми семядолями.

Порядок монотипный, включает один род - Роголистник (*Ceratophyllum*), насчитывающий 6 видов, обитающих в пресных водах. Наиболее широко распространённым видом является Роголистник погружённый (*Ceratophyllum demersum*, рис. 713). Он имеет хорошо выраженный олиственный стебель с плотно расположенными рассечёнными листьями, покрытыми своеобразными волосками, в противоположность Кувшинкоцветным не выделяющими слизи и их функция пока не ясна. Все органы растения покрыты кутикулой, что обычно не свойственно растениям, полностью погружённым в воду. Для удержания в донных отложениях развиваются особые ризоидальные ветви стебля, которые компенсируют отсутствие настоящих корней. Они белесы, одеты тонко рассечёнными листьями и проникают в ил, одновременно исполняя роль якорей и абсорбирующих органов.

Роголистникам свойственно довольно редкое явление - опыление под водой. Тычинки, созревая,

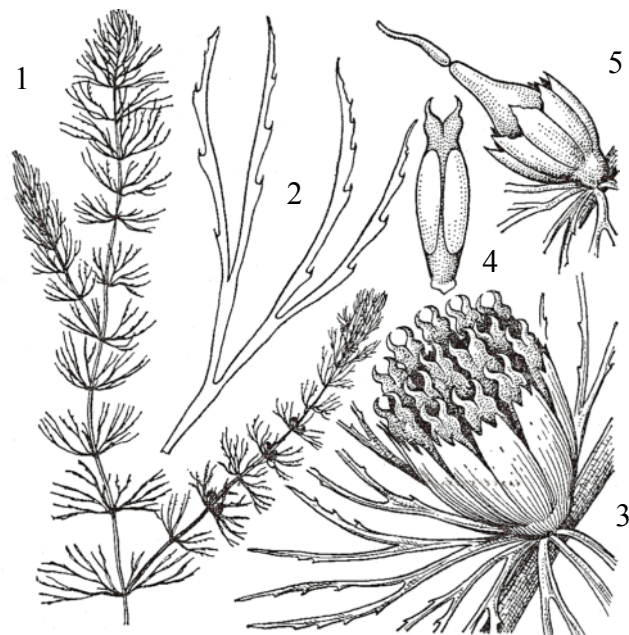


Рис. 713. *Ceratophyllum demersum*: 1 - часть растения; 2 - лист; 3 - мужской цветок; 4 - тычинка; 5 - женский цветок

отделяются от цветка и поднимаются на поверхность, при этом расширенный связник играет роль поплавка. После раскрытия пыльников пыльца высыпается, но, имея плотность несколько более высокую, чем вода, погружается медленно в воду и попадает на поверхность рылец.

Порядок довольно обособлен от других порядков, отличаясь отсутствием перисперма в семенах, строением семязачатков, мутовчатым расположением листьев, безлепестным цветком, строением тычинок и подводным опылением.

### Порядок Лотосоцветные - *Nelumbonales*

Представлен водными травянистыми растениями с толстыми корневищами и длинночерешковыми листьями, возвышающимися над поверхностью воды. Сосуды с очень примитивными трахеидоподобными члениками. Цветки крупные, обоеполые, спироциклические. Порядок представлен одним семейством Лotosовые (*Nelumbonaceae*), включающим 1 род - Лотос (*Nelumbo*).

Род Лотос (*Nelumbo*) насчитывает 2 вида, распространённых в Америке и Юго-Восточной Азии. Изолированные местонахождения Лотоса орехоносного (*Nelumbo nucifera*, рис. 714) находятся в дельте Волги, Кубани, Куры. Цветки ярко-розовые, высоко подняты над водой, обладают положительным гелиотропизмом, т.е. всегда обращены в сторону солнца. Чашелистиков 2,

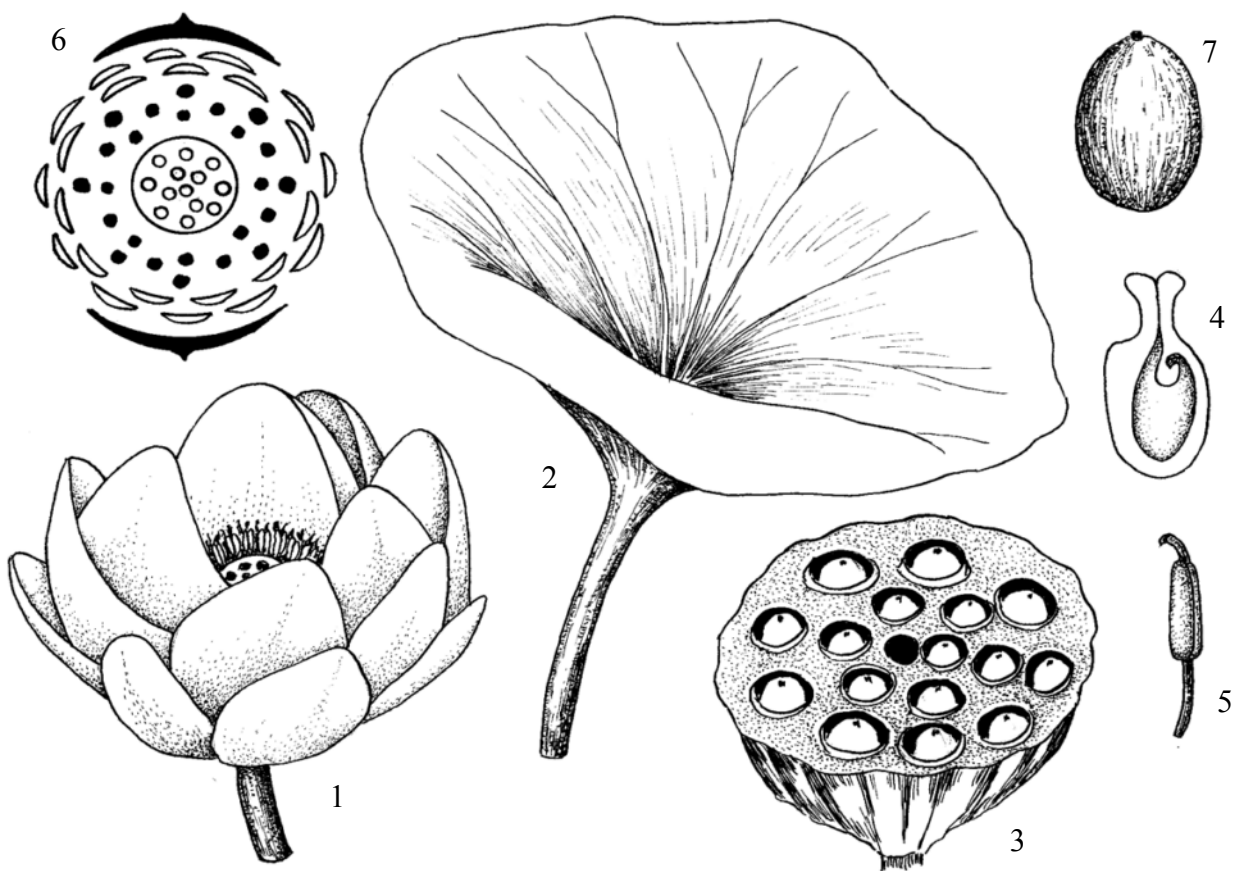


Рис. 714. *Nelumbo nucifera*: 1 - цветок; 2 - лист; 3 - цветоложе с плодами; 4 - пестик в продольном разрезе; 5 - тычинка; 6 - диаграмма цветка; 7 - плод

лепестки многочисленные (22-30), располагаются спирально. Тычинки также многочисленные, крупные, с большим, мясистым надсвязником, продолженным выше пыльников. Гинецей погружен в сильно разросшееся цветоложе, имеющее обратноконическую форму. Плодолистики бочонкообразные, располагаются спирально, с сидячими, блюдцевидными рыльцами. Зародыш очень крупный, с двумя семядолями, между которыми находится почка с 2-4 зародышевыми листьями. Семена сохраняют всхожесть в течение очень длительного времени (до 1000 лет).

Порядки *Nymphaeales*, *Ceratophyllales* и *Nelumbonales* представляют собой древние типы, близкие к *Ranunculales* и *Magnoliales*, о чём свидетельствует строение цветка (апокарпность, спиральность, неопределённость числа членов цветка). У них, так же как и у Лютиковых, семядоли часто срастаются у основания, образуя трубку. Проводящие пучки расположены по типу однодольных, главный корень также редуцируется. Вместе с тем имеются признаки более высокой организации у некоторых представителей: определённое число частей околоцветника, тычинок и пестиков (семейство *Cabombaceae*), нижняя завязь и синкарпия (семейство *Nymphaeaceae*). В связи с особыми условиями обитания шла редукция проводящей системы, которая у некоторых представителей осталась только в корнях. В систематическом отношении эти порядки являются важным звеном для перехода к собственно однодольным таксонам.

Схема филогенетических отношений в подклассе *Nymphaeidae* приведена на рисунке 715.

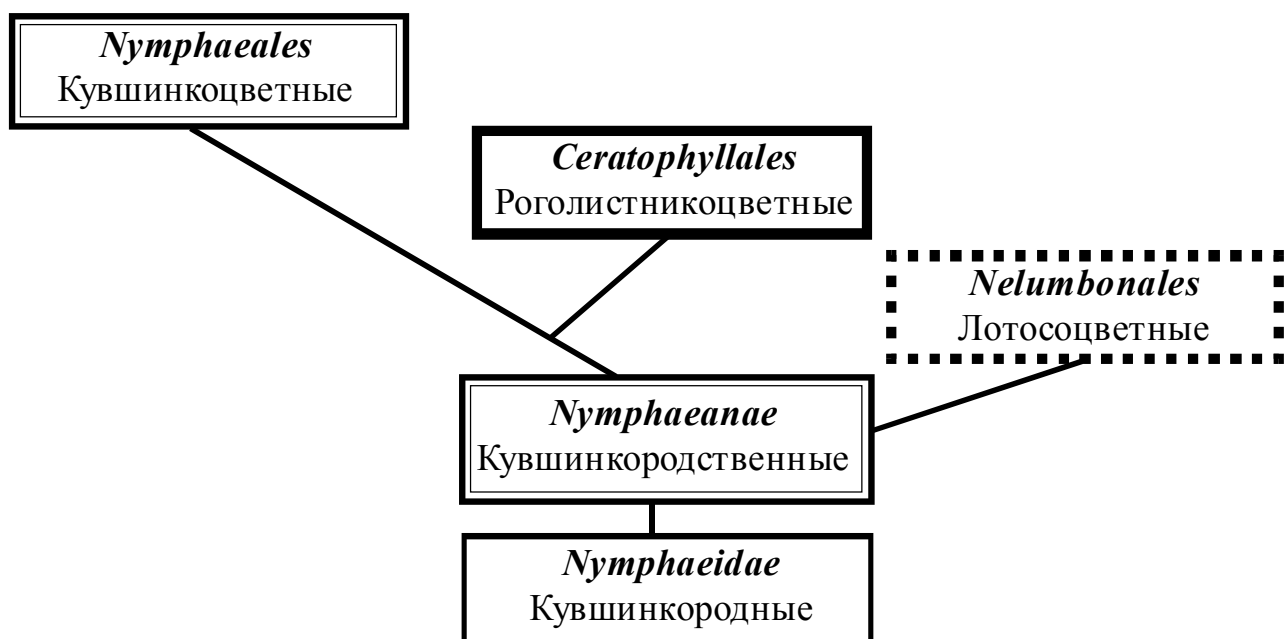


Рис. 715. Схема филогенетических отношений в подклассе Кувшинкородные - *Nymphaeidae*

## ПОДКЛАСС ЧАСТУХОРОДНЫЕ - *ALISMATIDAE*

Подкласс объединяет исключительно травянистые растения (за редким исключением), в семени которых образуется зародыш с одной семядолей, или зародыш не дифференцирован. Первый уровень представлен преимущественно многоплодниковыми типами с апокарпным гинецеем. На втором уровне - с синкарпным гинецеем и верхней завязью, на третьем - с синкарпным и апокарпным гинецеями, верхней и нижней завязями. Выделяются пять групп порядков (надпорядки): Частухородственные (*Alismatanae*), Лилиеродственные (*Lilianaе*), Коммелинородственные (*Commelinanae*), Ятрышникородственные (*Orchidanae*) и Осокородственные (*Cyperanae*). Начиная со второго уровня группы порядков *Lilianae-Orchidanae* и *Commelinanae-Cyperanae* рассматриваются как близкородственные таксоны, составляющие единые эволюционные линии.

### Группа порядков (надпорядок) Частухородственные - *Alismatanae*

Водные или болотные травы. Листья очередные или реже супротивные или мутовчатые, с параллельным или дуговидным жилкованием, обычно с влагалищным основанием. Стебель у узлов с пазушными интравагинальными чешуйками. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Цветки в разного рода соцветиях, обоеполые или однополые, актиноморфные или зигоморфные. Гинецей обычно апокарпный или паракарпный, иногда синкарпный или псевдомономерный. Плоды разных типов, у наиболее архаичных представителей - многолистки. Семена обычно без эндосперма.

Надпорядок объединяет вторичноводные растения с апокарпным гинецеем и семенами без эндосперма. Основные порядки: Сусакоцветные (*Butomales*), Частухоцветные (*Alismatales*), Водокрасоцветные (*Hydrocharitales*) и Наядоцветные (*Najadales*).

### Порядок Сусакоцветные - *Butomales*

Представлен одним семейством (*Butomaceae*), включающим один вид, широко распространённый в Европе и нетропических областях Азии. Это Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*, рис. 716), достигающий в высоту 150 см. Нижняя часть растения представлена горизонтальным корневищем с придаточными корнями, от него отходят длинные, мечевидные листья и цветоносы, несущие на концах зонтиковидное соцветие. Это соцветие является ложным зонтиком и состоит из одного верхушечного цветка и трёх самостоятельных соцветий - извилин с сильно укороченными осями, что и создаёт впечатление зонтика. Сверху соцветие (до цветения) прикрыто покрывалом. Цветки обоеполые, актиноморфные, состоят из 6 расположенных двумя кругами светло-розовых лепестков, из которых наружные лишь немного меньше внутренних. Тычинок 9, расположенных в двух кругах, причём тычинки наружного круга располагаются парами против чашелистиков. Гинецей состоит из 6 сросшихся



у основания, не вполне замкнутых плодолистиков. Плод - многолистовка, каждая листовка вскрывается по внутреннему шву. Семена быстро тонут в воде. Может размножаться вегетативно при помощи отделяющихся почек, которые переносятся водой на большие расстояния. Корневища съедобны, вместе с семенами используются в Западной Европе в качестве лекарственного средства.

### Порядок Частухоцветные - *Alismatales*

Включает многолетние или однолетние водные или болотные травы с очередными листьями. Цветки одиночные или собраны в соцветия, актиноморфные, спироциклические или циклические, трёхчленные, с двойным околоцветником. Тычинок много или 6-9, реже 3. Гинецей из 3, 6, 9 или 15-20 свободных плодолистиков. По данным разных авторов включает разное количество семейств, среди которых типичным является семейство Частуховые (*Alismataceae*).

Семейство Частуховые (*Alismataceae*) насчитывает более 100 видов, имеющих космополитное распространение, но преимущественно в Северном полушарии. Это многолетние травы с коротким и толстым корневищем, на верхушке которого

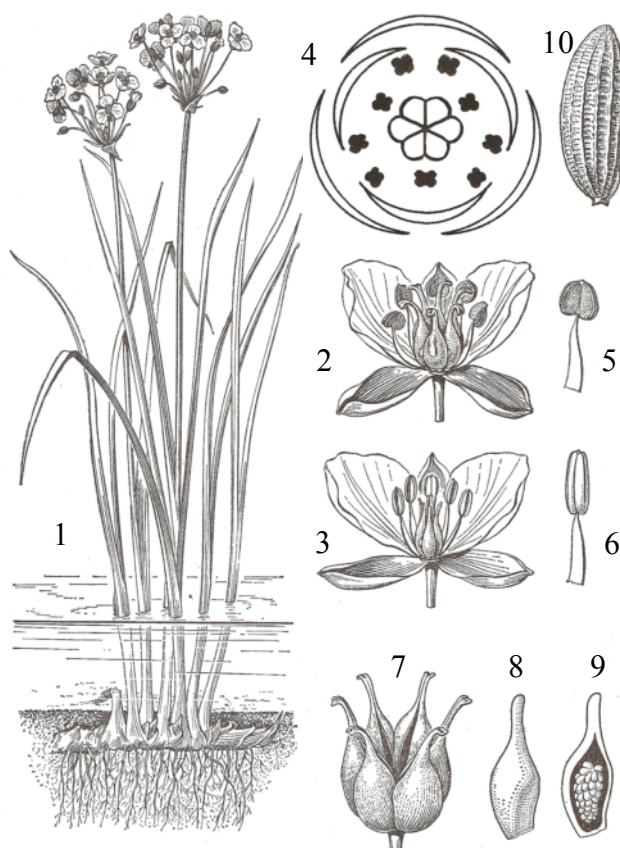


Рис. 716. *Butomus umbellatus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок в женской фазе; 3 - цветок в мужской фазе; 4 - диаграмма цветка; 5-6 - тычинки в женскую и мужскую фазы; 7 - плод; 8 - 9 - плодолистик; 10 - семя

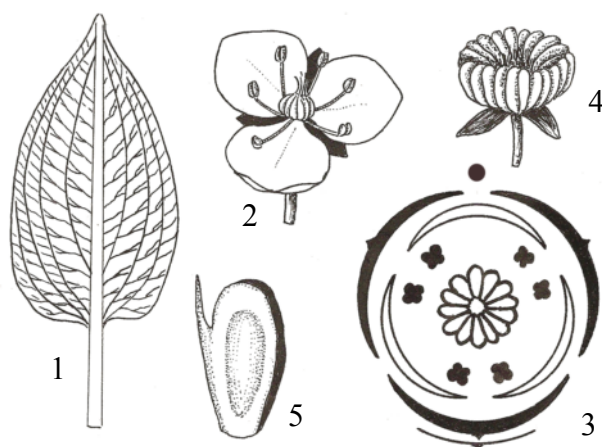


Рис. 717. *Alisma plantago-aquatica*: 1 - лист; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - плод; 5 - плодик

образуется розетка листьев и цветонос. Наиболее распространённым видом является Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*, рис. 717), листья которой похожи на лист подорожника. Цветки собраны в метелковидное соцветие, мелкие, с двойным околоцветником. Чашечка состоит из трёх зелёных чашелистиков, венчик - из трёх белых лепестков. Тычинок 6, расположенных парами против лепестков. Гинецей апокарпный, число плодолистиков

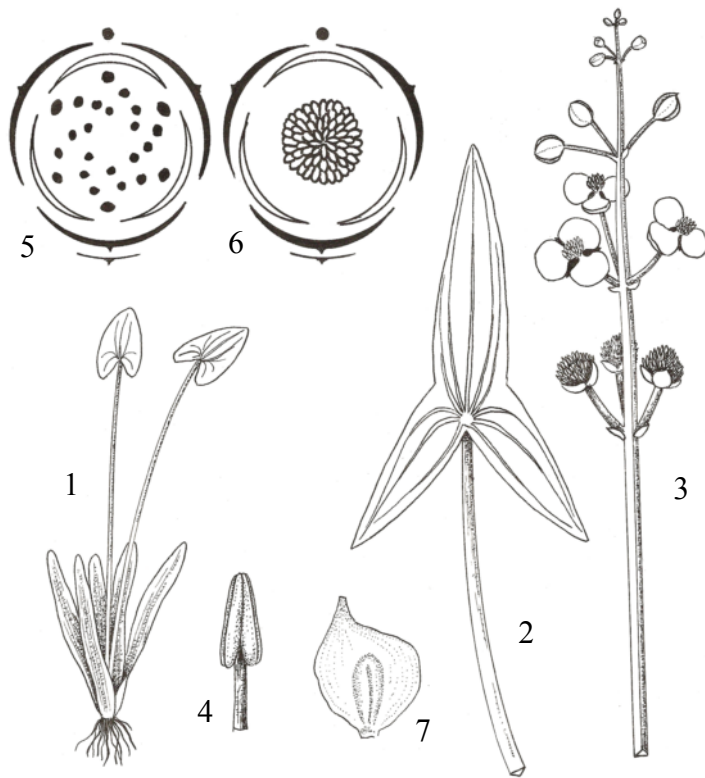


Рис. 718. *Sagittaria sagittifolia*: 1 - внешний вид с подводными и плавающими листьями; 2 - надводный лист; 3 - соцветие; 4 - тычинка; 5-6 - диаграммы мужского и женского цветков; 7 - плодик

листья со стреловидной листовой пластинкой. Цветки раздельнополые, собраны мутовками по 3, розовые. Тычинки и пестики в неопределенном количестве, расположены по спирали на выпуклом цветоложе.

### Порядок Водокрасоцветные - *Hydrocharitales*

Насчитывает 3 семейства и более 100 видов плавающих или погруженных растений. Цветки по строению сходны с представителями порядка Частухоцветные, но в отличие от них имеют нижнюю завязь с неполными перегородками между гнездами (паракарпный гинецей).

Семейство Водокрасовые (*Hydrocharitaceae*) является самым крупным в порядке, насчитывает около 100 видов, широко распространённых в умеренных областях Голарктики. Типичным представителем семейства является Водокрас лягушачий (*Hydrocharis morsus-ranae*, рис. 719). Он имеет раздельнополые

неопределённое. Края плодолистиков во время цветения не замкнуты, затем тесно смыкаются, но даже у зрелого плода не срастаются друг с другом. Плод - многоорешек.

Многим видам семейства свойственна гетерофилия. Наиболее показательным в этом отношении является Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*, рис. 718). Развиваясь на дне водоёма, он сначала образует розетку сидячих, широколинейных подводных листьев. Затем образуются длинночерешковые плавающие листья с эллиптическими пластинками и, наконец, возвышающиеся над водой длинно-черешковые

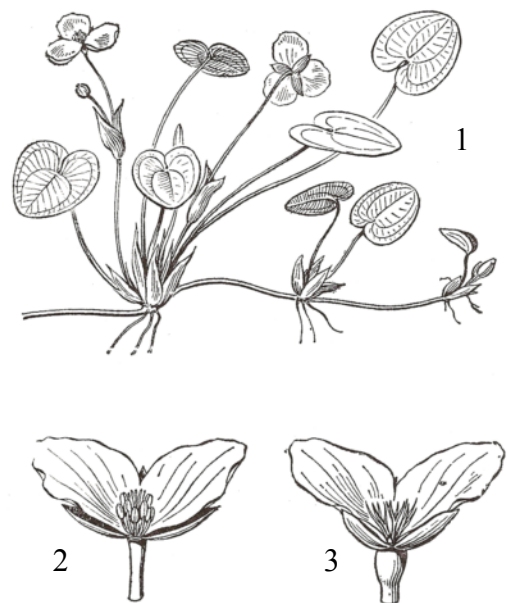


Рис. 719. *Hydrocharis morsus-ranae*: 1 - внешний вид; 2-3 - мужской и женский цветки



белые цветки, которые до цветения заключены в покрывало - чехол, образованный кроющими листьями. Плод ягодообразный, раскрывающийся по созреванию. К зиме образуются также особые отделяющиеся почки - турионы, покрытые слизистыми оболочками, посредством которых осуществляется вегетативное размножение. Культивируемая в аквариумной культуре Элодея канадская (*Elodea canadensis*, рис. 720) широко распространена в Евразии и Австралии, причём в Европе встречаются только женские особи.

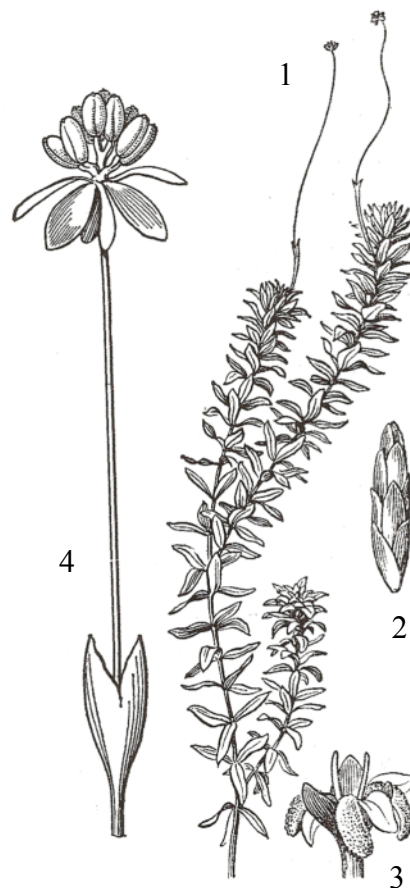
### Порядок Наядоцветные - *Najadales*

Болотные или чаще погружённые в воду многолетние или однолетние травы с цельными листьями. Сосуды только в корнях или полностью отсутствуют. Цветки собраны в разного рода соцветия, иногда одиночные, обоеполые или раздельнополые, актиноморфные, большей частью безлепестные, иногда полностью лишены околоцветника. Тычинок обычно 6, чаще 4, реже больше или только 1 или 2. Гинецей апокарпный или синкарпный, редко паракарпный. Плоды разных типов, у наиболее примитивных многолистовки. Семена без эндосперма.

Порядок включает 11 семейств, из которых наиболее характерными являются Апоногетоновые (*Aponogetonaceae*), Шейхцериевые (*Scheuchzeriaceae*), Ситничковые (*Juncaginaceae*), Рдестовые (*Potamogetonaceae*), Руппиевые (*Ruppiceae*), Взморниковые (*Zosteraceae*) и Наядовые (*Najadaceae*).

Семейство Апоногетоновые (*Aponogetonaceae*) представлено многолетними пресноводными травами с коротким клубневидным корневищем. Цветки собраны в соцветие колос, снабженный у основания рано опадающей чешуёй. Цветки мелкие, обоеполые, реже раздельнополые, актиноморфные. Околоцветник обычно состоит из двух свободных лепестковидных сегментов. Тычинок 6, расположенных в двух кругах. Гинецей состоит из 3-6 плодолистиков, иногда срастающихся у основания. Плод - многолистовка.

Семейство содержит один род - Апоногетон (*Aponogeton*), включающий 45 видов, распространённых в Африке, Южной Азии и Северной Австралии. Особенно много видов этого рода на Мадагаскаре (11). Многие виды культивируются в качестве аквариумных растений. Листья имеют короткое влагалище, черешок и листовую пластинку. Обычно листовая пластинка несёт утолщённую среднюю жилку и несколько дополнительных дуговидных жилок, соединённых друг с другом и со средней жилкой сетью поперечных анастомозов. У Апоногетона мадагаскарского (*Aponogeton madagascariensis*, рис. 721,1-6)



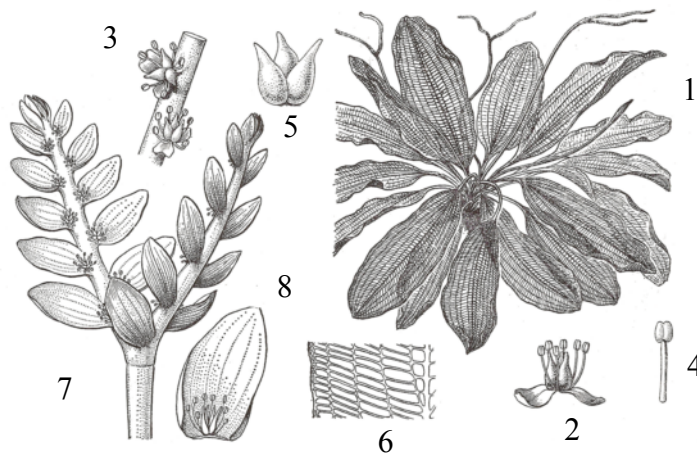


Рис. 721. *Aponogeton madagascariensis*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - часть соцветия; 4 - тычинка; 5 - плод; 6 - часть листовой пластинки. *Aponogeton distachyon*: 7 - соцветие; 8 - цветок

(*Scheuchzeriaceae*) представлено многолетними болотными растениями с симподиальным корневищем и стеблем, покрытым спирально расположенными линейными листьями. Цветки собраны в терминальные кисти, обоеполые, актиноморфные. Околоцветник чашечковидный, состоит из 6 сегментов, расположенных в двух кругах. Тычинок 6. Гинецей из трёх свободных плодолистиков. Плод - трёхлистовка, семена с крупным зародышем и остаточным эндоспермом.

Семейство монотипное, содержит единственный род и вид - Шейхцерия болотная (*Scheuchzeria palustris*, рис. 722, 1-4) - широко распространённый в холодных и умеренных областях северного полушария, где растёт на сфагновых болотах. Это небольшое (до 20 см высотой) растение с длинным, до 0,5 м корневищем. У основания листьев имеются длинные открытые влагалища, отделённые от пластинки поперечным перепончатым выростом - язычком, а на верхушке листа имеется водяная пора, служащая для выделения избытка воды. Растение ветроопыляемое. Наряду с семенным размножением хорошо развито и вегетативное за счёт деления ветвящегося корневища.

Семейство Ситничковые (*Juncaginaceae*) представлено болотными растениями, имеющими невзрачный

листовая пластинка уже в самом начале развития теряет ткань между жилками, принимает вид мелкоячеистой сети. Наиболее популярен в аквариумной культуре Апоногетон двуколосый (*Aponogeton distachyon*, рис. 721, 7-8).

Во всех тропических странах, где встречаются виды этого рода, богатые крахмалом корневища употребляются в пищу местными жителями в печёном или варёном виде.

Семейство Шейхцериевые

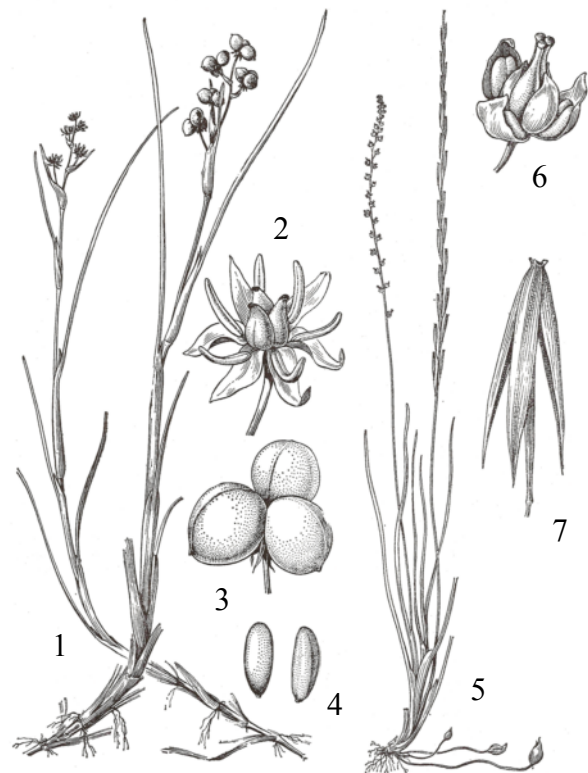


Рис. 722. *Scheuchzeria palustris*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - плод; 4 - семя. *Triglochin palustris*: 5 - внешний вид; 6 - цветок; 7 - плод

облик и небольшие размеры. Это семейство является переходным от энтомофильных таксонов этой группы к анемофильным и гидрофильным. Ареал охватывает все нетропические области северного и южного полушария. Большинство видов - розеткообразующие многолетники с двурядно расположенными листьями и колосовидными соцветиями. Представитель семейства Триостенник болотный (*Triglochin palustris*, рис. 722,5-7) распространён в умеренных областях северного полушария. Цветки актиноморфные, обоеполые, 3-членные. Сегменты околоцветника расположены двумя кругами и имеют оригинальное строение: с внутренней стороны они сильно вогнуты и к их основанию прикрепляется почти сидячий двугнёздный пыльник. Т.о. тычинки располагаются двумя кругами, но не чередуются с сегментами околоцветника. Гинецей состоит из 6 расположенных мутовчато плодolistиков, которые срастаются брюшной частью, причём три плодolistика развиты нормально, а три - редуцированы. Плод состоит из трёх свободных, невскрывающихся односеменных частей, каждая из которых внизу заканчивается длинным остриём. Основным способом распространения плодов - гидрохория. Но обращенные вниз длиннозаострённые части плода могут распространяться животными, запутываясь в шерсти или в перьях. Этому виду свойственно также вегетативное размножение. Осенью в пазухах нижних листьев образуются тонкие горизонтальные побеги, несущие на верхушке луковичеобразную почку. Материнское растение на зиму обычно отмирает.

Семейство Рдестовые (*Potamogetonaceae*) представлено многолетними или однолетними пресноводными травами. Отличительной особенностью является наличие у основания листьев прилистниковидных придатков, срастающихся друг с другом. Включает 2 рода и более 100 видов. Цветки собраны в колосовидные соцветия, обоеполые, актиноморфные, четырёхчленные. У Рдеста плавающего (*Potamogeton natans*, рис. 723) цветки в надводном колосе, зелёные, анемофильные. Сидячие пыльники прикреплены к основанию ноготков лепестков, так что тычинка и лепесток составляют одно целое. Гинецей состоит из четырёх свободных плодolistиков. Плоды костянообразные.

Семейство Руппиевые (*Ruppiaceae*) отличается полным отсутствием околоцветника, а также андроцеом, состоящим из двух тычинок, имеющих широкий связник, снабженный придатком. Включает один род (*Ruppia*), насчитывающий 10 видов,



Рис. 723. *Potamogeton natans*: 1 - внешний вид ; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка



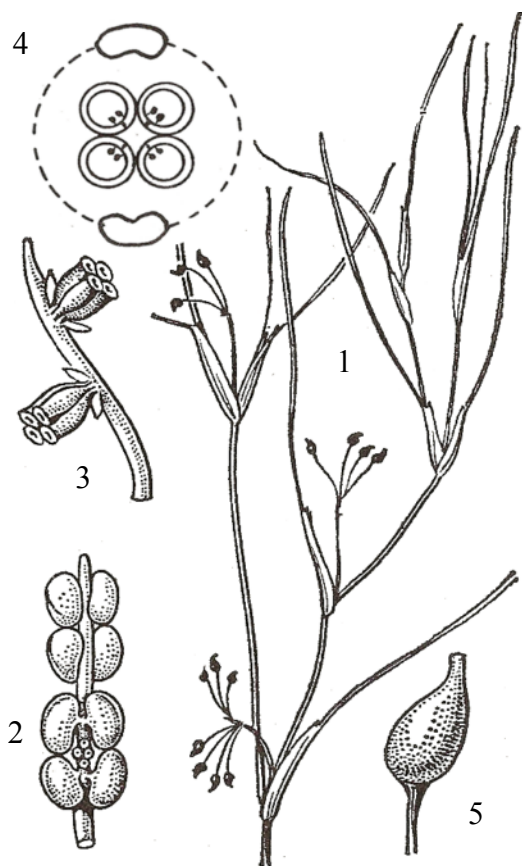


Рис. 724. *Ruppia maritima*: 1 - внешний вид ; 2 - соцветие с двумя цветками в мужской фазе; 3 - то же в женской фазе; 4 - диаграмма цветка; 5 - плод

распространённых во внетропических областях обоих полушарий, обитающих в водоёмах с различной степенью солёности. В солоноватых водоёмах широко распространена Руппия морская (*Ruppia maritima*, рис. 724). Соцветие состоит из двух сближенных обоеполюх цветков, которые в своём развитии проходят две фазы - мужскую и женскую. В мужской фазе цветок имеет 2 супротивных пыльника, между которыми расположен гинецей, состоящий из 4 неразвитых пестиков. После созревания пыльцы и вскрытия пыльников тычинки опадают, но разрастаются и созревают пестики. Кроме того, основания пестиков удлиняются, в результате чего каждый из них располагается на концах длинных ножек, выходящих из одной точки. Невскрывающиеся односеменные плодики имеют

обратногрушевидную асимметричную форму, костянообразные, т.к. наружная оболочка у них мясистая и богата крахмалом, а внутренняя твёрдая.

Семейство Взморниковые (*Zosteraceae*) представлено погруженными в воду

многолетними морскими травами с ползучими корневищами. Листья очередные, обычно двурядные, линейные или нитевидные, у основания влагалищные. Цветки мелкие, сидячие, расположены двурядно на одной стороне оси плоского, початковидного соцветия, однополые, однодомные. Мужские цветки редуцированы до 1 сидячего пыльника. Женские состоят из одного плодолистика, несущего один семязачаток. Пыльцевые зёрна лишены экзины и имеют нитевидную форму. Плод костянообразный.

Семейство насчитывает три рода, самым крупным из которых является Взморник (*Zostera*), насчитывающий 15 видов. Одним из наиболее широко распространённых видов является Взморник морской (*Zostera marina*, рис. 725), образующий подводные луга во внетропических морях северного полушария.

Семейство Наядовые (*Najadaceae*) представлено однолетними погруженными водными растениями с тонкими и очень ветвистыми стеблями и линейными, колючезубчатыми, у основания влагалищными листьями. Цветки очень мелкие, одиночные, однополые. Мужской цветок состоит из одного сидячего пыльника, расположенного на короткой ножке и одетого двумя перепончатыми покровами - наружным трубчатым и внутренним двулопастным, который плотно облегает тычинку и частично срастается с ней. Женский цветок не имеет околоцветника

и состоит из одного почти сидячего плодолистика с одним семязачатком. Верхняя часть плодолистика заканчивается 2-4 рыльцевидными ветвями, что даёт основание некоторым авторам считать гинецей псевдомономерным.

Плод нераскрывающийся, односеменной, с тонким мясистым околоплодником. Опыление происходит под водой, пыльца прорастает во время выхода из пыльника в воду, образуя пыльцевую трубку.

Семейство включает один род Наяда (*Najas*), насчитывающий около 50 видов, распространённых космополитно. Широко распространена Наяда малая (*Najas minor*, рис. 726).

Алисматиды филогенетически связаны с порядком Нимфейных (*Nymphaeales*), особенно с семейством *Cabombaceae* из двудольных и характеризуются рядом примитивных признаков. У подавляющего большинства Алисматид гинецей типично апокарпный, а у наиболее примитивных семязачатки расположены почти по всей внутренней поверхности плодолистика (ламинально-диффузная плацентация). Сосуды отсутствуют или имеются только



Рис. 725. *Zostera marina*: 1 - внешний вид ; 2 - соцветие; 3 - оно же на поперечном разрезе; 4 - плод; 5 - семя; 6 - мужской цветок; 7 - пыльцевое зерно; 8-9 - диаграммы мужского и женского цветков

в корнях, а корневища, стебли и листья содержат лишь трахеиды. В то же время у них имеется ряд эволюционно подвинутых признаков - совершенно лишённые эндосперма семена, далеко зашедшее приспособление к водному образу жизни.

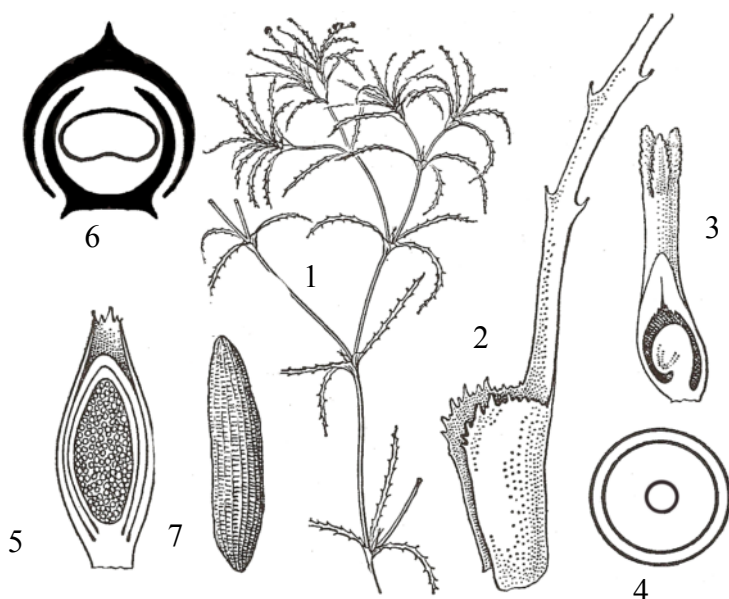


Рис. 726. *Najas minor*: 1 - внешний вид ; 2 - нижняя часть листа; 3 - женский цветок в разрезе; 4 - диаграмма женского цветка; 5 - мужской цветок в разрезе; 6 - диаграмма мужского цветка; 7 - семя

**Группа порядков (надпорядок) Лилиеродственные - *Lilianaе***

Многолетние травы, реже древовидные формы.

Листья простые, цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник простой, двухкруговой, свободнолистный, реже сростнолистный. Тычинок 6. Гинецей из 3 плодолистиков, в большинстве случаев синкарпный. Завязь верхняя. Плод - коробочка, реже ягода. Таксон насчитывает 18 порядков и около 75 семейств. Наиболее ярко отражающими морфологические признаки порядками являются Мелантиецветные (*Melanthiales*), Безвременникоцветные (*Colchicales*), Триллиецветные (*Trilliales*), Лилиецветные (*Liliales*), Амариллисоцветные (*Amaryllidales*) и Спаржецветные (*Asparagales*).

### Порядок Мелантиецветные - *Melanthiales*

Представлен травянистыми растениями, общим признаком которых является наличие корневища в подземной части. Включает 7 семейств, наиболее типичным из которых является одноимённое.

Семейство Мелантиевые (*Melanthiaceae*) распространено очень широко но наибольшее разнообразие видов во внутропических областях северного полушария и в Африке. Это самая архаичная группа в подклассе, близкая к *Polycarpicae*. Наиболее примитивный цветок у сапрофитной Петросавии звездчатой (*Petrosavia stellaris*, рис. 727). Околоцветник состоит из 6 сросшихся у основания сегментов, к которым прикрепляются тычинки. Гинецей имеет 3 плодолистика, коротко сросшихся у основания между собой и с сегментами

околоцветника. Плод - многолистовка, отдельные плодики которой раскрываются на верхней стороне.

Самым крупным родом семейства является род Чемерица (*Veratrum*), насчитывающий 45 видов, распространённых в умеренных и холодных областях северного полушария. Широко распространена Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*, рис. 728). Это высокое травянистое растение, листья которой имеют замкнутые влагалищные основания, вставленные друг в друга, создавая впечатление стебля (ложный стебель). Подземная часть представлена коротким, толстым, прямостоячим побегом, который считается промежуточным образованием между корневищем, клубнем и луковицей. На верхушке корневища ежегодно развивается крупная трёхгранная верхушечная почка, окруженная мясистыми и перегнивающими влага-лищными листьями. От верхней части корневища отходят несколько

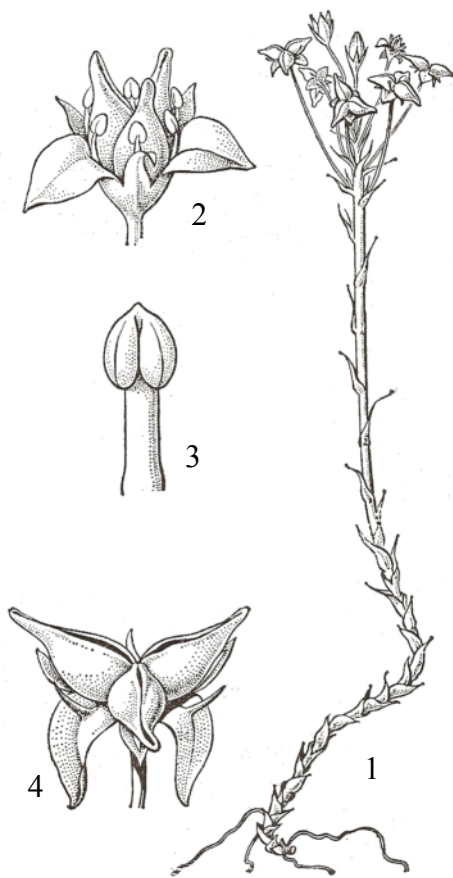


Рис. 727. *Petrosavia stellaris*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - плод



большее число зелёных листьев. Цветки собраны в метельчатое соцветие, мелкие, зеленовато-жёлтые. Сегменты околоцветника свободные. Плодолистики также свободные, не имеют ясно выраженного столбика. Плод - многолистовка. Растение чрезвычайно ядовито, настойка из подземных органов обладает инсектицидным действием и применяется в ветеринарии.

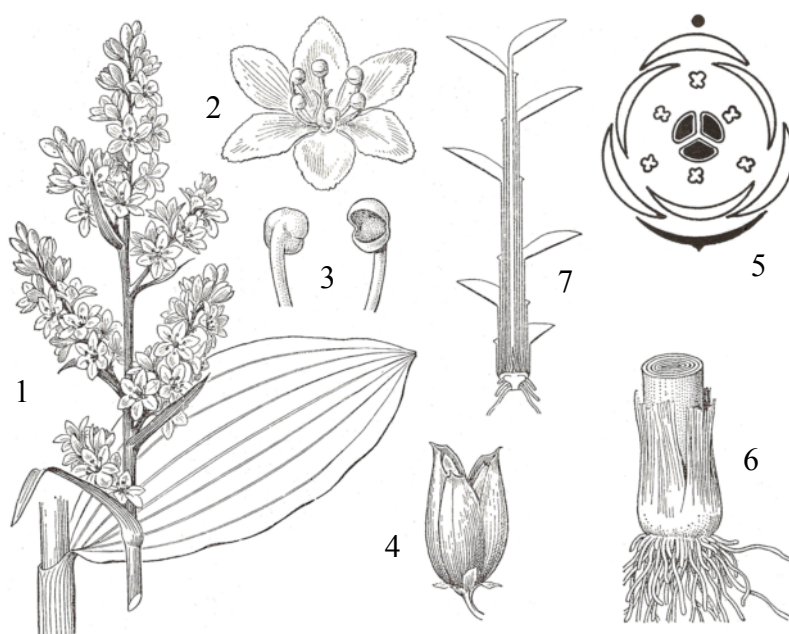


Рис. 728. *Veratrum lobelianum*: 1 - соцветие и узел; 2 - цветок; 3 - тычинки; 4 - плод; 5 - диаграмма цветка; 6 - нижняя часть растения; 7 - схема строения побега

### П о р я д о к Безвременниковые - *Colchicales*

Насчитывает 7 семейств, виды которых имеют в подземной части клубнелуковицу. Наиболее яркими морфологическими признаками обладает семейство Безвременниковые (*Colchicaceae*)

Семейство представлено эфемероидными геофитами с подземной клубнелуковицей и собранными в розетку листьями. Сегменты околоцветника свободные, с длинными ноготками или сросшиеся. Тычинки прикреплены к сегментам околоцветника. Самый примитивный цветок у средиземноморского Андрозимбума мелантиевого (*Androcymbium melanthoides*, рис. 729), в цветке которого плодолистики не полностью сросшиеся. У распространённой на



Рис. 729. *Androcymbium melanthoides*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - гинецей

Кавказе и в Передней Азии Мерендеры трёхстолбиковой (*Merendera trigyna*, рис. 730, 1-3) вся нижняя часть цветка вместе с завязью находится в земле и благодаря длинным свободным ноготкам цветок выносится на поверхность. Тычинки прикрепляются к основанию отгиба, плодолистики сросшиеся, с длинными нитевидными столбиками. Цветки функционально раздельнополые. Женские цветки характеризуются нормально развитым гинецеем, но мелкими пыльцевыми зёрнами и низким процентом их прорастания. Мужские цветки имеют редуцированную завязь с короткими столбиками и

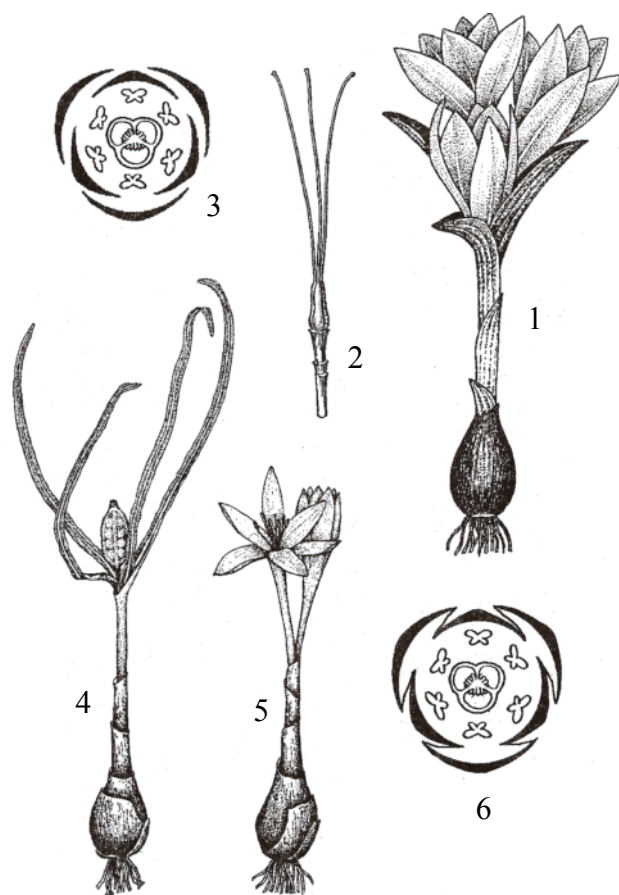


Рис. 730. *Merendera trigyna*: 1 - внешний вид; 2 - гинецей; 3 - диаграмма цветка. *Colchicum laetum*: 4 - весенний побег; 5 - осенний побег; 6 - диаграмма цветка

рудиментарными семязачатками, пыльцевые зёрна прорастают на 100%.

