

ВЫСШЕЕ
ОБРАЗОВАНИЕ



В. Г. Хржаневский

КУРС
ОБЩЕЙ
БОТАНИКИ

В. Г. Хржановский

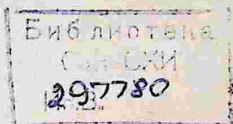
58
X-921

КУРС ОБЩЕЙ БОТАНИКИ

Часть вторая

Систематика
растений

ИЗДАНИЕ ВТОРОЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ
И ДОПОЛНЕННОЕ



МОСКВА
ВЫСШАЯ ШКОЛА
1982

ББК 28.5

X92

Рецензенты:

кафедра ботаники
Кубанского сельскохозяйственного института
(зав. кафедрой доц. И. П. Вареник);
д-р биол. наук, проф. В. И. Комендар
(зав. кафедрой ботаники
Ужгородского государственного университета)

Допущено Главным управлением высшего
и среднего сельскохозяйственного образования
Министерства сельского хозяйства СССР
в качестве учебника для студентов
высших сельскохозяйственных учебных
заведений по агрономическим специальностям

Х92 Хржановский В. Г.
Курс общей ботаники (систематика растений):
Учебник для сельхозвузов.— 2-е изд., перераб. и
доп.— М.: Высш. школа, 1982.— 544 с., ил.

В пер.: 1 р. 40 к.

В книге дается система всех отделов растений от бактерий и сине-зеленых водорослей до покрытосеменных. Предпочтение оказано растениям, важным с сельскохозяйственной точки зрения. Настоящее издание учебника значительно переработано в соответствии с достижениями науки последних лет. Необходимое внимание уделено вопросам теории, особенно происхождению, эволюции, а также родственным отношениям отдельных систематических групп.

Учебник предназначен для студентов сельскохозяйственных вузов, может быть использован студентами университетов и педагогических вузов.

X $\frac{2004000000-677}{001(01)-82}$ 66-82

ББК 28.5

58

© Издательство «Высшая школа», 1976

© Издательство «Высшая школа», 1982, с изменениями

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

ФЛОРОГРАФИЯ И СИСТЕМАТИКА

Флорография и систематика — две наиболее фундаментальные, взаимно связанные отрасли ботаники. Без них немислимо развитие ни теоретической, ни экспериментальной ботаники — селекции, семеноводства, интродукции растений и т. д.

Флорография. Практические познания об окружающих человека растениях известны с незапамятных времен. Еще до возникновения какой бы то ни было науки люди умели различать растения, распознавать их полезные или вредные свойства, группировать растения по общим признакам. Такие ботанические понятия, как «дерево», «кустарник», «травя» или «мхи», «лишайники», бесчисленные названия конкретных растительных форм, например «пастушья сумка», «дуб», «яблоня», «груша», «рожь», «пшеница» и прочие, существуют на всех языках. Созданные человеком культурные растения известны со времен каменного века. При этом происхождение некоторых из них совершенно загадочно, поскольку близких к ним форм в естественной флоре нет. Все сведения о растениях, существовавшие издавна, входят в понятие «флорография».

В XVII—XVIII вв. древняя флорография постепенно отходит от своего узкого утилитарного практицизма. Возникает новая более общая задача — выяснить и описать все многообразие растительного мира и в региональном¹, по отдельным странам, и в мировом, по всей Земле, масштабе. Задача эта так грандиозна, что до сих пор еще далека от завершения.

В наши дни ботаники-флорографы продолжают, как и во время Линнея и задолго до него, открывать и описывать новые виды растений. Для примера можно назвать несколько новых видов, в наше время открытых и описанных только на территории Украины: гусиный лук приазовский — *Gagea maeotica*, березу клокова —

¹ Региональный — от лат. regio — область, район.

Betula klokovii, тысячелистник — *Achillea glaberrima*, шиповник украинский — *Rosa ukrainica* и др. Любой из этих видов был бы описан в качестве самостоятельного еще во времена Линнея и Палласа, но ни один из них не попадался ботаникам-флорографам. Еще больше открыто и описано видов и даже новых родов на Кавказе и в Средней Азии. В Воронежской области недавно был открыт новый вид груши — *Pyrus rossica*. За последнее десятилетие описано много новых видов низших растений, особенно грибов. Растительный покров Земли таит многие сотни и тысячи видов растений, еще не обнаруженных флорографами. Среди них изрядное число пищевых и кормовых, технических и лекарственных. Такая описательная флорография непосредственно переходит в систематику, которую можно назвать флористической.

Итак, задачи флорографии (флорографической ботаники) состоят, во-первых, в опознании и описании растений на определенной территории; во-вторых, в точном установлении принадлежности (т. е. идентификации) любого растения (или культуры) с любой территории к ранее установленному виду. Именно флорография позволяет систематику и селекционеру, биохимику и геоботанику привязывать свои исследования к точно установленному объекту — конкретному виду.

В связи с этим уместно привести замечательные слова К. Линнея: «*Nomina si nestis perit et cognito regimur*» (Если не будешь знать имен, умрет и познание вещей). Еще более определенно к работе флорографа, описывающего виды и составляющего инвентарь живой природы, применимы слова Ф. Энгельса: «... без понятия вида вся наука превращалась в ничто. Все ее отрасли пуждались в понятии вида в качестве основы...»¹ Образно говоря, флорографическая ботаника — как бы «палата мер и весов», поскольку ее задача — оценивать степень обособленности элементов вида и таксономическую ценность его компонентов. Некоторые ботаники приписывают задачи и методы флорографии (т. е. распознавание и описание видов) систематике растений.

Систематика. Это наука о разнообразии мира растений и о том, как это разнообразие привести в логически

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 535.

упорядоченную систему. Вместе с тем современная систематика как биологическая наука изучает и причины происхождения видов. Конечная цель систематики растений состоит в распределении в систематические группы на основе истинного родства всех ныне существующих и ранее существовавших (ископаемых) растений и в расположении этих групп в такой последовательности (системе), которая бы отражала ход исторического развития мира растений, его эволюции.

Первая задача решается флористической систематикой. Систематики изучают описанное флорографами многообразие видов растений земного шара с целью их последующего упорядочения, распределения по более крупным родственным группам, например родам, семействам и т. д. Конечный результат — создание классификации, которая содержала бы максимум биологической информации о таксонах всех категорий. В огромном изобилии фактов легко растеряться, не найдя в нем общего порядка, не поняв его как систему, т. е. не подчинив его логике, хотя бы сугубо формальной. Иначе говоря, необходимо было создать классификацию растительных форм, подчиненную общему систематическому принципу, охватывающему все известные факты и в какой-то мере предвидящему еще неизвестные. Аналогичные задачи были поставлены перед зоологией.

Вторая задача решается филогенетической систематикой, иначе филогенетикой, поскольку она изучает эволюцию и родственные отношения между растениями на всех уровнях, включая внутривидовые (микрофилогения или биосистематика). Филогенетическая система может быть построена только путем изучения, сопоставления и синтеза данных из разных областей ботаники: флорографии, генетики, палеоботаники, морфологии, кариологии, географии растений, эмбриологии, тератологии, экологии, физиологии, биохимии и др. Для обработки полученных материалов применяют математическую логику и другие методы. Такой подход придает систематике характер не только фундаментальной, но и синтетической науки.

Названные две отрасли систематики взаимосвязаны, как звенья одной цепи. Без предварительного упорядочения и формальной классификации объектов нельзя перейти ко второму этапу работы — изучению истории развития, т. е. филогенетическому исследованию.

Систематика и таксономия¹. Нередко систематику отождествляют с таксономией. Но таксономия составляет лишь один из разделов систематики — учения о принципах, методах и правилах классификации. Другими словами, таксономия — учение о таксономических (систематических) единицах. Ее задача — создать наиболее рациональную соподчиненную систему таксономических категорий для классификации. Сама же классификация состоит в разбивке множества видов на отдельные подмножества, т. е. на группы, именуемые таксонами. Затем таксоны располагают в определенной системе.

Подразделение этого множества на таксоны осуществляется на основе избранных признаков сходства и различий, называемых диагностическими (теория признака). Конкретными объектами систематики служат разнообразные растительные организмы, поскольку таксон есть множество, элементы которого — индивидуумы.

В отличие от таксонов, объединяющих реальные организмы (виды) на всех уровнях системы, различают понятие «таксономические категории», которые охватывают не конкретные виды, а все таксоны соответствующего уровня соподчиненной системы. Так, твердую пшеницу следует относить к таксону *Triticum* — элементу категории «род» и к таксону *Triticum durum* — элементу категории «вид». Следовательно, «вид» вообще не является таксоном. Таковыми будут конкретные виды: пшеница твердая, пшеница мягкая, пшеница однозернянка и др.; все они — таксоны видового ранга, иначе элементы категории «вид». Они относятся к таксону *Triticum* — элементу категории «род» и одновременно представляют собой элементы соответствующих таксонов более высоких рангов: семейства мятликовые (Poaceae), порядка Мятликоцветные (Poales), класса Однодольные, или Лиліевые (Liliatae), отдела Покрывтосеменные (Magnoliophyta). Таким образом, только видовые таксоны — объективная реальность; роды, семейства и другие — результат классификационной работы систематиков-таксономов.

В современной систематике растений господствуют представления о видовых таксонах как о совокупности популяций², подверженных изменениям в пространстве (географическая изменчивость) и во времени.

В систематике растений принято различать три категории: 1) альфа-систематику, или классификацию на

¹ Таксономия — от греч. слов «таксис» — расположение в порядке, построение, «номос» — закон. Основными таксонами в царстве растений приняты: вид, род, семейство, порядок, класс, отдел.

² Популяция — совокупность особей одного вида в сообществе, т. е. в растительном ценозе (ценопопуляция).

уровне видов, понимаемых в формально-морфологическом смысле; 2) бета-систематику, т. е. общую классификацию вплоть до классов и отделов; 3) гамма-систематику, иначе дифференциальную систематику (биосистематика в понимании Н. И. Вавилова). Основная задача последней — исследование внутривидовой изменчивости и ее причин на популяционном уровне. Вид понимается в естественноисторическом смысле. Конечная цель гамма-систематики — познание самого процесса эволюции, закономерностей видообразования, его причин и темпов.

Разделы и значение систематики. Легко заключить, что в ботанической систематике возможны лишь два раздела: 1) флористическая систематика, включающая таксономию, и 2) филогенетическая систематика. Может, однако, идти речь о систематике культивируемых (культурных) растений как об особом отделе науки, поскольку, во-первых, возделываемые растения часто имеют особое происхождение, а во-вторых, их описывают и классифицируют почти всецело на внутривидовом уровне, включая сортовой. Все это связано с решением важнейших задач селекционно-генетической и растениеводческой практики, а потому и с разработкой особых методов работы.

В недавнее время за рубежом, а позднее в СССР открыты «новые» разделы: экспериментальная систематика, цитогенетическая систематика, хемосистематика и др. Такая классификация несостоятельна. Речь идет не о новых разделах науки, а о методах систематики и флорографии, используемых для решающих выводов.

Значение систематики и флорографии для смежных наук, особенно сельскохозяйственных, исключительно велико. Изучение растительных сообществ (геоботаника или фитоценология) и природных комплексов экологических систем немыслимо без точного определения формирующих их видов растений. Экологические и физиологические работы теряют всякую значимость без всестороннего знания тех видов растений, свойства и особенности которых изучаются. Геологическая хронология и стратиграфия основаны на точном определении видов. Сравнительная биохимия растений и молекулярная биология также опираются на знание систематического положения изучаемых таксонов. Общеизвестно, что систематика внесла большой вклад и в теоретическую биоло-

гию, изучая механизмы и закономерности процесса видообразования и т. п. Современные филогенетические системы позволяют перенести выводы, сделанные при изучении признаков и свойств одних видов, на признаки и свойства видов, еще не исследованных, что особенно важно для рационального планирования поисков лекарственных и других полезных растений, обнаружения физиологически активных веществ растительного происхождения.

Таким образом, с помощью систематики можно делать достаточно достоверные прогнозы при поисках природных групп хозяйственно ценных растений. Большое значение систематика растений имеет для работ в области иммунологии, селекции, гибридизации и интродукции растений. Разработка научных основ селекции и генетики, интродукции и растениеводства невозможна без знания филогении тех родов и семейств, куда относят виды, интересующие экспериментатора.

Эволюционная теория была сформулирована, как известно, еще Ж. Ламарком и Ч. Дарвином. Важнейшая задача современного этапа развития науки — представить реальный ход эволюции конкретных природных — родственных групп растений. При изучении какой-либо группы растений, представляющей народнохозяйственный или научный (или тот и другой) интерес, становится задача установить ход ее исторического развития. В каждом отдельном случае, например для изучения истории развития видов свеклы или роз, ставятся одинаковые задачи: выяснить частные, свойственные данной группе закономерности и пути исторического развития, его движущие силы. Зная все это, можно в каждом отдельном случае прогнозировать дальнейший ход эволюции и, что особенно важно, влиять на этот ход — убыстрять или замедлять его — методами селекционно-генетической практики. Таким образом, эволюционная систематика и морфология составляют научную основу растениеводства, в частности селекции, а также интродукции растений.

УЧЕНИЕ О ВИДЕ

Вид и другие таксоны (систематические единицы) мира растений. В многовековом развитии флористической систематики накоплен огромный фактический материал о биологических отдельностях царства растений.

Теория и практика их распознавания и правила описания составили целую отрасль науки — фитоэйдологию¹. Можно говорить также о зооэйдологии или вообще о биоэйдологии — учении о виде в широком смысле. Во всех случаях имеются в виду виды, существующие в природе независимо от нашего сознания. Таким образом, фитоэйдология — наука о реальных биологических отдельностях царства растений. Их обычно называют видами или ботанико-географическими расами. В этом состоит исключительная особенность вида по сравнению с остальными таксонами (например, родом или семейством, устанавливаемыми систематиками ради удобства классификации, основанной на сходстве, отражающем родство).

Учение о виде имеет большую историю, насыщенную исключительно острой борьбой противоречивых взглядов. Дискуссия о виде часто выходила за рамки только профессиональных интересов флорографов и систематиков. Она всегда имела общебиологическое значение и отражала борьбу двух мировоззрений, двух концепций развития природы: материалистической и идеалистической.

Заслуживает внимания концепция вида у растений К. Тимирязева. «Слово вид,— пишет он,— в применении к организмам имеет, очевидно, два значения, и от неясного различия двойственности этой точки зрения происходят бесконечные недоразумения и разногласия ученых». Следовательно, вид, по Тимирязеву, имеет двойственную природу, поэтому он всякий раз должен рассматриваться в двух аспектах: в аспекте логического, чисто формального понятия как совокупность тождественных особей и в аспекте биологического — естественноисторического понятия как основная форма проявления хода эволюционного процесса и существования самой жизни. Биологический вид более или менее динамичен во времени и подвижен в пространстве. Его изучение сопряжено с большими трудностями. Так, вид чаще всего представлен множеством рас и популяций, как-то обособленных в природе и различающихся между собой.

Формально-логическое представление о виде более простое, чем естественноисторическое. Бесконечное и

¹ Эйдология — от греч. слова «эйдос» — вид. Термин «фитоэйдология» впервые предложен В. М. Клоковым и применяется не только в биологии, но и в минералогии.

сложное разнообразие отдельностей природы организуется в легкообозримую систему на основе законов элементарной логики.

Формально-логическое представление о виде всегда абстрактно, как абстрактно, например, наше понятие о лошади или о геометрическом теле. Общее определение лошади, как его дают зоологи и как оно сложилось в нашем представлении, в самом деле абстрактно, поскольку не включает понятия о конкретной лошади: экстерьере, масти, возрасте, массе и т. д. Подобных аналогий можно привести сколько угодно, так как в любой отрасли науки начальный процесс познания основывается на элементарно-логическом методе. Однако познавательные возможности этого метода ограничены.

Дарвин подходит к проблеме вида, имея в виду не абстрактные формально-логические отдельности, а природно-исторические. Именно в этом смысле он дает глубокое научно-философское, хотя на первый взгляд несколько субъективное определение: «Вид есть не что иное, как резко выраженная и постоянная разновидность».

Таким образом, необходимо различать два принципиально различных подхода к проблеме вида. При формально-логическом подходе определение вида не представляет трудностей: вид — совокупность тождественных особей, практически неразличимых. Конечно, тождество в данном случае понимают условно и относительно, как тождество, например растений, развившихся из зерновок одного колоса или целого куста пшеницы. Но для общей ориентации в естественной природе, в созданных человеком культурных ценозах, в практической работе агронома и ботаника по определению растений мы пользуемся именно формально-логическим методом.

Определение же вида как естественноисторического явления природы представляет чрезвычайные трудности. Во всяком случае из многих десятков определений вида нет ни одного исчерпывающего его суть и общепризнанного. Одно из наиболее общеизвестных и удовлетворительных определений вида принадлежит В. Л. Комарову (1949): «Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции». В отличие от таксонов

более высокого ранга виды характеризуются, во-первых, общностью плана строения цветка, плода, семян, а также вегетативных органов, и, во-вторых, существованием в природе вне зависимости от нашего сознания и деятельности систематиков.

Более новое определение вида одного из авторитетнейших советских ботаников-дарвинистов Б. М. Козо-Полянского (1965) также не исчерпывает генетической сущности вида как объективного факта природы. Вот его определение: «Вид растений представляет собой совокупность особей, которые имеют сходство между собой и с их потомством во всех существенных, по мнению исследователя, признаках». Невольно возникает вопрос, насколько наши знания о данном виде совпадают с действительной сущностью вида как предмета природы.

Более натуральное определение вида дает видный зоолог Э. Майр (1944): «Виды — это группы фактически или потенциально скрещивающихся естественных популяций, которые физиологически изолированы от других таких групп».

По структуре виды неравноценны. Различают молодые (зачинающиеся), угасающие (вымирающие) и процветающие виды. Вымирающие виды явно уменьшаются по числу индивидуумов, что обычно сопровождается и уменьшением площади их распространения (ареала). У них отсутствует ярко выраженный внутривидовой полиморфизм, их легко различают, поскольку между смежными родственными видами большой морфолого-физиологический разрыв. У них нет переходных форм; такие виды, как правило, древние.

Молодые виды расселяются, резко увеличивается их численность. Это виды полиморфные, в составе которых выделяют множество внутривидовых комплексов, подвидов, вариаций и форм. Изобилие внутривидовых наследственных единиц внутривидовой дифференциации — свидетельство бурного формообразовательного процесса, подвижности вида.

В настоящее время внутривидовая дифференциация достигает пятой — седьмой степени. Приведем две наиболее современные модели. Первая (по Н. П. Дубинину): полувиды, подвиды, расы, микропопуляционные расы, линии. Вторая (по К. М. Завадскому): полувиды, подвиды, частные популяции, экоэлементы, изореагенты (морфо-биологические группы, биотипы).

В дифференциальной систематике (по Н. И. Вавилову) возделываемых растений применяют целую серию других внутривидовых таксонов, например пролесы и сорта (cultivar).

Полиморфные виды одни ботаники понимают в широком смысле, в духе К. Линнея. Тогда их называют линнеонами. Но нередко достаточно обособленные морфолого-физиологические и географические расы описывают как «мелкие» виды. По имени французского флорографа и систематика Жордана их называют жорданонами. Принципиальное различие в том, что между жорданонами нет четких границ, но существует целая серия переходных форм. Конечно, такое подразделение видов чисто формально и свидетельствует о недостаточной их изученности.

Приводим перечень систематических единиц царства растений в порядке их соподчинения¹.

Вид (species) — совокупность тождественных в основных диагностических признаках особей.

Род (genus) — совокупность близкородственных видов.

Семейство (familia) — совокупность близкородственных родов, например рода *Triticum* — пшеница, *Secale* — рожь, *Hordeum* — ячмень и других злаков.

Порядок (ordo) — совокупность близких по родству семейств, например порядок Розоцветных — *Rosales* объединяет родственные семейства: *Crassulaceae* — Толстянковые, *Saxifragaceae* — Камнеломковые, *Rosaceae* — Розановые.

Класс (classis) объединяет сходные порядки. Например, порядки Покрытосеменных подразделяют на 2 класса: *Monocotyledoneae* — Однодольные и *Dicotyledoneae* — Двудольные.

Отдел (divisio) включает соответственно сходные классы. Например, отдел *Gymnospermae* — Голосеменные объединяет классы *Gymnosopsida* — Саговниковидные, *Coniferopsida* — Шишконосные и др.

В качестве высшего таксона до недавнего времени принимали тип (typus). Согласно решению Международного ботанического конгресса в качестве эквивалентного таксона рекомендован отдел (divisio). В це-

¹ Таксоны, которыми пользуются ботаники и зоологи, в общем сходны.

лях большей наглядности и легкости обозрения системы мира растений кроме перечисленных выше официальных таксонов привлекаются неофициальные. Чаще всего это будут сверхтаксоны, т. е. таксоны выше отдела (типа). Таковы объединения всех отделов водорослей — *Algae*, или всех отделов талломных растений под общим названием *Thallobionta* (низшие растения), или серии отделов высших споровых растений — архегониальных — *Archegoniatae*, или всех отделов высших растений — *Cormobionta* (побеговые) или *Embriobionta* (зародышевые). Часто используют и промежуточные: подвид, подрод, подсемейство, подпорядок, подкласс.

Бинарная номенклатура. Виды растений обозначают с помощью двойных названий — бинарной номенклатуры, введенной в ботанику и зоологию К. Линнеем (1707—1778). Каждый вид называют двумя словами: первое означает род, к которому относят рассматриваемый вид, второе — видовой эпитет. Оба слова обычно латинские, реже греческие. После бинарного названия стоит фамилия ученого, впервые обнаружившего данный вид, составившего диагноз — описание открытого им вида и давшего ему это название. Иногда фамилию дают сокращенно. Так, научное название пшеницы твердой *Triticum durum* L. L — первая буква фамилии Линнея, впервые описавшего данный вид.

Введение бинарной номенклатуры в систематизирующей ботанике и зоологии имело значение крупнейшей реформы. Только с ее введением в практику открылась возможность взаимной информации. До введения бинарной номенклатуры одно и то же растение, например одуванчик лекарственный, в разных странах мира назывался по-своему, что служило препятствием для развития биологических наук, сельскохозяйственного производства, медицины и ветеринарии.

Число видов. По мере изучения флоры число видов, ее слагающих, неуклонно возрастает. Трактовка объема вида нередко зависит от уровня критического анализа флоры той или другой территории, того или другого таксона в масштабе планеты. Так, на первых этапах изучения флоры Средней Азии (Туркестана) объем вида трактовался ориентировочно, но в общем крупно: нередко целая группа близких видов формально объединялась в рамках одного «сборного» вида.

Субъективные критерии объема вида более сложные. Они связаны с разными философскими и психологическими аспектами двой-

ственного понимания вида: а) формального — как единицы классификации и б) естественноисторического — как множества особей и популяций, связанных общим происхождением, а потому территория (ареалом) и морфологией, отражающей подлинное родство. Трудность работы систематиков и флорографов определяется колоссальным обилием и неисчерпаемым разнообразием видов растений, которые приходится изучать, описывать и систематизировать. Установлено, что это разнообразие в большей мере связано с разнообразием условий жизни — местообитаний. На равнинных просторах степей, где условия обитания более или менее однообразны, общее число видов невелико. Здесь растительный покров на больших территориях однообразен. В горных же странах, где условия жизни резко колеблются (высота над уровнем моря, экспозиция склонов, почва, условия увлажнения и т. д.), растительный покров исключительно пестр и богат видами. До сих пор нет достаточно согласованных данных о численности видов растений и животных на планете.

Предположительно общее число ныне живущих видов растений и животных (биота), по-видимому, достигает 2 млн. (но не менее 1,5 млн.). Из них на долю растений приходится около 500 000. Цифры эти весьма приближительны. Даже для одной из наиболее изученных групп растений — Покрытосеменных — число видов определяется разными авторами неодинаково: от 175 000 (по Б. М. Козо-Полянскому, 1965) и 220 000 (по А. Кронквисту, 1970) до 300 000 и более.

Ниже приведены средние числа видов в рамках разных природных групп растений.

<i>Группа</i>	<i>Число видов</i>
Покрытосеменные	286 000
Голосеменные	640
Папоротниковые, плауновые, хвощевые	10 000
Мхи	35 000
Грибы и слизевики	100 000
Лишайники	20 000
Водоросли	30 000 ¹
Синезеленые водоросли	12 000
Бактерии	1 400
Вирусы	200
Всего	495 240

Сверх того, видовой состав известных ископаемых растений — свыше 40 000 видов. Следует учесть, что в

¹ В рамках отдельных систематических групп (отделов) водорослей число видов сильно колеблется. Так, по данным М. Голлербаха (1977), отдел зеленых водорослей содержит от 13 000 до 20 000 видов.

наши дни выявлены далеко не все виды, существующие в природе. Дело в том, что многие страны мира все еще слабо изучены ботанически. Это прежде всего относится к тропическим растениям, характеризующимся высокой концентрацией видов. С другой стороны, слабо исследованы и некоторые группы растений, особенно грибы, бактерии, вирусы.

Современная геологическая эпоха — самая благоприятная в истории развития мира растений. Она изобилует не только самым большим разнообразием видов, но и жизненных форм — от вечнозеленых и листопадных деревьев до многолетних и однолетних трав; от колоссов — долгожителей, совершающих жизненный цикл (онтогенез) за 3—4 тыс. лет, до пигмеев — эфемерных трав с очень коротким жизненным циклом, проходящим в 3—4 недели. Эффект адаптивной эволюции — выработка целесообразных признаков и свойств в мире растений — демонстрируется двумя показателями. Это, во-первых, численное увеличение жизненных форм, наиболее оптимально приспособленных (а потому выносливых) к разнообразным условиям среды, в том числе и экстремальным (крайним). Нужно иметь в виду, что окружающая среда — вечный источник энергии и питания — в аспекте геологической истории Земли существенно изменяется. Возникают новые арены жизни. В ходе взаимодействия с физическими факторами среды у растений вырабатываются новые особые (целесообразные) приспособления. С их помощью они наиболее полно не только осваивают, но и видоизменяют среду. Показатель же приспособленности — численное увеличение особей и разнообразных популяций с высокой потенцией к экспансии в новые экологические ниши. Взрыв формообразовательного процесса — второй показатель эволюционного прогресса.

Интересны палеоботанические данные о предполагаемой численности видов высших растений в ходе геологической истории Земли: девон (405 ± 10 млн. лет назад) — 12 000 видов, каменноугольный период (350 ± 10 млн. лет назад) — 27 000, пермско-триасовое время (от 285 до 230 млн. лет назад) — 43 000, юра (195 ± 5 млн. лет назад) — 60 000, мел (137 ± 5 млн. лет назад) — 100 000. В течение же современной эры — кайнозой, т. е. в течение последних 67—70 млн. лет, число видов увеличилось примерно до 300 000.

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ ВЫСШИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ЕДИНИЦ ЦАРСТВА РАСТЕНИЙ

Еще Аристотель подразделял органический мир на два царства — растений и животных. Однако мотивированную и логически завершенную систему впервые предложил К. Линней (1767). Он установил 3 царства природы: 1) царство неорганизованных тел, неживых и нечувствующих, — камней; 2) царство организованных живых, но нечувствующих тел — растений; 3) царство организованных и живых тел, чувствующих и произвольно движущихся, — животных.

Важной вехой в общей классификации живой природы было выделение Э. Геккелем (1866) протист — *Protista*¹ в особое царство. Можно сказать, что до 50-х годов нашего столетия органический мир дифференцировали на два царства.

В ходе эволюции от простейших одноклеточных и колониальных к более высокоорганизованным — многоклеточным организмам огромное значение приобрел способ питания: автотрофность (царство растений) или гетеротрофность (царство животных). Однако уже среди простейших одноклеточных и колониальных встречаются как автотрофные, так и гетеротрофные организмы. С автотрофностью связана относительная неподвижность и невысокая раздражимость. Рецепторные системы, как и специализированная выделительная система, не развиты. Гетеротрофность привела к самым изощренным способам передвижения в биосфере: в воде, в воздухе, на поверхности суши, в почве. Способ питания наиболее полно характеризует царство животных, у которых хорошо развиты системы рецепторов и органов выделения.

Этот принцип дифференциации органической природы оказался не вполне универсальным. Достаточно вспомнить о крупной и хорошо обособленной группе гетеротрофных организмов — грибах, которые в такой же мере трудно признать растениями, как и животными. Нередко их рассматривают как особое царство — *Regnum* мусе-

¹ Первоначально в царстве *Protista* были объединены губки, а затем грибы. Позднее, в 1894 г., Э. Геккель отнес к протистам только одноклеточные и производные от них колониальные организмы.

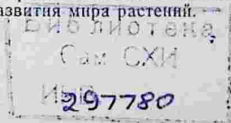
toideum (Фриз, 1821). Только в три последних десятилетия с развитием представлений о происхождении самой жизни классификация органического мира существенно изменяется.

Второе открытие клетки на основе электронного микроскопирования, успехи биохимии и других наук позволили по-новому подойти к самому принципу классификации. В результате вместо привычных двух царств органического мира — растений и животных выделяют целую серию новых царств (иногда объединяемых в надцарства). Так, Д. Зеров (1972) делит органический мир на следующие 3 царства: 1) неклеточные организмы — Асцитобонта (вирусы риккетсии и бактериофаги); 2) прокариоты — Прокариота (бактерии и синезеленые водоросли); 3) эукариоты — Еукариота (сюда отнесены все растения и животные, кроме вирусов, бактерий и синезеленых водорослей).

В одной из наиболее современных макросистем органического мира (А. Тахтаджян, 1973) живые существа предлагается подразделять на два надцарства: предядерные (Прокариота) и ядерные (Еукариота). Основной принцип такой классификации малоубедителен и состоит в том, что по сравнению с прокариотной эукариотная клетка является «сверхклеткой», вернее всего симбиотического происхождения. Обе приведенные классификации имеют много общего. Однако они спорны в своей методологической основе и не соответствуют чисто практическим целям классификации. Первые два царства Д. Зерова и первое надцарство А. Тахтаджяна охватывают весьма незначительное число видов, всего около 5000, тогда как третье царство объединяет около 1,5 млн. видов.

Линнеевско-геккелевская классификация органического мира на два (три) царства как первая ступень дифференциации прочно вошла в сознание целых поколений.

Таким образом, можно сказать, что система мира растений еще далека от завершения. Трудом многих поколений систематиков-филогенетиков осуществлено лишь общее моделирование основных звеньев этой системы: родов, семейств и порядков. Даже наиболее хорошо изученные цветковые растения включают явно искусственные семейства (например, розановые). Слабо разработаны происхождение и история развития родов и особенно семейств. Следовательно, для построения подлинно филогенетической системы всего мира растений в целом еще нет достоверного материала. По этой причине практически невозможно дать научно обоснованную последовательность расположения систематических групп (например, между серией семейств, порядков или отделов), которая выявляла бы преемственные генетические связи, т. е. реальную эволюцию. Десятки существующих систем, предложенных разными авторами, филогенетически несостоятельны: отдельные звенья взаимосвязей в этих системах спорны, другие искусственны и спекулятивны. Однако все они исходят из общих принципов филогенетической систематики и дают общую ориентацию о ходе развития мира растений.



Царство растений *Regnum Vegetabilia (Plantae)* мы подразделяем на 7 подцарств. В особое 8-е подцарство можно выделить красные водоросли.

Низшие растения (Талломные) — *Thallobionta*

I. Подцарство Предклеточные — *Procytobionta*

1. Отдел Вирусы — *Virophyta*

II. Подцарство Таллофиты предъядерные — *Thallobionta proeucaryota*

2. Отдел Бактерии — *Bacteriophyta*

3. Отдел Синезеленые водоросли — *Cyanophyta*

III. Подцарство Таллофиты ядерные беспластидные (низшие гетеротрофные) — *Thallobionta aplastidae*

4. Отдел Грибы — *Mycophyta*

4а. Отдел Слизевики — *Muxophyta*

IV. Подцарство Таллофиты ядерные пластидные (низшие автотрофные) — *Thallobionta eucaryota*

5. Отдел Золотистые водоросли — *Chrysophyta*

5а. Отдел Желтозеленые водоросли — *Xanthophyta*

5б. Отдел Диатомовые водоросли — *Diatomophyta*

6. Отдел Пирофитовые водоросли — *Pyrophyta*

6а. Отдел КRYPTOфитовые водоросли — *Cryptophyta*

7. Отдел Эвгленовые водоросли — *Euglenophyta*

8. Отдел Бурые водоросли — *Phaeophyta*

9. Отдел Красные водоросли — *Rhodophyta*

10. Отдел Зеленые водоросли — *Chlorophyta*

11. Отдел Лишайники — *Lichenophyta*

Высшие растения (зародышевые) — *Cormobionta (Embryobionta)*

V. Подцарство Предпобеговые архегонияльные — *Procormobionta archegoniatae*

12. Отдел Моховидные — *Bryophyta*

13. Отдел Риниевидные — *Rhyniophyta*, или Предте-
ридофиты — *Protopteridophyta*

13а. Отдел Псилотовидные — *Psilotophyta*

VI. Подцарство Побеговые архегонияльные — *Cormobionta archegoniatae*

14. Отдел Плауновидные — *Lycopodiophyta*

15. Отдел Хвощевидные — *Equisetophyta*

16. Отдел Папоротниковидные — *Polypodiophyta*

17. Отдел Голосеменные, или Сосновые — *Pinophyta (Gymnospermae)*

VII. Подцарство Побеговые пестичные — *Cormobionta gynoeciatae*

18. Отдел Цветковые, или Покрытосеменные — *Anthophyta (Angiospermae)*, или *Magnoliophyta*

ГЛАВА VI

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ — THALLOBIONTA

I. ПОДЦАРСТВО ПРЕДКЛЕТОЧНЫЕ — PROCYTOBIONTA

ОТДЕЛ ВИРУСЫ — VIROPHYTA

Вирусы¹ представляют собой наиболее примитивные формы жизни. Это мельчайшие, невидимые в световой микроскоп ультрамикроскопические тела, не превышающие 450—500 нм в диаметре. Один из наиболее мелких вирусов, вызывающий ящур у крупного рогатого скота, имеет всего 20 нм в диаметре. Клеточная структура у вирусов не выражена: нет ни органелл, ни мембранной системы. Нет также ни синтетического, ни энергогенерирующего аппарата. Однако вирус имеет собственный геном².

Вирусы были открыты в 1892 г. русским ученым Д. И. Ивановским, изучавшим болезнь табака — табачную мозаику. Он установил, что сок больного растения, пропущенный через фильтр, задерживающий бактерии, вызывает заболевание здорового растения. В 1956 г. американский ученый У. Стэнли выяснил, что зрелые вирусы состоят из двух основных компонентов: белка и только одного типа нуклеиновой кислоты — ДНК или РНК. Природа вируса определяется нуклеиновой кислотой, а не белковым компонентом.

Многие вирусы получены в кристаллической форме. При введении этих кристаллов, например табачной мозаики, в тело растения вскоре можно обнаружить признаки вирусного заболевания.

Одна из интересных особенностей вирусов состоит в том, что на искусственных средах они не размножаются. Признаки жизнедеятельности, т. е. признаки живых существ, они проявляют только внутри клеток растений, животных или микроорганизмов. Для внутриклеточной репликации вирусы используют ферментный аппарат хозяина. Отмечается также способность вирусов вклю-

¹ От лат. virus — яд.

² Геном — совокупность генов, упакованных в хромосомах гаплоидного набора хромосом данного организма.

чать свой геном в геном хозяина¹. Это позволяет вирусам «тайно» существовать в клетках хозяина. Вирусы вступают в симбиотические отношения с бактериями, а также с отдельными компонентами эукариотной клетки. Вступая в симбиоз с ядром, они могут вызывать специфические мутации.

В большинстве случаев вирусы приспособлены к одному хозяину, т. е. к определенному виду растения, животного или микроорганизма. Некоторые простейшие вирусы имеют более широкий набор хозяев.

На основе данных электронной микроскопии и рентгеноструктурного анализа установлена не только структура вирусов, но и некоторые детали тонкого строения их частиц. По форме различают такие группы вирусов: а) в виде цилиндрических палочек (вирусы табачной мозаики и др.), б) изогнутые и нитевидные (вирус морщинистой мозаики табака и др.), в) округлые или полиэдрические (вирус бронзовости томата и др.).

По вопросу о природе и происхождении вирусов имеются две противоположные точки зрения. Первая исходит из предположения, что вирусы происходят от некогда свободно живших неклеточных существ. Вторая точка зрения и связанные с ней гипотезы исходят из концепции о возникновении вирусов из нуклеопротеидов клетки; эти нуклеопротеиды в клетках чужеродных организмов способны осуществлять синтез подобного себе вещества.

В общую систему мира растений вирусы включают многие видные ученые-филогенетики (Ф. Беркли, Б. Козо-Полянский, В. Ротмалер, К. Сухов).

Все вирусы характеризуются общностью физико-химических и биологических свойств. Именно на этих свойствах и основана наиболее рациональная их классификация, насчитывающая 19 групп.

К вирусам относятся также фаги — паразиты микроорганизмов. Встречаются фаги довольно широко: в воде, в почве и в других средах. Диаметр их от 0,05 до 0,10 нм. По форме они представляют собой призматическую головку с отростком. Чаще всего отросток заканчивается базальной пластинкой, которая несет 5—6 выростов.

¹ Репликация, иначе аутодупликация, или редупликация, — это способность вирусов ассимилировать из окружающей среды вещества (идентичные свсам), а также способность к воспроизведению (самоудвоению) организмов и их частей, в данном случае ДНК.

Фаг содержит одну или две нити ДНК или РНК. Некоторые фаги используют в медицине для профилактики инфекционных заболеваний.

К вирусам близко примыкает особая группа микроорганизмов — риккетсии. Это внутриклеточные паразиты человека и животных, они были открыты в 1909 г. Риккетсом (США). От бактерий они отличаются особенностями размножения и метаболизма и меньшими размерами. Основные структурные единицы — кокковидные и гантелевидные формы.

Один из наиболее типичных представителей — возбудитель сыпного тифа — риккетсия провачека (*Rickettsia prowazekii*). Встречается она как симбионт платяной вши.

II. ПОДЦАРСТВО ТАЛЛОФИТЫ ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ — THALLOBIONTA PROCARYOTA

В составе подцарства два отдела: Бактерии — Bacteriophyta и Синезеленые водоросли — Cyanophyta. Их также объединяют под общим названием дробянки.

Клетки обычно мелкие, от 1 до 10 мкм. Ядро с ядрышком (как автономная органелла с мембраной) отсутствует. У фототрофных видов нет пластид (хроматофоров). Отсутствуют эндоплазматическая сеть, диктиосомы и типичные митохондрии. Деление амитотическое. Питание автотрофное, сапрофитное или паразитное. Многие представители фиксируют атмосферный азот.

Это подцарство достаточно естественно. Первым, кто предложил объединять бактерии и синезеленые водоросли в особую систематическую группу — дробянки, был Ф. Кон (1853). В таком понимании эта систематическая группа прочно вошла в классическую литературу (Веттштейн, 1901; Энглер, 1912; Немец, 1929). Позднейшие исследования, проведенные на макромолекулярном уровне, подтвердили как структурное сходство, так и сходство функциональных и биохимических особенностей бактерий и синезеленых водорослей.

Основные признаки сходства следующие:

- 1) нуклеотиды, заменяющие ядро, лишены мембраны;
- 2) у автотрофных форм фотосинтезирующие пластины также лишены мембраны;
- 3) цитоплазма по физическим свойствам представ-

ляет собой гель, поэтому приспособлена к термическим воздействиям (высоким и низким температурам), сильному обезвоживанию вплоть до высушивания;

4) типичный половой процесс отсутствует, а бесполое размножение осуществляется дроблением, отсюда и наименование всей группы — дробянки;

5) клеточная стенка имеет белковую основу. С другой стороны, есть и существенные признаки различия: 1) у многих синезеленых, в том числе и колониальных форм, стенки клеток имеют плазмодесмы, у бактерий плазмодесм нет; 2) автотрофные бактерии содержат специфический хлорофилл — бактериохлорофилл и пигмент бактериовиридин, фотосинтез у них анаэробный, т. е. без выделения кислорода; синезеленые содержат хлорофилл, пигменты фикоциан и фикоэритрин, фотосинтез аэробный, т. е. с выделением кислорода.

Возникновение прокариот датируют по-разному. Вероятнее всего, что формы, близкие к бактериям, существовали около 3—3,5 млрд. лет назад, т. е. в архее, но возможно и в позднем катархее (А. Вологдин, 1963; Дж. Бернал, 1969).

ОТДЕЛ БАКТЕРИИ — BACTERIOPHYTA

Общая характеристика. Отдел Бактерии охватывает около 3000 видов. Все они характеризуются общностью структуры клетки, а также особой формой размножения (деления клеток) путем дробления. Половой процесс и митотическое деление клеток у большинства отсутствуют¹. Важнейшие структурные особенности клетки — отсутствие у большинства сформированного ядра (при значительном содержании нуклеиновых кислот), пластид и красящего вещества. Лишь изредка встречаются окрашенные автотрофные бактерии — пурпурные (малиновые) или зеленые². У бактерий имеется наружная мембрана, тело, или матрикс, ДНК и РНК, рибосомы.

¹ Недавно обнаружен половой процесс у кишечной палочки *Escherichia coli*. У некоторых крупных бактерий рода карнофанон — *Caryophanon* — наблюдается митоз.

² Немногие зеленые бактерии — хлоробактерии содержат близкий к хлорофиллу бактериохлорофилл. У пурпурных бактерий бактериохлорофилл маскируется красными каротиноидами. Некоторые же бесцветные бактерии вырабатывают различные пигменты и способны выделять их в окружающую среду.

Большинство бактерий имеют трехслойную клеточную стенку. Она может быть обнаружена при плазмолизах. Однако вызвать плазмолиз так, чтобы отжать протопласт от клеточной стенки и рассмотреть ее внутренний контур, нелегко. Клеточная стенка бактерий содержит азотистые вещества, а не целлюлозу и способна к ослизнению.

Бактерии распространены повсеместно. Они встречаются на поверхности почвы и в почве, в глубоких слоях земной коры, в воде, в теле живых и мертвых растений и животных, в атмосфере. Обилие бактерий на Земле неравномерно и может меняться под влиянием внешних условий. Зимой в воздухе меньше бактерий, чем летом. Зимой в городах в 1 м³ воздуха насчитывается около 4,5 тыс. бактерий, а летом — от 10 до 25 тыс. Из 500—600 бактерий, вдыхаемых человеком, выдыхается 2—3. Вегетативные клетки, особенно споры бактерий, хорошо приспособлены к длительному перенесению неблагоприятных условий. Споры некоторых видов выдерживают кипячение при 240 °С. Однако многие бактерии, в том числе патогенные, не выносят солнечного света.

В подавляющем большинстве бактерии очень незначительны по величине. Так, *Bacillus prodigiosus*, часто развивающийся на вареном картофеле, хлебе, мясе, достигает всего лишь 0,0008 мм (0,8 мкм), *Mycobacterium tuberculosis* — от 1,2 до 0,4 мкм. Размеры некоторых бактерий находятся у границы или за пределами разрешающей способности оптического микроскопа.

Морфология. Различают следующие основные формы бактерий, которые учитывают при классификации.

Кокки (cocci) — шаровидные, округлые клетки. Они могут быть одиночными, но чаще собраны по 2 (диплококки), по 4 (тетракокки) или крупными группами в виде цепочек (стрептококки), гроздей (стафилококки), прямоугольных групп (сарцины) и др. Среди кокковых бактерий встречаются патогенные виды, вызывающие кокковую ангину, гонорею и другие заболевания.

Бациллы (bacillus) — прямые длинные палочки. К ним относят возбудителей сибирской язвы, туберкулеза и др. (рис. 1).

Бактерии (bacterium) — короткие палочки. Сюда относят, в частности, клубеньковые бактерии — *Rhizobium leguminosarum*.

Вибрионы (vibrio) — слабокрученные, в виде запятой. Такую форму имеет вибрион холеры — *Vibrio cholerae*.

Спириллы (spirillum) — бактерии, спирально закрученные в 2—3 завитка.

Спирохеты (spirochaeta) — более длинные, чем спириллы, и закрученные. Такую форму имеет бледная спирохета — *Treponema pallidum* (возбудитель сифилиса), а также возбудитель возвратного тифа — *Borellia recurrentis* и др.

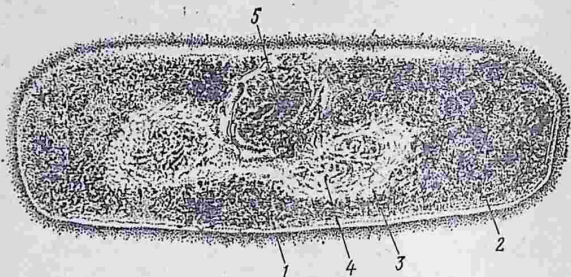


Рис. 1. Сенная палочка — *Bacillus subtilis*. Электронная микрофотография:

1 — наружная мембрана, 2 — рибосомы, 3 — нуклеотид, 4 — нити ДНК, 5 — мезосома

Значительную и разнообразную группу составляют подвижные формы бактерий. Органы движения — жгутики — в числе от 1—2 до многочисленных, причем они могут располагаться по-разному, что определяет классификацию подвижных форм бактерий на монотрихи, амфитрихи, лофотрихи, перитрихи. Жгутики настолько тонкие, что их можно видеть только в электронном микроскопе или с помощью специального окрашивания в оптическом микроскопе.

Размножение и его темпы. Бактерии размножаются путем дробления клетки или простого бинарного деления. Дробление удлинённых форм обычно осуществляется перпендикулярно к их продольной оси. При этом важно отметить два обстоятельства: деление происходит очень быстро, обычно в течение 20—30 мин (у высших растений деление клетки протекает 90—120 мин); к ин-

тенсивному делению способна практически каждая клетка. Все это создает высокие темпы размножения в геометрической прогрессии. Теоретические расчеты показывают, что одна бактерия (2 мкм длины и 1 мкм ширины) при делении каждые 36 мин может образовать за 24 ч 636 млн. клеток. Общая длина этих клеток составила бы 33 м. Через 3 дня, если бы сохранились необходимые условия для дальнейшего деления этих клеток, вытянутые в длину они могли бы 14 раз опоясать земной шар по экватору. Столь быстрое размножение бактерий обычно ограничивается неблагоприятными условиями жизни: несоответствующими погодными условиями, недостатком пищи и, конечно, санитарными мероприятиями.

Дробление клеток — основная форма размножения бактерий, однако известны немногие группы, размножающиеся путем почкования. Некоторые палочковидные бактерии переживают неблагоприятные условия путем образования одноклеточных эндогенных спор. Изредка встречается половой процесс типа конъюгации.

Классификация. В настоящее время отдел бактерий обычно дифференцируют на 4—6 классов и 13 порядков. Приведем лишь некоторые из них.

I. Порядок Настоящие бактерии — Eubacteriales. Здесь объединены палочковидные неподвижные формы.

II. Порядок Миксобактерии — Muxobacteriales. Охватывает подвижные палочковидные клетки, лишенные жгутиков. Движение осуществляется с помощью слизи, выделяемой из конца клетки. Миксобактерии иногда имеют клеточные ядра.

III. Порядок Спирохеты — Spirochaetales. Это монотипный порядок, т. е. порядок, включающий одно семейство. Здесь объединены организмы, имеющие извитую форму и заостренные концы. Большинство их представляет продольную нить, обмотанную цитоплазмой.

IV. Порядок Актиномицеты (лучистые грибы) — Actinomycetales. Объединяет группы видов, разнородные по структуре и жизнедеятельности. В нем сосредоточено значительное число видов, у которых как бы соединены признаки бактерий и грибов. В морфологическом отношении актиномицеты разнообразны, но имеют преимущественно форму тонких, радиально разрастающихся нитей моноподиального ветвления. Однако у некоторых родов, например у проактиномицетов, ветвление мицелия наблюдается только на ранней стадии онтогенеза. Затем

их мицелий распадается на палочки и кокки. Поэтому их справедливо рассматривать в качестве промежуточной формы между настоящими бактериями (эубактериями) и актиномицетами.

Живут актиномицеты в аэробных, но изредка и в анаэробных условиях, выдерживая температуру порядка 40—70 °С. Распространены в природе повсеместно: в почве, в иле водоемов, на растительных остатках и в воздухе. Преимущественно сапрофиты, но известны и паразитические виды, вызывающие тяжелые заболевания, например дифтерию (*Corynebacterium diphtheriae*) и др. Некоторые почвенные актиномицеты внедряются в корни древесных (ольха, облепиха) и травянистых растений. Актиномицеты — эндофиты (симбионты) и, подобно клубеньковым бактериям, фиксируют атмосферный азот. Они принимают участие в разнообразных почвенных процессах: аммонификации, синтезе и разложении клетчатки. Таким образом, актиномицеты, как и многие другие виды бактерий, играют важную роль в повышении плодородия почвы.

Еще недавно во многих руководствах актиномицеты относили к несовершенным грибам.

Значение бактерий. В природе и жизни человека бактерии играют важнейшую роль: иногда положительную, а иногда резко отрицательную. Положительное значение бактерий определяется их участием в следующих процессах.

1. Минерализация — гниение остатков растений и трупов животных. Гниение — это процесс разложения органических соединений. Он происходит как бы в несколько последовательных фаз, причем каждая из них обычно протекает под воздействием определенной группы бактерий. Конечные продукты — минеральные вещества, CO_2 , H_2O , H_2S и др. Таким образом, углерод, связанный растениями в процессе фотосинтеза и вошедший в сложные органические соединения, бактерии освобождают при минерализации, а также при некоторых видах брожения.

2. Связывание свободного атмосферного азота. Этот процесс достигает в природе значительных масштабов и осуществляется азотофиксирующими бактериями, среди которых важнейшая роль принадлежит клубеньковым бактериям — *Rhizobium leguminosarum*. Эти почвенные бактерии внедряются в корни бобовых, где за счет атмо-

сферного азота создают белковые компоненты своего тела. После отмирания бактерий эти вещества усваивает растение-хозяин. В пожнивных остатках бобовых содержится много азотистых веществ, поэтому бобовые — хорошие предшественники других сельскохозяйственных культур. Подсчитано, что на 1 га посева бобовых связывается около 150—160 кг азота (35 % остается в почве после сбора урожая). В почвах некоторых типов, особенно в черноземе, число бактерий на 1 г почвы достигает 6 млрд.

Свободноживущие почвенные азотофиксирующие бактерии усваивают на 1 га до 50 кг азота. По данным Е. Н. Мишустина, только на территории СССР они фиксируют около 1,5 млн. т азота. Для США приводят цифру в 4,37 млн. т.

Кроме азотобактера способностью фиксировать атмосферный азот обладают актиномицеты, анаэробная бактерия клостридий — *Clostridium*, выделенная С. Виноградским, азотобактер — *Asotobacter chroococcum*, миксобактерии — *Bacterium polymyxa* и другие виды. Азотофиксирующей активностью отличаются и некоторые виды синезеленых водорослей: носток — *Nostoc*, анабена — *Anabaena* и др.

3. Брожение: молочнокислое (конечный продукт — молочная кислота, получаемая в результате деятельности молочнокислых бактерий — *Lactobacterium acidophilum* и др.); маслянокислое (конечный продукт — масляная кислота, выделяющаяся в результате деятельности маслянокислых бактерий — *Clostridium pasteurianum* и др.); уксуснокислое (конечный продукт — уксусная кислота, получаемая в результате деятельности уксуснокислых бактерий *Acetobacter aceti* и др.).

Большое значение имеют также пектинобактерии, например клостридий — *Clostridium pectinovorum* и др., вызывающие пектиновое брожение. Они разлагают пектиновое межклеточное вещество, вызывая мацерацию клеток субстрата, т. е. тканей, на которых бактерии развиваются.

Особую группу составляют хемосинтезирующие бактерии, создающие органическое вещество за счет не солнечной, а химической энергии, которая образуется при процессах окисления. Сюда, в частности, относят нитрифицирующие бактерии. Одни из них окисляют аммиак до азотистой кислоты (роды *Nitrosomonas*, *Nitroso-*

coccus), другие — азотистую кислоту до азотной (род *Nitrobacter*).

В настоящее время бактерии и актиномицеты приобрели исключительно большое значение как продуценты многих физиологически активных веществ (антибиотиков, аминокислот, витаминов и др.), изготавливаемых в промышленных масштабах и широко используемых в медицине, ветеринарии и животноводстве. Их применение резко повышает продуктивность животноводческих и птицеводческих хозяйств. Препараты бактерий *Bacillus thuringiensis* (энтобактерин, дендробациллин) используют для борьбы с насекомыми — вредителями растений, а препараты клубеньковых бактерий (азотобактерин, нитрагин) — как своеобразные удобрения, выполняющие роль бобовых растений — предшественников других культур. Подобно дрожжам (см. ниже), многие бактерии способны активно развиваться на углеводах нефти, что делает их весьма перспективным источником получения кормового белка для животноводства, особенно если учесть их исключительно быстрый рост, а также то, что бактериальная клетка содержит 70 % и более белка.

Отрицательное значение многих бактерий, особенно патогенных, настолько велико, что давно уже возникла необходимость в государственных, а иногда и в международных мероприятиях по защите здоровья людей, растений и животных. Со многими бактериями-сапрофитами связаны огромные потери пищевых продуктов. Во избежание этого применяют разные способы консервирования, сушку, копчение, засолку, маринование и др.

Некоторые бактерии отличаются очень высокой токсичностью. В этом отношении наиболее показателен выделяемый некоторыми бациллами, например *Clostridium botulinum*, токсин ботулизма. Лучшая среда для активной жизнедеятельности этих бацилл и накопления токсического вещества — колбаса (*botulus*), сырое мясо, рыба и даже овощные консервы. Токсины ботулизма — это белки, молекулы которых слабо расщепляются ферментами пищеварительной системы. Токсичность нитротоксина ботулизма просто фантастична: 1 г вещества может убить 60 млрд. мышей (1 200 000 т живой массы!). В Южной Африке получен еще более активный токсин (бациллы Д), который по своей токсичности превышает синильную кислоту в 10 млрд. раз.

В широком диапазоне бактерии представляют весьма разнородную систематическую группу: актиномицеты близки к грибам, спирохеты — к протистам (одноклеточным животным).

ОТДЕЛ СИНЕЗЕЛЕННЫЕ, ИЛИ ЦИАНОВЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ — CYANOPHYTA

Синезеленные — самые древние из водорослей и древнейшие представители мира растений. Общее число видов около 1400 (150 родов). Это одноклеточные или ко-

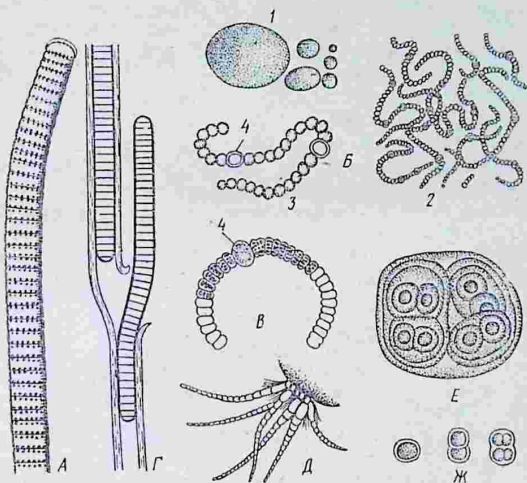


Рис. 2. Синезеленные водоросли — *Cyanophyta*: А — осциллятория — *Oscillatoria*; Б — носток — *Nostoc*; В — анабена — *Anabaena*; Г — лингбия — *Lyngbya*; Д — ривулярия — *Rivularia*; Е — глеокапса — *Gleocapsa*; Ж — хроококк — *Chroococcus*.

1 — общий вид, 2 — вид при малом увеличении микроскопа, 3 — отдельная нить при большом увеличении, 4 — гетероцисты

лоннальные организмы. Им свойственна разнообразная окраска — сине-зеленая, оливковая, темно-зеленая, обусловленная пигментами, которые содержатся в клетках в разных сочетаниях: фикоцианом (сине-зеленого цвета),

хлорофиллом, каротиноидами и фикоэритрином. Главнейшее отличие синезеленых от других водорослей (помимо своеобразной окраски) — отсутствие в клетках ядра, хроматофоров, вакуолей и настоящих митохондрий. Клеточная стенка пектиновая и легко ослизняется (рис. 2).

Нередко одноклеточные или нитчатые колониальные организмы покрываются слизистым чехлом и в результате погружения в толщину слизи образуют довольно крупные колонии (род *Nostoc*). Вся полость клетки синезеленых выполнена цитоплазмой, которую подразделяют на два слоя (рис. 2): хроматоплазму — плотный постенный слой с пигментами, расположенными диффузно, и центроплазму — бесцветную центральную часть, содержащую нуклеиновые вещества (ДНК). Центроплазму рассматривают как одну из незавершенных эволюционных стадий обособления ядра. В ней помимо рибосом есть ферментно-активные гранулы, функционально соответствующие митохондриям. Резкой границы между хроматоплазмой и центроплазмой нет. Столь элементарная структура клетки синезеленых в значительной мере сближает их с бактериями.

Колониальные водоросли, как правило, имеют форму нитей, составленных из цилиндрических или шаровидных клеток. У некоторых видов наблюдается ложное ветвление. Среди однородных клеток, слагающих колонию, выделяются более крупные толстостенные мертвые клетки с желто-бурым содержимым. Это гетероцисты.

В физиологическом отношении все синезеленые — типичные фотосинтетики. Однако многие из них, живя в водоемах, загрязненных гниющими остатками, питаются миксотрофно (смешанно), т. е. наряду с фотосинтезом способны поглощать органические вещества. В качестве запасных продуктов образуются гликоген, волютин или специфический для синезеленых белок цианофицин.

Синезеленые водоросли никогда не образуют жгутиковых форм или стадий. Размножаются бесполым путем, преимущественно вегетативно. Половое размножение отсутствует. Специализированных органов размножения нет. Вегетативное размножение у одноклеточных организмов осуществляется путем дробления клетки на несколько частей; у нитчатых форм разделение колонии происходит по гетероцистам либо по неспециализированным отмершим клеткам. Участки колонии, служащие

для вегетативного размножения, называют гормогониями. Рост нитчатых водорослей происходит за счет простого деления клеток. При собственно бесполом размножении из обычных живых клеток формируются споры, окруженные толстой стенкой, нередко имеющей различные выросты. Содержимое их богато запасными продуктами. В данном случае споры правильнее именовать покоящимися клетками, поскольку они значительно устойчивее вегетативных. Именно в виде покоящихся клеток — «спор» синезеленые переживают неблагоприятные условия.

Одноклеточные водоросли встречаются одиночно (например, род хроококк — *Chroococcus* или соединяются в группы и обволакиваются слизью (роды микроцистис — *Microcystis* и глеокапса — *Gleocapsa*, клетки которых имеют толстые слоистые стенки).

Из наиболее типичных представителей синезеленых можно отметить следующие. Род осциллятория — *Oscillatoria* — это нитчатая водоросль (рис. 3), состоящая из плоских клеток. Гетероцисты и споры не образуются. Для нее характерно колебательное движение нити, связанное, по-видимому, с выделением слизи. Род лингбия — *Lyngbya* в отличие от осциллятории имеет слизистое влагалище, а среди вегетативных клеток — гетероцисты. Анабена — род *Anabaena* характеризуется извитыми нитями с округлыми вегетативными клетками, спорами и гетероцистами. У ностока — род *Nostoc* отдельные нити водоросли в оптическом разрезе микроскопа очень напоминают цепочку; среди одинаковых синезеленых шаровидных клеток хорошо заметны крупные желтоокрашенные гетероцисты. Такие цепочки шаровидных клеток располагаются группами, объеди-

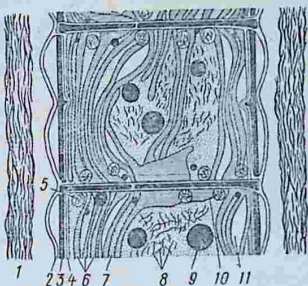


Рис. 3. Схема строения клетки осциллятории — *Oscillatoria* при электронном микроскопировании:

1 — чехол, образованный слизью, 2 — наружная мембрана, 3 — стенки клетки, 4 — внутренняя мембрана, 5 — митохондрия, 6 — фотосинтетические мембраны, 7 — цитоплазма и рибосомы, 8 — ядерные вещества, 9 — запасной продукт — волютин, 10 — граноподобная кристаллическая структура, 11 — газовые вакуоли

ненными слизью в комочки разнообразной величины формы: клубочки, подушечки, чешуйки и т. д. В отдельных случаях величина комочков слизи достигает размеров сливы.

Распространение и хозяйственное значение. Простейшей простоте строения синезеленые характеризуются высокой пластичностью и приспособленностью к переживанию неблагоприятных условий. Они встречаются в пресных и морских водах, на почве и в почве, на глыбах скалах, в снегу и в горячих источниках — гейзерах. Некоторые планктонные виды вызывают «цветение» воды в загрязненных водоемах, другие очищают воду, минерализуя продукты гниения. Отдельные почвенные виды синезеленых (роды *Phormidium*, *Plectonema*) способны усваивать атмосферный азот. В слизи, окружающей колонии ностока, могут поселяться азотфиксирующие бактерии. Многие виды синезеленых водорослей вступают в симбиоз с грибами, образуя лишайники. Обнаружены синезеленые также в корнях саговников и даже в теле простейших (Protozoa).

III. ПОДЦАРСТВО ТАЛЛОФИТЫ ЯДЕРНЫЕ БЕСПЛАСТИДНЫЕ (НИЗШИЕ ГЕТЕРОТРОФНЫЕ) — THALLOBIONTA APLASTIDAE

В составе подцарства два отдела: Грибы — Мусорифиты и Слизевики — Мухорифиты.

Таллом чаще состоит не из клеток, а из нитей, образуемых гифами. В своей совокупности они формируют мицелий. Стенки гиф, как правило, из хитина, редко целлюлозные. У низших грибов и слизевиков вегетативная фаза состоит из плазмодия (многоядерная подвижная цитоплазматическая масса, лишенная клеточных стенок) или псевдоплазмодия (голые одноядерные клетки). Гетеротрофные организмы. Размножение и распространение — с помощью разнообразных спор (полового и бесполого происхождения). Запасные углеводы в виде гликогена (животный крахмал).

ОТДЕЛ ГРИБЫ — МУСОРФИТЫ, FUNGI

Отдел Грибы — огромная группа организмов, насчитывающая 95—100 тыс. видов, но, возможно, и больше. Это группа родственных видов, связанных общностью

происхождения и представляющая крупнейший ряд развития — филу. Отрасль науки, изучающая грибы, имеет микологию.

Особенности морфолого-физиологической организации. Грибы наиболее низкой организации близки к одноклеточным водорослям. На ранних этапах онтогенеза они лишены клеточной стенки. Вегетативное тело подавляющего большинства грибов называют мицелием или грибницей. Мицелий состоит из тонких переплетенных волокнистых или нитевидных образований — гиф. У низших грибов гифы не септированы, т. е. лишены перегородок, и представляют собой как бы одну сильно разветвленную гигантскую клетку. У высших грибов они разделены поперечными перегородками на клетки (членики). Гифы покрыты твердой стенкой (оболочкой), которая только у немногих низших грибов состоит из целлюлозы. У зооспор и некоторых простейших грибов стенка отсутствует. У большинства же стенка гиф имеет более сложный состав: у низших состоит из пектиновых веществ, а у высших — из хитина (полисахарид, содержащий азот), сходного с таковым у насекомых. Поэтому стенка гиф не растворяется в реактиве Швейцера и не дает реакции от действия хлор-цинк-иода.

Важнейшая особенность грибов — отсутствие пластид. Ядра очень мелкие, в количестве 1—2, иногда их много. Запасные продукты откладываются в виде гликогена или жира, крахмал никогда не образуется. Большинство грибов, как сапрофитов, так и паразитов, питается за счет растений.

Размножение. Размножение грибов отличается специфическими особенностями. Так, если у других растений хорошо выражена эволюция полового процесса, приводящая в конечном итоге к образованию цветка, плода, семени, то у грибов хорошо выражена редукция полового процесса.

В связи с этим наблюдаются весьма разнообразные способы вегетативного и бесполого размножения.

Вегетативное размножение происходит: при помощи частей мицелия; хламидоспор; артроспор (оидий) — обособленных члеников с тонкими стенками, на которые распадаются гифы мицелия; почкования, т. е. образования на клетках округлых выростов, отделяющихся от них. Бесполое размножение осуществляется при помощи различных спор, которые образуются в спе-

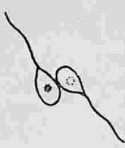
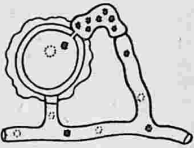
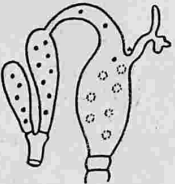
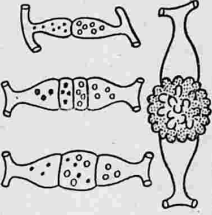
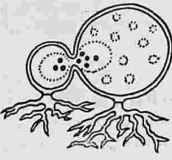
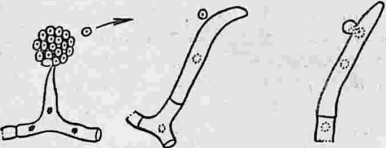
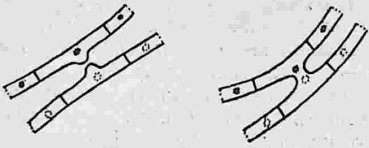
Конъюгация планогамет	 Изогамная	 Гетерогамная	 Оогамная
Контакт гаметангиев			
Конъюгация гаметангиев			
Сперматизация			
Соматогамная			

Рис. 4. Типы полового процесса у грибов

циальных органах, развивающихся на мицелии. У некоторых грибов в цикле развития бывает несколько форм бесполого спороношения.

Половое размножение. У низших грибов формы полового процесса, как изогамного, так и анизогамного, исключительно разнообразны: гологамия, зигогамия, изогамия, гетерогамия, оогамия. Зигота всегда некоторое время находится в покое. Перед прорастанием

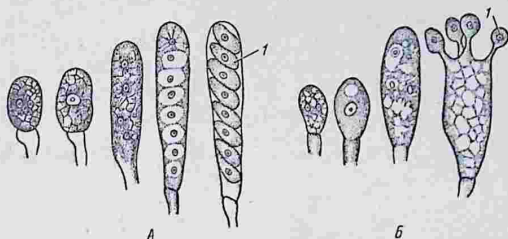


Рис. 5. Половое спороношение у грибов. А — схема развития сумки; Б — схема развития сазидии;

1 — споры

она делится редукционно, так что жизненный цикл почти всех низших грибов проходит в моноплондной фазе (n хромосом), диплоидна лишь зигота ($2n$ хромосом). У высших грибов выделены следующие формы полового процесса: *гаметангиогамия* — слияние двух внешне различных органов полового размножения — гаметангиев, не продуцирующих гамет; *сперматизация* — оплодотворение яйцеклетки женского органа полового размножения (аскогона) спермациями — неподвижными клетками, которые переносятся на трихогину воздушными течениями или насекомыми; *соматогамия* — переползание содержимого одной вегетативной клетки в другую; *автогамия* — попарное слияние ядер в одном членике (рис. 4).

Почти всегда при половом процессе у высших грибов слияние ядер происходит не сразу. Ядра противоположных полов располагаются парами (дикарионы) и делятся синхронно, образуя новые (дочерние) дикарионы. Через некоторое время ядра сливаются. Диплоидное ядро делится редукционно, а гаплоидные ядра становятся ядрами спор полового размножения.

Следовательно, у высших грибов в цикле развития чередуются три фазы: гаплоидная, дикарионная, диплоидная. Диплоидная фаза обычно кратковременна, а гаплоидная и дикарионная длятся основную часть жизненного цикла. Споры полового размножения могут быть двух типов: *аскоспоры* образуются эндогенно, большей частью по 8 в особых члениках, называемых асками или сумками (рис. 5); *базидиоспоры* образуются экзогенно, большей частью по 4 на поверхности особых члеников, именуемых базидиями (рис. 5).

В цикле развития грибов бесполое и половое спороношения обычно чередуются, причем половое спороношение завершает жизненный цикл. Разные формы размножения грибов будут рассмотрены ниже на конкретных примерах.

К вопросу о происхождении грибов. По своей морфолого-физиологической организации грибы обособлены от остального мира живых существ. Строго говоря, их нельзя отнести ни к растениям, ни к животным. В отличие от растений и животных тело грибов состоит не из типичных клеток, а из нитей — гиф. С миром животных их связывает присутствие в обмене веществ мочевины, запасного продукта — гликогена, а также хитина в стенках гиф. Одни микологи считают, что разные группы грибов произошли от разных групп водорослей; разножгутиковых (золотистых), конъюгат, сифоновых, а также красных. В данном случае предполагается полифилетическое происхождение.

Еще старые исследователи (Кон, 1843) обращали внимание на то, что фикомицеты (водные грибы) связаны с водорослями. Речь шла не о простом сходстве, а о родстве. Его обосновывали не только общностью структуры, но и способом размножения. Сказанное дало основание А. Дебари (1866), а затем Х. Гоби (1881) выводить грибы из зеленых водорослей. Таких же взглядов придерживался и И. Сакс (1868). Взгляды авторитетных ученых воспринимались как аксиома выдающимися западноевропейскими ботаниками начала XX в. Р. Веттштейном (1901) и А. Энглером (1912). Именно Р. Веттштейн объединил зеленые водоросли и грибы в одном отделе — Eutallophyta. Известный русский ботаник К. Мережковский (1909) называл водные грибы белыми водорослями. Из современных ученых происхождение грибов от водорослей (одноклеточных разножгутиковых) обосновывает И. Бесси (1950).

Только к началу XX в. более отчетливо формируется концепция о происхождении грибов от разных систематических групп водорослей. Сторонниками полифилетиче-

ского происхождения грибов являются Ч. Бесси (1907), А. Энглер (1912), а из современных ученых — видный французский альголог М. Шадефо (1960). Он склонен выводить, в частности, аскомицеты и базидиомицеты из красных водорослей, а фикомицеты — из хризофитовых и пиррофитовых водорослей.

Итак, первая теория связывает происхождение грибов или с зелеными водорослями (монофилетическое), или с разными группами водорослей (полифилетическое). В обоих случаях грибы — это прежде всего явно регрессивная группа растений, утративших хлоропласты.

Вторая концепция происхождения грибов основывается на положении, что грибы — изначально бесхлорофилльные организмы. Значит, происходят они не от водорослей, а от простейших животных организмов (гетеротрофных). Речь обычно идет о жгутиковых и безжгутиковых амебовидных флагеллятах. Именно таких взглядов придерживались в своих более поздних работах Х. Гоби (1883), А. Фишер (1892). Из числа современных авторов эту теорию разрабатывали У. Смит (1933) и позднее Ф. Моро (1955), Г. Убрижи и И. Вереш (1966).

Интересно отметить, что некоторые современные исследователи, например Л. Оливье (1967), считают, что слизевики должны быть отнесены к миру животных. Такие взгляды высказывались еще в середине прошлого столетия (Дебари, 1858 и др.). Из русских ученых за происхождение грибов от бесхлорофилльных организмов, помимо Х. Гоби, высказывались А. Генкель (1923), А. Ячевский (1927), Д. Зеров (1972). Теория происхождения грибов от простейших животных — амебoidных — более предпочтительна. Она подтверждается как ходом онтогенеза, так и биохимическими особенностями бесхлорофилльных организмов. Дело в том, что даже бесхлорофилльные гетеротрофные водоросли, относимые к зеленому, в качестве запасного продукта накапливают крахмал. У грибов же крахмала нет.

Происхождение грибов от зеленого автотрофного предка с последующей полной утратой пластид представляется маловероятным. Еще более невероятно допустить, что из клеточных организмов с целлюлозной стенкой (например, красные водоросли) появились неклеточные — гифовые с пектиново-хитиновой стенкой (например, сумчатые грибы).

Общебиологическое и хозяйственное значение. Грибы играют большую роль в круговороте веществ в природе. Они, как и бактерии, минерализуют органические вещества и принимают участие в образовании гумуса. Особенно изобилует грибами, а также бактериями верхний слой почвы, пронизанный корнями высших растений, так называемая ризосфера. Грибы здесь улучшают условия питания высших растений, превращая сложные органические соединения в более простые. Они не только повышают плодородие почвы; разрушая органические остатки, грибы очищают почву от зачатков патогенных организмов.

Грибы, вызывающие спиртовое брожение (дрожжи), широко используются в хлебопечении, производстве вина, спирта, пива, кваса, кефира. Кроме того, дрожжи используют как пищевой, кормовой и лечебный продукт. Шляпочные грибы имеют пищевое значение. Некоторые виды грибов используют как промышленное сырье для получения лекарств, в основном антибиотиков. Промышленное производство лимонной кислоты основано на использовании черной плесени — *Aspergillus niger*. Не менее важна их роль как симбионтов микотрофных деревьев, кустарников и трав в образовании эндотрофной и эктотрофной микоризы.

С другой стороны, многие грибы вызывают болезни сельскохозяйственных растений. Громадный ущерб народному хозяйству приносят грибы, разрушающие древесину. В среднем они уничтожают от 10 до 30 % заготавливаемой древесины. Кроме того, грибы портят смазочные масла, нефтепродукты, вызывают коррозию металлов, разрушают кожу, бумагу, ткани. Большой, часто невосполнимый ущерб наносят грибы книгохранилищам. Насчитывают около 200 видов грибов, разрушающих книги. При плохо организованном хранении грибы вызывают порчу сельскохозяйственных продуктов: зерна, муки, кормов, плодов и т. д.

Как показал Н. И. Вавилов, в центрах сосредоточения (разнообразия) видов растений отмечается и центр разнообразия их паразитов. Распространение — интродукция возделываемых растений ведет и к распространению соответствующих видов и форм паразитических грибов.

Некоторые виды грибов вызывают болезни кожи и волосного покрова у человека и животных, а также

отравления. Грибы паразитируют в теле организмов, имеющих кислую реакцию, которую не выдерживает большинство патогенных бактерий.

Классификация грибов. Долгое время в основе классификации грибов лежали два критерия: структура вегетативного тела и форма спороношения. Но поскольку структура вегетативного тела грибов однообразна, ряд групп невозможно различать по этому признаку. Оказалось также, что отдельные группы грибов имеют разные формы спороношения. Причем даже у одного вида, например у линейной ржавчины — *Puccinia graminis*, насчитывают 5 форм спороношения. Некоторые из них так резко между собой различаются, что в пору таких спороношений линейную ржавчину принимали за другой вид. Такое явление у грибов называют плеоморфизмом.

Для определения грибов более надежны формы полового спороношения. На основе этого признака, а также имея в виду происхождение грибов от примитивных водорослей или бесхлорофильных амебоидных организмов, грибы классифицируют на следующие 4 класса: Фикомицеты (грибы-водоросли) — *Phycomycetes*, Сумчатые грибы — *Ascomycetes*, Базидиомицеты — *Basidiomycetes*, Несовершенные грибы — *Fungi imperfecti*.

Современные представления о морфологии, биохимии, физиологических свойствах и онтогенезе послужили основой для новой системы грибов. При этом использовали и строение двигательного аппарата — жгутиков. На этой основе грибы дифференцируют на 3 отдела (П. Аркс, Д. Зеров, М. Зерова).

1. Хитридиевые грибы — *Chytridiomycota*: монады¹ несут один бичевидный жгутик, прикрепленный к заднему концу таллома. Это наиболее примитивные организмы, которые вместе со следующим типом относят к низшим грибам.

2. Сапролегниевые грибы — *Saprolegniomycota*. Относимые сюда виды имеют два жгутика: один перистый, направленный вперед, второй гладкий, направленный назад. Сюда относят также виды, несущие один перистый жгутик (они формируют особый класс — Гифохитридиомицеты — *Hyphochytridiomycetes*).

¹ Монады — одноклеточные подвижные организмы.

3. Настоящие грибы — Eumycota. Здесь объединены все грибы, у которых нет жгутиковой стадии. Вегетативное тело представлено развитым мицелием. Это наиболее обширный отдел, охватывающий все высшие грибы. Сюда относят также зигомицеты. А. Кронквист объединяет слизевики и грибы в одном отделе — Fungi.

В этой классификации Несовершенные грибы — Fungi imperfecti — в качестве особого класса не выделяются.

С течением времени наблюдается бурный прогресс в совершенствовании классификации грибов. Однако подразделение их на высшие систематические группы остается относительно стабилизированным.

Отдел Грибы — Mycophyta здесь подразделен на 5 классов¹:

1. Фикомицеты — Phycomycetes

подкласс Архимицеты — Archimycetidae

подкласс Оомицеты — Oomycetidae

подкласс Зигомицеты — Zygomycetidae

2. Трихомицеты — Trichomycetes

3. Аскомицеты, или Сумчатые грибы, — Ascomycetes

подкласс Голосумчатые — Gymnoascomycetidae

подкласс Плодосумчатые — Carpoascomycetidae

подкласс Локулоаскомицеты — Loculoascomycetidae

4. Базидиомицеты — Basidiomycetes

подкласс Холобазидиомицеты — Holobasidiomycetidae

подкласс Фрагмобазидиомицеты — Phragmobasidiomycetidae

5. Несовершенные грибы — Deuteromycetes (Fungi imperfecti)

порядок Гифомицеты — Hyphomycetales

порядок Меланкониевые — Melanconiales

порядок Сферопсидные — Sphaeropsidales

КЛАСС ФИКОМИЦЕТЫ — PHYCOMYCETES

Общее число видов около 1000. Важнейший признак общей организации — отсутствие мицелия или наиболее простой (примитивный) мицелий, гифы которого не разделены перегородками.

¹ М. В. Горленко (1976) дифференцирует грибы на 7 классов. Три подкласса фикомицетов даны в ранге классов: Chytridiomycetes, Oomycetes, Zygomycetes.

ПОДКЛАСС АРХИМИЦЕТЫ — ARCHIMYCETIDAE

Архимицеты, иначе Хитридиомицеты — Chytridiomycetidae, охватывают 400 видов. Vegetативное тело представлено голой цитоплазматической клеткой — амебондом — либо в виде округлой отдельности, от которой отходят слаборазвитые гифы, не разделенные перегородками. Возникающая в ходе онтогенеза подвижная форма жизни — зооспора — имеет один жгутик, прикрепленный к заднему концу монады. Формы полового процесса исключительно разнообразны (гологамия, изогамия, гетерогамия, зигогамия и др.). Бесполое размножение осуществляется зооспорами.

Наиболее широко распространены и хорошо известными представителями подкласса являются роды ольпидий — *Olpidium* и синхитрий — *Synchytrium*. У видов обоих родов все вегетативное тело превращается в спорангий или в группу спорангиев. Такое явление называют голокарпией¹. Род ольпидий объединяет преимущественно паразитических представителей.

Рассмотрим цикл развития ольпидия капустного — *Olpidium brassicae* (рис. 6). Этот гриб паразитирует на рассаде капусты и вызывает заболевание, известное под названием «черная ножка». Вегетативное тело паразита — плазмодий — в виде голого комочка цитоплазмы развивается в клетках эпидермы или паренхимы коры молодых растений. Ядра размножаются делением, затем плазмодий покрывается стенкой и превращается в шаровидный зооспорангий, покрытый тонкой бесцветной или бледно-желтой оболочкой 7—10 мкм в диаметре. На зооспорангии образуется длинная выводная трубка, которая достигает поверхности органа. Через

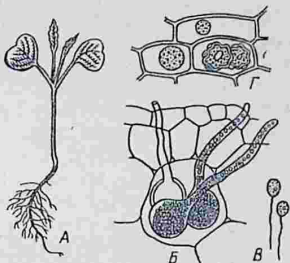


Рис. 6. Ольпидий капустный — *Olpidium brassicae*. А — черная ножка на капустной рассаде; Б — зооспорангий в клетке корневой шейки; В — зооспоры; Г — голые протопласты и зиготы

Рассмотрим цикл развития ольпидия капустного — *Olpidium brassicae* (рис. 6). Этот гриб паразитирует на рассаде капусты и вызывает заболевание, известное под названием «черная ножка». Вегетативное тело паразита — плазмодий — в виде голого комочка цитоплазмы развивается в клетках эпидермы или паренхимы коры молодых растений. Ядра размножаются делением, затем плазмодий покрывается стенкой и превращается в шаровидный зооспорангий, покрытый тонкой бесцветной или бледно-желтой оболочкой 7—10 мкм в диаметре. На зооспорангии образуется длинная выводная трубка, которая достигает поверхности органа. Через

¹ Голокарпия — от греч. «голос» — весь, «карпус» — плод.

эту трубку зооспоры выходят наружу и попадают в почвенную воду. Одножгутиковые зооспоры приближаются к новому растению, проникают в эпидерму и переливают в ее клетки свое содержимое. Затем начинается развитие нового зооспорангия. При благоприятных условиях цикл развития длится 2—3 дня.

Половой процесс изогамный. Гаметы, сливаясь, образуют планозиготу¹, которая имеет соответственно 2 ядра и 2 жгутика. Планозигота одевается толстой оболочкой и зимует в теле растения-хозяина. При прорастании планозиготы ядра сливаются, а затем делятся редукционно, образуя плазмодий, из которого развивается зооспорангий с зооспорами. Меры борьбы с *O. brassicae* — умеренно влажное содержание парников и дезинфекция почвы (например, формалином).

Другой важнейший представитель подкласса — род синхитрий — *Synchytrium*. Все объединяемые здесь виды — внутриклеточные паразиты — вызывают появление на теле растения-хозяина ярко окрашенных бородавок, опухолей и других наростов на листьях, стеблях, цветках, корневищах, клубнях и других органах. Возбудителем рака картофеля является *S. endobioticum*. Вегетативное тело паразита имеет вид амебоида, который заполняет всю полость пораженной клетки растения-хозяина. Клетки, окружающие пораженные участки ткани, многократно делятся, что приводит к образованию на клубнях бугристых наростов. Пораженные клубни часто недоразвиты и содержат мало крахмала.

Бесполое размножение осуществляется, как и у ольпидия, зооспорами. Именно зооспоры проникают в развивающийся клубень и там превращаются в амебоид. Половой процесс изогамный. Зооспоры сливаются и дают гаметы. В результате образуется двужгутиковая подвижная планозигота с диплоидным ядром. Меры борьбы с *S. endobioticum* — обработка почвы соответствующими химикатами, но наиболее перспективная мера — селекция ракоустойчивых сортов картофеля.

ПОДКЛАСС ООМИЦЕТЫ — ООМУСЕТІDAE

У представителей этого подкласса, как и у следующего, хорошо развит мицелий. Сильно разветвленные гифы лишены перегородок — септ, но содержат много

¹ От греч. «планос» — движущийся.

ядер. Поперечные перегородки в гифах возникают только при отчленении органов размножения. Большая часть жизненного цикла оомицетов проходит в моноплоидном состоянии. Диплоидна лишь зигота, при прорастании которой происходит редукционное деление. Жизненный цикл большинства видов в значительной мере связан с водной средой.

В составе класса 4 порядка. Рассмотрим представителей двух порядков: Сапролегниевых и Пероноспоровых.

Порядок Сапролегниевые — Saprolegniales (20 родов, около 200 видов). Характеризуется хорошо развитым мицелием, бесполом размножением, двужгутиковыми зооспорами, оогамным половым процессом; в оогонии развивается, как правило, несколько яйцеклеток. Сапрофиты и паразиты растительных и животных организмов.

Для сапролегниевых характерно отсутствие сперматозоидов, образование в оогониях по несколько яйцеклеток. Зооспоры всегда двужгутиковые.

Наиболее широко известен род сапролегния — *Saprolegnia*. Один из видов этого рода — *S. mixta* (рис. 7) развивается в пресных водоемах как сапрофит (на отмерших насекомых) или как паразит (на яйцах лягушек и рыб). Паразитируя на рыбьей икре, наносит большой вред рыбному хозяйству.

При половом размножении на гифах образуются оогонии и антеридии. Оогоний имеет шаровидную форму, внутри него формируется несколько одноядерных яйцеклеток. Гифа с антеридием имеет удлиненную форму, растет в сторону оогония и стыкуется с ним. Затем

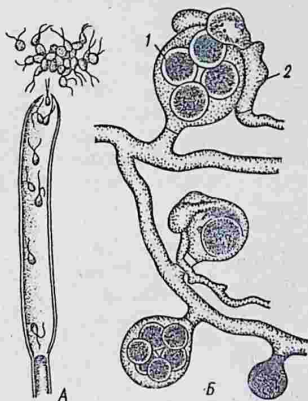


Рис. 7. Сапролегния — *Saprolegnia mixta*. А — зооспоры, выходящие из зооспорангия; Б — половой процесс у сапролегнии:

1 — оогоний с яйцеклетками, 2 — антеридий

выросты антеридия через поры проникают внутрь оогония и достигают яйцеклеток. Оболочка выроста лопается, и часть содержимого с одним ядром сливается с яйцеклеткой. Оплодотворенные яйцеклетки покрываются стенкой и превращаются в ооспоры. По окончании периода покоя ооспора прорастает в гифу с зооспорангием. Перед прорастанием ооспоры делятся редукционно. При бесполом размножении на концах гиф отделяются зооспорангии, которые продуцируют первичные зооспоры грушевидной формы. На переднем конце они несут два жгутика: гладкий бичевидный и перистый. Через 30—40 мин зооспоры покрываются стенкой. Спустя еще 50—60 мин из первичной зооспоры после разрыва ее стенки выходит вторичная зооспора, голая, почковидная, тоже с двумя жгутиками, но иначе ориентированными: один из них — перистый — направлен вперед, второй — гладкий — направлен назад. Таким образом, у сапролегниевых наблюдается диморфизм ооспор. При соприкосновении с благоприятным субстратом (трупом животного, например) зооспора покрывается стенкой, а затем прорастает, т. е. дает гифу, которая частично внедряется в субстрат.

Порядок Пероноспоровых — Peronosporales объединяет около 500 видов. Мицелий сильно развит. Большинство видов — паразиты травянистых растений. Есть весьма опасные паразиты важнейших сельскохозяйственных культур, например *Phytophthora infestans*, вызывающая заболевание ботвы картофеля и клубней. Мицелий развивается в мезофилле листьев, что приводит к некрозу (отмиранию) клеток хлорофиллоносной паренхимы. В результате на листьях образуются бурые некротические пятна. Развитие паразита ведет к резкому сокращению зеленой поверхности растения, а отсюда к снижению урожая клубней и содержания крахмала.

Размножается фитофтора, как правило, только бесполым путем. Гифы паразита через устьица высываются наружу, симподиально ветвятся и отчленяют овальные конидии, которые затем переносятся воздушными течениями и попадают с капельками дождя или росы на листья. Конидии развиваются как зооспорангии, продуцирующие двужгутиковые зооспоры. Через эпидерму они проникают внутрь листа и прорастают в мицелий. При недостаточной влажности и высокой

температуре конидия прорастает непосредственно в гифу (переход от водного к наземному образу жизни). Заболевание быстро распространяется в дождливую погоду, так как темп размножения *Ph. infestans* зооспорами значительно выше, чем конидиоспорами. Конидии или зооспоры, попадая на почву, могут заражать клубни картофеля, вызывая в них гниль.

Половое размножение наблюдается лишь вне растения-хозяина, в почве, и происходит так же, как у *Saprolegnia mixta*. Зимуют ооспоры и мицелий на растительных остатках.

Меры борьбы — агротехнические мероприятия, опрыскивание бордоской жидкостью, выведение устойчивых сортов.

Многие представители подкласса Oomycetidae поражают и другие сельскохозяйственные растения: *Plasmopara viticola* вызывает болезнь винограда — милдью, *P. brassica* — болезнь капусты, *Peronospora tabacina* — болезнь табака и др.

ПОДКЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ — ZYGOMYCETIDAE

В составе подкласса около 500 видов. Их распределяют в 4 порядка, из которых наиболее распространены два: Мукоровые — Mucorales (в основном почвенные сапрофиты) и Энтомофторовые — Entomophthorales (паразиты на насекомых). Зигомицеты резко обособлены от двух предыдущих подклассов Фикомицетов.

Из зигомицетов общеизвестен род мукор. В СССР широко распространен мукор муцедо — *Mucor mucedo*. Этот сапрофит развивается в почве, особенно часто на конском навозе, а также на пищевых продуктах. Размножается преимущественно бесполым способом. На мицелии развиваются многочисленные вертикальные спорангиеносцы со спорангиями (рис. 8). Верхняя часть спорангиеносца вдаётся в спорангий, образуя колонку. Содержимое спорангия распадается на множество многоядерных спор. После созревания оболочка спорангия лопается и споры рассеиваются.

Половой процесс сравнительно редок. Чаще всего он возможен в том случае, если рядом окажутся два гетероталлических мицелия (гомоталлические зигомицеты встречаются относительно редко). Гифы этих мицелиев дают специальные отростки, именуемые подвесками (или

суспензорами); они растут навстречу друг другу и смыкаются. На расширенных концах подвесков отделяются многоядерные членики (клетки). Их называют гаметангиями, хотя гаметы в них не дифференцируются. Стенки гиф в месте их соприкосновения растворяются, и содержимое обеих клеток, в том числе ядра, сливается. Образовавшаяся зигота покрывается толстой стенкой.