Самым крупным родом в семействе является род Безвременник (*Colchicum*), имеющий древне-средиземноморское распространение. Цветок у видов этого рода сростнолепестный, с длинной цилиндрической трубкой. Листья и цветки заключены в перепончатое влагалище, завязь подземная. Безвременник яркий (*Colchicum laetum*, рис. 730,4-6) цветёт осенью, в сентябре-октябре. В этот период растение безлистное. На следующий год весной появляются листья и созревают плоды - коробочки. Все части растения, особенно клубнелуковица, содержат колхицин, как и у всех представителей этого семейства.

## Порядок Триллиецветные - *Trilliales*

Монотипный порядок,

включающий одно семейство Триллиевые (*Trilliaceae*), содержащее 4 рода и около 60 видов, распространённых в гумидных областях северного полушария. Это многолетние травы с простым стеблем и одним ярусом мутовчатых листьев. Цветки одиночные, располагаются на верхушке стебля, обоеполые, актиноморфные, трёхчленные или четырёхчленные, с двойным околоцветником, реже безлепестные. Тычинок чаще 6, иногда значительно больше - до 36. Гинецей паракарпный или реже синкарпный, завязь верхняя, одногнездная или трёх-четырёхгнездная. Плод - ягода.

В семействе строение цветка отличается большим разнообразием. Типичный для однодольных цветков имеется лишь у представителей самого крупного рода Триллиум (*Trillium*). В цветке Триллиума прямостоячего (*Trillium erectum*, рис. 731,1-7) три чашелистика, три лепестка, 6 тычинок, расположенных в двух кругах и трёхгнездная завязь. У представителей рода Парис, или Вороний глаз (*Paris*) цветок четырёхчленный. Так самый распространённый вид Вороний глаз обыкновенный (*Paris quadrifolia*, рис. 731,8-12) имеет околоцветник, состоящий из 4 чашелистиков и 4 лепестков. Тычинок 8, располагающихся в двух кругах, завязь четырёхгнездная. У монотипного рода Кинугаса (*Kinugasa*), единственный вид которого Кинугаса японская (*Kinugasa japonica*, рис. 731,18-23) растет в



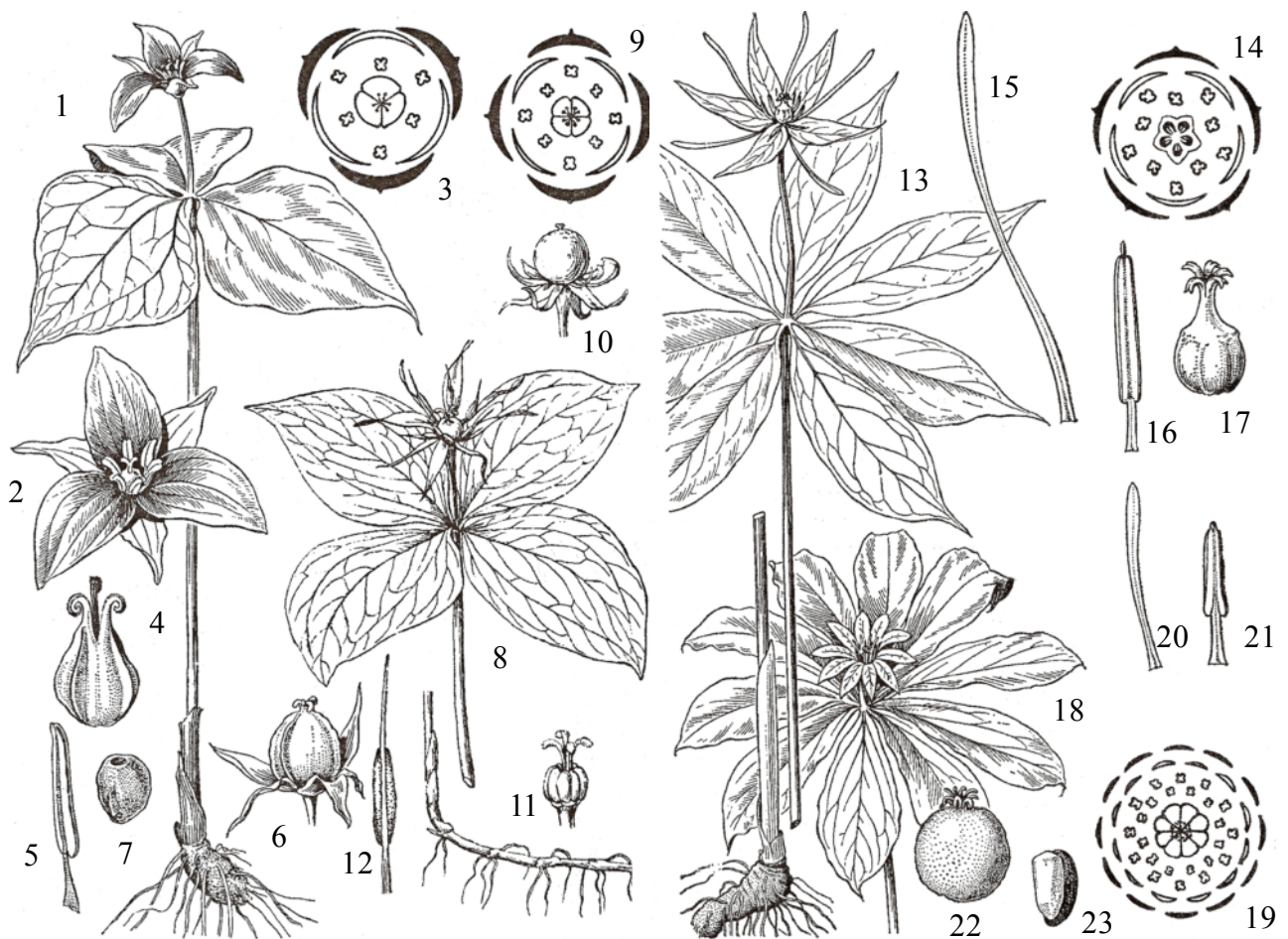


Рис. 731. *Trillium erectum*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - гинецей; 5 - тычинка; 6 - плод; 7 - семя. *Paris quadrifolia*: 8 - внешний вид; 9 - диаграмма цветка; 10 - плод; 11 - гинецей; 12 - тычинка. *Daiswa polyphylla*: 13 - внешний вид; 14 - диаграмма цветка; 15 - лепесток; 16 - тычинка; 17 - гинецей. *Kinugasa japonica*: 18 - верхняя часть растения; 19 - диаграмма цветка; 20 - лепесток; 21 - тычинка; 22 - плод; 23 - семя

горах острова Хонсю, околоцветник двойной, количество его частей неопределённое, от 7 до 12 чашелистиков и такое же количество лепестков, завязь 6-9-гнездная. Виды рода Даисва (*Daiswa*) распространены в Юго-Восточной Азии, также имеют цветки с неопределённым количеством частей - чашелистиков и лепестков от 4 до 10, тычинок - от 6 до 36. У самого широко распространённого вида Даисвы многолистной (*Daiswa polyphylla*, рис. 731, 13-17) цветок пятичленный, его диаграмма совпадает с диаграммой семейства *Geraniaceae* и других пятикруговых двудольных. Все эти признаки в сочетании с сетчатым жилкованием листьев характерны для *Magnoliopsida*. Таким образом, семейство *Trilliaceae* является ярким примером исключения из перечня признаков, характеризующих *Liliopsida* s.l.

### Порядок Лилиецветные - *Liliales*

Олиготипный порядок, насчитывающий 2 семейства, из которых самым крупным является семейство Лилейные (*Liliaceae*), виды которого распространены в умеренных и субтропических областях северного полушария,

особенно много видов в Западной Азии, Гималаях и Восточной Азии. Насчитывает 10 родов и 470 видов.

Это многолетние травянистые растения, отличающиеся следующими признаками: подземные запасующие органы всегда луковицы, сосуды обычно только в корнях, с лестничной перфорацией. Сегменты околоцветника свободные и обычно одинаковые, нектарники располагаются у основания сегментов околоцветника, гинецей синкарпный. Плод - коробочка, семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Строение луковиц разнообразно, они составлены сочными запасующими чешуями и плёнчатými влагалищными чешуями, верхушка которых охватывает основания зелёных листьев. На донце кроме обычных корней имеются втягивающие (контрактильные) корни, которые выполняют функцию заглубления луковицы, часто на значительную глубину. Листья цельные, ланцетные или линейные. Надземные цветоносные стебли бывают облиственные и безлистные - стрелки, в этом случае листья базальные. Цветки одиночные или собраны в верхушечное соцветие, обычно кисть. Околоцветник венчиковидный, состоит из 6 сегментов, располагающихся в двух кругах. Сегменты наружного круга обычно незначительно отличаются от сегментов внутреннего. Тычинок 6, расположенных в двух кругах, пыльники качающиеся. Завязь верхняя, трёхгнездная.

Род Лилия (*Lilium*) насчитывает до 100 видов, распространённых в умеренной зоне северного полушария, особенно богат видами лилий Западный Китай, Тибет и Бирма.

Луковицы лилий многолетние, черепитчатые, покрыты узкими, мясистыми, незамкнутыми чешуями. Стебель прямостоячий, листья стеблевые, очередные или в ложных мутовках. Цветки белые, красные, жёлтые с различными оттенками и пятнами на лепестках.

Отличительной особенностью Лилии однобратственной (*Lilium monadelphum*, рис. 732,1-3) является андроцей, тычинки которого у основания плоские и до половины длины срастаются в трубку, что нашло отражение в названии вида. Лилии являются декоративными растениями, широко распространёнными в культуре, число сортов достигает 2000.

Род Рябчик (*Fritillaria*) насчитывает около 100 видов, распространённых также, как и лилии. Это типичные эфемероиды, луковицы которых ежегодно возобновляются и обычно не имеют покровных чешуй. Стебли с очередными или мутовчатыми листьями, цветки одиночные или их несколько, поникающие. Лепестки обычно с шахматным рисунком и выпячиванием у основания, как у Рябчика малого (*Fritillaria meleagroides*, рис. 732,7) и Рябчика жёлтого (*Fritillaria lutea*, рис. 732,6). У Рябчика кавказского (*Fritillaria caucasica*, рис. 732,4-5) лепестки без шахматного рисунка и без выпячивания.

Род Тюльпан (*Tulipa*) насчитывает до 100 видов, распространённых в Евразии и Северной Африке. Луковицы тюльпанов залегают на глубине до 45 см и более. Они состоят из 2-5 мясистых чешуй, одетых покровными кожистыми чешуями

и заглубляются при помощи полых вертикальных столонов, внутри которых находятся замещающие луковички. У некоторых видов сохраняется цепочка отмерших луковок, как у Тюльпана двуцветкового (*Tulipa biflora*, рис. 733,2). Иногда столоны бывают горизонтальными, достигающими в длину 15-20 см и формирующими на конце новую луковицу, как у Тюльпана дубравного (*Tulipa quercetorum*, рис. 733,3-4). Стебель обычно с 2-4 листьями и 1 цветком, реже цветков 2-3 и более. У многих видов наблюдается полихромизм. Так у Тюльпана Геснера (*Tulipa gesneriana*, рис. 733,1) даже в одной популяции встречаются растения с цветками самой разной окраски - белой, жёлтой, розовой, красной, фиолетовой, с чёрным или жёлтым пятном у основания лепестков или без него. Тюльпаны широко распространены в культуре, известно около 10000 сортов.

Род Кандык (*Erythronium*) насчитывает 24 вида, из которых 20 произрастают в Северной Америке, остальные - в Евразии. Это лесные горные растения, типичные эфемероиды, луковица которых состоит из одной запасящей чешуи, покрытой плёнчатыми покровными чешуями. У распространённого на Западном Кавказе Кандыка кавказского (*Erythronium caucasicum*, рис. 733,5-6) стебель несёт 2 листа, покрытых красными пятнами, и одиночный поникающий цветок белого цвета. Лепестки отогнуты вверх, а в пасмурную погоду и с наступлением сумерек опускаются, закрывая тычинки и предохраняя пыльцу от намокания и низких температур.

Род Гусиный лук (*Gagea*) насчитывает около 250 видов, распространённых в умеренных областях Евразии и Северной Африки. Это самые мелкие растения в семействе, высота которых от 3 до 35 см. Они имеют одну или 2-3 луковицы, иногда у основания материнской луковицы скапливается множество мелких луковичек-деток. У некоторых видов, например, у Гусиноного лука переменчивого (*Gagea commutata*, рис. 733,12-13) формируются корни двух типов: обычные, идущие от середины донца вертикально вниз и жёсткие склерифицированные



Рис. 732. *Lilium monadelphum*: 1 - верхняя часть растения; 2 - луковица; 3 - диаграмма цветка. *Fritillaria caucasica*: 4 - верхняя часть растения; 5 - луковица. *Fritillaria lutea*: 6 - внешний вид. *Fritillaria meleagroides*: 7 - цветок





Рис. 733. *Tulipa gesneriana*: 1 - внешний вид. *Tulipa biflora*: 2 - внешний вид. *Tulipa quercetorum*: 3 - верхняя часть побега; 4 - нижняя часть побега. *Erythronium caucasicum*: 5 - внешний вид; 6 - диаграмма цветка. *Gagea bulbifera*: 7 - внешний вид. *Gagea lutea*: 8 - внешний вид; 9 - цветок в разрезе; 10 - гинецей в разрезе; 11 - семя. *Gagea commutata*: 12 - внешний вид; 13 - тычинка. *Gagea minima*: 14 - внешний вид; 15 - цветок

корни по краям донца, обладающие отрицательным геотропизмом. Они оплетают луковицу, образуя вокруг неё капсулу. Базальных листьев один или два, они длинные, превышают соцветие. У Гусиного лука жёлтого (*Gagea lutea*, рис. 733,8-11) один прикорневой лист и 2-3 листа, окружающих соцветие из 2-5 цветков. Некоторые виды имеют равномерно олиственный стебель, как у Гусиного лука луковиченосного (*Gagea bulbifera*, рис. 733,7), в пазухах стеблевых листьев которого образуются выводковые почки, участвующие в вегетативном размножении. Одним из наиболее массовых видов, активно размножающимся вегетативно, является Гусиный лук маленький (*Gagea minima*, рис. 733,14-15).

### Порядок Амариллисоцветные - *Amaryllidales*

Включает корневищные или луковичные травы, реже древовидные растения. Листья очередные, редко двурядные, большей частью с влагалищным основанием, нередко толстые и суккулентные или сухие и жесткие, иногда редуцированные. Сосуды только в корнях или реже также в стеблях, с лестничной или простой перфорацией. Цветки в различного рода соцветиях или иногда одиночные, обоеполые или редко однополые, актиноморфные или более или

менее зигоморфные. Сегментов околоцветника 6 в 2 кругах, свободных или чаще более или менее сросшихся. Тычинок 6 в 2 кругах, свободных или приросших к трубке околоцветника. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, завязь верхняя или нижняя, 3-гнездная или реже одногнездная. Плоды - коробочки, реже орехи или ягоды. Семена с прямым или согнутым зародышем и с обильным или скудным эндоспермом. В состав порядка входят 15 семейств.

Семейство Луковые (*Alliaceae*). Виды семейства широко распространены в обоих полушариях, за исключением тропических областей, Австралии и Новой Зеландии. Наибольшего разнообразия достигают в северном полушарии. Отличаются зонтиковидным соцветием, у основания которого находится особое образование - чехол, большей частью перепончатый, но может быть и травянистым, состоять из одной цельной пластинки, их двух сросшихся явно листовидных долей, или из более чем двух сросшихся перепончатых долей, иногда срастание их неполное.

Семейство насчитывает около 30 родов и 750 видов. Самым крупным родом является Лук (*Allium*), включающий более 650 видов.

Представители семейства - многолетние травы с луковицами, клубнелуковицами, реже корневищами. Соцветие располагается на цветочной стрелке, охватываемой влагалищами листьев. Луковицы одиночные или растут на общем корневище, бывают сборными, состоящими из маленьких луковичек (зубков), как у Лука посевного, или Чеснока (*Allium sativum*, рис. 735, 4-5). Листья базальные, очередные, трубчатые или плоские, от линейных до эллиптических. Лишь у некоторых видов листья имеют черешок. К таким видам принадлежит Лук медвежий, или Черемша (*Allium ursinum*, рис. 734). Трубчатые листья имеют внутри полость, образующуюся в результате разрушения бесхлорофильной паренхимы. Такие листья у Лука репчатого (*Allium cepa*, рис. 735, 1-3). Цветки обоеполые, актиноморфные, состоят из 6 лепестковидных сегментов, расположенных в двух кругах. Тычинок 6, обычно тычинки

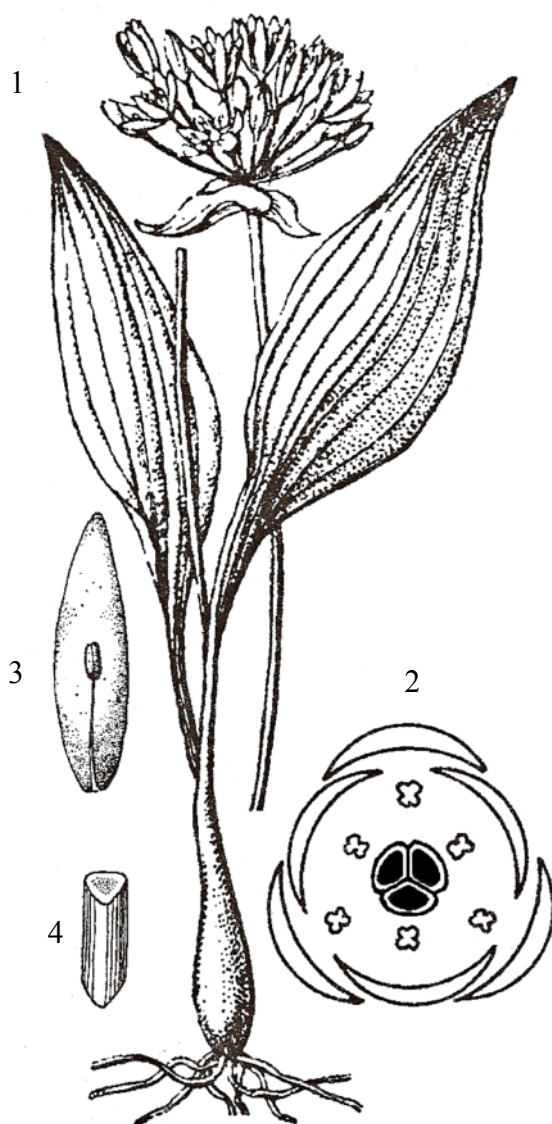


Рис. 734. *Allium ursinum*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка; 3 - лепесток и тычинка; 4 - фрагмент цветоноса



Рис. 735. *Allium cepa*: 1 - внешний вид; 2 - цветонос; 3 - луковица в разрезе. *Allium sativum*: 4 - внешний вид; 5 - детки. *Allium paradoxum*: 6 - внешний вид; 7 - цветок

в соцветии, образуя стрелку, несущую или одиночный цветок, или формирующую новый ярус луковичек.

Среди видов рода много полезных растений. Наиболее широко известны Лук репчатый (*Allium cepa*), Чеснок (*Allium sativum*), Лук-порей (*Allium porrum*), Лук-батун (*Allium fistulosum*), Шнитт-лук (*Allium schoenoprasum*).

Семейство Гиацинтовые (*Hyacinthaceae*) характеризуется следующими признаками: туникатные луковицы, аномоцитные устьица, сосуды только в корнях, наличие стероидальных сапонинов. Цветки с более или менее сросшимися лепестками околоцветника. Широко распространены в обоих полушариях, но наибольшее разнообразие в Южной Африке, в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях.

Самым крупным родом семейства является род Птицемлечник (*Ornithogalum*), насчитывающий около 200 видов, распространённых в Средиземноморье и в Южной Африке. Птицемлечник дуговидный (*Ornithogalum arcuatum*, рис. 736,1) занесён в федеральную Красную книгу. Это луковичный эфемероид с особым циклом развития. Рано весной, в марте, появляются 4-7 линейных листьев, достигающих в длину 40 см. Листья отмирают в конце мая - начале июня и из луковицы вырастает цветонос, достигающий высоты 80 см, несущий многоцветковую кисть. Цветки молочно-белого цвета с зелёной полоской по спинке лепестков. Цветоножки направлены косо вверх, а когда образуются плоды - трёхгранно-пирамидальные коробочки, цветоножки изгибаются дугообразно вверх.

внутреннего круга отличаются от тычинок наружного круга расширенной утолщённой нитью и наличием зубцов. Гинецей синкарпный, из трёх плодолистиков, завязь верхняя. Плод - трёхгранная коробочка.

В соцветии луков часто образуются выводковые почки - луковички. У распространённого на Кавказе Лука странного (*Allium paradoxum*, рис. 735,6-7) в соцветии вместо цветков формируются зелёные, лишенные кожистых оболочек луковички, часть из которых осыпаются, а часть прорастают прямо в



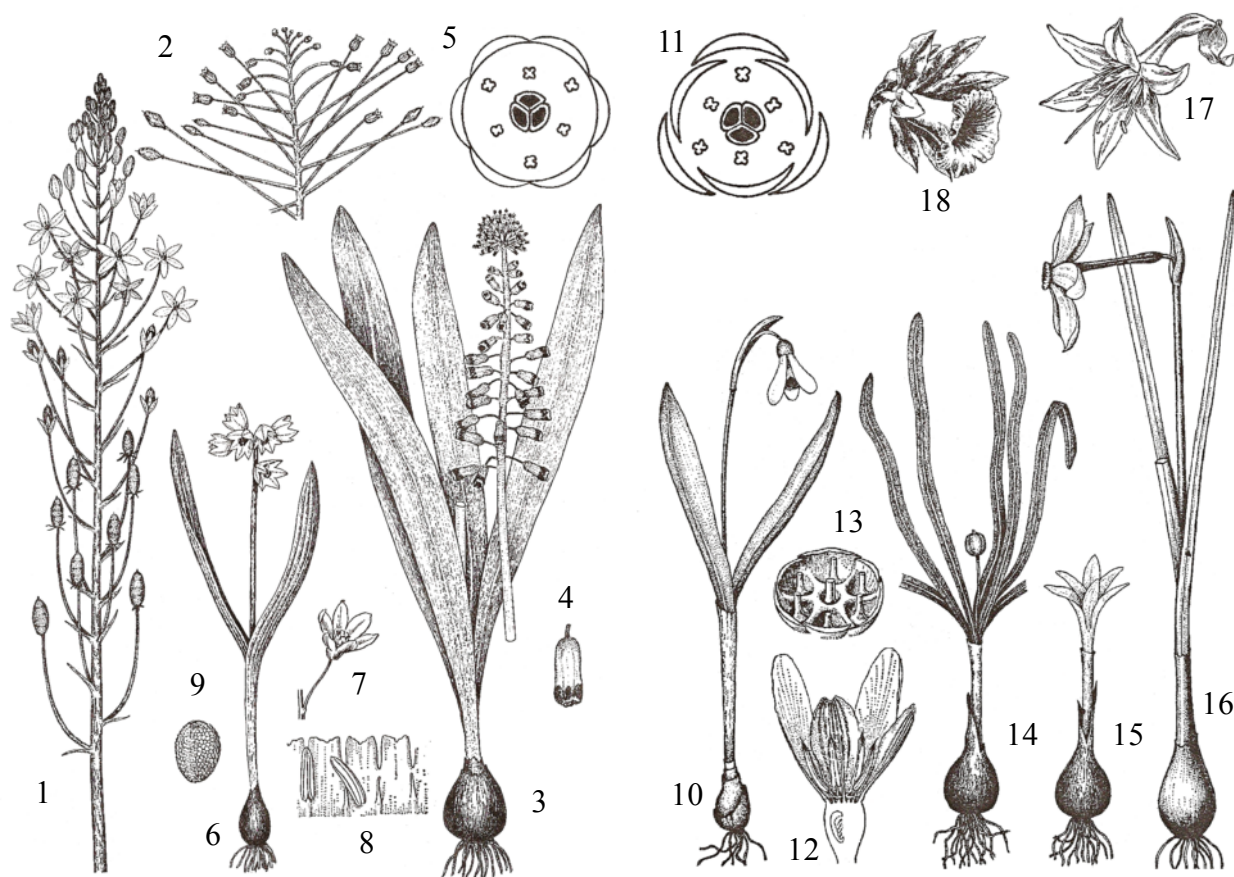


Рис. 736. *Ornithogalum arcuatum*: 1 - соцветие. *Bellevalia sarmatica*: 2 - верхняя часть соцветия. *Leopoldia tenuiflora*: 3 - внешний вид; 4 - цветок; 5 - диаграмма цветка. *Puschkinia scilloides*: 6 - внешний вид; 7 - цветок; 8 - часть коронки; 9 - семя. *Galanthus caucasicus*: 10 - внешний вид; 11 - диаграмма цветка; 12 - цветок в разрезе; 13 - нектарники. *Sternbergia colchiciflora*: 14 - весенний побег; 15 - осенний побег. *Narcissus angustifolius*: 16 - внешний вид. *Pancratium illiricum*: 17 - цветок. *Narcissus major*: 18 - цветок

Род Беллевалия (*Bellevalia*) насчитывает около 50 видов, распространённых от Средиземноморья до Средней Азии. Цветки Беллевалии сарматской (*Bellevalia sarmatica*, рис. 736,2) сростнолепестные, собраны в многоцветковую кисть, серовато-бурые, на поникающих цветоножках, которые при плодах отклоняются горизонтально и сильно удлиняются. Верхние цветки в соцветии бывают бесплодными. Плод - продолговатая коробочка с 2-4 семенами. К моменту созревания плодов соцветие приобретает шаровидно-цилиндрическую форму, стебель переламывается у основания и образуется "перекати-поле". Занесена в Красную книгу Европы как исчезающий вид.

У Леопольдии тонкоцветковой (*Leopoldia tenuiflora*, рис. 736,3-5) сростнолепестные цветки двух типов - бесплодные и плодущие. Бесплодные тонкоцилиндрические, сосредоточены в верхней части соцветия и образуют характерный хохолок синего цвета. Плодущие цветки трубчато-кувшинчатые, зигоморфные, жёлто-коричневые, с 2 узкими и 4 широкими долями в зеве. Зубцы долей чёрные.

Дополнительные структуры в цветке имеются у Пушкинии пролесковой (*Puschkinia scilloides*, рис. 736,6-9). Лепестки у основания сросшиеся, внутри

венчика выросты лепестков образуют шестинадрезанную коронку (привенчик), которая в три раза короче венчика, к ней прикрепляются тычиночные нити. Тычинки почти сидячие, в количестве шести.

Семейство Амариллисовые (*Amaryllidaceae*) распространено преимущественно в тропических и субтропических областях, лишь немногие виды растут в умеренных зонах. Насчитывает около 70 родов и более 1000 видов. Это луковичные растения, надземная часть которых представлена розеткой листьев и цветоносом, в верхней части которого образуются два прицветника, охватывающих основание цветоножки. У одноцветковых видов прицветники срастаются и перед цветением разрываются бутонем. Цветки прямостоячие или поникающие, обоеполые, актиноморфные. Сегменты околоцветника расположены в два круга, свободные или сросшиеся. Тычинок 6, завязь нижняя, трёхгнездная. Плод - коробочка, иногда сочная, ягодообразная.

Для многих родов семейства характерно наличие в цветке дополнительных образований - короны и привенчика. Корона образуется из разросшихся оснований тычиночных нитей, как у Панкрациума иллирийского (*Pancratium illiricum*, рис. 736,17). Привенчик образуется из выростов лепестков, которые образуют трубку разной длины. У Нарцисса узколистного (*Narcissus angustifolius*, рис. 736,16) трубка короткая, с волнистыми краями, окрашена в красный цвет, а у Нарцисса крупного (*Narcissus major*, рис. 736,18) она крупная и длинная, имеет одинаковую с венчиком окраску.

Род Подснежник (*Galanthus*) насчитывает около 20 видов, распространенных в Средней и Южной Европе, в Малой Азии и на Кавказе. Подснежники относятся к ранневесенним эфемероидам, обитающим в лесах нижнего и среднего поясов гор. Подснежник кавказский (*Galanthus caucasicus*, рис. 736,10-13) распространен во всех лесных районах Кавказа, является охраняемым видом. Надземная часть представлена двумя плоскими листьями, покрытыми восковым налетом, окружающими цветонос, несущий одиночный поникающий цветок белого цвета. Внутренние лепестки вдвое короче, с неглубокой выемкой и зеленым пятном почковидно-сердцевидной формы. После цветения образуется мясистая коробочка с семенами, снабженными сочными придатками. Семена распространяются муравьями.

Род Штернбергия (*Sternbergia*) включает 5 видов. У Штернбергии безвременникоцветной (*Sternbergia colchiciflora*, рис. 736,14-15) цветки появляются осенью, в сентябре-октябре. Они небольшого размера, до 4 см. длиной, серно-желтого цвета. Плоды появляются на следующий год в апреле. При сильных засухах цветок не выходит на поверхность почвы, а зацветает под землёй или в луковиче. Этот вид распространён в Средиземноморье, Причерноморье, в Крыму и на Кавказе.

### **Порядок Спаржецветные - *Asparagales***

Многолетние травы или древовидные растения. Подземные запасующие органы часто в виде корневищ или утолщенных корней. Листья располагаются



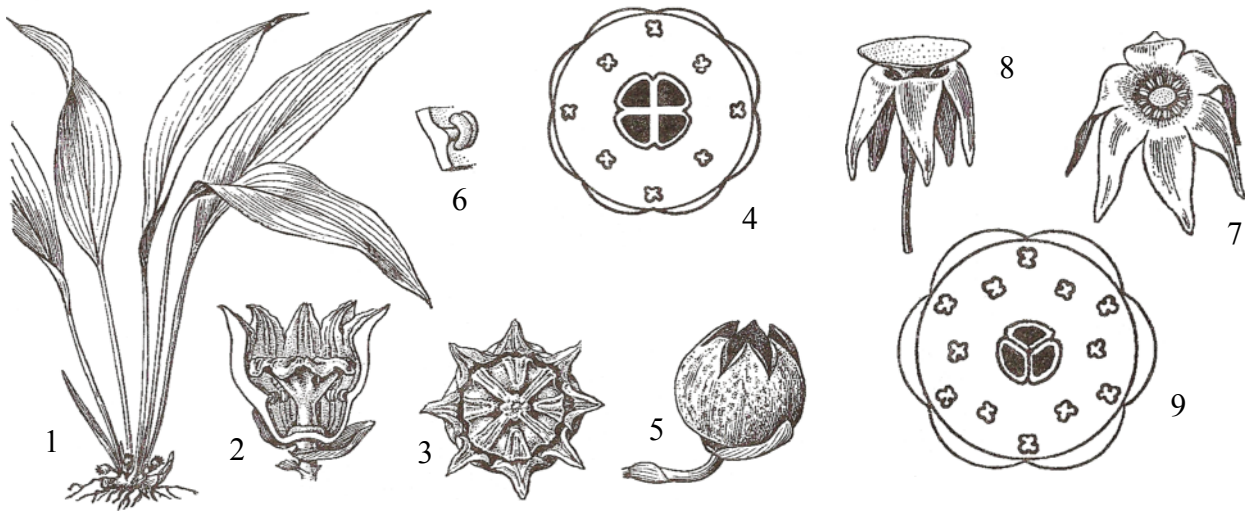


Рис. 737. *Aspidistra elatior*: 1 - внешний вид; 2 - цветок в разрезе; 3 - цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - бутон; 6 - тычинка. *Evrardiella dodecandra*: 7 - цветок; 8 - цветок, вид сбоку; 9 - диаграмма цветка

по всему стеблю или только базальные, очередные или иногда стеблевые супротивные или мутовчатые, сидячие и иногда с черешками. Характерно наличие рафидов. Цветки в разного рода соцветиях или реже одиночные, обоеполые или реже однополые, актиноморфные, обычно трёхчленные. Сегментов околоцветника 6 в 2 более или менее одинаковых кругах, свободных или сросшихся. Тычинок обычно 6 (редко 4 или 8) в 2 кругах, свободных или приросших к трубке околоцветника, реже сросшихся пыльниками или нитями. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков; завязь верхняя, очень редко полунижняя или нижняя, трёхгнездная или одногнездная, с одним или несколькими семязачатками в каждом гнезде. Плоды ягодообразные или редко коробочки с мясистыми семенами. Семена с линейным и прямым зародышем и с развитым эндоспермом. Включает 8 семейств, около 35 родов и 800 видов.

Семейство Ландышевые (*Convallariaceae*) насчитывает 23 рода и 230 видов, распространённых главным образом в северном полушарии, особенно многочисленны в Гималаях, Восточной Азии и Северной Америке.

У всех представителей семейства листья крупные, приземные или стеблевые. Цветки собраны в кистевидные соцветия, иногда одиночные, околоцветник трубчатый, колокольчатый или полушаровидный. Тычинок 4, 6, 8 или 12. Завязь трёхгнездная, в большинстве случаев верхняя.

Отклонения в строении от типичного цветка однодольных имеются у родов Аспидистра (*Aspidistra*), Эврардиелла (*Evrardiella*) и Майник (*Majanthemum*).

Аспидистра высокая (*Aspidistra elatior*, рис. 737, 1-6), широко распространённая в комнатной культуре, имеет мясистое корневище, состоящее из коротких междоузлий, несущих бледные чешуевидные листья, в пазухах которых находится по одному цветку. Цветки распускаются весной, они мелкие, зеленовато-красные, мясистые, почти лежат на земле. Околоцветник состоит из 8 сросшихся сегментов, к которым прикрепляются 8 тычинок на коротких тычиночных нитях. Завязь четырехгнездная, рыльце зонтиковидное, широкое,

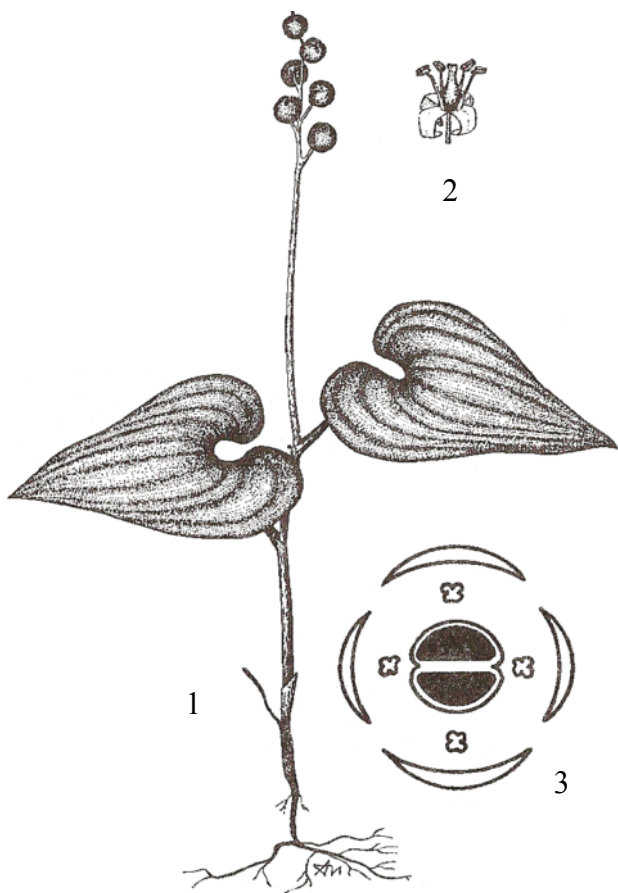


Рис. 738. *Majantheum bifolium*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка

складчатое.

У вьетнамской Эврардиеллы двенадцатитычинковой (*Evrardiella dodecandra*, рис.737,7-9) также крупное зонтиковидное рыльце и андроцей представлен 12 тычинками.

Обитающий в умеренных зонах Евразии Майник двулистный (*Majantheum bifolium*, рис. 738) имеет тонкое корневище, два сердцевидных листа и мелкие цветки, собранные в кистевидное соцветие. Околоцветник состоит из 4 опадающих сегментов, тычинок 4, завязь четырёхгнездная.

Самым крупным родом семейства является Купена (*Polygonatum*), насчитывающая 50 видов, распространённых в умеренных районах Евразии и Северной Америки. Для видов этого рода характерно наличие корневища с крупными вдавленными рубцами на месте отмерших годичных побегов

("соломонова печать"). Надземная часть представлена стеблем, несущим супротивные или мутовчатые листья, в пазухах которых расположены одиночные или собранные в малоцветковые кисти цветки, как у Купены многоцветковой (*Polygonatum polyanthemum*, рис. 739,13-14). Околоцветник трубчатый или колокольчатый, со сросшимися 6 сегментами, тычиночные нити прирастают к околоцветнику более чем до половины своей длины. Плод - ягода.

Род Ландыш (*Convallaria*) является монотипным и полиморфным, кавказская популяция выделяется в особый вид - Ландыш закавказский (*Convallaria transcaucasica*, рис. 739,9-12). Подземная часть представлена длинным ползучим корневищем, верхняя часть которого вертикальная, с укороченными междоузлиями, из неё ежегодно образуется надземный побег, несущий 3-5 чешуевидных листа с замкнутыми чешуевидными влагалищами, 1 ланцетный чешуевидный лист и 2 крупных зелёных листа. Цветонос развивается в пазухе последнего чешуевидного листа. Цветки шаровидные, из 6 сросшихся сегментов, тычинок 6, завязь трёхгнездная. Плод - ягода красного цвета. Ландыш - важное лекарственное растение, препараты которого используются при лечении сердечных заболеваний.

Семейство Иглицевые (*Ruscaceae*) распространено в основном в средиземноморской области от Азорских островов до Северного Ирана. Это полукустарники с редуцированными чешуевидными листьями и веточками,



Рис. 739. *Ruscus colchicus*: 1 - верхняя часть растения; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - тычинка; 6 - плод; 7 - плод в разрезе. *Ruscus ponticus*: 8 - часть побега. *Convallaria transcaucasica*: 9 - внешний вид; 10 - цветок; 11 - цветок в разрезе; 12 - диаграмма цветка. *Polygonatum polyanthemum*: 13 - часть побега; 14 - цветок. *Asparagus verticillatus*: 15 - внешний вид; 16 - мужской цветок в разрезе; 17-18 - диаграммы мужского и женского цветков; 19 - плод; 20 - филлокладий. *Semele androgyna*: 21 - часть побега; 22 - цветок в разрезе; 23 - диаграмма цветка. *Danaë racemosa*: 24 - часть побега; 25 - цветок

превращенными в листовидные филлокладии. Цветки расположены на поверхности филлокладиев, однополые или обоеполые, но функционирующие как однополые. Тычинок 6 или 3, они срастаются нитями в колонку. Завязь верхняя, одно или двугнёздная. Плод - ягода. Насчитывается 3 рода и 12 видов.

Род Иглица (*Ruscus*) насчитывает 7 видов. На Черноморском побережье Кавказа встречаются два вида этого рода: Иглица понтийская (*Ruscus ponticus*, рис. 739,1-7) - светолюбивый кустарничек с ветвящимися стеблями и небольшими кожистыми ланцетными филлокладиями и Иглица колхидская (*Ruscus colchicus*, рис. 739,8), имеющая неветвящийся стебель и крупные филлокладии, растущая в тенистых ущельях под пологом леса. Соцветия располагаются на "центральной жилке" филлокладия. У растущей на острове Мадейра Семелы двуполой (*Semele androgyna*, рис. 739,21-23) соцветия расположены по краю филлокладия, а у гирканской Данаи ветвистой (*Danaë racemosa*, рис. 739,24-25) - в пазухах филлокладиев или на верхушке побегов. Все виды семейства декоративны и широко распространены в культуре, в том



числе и в качестве комнатных растений.

Семейство Спаржевые (*Asparagaceae*) является монотипным, представлено одним родом Спаржа (*Asparagus*), 300 видов которого широко распространены в Старом Свете, главным образом в странах с аридным и субаридным климатом, особенно в Африке. Это травянистые растения с обычно древеснеющими стеблями, покрытыми редуцированными чешуевидными листьями и мелкими филлокладиями. Цветки мелкие, обоеполые или однополые. Околоцветник состоит из 6 сегментов, почти свободных или сросшихся у основания. Тычинок 6, несросшихся, тычиночные нити прикрепляются к основаниям сегментов. Завязь трёхгнездная, плод - ягода.

Наиболее распространённым видом этого рода является Спаржа мутовчатая (*Asparagus verticillatus*, рис. 739,15-20), обитающая на лугах и в степях почти по всей Европе, на Кавказе и в Восточной Азии. Филлокладии трёхгранные, располагаются пучками по 8-12 в нижней части растения и по 1-3 в верхней. Цветки раздельнополые, также собраны пучками по 2-4.

Семейство Асфodelовые (*Asphodelaceae*) насчитывает 1500 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях. Около половины видов этого семейства являются листовыми суккулентами, свойственными аридным областям Южной и Тропической Африки. Самым крупным и известным родом является Алоэ (*Алоэ*), насчитывающий около 350 видов. У широко распространённого в комнатной культуре Алоэ древовидного (*Aloë arborescens*, рис. 740,1-3) околоцветник свободнолепестный, лепестки линейные, наружные более плотные, внутренние плёнчатые. У видов рода Гастерия (*Gasteria*) цветки розово-красные, околоцветник мясистый, сростнолепестный, зигоморфный, как у Гастерии пёстрой (*Gasteria variegata*, рис. 740,4-5). Двугубый цветок имеется у представителей эндемичного южноафриканского рода Гаворция (*Hawortia*). У часто встречающейся в

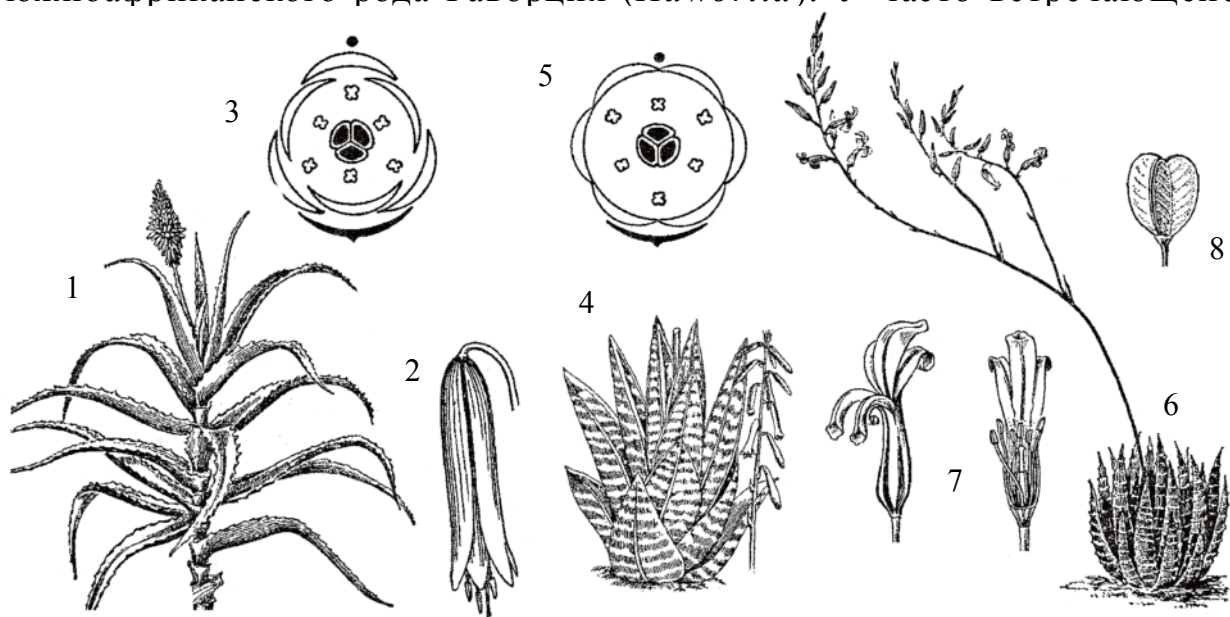


Рис. 740. *Aloë arborescens*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка. *Gasteria variegata*: 4 - внешний вид; 5 - диаграмма цветка. *Hawortia fasciata*: 6 - внешний вид; 7 - цветок; 8 - плод

комнатной культуре Гаворции пучковатой (*Hawortia fasciata*, рис. 740,6-8) мелкие, невзрачные беловатые цветки с прямой цилиндрической трубкой и двугубым отгибом. Верхняя губа образована двумя наружными и одним внутренним сегментом, нижняя - двумя внутренними и одним наружным.

Род Асфоделина (*Asphodeline*) насчитывает 16 видов, распространенных в Средиземноморской флористической области. Все представители рода являются ксерофитами, обитателями сухих степей, скал и склонов. Это корневищные растения с прямостоячим стеблем, олиственным в нижней части, как у Асфоделины крымской (*Asphodeline taurica*, рис. 741,1). Молодые соцветия крупные, густые, толстые, как початки, сплошь серебристо-белые от крупных, пленчатых, полупрозрачных прицветников. Тычинки неравные, внутренние длиннее наружных. У полностью открытых цветков листочки околоцветника расположены зигоморфно: один наружный листочек обращен вниз, а пять остальных листочков сближены между собой и обращены вверх. При основании лепестки срастаются в короткую трубку. Иногда соцветие рыхлое, кистевидное, как у Асфоделины тонкой (*Asphodeline tenuior*, рис. 741,2-5), цветки которой раскрываются в 5 - 6 часов вечера и к утру следующего дня завядают, что связано с опылением их ночными или сумеречными насекомыми. Как показали исследования, естественное возобновление Асфоделины тонкой в природе почти отсутствует, вид является вымирающим.

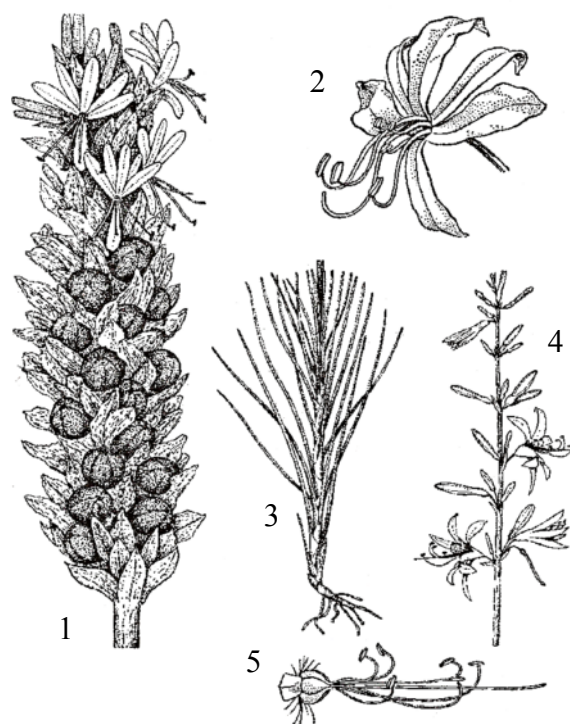


Рис. 741. *Asphodeline taurica*: 1 - соцветие. *Asphodeline tenuior*: 2 - цветок; 3 - нижняя часть растения; 4 - верхняя часть растения; 5 - андроцей и гинецей

### **Группа порядков (надпорядок) Ятрышниковые - *Orchidanae***

Представлен травянистыми растениями. Цветки обоеполые, реже раздельнополые, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник простой, двухкруговой, свободнолистный, реже сростнолистный. Тычинок 3 или меньше. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный или паракарпный. Завязь нижняя. Плод - коробочка. Таксон дитипный, включает два порядка: Ирисоцветные (*Iridales*) и Ятрышниковые (*Orchidales*).

### **Порядок Ирисоцветные - *Iridales***

Монотипный таксон, включающий одно семейство Ирисовые (*Iridaceae*), насчитывающее около 1800 видов, широко распространенных в тропических,

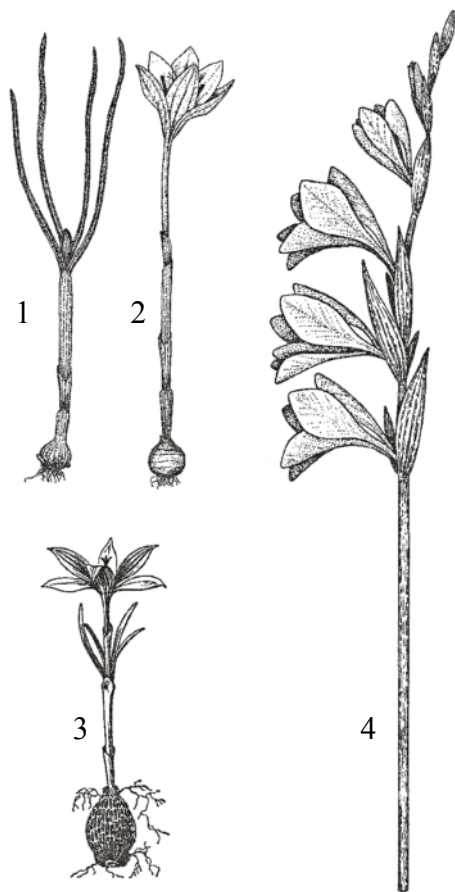


Рис. 742. *Crocus speciosus*: 1 - весенний побег; 2 - осенний побег. *Crocus reticulatus*: 3 - внешний вид. *Gladiolus tenuis*: 4 - соцветие

субтропических и умеренных областях, но особенно многочисленны в Южной Африке, Средиземноморье, Западной и Восточной Азии, Центральной и Южной Америке.

Это многолетние, в основном травянистые растения с мясистыми корневищами, клубнями или луковицами. Листья мечевидные, у основания влагалищные, располагаются на стебле двурядно. У всех представителей имеются верхние влагалищные листья, образующие обёртку или покрывало для одного или нескольких цветков. Цветки крупные, актиноморфные или зигоморфные, собраны в верховые соцветия или одиночные. Околоцветник венчиковидный, трёхмерный, состоит из двух кругов лепестков, свободных или сросшихся у основания. Тычинок 3, гинецей синкарпный, образован тремя плодолистиками, завязь нижняя. Плод - многосеменная синкарпная коробочка.

Род Шафран (*Crocus*) представлен эфемероидными геофитами с редуцированным стеблем, распространёнными в Южной Европе,

Средиземноморье и Юго-Западной Азии и насчитывает 80 видов. Во время цветения цветочная стрелка (стебель) находится глубоко в земле вместе с завязью цветка, который выносится на поверхность длинной цветочной трубкой. При созревании плода происходит удлинение стрелки и коробочка раскрывается уже на поверхности земли. По срокам цветения шафраны делятся на две группы: ранневесенние и осенние. К первой группе относится южно-европейский Шафран сетчатый (*Crocus reticulatus*, рис. 742,3), ко второй - крымско-кавказский Шафран прекрасный (*Crocus speciosus*, рис. 742,1-2). Размножаются шафраны и вегетативно. Клубнелуковица покрыта кожистыми чешуями, разделёнными на кольцеобразные горизонтальные участки. В пазухах этих чешуй формируются до 10-15 луковичек (деток), при помощи которых растения могут размножаться вегетативно.

Род Шпажник (*Gladiolus*) насчитывает около 300 видов, распространённых в западных районах Евразии и в Африке. Многие виды культивируются в качестве декоративных растений. Это травянистые многолетники с прямостоячим, неветвистым стеблем. Цветки зигоморфные, сидячие, собраны в одностороннее колосовидное соцветие - извилину, как у Шпажника тонкого (*Gladiolus tenuis*, рис. 742,4). Подземная часть представлена клубнелуковицей.

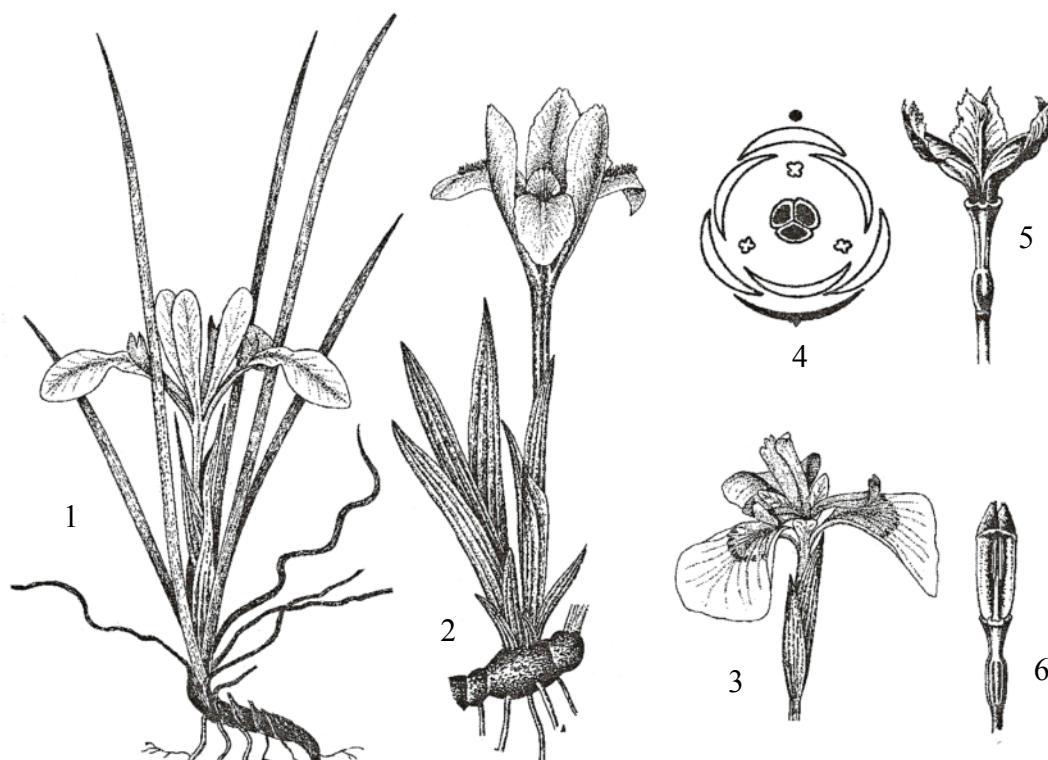


Рис. 743. *Iris marschalliana*: 1 - внешний вид. *Iris taurica*: 2 - внешний вид; *Iris pseudacorus*: 3 - цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - гинецей; 6 - тычинка с частью лопасти рыльца

Род Касатик, или Ирис (*Iris*) насчитывает около 250 видов, распространённых в Северном полушарии. Издавна ирисы использовались человеком как декоративные растения, история их культуры насчитывает около 4000 лет.

Ирисы - растения, приспособленные к перекрёстному опылению насекомыми. Три наружных лепестка околоцветника выполняют функцию посадочной площадки для насекомого. Над каждым лепестком расположена плоская ветвь столбика с направленным вниз рыльцем, между ними находится тычинка. Т.о. цветок ириса делится на три самостоятельных отделения, каждое из которых сходно по функциям с двугубым цветком других растений. Насекомое, севшее на лепесток, должно проползти под лопастью столбика к нектару, при этом оно спиной касается рыльца и оставляет на нём пыльцу, принесённую с другого цветка. Выбираясь обратно, оно касается тычинки и уносит пыльцу на другое растение.

Ирисы отличаются разнообразием внешнего вида и приуроченностью к различным местам обитания. Так Ирис жёлтый (*Iris pseudacorus*, рис. 743,3-6) - достигает 60-150 см высоты, имеет крупные, ярко-жёлтые цветки, обитает на болотах, болотистых лугах, берегах водоёмов. Ирис Маршаллов (*Iris marschallianus*, рис. 743,1) достигает высоты 5-20 см. У него очень короткий, неразвитый стебель и одиночный цветок с 2 листочками покрывала, едва возвышающийся над поверхностью субстрата. Обитателем степей является Ирис крымский (*Iris taurica*, рис. 743,2), цветки которого всегда одиночные и обладают полихромизмом: в одной популяции встречаются цветки от чисто жёлтой до сине-фиолетовой, а также белой, розовой и почти чёрной окраски.



## Порядок Ятрышниковцветные (Орхидоцветные) - *Orchidales*

Монотипный порядок, представленный одноимённым семейством включающим многолетние, микотрофные, иногда бесхлорофильные наземные или чаще эпифитные, иногда лиановые травы. У эпифитных видов развиваются висячие воздушные корни, окруженными толстым слоем мертвой губчатой ткани (веламен), поглощающей воздушную влагу и дождевую воду. Стебли симподиальные или реже моноподиальные; у эпифитных форм одно или несколько междуузлий в большинстве случаев сильно утолщены и превращены в клубневидные органы (туберидии), служащие для запасаания воды и питательных веществ, но наземные виды обычно корневищные или с клубнями. Листья очередные, иногда двурядные, редко супротивные или мутовчатые, простые и цельные, с параллельным жилкованием, обычно с влагалищным основанием, иногда (у бесхлорофильных видов) редуцированные до небольших бесцветных чешуй. Цветки собраны в кисти, колосья или рацемозные метелки, иногда одиночные, с прицветниками, обоеполые или редко однополые (однодомные или двудомные), зигоморфные, 3-членные, обычно (но не всегда) подвергающиеся резупинации (скручиванию) в процессе онтогенеза. Чашелистиков 3, зеленых или чаще лепестковидных, одинаковых. Лепестков 3, причем, медианный лепесток, называемый губой, обычно значительно крупнее, часто очень сильно видоизменен по строению, размерам и окраске, иногда лопастный и нередко вытянут у основания в шпору или мешочек. Андроей сильно редуцирован. Он состоит из 1 тычинки внешнего круга; эта единственная функционирующая тычинка полностью срослась со столбиком и рыльцем в колонку, или гиностемий, на верхушке которого расположен пыльник. Пыльцевые зёрна склеены в поллинии, в каждом пыльнике 2, 4, 6 или 8 поллиниев. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков. Столбик с трёхлопастным рыльцем, обычно развиты только 2 лопасти, а третья или отсутствует, или же обычно превращена в так называемый клювик, помещающийся под пыльником, между ним и функционирующими лопастями рыльца. У продвинутых групп

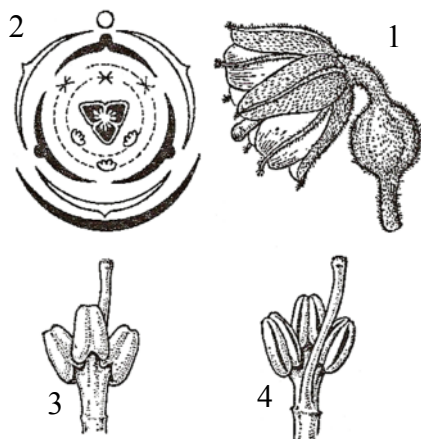


Рис. 744. *Neuwiedia inae*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка; 3-4 - колонка.

клювик полностью сливается с пыльником и становится частью ножки и липкого диска (прилипальца), к которым прикреплены поллинии. Последние вместе с ножкой и липким диском образуют поллинарии. Половинки пыльника у однотычиночных орхидей разъединены связником и находятся над рыльцем. Когда насекомое садится на губу и всовывает голову в цветок, то к ней прикрепляются липкие подушечки поллинариев. Во время полёта ножки поллинариев подсыхают и загибаются вниз и вперёд. При посещении другого цветка поллинии находятся как раз напротив рыльца. Завязь нижняя,



трёхгнездная или гораздо чаще одногнездная (у однотычинковых), с очень многочисленными и крайне мелкими семязачатками в каждом гнезде. Плоды - обычно коробочки, вскрывающиеся 3(6) створками, которые остаются на верхушке и у основания соединенными, редко плоды ягодообразные. Семена очень многочисленные (от более чем тысячи до нескольких миллионов), необычайно мелкие, обычно с широкой прозрачной сетчатой кожурой. Зародыш недоразвит, не дифференцирован на органы, а эндосперм отсутствует. На ранних стадиях развития все Ятрышниковые являются облигатно микотрофными, поскольку зародыш развивается только в случае проникновения в него гифов гриба, обеспечивающего его питанием.

Семейство Ятрышниковые (*Orchidaceae*) имеет космополитное распространение, но главным образом в тропических областях, особенно в Юго-Восточной Азии и тропической Америке. Насчитывает 750 родов и около 25000 (до 3000) видов. Характеристика семейства совпадает с характеристикой порядка, оно делится на 6 подсемейств.

Подсемейство Апостасиевые (*Apostasioideae*) характеризуется самым примитивным строением цветка, близкого к *Liliales* (трёхтычинковые орхидеи). Представитель этого подсемейства Неувидия Ины (*Neuwiedia inae*, рис. 744), имеет актиноморфный цветок с 3 чашелистиками и 3 одинаковыми лепестками. Губа не выражена. Андроец из 3 тычинок, из которых одна тычинка внешнего круга, две - внутреннего, остальные 3 редуцированы. Колонка образована неполным слиянием со столбиком оснований тычиночных нитей. Завязь трёхгнездная.

Подсемейство Башмачковые (*Cypripedioideae*) имеет одногнездную завязь и андроец, состоящий из двух тычинок внутреннего круга (двухтычинковые орхидеи). Одна тычинка внешнего круга превращена в стаминодий. Цветок зигоморфный, губа мешковидная, крупная, с завернутыми внутрь краями, сверху закрыта щитковидным стаминодием, под которым находится рыльце, по бокам которого располагаются тычинки. Попавшее в губу насекомое, ища выход, выбирается в узкие отверстия около колонки, унося на себе пыльцу. Таким способом происходит опыление у Башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus*, рис. 745).

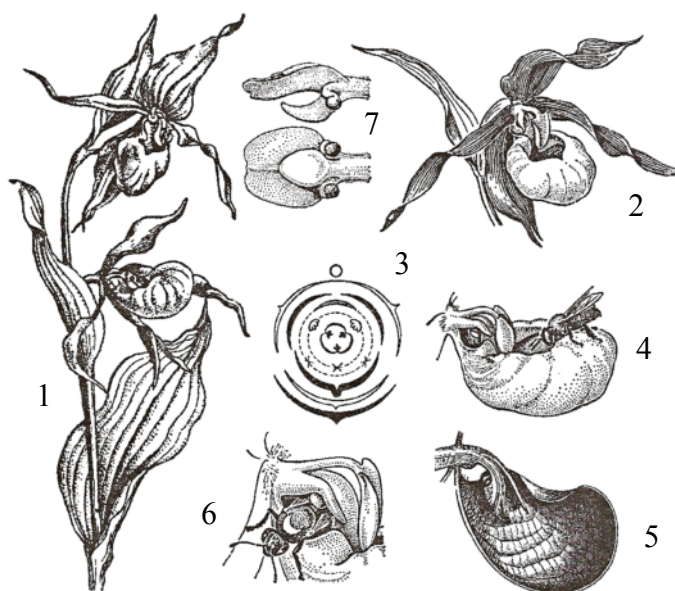


Рис. 745. *Cypripedium calceolus*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - губа; 5 - губа в разрезе; 6 - опылитель с пылью на спинке; 7 - колонка

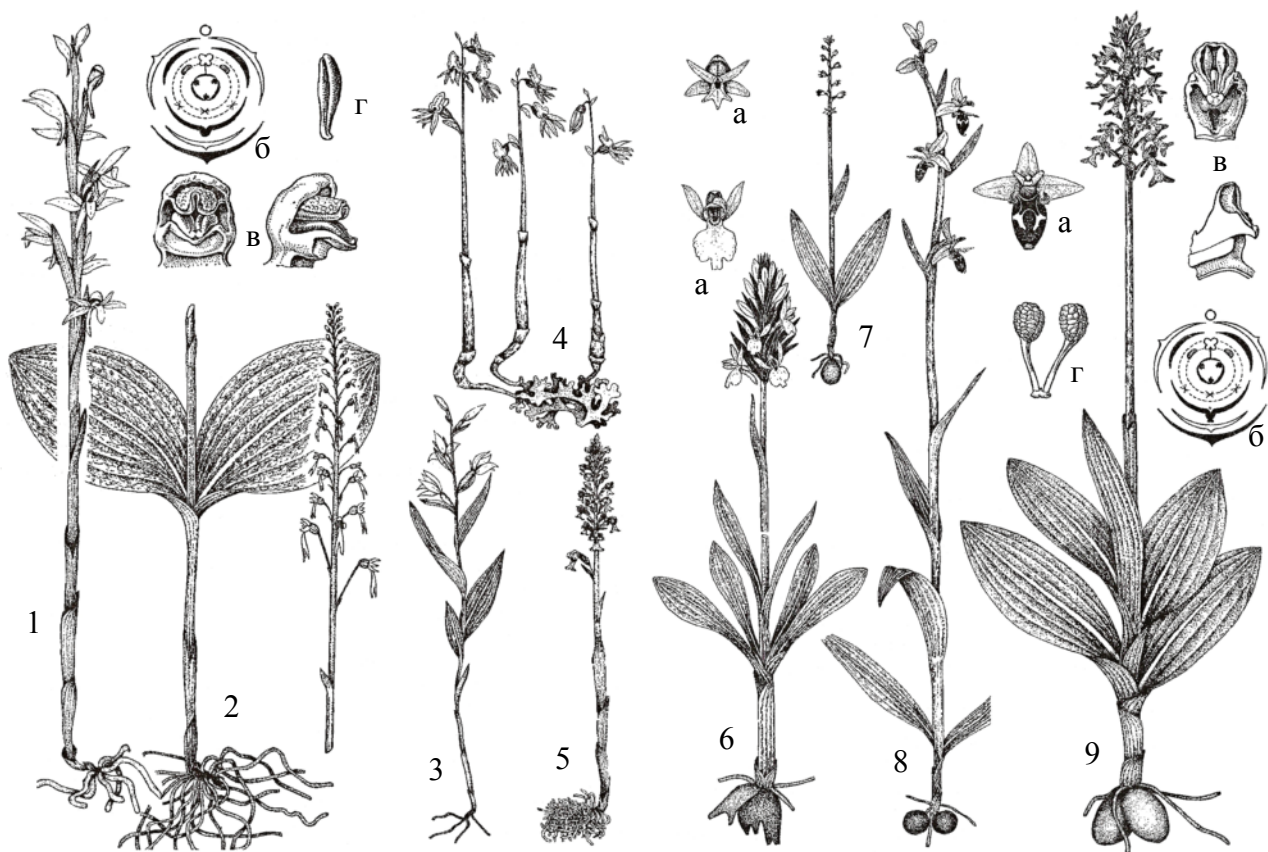


Рис. 746. 1 - *Limodorum abortivum*; 2 - *Listera ovata*; 3 - *Cephalanthera rubra*; 4 - *Epipogium aphyllum*; 5 - *Neottia nidus-avis*; 6 - *Dactylorhiza flavescens*; 7 - *Herminium monorchis*; 8 - *Ophrys oestifera*; 9 - *Orchis militaris* (а - цветок; б - диаграмма цветка; в - колонка; г - поллиний)

Остальные подсемейства представлены однотычинковыми орхидеями.

Подсемейство Неоттиевые (*Neottioideae*). Пыльцевые гнёзда сближены между собой, так как отсутствует выраженный связник. Пыльник терминальный или дорзальный, поллинии мягкие. Типичное строение для подсемейства имеет колонка Тайника овального (*Listera ovata*, рис. 746,2), в которой клювик выступает вперёд и образует свод над рыльцевой ямкой. Внутри клювика находится липкая жидкость, которая с силой выталкивается даже при лёгком прикосновении, прикрепляя к опылителю свободно лежащие поллинии. Более примитивное строение колонки характерно для видов рода Пыльцеголовник (*Cephalanthera*). У Пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra*, рис. 746,3) в колонке нет клювика, пыльник находится прямо на верхушке колонки, а под ним располагается рыльцевая ямка. Пыльца рассыпающаяся, она попадает на рыльце в бутоне, а в раскрывшихся цветках на опылителя, испачкавшегося пыльцевой жидкостью. В подсемействе немало сапрофитных орхидей, полностью утративших хлорофилл и способность к фотосинтезу и живущих за счёт симбиоза с грибами. К ним относятся: Лимодорум недоразвитый (*Limodorum abortivum*, рис. 746,1), Надбородник безлистный (*Epipogium aphyllum*, 746,4), Гнездовка обыкновенная (*Neottia nidus-avis*, рис. 746,5).

Подсемейство Ятрышниковые (*Orchidoideae*). Связник хорошо выражен,

пыльник прямостоячий, поллинии с прилипальцами. Одним из крупных родов подсемейства является род Ятрышник (*Orchis*), насчитывающий около 85 видов, распространённых во внетропических областях северного полушария. В подземной части находятся парные корневые клубни яйцевидной формы, как у Ятрышника вооруженного (*Orchis militaris*, рис. 746,9). Клубни являются лекарственным сырьём ("салеп"), применяемым как обволакивающее средство при кишечно-желудочных заболеваниях (энтероколитах, гастритах), а также при отравлении ядами прижигающего действия. Виды рода Пальчатокоренник (*Dactylorhiza*) имеют рассечённые клубни, как у Пальчатокоренника желтоватого (*Dactylorhiza flavescens*, рис. 746,6), у некоторых видов клубень одиночный, как, например, у Бровника одноклубневого (*Herminium monorchis*, рис. 746,7).

Одним из интереснейших по способу опыления является род Офрис (*Ophrys*) насчитывающий около 40 видов, распространённых в Европе, Западной Азии и Северной Америке. У многих видов видовые названия происходят от названий насекомых, которых напоминает губа цветка. Процесс опыления основан на половых инстинктах насекомых. Цветки не образуют нектара или иных питательных веществ. Но губа их выделяет летучие вещества из группы феромонов, набор которых специфичен для какой-либо группы видов насекомых. Эти вещества стимулируют поведенческие реакции насекомых, характерные для спаривания. Губа похожа на сидящую на цветке самку, её облик действует как визуальный стимул, а различные эпидермальные выросты - как тактильный раздражитель при попытках спаривания. Самцы многих перепончатокрылых после перезимовки появляются раньше, летают в поисках самок и опыляют цветки офрисов. У Офриса оводоносного (*Ophrys oestifera*, рис. 746,8) губа напоминает самку сидящего на цветке овода.

Подсемейство Эпидендровые (*Epidendroideae*) отличается количеством поллиний - их 4, реже 6 или 8. Прилипальце есть у немногих родов, у большинства оно редуцировано и прикрепление к опылителю происходит с



Рис. 747. *Vanilla planifolia*: 1 - внешний вид; 2 - губа; 3 - колонка; 4 - плод



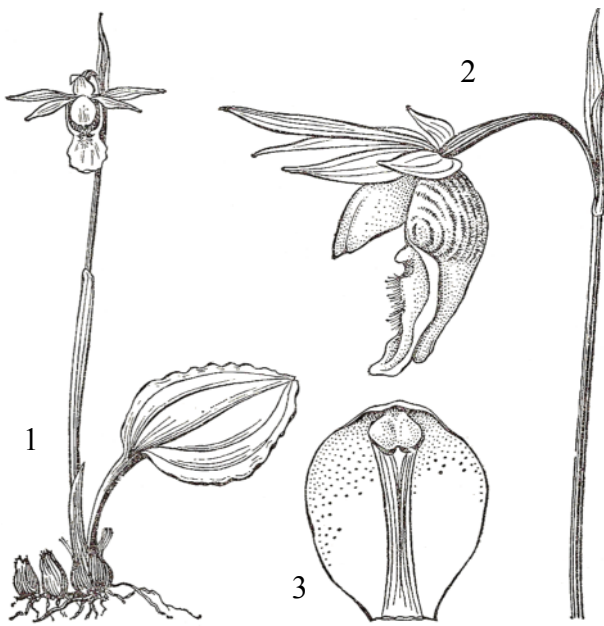


Рис. 748. *Calypso bulbosa*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - колонка

помощью каудикеры и липкого вещества клювика. Пыльники у многих видов качающиеся, при прикосновении откидываются назад и поллинии выбрасываются на насекомое. Большинство видов образуют псевдобульбы. Это в основном тропические эпифитные орхидеи. Одним из известных видов этого подсемейства является центральноамериканская Ваниль плосколистная (*Vanilla planifolia*, рис. 747) - лиана, цепляющаяся за опору косо отстоящими от стебля листьями и воздушными корнями. Её плоды - сочные коробочки длиной 10-25 см, используются для получения ванилина.

Отдельные представители встречаются в умеренных областях, например, евроазиатская Калипсо луковичная (*Calypso bulbosa*, рис. 748).

Подсемейство Вандовых (*Vandoidea*) имеет 2 твёрдых поллиния, каудикеры отсутствуют, прилипальца сидячие. Также характерно образование псевдобульб. У некоторых видов цветки раздельнополые. Так у двудомного Катасетума мешковидного (*Catasetum saccatum*, рис. 749) цветки настолько отличаются, что женские и мужские экземпляры относили к разным родам. В мужском цветке колонка имеет длинные роговидные выросты - антенны, раздражение которых при прикосновении освобождает ножку поллинария, выстреливающегося прилипальцем вперёд на насекомое. В умеренных областях из этого подсемейства

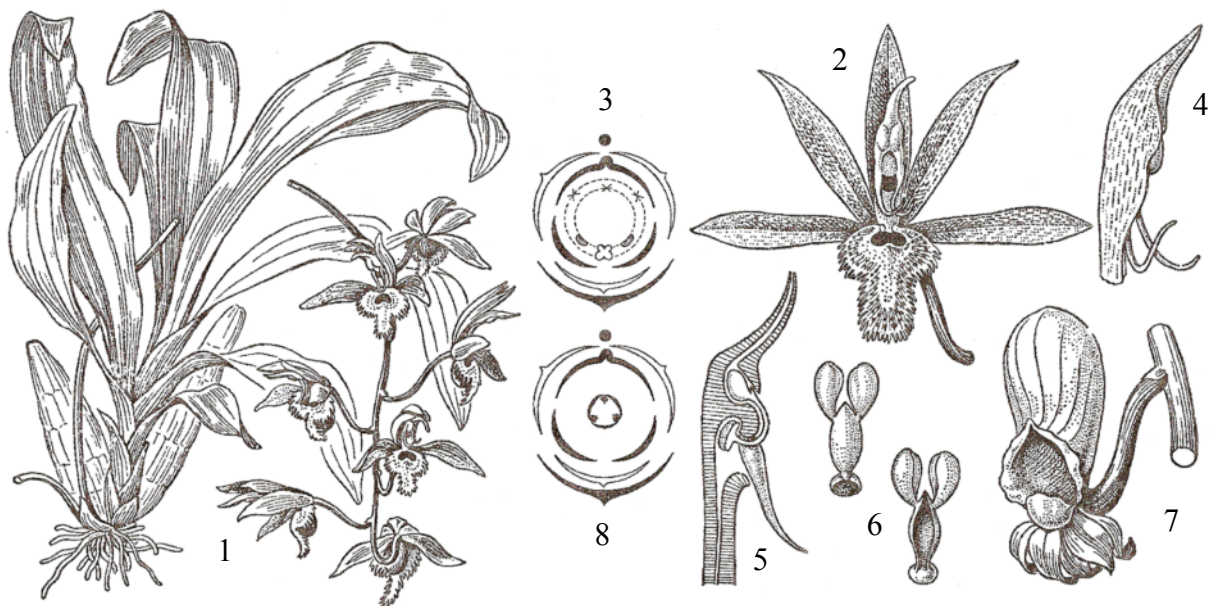


Рис. 749. *Catasetum saccatum*: 1 - внешний вид мужского растения; 2 - мужской цветок; 3 - диаграмма мужского цветка; 4 - колонка; 5 - колонка в разрезе; 6 - поллинарий; 7 - женский цветок; 8 - диаграмма женского цветка

встречается сапрофитный Ладьян трёхнадрезанный (*Corallorhiza trifida*, рис. 750).

### Группа порядков (надпорядок) Коммелино-родственные - *Commelinanae*

Многолетние или реже однолетние наземные или редко водные травы. Листья очередные, часто базальные, с влагалищным основанием. Цветки в различного рода соцветиях, редко одиночные. Околоцветник явственно дифференцирован на чашечку и венчик. Завязь обычно верхняя. Основные порядки: Бромелиецветные (*Bromeliales*), Понтедериецветные (*Pontederiales*), Имбирноцветные (*Zingiberales*), Коммелиноцветные (*Commelinales*), Ситникоцветные (*Juncales*), Осокоцветные (*Cyperales*) и Мятликоцветные (*Poales*). Начиная со второго уровня группы порядков *Commelinanae-Cyperanae* рассматриваются как близкородственные таксоны, составляющие единые эволюционные линии.

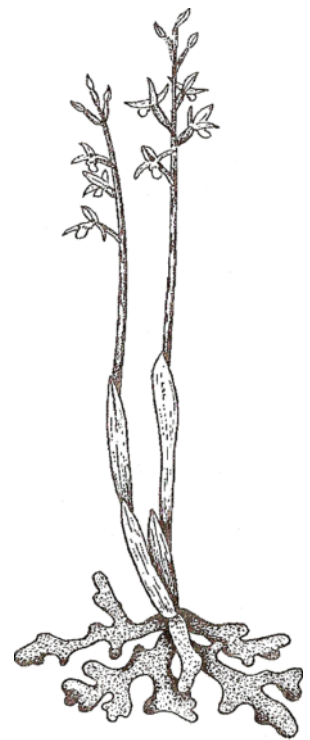


Рис. 750. *Corallorhiza trifida*

### Порядок Бромелиецветные - *Bromeliales*

Большей частью эпифитные травы, но иногда ксерофиты. Стебель обычно укороченный. Листья очередные, в базальных розетках, реже стеблевые, у основания более или менее влагалищные, простые, цельнокрайные или по краям колючепильчатые. У большинства видов листовые влагалища расширенные и краями плотно охватывают друг друга, образуя вместилища, в которых во время дождей накапливается вода. На листьях развиваются адсорбирующие чешуи, поглощающие воду и минеральные вещества. Соцветия - кисти, колосья, головки или метелки, редко цветки одиночные, обычно с хорошо развитой яркоокрашенной прицветной чешуей, обоеполые, большей частью актиноморфные. Чашелистиков и лепестков по 3. Лепестки свободные или сросшиеся в короткую трубку, как правило, снабженные на внутренней стороне у основания парой язычковидных придатков. Тычинок 6 в 2 кругах. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, завязь

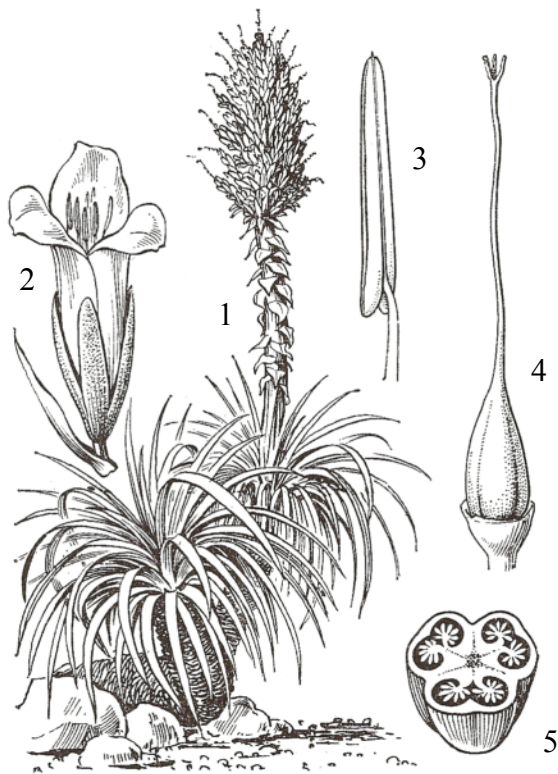


Рис. 751. *Puya berteroniana*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - пестик; 5 - завязь в разрезе

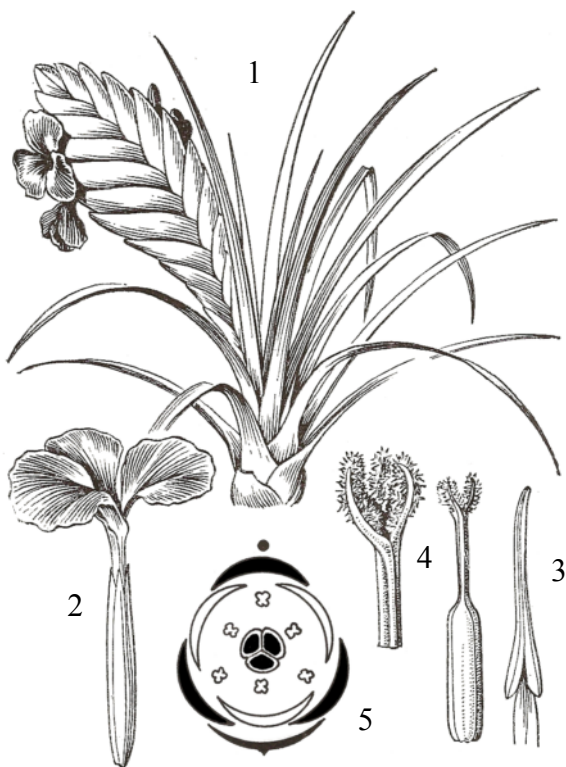


Рис. 752. *Tillandsia cyanea*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - тычинка; 4 - пестик; 5 - диаграмма цветка

верхняя, полунижняя или нижняя, трёхгнездная. Плоды - коробочки или чаще ягоды, иногда формируются соплодия. Порядок монотипный.

Семейство Бромелиевые (*Bromeliaceae*) насчитывает более 50 родов и около 2100 видов, распространённых в тропических и частично субтропических областях Америки. Делится на 3 подсемейства:

Подсемейство Питкерниевые (*Pitcairnioideae*) представлено наземными травами с обычными корнями. Цветки с верхней завязью, плоды сухие (коробочки). Многие виды играют заметную роль в растительном покрове и имеют ландшафтное значение, например, распространённая в Андах Пуйя Бертера (*Puya berteroniana*, рис. 751).

Подсемейство Тилляндсиевые (*Tillandsioideae*) состоит из травянистых

растений, являющихся эпифитами, корни которых выполняют функцию прикрепления к субстрату или редуцированы. Завязь верхняя, плод - коробочка. Многие виды широко распространены в культуре, например, Тилляндсия синяя (*Tillandsia cyanea*, рис. 752).

Подсемейство Бромелиевые (*Bromelioideae*). В него входят травянистые, часто

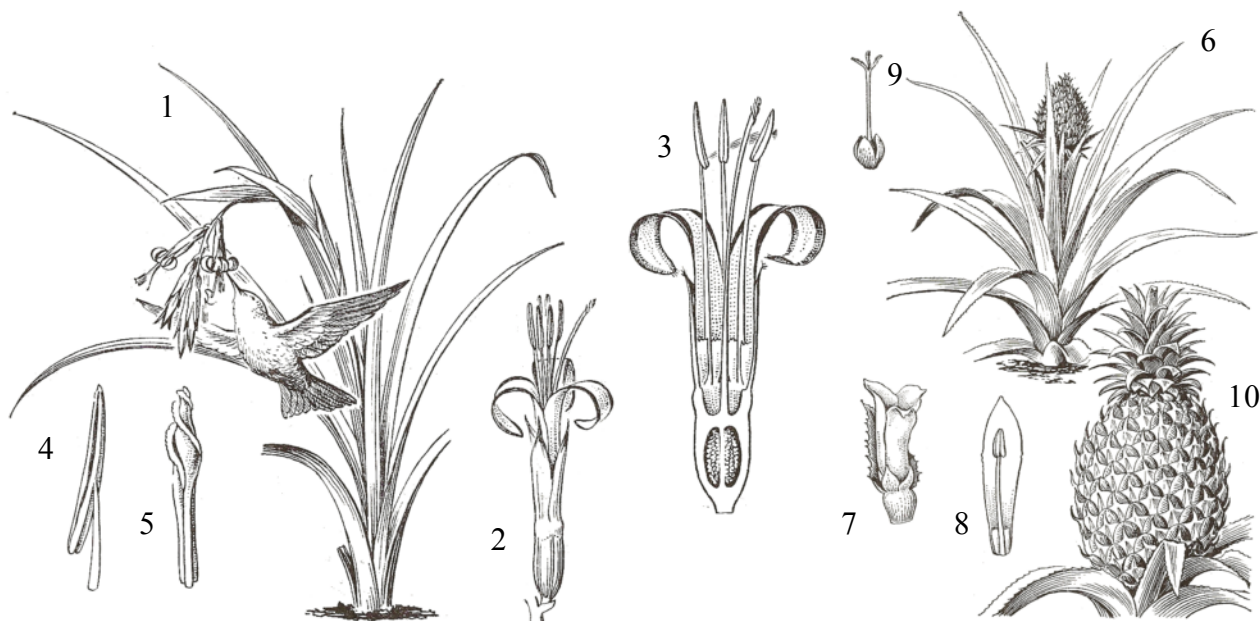


Рис. 753. *Billbergia nutans*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - цветок в разрезе; 4 - тычинка; 5 - столбик с рыльцем. *Ananas comosus*: 6 - внешний вид; 7 - цветок; 8 - тычинка с лепестком; 9 - гинецей; 10 - соплодие



эпифитные растения. Корни выполняют функцию прикрепления к субстрату, завязь нижняя, плоды сочные. В оранжерейной культуре широко распространена Бильбергия поникшая (*Billbergia nutans*, рис. 753,1-5), в культуре открытого грунта во всех тропических странах выращивается Ананас крупнохолокковый (*Ananas comosus*, рис. 753,6-10), у которого после оплодотворения соцветие превращается в компактное соплодие, состоящее из сросшихся между собой плодов, прицветников и осей соцветия.

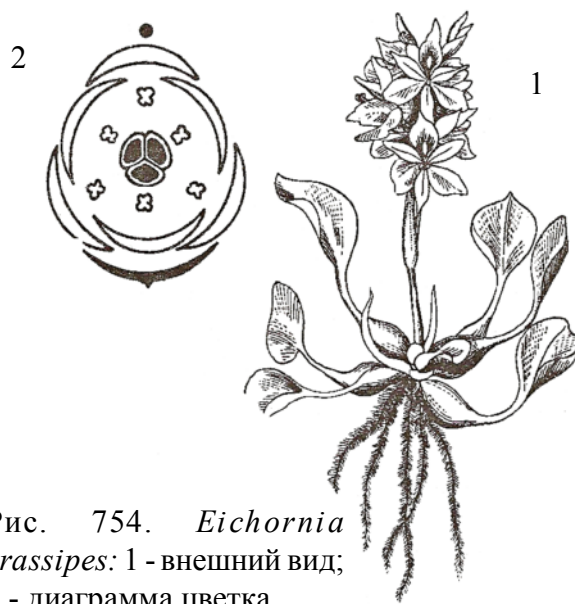


Рис. 754. *Eichornia crassipes*: 1 - внешний вид; 2 - диаграмма цветка

### Порядок Понтедериецветные - *Pontederiales*

Многолетние или редко однолетние водные и болотные травы, плавающие на поверхности воды или укореняющиеся в субстрате. Листья очередные, чаще двухрядные, с влагалищными черешками. Цветки в верхушечных соцветиях или одиночные, обоеполые, зигоморфные или почти актиноморфные, 3-членные. Околоцветник обычно из 6 черепитчатых лепестковидных сегментов почти свободных или чаще сросшихся у основания в трубку. Тычинок 6 в 2 кругах, редко 3 или 1. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, трёхгнездная или одногнездная. Плоды - многосемянные коробочки или плоды ореховидные. Порядок монотипный.



Рис. 755. *Monochoria korsakowii*

Семейство Понтедериевые (*Pontederiaceae*) насчитывает 9 родов и 34 вида, имеющих пантропическое распространение. Наиболее известным является Водный гиацинт обыкновенный (*Eichornia crassipes*, рис. 754), впервые завезённый в США из Венесуэлы в 1884 году, заполонивший в настоящее время многие реки, озёра и мелкие водоёмы Африки, Азии, Австралии. У этого вида сильно развита способность к вегетативному размножению: за 50 суток одна особь способна образовать до 1000 вегетативных отпрысков. В умеренных областях, в районах культуры риса, распространена Монохория Корсакова (*Monochoria korsakowii*, рис. 755), завезённая с семенами риса из Китая.

### Порядок Имбирноцветные - *Zingiberales*

Многолетники с симподиальными, часто

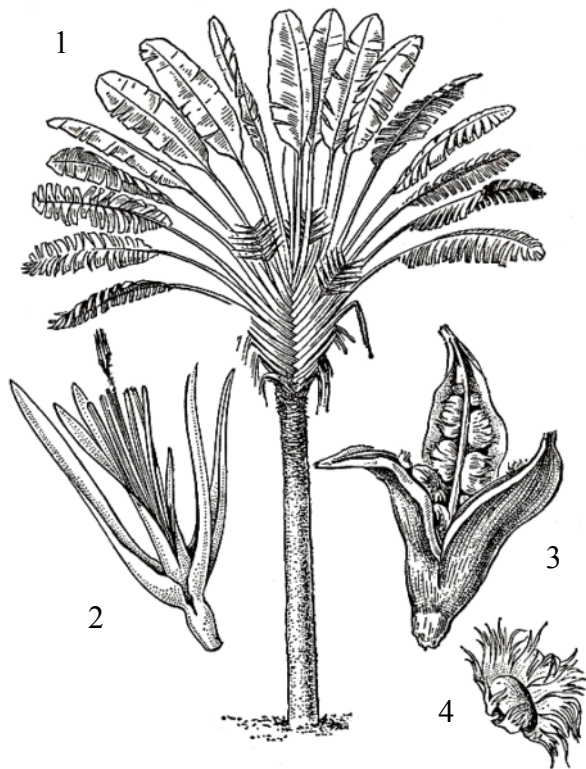


Рис. 756. *Ravenala madagascariensis*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - плод; 4 - семя

(*Strelitziaceae*) объединяет 3 рода и 7 видов, распространённых в тропической Южной Америке, в Южной Африке и на Мадагаскаре. Преобладают древовидные растения, иногда высотой до 15 м, как Равенала мадагаскарская (*Ravenala madagascariensis*, рис. 756). Листья с длинными черешками, двурядные. Соцветия обычно формируются в пазухах листьев, на главной оси двурядно расположены крупные кроющие листья, в пазухах которых располагаются парциальные соцветия - завитки. Цветки обоеполые, слабо или резко зигоморфные, сегментов 6 в двух кругах. Тычинок обычно 5 (одна редуцирована), гинецей синкарпный, завязь нижняя, трехгнездная. Плод - коробочка. В оранжерейной культуре широко распространена Стрелиция королевская (*Strelitzia reginae*, рис. 757), цветки которой резко зигоморфны и листочки околоцветника образуют стреловидный орган.

Семейство Банановые (*Musaceae*) состоит из 2 родов и 42 видов, имеющих

клубневидно утолщенными и крахмалсодержащими корневищами или небольшие древовидные формы с простым неветвистым стволом и без вторичного роста. Листья двурядные или реже спиральные, от небольших до очень крупных, с хорошо выраженными влагалищными черешками и с простой, цельной, обычно широкой пластинкой. Цветки обоеполые, зигоморфные, в рацемозных соцветиях. Околоцветник состоит из 3 чашелистиков и 3 лепестков, более или менее сросшихся. Тычинок 5, шестая редуцирована. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, завязь нижняя, трёхгнездная или реже одногнездная. Плоды - коробочки, иногда орехи или ягоды. Включает 8 семейств.

Семейство Стрелициевые (*Strelitziaceae*) объединяет 3 рода и 7 видов, распространённых в тропической Южной Америке, в Южной Африке и на Мадагаскаре. Преобладают

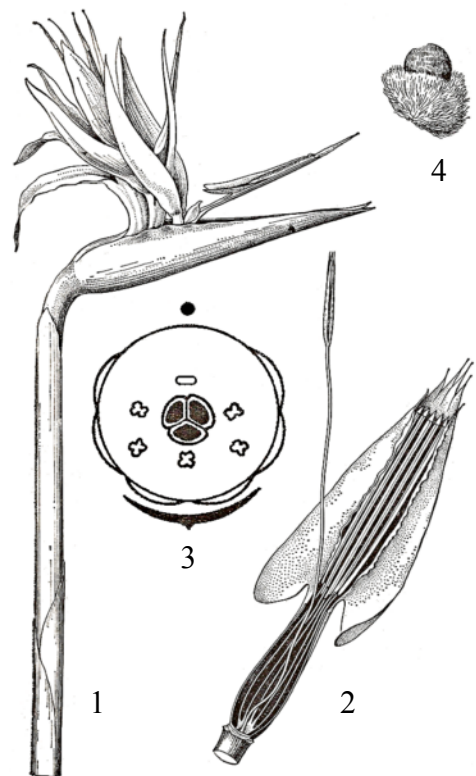


Рис. 757. *Strelitzia reginae*: 1 - соцветие; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - семя



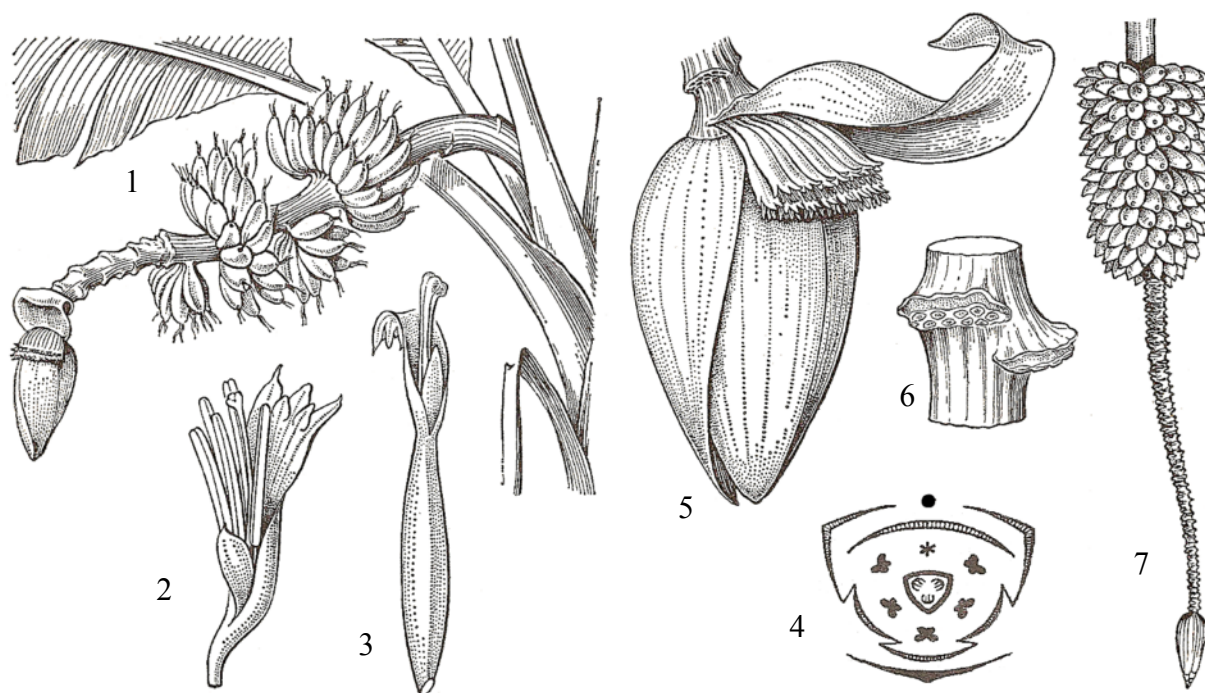


Рис. 758. *Musa acuminata*: 1 - соцветие с плодами; 2 - функционально мужской цветок; 3 - функционально женский цветок; 4 - диаграмма цветка; 5 - верхушка соцветия; 6 - часть оси соцветия. *Musa maclayi*: 7 - соплодие

палеотропическое распространение. Это гигантские многолетние травы с мощным подземным корневищем и укороченным клубневидным стеблем, который почти не выступает над землёй. Листья крупные (до 6 м длиной), с очень длинными влагалищами, охватывающими друг друга, образующими ложный стебель, внутри которого от точки роста формируется цветоносный стебель. Соцветие несёт на оси крупные кроющие листья, расположенные спирально, в пазухах которых развиваются парциальные соцветия с укороченной осью. Цветки зигоморфные, однополые, женские развиваются в нижних соцветиях, мужские - в верхних и после цветения опадают. В цветке 5 сегментов срастаются, шестой свободен. Тычинок 5, шестая превращена в стаминодий. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, завязь нижняя. Плод - ягода с кожистой оболочкой и сочной мякотью.