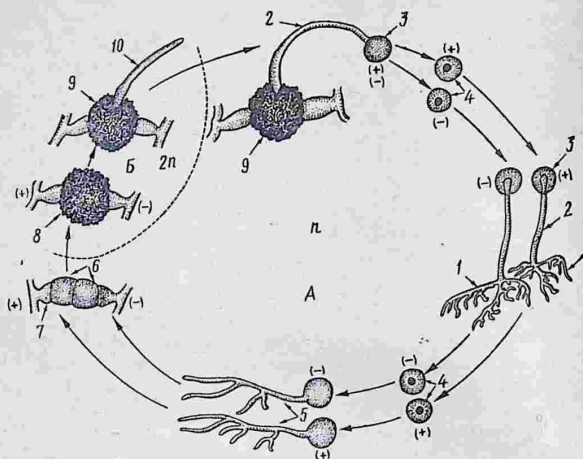


Рис. 8. Жизненный цикл мукора — *Mucor mucedo*. А — монопллоид; Б — диплоид:

1 — два гетероталлических мицелия, 2 — спорангиеносец, 3 — спорангий, 4 — споры, 5 — прорастание спор, 6 — гаметангий, 7 — подвесок, 8 — зигоспора, 9 — прорастающая зигоспора, 10 — промицелий

После периода покоя зигота прорастает в короткую гифу, увенчанную спорангием. При формировании спор диплоидные ядра редукционно делятся.

В неблагоприятных условиях, например при недостатке кислорода или когда мукор оказывается в водной среде, его мицелий делится поперечными перегородками на членики (оидии). Последние покрываются толстой стенкой и превращаются в хламидоспоры. В них накапливаются запасные продукты, главным образом жиры. С наступлением благоприятных условий хламидоспоры прорастают в мицелий.

При обильном питании, например в сахарном растворе, оидии округляются и делятся путем почкования. В этих условиях оидии, например мукора яванского — *M. javanicus*, вызывают спиртовое брожение (мукоровые дрожжи).

КЛАСС ТРИХОМИЦЕТЫ — TRICHOMYCETES

Небольшая по числу видов систематическая группа. Происхождение их и положение в системе вызывают разногласия. Мицелий неветвящийся, развит слабо; гифы до 1 см длины, членистые или лишены перегородок. Обитают в желудке, кишечнике или на анальных пластинках насекомых, ракообразных и других беспозвоночных. Размножение половое и бесполое — конидиями или артроспорами. Преимущественно паразиты. Возможно, однако, что это даже не грибы, а водоросли, утратившие хроматофоры.

В составе класса 3 порядка. Наиболее хорошо изученные представители — ацеллярия — *Acellaria* и спартиелла — *Spartiella* (рис. 9).

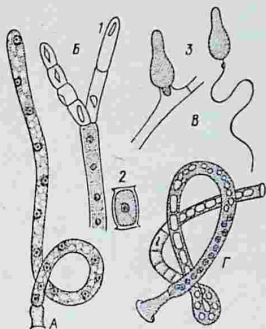


Рис. 9. Трихомицеты — Trichomycetes. А — таллом (общий вид); Б — ацеллярия — *Acellaria*; Б — спартиелла — *Spartiella*; Г — энтеробриус элегантный — *Enterobryus elegans*:

1 — верхушки талломов с пустыми спорангиями, 2 — спорангиоспора, 3 — конидии с придатками до и после отделения от конидиеносца

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, — ASCOMYCETES

Этот класс объединяет около 30 тыс. видов. Все они имеют развитый мицелий, который состоит из членистых гиф. Членики гиф иногда называют клетками. Членики бывают одно-, двух- или многоядерными. Важно отметить, что членики (в отличие от клеток!) имеют крупные центральные отверстия в перегородках, их разде-

ляющих. Через эти отверстия цитоплазма и ядра могут передвигаться из одного участка гифы в другой.

Мицелий сумчатых обычно погружен в субстрат, на поверхности образуются лишь органы размножения. Большинство видов — сапрофиты. Они живут в почве, питаются остатками отмерших растений, поселяются на пищевых продуктах. Среди сумчатых известны и паразиты растений, реже — животных и человека.

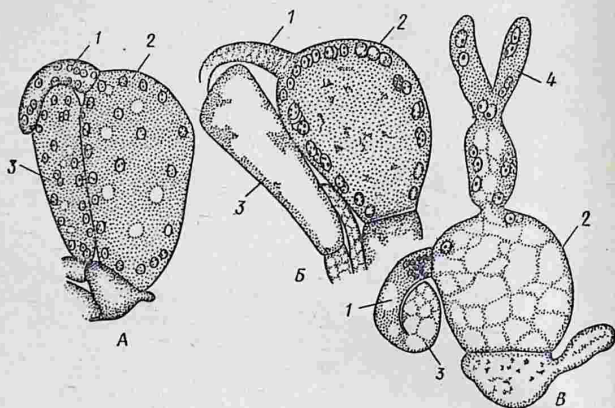


Рис. 10. Половой процесс у пиронемы — *Pyronema omphaloides*.
А; Б; В — последовательные стадии процесса:
1 — трихогина, 2 — аскогон, 3 — антеридий, 4 — дикарионные аскогенные гифы

Бесполое размножение осуществляется главным образом конидиями. Только у немногих видов образуются спорангии. Половое размножение — посредством аскоспор, которые образуются в асках (сумках) в результате полового процесса.

У большинства высокоорганизованных Ascomycetes развиваются специальные органы полового размножения: женский — архикарп и мужской — антеридий. Архикарп внешне похож на карпогон багрянок (рис. 10) и состоит из двух клеток: нижней вздутой — аскогона и верхней цилиндрической, воспринимающей клетки (гифы) — трихогины. Антеридий представлен одной ци-

либрической клеткой. Содержимое архикарпа и антеридия — неспециализированный многоядерный протопласт. Однако гаметы в этих органах не образуются. Антеридий примыкает к верхушке трихогины, содержи-

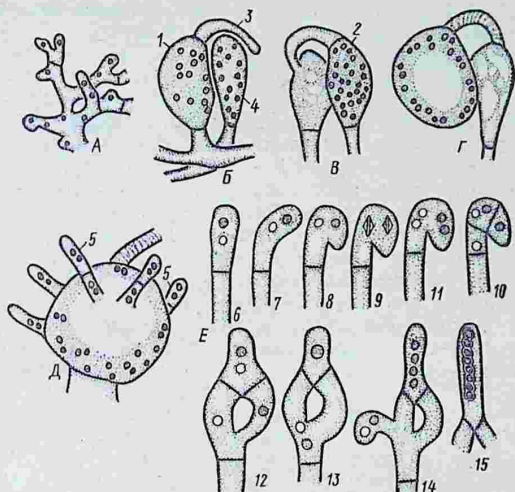


Рис. 11. Процесс образования сумок с аскоспорами у аскомицетов. А — мицелий; Б — органы полового воспроизведения; В — слияние трихогины и антеридия и переход протопласта последнего в аскоген; Г — образование в аскогене дикарионов; Д — развитие аскогенных гиф; Е — образование сумки и сумкоспор:

1 — архикарп, 2 — аскогон, 3 — трихогина, 4 — антеридий, 5 — аскогенные гифы, 6 — дикарион на верхушке аскогенной гифы, 7—12 — схема завершения полового процесса, 13 — образование зиготы, 14—15 — редукционное деление и последующее развитие сумки с аскоспорами

мое его переливается в архикарп, и происходит слияние цитоплазмы (рис. 10). При этом наблюдается интереснейшее явление, свойственное лишь грибам: ядра обоих протопластов попарно сближаются, но не сливаются и не образуют диплоидной зиготы. Такие пары

ядер именуют дикарионами. Каждый дикарион состоит из ядер разного происхождения: аскогонного (женского) и антеридиального (мужского). Сразу же после формирования дикарионов из аскогона начинают развиваться ветвящиеся выросты — аскогенные гифы. В них переходят дикарионы, которые затем синхронно делятся, образуя новые, дочерние дикарионы. Соответственно образованию новых дикарионов в аскогенных гифах возникают перегородки (рис. 11).

Таким образом, каждый членик содержит по одному дикариону. Следовательно, у примитивных *Ascomycetes* в цикле развития доминирует моноплоидная фаза, диплоидна лишь зигота. У высокоорганизованных чередуются три фазы: моноплоидная (основная), дикарионная и очень непродолжительная диплоидная. Между асками (аскогенными гифами) всегда находятся «стерильные» гифы — выросты мицелия, называемые парафизами. Парафизы выполняют буферную роль, но возможно, что они способствуют и рассеиванию аскоспор. Аски и парафизы образуют гимениальный слой (гимений). В решающей фазе полового процесса в верхушечных члениках дикарионных — аскогенных гиф сливаются гетероталлические ядра. Тут же происходит редукционное деление зиготы, в результате чего получаются 8 (иногда 4) гаплоидных клеток — аскоспор. Верхушечные членики, в которых содержатся аскоспоры, разрастаются и приобретают цилиндрическую форму. Теперь их называют сумками или асками. Важное значение сумки как органа полового спороношения состоит в том, что в ней происходит конечный этап полового процесса — слияние дикарионных ядер, редукционное деление и образование сумкоспор.

Гимениальный слой у сумчатых расположен на плотном сплетении гиф, именуемом плодовым телом. В большинстве случаев плодовое тело более или менее окружает гимений. У более просто организованных сумчатых грибов плодовые тела не образуются, и сумки развиваются непосредственно на гифах мицелия. На основе наличия или отсутствия плодового тела класс сумчатых грибов подразделяют на 3 подкласса: Голосумчатые, Плодосумчатые (*Эуаскомицеты*) и Локулоаскомицеты).

ПОДКЛАСС ГОЛОСУМЧАТЫЕ — PROTOASCOMYCETIDAE, GYMNOASCOMYCETIDAE

В рамках этого подкласса выделяют два или три порядка.

Порядок Первичносумчатые, или Эндомицетовые, — Protascales, или Endomycetales. Аски образуются из зиготы. Они образуются на мицелии поодиночке без участия аскогенных гиф или, если мицелий не сформиро-

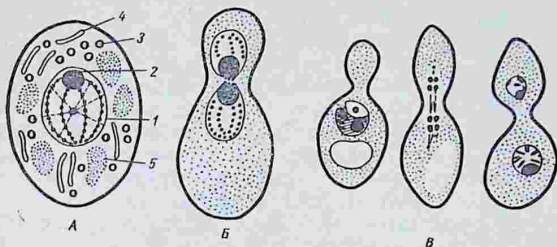


Рис. 12. Дрожжи — *Saccharomyces*. А — клетка хлебопекарных дрожжей — *S. cerevisiae*; Б — то же, в стадии почкования и ядерного деления; В — последовательные стадии деления винных дрожжей — *S. vini*:

1 — ядро, 2 — ядрышко, 3 — вакуоли, 4 — митохондрии, 5 — гликоген

ван, в отдельных клетках (члениках). У наиболее примитивных форм, например у рода *Endomyces*, многочленистый мицелий обычно распадается на отдельные клетки — членики. Затем они размножаются почкованием. Сюда относят высоко специализированную группу — дрожжевые грибы. Из них наиболее широко распространены пивные, или хлебопекарные, дрожжи — *Saccharomyces cerevisiae*. Они вызывают спиртовое брожение и имеют большое практическое значение в пивоваренной промышленности, хлебопечении, производстве спирта¹. Известны только в культуре. Мировое производство пекарских дрожжей — 700 000 т, а сухих кормовых — 200 000 т.

Вегетативное тело состоит из одиночных овальных клеток с одним ядром. Бесполое размножение осуществляется почкованием (рис. 12).

¹ Известны остатки пивоварен и хлебопекарен, сооруженных 7—8 тыс. лет назад.

В неблагоприятных для вегетативного размножения условиях происходит половой процесс, в результате которого внутри клетки развивается сумка с 4 или 8 аскоспорами. В виноделии используют другой вид — *S. vini* или *S. ellipsoideus* (винные дрожжи). Живет на поверхности или в мякоти сочных плодов.

Виды рода кандиды — *Candida* имеют мицелий, легко распадающийся на отдельные почкующиеся членики. Этим они настолько сходны с дрожжами, что обычно причисляются к последним. Вид *Candida (Torula) utilis* издавна использовался для получения кормовых дрожжей. Другой вид — *C. albicans* известен как возбудитель заболеваний человека и животных — кандидомикозов. В последние годы некоторые виды *Candida* (*C. guilliermondii*, *C. lipolytica*, *C. tropicalis* и др.) приобрели большое народнохозяйственное значение благодаря своей способности активно потреблять углеводороды нефти. Эти дрожжи содержат до 60 % белка и используются как компонент белкового питания сельскохозяйственных животных.

ПОДКЛАСС ПЛОДОСУМЧАТЫЕ — EUASCOMYCETIDAE, CARPOASCOMYCETIDAE

Основной признак — образование плодовых тел, которые развивают гимениальный слой. К этому подклассу относят подавляющее большинство Ascomycetes. Дальнейшая классификация на порядки основывается на форме плодового тела. У грибов различают 4 основные формы плодовых тел.

1. *Клейстотеции*. Замкнутые плодовые тела, у которых гимениальный слой окружен тесно сомкнутым мицелием (рис. 13). Аскоспоры в одних случаях освобождаются после сгнивания и разрушения стенки плодового тела, в других — стенка клейстотеция тонкая и ломается при созревании аскоспор.

2. *Перитеции*. Плодовые тела грушевидной формы с узким отверстием на вершине. По мере созревания сумки подходят к отверстию перитеция, вскрываются и рассеивают аскоспоры.

3. *Апотеции*. Плодовые тела открытые, чашевидной или блюдцевидной формы. Гимениальный слой (сумки и парафизы) расположен на поверхности плотным слоем. Сумки цилиндрической формы.

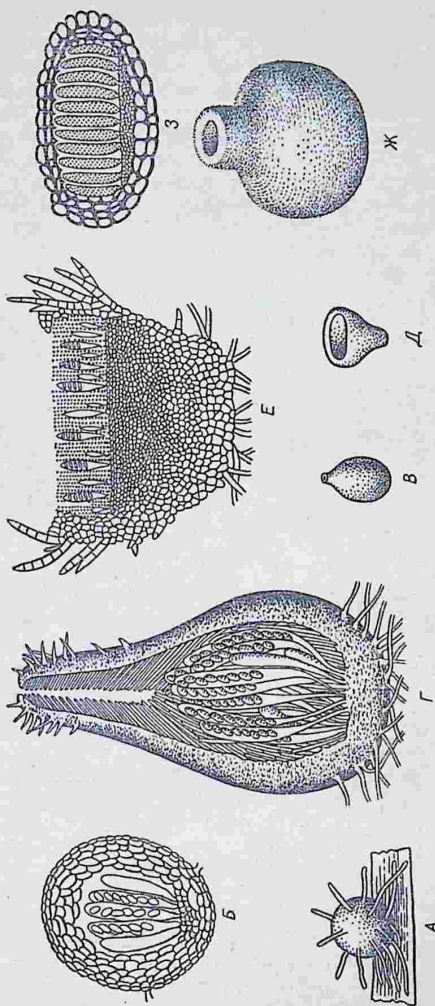


Рис. 13. Плодовые тела сумчатых грибов. А — Б — клейстотеций, В — Г — перигеций, Д — Е — апотеций, Ж — З — псевдопегий; А, В, Д, Ж — вид снаружи, Г, Е, З — в разрезе (сильно увеличено)

4. *Псевдотеции*. По форме тела они напоминают перитеции, но представляют не сплетение гиф, а полости (локулы) в строении плодового тела. В каждой отдельной локуле расположена одна или несколько сумок. В зрелых плодовых телах «ткань», разделяющая отдельные локулы, обычно разрушается. Этот оригинальный тип плодового тела встречается у многих систематических групп сумчатых грибов. Их выделяют в особый подкласс — Локулоаскомицеты — *Loculoascomycetidae*.

Перечисленные формы плодовых тел имеют представители плодосумчатых.

Порядок Периспориевые, или Эризифовые, — *Perisporiales, Erysiphales*. Основные признаки: плодовые тела клейстотеции, однако сумки в клейстотециях расположены не беспорядочно, как у плектасковых, а соединены параллельно в пучок и высвобождаются в результате разрыва покровов плодового тела. Аскоспоры разбрасываются активно. Наибольшее значение имеют мучнеросные паразитические грибы семейства Эризифовые — *Erysiphaceae*.

Эризифе злаковая — *Erysiphe graminis* — злостный паразит злаков. На пораженных органах образуется характерный белый налет. Существует много рас.

Мучнистая роса — *Sphaerotheca mors-uvae* — широко распространенный паразит крыжовника. Поражает плоды и молодые побеги растений. Гифы паразита развиваются на поверхности органов. Некоторые из них небольшими гаусториями — выростами гиф проникают внутрь пораженных тканей, откуда извлекают органические вещества для питания. Бесполое размножение осуществляется, как и у предыдущего вида, посредством конидий. Это происходит так: некоторые гифы мицелия принимают вертикальное положение и отчленяют бесцветные одноядерные конидии, плотным мучнистым слоем покрывающие пораженный орган. Отсюда название — мучнистая роса. Конидии с помощью ветра переносятся на соседние растения и заражают их. При половом размножении образуются клейстотеции. Каждый из них содержит по одной сумке. Меры борьбы — обрезка и уничтожение пораженных частей питающего растения, опрыскивание фунгицидами, разведение устойчивых сортов.

Группа порядков Пиреномицеты — *Pyrrenomycetidae*.

Под пиреномицетами обычно понимают целую группу родственных порядков. Общее число видов около 15 тыс. У всех представителей плодовое тело перитеций. Основные признаки различия порядков — в структуре, окраске и местоположении перитеция. Из многочисленных паразитических видов отметим лишь важнейшие.

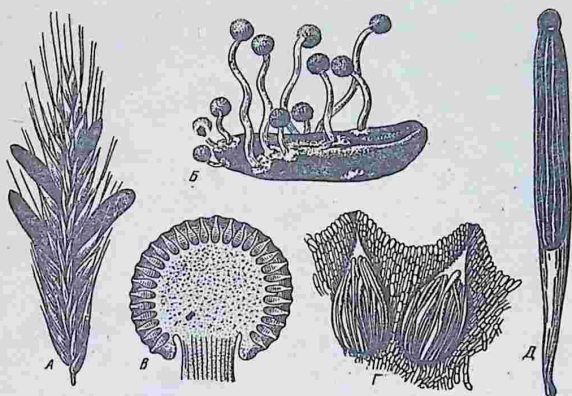


Рис. 14. Спорынья — *Claviceps purpurea*. А — колос ржи со склеротиями; Б — стромы, выросшие на перизимовавшем склеротии; В — продольный разрез через строму с перитециями; Г — продольный разрез через перитеции с сумками; Д — сумка с нитевидными аскоспорами

Род спорынья — *Claviceps* включает около 10 видов, паразитирующих на злаках. Наиболее известен как злостный паразит ржи и многих дикорастущих злаков — *C. purpurea* (рис. 14). Мицелий проникает в завязь пестика, разрушает его ткани и образует конидиальное спороношение. Поражение спорыньей легко обнаружить в период созревания урожая, когда вместо отдельных зерновок из колосков выдаются крупные темно-фиолетовые выросты — рожки спорыньи (склеротии).

Склеротии зимуют на почве. К началу цветения ржи они прорастают, образуя несколько нитевидных выростов, увенчанных шаровидными головками — стромами.

В эти головчатые образования (стромы) погружены перитеции, заполненные длинными цилиндрическими асками, содержащими нитевидные аскоспоры. Они активно выбрасываются, с помощью ветра попадают на рыльца злаков и прорастают. Мицелий проникает в

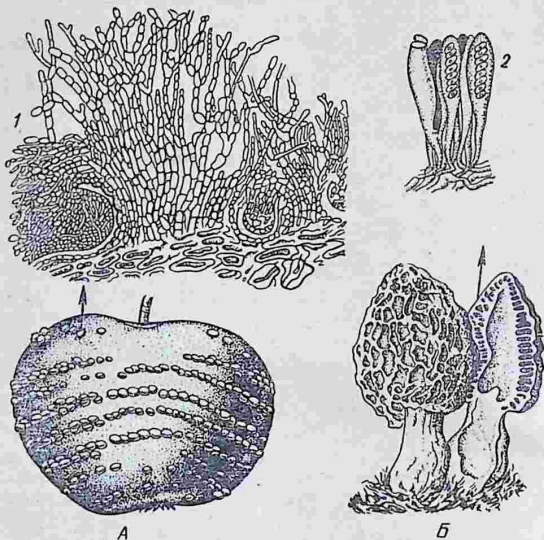


Рис. 15. Сумчатые грибы из порядка Дискомицетов — *Discomycetidae*. А — яблоко с конидиальными подушечками склеротинии — *Sclerotinia fructigena*; Б — сморчок — *Morchella esculenta*:

1 — разрез через конидиальные подушечки, 2 — часть гимения с сумками и аскоспорами

завязь пестика и разрушает ее. Затем наступает конидиальное спороношение. При этом гифы гриба выделяют капельки сладкой жидкости — медвяную росу. Насекомые, питающиеся медвяной росой, переносят конидии на цветки соседних растений и заражают их.

Склеротии содержат ядовитые алкалоиды, которые вызывают судороги, головные боли. При сильном от-

равлении возможен смертельный исход. Некоторые же алкалоиды, например эрготамин, эргометрин и др., используют в медицине. Меры борьбы — очистка посевного материала, агротехнические мероприятия. Для нужд фармацевтической промышленности специально заражают посевы ржи с целью получения склероциев — рожков спорыньи. В настоящее время совершенствуется технология получения сапрофитной культуры спорыньи в промышленных масштабах.

Группа порядков Дискомицеты — Discomycetidae. Порядки включают преимущественно сапрофиты. Общее число видов — около 7 тыс., по другим данным — до 10 тыс. Основной признак объединяемых порядков — образование открытых плодовых тел — апотециев. Как правило, они развиваются на мицелии, но иногда на склероциях или стромах. Конидии образуются у немногих видов.

Важнейшие представители:

Склеротиния фруктовая *Sclerotinia fructigena* (рис. 15, А) — один из широко распространенных паразитических представителей дискомицетов. Мицелий развивается на плодах яблонь и груш. При этом мякоть плодов становится дряблой и приобретает светло-коричневую окраску. Конидиоспоры часто переносятся жуками-казарками, которые откладывают яички в мякоть плода.

Половое размножение наблюдается редко. Близкий вид — *S. cinerea* — развивается на сливах, абрикосах, вишнях и поражает не только плоды, но и ветви.

Широко известны некоторые представители **порядка Пецицевые — Pezizales**. В рамках порядка объединяют 5 семейств и около 60 видов. Особой известностью пользуется сморчок — *Morchella esculenta* — сапрофитный гриб, живущий обычно в лесу. Рано весной развивается крупное плодовое тело, состоящее из ножки и шляпки (рис. 15, Б). Шляпка имеет морщинистую поверхность, выстланную гимением. Плодовое тело употребляют в пищу. Близкие к ним строчки содержат ядовитую гелвелловую кислоту. Однако она разрушается при кипячении.

К дискомицетам относят небольшой **порядок Трюфелевые — Tuberales**. В составе порядка около 200 видов. Плодовые тела (апотеции) развиваются под землей, достигая 1 кг.

В начале развития плодовые тела открытые, но затем, в связи с подземным образом жизни, края заворачиваются и смыкаются (рис. 16). Таким образом гимений оказывается внутри плодового тела, которое имеет форму клубня. Аскоспоры разносятся животными, по-

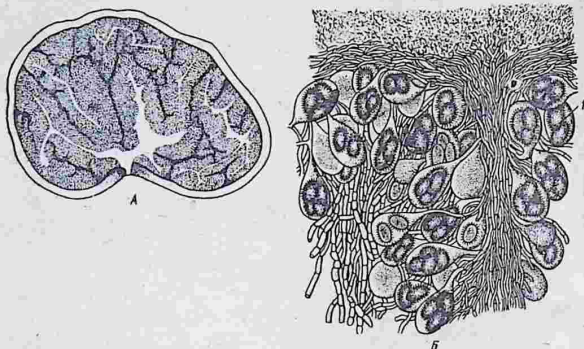


Рис. 16. Трюфель — *Tuber rufum*. А — разрез плодового тела; Б — часть гимения при большом увеличении:
1 — сумка с аскоспорами

едающими эти плодовые тела. Высоко ценятся в кулинарии трюфель перигорский — *Tuber melanosporum*, трюфель зимний — *T. brumale* и др. Плодовое тело величиной с кулак с черно-фиолетовой ароматной мякотью. Заготовку плодовых тел трюфеля в природе проводят с помощью специально обученных для этой цели собак и свиней.

ПОДКЛАСС ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЫ — LOCULOASCOMYCETIDAE

В составе подкласса 5 порядков.

1. Порядок Мириангальные — *Myriangiales*. Это небольшая систематическая группа в основном сапрофитов, распространенных в тропических и субтропических странах.

2. Порядок Капнодиальные — *Carpodiales*. Это также в основном сапрофитные грибы. Произрастают в

тропических и субтропических странах. В умеренном климате известны виды рода капнодий — *Capnodium*. В составе порядка 4 семейства.

3. Порядок Дотиоральные — *Dothiorales*. Преимущественно паразиты, но нередко и сапрофиты. В основном тропические виды. В составе порядка 3 семейства.

4. Порядок Дотидеальные — *Dothideales*. Преимущественно сапрофиты. Распространены по всему миру. В составе порядка 4 семейства. Особо внимания заслуживает семейство плеоспоровые — *Pleosporaceae*. Это самое крупное семейство среди сумчатых грибов. В СССР наиболее широко известны виды рода дидимосферия — *Didymosphaeria*. Это сапрофитные грибы, живущие на ветках древесных и кустарниковых растений (рис. 17). Один из видов — *D. diplospora* часто встречается на отмерших ветках малины.

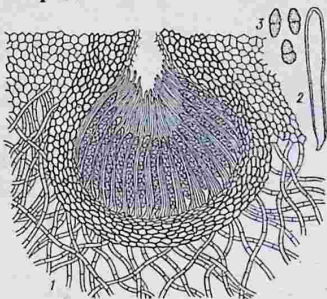


Рис. 17. Дидимосферия — *Didymosphaeria*:

1 — поперечный срез плодового тела с сумками и спорами, 2 — сумка, 3 — споры

Семейство вентуриевые — *Venturiaceae* также относят к числу полиморфных и широко распространенных как в Старом, так и в Новом свете. В северном полушарии общеизвестны виды рода вентурия — *Venturia*. Число видов около 60. Многие из них паразитируют на плодовых культурах, преимущественно яблоне, груше и многих косточковых. Один из видов — *V. inaequalis* паразитирует на плодах и листьях яблони, *V. pyrina* — на плодах и молодых побегах груши (рис. 18). Болезнь, вызываемая этими видами, называется паршой. Листья и плоды покрываются мицелием, на котором развиваются конидии. На поверхности плодов появляется пробковый слой. Плоды становятся жесткими, растрескиваются, их пищевые качества снижаются. Аскоспоры образуются весной на перезимовавших листьях. Парша яблонь и груш ослабляет жизненность деревьев, резко снижает урожай и его товарную цен-

ность. Меры борьбы — уборка и уничтожение опавших листьев, опрыскивание фунгицидами.

5. Порядок Гистериальные — *Hysteriales*. Это небольшая систематическая группа сапрофитных грибов.

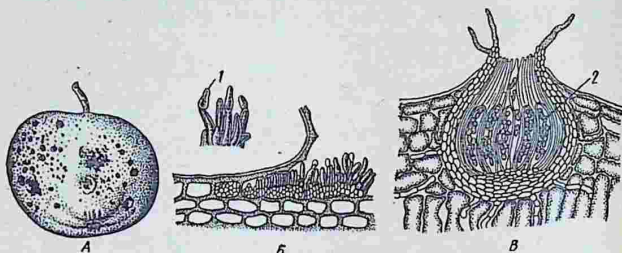


Рис. 18. Вентурия на яблоне — *Venturia inaequalis*. А — пораженное яблоко; Б — конидиальная стадия; В — поперечный срез плодового тела — псевдотеция:

1 — конидиеносцы с конидиями, 2 — сумки со спорами

В составе порядка 2—3 семейства. Виды сосредоточены в тропических и субтропических странах. Только немногие из них встречаются в странах с умеренным климатом. Некоторые виды являются компонентами (симбионтами) лишайников.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ — BASIDIOMYCETES

Общее число видов около 30 тыс. Здесь объединены почти все группы шляпочных грибов. Вегетативное тело представлено разветвленным мицелием, состоящим из членистых гиф. Специальных органов полового размножения не образуется. Из прорастающей гаплоидной базидиоспоры развивается первичный несептированный (ценоцестический) мицелий. Затем этот мицелий превращается в членистый. Каждый членик содержит одно моноплоидное ядро. Однако у базидиальных оно эфемерно. Вскоре происходит гологамия — слияние члеников гиф. Однако слияние содержимого члеников не сопровождается слиянием ядер. Образуются дикарионы, которые затем синхронно делятся. Так формируется вторичный — дикарионный мицелий.

Следовательно, в цикле развития Basidiomycetes доминирует дикарнот — диплоидная фаза, а моноидная очень кратковременна (рис. 19, А). Органов полового размножения нет. Половой процесс завершается слиянием ядер дикарнотов (кариогамия), редукционным делением и образованием 4 базидиоспор (рис. 19, Б).

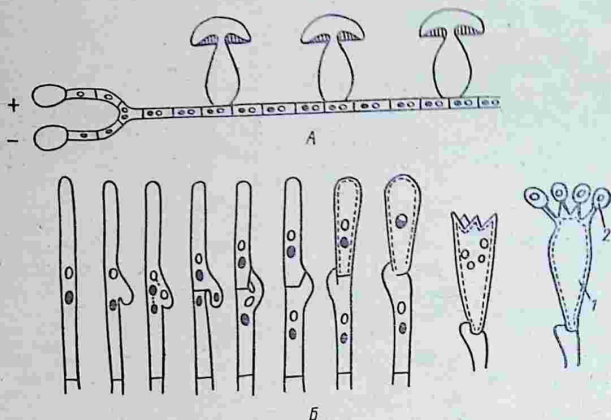


Рис. 19. Схема образования плодового тела и базидий у базидиомицетов. А — слияние гетероталлических гиф и образование плодового тела; Б — развитие холобазидии и базидиоспор:

1 — холобазидия, 2 — базидиоспора

Но известны случаи, когда прорастающая базидиоспора двухъядерна, тогда первичный мицелий не формируется.

У большинства Basidiomycetes базидиоспоры образуются на плодовых телах, форма и размер которых очень разнообразны. Гимений чаще всего располагается на нижней стороне плодового тела. Он состоит из базидий, псевдопарафиз и цистид. Псевдопарафизы в отличие от настоящих парафиз сумчатых грибов имеют другую форму и двухъядерные членики, т. е. дикарионы. Цистиды явно крупнее, чем псевдопарафизы, и возвышаются над гимениальным слоем.

Плодовые тела исключительно разнообразны по форме, размерам и консистенции.

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется гименофором. Иногда же базидии с базидиоспорами развиваются прямо на мицелии. Итак, половой процесс у базидиальных представлен классической изогамией. Важнейшие отличия базидиальных грибов от сумчатых следующие:

Ascomycetes

1. В цикле развития доминирует моноплоидная фаза.
2. Вегетативное тело состоит из моноплоидных гиф, гладких, без боковых выростов,
3. Органы полового размножения — архикарп и антеридий.
4. Слияние содержимого органов полового размножения происходит перед образованием аскоспор.
5. Орган полового спороношения — аск, аскоспоры образуются эндогенно.
6. Гимений состоит из асков и парафиз.

Basidiomycetes

1. В цикле развития доминирует дикарионная фаза.
2. Вегетативное тело состоит из дикарионных гиф, имеющих своеобразные боковые выросты, именуемые пряжками¹.
3. Органы полового размножения не образуются, сливаются членики гиф.
4. Слияние члеников гиф происходит сразу же после прорастания спор (но у ржавчинных грибов позднее!).
5. Орган полового спороношения — базидия, базидиоспоры образуются экзогенно.
6. Гимений состоит из базидий, псевдопарафиз и цистид.

Базидиальные грибы подразделяют на 2 или 3 подкласса: Холобазидиомицеты — *Holobasidiomycetidae* и Фрагмобазидиомицеты — *Phragmobasidiomycetidae*².

ПОДКЛАСС ХОЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ — *HOLOBASIDIOMYCETIDAE*

Основной отличительный признак — базидии не разделены перегородками на членики. Такие базидии называют холобазидиями, на верхушке они несут 4 стериг-

¹ Пряжки — это маленькие одночлениковые боковые выросты дикарионной гифы. Выросты эти находятся возле поперечной перегородки. Пряжка играет важную роль в ходе роста дикарионной гифы, в равномерном распределении дикарионов в члениках нарастающей гифы.

² Фрагмобазидиальные подразделяют на подклассы: Гетеробазидиомицеты и Телиобазидиомицеты.

мы, где помещаются базидиоспоры. Наиболее часто холобазидиальные подразделяют на следующие порядки: Дакриомицетовые — *Dacryomycetales*, Экзобазидиальные — *Exobasidiales*, Гименомицеты — *Hymenomycetales* (этот порядок часто понимают как группу порядков), Гастеромицеты — *Gasteromycetales*.

Первые два порядка охватывают около 50 видов. Это преимущественно сапрофиты (дакридиевые) или паразиты (экзобазидиальные). Из числа последних в СССР широко распространен паразит на бруснике — *Exobasidium vaccinii*, вызывающий гипертрофию листьев. Он широко встречается во всех типах таежных лесов.

Два следующих порядка полиморфны. Они охватывают большое число видов, существенно различающихся как по структуре, так и по особенностям развития.

Группа порядков Гименомицеты — *Hymenomycetidae*. Здесь объединена основная масса базидиальных грибов. Основной диагностический признак — хорошо развитый гимениальный слой — гимений на поверхности плодового тела. Насчитывают от 12 до 16 тыс. видов. Распространены повсеместно: от о-ва Шпицберген до Огненной Земли. Некоторые виды гименомицетов издавна введены в культуру. Нередко их возделывают в промышленных масштабах. К таковым относится шампиньон двуспоровый — *Agaricus bisporus*. Его культивируют в 30 странах мира.

Порядок Афиллофоровые — *Aphyllophorales*. В составе порядка около 20 семейств, а иногда больше. Здесь объединены виды с гладким, складчатым или трубчатым гименофором, причем трубочки не отделяются от мякоти плодового тела. Плодовые тела часто кожистые или деревянистые — копытовидные, незагнивающие (семейство трутовиковые — *Polypogaceae*).

Важнейшие представители: настоящий трутовик — *Fomes fomentarius*, ложный трутовик — *F. igniarius* (рис. 20), лиственничный трутовик, паразитирующий на древесных растениях, — *F. laricis*. Некоторое медицинское значение имеет паразитирующий на березе гриб чага — *Inonotus obliquus*. Черные растрескивающиеся наросты его используют при лечении раковых заболеваний.

Во многих районах важнейшее значение имеет домовый гриб — *Merulius lacrimans*. Это вполне сапрофитный гриб, питающийся только целлюлозными стенками

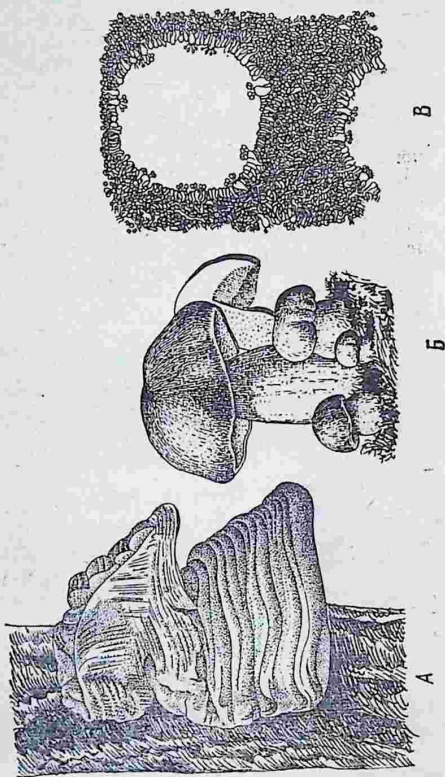


Рис. 20. Базидиальные грибы с трубчатым гименофором. А — плодовое тело ложного трутовика — *Fomes igniarius*; Б — белого гриба — *Boletus*; В — поперечный срез трубчатого гименофора

Этот признак рассматривается как примитивный. Слабо-развитые пластины в виде складок имеет род лисички — *Cantharellus*. В систематическом отношении они близки к трутовикам. У более высокоорганизованных пластинниковых грибов гимениальный слой прикрыт особой пленкой из «бесплодных» гиф, именуемой покрывалом. В подавляющем большинстве пластинниковые — сапрофиты. Очень редко встречаются паразиты, например опенок — *Armillariella mellea*. Поселяются пластинниковые на почве в лесах, иногда у жилищ и т. д., но некоторые развиваются на древесине, в том числе строительной, и разрушают ее.

Наиболее хорошо известны роды, имеющие важное практическое значение как съедобные или ядовитые. В этой связи нужно отметить, что природные ресурсы пищевых грибов используются незначительно. Важная роль грибов в пищевом рационе определяется большим содержанием белков и жиров, углеводов и витаминов, ценных солей и ароматических веществ. Один из крупных родов пластинниковых грибов — шампиньон — *Agaricus*. Этот род содержит и ядовитые виды, вызывающие тяжелые расстройства желудочно-кишечного тракта, например *A. mellagius* и др.

Несколько высококачественных видов грибов содержит род лактариус — *Lactarius*: груздь — *L. resimus*, рыжик вкусный — *L. deliciosus*, рыжик красный — *L. sanguifluus* и др. Все виды рода — микоризные грибы.

Род мухомор — *Amanita* объединяет свыше 20 видов, распространенных преимущественно в лесных ценозах СССР, изредка в степных. Большинство из них сильно ядовиты, например мухомор зеленый (бледная поганка) — *A. phalloides*, мухомор белый вонючий — *A. virosa*, мухомор красный — *A. muscaria*, мухомор цитриновый — *A. citrina*. Некоторые же виды съедобны, например *A. caesaria* (Закавказье, Южная Европа), *A. caesarioides* (Дальний Восток).

Семейство болетусовых — *Boletaceae*. Это семейство нередко рассматривают как особый порядок трубчатых грибов. Плодовые тела толстые, мясистые, разной окраски: белые, желтые, красноватые¹. Гимено-

¹ У некоторых видов мякоть плодового тела имеет желтый цвет и содержит фенол болетол. При разламывании таких плодовых тел желтый цвет переходит в синий под действием кислорода воздуха.

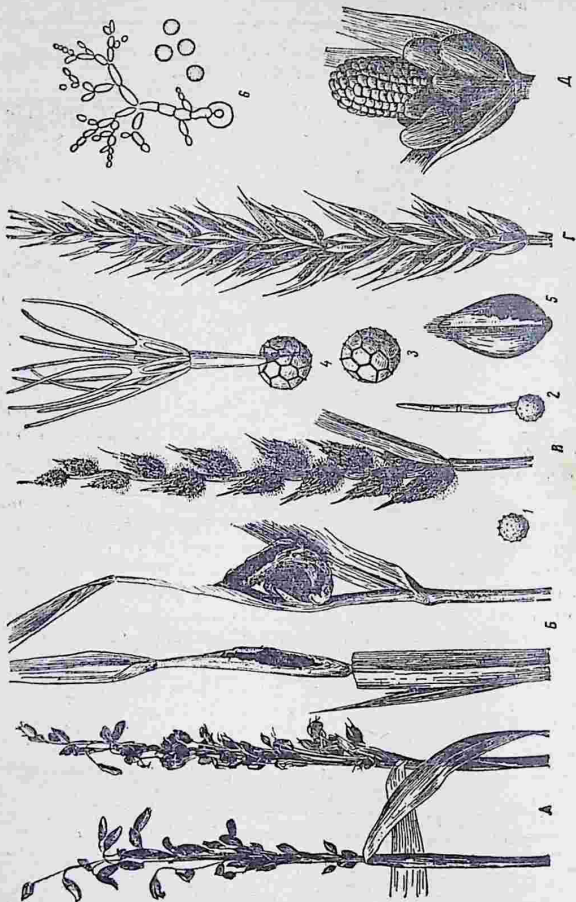
фор трубчатый, обычно открыт уже в начале развития шляпки (гимнокарпия) и легко отделяется от нее. Почти все виды вступают в симбиоз с корнями древесных и кустарниковых пород и являются компонентами экотрофной микоризы. Большинство видов — ароматичные съедобные грибы. Многие виды семейства встречаются в обоих полушариях. Наиболее ценные виды рода болетус — *Boletus*. Некоторые из них заготавливают и перерабатывают в промышленном масштабе, в первую очередь белый гриб, или боровик — *B. edulis* и боровик королевский — *B. regius*. Белый гриб входит в симбиоз с корнями многих лиственных древесных и кустарниковых пород: дуба — *Quercus*, березы — *Betula*, граба — *Carpinus*, лещины — *Corylus*, а также с корнями хвойных (голосеменных): лиственницы — *Larix*, сосны — *Pinus*, ели — *Picea*. Таким образом, белый гриб встречается почти во всех типах леса. Боровик королевский распространен более ограниченно, преимущественно в буковых лесах. Многие другие представители рода также имеют пищевое значение, например разнообразные виды маслят: *B. elegans*, *B. luteus*, *B. granulatus* и др.

Род *Boletus* содержит и ядовитые виды, например чертов гриб — *B. satanas*, синяк пурпуровый — *B. purpureus*.

Порядок Гастеромицеты — Gasteromycetales. Общее число видов около 1200. Порядок включает 7—9 семейств. Иногда же гастеромицеты рассматривают как группу порядков. Характерный признак для всех гастеромицетов — структура плодового тела. По форме и размерам оно исключительно разнообразно, но в любом случае полностью замкнутое. Общую наружную стенку (оболочку) называют перидием, внутреннее содержимое — глебой. Глеба имеет полости, выстланные гимением. Бесплодная ткань между полостями именуется трамой. Почти все представители — сапрофиты. Произрастают на лугах, лесных полянах, опушках лесов. Некоторые виды растут на отмершей древесине. Плодовые тела развиваются то в почве, то на ее поверхности.

Наиболее типичны по структуре и широко распространены на открытых местообитаниях (лугах, опушках лесов и т. д.) разнообразные виды дождевиков. Под этим сборным названием объединяют 3 особых рода: дождевик — *Lycoperdon*, бовиста — *Bovista* и кальва-

Handwritten text at the top of the page, likely a title or description, is mostly illegible due to fading and bleed-through from the reverse side.



ция — *Calvatia*. Иногда плодовые тела, например у дождевика гигантского — *Lycoperdon giganteum*, достигают 1,5 м в диаметре.

ПОДКЛАСС ФРАГМОБАЗИДИОМИЦЕТЫ — PHRAGMOBASIDIOMYCETIDAE

В составе подкласса 4 порядка. Основной признак отличия: базидии разделены перегородками на 4 членика — фрагмобазидии. Важнейшее значение имеют два порядка — Головневые и Ржавчинные.

Порядок Головневые — Ustilaginales. В составе порядка два семейства: устилагиновые — Ustilaginaceae (фрагмобазидии с поперечными перегородками) и тиллелиновые — Tilletiaceae (базидиоспоры формируются на вершине базидии, лишенной перегородок). Общее число видов головневых около 900. Все они — паразиты различных групп покрытосеменных, но чаще всего злаковых, осоковых, гречишных. Многие из них паразитируют на хлебных злаках, разрушая зерновки, а также соцветия. На пшенице паразитирует твердая, или вонючая, головня — *Tilletia caries*, на овсе — пыльная головня — *Ustilago avenae*, на ячмене — *U. hordei*, на просе — *Sphacelotheca panici-miliacei* (рис. 22).

Это наиболее злостные паразиты хлебных злаков, имеющие сходный тип развития. Во время обмолота споры паразита прилипают к зерновкам и при посеве попадают вместе с ними в почву. Заражение происходит во время прорастания зерновки, когда одновременно прорастает и спора паразита. При этом ядра дикариона, содержащегося в споре, сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро сразу же делится редуccionно в споре или в развивающейся из нее базидии. Базидиоспоры не способны заражать растения. Две гетероталлические базидиоспоры сливаются и образуют клетки с дикариона-

Рис. 22. Базидиальные грибы из порядка головневых — Ustilaginales. А — пыльная головня овса — *Ustilago avenae*; Б — пыльная головня проса — *Sphacelotheca panici-miliacei*; В — пыльная головня пшеницы — *Ustilago tritici*; Г — твердая головня пшеницы — *Tilletia tritici*; Д — пузырчатая головня кукурузы — *Ustilago maydis*.

1 — спора пыльной головки, 2 — прорастание споры, 3 — спора твердой головки, 4 — проросшая спора твердой головки, 5 — зерновка, заполненная спорами головки (головневый мешочек), 6 — прорастание споры пузырчатой головки

нами, из которых развивается мицелий. Этот дикарионный мицелий проникает в конус нарастания растения-хозяина и развивается вместе с ним. Вплоть до выколашивания пораженные растения внешне не отличаются от здоровых (инкубационный период). Далее мицелий проникает в формирующиеся соцветия, быстро развивается благодаря большому количеству питательных веществ, поступающих в соцветие, а затем распадается на массу двухъядерных члеников — головневых спор, покрытых толстой оболочкой, — хламидоспоры. В результате из влагалищ верхнего листа появляются сильно деформированные соцветия. Таким образом, полный цикл развития завершается в течение одного вегетационного периода.

Принципиально иной, более сложный жизненный цикл имеют пыльная головня пшеницы — *Ustilago tritici*, пыльная головня ячменя — *U. nuda* и др. Заражение происходит не в период прорастания зерновки, как у твердой головни, а во время цветения. Споры гриба попадают на рыльце пестика, где прорастают и образуют фрагмобазидию. Однако базидиоспоры не развиваются, а происходит попарная копуляция члеников фрагмобазидий, которые затем прорастают в дикарионный мицелий. Последний проникает в завязь и развивается внутри эндосперма и зародыша, не разрушая их. Пораженные зерновки не отличаются от здоровых зерновок ни формой, ни размером и способны прорастать. При прорастании семян, когда зародыш трогается в рост, начинается интенсивное развитие мицелия.

Особенно сильно развивается мицелий в области соцветия, где много питательных веществ. Здесь мицелий распадается на отдельные членики, которые покрываются прочной стенкой и превращаются в споры. При этом соцветие деформируется. Особенно сильно поражаются цветки и кроющие чешуи. Нередко соцветия настолько разрушаются, что представляют собой черную пылящую массу, и сохраняется лишь главная ось соцветия. Споры распространяются ветром и, попадая на рыльца здоровых растений, прорастают. Таким образом, полный цикл развития гриба завершается за два вегетационных периода.

Меры борьбы затруднены, так как мицелий сохраняется внутри зерновки. Применяют термическую обработку посевного материала, агротехнические мероприя-

тия. Наиболее радикальные меры борьбы — выведение сортов, устойчивых к пыльной головне, и получение посевного материала с участков, где не было заболеваний.

Таким образом, следует отметить, что в цикле развития головневых происходит следующая смена фаз: а) базидиоспора, развивающийся из нее эфемерный гаплоидный мицелий или почкующаяся конидия — кратковременная моноплоидная фаза; б) от копуляции базидиоспор или конидий до слияния ядер дикариона в головневой споре — доминирующая дикарионная фаза; в) головневая спора до начала редукционного деления — кратковременная диплоидная фаза.

Порядок Ржавчинные — Uredinales. К этому порядку относят два семейства: пукциНИЕВЫЕ — *Russiniaceae* и МЕЛАМПСОРОВЫЕ — *Melampsoraceae*. Микологи насчитывают до 6000 видов ржавчинных. Все представители — облигатные, т. е. обязательные, паразиты высших растений, в том числе возделываемых, например ржи, овса, пшеницы, проса, льна, смородины, шиповника и многих других. Огромный, иногда опустошительный ущерб, наносимый этими грибами, знали и описывали еще во времена Древней Руси, а на Западе и много раньше.

Цикл развития может проходить на одном растении (однохозяйные паразиты). В некоторых случаях один мицелий и соответствующие формы спороношения развиваются на одном растении-хозяине, а другой мицелий и соответствующие формы спороношения — на другом растении (разнохозяйные грибы).

Ржавчинные грибы паразитируют на зеленых вегетативных органах растений. Пораженные места приобретают оранжево-желтую, затем бурую, темно-бурую и даже черную окраску от скопления спор. В цикле развития большинства видов ржавчинников несколько форм спороношения, сменяющих одна другую, причем нередко разные формы спороношения развиваются на двух совершенно различных в систематическом отношении растениях. В сельскохозяйственной практике наиболее известны представители семейства пукциНИЕВЫЕ, особенно виды крупного рода пукцинния — *Russinia*, охватывающего около 1850 видов. Представители этого рода, как и всего семейства, имеют двухклеточные зимующие споры — телеитоспоры.

Один из наиболее распространенных видов этого рода — *P. graminis*, паразитирующая на злаках и вы-

зывающая болезнь под названием линейная ржавчина.

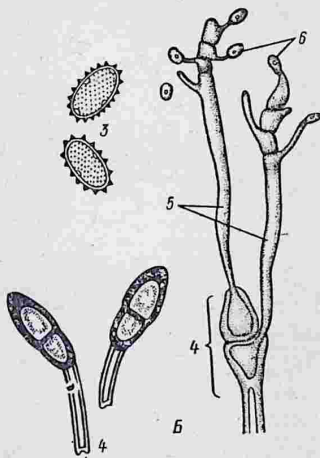
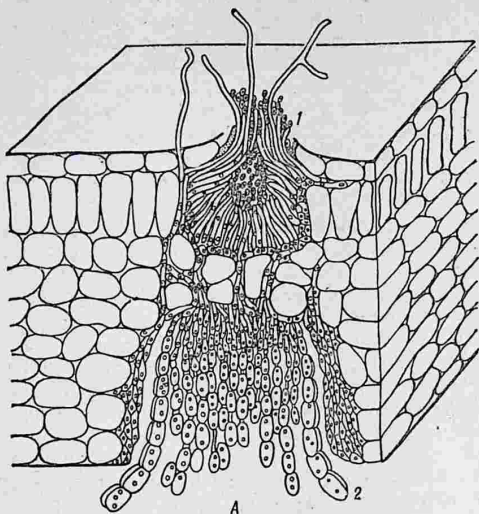
Летом на стеблях и листьях злаков появляются ржаво-бурые полосы, состоящие из спор оранжевого цвета. При этом значительно уменьшается зеленая фотосинтезирующая поверхность. Кроме того, усиливается транспирация поврежденных листьев и стеблей, что нарушает водный баланс. Окраска спор обусловлена присутствием в них капель масла. Поражают растение-хозяина именно летние споры. Их называют уредоспорами. Они имеют овальную форму, содержат два ядра и сидят на ножке. Развиваются уредоспоры на дикарионном мицелии, который находится под эпидермой. Уредоспоры разносятся воздушными течениями, попадают на зеленые органы непораженных растений. Там они прорастают, через устья внедряются в ткань листьев или стеблей и вновь образуют уредоспоры.

Такие заражения повторяются 5—6 раз за лето. К концу лета окраска пораженных участков листа и стебля становится черно-бурой. Это происходит оттого, что на смену летним спорам — уредоспорам — на том же мицелии образуются зимние споры — телейтоспоры. Телейтоспоры обычно состоят из двух дикарионных члеников, покрытых толстой стенкой. Как и уредоспоры, они сидят на ножках. Телейтоспоры зимуют на остатках жнивья или на почве и весной прорастают. Перед прорастанием ядра дикариона сливаются. Диплоидное ядро делится редукционно, и из каждого членика телейтоспоры вырастает моноплоидная фрагмобазидия с 4 базидиоспорами.

Базидиоспоры разносятся воздушными течениями, но заражают не злаки, а барбарис — *Berberis vulgaris*. Таким образом, происходит смена растения-хозяина. На листьях барбариса базидиоспоры прорастают, гифы через устья проникают в мезофилл, а там развивается моноплоидный мицелий. Гифы содержат капли масла, что придает пораженным участкам листа оранжевую окраску. На этих участках наблюдаются две формы спороношения. На мицелии, который развивается на верхней стороне листа, образуются кувшиновидные полости с небольшим отверстием. Это пикниды, или спермогонии. От гиф, выстилающих стенку полости, поднимаются конидии, которые отделяют мелкие одноядерные споры — пикноспоры, или спермации. Из пикнид наружу высовываются пучки гиф, они выделяют сахаристую

жидкость, в которую погружаются пикноспоры. Эта жидкость привлекает насекомых, при помощи которых осуществляется обмен спермациями спермогониев (пикнид) между разными экземплярами барбариса. Важно помнить, что спермогонии (следовательно, и спермации) формируются на одноядерном мицелии, поскольку он развивается из моноплоидных базидиоспор. Дальнейшее развитие паразита идет на основе полового процесса: сливаются (копулируют) два спермация, которые относятся к различным половым группам (+ и —). При копуляции спермациев (пикноспор) разного пола ядра в зиготе не сливаются. Прорастающая зигота дает дикарионный мицелий. Быстро разрастаясь на нижней поверхности листа, он формирует особое урнообразное образование — эцидий, где образуются дикарионные эцидиоспоры (рис. 23).

Эцидиоспоры прорастают лишь на листьях и стеблях злаков, куда переносятся ветром. На зеленых органах злаков эцидиоспора формирует мицелий и самую опасную форму спороношения — уредоспоры. Таким образом, в цикле развития линейной ржавчины уредоспоры и телейтоспоры развиваются на злаках, базидиоспоры — на пожнивных остатках и на почве, т. е. там, где перезимовали и проросли телейтоспоры; эцидиоспоры и пикноспоры — на видах барбариса — *B. vulgaris*, *B. sibirica* и некоторых других. Однако в условиях некоторых климатических районов, например Кавказа, линейная ржавчина может размножаться и без барбариса. В этом случае гриб зимует в виде уредофазы — уредомицелия в тканях озимых сортов или диких видов злаков. Весной на уредомицелии развиваются уредоспоры, которые и заражают растения. Итак, гаплофаза наступает в результате редукционного деления при прорастании телейтоспор и образования базидий. Эта фаза одноядерных клеток продолжается до развития из базидиоспор мицелия, пикнид и одноядерных же пикноспор (спермациев). В результате копуляции последних (половой акт) и прорастания зиготы возникает дикарионный мицелий, формирующий эцидии с эцидиоспорами. Значит, слияние разнополых спермациев дает начало диплоидной (дикарионной) фазе развития паразита. Эта фаза преобладает в общем цикле развития, полностью господствуя на зеленых органах культивируемых и дикорастущих злаков.



Корончатая ржавчина овса — *Puccinia coronifera* паразитирует на овсе, пырее, лисохвосте, овсянице и других злаковых. Промежуточным хозяином, на котором развивается эцидиальное спороношение, служит крушина слабительная — *Rhamnus cathartica*, *Rh. dahurica* и др. Бурая ржавчина пшеницы — *P. tritici* наиболее широко распространена в южных районах СССР. Промежуточный хозяин — виды василистника (*Thalictrum*), а в Восточной Сибири — лептопирум (*Leptopyrum funarioides*). Интересно отметить, что в районах европейской части СССР паразит зимует в виде уредоспор и, следовательно, полного цикла развития не проходит. К осени развиваются и телейтоспоры, но они уже утратили свое значение обязательного связующего звена в цикле развития.

Представитель однохозяинных ржавчинников, паразитирующих только на злаках, — желтая ржавчина — *P. glutarum*. В цикле развития паразита эцидиальная стадия выпадает полностью. Желтая ржавчина чаще всего поражает пшеницу, ячмень, рожь.

Меры борьбы — выведение сортов, устойчивых в отношении ржавчинников, уничтожение промежуточных хозяев, в частности барбариса.

КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ, — DEUTEROMYCETES, ИЛИ FUNGI IMPERFECTI

Общее число видов около 25—30 тыс. Основной признак отличия — отсутствие полового процесса. Размножение осуществляется посредством конидий. Формы жизни — паразиты и сапрофиты. Мицелий формируют септированные, т. е. разделенные перегородками, гифы. Жизненный цикл обычно проходит в гаплоидной стадии. Смены ядерных фаз нет. Многие виды очень широко распространены в природе. Нередко вызывают тяже-

Рис. 23. Стеблевая (линейная) ржавчина злаков — *Puccinia graminis*. А — поперечный срез листа барбариса; Б — прорастание телейтоспоры:

1 — пикнида, 2 — эцидий, 3 — уредоспоры, 4 — телейтоспоры, 5 — фрагмобазидия, 6 — базидиоспоры

лые заболевания и гибель растений, в частности, сельскохозяйственных.

Несовершенные грибы, несомненно,— сборная группа грибов, не связанных общим происхождением. При изучении цикла развития у отдельных видов (родов) обнаруживают половой процесс.

Классификация дейтеромицетов, предложенная еще П. Саккардо (1880), рациональна и легка, но явно искусственна. Она основывается на расположении конидиеносцев и форме конидиоспор. В рамках класса выделяют 3—4 порядка. Эта классификация популярна до настоящего времени, хотя между выделенными порядками нет достаточно определенных границ. Система дейтеромицетов классика отечественной микологии А. Потебни (1908) основывается на тех же принципах, которые установил П. Саккардо: на форме и расположении конидиеносцев, на структуре мицелия.

Порядок Гифомицеты — Hyphomycetales. Основные признаки: конидиеносцы расположены на мицелии поодиночке или же собраны в небольшие компактные пучки, именуемые коремиями. В состав порядка входят представители, используемые для получения антибиотиков. С другой стороны, много злостных паразитов высших растений, в том числе сельскохозяйственных: подсолнечника, моркови, винограда, клевера, хлопчатника, картофеля и др.

В рамках порядка выделяют целую серию форм, приуроченных к разнообразным условиям обитания: почвенные гифомицеты (роды *Penicillium*, *Aspergillus*); сапрофиты на древесине и растительных остатках (роды триходерма — *Trichoderma*, миротеций — *Myrothecium*; виды этих родов выделяют целлюлозолитические ферменты), паразиты растений (роды ботритис — *Botrytis*, вертицилл — *Verticillium*, фузариум — *Fusarium* и многие другие), водные гифомицеты и хищные.

Почвенные гифомицеты имеют выдающееся значение в жизни почвы как природно-исторического тела (выражение Докучаева). Они принимают участие в минерализации растительных и животных остатков. В этом плане их роль особенно велика, поскольку грибы способны разрушать сложные органические вещества, трудно разлагаемые бактериями и актиномицетами. Антибиотики, продуцируемые почвенными грибами, принимают участие в синтезе гумуса и гумусоподобных веществ в поч-

ве. Необходимо отметить также их роль наряду с азотофиксирующими бактериями и актиномицетами в накоплении в почве запасов азота.

Из числа почвенных гифомицетов рассмотрим представителей родов аспергилл и пеницилл. Они распространены повсеместно и приобретают все большее экономическое значение. Встречаются они обычно в конидиальной стадии и размножаются конидиями. Однако некоторым видам свойственно и половое (сумчатое) спороношение. Именно по этой причине их можно рассматривать в составе сумчатых грибов, а именно — плодосумчатых.

Сумки развиваются в закрытых плодовых телах — клейстотециях.

В качестве типичного представителя рассмотрим аспергилл черный — *A. niger* (рис. 24). Бесполое размножение — посредством конидиоспор. Конидиеносец не разделен на членики, на вершине шаровидно вздут. Этот сапрофитный гриб сбраживает сахар и используется для получения лимонной и других органических кислот, а также ферментов. Некоторые виды аспергилла вызывают порчу продуктов и материалов: овощей, фруктов, кож и т. д. Известны виды аспергилла, вызывающие заболевания человека и птиц. При этом поражаются легкие, бронхи и другие внутренние органы. Как и сапрофитные виды пеницилла, аспергилловые обильно и широко представлены в почве (до 10 000 и больше на 1 г почвы), где минерализуют органические остатки.

Некоторые представители рода пеницилл, например *P. chrysogenum* и др., служат сырьем для промышленного производства антибиотика пенициллина¹. Его применяют в борьбе с гноеродными кокками, гонококками, а также анаэробными бактериями, вызывающими газовую гангрену. Используют его также при раневых инфекциях, менингите, остеомиелите и других заболеваниях. Известно 12 видов рода пеницилл, продуцирующих пенициллин. Общеизвестно также использование

¹ А. Флеминг (1929) впервые обратил внимание на то, что виды пеницилла подавляют развитие некоторых бактерий, в том числе и патогенных. Однако производство пенициллина в промышленном масштабе было впервые организовано в годы второй мировой войны. На основе селекционно-генетических исследований продуктивность штаммов пеницилла увеличена в тысячи раз.

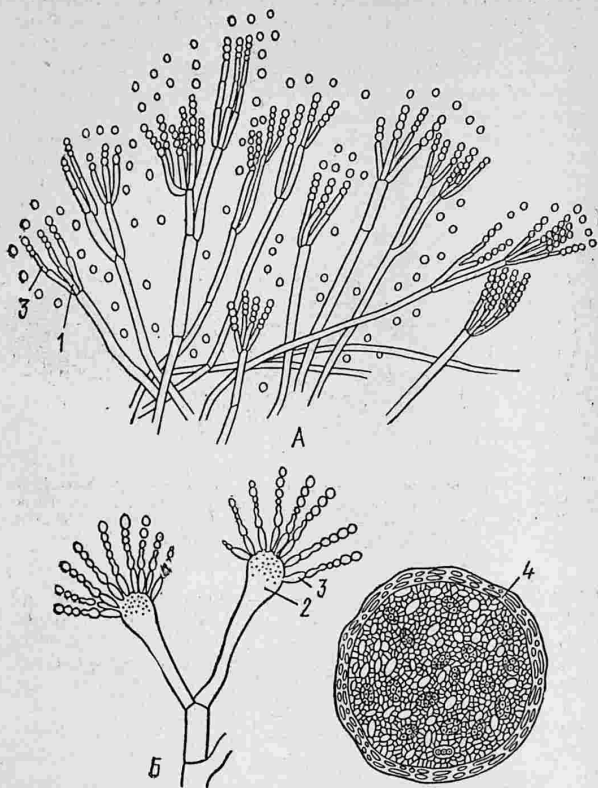


Рис. 24. Сумчатые (плектасковые) грибы. А — пеницилл — *Penicillium*; Б — аспергилл — *Aspergillus*:

1 — членистый конидиеносец с конидиоспорами, 2 — одноклеточный конидиеносец с конидиоспорами, 3 — формирование конидиоспор, 4 — разрез клейстотеция

пеницилловых грибов — *P. camembertii* и *P. roquefortii* при изготовлении сортов сыра «Рокфор» и «Камамбер».

Бесполое размножение происходит посредством конидиоспор, расположенных в виде кисточки на верхнем конце членистого конидиеносца (рис. 24, А). Половое размножение наступает редко.

Виды рода вертицилл — *Verticillium* вызывают опасные заболевания — вилт, или вертициллез. Гифы паразита проникают в проводящие ткани — сосуды, закупоривают их, и растение увядает. Но еще бо-

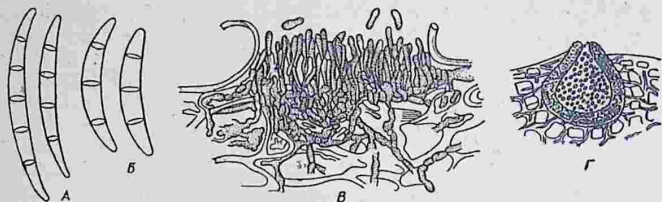


Рис. 25. Спороношения несовершенных грибов — *Fungi imperfecti*. А — фузариоз колосьев пшеницы — *Fusarium graminearum*; Б — снежная плесень озимой ржи — *F. nivale*; В — глеоспориум — *Gleosporium*; Г — филлостикта — *Phyllosticta*

лее губительно сказывается интоксикация — действие ядовитых веществ, выделяемых грибом. Паразитируют виды вертициллиума на многих растениях, в частности на хлопчатнике, картофеле и др. К числу фитопатогенных видов необходимо отнести *Verticillium alboartrum*, *V. ibericum*, *V. cornicolor* и близкие к ним. Они вызывают тяжелые заболевания у многих групп возделываемых растений (хлопчатник, подсолнечник, плодовые, в том числе цитрусовые).

Виды полиморфного рода фузариум — *Fusarium* вызывают болезни растений — фузариозы. Так, *F. graminearum* повреждает колосья пшеницы. «Снежная плесень» — *F. nivale* (рис. 25) сильно поражает озимую пшеницу. Некоторые виды настолько ядовиты, что при употреблении в пищу поражаемых ими растений вызывают отравления животных и человека.

Признаки отравления сходны с опьянением. Отравляющие вещества сохраняются в хлебных продуктах —

«пьяный» хлеб, в растительных маслах — «пьяное» льняное масло и др. Кроме того, некоторые виды рода вызывают увядание растений — вилт. Особенно широко паразитируют на сельскохозяйственных культурах виды рода ботритис — *Botrytis*. Один из них *B. cinerea* вызывает заболевание, известное под названием «серая гниль». Поражаются самые разнообразные органы растений: плоды земляники, соцветия подсолнечника, побеги; плоды и семена бобовых, «корнеплоды» моркови.

Порядок Меланкониевые — Melanconiales. Здесь объединены около 1600 видов (120 родов). Основной признак: короткие конидиеносцы образуют плотный слой на поверхности тесных сплетений мицелия — стромы, или ложа. В составе порядка одноименное семейство — Melanconiaceae. Основной род — *Gloeosporium* (рис. 25, В) объединяет сотни видов преимущественно паразитических грибов, поражающих зеленые органы растения, в основном листья, а также плоды (антракноз листьев, плодов, стеблей). Наиболее известный паразитический гриб — *G. ampelogarum*, вызывающий антракноз (пятнистость) побегов и плодов винограда. *G. lindemuthianum* паразитирует на фасоли и других видах. Виды близкого рода — *Colletotrichum* вызывают антракноз огурца и других тыквенных.

Порядок Сферопсидные — Sphaeropsidales. Общее число видов свыше 6000. Распространены повсеместно. Признаки порядка: конидиеносцы расположены внутри особых шаровидных (овальных) вместилищ с отверстием на вершине — пикнид. В составе порядка много злостных паразитов. Так, на винограде паразитируют виды родов филлостикта — *Phyllosticta* (рис. 25, Г) и фома — *Phoma*. Представители крупнейшего рода фома (общее число видов свыше 2000) — злостные паразиты и других сельскохозяйственных культур: капусты, свеклы, винограда. *Phoma exigua* паразитирует на 46 видах растений, относимых к разным семействам, и вызывает гнили корней и клубней, пятнистость стеблей и другие болезни. Фома свекольная — *Ph. betae* служит причиной пятнистости листьев и гнили корнеплодов свеклы. Установлено, что этот вид способен фиксировать азот. Этим же свойством обладают и некоторые другие виды сферопсидных грибов, например *Ph. radicans*, являющаяся компонентом микоризы у орхидей.

Виды крупного рода септория — *Septoria* отличаются

своеобразным строением сильно удлинненных спор с поперечными перегородками. Гриб паразитирует на листьях томатов, груши и других видах, а также на листьях конопли.

Из наиболее полиморфных и широко распространенных сферопсидных грибов отметим еще род аскохита —

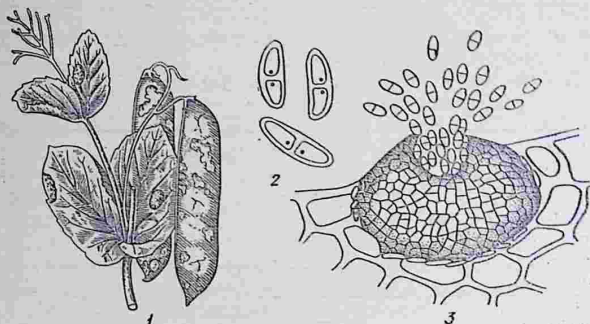


Рис. 26. Аскохита гороха — *Ascochyta pisi*:

1 — пораженные лист и боб гороха, 2 — конидии, 3 — поперечный срез листа и пикниды

Ascochyta. Пикниды шаровидные или приплюснутые (рис. 26), двух- и трехчленистые, обычно бесцветные. Вызывают болезни — аскохитозы. Поражаются чаще всего тыквенные, бобовые (*A. pisi*), розановые, астровые и др.

Несовершенные грибы превосходят остальные классы грибов если не числом видов, то множеством индивидуумов. Основываясь на структуре мицелия и других морфологических признаках, на данных физиологии и биохимии, их можно распределить между сумчатыми (монокарионный мицелий) и базидиальными (дикарионный мицелий).

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ — МУХОРНУТА

В составе отдела около 500 видов (60 родов), которые группируют в 2, а иногда и в 3, 4 или 5 классов (Д. Зеров, 1972). По морфофизиологической организа-

ции слизевики резко обособлены и, как грибы, являются промежуточной группой между растениями и животными.

Вегетативное тело слизевиков представляет собой многоядерную цитоплазматическую массу, не дифференцированную на клетки, лишенную какой-либо постоянной формы. Клеточная стенка не образуется. Такое вегетативное тело именуется плазмодием. Плазмодий или микроскопически мал, или может достигать 1 м в диаметре и больше.

Слизевики — бесхлорофилльные растения, преимущественно сапрофиты, реже паразиты. Некоторые исследователи, например А. Дебари, считают, что слизевики ближе к простейшим амeboидным животным, чем к грибам.

В соответствии со структурой вегетативного тела слизевики подразделяют на два класса. У одних, более примитивных, вегетативные тела представляют обособленные амeboидные клетки, которые полностью никогда не сливаются. Объединяясь, они формируют разнородный (агрегатный) плазмодий — псевдоплазмодий. Это характерно для представителей класса Ненастоящих (ложных) слизевиков — *Acrasiomycetes*. Многие акразиомицеты рассматриваются как паразиты бактерий.

Второй класс слизевиков — Настоящие слизевики — *Mucormycetes*. Сюда относят подавляющее число видов. У его представителей вегетативное тело в виде многоядерного плазмодия. Он развивается на отмерших растениях, опавших листьях, на корке и т. д.

Цикл развития слизевиков в общем плане достаточно универсален, но последовательность развития иногда варьирует в зависимости от биологии отдельных видов и экологических условий, где происходит развитие. Некоторые важные детали в ходе жизненного цикла, особенно у паразитических представителей, еще до конца не выяснены. Поэтому в литературе можно встретить противоречивые данные.

Размножаются в основном спорами, а также зооспорами и миксамебами. Споры имеют прочную стенку. Протопласт состоит из ядра и цитоплазмы, в которой находится запасной продукт в виде гликогена. В сухой среде споры неопределенно долго находятся в состоянии покоя. При неблагоприятных условиях, во влажной среде, гликоген под влиянием ферментов превращается

в сахар. Резко увеличивается осмотическое, а за ним тургорное давление, и стенки споры лопаются. Из прорастающей споры (ее протопласта) чаще всего формируется голый амёбонд, несущий 1—2 жгутика (разной величины). Амёбонды превращаются в зооспоры, которые могут более или менее длительно размножаться делением. Затем зооспоры утрачивают жгутики и превращаются в амёбы, именуемые у слизевиков миксамебами. Они перемещаются при помощи псевдоподиев, питаясь преимущественно бактериями. Размножаются миксамебы делением¹.

При половом воспроизведении миксамебы и их ядра попарно сливаются (гетероталлия!). Таким образом, в результате копуляции миксамеб образуются диплоидные ядра (кариогамия). В дальнейшем диплоидные миксамебы сползаются и сливаются в многоядерную массу плазмодия. Ядра отдельных амёб при этом не сливаются. Так образуется основное вегетативное тело сапрофитного слизевика — многоядерный плазмодий. Запасными продуктами в плазмодии являются жиры, много белка, гликоген (крахмала нет).

К началу спороношения плазмодий выходит на поверхность субстрата и образует разнообразные выросты, развивающиеся в спорангии, окрашенные то в темный, то красный, то в синеватый, то желтый цвета. Иногда спорангии бесцветны. Стенки их плотные, обычно содержат целлюлозу. После редукционного деления ядер внутри спорангия формируются моноплоидные споры. Помимо спор в спорангии часто находятся капиллиции² для разрыхления и рассеивания спор. Они образуются из высыхающих вакуолей и представляют собой неклеточные ветвистые эластичные трубчатые нити, пронизывающие массу спор. Структура капиллиция для каждого рода, а иногда и вида постоянна и служит надежным признаком для их определения. Например, у видов широко распространенной трихии разнообразной — *Trichia varia* капиллиции представляют собой трубки с характерными спиральными утолщениями снаружи.

¹ При неблагоприятных условиях они покрываются оболочкой и превращаются в микроцисты. С наступлением благоприятных условий миксамеба выползает из микроцисты.

² От лат. капиллюс — волос.

От сапрофитных миксомицетов существенно отличаются паразитические виды. Из паразитических представителей важнейшее значение, особенно в европейской части СССР, имеет плазмодиофора — *Plasmodiophora brassicae*. Это широко распространенный паразит овощных культур, например капусты — *Brassica oleracea*, брюквы — *B. rapa* и многих дикорастущих видов семейства капустные — Brassicaceae. Этот паразит повреждает около 200 видов растений.

Цикл развития плазмодиофоры впервые изучил русский миколог М. Воронин (1887). Однако некоторые важные детали хода развития паразита вне тела хозяина до конца не выяснены. Поселяется плазмодиофора на корнях или «корнеплодах», проникает довольно глубоко в паренхиматические ткани и вызывает сильное их разрастание. На корнях появляются крупные вздутия — опухоли. Отсюда название болезни — «капустная кила». Болезнь приводит к резкому сокращению урожая «корнеплодов», а у капусты даже не развиваются кочаны.

При микроскопическом исследовании опухоли обнаруживается, что клетки паренхимы заполнены плазмодием паразита. Пораженные клетки остаются живыми. При их делении тельца паразита попадают в обе дочерние клетки. Вот почему пораженные клетки расположены группами.

В ходе онтогенетического развития паразита наступает фаза спороношения. После редукционного деления ядер плазмодий расчленяется на массу спор, а весной после сгнивания корней одноядерные гаплоидные споры обычно попадают в почву. В благоприятных условиях споры прорастают в двужгутиковые зооспоры, которые затем превращаются в безжгутиковые миксамебы. Зооспоры или миксамебы попарно сливаются и через клетки эпibleмы проникают в паренхиму корня. Здесь паразит разрастается в многоядерный плазмодий, который проникает в смежные клетки (рис. 27). В теле хозяина плазмодиофора находится в двух фазах. Первая — когда образовавшиеся из споры двужгутиковые зооспоры проникают в корневые волоски и эпibleму корней капусты. Здесь зооспоры сливаются и образуют первичный плазмодий. Со временем он распадается на несколько зооспорангиев. Возникшие зооспоры копулируют, однако их ядра не сливаются (плазмогамия). Вторая фаза развития связана с образованием

вторичного плазмодия. Двухъядерные зооспоры, сформировавшиеся в корневых волосках, продвигаются вглубь к клеткам коровой паренхимы. Там они сливаются, причем попарно сливаются и ядра. Затем происходит редукционное деление, в результате чего получают гаплоидные споры.

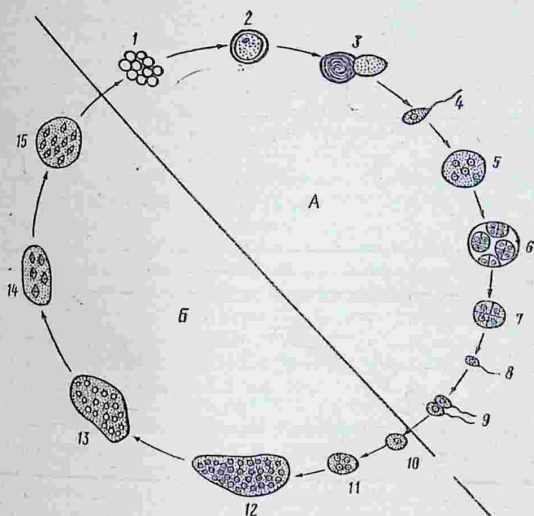


Рис. 27. Цикл развития плазмодиофоры капустной — *Plasmodiophora brassicae*. А — монопллоид; Б — диплоид:
1 — образование спор, 2 — спора, 3 — прорастание споры, 4 — зооспора, 5 — плазмодий, 6 — образование гаметагониев, 7 — гаметагоний, 8 — гамета, 9 — конъюгация, 10—11 — зигота, 12 — плазмодий, 13 — акаррионная стадия, 14—15 — мейоз

В соответствии с биологией развития паразита разработаны меры борьбы — уничтожение зараженных корней и «корнеплодов», севооборот, известкование почв. Другой паразитический представитель — спонгоспора — *Spongospora solani* — вызывает порошистую паршу клубней картофеля.

Происхождение слизевиков достоверно не установлено. Возможно, их предками были бесцветные жгутиковые — флагеллаты — крупная систематическая группа простейших животных организмов.

IV. ПОДЦАРСТВО ТАЛЛОФИТЫ ЯДЕРНЫЕ ПЛАСТИДНЫЕ (НИЗШИЕ АВТОТРОФНЫЕ) — THALLOBIONTA EUCARYOTA

В составе подцарства выделяют до 10 и больше отделов водорослей; сюда же мы включаем и отдел Лишайники.

Основные признаки следующие: 1) клетки крупные, 10—100 мкм; 2) ядра нормальной структуры, с ядрышком и мембраной; 3) имеются хондриосомы и пластиды, в ходе фотосинтеза освобождается молекулярный кислород, атмосферный азот не фиксируется; 4) как правило, клетки делятся посредством митоза. Имеется также половой процесс, а следовательно, уменьшение вдвое числа хромосом в ходе мейоза.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ

Древнейшие представители растительного мира, возникли около 1,5 млрд. лет назад. Общее число видов водорослей — около 35 тыс. Благодаря постоянству условий жизни в водной среде, в которой водоросли возникли и пережили целые геологические эпохи, они сохранились до наших дней в формах, мало отличающихся от первоначальных. В процессе филогенеза организмы эволюционировали от одноклеточных и колониальных к мощным, сложно организованным гигантам, достигающим десятков метров длины. У высокоорганизованных представителей можно наблюдать начало некоторой внутренней дифференциации тела на ткани: покровную, ассимиляционную, запасную, проводящую, механическую. Таким образом, у водорослей — два контрастных полюса организации: на одном они представлены примитивными одноклеточными и колониальными формами и близки к простейшим животным, на другом — многоклеточными, иногда гигантскими формами с элементарно дифференцированным телом, которое как бы имитирует органы высших растений.

Большинство водорослей содержит хлорофилл и питается автотрофно, но нередко зеленая окраска их замаскирована другими пигментами. Небольшое число водорослей характеризуется как сапрофиты и паразиты. Тело водорослей, как и других низших растений, именуют талломом, поскольку оно не дифференцировано на настоящие органы и ткани. В большинстве случаев вегетативные клетки таллома снаружи покрыты твердой стенкой, состоящей из целлюлозы и пектиновых веществ. Нередко наружная поверхность клеточной стенки одета слизью или инкрустирована кремнеземом. У более примитивных одноклеточных или пальмеллоидных¹ водорослей (например, у пирокитовых) клетки голые. Цитоплазма заполняет всю полость клетки или расположена постенно. Одна крупная или несколько мелких вакуолей заполнены клеточным соком. В клетке находится одно или несколько ядер и хроматофоры (пластиды), содержащие пигменты. По форме хроматофоры необычайно разнообразны (пластинчатые, спиральные, лентовидные, чашевидные, сетчатые, зернистые, звездчатые и т. д.), что служит важным признаком при определении водорослей. В хроматофорах у некоторых расположены белковые тельца — пиреноиды, вокруг которых откладывается запасной продукт в виде крахмала или близкого к нему углевода. У эвгленовых таковым является парамилон. Кроме крахмала, в качестве запасного продукта может образоваться масло. У синезеленых водорослей оформленного ядра нет, как нет хроматофоров и обычных для других водорослей органелл. Поэтому синезеленые рассматриваются в предыдущем подцарстве.

Для водорослей характерны все типы размножения: вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное происходит путем деления одноклеточных организмов, распадом колоний — у колониальных, частями таллома — у многоклеточных, а иногда путем образования специальных органов вегетативного размножения (например, клубеньков у харовых). Настоящее бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор или спор — одноклеточных образований, возникающих внутри вегетативных клеток или в особых органах — зооспорангиях (или спорангиях) путем деления содержимого. Зооспоры в отли-

¹ Особая структура, когда несколько или много вполне обособленных клеток, сохраняющих автономию, погружены в общую слизь.

чие от спор имеют двигательные органы — жгутики. Вскоре после появления зооспоры сбрасывают жгутики, покрываются клеточной стенкой и прорастают в новую особь. Как правило, бесполом способом водоросли размножаются в условиях, благоприятных для роста.

По мере ухудшения условий существования (высыхание, низкая температура) они приступают к половому размножению, которое происходит путем слияния двух, в большинстве случаев специализированных половых клеток — гамет — в одну клетку — зиготу. В зиготе протопласты сливаются, накапливаются запасные продукты, а на поверхности развивается довольно толстая клеточная стенка. Затем зигота опускается на дно водоема, где она способна переносить неблагоприятные условия в состоянии покоя. В некоторых же случаях сформировавшаяся зигота сразу прорастает. При прорастании зиготы возможны два варианта: 1) зигота прорастает в новую особь; 2) в зиготе образуются зооспоры, которые прорастают по выходе в окружающую среду.

Половое размножение возможно в различных формах. При изогамии обе гаметы одинаковы как по внешнему виду, так и по величине (изогаметы), но различаются физиологически (гетероталлические гаметы). При гетерогамии гаметы различаются не только гетероталлизмом, но и величиной, при этом женская гамета крупнее мужской. Изо- и гетерогаметы образуются путем редукционного деления содержимого обычной вегетативной клетки.

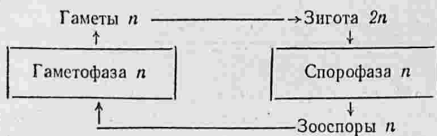
При наиболее совершенном у водорослей способе полового размножения — оогамии — женская гамета (яйцеклетка) представляет собой крупную неподвижную клетку с большим количеством запасных продуктов; мужская гамета — сперматозонд — маленькая клетка двух типов: амебоидного или монадного (жгутикового).

Половые клетки у водорослей развиваются в специальных, как правило, одноклеточных органах полового размножения (гаметангиях): яйцеклетки — в оогониях, сперматозоиды — в антеридиях. Яйцеклеток образуется одна или несколько, сперматозоидов — много. Нередко у водорослей наблюдается половой процесс в виде конъюгации (зигогамии) — слияния протопластов двух вегетативных клеток гетероталлических особей (спирогиры — *Spirogyra* и др.).

У более примитивных групп (пирофитовые и др.)

встречается гологамия и мерогамия¹. Однако половой процесс не всегда ведет к численному увеличению особей. Поэтому приходится говорить о половом воспроизведении. Конечный результат любого способа полового размножения (воспроизведения) — слияние протопластов и образование зиготы. При этом удваивается число хромосом, т. е. восстанавливается диплоидная ($2n$ хромосом) фаза. В типичном случае из зиготы развивается бесполой диплоидная фаза — спорофит, на котором формируются органы бесполого размножения — зооспорангии. В результате редукционного деления содержимого зооспорангия образуются гаплоидные (n хромосом) зооспоры, прорастающие в гаметофит, на котором образуются органы полового размножения — гаметангии, продуцирующие гаметы. Гаметофит может быть как обоеполым, так и раздельнополым. Таким образом, у водорослей можно проследить 3 типа хорошо выраженной смены фаз развития: половой и бесполой.

1. Гаплоидный тип. Vegetативное тело всегда гаплоидно; диплоидна лишь зигота (первое деление ее ядра — редукционное). Этот тип развития широко распространен среди водорослей (вольвокс — *Volvox*, улотрикс — *Ulothrix* и др.). Он чаще всего представлен следующей схемой:



В качестве примера гаплоидного типа развития рассмотрим зеленую нитчатую водоросль улотрикс — *Ulothrix zonata* (см. рис. 40). Индивидуумы этого вида состоят из гаплоидных клеток. При благоприятных условиях они быстро размножаются бесполом путем посредством зооспор. Осенью отдельные вегетативные клетки

¹ Гологамия — форма оплодотворения, не связанная с размножением; после нескольких обычных делений клетки особь превращается в гамету, которая никак не отличается (морфологически) от вегетативной клетки. Затем наступает копуляция таких гамет; они могут быть как изогамные, так и гетерогамные. При мерогамии копулируют не целые организмы, а образовавшиеся в результате интенсивных делений их мелкие гаметы — мерогаметы.

нити превращаются в гаметангии, внутри которых развиваются двужгутиковые изогаметы (гологамия). Выйдя из гаметангиев и проплавов некоторое время свободно, гаметы сливаются, образуя четырехжгутиковую зиготу. После сбрасывания жгутиков и развития толстой клеточной стенки зигота впадает в состояние покоя. Весной первое деление зиготы редукционное, в результате чего образуются 4 клетки, каждая из которых прорастает в новую особь. Таким образом у улотрикса диплоидна только зигота. Весь жизненный цикл растения проходит в гаплоидной фазе. Приведенная схема гаплоидного развития достаточно типична для зеленых водорослей, но встречается и среди представителей других отделов.

2. Диплоидный тип. Вегетативное тело растения всегда диплоидно, поскольку редукционное деление совершается только при образовании гамет. Возникающая зигота сразу же (без периода покоя!) прорастает в новую вегетативную особь. Пример этого типа развития — сифоновые водоросли, например бриопсис — *Bryopsis* и кодium — *Codium*.

Рассмотрим кодium. Эта водоросль произрастает в Черном море на глубине до 10 м. Особи располагаются группами, формируя заросли. Их шнуровидное тело достигает 40—50 см длины. Ветвление дихотомическое. В период полового размножения на женских экземплярах вырастают гаметангии с подвижными двужгутиковыми мегагаметами, а на мужских экземплярах — гаметангии с микрогаметами. Оплодотворение происходит в воде, после чего формируется зигота. При прорастании зиготы происходит митотическое деление, и из нее развивается также диплоидное растение. Редукционное деление наблюдается лишь в гаметангиях перед образованием гамет. Таким образом, весь жизненный цикл *Codium* проходит в диплоидной фазе.

3. Гаплоидно-диплоидный тип. Характерно чередование фаз развития («поколений»). Редукционное деление совершается при образовании спор на диплоиде — спорофите (спорофаза — $2n$ хромосом). Из споры развивается гаплоид — гаметофит (гаметофаза — n хромосом), на котором образуются гаметы (с. 117). Из зиготы ($2n$ хромосом) без периода покоя развивается спорофит. Хорошие примеры этого типа развития — энтероморфа — *Enteromorpha* и ульва — *Ulva* (зеленые водо-

росли, порядок Улотриковые). Ульва имеет форму двух-
 слойной пластины с гофрированными краями. После
 слияния гамет из зиготы ($2n$ хромосом) в результате
 митотического деления развивается диплоидный же спо-
 рофит. На спорофите формируются зооспорангии, где

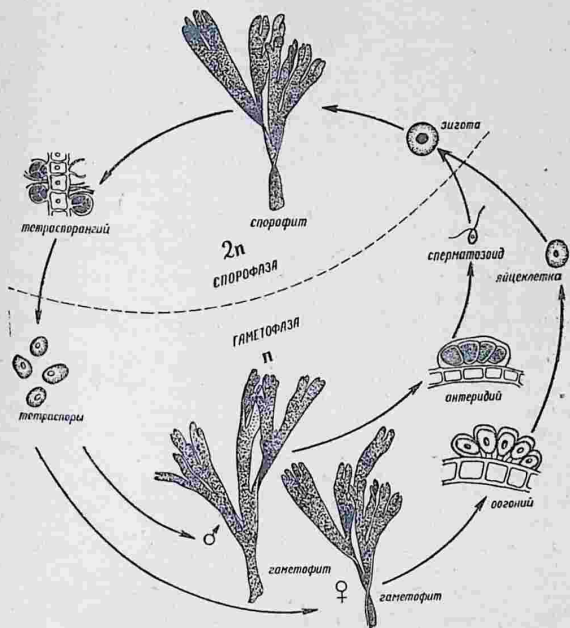


Рис. 28. Схема изоморфной смены фаз развития диктиоты — *Dictyota*

после редукционного деления появляются моноплоидные (n хромосом) зооспоры. Далее из зооспор развиваются гаплоидные раздельнополюе гаметофиты. Раздельнополюость в данном случае выражается гетероталличностью (раздельнополюостью талломов), поскольку гаметы в пределах одной особи не копулируют. Таким образом совершается последовательная смена фаз развития — дипло-

идной спорофазы и гаплоидной гаметофазы. При этом важно отметить, что в данном случае спорофит ($2n$) и гаметофит (n) внешне не различаются. В тех случаях, когда и гаметофит-гаплоид и спорофит-диплоид морфо-

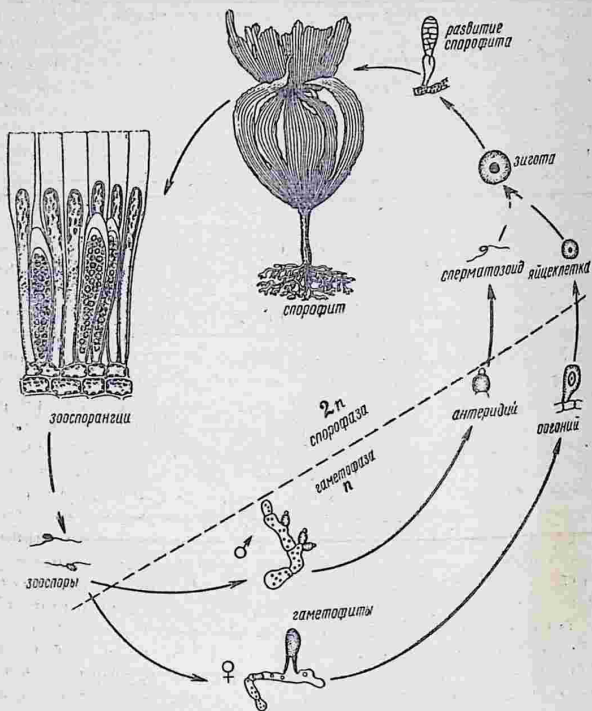


Рис. 29. Схема гетероморфной смены фаз развития ламинарии — *Laminaria*

логически неразличимы, говорят об изоморфной смене фаз развития, которая наблюдается у некоторых бурых водорослей, например у диктиоты — *Dictyota* (рис. 28). Это крупная, лентовидная морская водоросль с дихото-

мическим ветвлением. На спорофите из поверхностных клеток развиваются крупные тетраспорангии. Тетраспоры (не зооспоры!) голые, неподвижные, образуются в результате редукционного деления. С помощью тетраспор совершается бесполое размножение диктиоты. Попадая в воду, тетраспора прорастает в гаплоидное растение (гаметофит). На этих гаметофитах развиваются только органы полового размножения: на мужских экземплярах — антеридии с многочисленными одножгутиковыми сперматозоидами, на женских — оогонии с одной крупной яйцеклеткой в каждом. Спорангии на этих особях никогда не образуются. Яйцеклетка оплодотворяется в воде. Из зиготы ($2n$ хромосом) вырастает диплоидное растение — спорофит, служащее для бесполого размножения тетраспорами, но морфологически не отличающееся от гаметофита. Таким образом, у диктиоты хорошо выражена смена фаз развития: бесполовая (спорофаза) и половая (гаметофаза), хотя растения при этом морфологически одинаковы.