Самым крупным родом семейства является Банан (*Musa*), насчитывающий 40 видов. Большинство культурных сортов являются производными от Банана заострённого (*Musa acuminata*, рис. 758,1-6), их плоды являются ценным диетическим продуктом. Овощные (мучнистые) сорта с оранжевыми плодами происходят от Банана Маклая (*Musa maclayi*, рис. 758,7). На Черноморском побережье Кавказа в качестве декоративного растения распространён Банан японский (*Musa basjoo*), из листьев которого в Японии изготавливают различные плетёные изделия.

Семейство Имбирные (*Zingiberaceae*) объединяет около 50 родов и 1300 видов, произрастающих преимущественно в Юго-Восточной Азии и на Новой Гвинее. Это многолетние корневищные растения, у которых все вегетативные органы содержат эфирные масла со специфическим запахом. Листья сидячие или с



Рис. 759. *Zingiber officinale*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка

небольшим черешком, на верхнем крае влагалища хорошо развит язычок (лигула). Цветки собраны в тирсоидные соцветия, часто с укороченными боковыми осями завитков, обоеполые, зигоморфные. Чашечка зелёная, трубчатая, лепестки сросшиеся, неравные. Внутренний круг андроея представлен одной фертильной тычинкой, остальные две превращены в лепестковидный стаминодий (губу). Тычинки наружного круга отсутствуют или 2 из них превращаются в стаминодии. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, завязь нижняя. Плод - коробочка, реже ягодообразный. Многие виды издавна используются как пряные и лекарственные растения. Одними из важнейших пряных растений является Имбирь аптечный (*Zingiber officinale*, рис. 759), произрастающий в Южной Азии и Кардамон настоящий (*Elettaria cardamomum*), растущий в горных лесах Южной Индии, Куркума домашняя (*Curcuma domestica*), возделываемая во всех тропических странах.

### Порядок Коммелиноцветные - *Commelinales*

Многолетние или реже однолетние наземные или редко водные травы. Листья очередные, простые, часто с влагалищным основанием, иногда с язычком. Цветки в различного рода соцветиях, редко одиночные, обоеполые или реже однополые, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник двойной, чашелистиков и лепестков по 3, свободных или сросшихся у основания. Тычинок 3 или 6. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, завязь верхняя, трёхгнездная или одногнездная. Плоды - коробочки, иногда мясистые.

Семейство Коммелиновые (*Commelinaceae*) насчитывает 47 родов и около 700 видов, распространённых главным образом в тропических и субтропических областях. Листья расширены у основания и образуют замкнутую трубку влагалища, опушены железистыми волосками.

Самым крупным родом является Коммелина

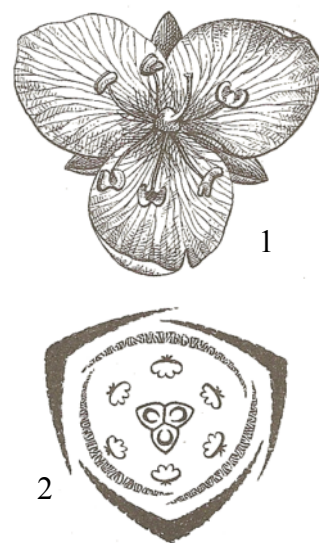


Рис. 760. *Tradescantia virginiana*: 1 - цветок; 2 - диаграмма цветка

(*Commelina*), насчитывающий до 200 видов, представители которого имеют зигоморфные цветки - два лепестка в цветке крупные, третий намного меньше и более бледной окраски. Единственный представитель этого рода, встречающийся в умеренных областях Евразии - Коммелина обыкновенная (*Commelina communis*, рис. 761). Многие виды этого семейства широко распространены в комнатной и оранжерейной культуре - Традесканция приречная (*Tradescantia fluviatilis*), Сеткреазия пурпурная (*Setcreasea purpurea*), Зебрина повислая (*Zebrina pendula*) и др. Цветок Зебрины отличается сростнолистной чашечкой. В культуре открытого грунта широко распространена Традесканция виргинская (*Tradescantia virginiana*, рис. 760).

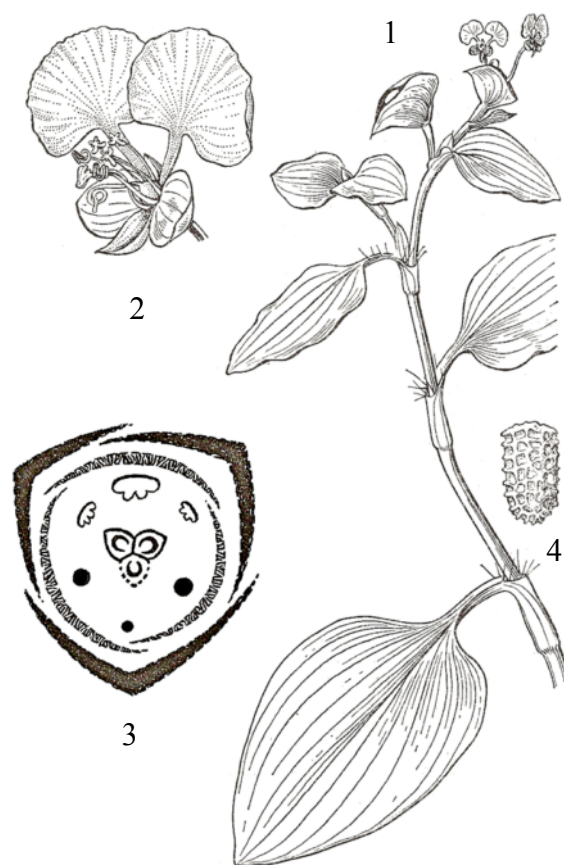


Рис. 761. *Commelina communis*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - семя

#### Порядок Ситникоцветные - *Juncales*

Многолетние или реже однолетние травы. Листья очередные, простые, цельные, плоские или цилиндрические, с открытым или замкнутым влагалищем и более или менее удлиненной, линейной или нитевидной листовой пластинкой, иногда редуцированной до влагалища. Цветки в различного рода соцветиях, редко одиночные, мелкие и невзрачные, обоеполые или редко однополые и двудомные, актиноморфные, большей частью трёхчленные. Околоцветник обычно маленький и пленчатый; сегментов околоцветника 6 в 2 кругах, свободных. Тычинок обычно 6 в 2 кругах, реже вследствие выпадения внутреннего круга 3 (у рода *Juncus*), редко только 2. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, завязь верхняя, трёхгнездная или одногнездная. Плоды - почти всегда коробочки, редко нераскрывающиеся. Включает 2 семейства.

Семейство Ситниковые (*Juncaceae*) насчитывает 8 родов и до 400 видов, распространенных главным образом в северном полушарии, особенно в умеренных и холодных областях. Самым крупным родом является Ситник (*Juncus*), насчитывающий свыше 250 видов. Большинство видов рода - широко распространённые растения, такие как Ситник членистый (*Juncus articulatus*, рис. 762,4-5), Ситник склоняющийся (*Juncus inflexus*, рис. 762,1-3), Ситник раскидистый (*Juncus effusus*, рис. 762,6-7) и др. Ситники являются ветроопыляемыми растениями, некоторым видам свойственна автогамия. Цветки раскрываются рано утром, их цветение продолжается менее суток. Завязь трёхгнездная. Места обитания - берега рек, влажные луга, болота, отмели,





Рис. 762. *Juncus inflexus*: 1 - внешний вид; 2 - плод с околоцветником; 3 - часть побега в продольном разрезе. *Juncus articulatus*: 4 - внешний вид; 5 - плод с околоцветником. *Juncus effusus*: 6 - цветок; 7 - диаграмма цветка. *Luzula spicata*: 8 - внешний вид; 9 - цветок; 10 - диаграмма цветка; 11 - плод с околоцветником; 12 - часть стебля. *Luzula pilosa*: 13 - внешний вид; 14 - плод с околоцветником; 15 - семя

морские побережья. Род Ожика (*Luzula*) насчитывает около 80 видов, растущих в умеренно сырых местообитаниях - на лугах, опушках, полянах, в лесах. Виды рода отличаются одногнёздной завязью и длиннореснитчатыми по краям листьями. Широко распространёнными видами являются Ожика колосистая (*Luzula spicata*, рис. 762,8-12) и Ожика волосистая (*Luzula pilosa*, рис. 762,13-15).

### **Группа порядков (надпорядок) Осокородственные - *Cyperanae***

Представлен травянистыми растениями, реже древовидными. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, невзрачные, ветроопыляемые, собраны в колосья. Околоцветник простой, двухкруговой, свободнолистный, реже сростнолистный, часто редуцирован. Тычинок 6-3 или меньше. Гинецей из 2-3 плодолистиков, псевдомономерный или паракарпный. Завязь верхняя. Плод - ореховидный или зерновка. Таксон дитипный, включает два порядка: Осокоцветные (*Cyperales*) и Мятликоцветные (*Poales*).

### **Порядок Осокоцветные - *Cyperales***

Большей частью многолетние корневищные травы, редко однолетние. Стебли обычно 3-гранные, большей частью выполненные, часто безлистные. Листья очередные, трехрядные, почти всегда с влагалищем, с более или менее удлинённой пластинкой, которая иногда бывает редуцирована. Цветки мелкие и невзрачные, собранные в колоски, которые образуют сложные соцветия, редко одиночные, сидячие в пазухах чешуй, обоеполые или однополые. Околоцветник у архаичных родов из 6 сегментов в 2 кругах, но обычно он сильно редуцирован и сведен к коротким чешуйкам, щетинкам или волоскам или околоцветника нет вовсе; редко околоцветник почти венчиковидный. Тычинок большей частью 3, реже 2 или 1, очень редко 6. Гинецей из 3 или реже 2, редко 4 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, с 1 базальным прямостоячим семязачатком. Плоды ореховидные, редко костянковидные, нераскрывающиеся, обычно трёхгранные. Семена не прилегают плотно к перикарпию; семенная кожура образована обоими интегументами, зародыш маленький, окруженный эндоспермом, содержащим липиды, белок и крахмал.

Семейство Осоковые (*Cyperaceae*) насчитывает около 120 родов и 5600 видов с космополитным распространением, но наиболее многочисленны в умеренных и холодных областях. Цветки мелкие и невзрачные, раздельнополые или обоеполые, околоцветник чешуйчатый или состоит из волосков. Тычинок 3, завязь верхняя, одногнёздная, плод - ореховидный.

Род Камыш (*Scirpus*) насчитывает около 250 видов, распространённых преимущественно в тропических и субтропических странах, а также в умеренных областях, обитающих преимущественно на увлажнённых местах. Стебли трёхгранные и стебель олиствен, как у Камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*, рис. 763,1-3) или цилиндрические и стебли безлистные, как у Камыша озёрного (*Schoenoplectus lacustris*, рис. 763,4-5). У видов рода Пушица (*Eriophorum*)



Рис. 763. *Scirpus sylvaticus*: 1 - верхняя часть побега; 2 - диаграмма цветка; 3 - колосок. *Schoenoplectus lacustris*: 4 - внешний вид; 5 - цветок. *Eriophorum scheuchzerii*: 6 - внешний вид; 7 - диаграмма цветка; 8 - семя. *Carex physodes*: 9 - внешний вид. *Carex vesicaria*: 10 - верхняя часть побега с мужскими и женскими колосками; 11-12 - диаграммы женского и мужского цветков; 13 - мешочек. *Cyperus papyrus*: 14 - колос; 15 - плод

околоцветник состоит из многочисленных белых или рыжеватых волосков, удлиняющихся после цветения, отчего колосок приобретает вид пушистой головки - пуховки. Эти волоски являются приспособлением к анемохории, как у Пушицы Шейхцера (*Eriophorum scheuchzeri*, рис. 763,6-8).

Представители рода Сыть (*Cyperus*), насчитывающего около 300 видов околотовных, крупных растений, имеют обоеполые, лишенные околоцветника цветки. У знаменитого Папируса (*Cyperus papyrus*, рис. 763,14-15), из которого

в древнем Египте получали писчий материал, стебель достигает 7 м высоты.

Самым крупным родом семейства является Осока (*Carex*), насчитывающим около 2500 видов, распространённых по всему земному шару, зачастую являющихся эдификаторами разных растительных сообществ. Цветки однополые, в колосовидных, метельчатых или головчатых соцветиях. Колоски обычно состоят из однополых цветков, но бывают смешанными двух типов: андрогинные (мужские цветки в верхней части колоска, женские - в нижней) и гинеандрические (женские вверху, мужские - внизу). Женские цветки заключены в увеличивающийся при плодах мешочек, суженный на верхушке в носик, из которого выставляется столбик. Они являются редуцированными одноцветковыми колосками, поэтому женский колос является сложным. Мешочек выполняет важную биологическую функцию - защищает завязь и плод от неблагоприятных воздействий и участвует в распространении плодов, а также имеет важное систематическое значение. Плоды распространяются ветром, как у Осоки вздутой (*Carex physodes*, рис. 763,9), или водой, как у многих прибрежных осок, например, Осоки пузырчатой (*Carex vesicaria*, рис. 763,10-13).

### **Порядок Мятликоцветные (Злакоцветные) - Poales**

Многолетние, однолетние или двулетние травы или древовидные растения с более или менее одревесневшим стеблем, но без вторичного роста. Стебли полые в междоузлиях или реже сплошные. Листья очередные, двурядные или редко спиральные, дифференцированные на длинное и открытое (редко замкнутое) влагалище и на обычно длинную и узкую пластинку. На границе пластинки и влагалища расположен язычок (лигула), обычно пленчатый, или представленный рядом волосков, редко язычок полностью отсутствует. По анатомическому строению листовой пластинки выделяется шесть типов - фестукоидный, бамбузоидный, арундиноидный, паникоидный, аристидоидный и хлоридоидный. Для фестукоидного типа характерно неупорядоченное расположение хлоренхимы, хорошее развитие внутренней и слабое развитие внешней обкладки проводящих пучков. Для бамбузоидного типа характерно упорядоченное расположение клеток хлоренхимы параллельно эпидермису. Остальные типы характеризуются радиальным расположением клеток хлоренхимы и отличаются друг от друга большим или меньшим развитием клеток наружной и внутренней обкладок. Цветки сильно редуцированные, обоеполые или иногда однополые, собранные в колосовидные или метельчатые сложные соцветия, состоящие из элементарных соцветий - колосков. Каждый колосок состоит из оси, несущей 2 почти супротивных ряда чешуй, налегающих тесно друг на друга. Самые нижние чешуи стерильны, остальные несут каждая в своей пазухе очень короткую ось цветка. Эта чешуя носит название нижней цветковой чешуи, она обычно жёсткая, а чешуевидный лист, расположенный на оси цветка, называется верхней цветковой чешуей, она обычно плёнчатая. Над верхней цветковой чешуей расположены 2 или реже 3 пленки, или лодикулы, представляющие собой

маленькие бесцветные образования, которые во время цветения набухают и этим вызывают раскрытие цветка. Верхняя цветковая чешуя произошла в результате срастания 2 сегментов внешнего круга околоцветника; иногда наблюдается и третий сегмент внешнего круга, супротивный нижней цветковой чешуе. Внутренний же круг околоцветника представлен лодикулами. Тычинок 3, реже от 1 до 6. Завязь верхняя, одногнездная, с 1 семязачатком. Плод обычно зерновка, с тонким кожистым перикарпием, плотно облегающим семя и срастающимся с ним (типичная зерновка). У некоторых видов семя свободно лежит внутри перикарпия (мешковидные зерновки) или плоды орехообразные, а иногда ягодообразные, с мясистым перикарпием и сильно редуцированной семенной кожурой. Семена с обильным мучнистым эндоспермом, содержащим главным образом крахмал. Наружный слой эндосперма носит название алейронового слоя и состоит из клеток богатых белками, жирами и витаминами. Зародыш примыкает к эндосперму щитком, который соответствует семядоле. На противоположной щитку стороне зародыша развивается эпибласт, являющийся рудиментом второй семядоли. Апекс побега покрыт калеоптилем (видоизмененным листом), апекс корня - калеоризой (корневым влагалищем). Порядок монотипный.

Семейство Мятликовые, или Злаковые (*Poaceae*, или *Graminea*) насчитывает около 900 родов и до 11000 видов, имеющих космополитное распространение. В семействе выделяется 6 подсемейств: Бамбуковые (*Bambusoideae*), Рисовые (*Oryzoideae*), Мятликовые (*Pooideae*), Тростниковые (*Arundinoideae*), Полевичковые (*Eragrostideae*) и Просовые (*Panicoideae*).

Подсемейство Бамбуковые (*Bambusoideae*) включает виды с более или менее одревесневающими стеблями, а также многие тропические травянистые злаки, объединяющими признаками которых являются: анатомия листовой пластинки (бамбузоидный тип), широкие листовые пластинки, соединённые с влагалищами черешками, часто перистое жилкование листьев, многочисленные тычинки со сросшимися тычиночными нитями, орехообразные или ягодообразные зерновки. Бамбуковые отличаются монокарпичностью - большинство их цветёт один раз в 30-120 лет, после чего растение погибает.

В подсемействе наблюдается большое разнообразие в строении цветка. У южноамериканской Стрептохеты колосистой (*Streptochaeta spicata*, рис. 764,1-5) в цветке верхняя цветочная чешуя почти до основания раздвоенная, имеется 3 очень крупных лодикулы, 6 тычинок и пестик, образованный 3 плодолистиками, о чём свидетельствует трёхлопастное рыльце. Этот цветок наиболее близок по строению к типичному цветку однодольных. Бразильская Аномохлоа марантовая (*Anomochloa marantoidea*, рис. 764,10-11) имеет одноцветковые колоски, расположенные в пазухах очень крупных прицветников. В цветках нет лодикул, имеется 4 тычинки и столбик с одним коротким волосистым рыльцем. У африканской Окситенантеры абиссинской (*Oxytenanthera abyssinica*, рис. 764,6-9) нити 6 тычинок срастаются в трубку, столбик с 3 рыльцами. Представители некоторых родов, например,





Рис. 764. *Streptochaeta spicata*: 1 - верхняя часть побега; 2 - колосок; 3 - цветок; 4 - лодикулы; 5 - диаграмма цветка. *Oxytenanthera abyssinica*: 6 - верхняя часть побега; 7 - колосок; 8 - андроцей; 9 - гинецей. *Anomochloa marantoidea*: 10 - внешний вид; 11 - колосок. *Oryza sativa*: 12 - верхняя часть побега; 13 - колосок; 14 - цветок; 15 - диаграмма цветка; 16 - лодикулы. *Zizania latifolia*: 17 - колосок с женским цветком; 18 - колосок с мужским цветком. *Phyllocharis sagittata*: 19 - верхняя часть побега; 20 - часть оси колоса с группой из одного женского и двух мужских колосков; 21 - женский колосок; 22 - мужской колосок

южноамериканского рода Париана (*Pariana*) имеют в цветках от 10 до 40 тычинок, а у видов рода Охландра (*Ochlandra*), распространённых в Юго-Восточной Азии, в цветках до 8 цветковых плёнок и до 120 тычинок. В цветке Стрептогины косматой (*Streptogyna crinita*) всего 2 тычинки.

Подсемейство Рисовые (*Oryzoideae*) характеризуется одноцветковыми колосками, в которых обе цветковые чешуи твёрдые, со средней жилкой и несколькими боковыми. Тычинок обычно 6, реже 3, 4 или 1. По анатомическому строению листовой пластинки занимает промежуточное положение между Бамбуковыми и Мятликовыми. Большинство представителей - водные растения или гигрофиты, распространённые преимущественно в тропиках и субтропиках. Рис посевной (*Oryza sativa*, рис. 764,12-16) - одно из основных пищевых растений, источник углеводного питания для половины человечества. Известно несколько тысяч сортов, в том числе и растущие без затопления водой. Его культура очень древняя, существует более 5000 лет. В качестве интродуцированного растения в умеренных широтах распространена Зизания широколистная (*Zizania latifolia*, рис. 764,17-18), имеющая раздельнополые колоски. Виды этого рода разводят в водоёмах охотничьих хозяйств, их зерновки служат хорошим кормом для травоядных животных и водоплавающих птиц. Раздельнополые цветки имеются у африканского Филлорахиса копьелистного (*Phyllorachis sagittata*, рис. 764,19-22). У этого вида колоски располагаются с одной стороны листовидно расширенной оси колоса.

Подсемейство Мятликовые (*Pooideae*) включает большинство внетропических злаков с фестукоидным типом листовой пластинки. Колоски одноцветковые, строение цветка типичное, лишь у немногих представителей андроцей состоит из двух тычинок, как, например, у Душистого колоска обыкновенного (*Anthoxanthum odoratum*, рис. 766,7-7). К этому подсемейству относятся важнейшие кормовые и продовольственные культуры. Из кормовых злаков наиболее широко распространёнными являются представители родов Пырей (*Elytrigia*), Житняк (*Agropyron*), Овсяница (*Festuca*), Мятлик (*Poa*), Костёр (*Bromus*), Кострец (*Bromopsis*), Ежа (*Dactylis*) и др., имеющих большое значение в сложении различных ценозов. По строению колоска выделяется род Плевел (*Lolium*), у представителей которого имеется одна колосковая чешуя и колосок прижат к оси соцветия узкой стороной, как у Плевела многолетнего (*Lolium perenne*, рис. 765,16-17). В цветке видов рода Ковыль (*Stipa*) имеется 3 крупных лодиколы. Колоски одноцветковые, нижняя цветковая чешуя своими краями охватывает верхнюю, окружая зрелый плод и имеет коленчато изогнутую перистоопушенную или голую ость, служащую для распространения и самозарывания плодов. Многие виды ковылей занесены в Красную книгу, например, Ковыль красивейший (*Stipa pulcherrima*, рис. 765,1-4), редким видом является Ковыль кавказский (*Stipa caucasica*, рис. 765,5).

К пищевым культурам относятся представители родов Ячмень (*Hordeum*), Пшеница (*Triticum*), Рожь (*Secale*), Овёс (*Avena*).

Род Ячмень (*Hordeum*) отличается остистыми колосковыми чешуями и





Рис. 765. *Stipa pulcherrima*: 1 - внешний вид; 2 - цветок; 3 - диаграмма цветка; 4 - нижняя цветковая чешуя. *Stipa caucasica*: 5 - нижняя цветковая чешуя. *Secale cereale*: 6 - внешний вид; 7 - колосок. *Hordeum vulgare*: 8 - внешний вид; 9 - цветок; 10 - колосок; 11 - зерновка. *Triticum aestivum*, *T. durum*, *T. spelta* и *T. monococcum*: 12-15 - колосья. *Lolium perenne*: 16 - колос; 17 - язычок. *Avena sativa* и *A. fatua*: 18-19 - цветки. *Secale kuprijanovii*: 20 - колосок





Рис. 766. *Poa pratensis*: 1 - внешний вид; 2 - колосок; 3 - схема трёхцветкового колоска; 4 - диаграмма колоска; 5 - диаграмма цветка. *Anthoxanthum odoratum*: 6 - соцветие; 7 - колосок. *Phleum pratense*: 8 - соцветие; 9 - колосок; 10 - язычок. *Festuca pratensis*: 11 - соцветие; 12 - колосок. *Alopecurus pratensis*: 13 - соцветие; 14 - колосок; 15 - язычок. *Calamagrostis canescens*: 16 - колосок; 17 - язычок. *Glyceria aquatica*: 18 - соцветие; 19 - колосок; 20 - язычок. *Agropyron pectinatum*: 21 - соцветие; 22 - колосок





Рис. 767. *Phragmites australis*: 1 - внешний вид; 2 - метёлка; 3 - колосок. *Arundo donax*: 4 - корневище и часть побега; 5 - метёлка; 6 - колосок; 7 - цветок. *Nardus stricta*: 8 - внешний вид; 9 - цветок; 10 - язычок. *Molinia coerulea*: 11 - внешний вид; 12 - колосок; 13 - язычок

длинноостистыми нижними цветковыми чешуями. Колоски одноцветковые и сидят по 3 на выступе оси соцветия. Средний колосок в каждой группе сидячий, обоеполый, плодущий. Боковые колоски на коротких ножках, бесплодные. У культурного Ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare*, рис. 765,8-11) все 3 колоска в группе плодоносят. Зерно ячменя применяется для выработки перловой и ячневой крупы, в пивоварении, для приготовления заменителя кофе.

Род Пшеница (*Triticum*), насчитывающий до 27 видов, характеризуется следующими признаками: колосковые чешуи безостые, неравнобокие, вздутые, с килем. Колоски 1-7 цветковые, располагаются на оси по одному. В мировом земледелии имеют значение 2 вида - Пшеница мягкая (*Triticum aestivum*, рис. 765,12) и Пшеница твёрдая (*Triticum durum*, рис. 765,13). На основе этих видов выведено более 4000 сортов. Лучшие сорта муки-крупчатки, макаронной муки и манной крупы получают из сортов твёрдой пшеницы. Другие два вида - Пшеница полба (*Triticum spelta*, рис. 765,14) и Пшеница однозернянка (*Triticum monocoocum*, рис. 765,15), ранее широко распространённые, в настоящее время, практически не выращиваются.

Род Рожь (*Secale*) насчитывает 12 видов, из которых лишь один - однолетняя Рожь обыкновенная (*Secale cereale*, рис. 765,6-7) является одним из основных хлебных злаков. Колосковые чешуи узкие, шиловидные. Колоски двуцветковые с рудиментом третьего цветка, располагаются по одному на стержне колоса двумя продольными рядами. Нижняя цветковая чешуя с длинной остью. Широко культивируется в качестве пищевого и кормового растения. Дикорастущие многолетние виды могут быть использованы в качестве материала для селекции этого вида. Одним из них является растущая на Западном Кавказе многолетняя Рожь Куприянова (*Secale kuprijanovii*, рис. 765,20) хорошее кормовое растение горных пастбищ и сенокосов, ставшее редким и поэтому занесена в Красную книгу.

Род Овёс (*Avena*) отличается рыхлым метельчатым соцветием. Колоски двуцветковые, нижняя цветковая чешуя имеет коленчато изогнутую ость, отходящую от спинки. Овёс посевной (*Avena sativa*, рис. 765,18) культивируется как кормовое растение. Из зерновок также получают муку для киселей, толокно, крупу. Сорняком посевов овса является Овсяг пустой (*Avena fatua*, рис. 765,19).

Род Мятлик (*Poa*) является типовым родом для всего семейства *Poaceae* и подсемейства *Pooideae*. Лектотипом рода является Мятлик луговой (*Poa pratensis*, табл. рис. 766,1-5). В пределах подсемейства наблюдается большое разнообразие типов соцветий и строения колосков. Некоторые наиболее типичные структуры приведены на рисунке 766. Отличительными особенностями обладает относящийся к монотипному роду Белоус торчащий (*Nardus stricta*, рис. 767,8-10), часто доминирующий в луговых ценозах Европы, Кавказа и Малой Азии. В его одноцветковых колосках отсутствуют колосковые чешуи, то есть соцветие представляет собой простой колос. В цветках нет лодикул, завязь несёт неразветвлённое, покрытое сосочками рыльце.

Подсемейство Тростниковые (*Arundinoideae*) характеризуется арундиноидным





Рис. 768. *Eragrostis minor*: 1 - внешний вид; 2 - колосок. *Cleistogenes squarrosa*: 3 - внешний вид; 4 - колосок. *Crypsis schoenoides*: 5 - верхняя часть побега; 6 - колосок. *Aeluropus littoralis*: 7 - общее соцветие; 8 - группа колосков; 9 - колосок. *Synodon dactylon*: 10 - внешний вид; 11 - часть оси с колосками; 12 - колосок. *Buchloë dactyloides*: 13-14 - внешний вид мужского и женского растений; 15 - соцветие из колосков с женскими цветками; 16 - колосок с мужскими цветками. *Tragus racemosus*: 17 - колосок; 18 - верхняя колосковая чешуя; 19 - язычок



типом листовой пластинки, многоцветковыми колосками, несущими на своих осях длинные волоски и мелкими хромосомами. Самым распространённым видом является Тростник южный (*Phragmites australis*, рис. 767,1-3) с космополитным ареалом, обитающий по берегам водоёмов. Крупным злаком является Арундо тростниковый (*Arundo donax*, рис. 767,4-7), распространённый в странах Азии и Средиземноморья. Все виды этого подсемейства во время колошения формируют крупные шелковисто-волосистые метёлки, придающие растениям декоративные качества. Характерной особенностью Молинии голубой (*Molinia coerulea*, рис. 767,11-13) является то, что при значительных размерах (40-180 см) цветущие стебли состоят из одного длинного междоузлия под соцветием.

Подсемейство Полевичковые (*Eragrostidae*) характеризуется аристидоидным типом листовой пластинки. Отличительным признаком является строение язычка, состоящего из ряда густых волосков, а также наличие трёх жилок в нижней цветковой чешуе, причём боковые приближены к краю чешуи. Многие представители подсемейства являются галофитами, например, Прибрежница обыкновенная (*Aeluropus litoralis*, рис. 768,7-9), Скрытница тростниковидная (*Crypsis schoenoides*, рис. 768,5-6) и другие. Как сорное растение широко распространён Свиной пальчатый (*Cynodon dactylon*, рис. 768,10-12), имеющий пальчато расходящиеся оси соцветия. У Козлеца кистевидного (*Tragus racemosus*, рис. 768,17-19) колосковые чешуи покрыты крючковидно загнутыми шипами, что способствует распространению плодов при помощи животных. Для прерий Северной Америки характерным злаком является Трава бизонов (*Buchloë dactyloides*, рис. 768,13-16), имеющая большое значение как пастбищное кормовое растение.

Подсемейство Просовые (*Panicoideae*) характеризуется паникоидным типом листовой пластинки и сложно устроенными соцветиями, обычно метельчатыми. Колоски обычно двуцветковые, но нижний цветок редуцирован, от него остались одна или две цветковые чешуи. По созревании плода цветковые чешуи становятся твёрдыми и покрывают его, создавая подобие орешка. Очищенные от чешуи зёрна Проса посевного (*Panicum miliaceum*, рис. 769,1-4) носят название пшеницы. Важное экономическое значение имеют виды рода Сорго (*Sorghum*), культивируемые во многих странах как кормовые и пищевые растения. Некоторые разновидности Сорго сахарного (*Sorghum saccharatum*) используют для изготовления веников. Также большое значение имеет Сахарный тростник (*Saccharum officinarum*, рис. 769,5-6), стебли которого содержат до 18% сахара. Мировое значение имеет Кукуруза обыкновенная (*Zea mays*, рис. 769,7-8) - однолетнее растение с выполненным стеблем, имеющее раздельнополюе цветки. Мужские цветки собраны в крупную метёлку на вершине стебля. Женские колоски собраны на утолщённой боковой ветви в виде початка, они лишены лодикул. У предполагаемого предка кукурузы Теосинте мексиканского (*Teosinthe mexicana*, рис. 769,9) початки ещё не сформированы, женские цветки расположены в двурядных колосьях с распадающейся на членики осью. В семидесятых годах



Рис. 769. *Panicum miliaceum*: 1 - внешний вид; 2 - колосок; 3 - зерновка; 4 - соцветие. *Saccharum officinarum*: 5 - внешний вид; 6 - часть соцветия. *Zea mais*: 7 - початок; 8 - часть мужского соцветия. *Teosinthe mexicana*: 9 - початок. *Sorghum cernuum*: 10 - соцветие. *Echinochloa crus-galli*: 11 - колосок. *Setaria glauca*: 12 - колосок; 13 - зерновка. *Digitaria sanguinalis*: 14 - часть соцветия

20 века в горах Мексики найдена дикорастущая многолетняя кукуруза (*Zea diploperennis*), которая имеет такое же число хромосом, что и *Zea mays* ( $2n=20$ ). Таким образом появилась возможность успешного скрещивания этих двух видов с целью получения многолетних и холодоустойчивых сортов кукурузы.

Филогенетические связи таксонов в подклассе *Alismatidae* приведены на рисунке 770. Как и для других подклассов *Magnoliopsida*, для примитивных таксонов исходной группы первого уровня характерна многоплодность, особенно ярко проявляющаяся у земноводных видов. Эволюция этой группы шла по пути приспособления к жизни в водной среде, высшего развития достигли вторичноводные гидатофильные таксоны, представители которых являются полностью погружёнными в воду растениями с подводной гидрофилей.

Таксоны второго уровня представлены двумя группами порядков. Для *Lilianae* характерным признаком является наличие двойного околоцветника, не разделённого на чашечку и венчик. У представителей некоторых порядков ещё проявляется апокарпность, реже неопределённость частей околоцветника и андроцея (порядок *Trilliales*). Количество частей околоцветника не всегда кратно 3, встречаются четырёхкратные, реже пятикратные цветки. Большинству порядков свойственен пятикратный энтомофильный цветок с синкарпным гинецеем и верхней завязью. Наиболее ярко выражены приспособления к опылению насекомыми на третьем уровне, в группе порядков *Orchidanae*, особенно у представителей порядка *Orchidales*. Эта группа порядков является наиболее высокоорганизованным энтомофильным таксоном, имеющим четырёхкратные цветки с нижней завязью.

Для *Commelinanae* характерно наличие околоцветника, разделённого на чашечку и венчик. У наиболее высокоорганизованных порядков (*Juncales*) появляется тенденция к вторичной анемофилии, которая наиболее ярко выражена на третьем уровне у *Cyperanae*, включающего исключительно анемофильные порядки. Эволюция внутри таксона шла по пути упрощения цветка и наивысшего развития достигли *Poales* с их четырёхкратным анемофильным цветком.

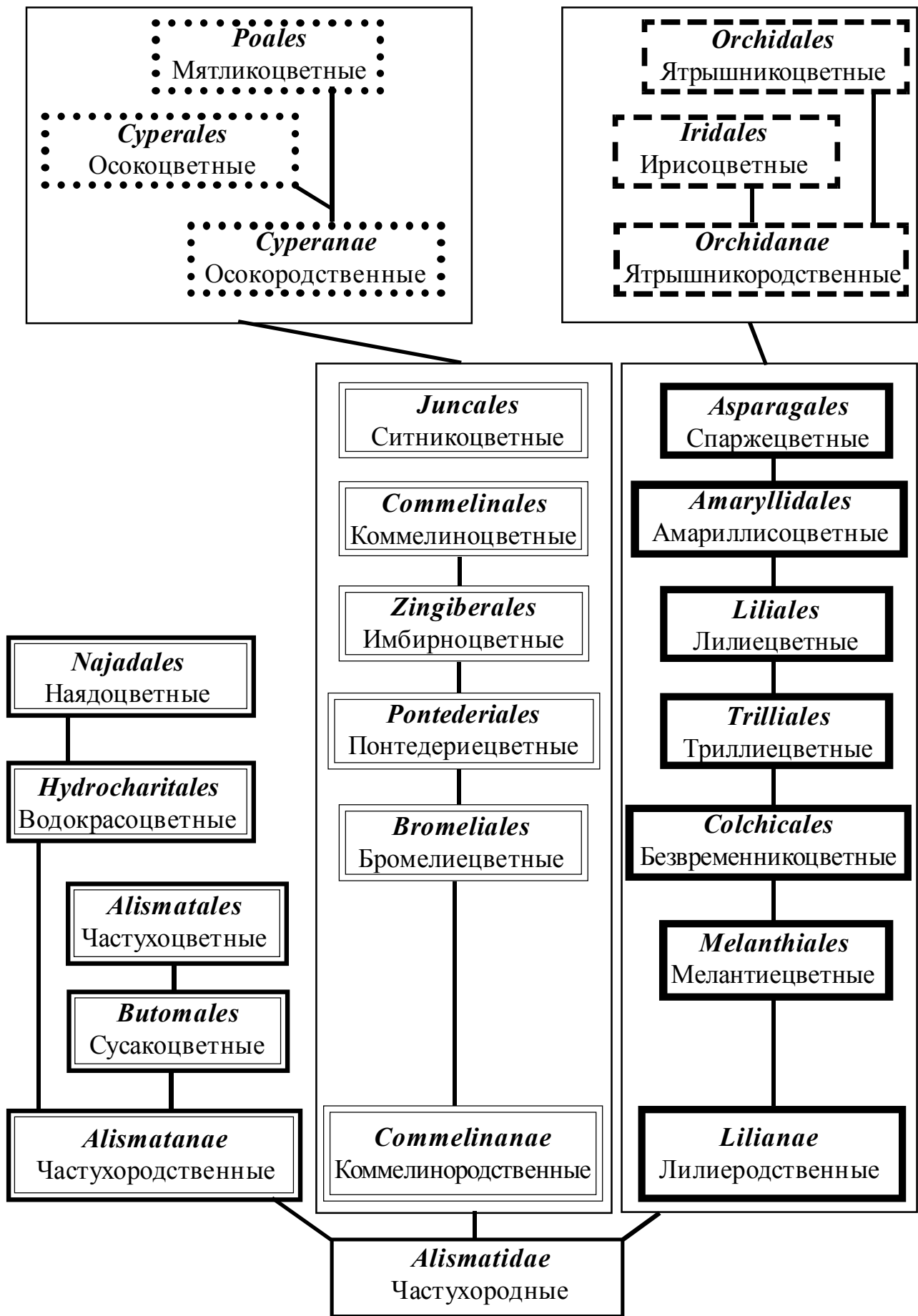


Рис. 770. Схема филогенетических отношений в подклассе Частухородные - *Alismatidae*

## ПОДКЛАСС ТРИУРИСОРОДНЫЕ - *TRIURIDIDAE*

Лишённые хлорофилла сапрофитные травы с чешуевидными листьями с редуцированной проводящей системой с трахеидами. Подкласс монотипный, включает один порядок Триурисоцветные (*Triuridales*) и одно семейство Триурисовые (*Triuridaceae*).

Семейство Триурисовые (*Triuridaceae*) насчитывает 7 родов и более 70 видов, обитающих в тропических областях Америки, Африки и Азии. Обычно небольшие микотрофные корневищные травы, растущие на гниющих стволах деревьев или на богатой перегноем почве дождевых лесов, а иногда даже на термитниках. Большинство Триурисовых - изящные растения с прямостоячим, обычно простым тонким волосовидным стеблем высотой от 3 до 20 см, реже более высокие и крупные, а иногда даже достигающие 140 см, как, например, растущая на гнездах термитов американская Сциафила пурпурная (*Sciaphila purpurea*, рис. 771,1-7), околоцветник которой состоит из 8 сросшихся у основания листочков.

Стебли простые, тонкие, листья редуцированы до чешуй. Проводящая система также сильно редуцирована, с проводящими пучками, расположенными в один круг. Устьица и сосуды отсутствуют. Цветки очень мелкие, в верхушечных кистях или редко в цимозных соцветиях, обычно однополые (однодомные или двудомные), с коническим или полушаровидным цветоложем, актиноморфные, околоцветник состоит из 6 одинаковых сегментов, тычинок обычно 6. Иногда околоцветник трёхчленный и тычинок 3, как у Триурисы гиалиновой (*Triuris hyalina*, рис. 771,8-14), имеющего верхушечные цветки, околоцветник которого створчатый, состоит из 3 более или менее сросшихся у основания сегментов. У Сциафилы пурпурной тычиночные нити срастаются в колонку, образуя андрофор. Гинецей из 6-50 свободных плодolistиков. Плоды - толстостенные листовки, растрескивающиеся продольной щелью, или нераскрывающиеся. Семена мелкие, с недифференцированным шаровидным зародышем, образованным несколькими клетками, и с обильным эндоспермом, содержащим белки и жиры.

Неизвестно, происходит ли оплодотворение у этих растений. Несмотря на иногда наблюдающееся проникновение пыльцевых трубок в ткани столбика и семязачатка, у многих видов развитие яйцеклетки происходит партеногенетически.

*Triurididae* имеют много общего с *Alismatidae*, но в некоторых отношениях более архаичны.

Общая схема филогенетических отношений покрытосеменных растений приведена на рисунке 772.



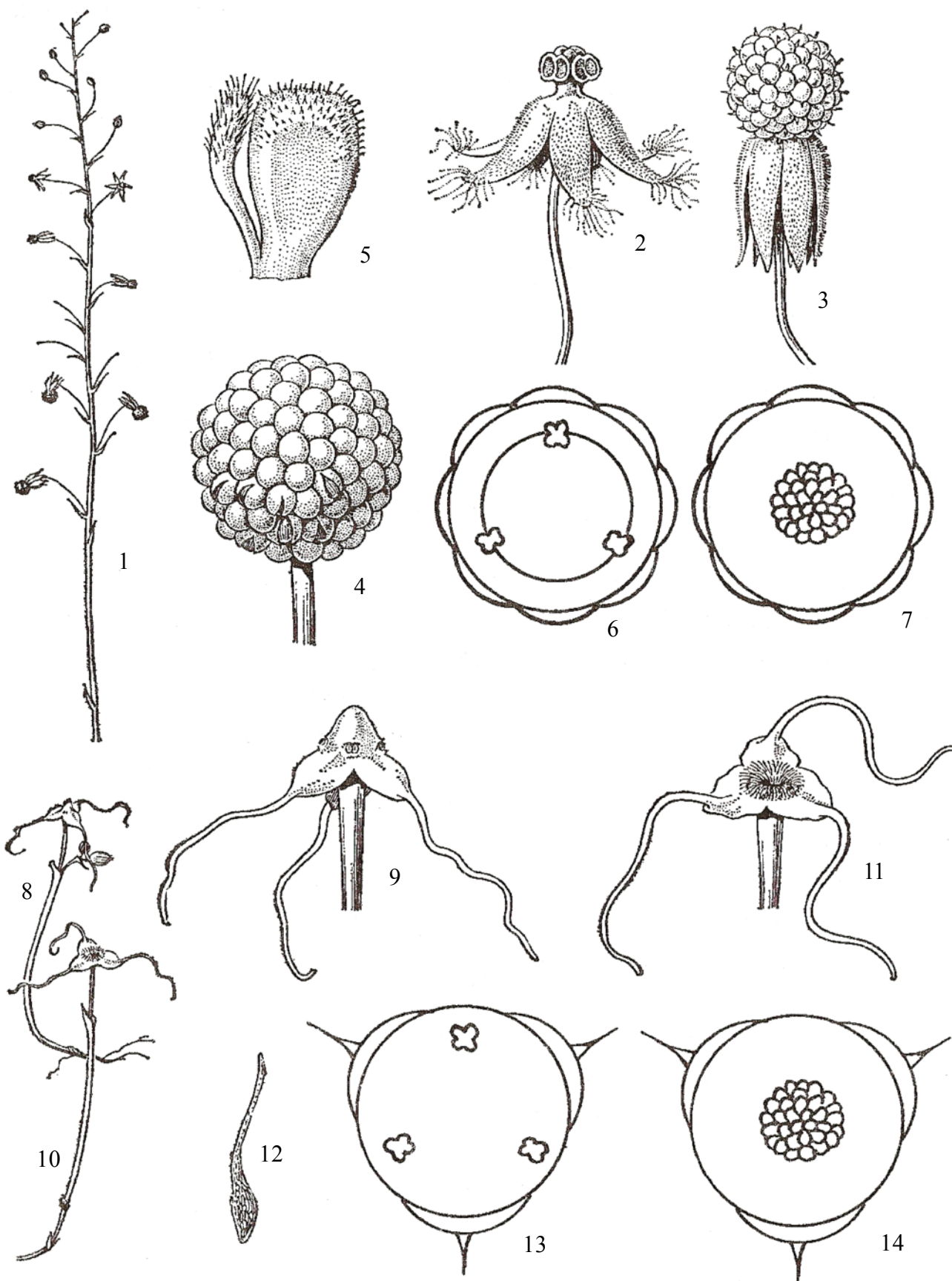


Рис. 771. *Sciaphila purpurea*: 1 - соцветие; 2 - мужской цветок; 3 - женский цветок; 4 - плод; 5 - плодолистик; 6-7 - диаграммы мужского и женского цветков. *Triuris hyalina*: 8 - мужское растение; 9 - мужской цветок; 10 - женское растение; 11 - женский цветок; 12 - плодолистик; 13-14 - диаграммы мужского и женского цветков

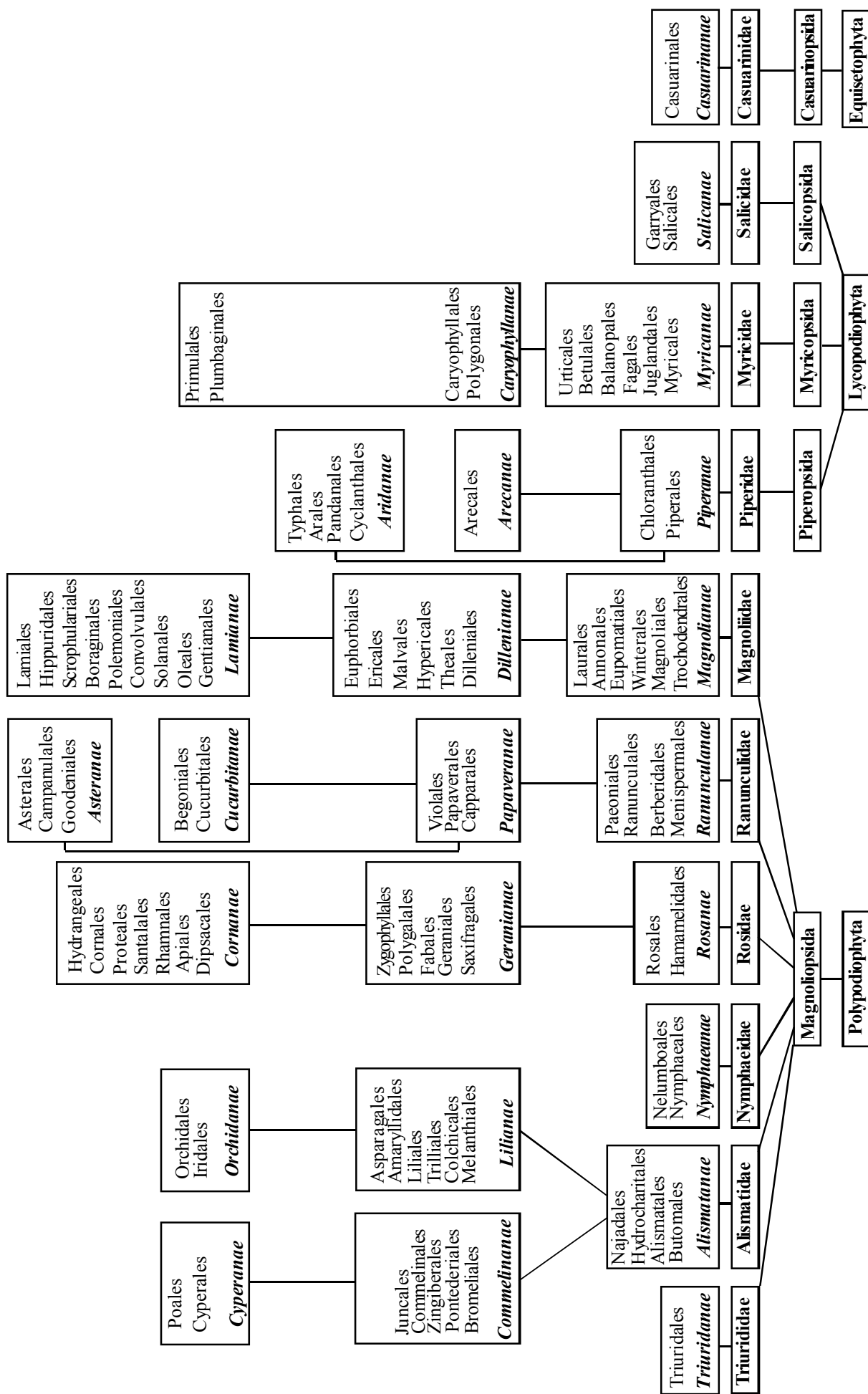


Рис. 772. Схема филогенетических отношений покрытосеменных растений



## ЛИТЕРАТУРА

- 1.Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.
- 2.Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.
- 3.Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 159 с.
- 4.Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы. М.: Издательский центр "Академия", 2006. -320 с.
- 5.Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. М.: Издательский центр "Академия", 2006. -320 с.
- 6.Ботаника. Курс альгологии и микологии / под. ред. проф. Ю.Т. Дьякова. М.: Изд-во МГУ, 2007. -559 с.
- 7.Буш Н.А. Общий курс ботаники. Морфология и систематика растений. - Москва-Петроград: Государственное издательство, 1924. 264 с.
- 8.Вакар Б.А. Введение в филогению растительного мира. Минск: Изд-во "Высшая школа", 1973. 212 с.
- 9.Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
10. Величко И.М. Когда и как возникли растения. Киев: Наукова думка, 1989. 157 с.
11. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
12. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х т. Т. 1. М.: Мир, 1990. 368 с.
13. Гроссгейм А.А., Сахокия М.Ф. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси: Мецниереба, 1966. XIV. -198 с.
14. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших, или наземных, растений. М.: Изд-во "Академия", 2000. 432 с.
15. Жизнь растений: В 6 т. Т 1 / Под ред. Н.А. Красильникова и А.А. Уранова. М.: Просвещение, 1974. 487 с.
16. Жизнь растений: В 6 т. Т 3 / Под ред. Ал.А. Федорова. М.: Просвещение, 1977. 487 с.
17. Жизнь растений: В 6 т. Т 4 / Под ред. Ал.А. Федорова. М.: Просвещение, 1978. 447 с.
18. Жизнь растений: В 6 т. Т 5(1) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.:

Просвещение, 1980. 430 с.

19. Жизнь растений: В 6 т. Т 5(2) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1981. 512 с.

20. Жизнь растений: В 6 т. Т 6 / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1982. 543 с.

21. Захаров Б.П. Трансформационная типологическая систематика. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. -164 с.

22. Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наукова думка, 1972. 315 с.

23. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть I. Споровые архегониаты (2-е издание). Ставрополь, 1996. 94 с.

24. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть II. Голосеменные (2-е издание). Ставрополь, 1997. 72 с.

25. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть III. Покрытосеменные двудольные. Ставрополь, 1996. 220 с.

26. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть IV. Покрытосеменные однодольные. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2000. 111 с.

27. Иванов А.Л. Эволюция и филогения растений. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2003. -292 с.

28. Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Изд-во АЗБУКА, 2004. -226 с.

29. Карпун Ю.Н. Эволюция высших растений. Сочи, 1998. 19 с.

30. Карпун Ю.Н. Эволюция семенных растений. Сочи, 2001. 77 с.

31. Козо-Полянский Б.М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж: "Природа и культура", 1922. 167 с.

32. Козо-Полянский Б.М. Способы изображения эволюционной системы растений // Бот. журнал. 1949. № 3. С. 245-252.

33. Козо-Полянский Б.М. Курс систематики высших растений. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1965. 407 с.

34. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. Систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 608 с.

35. Комаров В.Л. Происхождение растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 190 с.

36. Корчагина И.А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2001. -696 с.

37. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.

38. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. -264 с.

39. Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. Ленинград-Москва-Грозный-Новосибирск: Горно-геолого-нефтяное изд-во, 1934. 414 с.

40. Кузнецов Н.Н. Введение в систематику цветковых растений. Л.: ОГИЗ, 1936. 465 с.

41. Культиасов И.М., Павлов В.Н. История систематики и методы

(источники) филогении покрытосеменных растений: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во МГУ, 1972. 107 с.

42. Курс низших растений / Под ред. М.В. Горленко. М.: Высшая школа, 1981. 504 с.

43. Левина Р.Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. М.: Просвещение, 1964. 66 с.

44. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.

45. Мейер К.И. Курс морфологии и систематики высших растений. Часть I. Vryophyta. Л.: Гос. изд-во, 1924. 202 с.

46. Мейер К.И. Происхождение наземной растительности. М.-Л.: Гос. изд-во биологической и медицинской литературы, 1937. 140 с.

47. Мейер К.И. Морфогения высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1958. 225 с.

48. Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.

49. Мейен С.В. Происхождение главных групп высших растений // Актуальные проблемы биологической науки. М.: Просвещение, 1984. С. 128-164.

50. Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. 287 с.

51. Петров Ю.Е. Эволюция циклов развития у водорослей: Комаровские чтения, XXXV. Л.: Наука, 1986. 61 с.

52. Письякуова В.В. Элементы морфологической эволюции растений. Л.: 1980. 77 с.

53. Письякуова В.В. Элементы морфологической эволюции растений. Половое размножение и эволюция цикла развития высших споровых растений. Л.: 1981. 69 с.

54. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн. Современная ботаника: В 2-х т. Т. 1. М.: Мир, 1990. 348 с.

55. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн. Современная ботаника: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1990. 344 с.

56. Репродуктивные структуры голосеменных / Под ред. А.А. Яценко-Хмельевского. Л.: Наука, 1982. 104 с.

57. Скворцов А.К. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. -293 с.

58. Старостин Б.А. Филогенетика растений и её развитие. М.: Наука, 1970. -187 с.

59. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 215 с.

60. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966. 611с.

61. Тахтаджян А.Л. Система Магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

62. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 377 с.

63. Тимонин А.К. Ботаника: в 4 т. Т. 3. Высшие растения. М.: Издательский центр "Академия", 2007. -352 с.
64. Тимонин А.К., Филин В.Р. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: в 2 кн. Книга 1. М.: Издательский центр "Академия", 2009. -320 с.
65. Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: в 2 кн. Книга 2. М.: Издательский центр "Академия", 2009. -352 с.
66. Тихомиров В.Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений // Проблемы филогении растений. М.: Труды МОИП, 1965. Т. 13. С. 175-189.
67. Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев: Изд-во АН УССР, 1962. 253 с.
68. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.
69. Шостаковский С.А. Систематика высших растений. М.: Высшая школа, 1971. 352 с.
70. Rendle A.B. The classification of flowering plants. Volume II. Dicotyledons. London: Cambridge University Press, 1956. 640 p.
71. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. New-York: Columbia univ. press, 1997. 634 p.
72. Urania Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. Urania-Verlag. Leipzig-Jena-Berlin, 1974. 501 p.
73. Urania Pflanzenreich. Hohere Pflanzen 1. Urania-Verlag. Leipzig-Jena-Berlin, 1971. 510 p.
74. Urania Pflanzenreich. Hohere Pflanzen 2. Urania-Verlag. Leipzig-Jena-Berlin, 1973. 518 p.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ  
(INDEX NOMINUM LATINORUM)

- Abies 289  
Abies alba 289  
Abies nordmanniana 288\*,289  
Abutilon 489  
Abutilon theophrastii 489,491\*  
Acacia 610  
Acacia cornigera 609\*,610  
Acacia dealbata 610  
Acacia heterophylla 609,610  
Acacia senegal 609\*610  
Acantholimon 350\*  
Acetabularia 177  
Acetabularia sp. 186\*,187  
Aconitum 540,542  
Aconitum nasutum 540\*  
Acoroideae 373  
Acorus calamus 372\*,373  
Acrochetiaceae 101  
Actaea 543  
Actaea spicata 537,538\*  
Actinostachyum hanstzschii 192\*,193  
Actinostachys 413  
Actinostachys digitata 413,414\*  
Actinostachys macrofunda 414\*  
Adansonia 485  
Adansonia digitata 485,487\*  
Adiantaceae 415,416  
Adiantum 416  
Adiantum capillus-veneris 416\*  
Adonis 541,542  
Adonis vernalis 541\*,542  
Aeluropus littoralis 705\*,706  
Agathis 281,286  
Agathis australis 288  
Agathis macrostachys 287\*,288  
Aglaozonia sp. 138\*  
Agonidae 323  
Agrimonia eupatoria 590,591\*  
Agropyron 700  
Agropyron pectinatum 702\*  
Agrostemma githago 346\*  
Aiphanthus echioides 527\*,529  
Aizoaceae 333,338,347  
Ajuga 532  
Ajuga genevensis 531\*,532  
Ajuga pseudochia 531\*,532  
Ajugoideae 530  
Alaria sp. 141\*  
Alchemilla 590  
Alchemilla retinervis 590,591\*  
Alethopteris norinii 449\*  
Aleurites 498  
Aleurites fordii 498\*  
Alisma plantago-aquatica 657\*  
Alismataceae 657  
Alismatales 12,656,657  
Alismatanae 656  
Alismatidae 12,53,465,656,708,708,710  
Alliaceae 671  
Allium 671  
Allium cepa 671,672\*  
Allium fistulosum 672  
Allium paradoxum 672\*  
Allium porrum 672  
Allium sativum 671,672\*  
Allium schoenoprasum 672  
Allium ursinum 671\*  
Alnus 315  
Alnus glutinosa 315\*  
Alopecurus pratensis 702\*  
Alo, 678  
Alo, arborescens 678\*  
Alsinoideae 344,345  
Althaea 489  
Althaea officinalis 489,491\*  
Alyssum alyssoides 555,556\*  
Alyssum trichostachium 556\*,557  
Amaranthaceae 333,348  
Amaranthus retroflexus 334\*  
Amaryllidaceae 674  
Amaryllidales 664,670  
Ambrosia artemisifolia 575,576\*  
Amorphophallus titanus 374\*,375  
Amygdalus 596  
Amygdalus nana 595\*,596  
Anabaena 87,435,436  
Anabaena variabilis 87\*  
Anabasis aphylla 338\*  
Anacardiaceae 622,626  
Anacardium 626  
Anacardium occidentale 627\*  
Anagallis arvensis 351\*,352  
Ananas comosus 688\*,698  
Andraea rupestris 233,240\*  
Andraeaceae 233  
Andraeaidae 230,233  
Andraeales 233  
Androcymbium melanthoides 665\*  
Anemia 415  
Anemia elegans 415\*  
Anemia phyllitidis 415\*  
Anemiaceae 412,415  
Anemone 541,542,543  
Anemone blanda 541\*  
Anemonoideae 540  
Anetum graveolens 645  
Aneurophytales 400,401  
Aneurophyton 401  
Aneurophyton sp. 401\*  
Angiopteris evecta 406\*,407\*  
Animalia 37,38  
Annona muricata 472\*,473

Annonaceae 472  
 Annonales 465,472  
 Anomochloa marantoidea 698,699\*  
 Anthoceros 245  
 Anthoceros fusiformis 247  
 Anthoceros laevis 248\*  
 Anthocerotaceae 249  
 Anthocerotales 249  
 Anthocerotophyta 58,245,251  
 Anthocerotopsida 27,49,59,77,247,249,251  
 Anthoxanthum 33  
 Anthoxanthum odoratum 700,702\*  
 Anthurium 374  
 Anthurium scherzerianum 373\*,374  
 Anthyllis 614  
 Antirrhinum majus 524  
 Aphanochoete polychaete 198,199\*  
 Apiaceae 31  
 Apiaceae 639,641  
 Apiales 628,639,645,649  
 Apioideae 641,644  
 Apium graveolens 645  
 Apocynaceae 503,505  
 Aponogeton 659  
 Aponogeton madagascariensis 660\*  
 Aponogeton distachion 660\*  
 Aponogetonaceae 659  
 Apostasioideae 683  
 Aquilegia 539,543  
 Aquilegia caucasica 539\*  
 Araceae 373  
 Arachis hypogaea 618\*  
 Arales 367,372  
 Araliaceae 639  
 Araphales 120,121  
 Araucaria 281,286  
 Araucaria araucana 286\*,287  
 Araucaria badwillii 282,286\*,287  
 Araucariaceae 286  
 Araucariales 283,285  
 Arberia minasica 445\*  
 Arberiales 445  
 Arceuthobium 631  
 Arceuthobium oxycedri 631\*,632  
 Archaeclamidea 12  
 Archaeopteris 403,439  
 Archaeopteris arnoldii 446\*,447  
 Archaeopteris hibernica 402\*  
 Archaeopteris latifolia 402\*  
 Archaepteridopsida 398,401,439  
 Arctium 573  
 Arctium lappa 573,574\*  
 Areca catechu 357,364\*,365  
 Arecaceae 359,360  
 Arecales 359  
 Arecanae 48,55  
 Arecidae 355,359,379  
 Arecoideae 360,365  
 Arenaria musciformis 343  
 Arenga pinnata 363  
 Argyrolobium 614  
 Aridanae 48,55  
 Arididae 355,367,379  
 Armoracia rusticana 558  
 Aroideae 373,376  
 Arum maculatum 376\*  
 Aruncus 588  
 Aruncus vulgaris 587\*,588  
 Arundinoideae 704  
 Arundo donax 703\*,706  
 Arundoideae 698  
 Asclepiadaceae 503,507  
 Asclepias siriaca 509\*  
 Asclepioideae 508  
 Ascophyllum 92  
 Asparagaceae 678  
 Asparagales 674  
 Asparagus 678  
 Asparagus verticillatus 677\*,678  
 Asperugo procumbens 528\*,530  
 Asperula odorata 503\*  
 Asphodelaceae 678  
 Asphodeline 679  
 Asphodeline taurica 679\*  
 Asphodeline tenuior 679\*  
 Aspidiaceae 429  
 Aspidiales 424,428  
 Aspidistra 675  
 Aspidistra elatior 675\*  
 Aspleniaceae 428  
 Asplenium 428  
 Asplenium ruta-muraria 428,429\*  
 Asplenium septentrionale 428,429\*  
 Asplenium trichomanes 428,429\*  
 Aster 572  
 Aster alpinus 573,574\*  
 Asteraceae 572,649  
 Asterales 569,571,572,581,649  
 Asteranae 48,53,536,568  
 Astero calamitaceae 387  
 Astero calamites sp. 387\*  
 Asteroideae 572  
 Asteronella sp. 121\*  
 Asteroxylales 261,262  
 Asteroxylon 45  
 Asteroxylon sp. 263\*  
 Astracantha aurea 616\*  
 Astragalus 616  
 Astragalus calycinus 615\*  
 Astragalus demetri 615\*,616  
 Astrantia 644  
 Astrantia maxima 643\*,644  
 Atriples 335  
 Atropa caucasica 516\*  
 Aulacotheca 449\*  
 Aulonraphales 121,122  
 Australoglossa walkomii 445\*  
 Avena 700,704  
 Avena fatua 701\*,704  
 Avena sativa 701\*,704

Azalea 494  
 Azalea pontica 494  
 Azolla 435  
 Azolla microphylla 434\*,435\*,436\*  
 Azollaceae 435  
 Azollales 424,435  
 Azteca muelleri 327  
 Bacillaria sp. 123\*  
 Bacillariophyta 58,113,118,124,143  
 Balanopales 311,320  
 Balanops sparsiflora 320\*,321  
 Balsaminaceae 602,606,608  
 Bambusoideae 698  
 Bangia 93  
 Bangiales 96  
 Bangiophyceae 93  
 Bangiopsida 57,93  
 Banksia 637  
 Banksia coccinea 636,637\*  
 Barbarea 558  
 Barragwanathia longifolia 264\*  
 Batidales 12  
 Batrachospermum sp. 97\*  
 Begonia 568  
 Begonia scandens 568\*  
 Begoniaceae 568  
 Begoniales 563,567  
 Begoniella 568  
 Bellevalia 673  
 Bellevalia sarmatica 673\*  
 Benincasa hispida 567  
 Bennetitaceae 457,458  
 Bennetiales 27,446,456  
 Bennetitanae 19  
 Bennetitopsida 46  
 Berberidaceae 543  
 Berberidales 536,543,581  
 Berberis 544  
 Berberis vulgaris 543\*,544  
 Bergeranthus scapiger 339\*  
 Beta 335  
 Beta vulgaris 335,336\*  
 Betula 315,316  
 Betula pendula 316\*  
 Betulaceae 315  
 Betulales 311,314,320  
 Bicornes 493  
 Biddulphia granulata 120\*  
 Biddulphiales 119  
 Billbergia nutans 688\*,689  
 Bjuvia simplex 450,451\*  
 Blastophaga 323  
 Blechnaceae 433  
 Blechnum 434  
 Blechnum spicant 433\*,434  
 Boehmeria nivea 327\*,328  
 Bolidophyceae 105  
 Bombacaceae 483,485  
 Bombus 540  
 Bombyx mori 323  
 Boraginaceae 526  
 Boraginales 500,526,535  
 Borago 529  
 Borago officinalis 528\*,529  
 Borassoideae 360,362  
 Botrychium 258  
 Botrychium lunaria 259  
 Botrychium paradoxum 49,56,258\*,259  
 Botrydiales 126,130  
 Botrydiopsis eriensis 128\*  
 Botrydium granulatum 130\*  
 Botryopteris 404  
 Botryopteris sp. 404\*  
 Bowenia 456  
 Bowenia serruata 453\*,456  
 Brasenia 652  
 Brasenia purpurea 652\*  
 Brassica 557  
 Brassica acephala 557  
 Brassica aggr. oleracea 557  
 Brassica botrytis 557  
 Brassica campestris 557  
 Brassica capitata 557  
 Brassica gemmifera 557  
 Brassica gongiloides 557  
 Brassica juncea 557  
 Brassica napus 557  
 Brassica nigra 557  
 Brassica oleifera 557  
 Brassica pekinensis 557  
 Brassica rapa 557  
 Brassica sabauda 557  
 Brassica spontanea 557  
 Brassicaceae 551,553,559  
 Brechmiella chrysochyrida 62\*  
 Bromeliaceae 688  
 Bromeliales 687  
 Bromelioideae 688  
 Bromopsis 700  
 Bromus 700  
 Brosimus alsinastrum 323\*,324  
 Bryaceae 243  
 Bryales 242  
 Bryidae 230,234,236,239  
 Bryonia 567  
 Bryonia alba 563,564\*  
 Bryophyta 19,27,58,221,244,245  
 Bryopsida 58, 77,222,230,243,244,245  
 Bryopsis halimenaiae 188  
 Bryopsis sp. 187,188\*  
 Buchlo, dactyloides 705\*,706  
 Butomaceae 656  
 Butomales 656  
 Butomus umbellatus 656,657\*  
 Buxbaumia aphylla 240,241\*  
 Buxbaumiales 240  
 Cabomba 651  
 Cabomba aquatica 651\*  
 Cabombaceae 651,655,663  
 Cactaceae 333,340



Caesalpiniaceae 608,610  
 Calamagrostis canescens 702\*  
 Calamitaceae 388  
 Calamitales 45,387,397  
 Calamites sp. 388\*  
 Calamocarpales 46,56  
 Calamophytaceae 384  
 Calamophyton sp. 383\*,384  
 Calamostachis sp. 388\*  
 Calamostachys insignis 389\*  
 Calamus sp. 364\*  
 Calendula officinalis 577\*,579  
 Calepina irregularis 555,556\*  
 Calipogeia sp. 229\*,230  
 Calla palustris 374\*,374  
 Calligonum 332  
 Calligonum caput-medusae 331\*,332  
 Callistophytales 440  
 Callistophyton 440  
 Callistophyton sp. 440\*  
 Calloideae 373,374  
 Callymatotheca hoeninghausii 447\*  
 Calobrium sp 227\*  
 Calocasia antiquorum 375\*,376  
 Calocasioideae 373,376  
 Calypogeiaceae 229  
 Calypso bulbosa 686\*  
 Calystegia 521  
 Calystegia sepium 521\*  
 Camelina 558  
 Camelina microcarpa 555,556\*  
 Camellia 480  
 Camellia japonica 480\*  
 Campanula 570  
 Campanula dolomitica 569\*,570  
 Campanula rapunculoides 570\*  
 Campanulaceae 569,636  
 Campanulales 569,572,581  
 Cannabaceae 322,324  
 Cannabis 326  
 Cannabis sativa 325\*,326\*  
 Capparaceae 551  
 Capparales 547,551,559,567,582  
 Capparis 551  
 Capparis herbacea 551,552\*  
 Capsella bursa-pastoris 556\*,557,558  
 Capsicum annuum 515\*  
 Caragana mollis 616\*  
 Cardaria draba 555,556\*  
 Carex 697  
 Carex physodes 696\*,697  
 Carex vesicaria 696\*,697  
 Caria 313  
 Caria alba 313\*  
 Carludovica palmata 368\*,369  
 Carpinus caucasica 316\*,317  
 Carthamus tinctorius 577\*,579  
 Carum carvi 644\*,645  
 Caryophyllaceae 32,43,328,333  
 Caryophyllales 347,348  
 Caryophyllanae 16,48,53  
 Caryophyllidae 311,328  
 Caryota urens 361\*,363  
 Caryotoideae 360,363  
 Cassia 612  
 Cassia acutifolia 61\*,612  
 Castanea 318  
 Castanea sativa 318\*,320  
 Casuarina 393  
 Casuarina equisetifolia 394\*  
 Casuarina litorea 395\*  
 Casuarinaceae 393  
 Casuarinales 47  
 Casuarinidae 53  
 Casuarinopsida 56,59,381,393,397  
 Catasetum saccatum 686\*  
 Caulerpa prolifera 187\*  
 Caulerpales 180,187  
 Caytonia sp. 444\*  
 Caytoniales 440,444  
 Cecropia adenopus 326\*  
 Cecropiaceae 322,326  
 Cedrus 291  
 Cedrus deodara 291\*  
 Ceiba 485  
 Ceiba pentandra 485,487\*  
 Celastraceae 628  
 Celastrales 627,628,632,635  
 Celastrus 629  
 Celastrus scandens 629\*  
 Celtis 322  
 Celtis caucasica 322\*  
 Centaurea 573  
 Centaurea cyanus 573,574\*  
 Centaurium 512  
 Centaurium minus 512\*  
 Centella asiatica 642\*  
 Centranthus ruber 647\*  
 Centrophyceae 118  
 Centropsida 58,118,119  
 Cephalanthera 684  
 Cephalanthera rubra 684\*  
 Cephaleuros 177  
 Cephaleuros minimus 183\*  
 Cephalotaxaceae 301,302  
 Cephalotaxus drupacea 301\*,302  
 Ceramiales 97,100,101  
 Cerastium alpinum 343  
 Cerasus 593  
 Cerasus avium 593  
 Cerasus fruticosa 593,595\*  
 Cerasus vulgaris 593  
 Ceratium cornutum 164  
 Ceratium sp. 162\*,163  
 Ceratocarpus arenarius 336\*337  
 Ceratophyllales 651,653,655  
 Ceratophyllum 653  
 Ceratophyllum demersum 653\*  
 Ceratozamia 456  
 Ceratozamia mexicana 456

Cercis 612  
 Cercis siliquastrum 611\*,612  
 Cereoideae 341  
 Cereus 342  
 Cereus flagelliformis 342\*  
 Cereus giganteus 342\*  
 Cerinthe 526  
 Cerinthe minor 526,527\*  
 Ceropegia woodii 507\*,508  
 Ceterach officinarum 409,429\*  
 Chaetoceros curvatus 161\*  
 Chaetoceros heterovalvatus 117\*  
 Chaetoceros sp. 120\*  
 Chaetophorales 191,197,244  
 Chaetosphaeridium sp. 202\*  
 Chamaecytisus 614  
 Chamaedaphne calyculata 493\*  
 Chamaerops humilis 360\*  
 Chamaesiphon 85\*  
 Chamaesiphonophyceae 84  
 Chamaesiphonopsida 57,84,85,87  
 Chantransia 98  
 Chara 177  
 Chara aculeolata 215\*  
 Chara braunii 213\*  
 Chara canescens 215\*,218\*  
 Chara contraria 215\*  
 Chara fragilis 213\*,215\*  
 Chara gymnopitis 213\*  
 Chara hispida 213\*  
 Chara rudis 215\*  
 Chara sp. 219\*  
 Chara vulgaris 213\*  
 Characiopsis sp. 128\*  
 Charales 218  
 Charophyceae 177,202  
 Charophyta 58,176,177,201,202,219,220  
 Charopsida 58,202,212  
 Cheirolepis muntseri 285\*  
 Chelidonium 549  
 Chelidonium majus 548\*,549  
 Chenopodiaceae 333,334,348  
 Chenopodioideae 335  
 Chenopodium 335  
 Chenopodium urbicum 336,336\*  
 Chiasmophyllum oppositifolium 597,599\*  
 Chilomonas 150  
 Chilomonas sp. 148\*,149  
 Chlamidomonadales 191,194  
 Chlamidomonas 177  
 Chlamidomonas sp. 195\*  
 Chloramoebales 126  
 Chloranthaceae 358  
 Chloranthales 355,358  
 Chloranthus 358  
 Chloranthus japonicus 358\*  
 Chlorarachnion reptans. 173\*,174  
 Chlorarachnion sp. 62\*  
 Chlorarachniophyta 173  
 Chlorarachniopsida 58  
 Chlorella 177  
 Chlorella sp. 189,190\*  
 Chlorellales 189  
 Chlorobionta 42  
 Chlorococcales 191,194  
 Chlorococcum 194  
 Chlorodendrales 178,179  
 Chlorokybophyceae 202  
 Chlorokybopsida 58,202,203  
 Chlorokybus atmophyticus 203\*  
 Chlorophyceae 177,178  
 Chlorophyta 19,58,174,176,201  
 Chlorophyta s.l. 174,201,220  
 Chlorophyta s.str. 177,201  
 Chloropiantae 42,56,58,166  
 Chloropsida 58,178,191  
 Chlororardion pleurochloron 126\*  
 Chosenia 306  
 Chosenia arbutifolia 308\*  
 Chrisamoeba radians 106,107\*  
 Chrisidiastrum catenatum 107\*  
 Chromophyta 143,165  
 Chromulina 107  
 Chromulina rosanoffii 108\*  
 Chromulinales 105/106  
 Chroococcophyceae 84  
 Chroococcopsida 57,84,87  
 Chroomonas 150  
 Chroomonas acuta 147\*  
 Chroomonas sp. 148\*,149  
 Chrysochromulina ericina 155\*  
 Chrysochromulina sp. 154,155\*  
 Chrysophyceae 105  
 Chrysophyta 58,103,112,124,143  
 Chrysopsida 58,105  
 Chrysosplenium 602  
 Chrysosplenium alternifolium 600\*,602  
 Chrysochromulina pringsheimii 155\*  
 Chrystensenia aesculifolia 407\*  
 Cicer arietinum 617,618\*  
 Cinchona officinalis 505\*  
 Cissus 635  
 Cissus antarctica 634\*,635  
 Cissus quadrangularis 634\*,635  
 Citrus 565,567  
 Citrus colocintus 564\*,565  
 Citrus lanatus 564,565\*  
 Citrus decumana 624  
 Citrus grandis 624  
 Citrus limetta 624  
 Citrus limon 624  
 Citrus reticulatus 624  
 Citrus sinensis 623\*,624  
 Citrusoideae 623  
 Cladophora glomerata 185  
 Cladophora sp. 185\*  
 Cladophorales 180,184  
 Cladoxilopsida 59,398  
 Cladoxylon 398,399  
 Cladoxylon nodosus 399\*

*Cleistogenes squarrosa* 705\*  
*Clematis* 541,543  
*Clematis integrifolia* 541\*  
*Cleome spinosa* 552\*,553  
*Cleome tetrandra* 552\*,553  
*Clitandra* 507  
*Clorarachniophyta* 58  
*Closterium* sp. 208\*,209  
*Clusia rosea* 481\*  
*Clusiaceae* 481  
*Cocciganthe flos-cuculi* 346,347\*  
*Coccolithophoridales* 155  
*Coccolithus pelagicus* 156\*  
*Coccoloba* 332  
*Coccoloba unifera* 332\*  
*Coccoloboideae* 332,333  
*Cocconeis* sp. 121\*  
*Cocos nucifera* 365\*,366  
*Cocosoideae* 360,366  
*Coffea arabica* 504\*  
*Cola* 485  
*Cola acuminata* 485,486\*  
*Cola nitida* 485  
*Colchicaceae* 665  
*Colchicales* 664,665  
*Colchicum* 666  
*Colchicum laetum* 666\*  
*Coleochaete* sp. 211\*  
*Coleochaetophyceae* 202  
*Coleochaetopsida* 58,202,211  
*Colobanthus quitensis* 343  
*Colutea orientalis* 615\*,616  
*Commelina* 693  
*Commelina communis* 693\*  
*Commelinaceae* 692  
*Commelinales* 687,692  
*Commelinanae* 48,53,656,687,708  
*Compsopogon* 101  
*Compsopogon* sp. 95\*  
*Compsopogonales* 95  
*Compsopogonophyceae* 93  
*Compsopogonopsida* 57,93,94  
*Comptonia* 312  
*Comptonia peregrina* 312\*  
*Conchocelis rosea* 97  
*Coniferae* 19  
*Conium maculatum* 644\*  
*Conium tomentosum* 188,189\*  
*Conjugatophyceae* 177  
*Consolida* 539  
*Consolida paniculata* 539,540\*  
*Convallaria* 676  
*Convallaria transcaucasica* 676,677\*  
*Convallariaceae* 675  
*Convolvata* 179\*,180  
*Convolvulaceae* 520  
*Convolvulales* 500,519  
*Convolvulus* 520  
*Convolvulus arvensis* 520\*  
*Cooksonia* sp. 252  
*Coptidoideae* 537  
*Coptis* 337  
*Coptis trifolia* 537\*,538  
*Corallina* sp. 99,99\*  
*Corallorhiza trifida* 687\*  
*Corchorus* 483  
*Corchorus capsularis* 483\*  
*Corchorus ditorius* 483\*  
*Cordaitanthopsida* 46,59,261,277  
*Cordaitanthus concinnus* 279\*  
*Cordaitanthus laevis* 278\*,279  
*Cordaitinae* 19  
*Corethron hystrix* 161\*  
*Coriandrum sativum* 644\*,645  
*Cornaceae* 638  
*Cornales* 310,628,637,638,649  
*Cornanae* 48,53,583,627,637,649  
*Comus* 638  
*Comus capitata* 638\*  
*Cornus mas* 638\*  
*Corposma* sp. 504\*  
*Corydalis* 549  
*Corydalis caucasica* 550\*,551  
*Corylaceae* 315,317,320  
*Corylus avellana* 316\*,317  
*Coryphoideae* 360  
*Coscinodiscales* 119  
*Coscinodiscus* sp. 119\*  
*Cosmarium* sp. 210\*,211  
*Cotinus coggygria* 627\*  
*Cotyledonoideae* 597  
*Crambe steveniana* 555,556\*  
*Crassula* 597  
*Crassula columnaris* 599\*,601  
*Crassulaceae* 596  
*Crassuloideae* 597  
*Crataegus* 592  
*Crataegus kyrtostyla* 592\*  
*Crataegus pentagyna* 592\*  
*Crocus* 680  
*Crocus reticulatus* 680\*  
*Crocus speciosus* 680\*  
*Crypsis schoenoides* 705\*,706  
*Cryptomeria japonica* 296\*,297  
*Cryptomonas* sp. 146\*,148\*  
*Cryptonemiales* 97,98,101  
*Cryptophyta* 58,145,165  
*Cryptopsida* 58  
*Cucumis* 567  
*Cucumis anguria* 566\*,567  
*Cucumis sativus* 567  
*Cucurbita* 565,567  
*Cucurbita foetidissima* 567  
*Cucurbita maxima* 567  
*Cucurbita pepo* 565,566\*  
*Cucurbitaceae* 563  
*Cucurbitales* 308,563,567,568,581  
*Cucurbitanae* 48,53,563,582  
*Cunninghamia lanceolata* 296\*,297  
*Cupressaceae* 294,297

Cupressales 283,294  
 Cupressus 298  
 Cupressus sempervirens 298\*,299  
 Curcuma domestica 692  
 Cuscuta epilinum 522  
 Cuscuta europaea 522\*  
 Cuscutaceae 520,522  
 Cutleria sp. 137\*  
 Cutleriales 136,137,144  
 Cyananthus microphyllus 569\*,570  
 Cyanidiales 93  
 Cyanidiophyceae 93  
 Cyanidiopsida 57,93  
 Cyanidium 93  
 Cyanidium caldarium 93\*  
 Cyanophyta 57,80  
 Cyanoplantae 57,80  
 Cyathea 427  
 Cyathea contaminans 426\*,428  
 Cyatheaceae 427  
 Cycadaceae 454  
 Cycadales 27,446,450  
 Cycadeoidea dacotensis 458\*,459\*  
 Cycadinae 19  
 Cycadopsida 46,59,77,398,446,454  
 Cycas 454  
 Cycas revoluta 450\*,452\*,453\*  
 Cychorioideae 572,579  
 Cichorium 579  
 Cychorium inthybus 578\*,579  
 Cyclamen 351  
 Cyclamen abchasicum 351\*  
 Cyclamen persicum 352  
 Cyclanthaceae 368  
 Cyclanthales 367  
 Cyclanthus bipartitus 368\*,369  
 Cyclosporophyceae 135  
 Cyclosporopsida 58,135,142  
 Cyclotella sp. 119\*  
 Cydonia oblonga 593,594\*  
 Cynara scolymus 575,577\*  
 Cynodon dactylon 705\*,706  
 Cynoglossum 529  
 Cynoglossum officinale 528\*,529  
 Cyperaceae 695  
 Cyperales 687  
 Cyperanae 48,53, 656, 687,695,708  
 Cyperus 696  
 Cyperus papyrus 676\*  
 Cypridioideae 683  
 Cypridium calceolus 683\*  
 Cystopteris fragilis 431\*  
 Cytisus 614  
 Dactylaena mictantha 552\*,553  
 Dactylis 700  
 Dactylorhiza 685  
 Dactylorhiza flavescens 684\*,685  
 Daiswa 667  
 Daiswa polyphylla 667\*  
 Dana, racemosa 677\*  
 Danae elliptica 407\*  
 Dasycladales 180,185  
 Dasycladus claviformis 186\*  
 Datura 516  
 Datura stramonium 516,517\*  
 Daucus carota 645\*  
 Daucus sativa 644,645\*  
 Davalliaceae 434  
 Degeneria 636  
 Degeneria vitiensis 467\*  
 Degeneriaceae 467  
 Delphinium 542  
 Dendroceros 247  
 Denkiana 446  
 Denkiana indica 445\*  
 Dennstaedtia 428  
 Dennstaedtiaceae 428  
 Dentaria quinquefolia 554\*,555  
 Derbesia neglecta 188\*  
 Dermocarpa 85\*  
 Dermonema 93  
 Desmidiaceae 205,208  
 Desmidium swartzii 210\*  
 Dianthus 347  
 Dianthus superbus 347\*  
 Dicentra spectabilis 549,550\*  
 Dicksonia 427  
 Dicksoniales 424,426  
 Dicksoniidae 409,424  
 Dicranaceae 241  
 Dicranales 241  
 Dicranopteris 422  
 Dicranopteris linearis 421\*,422  
 Dicranum 241  
 Dicranum fudescens 241\*  
 Dictamnus albus 623\*  
 Dictiochophyceae 105  
 Dictiochopsida 58,105,110  
 Dictyocha fibula 111\*  
 Dictyochales 111  
 Dictyota dichotoma 139\*  
 Dictyota sp. 139\*  
 Dictyotales 136,138,144  
 Digitalis 524  
 Digitalis purpurea 524\*  
 Digitalis sanguinalis 707\*  
 Dillenia indica 479\*  
 Dilleniaceae 478  
 Dilleniales 478,500  
 Dilleniaeae 48,53,465,478,500  
 Dinobryon sp. 106\*  
 Dinophyceae 163  
 Dinophysis 157  
 Dinophyta 58  
 Dinophytopsida 163  
 Dinopsida 58  
 Dioon 455  
 Dioon spinulosa 455  
 Diphasium 277  
 Diphasium sp. 267\*

Dipsacaceae 646,647,649  
Dipsacales 645,649  
Dipteridaceae 423  
Dipteris 423  
Dipteris sinensis 423\*  
Diraphales 121,122  
Dischidia rafflesiana 507\*  
Discosphaera thomsinii 156\*  
Dorstenia 324  
Dorstenia contrajeva 324\*  
Draba 558  
Dracocephalum 534  
Dracocephalum austriacum 533\*, 534  
Draparnaldia sp. 197\*,198  
Drepanophycus sp. 263\*,264  
Drimys winteri 471\*  
Dryas caucasica 591\*,592  
Dryopteris filix-mas 429,430\*  
Dunaliella 75,177,194,197  
Durinskia baltica 157  
Durio zibetinus 487\*,488  
Dynophyta 157,165,166  
Ecbalium elaterium 5648,565  
Echeveria derenbergii 597,598\*  
Echeverioideae 597  
Echinochloa crus-galli 707\*  
Echinocystis lobata 566\*,567  
Echinops ritro 573,576\*  
Echium 529  
Echium vulgare 527\*,529  
Ectocarpales 136  
Ectocarpus sp. 136\*,144  
Eichornia crassipes 689\*  
Elaterites triferens 389\*  
Elettaria cardamomum 692  
Eleutherococcus senticosus 639,640\*  
Elliotia racemosa 493\*  
Elmectopteris 440  
Elmectopteris sp. 440\*  
Elodea canadensis 659\*  
Elytrigia 700  
Embriophyta siphonogama 12  
Embryobionta 27,42  
Encephalartos 455  
Encephalartos princeps 453\*,455  
Encephalartos transvenosus 453\*,455  
Engelhardia rigida 314\*  
Enteromorpha 177  
Enteromorpha sp. 182\*  
Entophysalis 85\*  
Ephedra 392  
Ephedra distachia 392\*  
Ephedrales 27  
Ephedropsida 47,56,59,77,381,392,397  
Ephippiandra myrtooides 475\*,476  
Epidendroideae 685  
Epimedium 545  
Epimedium colchicum 545\*  
Epipogium aphyllum 684\*  
Epithemia sp. 123\*  
Equisetaceae 5,389  
Equisetales 387,389,397  
Equisetales 5  
Equisetophyta 5,27,45,46,59,77,381,396,397  
Equisetoposida 5,27,59,381,387  
Equisetum 5,389  
Equisetum arvense 5,390\*  
Equisetum giganteum 389  
Equisetum ramosissimum 389,390\*,391\*  
Eragrostidae 698,706  
Eragrostis minor 705\*  
Eremosparton aphyllum 615\*  
Ericaceae 492  
Ericales 478,492  
Eriophorum 695  
Eriophorum scheuchzerii 696\*  
Ernestiodendron sp. 284\*,285  
Erodium 604  
Erodium cicutarium 605\*,606  
Erophila verna 554\*,555  
Eryngium 644  
Eryngium planum 643\*,644  
Erythronium 669  
Erythronium caasicum 669,670\*  
Erythrospermum 560  
Etapteris 405  
Etapteris sp. 404\*  
Euclidium siriaticum 556\*,557  
Eudorina 196  
Eudorina elegans 195\*,196  
Euglena sp. 167\*,171\*  
Euglena viridis 171,172\*  
Euglenales 170,171  
Euglenophyceae 170  
Euglenophyta 58,166  
Euglenopsida 170  
Euonymus 628  
Euonymus europaea 628\*  
Euphorbia 497  
Euphorbia lophogona 500\*  
Euphorbia obesa 500\*  
Euphorbia splendens 500\*  
Euphorbiaceae 497  
Euphorbiales 478,500  
Eupomatia laurina 471,472\*  
Eupomatiaceae 471  
Eupomatiales 465,471  
Eupteria sp. 170\*  
Eurystoma angulare 447\*  
Eutreptiales 170  
Evrardiella 675  
Evrardiella dodecandra 675\*,676  
Exocarpos bidwillii 629\*  
Faba 614  
Faba bona 613\*,614  
Fabaceae 608,612  
Fabales 596,608,619,649  
Fagaceae 318,320  
Fagales 311,314,317,320,328,334  
Fagopyrum 330

*Fagopyrum sagittatum* 330,331\*  
*Fagus orientalis* 318,319\*  
*Faucaria* 339  
*Faucaria tigrina* 340\*  
*Festuca* 700  
*Festuca pratensis* 702\*  
*Ficaria* 543  
*Ficus* 323  
*Ficus carica* 322\*,323  
*Flacourtia indica* 560  
*Flacourtiaceae* 559,563  
*Florideophyceae* 93  
*Florideopsida* 57,93,96  
*Fontinalis* 221  
*Forsythia intermedia* 503  
*Fragaria* 590  
*Fragaria ananassa* 590  
*Fragaria vesca* 590,591\*  
*Frangula alnus* 632,633\*  
*Fraxinus* 501  
*Fraxinus excelsior* 501\*  
*Fraxinus omus* 501\*,502  
*Fritillaria* 668  
*Fritillaria caucasica* 668,669\*  
*Fritillaria meleagroides* 668,669\*  
*Fritschiella tuberosa* 198\*  
*Fucales* 142,144  
*Fucophyta* 133  
*Fucus* 133  
*Fucus sp.* 142\*,143\*  
*Fumaria officinalis* 550\*,551  
*Fumariaceae* 547,549,559  
*Funaria* 241  
*Funaria hydrometrica* 241,242\*  
*Funariaceae* 241  
*Funariales* 241  
*Fungi* 37,38  
*Gagea* 669  
*Gagea bulbifera* 670\*  
*Gagea commutata* 670\*  
*Gagea lutea* 670\*  
*Gagea minima* 670\*  
*Galanthus* 674  
*Galanthus caucasicus* 673\*,674  
*Galega* 614  
*Garcinia mangostana* 481\*  
*Garrya* 309  
*Garrya elliptica* 309\*  
*Garryaceae* 309,310  
*Garryales* 12,304,310  
*Gasteria* 678  
*Gasteria variegata* 678\*  
*Gaultheria procumbens* 493\*  
*Genista* 614  
*Genista patula* 613\*,614  
*Genomosperma kidstonii* 447\*  
*Genomosperma latens* 447\*  
*Gentiana* 511  
*Gentiana angulosa* 511\*  
*Gentiana cruciata* 511\*  
*Gentianaceae* 503,510  
*Gentianales* 500,503,535  
*Geraniaceae* 602,604,608,667  
*Geraniales* 596,602,608,649  
*Geranianae* 48,53  
*Geranianae* 583,596,627,629,638,649  
*Geranium* 604,608  
*Geranium tuberosum* 604,605\*  
*Geum rivale* 591\*,592  
*Gigartina* 93  
*Ginkgo* 442  
*Ginkgo biloba* 442\*,443\*,444  
*Ginkgoales* 440,441  
*Ginkgopsida* 46,59,77,440  
*Gladiolus* 680  
*Gladiolus tenuis* 680\*  
*Gleditschia* 612  
*Gleditschia triacanthos* 611\*,612  
*Gleichenia dichotoma* 421\*,422  
*Gleicheniaceae* 421,422  
*Gleicheniales* 420,421  
*Gleocapsa* 84\*  
*Gleochloris planctonica* 128\*  
*Gliptolepis sp.* 285  
*Glossopteridales* 440,445  
*Glossopteris sp.* 445\*  
*Glyceria aquatica* 702\*  
*Glycine max* 617,618\*  
*Gnetales* 27,446,460  
*Gnetinae* 19  
*Gnetopsida* 47  
*Gnetum* 460  
*Gnetum gnemonoides* 460\*,461\*  
*Golenkinia radiata* 192\*  
*Gomphrena sp.* 334\*  
*Gonatozygales* 205,206  
*Gonatozygon* 206  
*Gonatozygon brebissonii* 206\*  
*Gonatozygon kinhanii* 206\*  
*Gonatozygon monotaenium* 206\*  
*Goniochloris mutica* 128\*  
*Goniolimon besseranum* 349\*  
*Goniomonas sp.* 148\*,149  
*Goniotrichales* 94  
*Goniotrichium* 101  
*Goniotrichium sp.* 94\*  
*Gonium* 196  
*Gonium pectorale* 195\*,196  
*Gonyaulax sp.* 162\*,163  
*Gonyaulocales* 163  
*Goodeniales* 569,571,572  
*Gossipium* 488  
*Gossipium arboreum* 488  
*Gossipium barbadense* 489  
*Gossipium hirsutum* 488,489,490\*  
*Gosslingia* 45  
*Gosslingia sp.* 262\*  
*Gossypium herbaceum* 488  
*Graminea* 698  
*Gymnodiniales* 163,164