Иное соотношение фаз развития наблюдается у бурой водоросли ламинарии — *Laminaria* (рис. 29). Виды этого рода широко распространены, часто встречаются в северных морях. Вегетативное тело представляет собой таллом в виде крупной листовидной или пальчаторассеченной пластинки и стеблевидного черешка. На базальной части «черешка» развиваются ризоиды, которыми растение прикрепляется к субстрату. В отдельных случаях ламинарии достигают 6—8 м высоты, а иногда и больше. На гигантском талломе развиваются зооспорангии — органы бесполого размножения. Этот таллом представляет собой спорофазу (спорофит, точнее зооспорофит). Освободившиеся зооспоры прикрепляются к камням и прорастают в нитевидные микроскопические заростки. Это гаметофаза (n хромосом), причем гаметофиты здесь раздельнополые. У ламинарии спорофит и гаметофит по морфологии и размерам резко различаются (гетероморфия).

После длительного периода развития на женском гаметофите вырастают оогонии с одной яйцеклеткой внутри, а на мужском — антеридии с многочисленными двужгутиковыми сперматозоидами. После оплодотворения, которое происходит в воде, зигота быстро развивается в крупное растение — диплоидный спорофит ($2n$ хромосом).

Происхождение водорослей. Вопрос о происхождении, ходе развития водорослей и родственных связей между ними все еще не решен. Наиболее популярны две теории: 1) происхождение водорослей от одноклеточных автотрофных жгутиковых — *Flagellatae*, близко стоящих к монадным водорослям, и 2) симбиотическое происхождение: хлоропласты — предъядерные водоросли, митохондрии — аэробные бактерии.

При выяснении родственных взаимосвязей между отделами водорослей и уровня их исторического развития принимают во внимание следующие показатели: строение клетки, способы размножения, физиолого-биохимические особенности. Руководствуясь этими принципами, ряд известных альгологов (А. Пашер, Б. Фотт, М. Шадефо и др.) приходят к сходному пониманию путей исторического развития водорослей. Большинство из них в основу системы кладут золотистые — *Chrysophyta*, а наиболее эволюционно продвинутыми считают зеленые водоросли — *Chlorophyta*. Некоторые авторы, например М. Шадефо, Д. Зеров, А. Кронквист и др., отдел *Chlorophyta* понимают очень широко. Кроме зеленых водорослей они включают сюда все отделы высших растений до покрытосеменных. Наиболее высоко развитые водоросли — харовые (многоклеточные органы полового размножения!).

Последовательность изложения отделов водорослей (с. 96) мы даем, исходя из теоретических основ системы А. Пашера и Б. Фотта. Современные альгологи считают возможным видоизменять их систему в соответствии с новыми данными, которые дают биохимия и электронная микроскопия.

Подытожив данные разносторонних альгологических исследований, выполненных за последние 20 лет, Д. Зеров (1972) пришел к выводу, что зеленые водоросли — предки высших споровых.

Распространение и хозяйственное значение. Большинство водорослей произрастает в воде, преимущественно морской. Они плотной массой как бы опоясывают побережья морей и океанов. Одни из них свободно плавают, составляя существенную часть взвешенных в толще воды организмов — планктона (средняя масса особи планктонных видов 0,000006 мг). Водоросли, свободно лежащие на дне или прикрепляющиеся к нему, составляют часть донных организмов — бентоса.

Поскольку водоросли — фотосинтезирующие растения, то одно из основных условий их существования — свет. В морях массовое распространение водорослей наблюдается на глубине до 30 м. Однако наиболее теневыносливые бурые и красные водоросли достигают глубины 100—200 м, а отдельные виды — 500 м. Известны и более глубоководные виды.

Некоторые водоросли сохраняют жизнеспособность при очень низких, а другие при высоких температурах. Так, в полярных и высокогорных странах они живут на снегу, нередко окрашивая его в красный, зеленый, бурый, желтый цвета (снежная хламидомонада — *Chlamydomonas nivalis*). Многие водоросли не погибают под покровом снега или льда.

Отдельные виды, попадая вместе с бактериями на бесплодные субстраты, являются пионерами их заселения. Водоросли живут на почве, в почве и даже в атмосферном воздухе, например некоторые виды хлореллы. Многие почвенные водоросли активно участвуют в процессе почвообразования. Так, при подзолообразовании в почве накапливается значительное количество зеленых (улотриковых) водорослей, при дерновом процессе — диатомовых, при болотном — зеленых, на глинистых почвах пустынь — синезеленых и т. д. Азотфиксирующие водоросли накапливают в почве азот.

Водоросли не только обогащают воду кислородом, но служат превосходным кормом для рыб и водоплавающих птиц. Высока питательная ценность водорослей, особенно планктонна (до 30 % белка и до 60 % углеводов, много витаминов, жиров и ценных минеральных солей). Муку из бурых водорослей используют на корм сельскохозяйственным животным. В северных приморских районах и на Дальнем Востоке на корм идут ламинарии, фукус и другие виды в свежем и силосованном виде. Их поедают лошади, крупный рогатый скот, свиньи. Тонна муки из сухих водорослей содержит около 180 кг солей калия, 16 кг органического азота, 10 кг фосфора и другие вещества, необходимые для развития животных. Водоросли применяют как быстрodeйствующие удобрения в свежем и компостированном виде. Зола бурых и красных водорослей — сырье для получения брома и йода, сами водоросли используются для получения агара, употребляемого в кондитерской промышленности и для изготовления питательных сред в микробиологии.

Морские водоросли нередко используют в текстильной и бумажной промышленности.

ГРУППА ОТДЕЛОВ ВОДОРΟΣЛИ — ALGAE

ОТДЕЛ ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CHRYSOPHYTA

Общее число видов около 400 (25 семейств, 60—80 родов). Обитают преимущественно в планктоне пресных водоемов, редко морей.

Преимущественно монадные, т. е. подвижные одноклеточные формы. В относительно небольшом числе встречаются колониальные, также подвижные; еще более редко представлены неподвижные амебонидные (ризоподияльные), коккальные, пальмеллоидные и нитчатые структуры. Все золотистые — одноядерные. Монады их чаще всего голые. В этих случаях клетки метаболически изменяют форму, иногда они даже образуют псевдоподии. В других случаях монады несут разнообразные по структуре стенки (оболочки, пелликулы) из пектиновых веществ, целлюлозы. Стенка, часто инкрустированная известковыми или окремневшими пластинками, образует своеобразные вместилища — чехлы («домики»).

В наружном слое цитоплазмы имеется 1—2 (несколько) хроматофора; здесь обнаружены: хлорофилл *a*, каротин и ксантофиллы — лютеин и фукоксантин. Названные компоненты и определяют окраску водоросли. Запасные продукты: углевод лейкозин и масло. Известны гетеротрофные представители.

Подвижные формы снабжены 1—2 (редко 4) жгутиками. Золотистые являются разножгутиковыми: если жгутик 1, у него перистое строение, например у обитателей пресных вод, относимых к виду *Chromulina verrucosa*; если же жгутиков 2, то один перистый, а другой гладкий, бичевидный.

Размножение осуществляется обычно путем продольного деления клеток и зооспорами. Последние несут 1—2 жгутика. У колониальных же форм клетки при делении не расходятся. Размножение происходит путем разъединения крупной колонии на несколько небольших. Половой процесс осуществляется по гологамному и мерогамному типам.

Золотистые — одна из древних групп водорослей. Они были обнаружены в кембрийских отложениях. Альгологи-филогенисты (например, А. Пашер, Б. Фотт и др.)

устанавливают родственные связи золотистых с желто-зелеными и диатомовыми¹.

Некоторые представители родов хромулины — *Chromulina*, динобриона — *Dinobryon* и других широко известны.

ОТДЕЛ ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — ХАНТНОРНУТА

Сюда относят около 250 видов с одноклеточным (род хлорамеба — *Chloramoeba*), колониальным (род ботридиопсис — *Botrydiopsis*), многоклеточным нитчатым (род конферва — *Conferva*), неклеточным (роды ботридий —

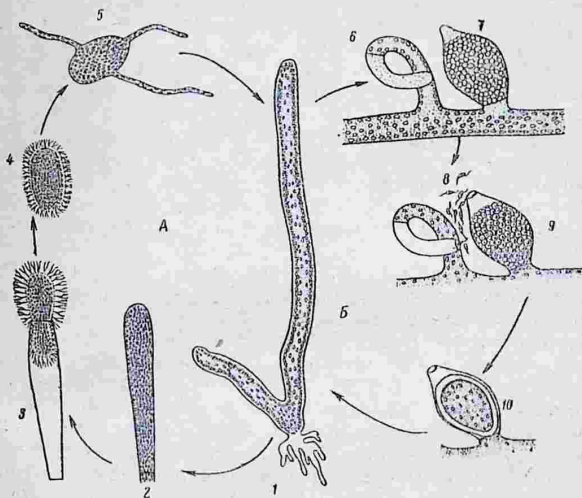


Рис. 30. Жизненный цикл вошерии — *Vaucheria*. А — бесполое размножение; Б — половое воспроизведение:

1 — материнское растение, 2 — зооспорангии, 3 — выход зооспоры, 4 — зооспора, 5 — прорастание зооспоры, 6 — антеридий, 7 — оогоний, 8 — сперматозонды, 9 — яйцеклетка, 10 — зигота

¹ В сельскохозяйственной энциклопедии (1969) дана явно анти-эволюционная система водорослей В. Халмана (1962).

Botrydium, вошерия — *Vaucheria*) талломами. Распространены в водоемах с пресной и соленой водой, где служат важным компонентом планктона или бентоса, встречаются также в почве, на камнях и т. д. Ядро в большинстве случаев одно, у неклеточных водорослей (типа сифоновых) ядра многочисленные. Хроматофоры кроме хлорофилла содержат также каротиноиды, придающие растениям желто-зеленую окраску. При бесполом размножении образуются зооспоры. Зооспоры, как и сперматозоиды, имеют по два жгутика — прямой гладкий и перистый. Половой процесс преимущественно изогамный, изредка анизогамный (оогамный). Как пример рассмотрим вошерию.

Род вошерия — *Vaucheria*. Клеточная структура не выражена. Протопласт содержит много ядер и зернистых хроматофоров. Таллом нитевидный, дихотомически ветвящийся. С внутренней стороны стенки таллома расположен слой цитоплазмы со многими ядрами и зернистыми хроматофорами без пиреноидов (запасной продукт — масло), в центре таллома — крупная вакуоль. Большинство видов вошерии — обитатели пресных водоемов и увлажненных мест. При помощи ризондов они прикрепляются к субстрату и могут создавать значительные скопления.

В качестве модели рода рассмотрим вошерию наземную — *V. terrestris* (рис. 30). Бесполое размножение осуществляется довольно крупными многожгутиковыми зооспорами, которые образуются по одной в отделяющихся перегородкой на концах нитей зооспорангиях. Под каждой парой жгутиков расположено ядро. Плавающая некоторое время в воде, зооспора останавливается, сбрасывает жгутики и прорастает в новый организм. Половое размножение — в виде ярко выраженной оогамии. На талломе появляются боковые выросты с шаровидными вздутиями, которые отделяются от полости поперечной перегородкой и функционируют как оогонии. В каждом оогонии образуется по одной яйцеклетке. Рядом возникает боковой вырост, изогнутый в виде рога (иногда кольца) в сторону оогония. Он также отделяется перегородкой и развивается в антеридий. В антеридиях формируется множество сперматозоидов, снабженных двумя неодинаковыми жгутиками. В результате полового процесса формируется зигота — ооспора. Она прорастает только после периода покоя.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ, ИЛИ КРЕМНИСТЫЕ, ВОДОРΟΣЛИ — DIAТОМОРНУТА

Общее число видов около 6000. Основные жизненные формы — одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли микроскопических размеров (рис. 31). Распространены по всему земному шару. Местообитания: соленые и пресные водоемы, влажная почва, скалы, кора деревьев и т. д. Часто богат диатомовыми ил, оседающий на дно водоемов. Пектиновые клеточные стенки снаружи пропитаны кремнеземом SiO_2 и образуют защитный панцирь. Он состоит из двух отдельных частей — тек, как бы надетых друг на друга: верхняя (более крупная) — эпитека, нижняя — гипотека. Эпитека и гипотека имеют плоскую сторону с загнутыми краями — створку и узкое кольцо, плотно соединенное со створкой, — поясok. Поясок эпитеки плотно надвинут на поясok гипотеки. В створках есть сквозные отверстия — поры, а также камеры, или пустоты. Структура створок разнообразна и имеет важное систематическое значение. В зависимости от формы клетки и структуры панциря диатомовые подразделяются на два класса: Перистые, или Пеннатные, — *Pennatae* (представители со стороны створки имеют две плоскости симметрии) и Центрические — *Centricae* (со стороны створки имеется более трех плоскостей симметрии). Из Пеннатных рассмотрим пиннулярию.

Род пиннулярия — *Pinnularia*. Характерный представитель — одноклеточная водоросль пиннулярия зеленая — *P. viridis*. Она широко распространена в иле на дне пресных водоемов. Снаружи вследствие неравномерного отложения кремнезема створки покрыты перистым орнаментом, шов в виде двух щелей с узелками на концах и посередине (рис. 31). Цитоплазма расположена постенно, имеет перемиčku в центре клетки, где находится ядро, и по шву выходит наружу. При вращательном движении цитоплазмы клетка передвигается, как на гусенице трактора. К створкам примыкают два пластинчатых хроматофора. Бурая окраска пиннулярии обусловлена желтыми пигментами — ксантинами (особенно диатоминном). Остальная часть клетки заполнена клеточным соком. Запасной продукт — масло.

Бесполое размножение осуществляется митотическим делением ядра и протопласта. Затем створки (теки)

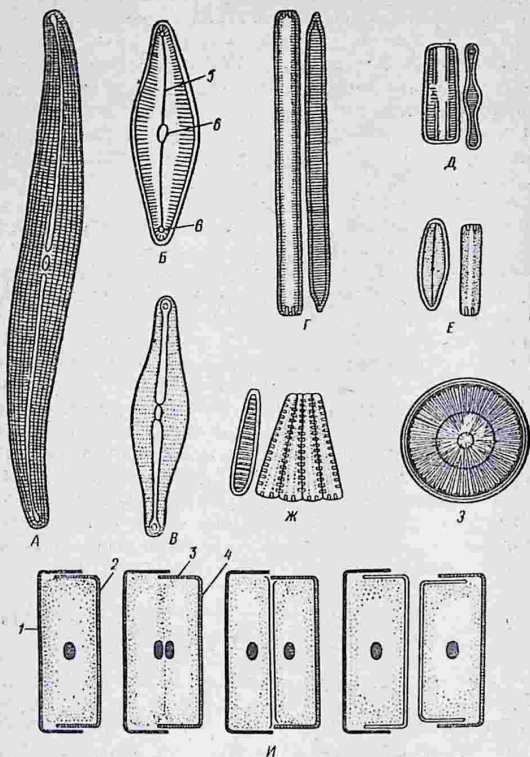


Рис. 31. Диатомовые водоросли — *Diatomaea*. А — плеуро-
сигма — *Pleurosigma*; Б — цимбелла — *Cymbella*; В — нави-
кула — *Navicula*; Г — синедра — *Synedra*; Д — табеллярия —
Tabellaria; Е — диатома — *Diatoma*; Ж — меридион — *Meri-
dion*; З — центрическая водоросль циклотелла — *Cyclotella*;
И — вегетативное размножение (митоз) у пиннулярии —
Pinnularia:

1 — эпитека, 2 — гипотека, 3 — створка, 4 — пояс, 5 — шов,
6 — узелок

расходятся, и каждый протопласт достраивает новую гипотеку (рис. 31)¹. Серия таких делений обуславливает последовательное измельчение особей. Предел такому измельчению кладет половой процесс, который в данном случае приводит не к численному увеличению особей, а к восстановлению нормальных размеров дочерних особей.

Половой процесс на редкость своеобразен: две измельченные пиннулярии приближаются одна к другой, сбрасывают створки и обволакиваются слизью. Происходит редукционное деление ядер и деление протопласта, в результате чего образуются по 4 гаплондные клетки — тетрады. Две клетки, принадлежащие двум различным тетрадам, сливаются (половой процесс), а остальные отмирают. В результате возникает зигота, способная к росту, — ауксоспора (диплоид!). Из ауксоспоры вырастает новая двустворчатая особь нормальных размеров. Значит, пиннулярия весь жизненный цикл проводит в диплоидном состоянии.

Впервые диатомовые появились в юрском периоде мезозоя; их возраст, по данным палеонтологов, 195 — 200 млн. лет. Они формируют мощные отложения горной породы диатомита, имеющей разнообразное хозяйственное значение. Ее используют при производстве взрывчатых веществ — динамита, материалов для звуковой и тепловой изоляции, при шлифовке металлов, изготовлении фильтров.

ОТДЕЛ ПИРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ, ИЛИ ПЕРИДИНЕИ, — PYRRORHYNATA, ИЛИ PERIDINAEHYNATA

Почти исключительно одноклеточные, т. е. монадные водоросли, обитатели как морских, так и пресноводных бассейнов². Преобладают автотрофные виды. Они содержат разнообразные по форме хроматофоры с хлорофиллом *a* и *c* и зачастую пиреноиды. Запасные продукты — крахмал (криптамилон) и масло.

Размножение осуществляется бесполым способом (деление, зооспоры, апланоспоры) и половым. Половое

¹ При бесполом вегетативном размножении диатомовых оставшаяся от материнской клетки тека у дочерних протопластов становится эпитекой.

² Только один вид рода *Desmocarpa* имеет пальмеллоидное строение.

состоит как в слиянии взрослых клеток (гологамия), так и одинаковых монад и апланоспор (мерогамия).

Важнейшие особенности пиропитовых, отличающие их от остальных водорослей, следующие: 1) своеобразное строение ядра, хроматин которого формирует бусовидные нити; 2) наличие особых разнообразных вакуолей, именуемых пузулями.

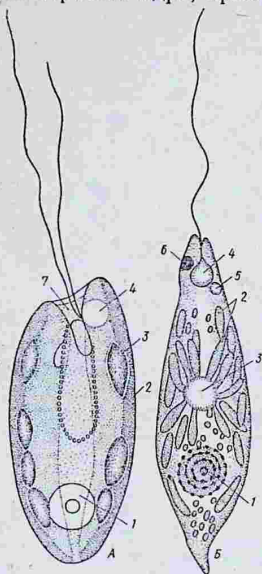


Рис. 32. КRYPTOFITOVAYA водоросль криптомонас — *Cryptomonas* (A) и эвгленовая водоросль эвглена зеленая — *Euglena viridis* (B):

1 — ядро, 2 — хроматофоры, 3 — пиреноид, 4 — вакуоль, 5 — пульсирующая вакуоль, 6 — глазок, 7 — глотка (воронка)

Класс Динофитовых объединяет голые монады, монады с целлюлозной стенкой (панцирем) и колониальные формы. Эти водоросли представлены большим разнообразием видов, которые распределяют (например, Б. Фотт) на 7 отдельных порядков.

В отношении родственных связей пиропитовых высказывались самые разнообразные мнения. Виднейший альголог А. Пашер связывает пиропитовые с криптофитовыми (сходный запасной продукт типа крахмала — криптоамилон, сходная окраска хроматофоров с преобладанием каротиноидов, а также внешнее сходство монад тех и других групп водорослей).

Более полный биохимический и морфогенетический сравнительный анализ позволит достовер-

нее установить филогенетические взаимоотношения между названными группами.

ОТДЕЛ КРИПТОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — СКУРТОРНУТА

Небольшая группа преимущественно автотрофных одноклеточных (монадных) форм. Клетки чаще всего

асимметричные: передний конец косо срезанный, имеет два неровных жгутика, спинная сторона выпуклая, брюшная — вогнутая (рис. 32).

На переднем конце многие виды имеют воронковидное отверстие — «глотку». Ядро расположено в заднем конце клетки, реже в средней части. Клетки содержат 1—2 хроматофора. Они окрашены то в сине-зеленый, то в красноватый, то в бурый цвета. Обнаружены хлорофиллы *a* и *c*, каротины и ксантофилл, фикоэритрин и фикоциан. Монады снабжены пиреноидами. Запасной продукт — крахмал (криптамилон), а у гетеротрофных форм — жиры.

Половой процесс не обнаружен. Размножение осуществляется продольным делением: воронка и вакуоли делятся пополам, а оба жгутика отходят к одной клетке (вторая образует их заново).

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ — EUGLENOPHYTA

Почти исключительно монадные формы, лишенные вторичной стенки. Покрываются толстым перипластом (плазмалеммой), нередко с явно выраженной особой спиральной структурой. Иногда же монада защищена своеобразным чехлом — «домиком», инкрустированным солями железа и марганца. Домик имеет отверстие («оконце»), сквозь которое выходит жгутик (рис. 32). Форма клеток обычно эллипсоидная или веретеновидная. На переднем конце располагается красный глазок (стигма) и находится небольшое воронковидное углубление — «глотка». Она ведет в полость — главную вакуоль эвглени. Из дна «глотки» наружу выступает жгутик. Рядом часто расположен второй, но очень маленький жгутик. Общее число жгутиков 1—2.

Большинство эвгленовых — обитатели пресноводных водоемов. Иногда, усиленно размножаясь, они вызывают «цветение» воды; окрашивание получается зеленое или (если в цитоплазме есть пигмент гематокром) кроваво-красное. Питание фототрофное, но сверх того они способны усваивать растворенные в воде органические вещества и поэтому являются организмами со смешанным питанием. Среди них известны паразиты, живущие в кишечнике беспозвоночных, а также лягушек.

Размножаются продольным делением с переднего конца клетки пополам. При этом делятся органеллы:

ядро, и ядрышко, хроматофоры, пиреноид и стигма. Лишь у некоторых форм, в частности у эвглени, открыт половой процесс. Порядок Эвглени объединяет около 6 семейств, охватывающих приблизительно 400 видов. Основной запасной продукт — углевод парамилон.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ — РНАЕОРНУТА

Общее число видов около 1500 (190 родов). Распространены в морях и океанах всего мира, преимущественно в прибрежных мелководьях, но также вдали от берегов, например в Саргассовом море. Являются важными компонентами бентоса. Характерна бурая окраска слоевища — от оливково-желтоватой до темно-бурой, обусловленная смесью разных пигментов: хлорофилла, каротиноидов, фукоксантина. Среди бурых можно наблюдать эволюцию от микроскопических нитчатых организмов до гигантов, достигающих иногда 30—50 м длины и более (род макроцистис — *Macrocystis*)¹.

У низкоорганизованных нитчатых бурых водорослей таллом состоит из одного ряда клеток. У высокоорганизованных представителей клетки не только делятся в разных плоскостях, но отчасти дифференцируются, в результате чего формируются морфологически обособленные комплексы клеток, напоминающие ассимиляционные, запасные механические и проводящие ткани. Дифференциации «тканей» способствуют различные условия среды и неоднородная функция, выполняемая разными участками таллома (ризонидами, осевой — «стеблевой» частью и филлоидами — «листовой» частью). Это нетрудно представить даже при рассмотрении общего строения, например ламинарии сахарной — *Laminaria saccharina* (см. рис. 29).

Клетки бурых водорослей одноядерные. Хроматофоры зернистые, многочисленные. Запасные продукты в виде полисахарида ламинарина и масла. Пектиновое-целлюлозные клеточные стенки легко ослизняются. Рост бурых водорослей верхушечный (делению подвергается одна или несколько верхушечных клеток) или интеркалярный. Продолжительность жизни — от одного года до нескольких лет. Бесполое размножение (отсутствует

¹ Некоторые бурые водоросли, в частности в Саргассовом море, достигают длины 200 м и более.

лишь у фукусовых) обеспечивают многочисленные двухжгутиковые зооспоры, образующиеся в одноклеточных, изредка многоклеточных зооспорангиях. У диктиотовых бесполое размножение осуществляется неподвижными тетраспорами, развивающимися в тетраспорангиях в результате редукционного деления. Бесполое вегетативное размножение происходит частями таллома.

Формы полового размножения универсальны: изогамия, гетерогамия и оогамия. Изогаметы и гетерогаметы формируются в многоклеточных гаметангиях, оогонии и антеридии — одноклеточные. У всех бурых водорослей, кроме фукусовых, выражена смена фаз развития. Редукционное деление происходит в зооспорангиях (или в спорангиях). Зооспоры (или споры) дают начало моноплоидному гаметофиту (половая фаза, или гаметофаза), который бывает обоеполым или раздельнополым. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит (бесполая фаза — спорофаза). У разных видов характер смены фаз развития неодинаков: у одних, например эктокарпуса — *Ectocarpus*, диктиоты — *Dictyota* (см. рис. 28), спорофит и гаметофит внешне не различаются. У других, например ламинарии — *Laminaria* (см. рис. 29), макроцистиса — *Macrocystis*, спорофит развивается в более мощное и более долговечное растение. Отсутствие смены фаз развития у фукусовых объясняется их способностью размножаться исключительно половым путем или обрывками таллома.

Бурые водоросли обычно подразделяют на 4 порядка: Эктокарповые, Ламинариевые, Диктиотовые, Фукусовые. Рассмотрим представителей лишь трех родов, относимых к порядкам Фукусовые и Ламинариевые.

Род макроцистис — *Macrocystis*. Сюда относят самую крупную водоросль — макроцистис пириферу — *M. pyrifera*, формирующую огромные заросли у западных берегов Америки на глубине до 20 м. Тело водоросли представляет стеблевидную ось, которая несет с одной стороны листовидные образования, снабженные у основания воздухоносной полостью, благодаря которой водоросли плавают у поверхности воды. Отдельные экземпляры могут превышать 100 м длины, а их масса достигает 300 кг¹. Этот вид служит объектом

¹ Некоторые авторитетные источники (В. Фогт, 1971) свидетельствуют, что длина макроцистиса может достигать 400 м.

хозяйственного использования и с этой целью введен в культуру у берегов Франции. В США на специальных фермах выращивают и перерабатывают макроцистис в метан. Заросли этой водоросли настолько густы, что из-за отсутствия света другие автотрофные растения не выдерживают конкуренции. Разрабатывается технология широкого комплексного использования не только макроцистиса, но и других видов водорослей.

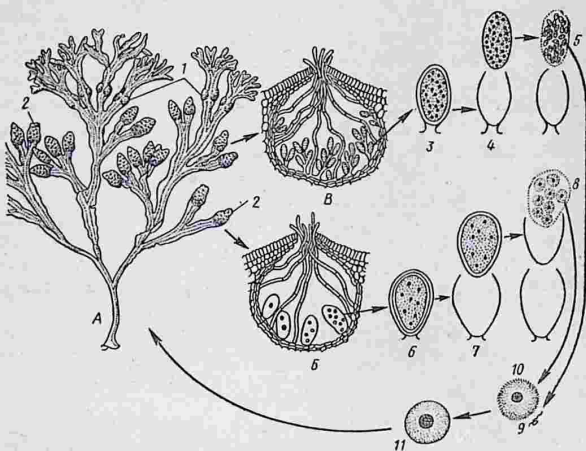


Рис. 33. Фукус — *Fucus*. А — таллом; Б — женский скафидий; В — мужской скафидий:

1 — воздухоносные полости, 2 — скафидий, 3 — антеридий, 4, 5 — выход сперматозоидов, 6 — оогоний, 7, 8 — выход яйцеклеток, 9 — сперматозоид, 10 — яйцеклетка, 11 — зигота

Род фукус — *Fucus*. На литорали Северного и Балтийского морей наиболее широко распространен *F. vesiculosus* (рис. 33). Таллом оливково-бурого цвета, 0,5—1,2 м высоты, нарастает верхушкой (обособлена инициальная клетка), ветвится дихотомически. Растения поддерживаются в вертикальном положении с помощью крупных воздухоносных полостей — пневматофоров, развивающихся внутри таллома. С наступлением периода размножения на конечных разветвлениях тал-

лома появляются особые углубления — скафидии, внутри которых формируются оогонии и антеридии (у большинства видов скафидии раздельнополые, но иногда, например у фукуса спирального — *F. spiralis*, обоеполые). Оогоний содержит 8 яйцеклеток, антеридий — 64 сперматозоида. Гаметы сливаются вне материнского организма, в воде. Зигота без периода покоя прорастает в новое диплоидное растение. Таким образом, у фукуса моноплоидны только гаметы.

Род ламинария — *Laminaria*. Несколько видов широко распространены в морях Ледовитого и Тихого океанов. Нарастание таллома интеркалярное. Лучшими моделями служат ламинария сахарная — *L. saccharina* и ламинария пальчатая — *L. digitata*, часто встречающиеся в прибрежных зонах Баренцева и Белого морей. Таллом имеет хорошо выраженную полярность: базальная часть стеблевидная, с ризоидами, апикальная — листовидная (филлоид).

На границе между стеблевидной и листовидной частями расположена зона делящихся клеток, которая дает начало новым «листьям» после их ежегодного сбрасывания (многолетние талломы). Перед сбрасыванием на листовидных пластинках вырастают сории — бугорки из нескольких одноклеточных зооспорангиев. Вследствие редукционного деления в каждом зооспорангии формируется от 16 до 64 зооспор. Зооспоры прорастают на субстрате в мелкие эфемерные заростки — гаметофиты, которые могут быть как раздельнополыми, так и обоеполыми. В оогониях и антеридиях развивается лишь по одной гамете. После полового процесса из зиготы формируется новый диплоидный таллом ламинарии — спорофит (см. рис. 29).

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ, ИЛИ БАГРЯНКИ, — RHODOPHYTA

Распространены в морях тропических и субтропических стран и частично в области умеренного климата (побережья Черного моря и Норвегии). Общее число видов 4000, из них 200 обитает в пресноводных бассейнах и в почвах.

Таллом некоторых видов багрянок имеет сходное строение с талломом наиболее высокоорганизованных бурых водорослей (сильная расчлененность, дифферен-

циация тканей). Красные водоросли разнообразно окрашены, что объясняется различным количественным соотношением пигментов: хлорофилла, ксантофилла, фикоэритрина, фикоциана. Хроматофоры в форме дисков. Пиреноидов нет. Запасные продукты в виде масла и специфического для красных водорослей багряноквого крахмала, окрашивающегося от иода в красно-бурый цвет. Таллом в виде кустиков, составленных из многоклеточных ветвящихся нитей, реже пластинчатый или листовидный до 2 м длины (рис. 34). Рост диффузный или дифференцированный — верхушечный. Подвижные стадии в цикле развития отсутствуют.

Пектиново-целлюлозные клеточные стенки вместе с межклеточным веществом у представителей некоторых родов ослизняются настолько сильно, что весь таллом приобретает слизистую консистенцию, например у родов анфельция, гелидиум, грацилярия. В этой связи некоторые виды используются как сырье для получения агар-агара, который широко применяется в качестве питательной среды при культивировании бактерий и грибов, а также в пищевой промышленности. В СССР для этой цели пригодна анфельция — *Ahnfeltia plicata* (Белое море). У многих других представителей клеточные стенки инкрустированы углекислым кальцием и углекислым магнием, что придает таллому твердость камня (например, роды литотамнион — *Lithothamnion*, литофиллум — *Lithophyllum*¹).

Красные водоросли характеризуются совершенно особой структурой органов полового размножения и формой полового процесса. Женский репродуктивный орган у этих водорослей называют карпогоном. Он состоит из двух частей: брюшка (расширенная клетка, суживающаяся книзу) и трихогины — небольшой щетинки (волоска), которая венчает карпогон в виде антенны, производящей колебательные движения. В брюшке одна яйцеклетка. Антеридии собраны в группы и продуцируют только по одной неподвижной гамете, именуемой спермацием (рис. 35).

Большинство багрянок двудомные растения. Половой процесс у разных систематических групп имеет довольно существенные особенности. Но у багрянок в отличие

¹ Виды этих родов принимают участие в образовании коралловых рифов.

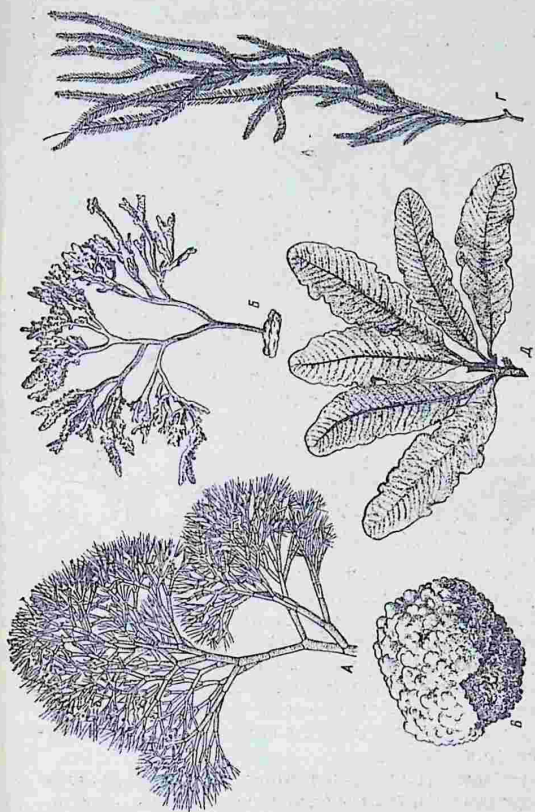


Рис. 34. Красные водоросли — Rhodophyta. А — каллитамнион — *Callithamnion*; Б — гигартина — *Gigartina*; В — литотамнион — *Lithothamnion*; Г — дазия — *Dasya*; Д — делессерия — *Delesseria* (сильно увеличено)

от всех других водорослей зигота претерпевает сложное развитие, в результате которого возникают особые споры — карпоспоры, дающие начало спорофиту. У наиболее просто организованных багрянок, например у немалиона — *Nemalion*, половой процесс происходит так. Зрелые спермации выходят из антеридиев в водную среду

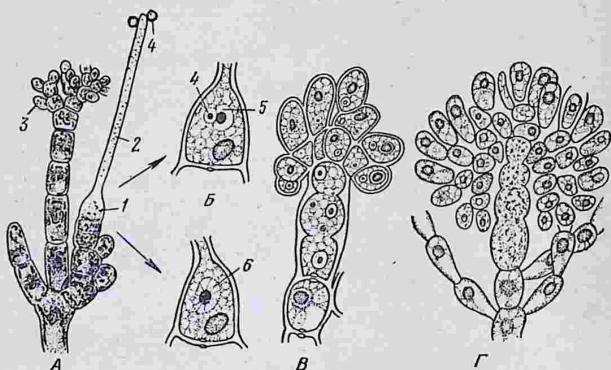


Рис. 35. Половой процесс у немалиона — *Nemalion*. А — участок таллома с репродуктивными органами; Б — копуляция гамет; В — образование карпоспор; Г — образование цистокарпия:
1 — брюшко карпогона, 2 — трихогина, 3 — антеридии, 4 — спермации, 5 — яйцеклетка, 6 — зигота

и токами воды переносятся на трихогину. В месте соприкосновения стенка трихогины расслизывается, содержащее спермация проникает в брюшко карпогона и сливается там с яйцеклеткой. Трихогина отмирает.

После образования зиготы (полового процесса) карпогон отчленяет серию боковых клеток. Эти клетки делятся (митоз), образуя ветвящиеся нитевидные отростки, а их конечные клетки развиваются в карпоспоры.

Процесс оплодотворения оказывает влияние на вегетативные клетки таллома, окружающие карпогон. Они интенсивно делятся и полностью или частично окружают карпоспоры, образуя шаровидное тело. Это новое образование, именуемое цистокарпием¹, как бы имити-

¹ Цистокарпий от греч. «кистис» — пузырь, «карпос» — плод. В образовании цистокарпия главная роль принадлежит карпогону.

рует плод покрытосеменных. При бесполом размножении на талломе образуются спорангии, которые содержат или по одной споре — моноспоре (у низкоорганизованных багрянок), или по четыре — тетраспоры.

Перед образованием тетраспор происходит редукционное деление. У моноспоровых водорослей на одном и том же моноплоидном растении формируются гаметангии и спорангии; диплоидна только зигота. Для тетраспоровых форм характерно следующее чередование фаз развития: моноплоидные тетраспоры прорастают в моноплоидные растения с гаметангиями (гаметофаза); диплоидные карпоспоры прорастают в диплоидные растения со спорангиями (спорофаза). Гаметофит и спорофит по внешнему виду неразличимы. Моделью наиболее простой организации красных водорослей служат виды родов порфира — *Porphyra* (таллом тонкий, листовидный) и порфиридиум — *Porphyridium* (таллом в виде слизистых корочек). Бесполое размножение осуществляется моноплоидными моноспорами. Весь цикл развития проходит в состоянии моноплоида, диплоидна только зигота.

Значение красных водорослей. Они составляют самую большую группу растений в морском бентосе. В странах Восточной Азии некоторые виды порфиры разводят и употребляют в пищу. Многие водоросли служат сырьем для получения агар-агара и иода. В Норвегии во время морского отлива на прибрежную часть, богатую красными водорослями, выпускают овец, как на пастбище.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — CHLOROPHYTA

Общее число видов свыше 13 тыс. Распространены преимущественно в пресных водоемах, некоторые — в морской воде и очень немногие приспособились к жизни в условиях периодического увлажнения: на почве, корке деревьев, заборах, цветочных горшках и т. д.

На примере представителей этого отдела можно проследить два направления эволюционного развития: 1) от одноклеточных одноядерных до неклеточных многоядерных (сильное увеличение и дифференциация в рамках одной клетки), высшее достижение прогресса — каулерпа — *Caulerpa* (рис. 36); 2) от одноклеточных через колониальные к многоклеточным талломным и

далее к многоклеточным с более или менее дифференцированными участками таллома, имитирующими по внешнему виду органы высших растений; высшее достижение прогресса — хара — *Chara* (см. рис. 42).

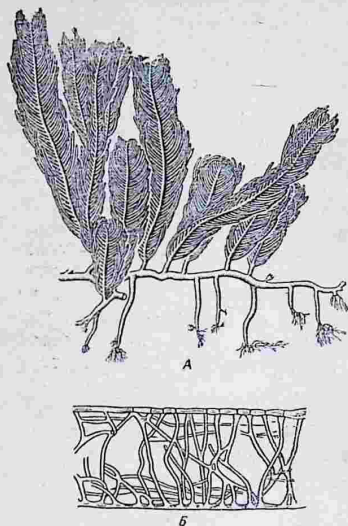


Рис. 36. Каулерпа — *Caulerpa sertularioides*. А — общий вид; Б — участок таллома на поперечном срезе

В жизненном цикле обычно господствует гаметофаза; чаще всего диплоидна лишь зигота. Исключения составляют каулерпа, валония (*Valonia*) и др., когда зигота без периода покоя прорастает в диплоидную особь — спорофит. Систематика зеленых водорослей довольно сложная. Существует несколько классификаций, однако чаще отдел делят на 3 класса¹: Равножгутиковые, Сцеплянки и Харовые. Первый класс включает следующие порядки: Вольвоксовые, Протококковые, Улотриксковые, Сифоновые.

КЛАСС РАВНОЖГУТИКОВЫЕ — ISOCONTAE

Порядок Вольвоксовые — Volvocales. Сюда входят одноклеточные и многоклеточные водоросли, подвижные в вегетативном состоянии. Типичные представители — хламидомонада и вольвокс.

Род хламидомонада — *Chlamydomonas* содержит около 320 видов. Исключительно одноклеточные зеленые водоросли. Обычно они встречаются в мелких

¹ Классификация, приводимая здесь, значительно схематизирована.

загрязненных водоемах и лужах и, накапливаясь в больших количествах, вызывают «цветение» воды.

Форма хламидомонад разнообразна: округлая, овальная, яйцевидная (рис. 37). Снаружи хламидомонада покрыта пектиново-целлюлозной стенкой. На переднем конце имеются два цитоплазматических жгутика, при помощи которых она движется. В центре клетки расположен чашеобразный хроматофор, вогнутой поверхностью обращенный к переднему концу клетки. В базальной части хроматофора находится довольно крупный пиреноид, окруженный крахмальной сферой.

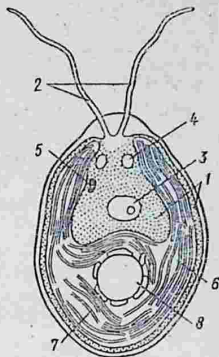


Рис. 37. Хламидомонада — *Chlamydomonas*:

1 — цитоплазма, 2 — жгутики, 3 — ядро, 4 — пульсирующая вакуоль, 5 — глазок, 6 — хроматофор, 7 — фотосинтетические мембраны, 8 — пиреноид

В цитоплазме, заполняющей углубление хроматофора, имеется ядро, а в передней части хламидомонады, у основания жгутиков, — пульсирующая вакуоль и стигма (красный «глазок»). В благоприятных условиях хламидомонада энергично размножается бесполым путем: ядро и протопласт делятся митотически на 2, 4 и 8 частей, из которых еще в материнской клетке формируются зооспоры. По общей структуре они тождественны хламидомонадам, но имеют меньшие размеры. Вследствие ослизнения клеточной

стенки материнской особи они освобождаются. При недостатке воды и кислорода хламидомонада переходит в пальмеллевидную стадию: сбрасывает жгутики и выделяет много слизи. При этом протопласт сохраняет способность к делению. С наступлением благоприятных условий вновь образовавшиеся клетки формируют жгутики, освобождаются от слизи и вырастают до размеров взрослых особей (рис. 38).

Половой процесс чаще изогамный, однако у некоторых видов отмечена гетерогамия и даже оогамия (например, *Ch. coccifera*). В случае оогамии из протопласта формируется всего одна яйцеклетка. С наступлением полового процесса взрослые особи хламидомонады на-

чинают функционировать как гаметангии. Оплодотворение происходит в воде. Сформировавшаяся зигота покрывается несколькими слоями целлюлозы, наполняется запасными продуктами, окрашивается гематохромом (пигмент из группы каротиноидов) в красный цвет. Затем наступает период покоя. В благоприятных условиях

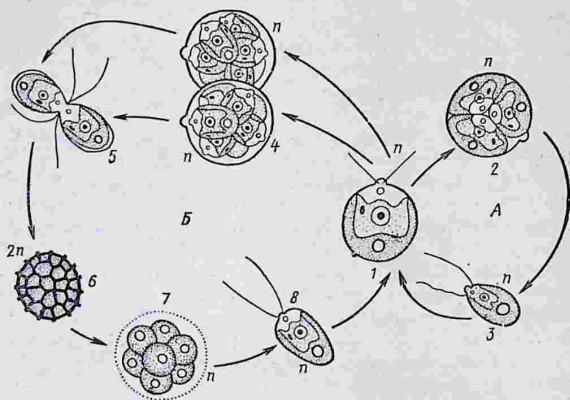


Рис. 38. Жизненный цикл хламидомонады — *Chlamydomonas*.

А — бесполое размножение; Б — половое воспроизведение:

1 — материнское растение, 2 — образование зооспор, 3 — зооспоры, 4 — образование гамет, 5 — копуляция гамет, 6 — зигота, 7 — прорастание зиготы, 8 — зооспора

содержимое зиготы редукционно делится, в результате чего формируются гаплоидные зооспоры.

Род вольвокс — *Volvox*. Типичный представитель рода вольвокс шаровидный — *V. globator*. Он встречается в водоемах с хорошо развитой водной растительностью (старицы рек, озера). Таллом вольвокса имеет форму шара 1—2 мм в диаметре и состоит из 60—75 тыс. клеток, расположенных в один слой по периферии. Внутри шара — полость, заполненная слизью. Каждая клетка снабжена двумя жгутиками, направленными кнаружи шара, и по своему строению напоминает хламидомонаду. Это вегетативные клетки, выполняющие функции

питания и движения, но не способные к размножению. Координированное движение вольвокса объясняется тем, что клетки его не изолированы друг от друга, а связаны в единый организм цитоплазматическими тяжами, проходящими через клеточные стенки. Кроме вегетативных имеются специализированные клетки, выполняющие функции размножения.

Бесполое размножение осуществляется при помощи особых клеток — партеногонидий. Размеры таллома увеличиваются не за счет увеличения числа клеток (деления), а вследствие разрастания их.

Среди массы вегетативных клеток изредка встречаются крупные клетки, лишенные жгутиков, функционирующие как органы оогамного полового размножения. Женские органы полового размножения — оогонии — образуются так: клетка, вначале сходная с вегетативной, теряет жгутики, увеличивается в размерах, протопласт несколько отстает от стенки и превращается в женскую гамету — яйцеклетку. В яйцеклетке откладываются запасные продукты, и она приобретает зеленую окраску. В других, также специализированных клетках — антеридиях развивается большое число мужских гамет — сперматозоидов. Группа сперматозоидов отделяется от материнского организма, подплывает к другой особи, где распадается на отдельные сперматозоиды, которые, проникая в оогонии, оплодотворяют яйцеклетки. В результате слияния гамет образуется диплоидная зигота, или покоящаяся ооспора. Со временем она утрачивает зеленую окраску и в ней накапливаются жиры, имеющие вид красных капелек. Весной ооспора прорастает: содержимое ее претерпевает мейоз и далее — многократное деление. В результате возникает пластинка гаплоидных клеток. Затем постепенно формируется новое шаровидное тело вольвокса. Таким образом, у вольвокса основной цикл развития проходит в гаплоидной фазе, диплоидна лишь зигота.

Хламидомонада и вольвокс совмещают признаки животных и растений. В дальнейшем эта линия развития в мире растений закончилась: сохраняя и развивая движение, одни организмы утратили способность к автотрофному питанию (животные), другие — функцию движения (растения).

Порядок Протококковые — *Protococcales*. Сюда относят одноклеточные и колониальные водоросли, во

взрослом состоянии лишены подвижности. В водной среде они переносятся токами воды. Подвижны только зооспоры и гаметы.

Протококковые — обитатели пресноводных водоемов и почвы. Изредка они встречаются на корке деревьев, в воздухе или внутри автотрофных растений, например

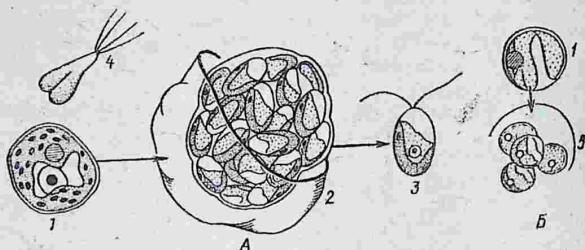


Рис. 39. Одноклеточные Протококковые водоросли — *Protococcales*.
А — хлорококк — *Chlorococcum*; Б — хлорелла — *Chlorella*:

1 — основная жизненная форма, 2 — формирование зооспор, 3 — зооспора, 4 — изогамия, 5 — апланоспоры

рясок, произрастающих в воде. Очень немногие виды перешли от автотрофного к гетеротрофному питанию. У некоторых видов половой процесс утрачен.

Род хлорококк — *Chlorococcum* (рис. 39) объединяет одноклеточные организмы. Форма клетки округлая, по общей структуре напоминает хламидомонаду, но без пульсирующей вакуоли и жгутиков. Встречается в виде зеленого налета на корке деревьев, заборах, цветочных горшках, иногда сожительствует с грибами, являясь компонентом лишайника. Нередко в значительном количестве накапливается в почве: до 140 кг на 1 га.

Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами. Половой процесс изогамный.

Род хлорелла — *Chlorella* (рис. 39) объединяет одноклеточные водоросли, широко распространенные в пресных водоемах, морях, в почве, на корке деревьев. Споры хлореллы не имеют жгутиков и пассивно переносятся токами воды. Такие неподвижные споры называют апланоспорами. Они образуются в материнской клетке в числе 8, затем, разрастаясь, разрывают ее

стенку и освобождаются. Половой процесс отсутствует. Хлорелла характеризуется очень быстрым темпом размножения. Она относится к числу полезнейших водорослей: в ее клетках обильно накапливаются запасные продукты, витамины и антибиотики. В сухом веществе хлореллы содержится до 50 полноценных белков, жирные масла, витамины В, С и К.

Род водяная сеточка — *Hydrodictyon* представляет колоннальные формы протококковых. Представители его имеют вид сетчатого мешка длиной в несколько сантиметров. Клетки крупные, до 1 см длины, многоядерные, содержат один расчлененный хроматофор с несколькими пиреноидами. Преобладает бесполое размножение. Половой процесс изогамный. В зиготе после мейоза формируются 4 зооспоры. В воде каждая зооспора сбрасывает жгутики, разрастается и принимает форму многогранника — полиэдра. Содержимое полиэдра распадается на множество частиц, из которых вновь формируются зооспоры в новую колонию.

Порядок Улотриковые — *Ulothrichales* объединяет 6—8 семейств и около 100 родов нитчатых многоклеточных водорослей, совершенно утративших подвижность и прикрепленных к субстрату. Пластинчатые формы водорослей, имеющие нитчатое строение на ранних этапах онтогенеза, также относятся к этому порядку (семейство ульвовых — *Ulvaceae*). Нитчатый таллом улотриковых простой или ветвистый. В любом случае он состоит из одного ряда клеток. Деление клеток осуществляется только в поперечной плоскости, поэтому и рост таллома происходит только в одном направлении — в длину. Исключение составляют только пластинчатые — ульвовые. Клетки таллома чаще всего одноядерные, кроме видов семейства кладофоровые.

Половой процесс изогамный; только у представителей двух семейств — кладофоровые — *Cladophoraceae* и эдогониевые — *Oedogoniaceae* — оогамный.

Род улотрикс — *Ulothrix* (рис. 40). Лучшая модель рода — улотрикс опоясанный — *U. zonata*. Это нитчатая, никогда не ветвящаяся водоросль, распространенная в реках. Прикрепляется к субстрату бесцветной базальной клеткой. Остальные клетки построены одинаково. При бесполом размножении образуются четырехжгутиковые зооспоры. Половой процесс изогамный. Редукционное деление происходит в зиготе. В результате

образуются 4 зооспоры, прорастающие во взрослые нити. Весь жизненный цикл растения проходит в гаплоидной фазе.

Род кладофора — *Cladophora*. Ветвящийся нитчатый таллом состоит из крупных многоядерных клеток. Цилиндрический, как бы продырявленный, хроматофор

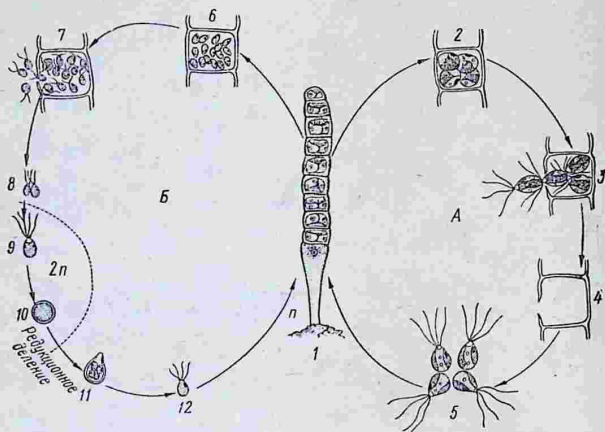


Рис. 40. Жизненный цикл улотрикса — *Ulothrix*. А — бесполое размножение; Б — половое воспроизведение:

1 — основная жизненная форма, 2 — образование зооспор, 3 — выход зооспор, 4 — пустая клетка, 5 — зооспоры, 6 — образование гамет, 7 — выход гамет, 8 — изогамия, 9, 10 — зигота, 11 — прорастание зиготы, 12 — зооспора

содержит много пиреноидов. Бесполое размножение осуществляется четырехжгутиковыми зооспорами. Половой процесс изогамный или гетерогамный. В жизненном цикле наблюдается изоморфная смена фаз развития: морфологически одинаковые особи приспособлены либо для бесполого, либо для полового размножения, причем зооспора дает начало гаметофазе, зигота — спорофазе.

Моделью рода служит кладофора заутера — *C. zauterii*, широко распространенная в пресных водоемах умеренной и холодной зон. Нити ее образуют большие скопления и в виде шаровидных тел разной величины

всплывают на поверхность водоема. Такие шары (до 20—25 см в диаметре) содержат много целлюлозы и их используют для изготовления высококачественной бумаги. Некоторые виды этого рода встречаются в морях.

Порядок Сифоновые — Siphonales представляет большой общебиологический интерес. Виды сифоновых характеризуются своеобразным строением таллома, не расчлененного на клетки. Внешняя дифференциация таллома сложная и нередко имитирует листостебельное растение. Образцом столь оригинального строения служит морская водоросль каулерпа — *Caulerpa prolifera* (см. рис. 36). Стелющийся по субстрату таллом ее достигает 50 см в длину, а иногда больше. Внешне он напоминает корневище (каулоид) с придаточными корнями и крупными листьями. Полость таллома клетки вовсе не имеет перегородок, но пересекается целлюлозными тяжами, представляющими собой «опорные балки». Бесполое размножение зооспорами у каулерпы отсутствует, иногда она размножается вегетативно частями таллома. Половой процесс изогамный. Весь жизненный цикл каулерпы проходит в диплоидной фазе. Редукционное деление имеет место в гаметангиях перед образованием изогамет.

КЛАСС СЦЕПЛЯНКИ — CONJUGATORHUSCEAE

Класс Сцеплянки объединяет около 4500 видов многоклеточных нитчатых и одноклеточных водорослей. Основные признаки: половой процесс в виде конъюгации, отсутствие жгутиковых стадий.

Род спирогира — *Spirogyra* (рис. 41). Многочисленные виды спирогир обитают в пресных водах. Все они служат лучшей моделью класса. Несколько видов, в частности *S. nitida*, *S. alpina*, *S. crassa* и др., часто встречаются в реках, прудах, озерах и торфяных болотах. Их нитчатый таллом, плавающий на поверхности воды, состоит из крупных клеток. Цитоплазма тонким слоем выстилает клеточные стенки и окружает ядро, расположенное в центре. Хроматофоры в числе 1—2 имеют вид спирально закрученных лент и содержат пиреноиды. Крупная вакуоль с клеточным соком вся пронизана тонкими тяжами цитоплазмы. Растет спирогира за счет деления клеток. Сначала делится ядро,

затем как бы перешнуровывается сама клетка. Вегетативное размножение — обрывками таллома.

С наступлением полового размножения — конъюгации — две гетероталлические особи располагаются параллельно. Возникают выросты (выпячивания стенки), растущие навстречу друг другу. В местах стыка выростов

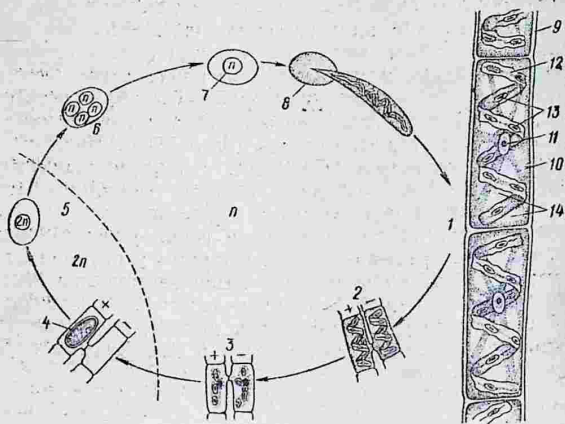


Рис. 41. Жизненный цикл спирогиры — *Spirogyra*:

1 — часть таллома, 2—4 — последовательность конъюгации, 4, 5 — зигота, 6 — отмирание трех моноплондных ядер, 7 — функционирующее ядро, 8 — прорастание зиготы, 9 — клеточная стенка, 10 — цитоплазма, 11 — ядро, 12 — хроматофор, 13 — пиреноиды, 14 — вакуоли

стенки расслизняются, образуются копуляционные каналы, соединяющие клетки. Протопласты сжимаются и по копуляционным каналам переходят из клеток одной особи, предположительно мужской, в клетки женской особи. Такая лестничная конъюгация характерна лишь для гетероталлических видов спирогиры. У гомоталлических видов происходит боковая конъюгация, при которой копуляционные каналы образуются в поперечных стенках двух смежных клеток.

Половой процесс завершается образованием зиготы. Крупная шаровидная зигота вырабатывает толстую трехслойную стенку и запасные продукты в виде масла.

и гематохрома. После периода покоя содержимое зиготы дважды делится, образуя 4 моноплоидные клетки. Одна из них прорастает в новую особь. Таким образом, спорогира проходит жизненный цикл в гаплоидной фазе; диплоидна только зигота.

КЛАСС ХАРОВЫЕ (КАНДЕЛЯБЕРНИКИ, ИЛИ ЛУЧИЦЫ) — CHAROPHYCEAE

Общее число видов около 200 (5 родов, одно семейство). Многолетние или однолетние растения. Высота от 10—15 до 90—100 см. Иногда формируют значительные подводные заросли (бентос). Харовые венчают отдел Зеленых водорослей как образец их высшего развития и совершенства структуры вегетативного тела, особенно репродуктивных органов.

Классическим и наиболее хорошо изученным объектом может служить х а р а — *Chara fragilis*. Тело хары — великолепный пример имитации побегового растения. Ее мутовчато-ветвистое слоевище напоминает побег хвоща, дифференцированный на узлы и междоузлия. Главная ось таллома первоначально состоит из двух групп клеток: крупных, до 5 см длины, многоядерных, составляющих «междоузлия», и чередующихся с ними коротких клеток, расположенных в «узлах». Позднее возникает и третий тип клеток — коровых. Последние образуются в узлах из базальных клеток боковых выростов и постепенно покрывают клетку, формирующую междоузлие. Коровые клетки могут покрывать боковые выросты талломов («листья»), где содержатся многочисленные мелкие, овальные по форме хроматофоры.

Узлы таллома хары — центры активной меристематической деятельности. Именно в узлах формируются все боковые образования. Из наружных клеток нижнего узла развиваются ветвистые ризоиды, которыми хара прочно прикрепляется ко дну водоема. В пазухе одного из боковых листовидных образований развивается ветвь, повторяющая своей структурой главную. Целям вегетативного размножения служат клубневидные образования, которые также развиваются из узлов. На верхнем (апикальном) конце таллома «узлы» сближаются, а «листья» загибаются вверх, защищая верхушечную клетку. Получается образование, отдаленно напоминающее почку.

Бесполое размножение (с помощью зооспор или спор) отсутствует. Половой процесс оогамный. Многоклеточные оогонии и антеридии располагаются обычно бок о бок в зоне ветвления таллома (при основании «узлов»).

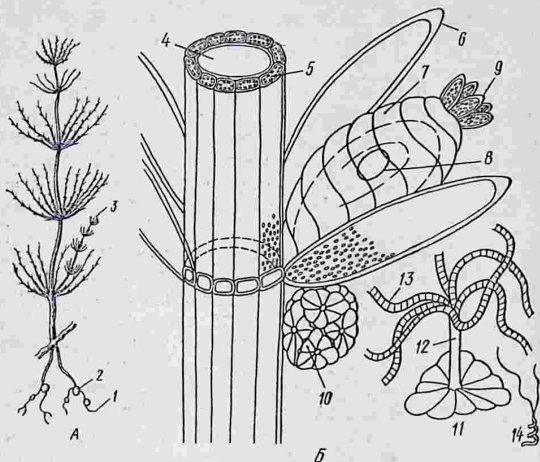


Рис. 42. Хара — *Chara fragilis*. А — общий вид; Б — часть таллома (сильно увеличено):

1 — ризоиды, 2 — клубеньки, 3 — боковая ветвь, 4 — центральная клетка, 5 — коровые клетки, 6 — одноклеточный вырост, 7 — оогоний, 8 — яйцеклетка, 9 — коронка, 10 — антеридий, 11 — щиток, 12 — подставка, 13 — спермагенные нити, 14 — сперматозонд

Оплодотворенная яйцеклетка разрастается в зиготу (ооспору), которая проходит период покоя. Прорастанию предшествует редукционное деление ядра зиготы (ооспоры). Затем развивается гаплоидная короткая неветвистая нить — проросток, из «почек» которого вырастают новые растения (рис. 42). У хары цикл проходит в гаплоидной фазе. Диплоидна только зигота.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ — LICHENOPHYTES

Число известных науке видов лишайников определяют от 18 до 20 тыс. Это группа своеобразных комплекс-

ных растений, состоящих из двух компонентов — гриба и водоросли.

Изучению симбиотических¹ взаимоотношений компонентов в теле лишайника посвящена целая серия исследований. Как показал еще Борне (1873), один из партнеров лишайника — гриб — может формировать гаустории, которыми он внедряется в клетки водоросли и поглощает их содержимое. Исследования Е. Чермак (1943) и других показали, что паразитизм гриба и ответные реакции водорослевого партнера более широко распространены среди разнообразных групп лишайников, чем предполагалось ранее. Таким образом, представления о мирном сосуществовании типа мутуалистического симбиоза², когда оба партнера как бы помогают друг другу, должны быть оставлены. Однако М. Ченджа-Самбо (1923) и независимо от нее П. Генкель и Л. Южакова (1936) обратили внимание на третьего симбионта лишайника — бактерию рода *Rhizobium*, которая, как известно, способна усваивать свободный азот воздуха. Все же, как утверждают сам П. Генкель и его соавторы (1974), вопрос о тройной природе симбиоза в известной мере спорен.

Грибная основа лишайников формируется сумчатыми грибами, очень редко базидиальными. Водорослевый компонент состоит из видов, относимых в большинстве случаев к родам отделов Зеленые (преимущественно из порядков Протококковые — род *Protococcus* и Плеурококковые — род *Pleurococcus*) или Синезеленые (роды *Nostoc* — ривулярия — *Rivularia*).

Еще А. Фаминцин и И. Баранецкий (1867) показали, что выделенные из лишайника водоросли ничем не отличаются от свободноживущих. С другой стороны, у лишайников проявляются новые биологические качества, которые не свойственны его компонентам вне симбиоза. Они выражаются в способности размножаться как единое целое. Физиологически этот особый тип симбиоза основан на межклеточном обмене продуктами его компонентов. Предполагается, что гриб питается углеводами водоросли и азотом, выделяемым азотфиксирующей бактерией. В фиксации же азота бактериями важнейшую роль играют витамины группы В (биос), выделяемые клетками водоросли (гонидиями).

В отношении лишайников существуют две взаимоисключающие точки зрения. Первая утверждает, что лишайники — прогрессивный ствол развития (фила). Одно из выдающихся прогрессивных свойств — приспособление к экстремальным условиям климата и субстрата.

¹ Симбиоз — от греч. «сим» — вместе, «биозис» — образ жизни.

² Мутуализм — от лат. *mutuus* — взаимный — симбиоз, при котором партнеры приносят взаимную пользу.

Такими свойствами не обладает порознь ни один из компонентов лишайника: ни грибы, ни водоросли, ни бактерии. Отсюда важнейшее значение лишайников как пионеров незаселенных пространств.

Лишайники могут произрастать даже на стекле и металлах. Разнообразные формы их можно видеть почти повсеместно на скалах, на поверхности почвы, на корке деревьев и т. д. Особенно большие территории они занимают в тундрах, которые не может освоить ни одна другая группа растений, включая высшие. Лишайники способны переносить длительное обезвоживание. В это время жизнедеятельность, в частности фотосинтез, приостанавливается. В глубь субстрата лишайники сколь угодно значительно не проникают.

Прогрессивность лишайников демонстрирует также их большое морфологическое разнообразие: от нитчатых до кустистых. Они представлены целой гаммой разнообразной окраски: серой, бурой, зеленой и оранжевой, ярко-желтой и почти черной. Окраска зависит от специфических пигментов, солей железа, состава и концентрации кислот, общее число которых достигает 240.

Структурное и биохимическое разнообразие лишайников так велико, что для распределения (классификации) их в соответствующие систематические группы потребовалось выделить 15 порядков, 36 семейств и свыше 100 родов (А. Окснер, 1968).

Вторая точка зрения на лишайники диаметрально противоположна: они не могут рассматриваться в качестве самостоятельной группы эукариотных таллофитов (Наннфельд, 1933; Д. Зеров, 1972, и др.). Эти ученые основываются, во-первых, на том, что лишайники — гетерогенная симбиотическая группа; во-вторых, лишайники генетически близко связаны с грибами. По этой причине они предлагают отдельные систематические группы лишайников объединить с соответствующими группами грибов.

Сказанное не дает, однако, веских оснований к объединению лишайников как с грибами, так и с водорослями. Сам факт симбиоза еще ни о чем не говорит. В данном случае имеется симбиоз особого рода. Лишайники прошли большой путь развития, в ходе которого приобрели свою особую структуру, свои физиолого-биохимические свойства. Речь идет о признаках и свойствах, которые отсутствуют у отдельно взятых грибов и водорослей.

В морфологии растений специально рассматривают широко встречающийся у семенных растений орган — микоризу (грибокорень). Это действительно комплексный симбиотический орган, но никто еще не предлагал считать микоризу грибом или корнем.

У лишайников различают два основных типа микроскопической структуры слоевища (рис. 43, А, Б): гомеомерный — исторически более древний и структурно бо-

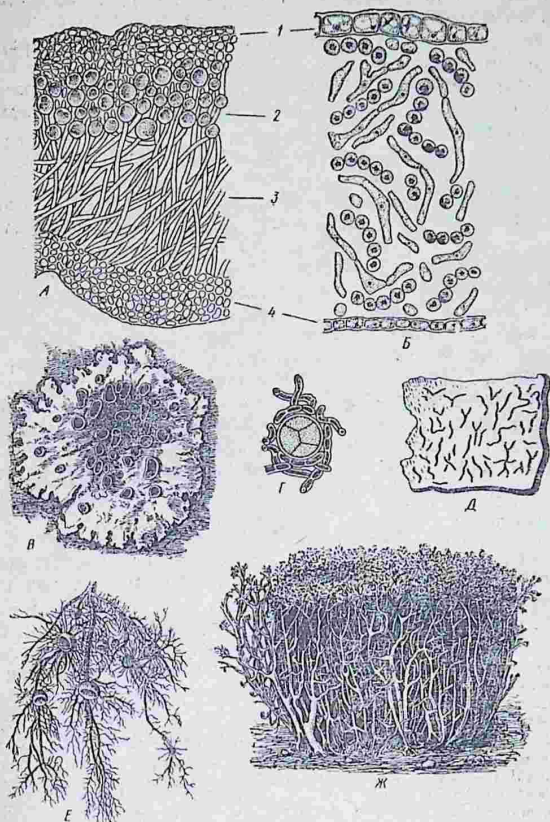


Рис. 43. Лишайники — Lichenophyta. А — поперечный срез гетеромерного слоевища пармелии — *Parmelia physodes*; Б — поперечный срез гомеомерного слоевища листоватого лишайника лептогия — *Leptogium*; В — слоевище пармелии с плодовыми телами грибов (апотециями); 1 — начальная стадия роста соредий у пармелии; Д — накипный лишайник — *Graphis scripta* на корке дерева; Е — кустистый лишайник — *Usnea*; Ж — кустистый лишайник «одений мох» — ягель — *Cladonia rangiferina*; 1 — верхний корковый слой, 2 — гонидиальный слой, 3 — сердцевинный слой из гиф гриба, 4 — нижний корковый слой

лее примитивный, когда клетки водоросли расположены без какого-либо порядка или же более или менее равномерно по всей толще слоевища; гетеромерный, у которого слоевище состоит из нескольких слоев. Водоросли сосредоточены в одном слое, образуя так называемый гонициальный слой.

Различают следующие основные формы слоевища лишайников (рис. 43).

Накипные, или **корковые**, — тело лишайника в виде корочек на скалах, деревьях, земле и т. д. (например, у леканоры — *Lecanora*).

Листоватые — тело в виде листовидных пластинок, прикрепленных к почве или деревьям при помощи ризин — аналогов ризоидов, состоящих из пучков гиф (пармелия — *Parmelia*, пельтигера — *Peltigera*).

Кустистые — тело имеет вид более или менее разветвленных кустиков, достигающих 12—15 см в высоту (исландский лишайник — *Cetraria islandica*, ягели, например олений лишайник — *Cladonia rangiferina* или *C. alpestris* — альпийский лишайник и др.).

Классификация эта условна. Имеются и переходные формы. В зависимости от условий жизни один вид может иметь 2—3 формы слоевища.

Общее положение лишайников в системе мира растений представляют по-разному. Крупный отечественный лихенолог А. Оксер (1956) рассматривает их как параллельную ветвь развития грибов.

Отдел лишайники подразделяют на два класса, неравноценных по объему: Ascolichenes и Basidiolichenes. Ко второму классу относят всего лишь несколько десятков, главным образом тропических видов. В недавнее время базидиальные лишайники были найдены в умеренных областях Голарктики, в частности в СССР.

Размножение. Лишайники как таковые размножаются только бесполым путем — вегетативно, чаще всего обломками слоевища. В других случаях вегетативное размножение осуществляется специализированными «органами» — соредиями, изидиями, «почками». Соредии¹ — мелкие пылевидные комочки, состоящие из одной, двух или нескольких одноклеточных водорослей, оплетенных гифами гриба. После разрыва слоевища они освобождаются и разносятся ветром. Есть основания

¹ Соредии — от греч. «сорос» — кучка, «эйдос» — вид.

полагать, что соредии возникли на высшем уровне исторического развития, поскольку у слизистых лишайников они не формируются.

Изидии¹ — выросты на поверхности слоевища. Они также содержат оба компонента лишайника. Сформированные изидии отламываются от слоевища и распространяются ветром, водой, животными. Изидии исключительно разнообразны по форме и величине, но для каждого вида они приблизительно постоянны. Морфология изидий давно используется для классификации лишайников и их определения.

Лишайники используют в медицине и парфюмерии. Некоторые виды идут на изготовление глюкозы и химического индикатора — лакмуса. Но первостепенное их значение — корм для северных оленей.

¹ Изидии — от греч. «изис» — одна из форм кораллов, «эйдос» — вид.

ГЛАВА VII

ВЫСШИЕ, ИЛИ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ, РАСТЕНИЯ — CORMOBIONTA

В отличие от низших у высших растений имеются ткани и органы. Сверх того, у всех высших мужские и женские репродуктивные органы многоклеточные. Наконец, высшие растения имеют зародыш. Развивается зародыш (эмбрио) из зиготы и представляет собой диплоидный ($2n$) зачаток, из которого формируется спорофит. Поэтому листостебельные растения называют также зародышевыми — *Embryobionta*. Правда, у изначальных систематических групп высших растений, например у голорослей (мхи и псилотовые), зародыш сформирован, но представляет собой слабо дифференцированное поляризованное тело: базальная часть дает корневище, апикальная — надземный побег.

Высшие растения обычно подразделяют на две крупные группы — архегониальные и пестичные. Архегониальные охватывают 7 отделов (около 50 000 видов), пестичные — всего один отдел (около 250 000 видов).

У листостебельных архегониат, включая голосеменные, наблюдается более высокая дифференциация зародыша. Так, у плаунов зародыш формирует два симметричных бугорка и обособленную между ними инициальную клетку. У хвощей имеются 4 специализированные зоны, из которых развиваются побег, корень, первый лист и ножка. Сходная структура зародыша у папоротников, только у них место закладки отдельных частей (верхушки побега, первого листа, корневища и ножки) определено уже после первых двух делений зиготы. У голосеменных встречается особый (свободноядерный) способ закладки зародыша: вначале образуются свободные ядра, а позднее клетки. Зародыш хорошо дифференцирован (конус нарастания побега, корня, семядольные бугорки). У всех перечисленных групп архегониат зародыш развивается за счет продуктов питания тканей гаметофита (n хромосом). Только у настоящих цветковых (антофит) зародыш формируется за счет запасных продуктов спорофита, каковым является вторичный эндосперм ($3n$ хромосом).

В отечественной и зарубежной литературе листостебельные часто подразделяют на 4 крупные систематические группы: моховидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные. Классические исследования видных филогенетиков (Э. Джеффри, А. Скотта и В. Циммермана) показали, что плауновидные, хвощевидные и др., ранее объединяемые в одной филе, характеризуются особой структурой тела и репродуктивных органов и стоят на разных путях исторического развития.

V. ПОДЦАРСТВО ПРЕДПОБЕГОВЫЕ АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ, ИЛИ ГОЛОРОСЛИ,— PROCORMOBIONTA ARCHEGONIATA

Архегонии дифференцированы на два подцарства: Предпобеговые, или Голоросли, и Побеговые. Предпобеговые архегонии охватывают 3 отдела: Моховидные — Bryophyta, Риниевидные — Rhyniophyta и Псилотовидные — Psilotophyta. Из них истинные голоросли — только риниевидные. Многие моховидные имеют листовидные выросты — филлоиды, но их несут лишь гаметофиты (моноплоидная фаза), настоящие же основные органы у растений — стéбель, лист (т. е. побег) и корень — формирует спорофит ($2n$ хромосом).

Некоторые филогенетики рассматривают псилотовидные как переходную группу к хвощам, с одной стороны, к плаунам — с другой (мелколистная линия развития!). Таким образом, отделы подцарства Предпобеговых архегоний не представляют собой четко очерченных и обособленных таксонов. Однако это имеет важное значение для понимания диалектики исторического развития. Итак, в целом предпобеговые представляют собой узловую группу, связывающую низшие (бессосудистые) и высшие (сосудистые) растения.

В цикле развития предпобеговых архегоний, или голорослей, доминирует или гаметофаза (моховидные), или спорофаза. У риниевидных гаметофаза не обнаружена. Спорофит представлен более или менее хорошо развитой осевой (стеблевой) частью. Настоящие корни и листья отсутствуют. Меристема только верхушечная, поэтому вторичного роста нет. Жизненные формы — травы (наземные и эпифиты). Подземные органы пред-

ставлены ризоидами (моховидные) или ризомоидами (риниевидные) — своеобразными корневищами. Иногда имеются листовидные образования — слабодифференцированные (без жилок) филлоиды. Функцию фотосинтеза выполняют главным образом зеленые «стебли» и филлоиды.

Отделы Предпобеговых архегониат связаны как между собой, так и с другими отделами архегониат взаимными переходами.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ — BRYOPHYTES

К моховидным относят растения, которые по общей организации и по экологии еще близки к водорослям. В чем же состоит эта близость? Во-первых, моховидные, как и водоросли, не являются сосудистыми растениями и лишены корней. Однако у некоторых из них есть многоклеточные ризоиды. Во-вторых, некоторые группы мхов, например печеночники, имеют вегетативное тело в виде стелющегося таллома, похожего на таллом водорослей. Среди моховидных, как и среди водорослей, нет одревесневающих форм. Важнейшая черта общей организации моховидных, резко выделяющая их среди всех современных наземных растений, — полное преобладание гаметофазы в общем цикле развития. Именно поэтому моховидные рассматривают как самостоятельную ветвь в эволюции растений.

Гаметофит представляет собой зеленое растение, имитирующее побег, т. е. стебель, несущий листья. В других случаях гаметофит имеет вид листовидного слоевища. У большинства мхов развиваются ризоиды. По отношению к корням ризоиды аналогичные органы, а не гомологичные, так как они выполняют функции корней, но отличаются от них как строением, так и происхождением.

Спорофит¹ играет подчиненную роль. Морфологически он представляет собой цилиндрическую ножку, которая несет шаровидную или эллиптическую коробочку, внутри которой формируется спорогенная ткань. После редукционного деления ее клетки развиваются в споры. Спорофит тесно связан с гаметофитом: фотосинтезирую-

¹ Специалисты по моховидным — бриологи спорофит называют спорогоном.

щие ткани его развиты слабо, воду и необходимое питание он получает от гаметофита.

Таким образом, спорофит у мхов не индивидуализирован, всегда без симбиоза с грибами и является как бы органом или придатком гаметофита. Наиболее древние ископаемые остатки мхов известны из карбона. Однако поскольку мхи карбона были уже хорошо специализированы, то появление их можно датировать девонским периодом палеозойской эры.

Общее число видов моховидных около 35 000. Они распространены на всех континентах мира, однако неравномерно. В тропических странах встречаются преимущественно в горах. Очень немногие виды растут в засушливых (аридных) местообитаниях, например степях. Некоторые виды мхов ведут эпифитный образ жизни на корке деревьев или водный, например виды рода *Fontinalis*. Основное же разнообразие видов сосредоточено в северном полушарии, в областях с умеренным и даже холодным климатом. В сложении некоторых типов растительного покрова, особенно болот и лесов, им принадлежит видная роль.

Достоверно происхождение моховидных еще не выяснено. Авторы одних филогенетических систем (например, А. Тахтаджян, Г. Гаскель) выводят их из псилофитов (т. е. риниевидных). Однако у моховидных в жизненном цикле господствует гаметофаза, тогда как у риниевидных — спорофаза. Поэтому в данном случае трудно представить себе истинное родство.

Американские брiологи Т. Фрай и А. Кларк в качестве родоначальной группы для моховидных принимают нитчатые (ветвистые) зеленые водоросли. Несколько иную теорию выдвинул Ф. Фритч (1945), который связывает происхождение моховидных или с зелеными водорослями непосредственно, или через примитивные сосудистые архегониальные.

В последних работах Б. Козо-Полянский (1965) в качестве исходной группы высших растений также принимает зеленые водоросли. Другие ботаники-филогенетики в качестве изначальной группы не только для моховидных, но и для всех архегониальных в целом принимают то бурые (Г. Шенк, Л. Курсанов, К. Мейер и др.), то красные водоросли (П. Ван-Тигем). Сторонники последней концепции определяли цистокарпий красных водорослей как прообраз спорогона моховид-

ных. Иногда же моховидные и риниевидные выводят из примитивных сосудистых (Шустер, 1966). Пигментный состав, биохимические особенности, в частности продуцирование в качестве запасного продукта крахмала, равно как и строение жгутикового аппарата,— все это дает более веские основания выводить архегониальные в целом, включая моховидные, именно из зеленых водорослей. На возможность развития архегониальных из зеленых водорослей указывали еще в самом начале нашего века Б. Девис и Р. Веттштейн. Однако тот же Б. Девис отмечал, что происхождение архегониев и антеридиев моховидных можно представить только из многоклеточных гаметангиев.

В силу необходимости приходилось допускать одну из двух альтернатив: либо архегониальные произошли от харовых — высокоспециализированных форм, либо предковые формы с многоклеточными гаметангиями вымерли в трудных условиях приспособления к сухопутной жизни. Обе гипотезы долгое время представлялись маловероятными. В этой связи замечательное открытие К. Мейера (1930) сыграло решающую роль. Он впервые описал оогамии у зеленой водоросли — *Chaetonea irregularis*, которая имела многоклеточные гаметангии.

Итак, теперь есть достаточно оснований утверждать, что моховидные произошли от водорослей. К такому заключению приходит подавляющее большинство авторитетных ученых. При этом дискутируются два вопроса. Первый — из каких именно водорослей они произошли¹. Второй — являются ли водоросли прямыми родоначальниками моховидных или была промежуточная группа, ныне уже вымершая. В этом случае предполагается, что риниевидные и папоротниковидные также произошли от водорослей.

Значение моховидных. Обилие видов, почти повсеместное распространение, заселение обширных территорий — все свидетельствует о видной роли моховидных в природных растительных группировках. Особенно велика их роль в северных широтах и высоко в горах. В условиях холодного климата на сырых местах в сосновых и еловых лесах, в тундре они нередко образуют

¹ Так, Д. Зеров имеет в виду такие водоросли, у которых спорифит никогда не бывает самостоятельным индивидуумом, а исключительно органом спороношения, который возник в результате полового процесса.

сплошной ковер. Моховой покров играет важную роль в регуляции испарения влаги из почвы в разных типах леса, особенно горных. По свидетельству известного ботаника-географа А. Краснова, мхи имеют большое значение и во влажных тропических лесах (покрывают стволы и ветви деревьев словно футляром).

Моховидные, как и многие лишайники, нередко выступают в роли пионеров заселения необжитого субстрата. В сложившихся лесных ценозах они имеют важнейшее водоохранное значение.

Сфагновый мох, особенно верховых болот¹, при сгорании оставляет мало золы, поэтому является хорошим топливом, в частности для электростанций. Высокая гигроскопичность верхового торфа позволяет использовать его в качестве подстилки для животных. При сухой перегонке торфа получают такие продукты, как метиловый спирт, сахарин, воск, парафин, краски и многие другие. Из тонны сфагнового торфа путем гидролиза можно получить 120 л спирта. Важное значение имеет торф в качестве строительного — термонзоляционного материала для трубопроводов, жилых зданий. Из торфа изготавливают бумагу и картон. Торф, особенно низинный, широко используют в сельском хозяйстве при изготовлении торфоперегнойных горшочков и в качестве удобрения. При этом не только повышается урожай сельскохозяйственных культур, но и улучшается структура почвы. Торф имеет немалое медицинское значение.

В рамках отдела Моховидных выделяют 3 класса: Антоцеротовые (один порядок), Печеночники и Настоящие мхи.

КЛАСС АНТОЦЕРОВЫЕ — ANTHOCEROTOPSIDA

Общее число видов 300—320. Современные антоцеротовые распределяются в два семейства. Из них более крупное по числу видов и более распространено семейство Anthocerotaceae. Наиболее крупный род семейства и всего класса — антоцерос — *Anthoceros*, включающий около 200 видов. Распространен в обоих полушариях,

¹ На верховых болотах водоснабжение главным образом за счет атмосферных осадков; низовые болота расположены преимущественно в поймах рек, водоснабжение у них осуществляется за счет грунтовых вод.

преимущественно в странах с теплым, но отчасти с умеренным климатом. Во флоре СССР есть только два вида этого рода. Встречаются они преимущественно на глинистых почвах, в условиях хорошего увлажнения. Хозяйственного значения не имеют.

Рассмотрим строение одного из антоцеросов нашей флоры — *Anthoceros laevis*. Слоевища (талломы) ярко-

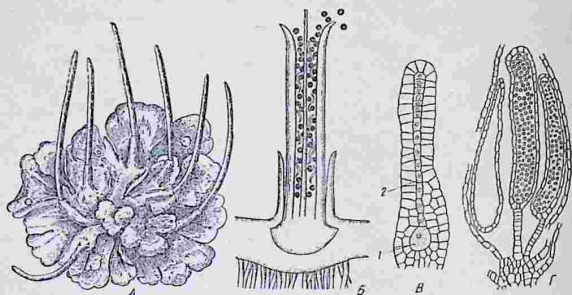


Рис. 44. Прimitives архегоннаты. А — антоцерос — *Anthoceros laevis* (общий вид со зрелыми спорангиями); Б — спорангий со спорами; В — архегоний; Г — антеридий (внутри развивающиеся сперматозоиды):

1 — брюшко архегония (в центре яйцеклетка), 2 — шейка (внутри шейковые канальцевые клетки)

зеленые, плотно прижатые к субстрату, розетковидной формы, до 3 см в поперечнике (рис. 44). Общая организация растения достаточно примитивна. Поверхность воздушных талломов гладкая, без придатков, с устьицами или без них, эпидерма отсутствует, клетки содержат пластинчатые хроматофоры с пиреноидами (связь с водорослями!). Устьица и слизевые клетки могут быть с обеих сторон таллома. Антеридии и архегонии развиваются на одном талломе (обоеполюсть).

Спорогон (коробочка) имеет стручковидную форму, растрескивается двумя створками. Среди спор встречаются бесплодные клетки — пружинки (элатеры). По мнению некоторых ученых, структура антоцеротовых такова, что их предковые, еще более примитивные формы, могли быть исходными для других наземных растений. Таким образом, *Anthocerotales*, по-видимому, звено

в общей цепи развития от водорослей до наземных растений. Во всяком случае это относится к настоящим мхам, а возможно, и к риниевидным. В этой связи важно отметить, что у некоторых видов антоцеротовых спорогонии достигают 15—16 см длины и существуют независимо от гаметофита. Они проникают в почву и с помощью ризоидов поглощают влагу и минеральные вещества. Таков американский вид — *Anthoceros fusciformis*.

Ископаемые представители известны с карбона (споры).

КЛАСС ПЕЧЕНОЧНИКИ — HEPATICOPSIDA

Общее число видов около 10 000 (235 родов). Их подразделяют на 7 порядков. Важнейшие из них следующие: Калобриальные — *Calabryales*, Юнгерманиальные — *Jungermanniales*, Маршанциальные — *Marchantiales*, Сферокарпальные — *Sphaerocarpaceles*, Риччиальные — *Ricciales*.

По данным морфологического и ботанико-географического анализов, виды печеночников, равно как и антоцеротовых, очень древние. Здесь явно господствуют монотипные или олиготипные роды, а иногда и семейства¹. Из числа немногих политипных таксонов печеночников необходимо отметить лишь некоторые семейства и роды юнгерманиальных. Полиморфизм юнгерманиальных свидетельствует об их относительной молодости и процветании. Значит, наряду с архаичными, реликтовыми, т. е. угасающими таксонами, представлены и развивающиеся. В целом же юнгерманиальные подразделяют на 25 семейств, включающих 180 родов. Общее число видов превышает 8000, что составляет около 80 % всех печеночников.

По данным палеоптологии, наиболее примитивные (талломные) формы печеночников нужно отнести к девону. Более совершенные формы, близкие к маршанциальным, найдены в пермских отложениях. Типичные маршанциальные обнаружены в начале юрского периода. Юнгерманиальные — наиболее молодая группа; ископаемые остатки известны с конца мезозойской эры.

¹ Монотипные роды состоят из одного лишь вида, семейства — соответственно из одного рода. Олиготипные роды (в противоположность политипным) состоят из нескольких (немногих) видов.

В географическом распространении печеночники практически не имеют границ. Класс в целом характеризуется как космополитический. При этом нужно отметить, что некоторые роды и виды имеют дизъюнктивное распространение, т. е. встречаются как бы разорванно — на разных континентах: в Южной Америке, Австралии,

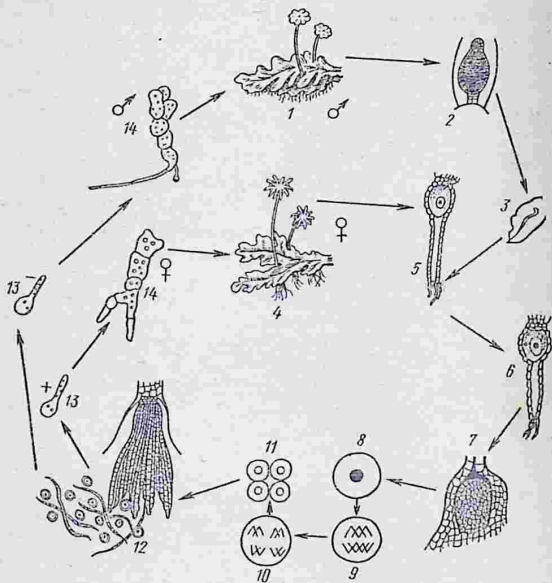


Рис. 45. Цикл развития маршанции — *Marchantia polymorpha*:

1 — мужской гаметофит, 2 — антеридий, 3 — сперматозоид, 4 — женский гаметофит, 5 — архегоний, 6 — зигота, 7 — начальная стадия развития спорогона, 8 — спорогенная клетка, 9—11 — развитие из спорогенной клетки четырех спор путем мейоза, 12 — раскрывшийся спорогон, 13 — прорастание спор, 14 — молодой таллом

Южной Африке, Юго-Восточной Индии. Такой характер распространения неоспоримо свидетельствует о большой древности этих групп растений. На древность печеночников указывает и примитивная слоевищная структура тела и число хромосом ($n = 4$). Такой же набор

хромосом имеют и некоторые зеленые водоросли. Однако слоевище у печеночников высоко специализировано.

В качестве представителя печеночников рассмотрим маршанцию — *Marchantia polymorpha* (порядок *Marchantiales*). Как и некоторые другие печеночные мхи, маршанция — исключительно слоевищное растение (рис. 45). Вегетативное тело спинно-брюшной симметрии, пластинчатое, дихотомически ветвящееся, 10—12 см в длину. На морфологически верхней стороне таллома развиваются на ножках особые образования — подставки, а на них — органы полового размножения. На одних экземплярах подставки имеют форму девятилучевой звездочки, между лучами которой на нижней стороне расположены архегонии. На других экземплярах вырастают мужские подставки, имеющие форму восьмиугольных дисков или щитков. Антеридии погружены в антеридиальные полости на верхней стороне диска — подставки.

Макро- и микроскопическое строение пластинчатого таллома печеночников довольно сложное. С обеих сторон находится однослойная эпидерма, а внутри — крупноклеточная бесцветная паренхима и хлорофиллоносные клетки. Верхняя эпидерма несет вентиляционные отверстия — устья, образованные бесцветными клетками (не замыкающими!), расположенными друг над другом в четыре ряда. Под эпидермой находятся воздушные камеры. На дне этих камер развиваются нитевидные выросты — ассимиляторы. Они состоят из хлорофиллоносных клеток. От нижней эпидермы отходят выросты, четко различающиеся между собой. Одни из них бесцветные одноклеточные ризоиды — простые и язычковые. Другие, более или менее окрашенные (красноватые или зеленоватые), — многоклеточные чешуйки, именуемые амфигастриями. Бриологи считают, что амфигастрии представляют собой видоизмененные и редуцированные «листья» — филлоиды. Это дает основание полагать, что слоевищные печеночники (типа маршанции) произошли от «листочекных».