Gymnodinium chlorophorum 157  
 Gymnodinium sp. 162\*,164  
 Gynandropsis pentaphylla 552\*,553  
 Gynkgopsida 398  
 Halocnemum strobilaceum 336\*,337  
 Hamamelidaceae 583,584  
 Hamamelidales 583  
 Hamamelidanae 16  
 Hamamelididae 51  
 Hamamelidopsida 56  
 Hamamelis virginiana 584,585\*  
 Hapalosiphon 87  
 Hapalosiphon fontinalis 87,88\*  
 Haplomitriaceae 227  
 Haplomitriales 226  
 Haplomitrium sp. 227\*  
 Hawortia fasciata 678\*,679  
 Hedeia sp. 254\*  
 Hedera 639  
 Hedera caucasigena 639,640\*  
 Hedysarum biebersteinii 615\*  
 Helianthus annuus 575,577\*  
 Helianthus tuberosus 575,577\*  
 Heliopsis mutabilis 107\*  
 Helicia farmasona 636\*  
 Helleboroideae 537  
 Helleborus 537,542  
 Helleborus caucasicus 537,539\*  
 Helminthogloea ramosa 127\*  
 Helminthostachys 258,259  
 Helminthostachys zeylanica 259\*  
 Helobiae 12  
 Helvetia parviflora 623\*  
 Hennecartia omphalandra 476\*  
 Hepaticopsida 58,77,222,229,243,244,245  
 Herminium monorchis 684\*,685  
 Herniaria glabra 344\*,345  
 Heterogloeales 126,127  
 Heteronematales 170  
 Heteropedia polychloris 130\*  
 Hevea 498  
 Hevea brasiliensis 497\*,498\*  
 Hibberdia magna 108\*  
 Hibberdiales 105,108  
 Hibiscus 489  
 Hibiscus cannabinus 489,490\*  
 Hibiscus rosa-sinensis 489,490\*  
 Hibiscus trionum 489,490\*  
 Hieracium 581  
 Hieracium caucasiense 580\*,581  
 Hordeum 700  
 Hordeum vulgare 701\*,704  
 Hormogoniophyceae 84  
 Hormogoniopsida 57,84,85  
 Homeophyton 245  
 Horneophyton lignieri 48,56,249,250\*  
 Horneophytosida 59,249  
 Houttuynia cordata 357\*  
 Hovenia dulcis 632,633\*  
 Hoya carnosia 509\*,510  
 Humulus 324  
 Humulus lupulus 324,325\*  
 Huperzia 267,276  
 Huperzia selago 266\*,267  
 Hyacinthaceae 672  
 Hydrastidoideae 537  
 Hydrastis canadensis 537,538\*  
 Hydrocharis morsus-ranae 658\*  
 Hydrocharitaceae 658  
 Hydrocharitales 656,658  
 Hydrocotyle 642  
 Hydrocotyle vulgaris 642\*  
 Hydrocotyloideae 641  
 Hydrodictyon reticulatum 193\*  
 Hydrurales 105,108  
 Hydrurus foetidus 108,109\*  
 Hyenia 45,383  
 Hyenia elegans 383\*  
 Hyeniaceae 383  
 Hyeniales 381,383  
 Hyeniopsida 59,381  
 Hymenophyllaceae 424  
 Hymenophyllales 424  
 Hymenophyllum 426  
 Hymenophyllum dilatatum 425\*,426  
 Hymenophyllum sp. 223\*  
 Hyoscyamus niger 516,517\*  
 Hypecoaceae 547,549  
 Hypecoum 549  
 Hypecoum albescens 549,550\*  
 Hypericales 478,480,500  
 Hypericum 481,482  
 Hypericum maculatum 482\*  
 Hypericum perforatum 482\*  
 Hypnales 242,243  
 Hypolepidaceae 428  
 Hypopytis monotropa 496\*  
 Iberis 555  
 Iberis taurica 554\*,555  
 Iberis umbellata 558  
 Idanothekion 441  
 Idanothekion sp. 440\*  
 Idesia polycarpa 560\*  
 Illiciaceae 473  
 Illiciales 465,473  
 Illicium 473  
 Illicium anisatum 473\*  
 Impatiens balsamina 607\*,608  
 Impatiens noli-tangere 607\*,608  
 Ipomoea 521  
 Ipomoea batatas 521\*  
 Iridaceae 679  
 Iridales 679  
 Iris 681  
 Iris marschalliana 681\*  
 Iris pseudacorus 681\*  
 Iris taurica 681\*  
 Isatis tinctoria 558  
 Iso, taceae 273  
 Iso, tales 267,273



Isoetes 273,274  
 Isoetes lacustris 274\*  
 Isoetopsida 59,261,267  
 Jambastrobilus pretiosus 554\*  
 Jasminum fruticans 501\*,502  
 Jasminum officinale 501\*  
 Juglandaceae 312  
 Juglandales 311,312,314,328  
 Juglans 313  
 Juglans regia 31,313\*  
 Juncaceae 693  
 Juncaginaceae 659,660  
 Juncales 687,693,708  
 Juncus 693  
 Juncus articulatus 693,694\*  
 Juncus effusus 693,694\*  
 Juncus inflexus 693,694\*  
 Jungermanniales 226,227,228  
 Jungermanniidae 223,225  
 Juniperus 299,632  
 Juniperus communis 281  
 Juniperus oblonga 299\*  
 Juniperus sabina 299\*  
 Kadsura 474  
 Kadsura japonica 474\*  
 Kalanchoideae 597  
 Kalanchoe 597  
 Kalanchoe tubiflora 597,599\*  
 Karenia 157  
 Karolodinium 157  
 Kaulangiophyton 45  
 Kaulangiophyton akantha 262,263\*  
 Kinugasa japonica 667\*  
 Kinugasa 667  
 Klebsormidiophyceae 202  
 Klebsormidiopsida 58,202,204  
 Klebsormidium sp. 204\*  
 Koenigia 329  
 Koenigia islandica 329\*  
 Lactoridaceae 475  
 Lactoris fernandeziana 475\*  
 Lactuca 579  
 Lactuca sativa 580\*,581  
 Lactuca serriola 578\*,579  
 Lagenaria siceraria 565,566\*  
 Lagenostomales 446  
 Lamiaceae 530  
 Lamiales 500,530,535  
 Lamianae 465  
 Lamianae 48,53,500,534  
 Laminaria sp. 140\*,141\*  
 Laminariales 136,140,144  
 Lamioideae 530,532  
 Lamium album 532,533\*  
 Lamium amplexicaule 532,533\*  
 Laportea gigas 327  
 Laportea urentissima 327  
 Lappula squarrosa 528\*,530  
 Larix 289,290  
 Larix sibirica 281,290\*  
 Lasioideae 373,375  
 Lathraea squamaria 525\*,526  
 Lathyrus aphaca 616\*  
 Lathyrus hirsutus 615\*  
 Lathyrus nissolia 616\*  
 Lathyrus sativus 617,618\*  
 Lathyrus sylvestris 616\*  
 Lathyrus tuberosus 616\*,617  
 Lauraceae 475,476  
 Laurales 465,474  
 Laurocerasus 596  
 Laurocerasus officinalis 595\*,596  
 Laurus nobilis 477\*  
 Lebachia 284  
 Lebachia piniformis 284\*  
 Lebachiaceae 284  
 Ledum 493  
 Leiphaimos aphylla 512\*  
 Lemanea sp. 96\*  
 Lemna gibba 377\*,379  
 Lemna minor 377\*,379  
 Lemna trisulca 377\*,379  
 Lemnaceae 377  
 Lens esculenta 617,618\*  
 Leonurus quinquelobatus 534  
 Leopoldia tenuiflora 673\*  
 Lepidium perfoliatum 553  
 Lepidium ruderales 553,554\*  
 Lepidocarpales 46  
 Lepidocarpon sp. 272\*  
 Lepidocaryoideae 360,364  
 Lepidodendraceae 270  
 Lepidodendrales 267,270  
 Lepidodendron 45  
 Lepidodendron sp. 270,271\*,272\*  
 Lepidodinium viride 157  
 Lepidospermae 19  
 Lepidozamia 455  
 Lepidozamia hopei 455  
 Leptostrobales 440,444  
 Leuchtenbergia principis 343,344\*  
 Lidgettonia mucronata 445\*  
 Liliaceae 374,668  
 Liliales 664,668  
 Lilianae 48,53,656,664,708  
 Liliidae 379  
 Liliopsida s.l. 667  
 Lilium 668  
 Lilium monadelphum 668,669\*  
 Limodorum abortivum 684\*  
 Limonium vulgare 349,350\*  
 Linaceae 602,604  
 Linales 622  
 Linaria 524  
 Linaria vulgaris 524\*  
 Linum 604  
 Linum angustifolium 604  
 Linum austriacum 604  
 Linum tauricum 603\*,604  
 Linum usitatissimum 603\*,604

Liriodendron 469  
 Liriodendron tulipifera 469\*  
 Listera ovata 684\*  
 Lithops sp. 339\*  
 Lobelia 571,572  
 Lobelia cardinalis 570\*,571  
 Lodoicea maldivica 361\*,362  
 Lolium 700  
 Lolium perenne 700,701\*  
 Lotus corniculatus 618\*,619  
 Luffa cylindrica 566\*,567  
 Lunaria annua 558  
 Luzula 695  
 Luzula pilosa 694\*,695  
 Luzula spicata 694\*,695  
 Lycopersicon 515  
 Lycopersicon esculentum 515\*  
 Lycopodiaceae 264  
 Lycopodiales 261,264  
 Lycopodiophyta 27,45,46,59,77,261,379,380  
 Lycopodiopsida 59,261,276  
 Lycopodium 265  
 Lycopodium annotinum 266\*  
 Lycopodium clavatum 265\*,266  
 Lycopsis orientalis 527\*,529  
 Lyginopteridales 446  
 Lyginopteridopsida 46,439  
 Lygodiaceae 412,414  
 Lygodium 414  
 Lygodium palmatum 414\*,415  
 Lygodium volubile 414\*  
 Lyngbia 81\*  
 Lyonia fruticosa 493\*  
 Lyonophyton 250,251\*  
 Lysimachia nummularia 353\*  
 Macrocystis sp. 141\*  
 Macrozamia 455  
 Macrozamia spiralis 453\*,455  
 Magnolia 469  
 Magnolia grandiflora 468\*,469  
 Magnolia obovata 469  
 Magnoliaceae 467,468  
 Magnoliales 16,465,467,596,655  
 Magnolianaes 465  
 Magnolianaes 478  
 Magnoliidae 48,53,379,465,534,535  
 Magnoliophyta 27,28,51  
 Magnoliopsida  
 28,53,55,59,398,405,465,667,708  
 Mahonia 544  
 Mahonia aquifolia 544\*  
 Majanthemum 675  
 Majanthemum bifolium 676\*  
 Mallomonas denticulata 110\*  
 Maloideae 586,592  
 Malpighia glabra 620,621\*  
 Malpighiaceae 620,622  
 Malus domestica 593  
 Malus orientalis 593,594\*  
 Malva 492  
 Malva neglecta 491\*,492  
 Malvaceae 483,488  
 Malvales 478,482,500  
 Mammillaria 343  
 Mangifera indica 626,627\*  
 Manihot esculenta 499\*  
 Marattia fraxinea 407\*  
 Marattiaceae 406  
 Marattiopsida 59,398,439  
 Marchantia polymorpha 224,225\*  
 Marchantiales 223,224  
 Marchantiidae 223  
 Marsilea 46,418,419  
 Marsilea quadrifolia 410\*  
 Marsileales 409,418  
 Matonia 423  
 Matonia pectinata 422\*,423  
 Matoniales 420,423  
 Matricaria chamomilla 575,576\*  
 Matteuccia struthiopteris 431,432\*  
 Matthiola bicornis 558  
 Medicago 615,619  
 Medicago cancellata 615\*  
 Medicago falcata 615\*,618\*,619  
 Medicago lupulina 615\*  
 Medicago minima 615\*  
 Medicago sativa 615\*  
 Medullosa noei 448\*,449  
 Medullosales 449  
 Megacarpa polyandra 554\*,555  
 Megaceros 245,247  
 Melandrium album 347\*  
 Melanthiaceae 664  
 Melanthiales 664  
 Melilotus 619  
 Melilotus officinalis 615\*  
 Melissa officinalis 534  
 Melo sativa 567  
 Melocactus communis 343\*  
 Mentha piperita 534  
 Merendera trigyna 665,666\*  
 Mesostigma sp. 203\*  
 Mesostigmatophyceae 202  
 Mesostigmatopsida 58,202  
 Mesotaeniales 205  
 Mespilus 593  
 Mespilus germanica 593,594\*  
 Metachlamidea 12  
 Metasequoia gliptostroboides 295\*  
 Metroxylon sagu 363\*,364  
 Metzgeria 227  
 Metzgeria comjugata 226\*  
 Metzgeriaceae 227  
 Metzgeriales 226  
 Miadnesia 46  
 Miadnesia membranacea 270\*  
 Microcycas 46,455  
 Microcycas calocoma 453\*,455  
 Mimosa 610  
 Mimosa pudica 608\*,610

Mimosaceae 608,610,619  
Mischococcales 126,128  
Mnium affine 237\*  
Mnium sp. 235\*  
Mohria 415  
Molinia coerulea 703\*,706  
Momordica charantia 567  
Moneses uniflora 495,496\*  
Monimiaceae 475  
Monochlamidea 12  
Monochoria korsakowii 689\*  
Monoraphales 120,121  
Monotropoideae 496  
Monstera deliciosa 373\*,374  
Monsteroideae 373,374  
Moraceae 322  
Morus 323  
Morus alba 323\*  
Mougeotia sp. 207\*  
Muehlenbeckia 332,333  
Muehlenbeckia platyclada 332\*  
Musa 691  
Musa acuminata 691\*  
Musa basjoo 691  
Musa maclayi 691\*  
Musaceae 690  
Mutisia 573  
Myagrum perfoliatum 555,556\*  
Mycrocystis 84\*  
Myosotis 529  
Myosotis arvensis 528\*,529  
Myrica gale 311\*  
Myricaceae 311  
Myricales 47,311  
Myricanae 53,354  
Myricidae 311  
Myricopsida 53,59,261,311,354  
Myxochloris sphagnicola 127\*  
Myxochrysis paradoxa 107\*  
Najadaceae 659,662  
Najadales 656,659  
Najas 663  
Najas minor 663\*  
Narcissus angustifolius 673\*,674  
Narcissus major 673\*,674  
Nardus stricta 703\*,704  
Nathorstiana 273  
Nathorstiana sp. 274\*  
Navicula sp. 122\*  
Nelumbo 4,654  
Nelumbo nucifera 4,654\*  
Nelumbonales 651,654,655  
Nelumnonaceae 4,654,655  
Nemalion sp. 97\*  
Nemalionales 97,101  
Neottia nidus-avis 684\*  
Neottioideae 684  
Nephrolepis exaltata 433\*,434  
Nereocystis luetkeana 141\*  
Nerium oleander 506\*  
Neslia paniculata 556\*,557  
Netrium sp. 205\*  
Neurolooma 233  
Neuropteris 450  
Neuropteris heterophylla 449\*  
Neuwiedia inae 682\*,683  
Nicandra 513  
Nicandra physaloides 513\*  
Nicotiana 519  
Nicotiana rustica 518\*,519  
Nicotiana tabacum 518\*,519  
Nigella 539,543  
Nigella damascena 539,540\*  
Nitella mucronata 218\*  
Nitraria schoberi 625\*  
Nitzschia sp. 122,123\*  
Noctiluca 162  
Noctiluca militaris 162\*,165  
Noctilucales 165  
Noctiluaciophyceae 163  
Noctiluaciopsida 58,163,165  
Nostoc 84,86,247  
Nostoc commune 86\*  
Nostoc pruniforme 86  
Nostoc punctiforme 86\*  
Nostocales 85,86,88  
Notothylaceae 249  
Notothylas 249  
Notothylas orbicularis 249\*  
Nuphar 652  
Nuphar luteum 652\*  
Nyctaginaceae 348  
Nymphaea candida 652\*  
Nymphaeaceae 651,652  
Nymphaeales 651,655,663  
Nymphaeidae 48,53,465,651,655  
Nypa fruticans 362\*,363  
Nypoideae 360,363  
Ochlandra 700  
Ochroma pyramidale 485,487\*  
Ochromonadales 105,106  
Ochromonas sp. 106\*  
Ochrophyta 105,143  
Odontopteris 450  
Odontopteris minor 449\*  
Oedogoniales 191,198  
Oedogonium sp. 199,200\*  
Olea europaea 502\*  
Oleaceae 501  
Oleales 500,501  
Oncoma spinosa 560\*  
Onobrychis 619  
Onobrychis biebersteinii 615\*,616  
Onoclea 433  
Onoclea sensibilis 432\*,433  
Onocleaceae 431  
Ononis 614  
Onosma 529  
Onosma caucasica 527\*,529  
Ophioglossaceae 258

Ophioglossales 27,258  
 Ophioglossopsida 49,59,252,257,260  
 Ophioglossum vulgatum 257\*,258  
 Ophrys 685  
 Ophrys oestifera 684\*,685  
 Opuntia tuna 341,342\*  
 Opuntioideae 341  
 Orchidaceae 683  
 Orchidales 679,682,708  
 Orchidanae 48,53,656,679,708  
 Orchis 685  
 Orchis militaris 684\*,685  
 Origanum vulgare 534  
 Ornithogalum 672  
 Ornithogalum arcuatum 672,673\*  
 Orthylia secunda 495,496\*  
 Oryza sativa 699\*,700  
 Oryzoideae 698,700  
 Oscillatoria 85  
 Oscillatoria limosa 86\*  
 Oscillatoria princeps 86\*  
 Oscillatoria sancta 86\*  
 Oscillatoriales 85,87  
 Osmunda regalis 410\*,411  
 Osmundaceae 409  
 Osmundales 409  
 Osmundastrum claytoniana 410\*,411  
 Ostrya carpinifolia 317\*  
 Oxalidaceae 602  
 Oxalis 602  
 Oxalis acetosella 602,603\*  
 Oxycoccus palustris 495\*  
 Oxydendrum arboreum 493\*  
 Oxytenanthera abyssinica 698,699\*  
 Pachyphragma macrophyllum 555,556\*  
 Pachytosta 449  
 Pachytosta sp. 450\*  
 Padina pavonia 139,140\*  
 Paeonia 545  
 Paeonia anomala 545\*,546  
 Paeonia caucasica 546\*  
 Paeonia tenuifolia 546\*  
 Paeoniales 536,545,547  
 Paleostachia sp. 388\*  
 Paliurus spina-christi 632,633\*  
 Palmaria palmata 100\*  
 Palmariales 97,99,101  
 Panax ginseng 639,640\*  
 Pancratium illiricum 673\*,674  
 Pandanaceae 370,367,370  
 Pandanus 370  
 Pandanus furcatus 369\*,370  
 Pandorina 196  
 Pandorina morum 195\*,196  
 Panicoideae 698,706  
 Panicum miliaceae 706,707\*  
 Papaver 547  
 Papaver rhoeas 548\*,549  
 Papaveraceae 547,559  
 Papaverales 547,551,559,582  
 Papaveranae 48,53  
 Papaveranae 536,547  
 Parasitaxus 300  
 Parasitaxus ustus 300\*  
 Pariana 700  
 Paris 666  
 Paris quadrifolia 667\*  
 Parodia 343  
 Parodia microsperma 344\*  
 Paronychia cephalotes 344\*  
 Paronychioideae 344  
 Parrotia persica 585\*  
 Partenocissus quinquefolia 634\*,635  
 Partinia sp.\*  
 Passiflora 562  
 Passiflora elegans 561\*,562  
 Passifloraceae 559,562  
 Pastinaca sativa 645  
 Pavlova sp. 152,153\*  
 Pavlovales 152  
 Pavlovophyceae 152  
 Pavlovopsida 58,152  
 Pediastrum simplex 192\*,193  
 Pedinella hexacostata 62\*  
 Pedinellophyceae 105  
 Peganum harmala 625\*  
 Pelagophyceae 105  
 Pelargonium 606,608  
 Pelargonium roseum 605\*,606  
 Pelargonium zonale 606\*,607  
 Pellia epiphylla 226\*  
 Pelliaceae 226  
 Peltaspermales 440,441  
 Pennatopsida 58,118,120  
 Pennatophyceae 118  
 Peperomia 355,356  
 Peperomia obtusifolia 356\*  
 Peranema sp. 170\*  
 Pereskia grandiflora 341\*  
 Pereskioideae 341  
 Peridinales 163,164  
 Peridinium sp. 162\*,164  
 Periploca graeca 508\*,509  
 Periplocoideae 508  
 Persea americana 477\*,478  
 Pertica sp. 382\*  
 Petalomonas steinii 170\*  
 Petrosavia stellaris 664\*  
 Petroselinum crispum 645  
 Phacellaria 629  
 Phacus arnoldii 172\*  
 Phacus longicauda 172\*  
 Phacus minilatus 172\*  
 Phacus orbiculatus 172\*  
 Phacus sp. 171  
 Phaeobionta 42  
 Phaeocystales 153  
 Phaeocystis globosa 154\*  
 Phaeophyta 19,58,133,143,144  
 Phaeoplantae 42,56,58,103

Phaeozoosporophyceae 135  
 Phaeozoosporopsida 58,135  
 Phaseolus vulgaris 617,618\*  
 Philloglossum 277  
 Philodendroideae 373,375  
 Philodendron verrucosum 375\*,376  
 Phleum pratense 702\*  
 Phoenicoideae 360  
 Phoenix 360  
 Phoenix dactylifera 360\*,362  
 Phragmites australis 703\*,706  
 Phyletephantoideae 360,367  
 Phyllitis scolopendrium 428,429\*  
 Phyllocharis sagittata 699\*,700  
 Phyllocladus 301  
 Phyllocladus asplenifolius 301\*  
 Phylloglossum 264  
 Phylloglossum drummondii 264\*  
 Phyllosiphon 176  
 Physalis 516  
 Physalis alkekengi 515\*,516  
 Physocarpus 566  
 Physocarpus opulifolia 586,587\*  
 Physochlaina orientalis 516,517\*  
 Phytelephas macrocarpa 366\*,367  
 Picea 289  
 Picea abies 289\*,290  
 Picea orientalis 289\*  
 Picea pungens 289\*,290  
 Pilinae maritima 198\*  
 Pilularia 418,420  
 Pilularia globulifera 420\*  
 Pinales 283,288  
 Pinnularia sp. 122\*  
 Pinophyta 27,55  
 Pinopsida 46,59,77,261,279,283,303  
 Pinus 289,291  
 Pinus pumila 291  
 Pinus sibirica 291\*,293  
 Pinus sylvestris 281  
 Pinus sylvestris 292\*,293  
 Piper 355,356  
 Piper betle 357,365  
 Piper nigrum 356\*  
 Piperaceae 355  
 Piperales 12,16,47,355,358,379  
 Piperidae 355  
 Piperidae 53  
 Piperopsida 53,56,59,261,355,378,379  
 Pistacia 626  
 Pistacia verna 626\*  
 Pistia stratiotes 377\*  
 Pistioideae 373,377  
 Pisum sativum 617,618\*  
 Pitcairnioideae 688  
 Plantae 37,38,56,80  
 Platanaceae 583  
 Platanus 583  
 Platanus orientalis 584\*  
 Platoma sp. 98\*,99  
 Platycaria strobilacea 313\*,314  
 Platycladus 298  
 Platycladus orientalis 297\*,298  
 Platystemon 551  
 Platystemon californicum 547,548\*  
 Pleuromeia sp. 273\*  
 Plumbaginaceae 349  
 Plumbaginales 328,349,354  
 Poa 700,704  
 Poa pratensis 702\*,704  
 Poaceae 698  
 Poales 687,695,697,708  
 Podocarpaceae 300  
 Podocarpaceae 283,300  
 Podocarpus 300  
 Podocarpus macrophyllus 300\*  
 Podophyllum 544  
 Podophyllum peltatum 544\*,545  
 Podozamitales 283,285  
 Poinsettia pulcherrima 499,500\*  
 Polanisia graveolens 552\*,553  
 Polycarpicae 664  
 Polyeder 193\*  
 Polygala 621  
 Polygala lutea 622\*  
 Polygala vulgaris 621\*  
 Polygalaceae 620,621  
 Polygalales 596,619,622,649  
 Polygonaceae 329  
 Polygonales 328,333,347  
 Polygonatum 676  
 Polygonatum polyanthemum 676,677\*  
 Polygonoideae 329,330  
 Polygonum 330  
 Polygonum amphibium 330,331\*  
 Polygonum bistorta 330,331\*  
 Polygonum diospyrifolium 330,331\*  
 Polygonum lapathifolium 330,331\*  
 Polypodiaceae 423,424  
 Polypodiales 420,423  
 Polypodiidae 409,420  
 Polypodiophyta 27,27,45,46,59,77,398,438  
 Polypodiopsida 59,398,408  
 Polypodium vulgare 424\*  
 Polysiphonia 92  
 Polysiphonia lanosa 92  
 Polysiphonia sp. 100,101\*  
 Polystichum 431  
 Polystichum lonchitis 431\*  
 Polytrichales 240  
 Polytrichum 237  
 Polytrichum commune 236,237\*,238\*,240\*  
 Pontederiaceae 689  
 Pontederiales 687,689  
 Pontosphaera huxleyi 156\*  
 Pooideae 698,700,704  
 Populus 306,307  
 Populus alba 307\*,308  
 Populus nigra 307\*  
 Populus tremula 306\*,307

Porphyra 93  
 Porphyra sp. 96\*  
 Porphyridiales 94  
 Porphyridium 101  
 Porphyridium sp. 94\*  
 Potamogeton natans 661\*  
 Potamogetonaceae 659,660  
 Potentilla 590,626  
 Potentilla erecta 590,591\*  
 Poterium polygamum 591\*,592  
 Pothoideae 373,374  
 Prasinophyceae 177  
 Prasinopsida 58,177  
 Prasiola stipitata 190\*  
 Prasiolales 189,190  
 Primnesiophyta 124  
 Primula 352  
 Primula amoena 352\*  
 Primulaceae 351  
 Primulales 328,351,354  
 Procariota 37  
 Protarchaegoniatae 19  
 Proteales 12,16,627,635,649  
 Protista 37  
 Protococcophyceae 177  
 Protolpidodendrales 261,263  
 Protolpidodendron 45  
 Protolpidodendron sp. 263\*,264  
 Protomonochlamidae 19  
 Protopteridales 400  
 Protopteridium conicum 161\*  
 Protopteridium spinulosum 161\*  
 Protopteridiopsida 437  
 Protopteridium 45,400  
 Protopteridium hostinense 400\*  
 Protopteridium minutum 400\*  
 Protopteridiopsida 59,398,400  
 Prototheca 177  
 Protozoa 105  
 Prunoideae 586,593  
 Prunus 593  
 Prunus divaricata 593  
 Prunus domestica 593  
 Prunus stepposa 593,595\*  
 Prymniales 154  
 Prymnesiophyceae 152  
 Prymnesiophyta 58,150  
 Prymnesiopsida 58,152,153  
 Prymnesium sp. 154\*  
 Psaronius 405  
 Psaronius sp. 405\*  
 Psephellus 573  
 Psephellus annae 573,574\*  
 Pseudolarix 290  
 Pseudolarix kaempferi 290\*  
 Pseudomirna 610  
 Pseudosporochnus 398  
 Pseudosporochnus sp. 399\*  
 Pseudostaurastrum hastatum 128\*  
 Pseudotsuga 294  
 Pseudotsuga menziesii 293\*,294  
 Pseudovesicaria digitata 556\*,557  
 Psilophyta 260  
 Psilophyton 382  
 Psilophyton princeps 45,382\*  
 Pilotinae 27  
 Pilotophyta 27,77  
 Pilotopsida 27,48,59,252,254,260  
 Pilotum 254  
 Pilotum nudum 255\*  
 Pteridaceae 416  
 Pteridales 409,415  
 Pteridium aquilinum 427\*,428  
 Pteridophyta bicillata 19  
 Pteridophyta polycillatae 19  
 Pteridospermae 19  
 Pteris 416  
 Pteris cretica 416\*,417  
 Pterosperma sp. 179\*  
 Pterostegia 333  
 Pterostegia drymarioides 329\*  
 Ptilium 243  
 Ptilium crista-castrensis 243\*  
 Pulsatilla 541  
 Pulsatilla albana 541\*  
 Puschkinia scilloides 673\*  
 Puya berteroniana 687\*,688  
 Pyramimonales 178  
 Pyramimonas sp. 178\*,179  
 Pyroloideae 495  
 Quercus 318  
 Quercus robur 318,319\*  
 Radula sp. 229\*  
 Radulaceae 229  
 Ranales 16  
 Ranunculaceae 536,543  
 Ranunculales 536,542,547,551,596,655  
 Ranunculanae 536  
 Ranunculidae 48,53,465,536,563,581,582  
 Ranunculoideae 537,540  
 Ranunculus 542,543  
 Ranunculus meridionalis 542\*  
 Raphanus raphanistrum 555,556\*  
 Raphanus sativus 557  
 Raphanus sativus var. reticulata 558  
 Rapistrum rugosum 555,556\*  
 Ravenala madagascariensis 690\*  
 Regnellidium 418,420  
 Regnellidium diphyllum 420\*  
 Rellimia sp. 403\*  
 Reseda 559  
 Reseda lutea 558\*,559  
 Resedaceae 551,558  
 Rhabdosphaera claviger 156\*  
 Rhacopteris 403  
 Rhamnaceae 632  
 Rhamnales 627,632,635,645  
 Rhamnus 632  
 Rhamnus cathartica 632,633\*  
 Rhariopteris paniculifera 402\*

Rheum 329  
Rheum officinale 329\*330  
Rhinanthus 524  
Rhinanthus subulatus 525\*,526  
Rhipsalis cassitha 343\*  
Rhizobium 615  
Rhizochloridales 126,127  
Rhizochloris stigmatica 127\*  
Rhizocloris nobilis 62\*  
Rhodellophyceae 93  
Rhodellopsida 93,94  
Rhodobionta 42  
Rhodobryum roseum 243\*  
Rhodochaetales 94  
Rhodochaete 101  
Rhodochaete sp. 95\*  
Rhodococcum vitis idaeae 495\*  
Rhododendroideae 493  
Rhododendron 493,494  
Rhododendron caucasicum 494\*  
Rhododendron luteum 494\*  
Rhodomonas sp. 148\*,149  
Rhodophyta 57,89,101,150  
Rhodoplantae 42,56,57,89  
Rhynia 45,252,253  
Rhynia gwynne-vaughanii 253\*  
Rhynia major 32,253\*  
Rhyniales 27  
Rhyniophyta 27,45,48,59,252,260,382  
Rhyniopsida 59,252,260  
Riccia glauca 224\*  
Ricciales 223,224  
Ricinus communis 498,499\*  
Rinorea 561  
Rinorea macrocarpa 561\*  
Rivularia 87  
Rivularia planctonica 87\*  
Rodellopsida 57  
Rosa 588  
Rosa canina 588,589\*  
Rosaceae 28,585,631  
Rosales 28,583,585,596,602,637,645  
Rosanae 583  
Rosidae 48,53,465,583,649,650  
Rosoideae 586,588  
Rubia tinctorium 505\*  
Rubiaceae 503  
Rubus 588  
Rubus caesius 589\*,590  
Rubus idaeus 588,589\*  
Rubus saxatilis 589\*,590  
Rumex 330  
Rumex obtusifolius 330\*  
Rumicioideae 329,333  
Ruppia 662  
Ruppia maritima 662\*  
Ruppiaceae 659,661  
Ruscaceae 676  
Ruscus 677  
Ruscus colchicus 677\*  
Ruscus ponticus 677\*  
Ruta graveolens 622\*  
Rutaceae 622  
Rutales 596,622,649  
Saccharum officinarum 706,707\*  
Sagina procumbens 346\*  
Sagittaria sagittifolia 658\*  
Salazaria 532  
Salicaceae 306,563,631  
Salicales 12,16,47,304,306,308  
Salicidae 51  
Salicopsida 56,59,261,304,310  
Salicornia europaea 335,336\*  
Salix 304,306,307,308  
Salix caprea 305\*,307  
Salix herbacea 306\*  
Salpiglossis 519  
Salpiglossis sinuata 518\*,519  
Salsola 337  
Salsola ruthenica 337,338\*  
Salsoloideae 335,337  
Salvia 534  
Salvia sclarea 534  
Salvia canescens 533\*,534  
Salvia glutinosa 533\*,534  
Salvia officinalis 534  
Salvinia 46  
Salvinia natans 385,386\*  
Salviniaceae 385  
Salviniales 384,385,397  
Salvinianae 27  
Salviniidae 49  
Samolus valerandi 352\*  
Sanicula 642  
Sanicula europaea 642,643\*  
Saniculoideae 641,642  
Santalaceae 629  
Santalales 12,16,627,629,632  
Santalum 630  
Santalum fernandesianum 630\*  
Saponaria officinalis 347  
Sararanga 370  
Sararanga sinuosa 369\*,371  
Sarcobatus vermiculatus 337\*  
Sargassum sp. 143\*  
Saururaceae 355,357  
Saururus cernuus 357\*  
Sawdonia 45  
Sawdonia ornata 263\*  
Saxifraga columnaris 600\*,601  
Saxifraga cymbalaria 600\*,601  
Saxifraga dinnikii 600\*,601  
Saxifraga stolonifera 600\*,601  
Saxifragaceae 596  
Saxifragales 596,602,608,638,649  
Scabiosa graminifolia 648\*  
Scaevola spinensis 571\*  
Scaevola taccada 571\*,572  
Scenedesmus 192  
Scenedesmus quadricauda 192\*



Scheuchzeria palustris 660\*  
 Scheuchzeriaceae 659,660  
 Schisandra 474  
 Schisandra sinensis 473\*,474  
 Schisandraceae 473,474  
 Schizaea 413  
 Schizaea dichotoma 412\*,413  
 Schizaea elegans 412\*,413  
 Schizaea fistulosa 413\*  
 Schizaea pusilla 412\*,413  
 Schizaeaceae 412,413  
 Schizaeales 409,412  
 Schizaeidae 409  
 Schizanthus 519  
 Schizanthus pinnatus 518\*,519\*  
 Schoenoplectus lacustris 695,696\*  
 Sciaphila purpurea 710,711\*  
 Scleranthus 345  
 Scleranthus annuus 345\*  
 Scrophulariaceae 523  
 Scrophulariales 500,523  
 Scutellaria 532  
 Scutellaria hastifolia 531\*,532  
 Scutellaria polyodon 531\*,532  
 Scutellarioideae 530,532  
 Scyrpus 695  
 Scyrpus sylvaticus 695,696\*  
 Secale 700,704  
 Secale cereale 701\*,704  
 Secale cereale 701\*,704  
 Secale kuprijanovii 701\*,704  
 Sechium edule 567  
 Sedoideae 597  
 Sedum 597  
 Sedum acre 597,598\*  
 Selaginella 269  
 Selaginella helvetica 268\*,269  
 Selaginella selaginelloides 268\*,269\*  
 Selaginella sp. 268\*  
 Selaginellaceae 269  
 Selaginellales 267  
 Semele androgyna 677\*  
 Sempervivoideae 597  
 Sempervivum caucasicum 597,598\*  
 Senotheca 446  
 Senotheca murulidensis 445\*  
 Sequoia sempervirens 280,294\*,295  
 Sequoiadendron giganteum 280,294\*,295  
 Setaria glauca 707\*  
 Setcreasia purpurea 693  
 Sigillaria sp. 273\*  
 Sigillariaceae 273  
 Silene 346  
 Silene dichotoma 346\*  
 Silenoideae 344,346  
 Silicoflagellales 111  
 Sinapis alba 557  
 Siphonocladus sp. 184\*,185  
 Siphonophyceae 177  
 Sisymbrium 558  
 Sisymbrium loeseli 555,556\*  
 Smimium perfoliatum 644,645\*  
 Solanaceae 513  
 Solanales 500,512  
 Solanum 513  
 Solanum comutum 514\*,515  
 Solanum melongena 513,514\*  
 Solanum nigrum 513,514\*  
 Solanum tuberosum 513,514\*  
 Sonchus 581  
 Sonchus oleraceus 580\*,581  
 Sophora 614  
 Sophora japonica 613\*,614  
 Sorbus 593  
 Sorbus aucupara 593,594\*  
 Sorbus torminalis 593,594\*  
 Sorghum 706  
 Sorghum cernuum 707\*  
 Sorghum saccharatum 706  
 Sparganiaceae 372  
 Sparganium erectum 371\*,372  
 Spargula vulgaris 345\*,346  
 Spermopteris 440  
 Spermopteris sp. 440\*  
 Sphacellaria sp. 137\*  
 Sphacellariales 136  
 Sphaenophyllales 384  
 Sphaenophyllopsida 45,59,381,384,397  
 Sphaenophyllum cuneifolium 384\*  
 Sphaenophyllum delectum 385  
 Sphaenopsida 27  
 Sphaerocarpaceae 223  
 Sphaerocarpus sp. 223\*  
 Sphaeroplea sp. 194\*  
 Sphaeropleales 191,192  
 Sphagnidae 230  
 Sphagnum 230  
 Sphagnum palustre 231\*  
 Sphagnum squarrosum 231\*,232\*  
 Spiraea 586  
 Spiraea crenata 596,587\*  
 Spiraeoideae 586  
 Spirodella polyrhiza 377\*,379  
 Spirogyra sp. 207\*  
 Spirotaenia sp. 206\*  
 Spirulina 84  
 Spirulina jenniferi 86\*  
 Spirulina major 86\*  
 Spirulina maxima 86  
 Spirulina pratensis 86  
 Splachnaceae 242  
 Splachnales 242  
 Splachnum 242  
 Splachnum rubrum 242\*  
 Stammostoma huttonense 447\*  
 Stangeria eriopus 454  
 Stangeriaceae 454  
 Stapelia gigantea 510\*  
 Staurostrum sp. 210\*,211  
 Stauropteris 404

Stauropteris sp. 404\*  
 Stellaria decumbens 343  
 Stellaria media 345\*  
 Stephanopyxis sp. 119\*  
 Sterculiaceae 483,484  
 Sternbergia 674  
 Sternbergia colchiciflora 673\*,674  
 Stigmaphyllon martianum 620\*  
 Stigonema 87  
 Stigonema informe 88\*  
 Stigonematales 85,87,88  
 Stipa 700  
 Stipa caucasica 700,701\*  
 Stipa pulcherrima 700,701\*  
 Strelitzia reginae 690\*  
 Strelitziaceae 690  
 Streptochaeta spicata 698,699\*  
 Stromatopteridaceae 421,422  
 Stromatopteris moniliformis 421\*,422  
 Strophanthus gratus 507  
 Stylites 274  
 Stylites andicola 275\*  
 Swertia 511  
 Swertia kingii 511\*,512  
 Synapis alba 555,556\*  
 Synura sp. 110\*  
 Synurales 110  
 Synurophyceae 105  
 Synuropsida 58,105,109  
 Syringa vulgaris 502\*,503  
 Tabellaria sp. 121\*  
 Tamaricales 308  
 Taraxacum 579  
 Taraxacum podkumokense 578\*,579  
 Tasmannia 471  
 Tasmannia sp. 470\*  
 Taxaceae 301,302  
 Taxales 283,301  
 Taxodiaceae 294  
 Taxodium distichum 296\*  
 Taxus baccata 302\*  
 Teosinthe mexicana 706,707\*  
 Tetracentraceae 466,467  
 Tetracentron sinensis 466\*,467  
 Tetraselmis sp. 179\*  
 Tetrasporales 194  
 Tetrastrum triacanthum 192\*,193  
 Tetradriella gigas 128\*  
 Teucrium 532  
 Teucrium chamaedris 531\*,532  
 Thalictrum 540,542,543  
 Thalictrum minus 540\*  
 Thallobionta 42  
 Thea 480  
 Thea sinensis 480\*  
 Theaceae 479,480  
 Theales 478,479  
 Thelypteridaceae 433  
 Thelypteris palustris 432\*,433  
 Theobroma 484  
 Theobroma cacao 485,486\*  
 Thesium 630  
 Thesium divaricatum 630\*  
 Thlaspi 558  
 Thlaspi arvense 555,556  
 Thuja 298  
 Thuja occidentalis 297\*,298  
 Thujopsis 298  
 Thujopsis dolabrata 297\*,298  
 Thymus 534  
 Thymus marschallianus 533\*,534  
 Thyrspteris elegans 427\*,428  
 Tilia 483  
 Tilia caucasica 484\*  
 Tiliaceae 483  
 Tillandsia cyanea 688\*  
 Tillandsioideae 688  
 Tmesipteris 45,56,254  
 Tmesipteris tannensis 256\*  
 Todea 411  
 Todea sp. 411\*  
 Trachelamonas sp. 171,172\*  
 Tradescantia fluviatilis 693  
 Tradescantia virginiana 692\*,693  
 Tragus racemosus 705\*,706  
 Trebouxia 176  
 Trebouxia sp. 190\*  
 Trebouxiales 189,190  
 Trebouxiophyceae 178  
 Trebouxioopsida 58,178,189  
 Trentepohlia sp. 183\*  
 Trentepohliales 180,182  
 Trentepolia 75  
 Tribonema sp. 129\*  
 Tribonema viride 129\*  
 Tribonematales 126,129  
 Tribophyceae 126  
 Tribophyta 125  
 Tribulus terrestris 625,626\*  
 Trichocolea tomentella 229\*,230  
 Trichodiadema 340  
 Trichodiadema densus 340\*  
 Trichomanes 426  
 Trichomanes reniforme 425\*,426  
 Trichopitys sp. 441\*  
 Trichosanthes cucumifera 567  
 Trifolium fragiferum 615\*  
 Trifolium hybridum 618\*,619  
 Trifolium pratense 618\*,619  
 Trifolium repens 618\*,619  
 Triglochin palustris 660\*,661  
 Trigonocarpales 446,449  
 Trilliaceae 666,667  
 Trilliales 664,666,708  
 Trillium 666  
 Trillium erectum 666,667\*  
 Trimerophytales 27,381  
 Trimerophyton 382  
 Triplaris 333  
 Triplaris sp. 333\*

Triticum 700,704  
 Triticum aestivum 701\*,704\*  
 Triticum durum 701\*,704  
 Triticum monococcum 701\*,704  
 Triticum spelta 701\*,704  
 Triuridaceae 710  
 Triuridales 710  
 Triurididae 48,53,465,710  
 Triurus hyalina 710,711\*  
 Trochodendraceae 465,466  
 Trochodendrales 465  
 Trochodendron aralioides 466\*  
 Tropaeolaceae 602,606,608  
 Tropaeolus majus 606,607\*  
 Tsuga 293  
 Tsuga canadensis 293\*  
 Tulipa 669  
 Tulipa biflora 669,670\*  
 Tulipa gesneriuna 669,670\*  
 Tulipa quercetorum 669,670\*  
 Tussilago farfara 575,576\*  
 Typha angustifolia 371\*,372  
 Typha latifolia 371\*,372  
 Typha minima 371\*,372  
 Typhaceae 372  
 Typhales 367,371  
 Ulmaceae 322,328  
 Ulmus campestris 321\*,322  
 Ulothricales 180  
 Ulothricophyceae 177  
 Ulothrix 180  
 Ulothrix flaccida 181  
 Ulothrix zonata 181\*  
 Ulva 177  
 Ulva viridis 182\*  
 Ulvales 180,182  
 Ulvophyceae 178  
 Ulvopsida 58,178,180  
 Urtica 327  
 Urtica dioica 327\*  
 Urticaceae 322,327  
 Urticales 311,321,328,333,347,348  
 Vaccinium 495  
 Vaccinium myrtillus 493\*,495\*  
 Vaccinium stamineum 493\*  
 Vaccinoideae 494  
 Valeriana 646  
 Valeriana bonplandicina 646\*  
 Valeriana denudata 646\*  
 Valeriana officinalis 646,647\*  
 Valeriana rigida 646\*  
 Valerianaceae 646,647,649  
 Valerianella coronata 647\*  
 Valonia sp. 184\*,185  
 Valonia ventricosa 185  
 Vandoideae 686  
 Vanilla planifolia 685\*,686  
 Vaucheria 125  
 Vaucheria terrestris 131\*  
 Vaucheriales 126,131  
 Vegetabilia 37,38  
 Verathrum 664  
 Verathrum lobelianum 664,665\*  
 Verbascum 523  
 Verbascum thapsiforme 523\*  
 Verbenaceae 530  
 Veronica 524  
 Veronica hederifolia 524,525\*  
 Veronica orientalis 524,525\*  
 Verticillatae 12,16  
 Vicia cracca 616\*  
 Vicia sativa 615\*  
 Vinca herbacea 506\*  
 Viola 561  
 Viola palustris 561\*  
 Viola x wittrockiana 562  
 Violaceae 559,561  
 Violales 308,547,559,582  
 Viscaceae 629,630  
 Viscum album 631\*  
 Vitaceae 632,634  
 Vitis 634  
 Vitis labrusca 634\*,635  
 Vitis sylvestris 634\*,635  
 Vitis vinifera 634\*  
 Vittaria 417  
 Vittaria ensifolia 417\*  
 Vittariaceae 416,417  
 Voltzia sp. 285\*  
 Voltziaceae 284,285  
 Voltziales 191,194,283,284  
 Volvocophyceae 177  
 Volvox aureus 196\*  
 Welwitschia mirabilis 462\*  
 Welwitschiales 446,462  
 Whittleseya 449\*  
 Williamsonia sewardiana 457\*  
 Williamsoiaceae 457  
 Williamsoniella 458  
 Williamsoniella coronata 458\*  
 Winterales 465,470,478  
 Wolffia arhiza 377\*,379  
 Wolffia linguata 377\*,379  
 Woodsia ilvensis 431\*  
 Xanthium strumarium 573,576\*  
 Xanthobrychis vassilczenkoi 615\*,616  
 Xanthophyta 58,124,125,143  
 Xanthopsida 58  
 Xanthosoma sagittifolia 376\*  
 Yarravia 27,48  
 Yarravia oblonga 254\*  
 Yarravia sp. 254\*  
 Yarravia subsphaerica 254\*  
 Zamia 451  
 Zamia 456  
 Zamia floridana 450\*,456\*  
 Zamia peppingiata 453\*  
 Zamia silicea 453\*  
 Zamiaceae 454,455  
 Zea diploperennis 708

*Zea mays* 706,707\*,708  
*Zebrina pendula* 693  
*Zenobia pulverulenta* 493\*  
*Zingiber officinale* 692\*  
Zingiberaceae 691  
Zingiberales 687,689  
*Zizania latifolia* 699\*,700  
*Ziziphus jujuba* 633\*,634  
*Zostera* 662  
*Zostera marina* 662,663\*  
Zosteraceae 659,662  
Zosterophyllales 27,261

Zosterophyllophyta 27  
*Zosterophyllum* 45  
*Zosterophyllum* sp. 262\*  
*Zygnema* sp. 207\*  
Zygnematales 205,206  
Zygnematophyceae 202  
Zygnematopsida 58,202,205  
Zygophyllaceae 622,624  
*Zygophyllum fabago* 624\*  
Zygopteridopsida 59,398,403,437  
*Zygopteris* 405  
*Zygopteris* sp. 404\*

## АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ (INDEX NOMINUM ROSSICORUM)

Авокадо 477\*,478  
Агатис 286,287  
Агатис крупноколосковый 287\*,288  
Агатис южный 288  
Аглаозония 138\*  
Адиантовые 415,416  
Адиантум 416  
Адиантум венерин волос 416\*  
Азалия 494  
Азалия понтийская 494\*  
Азолла 435  
Азолла мелколистная 434\*,435\*,436\*  
Азоллоподобные 424,435  
Аир обыкновенный 372\*,373  
Аирные 373  
Аистник 604  
Айва обыкновенная 593,594\*  
Айзоононые 333,338,347  
Айпиант синяковый 527\*,529  
Акантолимон 350\*  
Акация 610  
Акация разнолистная 609\*,610  
Акация рогоносная 609\*,610  
Акация сенегальская 609\*,610  
Акация серебристая 610  
Аконит 540  
Аконит носатый 540\*  
Актинаструм 192\*,193  
Актиностахис 413  
Актиностахис крупнобазальный 414\*  
Актиностахис пальчатый 413,414\*  
Алария 141\*  
Алетоптерис 448\*  
Амарантовые 333,348  
Амариллисовые 674  
Амариллисоцветные 664,670  
Амброзия полынелистная 575,576\*  
Аморфофалос гигантский 374\*,375  
Анабазис безлистный 338\*  
Анабена 87\*,435

Анакардиум 626  
Анакардиум западный 627\*  
Ананас крупнохохолковый 688\*,689  
Ангиоптерис 406\*,407  
Андреевые 233  
Андрееподобные 233,245  
Андрееродные 230,233  
Андрея 233  
Андрея скальная 233,234\*  
Андроцимбиум мелантиевый 665\*  
Аневрофитон 401\*  
Аневрофитоподобные 400,401  
Анемиевые 412,415  
Анемия 415  
Анемия изящная 415\*  
Анемия листоватая 415\*  
Аннона колючая 472\*,473  
Анноновые 471  
Анноноцветные 465,472  
Аномохлоа марантовая 698,699\*  
Антоцерос 245  
Антоцерот гладкий 248\*,249  
Антоцеротовидные 27,49,55,77,247,251  
Антоцеротовые 249  
Антоцеротообразные 245,246,251  
Антоцеротоподобные 249  
Антуриум 374  
Антуриум Шерцера 373\*,374  
Анютины глазки 562  
Апельсин 624  
Апоногетон 659  
Апоногетон двухколосый 660\*  
Апоногетон мадагаскарский 660\*  
Апоногетоновые 659  
Апостасиевые 683  
Аралиевые 639  
Араукариевые 286  
Араукариеподобные 278,283,285,303  
Араукария 286  
Араукария Бидвилла 286\*,287

Араукария чилийская 286\*,287  
 Арбуз 565  
 Арбуз обыкновенный 564\*,565  
 Аргиролобиум 614  
 Арека катеху 364\*,365  
 Арековые 359,360,365  
 Аренга перистая 363  
 Ароиднородные 355,367  
 Ароидные 373  
 Аронник пятнистый 376\*,377  
 Аронниковые 373,376  
 Аронникоцветные 367,372  
 Артишок обыкновенный 575,577\*  
 Арундо тростниковый 703\*,706  
 Археоптерис 402\*,403,439  
 Археоптерисовидные 398,401,439  
 Археосперма Арнольда 446\*,447  
 Арцеутобиум 631  
 Арцеутобиум можжевельниковый 631\*,632  
 Аспидиевые 429  
 Аспидиеподобные 424,428  
 Аспидистра 675  
 Аспидистра высокая 675\*  
 Асплениевые 428  
 Асплениум волосовидный 428,429\*  
 Асплениум постенный 428,429\*  
 Асплениум северный 428,429\*  
 Астерионелла 121\*  
 Астерокаламид 387\*  
 Астерокаламидовые 387  
 Астероксилон 260  
 Астероксилон 262\*,263,275  
 Астероксилоподобные 261,262  
 Астра 572  
 Астра альпийская 573,574  
 Астрагал 616  
 Астрагал Дмитрия 615\*,616  
 Астрагал чашечный 615\*  
 Астраканта 616\*  
 Астранция 644  
 Астранция наибольшая 643\*,644  
 Астровые 572  
 Астрородственные 536,568  
 Астроцветные 569Б572  
 Асфodelина 679  
 Асфodelина крымская 679\*  
 Асфodelина тонкая 679\*  
 Асфodelовые 678  
 Афанохета полихетовая 198,199\*  
 Ацетабулярия 186\*,187  
 Багульник 493  
 Бадьян 473  
 Бадьян анисовый 473\*  
 Бадьяновые 473  
 Бадьяноцветные 465,473  
 Баклажан обыкновенный 513,514\*  
 Баланоцветные 311,320  
 Баланопис редкоцветковый 320\*,321  
 Бальзамин 608  
 Бальзаминовые 602,606  
 Бальзовое дерево 485,487\*  
 Бамбуковые 698  
 Банан 691  
 Банан заострённый 691\*  
 Банан Маклая 691\*  
 Банан японский 691  
 Банановые 690  
 Бангиевидные 91,93,95  
 Бангиевые 101  
 Бангиеподобные 96,102  
 Банксия 637  
 Банксия ярко-красная 636,637\*  
 Баобаб 485  
 Баобаб пальчатый 485,487\*  
 Баранец 267,276  
 Баранец обыкновенный 266\*,267  
 Барбарис 544  
 Барбарис обыкновенный 543\*,544  
 Барбарисовые 543  
 Барбарисоцветные 536,543  
 Барвинок травянистый 506\*  
 Батат 521\*  
 Батрахоспермум 97\*,98  
 Бациллярныеобразные 113,118  
 Бациллярия 123\*  
 Башмачковые 683  
 Башмачок настоящий 683\*  
 Бегониевые 568  
 Бегониелла 568  
 Бегониецветные 563,567  
 Бегония 568  
 Бегония лазающая 568\*  
 Безвременник 666  
 Безвременник яркий 666\*  
 Безвременниковые 665  
 Безвременникоцветные 664,665  
 Безшовноподобные 120,121  
 Белена чёрная 516,517\*  
 Беллевалия 673  
 Беллевалия сарматская 673\*  
 Белокрыльник болотный 374\*  
 Белоус торчащий 703\*,704  
 Бенинказа 567  
 Беннетитовидные 46  
 Беннетитовые 27,457,458  
 Беннетитоподобные 446,456,463,464  
 Бергерантус стрелконосный 339\*  
 Берёза 315,316  
 Берёза повислая 316\*  
 Берёзовые 315  
 Берёзоцветные 311,314  
 Бересклет европейский 628\*  
 Бересклетовые 628  
 Бересклетоцветные 627,628  
 Бешеный огурец обыкновенный 564\*,565  
 Биддульфиоподобные 119  
 Биддульфия 120\*  
 Бильбергия поникшая 688\*,689  
 Блефаростома 228\*  
 Блехновые 433

Бобовые 608,612,614,617  
 Бобоцветные 596,608  
 Бобы 614  
 Бовения 456  
 Бовения мелкопильчатая 453\*,456  
 Болиголов пятнистый 644\*  
 Болотный кипарис 296\*  
 Бомбаксовые 483,485  
 Борассовые 360,362  
 Ботридиеподобные 126,130,132  
 Ботридиопсис эрийский 128\*  
 Ботридиум зернистый 130\*  
 Ботриоптерис 404\*  
 Боярышник 592  
 Боярышник пятистолбиковый 592\*  
 Боярышник согнутостолбиковый 592\*  
 Бразения 652  
 Бразения пурпурная 652\*  
 Бриевидные 77,222,230  
 Бриевые 242  
 Бриеподобные 242  
 Бриеродные 230,234  
 Бриопсис 187,188\*  
 Бриофиты 27  
 Бровник одноclubневой 684\*,685  
 Бромелиевые 688  
 Бромелиецветные 687  
 Бросимус напитоковый 323\*,324  
 Брусника обыкновенная 495\*  
 Брюква 557  
 Бук 318  
 Бук восточный 318,319\*  
 Букоцветные 311,314,317,328  
 Буксабаумиеподобные 240  
 Буксабаумия безлистная 240,241\*  
 Бурачник 529  
 Бурачник лекарственный 528\*,529  
 Бурачниковые 526  
 Бурачничкоцветные 500,526  
 Бурачок пушистый 556\*,557  
 Бурачок чашечный 555,556\*  
 Бурые водоросли 133,134,135,143,144  
 Бурые растения 42,57,103  
 Бьювия 450,451\*  
 Вайда красильная 558  
 Вакциниевые 494  
 Валериана 646  
 Валериана бонпландская 646\*  
 Валериана жёсткая 646\*  
 Валериана лекарственная 646,647\*  
 Валериана обнажённая 646\*  
 Валериановые 646  
 Валония 185  
 Валония вздутая 184\*,185  
 Вандовые 686  
 Ваниль плосколистная 685\*,686  
 Василёк 573  
 Василёк синий 573,574\*  
 Василистник 540  
 Василистник малый 549\*  
 Вельвичиеподобные 446,462,463  
 Вельвичия удивительная 462\*  
 Вербейник 353  
 Вербейник монетный 353\*,354  
 Вербеновые 530  
 Вересковые 492  
 Верескоцветные 478,492  
 Вероника 524  
 Вероника восточная 524,525\*  
 Вероника плющелистная 524,525\*  
 Вертляницевые 496  
 Веснянка обыкновенная 554\*,555  
 Ветреница 541  
 Ветреница нежная 541\*  
 Ветреницевые 540  
 Взморник 662  
 Взморник морской 662,663\*  
 Взморниковые 659,662  
 Вика мышиная 616\*  
 Вика посевная 615  
 Вильямсониевые 457  
 Вильямсониелла 458  
 Вильямсониелла корончатая 458\*  
 Вильямсония 457\*  
 Виноград 634  
 Виноград американский 634\*,635  
 Виноград винный 634\*  
 Виноград лесной 634\*,635  
 Виноградные 632,634  
 Винтероцветные 465,470  
 Виттариевые 416,417  
 Виттария 417  
 Виттария мечевидная 417\*  
 Вишня 593  
 Вишня кустарниковая 593,595\*  
 Вишня обыкновенная 593  
 Водный гиацинт обыкновенный 689\*  
 Водокрас лягушачий 658\*  
 Водокрасовые 658  
 Водокрасоцветные 656,658  
 Водосбор 539  
 Водосбор кавказский 539\*  
 Волжанка 588  
 Волжанка обыкновенная 587\*,588  
 Вольвокс золотистый 196\*  
 Вольвоксовидные 177  
 Вольгциевые 284,285  
 Вольгциеподобные 303  
 Вольгция 285\*  
 Вольфиелла языковидная 377\*,379  
 Вольфия бескорневая 377\*,379  
 Вольциеподобные 283,284  
 Воронец колосовидный 537,538\*  
 Вороний глаз обыкновенный 666,667\*  
 Ворсянковые 646,647  
 Ворсянкоцветные 628,645  
 Восковник 526  
 Восковник малый 526,527\*  
 Восковой плющ 509\*,510  
 Вошериеподобные 126,131,132

Вошерия наземная 131\*  
 Вторичнопокровные 12  
 Вьюнковоцветные 500,519  
 Вьюнковые 520  
 Вьюнок 520  
 Вьюнок полевой 520\*  
 Гаворция 678  
 Гаворция пучковатая 678\*,679  
 Гамамелис вирджинский 584,585\*  
 Гамамелисовидные 56  
 Гамамелисовые 583,584  
 Гамамелисоцветные 583  
 Гагломитриевоподобные 227  
 Гагломитриевоподобные 226,227  
 Гагломитриум 227\*  
 Гармала обыкновенная 625\*  
 Гарриевые 309  
 Гарриецветные 304,309,310  
 Гаррия 309  
 Гаррия эллиптическая 309\*  
 Гастерия 678  
 Гастерия пёстрая 678\*  
 Гвоздика 347  
 Гвоздика пышная 347\*  
 Гвоздикородные 311,328  
 Гвоздикоцветные 328,333  
 Гвоздичные 333,343,344  
 Гевея 498  
 Гевея бразильская 497\*,498  
 Гедея 254\*  
 Гелиетта мелколистная 623\*  
 Гельминтоглея ветвистая 127\*  
 Гераниевые 602  
 Гераниеродственные 583,596  
 Гераниецветные 596,602  
 Герань 604  
 Герань клубневая 604\*,605  
 Гетероглееподобные 126,127,132  
 Гетеронемоподобные 170  
 Гетеропедия многоцветная 130\*  
 Гиацинтовые 672  
 Гиббердиоподобные 105,108,112  
 Гиббердия большая 108\*  
 Гибиск 489  
 Гибиск китайский 489,490\*  
 Гидрастис канадский 537,538\*  
 Гидрастисовые 537  
 Гидродикцион сетчатый 193\*  
 Гидрурус вонючий 108,109\*  
 Гидрурусоподобные 105,108,112  
 Гиениевидные 381  
 Гиениевые 383  
 Гиениеподобные 381,383  
 Гиения 260,383\*,395  
 Гименофилловые 424  
 Гименофиллоподобные 424  
 Гименофиллум 425\*,426  
 Гименофитум 223\*  
 Гимнодиниоподобные 163,164  
 Гимнодиниум 162\*,164  
 Гинандропсис пятилистный 552\*,553  
 Гинкго двулопастный 442\*  
 Гинкговидные 46,279,464,398,440  
 Гинкговые 19  
 Гинкгоподобные 440,441  
 Гипекоум 549  
 Гипекоум белеющий 549,550\*  
 Гипекоумные 547,549  
 Гипновые 243  
 Гипноподобные 242,243  
 Гиполеписовые 428  
 Гледичия 612  
 Гледичия трёхколючковая 611\*,612  
 Глейхениевые 421,422  
 Глейхениеподобные 420,421  
 Глейхения дихотомическая 421\*,422  
 Глейхения 422  
 Глеокапса 84\*  
 Глеохлорис планктонный 128\*  
 Глиптолепис 285\*  
 Глоссоптерис 445\*  
 Глоссоптерисоподобные 440,445  
 Гнездовка обыкновенная 684\*  
 Гнетовидные 47  
 Гнетовые 27  
 Гнетоподобные 446,460,463  
 Гнетум 460  
 Гнетум гнемоноидный 460\*  
 Голенкиния 192\*  
 Головчатотисовые 301,302  
 Головчатотис костянковый 301\*,302  
 Гомфрена 334\*  
 Гонатозигон 206\*  
 Гонатозигоподобные 205,206  
 Гониаулакс 162\*,163  
 Гониаулаксоподобные 163  
 Гониолимон Бессера 349\*  
 Гониомонас 148\*,149  
 Гониотрихиум 94\*  
 Гониотрихоподобные 94  
 Гониум 196  
 Гониум пекторальный 195\*,196  
 Горец 330  
 Горец земноводный 330,331\*  
 Горец змеиный 330,331\*  
 Горец лопатолистный 330,331\*  
 Горец мушмулолистный 330,331\*  
 Горечавка 511  
 Горечавка крестовидная 511\*  
 Горечавка угловатая 511\*  
 Горечавковые 503,510  
 Горечавкоцветные 500,503  
 Горицвет 541  
 Горицвет весенний 541\*  
 Горицвет кукушкин 346,347\*  
 Гормогониевидные 84,85  
 Горнеофитовидные 247,249  
 Горнеофитон 48,56,250  
 Горнеофитон Линье 48,249,250\*  
 Горнеофитоподобные 56



Горох посевной 617,618\*  
 Горчица белая 555,556\*,557  
 Горчица сарептская 557  
 Горянка 545  
 Горянка колхидская 545\*  
 Госслингя 260,262\*  
 Граб кавказский 316\*,317  
 Гравилат речной 590,591\*  
 Грейпфрут 624  
 Гречиха 330  
 Гречиха обыкновенная 330,331\*  
 Гречихоцветные 328  
 Гречишные 329,330  
 Гроздовник 258,259  
 Гроздовник парадоксальный 258\*,259  
 Гроздовник полулунный 258\*,259  
 Груша кавказская 593,594\*  
 Груша обыкновенная 593  
 Грушанковые 53,495  
 Грыжник гладкий 344\*,345  
 Гудениецветные 569,571  
 Гулявник Лёзилиев 555,556\*  
 Гулявник м558  
 Гусиный лук 669  
 Гусиный лук жёлтый 670\*  
 Гусиный лук луковиценосный 670\*  
 Гусиный лук маленький 670\*  
 Гусиный лук переменчивый 670\*  
 Даваллиевые 434  
 Дазикладоподобные 180,185  
 Дазикладус булавовидный 186\*  
 Даисва 667  
 Даисва многолистная 667\*  
 Дактилена мелкоцветковая 552\*,553  
 Даная ветвистая 677\*  
 Данея 407\*  
 Двухшовноподобные 121,122  
 Девичий виноград пятилистный 634\*,635  
 Дегенериевые 467  
 Дегенерия 636  
 Дегенерия фиджийская 467\*  
 Дендроцерос 247  
 Денкания 445\*,446  
 Деннштедтиевые 428  
 Деннштедтия 428  
 Дербезия незамеченная 188\*  
 Дербянка 434  
 Дербянка колосистая 433\*,434  
 Держи-дерево 632,633\*  
 Дермокарпа 85\*  
 Десмидиеподобные 205,208,209  
 Десмидиум 210\*  
 Джузгун 332  
 Джузгун голова медузы 331\*,332  
 Джут 483  
 Джут длинноплодный 483\*  
 Джут круглоплодный 483\*  
 Диатомовые водоросли 112,113,118,124,143  
 Дивала 345  
 Дивала однолетняя 345\*  
 Дикрановые 241  
 Дикраноподобные 241  
 Дикраноптерис 422  
 Дикраноптерис линейный 421\*,422  
 Дикранум 241  
 Дикранум буроватый 241\*  
 Диксониевые 426,428  
 Диксониеподобные 424,426  
 Диксониеподобные 409,424  
 Диксония 426\*,427  
 Диктиота дихотомическая 139\*  
 Диктиотовидные 134  
 Диктиотоподобные 136,138,144  
 Диктиоха 111\*  
 Диктиоховидные 105,110,112  
 Диктиохоподобные 111  
 Диллениевые 478  
 Диллениеродственные 465,478  
 Диллениецветные 478  
 Дилления индийская 479\*  
 Динобрион 106  
 Динофитовидные 163  
 Динофитообразные 157,158\*,159\*,160,162  
 Диоон 455  
 Диоон колючий 455  
 Диптерис 423\*  
 Диптерисовые 423  
 Дисхидия Раффлеза 507\*  
 Дифазиум 267\*,277  
 Дицентра представительная 549,550\*  
 Донник 619  
 Донник лекарственный 615\*  
 Дорстения 324  
 Дорстения противоядная 324\*  
 Драпарнальдия 197\*,198  
 Древогубец 629  
 Древогубец лазающий 629\*  
 Дрёма белая 347\*  
 Дрепанофикус 260,263\*,264,276  
 Дриада кавказская 591\*,592  
 Дримис Винтера 471\*  
 Дрок 614  
 Дрок отклонённый 613\*,614  
 Дуб 318  
 Дуб сильный 318,319  
 Дубровник 532  
 Дубровник обыкновенный 531\*,532  
 Дуриан цибетиновый 487\*,488  
 Дурман 516  
 Дурман обыкновенный 516,517\*  
 Дурнишник обыкновенный 573,576\*  
 Душистый колосок обыкновенный 700,702\*  
 Душица обыкновенная 534  
 Дымянка лекарственная 550\*,551  
 Дымянковые 547,549  
 Дыня обыкновенная 567  
 Дюналиелла 197  
 Ежа 700  
 Ежевика 590

Ежевика сизая 589\*,590  
 Ежеголовник прямой 371\*,372  
 Ежеголовниковые 372  
 Ель 289  
 Ель восточная 289\*  
 Ель колючая 289\*,290  
 Ель обыкновенная 289\*,290  
 Жасмин 502  
 Жасмин кустарниковый 501\*,502  
 Жасмин лекарственный 502\*  
 Жёлто-зелёные водоросли 125,126,132,143  
 Желтушник щитовидный 555,556\*  
 Женьшень 639,640\*  
 Живокость 539  
 Живокость метельчатая 539,540\*  
 Живучка 532  
 Живучка женевская 531\*,532  
 Живучка ложнохиосская 531\*,532  
 Живучковые 530  
 Житняк 700  
 Жостер 632  
 Жостер слабительный 632,633\*  
 Журавельник 604  
 Журавельник цикутовый 605\*,606  
 Замиевые 454,455  
 Замя 451,456  
 Замя флоридская 456\*  
 Звёздчатка средняя 345\*  
 Звёздчатка стелющаяся 343  
 Зверобоецветные 478,480  
 Зверобой 481,482  
 Зверобой продырявленный 482\*  
 Зверобой пятнистый 482\*  
 Зебрина повислая 693  
 Зелёные водоросли 177  
 Зелёные растения 42,57,166  
 Земляника 590  
 Земляника ананасная 590  
 Земляника лесная 590,591\*  
 Земляной орех 618\*  
 Зигнема 207\*  
 Зигнемовидные 202,205,220  
 Зигномоподобные 205,206,207,208  
 Зигоптерис 404\*,405  
 Зигоптерисовидные 398,403,437  
 Зизания широколистная 699\*,700  
 Зизифус настоящий 633\*,634  
 Злаковые 698  
 Змееголовник 534  
 Змееголовник австрийский 533\*,534  
 Золотистые водоросли 103,105,112,143  
 Золототысячник 512  
 Золототысячник малый 512\*  
 Зонтикоцветные 628,639  
 Зонтичные 639,641  
 Зостерофиллоподобные 55,261  
 Зостерофиллофиты 27  
 Зостерофиллум 260,262\*  
 Зубянка пятилисточковая 554\*,555  
 Иберийка 555  
 Иберийка крымская 554\*,555  
 Ива 304,306,307  
 Ива козья 305\*,307  
 Ива травянистая 306\*,307  
 Ивовидные 56,261,304,310  
 Ивовые 563  
 Ивоцветные 47,304,305,306,308,310  
 Иглица 677  
 Иглица колхидская 677\*  
 Иглица понтийская 677\*  
 Иглицевые 676  
 Иданотекион 440\*,441  
 Идезия многоплодная 560\*  
 Ильм полевой 321\*,322  
 Ильмовые 322  
 Имбирноцветные 687,689  
 Имбирные 691  
 Имбирь аптечный 691\*  
 Инжир 322\*,323  
 Ипомея 521  
 Ирис 680  
 Ирис жёлтый 681\*  
 Ирис крымский 681\*  
 Ирис Маршаллов 681\*  
 Ирисовые 679  
 Ирисоцветные 679  
 Истод 621  
 Истод жёлтый 622\*  
 Истод обыкновенный 621\*  
 Истодовые 620,621  
 Истодоцветные 596,619  
 Иудино дерево 611\*,612  
 Кабомба 651,652  
 Кабомба водная 651\*  
 Кабомбовые 651  
 Кадсура 474  
 Кадсура японская 474\*  
 Казуарина 393,397  
 Казуарина хвощелистная 394\*  
 Казуариновидные 12,56,381,393  
 Казуариноцветные 47  
 Кактусовые 333,340  
 Каламит 388\*  
 Каламитовые 388  
 Каламитоподобные 387,389,397  
 Каламокарпон 49  
 Каламокарпон замечательный 389\*  
 Каламостахис 388\*  
 Каламофитовые 384  
 Каламофитон 383\*,384,395  
 Каламус 364\*  
 Каланхое 597  
 Каланхое трубкоцветное 597,599\*  
 Каланхоевые 597  
 Календула лекарственная 577\*,579  
 Калепина неравномерная 555,556\*  
 Калиммотека 49  
 Калиммотека Хёнингхауза 447\*  
 Калипогеевые 229  
 Калипогея 229\*,230

Калипсо луковичная 686\*  
 Каллистофитон 440\*  
 Каллистофитоподобные 440,441  
 Калловые 373,374  
 Калобриум 227\*  
 Калоказия древняя 375\*,376  
 Камелия 480  
 Камелия японская 480\*  
 Камнеломка 601  
 Камнеломка Динника 600\*,601  
 Камнеломка кимвальная 600\*,601  
 Камнеломка колончатая 600\*,601  
 Камнеломка стебленосная 600\*,601  
 Камнеломковые 596,601  
 Камнеломкоцветные 596  
 Камыш 695  
 Камыш лесной 695,696\*  
 Камыш озёрный 695,696\*  
 Каналошовноподобные 121,122  
 Канатник 489  
 Канатник Теофраста 489,491\*  
 Кандык 669  
 Кандык кавказский 669,670\*  
 Каперцевые 551  
 Каперцевцветные 547,551  
 Каперцы 551  
 Каперцы травянистые 551,552\*  
 Капуста 557  
 Капуста брюссельская 557  
 Капуста кормовая 557  
 Капуста кочанная 557  
 Капуста листовая 557  
 Капуста огородная 557  
 Капуста пекинская 557  
 Капуста цветная 557  
 Капустные 551,553  
 Капуциновые 606  
 Карагана мягкая 616\*  
 Кардаитантоподобные 304  
 Кардария крупковая 555,556\*  
 Кариота жгучая 361\*,363  
 Кариотовые 360,363  
 Кария 313  
 Кария белая 313\*  
 Каркас 322\*  
 Карлюдовика пальчатая 368\*,369  
 Картофель клубненосный 513,514\*  
 Касатик 680  
 Кассия 612  
 Кассия остролистная 611,612\*  
 Катасетум мешковидный 686\*  
 Катран Стевена 555,556\*  
 Каулангиофитон 276  
 Каулангиофитон безлистный 262,263\*  
 Каулерпа 187  
 Каулерпа прорастающая 187\*  
 Каулерпоподобные 180,187  
 Каштан 318  
 Каштан посевной 318\*,320  
 Кедр 291  
 Кедр гималайский 291\*  
 Кейтониеподобные 440,444  
 Кейтония 444\*  
 Кенаф 489,490\*  
 Кенигия 329  
 Кенигия исландская 329\*  
 Кермек обыкновенный 349,350\*  
 Кизил 638  
 Кизил головчатый 638\*  
 Кизил мужской 638\*  
 Кизиловые 638  
 Кизилородственные 583,627  
 Кизилоцветные 310,628,637  
 Кинза 645  
 Кинугаса 667  
 Кинугаса японская 667\*  
 Кипарис 298  
 Кипарис вечнозелёный 298\*,299  
 Кипарисовые 294,297  
 Кипарисоподобные 283,294,303  
 Кислица 602  
 Кислица обыкновенная 602,603\*  
 Кисличные 602  
 Китайская роза 489,490\*  
 Кладоксилонидные 398,399  
 Кладоксилон 398,399  
 Кладоксилон узловатый 399\*  
 Кладофора 185\*  
 Кладофора сборная 185  
 Кладофороподобные 180,184  
 Клебсормидиовидные 202,204,220  
 Клебсормидиум 204\*  
 Клевер 619  
 Клевер гибридный 618\*,619  
 Клевер земляничный 615\*  
 Клевер луговой 618\*,619  
 Клевер ползучий 618\*,619  
 Клеома колючая 552\*,553  
 Клеома четырёхтычинковая 552\*,553  
 Клещевина обыкновенная 498,499\*  
 Клинолист 384\*  
 Клинолистовидные 381,384,388,397  
 Клинолистоподобные 384,385,389  
 Клитандра 507  
 Клоповник пронзеннолистный 553  
 Клоповник сорный 553,554\*  
 Клостериум 208\*,209,210  
 Клузия розовая 481\*  
 Клюква болотная 495\*  
 Ковыль 700  
 Ковыль кавказский 700,701\*  
 Ковыль красивейший 700,701\*  
 Кодиум войлочный 188,189\*  
 Козлец кистевидный 705\*,706  
 Козлятник 614  
 Кокколит пелагический 156\*  
 Кокколитофоридоподобные 155,156  
 Кокколоба 332  
 Кокколоба ягодоносная 332\*  
 Кокколовые 329,332

Кокконеис 121\*  
 Кокосовая пальма 365\*,366  
 Кокосовые 360,366  
 Кола 485  
 Кола заострённая 485,486\*  
 Колеохете 211\*  
 Колеохетовидные 202,211,220  
 Колобатус Кито 343  
 Колоказиевые 373,376  
 Колокольчик 570  
 Колокольчик доломитовый 569\*,570  
 Колокольчик рапунцелевидный 570\*  
 Колокольчиковые 569,636  
 Колокольчицветные 569,581  
 Колоцинт обыкновенный 564\*,565  
 Кольраби 557  
 Колютея восточная 615\*,616  
 Коммелина 692  
 Коммелина обыкновенная 693\*  
 Коммелиновые 692  
 Коммелинородственные 656,687  
 Коммелиноцветные 687,692  
 Компсопогон 95\*  
 Компсопогоновидные 93,94  
 Компсопогоноподобные 95  
 Комптония 312  
 Комптония иноземная 312\*  
 Коноплёвые 322,324  
 Конопля 326  
 Конопля посевная 325\*,326  
 Конские бобы 613\*,614  
 Конфетное дерево 632,633\*  
 Конхоцелис розовый 97  
 Коньюгатовидные 177  
 Копеечник Биберштейна 615\*  
 Коптидовые 537  
 Коптис 537  
 Коптис трёхлистный 537,538\*  
 Кораллина 99\*  
 Кордаитантоподобные 46,55,261,277,279,310,439  
 Кордаитантус гладкий 279\*,279  
 Кордаитовые 19  
 Кориандр посевной 644\*,645  
 Корифовые 360  
 Коровяк 523  
 Коровяк скипетровидный 523\*  
 Корпосма 504\*  
 Космариум 210\*,211  
 Костёр 700  
 Кострец 700  
 Костяника 589\*,590  
 Косцинодископодобные 119  
 Косцинодискус 119\*  
 Котиледоновые 597  
 Кофе аравийское 504\*  
 Крапива 327  
 Крапива двудомная 327\*  
 Крапивные 322,326,327  
 Крапивоцветные 311,321,328  
 Красавка кавказская 516\*  
 Красные водоросли 89,90,91,92,93,101,102,173  
 Красные растения 42,57,89  
 Крепкоплодник сирийский 556\*,557  
 Крестоцветные 551,553  
 Кривоцвет восточный 527\*,529  
 Криптомерия японская 296\*,297  
 Криptomonас 146\*,148\*,149  
 Криптонемиеподобные 97,98,101,102  
 Криптообразные 145,148,149,150,173  
 Кристенсенция 407\*  
 Крупка 558  
 Крушина ломкая 632,633\*  
 Крушиновые 632  
 Крушиноцветные 627,632  
 Ксантобрихис Васильченко 615\*,616  
 Ксантообразные 124,125  
 Ксантосома стреловидная 376\*  
 Кубышка 652  
 Кубышка жёлтая 652\*  
 Кувшинка чистобелая 652\*  
 Кувшинковые 651,652  
 Кувшинкородные 465,651,655  
 Кувшинкоцветные 651  
 Куколь обыкновенный 346\*  
 Куксония 252\*  
 Кукуруза обыкновенная 706,707\*  
 Кукушкин лён 237,238\*,240\*  
 Куннингамия ланцетовидная 296\*,297  
 Купена 676  
 Купена многоцветковая 676,677\*  
 Курай 337  
 Кутлериеподобные 136,137,144  
 Кутлерия 137\*,138  
 Кутровые 503,505,507  
 Лавр благородный 477\*  
 Лавровишня 596  
 Лавровишня лекарственная 595\*,596  
 Лавровые 475,476  
 Лавроцветные 465,474  
 Лагенария 565  
 Лагенария обыкновенная 565,566\*  
 Ладьян трёхнадрезанный 687\*  
 Лазиевые 373,375  
 Лайм 624  
 Лакторис фернандесовский 475\*  
 Лакторисовые 475  
 Ламинариеподобные 136,140,144  
 Ламинария 140\*  
 Ландыш 676  
 Ландыш закавказский 676,677\*  
 Ландышевые 675  
 Лапортея гигантская 327  
 Лапортея сильножгучая 327  
 Лапчатка 590,626  
 Лапчатка прямостоячая 590,591\*  
 Ластовень сирийский 509\*,510  
 Ластовневые 503,507,508  
 Латук 579  
 Латук компасный 578\*,579

Лебахиевые 284  
 Лебахиеподобные 303  
 Лебахия 284  
 Лебахия сосновидная 284\*  
 Лебеда 335  
 Левкой двурогий 558  
 Лежениа 228\*  
 Лейоколея 228\*  
 Лейфаймос безлистный 512\*  
 Леманея 96\*,97  
 Лён 604  
 Лён австрийский 604  
 Лён крымский 603\*,604  
 Лён обыкновенный 603\*,604  
 Лён узколистный 604  
 Ленец 630  
 Ленец простёртый 630\*  
 Леопольдия тонкоцветковая 673\*  
 Лепидодендрон 270,271\*  
 Лепидодендроновые 270  
 Лепидодендроподобные 267,270  
 Лепидозамия 455  
 Лепидозамия Хоупа 455  
 Лепидозия 228\*  
 Лепидокариевые 360,364  
 Лепидокарпон 49,272\*  
 Лептостробоподобные 440,444  
 Лехтенбергия 343,344\*  
 Лещина обыкновенная 316\*,317  
 Лещиновые 315,317  
 Лжелиственница 290  
 Лжелиственница Кемпфера 290\*  
 Лжепузырник пальчатый 556\*,557  
 Лжетсуга 294  
 Лжетсуга Мензиеса 293\*,294  
 Лигиноптерисовидные 46  
 Лигиноптерисоподобные 446  
 Лигодиевые 414  
 Лигодиум 414  
 Лигодиум вьющийся 414\*  
 Лигодиум пальмовидный 414\*,415  
 Лиголиевые 412  
 Ликоподиофиты 27  
 Лилейные 668  
 Лириеродственные 656,664  
 Лилиецветные 664,668  
 Лилия 668  
 Лилия однобратственная 668,669\*  
 Лимодорум недоразвитый 684\*  
 Лимон 624  
 Лимонник 474  
 Лимонник китайский 473\*,474  
 Лимонниковые 473,474  
 Лингбия 81\*  
 Лионофитон 250,251\*  
 Липа 483  
 Липа кавказская 484\*  
 Липовые 483  
 Липучка ежевидная 528\*,530  
 Лиственница 281,289,290  
 Лиственница сибирская 290\*  
 Листовник обыкновенный 428,429\*  
 Литопс 339\*  
 Лобелия 571  
 Лобелия пурпуровая 570\*,571  
 Ломонос 541  
 Ломонос цельнолистный 541\*  
 Лопух 573  
 Лопух репейниковый 573,574\*  
 Лотос 4,654  
 Лотос орехоносный 4,654\*  
 Лотосовые 4,654  
 Лотосоцветные 651,654  
 Лук 671  
 Лук медвежий 671\*  
 Лук посевной 671,672\*  
 Лук репчатый 671,672\*  
 Лук странный 672\*  
 Лук-батун 672  
 Луковые 671  
 Лук-порей 672  
 Лунник однолетний 558  
 Львиный зев большой 524  
 Льновые 602,604  
 Льянка 524  
 Льянка обыкновенная 524\*  
 Лютик 542  
 Лютик южный 542\*  
 Лютиковые 536,537,540,542  
 Лютикородные 465,536,582  
 Лютикородственные 536  
 Лютикоцветные 536  
 Люфа цилиндрическая 566\*,567  
 Люцерна 615,619  
 Люцерна гибридная 619  
 Люцерна голубая 619  
 Люцерна маленькая 615\*  
 Люцерна посевная 615\*,619  
 Люцерна решётчатая 615\*  
 Люцерна серповидная 615\*,619  
 Люцерна хмелевидная 615\*  
 Лядвенец рогатый 618\*,619  
 Магнолиевидные 55,398,465,  
 Магнолиевые 467,468  
 Магнолиеродные 465,535  
 Магнолиеродственные 465  
 Магнолиецветные 465,467  
 Магнолииды 48  
 Магнолиофиты 27  
 Магнолия 469  
 Магнолия крупноцветковая 468\*,469  
 Магония 544  
 Магония падуболистная 544\*  
 Майник 675  
 Майник двулистный 676\*  
 Мак 547  
 Маковые 547  
 Макородственные 536,547  
 Макоцветные 547  
 Макрозамия 455

Макрозамия спиральная 455  
 Макроцистис 141\*  
 Мак-самосейка 548\*,549  
 Малина обыкновенная 588,589\*  
 Малломонас 110\*  
 Мальва 492  
 Мальва незамеченная 491\*,492  
 Мальвовые 483,488  
 Мальвоцветные 478,482  
 Мальпигиевые 620  
 Мальпигия голая 620,621\*  
 Маммиллярия 342  
 Манго 626,627\*  
 Мангустан 481\*  
 Мандарин 624  
 Манжетка 590  
 Манжетка сетчатожилковая 590,591\*  
 Маниок съедобный 499\*  
 Мараттиевидные 398,405,439  
 Мараттиевые 406,407  
 Мараттия 407\*  
 Маревые 333,334,335,348  
 Марена красильная 505\*  
 Мареновые 503,504,505  
 Марсилиеподобные 409,418  
 Марсилия 418,419  
 Марсилия четырёхлистная 419\*  
 Маршанциеподобные 223,224  
 Маршанциеродные 223  
 Маршанция многообразная 224,225\*  
 Марь 335  
 Марь городская 335,336\*  
 Маслина европейская 502\*  
 Маслинные 501  
 Маслиноцветные 500,501  
 Матониеподобные 420,423  
 Матония 423  
 Матония гребенчатая 422\*,423  
 Мать-и-мачеха обыкновенная 575,576\*  
 Мегакарпея многотычинковая 554\*,555  
 Медуллоза 49,448\*,449  
 Мезостигма 203\*  
 Мезостигмовидные 202,220  
 Мезотениеподобные 205  
 Мексикансий огурец 567  
 Мелантиецветные 664  
 Мелисса лекарственная 534  
 Мелокактус обыкновенный 343\*  
 Мерендера трёхстолбиковая 665,666\*  
 Метасеквойя глиптостробусовая 295\*  
 Метцгериевые 227  
 Метцгериеподобные 226  
 Метцгерия 226\*,227  
 Миадесмия 49,270\*  
 Микроцикас 455  
 Микроцикас красивокронный 453\*,455  
 Микроцистис 84\*  
 Миксохлорис сфагновый 127\*  
 Миксохризис 107\*  
 Мимоза 610  
 Мимоза стыдливая 609\*,610  
 Мимозовые 608,610  
 Миндаль 596  
 Миндаль низкий 595\*,596  
 Миндаль обыкновенный 596  
 Мирика болотная 311\*,312  
 Мириковидные 261,311,354  
 Мириковые 311  
 Мирикородные 311  
 Мирикоцветные 311  
 Мисхококкоподобные 126,128,132  
 Многокоренник обыкновенный 377\*,379  
 Многоножка 424  
 Многоножка обыкновенная 424\*  
 Многоножковидные 398,408  
 Многоножкоподобные 420,423  
 Многоножкородные 420  
 Многоплодниковые 16  
 Многорядник 431  
 Многорядник копьелистный 431\*  
 Можжевельник 299  
 Можжевельник казацкий 299\*  
 Можжевельник обыкновенный 281  
 Можжевельник продолговатый 299\*  
 Мокричные 344,345  
 Молиния голубая 703\*,706  
 Молодило кавказское 597,598\*  
 Молодиловые 597  
 Молочаецветные 478,496  
 Молочай 497,499  
 Молочай блестящий 500\*  
 Молочай лофогона 500\*  
 Молочай пухлый 500\*  
 Молочайные 497  
 Момордика 567  
 Монимиевые 475  
 Монохория Корсакова 689\*  
 Монстера деликатесная 373\*,374  
 Монстеровые 373,374  
 Мордовник обыкновенный 573,576\*  
 Мория 415  
 Морковь дикая 645\*  
 Морковь посевная 644,645\*  
 Морозник 537  
 Морозник кавказский 537,539\*  
 Морозниковые 537  
 Мохообразные  
 19,27,56,77,221,222,243,244,245,246  
 Мужоция 207\*,208\*  
 Мутисия 573,576\*  
 Мушмула 593  
 Мушмула германская 593,594\*  
 Мшанка лежачая 346\*  
 Мыльнянка аптечная 347  
 Мюленбекия 332  
 Мюленбекия плосковеточная 332\*  
 Мята перечная 534  
 Мятлик 700,704  
 Мятлик луговой 702\*,704  
 Мятликовые 698,700

Мятликоцветные 687,695,697  
 Навикула 122\*  
 Надбородник безлистный 684\*  
 Наперстянка 524  
 Наперстянка пурпурная 524\*  
 Нарцисс крупный 673\*,674  
 Нарцисс узколистный 673\*,674  
 Настурциевые 602,606  
 Настурция большая 606,607\*  
 Натгорстиана 273,274\*,277  
 Наяда 663  
 Наяда малая 663\*  
 Наядовые 659,662  
 Наядоцветные 656,659  
 Невроптерис 449\*,450  
 Недотрога бальзаминовая 607\*,608  
 Недотрога обыкновенная 607\*,608  
 Незабудка 529  
 Незабудка полевая 528\*,529  
 Немалион 97\*,98  
 Немалионоподобные 97,102  
 Неоттиевые 684  
 Нереоцистис 141  
 Нереоцистис Лютке 141\*  
 Неслия метельчатая 556\*,557  
 Нетриум 205\*  
 Неувидия Инны 682\*,683  
 Неуролома 233  
 Нефролепис возвышенный 433\*,434  
 Никандра 513  
 Никандра физалисовидная 513\*  
 Никтагиновые 348  
 Нимфеиды 48  
 Нимфейные 663  
 Нипа кустистая 362\*Б363  
 Ниповые 360,363  
 Нителла 217\*,218\*  
 Нителловые 218  
 Нитцшия 122,123\*  
 Ноголистник 544  
 Ноголистник щитовидный 544\*,545  
 Ногоплодник 300  
 Ноктилюциевидные 163,165  
 Ноктилюциеподобные 165  
 Норичниковые 523  
 Норичникоцветные 500,523  
 Носток 86  
 Носток обыкновенный 86\*  
 Носток сливовидный 86\*  
 Ностокоподобные 85,86  
 Нототилас 249  
 Нототилас округлый 249\*  
 Нототилловые 249  
 Ночецветка вооружённая 162\*,165  
 Нут обыкновенный 617,618\*  
 Обвойник греческий 508\*,509  
 Обвойниковые 508  
 Овёс 700,704  
 Овёс посевной 701\*,704  
 Овсяница 700  
 Огурец 567  
 Огурец ангурия 566\*,567  
 Огурец посевной 567  
 Однопокровные 12,16  
 Одноцветка обыкновенная 495,496\*  
 Одношовноподобные 120,121  
 Одонтоптерис 449\*,450  
 Одуванчик 579  
 Одуванчик подкумский 578\*,579  
 Ожика 695  
 Ожика волосистая 694\*,695  
 Ожика колосистая 694\*,695  
 Окситенантера абиссинская 698,699\*  
 Олеандр обыкновенный 506\*  
 Ольха 315  
 Ольха клейкая 315\*  
 Омёла белая 631\*  
 Омёловые 629,630  
 Онкоба колючая 560\*  
 Оноклеевые 431  
 Оноклея 433  
 Оноклея чувствительная 432\*,433  
 Оносма 529  
 Оносма кавказская 527\*,529  
 Опунциевые 341  
 Опунция 341,342\*  
 Орех 313  
 Орех грецкий 313\*  
 Ореховые 312  
 Орехоцветные 311,312,328  
 Орляк обыкновенный 427\*,428  
 Ортилия маленькая 495,496\*  
 Орхидные 53  
 Осмунда 411  
 Осмунда величаявая 410\*,411  
 Осмундаструм Клейтона 410\*,411  
 Осмундоподобные 409,439  
 Осока 697  
 Осока вздутая 696\*,697  
 Осока пузырчатая 696\*,697  
 Осоковые 695  
 Осокородственные 656,695  
 Осокоцветные 687,695  
 Осот 581  
 Осот огородный 580\*,581  
 Острица простёртая 528\*,530  
 Осцилляториеподобные 85,87  
 Осциллятория 85,86\*  
 Офрис 685  
 Офрис оводоносный 684\*,685  
 Охландра 700  
 Охрома пирамидальная 485,487\*  
 Охромонадоподобные 105,106,112  
 Охромонас 106\*  
 Очитковые 597  
 Очиток 597  
 Очиток едкий 597,598\*  
 Очный цвет 351\*,352  
 Павлова 152,153\*  
 Павлововидные 152



Павловоподобные 152,154  
 Падина павлинья 139,140\*  
 Палеостахия 388\*  
 Пальмариеподобные 97,99  
 Пальмария 100\*  
 Пальмовые 379,360  
 Пальмородные 355,359  
 Пальмоцветные 359  
 Пальчатокоренник 685  
 Пальчатокоренник желтоватый 684\*,685  
 Пандановые 370  
 Панданоцветные 367,370  
 Панданус 370  
 Панданус вильчатый 369\*,370  
 Пандорина 196  
 Пандорина морум 195\*,196  
 Панкрациум иллирийский 673\*,674  
 Папирус 696\*  
 Папоротникообразные 19,27,77,398,,439  
 Паразитакус 300  
 Паразитакус опалённый 300\*  
 Париана 700  
 Парнолистник обыкновенный 624\*  
 Парнолистниковые 622,624  
 Пародия 343,344\*  
 Паронихия головчатая 344\*  
 Парротия персидская 584\*  
 Паслён 513  
 Паслён рогатый 514\*,515  
 Паслён чёрный 513,514\*  
 Паслёновые 513  
 Паслёноцветные 500,512  
 Пастернак посевной 645  
 Пастушья сумка обыкновенная 556\*,557,558  
 Пахитеста 449,450\*  
 Педиаструм 192\*,193  
 Пеларгония 606  
 Пеларгония опоясанная 605\*,606  
 Пеларгония розовая 605\*,606  
 Пеллиевые 226  
 Пеллия эпифильная 226\*  
 Пельтаспермоподобные 440,441,442  
 Пеннатовидные 118,120  
 Пеперомия 355,356  
 Пеперомия туполистная 356\*  
 Перанема 170\*  
 Первичнопокровные 12  
 Первоцвет 352  
 Первоцвет приятный 352\*  
 Первоцветные 328,351  
 Перескиевые 341  
 Переския 341\*  
 Переступень 563  
 Переступень белый 563,564\*  
 Перец 355,356  
 Перец бетель 357  
 Перец однолетний 515\*  
 Перец чёрный 356\*  
 Перечновидные 56,261,355,378  
 Перечнородные 355  
 Перечноцветные 47,355,379  
 Перечные 355  
 Перидиниеподобные 163,164  
 Перидиниум 162\*,164  
 Персея американская 477\*,478  
 Пертика 382\*  
 Песчанка моховидная 343  
 Петаломонас Штейна 170\*  
 Петров крест чешуйчатый 525\*,526  
 Петросавия звёздчатая 664\*  
 Петрушка курчавая 645  
 Печёночниковидные 77,222,225  
 Пилиния морская 198\*  
 Пилюлярия 418,420  
 Пилюлярия шариконосная 420\*  
 Пиннулярия 114\*,122\*  
 Пинофиты 27  
 Пион 545  
 Пион кавказский 546\*  
 Пион тонколистный 546\*  
 Пионоцветные 536,545  
 Пирамимонас 178\*,179  
 Пирамимоноподобные 179  
 Пистиевые 373,377  
 Пистия телорезовидная 377\*  
 Питкерниевые 688  
 Пихта 289  
 Пихта белая 289  
 Пихта Нордманна 288\*,289  
 Платан 583  
 Платан восточный 584\*  
 Платановые 583  
 Платикария шипиконосная 313\*,314  
 Платистемон калифорнийский 547,548\*  
 Платома 98\*,99  
 Плаун 265  
 Плаун булавовидный 265\*,266,267  
 Плаун годичный 266\*  
 Плауновидные 261,275,276  
 Плауновые 264  
 Плаунообразные  
 19,23,27,46,77,260,261,379,380  
 Плауноподобные 261,264  
 Плевел многолетний 700,701\*  
 Плевромейя 273\*,277  
 Плоскоцветочник 298  
 Плоскоцветочник восточный 297\*,298  
 Плюмбаговые 349  
 Плюмбагоцветные 328,349  
 Плющ 639  
 Плющ кавказский 639,640\*  
 Повилика 522  
 Повилика европейская 522\*  
 Повилика льняная 522  
 Повиликовые 520,522  
 Повой 521  
 Повой заборный 521\*  
 Погремок 524  
 Погремок шиловидный 525\*,526  
 Подлесник 642