Половое размножение. Маршанция, как отмечалось, — двудомное растение. На женских экземплярах в брюшке архегония развивается яйцеклетка (рис. 45, 5). После слияния со сперматозоидом (оплодотворения) развивается спорофит (диплоид). Спорофит представляет собой коробочку на короткой ножке, которая прикреплена к

гаметофиту особой присоской — гаусторией. Коробочка, лишенная колпачка, имеет стенку чаще всего из одного слоя клеток. Полость ее заполнена спорами и элатерами. Далее из материнских клеток спорогенного комплекса в результате редукционного деления образуются гаплоидные споры, а также удлинённые клетки — пружинки (элаторы), служащие для разрыхления массы спор. В благоприятных для прорастания условиях из спор развивается предросток, или протонема. Это небольшая нить; из ее верхушечной клетки формируется таллом — основное вегетативное тело маршанции. Подробнее общий цикл развития маршанции дан на схеме (рис. 45, 7).

Вегетативное размножение. На верхней стороне талломов в особых «корзиночках» образуются выводковые почки. Это микроскопические тельца зеленого цвета и линзовидной формы. Они образуются в результате деления клеток, выстилающих дно «корзинки».

Виды маршанции широко распространены. Наиболее часто их можно встретить во влажных местообитаниях: на берегах озер и рек, по оврагам, а нередко и в травянистом покрове под пологом леса.

КЛАСС НАСТОЯЩИЕ МХИ — BRYOPSIDA

Рассматриваемый класс имеет среди мхов первостепенное значение как по числу видов, его слагающих, так и по значению их в экономике природы и в хозяйственной деятельности человека. Выделяют 3 подкласса: Андреевые мхи — *Andreaeidae*, Белые, или Сфагновые, мхи — *Sphagniidae*, Зеленые мхи — *Bryidae*. Произошли настоящие мхи от «побеговых» печеночных, вероятнее всего от юнгерманиальных.

Общее число видов около 25 000 (660 родов). Некоторые виды мхов распространены в приполярных странах всего северного полушария. Нередко на огромных территориях — на болотах, а иногда и в лесах — мхи доминируют в растительном покрове. Водоохранное значение этого покрова в жизни леса очень велико. Господствующая фаза мхов — гаметофит — представляет собой прямостоячую или стелющуюся стеблевидную ось, покрытую листовидными выростами — филлоидами. Это побеговидное образование нельзя отождествлять с настоящим побегом, ибо побег — орган спорофита (2п хро-

мосом), а не гаметофита (*n* хромосом). Стебельки мхов ветвятся моноподиально (плеврокарпические мхи) или симподиально (акрокарпические). В соответствии со способом ветвления наблюдается разное местоположение органов полового размножения и спорофита: на вершине гаметофита или на боковых выростах.

В заключение приведем основные отличия настоящих мхов от печеночников.

Настоящие мхи

1. Протонема сильно развита, иногда многолетняя, часто напоминающая ветвистые зеленые водоросли.
2. Гаметофит прямостоячий или приподнимающийся, радиального строения, всегда в виде «побега» со спирально расположенными филлодиями, имеющими срединную жилку.
3. Ризоиды одноклеточные, сосредоточенные только в базальной части «побега».
4. Коробочка спорофита обычно с перистоком, содержит только споры, рассеиваемые с помощью перистомы.

Печеночники

Протонема слабо развита и очень кратковременна (эфемерна).

Гаметофит дорзовентрального строения, в виде слоевища, но более часто в виде стелющегося приподнимающегося «побега» с двухрядным расположением филлоидов, лишенных средней жилки.

Ризоиды одноклеточные, развивающиеся по всей нижней поверхности слоевища или «побега».

Коробочка спорофита содержит помимо спор элатеры, способствующие рассеиванию спор.

ПОДКЛАСС АНДРЕЕВЫЕ, ИЛИ ЧЕРНЫЕ, МХИ — ANDREAEIDAE

В составе подкласса один монотипный порядок — *Andreaeales*. Одноименное семейство *Andreaeaceae* объединяет около 100 видов. Основной род *Andreaea* содержит около 90 видов. В экономии природы им принадлежит весьма скромная роль.

Это скальные растения, обычно представленные маленькими дерновинками. Побеги многократно ветвятся и прикрепляются к субстрату ризоидами. Листья обычно состоят из одного слоя клеток, как правило, без средней жилки.

Своеобразно строение коробочки. Она расположена на ложной ножке, т. е. на несколько удлиненной «стеблевой» части гаметофита (*n* хромосом), не имеет ни крышечки, ни перистомы. При созревании спор коробочка открывается 4 продольными трещинами. В ре-

зультате растрескивания образуются 4 (редко больше) створки, соединенные между собой как при основании, так и вверху. Колпачок рано отваливается.

Виды андреевых мхов широко распространены в обоих полушарях, особенно в умеренной и холодной зонах. Наиболее обычна в нашей флоре андреа скальная — *Andreaea rupestris*.

ПОДКЛАСС СФАГНОВЫЕ, ИЛИ БЕЛЫЕ, МХИ — SPHAGNIDAЕ

Подкласс Сфагновые мхи состоит из одного семейства — Sphagnaceae и одного полиморфного рода — *Sphagnum*, в состав которого входят 350 видов. Значение сфагновых мхов в природе очень велико. В листовидных частях тела сфагновые мхи накапливают огромное количество воды. Разрастаясь плотными дернинами, они вызывают заболачивание. Сфагновые болота широко распространены, особенно в северных широтах, достигая зоны тундр. Процесс заболачивания нередко охватывает огромные пространства. В связи с этим осуществляются агромелиоративные мероприятия по осушению болот. С другой стороны, старые болота имеют важное хозяйственное значение для разработок залежей торфа. Пласт торфа даже в наиболее благоприятных условиях нарастает очень медленно (1 см примерно за 10 лет). В образовании сфагновых болот важнейшая роль принадлежит таким видам, как сфагнум магелланский — *S. magellanicum*, сфагнум бурый — *S. fuscum*, сфагнум гладкий — *S. teres*, сфагнум узколистый — *S. angustifolium*, сфагнум растопыренный — *S. squarrosum*, сфагнум остроконечный — *S. cuspidatum*, сфагнум балтийский — *S. balticum* и др.

Все сфагновые мхи имеют довольно однообразное строение и поэтому трудны для определения. Это растения, образующие многочисленные боковые ветви, отстоящие и прилегающие к главной оси, густо покрытые филлоидами. На верхушке главной оси боковые ветви образуют розетку. Сфагны растут на очень влажном субстрате и обычно погружены в воду, в связи с чем у них отсутствуют ризоиды и влага поступает непосредственно в главную ось — «стебелек». С течением времени растение при основании постепенно отмирает.

Микроскопическое строение «стебля» несложное. В центре его находится блок тонкостенных паренхимы-

тических клеток, выполняющих проводящую и запасающую функции, некоторые из этих клеток вытянуты в вертикальном направлении. Этот центральный блок тонкостенных проводящих клеток окружен мощным сомкнутым кольцом клеток с очень толстыми и окрашенными в желтоватый, красный или коричневый цвета стенками. Основная функция этой ткани механическая. Самая периферическая «коровая часть стебля» состоит из крупных мертвых клеток. Филлоиды — листовидные выросты «стебелька» — состоят из одного ряда клеток, среди которых различают живые хлорофиллоносные клетки и чередующиеся с ними мертвые клетки (гнилиновые), относительно более крупные, несущие поры и спиральные утолщения. Они способны накапливать и долго удерживать огромное количество воды, в 30—40 раз превышающее массу самого мха.

Коробочка устроена просто. В центре помещается куполовидная колонка, состоящая из крупных паренхиматических клеток. Над колонкой размещен в виде свода спорангий со спорогенной тканью. Стенка коробочки прочная, многослойная. Наружный хлорофиллоносный слой — эпидерма — содержит большое число недоразвитых устьиц. Коробочка имеет крышечку, которая в пору созревания спор отскакивает, и споры рассеиваются. Элатер нет. Из спор развивается сначала зеленая пластинчатая протонема, а затем гаметофит, который и доминирует в цикле развития.

Итак, сфагны по сравнению с другими систематическими группами класса Настоящие мхи характеризуются наиболее примитивным строением: 1) протонема в виде пластинки, а не нитевидная; 2) «стебелек» без проводящего пучка; 3) полное отсутствие ризоидов у развитого гаметофита (они возникают только на протонеме); 4) слабая дифференциация коробочки — отсутствие перистомы и колпачка.

ПОДКЛАСС ЗЕЛЕННЫЕ МХИ — *BRYIDAE*

Общее число видов 24 600 (80 семейств и 657 родов). Распространены они более широко, чем сфагnumы, встречаясь в разнообразных экологических условиях от тундры и лесотундры до степных и пустынных местообитаний.

таний¹. Наиболее типичные местообитания зеленых мхов, где они подчас явно доминируют или формируют сплошной покров,— болота и некоторые типы лесов.

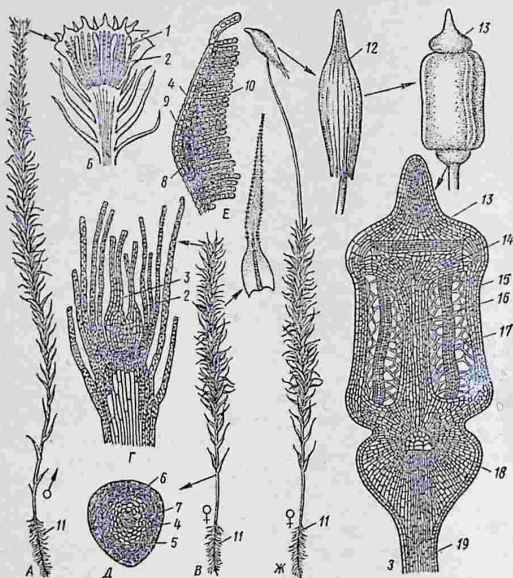


Рис. 46. Кукушкин лен — *Polytrichum commune*. А — мужской гаметофит; Б — верхушка мужского гаметофита (продольный разрез); В — женский гаметофит; Г — верхушка женского гаметофита (продольный разрез); Д — стебель (поперечный разрез); Е — филлоид (общий вид и поперечный разрез); Ж — спорогон, развившийся на женском гаметофите; 3 — коробочка спорогона (вверху с колпачком и без колпачка, внизу — продольный разрез):

1 — антеридий, 2 — парафиза, 3 — архегоний, 4 — эпидерма, 5 — «кора», 6 — клетки, выполняющие функцию флоэмы, 7 — клетки, выполняющие функцию ксилемы, 8 — паренхимные клетки, 9 — механические клетки, 10 — ассимиляторы, 11 — ризоиды, 12 — колпачок, 13 — крышечка, 14 — эпифрагма, 15 — стенка урночки, 16 — колонка, 17 — спорангий, 18 — апофиза, 19 — ножка

¹ Из наиболее жаро- и засухоустойчивых мхов можно назвать *Hedvigia ciliata* и *Tortula desertorum*.

Каждому специфическому местообитанию, например определенному типу леса, свойственны свои виды мхов. Например, для дубрав и смешанных лесов Восточной Европы характерны виды родов *Mnium* и *Climacium*, в более северных, менее увлажненных лесах преобладают виды *Pleurozium*, *Dicranum*, *Hylocomium*. В хвойных лесах более высоких широт на первый план выступают виды *Polytrichum*. Зеленые мхи по сравнению со сфагновыми отличаются большим разнообразием строения.

В качестве примера рассмотрим строение одного из наиболее широко распространенных зеленых мхов — кукушкина льна — *Polytrichum commune* (рис. 46). «Стебелек», плотно покрытый филлоидами, чаще всего не ветвится и достигает 15 см высоты, а иногда и более. По сравнению со сфагновыми мхами гаметофит в структурном и функциональном отношении более совершен и разнообразен.

Важнейшие признаки морфологической организации зеленых мхов:

1. Осевая часть («стебель») имеет более вытянутые (удлиненные) клетки в центре оси, соответствующие ксилеме и флоэме, что облегчает проводящую функцию. Вполне сформированного проводящего пучка у зеленых мхов нет.

2. Филлоид состоит из нескольких слоев клеток и более дифференцирован, поскольку в его срединной части обособляются удлиненные проводящие клетки и толстостенные механические. Формируются структуры, как бы аналогичные средней жилке настоящего листа. На верхней поверхности филлоида образуется зеленая бахрома из коротких хлорофиллоносных пластинок — фотосинтезирующая ткань.

3. У основания стебля развиваются многоклеточные ризоиды — аналоги корней.

4. Органы полового размножения расположены на разных особях — мужских и женских гаметофитах. Строение антеридиев и архегониев не имеет принципиальных отличий по сравнению с таковыми сфагновых мхов. После полового процесса из диплоидной зиготы развивается спорофит.

5. Спорофит зеленых мхов состоит из гаустории, ножки и коробочки, расширенная часть которой называется урной. Однако по сравнению со сфагнами

части спорофита более развиты, особенно коробочка (рис. 46, 3).

6. Основные отличия коробочки зеленого мха следующие: а) верхняя часть ножки, т. е. основание коробочки — апофиза, сильно разрастается и ярко окрашивается; б) на верхнем конце коробочки до созревания спор находится колпачок (часто волосистый), развивающийся из стенки брюшка архегония; в) коробочка зеленых мхов часто имеет специальное приспособление для рассеивания спор — перистом. Это ряд зубчиков, расположенных по краю урны; перистом часто бывает из двойного ряда зубчиков.

Из споры вырастает протонема в виде зеленой ветвящейся нити. На протонеме закладываются особые почки, из которых со временем и развивается гаметофит.

ОТДЕЛ РИННИЕВИДНЫЕ — RHYNIOPHYTES

Риниевидные — исключительно ископаемые растения. Впервые они были обнаружены в нижнедевонских отложениях Д. Досоном (1859). Однако филогенетическую оценку и место в системе они получили спустя более полувека, когда аналогичные ископаемые были добыты в девонских отложениях Шотландии, а затем обработаны Р. Кидстоном и У. Лангом (1917—1924). В обоих случаях обнаружены только спорофиты. Вегетативное тело спорофита представляет собой систему элементарных осевых участков — дихотомически разветвленных теломов (рис. 47, А). Общая структура надземной части теломов очень своеобразна. Это еще не побег, поскольку листья на осях теломов не развиты. Меристема только верхушечная, вторичного роста нет. На верхушках дихотомически разветвленных теломов формировались спорангии. В составе отдела было описано 5 семейств, около 20 родов и много видов. Большинство из них были обитателями своеобразных девонских торфов, периодически затопляемых. Эта оригинальная группа ископаемых растений получила наименование псилофитовой флоры, иначе предпобеговых — *Psilophobionta*. Их также называли безлистниками или голорослями. Дихотомическая структура вегетативного тела многих представителей, например ринии, такова, что легко представить переход к моноподиальному ветвлению,

существующему у многих высших растений. Внутри основной и боковых осей тела (телома) ринии проходит тяж ксилемы (кольчатые трахеиды). В лубяной части пучка тонкостенные удлинённые клетки. Ситовидные трубки отсутствуют. Пучок не имеет особого влагалища в виде эндодермы. Спорангии располагались на верхушках телома, стенка спорангия была многослойной. Приспособления для раскрытия спорангиев не было. На подземной части устьица отсутствовали, однако настоящих корней представители этой флоры не имели и функционально их заменяли ризоиды.

Большинство авторов признало псилофиты первенцами сухопутной флоры. Их принимали за родоначальников некоторых исходных групп архегонияльных. Происхождение органов листостебельных, включая цветок, многие морфологи также связывали с развитием тела теломных — риниевидных.

Псилофиты обладали весьма важной особенностью: разные родовые группы своей особой структурой резко различались между собой. Вместе с тем они были как бы прототипом разных групп архегоният: плаунов, хвощей, папоротников и даже мхов. Вот почему эту богатую и хорошо сохранившуюся ископаемую флору рассматривали как важнейшее связующее звено между низшими растениями и высшими — листостебельными. Однако, как недавно выяснено, большинство видов, относимых к разным родам, было реставрировано и опи-

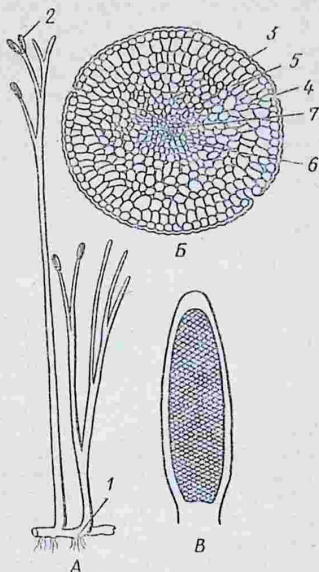


Рис. 47. Риниевидные — Rhyaniophyta. А — риния — *Rhinia major*; Б — поперечный разрез телома; В — продольный разрез спорангия:

1 — ризоиды, 2 — спорангий, 3 — эпидерма, 4 — устьице, 5 — кора, 6 — флоэма, 7 — ксилема

сано ошибочно. В действительности это оказались соединенные фрагменты ископаемых остатков разных видов предпобеговых. Таким образом, после проведенной ревизии богатая, как ранее представлялось, по разнообразию структуры и видовому составу флора псилофитов катастрофически обеднела.

В настоящее время достоверно известно всего около 10 родовых групп (*Rhynia*, *Zosterophyllum*, *Thursophyton*, *Hormophyton* и др.). Причем эти систематические группы настолько разнообразны, что риниевидные нельзя рассматривать как единую филогенетическую ветвь. Некоторые роды возводят в ранг особых классов и даже отделов.

Действительно, род зостерофиллум вернее всего является пращуром плауновых, тогда как ринии — папоротников (через род *Psilophyton*). Во всяком случае, риниевидные нельзя признать типовым родом и наименование отдела по роду *Rhynia* условно. С. Мейен предлагает более соответствующее название для этой сборной группы — предпапоротниковидные — *Propteridophyta*.

Отдел *Protopteridophyta* подразделяют на три класса: *Rhyniopsida*, *Zosterophyllopsida* и *Horneophyllopsida*. Названные классы можно представить себе как три главных пути развития высших споровых. Соотношение же этих путей развития между собой пока еще не выяснено.

Род риния — *Rhynia* представлен двумя травянистыми видами — *Rh. major* и *Rh. gwinne-vaughanii*. Первый достигал 50 см высоты и 5—6 мм в диаметре. В жизненном цикле господствовала спорофаза. Подземная часть состояла из теломы, сходного с корневищем, от которого перпендикулярно отходили воздушные голые оси. Спорангии эллиптические или округлые.

По общему габитусу¹ надземной части тела виды ринии сходны с антоцеротовыми мхами. Надземные теломы были гладкими, без листовидных придатков — филлоидов. Они несли паренхиматические выросты (придатки). Возможно, это были органы вегетативного размножения.

ОТДЕЛ ПСИЛОТОВИДНЫЕ — PSILOTOPHYTES

В составе отдела монотипный класс псилоtopsиды — *Psilotopsida* и монотипный порядок — *Psilotales*. Семейство псилотовые — *Psilotaceae* содержит два современ-

¹ Габитус — общий облик организма.

ных рода: псилот — *Psilotum* (олиготипный род, всего два вида) и тмезиптер — *Tmesipteris* (до 10 видов). Современные псилотовые — сухопутные травянистые растения, имеют длину от 5 до 35—40 (100) см. При прорастании зародыша вначале формируется особый тип

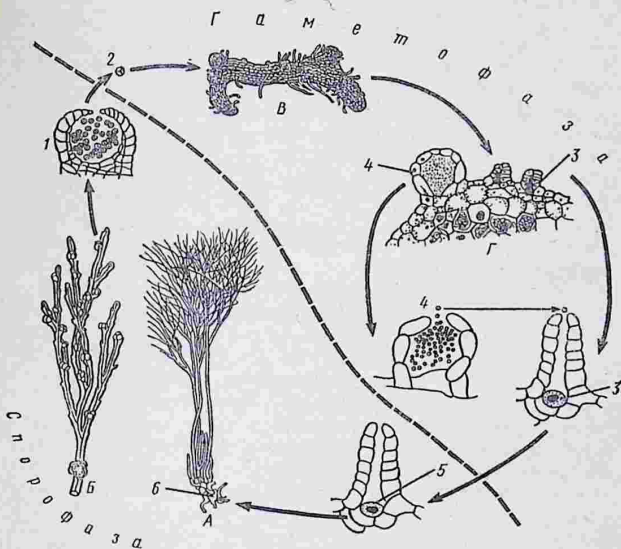


Рис. 48. Псилот — *Psilotum triquetrum*. А — общий вид спорофита; Б — часть теломы; В — Г — гаметофит: 1 — спорангий, 2 — спора, 3 — архегоний, 4 — антеридий, 5 — зигота, 6 — ризоиды с ризоидомы

корневища без каких-либо чешуй — ризоиды с многочисленными ризоидами. Концы ризоида при выходе из почвы на поверхность формируют надземные органы с ограниченным или неограниченным ростом. В ходе онтогенеза никаких следов корня не обнаружено. Это признак архаичной организации, а не редукции. То же можно сказать и о структуре «зародыша», который представляет собой поляризованное тело, лишенное

обособленного корешка, почечки (листа); не дифференцирован и подвесок.

Ветвление различное, но преобладает дихотомическое, чаще однаждыдихотомическое. Метамерия не выражена. У псилота между стелой и корой закладывается слой эндодермы. На радиальных стенках имеются «пятна Каспари». Коровая часть отчетливо дифференцирована на 3 зоны. Устьица примитивного типа, сходные с устьицами ринии. У других представителей, например рода *Psilotum nudum*, настоящего побега еще нет (рис. 48). Листья очень мелкие, 1—5 мм длины, представляют собой выросты поверхностных тканей стебля — эмергенции (т. е. энационное происхождение)¹. Пластинки шиловидные, уплощены, в верхней части не имеют устьиц, лишены жилок. Их можно рассматривать как уплощенные участки теломы. Однако у тмезиптера — *Tmesipteris tannensis* имеются настоящие побеги с кожистыми листьями до 4 см длины.

Спорофиллы, как и у ринии, в верхней части побега вильчатые или мутовчатые. После созревания спор спорангий вскрывается продольной щелью. Псилотовидные — равноспоровые растения. Общая структура спорофазы и отдельных ее компонентов свидетельствует об изначальной простоте и близком родстве риниевидных и псилотовидных, равно как и антоцеротовых. Имеется в виду, в частности, примитивное дихотомическое (изотомическое) ветвление, а также общность структуры подземных органов — ризомондов². Ход развития и строение репродуктивных органов, например, срастание синангиев, также свидетельствует о родственных взаимосвязях псилотовидных и риниевидных (яравия — *Jaravia*). Вопрос о месте псилотовидных среди первичных архегонияльных достаточно спорный. Но так или иначе названные группы предпобеговых играли видную роль в происхождении и развитии побеговых архегоният.

Псилотовидные широко распространены в тропической и субтропической зонах обоих полушарий — от Новой Зеландии на юге до Филиппин на севере. Это преимущественно эпифитные растения, но растут и на перегнойной почве. Значение псилотовидных в эконо-

¹ От лат. энаций — вырост.

² От греч. ризома — корневище.

мин природы незначительно. Один из видов — псилот голый (*P. glabrum*) возделывают в Японии как декоративное. Псилотовидные чаще всего сближают с риниевидными.

VI. ПОДЦАРСТВО ПОБЕГОВЫЕ АРХЕГОНИАЛЬНЫЕ — CORMOBIONTA ARCHEGONIATAE

Подцарство охватывает 4 отдела: Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные и Голосеменные. Первые три отдела высших споровых резко различаются между собой по структуре. С другой стороны, они как бы противостоят четвертому отделу — Голосеменным. Однако еще В. Гофмейстер (1851), а затем В. Беляев на основе анализа циклов развития, соотношения и взаимозависимости спорофазы и гаметофазы установили, что голосеменные в родственном отношении много ближе к высшим споровым, чем к покрытосеменным — ангиоспермам. Действительно, у всех архегониат, включая голосеменные, половой процесс совершается в архегонии. Там же развивается зародыш, во всяком случае вначале, за счет гаметофита (n хромосом). Следовательно, у всех архегониат спорофит какое-то время полностью зависит от гаметофита.

Архегониаты представлены разнообразными жизненными формами: травами, кустарниками, деревьями до 30 м высоты (ископаемые плауновые), а у голосеменных много выше (секвойя гигантская до 120 м). Обитают в разнообразных климатических зонах, кроме аридной (исключение: вельвичия, эфедра и немногие другие). Вполне сухопутны, кроме небольшой группы вторично водных растений. Первые стадии развития зародыша проходят в архегонии или внутри женского гаметофита. Только у видов отдела Голосеменные зародыш хорошо дифференцирован, снабжен запасным продуктом — первичным эндоспермом (n хромосом — гаметофаза!) и в благоприятных условиях может неопределенно долго находиться в состоянии покоя. Первичный эндосперм образуется до полового процесса.

Предки побеговых — вернее всего риниевидные. Время появления — пермский период палеозоя (285 млн. лет назад), возможно даже силура (300—380 млн. лет назад).

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ — LYCOPODIOPHYTA

Иногда их называют микрофилльными — *Microphylophyta*. Этот отдел представляет собой особую линию развития — филу. Появление плауновидных датируют силурийским периодом палеозойской эры. Первые плауновидные были, как и риниевидные, травянистыми равноспоровыми. Разноспоровость появилась позднее. Плауновидные представляют значительное разнообразие жизненных форм. Среди них встречаются деревья (ископаемые виды), кустарники, травы (преимущественно современные). Органы спорофита — корень, стебель и мелкие, иногда чешуевидные или шиловидные листья. Последние слабо дифференцированы, с 1—2 неветвящимися жилками, всегда простые и цельные.

Побеги плаунов не имеют хорошо выраженных узлов и междоузлий. Стебли радиально симметричные. Корни только адвентивные, образуются одновременно из перикабла и эндодермы. Стебли и корни ветвятся дихотомически. Древние (ископаемые) плауновидные — чешуевидные (*Lepidodendron*) и сигиллярии (*Sigillaria*) — были широко распространены в середине каменноугольного периода (карбона), а затем вымерли. Ископаемые лепидодендроны были крупными растениями до 30 м высоты и выше. Стволы их, одноосные или разветвленные, имели вторичное утолщение. Они формировали леса, которые, по данным палеонтологии, доходили до высоких северных широт — Шпицбергена и Новой Земли.

По структуре спор (равноспоровость и разноспоровость), отсутствию или наличию язычков у листьев плауновидные подразделяют на два класса: Плауновые и Полушниковые.

КЛАСС ПЛАУНОВЫЕ — LYCOPODIOPSIDA

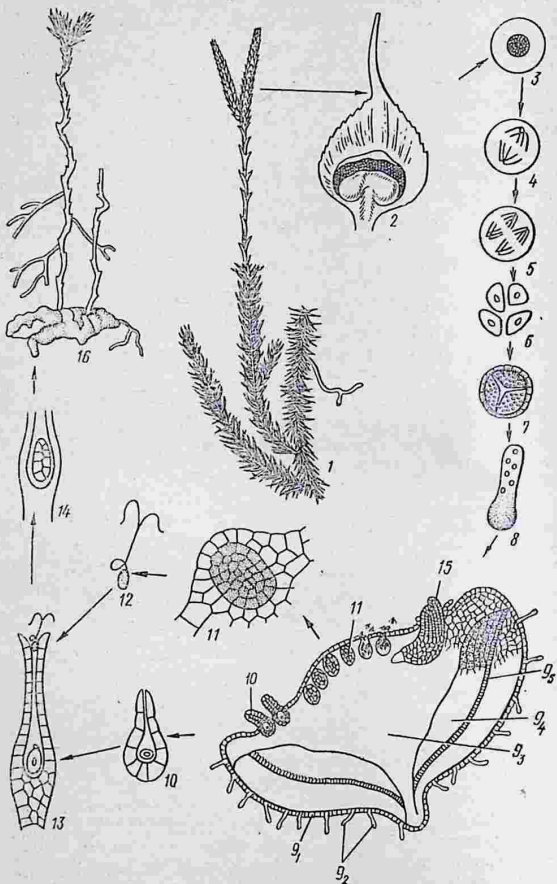
Многолетние травы, не способные к вторичному утолщению. В пазухах листьев язычков нет. Спорофиллы на побеге более или менее обособлены. Они также нередко формируют стробилы. Спорангии расположены на нижней поверхности листа или в его пазухе. Споры мелкие, по форме и величине одинаковые (равноспоровость). Гаметофиты хорошо развиты, до 2—2,5 см в диаметре, однодомные, многолетние, дифференцированы на

ткани. У большинства наших видов гаметофиты подземные, бесцветные, вступают в симбиоз с грибами. Споры прорастают на 3-й год, а иногда и позже (5—8-й год). Тропические виды, например *Lycopodium cernuum*, а из северных — *L. inundatum*, имеют полуподземные гаметофиты; надземные их части — с зелеными лопастновидными придатками. Это относительно эфемерные гаметофиты: они заканчивают развитие за один вегетационный период. Споры тропических видов чаще всего прорастают быстро. Зародыш своей вершиной ориентирован к основанию архегония. Спорофиты вечнозеленые, долголетние, ветвление в типе вильчатое, с контрастно развитой полярностью. Корни типичного строения, диархные (корненосцев нет). Латеральные меристемы (камбий и феллоген) отсутствуют.

Класс содержит один монотипный порядок — Плауновые — *Lycopodiales*. В составе порядка семейство *Lycopodiaceae*, которое подразделяют на два рода *Phylloglossum* и *Lycopodium*. Первый распространен только в Австралии и на прилежащих островах, второй — во многих тропических и субтропических странах, а также в условиях холодного и засушливого климата. Плауновые подразделяют на две группы жизненных форм: эпифиты (влажные тропики Южной Америки) и наземные травянистые формы.

Род плаун — *Lycopodium* включает 400 видов. Распространен на всех континентах мира. Центр видового разнообразия — тропическая и субтропическая зоны. На территории СССР представлен 14 видами. Наиболее широко распространен плаун булавовидный — *L. clavatum*. Произрастает преимущественно в лесной зоне, особенно в хвойных лесах. Почти космополит. Из других видов можно отметить плаун-баранец — *L. selago*, в СССР встречающийся в замшелых лиственных лесах, на альпийских и субальпийских лугах; плаун обоюдоострый — *L. anceps* (сосновые, сосново-пихтовые и смешанные леса).

Рассмотрим строение и жизненный цикл плауна булавовидного (рис. 49). Спорофит представлен многолетним вечнозеленым растением. Основной стебель стелется по земле и дает вертикальные, дихотомически ветвящиеся побеги до 25 см высоты, заканчивающиеся спороносными колосками или верхушечными почками. От лежащего основного стебля отходят дихотомически



ветвящиеся корни. Стебель и ветви густо покрыты спирально расположенными мелкими ланцетно-линейными листьями. Вторичный рост отсутствует. Эпидерма с хорошо развитыми устьицами. Спороносные колоски на длинных ножках; на стержне сидят спорофиллы со спорангиями на верхней стороне. После редукционного деления материнских клеток образуются гаплоидные споры. Все споры по форме и величине одинаковы — изоспоры. Они покрыты двумя оболочками: наружной — экзоспорием и внутренней — эндоспорием. Споры содержат до 50 % жирного невысыхающего масла. В благоприятных условиях споры прорастают и из них медленно, в течение 12—20 лет, развивается гаметофит. Он имеет ризоиды, а в коровой части содержит мицелий гриба (симбиоз), но лишен хлоропластов. Однако у некоторых видов гаметофит развивается на поверхности почвы, и тогда в его клетках появляются хлоропласты. Гаметофит обоеполюй, по форме напоминает луковичку, позднее разрастается до 2—3 см в диаметре и имеет блюдцевидную форму. Антеридии и архегонии размещены бок о бок на верхней стороне и погружены в паренхимную ткань. Антеридии овальной формы, архегонии — колбовидной (рис. 49). В брюшной части архегонии содержится яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка, в шейке — шейковые канальцевые клетки. Сперматозоиды многочисленные, двужгутиковые. Оплодотворенная яйцеклетка — зигота ($2n$ хромосом) начинает делиться, затем развивается зародыш. Так начинается спорофаза. Зародыш спорофита вначале внедрен в ткань гаметофита и в какой-то мере питается за его счет. Вскоре его корни проникают в почву, и начинается долгая самостоятельная жизнь спорофита.

Хозяйственное значение. Издавна используются лишь споры плаунов, содержащие невысыхающее масло. Их

Рис. 49. Цикл развития плауна булавовидного — *Lycopodium clavatum*:

1 — спорофит, 2 — спорофилл со спорангием, 3—6 — развитие четырех спор путем мейоза спорогонной клетки, 7 — спора, 8 — прорастание споры (образование протонеми), 9₁—9₅ — гаметофит с архегониями и антеридиями (9₁ — эпидерма, 9₂ — ризоиды, 9₃ — паренхима, 9₄ — запасная паренхима, 9₅ — палисадный слой), 10 — архегоний с яйцеклеткой, 11 — антеридий, 12 — сперматозоид, 13 — архегоний с яйцеклеткой и сперматозоидом (половой процесс), 14 — развитие зиготы, 15 — зародыш спорофита, 16 — новый спорофит

применяют в медицине в качестве детской присыпки (натуральный тальк). Иногда споры плауна используют в промышленности при фасонном литье для обсыпания моделей, чтобы из них легко вынималось литье. Плаун-баранец используют для получения желтой краски для шерсти, а плаун обоюдоострый — для получения зеленой краски.

КЛАСС ШИЛЬНИКОВЫЕ, ИЛИ ПОЛУШНИКОВЫЕ, — ISOËTOPSIDA

Деревья, способные к вторичному утолщению, и травы, лишь отчасти способные к вторичному утолщению. Листья с язычками в пазухах (рис. 50). Гаметофиты раздельнополые, микроскопические, эфемерные, без симбиотических грибов.

Ныне живущие виды распределяют в два порядка — Шильниковые и Селягинелловые. Третий порядок —

Чешуедервные (*Lepidodend-
rales*) охватывает вымершие (палеозойские) виды. Это были деревья высотой до 30—40 м с нормальными латеральными меристемами (камбием и феллогеном). Споролистии у них были сближены и формировали шишки (вроде еловых) до 1 м длиной.

**Порядок Шильниковые —
Isoëtales.** Одноосные растения, обычно с простым укороченным стеблем. Базальная часть главной оси не облиственна и представляет собой кореносец (ризоморфу), часто с внутренней спинно-брюшной симметрией. Листья линейно-шиловидные, с расширенным основанием.

В составе порядка одно семейство шильниковые (*Isoëtaceae*), которое содержит одноименный род шиль-

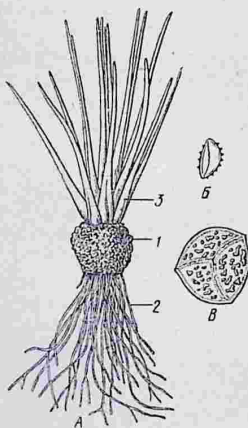


Рис. 50. Шильник — *Isoetes lacustris*. А — общий вид взрослого растения (спорофит); Б — микроспора; В — мегаспора: 1 — клубневидная ось, 2 — корень, 3 — спорофилл

ник — *Isoëtes*. В составе рода около 70 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне. В СССР известны 4 вида. Это пресноводные или водно-болотные растения. Экономической ценности не имеют. Ископаемые остатки известны с мелового периода (рис. 50).

В структурном плане представляют собой упрощенную модель ископаемых древовидных лепидодендронов в связи с трансформацией древесной жизненной формы в травянистую. Таким образом, шильник является сильно редуцированным потомком лепидодендронов. Стебель укороченный, неветвистый, способен к вторичному росту за счет камбия.

Порядок Селагинелловые — Selaginellales. Многолетние травянистые многоосевые растения, удлиненные стебли несут чешуевидные листья. Латеральные меристемы (камбий и феллоген) отсутствуют.

Древний порядок, представители которого известны еще из карбона. В составе порядка два семейства: одно из них — *Miadesniaceae* целиком вымерло, второе — *Selaginellaceae* представлено в современных флорах одним родом¹. Таким образом, порядок Селагинелловые в настоящее время представлен только полиморфным родом селагинелла, или плаунок, — *Selaginella*. Это наземные травянистые растения, реже лианы или эпифиты. Стебли не имеют явных признаков вторичного роста. В одних случаях растения не превышают 8—12 см, в других — достигают 3 м высоты, а некоторые лианы тропических лесов — 18—20 м. Стебли прямостоячие или лежащие. Последние часто дорзовентральные. От лежащих стеблей отходят вертикальные побеги. Ветвление моноподиальное или дихотомическое. Стебель покрыт однослойной эпидермой. Устьица отсутствуют. Под эпидермой расположена гиподерма; она усиливает основную функцию эпидермы и, кроме того, служит механической опорой. Под гиподермой находится крупноклеточная кора. Древесина из лестничных трахейд, луб из ситовидных трубок. Все корни придаточные. Гаметофиты раздельнополые, очень мелкие, эфемерные, в симбиоз с грибами не вступают. Общее число видов 700. Распространены преимущественно во влажных тропических лесах.

¹ Второй род семейства *Selaginellaceae* известен только по ископаемым остаткам.

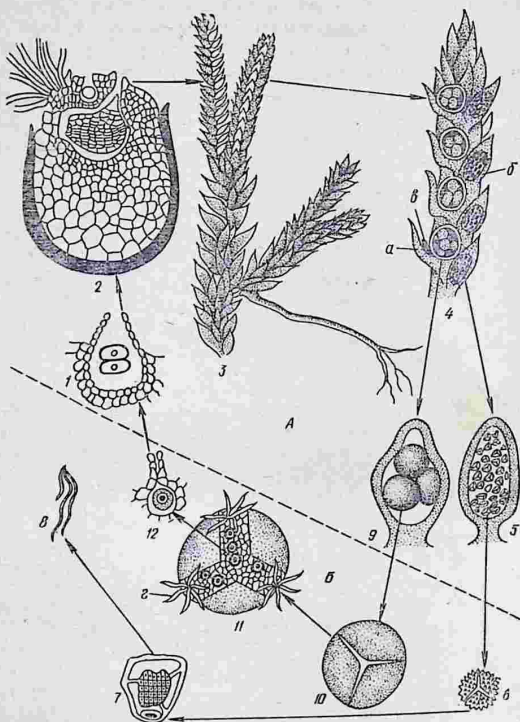


Рис. 51. Цикл развития селягинеллы селягинелловидной — *Selaginella selaginelloides*. А — спорофаза, Б — гаметофаза: 1 — деление зиготы, 2 — зародыш спорофита, 3 — общий вид, 4 — спороносный колосок в продольном разрезе (а — мегаспорофилл, б — микро-спорофилл, в — язычок), 5 — микро-спorangий, 6 — микроспора, 7 — муж-ской гаметофит, 8 — сперматозонд, 9 — мегаспorangий, 10 — мегаспора, 11 — женский гаметофит (z — ризонды), 12 — архегоний с яйцеклеткой

Изредка селлагинеллы встречаются во внетропических странах или высоко в горах. Известен засухоустойчивый вид — *S. lepidophyta* (Мексика). Неблагоприятные условия засухи переносит, сжимаясь в плотный комок. Вновь проявляет признаки жизни с наступлением влажного периода. В СССР известно всего 8 видов. Некоторые из них достигают высоких северных широт и субальпийских лугов, например на Кавказе и в Карпатах.

По внешнему виду селлагинеллы разнородны. В качестве примера рассмотрим селлагинеллу селлагинелловидную — *S. selaginelloides*. Этот вид наиболее широко распространен в условиях умеренного и холодного климата обоих полушарий. В пределах СССР он изредка встречается на мшистых альпийских и влажных субальпийских лугах в Карпатах, в долинах бассейна Печоры, на Урале и на Кавказе. Растение это по внешнему виду и по микроскопическому строению органов напоминает плаун (рис. 49 и 51).

На верхушке некоторых побегов развиваются спороносные колоски. Листья спороносного колоска — спорофиллы — заметно отличаются от вегетативных (трофофиллов). В пазухе спорофиллов на короткой ножке развиваются мега- и микроспорангии¹. Спорофиллы несут язычки, которые никогда не отваливаются. Важнейшее отличие селлагинелловых от плауновых — их разноспоровость: мегаспорангии содержат 4 мегаспоры, микроспорангии — множество микроспор. Изучение эволюции полового процесса у высших растений показывает, что дифференциация спорангиев (микро- и мегаспорангий) и спор (микро- и мегаспоры) сыграла важнейшую роль в эволюции всего мира растений. Высшим достижением эволюции полового процесса и общей эволюции было появление семян, цветков и плодов. Что же конкретно дала на этом пути дифференциация спор на микро- и мегаспоры? Оказывается, при разноспоровости наблюдается наиболее радикальная редукция гаметофита (заростка) — гаплоида и развитие до гигантских размеров спорофита — диплоида. Это довольно трудно

¹ У одних видов селлагинелл, например *S. helvetica*, микроспорангии развиваются в верхней части спороносного колоска, мегаспорангии — в нижней; у других видов, например у *S. selaginelloides*, по одну сторону колоска развиваются микроспорангии, по другую — мегаспорангии.

представить, поскольку крупнейшие высшие споровые — сигиллярии, лепидодендроны, папоротники, каламиты и др. — давно вымерли.

Освободившись от спорангиев, микро- и мегаспоры в благоприятных условиях прорастают (рис. 51, 5). Мужской и женский гаметофиты развиваются в границах оболочек микро- и мегаспоры. Лишь небольшие лопасти заростка выдвинуты наружу. На этой лопасти женского заростка можно обнаружить архегонии. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш.

Таким образом, можно прийти к выводу, что разнospоровость вызвала раздельнополость, т. е. двудомность заростков. В процессе эволюции разнospоровость и связанная с ней тенденция к редукции полового поколения появлялись неоднократно. Среди современных высших споровых разнospоровость встречается сравнительно редко, например у водяных папоротников: сальвинии — род *Salvinia*, марсили — род *Marsilea* и др.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ — EUISETOPHYTES

Отдел Хвощевидные подразделяют на три класса: Гиенниевые — Hyeniales (или Предчленистые — Pro-articulatopsida), Клинолистные — Sphenophylloids, Хвощевые — Equisetopsida. Представители первых двух классов уже вымерли.

В отличие от остальных высших споровых хвощевые характеризуются четко выраженной метамерией (членистостью) побегов. По общей структуре тела они напоминают некоторые семенные растения — эфедру и казуарину. Далекий прототип такой структуры представляли харовые водоросли.

Вторая оригинальная особенность структуры — наличие спорангиофоров. Это гомологи спорофиллов, несущие спорангии. Спорангиофоры у современных хвощей располагаются мутовками на верхушке побегов и образуют своеобразные стробилы.

Гиенниевые существовали в девоне (415—370 млн. лет назад). Виды клинолистных (иначе сфенофиллопсид — Sphenophylloids) обитали в позднем девоне и даже в начале пермского периода (380—248 млн. лет назад). По всем данным они находятся в близком родстве, но, возможно, являются также предками третьего класса —

Хвощевых, в том числе и ныне представленных во флорах мира.

Третий класс — Хвощевые, или Эквицетопсиды, — Equisetopsida мы понимаем в широком смысле, включая сюда три порядка: Астерокаламитовые, Каламитовые и Хвощевые. В данной книге мы рассматриваем лишь класс Хвощевые с двумя важнейшими порядками.

КЛАСС ХВОЩЕВЫЕ — EQUISETOPSIDA

Стебель мутовчато разветвленный, междоузлия обычно продольно-ребристые. В узлах находится мутовка листьев, обычно редуцированных до бурых чешуек. Стробилы формируют также мутовчато расположенные щитковидные спорофиллы. Большинство видов вымерло после карбона. Здесь объединены достаточно разнородные систематические группы, включающие все еще недостаточно выявленные и слабо изученные ископаемые виды. Некоторые из них обладали способностью к вторичному росту. Наиболее монолитную и хорошо обособленную группу представляют виды современного рода хвощей — *Equisetum*.

Порядок Каламитовые — Calamitales. По данным палеоботаники, каламитовые входили в состав лесов в период с карбона (расцвет) по нижний триас. Судя по ископаемым остаткам, это были деревья с вторичным утолщением стебля. Ветвление одноосевое (моноподии). Членистость выражена повсеместно, от основания. В условиях влажного и теплого климата палеозоя они вегетировали непрерывно круглый год и поэтому не образовывали годовичных колец. Внутри стебля, достигавшего 25—30 м высоты, в междоузлиях развивалась полость за счет раннего разрушения сердцевины. Сверху стебли были более или менее ребристыми, как у хвощей. Ксилема у каламитов, как и у современных хвощей, эндархная (метаксилема снаружи от протоксилемы). Флоэма состояла из ситовидных трубок, причем ситовидные поля расположены, как и у хвощей, на боковых стенках.

Подземная часть каламитов, как и у современных хвощей (травы!), была представлена мощными горизонтальными корневищами (рис. 52). Листья были цельными, жилкование простым, у некоторых форм они срастались основаниями в небольшое влагалище. Спороносные колоски (спорофиллы) щитковидной формы

(как у современных хвощей!). Каламитовые содержат лишь одно монотипное семейство. Хорошо изучен род *Sphenophyllum*. Один из ископаемых видов — *S. subterrinum* с о. Медвежьего существовал до триаса.

Порядок Хвощевые — Equisetales. В современных флорах мира порядок представлен одним семейством

хвощи — Equisetaceae. В составе семейства только один род — хвощ *Equisetum*. Другие роды семейства, например *Schizoneura*, *Equisetites*, давно вымерли. Общее число видов хвощей 30—35. Распространены на всех континентах мира (кроме Австралии и Новой Зеландии) довольно широко, преимущественно в условиях влажных местообитаний. В СССР 13 видов. По внешнему облику хвощи представляют собой как бы миниатюру своих предполагаемых древесных предков — каламитовых. Однако современные хвощи вполне травянистые растения, хотя некоторые из них достигают значительных размеров (до 12 м). Это лазающие растения тропического леса с тонкими стеблями. Образцом может служить хвощ гигантский — *E. giganteum*. Этот вид произрастает в тропических лесах Южной Америки. Стебли ветви-

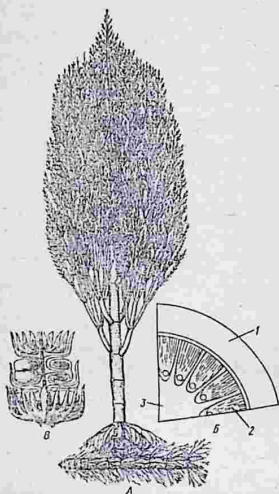


Рис. 52. Каламит — *Calamites carinalus*. А — общий вид растения; Б — поперечный срез междоузлия стебля; В — часть стробила:

1 — кора, 2 — центральный цилиндр, 3 — полость

стые, тонкие, до 2 см в диаметре, цепляются за ветви кустарника. Наиболее толстостебельный хвощ шафнера — *E. schafneri* растет в тропических лесах Мексики. Стебли этого вида достигают 10 см в диаметре при высоте 1,5—2 м.

Большинство хвощей имеет однолетние надземные побеги, только немногие — вечнозеленые. В лесной зоне на песчаных почвах и в оврагах широко распространен

вечнозеленый хвощ зимующий — *E. hyemale*. Стенки клеток эпидермы часто инкрустированы кремнеземом. Это обесценивает кормовое значение хвощей.

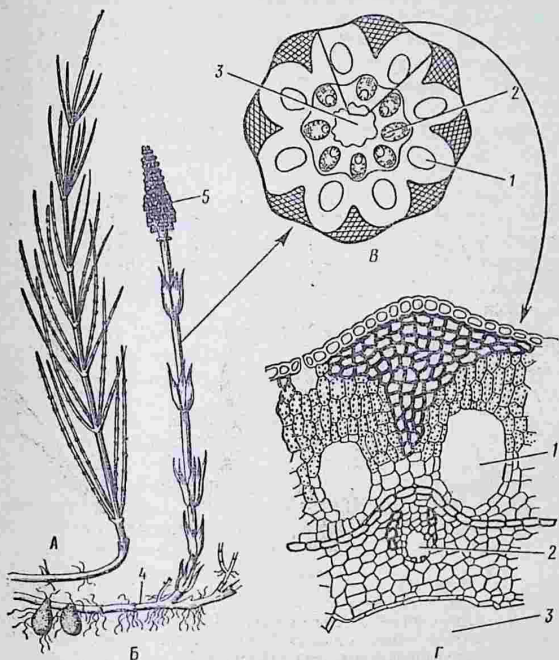


Рис. 53. Хвощ полевой — *Equisetum arvense*. А — вегетативный побег; Б — спороносный побег; В — поперечный срез стебля; Г — участок среза стебля;

1 — ложбинчатая полость, 2 — протоксилемная полость, 3 — центральная полость, 4 — корневище, 5 — спороносный колосок

Подземная часть представлена сильно развитым корневищем. Боковые короткие ветви корневища у некоторых видов (*E. arvense*, *E. telmateja*) часто служат местом отложения запасных продуктов и превращаются в

клубни, которые служат также органами вегетативного размножения. От горизонтального корневища вертикально отходят надземные побеги. Все побеги, в том числе корневища, нарастают верхушкой. Инициальная (верхушечная) клетка одна, в виде трехгранной пирамиды, обращенной вершиной книзу. Надземные побеги бывают простыми или ветвящимися и тогда формируют веточки 2-го, 3-го и более высоких порядков. Все побеги состоят из вытянутых междоузлий весьма характерного строения: их поверхность представляет чередующиеся между собой продольные желобки и ребристые выросты (валики). Междоузлия богаты сахаром.

На поперечном разрезе видно, что стебли имеют крупную центральную полость и несколько симметрично расположенных периферических полостей. Наиболее хорошо выраженные полости находятся в коре под ложбинками. Вначале они заполнены водой, затем воздухом (рис. 53).

Каждый узел стебля несет мутовку сильно редуцированных чешуйчатых листьев. Они сростаются основанием во влагалище, которое охватывает основание междоузлия. Поскольку листья очень мелкие (микрофилльная линия), функцию ассимиляции выполняют стебли; хлорофиллоносная ткань сосредоточена непосредственно под эпидермой. У одних видов хвощей все надземные побеги одинаковы, у других резко различны и по структуре и по функции (вегетативные, вполне стерильные побеги и спороносные). Разные формы побегов (весенние бесхлорофилльные и летние зеленые) имеют, например, хвощ полевой — *E. arvense*, хвощ большой — *E. maximum*.

В качестве примера рассмотрим общий план строения хвоща полевого — *E. arvense*. Это широко распространенный вид в зоне умеренного климата. Часто встречается в посевах, на лугах, на паровых полях и т. д. Растения прямостоячие, до 50 см высоты, с глубоко погруженными в почву корневищами. Рано весной развиваются неветвящиеся бесхлорофилльные побеги. Органы спороношения — спорангии расположены на особых спорангиофорах¹, собранных в колоски, или стробилы. Споры темно-зеленые (хлорофилл!), шарооб-

¹ Представляют собой не спорофиллы (споролистники), а видоизмененные боковые побеги, несущие спорангии.

разной формы, покрыты тремя оболочками: внутренняя из них — интина, средняя — экзина, наружная — перина (экзоспорий). Из перины по мере созревания споры формируются две спирально скрученные ленты — элатеры с ложковидно расширенными концами. Элатеры гигроскопичны. Они обеспечивают разрыхление спор и сцепление их в небольшие комочки. У современных хвощей все споры, как у спорангии, морфологически равноценны (равноспоровость). Физиологически же они неоднородны — гетероталличны. Из одних спор развиваются более крупные женские гаметофиты, из других — мужские. Однако женские гаметофиты хвощей могут стать обоеполыми. Таким образом, у хвощей встречаются мужские, женские и обоеполые гаметофиты.

Зеленые вегетативные побеги с типичным метамерным строением (мутовчатое ветвление) появляются позднее и вегетируют до поздней осени, накапливая запасные продукты для развития надземных побегов в следующем году. Ассимилирующие побеги развиваются из того же корневища, что и спороносные. Снабженные элатерами споры *E. arvense* прорастают на почве в хлорофиллоносные гаметофиты в виде лопастных пластинок, морфологически различные. Одни из них — мужские заростки с антеридиями, формирующими многожгутиковые сперматозоиды, другие — женские, с архегониями. Женские заростки более рассеченной формы. Таким образом, морфологическая равноспоровость у этого хвоща сочетается с физиологической разноспоровостью. Элатеры, которыми сцепляются споры в комочки, обеспечивают произрастание раздельнополых заростков в непосредственной близости друг к другу.

Споры хвощей содержат хлоропласты, возможно поэтому они быстро теряют всхожесть. Так, через 15 дней после рассеивания только 15 % спор сохраняет всхожесть. Некоторые виды хвощей имеют важное значение как кормовые растения: хвощ ветвистый — *E. ramosissimum*, хвощ пятнистый — *E. variegatum*, хвощ зимующий — *E. hyemale*.

Хвощ полевой используют как корм для лошадей, например в Сибири. Но в других местностях этот вид считают ядовитым, вызывающим заболевание эквизетоз. В данном случае, вероятно, речь идет о разных расах этого полиморфного вида. Этот вид имеет и лекарственное значение как кровоостанавливающее и мочегонное

средство. *E. heleocharis* — один из главных (летних) кормов ондатры, занимающей ведущее место в пушных заготовках СССР. В лесной зоне хвощ полевой — обременительный, трудноискореняемый сорняк.

Среди хвощей известны ядовитые виды: хвощ болотный — *E. palustre*, хвощ дубравный — *E. nemorosum*, хвощ приречный — *E. fluviatile* и др. Крахмалистые клубни хвощей, а также молодые спороносные побеги иногда используют в пищу (Северная Америка, Евразия). Случаи отравления людей неизвестны.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ — POLYPODIOPHYTES

Отдел Папоротниковидные понимают в разном объеме. В широком понимании папоротниковидные охватывают все высшие несеменные растения, кроме моховидных. Здесь же они даны в узком и конкретном смысле и включают три класса: Первопапоротники — *Primofilipsida*. Настоящие папоротники — *Eufilipsida* и Лептоспорангиатные — *Leptofilipsida*¹.

По внешнему виду даже современные папоротники представляют большое разнообразие. В северном полушарии известны лишь травянистые папоротники, обитатели влажных тенистых лесов, болотистых лугов и оврагов, берегов водоемов и расщелин скал. Но и здесь наблюдаются разнообразные жизненные формы, в том числе вечнозеленые, например блехнум — *Blechnum spicant*. Из других достаточно контрастных по форме тела папоротников можно отметить хейлантес персидский — *Cheilanthes persica*, обитателя скал (Средняя Азия, Крым, Кавказ) и широко встречающуюся в водоемах сальвинию плавающую — *Salvinia natans* (см. рис. 58). Кроме того, в странах с умеренным климатом изредка встречаются эпифитные папоротники, например даваллия — *Davallia canariensis* (Канарские о-ва, Португалия). В условиях влажного тропического и субтропического климата жизненные формы разнообразнее: деревья, травы — наземные и эпифиты.

¹ Специалисты по папоротникам — птеридологи эффективно разрабатывают новую классификацию. Наиболее существенным изменениям подверглись ископаемые виды, ранее объединяемые в класс Первопапоротники. Сейчас ископаемые папоротники распределяют в 4 класса. Здесь мы их рассматриваем в сокращенном объеме.

Общее направление эволюции Папоротниковидных — от древовидного прямостоячего радиально-симметричного тела спорофита к травянистому простертому — дорзовентральному. Редукция вегетативного тела спорофита связана с приспособлением к эпифитному и геофитному образу жизни в условиях умеренного и холодного континентального климата.

От предыдущих отделов высших споровых папоротниковидные отличаются крупнолистностью. Однако у папоротников листья особого рода. Во-первых, они длительно нарастают верхушкой, а не основанием, во-вторых, выводковые почки закладываются в мезофилле листа, например у асплениума — *Asplenium viviparum* и цистоптериса — *Cystopteris bulbifera*.

Есть все основания считать листья папоротниковидных гомологами стеблей. По существу, это кладодии. Поэтому их часто называют вайями, или плосковетками. Полагают, что изначально вайя была одновременно и фотосинтезирующим, и спороносным органом. Расположены спорангии на нижней стороне листа и отличаются разнообразием строения и взаиморасположения. Чаще всего они группируются кучками (сориями) и тогда покрыты покрывальцем — индузием. Иногда спорангии свободно рассеяны на нижней поверхности листьев. Позднее для спороношения специализировались верхние листья. Такая специализация уже отмечалась у страусника обыкновенного — *Matteuccia struthiopteris*. В других случаях наблюдается специализация даже отдельных участков одного листа (вайи), например у осмунды — *Osmunda regalis* и др. Стробил — спороносный колосок, столь характерный для видов предыдущих отделов, у папоротников отсутствует.

Спорофит достигает высокой сложности. От корневища почти вертикально (гелиотропия) отходят листья, а вниз (геотропия) — придаточные корни. Придаточные корни, как и стебель, состоят из хорошо дифференцированных тканей.

Цикл развития папоротника. Споры рассеиваются благодаря разрыву стенки спорангия. Спор на одном растении десятки и сотни миллионов, а иногда и миллиарды. Заросток (гаметофит) обоеполый, изредка раздельнополый, например у водяных папоротников. Форма гаметофита у среднерусских видов чаще всего сердцевидная, у тропических — в виде ветвистой пластинки или нитевидная. Следует вспомнить, что заросток — это моноплоид (n хромосом), поскольку он развивается из споры, споры же появляются в результате редукционного деления. Из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) формируется зародыш бесполой фазы — спорофита

(2n хромосом). Зародыш спорофита состоит из гаустории — ножки (которой он внедряется в ткани заростка и которой поглощает пищу), зародышевого корня, почки, первого листа зародыша — «семядоли». Зародыш после его формирования тотчас прорастает. Вскоре зародышевый корень редуцируется, и на смену ему возникают придаточные корни.

В сложении лесных растительных ценозов папоротникам принадлежит видная роль. Папоротниковидные явились тем замечательным объектом, который послужил установлению общей закономерности чередования фаз развития в мире растений (Гофмейстер, 1824—1877). Идеи В. Гофмейстера получили дальнейшее развитие в работах целой плеяды видных ученых (Г. Ганштейн, А. Фаминцин, Э. Страсбургер, И. Горожанкин, В. Беляев). Эти идеи имеют исключительно важное значение при установлении как общего уровня эволюционного развития изучаемой систематической группы, так и при установлении степени родства с другими таксонами. Ход размножения и развития папоротниковидных впервые исследовал Суминский (1848). Ему удалось установить половой процесс, строение и развитие зародыша. Интересно отметить, что гаметофит папоротника всегда приурочен к влаге в связи с оплодотворением многожгутиковыми сперматозоидами. Спорофит — типичное сухопутное растение. Некоторое исключение составляет, по-видимому, только спорофит водяных папоротников.

Таким образом, приспособительная эволюция папоротниковидных к сухопутным условиям шла в основном по линии спорофита. Однако папоротниковидные после палеозоя не могли господствовать на суше, поскольку гаметофит (моноплоид) как бы застыл на уровне водорослевого периода существования. В самом деле, по структуре заросток напоминает зеленую водоросль или протонему мха. Половой процесс, как у водорослей и мхов, связан с водной средой.

У некоторых папоротников, например у *Pteris cretica*, наблюдается апогамия, когда спорофит развивается прямо из клетки ткани заростка без оплодотворения.

Значение папоротниковидных в природе велико. Нередко они выступают в роли важнейшего компонента многих растительных ассоциаций, особенно тропических и субтропических лесов, а также северных, преимуще-

ственно широколиственных. Папоротниковидные — один из важных объектов декоративного цветоводства в условиях закрытого грунта. В открытом грунте наиболее обычны чистоуст — *Osmunda* и страусник — *Matteuccia*.

КЛАСС ПЕРВОПАПОРОТНИКИ — PRIMOFILIPSIDA

Весьма разнообразная по структуре группа ископаемых папоротников. Первые папоротники известны с девона. Общее число видов 60, которые распределяют в 4 порядка¹. Основные черты строения: дихотомически ветвящиеся стебли, спорангии лишены индузия, возникают из группы клеток на концах веточек, как у риниевидных; стенка спорангия многослойная, без кольца утолщения, способствующего разрыву и рассеиванию спор. Наиболее примитивные, например протоптеридиум — *Protopteridium* (5 видов), похожи на риниевидных, которые вероятнее всего и являются родоначальниками папоротниковидных.

Первопапоротники известны из среднедевонских отложений в Европе (Бельгия, ФРГ, Поволжье и др.), а также Азии (Китай) и Америке (Канада).

КЛАСС НАСТОЯЩИЕ, ИЛИ ТОЛСТОСПОРАНГИЙНЫЕ, ПАПОРТНИКИ — EUFILIPSIDA

Около 300 видов. Спорангии, как у первопапоротников, имеют многослойные стенки и развиваются из эпидермических и субэпидермических клеток. Из числа современных папоротниковидных это наиболее древние и наиболее примитивно организованные. Приспособлений в виде особых механических клеток для вскрывания спорангиев нет. Современные виды — равноспоровые, но при этом гаметофиты долговечные (многолетние), микотрофные, бесхлорофилльные. Расцвет настоящих папоротников приходится на палеозой. Сейчас это уже угасающая ветвь развития. В рамках класса выделяют два порядка.

Порядок Ужовниковые, или Змееязычниковые, — *Ophiglossales*². Гаметофит подземный (на глубине

¹ Сейчас порядки подняты до уровня классов.

² Порядки Толстоспорангийных в новейшей литературе подняты до уровня классов: Офиоглоссопсиды и Мараттиопсиды.

2—3 см), многолетний (до 20 лет), бесцветный или желтовато-бурый, иногда же гаметофит полуподземный и тогда с зелеными лопастями. Обычно микотрофный. Взрослые спорофиты многолетние, травянистые. В тропиках встречаются обычно вечнозеленые эпифиты, свешивающиеся с деревьев и достигающие 3 м длины. Наземные виды приурочены к влажной и рыхлой почве. Порядок монотипный. Семейство узовниковые — *Ophioglossaceae* составляют три рода. Общее число видов около 90.

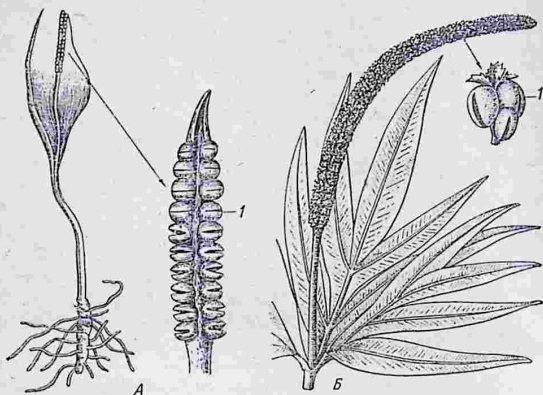


Рис. 54. Узовниковые — *Ophioglossales*. А — узовник обыкновенный — *Ophioglossum vulgatum*; Б — гельминтостахис цейлонский — *Helminthostachys zeylanica*:
1 — спорангий

Распространены в тенистых лесах преимущественно северной умеренной зоны (род *Botrychium*) или тропической (роды *Ophioglossum* и *Helminthostachys*).

Узовники стоят особняком и не имеют переходных форм к другим видам современных папоротников. В рамках порядка наблюдается линия редукции спорофита: от рода гроздовник — *Botrychium* к узовнику.

Род узовник — *Ophioglossum* охватывает 45 видов, встречающихся, хотя и изредка, но почти повсеместно в лесах в сырых местообитаниях от Северной Африки до Скандинавии. В СССР произрастает всего 4 вида. В СССР наиболее обычен узовник обыкновен-

ный — *O. vulgatum* (рис. 54). Его типичное местообитание — мшистые луговины. Это небольшое растение до 10—15 см высоты с почти прямым корневищем. Надземные органы имеют особое строение: лист двучленный, состоит из наружной листовидной стерильной части и отходящей от нее редуцированной спороносной части.

У уховниковых развита система придаточных корней, обычно мясистых, лишенных корневых волосков (микориза). Уховники, по-видимому, — прямые потомки первопапоротников. Геологическая история их еще не выяснена; известны только недавние — эоценовые ископаемые остатки.

Порядок Мараттиевые — Marattiales. В составе порядка одно семейство — Marattiaceae. Из современных папоротников это, по-видимому, самые древние. Много ископаемых видов известно из палеозоя (карбон и пермь). В настоящее время мараттиевые (в числе 300 видов) распределяют в 7 родов. Наиболее значительные из них по числу видов — род *Angiopteris* (100 видов), *Marattia* (60 видов). Распространение — тропические леса обоих полушарий, но преимущественно влажные леса Малайзии. Предки мараттиевых — первопапоротники. По общей структуре мараттиевые напоминают северные тонкоспорангийные папоротники. Это многолетние растения, то мелкие травянистые, то крупные одревесневшие. Стебли прямостоячие, неветвящиеся, иногда сильно укороченные. Иногда стебель сильно редуцирован и представляет собой дорзовентральное слабоветвящееся корневище. Вайи перистые, реже цельные, в отдельных случаях огромной величины — 4—5 м (*Macroglossum*, *Marattia* и др.). Древовидные виды *Asterotheca* достигают 10 м высоты, а вайи — 5 м длины. Стенка спорангия во всех случаях многослойная. Спорангии раскрываются продольными трещинами, споры одинаковые, в большом количестве. Гаметофиты надземные, многолетние (живут до 3 лет), крупные (до 3 см).

КЛАСС ТОНКОСПОРАНГИЙНЫЕ ПАПОРОТНИКИ — LEPTOFILIPSIDA, ИЛИ POLYPODIOPSIDA

Класс объединяет подавляющее большинство современных папоротниковидных. Тонкоспорангийные представлены разнообразными жизненными формами: де-

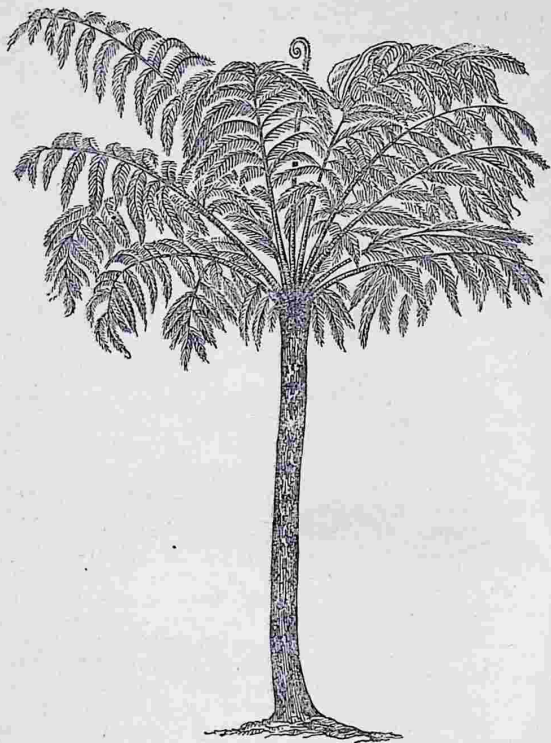


Рис. 55. Альзофила — *Alsophila crinita*

ревьями, лианами, травянистыми эпифитами (влажные тропические леса), многолетними корневищными травами (умеренная и холодная зона). Все это — свидетельство относительной молодости класса. Палеоботанические данные показывают, что основные современные семейства появились после верхнего триаса (около 200 млн. лет назад). Число видов — около 10 000.

Особенно велико значение этих папоротников в сложении растительного покрова тропического леса. Однако и в средней полосе, особенно во влажных местообитаниях, а также на болотах тонкоспорангийные папоротники играют видную роль. Подавляющее большинство видов равноспоровые (порядок Равноспоровые). Это вполне сухопутные растения (спорофит!). Иногда их называют собственно папоротниками. Остальные (около 120 видов) — разноспоровые (порядок Разноспоровые, или Водяные папоротники).

Порядок Равноспоровые папоротники — Filicales. Большинство — многолетние корневищные травы. В тропических лесах Австралии и Новой Зеландии произрастают древовидные папоротники, достигающие 20 м высоты, например альзофила (рис. 55). Стволы древовидных папоротников колонновидные, неветвящиеся, как у пальм. Встречаются лианы. У некоторых видов, например у осмунды — род *Osmunda*, имеются две формы листьев (диморфизм): рано весной развиваются спороносные, лишенные хлорофилла, позднее фотосинтезирующие.

Папоротники внетропической зоны северного полушария характеризуются довольно однообразной структурой и представляют, по существу, одну жизненную форму. Наиболее типичными объектами не только рассматриваемого порядка, но и всего отдела Папоротниковидные являются орляк — *Pteridium aquilinum* и щитовник мужской — *Dryopteris filix-mas* (рис. 56). Спорофит представлен крупным многолетним травянистым растением до 1 м высоты. Корневище мощное, косое, 30 см длины и 2—3 см ширины, с дорзовентральным строением: верхняя поверхность несет черешки отмерших вай, нижняя — тонкие придаточные корни. От верхушки корневища отходит пучок зеленых листьев — вай, главные черешки которых густо покрыты бурыми пленками. Листовые основания расположены черепитчато. В основной ткани корневища стела в виде цилиндрической сетки — диктиостела, причем можно наблюдать явный переход структуры от протостелы к диктиостеле. Пластинки вай в очертании эллиптически продолговатые, двоякоперисторассеченные. Сегменты 1-го порядка расположены поочередно, заостренные, сегменты 2-го порядка с зубчатым краем и тупой верхушкой. Вайи развиваются в почках под землей 2 года. Только на 3-й год

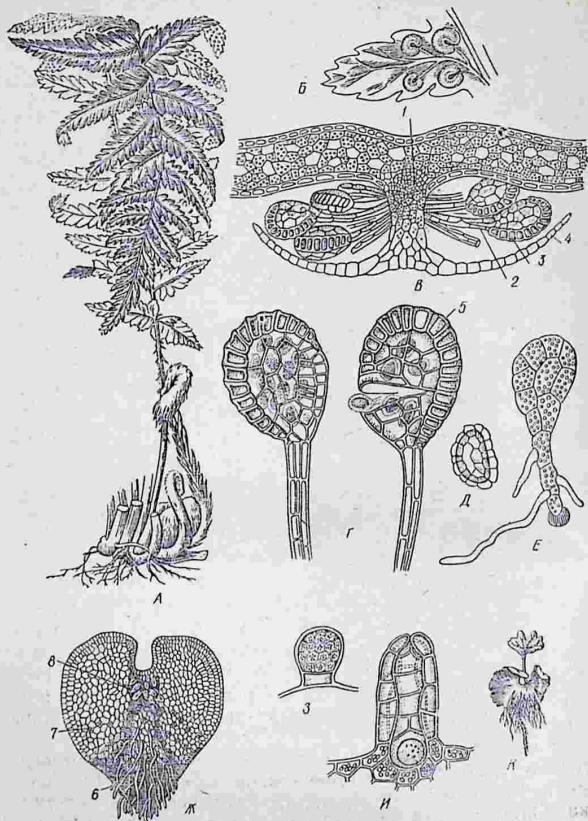


Рис. 56. Мужской папоротник — *Dryopteris filix-mas*. А — спорофит; Б — часть вайи с сориями; Б' — поперечный срез вайи с сорием; Г — спорангий; Д — спора; Е — протонема; Ж — гаметофит; З — антеридий; И — архегоний; К — молодой спорофит:

1 — плацента, 2 — ножка спорангия, 3 — спорангий, 4 — индузий, 5 — кольцо утолщения, 6 — ризоиды, 7 — антеридии, 8 — архегонии

весной они появляются над поверхностью почвы, а к осени отмирают. На нижней поверхности вай, вдоль средних жилок сегментов 2-го порядка, расположены сории. Сорий покрыт пленчатым покрывальцем (индузием) почковидной формы, прикрепленным к плаценте, где на довольно длинных ножках образуются спорангии, имеющие форму чечевицы; стенка спорангия многослойная, однослойная.

На поверхности спорангия ясно выделяется неравномерным утолщением стенок и окраской ряд клеток: узкой полосой они опоясывают спорангий. Это механическое кольцо, представляющее собой поверхностное кожистое приспособление для вскрытия спорангия. Детали строения покрывальца, спорангиев и кольца заметно различаются у разных видов тонкоспорангийных папоротников и служат надежным систематическим признаком. Важно отметить, что механическое кольцо не смыкается. Разрыв спорангия и освобождение спор происходит в свободной части спорангия. Стенка разрывается при подсыхании (потере тургора клетками) механического кольца.

Щитовник исключительно широко распространен в Европе и Средней Азии, на Кавказе и в Северной и Южной Америке. Чаще всего он произрастает в тенистых лесах на сухой почве. Растение это общеизвестно, поскольку многими народами используется как глистогонное средство (корневища).

Основными зачатками, при помощи которых осуществляется численное увеличение особей и расселение, являются споры. Прорастая в благоприятных условиях, они дают начало обоеполым гаметофитам (заросткам). Поскольку споры образуются в результате мейоза, они, как и вырастающий из них заросток, моноплоидны (гаплоидны).

Гаметофит представляет собой типичное и относительно слабодифференцированное слоевище. Его размеры 1,5—5 мм длины, форма — сердцевидная пластинка. Однослойный (в средней части многослойный) заросток имеет дорзовентральное строение. На морфологически нижней, т. е. обращенной к почве, стороне заростка множество ризоидов; они расположены ближе к заостренной части пластинки. Здесь же на нижней стороне развиваются и органы полового воспроизведения: архегонии дислоцированы на утолщенной части,

ближе к сердцевидной выемке, антеридии — ближе к заостренной части пластинки, нередко среди ризондов. Сперматозонды несут несколько десятков длинных жгутиков. В водной среде, которая создается под заростком во время дождя или росы, сперматозоиды, влекомые

яблочной кислотой, выделяемой архегониями (хемотаксис), проникают в шейки архегониев. Гаметы щитовника имеют по 64 хромосомы. Значит, образовавшаяся в результате полового процесса зигота, а затем и все клетки спорофита имеют по 128 хромосом. Зародыш начинает развиваться в архегонии и таким образом вплоть до образования зеленого листа и проникновения корневой системы в почву спорофит зависит от гаметофита. С началом развития зародыша в проросток гаметофит увядает и затем отмирает, а спорофит постепенно переходит к самостоятельной жизни. Важно отметить, что споры прорастают вне спорангиев (спорофита), а заросток развивается самостоятельно.

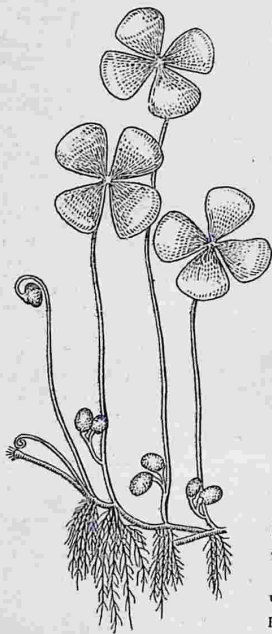


Рис. 57. Марсилия четырехлистная — *Marsilea quadrifolia*

Среди равноспоровых, в частности произрастающих на территории СССР, встречаются вечнозеленые, например блехнум — *Blechnum spicant* (украинские Карпаты). Многие летнезеленые виды очень широко рас-

пространены, некоторые же виды, например орляк — *Pteridium aquilinum*, нередко выступают в качестве доминирующих растений под пологом леса или среди кустарников. Оригинальным строением из-за некоторой специализации вайн отличается страусник — *Matteuccia*

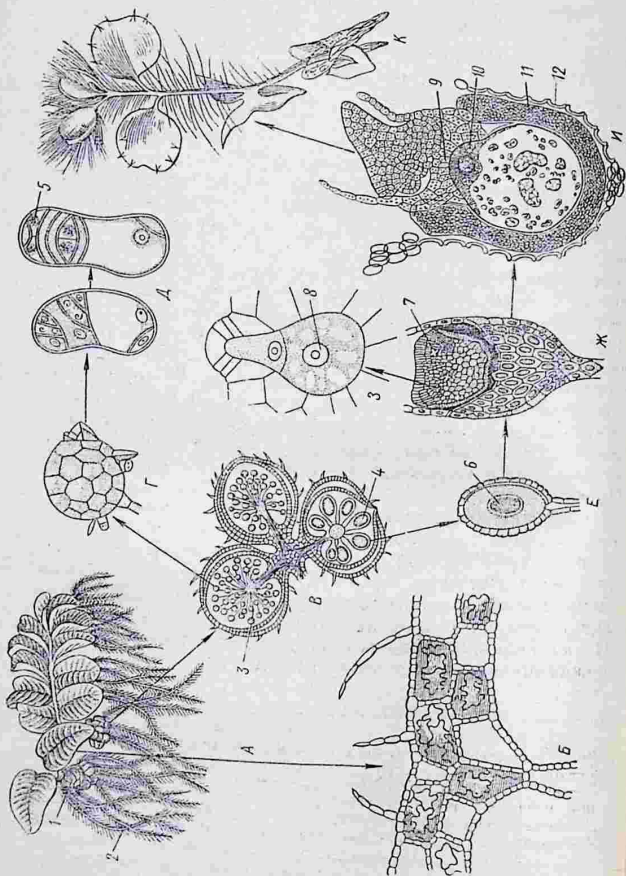
struthiopteris — один из наиболее декоративных папоротников в нашей флоре.

Группа порядков Разноспоровые, или Водяные, папоротники — **Hydropteridales**. Здесь объединены 4 семейства. Их нередко рассматривают как близкородственные в рамках одного лишь порядка. Однако более пристальный морфологический анализ позволяет сделать вывод, что все семейства объединяют лишь два признака: разноспоровость и наличие особого органа — спорокарпия — вместилища спорангиев, собранных в сорусы. Но разноспоровость в данном случае можно рассматривать как «схождение» — конвергенцию признаков в связи с приспособлением к водно-болотному образу жизни. Так или иначе, но имеются достаточные основания полагать, что разные семейства разноспоровых водяных папоротников происходят от разных групп равноспоровых. Поэтому мы рассматриваем разноспоровые водяные папоротники в двух разных порядках: Марсилиевые и Сальвиниевые. Каждый порядок состоит из двух семейств.

Порядок Марсилиевые — Marsileales. В рамках порядка всего 3 рода, из них полиморфен лишь один — марсилия — *Marsilea*, содержащий 80 видов. Классический представитель семейства марсилиевые — *Marsilea* — марсилия четырехлистная — *M. quadrifolia* (рис. 57).

Порядок Сальвиниевые — Salviniiales. В состав порядка входят два монотипных семейства: сальвиниевые — *Salvinia* (род *Salvinia* — 12 видов) и азолловые — *Azolla* (род *Azolla* — 6 видов).

В качестве наиболее характерного представителя порядка рассмотрим однолетнюю сальвинию плавающую — *S. natans* (рис. 58). Это один из наиболее широко распространенных видов: Европа и Северная Африка, Кавказ и Средняя Азия, Индия и Китай, Советский Дальний Восток и Япония. В нашей флоре это единственный представитель рода и семейства. Взрослый спорофит имеет ветвистые побеги длиной 10 см, простертые на поверхности воды. При микроскопическом анализе на поперечных срезах легко обнаружить, что центральный цилиндр представлен сифоностелой, ксилема состоит из трахеид. Кора имеет хорошо развитые полости. Стебель несет диморфные листья, собранные по 3 в очередные мутовки; 2 из них супротивные, округлые, цельнокрайние, формируют 2 ряда надводных плавающих листьев.



Они служат опорой растению на поверхности воды и выполняют важнейшую функцию — фотосинтез. Устьица отсутствуют. 3-й лист каждой мутовки подводный, рассечен на 8—12 нитевидных сегментов. Внешне они похожи на придаточные корни и выполняют роль стабилизаторов и якорей. Корней же у сальвинии нет. Поглощение воды и растворенных в ней минеральных веществ осуществляется всем телом, но главным образом сегментами подводных листьев, густо покрытых многоклеточными волосками.

Органы спороношения размещены на нижней подводной части побега, на сегментах погруженных листьев. Спорангии находятся внутри спорокарпиев. Внешне они одинаковы как по форме, так и размерам, однако одни из них содержат мужские спорангии — микроспорангии, другие — женские — мегаспорангии. При микроскопическом анализе стенка спорокарпия напоминает структуру листа сальвинии (состоит из продольных воздухоносных камер). Спорангии тонкостенные, но без кольца; мужские спорангии содержат по 64 микроспоры, женские — 32 мегаспоры, но лишь одна из них — центральная — жизнеспособна и может дать начало гаметофиту. При созревании спор спорокарпии (иногда их называют сорусами) опускаются на дно водоема. После их разрушения спорангии всплывают на поверхность. Микро- и мегаспоры, прорастая, образуют соответствующие гаметофиты. Оба они прорастают внутри спорангиев. Мужской сильно редуцирован, женский виден невооруженным глазом. Архегоний с очень короткой шейкой, глубоко погружен в ткань заростка. Имеется лишь одна двухъядерная шейковая канальцевая клетка. После полового процесса зигота дифференцируется на ножку, первый лист и верхушку стебля.

Рис. 58. Сальвиния плавающая — *Salvinia natans*. А — спорофит; В — лист (поперечный срез); С — спорокарпии (поперечный срез); Д — микроспорангий с мужским гаметофитом; Е — завершающие стадии развития мужского гаметофита с восемью сперматозоидами; Ж — мегаспорангий; З — мегаспорангий с женским гаметофитом; И — архегоний; К — мегаспорангий с женским заростком и развивающимся зародышем спорофита; Л — молодой спорофит:

1 — спорокарпий, 2 — подводные рассеченные листья, 3 — микроспорангий, 4 — мегаспорангий, 5 — сперматозоид, 6 — мегаспора, 7 — архегоний, 8 — яйцеклетка, 9 — тело гаметофита, 10 — зародыш спорофита, 11 — оболочка мегаспоры, 12 — остаток стенки мегаспорангия

Итак, у водяных папоротников наблюдается дальнейшая редукция гаметофита. Так, вегетативная часть мужского гаметофита представлена лишь 2 клетками. Женский гаметофит менее редуцирован, но все же настолько мал, что значительная часть его помещается внутри мегаспоры. На первых фазах развития, пока еще не сформировались вегетативные органы, спорофит питается за счет зеленого женского гаметофита.

ОТДЕЛ СОСНОВЫЕ, ИЛИ ГОЛОСЕМЕННЫЕ, — PINOPHYTES, GYMNOSPERMAE

В отличие от предыдущих отделов мира растений у голосеменных зачатком размножения и распространения являются семена.

Голосеменные — очень древние растения, их ископаемые остатки находят в слоях девонского периода палеозойской эры. Многие виды и даже целые порядки, например Семенные папоротники — *Pteridospermales*, Кордаиты — *Cordaitales*, Беннеттиты — *Bennettitales*, Кейтониевые — *Caytoniales*, известны исключительно как ископаемые. Другие порядки вроде Гинкговых — *Ginkgoales*, Вельвичиевых — *Welwitschiales* представлены лишь одним видом. Только Сосновые — *Pinales*, Соговниковые — *Cycadales* и Гнетовые — *Gnetales* являются достаточно полиморфными. Последние встречаются в тропических флорах Нового Света. В настоящее время в мировой флоре насчитывается около 800 видов голосеменных. Это преимущественно деревья, реже одревесневающие лианы или кустарники. Травы представлены лишь одним достоверно известным видом из рода вильямсонии — *Williamsoniella*. Это ископаемое растение из семейства беннеттитовых.

Ветвление в основном моноподиальное. Стебель имеет сложное строение благодаря длительному функционированию двух латеральных меристем: кабия и феллогена. По общей структуре он близок к стеблям древесных покрытосеменных с вторичным утолщением. Различие в составе гистологических элементов: у голосеменных сосудов нет, древесина гомотоксильная — состоит почти целиком из трахейд. Исключение составляют представители класса Гнетовые — *Gnetopsida* (иначе Оболочкосеменные — *Chlamydospermatopsida*), которые имеют трахеи, однако и у них ситовидные трубки без клеток-спут-

ниц. По строению листьев голосеменные делятся на две группы: одни имеют крупные рассеченные листья, похожие на листья пальм или вайи папоротников (мегафилльная линия развития); другие — мелкие, цельные — чешуевидные или игольчатые — хвоя (микрофилльная линия развития). За небольшим исключением голосеменные — вечнозеленые растения. Корни (главный и боковые) обычного для деревьев и кустарников строения, с микоризой. Придаточные корни встречаются очень редко, только у примитивных представителей. Один из наиболее важных признаков всех голосеменных — наличие семязачатков (семяпочек). Семязачаток представляет собой мегаспорангий — нуцеллус; он окружен особым защитным покровом — интегументом. Семязачатки расположены открыто, на мегаспорофиллах, из них после оплодотворения развиваются семена. Важнейшая характеристика голосеменных — соотношение моноплоидной (гаметофит) и диплоидной (спорофит) фаз. Сравнительный анализ этого соотношения, структуры органов полового размножения и хода полового процесса у смежных с голосеменными групп растений дает представление о степени родства голосеменных и папоротников, с одной стороны, и голосеменных и покрытосеменных — с другой.

Рассмотрим особенности размножения голосеменных на примере сосны обыкновенной — *Pinus sylvestris*. Это один из наиболее широко распространенных в природе, а также в культуре и наиболее общеизвестных представителей всего отдела. В типичных случаях это дерево до 50 м высоты, достигающее возраста 400 лет. Побеги двух видов — нормальные и укороченные. Спорообразование в насаждениях начинается примерно на 30—40-м году жизни, но бывает и раньше. Спорофиллы собраны в шишки двух видов, резко различающиеся между собой: мужские представлены метельчатыми «соцветиями», женские — одиночными. У сосны мужские и женские шишки образуются на одном растении (рис. 59, А).

Мужская шишка в «соцветии» имеет эллипсовидную форму, длина ее 4—5 см, диаметр 3—4 см. Она образуется в пазухе чешуйки, на месте укороченного побега и представляет собой побег с хорошо развитой осью (стержнем), на которой спирально расположены микроспорофиллы — редуцированные спороносные листья. Их можно рассматривать как гомологи тычинок покрытосе-

менных. У основания оси имеются низовые листья в виде чешуек, играющие защитную роль.

Микроспорофиллы яйцевидной формы, тонкие, плоские, с двумя параллельными микроспорангиями (пыльниками) на нижней стороне. К осени в микроспорангии

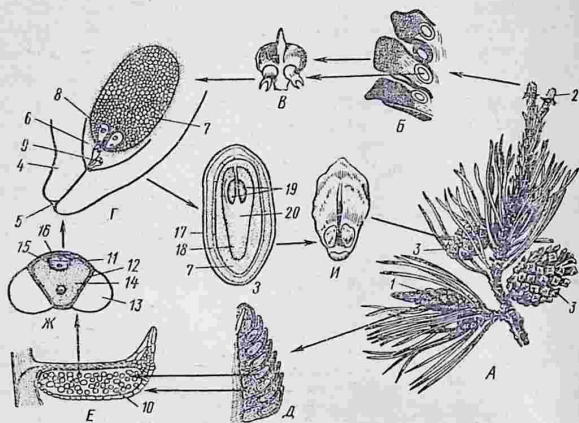


Рис. 59. Сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris*. А — ветка с шишками; Б — часть продольного разреза молодой женской шишки; Б' — семенная чешуя с семязачатками; Г — семязачаток в продольном разрезе; Д — часть продольного разреза мужской шишки; Е — продольный разрез микроспорофилла; Ж — пыльцевое зерно; З — продольный разрез семени; И — семенная чешуя зрелой шишки с двумя семенами:

1 — группа мужских шишек, 2 — молодая женская шишка, 3 — зрелые женские шишки, 4 — интегумент, 5 — микропиле, 6 — нуцеллус, 7 — эндосперм (женский гаметофит), 8 — архегоний, 9 — пыльцевая трубка со спермиями, 10 — микроспорангий, 11 — экзина, 12 — интина, 13 — воздушный мешок, 14 — вегетативная клетка, 15 — антеридиальная клетка, 16 — проталлиальные (ризоидные) клетки, 17 — кожура семени, 18 — зародышевый корешок, 19 — семядоли, 20 — гипокотиль

заканчивается обособление многочисленных материнских клеток микроспор, окруженных тапетумом¹. Весной они редукционно делятся. В результате каждая диплоид-

¹ От греч. «тапетум» — ковер. Так называют внутренний слой стенок пыльцевых гнезд и спорангиев. Клетки тапетума при формировании спор часто деформируются и сливаются, образуя периплазмодий.

ная материнская клетка образует 4 гаплоидные микроспоры (рис. 60). Микроспора одноядерна, одета двумя оболочками — интиной и экзиной и несет два сетчатых воздушных мешка. Они возникают вследствие расхождения экзины и интины, но преимущественно за счет последней. Здесь же, в микроспорангии, прорастают микроспоры и формируется мужской гаметофит¹. Он развивается внутри оболочек микроспоры и редуцирован

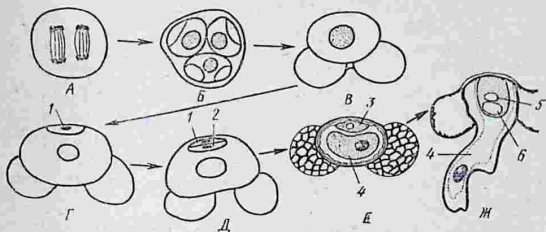


Рис. 60. Развитие мужского гаметофита сосны обыкновенной — *Pinus sylvestris*. А — деление археспориальной клетки; Б — тетрада микроспор; В — микроспора; Г — Е — образование мужского гаметофита (пыльцы); Ж — прорастание пыльцы:

1, 2 — проталлиальные (ризоидные) клетки, 3 — антеридиальная клетка, 4 — вегетативная клетка, 5 — клетка-пожка, 6 — сперматогенная клетка

еще больше, чем у рассмотренных ранее разноспоровых. В результате деления ядра микроспоры образуются две проталлиальные клетки, которые вскоре редуцируются и исчезают. Эти эфемерные проталлиальные клетки — единственные вегетативные клетки заростка. В жизни заростка их роль еще не выяснена. Затем ядро микроспоры делится еще раз, и вновь появляются две клетки: антеридиальная, формирующая мужские гаметы — спермии, и вегетативная, с помощью которой мужские гаметы доставляются к яйцеклетке. Мужские гаметы достигают яйцеклетки при помощи пыльцевой трубки, которая представляет собой новообразование в связи с утратой подвижности гамет. Значит, мужской гаметофит полностью лишен органов полового размножения — антеридиев. Покровы (оболочки) микроспоры остаются покровами пыльцы. Ко времени ее созревания микроспо-

¹ Здесь мужской гаметофит называют пыльцой.