Подлесник европейский 642,643\*  
 Подлесниковые 641  
 Подозамитоподобные 283,285,303  
 Подокарп 300  
 Подокарп крупнолистный 300\*  
 Подокарповые 300  
 Подокарпоподобные 282,283,300,303  
 Подснежник 674  
 Подснежник кавказский 673\*,674  
 Подсолнечник клубненосный 575,577\*  
 Подсолнечник однолетний 575,577\*  
 Подъельник обыкновенный 496\*  
 Полевичковые 698,706  
 Полёвка пронзённолистная 555,556\*  
 Полиподиевые 423,424  
 Полиподиофиты 27  
 Полиподиум 424  
 Полисифония 100,101\*  
 Политрихоподобные 240  
 Полиэдер 193\*  
 Полушник 273,277  
 Полушник озёрный 274\*  
 Полушниковидные 261,267  
 Полушниковые 273  
 Полушниковоподобные 267,273,277  
 Полянизия пахучая 552\*,553  
 Помело 624  
 Помпельмус 624  
 Понтедериевые 689  
 Понтедериецветные 687,689  
 Порфира 96\*  
 Порфиридиеподобные 94  
 Порфиридиум 94\*  
 Потосовые 373,374  
 Празиновидные 177,201  
 Празиола 190\*  
 Празиолоподобные 189,190  
 Прибрежница обыкновенная 705\*,706  
 Примнезиевидные 152,153,156  
 Примнезиеобразные 124, 150,151  
 Примнезиум 154\*  
 Приноготковые 344  
 Просвирник 491\*,492  
 Просо посевное 706,707\*  
 Просовые 698,706  
 Простейшие 105  
 Протеецветные 627,635  
 Протейные 636,637  
 Протококковидные 177  
 Протолепидодендрон 263\*,264,276  
 Протолепидодендроподобные 261,262  
 Протоптеридиевидные 398,400,401,437  
 Протоптеридиеподобные 400  
 Протоптеридиум 400\*  
 Псарониус 405\*  
 Псевдоспорохнус 398,399\*  
 Псефеллюс 573  
 Псефеллюс Анны 573,574\*  
 Псилот 254,255  
 Псилот голый 255\*  
 Псилотовидные 48,252,254  
 Псилотофиты 27  
 Псилофит 382  
 Псилофит первичный 382\*  
 Псилофитон 260  
 Псилофитообразные 260  
 Птерис 416  
 Птерис критский 416\*,417  
 Птерисовые 416  
 Птерисоподобные 409,415  
 Птеросперма 179\*  
 Птеростегия 329\*  
 Птилиум 243  
 Птилиум страусово перо 243\*  
 Птицемлечник 672  
 Птицемлечник дуговидный 672,673\*  
 Пуансетия красивейшая 499,500\*  
 Пузыреплодник 586  
 Пузыреплодник калинолистный 586,587\*  
 Пузырник ломкий 431\*  
 Пузырница восточная 516,517\*  
 Пуя Бертера 687\*,688  
 Пустырник пятилопастный 534  
 Пушица 695  
 Пушица Шейхцера 696\*  
 Пушкиния пролесковая 673\*  
 Пшеница 700,704  
 Пшеница мягкая 701\*,704  
 Пшеница однозернянка 701\*,704  
 Пшеница полба 701\*,704  
 Пшеница твёрдая 701\*,704  
 Пыльцеголовник 684  
 Пыльцеголовник красный 684\*  
 Пырей 700  
 Равенала мадагаскарская 690\*  
 Радула 229\*  
 Радуловые 229  
 Ракитник 614  
 Ракитничек 614  
 Ракоптерис 402\*,403  
 Рами 327\*,328  
 Ранункулиды 48  
 Рапс 557  
 Рдест плавающий 661\*  
 Рдестовые 659,661  
 Ревень 329  
 Ревень аптечный 329\*  
 Регнеллидиум 418,420  
 Регнеллидиум двулистный 428\*  
 Редис 558  
 Редька дикая 555,556\*  
 Редька огородная 557  
 Резеда 559  
 Резеда жёлтая 558\*,559  
 Резедовые 551,558  
 Релимия 403\*  
 Репейничек обыкновенный 590,591\*  
 Репник морщинистый 555,556\*  
 Ривулярия 87\*  
 Ризохлоридоподобные 126,127,132

Ризохлорис глазковый 127\*  
 Риниевидные 252,254  
 Риниевые 27  
 Риниеобразные 48,56,77,245,252,260,382  
 Риниофиты 27,49  
 Риния 48,252,253,255  
 Риния большая 253\*  
 Риния Гвин-Вогана 253\*,254  
 Ринорея 561  
 Ринорея крупноплодная 561\*  
 Рипсалис 343\*  
 Рис посевной 699\*,700  
 Рисовые 698,700  
 Риччиподобные 223,224  
 Риччия сизая 224\*  
 Рогач песчаный 336\*,337  
 Рогоз малый 371\*,372  
 Рогоз узколистный 371\*,372  
 Рогоз широколистный 371\*,372  
 Рогозовые 372  
 Рогозоцветные 367,371  
 Роголистник 563  
 Роголистник погружённый 653\*  
 Роголистникоцветные 651,653  
 Роделловидные 93,94  
 Родобриум розетковидный 243\*  
 Рододендрон 493  
 Рододендрон жёлтый 494\*  
 Рододендрон кавказский 494\*  
 Рододендроновые 493  
 Родомонас 148\*,149  
 Родохете 94,95\*  
 Родохетоподобные 94  
 Рожь 700,704  
 Рожь Куприянова 701\*,704  
 Рожь обыкновенная 701\*,704  
 Розиды 48  
 Розовые 584,586  
 Розородные 583,650  
 Розородственные 583  
 Розоцветные 583,584  
 Ромашка аптечная 573,574\*  
 Рубус 588  
 Руппиевые 659,661  
 Руппия морская 662\*  
 Рута душистая 622\*  
 Рутовые 622  
 Рутоцветные 596,622  
 Рыжик 558  
 Рыжик мелкоплодный 555,556\*  
 Рябина 593  
 Рябина глоговина 593,594\*  
 Рябина обыкновенная 593,594\*  
 Рябчик 668  
 Рябчик жёлтый 668,669\*  
 Рябчик кавказский 668,669\*  
 Рябчик малый 668,669\*  
 Ряска горбатая 377\*,379  
 Ряска малая 377\*,379  
 Ряска тройчатая 377\*,379  
 Рясковые 377  
 Савруровые 355,357  
 Саврурус 357\*  
 Саговая пальма 363\*Б364  
 Саговник 454  
 Саговниковидные 279,398,446,450  
 Саговниковидные 46,464  
 Саговниковые 27,454  
 Саговникоподобные 446,450,454,453\*  
 Салазария 532  
 Салат посевной 580\*,581  
 Сальвиниевые 385  
 Сальвиниеподобные 384,385,387,397  
 Сальвиниеродные 49  
 Сальвиния плавающая 385,386\*  
 Сальпиглоссис 519  
 Сальпиглоссис выемчатый 518\*,519  
 Сандаловые 629  
 Сандалоцветные 627,629  
 Сандалум 630  
 Сандалум фернандезийский 630\*  
 Сараранга 370  
 Сараранга глубоковыемчатая 369\*,371  
 Саргассум 143\*  
 Сарзан 557  
 Саркобатус червелистный 337\*  
 Сарсазан шишковатый 336\*,337  
 Сахарный тростник 706,707\*  
 Свекла 335  
 Свекла обыкновенная 335,336\*  
 Сверция 511  
 Сверция Кинга 511\*,512  
 Свиной пальчатый 705\*,706  
 Северница 352  
 Северница Валеранда 352\*  
 Сейба пятичлениковая 485,487\*  
 Сейшельская пальма 361\*,362  
 Секвойя вечнозелёная 280,294\*,295  
 Секвойядендрон гигантский 280,294\*,295  
 Селагинелла 269  
 Селагинелла плаунковая 268\*,269  
 Селагинелла швейцарская 268\*,269  
 Селагинелловые 269  
 Селагинеллоподобные 267  
 Селезёночник 602  
 Селезёночник очереднолистный 600\*,602  
 Селитрянга Шобера 625\*  
 Сельдерей пахучий 645  
 Сельдерейные 639,641,644  
 Семела двулопастная 677\*  
 Сенотека 445\*,446  
 Сеткреазия пурпурная 693  
 Сигилляриевые 273  
 Сигиллярия 273\*  
 Синеголовник 644  
 Синеголовник плосколистный 643\*,644  
 Сине-зелёные водоросли 80,81,83,84,88,89, 100  
 Сине-зелёные растения 80  
 Синура 110\*

Синуровидные 105,109,112  
 Синуроподобные 110  
 Синяк 529  
 Синяк обыкновенный 527\*,529  
 Сирень обыкновенная 502\*,503  
 Ситник 693  
 Ситник раскидистый 693,694\*  
 Ситник склоняющийся 693,694\*  
 Ситник членистый 693,694\*  
 Ситниковые 693  
 Ситникоцветные 687,693  
 Ситничковые 659,661  
 Сифоновидные 177  
 Сифонокладус 184\*,185  
 Скабиоза злаколистная 648\*  
 Скапания 228\*  
 Скребница аптечная 409,429\*  
 Скрытница тростниковая 705\*,706  
 Скумрия кожевенная 627\*  
 Слива 593  
 Слива домашняя 593  
 Слива степная 593,595\*  
 Слиловые 586,593  
 Смирния пронзённая 644,645\*  
 Смолёвка 346  
 Смолёвка вильчатая 346\*  
 Смолёвковые 344,346  
 Содония 275  
 Содония украшенная 263\*  
 Солерос европейский 335,336\*  
 Солянка 337  
 Солянка русская 337,338  
 Солянковы 335,337  
 Сон 541  
 Сон албанский 541\*  
 Сорго 706  
 Сорго сахарное 706  
 Сосна 289,291  
 Сосна долговечная 280  
 Сосна низкая 291  
 Сосна обыкновенная 281,292\*,293  
 Сосна сибирская 291\*,293  
 Сосновидные 46,55,261,279,283,303  
 Сосновые 288  
 Сосноподобные 281,283,288  
 Софлор красильный 577\*,579,  
 Софора 614  
 Софора японская 613\*,614  
 Соя обыкновенная 617,618\*  
 Спаржа 678  
 Спаржа мутовчатая 677\*,678  
 Спаржевые 678  
 Спаржецветные 664,674  
 Спермоптерис 440\*  
 Спирейные 586  
 Спирея 586  
 Спирея городчатая 586,587\*  
 Спирогира 207\*,208\*  
 Спиротения 206\*  
 Спирулина 86\*  
 Сплахновые 242  
 Сплахноподобные 242  
 Сплахнум 242  
 Сплахнум красный 242\*  
 Ставроптерис 404\*  
 Стальник 614  
 Стангериевые 454  
 Стангерия шерстистая 454  
 Стапелия 510\*  
 Стаураструм 210\*,211  
 Стеркулиевые 483,484  
 Стефанописис 119\*  
 Стигмафиллон Мартиуса 620\*  
 Стигонема 87,88\*  
 Стигонемоподобные 85,87,88  
 Стилитес 274  
 Стилитес андский 275\*  
 Страстоцвет 562  
 Страстоцвет изящный 562\*,563  
 Страстоцветные 559,562  
 Страусник обыкновенный 431,432\*  
 Стрелициевые 690  
 Стрелиция королевская 690\*  
 Стреловидный обыкновенный 658\*  
 Стрептогина косматая 700  
 Стрептохета колосистая 698,699\*  
 Строматоптерис чёткообразный 421\*,422  
 Строматоптерисовые 421,422  
 Строфант приятный 507  
 Сумаховые 622,626  
 Сурепица 557  
 Сурепка 558  
 Сусак зонтичный 656,657\*  
 Сусакоцветные 656  
 Сфагноподобные 230,245  
 Сфагнородные 230  
 Сфагнум 230,232\*  
 Сфацелариоподобные 136,144  
 Сфацеллярия 137\*  
 Сферокарпоподобные 223  
 Сферокарпус 223\*  
 Сфероплеоподобные 191,192  
 Сфероплея 194\*  
 Схизантус 519  
 Схизантус перистый 518\*,519  
 Схизейноподобные 409,412,418  
 Схизейнородные 409  
 Схизейные 412,413  
 Схизея 413,418  
 Схизея дихотомическая 412\*Б413  
 Схизея изящная 412\*,413  
 Схизея маленькая 412\*Б413  
 Схизея фистульная 413\*  
 Сцевола колючая 571\*  
 Сцевола таккада 571\*,572  
 Сценедесмус 192  
 Сценедесмус четырёххвостный 192\*  
 Сциафила пурпурная 710,711\*  
 Сыть 696  
 Табак 519

Табак махорка 518\*,519  
 Табак настоящий 518\*,519  
 Табеллярия 121\*  
 Таволга 586  
 Тайник овальный 684\*  
 Таксодиевые 294  
 Таксодиум двурядный 296\*  
 Тамариксоцветные 308  
 Тасмания 470\*,471  
 Телиптерис болотный 432\*,433  
 Телиптерисовые 433  
 Теоброна 484  
 Теосинте мексиканский 706,707\*  
 Тёрн 593  
 Тетрасельмис 179\*  
 Тетрацентровые 466,477  
 Тетрацентрон китайский 466\*,467  
 Тилляндсиевые 688  
 Тилляндсия синяя 688\*  
 Тирсоптерис элегантный 427\*,428  
 Тис 302  
 Тис ягодный 302\*  
 Тисовые 301,302  
 Тисоподобные 282,283,301  
 Тмезиптерис 48,254,256  
 Тмезиптерис таннинский 256\*  
 Тмин обыкновенный 644\*,645  
 Тодея 411\*  
 Толстостенка крупнолистная 555,556\*  
 Толстянка 597  
 Толстянка колончатая 599\*,601  
 Толстянковые 596,597  
 Томат 515  
 Томат съедобный 515\*  
 Тополь 304,306,307,308  
 Тополь белый 307\*,308  
 Тополь дрожащий 306\*,307  
 Тополь чёрный 307\*  
 Тримерофитоподобные 381,397  
 Торица обыкновенная 345\*  
 Трава бизонов 705\*,706  
 Градесканция виргинская 692\*,693  
 Градесканция приречная 693  
 Трахеломонас 171,172\*  
 Требуксиевидные 174,177,189,201  
 Требуксиеподобные 189,190  
 Требуksия 190\*  
 Трентеполиеподобные 180,182,189  
 Трентеполия 183\*  
 Трибонема зелёная 129\*  
 Трибонемоподобные 126,129,132  
 Трибообразные 125  
 Тригонокарпоподобные 446,449  
 Трикоколя 229\*,230  
 Триллиевые 666  
 Триллиецветные 664,666  
 Триллиум 666  
 Триллиум прямостоячий 666,667\*  
 Тримерофит 382  
 Тримерофитовидные 399,401  
 Тримерофитовые 27  
 Тримерофитоподобные 55  
 Триостенник болотный 660\*,661  
 Триплярис 332,333\*  
 Триуриды 48  
 Триурис гиалиновый 710,711\*  
 Триурисовые 710  
 Триурисородные 465,710  
 Триурисоцветные 710  
 Триходиадема густая 340\*  
 Трихозант 567  
 Трихоманес 425\*,426  
 Трихопитис 441\*  
 Тростник южный 703\*,706  
 Тростниковые 698,704  
 Троходендрон аралиевидный 466\*  
 Троходендроновые 465,466  
 Троходендроцветные 465  
 Тсуга 293  
 Тсуга канадская 293\*  
 Туевик 298  
 Туевик долотообразный 297\*,298  
 Тунг Форда 498\*  
 Турнепс 557  
 Тутовые 322,326  
 Туя 298  
 Туя западная 297\*,298  
 Тыква 565  
 Тыква вонючая 567  
 Тыква наибольшая 567  
 Тыква обыкновенная 565,566\*  
 Тыквенноцветные 308,563  
 Тыквенные 563  
 Тыквородственные 536,563  
 Тюльпан 669  
 Тюльпан Геснера 669,670\*  
 Тюльпан двуцветковый 669,670\*  
 Тюльпан дубравный 669,670\*  
 Тюльпанное дерево 469  
 Тюльпанное дерево обыкновенное 469\*  
 Ужовник 258  
 Ужовник обыкновенный 257\*,258  
 Ужовниковидные 49,56,252,257  
 Укроп пахучий 645  
 Улотрикс 180  
 Улотрикс опоясанный 181\*  
 Улотрикс повислый 181  
 Улотриксвидные 177  
 Улотриксоподобные 180,189  
 Ульва 177  
 Ульва зелёная 182\*  
 Ульвовидные 174,177,180,201  
 Ульвоподобные 180,182,189  
 Факус 171,172\*  
 Фасоль обыкновенная 617,618\*  
 Фаукария 339  
 Фаукария тигриная 340\*  
 Фацеллярия 629  
 Феникс 360  
 Фениксовые 360

Феозооспоровидные 135  
 Феообразные 133  
 Феоцистис 153,154\*  
 Феоцистоподобные 153  
 Фиалка 561  
 Фиалка болотная 561\*  
 Фиалка душистая 562  
 Фиалковые 559,561  
 Фиалкоцветные 308,547,559  
 Физалис 516  
 Физалис обыкновенный 515\*,516  
 Фикус 323  
 Филлоглоссум 264,277  
 Филлоглоссум Друммонда 264\*  
 Филлокладус 301  
 Филлокладус асплениевый 301\*  
 Филлостахис копьелистный 699\*,700  
 Филодендрон бородавчатый 375\*,376  
 Филодендроновые 373,375  
 Финиковая пальма 360\*,362  
 Фисташка 626  
 Фисташка настоящая 626\*  
 Фителефантовые 360,367  
 Фителефас крупноплодный 366\*,367  
 Флакоуртиевые 559,563  
 Флакоуртия индийская 560  
 Флоридиевидные 93,97,102  
 Форзиция промежуточная 503  
 Фричиелла клубненосная 198\*  
 Фукообразные 133  
 Фукус 142\*,143\*  
 Фукусоподобные 142,144  
 Фунариевые 241  
 Фунариеподобные 241  
 Фунария гигрометрическая 241,242\*  
 Хамеропс низкий 360\*  
 Хамесифон 85\*  
 Хамесифоновидные 84,85  
 Хапалосифон 87,88\*  
 Хара 212\*,214\*,215\*,217\*,219  
 Харасиопсис 128\*  
 Харовидные 177,202,212,213,220  
 Харовые 177,219,202,220  
 Хароподобные 218  
 Хвощ 5,389  
 Хвощ ветвистый 389,390\*  
 Хвощ полевой 5,390\*  
 Хвощевидные 5,27,381,387,397  
 Хвощёвые 5,389  
 Хвощеобразные  
 5,19,27,46,77,260,381,395,396,397  
 Хвощеподобные 5,387,389,397  
 Хейролепис Мюнстера 285\*  
 Хелиция фармазонская 636\*  
 Хетофора 197\*  
 Хетофороподобные 191,197  
 Хетоцерос 120\*  
 Хиастофила супротиволистная 597,599\*  
 Хиломонас 148\*,149  
 Хинное дерево 505\*  
 Хламидомонада 177,195\*  
 Хламидомонадоподобные 191,194  
 Хлопчатник 488  
 Хлопчатник барбадосский 489  
 Хлопчатник древовидный 488  
 Хлопчатник обыкновенный 488,490\*  
 Хлопчатник травянистый 488  
 Хлорамёбоподобные 126,132  
 Хлорантовые 358  
 Хлорантоцветные 355,358  
 Хлорантус японский 358\*  
 Хлорарахниеобразные 173,174  
 Хлорарахнион ползучий 173\*,174  
 Хлорелла 177,189,190\*  
 Хлореллоподобные 189  
 Хлоровидные 177,191,201  
 Хлородендроподобные 179  
 Хлорокибовидные 202,203,220  
 Хлорокибус 203\*  
 Хлорокордион зеленобокий 126\*  
 Хлорообразные 174,177  
 Хмелеграб обыкновенный 317\*  
 Хмель 324  
 Хмель обыкновенный 324,325\*  
 Хохлатка 549  
 Хохлатка кавказская 550\*,551  
 Хрен обыкновенный 558  
 Хризамёба лучистая 106,107\*  
 Хризовидные 105,112  
 Хризообразные 103,124  
 Хризохромулина 154,155\*  
 Христова колючка 632,633\*  
 Хромулина 107  
 Хромулина розанова 108\*  
 Хромулиноподобные 105,106,112  
 Хроококковидные 84  
 Хроомонас 148\*,149  
 Хуттония сердцевидная 357\*  
 Цезальпиниевые 608,610  
 Цекропиевые 322,326  
 Цекропия железистая 326\*  
 Центелла азиатская 642\*  
 Центровидные 118,119  
 Центросеменные 16  
 Церамиеподобные 97,100,101,102  
 Цератиум 162\*,163  
 Цератозамия 456  
 Цератозамия мексиканская 456  
 Цереус 342  
 Цереус гигантский 342\*  
 Цереус плетевидный 342\*  
 Цереусовые 341  
 Церопегия 507\*,508  
 Церцис 612  
 Церцис европейский 611\*,612  
 Цефалеурос 183\*  
 Цианантус 570  
 Цианантус мелколистный 569\*,570  
 Цианидиевидные 93,101  
 Цианидиеподобные 93

Цианидиум 93\*  
 Циатейные 427  
 Циатея 427  
 Циатея грязноватая 426\*, 428  
 Цикадеоидея 458\*, 459\*  
 Цикламен 351  
 Цикламен абхазский 351\*  
 Цикламен персидский 352  
 Циклантовые 368  
 Циклантоцветные 367  
 Циклантус двураздельный 368\*, 369  
 Циклоспоровидные 135, 142  
 Циклотелла 119\*  
 Цикориевые 572, 579  
 Цикорий 579  
 Цикорий обыкновенный 578\*, 579  
 Циссус 635  
 Циссус антарктический 634\*, 635  
 Циссус четырёхугольный 634\*, 635  
 Цитрус 623\*  
 Цитрусовые 623, 624  
 Чаецветные 478, 479  
 Чайное дерево китайское 480\*  
 Чайные 479, 480  
 Чайот 567  
 Частуха подорожниковая 657\*  
 Частуховые 657  
 Частухородные 465, 656, 709  
 Частухородственные 656  
 Частухоцветные 656, 657  
 Чебрец 534  
 Чебрец Маршалов 533\*, 534  
 Чемерица 664  
 Чемерица Лобеля 664, 665\*  
 Червеколосьник 258, 259  
 Червеколосьник цейлонский 259\*  
 Черемша 671\*  
 Черника 495  
 Черника обыкновенная 495\*  
 Черноголовник многобрачный 591\*, 592  
 Чернокорень 529  
 Чернокорень лекарственный 528\*, 529  
 Чернушка 539  
 Чернушка дамасская 539, 540\*  
 Чеснок 672\*  
 Чечевица съедобная 617, 618\*  
 Чина безлисточковая 616\*  
 Чина злаколистная 616\*  
 Чина клубненосная 616\*, 617  
 Чина лесная 616\*  
 Чина посевная 617, 618\*  
 Чина шершавая 615\*  
 Чистотел 549  
 Чистотел большой 548\*, 549  
 Чистяк 543  
 Чозения 306, 308  
 Чозения арбутолистная 308\*  
 Шалфей 534  
 Шалфей железистый 533\*, 534  
 Шалфей лекарственный 534  
 Шалфей мускатный 534  
 Шалфей седеющий 533\*, 534  
 Шантрансия 98  
 Шафран 680  
 Шафран прекрасный 680\*  
 Шафран сетчатый 680\*  
 Шеддок 624  
 Шейхцериевые 659, 660  
 Шейхцерия болотная 660\*  
 Шелковица 323  
 Шелковица белая 323\*  
 Шиповник 588  
 Шиповник собачий 588, 589\*  
 Шиповниковые 586, 588  
 Шиповникородные 465  
 Шлемник 532  
 Шлемник копьелистный 531\*, 532  
 Шлемник многозубый 531\*, 532  
 Шлемниковые 530, 532  
 Шниит-лук 672  
 Шоколадное дерево 485, 486\*  
 Шпажник 680  
 Шпажник тонкий 680\*  
 Штернбергия 674  
 Штернбергия безвременникоцветная 673\*, 674  
 Щавелевые 329  
 Щавель 330  
 Щавель туполистный 330\*  
 Щирица запрокинутая 334\*  
 Щирициевые 333  
 Щитовник мужской 429, 430\*  
 Щитолистник 642  
 Щитолистник обыкновенный 642\*  
 Щитолистниковые 641  
 Эвглена 170\*, 171\*  
 Эвглена зелёная 171, 172\*  
 Эвгленовидные 170  
 Эвгленовые водоросли 166  
 Эвгленообразные 166, 169, 172  
 Эвгленоподобные 170, 171, 172  
 Эвдорина 196  
 Эвдорина элегантная 195\*, 196  
 Эввардиелла 675  
 Эввардиелла двенадцатитычинковая 675\*, 676  
 Эвтрепциеподобные 170  
 Эвтрепция 170\*  
 Эдогониеподобные 191, 198, 201  
 Эдогонииум 199, 200\*  
 Экзокарпос Бидвилла 629\*  
 Эктокарпоподобные 136, 144  
 Эктокарпус 136\*  
 Элеутерококк колючий 639, 640\*  
 Элодея канадская 659\*  
 Эмлектоптерис 440\*  
 Энгельхардия жёсткая 314\*  
 Эннекартия 476\*  
 Энтероморфа 177, 182\*  
 Энтофизалис 85\*



Энцефалартос 455	Язвенник 614
Энцефалартос поперечножилчатый 453*,455	Якорцы обыкновенные 625,626*
Энцефалартос превосходный 453*,455	Ярравия 27,254*
Эпидендроновые 685	Ярутка 558
Эпитемия 123*	Ярутка полевая 555,556*
Эпифиандра миртовидная 475*,476	Ясенец белый 623*
Эремоспартон безлистный 615*	Ясень 501
Эрнестиодендрон 284*,285	Ясень манный 501*,502
Эспарцет 619	Ясень обыкновенный 501*
Эспарцет Биберштейна 615*,616	Ясколка альпийская 343
Этаптерис 404*,405	Ясменник душистый 503*
Эупоматиевые 471	Яснотка 532
Эупоматиецветные 465,471	Яснотка белая 532,533*
Эупоматия лавровая 471,472*	Яснотка стеблеобъемлющая 532,533*
Эфедра 392,397	Яснотковые 530,532
Эфедра двухколосковая 392*	Ясноткородственные 465,500
Эфедра хвощёвая 393	Ясноткоцветные 500,530
Эфедровидные 47,56,381,392	Ястребинка 581
Эфедровые 27	Ястребинка предкавказская 580*,581
Эхевериевые 597	Ятрышник 685
Эхеверия 597	Ятрышник вооружённый 684*,685
Эхеверия Деренберга 597,598*	Ятрышниковые 683,684
Эхиноцистис лопастный 566*,567	Ятрышникородственные 656,679
Юнгерманниеподобные 223,225,226,227	Ятрышничкоцветные 679,682
Яблоневого 586,592	Ячмень 700
Яблоня восточная 593,594*	Ячмень обыкновенный 701*,704
Яблоня домашняя 593	

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие автора	3
Введение	4
Обзор систем растений	6
Методы систематики растений	28
Система взглядов, принятых в настоящем издании	35
Общая характеристика растений	60
Царство Растения - <i>Plantae</i>	80
Подцарство Сине-Зелёные растения - <i>Cyanoplantae</i>	80
Отдел Сине-Зелёные водоросли - <i>Cyanophyta</i>	80
Класс Хроококковидные - <i>Chroococcopsida</i>	84
Класс Хамесифоновидные - <i>Chamaesiphonopsida</i>	85
Класс Гормогониевидные - <i>Hormogoniopsida</i>	85
Порядок Осцилляториеподобные - <i>Oscillatoriales</i>	85
Порядок Ностокоподобные - <i>Nostocales</i>	86
Порядок Стигонемоподобные - <i>Stigonematales</i>	87
Подцарство Красные растения - <i>Rhodoplantae</i>	89
Отдел Красные водоросли - <i>Rhodophyta</i>	89
Класс Цианидиевидные – <i>Cyanidiopsida</i>	93
Порядок Цианидиеподобные – <i>Cyanidiales</i>	93
Класс Роделловидные - <i>Rhodellopsida</i>	94
Порядок Порфиридиеподобные - <i>Porphyridiales</i>	94
Порядок Гониотрихоподобные - <i>Goniotrichales</i>	94
Класс Компсопогоновидные - <i>Compsopogonopsida</i>	94
Порядок Родохетоподобные - <i>Rhodochaetales</i>	94
Порядок Компсогоноподобные - <i>Compsopogonales</i>	95
Класс Бангиевидные - <i>Bangiopsida</i>	95
Порядок Бангиеподобные - <i>Bangiales</i>	96
Класс Флоридиевидные - <i>Florideopsida</i>	97
Порядок Немалионоподобные - <i>Nemalionales</i>	97
Порядок Криптонемиеподобные - <i>Cryptonemiales</i>	98
Порядок Пальмариеподобные - <i>Palmariales</i>	99
Порядок Церамиеподобные - <i>Ceramiales</i>	100
Подцарство Бурые растения - <i>Phaeoplantae</i>	103
Отдел Хризообразные - <i>Chrysophyta</i>	103
Класс Хризовидные - <i>Chrysopsida</i>	105
Порядок Охромонадоподобные - <i>Ochromonadales</i>	106
Порядок Хромулиноподобные - <i>Chromulinales</i>	106
Порядок Гиббердиеподобные - <i>Hibberdiales</i>	108
Порядок Гидрурусоподобные - <i>Hidrurales</i>	108
Класс Синуровидные - <i>Sinuropsida</i>	109
Порядок Синуроподобные – <i>Sinurales</i>	110

Класс Диктиоховидные – <i>Dictyochopsida</i>	110
Порядок Диктиохоподобные - <i>Dictyochales</i>	111
Отдел Бацилляриеобразные - <i>Bacillariophyta</i>	113
Класс Центровидные - <i>Centropsida</i>	119
Порядок Косцинодископодобные - <i>Coscinodiscales</i>	119
Порядок Биддульфиеподобные - <i>Biddulphiales</i>	119
Класс Пеннатовидные - <i>Pennatopsida</i>	120
Порядок Бесшовноподобные - <i>Araphales</i>	121
Порядок Одношовноподобные - <i>Monoraphales</i>	121
Порядок Двухшовноподобные - <i>Diraphales</i>	122
Порядок Каналошовноподобные - <i>Aulonoraphales</i>	122
Отдел Ксантообразные – <i>Xanthophyta</i>	125
Порядок Хлорамёбоподобные - <i>Chloramoebales</i>	126
Порядок Ризохлоридоподобные - <i>Rhizochloridales</i>	127
Порядок Гетероглееподобные - <i>Heterogloeales</i>	127
Порядок Мисхококкоподобные - <i>Mischococcales</i>	128
Порядок Трибонемоподобные - <i>Tribonematales</i>	129
Порядок Ботридиеподобные - <i>Botrydiales</i>	130
Порядок Вошериеподобные - <i>Vaucheriales</i>	131
Отдел Феообразные – <i>Phaeophyta</i>	133
Класс Феозооспоровидные - <i>Phaeozoosporopsida</i>	135
Порядок Эктокарпоподобные - <i>Ectocarpales</i>	136
Порядок Сфацелариеподобные - <i>Sphacelariales</i>	136
Порядок Кутлериеподобные - <i>Cutleriales</i>	137
Порядок Диктиотоподобные - <i>Dictyotales</i>	138
Порядок Ламинаиеподобные - <i>Laminariales</i>	140
Класс Циклоспоровидные - <i>Cyclosporopsida</i>	142
Порядок Фукусоподобные - <i>Fucales</i>	142
Отдел Криптофитообразные - <i>Cryptophyta</i>	145
Отдел Примнезиообразные - <i>Primnesiophyta</i>	150
Класс Павловообразные - <i>Pavlovopsida</i>	152
Порядок Павловоподобные - <i>Pavlovaes</i>	152
Класс Примнезиевидные - <i>Primnesiopsida</i>	153
Порядок Феоцистоподобные - <i>Phaeocystales</i>	153
Порядок Примнезиоподобные - <i>Primnesiales</i>	154
Порядок Кокколитофоридоподобные - <i>Coccolithophoridales</i>	155
Отдел Динофитообразные - <i>Dinophyta</i>	157
Класс Динофитовидные - <i>Dinophytopsida</i>	163
Порядок Гониаулаксоподобные - <i>Gonyaulacales</i>	163
Порядок Перидиниоподобные - <i>Peridinales</i>	164
Порядок Гимнодиниоподобные - <i>Gymnodiniales</i>	164

Класс Ноктилюциевидные - <i>Noctilucopepsida</i>	165
Порядок Ноктилюциеподобные - <i>Noctilucales</i>	165
Царство Зелёные растения - <i>Chloroplastae</i>	166
Отдел Эвгленообразные - <i>Euglenophyta</i>	166
Порядок Гетеронемообразные - <i>Heteronematales</i>	170
Порядок Эвтрептиеподобные - <i>Eutreptiales</i>	170
Порядок Эвгленоподобные - <i>Euglenales</i>	171
Отдел Хлорарахниофитообразные - <i>Chlorarachniophyta</i>	173
Отдел Хлорообразные – <i>Chlorophyta</i> s.l.	174
Отдел Хлорообразные – <i>Chlorophyta</i> s.str.	177
Класс Празиновидные - <i>Prasinopsida</i>	178
Порядок Пирамимонеподобные - <i>Pyramimonales</i>	179
Порядок Хлородендроподобные - <i>Chlorodendrales</i>	179
Класс Ульвовидные - <i>Ulvopsida</i>	180
Порядок Улотриксоподобные - <i>Ulothricales</i>	180
Порядок Ульвоподобные - <i>Ulvales</i>	182
Порядок Трентеполиеподобные - <i>Trentepohliales</i>	182
Порядок Кладофороподобные - <i>Cladophorales</i>	184
Порядок Дазикладоподобные - <i>Dasycladales</i>	185
Порядок Каулерпоподобные - <i>Caulerpales</i>	187
Класс Требуксиевидные - <i>Trebouxiopsida</i>	189
Порядок Хлореллоподобные - <i>Chlorellales</i>	189
Порядок Требуксиеподобные - <i>Trebouxiales</i>	190
Порядок Прасиолоподобные - <i>Prasiolales</i>	190
Класс Хлоровидные - <i>Chloropsida</i>	191
Порядок Сфероплееподобные - <i>Sphaeropleales</i>	192
Порядок Хламидомонадоподобные - <i>Chlamidomonadales</i>	194
Порядок Хетофороподобные - <i>Chaetophorales</i>	197
Порядок Эдогониеподобные - <i>Oedogoniales</i>	198
Отдел Харообразные - <i>Charophyta</i>	202
Класс Мезостигмовидные - <i>Mesostigmatopsida</i>	202
Класс Хлорокибовидные - <i>Chlorokybopsida</i>	203
Класс Клебсормидиовидные - <i>Klebsormidiopsida</i>	204
Класс Зигнемовидные - <i>Zygnematopsida</i>	205
Порядок Мезотениеподобные - <i>Mesoteniales</i>	205
Порядок Гонатозигоподобные - <i>Gonatozygales</i>	206
Порядок Зигнемоподобные - <i>Zygnematales</i>	206
Порядок Десмидиеподобные – <i>Desmidiiales</i>	208
Класс Колеохетовидные - <i>Coleochetopsida</i>	211
Класс Харовидные - <i>Charopsida</i>	212
Порядок Хароподобные - <i>Charales</i>	218

Отдел Мохообразные - <i>Bryophyta</i>	221
Класс Печёночниковидные - <i>Hepaticopsida</i>	222
Подкласс Маршанциеродные - <i>Marchantiidae</i>	223
Порядок Сферокарпоподобные - <i>Sphaerocarpaceae</i>	223
Порядок Маршанциеподобные - <i>Marchantiales</i>	224
Подкласс Юнгерманниеродные - <i>Jungermanniiidae</i>	225
Порядок Метцгериеподобные - <i>Metzgeriales</i>	226
Порядок Гапломитриеподобные - <i>Haplomitriales</i>	227
Порядок Юнгерманниеподобные - <i>Jungermanniales</i>	227
Класс Бриевидные - <i>Bryopsida</i>	230
Подкласс Сфагнородные - <i>Sphagnidae</i>	230
Подкласс Андрееродные - <i>Andreaeidae</i>	233
Подкласс Бриеродные - <i>Bryidae</i>	234
Порядок Буксбаумиеподобные - <i>Buxbaumiales</i>	240
Порядок Дикраноподобные - <i>Dicranales</i>	241
Порядок Фунариеподобные - <i>Funariales</i>	241
Порядок Сплахноподобные - <i>Splachnales</i>	242
Порядок Бриеподобные – <i>Bryales</i>	242
Порядок Гипноподобные - <i>Hypnales</i>	243
Отдел Антоцеротообразные - <i>Anthocerotophyta</i>	245
Класс Антоцеротовидные - <i>Anthocerotopsida</i>	247
Класс Горнеофитовидные - <i>Horneophytopsida</i>	249
Отдел Риниеобразные - <i>Rhyniophyta</i>	252
Класс Риниевидные - <i>Rhyniopsida</i>	252
Класс Псилотовидные - <i>Psilotopsida</i>	254
Класс Ужовниковидные - <i>Ophioglossopsida</i>	257
Отдел Плаунообразные - <i>Lycopodiophyta</i>	261
Класс Плауновидные - <i>Lycopodiopsida</i>	261
Порядок Зостерофиллоподобные - <i>Zosterophyllales</i>	261
Порядок Астероксиллоподобные - <i>Asteroxylales</i>	262
Порядок Протолепидодендроподобные - <i>Protolpidodendrales</i>	263
Порядок Плауноподобные - <i>Lycopodiales</i>	264
Класс Полушниковидные - <i>Isoëtopsida</i>	267
Порядок Селагинеллоподобные - <i>Selaginellales</i>	267
Порядок Лепидодендроподобные - <i>Lepidodendrales</i>	270
Порядок Полушникоподобные - <i>Isoëtales</i>	273
Класс Кордаитантовидные - <i>Cordaitanthopsida</i>	277
Класс Сосновидные - <i>Pinopsida</i>	279
Порядок Вольциеподобные - <i>Voltziales</i>	284
Порядок Подозамитоподобные - <i>Podozamitales</i>	285
Порядок Араукариеподобные – <i>Araucariales</i>	285

Порядок Сосноподобные - <i>Pinales</i>	288
Порядок Кипарисоподобные - <i>Cupressales</i>	294
Порядок Подокарпоподобные - <i>Podocarpaceae</i>	300
Порядок Тисоподобные - <i>Taxales</i>	301
Класс Ивовидные - <i>Salicopsida</i>	304
Порядок Ивоцветные - <i>Salicales</i>	306
Порядок Гарриецветные - <i>Garryales</i>	309
Класс Мириковидные - <i>Myricopsida</i>	311
Подкласс Мирикородные - <i>Myricidae</i>	311
Порядок Мирикоцветные - <i>Myricales</i>	311
Порядок Орехоцветные - <i>Juglandales</i>	312
Порядок Берёзоцветные - <i>Betulales</i>	314
Порядок Букоцветные - <i>Fagales</i>	317
Порядок Баланоцветные - <i>Balanopales</i>	320
Порядок Крапивоцветные - <i>Urticales</i>	321
Подкласс Гвоздикородные - <i>Caryophyllidae</i>	328
Порядок Гречихоцветные - <i>Polygonales</i>	328
Порядок Гвоздикоцветные - <i>Caryophyllales</i>	333
Порядок Плюмбагоцветные - <i>Plumbaginales</i>	349
Класс Перечновидные - <i>Piperopsida</i>	355
Подкласс Перечнородные - <i>Piperidae</i>	355
Порядок Перечноцветные - <i>Piperales</i>	355
Порядок Хлорантоцветные - <i>Chloranthales</i>	358
Подкласс Пальмородные - <i>Arecidae</i>	359
Порядок Пальмоцветные - <i>Arecales</i>	359
Подкласс Ароиднородные - <i>Arididae</i>	367
Порядок Циклантоцветные - <i>Cyclanthales</i>	367
Порядок Панданоцветные - <i>Pandanales</i>	370
Порядок Рогозоцветные - <i>Typhales</i>	371
Порядок Аронникоцветные - <i>Arales</i>	372
Отдел Хвощеобразные - <i>Equisetophyta</i>	381
Класс Гиениевидные - <i>Hyeniopsida</i>	381
Порядок Тримерофитоподобные - <i>Trimerophytales</i>	381
Порядок Гиениеподобные - <i>Hyeniales</i>	383
Класс Клинолистовидные - <i>Sphaenophylloidsida</i>	384
Порядок Клинолистоподобные - <i>Sphaenophyllales</i>	384
Порядок Сальвиниеподобные - <i>Salviniales</i>	385
Класс Хвощевидные - <i>Equisetopsida</i>	387
Порядок Каламитоподобные – <i>Calamitales</i>	387
Порядок Хвощеподобные - <i>Equisetales</i>	389
Класс Эфедровидные - <i>Ephedropsida</i>	392

Класс Казуариновидные - <i>Casuarinopsida</i>	393
Отдел Папоротникообразные - <i>Polypodiophyta</i>	398
Класс Кладоксиловидные - <i>Cladoxylopsida</i>	398
Класс Протоптеридиевидные - <i>Protopteridopsida</i>	400
Порядок Протоптеридиеподобные - <i>Protopteridales</i>	400
Порядок Аневрофитоподобные - <i>Aneurophytales</i>	401
Класс Археоптерисовидные - <i>Archaeopteridopsida</i>	401
Класс Зигоптерисовидные - <i>Zigopteridopsida</i>	403
Класс Мараттиевидные - <i>Marattiopsida</i>	405
Класс Многоножковидные - <i>Polypodiopsida</i>	408
Подкласс Схизейнородные - <i>Schizaeidae</i>	409
Порядок Осмундоподобные - <i>Osmundales</i>	409
Порядок Схизейноподобные - <i>Schizaeales</i>	412
Порядок Птерисоподобные - <i>Pteridales</i>	415
Порядок Марсилиеподобные - <i>Marsileales</i>	418
Подкласс Многоножкородные - <i>Polypodiidae</i>	420
Порядок Глейхениеподобные - <i>Gleicheniales</i>	421
Порядок Матониеподобные - <i>Matoniales</i>	423
Порядок Полиподиеподобные - <i>Polypodiales</i>	423
Подкласс Диксониеподобные - <i>Dicksoniidae</i>	424
Порядок Гименофиллоподобные - <i>Hymenophyllales</i>	424
Порядок Диксониеподобные - <i>Dicksoniales</i>	426
Порядок Аспидиеподобные - <i>Aspidiales</i>	428
Порядок Азоллоподобные - <i>Azollales</i>	435
Класс Гинкговидные - <i>Ginkgopsida</i>	440
Порядок Каллистофитоподобные - <i>Callistophytales</i>	440
Порядок Пельтаспермоподобные - <i>Peltaspermales</i>	441
Порядок Гинкгоподобные - <i>Ginkgoales</i>	441
Порядок Лептостробоподобные - <i>Leptostrobales</i>	444
Порядок Кейтониеподобные - <i>Caytoniales</i>	444
Порядок Глоссоптерисоподобные - <i>Glossopteridales</i>	445
Класс Саговниковидные - <i>Cycadopsida</i>	446
Порядок Лигиноптерисоподобные – <i>Lyginopteridales</i>	446
Порядок Тригонокарпоподобные – <i>Trigonocarpaceles</i>	449
Порядок Саговникоподобные - <i>Cycadales</i>	450
Порядок Беннетитоподобные - <i>Bennetitales</i>	456
Порядок Гнетоподобные - <i>Gnetales</i>	460
Порядок Вельвичиеподобные - <i>Welwitschiales</i>	462
Класс Магнолиевидные - <i>Magnoliopsida</i>	465
Подкласс Магнолиеродные - <i>Magnoliidae</i>	465
Надпорядок Магнолиеродственные - <i>Magnolianae</i>	465



Порядок Троходендроцветные - <i>Trochodendrales</i>	465
Порядок Магнолиецветные - <i>Magnoliales</i>	467
Порядок Винтероцветные - <i>Winterales</i>	470
Порядок Эупоматиецветные - <i>Eupomatiales</i>	471
Порядок Анноноцветные - <i>Annonales</i>	472
Порядок Бадьяноцветные - <i>Illiciales</i>	473
Порядок Лавроцветные - <i>Laurales</i>	474
Надпорядок Диллениеродственные - <i>Dilleniaceae</i>	478
Порядок Диллениецветные - <i>Dilleniales</i>	478
Порядок Чаецветные - <i>Theales</i>	479
Порядок Зверобоецветные - <i>Hypericales</i>	480
Порядок Мальвоцветные - <i>Malvales</i>	482
Порядок Верескоцветные - <i>Ericales</i>	492
Порядок Молочаецветные - <i>Euphorbiales</i>	496
Надпорядок Ясноткородственные - <i>Lamianae</i>	500
Порядок Маслиноцветные - <i>Oleales</i>	501
Порядок Горечавкоцветные - <i>Gentianales</i>	503
Порядок Паслёноцветные - <i>Solanales</i>	512
Порядок Вьюнковоцветные - <i>Convolvulales</i>	519
Порядок Норичникоцветные - <i>Scrophulariales</i>	523
Порядок Бурачничкоцветные - <i>Boraginiales</i>	526
Порядок Ясноткоцветные - <i>Lamiales</i>	530
Подкласс Лютикородные - <i>Ranunculidae</i>	536
Надпорядок Лютикородственные – <i>Ranunculanae</i>	536
Порядок Лютикоцветные - <i>Ranunculales</i>	536
Порядок Барбарисоцветные - <i>Berberidales</i>	543
Порядок Пионоцветные - <i>Paeoniales</i>	545
Надпорядок Макородственные - <i>Papaveranae</i>	547
Порядок Макоцветные – <i>Papaverales</i>	547
Порядок Каперцецветные - <i>Capparales</i>	551
Порядок Фиалкоцветные - <i>Violales</i>	559
Надпорядок Тыквородственные - <i>Cucurbitanae</i>	563
Порядок Тыквенноцветные - <i>Cucurbitales</i>	563
Порядок Бегониецветные - <i>Begoniales</i>	567
Надпорядок Астрородственные - <i>Asteranae</i>	568
Порядок Колокольчикоцветные - <i>Campanulales</i>	569
Порядок Гудениецветные - <i>Goodeniales</i>	571
Порядок Астроцветные - <i>Asterales</i>	572
Подкласс Розородные - <i>Rosidae</i>	583
Надпорядок Розородственные - <i>Rosanae</i>	583
Порядок Гамамелисоцветные - <i>Hamamelidales</i>	583

Порядок Розоцветные - <i>Rosales</i>	585
Надпорядок Гераниеродственные - <i>Geraniae</i>	596
Порядок Камнеломкоцветные - <i>Saxifragales</i>	596
Порядок Гераниецветные - <i>Geraniales</i>	602
Порядок Бобоцветные - <i>Fabales</i>	609
Порядок Истодоцветные - <i>Polygalales</i>	619
Порядок Рутоцветные - <i>Rutales</i>	622
Надпорядок Кизилородственные - <i>Cornanae</i>	627
Порядок Бересклетоцветные - <i>Celastrales</i>	628
Порядок Сандалоцветные - <i>Santalales</i>	629
Порядок Крушиноцветные - <i>Rhamnales</i>	632
Порядок Протеецветные - <i>Proteales</i>	635
Порядок Кизилоцветные - <i>Cornales</i>	637
Порядок Зонтикоцветные - <i>Apiales</i>	639
Порядок Ворсянкоцветные - <i>Dipsacales</i>	645
Подкласс Кувшинкородные - <i>Nymphaeales</i>	651
Порядок Кувшинкоцветные - <i>Namphaeales</i>	651
Порядок Роголистникоцветные - <i>Ceratophyllales</i>	653
Порядок Лотосоцветные - <i>Nelumbonales</i>	654
Подкласс Частухородные - <i>Alismatidae</i>	656
Надпорядок Частухородственные - <i>Alismatanae</i>	656
Порядок Сусакоцветные - <i>Butomales</i>	656
Порядок Частухоцветные – <i>Alismatales</i>	657
Порядок Водокрасоцветные - <i>Hydrocharitales</i>	658
Порядок Наядоцветные - <i>Najadales</i>	659
Надпорядок Лилиеродственные - <i>Lilianae</i>	664
Порядок Мелантиецветные - <i>Melanthiales</i>	664
Порядок Безвременникоцветные - <i>Colchicales</i>	665
Порядок Триллиецветные - <i>Trilliales</i>	666
Порядок Лилиецветные - <i>Liliales</i>	668
Порядок Амариллисоцветные – <i>Amaryllidales</i>	670
Порядок Спаржецветные - <i>Asparagales</i>	674
Надпорядок Ятрышникородственные - <i>Orchidanae</i>	679
Порядок Ирисоцветные - <i>Iridales</i>	679
Порядок Ятрышничкоцветные - <i>Orchidales</i>	682
Надпорядок Коммелинородственные - <i>Commelinanae</i>	687
Порядок Бромелиецветные - <i>Bromeliales</i>	687
Порядок Понтедериецветные - <i>Pontederiales</i>	689
Порядок Имбирноцветные - <i>Zingiberales</i>	689
Порядок Коммелиноцветные - <i>Commelinales</i>	692
Порядок Ситникоцветные - <i>Juncals</i>	693

Надпорядок Осокородственные - <i>Cyperanae</i>	695
Порядок Осокоцветные - <i>Cyperales</i>	695
Порядок Мятликоцветные - <i>Poales</i>	697
Подкласс Триурисородные - <i>Triurididae</i>	710
Литература	713
Алфавитный указатель латинских названий таксонов	717
Алфавитный указатель русских названий таксонов	737

---

---

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

**ИВАНОВ АЛЕКСАНДР ЛЬВОВИЧ**

**БОТАНИКА  
СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ**

Учебное пособие