рангии вскрываются продольной щелью, и пыльца высыпается наружу. Воздушные мешки облегчают перенос пыльцы ветром. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит после опыления, т. е. на женских шишках внутри семязачатка.

Женские шишки образуются на верхушках молодых побегов. Устроены они более сложно, чем мужские, и достигают относительно больших размеров. На главной оси расположены мелкие бесплодные чешуйки, называемые кроющими. В пазухах этих чешуек образуются крупные толстые чешуи с двумя семязачатками на верхней стороне. Их называют семенными чешуями. По-видимому, семенные чешуи — редуцированные спороносные побеги, возникающие в пазухах кроющих чешуй. Следовательно, женская шишка — это группа укороченных метаморфизированных боковых побегов, находящихся на общей оси. Семязачатки расположены у основания семенной чешуи.

Молодой семязачаток состоит из нуцеллуса и интегумента. Нуцеллус, по существу, и есть мегаспорангий. Он имеет яйцевидную форму и срастается с интегументом. Лишь около вершины, обращенной к оси шишки, интегумент имеет отверстие, называемое микропиле или пыльцевходом. В начале развития семязачатка нуцеллус состоит из однородных диплоидных клеток. Затем в средней части нуцеллуса обособляется одна более крупная археспорная клетка, которая и является единственной материнской клеткой мегаспор. Она редуциционно делится и образует 4 гаплоидные мегаспоры. В дальнейшем 3 из них дегенерируют, и только одна способна к развитию. Мегаспорангий никогда не вскрывается, так что мегаспора остается внутри него. Внутри мегаспорангия мегаспора многократно делится и образует женский гаметофит, называемый здесь эндоспермом. Отметим, что у голосеменных эндосперм моноплоидный. Из двух наружных клеток эндосперма, ориентированных к микропиле, образуются два архегония — женские органы полового размножения (рис. 61). Архегонии сосны и других голосеменных значительно редуцированы по сравнению с архегониями папоротниковидных. Хорошо развита лишь яйцеклетка — важнейший компонент архегония. Брюшная канальцевая клетка недолговечна и дегенерирует задолго до оплодотворения, шейка состоит из 8—12 клеток, шейковые канальцевые

клетки вовсе не образуются. Оплодотворяется яйцеклетка спустя 20 месяцев после образования семязачатка.

Таким образом, в цикле развития сосны, как и у папоротников, преобладает спорофит над гаметофитом. Но здесь женский заросток развивается внутри семязачатка эндоспонтанно (внутреннезаростковое развитие). С помощью ветра и воздушных мешков пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки. Улавливается

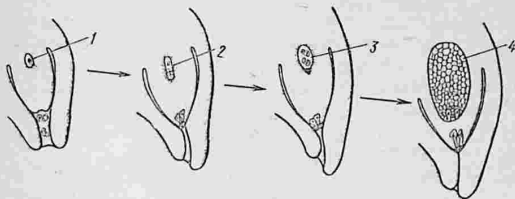


Рис. 61. Развитие женского гаметофита сосны обыкновенной — *Pinus sylvestris*:

1 — археспориальная клетка, 2 — тетрада мегаспор, 3 — деление мегаспоры, 4 — женский гаметофит (эндосперм), развившийся из мегаспоры

пыльца каплями густой жидкости, заполняющей пространство между нуцеллусом и интегументом и выступающей через микропиле. Эта жидкость, подсыхая, затягивает пыльцу внутрь семязачатка на нуцеллус (в пыльцевую камеру). После опыления микропиле зарастает. Чешуйки женской шишки смыкаются. Мужской гаметофит продолжает свое развитие на мегаспорангии. Экзина лопается, и вегетативная клетка, окруженная интиной, развивается в пыльцевую трубку, которая внедряется в ткань нуцеллуса и растет в направлении архегония. Антеридиальная клетка делится и образует две функционально неоднородные клетки: клетку-ножку и спермагенную клетку. Они перемещаются в пыльцевую трубку, по которой и достигают архегония. Образование из спермагенной клетки двух спермиев — мужских гамет, лишенных жгутиков, происходит непосредственно перед оплодотворением (см. рис. 60, Е, Ж).

Пыльцевая трубка через шейку архегония входит в контакт с яйцеклеткой. К этому времени пыльцевая

трубка приобретает повышенный тургор, кончик ее лопается, и содержимое выбрасывается в цитоплазму яйцеклетки. Вегетативное ядро разрушается. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, а второй отмирает. От опыления до оплодотворения у сосны проходит около 13 месяцев. Из образовавшейся в результате оплодотворения зиготы (диплоид) тотчас развивается зачаточный зародыш (предзародыш), а затем настоящий зародыш. Развитие его идет за счет запасных продуктов эндосперма. Так как на нуцеллус семязачатка часто попадают несколько пылинков, то иногда оплодотворяются оба архегония. Однако полноценный зародыш развивается лишь из одной зиготы. У некоторых голосеменных имеет место полиэмбриония (многозародышевость). Редко из одной зиготы путем расщепления может образоваться несколько зародышей, из которых полноценного развития достигает также лишь один.

У сосны репродуктивным зачатком расселения и численного увеличения особей является не спора, а семя. Это же можно сказать в целом обо всех голосеменных, а также покрытосеменных. Но семя у сосны и других голосеменных имеет важнейшие отличия от семени покрытосеменных (см. рис. 59, 3). Сформированное семя сосны соединяет в себе гаметофит и спорофит. Одна существенная часть семени — первичный эндосперм — представляет собой женский гаметофит (n хромосом). Другая существенная часть семени — зародыш — зачаток дочернего спорофита ($2n$ хромосом). Кожура семени (бывший интегумент семязачатка) и прилегающий к нему слой перисперма (бывшая ткань нуцеллуса) является обособленной частью материнского спорофита ($2n$ хромосом). Зародыш развивается за счет первичного эндосперма (!).

Семена созревают осенью, на второй год после опыления. Шишки к этому времени достигают длины 4—6 см, чешуй одревесневают, из зеленых становятся серыми. Следующей весной чешуйки расходятся и семена выпадают.

Таким образом, у всех архегонияльных, от моховидных до голосеменных, зародыш развивается в архегонии. Спорофит в большей или меньшей мере зависит от гаметофита.

Появление более совершенных голосеменных совпало с появлением покрытосеменных. В настоящее время

систематики-филогенисты связывают происхождение покрытосеменных с семенными папоротниками. Таким образом, вся группа семенных растений от семенных папоротников до покрытосеменных представляет собой единую ветвь развития — филу. В этом случае утверждается монофилетическое происхождение всех семенных растений.

В отличие от предыдущих групп высших растений зачатком размножения и распространения у голосеменных является семя, а не спора. Семена образовались на базе разноспоровости (разноспоровые плауны — *Selaginellales* появились еще в нижнем карбоне, а папоротники — в девоне). Возникновение семян ознаменовало новый грандиозный этап исторического развития мира растений.

В целом же голосеменные представляют собой разнородную систематическую группу. Их объединяет общий высокий уровень организации, а не общность происхождения.

Голосеменные широко распространены на всех континентах мира. В холодной зоне, как и в горах, они формируют обширные леса, хотя по числу видов немногочисленны.

История развития, включая происхождение голосеменных и их классификацию, все еще является предметом оживленной дискуссии. С достаточной достоверностью можно лишь утверждать, что появились голосеменные в девоне. Но их древнейшие предки остаются неизвестными. Голосеменные представляют собой естественную систематическую группу. Ее подразделяют на подгруппы более дробного ранга — классы, порядки, семейства. Нередко вводят и промежуточные таксоны, например подклассы.

В настоящем учебнике голосеменные подразделены на 3 класса и 10 порядков. Некоторые систематики отдельные порядки, например Семенные папоротники, Гинкговые, Беннеттитовые, поднимают до ранга классов.

- I класс Саговниковые — *Cycadopsida*
- 1. Порядок Семенные папоротники — *Pteridospermales*
- 2. Порядок Кейтониевые — *Caytoniales*
- 3. Порядок Саговники — *Cycadales*
- 4. Порядок Беннеттиты — *Bennettitales*
- II класс Хвойные, или Пиноиды, — *Pinopsida*

5. Порядок Кордаиты — Cordaitales
 6. Порядок Гинкговые — Ginkgoales
 7. Порядок Сосновые — Pinales
 - III класс Гнетопсиды, или Оболочкосеменные, — Gnep-
topsida, или Chlamydospermatopsida
 8. Порядок Эфедровые — Ephedrales
 9. Порядок Гнетовые — Gnetales
 10. Порядок Вельвичиевые — Welwitschiales
- Представители многих порядков известны лишь в ископаемом виде (Семенные папоротники, Беннеттиты, Кордаиты, Кейтониевые).

КЛАСС САГОВНИКОВЫЕ — CYCADOPSIDA

Листья крупные, перистые, реже цельные, ланцетные. Стебель имеет мощную сердцевину и кору и относительно слабо развитую древесину. Семязачатки расположены на явно листовидных или более или менее метаморфизированных мегаспорофиллах, которые располагаются поодиночке или собраны в шишки. В целом класс составляет мегафилльную (крупнолистную) линию эволюции.

Порядок Семенные папоротники — Pteridospermales.
Семенные папоротники — наиболее примитивные из ныне известных голосеменных. Они имеют типичные вайи. Причем в начальной стадии развития они, как и у вай папоротников, улитковидно закручены. Однако микроскопическая структура стебля много сложнее, чем у древовидных папоротников (способность к вторичному утолщению).

Проводящая система в виде протостели (простой или расчлененной) или сифоностели. Появились семенные папоротники в конце девона — раннем мелу, расцвет приходится на карбон. Многие виды были распространены на всех континентах.

Известные ископаемые виды семенных папоротников распределяют в 8—10 семейств. Спорофиты были представлены прямостоячими деревьями или лианами. Листья крупные, сложноперистые, похожие на вайи папоротников. На микроспорофиллах располагались сросшиеся группами спорангии (синангии). На мегаспорофиллах формировались семязачатки, состоящие из нуцеллуса и интегумента. Снаружи семязачаток был окружен особым покровом — лопастной кровелькой и имел

пыльцевую камеру, куда через микропиле попадала пыльца. Предполагают, что пыльца при прорастании не образовывала пыльцевых трубок. Внутри нее, вероятно, развивались сперматозоиды (рис. 62).

Одна из загадок семенных папоротников состоит в том, что их семена не содержат зародышей.

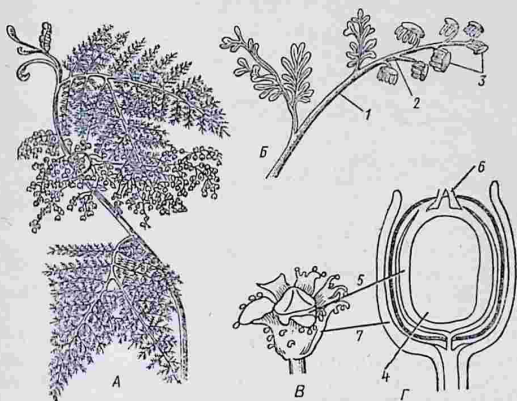


Рис. 62. Семенной папоротник — калимматотека — *Calymmatotheca hoenighausi*. А — общий вид (часть растения); Б — репродуктивный побег (микроспорофиллы); В — семязачаток (снаружи покрыт плоской); Г — продольный разрез через семязачаток и плюску:

1 — вегетативная часть побега, 2 — репродуктивная часть, 3 — спорангии, 4 — нуцеллус, 5 — интегумент, 6 — микропиле, 7 — плюска

В настоящее время описано несколько сот видов семенных папоротников, распределяемых в 10 семейств. Первооткрывателями этой замечательной систематической группы были английские палеоботаники Ф. Оливер и Д. Скотт (1904). Изучение ископаемых остатков семенных папоротников показывает, что они лишь внешне похожи на современные папоротники. Они имели семена, потому их справедливо относят к голосеменным. Простейшие из них, но, возможно, и корданты, являлись переходной группой от папоротников к голосеменным.

С другой стороны, развитие магнолиевых — настоящих антофит от первых сухопутных растений, риниевидных не могло пройти, минуя семенные папоротники.

Порядок Кейтониевые — Caytoniales. Небольшая, но весьма загадочная группа ископаемых семенных растений. Представители жили в среднеюрский период мезо-

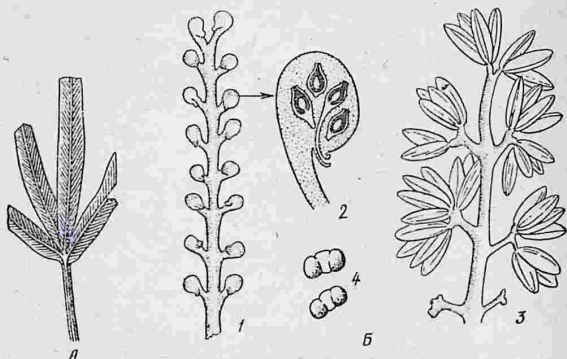


Рис. 63. Кейтониевые — Caytoniales. А — *Sagenopteris phillopsi* — лист; Б — *Caytonia nathorstii*:

1 — мегаспорофилл с «завязями», 2 — «завязь» с семязачатками в продольном разрезе, 3 — микроспорофилл, 4 — пыльца

зойской эры. Ископаемые остатки известны из Гренландии, Англии, Средней Азии (Таджикская ССР). Реальные же представители (виды) наиболее полно изучены в рамках двух родов: кейтония — *Caytonia* и гристорпия — *Gristoropia*. Это были небольшие, вернее всего прибрежно-водные растения с перисторасположенными на оси мегаспорангиями, скорее всего листового происхождения (рис. 63). Стебли и корни пока не обнаружены.

По структуре вайи, состоящей из четырех листочков, кейтониевые сближают с водяными папоротниками — марсилиевыми (А. Криштофович).

Систематическое положение кейтониевых не совсем ясно. Кейтониевые в какой-то мере можно рассматривать как покрытосеменные растения. Но покрытосемянность образуется здесь путем заворачивания лишь части

мегаспорофилла, а не всего мегаспорофилла, как у настоящих антофитов, поэтому кейтониевые относят к голосеменным. Иногда их рассматривают в качестве нетипичных семенных папоротников (Б. Козо-Полянский). Палеоботаник В. Циммерман связывает кейтониевые с разноспоровыми папоротниками. Своеобразные мешочки, имитирующие завязи кейтониевых, отождествляют со спорокарпиями марсилии.

Словом, сходство между «мешочками» кейтониевых и завязью покрытосеменных только внешнее (аналогия, а не гомология). Как и семенные папоротники, это архегониальные растения. Причем оплодотворение у них осуществлялось, вернее всего, сперматозоидами.

Порядок Саговники — Cycadales. В настоящее время порядок представлен одним семейством саговниковые — Cycadaceae. Общее число видов 120—130 (10 родов). Наиболее крупный по числу видов род замия — *Zamia* (35 видов). Распространены в тропических и субтропических областях Восточной Азии, Австралии, Африки и Америки. Саговники — медленно растущие деревья. Они приурочены к побережьям континентов и встречаются обычно единично или небольшими группами. Обширные заросли встречаются редко. Появились саговниковые в последней четверти карбона. Их родственные связи с семенными папоротниками бесспорны.

В рекордных случаях саговники достигают 20 м высоты и 1000-летнего возраста, например макрозамия — *Macrozamia horei* (Австралия). Стебель неветвистый или слабоветвистый, колонновидный или клубневидноутолщенный, короткий, иногда частично скрытый в почве (геофилия). В сердцевине накапливается много крахмала. Иногда у саговников отмечается поликамбияльность (виды рода *Cycas*).

Саговники — раздельнополые растения. Мужские и женские шишки образуются на разных особях. Мужские шишки в большинстве случаев одиночные, длиной от 2 до 50—80 см. Микроспорофиллы цельные, разнообразной формы. На нижней стороне находятся многочисленные микроспорангии, расположенные кучками по 2—5. Микроспорангий имеет ножку; оболочка его состоит из клеток с неравномерно утолщенной стенкой. Пыльца мелкая, без воздушных мешков.

Женские шишки крупные, обычно компактные, длиной от 2 см до 1 м, массой иногда до 42 кг. Лишь у рода

саговник — *Cycas* мегаспорофиллы расположены рыхло на верхушке стебля, где чередуются с вегетативными листьями, и компактной шишки не формируют. Мегаспорофиллы различной формы. У рода саговник они перистые, лишены хлорофилла и несут несколько пар семязачатков. У видов других родов мегаспорофиллы цельные, чешуевидные, иногда имеют форму щитка с ножкой, с двумя семязачатками. Семязачатки в среднем 3—5 см длины. Интегумент имеет три слоя: внешний и внутренний — мясистые, средний — твердый, состоящий из склеренхимы (каменистый). Под трехслойным покровом (интегументом) расположен нуцеллус — собственно мегаспорангий. Верхняя свободная часть семязачатка имеет узкое отверстие — микропиле. Одна из клеток мегаспорангия дифференцируется как спорогенная и дает начало линейной тетраде мегаспор. Одна из них определяется в качестве функциональной (жизнедеятельной) мегаспоры. Здесь же внутри семязачатка она прорастает и дает моноплоидный женский гаметофит. Из периферических клеток гаметофита, расположенных под микропиле, обычно закладывается много архегониев. Однако в дальнейшем развиваются только несколько из них: 2(3) — 5, редко 10 и больше (например, у видов рода *Microcycas*). К моменту созревания архегониев клетки эндосперма, окружающие их, начинают усиленно делиться, в результате архегонии оказываются расположенными на дне углубления, называемого архегонической, или пыльцевой, камерой. Пыльца, попадая через микропиле в пыльцевую камеру, прорастает. Пыльца переносится с помощью ветра (анемофилия), иногда, например у видов рода *Encephalartos*, ее переносят жуки (кантарофилия).

Гаусториальная клетка вытягивается в длинную горизонтальную трубочку — гаусторию, которая внедряется в нуцеллус и поглощает запасные продукты, необходимые для развития мужского гаметофита.

В результате деления спермагенная клетка образует 2—4 (иногда до 22) очень крупных сперматозоида, снабженных многочисленными жгутиками. В жидкости архегонической камеры трубковидный вырост пыльцы лопаются и выбрасывают в нее свое содержимое, где сперматозоиды некоторое время плавают. Затем один из них оплодотворяет яйцеклетку. После оплодотворения наружный слой интегумента разрастается, становится мя-

систым и сочным, часто окрашиваясь в яркий цвет.

Практическое значение саговников невелико. Из сердцевины некоторых видов, особенно *Encephalartos*, получают крахмал, используемый для производства крупы саго. С этой целью саговники культивируют в Африке. Саговники — прекрасные декоративные растения, их разводят в оранжереях, а также в открытом грунте (в СССР — на Черноморском побережье Кавказа).

Порядок Беннеттитовые — Bennettitales. Представители порядка, названного в честь английских ботаников Беннеттитов, появились в пермском периоде. Широкого видового разнообразия (предположительно 2—3 тыс. видов) и распространения достигли в юрском и меловом периодах мезозойской эры. К концу мелового периода полностью вымерли. Вызывает интерес тот факт, что появились беннеттиты позднее саговниковых, а вымерли почему-то раньше их. Причем исчезновение саговников по времени совпадает с массовым появлением покрытосеменных. По внешнему виду — габитусу беннеттиты бывают настолько похожи на саговники, что их трудно различить.

Это небольшие деревья высотой до 2 м. Ствол, как и у многих саговников, был покрыт основаниями отмерших листьев и многочисленными чешуевидными волосками. Стебли были простые или слабоветвистые. Как и у саговников, сильно развита сердцевина со смоляными ходами. Листья перистые, изредка цельные, ксероморфные (кожистые). Внешне они также были очень похожи на листья саговников. Беннеттитовые подразделяют на два семейства: вильямсониевые — *Williamsoniaceae* и беннеттитовые — *Bennettitaceae*. Наиболее характерный род — вильямсония — *Williamsoniella*. Разные виды этого полиморфного рода описаны из Англии, Южной Европы (Италии), Индии, Дальнего Востока и Японии, Мексики. Этот род содержал много полукустарников с дихотомическим ветвлением. Один из видов был травянистым растением (рис. 64).

Однако репродуктивные органы у беннеттитовых резко отличали их от видов всех классов голосеменных. Стробилы у них были преимущественно обоеполые. Поскольку они имели совершенно особое и сложное строение по сравнению с шишками других голосеменных, их одно время называли «цветками». Примером служит один из видов цикадоидей — *Cycadoidea ingens*. Строби-

лы — «цветки» расположены в пазухах ветколистьев. В самом центре этого «цветка» находилось массивное «цветоложе»; его окружали особые «прицветники», функционально соответствующие настоящим прицветникам. Семязачатки сидели на коротких ножках и занимали всю поверхность цветоложа. Тычинки у цикадоидей в числе 13 представляли перисторазветвленные образования, сросшиеся кольцом выше «околоцветника». Перекрестное опыление достигалось протандрией.

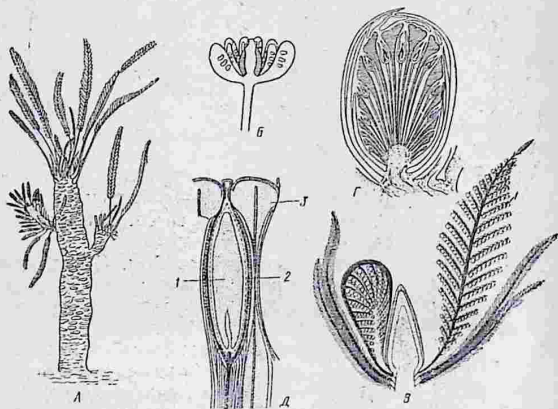


Рис. 64. Беннеттиты — Bennettitales. А — *Williamsonia* (общий вид); Б — обополая шишка *Williamsoniella coronata* в разрезе; В — обополая шишка *Cycadeoidea dacotensis* в разрезе; Г — продольный разрез через женскую часть шишки *C. gibsoniana*; Д — продольный разрез семени *C. albiana*:

1 — зародыш, 2 — нуцеллус, 3 — межсеменная чешуйка

Семена имели покровы, развитые слабее, чем у саговников. Семя целиком заполнялось крупным двусемядольным зародышем с мясистыми семядолями без эндосперма (рис. 64, Д). По структуре обополого стробила, т. е. шишки, а также семени (без первичного эндосперма) беннеттитовые стоят явно обособленно среди голосеменных. Это дало основание филогенетикам рассматривать беннеттитовые как промежуточную группу меж-

ду голосеменными и антофитами. В частности, видные английские ученые Н. Арбер и Д. Паркин считают, что стробил, т. е. шишка беннеттитовых,— прототип цветка магнолиевых — Magnoliaceae. Эта теория происхождения цветка получила название стробилярной. Однако в наши дни она неактуальна. Дело в том, что, во-первых, микроспорофиллы у беннеттитовых срослись в синангии и расположены кольцом, тогда как у примитивных покрытосеменных и у магнолиевых они свободны и расположены по спирали. Во-вторых, мегаспорофиллы у беннеттитовых так сильно упрощены (до палочковидных), что предположить происхождение из них плодolistиков покрытосеменных было бы просто фантастично.

КЛАСС ХВОЙНЫЕ, ИЛИ ПИНОПСИДЫ, — PINOPSIDA

Листья чаще сидячие, мелкие, ланцетные, игловидные, чешуевидные, реже широкие, крупные. В целом пинопсиды среди семенных представляют микрофильную линию развития. Стебель имеет слаборазвитые сердцевину и корку, но мощную древесину. Мегаспорофиллы сильно метаморфизированы и образуют и рыхлые, и плотные шишки.

Порядок Кордаиты — Cordaitales. Время появления — каменноугольный период палеозойской эры, но возможно и девон. В среднем карбоне кордаиты были широко распространены в обоих полушариях. Это были стройные высокие деревья до 30 м высотой и до 1 м в диаметре. Стволы ветвились лишь на верхушке, образуя раскидистую крону. Листья кожистые, сидячие, чаще цельные, от широколанцетных до узколанцетных и игольчатых. Длина их варьировала от 2 см до 1 м. Жилкование почти параллельное. По внешнему виду кордаиты напоминали современные хвойные (рис. 65). Шишки мелкие, располагались в пазухах кроющих чешуй, образуя сережковидное «соцветие» до 30 см длины. Мужская шишка имела толстую короткую ось, на которой спирально располагались бесплодные чешуи и микроспорофиллы (преимущественно в верхней части). Пыльца состояла из большого числа клеток и несла один воздушный мешок.

В женской шишке на оси спирально располагались

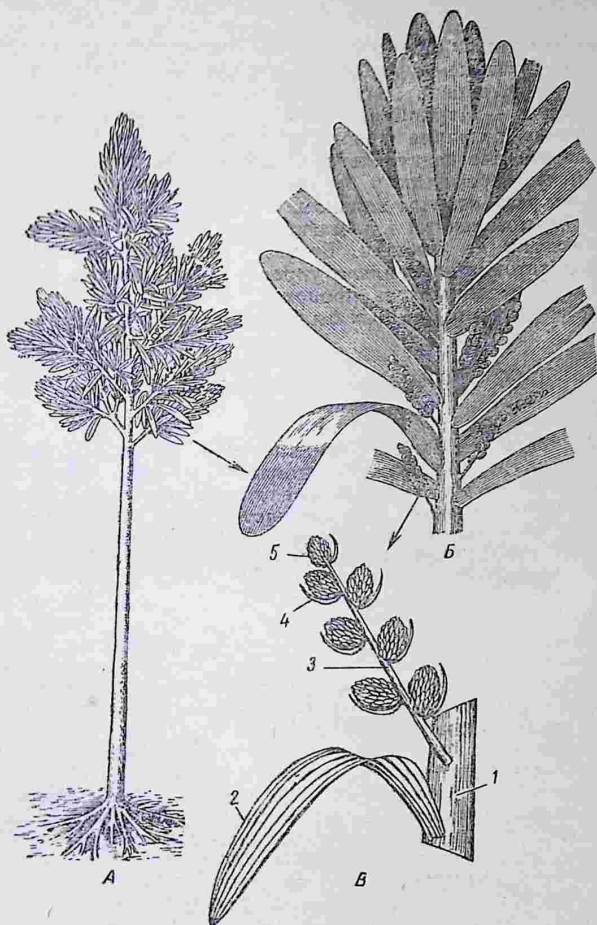


Рис. 65. Кордаиты — Cordaitales. А — общий вид растения (реконструкция); Б — репродуктивный побег; Б' — часть репродуктивного побега с сережковидными шишками (схема): 1 — стебель, 2 — лист, 3 — ось собрания шишек, 4 — кроющий лист шишки, 5 — шишка

чешуи и короткие побеги, у основания побегов — 1—2 листа, а на верхушке — один семязачаток. Семязачаток кордантов (как и семязачаток саговников) содержит большую пыльцевую камеру. Предположительно оплодотворение осуществлялось сперматозоидами. Семена крупные, до 3 см длины, с крыловидным краем. Полностью вымерли к концу пермского периода. Остатки кордантов образовали мощные пласты каменного угля.

Порядок Гинкговые — Ginkgoales. Впервые появились в конце палеозоя и были распространены на большей части земного шара. К концу мелового периода начали вымирать. В настоящее время порядок представлен лишь одним видом — гинкго двулопастным — *Ginkgo biloba* (рис. 66)¹. В диком состоянии этот вид встречается лишь в южных провинциях Китая, но с древних времен широко культивируется как священное дерево Японии и Китая. В начале XVIII в. вывезен в Западную Европу, а затем в Северную Америку, где широко представлен в ботанических садах и парках.

Спорофит гинкго представлен крупным листопадным деревом до 40 м высоты. Крона пирамидальная, сильноветвистая, густая. Ветвление моноподиальное, ствол способен к вторичному утолщению (есть камбий). Листья черешковые, с веерообразной пластинкой, жилкование дихотомическое; на удлинённых побегах они двухлопастные, с выемкой посередине верхнего края, на укороченных побегах — более или менее цельные.

Шишки у гинкговых однополые, растения двудомные. Мужская шишка в виде сережки формируется в пазухах листьев на укороченных побегах. Женские шишки, как и мужские, формируются в пазухах листьев на укороченных побегах. Каждая шишка несет лишь два семязачатка, расположенных на верхушке дихотомически разветвленной ножки. Оплодотворение, как и у саговников, при помощи сперматозоидов.

Семена обратнояйцевидные, 2—2,5 см длины. По своей структуре напоминают плод костянку; верхний слой семенной кожуры сочный, внутренний — жесткий, состоит из механических тканей. Прорастают семена без пе-

¹ Еще до того, как гинкго был впервые описан для науки (Е. Кемпфер, 1712), съедобные семена этого реликтового растения под названием «серебряные плоды» (по-японски — гинкго) широко заготавливались впрок и были предметом торговли.

риода покоя (архаичный признак!). Эндосперм (первичный!) крупный, зародыш с двумя семядолями. *G. biloba* широко используется как декоративное растение, семена его съедобны.

Гинкговые оказались более прогрессивными, чем корданы, и представляют чрезвычайный научный интерес.

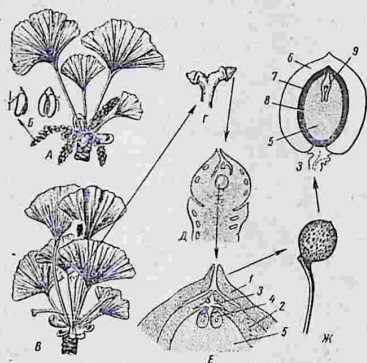


Рис. 66. Гинкго двухлопастное — *Ginkgo biloba*. А — побег мужского растения с сережковидной шишкой; Б — микроспорофилл с микроспorangиями; В — Г — побеги женского растения с шишками; Д — женская шишка (разрез); Е — продольный разрез верхней части семязачатка; Ж — семя; 3 — продольный разрез семени:

1 — интегумент (сочный покров), 2 — нуцеллус, 3 — архегониальная камера, 4 — архегоний; 5 — эндосперм, 6 — наружная мясистая часть покрова, 7 — каменистая часть, 8 — тонкий пленчатый слой покрова, 9 — зародыш

Это единственный «живой» свидетель древнейших времен геологической истории Земли. Многие признаки организации гинкго, например отсутствие способности к образованию смолы, особенно структуры семязачатка, позволяют установить родственные связи гинкговых с саговниками (мегафилльная линия эволюции).

Порядок Сосновые — *Pinales* (Хвойные, или Шишконосные, — *Coniferales*)¹. Геологическая история хвой-

¹ Старые названия — хвойные, шишковые — не соответствуют смыслу слова. Настоящая систематическая группа содержит виды, которые необязательно имеют хвою и шишки. Приведенное назва-

ных начинается с верхнего карбона (конец каменноугольного периода, т. е. примерно 270 млн. лет назад). Предками хвойных были вернее всего кордаиты (гомология в структуре спорофиллов, микрофиллия и др.). В формировании растительного покрова нашей планеты хвойные играли видную роль. Расцвет их приходится на юрский период. В меловом периоде мезозоя произошла эколого-географическая дифференциация хвойных: одни семейства сосредоточились в южном полушарии, например подокарповые и араукариевые, а сосновые, таксодиевые, кипарисовые и тиссовые — в северном. Ископаемые остатки хвойных обнаружены в Арктике (Западная Гренландия, о-ва Шпицберген и Диксон) и в Антарктике. Предполагаемый исполинский ледник уничтожил хвойные леса в высоких северных широтах, где они обильно произрастали еще в неогене. По данным палеонтологии, в Антарктиде в четвертичное время обитала араукария — *Araucaria nathorstii*.

Хвойные — самые многочисленные представители голосеменных. Их насчитывают около 560 видов (55 родов) и 10 семейств: лебахиевые — *Lebachiaceae*, вольциевые — *Voltziaceae*, хейролепидиевые — *Cheirolepidiaceae*, араукариевые — *Araucariaceae*, подокарповые — *Podocarpaceae*, головчатотиссовые — *Cephalotaxaceae*, тиссовые — *Taxaceae*, сосновые — *Pinaceae*, таксодиевые — *Taxodiaceae*, кипарисовые — *Cupressaceae*.

Первые три семейства давно уже вымерли, из остальных в нашей флоре представлены *Taxaceae*, *Pinaceae*, *Cupressaceae*. Наибольшее число видов и родов встречается в северном полушарии. Некоторые из них, например сосны, ели, лиственницы, пихты, формируют здесь обширные хвойные леса, состоящие иногда из одного или немногих видов. В южном полушарии хвойные также широко распространены и образуют леса в умеренных областях (Огненная Земля, Патагония, Новая Зеландия, Тасмания). В тропических областях хвойные встречаются почти исключительно в горах. Наряду с таксодиевыми хвойные — наиболее жароустойчивые растения. Вместе с тем они демонстрируют и высокую холодостойкость.

ние порядка соответствует новым правилам номенклатуры. Все же невозможно отказаться от названия «хвойные», поскольку оно прочно вошло в русский лексикон.

Родственные группы хвойных характеризуются общей структурой побегов. Так, у тисса (род *Taxus*) и араукарий (род *Araucaria*) все побеги однотипные — со спиральным расположением листьев. У большинства же видов побеги двух типов: удлинённые и укороченные. Листья узкие, игольчатые (называемые хвоей), но у более древних родов ланцетные и даже широколанцетные, например у араукарии бразильской — *A. brasiliensis* или агатиса — *Agathis* из Новой Зеландии и Австралии. Некоторые хвойные имеют чешуевидные листья, например кипарисовые или подокарповые. Листья (хвоя) чаще всего сидячие, цельные, иногда выемчатые на верхушке (пихта); в сечении плоские, четырехгранные, округлые.

Хвойные — вечнозеленые растения. Исключение составляют лишь три рода: лиственница — *Larix*, ложная лиственница — *Pseudolarix* и метасеквойя — *Metasequoia*.

Продолжительность жизни отдельно взятой хвоинки (листа) от 3—6 лет у сосны, до 8—9 лет у тисса и ели, а у араукарии — до 10—15 лет.

Микроскопическая структура ортотропных органов (корень и стебель) также имеет свои особенности. Мощно развита вторичная ксилема, на 90—95 % состоящая из одного гистологического элемента — трахеид. Ее называют гомоксиларной. Древесинная паренхима и специализированные арматурные ткани представлены слабо. Иногда они почти полностью отсутствуют. Сердцевинные лучи развиты. Кора и сердцевина развиты слабо.

Подземная часть растения представлена системой главного корня. Зародышевый (первичный) корень развивается, как правило, в мощный стержневой и функционирует всю жизнь. Часто развиты две формы корней: обычные удлинённые и сильноветвистые укороченные. Именно последние нередко представляют собой микоризу. Корневые волоски локализованы в очень узкой зоне. Общая картина микроскопической структуры корней весьма близка к таковой у древесных покрытосеменных.

У большинства хвойных в коре, древесине и листьях имеются схизогенные смоляные ходы, содержащие эфирное масло, смолы, бальзамы.

Процессы развития гаметофитов, опыление, оплодотворение и образование семени описаны выше на при-

мере сосны обыкновенной. Однако следует отметить, что длительного разрыва во времени между опылением и оплодотворением, как у сосны, не бывает.

Хозяйственное значение. Хвойные формируют природный ландшафт — тайгу на огромных пространствах континентов. На территории СССР огромный массив хвойного леса составляет особую зону. Велико значение хвойных в жизни природы и в хозяйственной деятельности человека. Они формируют особую среду обитания многим видам промысловых зверей, птиц и полезных насекомых; являясь важнейшим компонентом биогеоценозов (экосистем), эти породы имеют большое водоохранное и противоэрозионное значение. Они дают основную массу строительной и поделочной древесины и служат исходным материалом для многоотраслевой лесотехнической промышленности. Из хвойных получают вискозу и шелк, целлюлозу и штапель, бальзамы и смолы, сосновую шерсть и камфору, спирт и уксусную кислоту, дубильные экстракты и др. Хвойные леса представляют собой исполинские, поистине неисчерпаемые кладовые пищевых продуктов и витаминов. Семена некоторых видов араукарий, кедра, а в СССР — сибирской сосны содержат много (до 79 %) масла, близкого к прованскому и миндальному. Для медицинской промышленности хвойные леса служат исходным сырьем не только для получения витаминов, но и препарата пинобин (спазмолитическое средство). Общеизвестно целебное значение хвойных лесов, особенно сосновых. Многие виды хвойных издавна используют в народной медицине при нервных расстройствах, туберкулезе, болезнях почек, мочевого пузыря, геморрое и глухоте, как антилепрозное средство.

Хвоя и молодые побеги сосны обыкновенной, сибирской (кедровой) сосны, пихты и можжевельника — незаменимый зимний корм лося. Сосновая хвоя и «озимь» (молодые, но уже опыленные шишки сосны) — зимний корм глухаря. Семена сосны сибирской — главный корм соболя, белки, бурундука, лесных полевок и многих видов птиц. Шишкоягоды можжевельника во множестве поедаются тетеревами. Семена ели и сосны в зимнее время служат главным кормом для белки, мышевидных и многих лесных птиц.

Семейство араукариевые — *Araucariaceae*. Общее число современных видов около 50. Встречаются

они лишь в южном полушарии: Австралии, Новой Зеландии, на Филиппинах, в Южной Америке. Это высокие деревья, обитающие в тропической и субтропической зонах южного полушария. В СССР — только в ископаемом состоянии или в культуре. Растения чаще двудомные. Семенная чешуя несет семязачаток, направленный верхушкой вниз. Стебель имеет мощную сердцевину. Листья крупные, широкие, реже мелкие, игольчатые. Семейство включает два рода: араукария — *Araucaria* и агатис — *Agathis*.

Род араукария — *Araucaria* содержит около 20 — 25 видов, обитающих в Южной Америке (Чили, Патагония, Огненная Земля) и Австралии. Мужские шишки до 15 — 25 см длиной, женские — до 30 см.

Возраст ископаемых остатков от 200 до 240 млн. лет. На древность рода араукарий указывает и разорванный ареал: противостояние австралийского и новосветского участков ареала — 12 000 км. Виды араукарии часто образуют обширные леса. Араукария чилийская — *A. araucana* широко распространена в Андах, Чили и на юго-западе Аргентины, араукария бразильская — *A. brasiliensis* — в Южной Бразилии. Это крупные деревья до 60 м, в редких случаях до 75 м высоты. Наибольший возраст деревьев 2000 лет. В СССР широко культивируют как комнатные и оранжерейные растения араукарию высокую — *A. excelsa* (родина о. Норфолк, близ Сиднея). У араукарий, как и у многих других хвойных, в качестве защиты от излишнего испарения в засушливые периоды наблюдается веткопад.

Род агатис — *Agathis*. Общее число видов 20 — 25, распространенных в Новой Зеландии, Северной Австралии, Океании. Мужские шишки небольшие, 4—6 см длиной, женские — крупные. Листья крупные, округлые, до 18 см длины. Некоторые виды, например агатис новозеландский — *A. australis*, являются лесообразующими породами в районах умеренного климата южного полушария.

Семейство подокарповые — Podocarpaceae. В составе семейства 7—8 родов. Из них наиболее полиморфный и широко распространен одноименный подокарпус — *Podocarpus*. Общее число видов в составе семейства — 130. Встречаются во внетропических областях южного полушария, где выступают в качестве главных лесообразующих пород, особенно в горах. Отдель-

ные виды пересекают экватор и растут в северном полушарии.

— Это мощные прямостоячие деревья или стелющиеся кустарники, обычно двудомные. Листья чаще небольшие, ланцетные или линейно-ланцетные, иногда крупные, 12 см длины, 4 см ширины. Важнейшие роды — подокарпус — *Podocarpus*, дакридиум — *Dacrydium* (20 видов) и филлокладус — *Phyllocladus* (6 видов),

Род подокарпус — *Podocarpus*. В составе рода 100—114 видов. Преимущественно двудомные растения — деревья и кустарники, многие из них имеют важное значение в формировании обширных горных лесов. В южном полушарии подокарпусы имеют такое же значение, как сосны в северном. У подокарпусовых очень плотная древесина, широко используемая для различных поделок. Некоторые виды необычайно декоративны, например подокарпус крупнолистный — *P. macrophylla*. Некоторые подокарпусы культивируют в Крыму и на Кавказе.

Из других родов большой интерес представляет филлокладус — *Phyllocladus*. Ветви его сильно сплющены и являются кладодиями. В составе рода 6 видов, распространенных в Новой Зеландии, Тасмании, Полинезии.

Семейство тиссовые — **Тахасеае**¹. Деревья и кустарники с защищенными почками. Древесина медленно нарастает, но очень плотная, без смоляных ходов. По строению репродуктивных органов семейство примыкает к предыдущему, но еще более близко к семейству головчатотиссовых — *Cephalotaxaceae*. Общее происхождение этих семейств признается многими систематиками. Однако у тиссовых нет женских шишек, как таковых. Одиночные семязачатки с одной женской чешуей формируются на маленьких пазушных побегах. Семена окружены полностью или частично присемянником (кровелька, или ариллус). Семядолей две. Со временем при созревании семян кровелька становится сочной и яркоокрашенной, съедобной для птиц (приспособление для распространения семян). Мужские шишки обычно одиночные. Микроспорофиллы чаще щитовидные, микроспоры без воздушных мешков. Мужской гаметофит предельно редуцирован. Вегетативных (проталлиальных) клеток за-

¹ Иногда семейство тиссовые выделяют в особый порядок, в составе которого два семейства: тиссовые и головчатотиссовые.

ростка нет. Спермиев всего два, причем один из них неполноценный.

В составе семейства 4 рода и около 20 видов. Наиболее популярным является тисс.

Род тисс — *Taxus*. Число видов 10. Важнейший представитель — тисс ягодный — *T. baccata* (рис. 67). Крупное однодомное растение, достигающее 15—20 м высо-

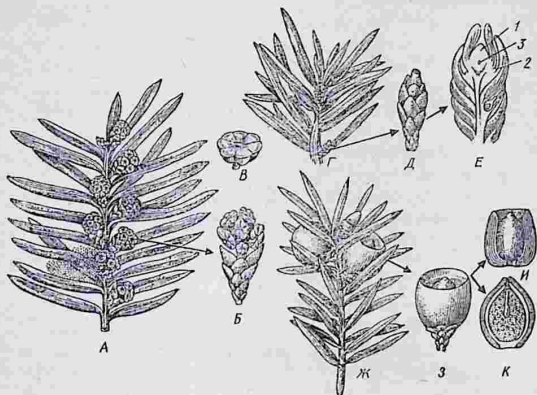


Рис. 67. Тисс обыкновенный — *Taxus baccata*. А — побег с мужскими шишками; Б — мужская шишка; В — микроспорофилл; Г — побег с женскими шишками; Д — женская шишка; Е — продольный разрез через побег с женской шишкой; Ж — побег с семенами; З — семя, окруженное кровелькой; И — К — семя в продольном разрезе:

1 — конус роста, 2 — зачаток кровельки, 3 — семязачаток

ты и возраста 1,5—2 тыс. лет. В кроне тисса 3 типа побегов: репродуктивные, вегетативные и смешанные. Преобладают вегетативные и смешанные. Все типы побегов характеризуются медленным ростом, около 2—3 см в год.

Древесина желто-красного цвета, ценится за твердость и стойкость к гниению. Все части растения (кроме кровельки) ядовиты (алкалоид таксин). Смоляных ходов не образует. Распространено на Северном Кавказе, в Крыму, Западной Европе, горах Северной Африки и

Малой Азии. Значительных чистых древостоев не образует, встречается в виде примеси. Другой вид — тисс японский — *T. cuspidata* — распространен на Дальнем Востоке и в Японии. Ареал рода резко сокращается вследствие массовой вырубki. Возобновляется с большим трудом. Самое крупное в мире урочище тисса, площадью в 1500 га, сохранилось в Закавказье (А. Долуханов). Тисс разводят как декоративное растение для изгородей.

Тиссы ягодный и японский занесены в Красную книгу.

Семейство сосновые — Pinaceae — крупнейшее среди хвойных. Преимущественно деревья, реже кустарники. Число видов 250, родов 10. Распространены в умеренной зоне северного полушария и субтропической зоне, преимущественно в горах. Некоторые виды растут высоко в горах и за полярным кругом. Изредка встречаются в Индонезии и на Филиппинах. Многие виды семейства — основные лесообразующие породы хвойных лесов. Сосновые — в основном вечнозеленые растения, изредка листопадные. Хвоя держится на побегах от 2 до 7 лет.

Общая площадь лесов СССР на 72 % состоит из хвойных пород (около 500 млн. га). Наши хвойные леса представляют огромную фитомассу. Только на долю чистой древесины приходится 40—50 млрд. т. Многие сосновые представлены крупнейшими деревьями, до 65 м высоты (и выше!), 1,5—2 м в диаметре. Так, лиственница сибирская иногда достигает 80 м высоты. Псевдотсуга мензиса — *Pseudotsuga menziesii* (США, штат Вашингтон) достигает 99 м высоты. Один из экземпляров сосны долговечной — *Pinus longaeva* (пик Уайт — Маунтинс) после подсчета годовичных колец имел возраст не менее 4844 года.

Древесина сосновых отличается высоким качеством и разнообразием по цвету, физическим свойствам и фактуре. Древесина используется в целлюлозно-бумажной промышленности.

Род пихта — *Abies*. Общее число видов 40, во флоре СССР 9. Распространены в Северной Америке (15 видов), Юго-Восточной Азии (7—8 видов), Средиземноморье, Средней Европе, на Кавказе, в Гималаях, Сибири. Крупные деревья, иногда до 60—100 м высоты, с мутовчатым расположением ветвей. Хвоя обычно плоская, часто с двумя белыми восковыми полосками с нижней

стороны, располагается поодиночке. Женские шишки чаще всего прямостоячие, созревают за один вегетационный период, при созревании распадаются.

Важнейший лесообразующий вид — пихта сибирская — *A. sibirica*. Она формирует огромный ареал площадью в 10 млн. га. Высока доля пихты сибирской в лесах Северо-Востока европейской части СССР, в Западной, Центральной и Восточной Сибири, Тувинской АССР, МНР, Северо-Западном и Северо-Восточном Китае. Растет на равнинах и в горах. Отличается высокой теневыносливостью и холодостойкостью. Нижние ветви легко укореняются. Древесина мягкая, используется как строительный и поделочный материал, а также для производства бумаги. Из хвои получают эфирное масло, идущее на изготовление лаков. В молодых ветвях содержится борнеол — исходный продукт для получения медицинской камфоры.

Пихта европейская — *A. alba* растет в крайних западных районах СССР, горах Средней, Южной и Западной Европы, где образует леса на высоте до 2000 м над уровнем моря. Древесина идет на изготовление музыкальных инструментов, а из смолы получают «страсбургский терпентин». В СССР она растет в Карпатах и Западной Белоруссии (Беловежская пуша). Побег пихты в зимнее время поедают лоси, семена — белки, полевки, птицы. Пихта кавказская — *A. nordmanniana* — лесообразующая порода в западной части Северного Кавказа на высоте до 2000 м над уровнем моря. Декоративное дерево. Разводится на Украине и в Белоруссии.

Род ель — *Picea*. Число видов 45—50, распространенных в Северной Европе, в европейской и азиатской частях СССР, в Центральной и Восточной Азии, Северной Америке. Во флоре СССР 10 видов. Высокие деревья, иногда до 60 (80—90) м высоты, с более или менее гладкой светло-серой коркой, мутовчатым расположением ветвей. Хвоя четырехгранная, реже уплощенная, на каждой стороне с белой полоской, располагается поодиночке. Корневая система преимущественно поверхностная, растения теневыносливые. Женские шишки созревают в течение одного вегетационного периода, при созревании семян — повислые; сначала раскрываются и теряют семена, а потом отваливаются.

Важнейший представитель — ель обыкновенная —

P. abies (рис. 68). Распространена преимущественно в Северном полушарии: в Западной Европе, европейской части СССР, Северной Америке. На огромных пространствах образует чистые леса или с примесью березы и сосны. В южных районах страны растет в смешанных лесах вместе с кленом, липой, дубом. Кора содержит дубильные вещества.

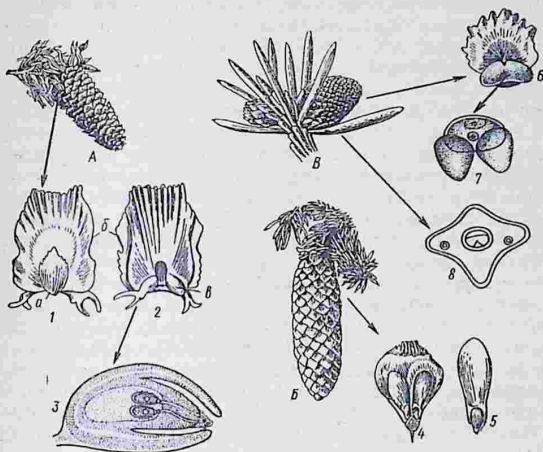


Рис. 68. Ель обыкновенная — *Picea abies*. А — молодая женская шишка; Б — зрелая женская шишка; В — мужская шишка:

1 — семенная чешуя снизу, 2 — семенная чешуя сверху, 3 — семязачаток в разрезе, 4 — семенная чешуя с семенами, 5 — семя, 6 — микро-спорофилл с микроспorangиями, 7 — пыльца, 8 — поперечный разрез хвои (схема), (а — крошечная чешуя, б — семенная чешуя, в — семязачаток)

Ель сибирская — *P. obovata* распространена на северо-востоке европейской части СССР, в Западной Сибири. Очень близка к ели обыкновенной. Отличается более мелкими женскими шишками. Ель колючая — *P. pungens* растет в Скалистых горах Северной Америки, имеет красивую серебристую хвою и широко культивируется как декоративная в Западной Европе.

Из числа интродуцированных елей в качестве декоративных в СССР часто встречается ель колючая — *P. pungens*. Наиболее распространены ее формы с голубой и серебристой хвоей. Менее декоративны и реже встречаются ель канадская — *P. canadensis*, ель черная — *P. nigra*, ель сербская — *P. omторica* и др.

Ель, как и другие хвойные, имеет огромное народно-хозяйственное значение. В частности, «резонансовая» древесина ели идет для производства скрипок, контрабасов, пианино и др.

Род лиственница — *Larix*. В составе рода около 20 видов, распространенных в Азии, Европе, Северной Америке. Во флоре СССР 7 видов. Крупные светолюбивые деревья с мутовчатым расположением ветвей, требовательные к почвам, остро реагируют на сухость воздуха. Растения летнезеленые. Листья располагаются на удлинённых побегах поодиночке, на укороченных — пучками. Пыльца без воздушных мешков. Семена созревают за один вегетационный период и высыплются, но шишки висят 2—3 года и не распадаются. Древесина красноватая, богатая смолой, прочная, стойкая, не разрушается в воде. В формировании хвойных лесов лиственницам принадлежит важнейшее место. Лиственница западноевропейская — *L. decidua* растет в Альпах и на Карпатах. Наиболее широко распространена в СССР лиственница сибирская — *L. sibirica* — северные и восточные районы европейской части СССР и Западная Сибирь. Лиственница гмелина — *L. gmelinii* — Восточная Сибирь и Дальний Восток. Прекрасно переносит суровый климат. Это единственное высокоствольное дерево на севере Восточной Сибири и Якутии. Не выпавшие из шишек семена в зимнее время поедаются белкой. Огромные массивы тайги формируют три вида: лиственница американская *L. laricina*, лиственница сибирская — *L. sibirica* и лиственница гмелина (даурская) — *L. gmelinii*. В отличие от других хвойных лиственница в силу листопадности хорошо выдерживает атмосферу промышленных городов. Своеобразный вид лиственницы с мощной коркой растет на Камчатке — *L. camtschatica*.

Род кедр — *Cedrus*. В составе рода всего 4 вида, распространенных в Средиземноморье и в Западных Гималаях. Высокоствольные деревья с раскидистой кроной. Хвоя располагается на удлинённых побегах поодиночке,

на укороченных — пучками. Женские шишки крупные, прямостоячие, бочонкообразные. При созревании семян чешуи опадают. Древесина очень прочная, использовалась в кораблестроении. Ареал кедра гималайского — *C. deodara* наиболее изолирован от остальных видов (Западные Гималаи, Афганистан, высота 1300—3500 м над уровнем моря). Остальные 3 вида распространены в странах Средиземноморья. Все виды кедра отличаются гигантизмом (40—50 м высоты, ствол до 2 м в диаметре и больше) и большой продолжительностью жизни (до 2000—3000 лет). Декоративные растения. Некоторые из них успешно интродуцированы в Западноевропейские страны, а начиная со второй четверти XIX столетия — в Крым.

Род сосна — *Pinus*. В составе рода около 100 видов, распространенных в умеренных областях северного полушария; в субтропиках формирует горные леса. Несколько видов сосны встречается в горах тропических областей. В природных ценозах СССР 15 видов. Кроме того, много видов (около 35) культивируют в садах, парках, лесных насаждениях. Сосна относится к числу светолюбивых и быстрорастущих деревьев. Нередко формирует чистые леса — боры или растет в смеси с другими хвойными, а в южных районах — с дубом, липой и др. Это крупноствольные или небольшие деревья с мутовчатым расположением ветвей. Высота деревьев в лучших условиях произрастания до 50 м высоты. Главный корень стержневой, мощный. Боковые корни развиваются горизонтально, в верхних слоях почвы. Хорошо развита микориза. Средняя продолжительность жизни около 400 лет.

Сосна обыкновенная — *P. sylvestris* широко распространена в европейской части СССР, в Сибири, доходит до Охотского моря; в западной Европе — от Скандинавского полуострова до Пиренеев и Балкан. Часто формирует леса на песчаных и супесчаных почвах. Встречается также на сфагновых болотах (карликовые формы), а на юге — по известковым склонам и на мелу.

Сосна сибирская (сибирская кедровая сосна) — *P. sibirica* — крупноствольное дерево, широко распространенное по всей Сибири и в Монголии. В СССР формирует густые леса — кедрачи. Хвоя располагается на укороченных побегах пучками по 5 шт. Женские шишки прямостоячие, семена созревают осенью, на 2-й год после опы-

ления. При созревании шишки не раскрываются. Семена без крыла, семенная кожура твердая. В быту их называют «кедровыми орешками» и употребляют в пищу и для получения масла. Сибирская сосна дает ценную древесину, из смолы получают скипидар и канифоль.

Европейская кедровая сосна — *P. cembra* растет в Западной Европе (Альпы, Карпаты), часто разводится как декоративная. В горных районах Западной Европы распространена также сосна горная — *P. montana*. Кедровый стланник — *P. pumila* — стелющийся кустарник или небольшое деревце, растет в Восточной Сибири, на Курильских островах, в Японии. Семена съедобны. Образуется большие заросли, где поселяются промысловые звери — белки и соболи. Сосна палласа — *P. pallasiana* формирует леса в Крыму и Западном Закавказье, а также в Малой Азии и на Балканах. Сосна пицундская — *P. pithyusa* — реликтовый эндемичный вид, растет в СССР на мысе Пицунда.

Семейство таксодиевые — *Taxodiaceae*. В составе семейства 16 видов (10 родов). Большинство родов монотипны, содержат по одному виду, преимущественно реликты неогеновой флоры. Распространены главным образом в северной умеренной зоне — США (Калифорния), Мексике, Восточной Азии. Деревья с игольчатыми или чешуевидными листьями. Пыльца без воздушных мешков. Женские шишки мелкие. В СССР представлены только интродуцированными из западного полушария видами.

Род секвойя — *Sequoja*. В составе рода один вид — секвойя красная — *S. sempervirens*, распространенный на западном побережье Северной Америки. Это исполинские деревья до 100 м высоты и выше и до 8—9 м в диаметре у основания ствола. Возраст — до 2000—2500 лет. Листья плоские, линейно-ланцетные. Женские шишки созревают за один вегетационный период.

Род секвойядендрон — *Sequoiadendron*. Близкий к предыдущему род и нередко объединяется с ним. В составе рода один вид — секвойядендрон гигантский — *S. giganteum*. Растет в Калифорнии по западному склону Сьерры-Невады. Гигантское дерево высотой 100—120 м, а в отдельных случаях и выше. Рекордным гигантизмом отличался экземпляр — «отец лесов». Его высота достигала 135 м при диаметре ствола у основания 12 м. Воз-

раст до 4000 лет. Листья узколанцетные. Женские шишки мелкие. Семена 3—5 мм длины, созревают на 2-й год после опыления.

Древесина секвойи и секвойядендрона отличается высокой смолистостью и считается одной из лучших. В настоящее время заросли секвойи объявлены заповедными. Всего осталось 500 экземпляров растений. Их разводят в Западной Европе и СССР как декоративные. В Крыму, в Никитском ботаническом саду, интродуцированные секвойи гигантская — *S. gigantea* и вечнозеленая — *S. sempervirens*. Они завезены в 1858 г. и развиваются нормально.

Род метасеквойя — *Metasequoja*. Этот род первоначально описан по ископаемым остаткам. Считалось, что он был широко распространен в меловом периоде, а вымер в начале неогена. Однако неожиданно в 1946 г. китайские ботаники обнаружили в провинциях Сычуань и Хубэй заросли одного из видов этого рода — метасеквойи глиптостробусовой — *M. glyptostrobooides*. Вскоре это реликтовое растение широко интродуцировали во многие страны, в том числе и в СССР (Ялта, Киев, Львов и др.). Оно отличается высокой декоративностью и быстрым ростом.

Род болотный кипарис — *Taxodium*. Число видов 3. Распространен в юго-восточных районах Северной Америки, Мексике. Растет по болотам, берегам рек, морским побережьям. Болотный кипарис виргинский — *T. distichum* — листопадное дерево до 45 м высоты и 1,5 м в диаметре. Корневая система мощная, образует «дыхательные корни» — пневматофоры, растущие вертикально вверх и поднимающиеся над поверхностью почвы до 1—1,5 м. Болотный кипарис мексиканский — *T. mucronatum* — вечнозеленое дерево до 50 м высоты и до 30 м в обхвате. В Мексике образует леса, поднимается в горы до 1500 м над уровнем моря. Живет до 4000—6000 лет. Дыхательных корней не образует. Древесина всех видов *Taxodium* без смоляных ходов.

Род криптомерия — *Cryptomeria*. В составе рода один вид — криптомерия японская — *C. japonica*, растущая в горах юго-восточной части Китая и в Японии. Образует чистые леса или входит в состав смешанных лесов. Дерево до 45 м высоты и 1—2 м в диаметре. Разводится как ценная древесная порода и как декоративное растение во многих странах.

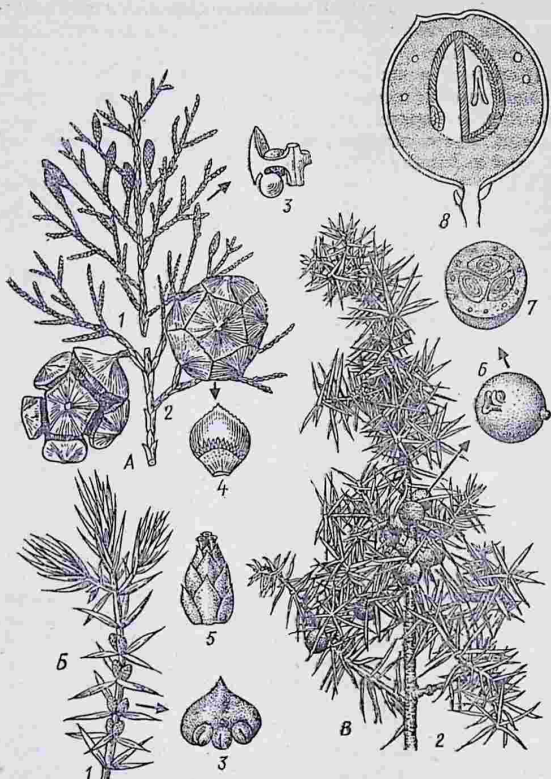


Рис. 69. Кипарисовые — Cupressaceae. А — репродуктивный побег кипариса вечнозеленого — *Cupressus sempervirens*; Б, В — репродуктивные побеги можжевельника обыкновенного — *Juniperus communis*;

1 — побеги с мужскими шишками, 2 — побеги с женскими шишками, 3 — микроспорофил с микроспорангиями, 4 — семенная чешуя с семязачатками, 5 — молодая женская шишка, 6—8 — зрелые шишки (общий вид, в поперечном и продольном разрезах)

Семейство кипарисовые — *Cupressaceae*. Общее число видов от 130 до 150 (19 родов). Распространены на всех континентах мира. Деревья и кустарники. Листья чешуевидные, реже игольчатые. Древесина без смоляных ходов. Смола накапливается в специализированных клетках — идиобластах.

Род кипарис — *Cupressus*. В составе рода 15—20 видов, распространенных в умеренно теплых областях Европы, Азии (Гималаи, юг Китая), Африки, Северной и Южной Америки. В СССР растут только в культуре в Крыму и на Кавказе. Деревья с пирамидальной или раскидистой кроной. Листья чешуевидные. Кипарис вечнозеленый — *C. sempervirens* (рис. 69, А) широко распространен в странах Средиземноморья. В культуре обычно встречается пирамидальная форма вечнозеленого кипариса — *C. sempervirens var pyramidalis*.

Род туя — *Thuja*. В составе рода 6 видов, произрастающих в Северной Америке и Восточной Азии. Кустарники и деревья. Листья чешуевидные, побеги плоские. Чешуи женских шишек кожистые, шишки созревают за один год. Ценятся за древесину и как декоративные. Представитель — туя западная — *Th. occidentalis*, родина — восточные штаты США. Деревья до 20 м высоты и около 1 м в диаметре. Широко культивируются во многих странах мира, в том числе и в СССР. Создано около 30 разнообразных садовых форм, замечательных по декоративным данным. Не менее широко культивируют туя восточную, или биоту, — *Th. orientalis* (*Biota orientalis*).

Род можжевельник — *Juniperus*. В составе рода около 70 видов, произрастающих в северном полушарии от Арктики до субтропиков. Несколько видов растет в горах тропической зоны. Во флоре СССР известен 21 вид. Чешуи женских шишек мясистые, сочные, срастаются вместе, образуя шишкоягоду. Шишки созревают 2 года. Деревья от 4 до 12 м высоты или кустарники. Листья игольчатые или чешуевидные. Побеги содержат ядовитое масло сабиноль, используемое в медицине. Наиболее широко распространен в СССР можжевельник обыкновенный — *J. communis* (рис. 69, Б, В). Растет в подлеске еловых и сосновых лесов. Листья игольчатые, по 3 в мутовке. Долговечен, живет до 2000 лет. Можжевельник красный — *J. oxycedrus* и высокий — *J. excelsa* растут в Крыму, на Кавказе. В горах Средней Азии

древовидный можжевельник формирует светлые леса, например можжевельник зеравшанский — *J. seravschanica*, можжевельник полушаровидный — *J. semiglobosa*. Другие виды поднимаются высоко в субальпийскую и альпийскую зоны до 4000 м над уровнем моря, формируя густые стелющиеся заросли (например, высокогорные формы можжевельника туркестанского — *J. turkestanica*). Шишки некоторых видов можжевельника широко используют в фармацевтической, пищевой, консервной и ликеро-водочной промышленности. Они содержат до 40 % сахаров, смолы, жирные масла, органические кислоты.

КЛАСС ГНЕТОВЫЕ — GNETOPSIDA (ОБОЛОЧКО- СЕМЕННЫЕ — CHLAMYDOSPERMATOPSIDA)

Оболочкосеменные отличаются от других Голосеменных наличием сосудов во вторичной древесине и покровов вокруг микро- и мегаспорофиллов, сильной редукцией женского и мужского гаметофитов, а также половым процессом, несколько напоминающим двойное оплодотворение у покрытосеменных.

В классе 3 рода: эфедра — *Ephedra*, вельвичия — *Welwitschia* и гнетум — *Gnetum*. Эти роды настолько обособились от остальных голосеменных и так различны между собой, что их пришлось выделить в особые монотипные семейства и порядки.

Гипотетические предки оболочкосеменных часто рассматриваются в качестве связующего звена между голосеменными и покрытосеменными. Однако предполагаемые предки еще не стали достоянием палеоботаников. Важно также отметить, что рассматриваемые здесь порядки (роды) генетически между собой не связаны и находятся на разных путях исторического развития. Большинство объединяющих их признаков имеет скорее конвергентный или случайный характер.

Порядок Эфедровые — Ephedrales. В составе порядка одно семейство, один род — *Ephedra* и около 40 видов. Чаще всего это обитатели засушливых районов пустынь, полупустынь, каменистых склонов в Средиземноморье, Америке. Небольшие деревья (*E. triandra* в Южной Америке), но чаще ксероморфные кустарники или выющиеся лианы, достигающие 5—8 м высоты. Ли-

стья мелкие, обычно чешуевидные, рано опадающие. Сердцевина развита слабо. Луб состоит только из ситовидных трубок. Повсеместно (даже в листьях) имеются схизогенные ходы, заполненные бальзамом. Зеленые стебли сверху покрыты толстостенной многолетней эпидермой.

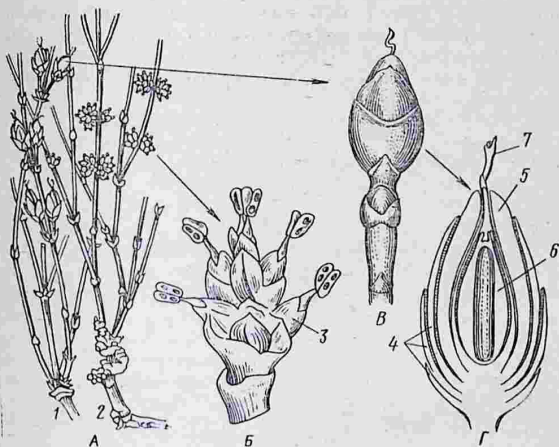


Рис. 70. Эфедра двухколосковая — *Ephedra distachya*. А — общий вид репродуктивных побегов; Б — собрание мужских шишек; В — женская шишка; Г — продольный разрез через женскую шишку:

1 — побег женского растения, 2 — побег мужского растения, 3 — мужская шишка (элементарная), 4 — стерильные чешуевидные листья, 5 — наружный интегумент, 6 — семязачаток, 7 — внутренний интегумент, образующий микропиларную трубку

При созревании семян наружный покров женской шишки («околоплодник») часто одревесневает. Чешуевидные кроющие листья нередко становятся сочными и приобретают красную или желтую окраску, великолепно имитируя ягоды. Съедобен и декоративен. Семя с двумя семядолями, имеет эндосперм.

В СССР встречается 10 видов. Важнейший представитель — эфедра двухколосковая — *E. distachya* (рис. 70).

Распространена на юго-востоке европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири, Средней Азии. Небольшой кустарник до 40 см высоты. Практическое значение определяется наличием в побегах алкалоида эфедрина. С этой целью зеленые побеги эфедры хвощевидной — *E. equisetina* используют как лекарство при сердечно-сосудистых

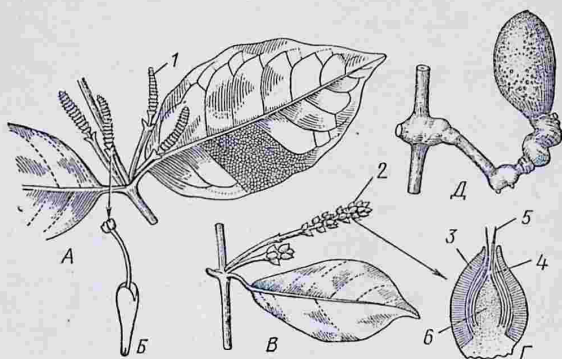


Рис. 71. Гнетум — *Gnetum gnemonoides*. А — репродуктивный побег мужского растения; Б — мужская шишка (элементарная); В — репродуктивный побег женского растения; Г — продольный разрез женской шишки; Д — семя на укороченном побеге:

1 — собрание мужских шишек, 2 — собрание женских шишек, 3 — паружный интегумент, 4 — средний интегумент, 5 — внутренний интегумент с микропильной трубкой, 6 — нуцеллус семязачатка

заболеваниях. Лекарственное значение имеют и другие виды эфедры, например эфедра промежуточная — *E. intermedia*. От ревматизма издавна используют эфедру двухколосковую, или кузьмичеву траву — *E. distachya*.

Порядок Гнетовые — Gnetales. В составе порядка лишь одно монотипное семейство гнетовых — Gnetalesae. Общее число видов от 30 до 40. Распространены во влажных тропических лесах Восточной Азии, Южной Америки, Африки (2 вида). В западном и восточном полушариях представлены разные виды. Преимущественно лианы, нередко очень крупные. Иногда небольшие деревья или кустарники. Внешне похожи на типичные двудольные покрытосеменные. Листья супротивные, широкые, ко-

жистые, с сетчатым жилкованием. Шишки раздельно-полые, растения двудомные.

Представитель рода — *Gnetum gnemonoides* (рис. 71). Это небольшое дерево до 15—17 м высоты, дает съедобные семена. Распространено на Молуккских о-вах (Юго-Восточная Азия). Другой близкий вид гнетума — *G. gnemon* культивируют ради съедобных семян, а также листьев, используемых в пищу в вареном виде. Семена ярко-розовые, распространяются птицами. Некоторые виды дают крупные семена с пробковым слоем. *G. neglectum* — источник пищевого масла, его используют также в медицине.

Положение гнетовых в системе мира растений все еще неясно. Сходство с покрытосеменными настолько разительно, что некоторые ученые рассматривают гнетовые как выродившиеся покрытосеменные двудольные. Более основательно предположение о генетических связях гнетумов и вообще всех оболочкосеменных с беннеттитами типа *Williamsoniella* (см. рис. 64). Устанавливают родственные связи гнетовых с безлепестными покрытосеменными — санталовыми (Б. Козо-Полянский, 1945, и др.).

Порядок Вельвичиевые — Welwitschiales. Порядок представлен монотипным семейством Welwitschiaceae, в составе которого единственный род вельвичия — *Welwitschia*, или тумбоа — *Tumboa*, также монотипный. Порядок содержит только один вид — вельвичию удивительную — *W. mirabilis*, или вельвичию банезию — *W. bainesii* (рис. 72). Она произрастает на каменистых равнинах пустынь Юго-Западной Африки.

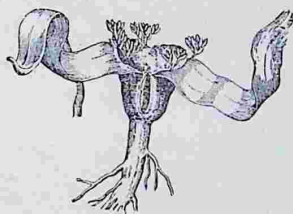


Рис. 72. Вельвичия банезия — *Welwitschia bainesii* — молодое женское растение

По общей структуре и местообитанию это резко выраженный ксерофит с очень своеобразным внешним видом. Ствол похож на пень высотой до 50 см и до 1,2 м в диаметре. Нижняя часть ствола скрыта в земле. Большая часть стебля представлена подсемядольным коленом, надсемядольная часть небольшая. Слой перидер-

мы до 2 см толщины. Корень мощный, достигает грунтовых вод. Верхняя надсемядольная часть седловидной формы, по краям которой супротивно располагаются 2 крупных ремневидных листа 2—3 м длины. Иногда листья достигают 6—8 м длины при ширине 2 м. Эти фотосинтезирующие листья никогда не опадают. В течение всей жизни растения (до 200 лет) нарастают основанием и разрушаются к вершине. Жилкование параллельное. Устьицами поглощают капельножидкую влагу, которая конденсируется на листьях из густого тумана, проникающего от побережья на десятки километров в глубь континента.

Растение двудомное. Шишки раздельнополые, образуют сложные ветвистые собрания, возникающие на стебле над листьями. Репродуктивные побеги несут еще чешуевидные листья.

Видный английский ботаник, который впервые описал для науки вельвичию, назвал ее самым удивительным растением. Эту мысль он выразил в видовом эпитете — вельвичия удивительная.

ГЛАВА VIII

ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

VII. ПОДЦАРСТВО ПОБЕГОВЫЕ ПЕСТИЧНЫЕ, ИЛИ АНТОФИТЫ,— CORMOBIONTA GYNOECIATAE

ОТДЕЛ ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ,—
ANTHORPHYTA, ANGIOSPERMOPHYTA¹

Как и в предыдущем подцарстве, характерно чередование диплоидной и гаплоидной фаз, воспроизводящих друг друга, только редукция гаметофазы у антофитов максимальная. В результате особого, только здесь наблюдаемого двойного оплодотворения помимо зародыша образуется полиплоидный (обычно триплоидный) эндосперм, не способный к воспроизведению, но являющийся пищей для зародыша (молодого спорофита).

Оба гаметофита — мужской и женский — прорастают на спорофите (см. микро- и мегаспорогенез). Из восьми женских спор полного развития достигает лишь одна (обычно нижняя). Тетрады не покидают своих спорангиев, которые здесь называют семязачатками (внутризаростковость). Важнейшее новообразование у покрытосеменных — завязь (ovarium). Это замкнутая полость, возникшая в результате срастания краями одного или нескольких мегаспорофиллов (плодолистиков). Таким образом, семязачатки располагаются не открыто, как у голосеменных, а внутри особой полости — завязи, которая является надежной защитой семязачатков. Однако семязачатки несколько упрощены по сравнению с мегаспорангиями. У семязачатков атрофированы не только приспособления для рассеивания спор, но также и ткани, предохраняющие от усыхания и механических повреждений. Вследствие этого семязачатки становятся более мелкими и развиваются подчас в большом числе, например у маковых, но особенно у орхидных.

¹ В настоящее время этот отдел называют также Магнолиофитами — Magnoliophyta. Однако традиционные наименования отдела следует сохранить, поскольку они существенно отражают важнейшие особенности общей структуры видов, объединяемых этим отделом.

Мужские споры образуются в шаровидных тетрадах. Стенки спор (экзина) несут сложные и разнообразные скульптуры как приспособление к агентам опыления (чаще всего насекомые). Таким образом, прорастание мужских спор гаметофитов происходит не на женских спорангиях или семязачатках (как у голосеменных), а на поверхности особых вместилищ — пестиках, содержащих семязачатки.

Оба гаметофита настолько редуцированы, что полностью потеряли какую-либо самостоятельность; они лишены также способности к автотрофному или микотрофному питанию и полностью зависят от спорофита. Мужской гаметофит представляют всего лишь 2—3 клетки, женский представлен зародышевым мешком. Он формируется из одной споры. Дифференциации клеток на вегетативное тело гаметофита и архегонии (как у архегонийных) нет. Здесь все клетки гаметофита можно рассматривать в качестве потенциальных яйцеклеток.

В цикле развития спорофит доминирует. Надземная и подземная части спорофита по своей структуре и функционально резко контрастны, образуя полюсы воздушного и почвенного питания. Цветки (т. е. спороношения) у большинства видов обоеполые. В этих случаях обычно имеются приспособления, предотвращающие возможность самоопыления, например одновременное созревание женских и мужских гамет и др. Женский спорангий несет 1—2 интегумента. После оплодотворения превращается в семя. Пестик, а обычно и другие части цветка (основания тычинок, пестиков, чашелистиков, а иногда цветоложе) превращаются в плод.

Антофиты — современная и наиболее интенсивно развивающаяся группа растений.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Ботанические знания зародились и быстро накапливались с самого начала хозяйственной деятельности человека. Но наука о растениях оформилась сравнительно недавно, около 2250—2300 лет назад. Основоположником классической ботаники (флорографии, морфологии, систематики) был Феофраст (род. в 370 г. до н. э.) —

ученик и друг Аристотеля, виднейшего философа древности.

В десяти томной «Естественной истории растений» и в восьмитомной монографии «О причинах растений» Феофраст описал несколько сот известных ему растений, расклассифицировав их на деревья, кустарники, полукустарники и травы. В его трудах можно найти множество верных морфологических представлений об особенностях стеблей, листьев и семян двудольных и однодольных растений, о разных типах соцветий, цветков и т. п. Таким образом, опыт классификации бесконечно разнообразного мира растений берет начало задолго до нашего летосчисления.

Многообразие мира растений, как и любой из систематических групп, его слагающих, определяется числом видов. Наибольшая сумма жизни, писал Ч. Дарвин, осуществляется при наибольшем разнообразии строения. Значит, покрытосеменные, охватывающие 250 000 видов из 500 000, составляют важнейшую основу растительной жизни. Наука о распознавании и описании видов — флорография берет начало в античном мире. По мере описания всех новых видов для науки возникает важная проблема их систематизации. Важно отметить, что история классификации мира растений, вплоть до XIX в., почти целиком связана именно с цветковыми. Антофиты долгое время привлекали основное внимание ученых, а поэтому высшие споровые и низшие оставались малоизученными и составляли только одну сборную систематическую группу — тайнобрачные.

Многовековую историю систематики растений обычно подразделяют на 4 периода.

Период описательной, или утилитарной, систематики. Это самый длительный и самый древний период в истории систематизирующей ботаники. Ведь даже первобытный человек использовал растения в пищу, для изготовления предметов обихода, построек и т. п. По-видимому, человек древности знал и некоторые лекарственные и ядовитые растения. Описательный период длился до позднего средневековья. Основной принцип классификации состоял в распределении известных растений на группы по их хозяйственному, т. е. утилитарному, значению: съедобные, ядовитые, лекарственные, текстильные и т. д.

После угасания древнегреческой цивилизации вопросы научной классификации долгое время не ставились.

Растения описывались только в связи с их хозяйственным или лекарственным значением. Так, римский историк Плиний Старший (23—79 гг. н. э.) упоминает около 1000 растений, в той или иной мере полезных человеку, а древнеримский врач Диоскорид (I век н. э.) сгруппировал свыше 500 растений по морфологическому принципу. Возрождение интереса к наукам после длительного (от первых веков н. э. до позднего средневековья) периода застоя вновь пробудило интерес к ботанике. В XV в. были переведены на европейские языки сочинения Феофраста, Плиния и Диоскорида. Постепенно накапливались сведения о растениях, в разных странах появились «Травники» — книги с рисунками растений (в основном полезных). Стали возникать ботанические сады, где культивировались как местные, так и завозные растения. Труд Диоскорида был дополнен итальянским ботаником П. Маттиоли (1501—1577) и издан (1554) с многочисленными рисунками растений, а позже многократно переиздавался на разных языках вплоть до XVII в. Однако уже к эпохе Возрождения (XIV—XV вв.) систематика растений оформляется в качестве особой отрасли ботаники. Задачей этой науки являлась систематизация видов, описанных флорографами, на отдельные группы (роды, порядки, классы, позднее семейства и т. д.) и расположение этих групп в иерархическом порядке. Конечной целью работы систематиков растений является создание системы мира растений.

Период искусственных систем (XVI—XVIII вв. до Линнея включительно). Основной принцип классификации — объединение сходных растений преимущественно по одному произвольно взятому морфологическому признаку. Так, Цезальпино (1519—1603) выделил в особые классы деревья и кустарники, растения с одним семенем в плоде, растения, которые содержат несколько семян в плоде, и т. д. Это была первая научная классификация, где последовательно реализовался принцип Феофраста — подразделять мир растений по основным жизненным формам: деревья, кустарники и травы. Цезальпино расклассифицировал известные в ту пору растения на 14 классов. Основные признаки различия — строение плодов, число гнезд в плодах, число семян в гнездах.

Несколько позднее появляются классификации английских ботаников Р. Морисона (1620—1684) и Д. Рея

(1627—1705). Их классификации основаны на структуре плодов. В 1690 г. швейцарец А. Ривинус (1625—1725) опубликовал систему, в основе которой лежали особенности цветков. Еще в XVI в. швейцарский натуралист и философ К. Гестнер (1516—1565) и француз Ш. Клузиус (1526—1609) правильно наметили понятие рода у растений. Однако только французский ботаник Ж. Турнефор в своей замечательной системе, опубликованной в 1694 г., четко обосновал учение о роде. Он описал свыше 100 родов растений.

Высшим достижением этого периода явилась система выдающегося реформатора систематизирующей ботаники и зоологии К. Линнея (1707—1778). По стройности и легкости обзора всех групп растений эта система не превзойдена до наших дней.

В монументальном труде «Виды растений» (1753) все известные к этому времени виды растений Линней подразделял всего на 24 выдела высшего ранга — класса. Первые 10 классов системы Линнея выделены по числу тычинок, и их соответственно именуют: Monandria — Однотычиночные, Diandria — Двухтычиночные, Triandria — Трехтычиночные и т. д. до десяти. К 11-му классу были отнесены растения, которые имеют от 12 до 19 тычинок. К 12-му классу отнесены растения с 20 и более околопестичными тычинками; растения с тем же числом подпестичных тычинок объединены в 13-й класс. Дальше шли классы, объединяющие растения, цветки которых имеют лишь 4 тычинки, но 2 из них более длинные — двусильный андроцей (14-й класс, в основном семейство губоцветных, или яснотковых) или 6 тычинок, но 4 более длинные — четырехсильный андроцей (15-й класс, в основном семейство капустных). Следующие 4 класса характеризуются разными вариантами срастания тычиночных нитей (однобратственный, двубратственный андроцей). 20-й класс охватывает орхидные, у которых пыльники срастаются со столбиком. Следующие 2 класса объединяют растения однополые — тычиночные или пестичные. 21-й класс — однодомные, 22-й класс — двудомные. 23-й класс объединяет полигамные растения, где на одном экземпляре встречаются как однополые, так и обоеполые цветки. К последнему 24-му классу отнесены такие растения, у которых вовсе отсутствуют цветки. Это класс Тайнобрачных, он как бы противопоставлялся остальным 23 классам. Причем первые 20

классов объединяются еще одним важным признаком — это обоеполые гермафродитные растения.

Введение в научную работу ботаника и зоолога бинарной номенклатуры снискало Линнею славу великого реформатора естествознания. Ф. Энгельс справедливо отмечал, что естествознание XVIII в. — это естествознание Ньютоно-Линнеевской школы.

Основной недостаток линнеевской системы состоит в том, что каждый из классов объединяет виды на основе лишь одного признака, например числа тычинок или формы их срастания. Поэтому виды, объединяемые в классы, как правило, характеризуются не истинным родством происхождения, а чисто случайным совпадением одного из признаков строения андроея, например числа тычинок. С другой стороны, эта система разъединяла многие виды действительно родственные.

Например, все знают, что мятликовые (злаки) — одно из наиболее естественных семейств, настолько у них сходен план строения по многим важнейшим признакам (строение цветка и соцветия, плода, стебля и т. д.). Однако не у всех злаков одинаковое число тычинок. Большинство имеет 3 тычинки и отнесено поэтому к 3-му классу, у риса — *Oryza* цветки с 6 тычинками, и он отнесен к 6-му классу; душистый колосок — *Anthoxanthum odoratum* имеет всего 2 тычинки и отнесен, следовательно, ко 2-му классу. Таким образом, ясно, что система К. Линнея — искусственная, ибо, во-первых, в классах объединены группы растений, часто вовсе не связанные между собой родством, а лишь случайным совпадением одного из признаков; во-вторых, последовательность классов никак не отражает последовательности развития мира растений, его эволюцию.

Сам К. Линней отчетливо себе представлял, что его система — «лучшая из искусственных» — временна. Стремясь избежать формализма в классификации, он предложил «фрагменты естественного метода». В этом случае для классификации использовалась целая серия признаков. К такому же выводу о необходимости привлечения для классификации не одного, а многих признаков структуры пришел французский ботаник М. Адансон (1727—1806), создавший множество искусственных систем. Но последовательная реализация этого принципа получила развитие в следующем периоде в работах Б. Жюсье (1699—1777), а затем А. Жюсье (1748—1836).

Период натуральных, или естественных, систем. Первая естественная система мира растений была опубликована в 1789 г. А. Жюсье в книге «Естественные семейства растений». Впервые группы растений — семейства — объединяются не 1—2 признаками, а совокупностью их. Причем признаки эти относятся не к одному органу, а к разнообразным органам (структура цветка и его

частей; структура семени — число семядолей). Момент случайного совпадения тем самым становился менее вероятным. Однако внешнее сходство не всегда отражает действительное родство. Система А. Жюсье выделяется на фоне предыдущих искусственных систем еще одной интересной особенностью. Авторы предшествующих систем ставили основной целью установить различия между видами тех выделов (родов, семейств и др.), в которые они объединялись. И это соответствовало креационистскому представлению о видах живой природы как созданных актами творения высшего существа. Жюсье впервые за всю историю науки, начиная с Феофраста, стремится объединить все семейства на основе преемственного развития.

Систему А. Жюсье по праву считают классической системой нового типа. Она охватывает около 20 000 видов. Впервые в иерархию системы введены семейства, объединяющие роды. Однако высшие споровые (мхи, плауны, хвощи и папоротники) и низшие растения, как и прежде, объединяли в одном классе бессемянных. Новое и прогрессивное в этой системе можно свести к двум положениям. Первое — многоплановые сравнительно-морфологические исследования. Это стимулировало развитие смежных наук. Второе — оценка признаков (особенно сходства). Сходство по совокупности признаков и является главным критерием установления родства и, следовательно, классификации. Однако, как мы увидим позднее, в оценке истинного родства решающее значение имеет не столько число признаков сходства, сколько их качество. Оказывается, как отмечал еще Ч. Дарвин, диагностические признаки структуры растений неравноценны. Особенно важное значение имеют гомологичные признаки. Только они являются свидетельством подлинного родства.

Принцип естественной классификации А. Жюсье оказал огромное влияние на развитие систематизирующей ботаники. Появляется серия естественных систем, из которых наиболее значительны А. Декандоля, С. Эндлихера, И. Радожицкого, Д. Линдлея, А. Броньяра. Однако ни одна из них не смогла дать ответ на 2 основных вопроса: каковы причины взаимосвязей, общности между многими видами растений, родами и семействами и какова причина тех переходов между семействами, благодаря которым эти семейства представляют собой как

бы единый ряд развития. На эти вопросы был дан ответ лишь после того, как Ж. Ламарк (1744—1829) сформулировал теорию эволюции органической природы. Но эволюционный принцип в построении систем органической природы, в частности мира растений, был утвержден лишь после опубликования труда Ч. Дарвина «Происхождение видов...» (1859), где был научно доказан и продемонстрирован на разнообразном материале сам факт эволюции и ее движущие силы.

Основная же заслуга Ч. Дарвина в раскрытии им реальных причин и путей эволюции состоит в обеспечении большого разнообразия форм жизни на основе принципа дивергенции, появлении и развитии многих целесообразных признаков структуры и физиологических свойств.

Эту работу высоко оценил Ф. Энгельс и включил ее в число трех величайших открытий естествознания XIX в. Эволюционная теория Ч. Дарвина оказала прогрессивное влияние на развитие всех отраслей биологии, борьбу со старыми традициями и пережитками метафизического периода. Ибо Ч. Дарвин «...положил конец воззрению на виды животных и растений, как на ничем не связанные, случайные, «богом созданные» и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменимость видов и преемственность между ними»¹.

Огромное влияние на стремительный прогресс систематизирующей ботаники оказал В. Гофмейстер. Его великолепные работы о смене «поколений» в разных группах растений (от водорослей до голосеменных) создали эпоху в науке. Эти работы совпали по времени с появлением эволюционного учения Ч. Дарвина.

Период филогенетической систематики (со второй половины XIX в. до наших дней). После работ Ч. Дарвина в науке наступили новые времена. В этот период, длящийся уже более столетия, разработаны и разрабатываются важнейшие проблемы как общебиологического масштаба, так и более частные. Во всех цивилизованных странах мира создаются десятки филогенетических систем. Нередко они имеют существенные различия не только в графическом изображении хода развития, но даже в определении исходных родительских типов для крупных и крупнейших звеньев (фил) общей системы.

¹ Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. I, с. 139.

Необходимость построения филогенетической системы растений была очевидна давно. Опыт создания первой филогенетической системы растений принадлежит А. Брауну (1864). Высшие таксоны расположены здесь в восходящем порядке и названы «ступенями развития». Покрытосеменные, классификация которых, как и прежде, выдвигается на первый план, дифференцированы на 3 группы: Безлепестные, Сростнолепестные (Однолепестные) и Свободнолепестные. В классификации покрытосеменных А. Браун следует А. Жюсье и А. Декандолю, причем наиболее примитивными он также считает безлепестные. Голосеменные же этот автор впервые рассматривает как особое подразделение цветковых.

Разработка теоретических основ филогенетических систем Покрытосеменных составляет целую отрасль науки. По данным А. Гроссгейма и М. Сахокия (1967), только новейших систем более 26. Однако, строго говоря, в основу этих систем положены 2 общих принципа, базирующихся на разных теориях происхождения цветка покрытосеменных: на теории псевдантия (ложного цветка) и теории эвантия (истинного цветка). Первый принцип классификации был разработан выдающимся немецким систематиком и ботанико-географом А. Энглером (1887). Система А. Энглера, разработанная наиболее детально, вплоть до родов, а иногда и видов, удобна для практического использования и сохраняет свое значение до настоящего времени. В последовательности этой системы расположены растения в крупнейших гербариях Европы, ей следуют авторы издаваемых «Флор», особенно европейских. Система Энглера послужила основой при составлении 30-томного труда «Флора СССР».

Царство растений А. Энглер разделил на 17 отделов, причем высшие растения объединены всего в 4 отдела: Мохообразные, Папоротникообразные в широком смысле слова (Плауны, Хвощи, Папоротники), Голосеменные и Покрытосеменные.

Отдел Покрытосеменные дифференцирован на 2 класса: Однодольные (11 порядков) и Двудольные (44 порядка). Однодольные — Monocotyledoneae приняты за более примитивную группу, двудольные — Dicotyledoneae — рассматриваются как производные от однодольных. Наиболее примитивными двудольными Энглер считал однопокровные.

К системе А. Энглера приближается система круп-

нейшего австрийского морфолога и систематика Р. Ветштейна (1901). В наиболее завершенном виде она была опубликована в 1935 г. Общность структуры этих двух систем определяется одинаковым пониманием их авторами происхождения покрытосеменных от оболочкосеменных типа эфедры (*Ephedra*). В понимании Р. Ветштейна обоеполый цветок покрытосеменных представляет собой сочетание сильно редуцированных соцветий голосеменных. Поэтому концепция, принятая Р. Ветштейном в качестве научной основы происхождения и классификации покрытосеменных, получила название псевдантовой, т. е. концепции ложного цветка¹. Р. Ветштейн в отличие от А. Энглера в начале системы располагает двудольные, а затем как более эволюционно продвинутые — однодольные.

А. Энглер и Р. Ветштейн — основоположники европейской школы филогенетической систематики, к которой примыкают многие виднейшие ученые. Все они исходят из постулата о примитивности однопокровных. Под однопокровными понимают группы растений, которые имеют цветки либо вовсе лишенные околоцветника, либо с околоцветником невзрачным — чашечковидным (простым). Таким образом, в основу их системы легли однопокровные (*Monochlamideae*), т. е. древесные формы

¹ Псевдантовая теория сложна. Ее основные положения можно свести к следующему: 1. Цветки покрытосеменных только симулируют один цветок. В действительности это целое соцветие. 2. Поскольку цветок представляет сложный побег, то тычинки и семязачатки — равноценные органы, т. е. являются как бы элементарным цветком. 3. Семязачатки находятся в пазухах плодolistиков. 4. Тычинки расположены в пазухах особых листьев — андрофиллов. Эти листья в одних случаях видоизменены в листочки околоцветника или же бывают так сильно редуцированы, что их трудно установить эмпирически. В качестве исходной группы «высших» голосеменных чаще всего обращаются к порядку *Ephedrales*, или *Gnetales*. В связи с этим существуют два варианта псевдантовой теории. 5. Цветки сначала раздельнополые. Обоеполость (например, у эфедры) возникает позднее в результате совмещения мужского и женского цветков. При этом женский цветок перемещается в центр мужского (у *Ephedra campylopora* известны обоеполые цветки). Основные черты первичного строения цветка (на базе эфедры) следующие: однополовость, однопокровность, цикличность расположения цветolistиков, короткое цветоноже, определенное и небольшое число компонентов, простой гинецей, ветроопыление и др. Приведенному кодексу признаков наиболее соответствуют современные сережкоцветные — *Amentaceae*. Модель цветка предполагается резко отличной, если за исходную группу брать не эфедру, а гнетум (Карстен, 1918).

с мелкими невзрачными, преимущественно ветроопыляемыми цветками, часто собранными в соцветия — сережки, как у букоцветных. Только в начале текущего столетия в отношении европейской школы систематиков возникла оппозиция. Лидерами ее были представители новой теории происхождения цветка Г. Галлир (1905, 1912) и выдающийся американский исследователь Ч. Бесси (1915).

Основные критические замечания вызвало положение классической европейской школы о том, что первичными покрытосеменными были однопокровные. Научной основой нового направления в систематике растений, известного под названием «галлиризма», послужили новые данные о происхождении цветка, полученные в результате сравнительных морфологических исследований. По этим данным, прототипом цветка является не «соцветие» оболочкосеменных — эфедры или гнетума, а видоизмененный побег, или шишка, голосеменных.

В годы самой напряженной полемики между двумя филогенетическими школами, когда уже были заложены основы принципиально новой системы, появилась стробилярная теория двух английских палеоботаников — Н. Арбер и Д. Паркина (1907). Основываясь на анализе ископаемого материала, эти исследователи пришли к тем же общим выводам, которые уже были сформулированы Г. Галлиром и Ч. Бесси. Научная концепция Н. Арбер и Д. Паркина изложена в стробилярной теории, на основании которой покрытосеменные сближаются с беннеттитовыми, а не с оболочкосеменными. Независимо от окончательного решения вопроса о конкретных предках покрытосеменных стробилярная теория происхождения цветка оказалась исключительно плодотворной в прогрессе знаний о филогении покрытосеменных в целом.

Итак, реформа классической филогенетической системы Энглера и Веттштейна основывалась на новой теории происхождения цветка — эвантовой, или стробилярной. Цветок представляет собой не видоизмененное и редуцированное соцветие оболочкосеменных, как полагал Р. Веттштейн, а истинный цветок — эвантий; он произошел в результате видоизменения побега или шишки голосеменных. Эвантовая теория была подготовлена знаменитым немецким поэтом и натурфилософом В. Гете, а также Р. Брауном, П. Ван-Тигемом, но научно

обоснована была Г. Галлиром и независимо от него Ч. Бесси по данным сравнительного морфогенетического анализа и тератологии. Вскоре она была подтверждена и палеоботаниками Н. Арбер и Д. Паркином.

На основе этой теории наиболее примитивными, начальными покрытосеменными будут такие формы, у которых цветок по своей общей структуре приближается в стробилу голосеменных. Таковыми, вернее всего, являются многоплодниковые. Справедливость такого вывода, помимо структуры цветка и шишки, подтверждается сходством преобладающей жизненной формы (вечнозеленое дерево), а также сходством строения элементом ксилемы и др.

Новая теория происхождения цветка — основа для коренного изменения филогенетической системы покрытосеменных. Исходной моделью цветка служит такой цветок, который по ряду признаков можно рассматривать как производное стробила — шишки голосеменных. Составлен целый кодекс признаков примитивной, т. е. изначальной, структуры цветка и отчасти структуры вегетативных органов. С точки зрения эвантовой теории, признаки примитивной организации покрытосеменных следующие:

1. Неопределенное, но в типичных случаях большое число членов цветка, расположенных по спирали.

2. Правильное полисимметрическое строение цветка. Моносимметрическое и асимметрическое строение возникают позднее как результат специализации в связи с переходом к опылению насекомыми.

3. Цветки с несросшимися и нередуцированными членами.

4. Верхняя завязь, а не нижняя.

5. Преобладание анемофилии, поскольку энтомофилия у голосеменных не встречается.

6. Наличие трахенд (отсутствие сосудов!), так же как и у исходных голосеменных.

7. Халазогамия, а не порогамия и др.

Г. Галлир приводит 32 признака примитивности многоплодниковых, хотя любой из приведенных признаков не имеет абсолютного значения. Сложность определения действительно примитивных покрытосеменных заключается в том, что эти признаки почти никогда не сочетаются в какой-либо группе растений, но, как правило, встречаются у разных групп, причем нередко эти группы не

связаны общностью «кровного» родства и стоят на разных путях эволюционного развития. Более того, в рамках изучаемой естественной группы наряду с признаками архаической структуры наблюдаются признаки явно высокой организации. Эта закономерность отмечена многими исследователями и получила название «закона морфологического несоответствия».

Применение стробилиарной теории цветка как основы построения новых филогенетических систем было сопряжено с серьезными трудностями. Основные разногласия вызывают следующие вопросы:

1. Какая из групп многоплодниковых изначально наиболее примитивна и должна рассматриваться в качестве исходной для всех покрытосеменных? В качестве таковых выдвигают магнолиевые, аноновые, лавровые, винтеровые и др.

2. Какова дальнейшая последовательность порядков Двудольных? Трудности решения этого важнейшего вопроса возникают в связи со слабой изученностью многих порядков и семейств покрытосеменных, их частной филогении (мезофилогении).

3. Место однодольных в общей системе. В решении этого трудного вопроса существует следующая альтернатива: а) представляют ли однодольные единую ветвь развития — филу и должны рассматриваться как самостоятельный класс и б) разные родовые группы однодольных генетически связаны с разными исходными родами двудольных, представляя, следовательно, несколько более коротких линий развития. В последнем случае однодольные должны быть распределены между отдельными порядками двудольных.

Новые принципы построения филогенетической системы привлекли многих талантливых отечественных и зарубежных систематиков: Б. Козо-Полянского, Н. Кузнецова, Н. Буша, А. Гроссгейма, А. Тахтаджяна, Э. Страсбургера, К. Гёбеля, П. Пармантье, И. Хатчинсона, Р. Пула и многих других. Усилия плеяды выдающихся систематиков нашего века в построении новой системы на новых принципах не увенчались созданием самой системы. Филогенетические построения, предпринятые новыми авторами, оказались спорными и так же незавершенными, как и построения их учителей.

Тем не менее мировой опыт создания филогенетических систем обогатил наши знания о родственных вза-

имосвязях и субординации многих порядков и семейств покрытосеменных.

В связи с развитием систематизирующей ботаники были организованы и выполнены специальные экспериментальные исследования по морфогенезу цветков, плодов, семян, пыльцы, вегетативных органов. На основе обобщения этих данных стало возможным правильное расценивать элементы структуры для целей филогенетической системы, с тем чтобы установить родство и ход эволюции в рамках отдельных семейств, порядков и групп порядков.

В настоящее время общее моделирование основных звеньев филогенетической системы — семейств и порядков — не завершено. Многие семейства, например розановые, все еще искусственны и заслуживают критического анализа. Слабо разработана филогения родов и особенно семейств, которые представляют собой как бы отдельные составные части — звенья общей системы. Можно сказать, что для строительства грандиозного здания полной филогенетической системы нет еще вполне достоверного и достаточного материала, готовых звеньев и блоков.

Данные палеонтологии и экспериментальных исследований также не дают достаточных оснований для воссоздания реального хода эволюции покрытосеменных в целом — времени появления и последовательности порядков и даже групп порядков. Речь идет о такой последовательности, которая отражала бы преемственные генетические связи между сериями семейств, порядков или отделов. Поэтому можно сказать, что современные системы, именуемые филогенетическими, в значительной мере искусственны.

К тому же нужно отметить, что классификация покрытосеменных долгое время основывалась главным образом на строении цветка и лишь отчасти других репродуктивных органов. Энергичная целеустремленная работа по сравнительному изучению структур цветка оказалась исключительно ценной. Накопленный экспериментальный материал теперь уже прокомментирован морфологами и составляет сокровищницу знаний и фактов как для филогении, так и органогении.

Во многих случаях удалось не только установить факт прогрессивного развития структуры, но также выяснить и причины такого развития. В результате про-

ведена колоссальная работа по изучению многообразных морфологических признаков цветка, их оценка по степени важности и соподчинению.

Ошибочно считалось, что многообразие и строгая консервативность основных его моделей дают достаточно веские основания для классификации. Однако, как выяснилось, на основе изучения различных структур цветка нельзя установить ни происхождение, ни геологическую историю покрытосеменных. Филогенетическая систематика для своих выводов должна располагать данными не только о цветках, но прежде всего о целостном растении, о заложении и развитии его структур, как репродуктивных, так и вегетативных (онтогенетический морфогенез). Ей необходимы также данные о развитии этих структур в плане историческом, например в ходе трансформации жизненных форм от деревьев к травам (филогенетический морфогенез).

При этом важно получить ответ на два кардинальных вопроса: 1) каков ход морфогенеза, его путь и по возможности механизм и 2) каковы причины и движущие силы именно такого хода морфогенеза в изучаемых разнообразных систематических группах. Без ответа на оба поставленных вопроса о путях и мотивах эволюции нельзя построить действительно филогенетической системы.

Известный русский ботаник А. Бекетов¹ справедливо сопоставлял систему растений с периодической системой Менделеева. Только система мира растений, как он утверждал, более сложна.

Дело в том, что построение общих систем (мегафилогения) должно основываться на предварительной всесторонней и детальной проработке более мелких выделов — родов и семейств (микро- и мезофилогения). Поэтому насущная задача науки — изучение происхождения и развития природных групп растений, включая сюда прежде всего трансформацию жизненных форм и расселение (экспансию) родовых и семейственных групп. На этих путях будет возможно, во-первых, прогнозировать ход развития конкретных групп растений в ближайшее время и, во-вторых, создавать реальный фун-

¹ А. Бекетов (1825—1902) — профессор и ректор Петербургского университета (1863—1883). Он был учителем К. Тимирязева, В. Комарова, Н. Кузнецова и других видных русских ботаников.

дамент для более общих филогенетических систем.

В качестве всеобщей филогенетической системы мира растений часто принимается система А. Энглера (1844—1930). Предпочтительное отношение к ней определилось не столько ее научной обоснованностью, сколько последовательной, детальной разработкой.

Исходя из сказанного в настоящем курсе было бы нецелесообразно располагать материал строго по какой-либо системе, например по А. Энглеру или Н. Кузнецову, так как это лишило бы возможности продемонстрировать новые достижения филогенистов по отдельным крупным естественным выделам.

ИСТОЧНИКИ И МЕТОДЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Современная филогенетическая систематика конкретизирует эволюцию мира растений. Она неизменно рассматривает жизнь в движении и развитии, она зорко следит за тем, в каком направлении идет развитие мира растений, выясняя причины и темпы этого развития.

Синтетический характер систематики растений требует от ученого, работающего в этой отрасли ботаники, широкого диапазона знаний, связанных с разносторонними экспериментальными исследованиями, которые служат источником филогении, ее фундаментом. Приведем краткий обзор наиболее обычных методов, используемых для построения филогенетической системы.

Палеонтологический (палеоботанический) метод. Этот метод основан на представлении о том, что появлявшиеся в непрерывном ходе эволюции новые родственные группы растений, а затем уступавшие место другим, более совершенным и более приспособленным, не исчезали бесследно. Во-первых, они оставались в виде ископаемых остатков, во-вторых, давали потомство, по которому можно судить об исходных родоначальных формах. При этом нужно иметь в виду, что предковые формы могли одновременно давать начало нескольким ветвям развития.

Система Б. Козо-Полянского дает хорошее представление о взаимосвязи пучков родословных звеньев с плоскими вертикальными связями (рис. 73). Такие модели не остаются застывшими, абсолютными. По мере накоп-

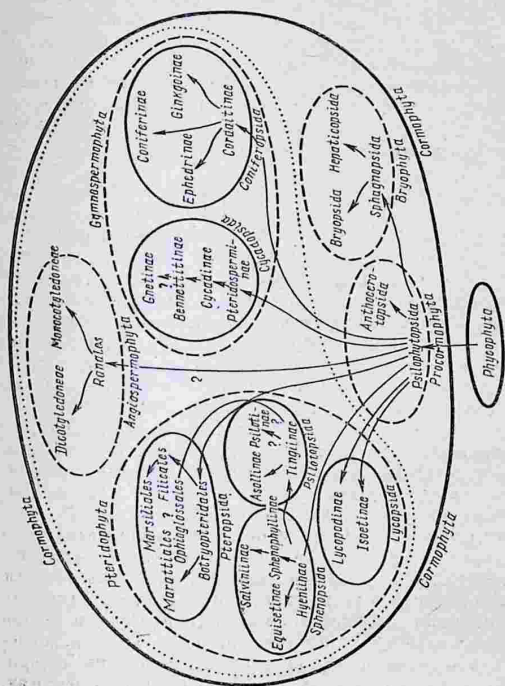


Рис. 73. Филема высших растений по Б. М. Козо-Полянскому

ления новых достоверных фактов они легко дополняются, модернизируются и приближают наши знания к пониманию реальной истории развития мира растений.

Ископаемый материал разных групп растений для выяснения их филогении впервые использовал Э. Геккель (1886). Открытие Д. Скоттом ископаемых семенных папоротников дало ему основание установить прямую эволюционную связь между высшими споровыми и семенными растениями. Крупное обобщение о родстве голосеменных и цветковых при посредстве беннеттитовых сделал Виланд (1906), что послужило основой для разработки эвантовой теории происхождения цветка и построения филогенетических систем. Об одном из таких обобщений К. А. Тимирязев писал: «Едва ли когда-нибудь эволюционное учение приобретало такое решительное, прямое и широкое подтверждение своего основного положения об единстве всего живущего». Убедительная сила палеонтологии состоит в том, что, во-первых, она располагает реальными документами материальной истории растительного мира; во-вторых, эти документы характеризуются временем (т. е. их возраст датируется по геохронологической шкале), а часто и пространством. Вот почему можно говорить не только о последовательной смене групп растений вообще: предъядерных (синезеленых), ядерных таллофитов (водорослей), предпобеговых (голорослей — риний, псилютов, мхов) и т. д. С помощью надежных методов (например, изотопных и др.) можно указать место произрастания названных и других групп растений в геологическом времени и в пространстве. Однако палеонтологические свидетельства предъявляются крайне редко. Сверх того, они представлены не целостными растениями, а лишь их фрагментами, чаще всего листьями. Поэтому определение вида, рода, а иногда даже семейства достаточно ненадежно.

Многие группы растений, которые существовали на Земле и имели бы важное значение для познания исторического хода развития и действительного родства между отдельными группами растений, не оставили сколько-нибудь бесспорных следов своего существования. Как оказалось, листья имеют наиболее благоприятные свойства к превращению в ископаемый остаток, т. е. к фоссилизации. Из сотен видов растений, произрастающих в дубраве, надежные отпечатки оставил только дуб.

В связи с этим Б. Козо-Полянский писал: «От современной дубравы легче уцелеет дуб в виде отпечатков листьев, чем сотни видов трав той же дубравы». Прав был поэтому А. Годри, утверждавший, что палеонтология является одновременно и величием и убожеством. На основе палеонтологических данных получены многие достоверные факты, необходимые для понимания общего хода эволюции. Надежные сведения имеются и в отношении эволюции некоторых жизненных форм (Циммерман, 1930).

Морфологический (сравнительно-морфологический) метод. Морфология искони служила источником филогении. Первые крупные систематики разрабатывали и применяли в своей работе преимущественно морфологический, точнее, сравнительно-морфологический метод. Суть этого метода состоит в сопоставлении морфологических структур растений для установления их сходства или различий. В эпоху господства искусственных систем сравнительному анализу подвергали один или два органа: плод и семя (система Цезальпина), околоцветник (система Турнефора), андроцей и гинецей (Линней).

При построении натуральных систем, начиная с системы А. Жюсье, М. Адансона, А. Декандоля и др., сравнение велось по сумме признаков. При этом родство сравниваемых групп растений считалось тем ближе, чем больше имелось общих признаков структуры. Позднее было точно установлено, что внешнее сходство сравниваемых родов, семейств и других таксонов еще не говорит об их родстве. Дело в том, что внешнее сходство органов нередко связано с аналогиями, явлениями редукции или конвергенции. Так, выдающийся классик систематики Р. Веттштейн на основе лишь внешнего сходства австралийских казуарин и евразийских эфедр пришел к выводу об их родстве. Однако позже было выяснено, что внешнее сходство названных систематических групп — следствие конвергенции, т. е. развития сходных структур под влиянием произрастания растений в одинаковых экологических условиях. Второй пример конвергенции дают мексиканские кактусы — семейство Cactaceae и африканские молочайные — семейство Euphorbiaceae. Подобных примеров можно привести много. Таким образом, основное неудобство сравнительно-морфологического метода состоит в трудности различать признаки «внешнего» сходства — аналогичные (или кон-

вергентные) от гомологичных. Только гомологичные признаки свидетельствуют об истинном родстве.

Значит, морфологический метод может потерять свое научное значение, если его применять формально, без учета истории сопоставляемых систематических групп. Но этот метод, по-видимому, всегда будет использоваться, поскольку его модернизируют в соответствии с прогрессом самой морфологии как науки.

Современная ботаническая морфология, во-первых, должна быть эволюционной, т. е. рассматривать все структуры в развитии, как онтогенетическом, так и филогенетическом; во-вторых, функциональной, т. е. объяснять значение признаков с физиологической точки зрения.

Основная суть сравнительно-морфологического метода состоит в построении морфогенетических рядов. Воспроизводятся эти ряды по серии признаков какого-либо органа или его части, например цветка или только гинецея, плода или только околоплодника. Такие ряды трактуют в качестве эволюционно-морфологических. Они являются основой для моделирования филогенетических рядов соответствующей таксономической категории.

При этом нужно иметь в виду, что для построения филогенетических рядов необходимо иметь морфогенетические признаки минимум по двум-трем группам, характеризующим разные органы (правило Гирмера). Игнорирование этого правила привело американского систематика Хатчинсона к парадоксальному выводу, а именно, что семейство лилейных и близкие к нему по признакам структуры цветка легко выводятся из сусаковых и частуховых. Однако, как известно, семена последних без эндосперма, тогда как у лилейных есть эндосперм. Но наличие эндосперма по всем данным — признак более примитивной организации. Это признает и сам Хатчинсон.

Различают пять уровней морфологии, взаимно дополняющих друг друга: 1) морфология целого растения, 2) органография (описание органов), 3) гистология (строение тканей), 4) цитоморфология (клеточные структуры), 5) морфология суборганонидных структур. В совокупности получается всестороннее представление об организации растений как саморегулирующихся и самовосстанавливающихся системах.

В заключение следует отметить, что возможности морфологии, особенно микроскопической (гистология) для филогении и физиологии, только открываются, хотя ценные данные она поставила уже давно. Так, еще в середине XIX в. было установлено, что целая группа

покрытосеменных (Winteraceae, Trochodendraceae и др.), как и голосеменные, имеет древесину, состоящую только из трахейд (гомоксильную). Этот признак совпадает с примитивной структурой цветка многоплодниковых. В использовании признаков микроскопических структур (анатомических) для сравнительно-морфологических исследований особенно велика заслуга П. Веске и Т. Солендера. Так, первый из них различал две категории признаков. Первая — таксономические или филетические. Это относительно постоянные признаки, которые мало зависят от условий внешней среды. Вторая категория — приспособительные, иначе эфармонические признаки. Было показано, что признаки первой категории исключительно консервативны и сохраняют черты архаизма. Анализ микроскопических структур имеет особо важное значение при изучении филогенетических отношений в рамках таких семейств, как сельдерейные, мятликовые, осоковые и др.

Морфогенетический, или морфогенический, метод — один из наиболее новых и прогрессивных. Он зародился в недрах классического морфологического метода. Суть его состоит в сравнительном изучении заложения и развития морфофизиологических структур (микро- и мегаспор, эндосперма, зародыша, побегов, корневых систем, цветка, плода и т. д.) и закономерностей онтогенеза. Поэтому его называют также онтогенетическим. На основе этого метода можно устанавливать гомологичные органы, которые имеют действительно общее происхождение¹. Но не всегда они характеризуются внешним сходством, как аналогичные органы.

Морфогенетический метод служит как бы антиподом первого — палеоботанического. Первый основывается на отыскании и изучении ископаемых структур, т. е. на восстановлении исторического хода развития по ископаемым остаткам, далеко не полным, часто очень обрывочным, а потому и не вполне достоверным. Второй — морфогенетический — на огромном, вполне достоверном материале, на изучении живых растений, ныне населяющих Землю. Первый метод страдает острым недостатком материала, второй — исключительным изобилием фактов.

¹ Установление гомологичных органов в ходе онтогенеза у растений иногда представляет значительные трудности. В отличие от животных растения не имеют постоянных зародышевых листков, с помощью которых относительно легко установить гомологии.

Морфогенетический метод основан на важнейшем и всеобщем законе органической природы, именуемом морфогенезом. Возникновение и развитие новых структур в рамках старых наблюдается на всех этапах исторического развития растительного мира и хорошо прослеживается уже у водорослей, например зеленых и бурых. Морфогенез является также всеобщим законом индивидуального развития растений как при репродуктивном, так и при бесполом размножении. Таким образом, нужно различать разные аспекты морфогенеза: 1) филогенетический, 2) онтогенетический, 3) морфогенез отдельных органов (цветков, плодов, семян, зародышей, корней, побегов и т. п.) и даже основных структурных единиц органов — клеток и тканей. Между онтогенетическим и филогенетическим морфогенезом существует принципиальное различие. Первый управляется генетическим кодом, второй не программирован и имеет вероятностный характер.

Изучение морфогенеза в любом аспекте, особенно в онтогенетическом, предполагает не только установление закономерностей преобразования и последовательности морфологических структур, этапов их развития, но и интерпретацию этих структур в связи с изменением физиологической функции (функциональная морфология).

Морфогенетический метод опирается только на признаки вегетативной сферы; как оказалось, они обладают большой и вполне надежной информативностью. Так, например, по отношению к семенным растениям хорошо разработан кодекс архаичных и эволюционно продвинутых признаков устьиц (Флориан, 1934; Рао, 1938, и др.). Для установления родственных связей или уровня эволюционного развития широко используют сравнительный анализ структуры и топографии гистологических элементов древесины.

Онтогенетический, или эмбриологический, метод опирается на основной биогенетический закон Мюллера — Геккеля. Суть этого всеобщего закона состоит в том, что на отдельных этапах индивидуального развития могут воспроизводиться даже прообразы предковых форм. Например, из споры зеленого мха — *Polytrichum* развивается протонема в виде ветвистой многоклеточной зеленой нити, напоминающей таллом зеленой водоросли. Отсюда можно прийти к выводу, что предками моховых

были зеленые водоросли. На основе множества подобных фактов и сформулирован основной биогенетический закон: онтогенез кратко повторяет филогенез.

Онтогенетический метод, понимаемый в широком смысле, не является антагонистом палеоботанического. Напротив, он дополняет и даже восполняет его. Действительно, палеоботаника, во-первых, выявляет реально существовавшие преемственные во времени ряды форм и, во-вторых, датирует их по геологической шкале. Онтогенетические закономерности также воспроизводят реальный преемственный ряд форм во времени (этапы онтогенеза) и демонстрируют ход преобразования из одной в другую. В данном случае этапы онтогенеза позволяют установить генетическую связь, которую непосредственно палеонтология не вскрывает.

Нужно отметить, что применительно к растениям этот перспективный метод разработан еще недостаточно. Наиболее успешно он применяется для сравнительного анализа зачатия и развития органов полового размножения у высших растений, формирования гамет, прохождения полового процесса, зачатия и развития зародыша (работы В. Гофмейстера, И. Горожанкина, В. Беляева, М. Навашина и др.).

В качестве примера можно указать на важное значение структуры зародышевого мешка для филогенетических построений. Впервые Р. Броун (1827) обратил внимание на принципиальные различия в строении зародышевого мешка хвойных и покрытосеменных. Это открытие имело первостепенное значение в установлении прямых родственных связей между высшими споровыми и семенными растениями (по старой терминологии — между тайнобрачными и явнотрачными). Новейшие работы по эмбриологии, в частности, структуры зародышевого мешка дают ценные данные для понимания родственных взаимосвязей в рамках отдельных семейств.

На основе онтогенетического метода была вскрыта двойственная природа растений, заключающаяся в том, что общий, или большой, цикл развития состоит из двух фаз, хорошо различающихся по структуре тела и по числу хромосом: гаметофаза имеет моноплоидный набор хромосом, спорофаза — диплоидный. Изучение соотношения этих двух фаз по их продолжительности и по морфофизиологической организации дает объективный материал для установления взаимосвязей крупных таксонов растений, особенно высших.

Флорогенетический метод — один из новейших, недостаточно еще разработанных, но, несомненно, перспек-

тивных. Он возник на базе морфолого-географического метода, который разрабатывал еще Р. Веттштейн (1898) и который получил наиболее глубокое обоснование в работах русской и советской школы ботанико-географов и систематиков. Флорогенетический метод успешно развивается после основополагающих работ А. Энглера (1879—1882) и особенно М. Попова (1950, 1963).

Согласно классической схеме А. Энглера растительность земного шара состоит из 4 флористических комплексов: бореального (северного), палеотропического (тропики Старого Света), неотропического (тропики Нового Света) и древнеокеанического. Это деление мировой флоры привело к необходимости выразить его реально, путем проекции на географическую карту континентов мира, выделив таким образом 4 флористических царства. Так возник метод природного районирования для флорогенетических целей. В дальнейшем он разрабатывался в работах И. Браун-Бланке (1928), Л. Дильса (1929) и др.

Картографический метод как метод проецирования флористических комплексов¹ на определенно очерченный район Земли получил творческое развитие в работах М. Попова (1963) — основоположника флорогенетики как науки и флорогенетического метода в систематике растений. Он показал, что флорогенетический метод — один из наиболее достоверных в познании филогении любого таксона — вида, рода, семейства. Суть этого метода заключается в проецировании видов изучаемого рода или семейства на карту природного районирования того района Земли, где эти виды (роды) распространены. В этом случае представляется возможным изучать: а) виды рода (или семейства) на фоне природных условий и в связи с геологическим развитием последних и б) процесс формообразования, свойственный тому или иному району в связи с историей данного природного района и его эколого-географическими условиями (гео-

¹ Под флористическим комплексом понимают совокупность разнообразных систематических групп растений, которые имеют общее происхождение, местонахождение и время возникновения (геологическое). В качестве примера можно указать, что в составе флоры восточных Карпат легко различаются степной флористический комплекс, таежный, лесной и др.

морфологией, почвами, климатом, растительным покровом)¹.

Таким образом, применение флорогенетического метода ставит своей целью не только подробное изучение эколого-географического распространения систематических групп, преимущественно родов, но и природное районирование. Речь идет, конечно, о дробном районировании². Во всяком случае для применения флорогенетического метода нужны такие дробные выделы (ранга районов флоры), которым были бы свойственны сходные в главных физико-географических чертах условия обитания. Эта однородность должна быть подтверждена не только показателями экологических условий, но и составом флоры, а также набором природных жизненных форм. Нужно отметить, что природное районирование территорий имеет первостепенное значение как необходимая основа сельскохозяйственного районирования, особенно для работ в области интродукции новых полезных растений.

Итак, в задачу флорогенетического метода входит не только выяснение времени и места возникновения флористических комплексов и видов, их слагающих, но и изучение закономерностей видообразования и природная характеристика территорий. Филогенетическая систематика и флорогенез — родственные, взаимосвязанные и взаимопроникающие науки.

Эколого-морфологический метод. Развивая флорогенетический метод, В. Хржановский (1952, 1958) предложил более частный метод эколого-морфологического анализа. Суть его состоит в проецировании наиболее характерных, репрезентативных³ признаков структурной и физиологической организации изучаемых групп растений на пестрый фон условий существования, на карту дробного природного районирования, доведенного до районов флоры. В результате получают ареалы не видов, а морфологических признаков и других черт общебиологической организации.

Это позволяет получать необходимые данные о реальном ходе изменчивости — эволюционном морфогенезе и закономерностях формообразования. Конкретные пока-

¹ Следует помнить, что растительный покров — важный фактор видообразования.

² Высшая ступень иерархии флор Земли — флористическая область; область объединяет провинции, провинции — участки, участок состоит из округов, а округа — из районов флоры.

³ Репрезентативные признаки — признаки, которые в совокупности наиболее ярко демонстрируют специфические особенности структуры данной отдельности (расы) и которые наиболее контрастно отличают данную отдельность (расу) от близких к ней. Они обычно используются для диагностики видов растений и их определения.

затели этого сложного процесса удается получить путем сопоставления анализируемых признаков с той средой, где они возникли. В данном случае речь идет об анализе не видов и родов как таковых, а признаков морфофизиологической организации, тех репрезентативных признаков, на основании которых устанавливают эти группы как исторически сложившуюся общность особей.

Метод эколого-морфологического анализа дает филогенисту важный материал для изучения реального хода морфогенеза органов изучаемой группы растений. Вместе с тем он дает возможность предвидеть дальнейший ход эволюционного морфогенеза.

Биохимический и физиологический методы основаны на том, что разные группы растений обладают свойством накапливать определенные химические соединения. Например, макоцветные — морфин, папаверин и др., астроцветные — инулин, пасленовые — никотин, соланин, бобовые — кумарин, теобромовые — теобромин, чаевые — теин, капустные — мирозин и др. При этом важно отметить, что представители некоторых родов и семейств содержат специфические, только им свойственные белки. Но и родственные группы растений, стоящие на разных путях эволюционного развития, часто накапливают химические соединения, относимые к разным классам.

С другой стороны, было выявлено, что некоторые естественные группы растений обладают физиологическим иммунитетом (устойчивостью) к определенным болезням или паразитам, тогда как другие легко ими поражаются. Причем это свойство передается по наследству. Так, еще В. Траншель (1916) установил, что некоторые родственные виды злаков легко поражаются спорыньей или линейной ржавчиной. Это дает основание утверждать, что одинаковая реакция на один и тот же возбудитель, в том числе и защитная реакция — иммунитет, — надежный показатель родства. Все это должно учитываться при построении филогенетической системы.

Но бывает и так, что одни виды рода содержат специфические вещества (например, у ядовитого ореха — *Strychnos nuxvomica* из семейства Loganiaceae в семенах есть алкалоиды стрихнин и бруцин), а другие, несомненно, близкие виды (например, *S. spinosa*), вполне съедобны. Оказалось также, что ванилин образуется не только в плодах ванили — *Vanilla planifolia*, но также овса — *Avena sativa*, люпина — *Lupinus* и др.

Изучение полезных и вредных продуктов метаболизма, их классификация были предметом исследования еще А. Декандоля (1804) и Ф. Рохлендера (1854). Было показано, что родственные группы растений производят подобные, химически родственные вещества. Работы биохимиков использовались систематиками растений (например, Г. Галлиром) для косвенного подтверждения предполагаемых родственных связей, а также для моделирования филогенетических рядов. Однако основоположниками биохимического метода в систематике растений по праву считаются Н. Иванов и Л. Иванов (1914). Именно в их работах сформулирован закон биохимической эволюции растений. Приведем лишь два положения этого закона: 1) каждый вид при неизменных внешних условиях вырабатывает свойственные ему вещества, которые определяют его физико-химические признаки; 2) чем ближе генетическое родство видов, тем больше у них общих физико-химических признаков, и наоборот. Эти работы успешно продолжает А. Благовещенский и его школа.

Однако если вначале обращалось внимание на вторичные вещества, вырабатываемые растениями, — алкалоиды, гликозиды, кумарины, терпеноиды, эфирные масла и т. п., то уже в 20-х годах началось исследование состава белков растений в связи с их систематическим положением (А. Благовещенский). Теперь уже много примеров того, что представители родственных групп семейств вырабатывают одинаковые химические продукты. Так, виды семейств капустных, резедовых и каперсовых продуцируют мирозин. Берберидин есть у представителей семейств барбарисовых, лютиковых, аноновых и др. В настоящее время уже сформулированы некоторые общие закономерности биохимической эволюции растений: 1) общие физиологические и биохимические признаки видов пропорциональны их родственным связям; 2) систематические группы эволюционно более молодые (высокоорганизованные) имеют более высокую молекулярную массу алкалоидов; 3) растения тропических стран характеризуются химическими соединениями с меньшей молекулярной массой, чем растения умеренного климата.

Серодиагностический. По существу, этот метод — разновидность биохимического. Суть его состоит в том, что при введении в организм чужеродных белковых соединений — антигенов образуются особые антитела, которые вступают в реакцию с антигенами. Различают два типа реакций. Первый, когда антигены и антитела образуют осадок (преципитация). Второй, когда антигены, проникающие в кровь, сливаются между собой (агглютинация). При этом установлено, что близкород-

ственные организмы дают преципитацию. На растительном материале реакция преципитации была получена в начале нашего века (Якоби, Коварский, Магнус и др., 1901—1906). На основе положительной преципитации была подтверждена родственная близость между родами: пшеница — *Triticum*, рожь — *Secale* и ячмень — *Hordeum*. Однако виды пшениц и овса, пшениц и гороха не дают положительной реакции. На основе этого метода в свое время была создана целая «система мира растений» (Мец, 1925).

Серодиагностический метод по замыслу его авторов претендует на экспериментирование в области филогенеза. В действительности же речь идет об экспериментировании лишь с веществами (белками), полученными обычно из мертвых растений. Поэтому явно несостоятельны декларации К. Меца о том, что их филогения экспериментальна и, следовательно, наиболее достоверна. Как оказалось, серодиагностика не может претендовать на роль конструктивного объективного метода. Максимально по серодиагностике можно проверять уровень родства, которое, однако, должно подтверждаться другими методами. Тем не менее нередко высказывают мнение, что будущее в построении филогенетических систем принадлежит биохимикам. «Никакой морфологии — одна химия», — провозгласил основоположник математической таксономии Р. Сокол.

В этой связи уместно привести такой пример. У человека, как известно, существуют группы крови; некоторые из них несовместимы. У шимпанзе группы крови как бы параллельны, т. е. они повторяют группы крови человека. Значит, можно переливать совмещаемые группы крови человека шимпанзе и наоборот. На этом основании биохимик-формалист мог бы вынести вердикт, что люди и шимпанзе, имеющие одну группу крови, более родственны между собой, чем люди, имеющие разные группы. Даже глава серодиагностической школы К. Мец признает, что разрабатываемый им метод недостаточно точен. Это можно подтвердить серией явно абсурдных показателей. Так, фасоль и рис дают положительную реакцию (свидетельство близкого родства), а фасоль и горох — отрицательную. Все же необходимо признать положительное значение серодиагностики как вспомогательного метода. Серодиагностический метод усовершенствован на основе работ бирмингемской школы Хокса.

Генетический метод. В последнее время этому методу придается большое значение, так как с его помощью представляется возможным воспроизводить филогенез в прямом эксперименте. Экспериментальные данные могут проливать свет как на родство изучаемых система-

тических категорий, так и на происхождение этого родства. Один из подобных примеров описывает Бауэр. При скрещивании двух видов львиного зева (*Antirrhinum glutinosum* × *A. majus*) во втором поколении был получен новый устойчивый вид — *A. rhinanthoides*. По свидетельству крупнейшего авторитета в вопросах гибридизации И. Лотси (1926), этот вид выходит за рамки родового диагноза львиного зева и больше подходит под диагноз рода погремок (*Rhinanthus*). Это и отмечено в видовом эпитете нового вида.

Но генетический метод дает материал и для мегафилогении. Так, экспериментальные данные самого И. Лотси (1916) дали ценный материал об эволюционном соотношении раздельнолепестных и безлепестных¹ групп покрытосеменных. Конечно, в данном случае речь идет не о прямых, а о косвенных данных для филогении. Но нужно иметь в виду, что «экспериментирование» над филогенезом осуществляется в довольно ограниченном масштабе — только на современных объектах и в рамках низших систематических категорий (вид, максимум род). Об ограниченных возможностях генетики и о ее претензиях создать «новую» систематику известно много критических высказываний. Так, Б. Козо-Полянский писал: «Вымершие растения, среди которых такое множество филогенетически важных представителей, доступны только в гербарном и музейном материале; систематические единицы выше рода, а чаще всего и выше вида, составляющие главное разветвление филемы (макросистематика), признаки, лежащие в основе главных систематических категорий (род, семейство, порядок, раздел, класс, тип), — все это для нее (т. е. для генетики) недоступно».

Гибридологический метод. Основоположник метода — И. Кёльрейтер. Суть его состоит в выяснении степени родства растений по результатам скрещивания. При этом считается, что родственно отдаленные виды не скрещиваются.

Метод успешно применяется для выяснения родства между систематическими группами растений на разных уровнях. Так, применяя циклические скрещивания пше-

¹ Было показано, что от вполне нормальной лепестной родительской пары горичвета получена безлепестная форма. Это свидетельство происхождения безлепестных от лепестных.

ницы персидской в рамках всего рода *Triticum*, Н. Вавилов установил филогенетическую обособленность этого вида. Велика роль гибридологического метода в работах ботаников-филогенетиков И. Лотси и М. Попова, которые придавали гибридизации решающее значение в эволюции мира растений. Так, М. Попов утверждал и доказывал, что гибридизация развивается на огромных по площади территориях и захватывает огромные массы видов растений и даже целые флоры. Он допускал гибридизацию между весьма отдаленными видами, относимыми к разным отделам высших споровых и семенных.

В создании новых сельскохозяйственных культур метод гибридизации — один из основных. Этим методом Е. Синская получила новые виды капусты. Г. Карпеченко в результате скрещивания редьки посевной и капусты вывел интересный тетраплоид. Не менее интересен оригинальный амфидиплоид сливы — *Prunus domestica* ($2n=48$), созданный В. Рыбиным в результате скрещивания алычи — *P. divaricata* ($2n=16$) и терна — *P. spinosa* ($2n=32$). Подобных примеров можно привести много.

В изучении закономерностей формирования гибридного потомства велика заслуга основоположника генетики Г. Менделя.

Специальные исследования, проведенные акад. Н. Цинным и его лабораторией, показали, что естественная нескрещиваемость представителей систематически отдаленных форм может быть преодолена искусственным путем. Методом отдаленной гибридизации были получены новые сорта хлебных злаков (гибриды пырея и пшеницы), а также совершенно новые культуры зерно-кормового направления. Метод отдаленной гибридизации тем более интересен, что отдаленные скрещивания могут привести не только к сочетанию полезных признаков и свойств компонентов в потомстве, но и к выявлению других, скрытых свойств их наследственности. Отсюда важность метода отдаленной гибридизации для филогенетических построений.

Энтомологический метод. В основе этого метода лежит гипотеза, что некоторые родственные виды насекомых питаются нектаром и пыльцой растений только определенных систематических групп, являясь их опылителями. На этом основании делают косвенные выводы о родстве растений.

Палинологический метод. Как известно, пыльца отлично сохраняется в течение геологического времени.

Как оказалось, при оценке уровня исторического раз-

вития таксона важное значение имеет не только сравнительно-морфологическое изучение пыльцы, но и ход микроспорогенеза. Этот метод становится более достоверным и перспективным в связи с разработкой нового способа получения ископаемой пыльцы. Изучение структуры пыльцы современных и ископаемых растений необходимо как для классификации, так и для филогении растений. Современные методы исследования (с помощью сканирующего электронного микроскопа и др.) позволяют широко использовать признаки строения пыльцевых зерен для систематики.

Кариологический метод. Этот метод близко примыкает и может рассматриваться в составе морфогенического (микроскопическая морфология, цитология). Он основан на изучении числа и морфологии хромосом.

Составляются кариограммы, где показаны число, форма, размеры хромосом и их частей в экваториальной плоскости в стадии метафазы. Основатели кариологического метода — С. Навашин и его школа (Л. Делоне, Г. Левитский и др.). Об информативной способности кариограммы (идиограммы) Г. Левитский писал: «Полная характеристика одной идиограммы — для вида с не очень малым числом хромосом — заняла бы место, пожалуй, не менее чем обычный диагноз вида по его внешним признакам». Сопоставление кариограмм дает ценный материал не только для установления степени родства, но во многих случаях позволяет устанавливать общие линии происхождения и развития близкородственных видов.

Тератологический метод. Основан на изучении уродств (терат) отдельных органов растений или их частей. При изучении уродств нередко выявляется ценный материал, необходимый для понимания происхождения этих органов, для филогении. Большое значение имеют случаи проявления атаксизма, т. е. признаков предков. По ним узнают о происхождении структуры, о направлении хода развития. Сверх того, уродства дают информацию для диагноза скрытых, потенциальных свойств в организме.

Как известно, учение В. Гете о «метаморфозе» основывалось на уродствах. Важный отправной материал для создания своей замечательной эвантовой теории происхождения цветка Г. Галлир получил путем изучения уродств цветков водосбора. Г. Де-Фриз обратил

внимание, что уродства листьев у кротона дают представление о происхождении «кувшины» у непентеса.

Тератология — источник особенно надежного материала для филогенетических выводов в тех случаях, когда между «нормой» и уродством имеются переходные формы. Б. Козо-Полянский (1950) справедливо отметил, что использование в отдельных случаях аномальных структур для филогении не противоречит закону необратимости¹.

Паразитологический метод основан на изучении свойств растений-хозяев по поведению — физиологической реакции на паразитов. Этот метод стал перспективным в сравнительно недавнее время, когда накопились достоверные факты, свидетельствующие о том, что некоторые родственные группы растений (роды, семейства) питают одних и тех же (или родственно близких) паразитов. В этом отношении более стойкие реакции дают грибы — эндопаразиты. Они, по выражению Н. Вавилова, выступают «в качестве реактивов разной чувствительности» для диагностики дробных систематических единиц. В отношении физиологии паразитизма Н. Вавилов писал: «Исходя из сходства реакций, проявляемого теми или другими видами по отношению к паразитическим грибам, исследователь в области экспериментальной генетики может пользоваться ими как индикаторами на родство, а следовательно, в некоторых случаях и на возможность скрещивания и получения гибридов между такими растениями».

Географический метод. При установлении филогенетических связей этот метод используют преимущественно для понимания пространственного (ареалогического) развития филогенеза. Сам по себе ареалогический метод для филогении средних и крупных таксономических категорий имеет косвенное значение. Можно утверждать, что центры возникновения родственных видов в основном совпадают. Но дальнейшая история распространения — экспансии этих видов, типы их миграции, а следовательно, и экологическая локализация чаще всего не совпадают.

На основании размера и формы ареала можно судить о возрасте изучаемых систематических единиц и их так-

¹ Имется в виду закон Л. Долло о необратимости эволюции.

сонов. Однако это правило, как оказалось, не имеет универсального значения¹.

Математический метод. В ходе многолетних исследований флоры и растительности, а также морфологических исследований в разных аспектах и на разных уровнях собран колоссальный фактический материал. Обработать этот материал можно только на основе современных математических методов и вычислительной техники. Для решения вопросов эволюции отдельных систематических групп растений уже сейчас применяются некоторые положения кибернетики.

В работу систематика внедряются методы, связанные с теорией вероятностей и математической статистикой — дисперсионный, дискриминационный и др. Но для решения задач систематики, возможно, будут развиты новые математические дисциплины. Автоматизированная обработка разносторонней и обильной информации не только ускоряет работу систематика, но и сама обработка материалов будет более точной в силу быстроты и легкости перепроверки.

Главные орудия естествоиспытателя — наблюдение и размышление (выражение К. Бэра) ничто и никогда не способно заменить. Техника, пусть самая изощренная, только убыстряет процесс познания природы человеком. Можно указать на разработку Р. Фишером специального математического метода для дискриминационного анализа в мире растений (Урбах, 1969). Аппарат Фишера используют при дискриминации (включая и идентификацию) растений в рамках критических групп (таксона).

Математические методы работы и автоматизация настоятельно требуют разработки универсальных методов получения информации. Это прежде всего связано с разработкой теории признаков, их оценкой и соподчинением на разных уровнях системы. Ныне в этой сфере доминирует в основном субъективный подход. В этой связи нужно вспомнить особую математическую школу нумерической таксономии (Р. Сокол и др.), т. е. число-

¹ Имеется в виду закон Уиллса: ареал пропорционален его возрасту. Это правило, как утверждает автор, имеет силу закона только в случае, если оперируют с группой растений не менее чем из 10 родственных видов, сходных по географической характеристике, и если историю их экспансии рассматривают в течение большого периода времени.

вую оценку родства и сходства между систематическими группами растений. Суть метода — в использовании математического аппарата факторного анализа. Большое число признаков (порядка многих десятков) сводится к немногим факторам. Однако представители этой школы полностью упускают из поля зрения ход внутривидовой изменчивости и полиморфизм. К сожалению, это не единственный дефект приверженцев нумерической школы. Так, например, они исходят из ложной антидарвинистской предпосылки (принцип Адансона), что все признаки структуры равноценны для классификации. Значит, гомологичные признаки они рассматривают наравне с конвергентными и т. д.

Говоря о математическом методе в систематике, нужно иметь в виду не только техническую сторону, но прежде всего математическую логику. Внедрению же математической логики в систематику положено лишь начало (Дж. Грегг и др.).

Оригинально подошел к проблеме классификации И. Виноградов, сделав оценку кодекса прогрессивных признаков. Это новые признаки, которые дают преимущества для той группы растений, где они возникли. Наряду с прогрессивными признаками, характеризующими развивающиеся (преуспевающие) таксоны, существует и другая группа признаков — консервативных, которые свойственны всем представителям (видам) того же таксона. Уровень эволюционного развития определяется по степени преобладания тех или других признаков, т. е. «прогрессивных» и «консервативных». При преобладании первых получается «гетеромерный» морфологический строй, при преобладании вторых — однородный — «гомеомерный».

Для оценки уровня однородности И. Виноградов разработал шкалу баллов в отношении наиболее существенных признаков структуры цветка и плода. Таким образом, И. Виноградов предложил для филогенетических построений (и выводов) количественный анализ.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

В составе этого наиболее высокоорганизованного подцарства только один отдел. Называют его по-разному, но наиболее часто Покрытосеменными — Angiospermyta (Angiospermae), Цветковыми — Anthophyta, Магнолиевыми — Magnoliophyta или Пестичными — Gynoesciatae. Поскольку подцарство Побеговых пестичных монотипное, его характеристика совпадает с отделом Покрытосеменных.

Как и в отделах предыдущего подцарства, наблюда-

ется отчетливое чередование воспроизводящих друг друга диплоидной спорофазы и моноплоидной гаметофазы. Кроме того, здесь в качестве новообразования закономерно образуется вторичный эндосперм (белок). Этот феномен, как и зародыш, формируется в результате оплодотворения, т. е. слияния двух компонентов — мужского (спермия) и женского (вторичного ядра женской гаметофазы). Однако в данном случае зигота создает не зародыш в целях воспроизведения, а продукт питания для молодого спорофита — вторичный белок.

Покрытосеменные — один из наиболее обособленных отделов, в том числе и от голосеменных. Существенные отличия связаны со строением цветка, особенностями структуры органов полового размножения и ходом полового процесса.

Все семенные растения — *Gymnospermae* и *Angiospermae* имеют семязачатки (семяпочки). Основой семязачатка является мегаспорангий, видоизмененный как в структурном, так и в функциональном отношении. Его здесь называют ядром семязачатка или нуцеллусом. Одна из важнейших структурных особенностей семязачатка по сравнению с мегаспорангием — появление особого защитного покрова — интегумента.

В строении гаметофитов, в ходе полового процесса, как и в развитии семян, наблюдаются существенные различия.

Покрытосеменные

1. Семязачаток находится под покровом мегаспоролистиков (плодолистиков).
2. Женский гаметофит, или заросток, в виде зародышевого мешка с 8 ядрами (клетками).
3. Развитие семязачатка и образование семян происходит сравнительно быстро, особенно у травянистых жизненных форм, иногда за 3—4 недели (максимум за один вегетационный период).
4. Мужской гаметофит — пыльца — состоит из вегетативной клетки и репродуктивной.

Голосеменные

1. Семязачаток лежит открыто, на верхней (адаксиальной) стороне семенной чешуйки (мегаспорофилла).
2. Женский гаметофит, или заросток, в виде эндосперма (первичного!) с 2 архегониями.
3. Развитие семязачатков и образование семени происходит очень медленно (у сосны около 18 месяцев!), причем интервал между опылением и оплодотворением, например у сосны, около 13 месяцев.
4. Мужской гаметофит состоит из 2 или нескольких проталлиальных клеток, антеридиальной и вегетативной.

Б. Двойное оплодотворение; в результате формируется диплоидный зародыш (спорофаза), который развивается за счет триплоидного вторичного эндосперма или перисперма (спорофаза).

5. Оплодотворение одинарное; в результате формируется диплоидный зародыш (спорофаза), который развивается за счет первичного (многоплоидного) эндосперма (гаметофаза).

Установлен комплекс различий между голосеменными и покрытосеменными. С другой стороны, выявлены признаки и сходных структур, которые позволяют говорить о преемственных связях и общем происхождении некоторых групп голосеменных и покрытосеменных. Но сходство, во многих случаях конвергентное, еще не говорит о родстве, и данные сравнительно-морфологических исследований в ходе органогенеза, особенно органов полового воспроизведения и семени, все более увеличивают и без того непроходимый барьер между ними.

Однако сравнительные исследования гистологических (трахеальных) элементов древесины (П. Грегус, А. Яценко-Хмелевский и др.) дают известные основания для установления искомой преемственности. Оказалось, что по строению центрального цилиндра (стелы) и проводящим элементам покрытосеменные более близки к папоротникам, чем к саговникам. К тому же у покрытосеменных и у примитивных папоротников совпадает способ (эуспорангиатный) заложения спорангиев.

В отличие от всех предыдущих отделов высших растений покрытосеменные имеют особый орган — плод, развивающийся из цветка. Важнейшие функции плода: 1) защита семязачатка (семени) и 2) распространение семян (диссеминация).

Число видов покрытосеменных точно не установлено, но ориентировочно приводят от 170 тыс. до 250 и даже 300 тыс. В данном случае решающее значение имеет разное понимание объема вида — дробное или крупное. Так или иначе, но ясно одно — покрытосеменные — самая многочисленная группа растений, ныне процветающая. Как наиболее приспособленные к современным условиям жизни, они широко распространились и господствуют в разнообразных ландшафтах суши. Поэтому их нередко называют победителями в борьбе за существование, которая длилась целые геологические эпохи,

Все остальные группы континентальных растений по сравнению с покрытосеменными отступили на второй план¹.

Таким образом, покрытосеменным принадлежит важнейшая роль в жизни природы нашей планеты. Вся история развития современного мира животных, особенно млекопитающих и птиц, возникновение самого человека связаны с цветковыми растениями.

Дело в том, что до появления покрытосеменных на Земле не было необходимого изобилия продуктов питания. Семена и стебли некоторых голосеменных (цикас) да корневища 2—3 видов папоротников не могли составить необходимую кормовую базу для млекопитающих и птиц.

Среди покрытосеменных встречаются многие группы видов, приспособленных к разнообразным условиям жизни, в том числе и к экстремальным в арктических странах и знойных песках пустынь, солончаках, в пресных и морских водоемах². Можно сказать, что необозримому многообразию местообитаний в природе соответствует такое же многообразие видов. Действительно, только среди покрытосеменных встречаются столь контрастные виды, как баобаб — *Adansonia digitala* (африканская саванна) и пажитник крупноцветковый — *Trigonella grandiflora* или туркменский — *T. turkmena*. Первое растение — колосс, достигающий 8 м в поперечнике и возраста 5000 лет. Второе — карликовая травка, вырастающая в знойное лето всего лишь на 5—10 см высоты и проходящая полный жизненный цикл за 5—6 недель (эфемер среднеазиатских каменистых полупустынь). Подобные контрасты можно видеть даже в рамках одной систематической группы в пределах близких родов. Так, вербена гибридная — *Verbena hybrida* — однолетнее растение. В этом же семействе вербеновых представлены такие виды, как тековое дерево — *Tectona grandis* высотой до 80 м и диаметром до 4 м.

¹ Только в глубинах морских вод господствуют водоросли; вблизи вечных льдов (Арктика, Антарктида, высокогорья) преобладают лишайники и мхи.

² Общее число водяных растений — пресноводных и океанических — не превышает 150 видов.

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Конец XIX и особенно начало XX вв. ознаменовались интенсивными поисками возможных предков покрытосеменных. Новые для того времени данные, прежде всего палеонтологические, представлялись обнадеживающими. Только за последнее полу столетие опубликовано около 30 систем покрытосеменных. Каждая из них рекомендуется в качестве филогенетической. Кроме того, в СССР и за рубежом появилась серия работ, посвященных происхождению покрытосеменных. И все же многие вопросы, по крайней мере самые главные, еще не решены. Так, например, не ясно, каковы предки покрытосеменных.

В качестве возможных предков выдвигались разные систематические группы голосеменных и даже высших споровых. Было создано множество теорий. Например, теория происхождения однодольных от полушниковых — *Isoetes* из отдела Плаунообразных. Некоторые теории стали популярными и перспективными, например стробильная теория (Ч. Бесси, Г. Галлир, А. Гроссгейм, Н. Буш и др.). Она базируется на ископаемых остатках богатой и широко распространенной флоры беннеттитов (триас — верхний мел с расцветом в юре). К этой теории склоняет внешнее сходство цветка примитивных покрытосеменных (например, магнолиевых — *Магнолиaceae*) и стробила беннеттитовых. Напомним, что стробилы у них обоеполые, нередко со стерильной оберткой. Большинство систематиков-филогенистов и морфологов считают, что цветок покрытосеменных произошел в результате видоизменения обоеполой шишки, или стробила, голосеменных.

Основные этапы эволюции цветка представлены следующим образом:

1. Свертывание мегаспорофиллов (семенных чешуй), срастание их краев — образование пестика. Так, из мегаспорофиллов, где семязачатки лежат открыто (голосеменные), возникает пестик, где семязачатки располагаются внутри завязи (покрытосеменные). Плод развивается из видоизмененных мегаспорофиллов — семенных чешуй, именуемых у покрытосеменных плодостиками.

2. Микроспорофиллы также подвергаются метаморфозу: они становятся листовидными, число микроспорангиев сокращается до 4. Микроспорангии срастаются парами. Так возникает четырехгнездный пыльник. Листовидный микроспорофилл видоизменяется в тычиночную нить и связник.

3. Формирование гамет у покрытосеменных и форма полового процесса имеют существенные отличия в образовании женских гамет и развитии семязачатка (мегаспорангия). Структура молодого семязачатка у голосеменных и покрытосеменных не имеет существенных различий.

Принципиальные отличия наблюдаются в характере развития женского гаметофита, опыления и оплодотворения. Однако детальный сравнительный анализ соответствующих компонентов стробила беннеттитов и цветка исключает гомологии между ними. Имеется в виду прежде всего сравнительный анализ строения микро- и мегаспорофиллов. Так, крупный и перистосложный микроспорофилл у беннеттитовых не может быть исходной формой для тычинки покрытосеменных. Не менее трудно вывести пластинчатый мегаспорофилл с многочисленными семязачатками на адаксиальной стороне (*Gynoeceatae*) из мегаспорофилла беннеттитовых с терминальным семязачатком.

Словом, теперь уже доказано, что цветок покрытосеменных развивался независимо от шишки беннеттитовых. Вероятнее всего, что беннеттитовые и покрытосеменные произошли от разных предковых форм какой-то общей группы голосеменных, еще не обнаруженных палеонтологами.

Макро- и микроскопическая структура вегетативных органов (мощная сердцевина, тонкий сосудистый цилиндр и гомоксилярность у беннеттитов) также противоречит возможности преемственных связей.

Итак, беннеттиты вряд ли можно рассматривать в качестве «предкового ствола» покрытосеменных.

Еще более сокрушительная критика обрушилась на теории, где в качестве предков цветковых выдвигались хвойные (теория «хвойные — сережкоцветные»), гнетовые, кейтониевые, корданты, саговниковые и др.

Все большего внимания заслуживает теория гибридного происхождения покрытосеменных (М. Попов). Палеоботанические данные согласно свидетельствуют об

одновозрастности большого разнообразия макроструктуры тела и репродуктивных органов первичных семейств покрытосеменных. Если это так, то гибридогенная теория лучше других способна объяснить одновременное их появление как результат отдаленной гибридизации и последовавшего затем расщепления.

Словом, происхождение покрытосеменных в наши дни можно представить лишь в общих чертах.

В решении этого принципиального вопроса особое значение имеет сравнительно-морфологический анализ структуры вегетативных и репродуктивных органов, например превращение мегаспорангиев в семязачатки, а затем в семя, линейное расположение мегаспор в тетрадах и т. д. Важнейшее значение, как и прежде, имеет анализ хода развития споро- и гаметофазы, а также физиологический и биохимический анализы. Выяснение достоверных ближайших предков и реального хода эволюции — насущная первоочередная задача филогенетической систематики.

В истории развития царства растений различают, как отмечалось, 3 периода: водорослей, высших споровых, семенных. Значит, первоисточником высших растений явились автотрофные таллофиты — водоросли, вернее всего морские зеленые.

Большинство современных систематиков, например Д. Зеров (1973), длительный путь эволюции от зеленых водорослей до семенных растений признает за единую линию развития — филу. Другими словами, они признают монофилитическое развитие автотрофных растений в целом.

В недавнее время О. Хагеруп (1934—1939) выдвинул новую точку зрения о дифилитическом (т. е. от двух исходных форм) происхождении покрытосеменных. Он полагает, что они возникли из цикадовых (или кордантовых) и шишконосных (или гнетовых). Эта точка зрения маловероятна и даже фантастична.

Прямых доказательств реального хода эволюции, которые могла бы дать палеонтология, нет. Поэтому по необходимости приходится искать надежные косвенные данные. Наиболее существенные из них следующие:

1) наличие одинаковых фотосинтезирующих пигментов, единой общей схемы фотосинтеза, а также начальных и конечных продуктов фотосинтеза;

2) данные молекулярной биологии, например после-

довательность аминокислот в дыхательном ферменте (цитохром С);

3) многообразие мужских гамет, в том числе сходных со сперматозоидами высших;

4) сходство в использовании солнечных лучей и др. К числу наиболее надежных косвенных данных можно отнести и изучение эволюции полового воспроизведения. Наиболее примитивную (изначальную) форму полового воспроизведения можно видеть у примитивных водорослей. Так, у хламидомонады в жизненном цикле чередуется одноклеточная гаплоидная фаза с одноклеточной же диплоидной. В данном случае, возможно, имеется изначально наиболее примитивный жизненный цикл.

В дальнейшем жизненный цикл и половой процесс эволюционировали в разных направлениях. В одних случаях многоклеточная гаметофаза (n хромосом) чередуется с одноклеточной спорофазой ($2n$ хромосом), представленной только зиготой, где и совершается редукционное деление (у многих групп зеленых водорослей). В других случаях констатирован прямо противоположный ход эволюции цикла развития: спорофаза ($2n$ хромосом) многоклеточна, гаметофаза (n хромосом) одноклеточна, представлена только гаметами. Легко догадаться, что мейоз свершается только в процессе формирования гамет. Такой, на первый взгляд, парадоксальный случай распространен достаточно широко (сифоновые водоросли, диатомовые, а также некоторые бурые, например *Fucus*).

Конечно, в качестве предковых форм предполагаются не современные водоросли, а давно вымершие. Возможно, это была особая группа, известная под названием *Prototaxites* — *Nematophycus* — *Nematophyton*. По своей структуре они были близки к архаичным высшим растениям, ныне уже вымершим.

Косвенные методы изучения филогенеза явно недостаточны для выяснения трех основных вопросов. Первый — каковы были действительные предки разных отделов высших растений, в том числе покрытосеменных. Второй — место возникновения изучаемых таксонов, в данном случае покрытосеменных. Третий — геологическое время их возникновения.

ВРЕМЯ И МЕСТО ПОЯВЛЕНИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Для изучения хода эволюции, равно как и для раскрытия общих закономерностей распространения и распределения покрытосеменных, важнейшее значение имели бы сведения о том, на каком участке Земли они впервые появились.

Убежденность филогенистов прошлого поколения в том, что покрытосеменные возникли в домеловое время, подверглась мотивированной критике. Достоверные палеоботанические свидетельства относятся к среднему мелу, т. е. 100 млн. лет назад. Но в это время покрытосеменные были уже широко распространены на континентах. Логично предположить их возникновение в раннем мелу, т. е. 120—130 млн. лет назад.

В настоящее время происхождение покрытосеменных связывают с влажными тропиками. Вопрос только в том, какой именно район тропиков их родина. Отсутствие живых примитивных форм или местонахождений их ископаемых остатков давало повод для разных догадок. Так, высказывалось предположение, что родина покрытосеменных на дне океана, на затонувшем материке Панфик (Г. Галлир). М. Голенкин в качестве таковой называл южную Ангариду и Океанию; И. Бейли (США) — гипотетический материк Гондвану. На основе статистического анализа распределения современных примитивных форм покрытосеменных в качестве первичного очага их возникновения выдвигается современная тропическая зона.

В пользу возникновения покрытосеменных в тропиках свидетельствует высокая концентрация здесь представителей исходной жизненной формы покрытосеменных — деревьев. В тропиках сосредоточено около 120 тыс. видов деревьев и кустарников, причем многие тропические семейства представлены только древесными видами, например Двукрылоплодные — *Dipterocarpaceae*. Следовательно, в тропиках предполагаемый центр происхождения совпадает с современным центром видового разнообразия покрытосеменных. По данным современных ботаников (Р. Торон и др.), первые покрытосеменные появились в Юго-Восточной Азии, Юго-Восточном Китае, на п-ве Индокитай и сопредельных территориях.

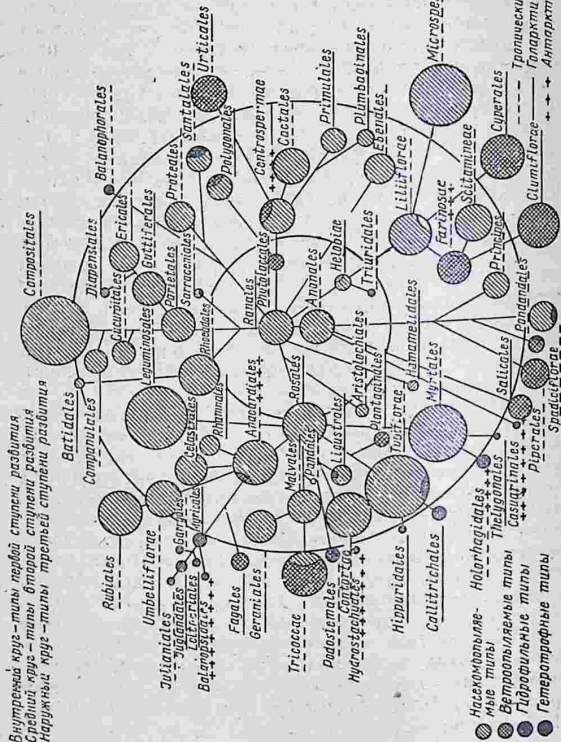
ПЕРВЫЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Вопрос о первичной модели покрытосеменных решен в пользу многоплодниковых. Но они представляют собой неоднородную группу. Какая же из них наиболее контактирует с голосеменными? Большинство исследователей высказываются за магнолиевые.

Один из показателей эволюции покрытосеменных — специализация их цветка по отношению к различным агентам — переносчикам пыльцы и к перекрестному опылению. Поэтому важное значение имело бы выяснение вопроса, какой способ опыления первичен: ветровое опыление — анемофилия, как у голосеменных, или зоофилия¹. Высказывают предположение (Меттфельж, 1930), что первичным было самоопыление. Однако, как показывают подробные анализы структуры цветка (работы Н. Первухиной, 1967, и др.), в рамках отдельных семейств и родов многоплодниковых совмещались и анемофилия, и зоофилия (энтомофилия и, в частности, кантарофилия), и, возможно, самоопыление. У первичных покрытосеменных еще не было строгой специализации к агентам — переносчикам пыльцы. В этом отчасти и состоит их примитивность. В дополнение к сказанному необходимо привести выводы карие систематиков, которые основываются на изучении кариеграмм (структуры и числа хромосом) у родственных групп растений. Оказывается, что у магнолиевых хромосом в гаплоидной фазе 19. Такое число не может быть изначальным, оно могло возникнуть в результате гибридизации (аллоплоидия) от родительских форм, одна из которых имела в гаплоидной фазе $n=12$, а вторая $n=7$ хромосом.

Вновь возникает вопрос, какое же семейство из числа многоплодниковых — аноноцветных должно рассматриваться в качестве исходного для всех остальных? На этот вопрос вряд ли будет дан сколько-нибудь удовлетворительный ответ, потому что ряд семейств из числа многоплодниковых имеет приблизительно равные основания рассматриваться в качестве исходных. В этой

¹ Зоофилия подразделяется на энтомофилию — опыление насекомыми (в том числе кантарофилию — жуками, мирмекофилию — муравьями, хироптерофилию — летучими мышами, орнитофилию — птицами и др.).



связи заслуживает внимания вывод А. Имса (1964) о том, что многоплодниковые имеют ряд параллельных и независимых линий развития. Этот вывод позднее был подтвержден на разнообразном материале, в частности Н. Первухиной (1967). Значит, в основу системы покрытосеменных нужно ставить не одно семейство, например магнолиевые, винтеровые или лавровые, а ряд семейств. Этот ответственный вывод для эволюционной систематики — филогении вполне согласуется с общей концепцией о монофилетическом развитии покрытосеменных.

Общее направление эволюции покрытосеменных наиболее удачно отражено в системе отечественного систематика акад. А. Гроссгейма (рис. 74). Ему были близки воззрения как О. П. Деканодоля — строителя монументальной системы покрытосеменных, так и Ч. Бесси (1915) — автора одной из наиболее популярных систем. Однако у Гроссгейма, как и у Бесси, линии развития — филы слишком большие и заслуживают дальнейшей дифференциации. Анализ отдельных природных групп покрытосеменных на основе не только структуры цветка, но и жизненных форм показывает, что генетически близкие филы, связанные «кровным родством», относительно короткие. Они объединяют всего 2—3 порядка. Отсюда и вытекает метод обзора покрытосеменных в аспекте групп порядков.

В нашем курсе приводятся лишь некоторые группы порядков, но преимущественно такие, которые, по данным филогенетической систематики, имеют узловое значение в понимании общей эволюции покрытосеменных. В рамках этих групп рассматриваются семейства, роды и виды, наиболее важные с сельскохозяйственной точки зрения. Всего будет рассмотрено 11 групп порядков, в том числе в рамках двудольных — 8: 1) Многоплодниковые, 2) Розаннородные раздельнолепестные, 3) Розаннородные безлепестные, 4) Розаннородные спайнолепестные, 5) Стенкоположные раздельнолепестные, 6) Стенкоположные спайнолепестные, 7) Центральнотычинные раздельнолепестные, 8) Центральнотычинные безлепестные. Однодольные подразделены на 3 группы порядков: 9) Чашечкоцветные, 10) Венчикоцветные и 11) Чешуецветные.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

История классификации цветковых растений берет начало с 80-х годов XVI столетия. Однако и в настоящее время трудности создания филогенетической системы покрытосеменных еще не преодолены. Наиболее популярен опыт подразделения покрытосеменных на 2 класса: двудольные, или магнолиописиды, и однодольные, или лилиописиды. Далее каждый из классов дифференцируют на подклассы. Класс двудольных (180 000 видов, 10 000 родов, 325 семейств) подразделяют (А. Тахтаджян, 1980) на 7 подклассов. Однодольные (60 000 видов, 3000 родов, 65 семейств) — на 3 подкласса. Дискуссия о правомерности такого разделения длится давно.

Дело в том, что между названными классами нет четких морфологических границ. Длительное время дискутировался вопрос — какой из классов более древний? При этом одни ученые убеждены, что более древними являются однодольные, другие считают — двудольные; третьи высказываются за одновозрастность обоих классов, параллельное их развитие от единого предкового ствола (филы).

Важнейшие и легко контролируемые признаки различия следующие:

Класс Двудольные

1. Зародыш обычно имеет 2 супротивные боковые семядоли; между ними терминальная почечка.
2. Цветок со спиральным расположением цветочных частей (примитивные систематические группы); у большинства мутунок цветочных частей пятичленные (пять лучей симметрии), редко цветки четырехчленные; хорошо обособлены чашечка и венчик.
3. Спородерма (оболочка пыльцы) трехборздная (только у примитивных групп одноборздная).
4. Листья простые и сложные с перистым жилкованием (листовая пластинка часто более или менее расчленена).

Класс Однодольные

1. Зародыш с одной верхушечной семядолей; почечка боковая (латеральная).
2. Спиральное расположение очень редко, лишь у наиболее примитивных; мутунок цветочных частей трехчленные; чашечка и венчик обычно сходные (простой околоцветник).
3. Спородерма одноборздная (а не трехборздная).
4. Листья только простые с параллельным или дуговидным жилкованием (листовая пластинка цельная).

5. Есть типичный камбий и вторичное утолщение (исключения редки); сосудисто-волокнистые пучки открытые.

5. Типичного камбия нет (однако слабовыраженный пучковый камбий иногда представлен); сосудисто-волокнистые пучки закрытые, вторичного утолщения поэтому нет, исключения редки (юкка, древовидные драцены).

6. Зародышевый корешок имеет преимущественное развитие и формирует уже у проростка главный корень и его систему (задержка с развитием главного корня известна у нимфейных, лютиковых, сельдерейных).

6. Зародышевый корешок задерживается в росте, а затем рано отмирает, главный корень и его система обычно не развиты; взамен сильно развивается система придаточных (адвентивных) корней.

Можно привести и другие признаки различия, менее стабильные. Биохимики, например, считают, что продукты жизнедеятельности у двудольных разнообразны и в химическом отношении более сложны. Они вырабатывают дубильные вещества, каучук, гуттаперчу, смолы, разнообразные витамины, алкалоиды и гликозиды; среди них много физиологически активных, имеющих медицинское значение. Их семена в отличие от однодольных содержат жирные масла и разнообразные вкусовые вещества (горчица, черный перец, мускатный орех и др.).

Ни один из приведенных «основных» признаков различия не является вполне устойчивым. Для разделения однодольных и двудольных необходимо сопоставлять весь кодекс признаков.

Наряду с явными различиями однодольные и двудольные обнаруживают большое сходство в структурном (морфологическом), физиолого-биохимическом и эколого-географическом отношениях. Все это — яркое свидетельство общности их происхождения. Такая концепция подкрепляется и палеонтологическими данными. Остатки хорошо развитых однодольных найдены среди остатков наиболее древних двудольных.

Систематические группы однодольных появлялись, по-видимому, от разных предковых форм. Только так можно объяснить отсутствие верных показателей родства между многими порядками однодольных (Лилейными — *Liliales*, Сусаковыми — *Butomales*, Частуховыми — *Alismatales* и др.). С другой стороны, явственные близкие связи наиболее просто устроенных водяных однодольных частуховых с двудольными нимфейными.

ГЛАВА IX

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ,— DICOTYLEDONEAE, MAGNOLIOPSIDA

Двудольные покрытосеменные обычно объединяют в один класс — *Dicotyledoneae*, или *Magnoliopsida*.

Общее число видов свыше 200 000 (около 10 000 родов и 300 семейств). Важный элемент структуры, который обычно кладут в основу классификации, — околоцветник. Автор первой настоящей естественной системы А. Жюсье (1789) дифференцировал двудольные на 3 подкласса: Безлепестные — *Apetalae*, Однолепестные — *Monopetalae* и Многолепестные — *Polypetalae*.

В дальнейшем, при более дробной классификации двудольных, структуре околоцветника также отводилась первоочередная роль. И это можно сказать не только в отношении старых филогенетических систем (Энглер, 1887), но и более новых, построенных на других теоретических основах (Галлир, 1912; Бесси, 1915; Хатчинсон, 1926, и др.).

Нередко в ранг особого подкласса выделяют двудольные, лишенные околоцветника (Первичнопокровные — *Archychlamydeae*), а также с простым околоцветником (Однопокровные — *Monochlamydeae*).

Двудольные с двойным околоцветником, но свободным венчиком выделяют в особую группу свободнолепестных — *Dialypetalae*; сростнолепестные — *Sympetalae*, имеющие двойной околоцветник, но сросшийся венчик, подразделяют на пятикруговые — *Pentacycliae* и четырехкруговые — *Tetracycliae*.

Ряд авторов фундаментальных филогенетических систем, в том числе отечественных (Н. Буш, Н. Кузнецов, А. Тахтаджян), отрицательно относились к дифференциации двудольных на свободно- и спайнолепестные.

Споры в отношении принципов подразделения двудольных (и покрытосеменных в целом) на подклассы делятся уже давно. В последнее время все более настоятельно выдвигается необходимость помимо цветка принимать во внимание особенности структуры других ор-

ганов, в том числе вегетативных, а также данные физиологии и биохимии, микроскопической морфологии и др.

Главный же накал самой длительной и жаркой дискуссии между ботаниками-филогенистами развивался в связи с двумя краеугольными вопросами. Первый — какая группа среди покрытосеменных — двудольных изначально наиболее примитивна и, следовательно, исходна для всего отдела? Этот вопрос рассмотрен в разделе истории систематики. Все зависит от представлений о возможных предках покрытосеменных. В этом плане наиболее контрастны две научные концепции, две школы. Р. Ветштейн и А. Энглер, а также их приверженцы наиболее древними из покрытосеменных считали Однопокровные — *Monochlamydeae*. Первый порядок этого подкласса — Казуариновые — *Casuarinales* представлен древесными жизненными формами, цветки раздельнополые, лишенные околоцветника, опыление ветровое. Научной основой этих взглядов была псевдантовая теория происхождения цветка (с. 226). Вскоре после работ Ветштейна (1911) появились две принципиально важные работы, которые потрясли научный фундамент немецкой ботанической школы — псевдантизма. Авторами этих работ, открывших новую эпоху в развитии систематизирующей ботаники, были Г. Галлир (1912) и Ч. Бесси (1915). Позиция Галлира состояла в следующем. Во-первых, покрытосеменные берут начало от одного предкового ствола — монофилетическое происхождение; во-вторых, предки их — вымершие голосеменные типа беннеттитов или цикадовых. Галлир исходил из эвантовой теории происхождения цветка, являясь одним из виднейших ее создателей (галлиризм). По его мнению, однопокровные — высокоспециализированная и в связи с этим сильно редуцированная группа покрытосеменных. В основу предложенных систем Г. Галлир и Ч. Бесси кладут многоплодниковые — *Polycarpicae*. Их изначальная примитивность обстоятельно мотивирована.

Второй из основных нерешенных вопросов — какова же последовательность крупных систематических единиц (подклассов и порядков) двудольных и всех покрытосеменных в целом? Палеонтологические данные ничего не дают для установления последовательности подклассов и порядков. Более того, в одних геологических пластах нередко лежат бок о бок древнейшие представители раздельнолепестных, сростнолепестных и безлепестных. Таким образом, создается убежденность в одновозрастности всех древнейших семейств. В этой связи интересно привести концепцию филогенеза покрытосеменных М. Попова (1954) — основоположника флорогенетического метода в систематике. Он утверждает, что основная масса современных семейств возникла одновременно. Одновозрастность первичных семейств объясняется происхождением их в результате гибридизации древних голосеменных типа беннеттитовых, с одной стороны, и гнетовых — с другой. В результате последовавшего расщепления гибридов появившиеся семейства действительно являются одновозрастными, возникшими сразу, т. е. параллельно, а не последовательно. М. Попов выделяет такие систематические категории: Многоплодниковые — *Polycarpicae*, Синкарпные — *Syncarpae*, Сростнолепестные — *Sympetaleae* и др. При этом он утверждает следующее: «...указанным категориям (подклассам) я не придаю никакого филогенетического значения; стало быть, порядок их может быть какой угодно. Можно, например, однодольные ставить перед двудоль-

ными, как это делают многие систематики немецкой школы, в частности Энглер, или поступать наоборот, как делают французы и англичане». В связи с этим и в целях унификации последовательности систематических групп антофит М. Г. Попов предложил систему О. Декандоля — автора «вечной системы» покрытосеменных. Как ни парадоксально, но эта система легла в основу многих последующих (Энглер, Бентам и Гукер, Бесси, Гроссгейм и др.).

Успехи создания достаточно проработанной филогенетической системы в будущем зависят от того, насколько широко и последовательно будут использованы данные и методы работы точных наук, прежде всего биохимии и генетики, физиологии и математики и др., насколько филогенисты нашего времени смогут выдвинуть новые идеи — новые, более фундаментальные теории.

Группа порядков Магнолиевидные, или Многоплодниковые, — Magnollanae, Polycarpicae

К магнолиевидным относится около 40 семейств. Многие из них находятся на разных путях исторического развития и специализировались в разных направлениях. С точки зрения эвантовой (стробилиарной) теории, магнолиевидные, несомненно, наиболее примитивные из всех покрытосеменных, представленных в современных флорах мира или ископаемых.

Их примитивность отчетливо заметна в структуре цветка, которая нередко приближается к стробилу голосеменных, что выражается в хорошо развитой оси, неопределенно большом числе и спиральном расположении цветостебельных членов околоцветника, андроцея, гинецея. Среди магнолиевидных встречаются вечнозеленые деревья — господствующая жизненная форма голосеменных — единственно возможных ближайших предков покрытосеменных. В ряде случаев сохранились общие черты микроскопического строения вегетативных органов. Так, в древесине стеблей *Drimys* (Южная Америка, Австралия) встречаются только трахеиды с окаймленными порами, свойственные голосеменным. Некоторые многоплодниковые, как и голосеменные, имеют внутренние железки с эфиром. В пользу большой древности многоплодниковых свидетельствуют ботанико-географи-

ческие факты, а именно — разорванные (дизъюнктивные) ареалы, когда один участок ареала находится в Северной Америке, а другой — в Юго-Восточной Азии. Палеоботанические данные дают основание утверждать, что в меловом периоде магнолиевые простирались до высоких широт северного (Гренландия, Аляска) и южного (Австралия) полушарий. Достоверные древнейшие остатки известны в среднем мелу. Описаны десятки ископаемых видов магнолий и тюльпанного дерева — *Liriodendron tulipifera* из Западной Сибири, Урала, юга Украины, Западной Европы. Большого внимания как признак примитивной структуры заслуживает совмещение у многих магнолиевидных свойств двудольности и однодольности.

Семейства магнолиевидных возникли, вернее всего, одновременно и получили достаточно широкое развитие уже в поздней юре (т. е. около 140 млн. лет назад). Большинство семейств монотипные или олиготипные.

Многоплодниковые — центральная группа покрытосеменных. Многие ныне прогрессирующие линии, или стволы, развития покрытосеменных связаны своим происхождением с многоплодниковыми. Даже однодольные, например лилейноцветные, несомненно, связаны с ранальевыми, а пальмоцветные — с аноновыми.

К группе порядков Магнолиевидные следует отнести следующие порядки: Магнолиецветные — Magnoliales, Лавроцветные — Laurales, Перечноцветные — Piperales, Кирказоноцветные — Aristolochiales, Лютикоцветные — Ranunculales, Нимфейноцветные — Nymphaeales.

Порядок Магнолиецветные — Magnoliales

В составе порядка 8 семейств (165 родов, около 2600 видов). Важнейшие из них магнолиевые — Magnoliaceae, аноновые — Anonaceae, лимонниковые — Schizandraceae. Очень близко к ним Degeneriaceae¹. Здесь объединены преимущественно вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники тропических и субтропи-

¹ Эндемичное семейство (о. Фиджи). Своеобразная структура гинцея — простого апокарпного. Края плодolistиков не только не срстаются, но и значительно отстоят друг от друга. Такой феномен наблюдается у некоторых магнолиевых и у резедовых. В этом можно усматривать реверсию к голосеменности.

ческих стран. В паренхиме стеблей и листьев имеются особые клетки — идиобласты, заполненные эфирными маслами. Микроспоры с однобороздчатой стенкой (признак примитивного строения). Гинецей апокарпный, реже более высокой организации.

Древесные магнолиецветные во флоре СССР встречаются только в южных районах в качестве интродуцированных растений. Одни из них разводятся как декоративные, другие — как сельскохозяйственные культуры. По-видимому, наиболее перспективное значение имеют виды родов магнолия — *Magnolia* (декоративное) и азимины — *Asimina* (плодовое). Культура их может быть значительно продвинута на север. Так, в городских и парковых насаждениях г. Львова растут и проявляют высокую жизненность 15 видов и форм магнолий. В Закарпатье также разводят камфарное дерево — *Cinnamomum camphora* и др.

Для понимания происхождения и развития покрытосеменных важное значение имеют винтеровые и магнолиевые. Важно отметить, что названные семейства, как и другие, длительно специализировались в разных направлениях и современные их представители имеют существенные различия. Трудно поэтому отдать предпочтение какому-либо из них в качестве родоначальника остальных. Вероятнее всего, что большинство семейств порядка возникло одновременно.

Некоторые семейства (или группы семейств) настолько обособлены от смежных, что есть все основания выделять их в особые порядки. Таковы лавровые — *Laugaceae*¹ и магнолиевые — *Magnoliaceae*².

Семейство магнолиевые — *Magnoliaceae*

Семейство объединяет свыше 200 видов (20 родов). Многие из них ископаемые. Палеоботанические данные свидетельствуют о том, что разнообразные виды магнолиевых были широко распространены на континентах

¹ Еще Линдлей (1833) в установленном им одноименном порядке объединял целую серию семейств, в том числе монимиевые — *Momimiacae*, каликантовые — *Calycanthaceae* и др.

² В одноименном порядке И. Хатчинсон (1926) объединил группу семейств, в том числе аноновые — *Anonaceae*, винтеровые — *Winteraceae* и др.; одна из характерных черт их — семена с маленьким зародышем и объемным эндоспермом.

в предшествующие геологические эпохи (верхний мел, палеоген, неоген), достигая приполярных стран, вплоть до о. Шпицберген, Гренландии на севере и Австралии на юге. Позднее, с наступлением похолодания, северный (приполярный) участок ареала был утрачен.

Современные виды магнолиевых имеют разорванный ареал, что указывает на древность семейства в целом. Например, часть магнолий произрастает в приатлантических районах Северной Америки и на п-ве Флорида, часть в Юго-Восточной Азии — в Индокитае, Китае, Японии.

Разорванным ареалом характеризуется ряд семейств и порядков, как, например, Орехоцветные — Juglandales и Букоцветные — Fagales, которые найдены в ископаемых остатках Приполярья и которые в совокупности формируют так называемый арктотретичный флористический комплекс (Энглер, 1879, 1882).

Современный центр видового разнообразия магнолиевых — Юго-Восточный Китай, Индокитай, Северо-Восточная Индия. В рамках семейства наблюдается ряд преобразований структуры гистологических элементов ксилемы: от примитивных трахей с лестничной перфорацией до специализированных с простой перфорацией. Цветки крупные, обычно верхушечные, околоцветник циклический, простой или двойной, тычинки и пестики свободные, в неопределенно большом числе, расположенные спирально. Плоды чаще всего крупносеменные — многолистовки, реже многоорешки, как, например, у туюльпанного дерева — род *Liriodendron*.

Важнейшие роды и виды.

Род магнолия — *Magnolia* включает свыше 70 видов, из них около 20 культивируют как декоративные. Распространен в Северной Америке (вечнозеленые) и Юго-Восточной Азии (листопадные виды). Общую структуру цветка хорошо демонстрирует магнолия кемпбелла — *M. campbellii* (рис. 75). Формула цветка: $\oplus C_{a3}C_{o\infty} A_{\infty}G_{\infty}$. Лепестки белые, желтые, розовые. Семена с маленьким зародышем и объемистым эндоспермом. На территории СССР в естественных условиях встречается лишь один вид — магнолия сибирская — *M. obovata* (Курильские о-ва). Наиболее широко культивируется магнолия крупноцветковая *M. grandiflora* (родина Флорида) — вечнозеленое дерево с крупными восковидно-белыми цветками и приятным, но опьяняю-

щим запахом. Культивируют также *M. acuminata*, *M. cobus* и другие виды.

Древесина используется как ценный поделочный материал, а из древесины *M. hypoleuca* (о. Тайвань) делают прекрасный уголь для рисования.

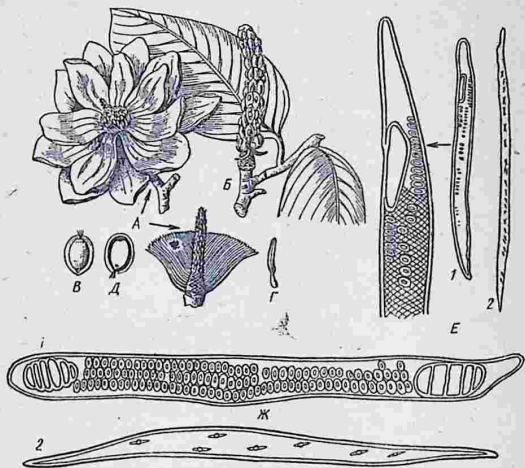


Рис. 75. Магнолия кемпбелла — *Magnolia campbellii*. А — общий вид цветка, он же без околоцветника; Б — репродуктивный побег; В — семя; Г — тычинка; Д — разрез через семя; Е — элементы древесины магнолии остроконечной — *M. acuminata*; Ж — элементы древесины тюльпанного дерева — *Liriodendron tulipifera*:

1 — членник сосуда, 2 — волокнистая трахеида

Тюльпанное дерево — *Liriodendron tulipifera*. Родина — Северная Америка, Аллеганские горы. Большое дерево до 60 м высоты. Второй, очень близкий к нему вид — *L. chinense* — встречается в Китае. Декоративные растения, светлая и мягкая древесина используется как поделочная. В СССР культивируется в районах Черноморского побережья, Прикарпатья и в республиках Средней Азии.

Семейство аноновые — Anonaceae

В составе семейства около 2000 видов (122 рода), распространенных в тропиках обоих полушарий, но преимущественно в западном. Цветки чаще всего обоеполые; гемициклические, околоцветник актиноморфный двойной, трехчленный; тычинок много, они расположены по спирали; гинецей разнообразной структуры, но обычно апокарпный со спиральным расположением пестиков, изредка паракарпный. Плоды разнообразны — от сочных ягодовидных до ореховидных, сростаются в виде соплодия.

Важнейшие представители — анона, или сахарное яблоко, — *Anona squamosa*, *A. reticulata*, *A. cheirimolia*, *Xylopia aethiopica*. Последний вид — эфиопское перечное дерево — многие африканские народы используют как овощное (Сенегал, Гамбия, Сьерра-Леоне). Азими́на трехлопастная — *Asimina triloba* (родина Северная Америка) культивируется как плодое. В СССР — во влажных субтропиках и в Закарпатье.

Семейство лимонниковые — Schizandraceae

Олиготипное специализированное семейство. Место его в системе неустойчиво. Одни систематики рассматривают его в ранге рода семейства магнолиевых (С. Шостаковский, 1971), другие — в ранге особого порядка (Ф. Неме́йк, 1956). В составе семейства 2 рода. По структуре жизненной формы это одревесневающие вьющиеся или лазающие лианы, вечнозеленые или листопадные. В листьях и в стеблях, в том числе и в сердцевине, имеются слизевые клетки. Сосуды с лестничной перфорацией. Цветки пазушные, одиночные или в малоцветковых соцветиях. Цветки чаще всего спиральные, их структура выражается формулой: $\oplus P_{5-24} A_{4-80} \underline{G_{12-300}}$. Плоды чаще всего сборные, состоят из ягодовидных плодиков, рассеянно расположенных на удлинённой оси (лимонник). У рода кадзура — *Kadzura* плодики сростаются между собой (фасциация).

Важнейший представитель — лимонник китайский — *Schizandra chinensis*. Двудомные растения, распространены довольно широко: в Китае, Японии, Корее, на советском Дальнем Востоке (Приморская область, о-ва Сахалин и Курильские). Плоды используют как тони-

зирующее и укрепляющее нервную систему средство.

Всего в семействе насчитывают около 90 видов. Они сосредоточены всецело на Евразийском континенте и на о-вах Шри-Ланка, Тайвань и др.

Порядок Лавроцветные — *Laugales*

Один из крупнейших порядков магнолиевидных. В его составе 11 семейств, объединяющих около 2700 видов.

По общей структуре жизненных форм (преимущественно одревесневающих), гистологических элементов древесины, равно как и по структуре цветка, семейства этого порядка тесно состыкованы с отдельными семействами предыдущего порядка. Однако появляются новые важные особенности в структуре цветка: циклическое расположение его компонентов и их срастание как в околоцветнике, так и в андроcee. Гинецей преимущественно апокарпный (обычно мономерный, но изредка полимерный).

Некоторые наиболее древние виды имеют гомоксиларную древесину (например, амборелла — *Amborella*). В составе порядка преобладают монотипные и олиготипные семейства. К числу действительно полиморфных можно отнести лишь два. Первое из них монимиевые — *Mopimiacae*. Число видов 450, сосредоточенных в тропических и субтропических странах преимущественно южного полушария. Второе — лавровые *Laugaceae* — распространено в тропической и субтропической зонах всех континентов мира.

Семейство лавровые — *Lauraceae*

Семейство объединяет около 2000 видов (40 родов, из них 11 монотипных), сосредоточенных преимущественно в тропических и субтропических лесах Южной Америки (Бразилия), Юго-Восточной Азии и Австралии. Однако из дикорастущих лавровых нет ни одного вида, общего для обоих полушарий. Это в основном древесные растения; исключение составляют 16 видов травянистых паразитов, относимых к роду *Cassytha*. Наиболее широко известны роды: лавр — *Laurus*, коричник — *Cinnamomum*, анисовое дерево — *Sassafras*, авокадо — *Persea*. Лавровым принадлежит видное место в

системе покрытосеменных. Географическое распространение, явно тропическая природа и, наконец, строение цветка — все говорит об их примитивности. Трехчленный (в типе!) цветок указывает на какую-то близость к однодольным. Единственный признак более примитивной организации магнолиевых по сравнению с лав-

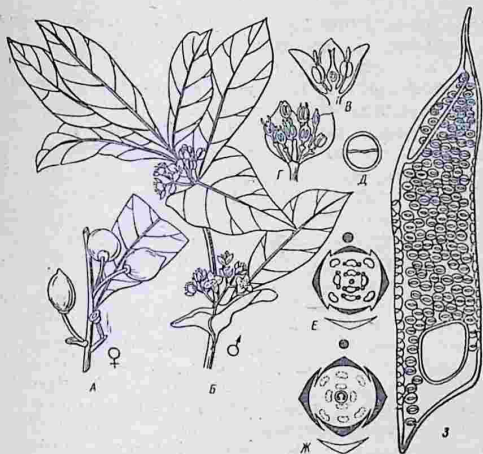


Рис. 76. Лавр благородный — *Laurus nobilis*. А — часть плодоносящего побега; Б — цветоносный побег с тычиночными цветками; В — пестичный цветок в продольном разрезе (с боков — стаминодии); Г — тычиночный цветок в продольном разрезе; Д — поперечный разрез плода (схема); Е — диаграмма тычиночного цветка; Ж — диаграмма пестичного цветка; З — членок сосуда древесины

ровыми — спиральное расположение андроеца и гинецея. Но этот признак, будучи отдельно взятым вне связи с другими, имеет лишь формальное значение. Известно, например, что и у мышехвостника — *Myosurus* (семейство лютиковых) наблюдается «беспредельный» рост верхушки цветоложа, как у магнолиевых.

Цветки лавровых актиноморфные, обоеполые

(гермафродитные) или раздельнополые; формула $\oplus P_{3+3} A_{3+3+3} G_1^1$ (иногда некоторые тычинки превращаются в стаминодии). Наряду с трехчленными цветками изредка встречаются двучленные и пятичленные (рис. 76). Гинецей простой апокарпный. Плод — ягода или костянка. Семена с крупным зародышем, эндосперма нет. Основное число хромосом $2n=24$.

По данным палеоботаники, лавровые представлены уже в меловых отложениях. В палеогене и неогене они были широко распространены на континентах и доходили на севере до Гренландии. Все лавровые, кроме одного вида (паразит!), — вечнозеленые, ароматические растения. Многие из них являются важными компонентами тропических лесов. Выступают то в качестве лесообразующих пород, то строителями подлеска, но нередко и теми и другими.

Важнейшие роды и виды.

Лавр благородный — *Laurus nobilis* — небольшое вечнозеленое дерево или кустарник. Широко распространен в средиземноморских странах — на о-вах Средиземного моря, в Западной Турции — в гирканских лесах, в СССР — в Западном Закавказье; часто встречается в культуре как декоративное и пряное растение (Крым). Действующее начало — эфирное масло — содержится в идиобластах листьев. Соцветия в пазухах листьев, рыхлые, из 3—6 цветков, цветки раздельнополые (рис. 76, Б).

Коричное дерево — *Cinnamomum* — объединяет около 100 видов (Южная Индия, Шри-Ланка). Имеет важнейшее значение. Два вида — *Cinnamomum zeylanicum* и *C. cassia* — источник получения корицы. В настоящее время в тропиках широко возделывают коричное дерево, особенно на Зондских о-вах. Видное место в тропических лесах принадлежит камфарному лавру — *C. camphora* (Китай, о. Тайвань, Япония) — источнику камфары (содержится во всех органах растения). Получают камфарное масло путем перегонки древесины с водой. На Черноморском побережье Кавказа изредка культивируют ради масла в плодах коричник черешчатый — *C. re-dunculatum*.

¹ П. Эндресс (1972) подтвердил, что гинецей у лавровых мономерный, т. е. состоит только из одного плодолистика.

Авокадо — *Persea gratissima*. Родина — тропическая Америка, Мексика. Культивируют в субтропической и тропической зонах ради съедобных ягодовидных плодов — груши авокадо, содержащих до 30 % жира.

Порядок Перечноцветные — *Piperales*

В составе порядка 2—3 семейства. Первое из них — сауруровые — *Saururaceae* олиготипное (4 рода, 6 видов), имеет характерный разорванный ареал: Юго-Восточная Азия (Япония, Филиппины) и Северная Америка (Приатлантические штаты). Второе семейство — перечные — *Piperaceae*, распространено в тропических странах и представлено многими видами.

Местоположение порядка в системе многие ученые понимают по-разному. Больше оснований, однако, помещать его рядом с лавроцветными — *Laugales*. Так, одно из несомненно примитивных семейств, а именно хлорантовые — *Chloranthaceae*, одни систематики рассматривали в составе порядка лавроцветных, а другие — в составе перечноцветных. Основное отличие — в преобладании среди перечноцветных кустарниковых и травянистых жизненных форм. Отмечается также явное различие в структуре цветка, которое объясняют его редукцией в связи с ветроопылением у перечноцветных.

Семейство перечные — *Piperaceae*

Общее число видов превышает 2000 (14 родов). В рамках семейства представлены разнообразные жизненные формы: деревья, кустарники, лианы, эпифиты, однолетние и многолетние травы. Микроскопическое строение стебля часто напоминает строение стебля однодольных: рассеянные сосудисто-волокнистые пучки с функционирующим, однако, камбием. Цветки обоеполые, или раздельнополые, число основных компонентов не стабильное: околоцветник простой или отсутствует, тычинок 1—10, пестиков 1—4. Плод — ягода или костянка. Семя с маленьким эндоспермом и крупным периспермом. Распространены в тропиках, преимущественно в Южной Америке и в Восточной Индии.

Наиболее полиморфный род перец — *Piper* (650 видов). Широко известен перец черный — *P. niger*. Это

непкий, наподобие плюща, кустарник. В настоящее время его широко возделывают. Используют как пряность и *P. betle*.

Порядок Кирказоноцветные — *Aristolochiales*

В составе порядка обычно насчитывают 3—4 семейства. Два из них — кирказоновые — *Aristolochiaceae* и раффлезиевые — *Rafflesiaceae* — заслуживают внимания.

Наиболее тесные родственные связи устанавливают непосредственно с магнолиевыми (Гоби, 1916) или с лавровыми (Галлир, 1912). Преимущественно травы, одревесневающие жизненные формы представлены лианами или прямостоячими кустарниками. О высокой специализации свидетельствуют также преобладание нижней завязи и отсутствие у большинства видов венчика, а также большое число бесхлорофилльных паразитирующих видов.

Семейство кирказоновые — *Aristolochiaceae*

В составе семейства свыше 600 видов (10 родов). Через наиболее примитивный род сарума — *Saruma* кирказоновые по структуре многих органов (вегетативных!) тесно смыкаются с магнолиевыми. Во флоре СССР семейство широко представлено копытнем европейским — *Asarum europaeum* (лиственные леса). Еще более широко встречается кирказон — *Aristolochia clematitis*. *A. siphon* разводится в садах как декоративное. Некоторые тропические виды кирказона (*A. goldiana*) имеют очень крупные цветки: 65 см длины и 28 см ширины.

Семейство раффлезиевые — *Rafflesiaceae*

Общее число видов 55 (9 родов). Тропическое семейство, все виды паразитические. Один вид встречается в Южной Европе.

Виды этого семейства интересны как примеры глубокой специализации в связи с паразитическим образом жизни, например раффлезия арнольда — *Rafflesia arnoldii*. Вегетативные органы предельно редуцированы. Сильно развит лишь цветок, достигающий огромных

размеров — 1 м в поперечнике. Цветок покрыт светло-желтыми пятнами, издает резкий трупный запах (при-
способлен для привлечения агентов опыления — мух).

Порядок Нимфейноцветные — *Nymphaeales*

Нимфейные подняты до уровня особого порядка Д. Шафнером (1929). Число семейств 5, видов около 100. Большинство из них — обитатели тропических и субтропических стран.

Водяные многолетние, преимущественно корневищ-
ные растения. Стебли чаще всего редуцированы. Листья
обычно цельные (редко рассеченные), очередные, из-
редка мутовчатые. Проводящая система представлена
лишь трахеидами (спиральными или кольчатыми). Име-
ются вместилища выделений — млечники. Цветки оди-
ночные, гермафродитные (редко раздельнополые) поли-
симметрические. Компоненты цветка чаще всего в боль-
шом числе (спиральное расположение), околоцветник,
как правило, двойной, только в одном случае цветки
безлепестные. Тычинки в неопределенно большом числе.
Пыльца однобороздчатая (редко гладкая — безапертур-
ная). Гинецей апокарпный или синкарпный. Большин-
ство современных систематиков рассматривают семей-
ства нимфейноцветных в составе порядка Лютикоцвет-
ных — *Ranunculales*. Иногда их сближают с макоцвет-
ными (Бессн, 1913). Однако по микроскопическому
строению осевых органов нимфейноцветные также близ-
ки к однодольным. Это дало основание Д. Шафнеру
(1934) рассматривать их в составе однодольных. Олиго-
типный род лотос — *Nelumbo* (лотос орехоносный) иног-
да возводят в особый монотипный порядок.

Семейство кувшинковые, или нимфейные, — *Nymphaeaceae*

Одно из наиболее древних семейств покрытосемен-
ных. Общее число родов и видов невелико — около 60
(4 рода), но они очень резко обособлены морфологи-
чески и поэтому легки для определения. Родина ним-
фейных тропики. Это травянистые многолетние водяные
и болотные растения с плавающими, выступающими
над водой или погруженными в воду листьями. Все
представители семейства имеют мощные корневища.

Цветки крупные, до 35 см в диаметре, возвышают-

ся над поверхностью воды. Строение цветка разнообразно. Околоцветник простой или двойной, число лепестков может быть неопределенным. Формула цветка: $\oplus C_{3-5} S_{3-\infty} A_{6-\infty} G_{3-\infty}$. По структуре цветка нимфейные близки к магнолиевым и лавровым. Однако последние представлены исключительно древесными жизненными формами, а первые — травянистыми. Поэтому близкие генетические связи между ними установить нельзя. Среди магнолиецветных нимфейные стоят совершенно обособленно, хотя и совмещают целую серию признаков не только магнолиецветных в широком смысле, включая лютиковые, но и однодольных: раннее отмирание системы главного корня, разбросанные проводящие пучки; изредка им свойственны трехмерные цветки. Все это показывает примитивность нимфейных. Наконец, о древности их свидетельствует современное географическое распространение на всех континентах мира. Предполагается, что пыльца, найденная в отложениях юрского периода, принадлежит нимфейным. Достоверны ископаемые остатки лотоса — *Nelumbo* (корневища, плоды, семена), обнаруженные в Северной Америке, Арктике и на Амуре, которые датируют меловым периодом.

Важнейшие роды и виды.

Род виктория — *Victoria*. В составе рода всего 2 вида. Природное распространение — Южная Америка, реки Ориноко и Амазонка. Викторию царственную — *V. regia* — широко культивируют как своеобразное растение, отличающееся высокой декоративностью. Это многолетнее корневищное растение. Плавающие листья в диаметре нередко превышают 1 м. Цветки крупные, до 40 см в диаметре.

Род эвриала — *Euryala*. Природное распространение — СССР (Уссурийский край), Япония, Китай, Индия. Единственный вид этого монотипного рода — эвриала устрашающая — *E. ferox*. Крупное бесстебельное однолетнее растение. Листья и цветоножки покрыты крупными шипами, а чашелистики — колючками. Цветки крупные, сине-фиолетовые. Плоды крупные, массой до 200 г, шаровидные, семена мучнистые.

Род кувшинка — *Nymphaea*. Космополитный род, содержит около 40 видов. В СССР основной вид — кувшинка белая — *N. alba*. Крупные корневищные бесстебельные травы, листья плавающие, на очень длинных

черешках, отходящих от корневища. Цветки слабоароматные, крупные, чашелистиков обычно 4 (3—5), лепестки, тычинки и плодолистики в неопределенном и большом числе и расположены спирально. Завязь полунижняя (средняя). Плоды многогнездные, крупные, шаро-

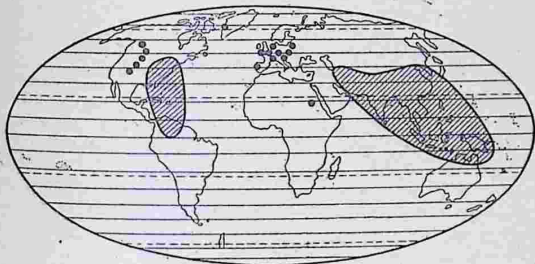


Рис. 77. Ареал лотоса *Nelumbo* (заштриховано)

видные, сплошь покрыты крупными рубцами — следами лепестков и тычинок. В корневищах запасные продукты — крахмал, а также таниды. Может быть использовано как кормовое и для получения дубильного сырья. В нашей флоре довольно обычна также кувшинка чистобелая — *N. candida*.

Выдающееся значение имеет египетский лотос — *Nymphaea lotos*, распространенный в Африке, особенно в бассейне Нила. Великолепное декоративное растение. В СССР его культивируют иногда в оранжереях. В Северо-Восточной Африке встречается исключительно декоративный и ароматический голубой лотос — *N. coerulea*.

Лотос орехоносный (индийский лотос) — *Nelumbo puciferum*. Природное распространение: Индия, Китай, Малайский архипелаг; в СССР — в дельте Волги и на Кавказе. Имеет пищевое значение (крахмалистые семена и корневища) и декоративное. В Северной Америке распространен близкий вид — *N. lutea*. Олиготипный род с разорванным ареалом (рис. 77).

Род кубышка — *Nuphar*. В составе рода 10—12 видов, дислоцированных в северном полушарии в странах с

умеренным климатом. Многолетние водяные травы с крупными очередными листьями, плавающими на поверхности воды. Основной вид — кубышка желтая — *N. luteum*. Растение с толстым корневищем, листья на длинных черешках, отходят непосредственно от массив-

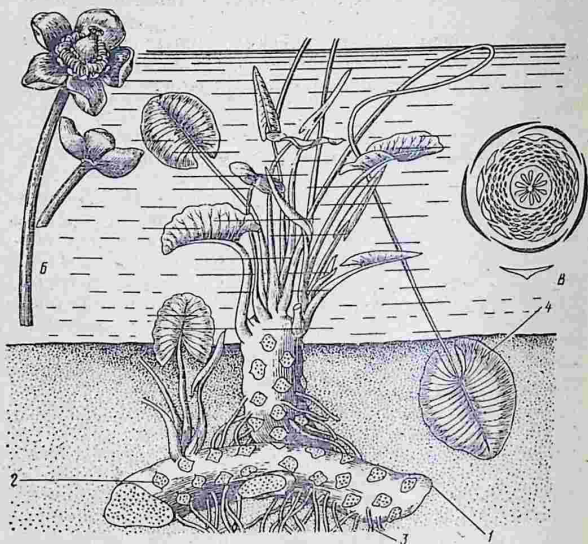


Рис. 78. Кубышка желтая — *Nuphar luteum*. А — общий вид растения; Б — цветок; В — диаграмма цветка:

1 — корневище, 2 — листовый рубец, 3 — придаточные корни, 4 — лист

ного корневища до 6—15 см толщиной. Цветки одиночные, желтые или оранжевые. Чашечка 5—6-листная, лепестков венчика 13 (15); завязь верхняя, имеет 10—16 гнезд. Перспективное лекарственное растение, содержит антибиотики, физиологически активные вещества в отношении грамположительных микроорганизмов. На территории СССР встречаются кубышка желтая — *N. luteum* (рис. 78), кубышка малая — *N. pumilum*, кубышка пришлая — *N. advenum*.

Семейство кабомбовые — *Cabombaceae*

Здесь объединены всего 2 рода (5 видов). Водяные корневищные травы. Листья щитовидные, плавающие на поверхности воды. У кабомбы водяной — *Cabomba aquatica* имеются также сильно рассеченные подводные листья.

Распространены в тропических, субтропических и умеренных климатических областях Старого и Нового Света. Некоторые из них широко разводят в аквариумах.

Порядок Лютикоцветные — *Ranunculales*

Ранее этот порядок, по предложению И. Линдлея (1833), именовали Раналиевыми — *Ranales*. В составе порядка насчитывают 10—12 семейств, преимущественно тропических. Основные жизненные формы: небольшие прямостоячие деревца, кустарники, лианы и травы. В отличие от аноновых здесь, как у перечноцветных, эволюция шла в направлении от одревесневающих жизненных форм к травам. Многие роды представляют собой значительные этапы эволюции растений от деревьев к травам.

Структура вегетативных органов, в том числе микроскопическая, исключительно разнообразна. Трахеи высокоспециализированы (простая перфорация встречается редко, только у двух примитивных родов). Цветки обоеполые, полисимметрические, редко моносимметрические или асимметрические. Околоцветник двойной или простой. Тычинок неопределенно большое число (спиральное расположение) или 6, а иногда 8 (циклическое расположение). Гинецей чаще всего апокарпный. Наружная поверхность оболочки пыльца трехбороздчатого типа. Семена, как правило, имеют маленький зародыш и преимущественно объемистый эндосперм, редко без эндосперма.

Нередко в пределах даже одного семейства, например лютиковых, наблюдается огромное разнообразие структуры цветков — от полисимметрической до моносимметрической и даже асимметрической, от спиральной (неопределенной) до гемициклической и циклической (определенной). Цветки одиночные или в соцветиях, соцветия от кистевидных до метельчатых. В рамках

семейства отмечается большое разнообразие плодов — от многолистовки до однолистовки и от ягодовидных до ореховидных.

Есть веские основания предполагать, что лютикоцветные были исходными для семейств порядков Макоцветных и Непентоцветных. В качестве представителей порядка рассмотрим лишь 2 семейства, наиболее важных для нашей климатической зоны.

Семейство барбарисовые — *Berberidaceae*

К семейству относят свыше 600 видов, объединяемых в 11 родов. Его представители распространены в обоих полушариях, преимущественно в странах с умеренным климатом.

Листорасположение спиральное, нередко листья собраны в прикорневые розетки. Листья простые или сложные.

Цветки циклические, актиноморфные, околоцветник слабодифференцирован и напоминает таковой у аноновых, но у барбарисовых появляются два внутренних круга специализированных цветостебельных члеников — нектарии (медовики), которые происходят скорее всего из тычинок. Формула цветка¹: $\oplus P_{3+3} N_{3+3} A_{3+3} \underline{G}_1$. Плод — ягода, реже коробочка или орешек.

Все барбарисовые накапливают алкалоид бербердин. Это семейство в целом хотя и естественное, но многообразно в отношении структуры тела и репродуктивных органов отдельных групп родов и видов. Поэтому место его в общей системе установить трудно. Несомненно, однако, их генетическая связь с древесными аноновыми (иллициевые — лимонниковые).

С другой стороны, у барбарисовых встречаются признаки и однодольных: трехчленный цветок, разбросанные проводящие пучки, одна семядоля (у видов рода *Jeffersonia*). Очевидны также связи барбарисовых с лютиковыми и другими магнолиецветными, причем нередко высказывают мнение о происхождении барбарисовых от травянистых форм лютиковых, основанное на известной общности микроскопической структуры стебля и его гистологических элементов.

¹ В формуле буквой N обозначены нектарии.

Представления о вторичном возникновении одревесневшей скелетной основы кустарниковых форм основываются, по-видимому, на случайных совпадениях, и не согласуются с ботанико-географическими (ареологическими) фактами. Просто невозможно представить возникновение из травянистых форм значительного разно-

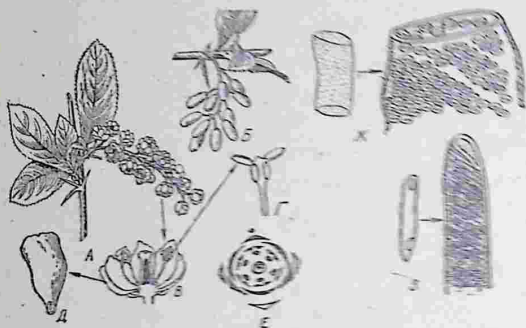


Рис. 79. Барбарис обыкновенный — *Berberis vulgaris*. А, Б — репродуктивные побеги; В — продольный разрез цветка; Г — тычинка; Д — лепесток с антарезом; Е — диаграмма цветка; Ж, З — элементы сосудов древесины

образия вечнозеленых кустарников и даже небольших деревьев (*Berberis*, *Mahonia*, *Nandina*), сосредоточенных не только в субтропиках северного полушария, но и на юге в зоне Магелланова пролива.

Важнейшие роды и виды.

Род барбарис — *Berberis* объединяет около 200 видов, распространенных преимущественно в Америке. Барбарис обыкновенный — *B. vulgaris* (рис. 79) широко встречается в районах с умеренным климатом в странах Средиземноморья и Средней Европы. В культуре — как декоративное. Используют для получения стойкого красителя кож и шерсти (лимонно-желтый окраска). Плоды — ягоды — используют в кондитерском деле.

В районах широкой культуры терновик, который ржи, барбарис истребляется, поскольку является приме-

жуточным хозяином ржавчинного гриба — *Puccinia graminis*.

Род магония — *Mahonia*. В СССР в культуре часто встречается магония падуболистная — *M. aquifolium* родом из Северной Америки. Декоративное вечнозеленое растение. В условиях Москвы магония цветет и обильно плодоносит.

Золотая печать — *Hydrastis canadensis* — многолетнее травянистое лекарственное растение. Его корневища и корни используют как внутреннее кровоостанавливающее средство. Природное распространение — широколиственные леса Северной Америки. В СССР культивируют.

Семейство лютиковые — *Ranunculaceae*

Крупнейшее семейство среди лютикоцветных, насчитывающее около 2000 видов (45 родов). Многие виды широко распространены в странах умеренного и холодного климата, однако некоторые из них встречаются и в тропических странах. Представители семейства лютиковых нередко выступают в качестве основных компонентов растительного покрова, особенно на болотах, влажных лугах и в лесах. Основная жизненная форма — многолетние летнезеленые травы, перезимовывающие в виде корневищ и клубней, редко небольшие кустарники или лианы. Представители семейства с признаками одревеснения скелетных осей имеют вторичное происхождение: они возникли, вероятно, в результате эволюции растений от трав к кустарникам (Тамура, 1964).

Листья обычно без прилистников, простые, рассеченные или глубоколопастные, очередные или супротивные. Цветки разнообразны: спиральные, гемициклические, циклические, полисимметрические, моносимметрические. Околоцветник простой или двойной. Наиболее примитивен цветок купальницы — *Trollius*, который по структуре напоминает таковой у магнолий. Формула его: $\oplus P_{\infty} A_{\infty} G_{\infty}$. Разнообразие цветков объясняется в основном тем, что отдельные роды находятся на различных путях эволюционного развития. Так, у одних растений цветки с признаками примитивной организации: простым околоцветником (венчиковидным, например у купальницы), неопределенным числом компонентов цветка, расположенных по спирали (ациклические), отсутствием

нектариев (например, цветки печеночницы — *Hepatica*, ветренницы — *Anemone*, калужницы — *Caltha*).

У других видов в строении цветков появляются более специализированные структуры в виде шпорцев — в связи с приспособлением к опылению насекомыми (водосбор — *Aquilegia*), зигоморфных околоцветников (борец — *Aconitum*, сокирки — *Consolida*). Наконец, у некоторых растений, например василистника — *Thalictrum*, наблюдается, по-видимому, вторичная специализация к опылению ветром, что выражается в редукции околоцветника (рис. 80).

Плоды лютиковых чаще всего апокарпные — сложная листовка, сложная семянка или простые — ягодовидные, но у некоторых представителей наблюдаются и синкарпные (чернушка — *Nigella*). Следовательно, при определении родов первоочередное значение приобретают признаки организации цветка (рис. 81). Лютиковые не поедаются животными. Часто содержат ядовитые алкалоиды, поэтому их присутствие на сенокосах и пастбищах нежелательно. Декоративные и лекарственные растения. По структуре репродуктивных органов (но не тела) наиболее близки магнолиевым. Однако отличаются вторичными прогрессивными признаками: разнообразием структуры травянистых жизненных форм, нектариев (приспособление к разным способам опыления) и др.

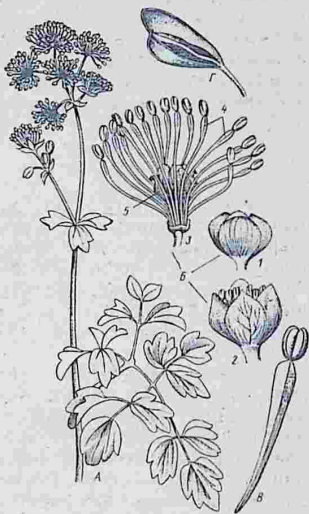


Рис. 80. Василистник водосборolistный — *Thalictrum aquilegifolium*. А — репродуктивный побег; Б — цветки; В — тычинка; Г — плод:

1—3 — последовательные фазы раскрытия цветка, 4 — андроцей, 5 — гинецей

Лютиковые подразделяют на три подсемейства: морозниковые — *Helleboroideae*, ветреницевые — *Anemoneideae* и пеоновые — *Paeonoideae*. Пеоновые настолько обособлены от остальных лютиковых, что их выделяют в особое семейство и даже монотипный порядок. Монотипный род кингдония выделяют, правда, слабо мотиви-

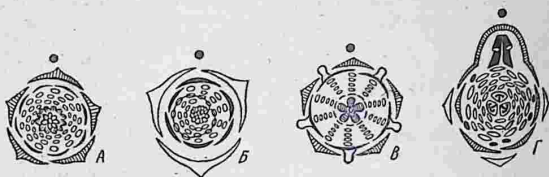


Рис. 81. Диаграммы цветков некоторых видов семейства лютиковых — *Ranunculaceae*. А — горичвета весеннего — *Adonis vernalis*; Б — ветреницы дубравной — *Anemone nemorosa*; В — водосбора обыкновенного — *Aquilegia vulgaris*; Г — борца флерова — *Aconitum flerovii*

ровано, в особое монотипное семейство *Kingdoniaceae* (Foster, 1965).

Происходят лютиковые вернее всего от мениспермиевых (70 родов, 450 видов). Это небольшие вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, часто лианы. Древесина с интерксилярной флоэмой. Спородерма трехбороздчатая (как у кингдонии из лютиковых). Распространение: тропики, субтропики, отчасти умеренные области северного и южного полушарий.

Ряд признаков структуры не изучен в такой мере, чтобы учитывать при решении принципиальных задач филогенетической систематики, в данном случае лютиковых. Число хромосом ($2n$) — от 12 до 154.

Не менее парадоксальные вопросы возникают и при флорогенетическом анализе. На Кавказе, как и следует ожидать, представлены бореальные виды. Особенно глубоко проникают лесные: калужница болотная — *Caltha palustris*, воронец колосовидный — *Actaea spicata*, аконит противоядный — *Aconitum anthora*, ломонос прямой — *Clematis recta*, ветреница лютиковая — *Anemone ranunculoidae*, чистяк весенний — *Ficaria verna* и многие другие. Но сюда вовсе не заходят такие вполне бореальные виды, как купальница европейская — *Trollius euro-*

paеus, клопогон европейский — *Cimicifuga foetida* (*euro-paea*), ветреница дубравная — *Anemone nemorosa*, прострел сон-трава — *Pulsatilla patens*, василистник узколистный — *Thalictrum angustifolium* и многие другие.

В данном случае можно предположить, что названные и ряд других типично бореальных видов антофит только недавно стали распространяться в Западной Европе и Восточной Сибири. Эта идея подтверждена данными ареалогического анализа. Действительно, *Th. angustifolium*, распространяясь на восток, не доходит до Урала, затем вид *Th. contortum* изредка встречается в Западной Сибири, а далее на широких пространствах Средней и Восточной Сибири это уже обычное растение. Василистник водосборолистный — *Th. aquilegifolium* распространен так же, как василистник тонколистный — *Th. angustifolium*. Однако в Сибири он не имеет замещающего вида (викарианта).

Печоночница обыкновенная — *Hepatica nobilis* имеет ту же восточную границу, что и василистник узколистный.

Клопогон европейский — *Cimicifuga foetida* (*C. europaea*) доходит к востоку до Днепра и появляется к востоку от Омска в виде типичной формы.

Подсемейство морозниковые — Helleboroidae

Род морозник — *Helleborus*. Число видов 20. Природное распространение — Европа, Азия, преимущественно горные районы. Один из наиболее распространенных видов — морозник черный — *H. niger* (рис. 82). Многолетние корневищные травы с пальчаторассеченными листьями. Цветет ранней весной, цветки крупные. Околоцветник пятимерный. Формула цветка: $\oplus C_5 S_5 A_\infty G_{3-10}$. Ядовитые растения, особенно корневища, содержащие алкалоид гелеборин.

Род водосбор — *Aquilegia*. Число видов 75. В СССР 14 видов. Своеобразную структуру цветка выражает формула: $\oplus C_5 S_5 A_\infty G_5$. Плод — сборная листовка. Часто культивируют как декоративное. Важнейшие представители: водосбор олимпийский — *A. olympica*, водосбор обыкновенный — *A. vulgaris*.

Род купальница — *Trollius*. Число видов 15—18, в СССР — 10. Встречается в Европе, Азии, Северной Аме-

рике. Многолетние травы с очередными листьями. Цветки крупные, яркоокрашенные, ациклические. По общей структуре похожи на цветки горицвета, только у последнего околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик.



Рис. 82. Морозник — *Helleborus niger*. А — общий вид растения; Б — цветок в разрезе; В — нектарий; Г — тычинка; Д — гинецей; Е — плоды (листовки)

чик. Плод — многолистовка. Издавна культивируют как декоративное. Наиболее широко распространена в природе и в культуре купальница европейская — *T. europaeus*.

Род — живокость — *Delphinium*. Обширный род, охватывающий 200 видов. Природное распространение — умеренный пояс обоих полушарий. Во флоре СССР около 80 видов. Однолетние и многолетние растения с более или менее рассеченными листьями. Цветки зигоморфные, моносимметрические, околоцветник пятичленный, лепестковидный (простой), верхний лепесток от основания вытянут в виде полого шпорца. Нектарии в числе 1—2 также лепестковидные, но вытянуты в шпоры, которые вставлены внутрь более крупного шпорца околоцветника. Тычинок много, число пестиков неодинаковое: у одних видов пестик один, у других — 3 или 5. Виды с одной листовкой выделены в особый род шпорник (сокирки) — *Consolida*. В СССР широко распространен шпорник полевой — *C. regalis* — сорняк яровых и озимых культур.

Род аконит (борец) — *Aconitum*. В составе рода около 160 видов, в СССР около 50. Распространен в северном полушарии, особенно часто в горных странах, на лугах, степных склонах, среди кустарников. Многолетние травянистые растения со вздутыми корнями. Цветки моносимметрические, в кистевидных соцветиях. Формула цветка: $\uparrow C_5 C_2 A_\infty G_{3-7}$. Чашелистики в числе 5, ярко окрашены (лепестковидные), задний из них разрастается в виде шлема, 2 нижних чаще всего неравные. Лепестков от 5 до 8 (но чаще 8), но развиваются только 2 задних, видоизмененных в крупные нектарии, заключенные в шлемовидный чашелистик, остальные более или менее редуцированы. Тычинки в неопределенно большом числе. Пестики в числе 3—7. Плод — листовка (многосеменная). Растения содержат алкалоид аконитин, сильно ядовиты, иногда их культивируют как лекарственные или декоративные. Во флоре СССР (европейская часть) часто встречаются аконит шерстистоустый — *A. lasiostomum* и аконит флерова — *A. flerovii*. В садах часто культивируют аконит аптечный, или синий, — *A. napellus*.

Подсемейство ветреницевые — *Anemonoideae*

Род ломонос — *Clematis*. Кустарники (полукустарники) или травянистые многолетники нередко с лазающими стеблями. Листья супротивные. Формула цветка:

$\oplus Ca_{4-8} Co_{5-20} A_{\infty} G_{\infty}$. Плод — сборная семянка. Много видов культивируют как декоративные, в СССР 18 видов. Наиболее часто встречаются: ломонос цельнолистный — *C. integrifolia*, ломонос винограднолистный — *C. vitalba* (рис. 83), ломонос восточный — *C. orientalis*.

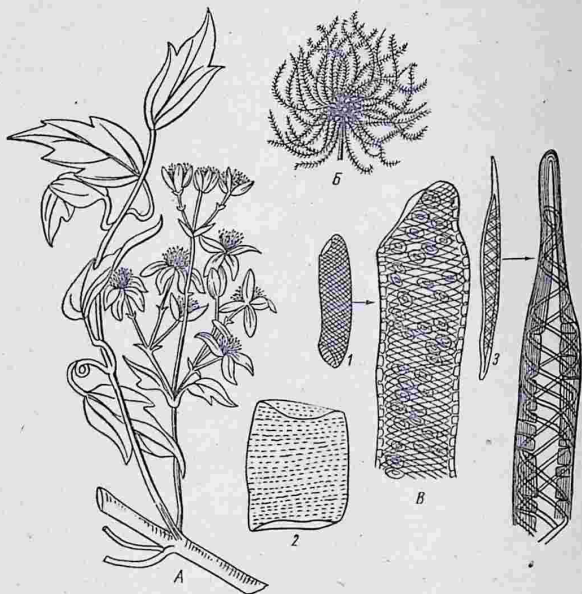


Рис. 83. Ломонос винограднолистный — *Clematis vitalba*. А — репродуктивный побег; Б — сборный плод; В — элементы древесины: 1, 2 — членики сосудов, 3 — волокнистая трахеида

Род василистник — *Thalictrum*. Около 80 видов, распространенных в Европе, Азии, Африке и Северной Америке. В СССР 19 видов. Один из наиболее обычных представителей рода — василистник водосборолистный — *T. aquilegifolium* (см. рис. 80). Это крупные многолетние травянистые растения до 1 м высоты. Цветки

многочисленные, в щитковидной метелке, листочков околоцветника 4(5), тычинок много — крупные, окрашенные. Плод — многосемянка, иногда культивируется в качестве декоративного.

Род лютик — *Ranunculus*. Число видов около 600. В СССР около 180. Многие из них широко распространены, а иногда и доминируют в растительном покрове на влажных местообитаниях — болотах, сырых лугах и др. Вообще же виды лютика встречаются на всех континентах мира. Из числа наиболее распространенных в СССР лютиков можно отметить следующие: лютик едкий — *R. acris*, лютик золотистый — *R. auricomus*, лютик ползучий — *R. repens*, лютик ядовитый — *R. sceleratus* и др. Лютики — преимущественно многолетние, реже однолетние растения, почти всегда ядовиты. Структура цветка гемициклическая: $\oplus C_5 C_5 A_\infty G_\infty$. Плод — многоорешек.

Род горицвет — *Adonis*. Число видов около 25. Природное распространение — страны умеренного климата Европы и Азии. В СССР наиболее широко распространен горицвет весенний — *A. vernalis* (степные и лесостепные районы Украины, Северного Кавказа, Казахстана). Цветки верхушечные, крупные, с ярко-желтым околоцветником. Формула цветка: $\oplus C_5 C_\infty A_\infty G_\infty$. Плод — многосемянка. Культивируют как декоративное. Имеет важное лекарственное значение (содержит алкалоид адеидин). Животными не поедается, иногда выступает как сорняк полей.

Подсемейство пеоновые — *Paeonoideae*

Род пeon — *Paeonia*. Включает около 20 видов. Родина — страны умеренного климата Европы, Азии, Северной Америки. Крупные многолетние травы, реже кустарники. В естественных условиях в СССР встречается 15 видов. Наиболее широко распространен пeon узколистный — *P. tenuifolia*. Цветки одиночные, крупные, яркоокрашенные, часто махровые за счет превращения тычинок в лепестковидные стаминодии, чашечка представляет собой видоизмененные прицветники. Важные декоративные растения. Сортовое разнообразие происходит от скрещивания пеоны белоцветковой — *P. albiflora* и лекарственной — *P. officinalis*.

Группа порядков Розаннородные раздельнолепестные — *Melophyta choripetalae*

А. Гроссгейм (1945) рассматривает розаннородные в очень широком объеме и относит сюда серию порядков, стоящих на разных путях эволюционного развития. *Melophyta* в трактовке А. Гроссгейма заслуживает дальнейшего расчленения на более взаимосвязанные родством группы порядков.

Мы выделим здесь 3 группы порядков: Розаннородные раздельнолепестные, Розаннородные однопокровные и Розаннородные спайнолепестные. Первая из них объединяет следующие порядки: Розоцветные, Бобовоцветные, Мальвоцветные, Гераниецветные, Аралиевые и Крушиновые.

Родственные связи розаннородных раздельнолепестных с предыдущей группой порядков легко и достоверно устанавливаются на основании: 1) общности в строении цветка, плодов и семян, 2) общности жизненных форм (вечнозеленых деревьев) и 3) преемственности микроскопической структуры вегетативных органов и гистологических элементов. Порядок Розоцветные — *Rosales*, а иногда и Бобовоцветные — *Fabales* некоторыми авторами даже относились к Многоплодным — *Polycarpaceae*, понимаемым в очень широком смысле.

В рамках розаннородных прослеживаются следующие линии общей прогрессивной эволюции покрытосеменных.

1. От вечнозеленых древесных форм с семенным возобновлением к кустарниковым и травянистым формам с многообразными органами вегетативного размножения. Развитие органов вегетативного размножения связано с явлением геофилизации, а также с редукцией надземных вегетативных органов.

2. От гистологических элементов проводящего пучка (сосудов) с лестничной перфорацией к элементам с простой перфорацией.

3. От моноподиального ветвления к симподиальному, а затем вновь к моноподиальному у наиболее специализированных травянистых жизненных форм.

4. От прочной скелетной оси с хорошо развитыми механическими элементами к паренхиматизации скелетных осей с образованием вместилища запасных продуктов.

5. От актиноморфных (полисимметрических) раздельнолепестных цветков с хорошо развитым цветоложем к зигоморфным (моносимметрическим) спайнолепестным цветкам, специализированным к энтомофилии. Значительным и разнообразным видоизменениям подвергается цветоложе: оно бывает то очень выпуклым

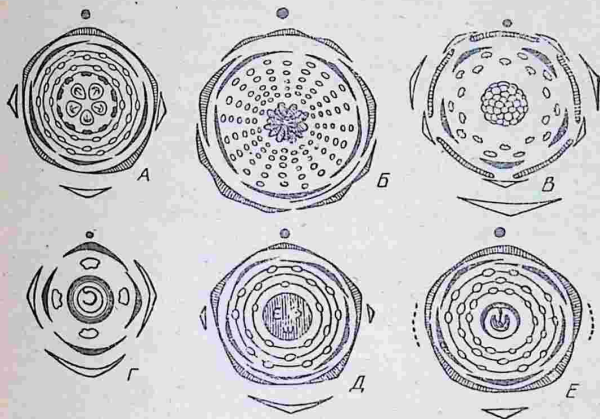


Рис. 84. Диаграммы цветков видов семейства розанных — Rosaceae; А — спирея — *Spiraea hypericifolia*; Б — шиповник — *Rosa tomentosa*; В — земляника — *Fragaria vesca*; Г — кровохлебка — *Sanguisorba officinalis*; Д — рябина — *Sorbus aucuparia*; Е — черемуха — *Prunus padus*

(малина, ежевика), то вогнутым (манжетка, шиповник), то дисковидно расширенным.

6. От спирально-циклических цветков с неопределенным (большим) числом членов цветка к циклическим с небольшим и постоянным числом чашелистиков, лепестков, тычинок и пестиков.

7. От апокарпного гинецея и верхней завязи к ценокарпному гинецею, средней и нижней завязи.

Рассматриваемая группа порядков, несомненно, узловая в эволюционной системе покрытосеменных в целом. В рамках порядков нередко объединены семейства

(а в рамках последних — роды), стоящие на разных путях исторического развития. В этом отношении наиболее показателен порядок Розоцветных и семейство розанных (рис. 84).

Порядок Розоцветные — Rosales

Это один из крупных и в целом естественных порядков. Он объединяет около 16 семейств, распространенных на всех континентах мира. 4 из них сосредоточены в Южной Африке, 2 — в Австралии, 1 семейство — конноровые (Connaraceae) — в тропических лесах обоих полушарий. Однако не все семейства связаны между собой переходными признаками общей приспособительной структуры. В отличие от исходных аномоцветных здесь объединены разнообразные жизненные формы, вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, древовидные и травянистые лианы, травы и суккуленты.

Розоцветные генетически непосредственно связаны с двумя порядками: Магнолиецветными и Диллениецветными — Dilleniales¹.

Поскольку семейства, составляющие этот порядок, отличаются исключительным полиморфизмом и разнообразием структуры органов, дать такую характеристику порядка, чтобы она была не слишком общей, затруднительно. Тем не менее по сравнению с лютикоцветными и диллениецветными здесь встречаются новые структурные признаки, указывающие на более высокую организацию жизненных форм: а) защита гинецея путем его погружения в цветоложе — полунижняя или нижняя завязь; б) более совершенные приспособления к перекрестному опылению («самообесплодие») наряду с появлением апомиксиса.

С Розоцветными генетически связаны порядки Миртоцветных, Бобовых, Мальвоцветных, Гераниецветных

¹ Объем порядка Диллениецветных нестабилен. Иногда его понимают в широком смысле и включают леоновые — Раеопасеае и другие в ранге семейства, иногда — в узком, включая лишь 2 семейства: диллениевые — Dilleniaceae (полиморфное, распространенное во всех тропических странах) и кроссосоматовые — Crossosomataceae (монотипное, из тропиков Нового Света). Первое из них содержит целую серию переходных видов между магнолиецветными (аномоцветными) и розоцветными (большое число тычинок, апокарпный гинецей и др.). С другой стороны, диллениецветные — связующее звено между магнолиецветными и чаецветными.

я др. В северном полушарии в областях с умеренным климатом наиболее широко распространены 3 семейства: толстянковые, камнеломковые и розанные¹.

Семейство толстянковые — Crassulaceae

Около 35 родов и 1500 видов, широко распространенных в засушливых районах теплого и умеренного климата. Центр видového разнообразия — Южная Африка. В СССР около 100 видов (10 родов).

Кустарники, полукустарники, но преимущественно травы с сочными, запасующими влагу стеблями и листь-

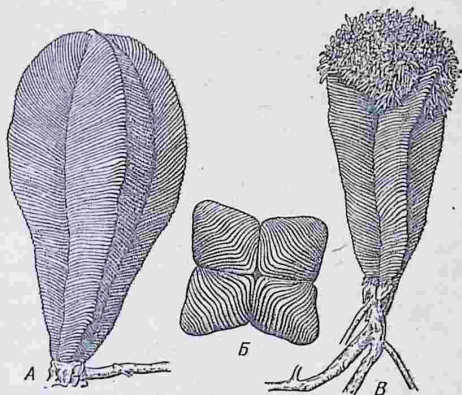


Рис. 85. Толстянка — *Crassula pyramidalis*. А — нецветущее растение; Б — то же, вид сверху; Б' — цветущее растение.

ями (суккуленты). Цветки актиноморфные, свободнолепестные и сростолепестные, число членов 5, реже 3, 4, 6 или цветки многочленные; завязь верхняя, гинцей апокарпный. Соцветия разнообразные: щитковид-

¹ Последние 2 семейства в составе порядка настолько обособлены, что их не без основания иногда выделяют в особый порядок Камнеломкоцветных — Saxifragales (Линдл, 1833).

ные, метельчатые, колосовидные. Плод — сборная листовка. Семя без эндосперма.

Важнейшие виды.

Молодило кровельное — *Sempervivum tectorum*. Цветки розово-фиолетовые, формула: $\oplus \text{Ca}_{6-25} \text{Co}_{6-25} \text{A}_{12-50} \text{G}_{6-25}$. Часто разводят как декоративное. Растение дичает. Близкий вид с желтыми цветками — молодило русское (*S. ruthenicum*) — довольно часто встречается в европейской части СССР на песчаных почвах и в сосновых лесах.

Очиток едкий — *Sedum acre*. Небольшое растение до 12—15 см высоты. Цветки желтые. В европейской части СССР часто встречается на песчаной почве, на склонах и в посевах. Сок зеленых растений ядовит.

Среди толстянковых есть исключительно интересные формы, поражающие приспособленностью к засушливым условиям. Так, в Южной Африке обитает особый вид толстянки — *Crassula pyramidalis* (рис. 85), напоминающий внешним видом камни. Такая форма делает растение незаметным для травоядных животных.

Семейство камнеломковые — Saxifragaceae

В составе семейства 90 родов и 750 видов, в СССР 11 родов и 150 видов. Общее распространение — преимущественно страны с умеренным и холодным климатом обоих полушарий, некоторые виды заходят в арктическую область и высоко в горы. В семействе объединены разнообразные по структуре таксоны. Жизненные формы: небольшие деревья, кустарники, травы. Число членов цветка у представителей рассматриваемого семейства еще не вполне стабильное (4—12), но преобладают 5-членные цветки. Гинецей обычно редуцирован, 2(5)-членный, например у видов рода *Astilbe*, обычно синкарпный или паракарпный, изредка апокарпный, завязь верхняя, полунижняя. Плод — коробочка (растрескивается по перегородкам) или ягода.

У многих видов хорошо развито вегетативное размножение выводковыми почками.

В рамках семейства выделяют 3 подсемейства: смородинные — *Ribesoideae*, гортензиевые — *Hydrangeoideae* и камнеломковые — *Saxifragoideae*. Иногда же эти подразделения возводят в ранг особых семейств.

Основные роды и виды.

Род смородина — *Ribes*. Общее число видов 150, во флоре СССР около 95. Кустарники с примечательными пальчато-лопастными листьями. Цветки в простых кистях или одиночные.

Структура цветка нестабильна, но в типе выражается формулой: $\oplus \text{Ca}_{4-5} \text{Co}_{4-5} \text{A}_4 \text{G}_{(2-3-4)}$. Важнейший представитель — смородина черная — *R. nigrum*. Широко распространена во многих районах европейской части СССР, Кавказа, Западной и Восточной Сибири, Средней Азии и Казахстана. Широко культивируется ради великолепных ягод, богатых витамином С. Есть и декоративные сорта. Культивируют и другие виды смородины: смородину красную — *R. vulgare*, а также крыжовник — *R. grossularia*.

В горах Средней Азии встречаются засухоустойчивая смородина мейера — *R. meyeri* и смородина ячевского — *R. jacevskyi*, представляющая собой ценный материал для селекционных работ. Заслуживают внимания крупноплодные смородины Алтая и Сибири.

Род гортензия — *Hydrangea*. Около 50 видов, распространенных преимущественно в областях умеренного климата Юго-Восточной Азии (Япония, Китай, Индия — Гималаи) до Малайских о-вов, Северной Америки. Декоративный кустарник с яркими цветками, собранными в крупные шаровидные или плоские соцветия. В СССР 2 вида встречаются дико, 12 интродуцировано. Очень ценятся долгоцветущие садовые формы.

В культуре широко распространена гортензия садовая — *H. hortensis*.

Для получения крупных соцветий осенью или весной делают подрезку, чтобы ветвь несла 2—5 глазков.

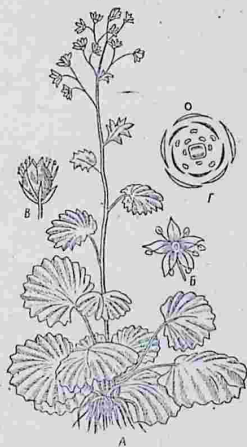


Рис. 86. Камнеломка кожистолистная — *Saxifraga coriifolia*. А — общий вид растения; Б — цветок; В — плод; Г — диаграмма цветка

Род камнеломка — *Saxifraga*. Около 250 видов, во флоре СССР 80 видов. Природное распространение — холодные северные области и горы Европы, Азии, Северной Америки, встречается и в Южной Америке (Анды). Преимущественно травы, в горах часты розеточные или подушечные формы. Плод — коробочка. Иногда культивируют как декоративные. В качестве примера можно привести камнеломку кожистолистную — *S. coriifolia* (рис. 86).

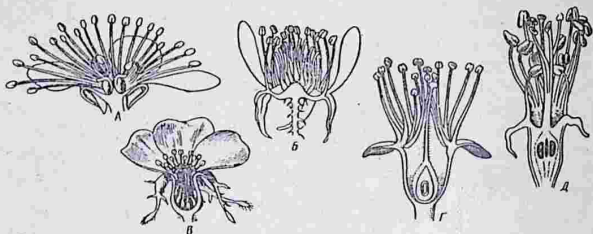


Рис. 87. Цветки представителей различных подсемейств семейства розанных — *Rosaceae*. А — таволга — *Filipendula ulmaria* (подсемейство спирейных — *Spiraeoideae*); Б — малина — *Rubus idaeus*; В — шиповник майский — *Rosa majalis* (подсемейство розовых — *Rosoideae*); Г — миндаль степной — *Prunus tenella* (подсемейство сливовых — *Prunoideae*); Д — яблоня — *Malus sylvestris* (подсемейство яблоневых — *Pomoideae*)

В районах Арктики распространена камнеломка супротивнолистная — *S. oppositifolia*.

Род бадан — *Bergenia*. Около 10 видов, распространенных в Азии. Из них во флоре СССР 4 вида. Особый интерес представляет бадан толстолистный — *B. crassifolia* — крупное многолетнее травянистое растение с кожистыми зимнезелеными листьями. Цветки ярко-розовые, на безлистном цветоносе.

Крупные корневища содержат много танинов. Культивируют ради технического танида, применяемого для выделки кож. При извлечении танинов получают побочные продукты, например гидрохинон и зеленую краску, используемую в текстильной промышленности.

Природное распространение — Западная и Восточная Сибирь, Средняя Азия (скалы, каменистые склоны

в области лесов и субальпийского пояса гор). В качестве декоративных разводят также многолетние травянистые виды астильбы — *Astilbe*, а также кустарниковые дейции — *Deutzia*.

Семейство розановые, или розанные, — *Rosaceae*

Число видов около 3000 (120 родов), широко распространенных в странах с субтропическим и умеренным климатом, преимущественно в северном полушарии, некоторые из них заходят и в южное полушарие. Будучи производимым от розановых, точнее от подсемейства

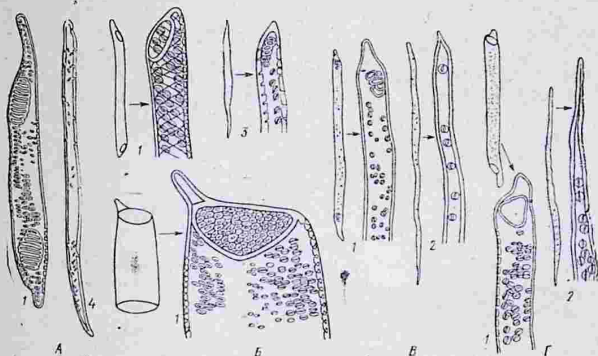


Рис. 88. Элементы древесины некоторых видов семейства камнеломковых — Saxifragaceae и розанных — Rosaceae. А — смородина альпийская — *Ribes alpinum*; Б — роза собачья — *Rosa canina*; В — рябина — *Sorbus aucuparia*; Г — яблоня — *Malus sylvestris*:

1 — членик сосуда, 2 — волокнистая трахеида, 3 — трахеида, 4 — древесинное волокно

спирейных, полиморфное семейство хризобалановые — Chrysobalanaceae, представленное в основном древесными и кустарниковыми формами, сосредоточено преимущественно в южном полушарии (Южная Америка, о-ва Юго-Восточной Азии, тропическая Африка) ¹.

¹ Хризобалановые (530 видов), равно как и неврадовые — Neuradaceae (10 видов, 3 рода), возводят иногда в ранг подсемейства Rosaceae (например, Г. Лавранс, 1951). В этом случае розанные делят на 6 подсемейств.

Розановые — естественное семейство, разнообразное как по структуре цветков (рис. 87), соцветий и плодов, так и жизненных форм — от вечнозеленых деревьев до трав, преимущественно многолетних.

Разнообразна структура листьев розановых: простые и сложные, с прилистниками и без прилистников, с перистым и пальчатым жилкованием.

Не менее разнообразны и гистологические элементы проводящих пучков, где членики сосудов имеют либо простую, либо лестничную перфорацию (рис. 88), причем сосуды последнего типа встречаются несколько реже и характерны для рябин (*Sorbus*). У одних представителей семейства выступают признаки более низкой организации цветков и плодов, приближающие их к многоплодниковым (большое число пестиков и т. д.). Другие представители характеризуются редукцией числа отдельных частей цветка и специализированными признаками, например нижней завязью. В отличие от лютиковых специализация цветка у розановых шла главным образом в направлении выработки и развития разнообразных, нередко контрастных, структур плодов и семян в соответствии с разными способами их распространения.

Характерная особенность семейства — строение гинецея и цветоложа. Цветоложе может быть коническим, с многочисленным апокарпным гинецеем (у родов, близких к многоплодниковым), и вогнутым, с синкарпным гинецеем. Между этими крайними формами имеются многочисленные переходы. Очевидно, у всех представителей семейства цветоложе так или иначе имеет тенденцию к разрастанию. Разросшееся цветоложе в виде блюдца, чаши или бокала называется гипантием. Однако в образовании гипантия кроме цветоложа принимают участие и другие части цветка: основания чашелистиков, лепестков, тычинок, а иногда и подчашие.

Нередко при созревании плодов цветоложе приобретает яркую окраску, становится мясистым, сочным, что способствует распространению плодов и семян животными (например, у земляники — *Fragaria*, шиповника — *Rosa*, яблони — *Malus* и др.).

Основные отличия розановых от близкого семейства лютиковых заключается в следующем: розановым свойствен более или менее хорошо выраженный гипантий, в типичных случаях сочный, яркоокрашенный; листья у

розовых часто снабжены прилистниками; под цветком иногда развивается подчашье, особенно у травянистых форм, внешне похожих на лютиковые; листья лютиковых не имеют прилистников, а чашечки — подчашья; цветки розановых всегда актиноморфные, циклические, с двойным пятичленным околоцветником и многочисленным андроцеем с расположенными по кругу тычинками в числе, кратном 5; у лютиковых часто наблюдается простой околоцветник, а части цветка располагаются по спирали (ациклически). Среди травянистых форм розановых, как и лютиковых, почти нет кормовых растений (редкое исключение составляет крохотная лекарственная — *Sanguisorba officinalis*). С другой стороны, многие лютиковые, накапливая алкалоиды, являются ядовитыми растениями. Среди розановых ядовитые растения крайне редки. Однако *Dichapetalum cymosum* (Африка) содержит фторолениновую кислоту. В организме она трансформируется во фторуксусную, используемую в Австралии и Новой Зеландии для борьбы с кроликами. Среди представителей обоих семейств много декоративных.

Семейство розановых подразделяют на 4 подсемейства, главным образом на основании особенностей структуры цветков (см. рис. 87), а также плодов.

Подсемейство спирейные — *Spiraeoideae*

Кустарники, многолетние травы. Листья очередные, реже супротивные, например, у видов родов керрия — *Kerria* и родотипус — *Rhodotypus* (Япония, Китай)¹. Цветоложе более или менее плоское, изредка вогнутое; число плодолистиков чаще всего 5; завязь содержит не менее 2 семязачатков. Общая структура цветка хорошо демонстрируется диаграммой (см. рис. 87). Плоды коробочковидные (листочка, коробочка)². Спирейные — как бы связующее звено между камнеломковыми и шиповниковыми.

Важнейшие роды и виды.

Род таволга — *Spiraea*. Около 80 видов кустарников, встречающихся в Европе, Азии, Северной Америке. Во

¹ Эти роды (декоративные растения) иногда относят к смежному подсемейству шиповниковых.

² Из апокарпного гинецея формируются листочки, при срастании пестиков — коробочка.

флоре СССР 22 вида. Из них широко распространены в природе и культуре как декоративные таволга зверобоелистная — *S. hypericifolia* и таволга городчатая — *S. crenata*, реже таволга иволистная — *S. salicifolia*. В садах и парках часто встречается таволга японская — *S. japonica* с щитковидными метелками красивых карминовых цветков. Таволга вязолистная — *Filipendula ulmaria* в изобилии растет в таежной зоне по сырым местам, поедается бобром и дикими копытными, особенно лосем.

Род рябинник — *Sorbaria*. Небольшой род, объединяющий всего 10 азиатских видов. Во флоре СССР 4 вида, из них часто встречается в природе и в культуре декоративный кустарник рябинник рябинолистный — *S. sorbifolia*.

Из других родов и видов заслуживают внимания волжанка азиатская — *Aruncus asiaticus* (Восточная Сибирь, Дальний Восток) и волжанка обыкновенная — *A. vulgaris* (Средняя Европа, Кавказ). Эти виды культивируют как декоративные.

Подсемейство шиповниковые — *Rosoideae*

Общее число видов около 800, распространенных преимущественно в умеренных широтах северного полушария. Основные жизненные формы: деревья вечнозеленые и летнезеленые, кустарники, лианы, многолетние травы.

Главное отличие этого подсемейства от подсемейства спирейных заключается в структуре цветоложа. Шиповниковым свойственны такие цветоложа:

а) выпуклое, более или менее сухое, как у малины, ежевика;

б) мясистое, как у земляники; в) чашевидное сухое, как у манжетки;

г) мясистое, срастающееся с основанием чашелистиков, как у роз. Гинецей от простого (однопестичного) до сложного (многопестичного). Плоды преимущественно сборные, нерастрескивающиеся: семянки, орешки, листовки, костянки.

Важнейшие роды и виды.

Род роза, или шиповник, — *Rosa*. Один из наиболее полиморфных, трудных для изучения родов. Дикорасту-

щие виды — шиповники — имеют немахровые пятичленные двойные околоцветники, редко полумахровые. Распространены в северном полушарии. Шиповники обычно произрастают в подлеске светлых лесов, по опушкам, в поймах рек, по оврагам — в лесостепи и степи. В горных районах, например в Средней Азии, они господствуют на обширных территориях.

Число видов шиповника пока еще не установлено в связи с тем, что еще не выработаны критерии для различения чрезвычайного множества переходных форм. По одним данным, род насчитывает 120—150 видов, по другим — 300—350. Для флоры СССР приводят около 150 видов, из них 50 эндемичных, встречающихся только в пределах границ нашей страны. Выделяются 3 группы (подрода) шиповников: белые, красные и желтые. Среди них есть как листопадные, так и вечнозеленые формы.

Белоцветковые шиповники имеют белые цветки и красные сочные «плоды» (гипантин). Они наиболее разнообразны и обильны во влажных субтропических лесах Юго-Восточной Азии, где преобладают генетически близкие им вечнозеленые формы. В западном полушарии в естественных условиях белые шиповники отсутствуют. В СССР они встречаются редко (на Дальнем Востоке — *R. maximowicziana*, на юго-западе европейской части СССР — *R. arvensis*, в Средней Азии — *R. huntica* и др.).

Красноцветковые шиповники обитают в западном и восточном полушариях. Эта группа отличается богатством видов. Наиболее древние и обособлены в систематическом отношении *R. rugosa*, *R. sericea* и вечнозеленые лианы. Группа красноцветковых шиповников в свою очередь распадается на 2 подгруппы: собственно красноцветковые и розовые шиповники. Подгруппа собственно красноцветковых шиповников (секции *Cinnamomeae*, *Rugosae*) объединяет виды с красными лепестками и красными сочными «плодами» с неоппадающими чашелистиками без боковых придатков к подгруппе розовоцветковых шиповников (секции *Caninae*, *Galliana*) относят виды с розовыми лепестками и красными сочными плодами с направленными вниз чашелистиками, опадающими в период покраснения «плодов».

Наибольшее количество видов красноцветковых шиповников, в том числе эндемичных, произрастает в северных и среднегорных лесах и отчасти на лугах в субальпийском поясе, розовоцветковых — в степной и лесостепной зонах на юго-востоке Европы.

Желтые шиповники имеют в отличие от белых и красных шиповников почти деревянистые темно-бурые «плоды» различной формы. Они встречаются только в восточном полушарии.

«Плоды» некоторых видов шиповников содержат значительное количество витамина С в комплексе с витаминами В₂, Р, К и провитамином А. Наиболее ценные витаминоносы — белоцветковые и красноцветковые ши-

повники. Из первых много витамина С содержат «плоды» филогенетически более молодых видов: шиповник бергера — *R. beggeriana*, шиповник илийский — *R. ilien-sis*, шиповник альберта — *R. albertii*, шиповник гунта — *R. huntica* и др. Первые два вида накапливают, например, до 18,5 тыс.мг% витамина С на сухую массу мякоти «плодов».

Среди красноцветковых шиповников почти все виды содержат в «плодах» значительное или даже высокое количество витамина С. Из них в СССР наиболее распространены шиповник коричный — *R. cinnamomea*, шиповник иглистый — *R. acicularis*, шиповник морщинистый — *R. rugosa*. Концентрация витамина С в «плодах» розовоцветковых шиповников в редких случаях достигает 2—2,5 тыс. мг%. Из этой группы в СССР наиболее распространены *R. canina*, *R. tomentosa*, *R. eglanteria*, *R. crenatula* и *R. ucrainica*.

Количество витамина С в «плодах» желтоцветковых шиповников невелико (0,01—0,02 тыс. мг% на сухую массу мякоти «околоплодника»), но в них значительно содержание танинов и таннидов. В СССР из желтоцветковых наиболее распространены *R. spinosissima*, *R. foetida*, *R. lutea*.

Свежие «плоды» шиповника содержат кроме витаминов 1—8 % сахаров, до 2 % крахмала и 1—5 % азотистых веществ. «Плоды» шиповника употребляют в пищу в свежем виде и используют как сырье для получения витамина С. Поедаются тетеревиными птицами, плоды служат гастролитами, в зимнее время отчасти заменяя гальку. Специальный экстракт из плодов шиповника (холосас) рекомендуют при заболеваниях печени. Корни и галлы шиповника богаты дубильными веществами. Шиповники успешно используют для устройства колючих изгородей. Розы-шиповники — признанный объект декоративного цветоводства.

Известно свыше 12 тыс. сортов. Выделяют следующие основные группы роз.

1. Полиантовые (многоцветковые) розы, связанные в своем происхождении с диким видом — шиповником многоцветковым — *R. multiflora* (природное распространение — Япония, о. Кюсю), с его пирамидальными или пирамидально-метельчатыми формами. Цветки у садовых форм полумахровые, белые или розовые. Такие формы особенно широко культивируют в Прибалтике

(Калининград, Клайпеда, Рига, Таллин), а также в западных районах Украины.

2. Чайные розы. Комплекс сортов субтропического происхождения, полученных на основе гибридизации двух близких вечнозеленых видов: розы китайской — *R. chinensis* и розы индийской — *R. indica*.

Чайные розы характеризуются очень длительным периодом цветения (ремондантность). Цветки от бледно-розовых до красных, исключительно ароматичны. Комплекс ремонтантных роз получен путем сложной гибридизации. Исходные формы точно не установлены, предположительно ими были роза французская — *R. gallica*, роза дамасская — *R. damascena* и роза столстная — *R. centifolia*. В этом комплексе видное место принадлежит розе ремонтантной — *R. bifera* (предположительный гибрид *R. centifolia* × *R. chinensis*). Особый комплекс декоративных парковых роз формируют естественные кустарниковые формы, введенные в культуру. Сюда относят как вечнозеленые ремонтантные виды, цветущие и сохраняющие ярко-зеленую листву до глубокой осени, так и вполне листопадные. К этому комплексу относят следующие виды.

Роза морщинистая — *R. rugosa*. Естественный ареал — Дальний Восток (советское Приморье), Камчатка, Сахалин, Япония, Китай. Выдающийся объект декоративного садоводства, высоковитаминное и пищевое растение (из лепестков изготавливают варенье). Широко культивируется, зимует без прикрытия.

Роза сизая — *R. glauca*. Природное распространение — Средняя и Атлантическая Европа, Малая Азия, в СССР — районы Карпат. Декоративный кустарник, молодые ветви, листья покрыты плотным сине-голубым налетом. Плоды содержат много витамина С (2,5 тыс. мг% на сухую массу мякоти).

Род малина (ежевика) — *Rubus*. Обширный и полиморфный род, содержит свыше 500 видов; в СССР около 45 видов. Преимущественно кустарники, распространенные в умеренных и холодных странах северного полушария. Исходные древовидные формы произрастают в субтропиках, например *R. arbor*. В южном полушарии представители рода в своем распространении достигают Новой Зеландии (*R. squarrosus*).

Важнейшие представители рода. Малина обыкновенная — *R. idaeus* широко распространена в европейской

части СССР, на Кавказе, в Сибири и Средней Азии в нижнем ярусе широколиственных и хвойных лесов, на вырубках леса и пожарищах, среди кустарников в долинах горных рек.

Ежевика сизая — *R. caesius*. Широко распространена в природе. Как и предыдущий вид, культивируется.

Костяника — *R. saxatilis*. Наиболее широко распространена в хвойных лесах европейской части СССР и Сибири.

Морошка приземистая — *R. chamaemorus* и костяника арктическая (поленика, мамура) — *R. arcticus*. Наиболее редуцированные по жизненной форме виды, особенно последний. Встречаются в субарктических районах.

Земляника («клубника») — *Fragaria*. Род содержит около 50 видов. Многолетние травянистые растения с розеткой длинночерешковых листьев. Пестики расположены, как и у видов предыдущего рода, на выпуклом мясистом цветоложе. Плод — многосемянка. Культивируют в числе многих сортов, полученных, как полагают, на основе гибридизации земляники виргинской — *F. virginiana* и земляники чилийской — *F. chiloensis*. В СССР наиболее широко распространены сорта Коралка, Магомет, Рошинская.

Важнейшие виды: земляника лесная — *F. vesca*, встречающаяся среди кустарников и на лугах в европейской части СССР, Сибири, Средней Азии, на Кавказе — в светлых лесах; клубника ананасная — *F. ananassa*, объединяющая культивируемые сорта гибридного происхождения.

Род лапчатка — *Potentilla*. В составе рода около 300 видов. Преимущественно травы, редко кустарники (*P. fruticosa*). По общей структуре цветка приближается к земляникам (цветоложе выпуклое, но сухое). Плод — сборный орешек, подчашие развито. Околоцветник пятимерный, но иногда четырехмерный, как, например, у лапчатки прямостоячей — *P. erecta*. Формула: $\oplus \text{Ca}_{(4)} \text{Co}_4 \text{A}_\infty \text{G}_\infty$. Животными не поедается.

Имеет лекарственное значение, настои применяют при желудочных заболеваниях. У близкого вида — лапчатки серебристой — *P. argentea* структура цветка универсальная: $\oplus \text{Ca}_{(5+5)} \text{Co}_5 \text{A}_\infty \text{G}_\infty$. Кроме упомянутых видов, можно отметить лапчатку гусиную («гусиная лапка») — *P. anse-*

rina, очень широко распространенное растение с прерывисто-перистыми листьями.

Род манжетка — *Alchemilla*. Исключительно полиморфный род. Число видов превышает 350, в том числе в СССР свыше 150. Травянистые растения, нередко на равнинных и горных лугах выступают как основной компонент растительного покрова. Цветки четырехчленные и четырехкруговые. Важнейшие виды: манжетка шершавостебельная — *A. hirsuticaulis*; манжетка туманная — *A. nebulosa*, манжетка семиугольная — *A. heptagona*.

Среди травянистых представителей только один вид имеет важное кормовое значение — кровохлебка аптечная — *Sanguisorba officinalis*. Ее также используют в медицине и ветеринарии как лекарство. Это растение влажных лугов и заболачиваемых территорий. Цветки темно-красные, собранные в головчатые соцветия. Иногда культивируют.

Подсемейство яблоневые — *Pomoideae*

Виды, относящиеся к этому подсемейству, — деревья и кустарники. Цветки надпестичные — цветоложе вогнутое. Околоцветник пятимерный ($Ca_{(5)}Co_5$). Тычинок 20 (реже 10, 5 или 25). Гинецей синкарпный. Плодолистиков обычно 5, но часто они редуцированы до 2—3 и даже одного. Завязь срастается с бокальчатым цветоложем (гипантием), нижняя. Плод — ягодовидный — яблоко. На верхушке плода можно видеть остатки чашечки. Представители служат родоначальниками многих сортов важнейших плодовых культур северных и субтропических стран — яблони, груши, айвы и др.

Род яблоня — *Malus*. Формула цветка: $\oplus Ca_{(5)}Co_5 A_{5-10-\infty} \overline{G}_{(5)}$. В составе рода 30 видов, распространенных в северном полушарии (преимущественно в странах с умеренным климатом). В СССР 10 видов, представленных древесными и кустарниковыми формами. Некоторые из них формируют значительные по площади дикие заросли. Богатейшие леса из яблони, имеющие промышленное значение, распространены в горах Средней Азии и Казахстана.

Яблоня — одна из древнейших и распространенных культур. Путем гибридизации выведено более 1000 сортов. Родительскими формами европейских сортов яблони

лись яблоня лесная — *M. sylvestris*, яблоня ранняя — *M. praecox*, яблоня сибирская — *M. pallasiana*, яблоня восточная — *M. orientalis*. Весь сложный комплекс культивируемых сортов объединяется под видовым названием *M. domestica*.

В Северной Америке, Средней Азии и Юго-Восточной Азии основное сортовое разнообразие получено на базе местных видов. На территории СССР в природных растительных сообществах наиболее значительное участие принимают яблоня лесная — *M. sylvestris* (широколиственные леса европейской части СССР); яблоня восточная — *M. orientalis* (лиственные горные леса Кавказа); яблоня сиверса — *M. siversii* (горные и пойменные леса Средней Азии и Казахстана). Эти виды иногда формируют почти чистые яблоневые заросли.

Плоды съедобны и пригодны для промышленного использования (сушка, изготовление вина, джема). Близкий вид — яблоня недзвецкого — *M. niedzwetzkyana* декоративна, отличается антоциановой окраской побегов и мякоти плодов. Этот вид был использован при выведении ряда культурных сортов.

Род груша — *Pyrus*. В составе рода около 20 видов, распространенных преимущественно в зоне умеренного климата северного полушария. На территории СССР известно 17 видов. Формула цветка, как и у видов предыдущего рода: $\oplus \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_5 \text{A}_{\infty} \text{G}_{(5)}$. Ст видов предыдущего рода отличается: а) колючками, развивающимися из укороченных побегов; б) плодом обычно удлиненной грушевидной формы и в) присутствием в мякоти плода каменистых клеток.

Широко культивируют, выведено более 500 сортов. Родоначальник культивируемых сортов — груша обыкновенная — *P. communis*. Это полиморфный вид и даже в естественных условиях, где он нередко формирует чистые насаждения (лиственные и смешанные леса юго-востока европейской части СССР, но особенно горных районов Кавказа, Средней Азии), отличается значительной изменчивостью. В формировании естественных ценозов значительное участие принимают груша уссурийская — *P. ussuriensis* (Дальний Восток, Уссурийский край) и груша лохолистная — *P. eleagnifolia*. Распространена в Крыму, декоративна и хороший подвой для культивируемых сортов.

Род боярышник — *Crataegus*. Общее число видов бо-

лее 1000. Распространены в странах умеренного климата, но преимущественно в Северной Америке (около 800 видов). Исключительно деревья или кустарники. Плоды костяновидные, заключенные по 1—5 в красном или черном гипантии. Плоды съедобны, особенно после заморозков. Декоративные растения. Некоторые виды, имеющие крепкие колючки на укороченных безлистных пазушных побегах, используют для живых изгородей.

Род рябина — *Sorbus*. Около 80 видов, распространенных в северном полушарии, в СССР 34 вида. Рябина обыкновенная — *S. aucuparia* широко распространена по всей таежной зоне в подлеске и на вырубках, где обильно плодоносит. Плоды поедаются соболем, кунницей, лисицей, мышевидными. Цветочные почки — зимний корм рябчика. Ветви поедаются лосями, кора — зайцами. Декоративное растение с белыми цветками в крупных соцветиях — щитовидных метелках. Плоды заготавливают и используют в кулинарии (варенье, пастилы, компоты). И. В. Минчурин вывел сорта со сладкими душистыми плодами.

Важное значение имеют виды других родов яблоневых.

Айва продолговатая — *Cydonia oblonga*. Распространена на Кавказе, в Средней и Малой Азии, Северном Иране. Широко культивируют ради крупных ароматических плодов. Мушмула германская — *Mespilus germanica* — колючий кустарник. Плоды съедобны, выведены бескосточковые сорта (форма «апирена»). Природное распространение — Крым, Кавказ (часть), Малая Азия, Северный Иран. Японская мушмула — *Eryobotria japonica*. Культивируют ради съедобных плодов. Кизильник черноплодный — *Cotoneaster melanocarpa* — обычный декоративный кустарник. Ирга круглолистная — *Amelanchier rotundifolia* — красивый кустарник со сладкими съедобными плодами, иногда разводят на юге и в средней полосе СССР как декоративное и плодовое растение.

Подсемейство сливовые — Prunoideae

Деревья, кустарники. Цветки подпестичные, цветоложе вогнутое, но не срастающееся с завязью. Гинецей простой, из одного плодолистика, семязачатков 2, но развивается лишь один из них. Формула цветка для

всех видов подсемейства приблизительно универсальная: $\oplus Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_1$. Плод — сочная костянка, реже сухая. К подсемейству относятся ценнейшие плодовые растения. Многие роды этого подсемейства, например вишня — *Cerasus*, миндаль — *Amygdalus*, персик — *Persica*, абрикос — *Armeniaca*, слива — *Prunus*, плохо различаются. Решением Международного ботанического конгресса их объединили в один род — *Prunus*, однако в этом случае род *Prunus* становится слишком «сборным» и даже неестественным. Имея в виду задачи учебного характера, целесообразнее придерживаться удобной старой номенклатуры.

Важнейшие роды и виды:

Род вишня — *Cerasus*. Основные жизненные формы — деревья, кустарники. Известно около 150 видов, в том числе во флоре СССР 20 видов. Широко культивируют 2 вида: вишню садовую — *C. vulgaris* и черешню *C. avium*. Вишня садовая в природных сообществах неизвестна. Выведено много сортов, из которых наиболее распространены Лотовка, Краса Севера, Шпанка ранняя, Любская и др. Черешня распространена в украинских Карпатах, на Кавказе, в Молдавии, где формирует естественные заросли. Деревья достигают 30 м высоты. В культуре много сортов.

Род слива, терн — *Prunus*. В рамках рода насчитывают около 35 видов. Все они представлены невысокими деревьями и кустарниками, часто колючими.

Важнейшие виды. Слива — *P. domestica*. Широко известна в культуре как исходная форма многих районированных и местных сортов. Только И. В. Мичуриным выведено и районировано 13 сортов для европейской части СССР. В естественных растительных группах неизвестна.

Как отмечалось (с. 246), экспериментально доказано, что слива (амфидиплоид $2n=48$) — продукт гибридизации алычи (*P. divaricata*, $2n=16$) и терна (*P. spinosa*, $2n=32$). Алыча — *P. divaricata*. В естественных условиях дерево до 9—10 м высоты или кустарник, встречающееся на Кавказе, в Средней Азии. Там же иногда культивируют. Терн — *P. spinosa*. Очень колючий кустарник. Встречается часто, но преимущественно на остепненных склонах, опушках леса, в кустарниковых зарослях и по оврагам (европейская часть СССР, средняя и южная зоны, Кавказ, Западная Сибирь).

Род абрикос — *Armeniaca*. Деревья и кустарники. Число видов 8. Природное распространение: Восточная Сибирь, Дальний Восток, Средняя Азия, Китай. Важнейшее значение имеет один вид — абрикос обыкновенный — *A. vulgaris*, культивируемый в промышленных масштабах.

Род персик — *Persica*. Деревья и кустарники. Общее число видов 6. Природное распространение — Китай (северные и центральные районы, возможно Тибет). Основной вид культуры — персик обыкновенный — *P. vulgaris*. Дерево, иногда кустарник. Плоды крупные, массой до 500 г, разнообразно окрашенные, косточка сплюснутая, ее поверхность ямчатая и бороздчатая (рис. 89).

Род миндаль — *Amygdalus*. Общее число видов около 50, в том числе в СССР 20. Природное распространение — Евразийский континент: Средиземноморье, Передняя и Средняя Азия, МНР, Китай. Важнейшие виды следующие. Миндаль обыкновенный — *A. communis*.

A. communis. Природный ареал: Средняя Азия — западный Тянь-Шань, западный Копетдаг. Широко возделывают в промышленных масштабах в районах с субтропическим климатом, в том числе в Калифорнии, Аргентине, Австралии, Южной Африке. Миндаль низкий (бобовник) — *A. nana*. Небольшой кустарник до 1—1,5 м высотой.

Род черемуха — *Padus*. В СССР *P. racemosa* широко распространена как подлесок в лесной зоне. Плоды съедобны. Поедаются лисицей, мышевидными, птицами, особенно на вырубках. Ветви едят лоси, кору — зайцы, особенно на поваленных стволах.

Род лавровишня — *Laurocerasus*. Олиготипный род.

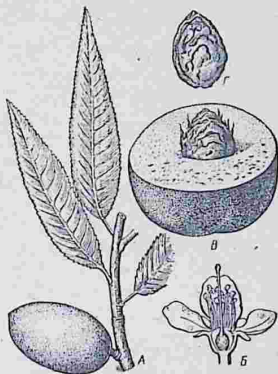


Рис. 89. Персик — *Persica vulgaris*. А — репродуктивный побег, Б — цветок в разрезе, В — плод в поперечном разрезе, Г — косточка — эндокарпий с семенем внутри

От черемухи отличается кожистыми листьями. Лавровишняя лекарственная — *L. officinalis* — вечнозеленое дерево. Все части, кроме съедобных плодов, ядовиты. Имеет лекарственное значение. Культивируют как декоративное, есть пестролистные формы. В природных зарослях встречается на Кубани и в Восточном Закавказье.

Порядок Бобовоцветные — Fabales

Сюда относят около 18 000 видов древесных (деревья, кустарники, полукустарники) и травянистых (многолетники, однолетники) растений, распространенных повсюду на земном шаре. Многие виды представлены огромной массой особей и играют доминирующую роль в сложении растительного покрова, особенно в странах с умеренным климатом. В СССР около 1800 дикорастущих видов и 30 в культуре.

А. Жюсье (1789) установил, что основной признак семейства, соответствующий здесь порядку, — плод боб. Можно назвать и другие черты общего строения: гинецей простой, апокарпный, пестик с одногнездной верхней завязью, двойной околоцветник, особое строение андроеца, листьев и прилистников и др. Характерная биологическая особенность бобовоцветных, очень важная для практики земледелия: как правило, они находятся в симбиозе с бактериями, способными усваивать азот непосредственно из атмосферы. Эти бактерии называются клубеньковыми и относятся к роду *Rhizobium* (*Rh. leguminosarum* и др.).

При недостатке в почве бора флорема остается неразвитой (работы Гартона и др.). В результате углеводы не подаются в места сосредоточения клубеньков, и бактерии начинают паразитировать. Известно около 20 рас клубеньковых бактерий, живущих на разных видах бобовых. Впрочем, есть основание полагать, что атмосферный азот поглощают не сами бактерии непосредственно, а клетки корня бобового растения под влиянием ферментов и других продуктов метаболизма бактерий.

По строению цветков порядок Бобовоцветных делят на 3 семейства: мимозовые — *Mimosaceae*, цезальпиниевые — *Caesalpiniaceae*, собственно бобовые — *Fabaceae*. Нередко эти действительно родственные семейства рас-

смаатривают в качестве подсемейств одного крупного семейства.

Семена чаще всего без эндосперма или содержат эндосперм, нередко хорошо развитый, как, например, у видов софоры, индигоферы и др. Зародыш крупный, прямой.

Семейство мимозовые — *Mimosaceae*

Растения, объединяемые в семейство мимозовых, резко отличаются от других бобовоцветных актиноморфными цветками с двойным пяти- или четырехчленным околоцветником; андроцей десятичленный, реже пятичленный, иногда многочисленный, обычно несрастающийся (многобратственный).

Строение цветка мимозовых показывает, что они служат связующим звеном всего порядка Бобовоцветных с Розовоцветными, в частности с родом смородина — *Ribes*. Мимозовые распространены преимущественно в субтропических и тропических странах Африки, Австралии, Азии, Америки. Жизненные формы: деревья (иногда очень крупные), кустарники, травы. Семейство объединяет 56 родов и 2800 видов.

Важнейшие роды и виды.

Род акация — *Acacia*. Около 500 видов, из них 300 в Австралии. Австралийские виды лишены колючек, причем у большинства из них листья заменены филлодиями — листовидными черешками. Другие 200 видов, распространенные в Передней Азии и Африке, снабжены колючками. Они развиваются из прилистников, нередко достигают больших размеров. Внутри таких колючек имеются полости, в которых поселяются микробы. Некоторые из видов, например зонтиковидная акация — *A. spirocarpa*, выступают в качестве ландшафтного растения африканской саванны. Во флоре СССР встречается шелковая акация — *A. (Albizzia) julibrissin* (Талыш). На Черноморском побережье Кавказа широко культивируют акацию подбеленную — *A. dealbata*, родина которой Восточная Австралия. Эффектные благодаря желтым головчатым соцветиям букеты в конце января — февраля привозят в более северные города и продают под ошибочным названием «мимоза». Важное значение как источник получения высококачественного клея (гум-

миарабика) имеет акация сенегальская — *A. senegal* (рис. 90).

Род мимоза — *Mimosa*. Около 350 видов, распространенных преимущественно в тропиках Южной Америки. В СССР в оранжерейной культуре часто встречается мимоза стыдливая — *M. pudica* (родина Бразилия).

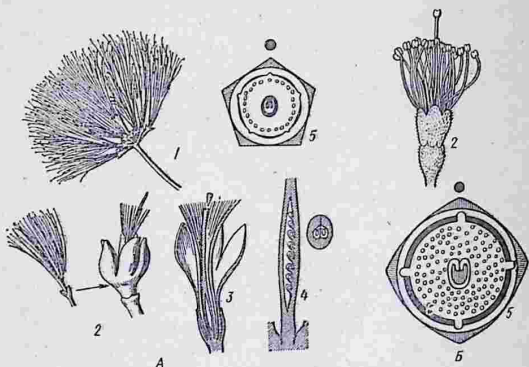


Рис. 90. Виды рода акация — *Acacia*. А — персидская акация — *Acacia julibrissin*; Б — акация лофанта — *A. lophantha*: 1 — соцветие, 2 — цветок, 3 — то же, в продольном разрезе, 4 — плод в продольном и поперечном разрезе, 5 — диаграмма цветка

Из представителей других родов мимозовых следует отметить мимозку — *Lagonychium farctum* — сорное растение, распространенное от Египта до Средней Азии (Таджикистан), и энтаду — *Entada pursaetha* — пантропическое растение, имеющее рекордно большие членистые бобы, достигающие более 1 м длины при ширине около 10 см.

Семейство цезальпиниевые — *Caesalpinaceae*

Число видов 2800 (154 рода). Жизненные формы разнообразны: деревья, лианы, нередко достигающие в длину 150 м, кустарники, изредка полукустарники или травы. Природное распространение — исключительно

тропические и субтропические страны обоих полушарий.

Листья перистые или дваждыперистые, иногда образуются филлодии, прилистники нередко метаморфизированы в колючки.

Цветки чаще зигоморфные. Почкосложение венчика восходящее (черепитчатое), так что верхний (задний) лепесток самый внутренний¹.

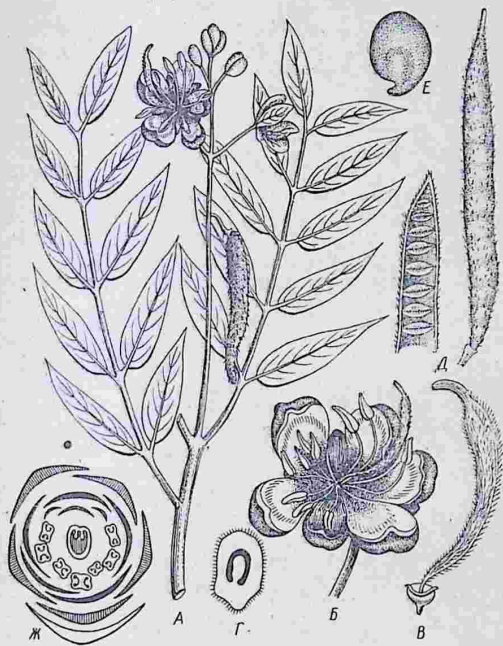


Рис. 91. Кассия — *Cassia fistula*. А — репродуктивный побег; Б — цветок; В — пестик; Г — завязь в поперечном разрезе; Д — плод и его продольный разрез; Е — семя; Ж — диаграмма цветка

¹ Филогенетически они наиболее связаны с семейством камнеломковых — Saxifragaceae.

Чашелистики свободные, в числе 5 (4—6) или 2 верхних отсутствуют; тычинки свободные, в числе 10, иногда тычинок много или они редуцированы до одной, гинецей мономерный, из одного плодolistика.

Важнейшие роды и виды.

Род **кассия** — *Cassia*. Число видов около 450, распространенных в тропической Африке, преимущественно в полупустынных районах (Средний Судан, Нубийская пустыня, побережье Красного моря) и Передней Азии (Южная Аравия). Некоторые виды имеют лекарственное значение как слабительное средство, например листья александрийской сенны — *C. angustifolia*. Действующее начало — антрагликозиды. Они активизируются под влиянием ферментов пищеварения. В качестве лекарственных и декоративных культивируют за пределами естественного ареала, например в Индии, СССР (Средняя Азия, Закавказье). Из них важнейшие кассия александрийская — *C. angustifolia* и кассия остролистная — *C. acutifolia* (в СССР однолетняя культура), а также кассия дубчатая — *C. fistula* (рис. 91).

В Закавказье культивируют кассию мариандскую — *C. marylandica* (декоративное растение).

Род **гледичия** — *Gleditschia*. Всего 5 видов, распространенных в субтропической Азии, в горах тропической Африки, в Северной Америке. Из них важнейшие два: гледичия каспийская — *G. caspica* (родина — Кавказ, Талыш) и гледичия трехколючковая (сладкая) — *G. triacanthos* (родина Северная Америка, штат Виргиния). В СССР культивируют преимущественно в южных районах европейской части, на Кавказе и в Средней Азии. Дерево с плотной древесиной: хороший медонос.

Рожковое дерево — *Ceratonia siliqua*. Природное распространение — Средиземноморье (Южная Европа, Малая Азия). Культура давно уже вышла за границы природного ареала к северу, достигнув, например, влажных субтропических районов Кавказа. Ценятся мясистые сладкие бобы — «цареградские рожки». Декоративное растение.

Цертис — *Cercis siliquastrum* (дерево Иуды). Дерево с оригинальными почковидными кожистыми листьями и ярко-розовыми цветками, расположенными непосредственно на стволе (каулифлория). Природный ареал — средиземноморская область. Культивируют как декоративное. Всего известно 4 вида. В Новом Свете произ-

растает в естественных условиях и введен в культуру цертис канадский — *C. canadensis*. В странах Юго-Восточной Азии встречается цертис китайский — *C. chinensis*.

Кампешевое дерево — *Haematoxylon campechianum*. Родина — тропические леса Центральной Америки. Дает ценнейшую сине-фиолетовую ароматическую древесину, из которой получают краситель гематоксилин.

Пернамбуковое (красное) дерево — *Caesalpinia echinata*. Родина Южная Америка (Бразилия). Дает самую дорогостоящую красную древесину. Из нее получают краску — бразелин. Название растения происходит от экспортирующего его порта Пернамбуку.

Бундук двудомный, или канадский, — *Gymnocladus dioica*. Родина Северная Америка (Канада). Монотипный род. В Крыму разводят как декоративное дерево с крупными двоякоперистыми листьями. Развивает мощную горизонтальную корневую систему и поросль, в связи с чем пригодно для закрепления склонов и оврагов.

Семейство бобовые, или мотыльковые, — *Fabaceae*, *Papilionaceae*

Общее число видов около 12 000 (490 родов). Основные жизненные формы: деревья, кустарники, лианы, в северных участках ареала и в горах — многолетние и однолетние травы. Большинство травянистых видов семейства сосредоточено в странах с умеренным и даже холодным климатом, деревья и кустарники в большинстве представлены в тропических и субтропических странах. Семейство бобовых через мимозовые непосредственно примыкает к розанным. Прогрессивное развитие цветка связано с приспособлением к перекрестному опылению насекомыми. Особенно заметен прогресс в структуре вегетативных органов, связанных с убыстрением темпов жизненного цикла (большого цикла развития).

По числу видов наиболее эволюционировавшей жизненной формы — травам — бобовые можно сравнить только с астроцветными и некоторыми однодольными (орхидными). Соцветия бобовых ботрические, неограниченные: кисти, колосья, головки. Характерная особенность строения, на основе которой растения объединяют в одно семейство, — мотыльковый тип цветка. Чашечка

сростнолистная, пятизубчатая, правильная или зигоморфная (двугубая). Мотыльковый венчик представлен пятью лепестками: тремя вполне свободными (флагом, или парусом, двумя веслами, или крыльями) и двумя лепестками, отчасти сросшимися верхушкой в так называемую лодочку. Но для некоторых родов характерно срастание лепестков между собой — весел и лодочки, а подчас и флага (клевер — *Trifolium*).

Для определения родов рассматриваемого семейства важное значение имеет строение андроеца. У одних родов андроец несрастающийся, когда все 10 тычинок свободные (древесные софоры — *Sophora*, термопсис — *Thermopsis*). У других он однобратственный — все 10 тычинок срастаются между собой тычиночными нитями, образуя так называемую тычиночную трубку, внутри которой располагается пестик (люпин — *Lupinus*, дрок — *Genista* и др.). Наконец, большинство родов с двубратственным андроецем. 9 тычинок срастаются тычиночными нитями в трубку, а одна тычинка остается свободной (горох — *Pisum*, люцерна — *Medicago*, вика — *Vicia*, чина — *Lathyrus* и т. д.).

Гинецей из одного плодолистика. Завязь верхняя, одногнездная.

Структура цветка чаще: $\uparrow Ca_{(5)}Co_{1+2+(2)}A_{(9)+1}G_1$.

Только цветки с двубратственным андроецем нектароносны. Форма трубки также бывает разнообразной и учитывается при определении растений. В одних случаях она как бы срезана прямо, тогда свободные концы тычиночных нитей по длине равны (чина — *Lathyrus*), в других случаях она срезана косо (вика — *Vicia*).

Не менее важно учитывать строение плодов. Бобы бывают либо многосеменные, раскрывающиеся двумя створками (горох, фасоль, вика), либо многосеменные, но распадающиеся на односеменные членики (вязель — *Coronilla*), либо односеменные нераскрывающиеся (эспарцет — *Onobrychis*). По форме бобы представляют значительное разнообразие.

Семена бобовых часто не имеют эндосперма. Процент белка на единицу сухого вещества семени рекордно высокий: у гороха — до 34, у нута — 31, а у люпина — до 61.

По качеству пищевого белка на первом месте стоят фасоль и чечевица. Белки содержат важнейшие для человека и животных аминокислоты: лизин, триптофан,

цитозин, валин. Целая серия родов бобовых имеет ястбищное значение, многие из них широко культивируют в качестве пищевых или кормовых растений. Некоторые же виды, например арахис, известны у нас только в сельскохозяйственной культуре.

Для систематики бобовых большое значение имеет также морфология вегетативных органов: строение листа, наличие или отсутствие усика на конце листа, строение и форма прилистников, форма соцветия и т. д. Эти признаки приобретают особое значение при определении видов. При этом важны такие признаки, как размер и окраска цветков, размер листочков сложного листа, форма и опушенность плодов и т. д.

Хозяйственное значение. К этому семейству относят многие виды, имеющие большое народнохозяйственное значение: пищевые, кормовые, медоносные, декоративные, технические, лекарственные, сидерационные. Пищевые и кормовые качества бобовых иногда снижаются или обесцениваются значительной концентрацией гликозидов (глициризин, кумарин, ононин и др.) или алкалоидов (цитизин, фйзостигмин, спартеин).

Многие роды бобовых полиморфны и имеют перво-степенное значение в формировании растительного покрова в субтропических районах с сухим климатом, а также в более северных районах с умеренным и холодным климатом. Важнейшие из них во флоре СССР следующие.

Род астрагал — *Astragalus*. Основные жизненные формы: кустарники, полукустарники, но главным образом травы. Центр видового разнообразия — внетропические районы северного полушария, однако многие виды встречаются также в тропиках Старого и Нового Света, особенно в горах. Один из наиболее полиморфных родов. Общее число видов свыше 1500. В СССР известно свыше 850 видов¹. Они сконцентрированы преимущественно в засушливых районах Средней Азии и нередко имеют кормовое значение. Трагакантовые астрагалы (Средняя Азия, Кавказ) издавна используют для получения камеди (гуммидрон), имеющей важное техническое значение в текстильной, кожевенной, фармацевти-

¹ По числу видов род астрагал — самый крупный род во флоре СССР. Только среди астроцветных можно встретить подобный размах видового разнообразия, например в пределах рода ястребинка — *Hieracium*, который содержит 785 видов.

ческой промышленности. В европейской части СССР астрагалов относительно немного — 64 вида. Из них наиболее обычны астрагал песчаный — *A. arenarius*, астрагал австрийский — *A. austriacus*, астрагал шероховатый — *A. asper* и др.

В южных районах страны на песках встречается астрагал бесстрелковый — *A. excapus*. В Туркмении основное промышленное значение как источник камеди¹ имеют: астрагал густоветвистый — *A. pitetocladus*, астрагал туркменов — *A. turcmenorum* и астрагал плотнейший — *A. densissimus*. Лучшую камедь дает астрагал густоветвистый (разновидность — *A. spinosissima*, характеризующаяся, густым ветвлением и сильно развитыми колючками). Именно этот вид вводят в культуру в Туркмении, Азербайджане и Армении.

Род остролодочник — *Oxytropis*. Близкий к предыдущему род, число видов около 300, в том числе во флоре СССР — 276. Природное распространение — северное полушарие (умеренная и холодная зоны). Остролодочки заслуживают детального изучения и перспективны для использования в качестве кормовых (пастбищных) растений в районах с холодным климатом, особенно в горах.

В европейской части СССР всего 15—18 видов. Из них наиболее обычны остролодочник волосистый — *O. pilosa* и остролодочник грязноватый — *O. sordida*.

Род верблюжья колючка — *Alhagi*. Полукустарники пустынных, очень засушливых и засоленных районов. Природное распространение — Средняя Азия, Кавказ, Западная Сибирь, Юго-Восток европейской части СССР. Род представлен лишь 5 видами, однако некоторые из них распространены очень широко и формируют значительные заросли. Растения колючие, но корм дают высокопитательный и после механической переработки (размалывания) поедаются всеми видами животных. Очень перспективные растения, заслуживающие введения в культуру, особенно в целях хозяйственного освоения пустынь и засоленных территорий. Важнейшее значение в природных растительных ландшафтах принадлежит верблюжьей колючке обыкновенной — *A. pseudalhagi*, персидской — *A. persarum* и киргизской — *A. kirghisorum*.

¹ Камедь — трагант — клеевое вещество трагантовых астрагалов, широко используется в текстильной промышленности.

Род пажитник — *Trigonella*. Однолетние и многолетние травы. Венчик голубой, фиолетовый или желтый. Некоторые виды культивируют, например пажитник голубой — *T. coerulea*, для приготовления так называемого зеленого сыра. В качестве исходного сырья для получения кортикостероидных лечебных препаратов в культуру вводят пажитник сенной — *T. foenum-graecum*.

Род вика (горошек) — *Vicia*. Род включает свыше 150 видов, во флоре СССР 84 вида. Жизненные формы — многолетние и однолетние травы с цепляющимися побегами. Многие вики служат прекрасными кормовыми растениями и введены в культуру с целью получения высококачественного сена или семян («зерновые» бобовые) или того и другого. Некоторые же виды — сорняки полей, в частности вика волосистая — *V. hirsuta* (встречается всюду в СССР) и вика узколистная — *V. angustifolia* (европейская часть СССР, Кавказ).

Важнейшие виды. Конские бобы — *V. faba* (или *Faba vulgaris*). Однолетники. Растение, сильно измененное культурой, с прямостоячими фасцированными стеблями. Цветки по 2—5 в кистях, белые, с фиолетовыми полосками на флаге и черным пятном на каждом из крыльев. Семена крупные, содержат до 25 % белка. В диком состоянии не обнаружены. Предполагаемая родина — Средиземноморье. Широко культивируют, например в Италии. Вика посевная — *V. sativa*. Однолетник, возделывается как кормовая культура ради сена и семян. Вика мохнатая — *V. villosa*. Однолетнее, реже двулетнее растение. Высеивается как озимое вместе с рожью как в СССР, так и в Западной Европе. Иногда сорное. Распространена дико в европейской части СССР, на Северном Кавказе и в Средней Азии.

Горошек мышиный — *V. cracca*. Листья в парном числе листочков, на верхушке с усиком. Прекрасные медоносы и кормовые травы, а также зернофуражные. Некоторые виды «сорничают»: вика волосистая — *V. hirsuta*, вика четырехсеменная — *V. tetrasperma*, вика узколистная — *V. angustifolia*.

Род горох — *Pisum*. Число видов точно не установлено. Для флоры СССР приводят 6 видов. Однолетние или многолетние травы с мягкими стеблями, требующими опоры, цепляющимися с помощью усиков — видоизмененных листочков. Возделывают 2 вида: горох посевной — *P. sativum* и горох абиссинский — *P. abissinicum*.

Горох посевной имеет сотни разновидностей, в том числе много штамбовых фасцированных форм. Нередко наблюдается полихроизм семян как следствие гибридизации. В СССР известно свыше 30 сортов. Первоочередное пищевое значение имеют белоцветковые сорта — светлосеменные. Сорта с темноокрашенными семенами имеют кормовое, но отчасти и пищевое значение.

Важнейшие представители.

Горох посевной — *P. sativum*. Однолетнее растение. Широко распространен в полевой и отчасти в огородной культуре. Очень близок к гороху полевому — *P. arvense*, который, возможно, служит исходной формой для культивируемых сортов, объединяемых под названием *Pisum sativum*. Более вероятно происхождение этого вида от гибрида *P. fulvum* × *P. elatius*. Первый — маленькое однолетнее растение (эфемер), произрастающее среди скал (Малая Азия, Ирак, Сирия). Горох высокий — *P. elatius*. Однолетник. Крупное растение до 80 см высотой. Наиболее широко распространен на Кавказе. Иногда засоряет хлеба.

Род солодка (лакрица) — *Glycyrrhiza*. Общее число видов 18—20, на территории СССР — 11. Однолетние и многолетние крупные травы с непарноперистыми, изредка тройчатыми листьями и мощными корневищами. Иногда формируют значительные заросли. Природное распространение — районы северного полушария с умеренным, субтропическим, степным и полупустынным климатом. Далеко заходит и в южное полушарие (Австралия).

Некоторые виды имеют важное хозяйственное значение. Лакричный сахар, получаемый из *G. uralensis*, применяют в табачной промышленности, кулинарии, а также в качестве инсектицидного. В медицине используют при заболеваниях дыхательных путей, желудка, а также при запорах. Лакричный сахар прибавляется к жевательному табаку, а также для «загущения» огнестойителей.

Важнейшие виды. Солодка голая — *G. glabra*. Очень широко распространена в природе в самых разнообразных экологических условиях: от пустынь и полупустынь Ирана, Средней Азии до высоких северных широт Сибири, в горах до 1800 м над уровнем моря. В Западной Европе культивируют как кормовое. Солодка уральская — *G. uralensis*. Менее широко распространенный

вид, но несколько дальше проникающий на север в Восточной и Западной Сибири. Хозяйственное значение то же, что и у предыдущего.

Род клевер — *Trifolium*. Общее число видов 300, во флоре СССР — 65. Природное распространение — все континенты мира, но преимущественно умеренные и субтропические страны северного полушария. Многолетние или однолетние травянистые растения. Побеги прямостоячие, восходящие, изредка лежачие, листья тройчатые, реже листочки в числе 5—9. Цветки желтые, пурпурные, розовые. Лепестки при основании сросшиеся. Плод 1—3-семенной боб (редко 4—6-семенной), нераскрывающийся, обычно погруженный в двугубую или колокольчатую чашечку.

В природе и культуре наиболее широко распространены следующие виды. Клевер луговой — *T. pratense*. Многолетнее растение, 30—50 (70) см высоты, цветет со второй половины мая до осени. Цветки красные, в головчатых соцветиях. Бобы односеменные. Содержит много белка и витаминов А, В, С, D, Е. Первый посев произведен в 1759 г. в Голландии. Южная граница естественного распространения: Балта — Кировоград — Александрия — Полтава — Изюм. Культура распространена далеко за пределами ареала. Плантацией пользуются обычно 2—3 года. Урожай сена — до 7—8 т/га. Клеверное сено превосходит злаковое по общей питательности в 1,5 раза.

Клевер шведский — *T. hybridum*. Венчик бледно-розовый. Широко культивируют преимущественно в лесных районах. Часто дичает. Клевер ползучий — *T. repens*. Венчик белый. Ценное пастбищное растение, устойчив к вытаптыванию. Распространен в СССР почти повсеместно. Клевер альпийский — *T. alpestre*. Венчик темно-красный. Широко распространен, особенно в европейской части СССР, на сухих лугах, среди кустарников, на север доходит до Калининградской и Ярославской областей.

Род люцерна — *Medicago*. Род включает 100 видов. Природное распространение — тропики обоих полушарий, Средиземноморье, Европа, Кавказ, Средняя Азия. Во флоре СССР 36 видов, встречающихся преимущественно в Средней Азии. Многолетние и однолетние травы с тройчатыми листьями, изредка кустарники. Бобы односеменные (или малосеменные), почковидной или серпо-

видной формы. Растения с длинными стержневыми корнями, до 1,5 м длины, приспособлены к жизни в условиях засухи и засоления почвы. Имеют важное агрономическое значение. Прекрасные кормовые растения, дающие питательное и хорошо поедаемое сено, богатое витаминами А, С, D, К.

Важнейшие виды.

Люцерна серповидная (желтая) — *M. falcata*. Растение до 100—120 (150) см высоты. Венчик желтый. Засухоустойчиво, хорошо переносит жару и холод. Широко распространена в природе (Европа, Сибирь, Передняя и Средняя Азия). Полиморфный вид. Часто культивируют.

Люцерна посевная (синяя) — *M. sativa*. Природное распространение — Малая Азия, Тибет, Индия. В СССР только в культуре или одичавшая. От предыдущего вида хорошо отличается темно-фиолетовыми цветками и спирально закрученными бобами. Широко и успешно культивируют на сухих склонах и в засушливых степных районах.

Род фасоль — *Phaseolus*. Общее число видов около 200. Природное распространение — тропики, преимущественно тропическая Азия и Америка. Однолетние растения с прямостоячими простертыми, но еще чаще с вьющимися стеблями. Листья тройчатые. Лепестки околоцветника белые, желтые, оранжевые, пурпурные, фиолетовые. Все виды самоопыляющиеся. В СССР известна только в сельскохозяйственной культуре и в декоративном садоводстве. Всего в культуре около 20 видов.

Род подразделяют на крупносеменные (Новый Свет) и мелкосеменные виды — азиатские (Старый Свет). Важнейший представитель крупносеменных видов — фасоль обыкновенная — *Ph. vulgaris*. Происходит из тропической Америки. Известно много сортов, лучшие из них — белосеменные, содержащие белков от 22 до 28 %. Культивируют в качестве зернобобовой и овощной культуры, причем последняя продвинута далеко на север и достигает широты Ленинграда. Основные районы возделывания в СССР: Украина, Узбекистан, Грузия (здесь фасоль — лобия часто высевается в смеси с кукурузой). Фасоль остролистная — *Ph. acutifolius*. Возделывают на северо-востоке РСФСР и в Казахстане. Засухоустойчива. Используют также в качестве зеленого корма.

В диком состоянии встречается в северной Мексике, Аризоне и т. д. Фасоль многоцветковая — *Ph. coccineus*. Вьющееся одно-, дву- и многолетнее растение, формирующее «корнеплод». Цветоносы многоцветковые, пазушные, 10—15 см длины. Цветки без запаха, ярко-

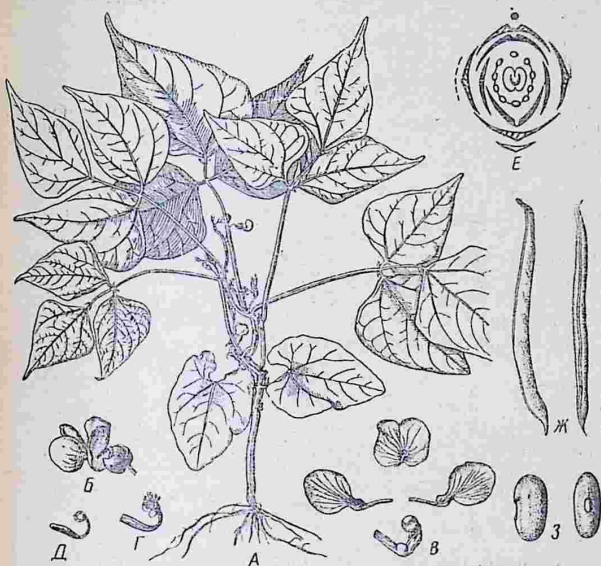


Рис. 92. Соя — *Glycine hispida*. А — общий вид; Б — цветок; В — венчик; Г — андроцей; Д — гинецей; Е — диаграмма цветка; Ж — плод; З — семя

красные, огненные, розовые или белые. Широко культивируются как декоративное, но иногда идет в пищу (белосеменные сорта). Происходит из южной Мексики, Гватемалы, Колумбии.

Важнейший представитель мелкосеменных видов — маш — *Ph. aureus*. Однолетнее растение 15—120 см высоты. Цветки лилово-желтые или желтые. Возделывается в Средней Азии, а также в Индии, Японии, Китае

и Корею. В Среднеазиатских республиках — основное бобовое пищевое растение. Семена содержат до 25 % белка, 50 % и более углеводов, 1,3 % жирного масла.

Род соя — *Glycine*. До недавнего времени в составе рода насчитывали около 40 видов. По данным Ф. Германа (1962), род содержит всего 10 видов. Эта цифра явно занижена. Природный ареал рода охватывает Азию и тропики Австралии. На территории СССР только один дикорастущий вид — соя уссурийская — *G. ussuriensis*. Этот вид встречается на лугах (особенно заливных) и по кустарникам в Приморском крае. Наиболее южный участок ареала — о. Тайвань. Важна в хозяйственном отношении соя щетинистая — *G. hispida*. Растение 30—50 (до 80) см высоты с тройчатыми листьями (рис. 92). Цветки в пазушных кистях. Бобы одно- или малосеменные. Широко культивируют. Только в Азии посевы сои занимают свыше 10 млн. га. Но основные районы возделывания сои — в США. В СССР ее возделывают на Украине, в Молдавии и на Северном Кавказе. 1 т «бобов» (семян) дает 113 кг масла и 725 кг обезжиренной муки. Содержание белка до 36 %. Витамины — А, D, Е. Ботву сои используют в сыром, сушеном и silосованном виде как корм для сельскохозяйственных животных. Из сои вырабатывают свыше ста пищевых продуктов: молоко, масло, кефир, сливки, творог, хлеб для диабетиков, печенье, кофе, шоколад и др. Из сои получают сырье для изготовления пластмасс, фанерного клея и др. Все виды сои — однолетние.

Род арахис (земляной орех) — *Arachis*. В составе рода до 30 видов (по данным Краповицкас). Природный ареал — Южная Америка: от Атлантического океана на востоке до предгорий Анд на западе, между Амазонкой и Ла-Платой. Арахис представляет особую высокоспециализированную жизненную форму, характеризующуюся геокарпией. Род стоит как бы особняком в семействе по особой морфологии и биологии развития, особенно цветения и плодоношения. Преимущественно многолетники. Важнейший для хозяйства вид — арахис подземный — *A. hypogaea*. Родина — Южная Америка (Бразилия). Невысокое травянистое однолетнее растение. Цветки одиночные, клейстогамные и хазмогамные. После цветения гинофор энергично растет и внедряет развивающийся пестик (плод) в почву. Боб нераскрывающийся, содержит несколько семян.

В семенах до 50 % жира, 25—30 % белка. Масло высокого качества. Муку из жмыха используют в кондитерском производстве (халва, шоколад).

Широко культивируют во всех тропических и субтропических странах мира, отчасти в странах с умеренным климатом, в СССР — на юге Украины, на Кавказе и в Средней Азии. Ценный и перспективный объект культуры (пищевой, масличный) в аридных районах. Происхождение не выяснено. Вероятнее всего, возник от многолетнего вида, возможно, *A. prostrata* в процессе приспособления к аридным условиям существования.

Род люпин — *Lupinus*. Общее число видов около 400 (по другим данным — 200—250). Подавляющее большинство видов сосредоточено в Северной Америке (Анды). Это преимущественно мелкосеменные многолетние травянистые растения, полукустарники и даже кустарники. В западных районах Северной Америки преобладают однолетние люпины. Второй природный центр разнообразия — Средиземноморье. Средиземноморские люпины в большинстве однолетние растения, крупносеменные. Крупные растения с характерными тройчатыми и пальчатосложными листьями. Цветки белые, желтые, синие, собраны в крупные кистевидные соцветия. Хорошо выражен диморфизм андроеца: примерно 50 % пыльников имеет почковидную форму, остальные — удлинённую, причем последние раскрываются раньше.

Люпины способны давать рекордно большой урожай зеленой массы, однако все части растения содержат много ядовитых веществ (алкалоиды люпинин и люпинидин). Культивируют как сидерационные или декоративные растения. Безалкалоидные сорта люпинов приобретут первейшее кормовое значение. Из числа возделываемых видов отметим люпин желтый — *L. luteus* — однолетнее крупносеменное растение с желтыми цветками и многолистный — *L. polyphyllus*.

Род донник — *Melilotus*. Общее число видов 20. Крупные прямостоячие однолетние, двулетние или многолетние пахучие медоносные травы. Цветки белые или желтые, в крупных кистевидных соцветиях. Бобы мелкие, одно-, двух-, трехсеменные. Во флоре СССР 11 видов.

Важнейшие виды. Донник белый — *M. albus* — двулетнее растение (изредка однолетнее!), широко распро-

страненное на Евразийском материке (Европа, Сибирь, Кавказ, Средняя Азия, Дальний Восток). Донник польский — *M. polonicus* очень близок к предыдущему, культивируют в Западном Казахстане. Донник лекарственный — *M. officinalis*. Многолетнее растение с длинным стержневым корнем. Широко распространен в степях, в том числе каменистых, и на солонцах.

Перспективное кормовое растение для степного животноводства, особенно в Восточном Казахстане.

Важнейшие пищевые и кормовые виды других родов. Нут полевой — *Cicer arietinum* (часто его называют горохом засушливых стран). Широко культивируют в Индии, Пакистане, Марокко, Мексике, отчасти в Испании, а в СССР — в Таджикистане и Башкирии. Чечевица съедобная — *Lens esculenta*. Боб содержит 1—2 семени. В СССР иногда культивируют в засушливых районах, например в Поволжье.

Из ядовитых распространены следующие виды. Вязель изменчивый (пестрый) — *Coronilla varia*. Широко распространен по холмам, лугам и среди кустарников в европейской части СССР. Дрок красильный — *Genista tinctoria*. Встречается в лесах и среди зарослей кустарников в средней и южной полосе европейской части СССР. К числу ядовитых относят некоторые виды рода софоры — *Sophora*. В этом отношении наиболее опасна софора лисохвостная — *S. alopecuroides* — злостный корневищный сорняк полей. Примесь семян софоры в хлебопродуктах вызывает отравление. Другой вид — софора японская — *S. japonica* (дерево) разводят в садах и парках. Еще более ядовиты калабарские бобы — *Physostigma venenosum* из Западной Африки. Действующее физиологически активное начало — эзерин или физостигмин — поражает центральную нервную систему, что приводит к необратимому сокращению мышц.

Декоративные деревья и кустарники. Робиния (белая акация) — *Robinia pseudo-acacia*. Интродуцированное из Северной Америки и широко культивируемое дерево (иногда крупный кустарник) с ароматными белыми цветками (изредка розоватыми) в крупных кистях. Хороший медонос. Карагана (желтая акация) — *Caragana arborescens*. Родина — Сибирь.

Широко культивируют как декоративное вистерию (глицинию) китайскую — *Wisteria sinensis*. Крупная одревесневающая лиана с ярко-зеленой листвой и лилово-

фиолетовыми цветками, собранными в крупные кисти. Как декоративное культивируют на Кавказе, в Крыму и в юго-западных районах Украины.

8899. Порядок Мальвоцветные — *Malvales*

В этом порядке чаще всего объединяют 8 семейств. Большинство их сосредоточено в тропиках Старого и Нового Света (баобабовые — *Bombacaceae*, стеркулиевые — *Sterculiaceae*) и лишь некоторые распространены во внетропических странах (мальвовые — *Malvaceae*, липовые — *Tiliaceae*). Общее число родов во всем порядке *Malvales* 248, число же видов около 3600. Родственные отношения Мальвоцветных с другими порядками еще не выяснены. Б. Козо-Полянский (1965) предполагает, что представители этого порядка генетически связаны с розановыми.

Общие признаки: актиноморфные цветки пятичленного типа, расчленение тычинок, имеются прилистники, подчашия и др. Однако у Мальвоцветных особое направление развития нектариев¹. В этой связи привлекают внимание также наиболее примитивные магнолиевые. Но некоторые систематики-филогенисты устанавливают и другие связи, например с порядками Чаецветных — *Theales*, Фиалкоцветных — *Violales* и Гераниецветных — *Geraniales* (присутствие слизистых клеток и полостей в разнообразных тканях). Какая из этих связей основывается на действительном родстве, покажет будущее.

Цветки обоеполые, правильные или очень редко неправильные, их органы собраны в мутовки, иногда за исключением андроея. Околоцветник двойной, чашечка спайнолистная. Нередко из прицветничков в числе трех или более формируется внешняя чашечка (подчашие). Андроей чаще всего развивается в двух кругах, но внешний круг тычинок обычно редуцирован, а тычиночные бугорки внутреннего круга ветвятся, в результате чего развивается много тычинок, но с половинчатыми пыльниками, т. е. с пыльниками, имеющими одну теку. Нити тычинок срастаются в одну (однобратственный) или несколько групп (многобратственный андроей).

¹ Нектар выделяют чашелистики. Иногда они сильно видоизменяются до лопастного воротничковидного нектария.

Гинецей более или менее синкарпный, плодолистиков 5 или меньше (2—3) или много. Завязь верхняя. Плоды чаще всего сухие, растрескивающиеся (коробочковидные). Преимущественно деревья (мягкодревесинные) и кустарники, встречающиеся в тропических странах, реже травы. Листья цельные или пальчаторассеченные, сложные, обычно с прилистниками. Наиболее заметную роль в природных ландшафтах и жизни человека имеют 4 семейства, приведенные ниже. Родственные связи между ними не вызывают сомнений.

Семейство стеркулиевые — *Sterculiaceae*

Общее число видов 1000—1200 (60 родов). Распространение: тропики Старого и Нового Света, реже субтропические страны. Цветки обоеполые, редко однополые, в сложных соцветиях; у некоторых представителей

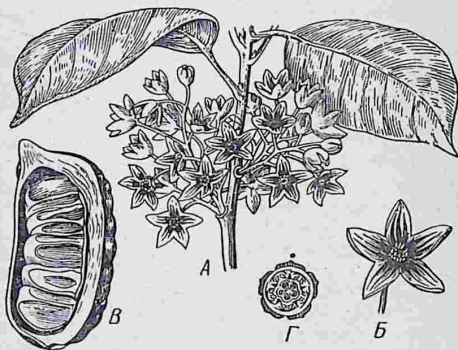


Рис. 93. Кола — *Cola acuminata*. А — репродуктивный побег; Б — цветок; В — плод с семенами; Г — диаграмма цветка

цветки одиночные, особенно в случаях каулифлории. Чашелистиков 5, реже 3, лепестков 5, часто мелких или вовсе редуцированных. Тычинки в двух кругах, но развивается только внутренний, гинецей из 5 плодолистиков, от апокарпного до синкарпного, завязи пятигнезд-

ные. Плоды от ягодовидных до ореховидных (в частности, мерикарпии)¹, семена с мощным эндоспермом.

Важнейшие представители.

Шоколадное дерево — *Theobroma cacao*. Родина — Бразилия. Культивируют во всех тропических странах. Семена, содержащие теин и теобромин, служат для приготовления шоколада, какао и жирного масла какао нежидкой консистенции.

Кола — *Cola acuminata* (рис. 93). Плоды и семена очень похожи на плоды и семена родственного этому виду шоколадного дерева. Семена также богаты теином и теобромином, из них получают тонирующие вещества. Произрастают в естественных ценозах африканских тропических лесов. В тропических странах культивируют.

Семейство баобабовые — *Bombacaceae*

Число видов около 220 (28 родов)². Природное распространение — тропики — влажные и сухие, субтропики всего мира. Важнейшие роды: бомбакс — *Bombax* — 60 видов, цейба — *Ceiba* — 20 видов, дурьян — *Durio* — 15 видов. Основная жизненная форма — листопадные деревья, часто имеющие стволы — цистерны, где запасается вода — приспособление к жизни в засушливых условиях. Нередко выступают в качестве фоновых растений сухих тропических лесов (редколесья), например баобаб — в африканской саванне, каваниллезия — в южноамериканской каатинге.

Важнейшие роды и виды.

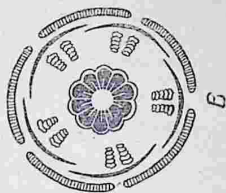
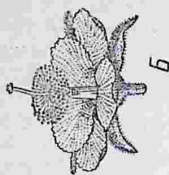
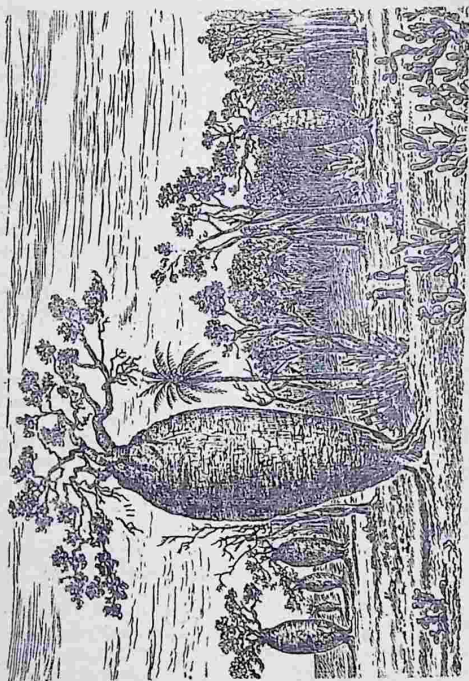
Цейба — *Ceiba pentandra* (Южная Америка). На внутренней поверхности околоплодника развиваются волоски, используемые лишь для набивки матрацев, но не для прядения.

Каваниллезия, или шерстяное дерево, — *Cavanillesia arborea*. Встречается в сухих тропических лесах Бразилии. Дерево с гигантским мясистым стволом (рис. 94). Плоды коробочковидные.

Баобаб, или обезьянье дерево, — *Adansonia digitata*. Используют волокна древесины и коры для изготовления веревок и бумаги. Род *Adansonia* состоит всего из

¹ Мерикарпии — части, на которые распадается дробный плод.

² По Г. Лаврансу (1951), 22 рода, 146 видов.



А

Рис. 94. А — шерстяное дерево — *Savannillesia arborea*; Б — цветок баобаба — *Adansonia digitata*; В — диаграмма цветка баобаба

двух видов, один из которых встречается в Африке, другой — в Австралии.

Дурьян — *Durio zibethinus* (Индия, Юго-Восточная Азия). Очень крупные съедобные плоды, по вкусу напоминают сливочный крем.

Семейство липовые — *Tiliaceae*

Общее число видов около 400 (родов 41). Природное распространение — тропики и субтропики всего мира, однако максимальная концентрация видов приходится на Южную Америку (Бразилия) и Юго-Восточную Азию. Некоторые роды проникают в северные районы, например липа — *Tilia*. Основные жизненные формы: деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы. Цветки актиноморфные, иногда с подчашием. Структура андроея нестабильная, тычинок 10 в двух кругах, наружный круг редуцирован и представлен стаминодиями, тогда пыльники 4-камерные, но чаще тычинок много в результате расщепления. Гинецей паракарпный из двух, реже многих плодолистиков. Плоды разнообразные, но преимущественно коробочковидные, ореховидные (односеменные, нераскрывающиеся).

Семена с прямым зародышем. Эндосперм то обильный, то скудный. В родственном плане близки стеркулиевым.

Важнейшие роды.

Род липа — *Tilia*. Число видов около 15 (по другим данным — 30). Распространение: районы умеренного климата северного полушария, на юге доходит до Северного Китая и Мексики. Деревья. Цветки пятимерные, от белых до кремовых. Плод — односеменной орешек. Ценнейшие древесные породы естественных и искусственных насаждений. Декоративные, медоносные и лекарственные растения, занимающие важное место в ассортименте озеленительных пород. Мягкая древесина высоко ценится как поделочная. Лубяное волокно идет на изготовление циновок и других изделий.

Важнейшие виды. Липа сердцевидная (мелколистная) — *T. cordata*. Наиболее широко распространена в европейской части СССР. Заходит в Западную Сибирь и на Кавказ. Входит в состав широколиственных лесов. Часто культивируют как декоративное. Отличный медонос. Липа широколистная — *T. platyphyllos*. Встречается

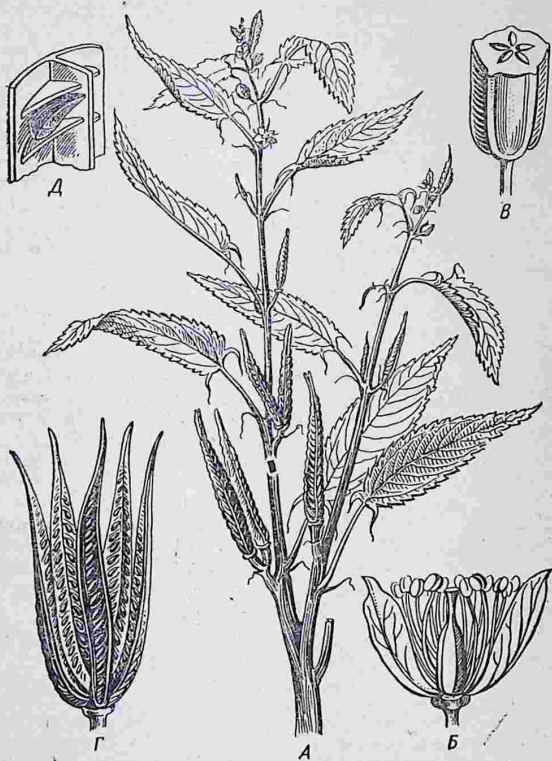


Рис. 95. Джут длинноплодный — *Corchorus olitorius*. А — побег с цветками и плодами; Б — цветок в продольном разрезе; В — плод в поперечном разрезе; Г — зрелый вскрывшийся плод; Д — часть плода с семенем

в природных насаждениях в западных районах Украины. Как и первый вид, отличается широкой и разнообразной изменчивостью, скрещивается с другими видами. Широко культивируют. Известны переходные формы к липе сердцелистной — *T. cordifolia*.

Род джут — *Corchorus*. Род включает около 40 видов. Травы, распространенные в тропических и субтропических странах. Важнейшее экономическое значение имеют 2 вида: джут короткоплодный — *C. capsularis* и джут длинноплодный — *C. olitorius* (рис. 95). Происходят из Индии. В диком виде неизвестны. Издревле культивируют в тропических странах, где дико растут другие виды рода. Дает негигроскопическое волокно высоких технических качеств, идущее на изготовление тары для хранения и транспортировки сахара (джутовые мешки).

Семейство мальвовые — *Malvaceae*

По новейшим данным, насчитывают 1500—1600 видов (82—90 родов). Основные жизненные формы: деревья, кустарники, травы. Природное распространение — все континенты мира, но преимущественно тропики, особенно Южная Америка. Цветки одиночные, крупные, пазушные или на особых побегах — извилинах (антокладиях). Околоцветник двойной, кроме того, имеется подчашие, развивающееся из прицветников, как и у видов семейства баобабовых. Андроцей из 10 тычинок (A_{5+5}), однако наружный круг редуцирован до стаминодий, а внутренний круг тычинок расщепляется, их нити срастаются в одну трубку; пыльники половинные, с двумя гнездами.

Гинецей простой, число компонентов пестика (плодолистиков) 5 (реже плодолистиков 2—3 или много), завязь верхняя, дву-, трех-, пяти-, многгнездная с одним или многими семязачатками в каждом гнезде. Общая формула цветка: $\oplus Ca_{3+(3), (6-10)+5} Co_5 A_{(\infty)} G_{(\infty)}$. Плоды сухие, но разнообразные: коробочка, крылатка, мерикарпий. Как исключение встречается и ягодовидный плод (*Malva-viscus* — всего 4 вида, распространенных во Флориде, Мексике, на Кубе и в Южной Америке).

Особенности структуры вегетативных органов: листья цельные или пальчаторассеченные с опадающими прилистниками, листорасположение очередное, нередко раз-

виты вместилища слизи (лизигейные) или отдельные слизистые клетки. Семейство содержит много растений выдающегося экономического значения: прядильных (семенные или стеблевые волокна), жиромасличных, лекарственных, овощных (бамя — *Hibiscus esculentus*), декоративных.

Важнейшие роды.

Род хлопчатник — *Gossypium*. По Я. Проханову (1949), род объединяет около 66 видов. Однако, как показал П. Жуковский (1971), число видов сильно завышено. Родина — тропические и субтропические страны обоих полушарий. Ценнейшая прядильная культура, которую возделывали за 3 тыс. лет до н. э. в Западной Индии. Для прядения используют хлопок — волоски, которые состоят из почти химически чистой клетчатки и густо покрывают семена (до 7000 волосков на одном семени). Волоски одноклеточные, белого или желтого цвета, до 60 мм длины. Хлопчатник дает до 70—75 % прядильного сырья. Семена содержат до 20 % жирного масла, используемого в качестве пищевого и для технических целей.

Главное препятствие для широкого использования масла в качестве пищевого, а также в консервной промышленности — значительное содержание госсипола¹. Предложены новые хорошие растворители, экстрагирующие госсипол из семян. Ведутся также перспективные селекционные работы по выведению сортов, лишенных госсипола. Все более возрастает значение хлопчатника как пищевой и кормовой культуры. Около 70 % муки, получаемой из семян, идет на кормление животных. В алейроновых зернах накапливается до 80 % ценного белка. Протенин, получаемый из семян хлопчатника, близок к молочному и пригоден для питания детей.

Виды, культивируемые в СССР: *G. hirsutum* — упланд, или средневолокнистый хлопчатник (родина Мексика), *G. herbaceum* — гуза, или коротковолокнистый хлопчатник (родина Иран и Средняя Азия), *G. peruvianum*² — египетский, или длиноволокнистый, хлопчатник (родина Перу). В культуре 5 видов (рис. 96).

¹ Алкалоид госсипол широко используют в медицине.

² Этот вид до сих пор фигурирует в литературе под названием *G. barbadense*. Однако, как выяснил Я. Проханов, это название Линней дал одной из форм коротковолокнистого азиатского хлопчатника. Правильное название египетских длиноволокнистых сортов хлопчатника — *G. peruvianum*.

Род **гибискус** — *Hibiscus*. Число видов свыше 250. Деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы. Природное распространение — тропики и субтропики всего мира. Многие виды, преимущественно культиви-

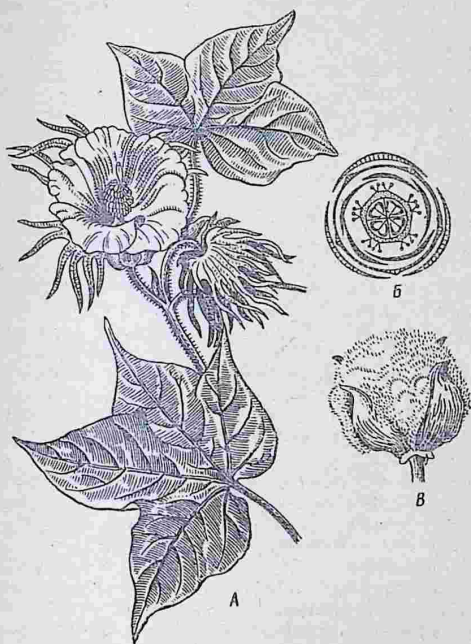


Рис. 96. Хлопчатник шершавый — *Gossypium hirsutum*. А — репродуктивный побег; Б — диаграмма цветка; В — раскрывшаяся коробочка

руемые в качестве декоративных или технических, одичали в странах с умеренным климатом. Поэтому точно установить границу природного ареала трудно. Некоторые же виды, например гибискус тройчатый, могут считаться космополитами.

Важнейшие виды. Кенаф (бомбейская пенька) —

H. cannabinus. Однолетнее растение до 3,5—4 м высоты с крупными цветками, плод — коробочка. Родина — Индия, Иран. Волокно, добываемое из стеблей, длинное, эластичное. Применяется для изготовления шпагата, упаковочной ткани, рыболовных снастей. Костра используется в производстве строительных плит и бумаги. Отходы переработки идут на удобрение. Из семян получают масло, используемое в мыловаренной, лекарственной и кожевенной промышленности. В СССР культивируют в Казахстане, Киргизии, Краснодарском крае, реже на Кавказе (Кабардино-Балкарская АССР) и на Украине. Бамия — *H. esculentus* (*Abelmoschus esculentus*). Родина — тропическая Африка, встречается в естественных условиях на Белом Ниле. Незрелые плоды идут для приготовления салата. Семена содержат до 18 % жира и много протеина. Их используют в качестве суррогата кофе и какао. В культуре — в субтропиках Закавказья, особенно в Южной Мугани. Китайская роза — *H. rosa-sinensis*. Родина — Южная Азия. В СССР — в комнатной и оранжерейной культуре.

Род алтей — *Althaea*. Число видов 12. В СССР широко распространен на влажных лугах по берегам рек алтей лекарственный — *A. officinalis*. Используется в медицине как эффективное отхаркивающее средство. В качестве декоративного растения разводят шток-розу — *A. rosea*.

Род мальва — *Malva*. В составе рода 30 видов, широко распространенных в северном полушарии. Во флоре СССР 20 видов, из которых наиболее популярна как сорное мальва обыкновенная — *M. neglecta*.

Род канатник — *Abutilon*. Около 100 видов в странах с теплым климатом обоих полушарий. Особенно важное значение имеет канатник авиценны — *A. avicennae*. Родина, по-видимому, — субтропики Китая. Во флоре СССР (Кавказ, южные районы европейской части) — давно одичавшее растение. Культивируют маньчжурские сорта, а не одичавшие формы. Волокно широко используют при производстве кабеля. В южных районах — сорняк в посевах хлопчатника, проса и пр.

Порядок Гераниецветные — Geraniales

В состав порядка включают от 7—8 до 19 семейств. Одна группа семейств примыкает к порядку Мальвоцветных, другая — к порядку Сумахоцветных. Основные

жизненные формы: преимущественно травы, изредка деревья, кустарники и полукустарники. Распространены почти повсеместно, но главным образом в областях умеренного климата обоих полушарий.

Растения с очередными листьями, реже супротивными, нередко прикорневыми, членики сосудов с простой перфорацией, редко лестничной (семейство Нитгиасеae — тропическая Америка).

Цветки обоеполые, полисимметрические, реже моносимметрические. Околоцветник обычно двойной, пятичленный. Число тычинок 10 или в результате редукции одного круга 5, редко тычинок 4 или много — до 180, как у представителей семейства — гумириевых (деревья и кустарники тропической Америки). Гинецей простой, синкарпный из 5(3) компонентов, завязь верхняя, 5—3-гнездная. Часто развиты нектарии дисковидной формы. Плоды коробочковидные, ореховидные.

Во флоре СССР порядок представлен семействами льновых — Linaceae, кисличных — Oxalidaceae, гераниевых — Geraniaceae, бальзаминовых — Balsaminaceae, парнолистниковых — Zygophyllaceae, капуциновых — Tropaeolaceae. Последнее распространено в Новом Свете и включает только один род, именуемый капуцином или настурцией — *Tropaeolum*. В составе рода около 50 видов, многие из них широко культивируют как декоративные, например садовую настурцию, или капуцин большой — *T. major*. Органы растения, особенно цветочные почки и плоды, содержат приятный острый сок и употребляются как каперсы (родина — Южная Америка).

Семейство льновые — Linaceae

Число видов около 300 (9 родов). Травы, кустарники, очень редко лианы (род *Hugonia*). Распространение: области субтропического и умеренного климата, частично тропики Южного Китая, Индии, горы тропической Африки. Побеги несут очередные цельные листья. Цветки циклические, полисимметрические, обоеполые, пятерного типа, в цимозных соцветиях или кистях.

Формула цветка (лен — *Linum*): $\oplus \text{Ca}_5 \text{Co}_5 \text{A}_{5+5} \text{G}_{(5)}$, однако число плодолистиков колеблется от 5 до 3, а иногда плодолистиков 2 (*Linum digynum*). Завязь 2—5-гнездная, иногда с ложными перегородками. Число

тычинок, как показано в формуле, 5. Однако между ними имеются еще 5 выростов — стаминодиев¹. Плоды коробочковидные.

Род лен — *Linum*. Общее число видов около 200. Льны происходят, вернее всего, от лигнотных (деревья,

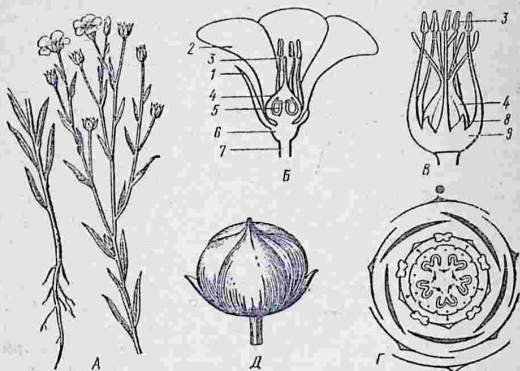


Рис. 97. Лен — *Linum usitatissimum*. А — общий вид; Б — продольный разрез цветка; В — цветок без околоцветника; Г — диаграмма цветка; Д — плод:

1 — чашечка, 2 — лепесток, 3 — тычинки, 4 — пестик, 5 — семязачаток, 6 — цветоложе, 7 — цветоножка, 8 — стаминодий, 9 — соединение оснований тычиночных нитей

кустарники) гераницветных. Родство льновых и кокановых — Erythroxylaceae не вызывает сомнения. Оба семейства близки к хугониевым — Hugoniaceae. Распространены льны на всех континентах, но преимущественно в областях с умеренным климатом. Известно три центра видового разнообразия льна: Средиземноморье, Юго-Западная часть Северной Америки и Южная Африка. По структуре их относят к полукустарникам. Встречаются также и травянистые жизненные формы: многолет-

¹ Стаминодий (от лат. «стамен» — тычинка, нить и греч. «эй-лес» — вид) — стерильная тычинка, не производящая пыльцы, но иногда видоизменяющаяся в нектарий или лепесток (например, у махровых роз, канн и др.).

ние, двулетние и однолетние. Во флоре СССР 45 видов, встречающихся преимущественно в горных и степных районах. Важнейшее экономическое значение имеет лен обыкновенный, или лен-долгунец, — *L. usitatissimum*. Это вторая по значению прядильная культура. Иногда возделывают и как масличную, особенно в горных районах. В естественных ценозах, а также как одичавшее и сорняк встречается от Прибалтики до Тихого океана. Однолетнее голое растение с тонким цилиндрическим стеблем от 20 до 120 (150) см высоты (рис. 97). Стебель слабоветвистый только вверху или сильноветвистый только у основания. Первое — у разводимого на волокно льна-долгунца; второе — у разводимого ради масличных семян льна-кудряша. Одна из древнейших культур. Цветки круговые, пятерные, лепестки голубые. Соцветия — рыхлая извилина, иногда завиток. Полагают, что возделываемый вид *L. usitatissimum* происходит от дикорастущего льна длиннолистного — *L. angustifolium*.

Льняные жмыхи — прекрасный корм для молочного скота. Часто встречаются дикорастущие виды: лен желтый — *L. flavum* с желтыми цветками, лен многолетний — *L. perenne* с голубыми цветками, лен тонколиственный — *L. tenuifolium* с розово-лиловыми цветками.

Семейство гераниевые — Geraniaceae

Число видов около 800 (11 родов). Преимущественно однолетние и многолетние травы, реже кустарники и полукустарники. Распространение: области умеренного климата, реже тропические страны.

Стебли (иногда мясистые) и листья чаще всего покрыты простыми или слизистыми волосками. Листья простые, обычно с пальчатым жилкованием, цельные или рассеченные. Цветки полисимметрические, иногда слегка зигоморфные, тычинки чаще всего в числе 10, реже 15 или 5. Пестик из 5 плодолистиков, завязь верхняя, 5-гнездная, столбик один, рыльце пятилучевое. Плоды — коробочки, преимущественно дробные, эластичные, распадаются на односеменные членики (орешки).

Наиболее широко распространены виды рода герань — *Geranium*. Общее число видов около 300, из них 35 во флоре СССР. Важнейшие из них — герань луговая — *G. pratense*, герань лесная — *G. sylvaticum*, ге-

рань красная — *G. sanguineum*. Некоторые виды герани используют в качестве лекарственных.

Второй крупный род — пеларгония — *Pelargonium* (от греч. «пеларгос» — аист) (рис. 98). В составе рода около

250 видов, распространенных преимущественно в Африке. Цветки наиболее специализированные (зигоморфия). Задний чашелистик вытянут в шпорец. Пеларгония розовая — *P. roseum* — сложный гибрид. На основе этого вида создано много сортов. Некоторые виды имеют важное экономическое значение как сырье для эфиромасличной промышленности (*P. roseum*) или в качестве декоративных (*P. zonale*). Очень ценное в парфюмерной и мыловаренной промышленности гераниевое масло получают из «розовой герани» (*P. roseum*). Хотя «розовая герань» полукустарник, в Крыму ее возделывают как однолетнюю культуру (плохо перезимовывает).

Основные районы возделывания — Черноморское побережье Кавказа (Абхазия, Аджария). Среднерусские виды герани также содержат эфирные масла (герань луговая — *G. pratense* и др.).

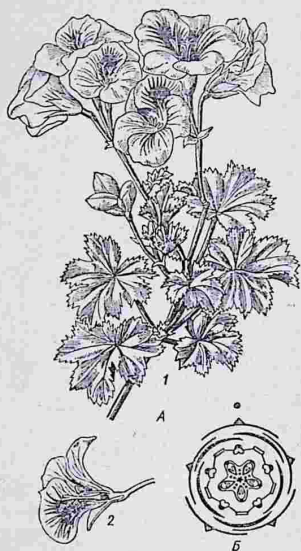


Рис. 98. Пеларгония крупноцветная — *Pelargonium grandiflora* (А); Б — диаграмма цветка аистника цикутolistного — *Erodium cicutarium*:

1 — общий вид растения, 2 — цветок в продольном разрезе

Порядок Аралиецветные — *Araliales*

В составе порядка 7 семейств, распространенных в тропических и субтропических странах. Во флоре СССР важное значение имеют лишь 3: кизиловые — *Cornaceae*,

аралиевые — *Araliaceae*, сельдерейные — *Ariaceae*.

Признаки общей организации по структуре репродуктивных органов: редукция чашечки, тычинок до одного круга, числа плодолистиков до двух и семязачатков до одного в каждом гнезде, развитие нектария в форме диска; по структуре вегетативных органов: развитие в тканях вместилищ выделений.

Семейство кизилловые — *Cornaceae*

Число видов 110 (15 родов), во флоре СССР 3 рода. Основные жизненные формы: вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, многолетние травы. Распро-

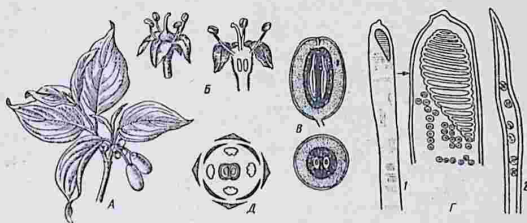


Рис. 99. Кизил обыкновенный — *Cornus mas*. А — плодущий побег; Б — цветок (общий вид и продольный разрез); В — плод (продольный и поперечный разрезы); Г — элементы древесины; Д — диаграмма цветка:

1 — членник сосуда, 2 — древесинное волокно

странение — субтропические и умеренные области, а также арктическая зона западного и восточного полушарий, Южная Африка, Мадагаскар, Новая Зеландия, Бразилия, Чили.

Цветки чаще всего 4-членные, правильные, однополые или обоеполые. Соцветия цимозные. Завязь одно-, четырех-, редко многогнездная, в каждом гнезде по одному семязачатку. Плоды костянковидные, реже ягодовидные.

Род кизил — *Cornus*. Общее число видов 4¹. Естест-

¹ В старых литературных источниках число видов кизила 40. В последнее время род кизил был расчленен на несколько, например некоторые авторы выделили из него род дерен — *Chamaepericlymenum*, куда были отнесены травянистые виды кизила (*Ch. suecicum*, *Ch. canadense*), а также род свидина — *Thelycrania* и др.

венное распространение — тропики и субтропики северного полушария; в СССР, в Крыму, распространен кизил обыкновенный — *C. mas* (рис. 99). Цветки желтые, в зонтиках, плод — костянка. Культивируют как плодое и декоративное, выведены сорта.

Из других родов следует отметить аукубу японскую, или желтое дерево, — *Aucuba japonica*. Культивируют как комнатное и оранжерейное декоративное растение, а на юге — в открытом грунте.

Семейство аралиевые — *Araliaceae*

Число видов 850 (около 70 родов). Основные жизненные формы: деревья, кустарники, лианы, корневищные травы. Центры видового разнообразия — Юго-Восточная Азия, Полинезия, Австралия, тропическая Америка. Листья часто с прилистниками, перисто- или пальчато-рассеченные, очередные, реже супротивные или мутовчатые. Цветки обоеполые, полигамные или двудомные, актиноморфные, 5-членные, околоцветник двойной. Цветки собраны чаще всего в зонтики, головки или колосовидные соцветия. Тычинок 5, 10 или в неопределенном числе. Гинецей простой, из 1—5 плодолистиков, завязь нижняя, редко полунижняя или верхняя. Плод — сиккарная ягода или костянка, редко вислоплодник.

Основные роды и виды.

Род аралия — *Aralia*. В составе рода около 35 видов, распространенных на Дальнем Востоке, в Юго-Восточной Азии, в Северной и Центральной Америке. Во флоре СССР 5 видов. Важнейшие из них: аралия высокая — *A. elata*, аралия маньчжурская («чертово дерево») — *A. mandshurica*. Небольшие деревья, покрытые цепкими шипами.

Род панакс — *Panax*. Число видов 6 (4 в Восточной Азии, 2 в умеренных областях Северной Америки). Во флоре СССР один вид (Дальний Восток). Многолетние травы с утолщенным веретеновидным корнем. Цветки обоеполые, собраны в простой зонтик. Плод ягодо-видный.

Панакс, женьшень — *P. schin-seng*. Лекарственное растение, издавна известное в китайской и тибетской народной медицине, а затем и в официальной медицине всех стран мира. Препараты из корня в виде настойки, экстракта, мази, отвара и т. д. имеют почти универсаль-

ное применение, но наиболее эффективно их общее тонизирующее действие.

Род плющ — *Hedera*. Число видов 15, распространение — области умеренного климата и горы Юго-Восточной Азии, Средиземноморья, Средней Европы. Во флоре СССР 6 видов. Кустарники, стелющиеся или лазающие при помощи придаточных корней. Цветки собраны в одиночные или кистевидные зонтики. Плод — шаровидная ягода черной окраски. В СССР наиболее широко распространены 2 вида. Плющ обыкновенный — *H. helix*. Известное декоративное растение. Культивируют в садах, парках, а также в оранжереях и жилых помещениях. Прекрасный медонос. Известно свыше 100 сортов. Плющ крымский — *H. taurica*. Вид, близкий к предыдущему, растет в Крыму.

*Семейство сельдерейные, или зонтичные, — Apiaceae,
Umbelliferae*

Общее число видов свыше 3000 (около 300 родов). Во флоре СССР приблизительно 800 видов. Основные жизненные формы: преимущественно многолетние травы, в отдельных случаях достигающие 4 м высоты и 6 см в диаметре (в полупустынях Средней Азии — двулетние и однолетние травы), редко кустарники (например, володушка — *Bupleurum*) или полукустарники. Распространение — по всему земному шару, но преимущественно в зоне умеренного и сухого климата северного полушария, а также в горах тропических стран. Листья чаще всего очередные, нередко с расширенными влагалищами и рассеченными листовыми пластинками.

Цветки пятимерные, актиноморфные или слегка зигоморфные в пределах одного соцветия. Соцветия — сложный зонтик, редко простой зонтик (у видов астранций — *Astrantia*) или головчатые (у видов синеголовника — *Eryngium*). Цветки пятичленные, надпестичные, чашечка редуцирована и представлена 5 зубцами или небольшой закраиной, венчик из 5 отдельных лепестков со слабовыраженными ноготками. Андроей из 5 тычинок, их нити прикреплены к нектарному диску. Гинецей простой, синкарпный, из двух плодолистиков, завязь нижняя, двухгнездная.

Универсальная формула цветка: $\oplus \text{Ca}_{(5-0)} \text{Co}_5 \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$.

Нектарии сильно развиты на месте внутреннего круга тычинок. Плод — семянка, крылатка, орешек — сухой, распадающийся на 2 нераскрывающихся полуплодика (рис. 100). Все виды этого крупного и широко распространенного семейства очень близки между собой. Это выражается во внешнем сходстве подавляющего числа

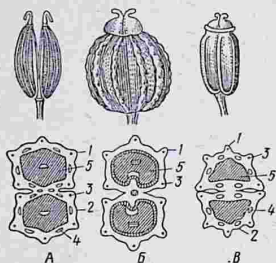


Рис. 100. Общий вид и поперечные срезы плодов семейства сельдерейных — *Apiaceae*. А — тмин обыкновенный — *Carum carol*; Б — болиголов крапчатый — *Conium maculatum*; В — фенхель обыкновенный — *Foeniculum vulgare*:

1 — первичные ребрышки, 2 — вторичные ребрышки, 3 — проводящие пучки, 4 — эфиромасляные ходы, 5 — эндосперм

видов настоящего семейства, особенно если иметь в виду строение вегетативных органов.

Для сельдерейных характерны такие общие признаки: дудчатый стебель, рассеченные листья с влагалищами; соцветие — сложный зонтик, редко простой зонтик или головка; сходный общий план строения цветка.

Классификация и определение сельдерейных основывается на таких признаках: форма соцветия, наличие или отсутствие оберток и оберточек; однополые или обоеполые цветки; форма плодов; форма листьев и влагалищ; строение стебля (наличие продольных борозд, форма поперечного разреза, характер опушения и пр.); строение корня, особенно наличие или отсутствие клубней и др.

Первостепенное значение для классификации и определения сельдерейных имеет строение плодов и семян. Плод при созревании распадается на 2 односеменных плодика — семянки, подвешенные на дураздельном карпофоре. На поверхности семянки 5 продольных ребрышек. В околоплоднике им соответствуют 5 проводящих пучков. Это первичные ребрышки, не у всех видов развитые одинаково хорошо. Между ребрышками располагаются бороздки, под ними (а также на стороне, обращенной к плоскости расщепления) находятся масляные ходы. Иногда на месте бороздок развиваются вторичные ребрышки, легко отличимые от первичных отсутствием в околоплоднике проводящих пучков. Число и форма ребрышек, а также число и расположение в околоплоднике эфирномасличных ходов — хорошие признаки для классификации.

Существенным признаком служит также форма эндосперма семени со стороны поверхности, обращенной к плоскости расщепления. Форма эндосперма может быть плоской или выпуклой, серповидной или вогнутой, что



Рис. 101. Сельдерей — *Apium graveolens*. А — общий вид; Б — корнеплод; В — цветок; Г — плод; Д — диаграмма цветка

хорошо заметно на поперечном разрезе плода. Многие роды содержат виды, издавна культивируемые в качестве овощных, кормовых и ароматических. Некоторые же виды содержат сильнодействующие ядовитые алкалоиды и представляют постоянную угрозу животноводству. Представители сельдерейных, широко распространенные на огромных территориях, нередко выступают как основные компоненты растительного покрова, особенно в засушливых районах.

Род сельдерей — *Arium*. Монотипный род. Природное распространение — Европа, Передняя Азия до Индии. В СССР — по морским побережьям и на засоленных почвах в южных районах европейской части (Одесская, Николаевская, Крымская области), на Кавказе, в Средней Азии. Двулетние и однолетние растения с веретеновидным корнем. Сельдерей пахучий — *A. graveolens* (рис. 101) — популярное овощное растение. На базе отдельных разновидностей созданы 3 группы сортов: 1) корневые, на основе var. *rapaceum* (Белый шар, Исполин, Белка, Перо и др.); 2) черешковые, на основе var. *dulce*; 3) листовые — ранневесенние, на основе var. *secalinum*.

Род морковь — *Daucus*. Число видов 60. Травянистые многолетники, двулетники и однолетники. Распространение — Европа, Передняя Азия (область Средиземноморья), Африка, Австралия, Новая Зеландия, Северная и Южная Америка. Во флоре СССР один вид — морковь дикая — *D. carota* (иногда без достаточных оснований для флоры СССР приводят второй вид — морковь посевную — *D. sativa*). Пищевые сорта имеют удлиненный, реже укороченный корень оранжевой или желтой окраски; у посевной моркови корень желтый или белый, достигающий 2 кг. Кроме того, морковь можно использовать как сырье для витаминной промышленности (в корнях накапливаются каротин — провитамин А, витамины С, В₁, В₂). Культивируют во всех странах. В СССР культура продвинута далеко на север, вплоть до Заполярья.

Род петрушка — *Petroselinum*. В составе рода около 6 видов. Во флоре СССР только один — петрушка кудрявая — *P. crispum*. Природное распространение — на всех континентах мира, в СССР почти повсеместно, кроме арктических и субарктических районов. Многочисленные сорта распределяются между двумя группа-

ми: var. *foliolosum* — культивируют ради листьев и var. *tuberosum* — культивируют ради корней.

Род пастернак — *Pastinaca*. Общее число видов 15, из них во флоре СССР 6. Распространение — области умеренного и субтропического климата Европы и Азии, в СССР центр видового разнообразия — Кавказ.

Важнейшие виды. Пастернак дикий — *P. sylvestris*. Широко распространен у дорог, на выгонах и на открытых склонах. Пастернак посевной — *P. sativa*. Отличается от предыдущего, по существу, только мощным корнем. Употребляется как пряность и как овощ. В прошлом особенно широко культивировали как овощ до появления картофеля. Известен только в культуре.

Род укроп — *Anethum*. В составе рода 3 вида, во флоре СССР — 2. Природное распространение — преимущественно восточное Средиземноморье до Индии. В СССР широко распространен укроп пахучий — *A. graveolens*. Возделывается и дичает, нередко встречается у жилья, на огородах, у дорог. Культивируют как вкусовое растение и как овощ, иногда ради получения эфирного масла.

Род бедренец — *Pimpinella*. Число видов около 160, во флоре СССР — 23. Природное распространение — Азия, Европа, Африка, преимущественно субтропические области с засушливым климатом, некоторые виды доходят до Скандинавии.

Наиболее широко распространены 2 вида. Бедренец камнеломковый — *P. saxifraga*. Встречается почти во всех районах СССР на открытых склонах, в лесах, на горах до субальпийского пояса, на полях. Иногда заготавливают корни для получения эфирного масла. Бедренец анис — *P. anisum* (*Anisum vulgare*). Однолетнее растение. Известно в культуре или в одичавшем виде. Родина не установлена. Культивируют в основном в Воронежской области ради плодов, из которых получают эфирное масло, применяемое в разных отраслях промышленности — парфюмерной, ликеро-водочной, кондитерской, фармацевтической.

Род фенхель — *Foeniculum*. В составе рода 2 вида, распространенных в Средиземноморье. Один из них культивируют — фенхель обыкновенный — *F. vulgare*. Многолетнее растение с круглым ветвистым стеблем до 1—1,5 (2) м высоты. Листья многократноперистые, цветки желтые, в многолучевых зонтиках. В результате

культуры распространен далеко за пределами природного ареала (Япония, Китай, Африка, Северная и Южная Америка). Выведены сорта.

Род купырь — *Anthriscus*. В составе рода 20 видов, во флоре СССР — 12. Природное распространение — области умеренного климата Европы и Азии. Несколько видов занесены далеко за пределы природного ареала, например в Северную Америку. В европейской части СССР наиболее распространен купырь лесной — *A. sylvestris* — крупное растение до 150 см высоты с бороздчатым стеблем. Распространен на лугах, в лесах. Иногда засоряет посевы. В азиатской части СССР встречается близкий к нему купырь похожий — *A. aemula*.

Род сныть — *Aegopodium*. В составе рода 7 видов, распространенных в Европе и Азии. Во флоре СССР 4 вида. Многолетние травы с крупными дваждытройчатыми или тройчатоперистыми листьями. Среди них следует отметить сныть обыкновенную — *A. podagraria*. Часто формирует значительные заросли, особенно в лесах, на вырубках и пожарищах, среди кустарников. Иногда используют как овощное. Молодые листья содержат витамин С, много протеина и до 3 % жира.

Род борщевик — *Heracleum*. Общее число видов около 70, во флоре СССР — 36. Природное распространение — области умеренного климата и горы Европы, Азии, Африки, Северной Америки. Важнейшие виды. Борщевик сибирский — *H. sibiricum* — крупное растение более 100 см высоты с крупными перистыми листьями. В СССР особенно широко распространено и используется в качестве кормового, преимущественно силосного. Борщевик обыкновенный — *H. sphondylium* — крупное растение до 100 см высоты. Многолетник с тройчатыми листьями. Борщевики — перспективные кормовые растения, дающие обильную зеленую массу. Опыты возделывания успешно проводят во многих районах СССР. Есть указание на ядовитость некоторых видов, в частности *H. sphondylium*.

Род болиголов — *Conium*. Общее число видов 4. Природное распространение — Европа, Азия, Северная Африка, занесен в Северную и Центральную Америку. Во флоре СССР лишь один вид — болиголов крапчатый — *C. maculatum*. Крупное растение до 150 (180) см высоты, стебель в нижней части пурпурно-пятнистый. Плоды несут волнисто-изогнутые ребрышки. Очень ядо-

витое растение, содержащее алкалоид конинин, имеет острый запах мышей.

Род вех — *Cicuta*. В составе рода 20 видов, распространенных преимущественно в Северной Америке. В СССР лишь один вид — вех ядовитый — *C. virosa*. Растение примечательно на общем фоне сельдерейных: стебли 50—80 (150) см высоты, наверху ветвистые, листья на длинных черешках, дваждыперисторассеченные, корневище разделено на отдельные камеры, содержит ядовитые алкалоиды (цикутотоксин, цикутин). Известны случаи массового отравления сельскохозяйственных животных. Один из излюбленных летних кормов ондатры.

Род азорелла — *Azorella*. Число видов около 100. Распространение — южное полушарие: Анды, Патагония до Огненной Земли, Австралия, а также Шри-Ланка. Интерес представляют некоторые виды со специализированными жизненными формами. Это полуподушковидные растения с сильно укороченными побегами, покрыты мелкими листьями. Внешним видом они имитируют камни (защита от поедания травоядными животными).

Древесина исключительно прочна, не пробивается пулей. Имеет хозяйственное значение как источник получения смолы болакс.

Порядок Крушиноцветные — Rhamnales

Небольшой, но хорошо обособленный порядок, объединяющий 2—4 семейства. Важнейшие из них — Крушинные и Виноградные. Одна из наиболее характерных особенностей — своеобразная структура андроеца цветка. Андроец диплостемонного типа: тычинки наружного круга противостоят лепесткам, а не чашелистикам (обдиплостемония). Общее число видов около 1700 (72 рода). Основные жизненные формы: деревья, кустарники, одревесневающие лианы. Листья с прилистниками, очередные или супротивные. Природное распространение — тропики, субтропики и страны с умеренным климатом обоих полушарий.

Распространены на всех континентах, но преимущественно в странах с тропическим или субтропическим климатом. В СССР насчитывают 22 вида.

Семейство крушинные — *Rhamnaceae*

Общее число видов 900 (60 родов). Деревья, кустарники, очень редко лазающие растения и даже травы (Южная Америка). В тканях развиваются слизистые клетки. Цветки полисимметрические, 3, 4 или 5-членные, обоеполые или однополые. Плоды костянковидные, ореховидные или мерикарпии (распадающиеся на части).

Род крушина — *Rhamnus*. Число видов 500, во флоре СССР — 22. Наиболее широко распространена крушина слабительная — *Rh. cathartica*. Двудомное растение с супротивными листьями, ветви на концах часто с колючками. Используют как лекарственное (плоды, корка). Общее распространение — Европа, Азия, Северная Африка.

Важнейшие виды других родов. Держи-дерево — *Paliurus spina-christi*. Колючий кустарник, распространен в Крыму и на Кавказе. Крушина ломкая — *Frangula alnus*. Распространена в зоне умеренного климата Европы, Азии, Северной Африки. Кора имеет важное медицинское значение.

Семейство виноградные — *Vitaceae*

Семейство включает 700 видов, распределенных в 11 родов. Основные жизненные формы: невысокие деревья, кустарники, часто одревесневающие лианы. Распространение — тропические и субтропические страны мира, часто в горных районах (особенно Средней Азии). Основной вид — *Vitis vinifera* издревле культивируют преимущественно в субтропических странах, затем виноградарство было продвинуто в страны с умеренным климатом. Побеги с очередными листьями, лопастными или сложными. Соцветия дихазальные или метельчатые, переходящие в дихазии. Цветки мелкие, часто зеленоватые, невзрачные, правильные, обоеполые, раздельнополые или полигамные. Чашечка слаборазвита, блюдцевидная, венчик из 4—5 (реже 3—7) лепестков, сросших наверху в колпачок (виноград — *Vitis*) или распростертых. Андроей из 5 (4) тычинок, размещенных против лепестков околоцветника. Сильно развиты нектарии, расположенные в ряд с тычинками в виде отдельных железок или в виде непрерывного лопаст-

ного кольца. Гинецей простой, сложенный из двух плодолистиков. Завязь верхняя, иногда более или менее сросшаяся с диском, двухгнездная, с двумя семязачатками в каждом гнезде. Плод — ягодовидный, сочная или почти сухая ягода.

По структуре репродуктивных органов (цветки, семязачатки) виноградные близки к крушиновым. Однако среди крушиновых нет лиан и ягодовидных плодов. В родственном отношении крушиноцветные сближают с цитрусовыми или примитивными бересклетоцветными.

Род виноград — *Vitis*. Около 40 видов. Во флоре СССР 5 видов, кроме того, культивируют 2 североамериканских. Виды нашей флоры преимущественно кустарники, обычно лазающие с помощью усиков. Однако встречаются древовидные формы со скрученными стволами до 1,5 м в обхвате. Листья всегда очередные, с двумя прилистниками. Соцветия цимозные, часто метельчатые, кистевидные или колосовидные, могут быть замещены частично или целиком усиками или олистными побегами. Дикорастущие виды всегда двудомные, у культивируемых форм на одних экземплярах развиваются обоеполые цветки, на других — пестичные¹.

Важнейшие виды. Виноград культурный — *V. vinifera*. В диком состоянии неизвестен. Выведен несколько тысячелетий назад. В настоящее время зарегистрировано свыше 2000 сортов — столовых, винных, кишмишных. Широко используют в промышленности и сельском хозяйстве побочные продукты виноделия и виноградарства. Из семян получают пищевое и техническое масло, выжимки используют на корм скоту, для получения виннокаменной кислоты, сегнетовой соли и многого другого. Важнейшая мировая сельскохозяйственная культура, продвинутая далеко на юг вплоть до Южной Африки, Австралии и Новой Зеландии, а в северном полушарии возделываемая до 55° с. ш. На базе виноградарства в СССР и во многих странах мира созданы целые отрасли пищевой индустрии. Основные районы возделывания винограда в СССР — Молдавия, Украина (особенно районы юго-западных областей и Крыма), Кавказ и Средняя Азия.

¹ Нередко обоеполые цветки являются функционально пестичными.

Виноград лесной — *V. sylvestris*. Вьющееся или стелющееся растение с серовато-бурой тонкобороздчатой коркой. Цветки раздельнополые, растения двудомные. Родоначальный вид европейских культурных сортов. Распространение — от берегов Атлантического океана на западе (Южная Франция) до Средней Азии (Копетдаг) на востоке.

Виноград изабелла — *V. labrusca*. Культивируют в Западном и Восточном Закавказье в качестве столового сорта и для производства вина. Морозоустойчивое и филлоксероустойчивое растение. Встречается в одичавшем виде в лесах Западной Грузии и Азербайджана. Родина — Северная Америка, где служит исходной формой для выведения винных и столовых сортов.

Долгое время дикие родичи винограда не вызывали никакого интереса. В 1860—1890 гг. около 2 млн. га виноградников было уничтожено филлоксерой¹. Казалось, что культуре винограда пришел конец. Однако, как показали французские ученые Миларде, Флахон и др., для диких видов из Нового Света — *V. riparia*, *V. rotundifolia*, *V. cinerea* — филлоксеры не представляла опасности. Таким образом, прививая европейские сорта на корни американского подвоя, удалось добиться устойчивости винограда к филлоксере.

Виноград амурский — *V. amurensis*. Деревянистая лиана до 15 м длины, стебли до 15 см толщины, покрытые черной коркой. Выносит мороз до 40 °С. Распространение — советский Дальний Восток, Япония, Китай. Плоды кисло-сладкие, идут на изготовление вина, варенья и морса. Одна из исходных форм холодоустойчивых сортов, например сорт Русский конрад, получен И. В. Мичуриным путем гибридизации его с южными крупноплодными сортами.

Из представителей других родов можно назвать девичий виноград пятилисточковый — *Parthenocissus quinquefolia* — лазающее растение с красноватыми соцветиями. Плоды сине-черноватые. Часто культивируют в садах и парках как великолепное декоративное растение. Родина — Северная Америка.

¹ Филлоксера виноградная — *Dactylosphaera vitifolia* — тля величиной 1,2—1,5 мм, опасный вредитель виноградной лозы.

Группа порядков Розаннородные однопокровные — *Melophyta monochlamydeae*

Эта группа объединяет 5 порядков: Молочайноцветные — Euphorbiales, Сумахоцветные — Anacardiales, Букоцветные — Fagales, Орехоцветные — Juglandales, Ивоцветные — Salicales.

Признаки общей организации: а) мелкие невзрачные цветки как следствие упрощения (редукции) околоцветника в связи с возвратом к опылению ветром (возможно, и остаточным), б) обычно цветки правильные (актиноморфные), однополые или обоеполые, в) околоцветник простой, обычно чашечковидный, г) соцветия цимозные, часто сережки дихазального строения.

Порядок Молочайноцветные — Euphorbiales

В составе порядка 6 семейств, сосредоточенных преимущественно в странах с жарким климатом. Среди них особенно широким распространением и высоким полиморфизмом отличается семейство молочайных, из других семейств можно лишь отметить самшитовые — Виха-сеае (около 60 видов). Через отдельные родовые группы семейств реализуются разносторонние эволюционные связи молочайных с мальвоцветными, фиалковыми и др.

Цветки однополые, безлепестные, иногда с двойным околоцветником. Гинецей обычно из трех плодолистиков, ценокарпный; завязь верхняя с 1—2 семязачатками. Тычинки от многих до одной, свободные или соединенные нитями (монадельфия).

Семейство молочайные — Euphorbiaceae

Сюда относят около 7500 видов (примерно 290 родов). Внутри семейства выделяют 2 подсемейства, стоящих на разных путях эволюционного развития, — филлантусовые и кротоновые. Основные жизненные формы: преимущественно вечнозеленые деревья, кустарники (жаркие и влажные тропические страны — Африка), суккуленты (жаркие и сухие страны), травы (страны с умеренным и холодным климатом). Для многих видов характерны разнообразные вместилища млечного сока.

Центры видового многообразия: тропическая зона Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии. Цвет-

ки разнообразны, тем не менее в них можно отметить некоторые общие и относительно постоянные структуры: 1) однополость, 2) околоцветник пятичленный, чашелистики (лепестки) свободные, 3) число тычинок равно

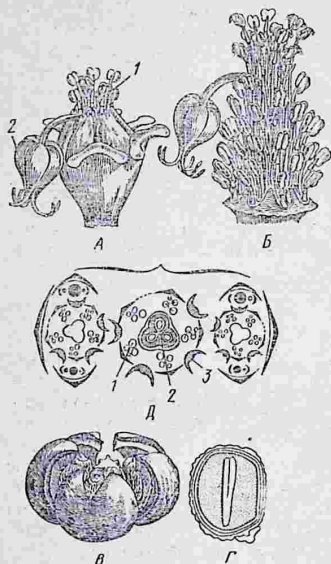


Рис. 102. Молочай чина — *Euphorbia lathyris*. А — соцветие (общий вид); Б — то же, без покрывала (бокальчика); В — раскрывшийся плод; Г — семя с мясистым выростом — карнукулом (в продольном разрезе); Д — диаграмма трех цинациев — ветвей ди-хазимального соцветия, находящихся в пазухах прицветников:

1 — тычиночный цветок, 2 — пестичный цветок, 3 — нектарная железа

числу долей околоцветника, редко тычинок больше или меньше, 4) пестичные цветки с простым гинецеем, пестик состоит из 3 плодolistиков, редко 2—4—5, завязь трехгнездная, с одним семязачатком в каждом гнезде. Особой оригинальностью отличается исходный (первичный) элемент структуры соцветия, именуемый цинацием (кузовок, бокальник). Это собрания симподиев, где объединены упрощенные одиночные тычиночные и пестичные цветки и в результате создается видимость обоеполого цветка (ложные цветки — псевданты) (рис. 102, А). Плоды коробочковидные (регма), распадаются на 3 части, редко ягодовидные или костяновидные. Многие продукты метаболизма содержатся в разнообразных вместилищах: членистые и нечленистые млечные трубки, клетки с дубильными веществами,

секреторные клетки, содержащие смолы и масла, слизевые полости и др. Некоторые виды молочайных вообще не имеют млечников.

Важнейшие роды.

Род кротон — *Croton*. Число видов 600 (тропическая зона). Великолепные декоративные растения, широко распространенные в оранжерейной культуре, с крупными вечнозелеными яркопятнистыми листьями. Важнейший мировой центр разведения — Бенгалорский ботанический сад (Индия). Во флоре СССР встречаются 2 вида, близкие к кротону, относящиеся к роду пролеска, — *Mercurialis*.

Род молочай — *Euphorbia*. Число видов до 750. Один из полиморфных родов семейства. Распространение: древесные и кустарниковые — в тропиках, полукустарники и травы — во внетропических странах. В СССР известно около 170 видов (однолетние и многолетние травы), среди них обычен молочай солнцевзор — *E. helioscopia* (европейская часть СССР, Кавказ, Средняя Азия), молочай кипарисовый — *E. cyparissias*, *E. lathyris* (рис. 102) и др.

Род клещевина — *Ricinus*. Только один вид — *R. communis* (родина Юго-Западная Африка) — небольшое дерево. В умеренных областях культивируют как однолетнее. Семена содержат касторовое масло, применяемое в медицине, в текстильной и кожевенной промышленности, а также в авиации. Районы возделывания в СССР: Украина, Волгоградская область, Кавказ, Средняя Азия. Разводят как эффектное декоративное растение (занзибарская форма). Возделывают клещевину на всех континентах. Главные поставщики ее на мировом рынке — Индия, Пакистан, Аргентина, Вьетнам. Часто (Индия) ее возделывают как обсадоchnую культуру полей, дорог, жилищ и т. д.

Важнейшие виды других родов. Гевея бразильская — *Hevea brasiliensis* и другие виды гевей дают 90 % добычи натурального каучука. Распространение — Северная Бразилия, Гвиана. Тунговое дерево — *Aleurites*. Распространение — восточные районы Китая (*A. fordii* дает до 60 % технического масла для изготовления эмалей и красок для самолетов, подводных лодок). Культивируются на Кавказе ради ценного масла, используемого в лакокрасочной промышленности. Маннок — *Manihot esculenta* — вечнозеленый быстрорастущий кустарник до 3 м высоты. Цветки полигамные, в кистях. Плод — трехгнездная коробочка. Культивируют как пищевое. Крахмалоносные клубни развиваются из боковых кор-

ней и достигают 10—15 кг массы. Паренхима клубня содержит 25—40 % сахара, а также ядовитый алкалоид, разрушающийся при термической обработке.

Порядок Сумахоцветные — Anacardiales

Число и состав семейств, включаемых в этот порядок, неопределенны. И. Хатчинсон (1959) ограничивает его 4 семействами. Большинство же авторов, в частности Р. Ветштейн, относят сюда 12—16 семейств. Г. Лавранс (1951) объединяет 21 семейство, т. е. целую группу родственных порядков (гераниецветные, рутоцветные, молочаецветные), причем сумаховые и сапиндовые им выделены в особый, также крупный порядок — Sapindales.

Основные жизненные формы: деревья, кустарники (вечнозеленые и листопадные) и лианы, редко травы. Листья сложные, перистые или простые, чаще без прилистников, нередко содержат, как и другие вегетативные органы, ароматические (терпеновые) вещества — эфирные масла, бальзамы, смолы. Членики сосудов с простой перфорацией, реже с лестничной.

Цветки обычно обоеполые, полисимметрические, редко моносимметрические (зигоморфные), с хорошо развитым кольцевым или чашевидным нектарием, околоцветник двойной. Андроей представлен двумя кругами тычинок, завязь верхняя, плодолистники сросшиеся или свободные. Одни авторы (Линдли, 1883; Гоби, 1916; Б. Козо-Полянский, 1922, и др.) в качестве основной модели из семейств данного порядка выдвигают рутовые — Rutaceae, другие — сумаховые (фисташковые). Такая неопределенность отражает близкородственные отношения всей группы порядков в целом, сложившиеся в результате их происхождения от общего предка. В качестве общего предка выдвигаются примитивные молочайные — Euphorbiaceae, которые в свою очередь имеют общие генетические корни с крапивоцветными — Urticales и мальвоцветными — Malvales. Наиболее примитивные структуры органов (вегетативных и репродуктивных) отмечены у представителей семейства сумаховых — Anacardiaceae. В рамках этого порядка наиболее хозяйственно ценные — рутовые, фисташковые и кленовые — Aceraceae.

Семейство сумаховые (фисташковые) — *Anacardiaceae*

В составе семейства около 600 видов (80 родов). Основные жизненные формы: деревья, кустарники, одревесневающие лианы, полукустарники. Распространение — тропики всего мира, на севере — до умеренных широт Европы, Азии и Америки. Побеги с очередным, редко супротивным листорасположением, во флоэме имеются смоляные ходы. Цветки актиноморфные, обоеполые или однополые, околоцветник двойной, иногда с редуцированным венчиком, пятичленный. Тычинки в числе 5—10, редко они редуцированы до одной фертильной. Гинецей чаще синкарпный, из 3 (4—5 или 2) плодолистиков, редко апокарпный, завязь верхняя или нижняя. Формула цветка: $\oplus C_{a3-5} C_{o3-5} A_{3-10} G_{1-(5)}$. Плоды костянковидные или коробчовидные.

Важнейшие роды и виды.

Род фисташка — *Pistacia*. Число видов 20. Распространение — субтропические, изредка тропические страны обоих полушарий. Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. В СССР 2 вида. Фисташка настоящая — *P. vera* (Средняя Азия). Дерево до 8—10 м высоты. Естественные заросли промышленного значения составляют около 300 тыс. га. Имеет большое экономическое значение. Плоды высоких вкусовых качеств, содержат 40—60 % масла. Широко разводят в средиземноморских странах, особенно в Италии. В Крыму и на Кавказе распространена фисташка туполистная, или кевоное дерево, — *P. mutica*. Дерево до 12—15 м высоты. Плоды используют для получения технического масла, применяемого в мыловарении, а также как корм для домашних животных. Некоторые деревья достигают тысячелетнего возраста и охраняются законом как природные феномены. Уникальные экземпляры кевоного дерева находятся в Никитском ботаническом саду (Крым).

Род сумах — *Rhus*. Общее число видов около 130, распространенных в субтропиках всего мира и частично в области умеренного климата. В СССР известен лишь один дикорастущий вид — сумах дубильный — *Rh. coriaria*. Имеет важное промышленное значение как дубитель и красильное растение. Дубильные вещества содержатся в листьях. Природное распространение: европейская часть СССР, Крым, Кавказ, Средняя Азия.

В культуре в СССР распространены сумах коротковолосый — *Rh. hirta*, происходящий из США и Канады, — ценное дубильное и декоративное растение; сумах яванский — *Rh. javanica*. Его родина — Япония и Китай. Культивируют как декоративное.

Семейство рутовые — *Rutaceae*

Число видов 1600 (150 родов). Основные жизненные формы: вечнозеленые деревья и кустарники, редко травы. Распространены в тропических и субтропических областях всех континентов, но преимущественно в южном полушарии (Южная Африка, Австралия). Побеги с очередным, реже супротивным или мутовчатым расположением, листья сложные или простые, с железками в виде прозрачных точек (секреторные клетки с ароматичным эфирным маслом). Членики сосудов почти всегда с простой перфорацией. Цветки обычно актиноморфные, редко более или менее зигоморфные. Околоцветник двойной, 4—5-членный, чашечка черепитчатая, венчик скрученный, створчатый. Нектарий в виде диска вокруг основания пестика. Андроей по общей структуре и числу тычинок разнообразен, но чаще число тычинок в 2 раза превышает число лепестков. Гинецей из 4—5 плодолистиков, реже их много или 3—1. Плоды также разнообразны: коробочковидные, ореховидные, ягодовидные, костянковидные.

Семейство в современном представлении состоит из нескольких разнородных групп родов, что заслуживает разделения на несколько более естественных семейств¹. Целесообразно, например, выделить группу родов (всего 14) в особое семейство апельсиновых — *Aurantiaceae* (Б. Козо-Полянский, 1965). Сюда следует отнести вечнозеленые, реже листопадные деревья и кустарники, часто с колючками. Цветки актиноморфные: тычинок 2 круга по 5, у апельсина — *Citrus aurantium* — тычинки многочисленны и расположены в нескольких пучках, но в одном круге (рис. 103). Гинецей простой, ценокарпный. Универсальная формула цветка: $\oplus C_{a4-5} S_{o4-8} A_{s10-\infty} G_{(4-5-\infty)}$.

Один из важных признаков, объединяющих эти роды, — особая структура плода — гесперидий. Это ягодо-

¹ Эти группы видов обычно объединяют в подсемейства.

видный плод, у которого сильно развит внешнеплодник (эпикарпный), содержащий многоклеточные вместилища эфирного масла, несъедобный; среднеплодник (мезокарпий) — также несъедобный, рыхлый, лишенный вместилищ эфирных масел, и внутрислодник (эндокарп-

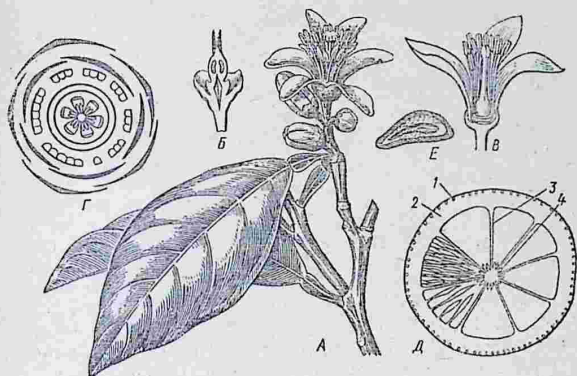


Рис 103. Цитрус — *Citrus limon*. А — репродуктивный побег; Б — продольный разрез завязи; В — цветок в продольном разрезе; Г — диаграмма цветка; Д — поперечный разрез плода; Е — продольный разрез семени:

1 — экзокарпий, 2 — мезокарпий, 3 — эндокарпий, 4 — семязачатки

пий) — съедобный. Последний состоит из огромного числа многоклеточных сочных эмергенцев (выростов), которые плотной массой выполняют полости гнезд плода. К этому семейству относят многие ценнейшие плодовые и эфирномасличные растения.

Важнейшие роды.

Род цитрус — *Citrus*. Род объединяет около 30 видов, распространенных в Южной и Юго-Восточной Азии — от Индии до Австралии. В СССР цитрусовые культивируют во влажных и теплых районах Закавказья и Средней Азии. В результате давней культуры, селекции и гибридизации многие цитрусовые потеряли видовые признаки и возникло множество переходных форм, трудно поддающихся определению.

Важнейшие виды. Лимон — *C. limon*. Культивируют во всех тропических и субтропических странах мира далеко за пределами естественного ареала. Плоды содержат много лимонной и аскорбиновой кислот. Мандарин — *C. unshiu*. Родина — Япония. Небольшое дерево, выносливое к холоду, хотя в очень холодные зимы, например в Закавказье, страдает от мороза. Бигардия, или кислый апельсин, — *C. aurantium*. Дерево. Плоды (внутриплодник) горьковатые. Используется для получения эфирных масел (цветки, плоды, листья). Апельсин (оранж) — *C. sinensis*. Родина — Китай. Грейпфрут — *C. paradisii*. Плод (внутриплодник) очень сочный, кисло-сладкий, обладает лечебными (диетическими) свойствами и используется преимущественно для изготовления варенья и соков. Из других родов заслуживают внимания как ценные подвой следующие виды. Понцирус трехлистный — *Poncirus trifoliata*, пустынный лайм — *Eremocitrus glauca* (родина Австралия, очень засухоустойчивое растение). Рута душистая — *Ruta graveolens* — многолетнее травянистое растение, используемое как лекарственное и эфирное. Культивируется преимущественно на Украине. Сюда же относят *Phellodendron amurense* — амурский бархат — древесное растение (родина Дальний Восток), а также род ясенец — *Dictamnus*, в составе которого ядовитые виды вроде *D. caucasicus* и др.

Семейство кленовые — *Aceraceae*

В составе семейства всего 2 рода: клен — *Acer* и диптерония — *Dipteronia*. Последний представлен лишь двумя видами (центральные районы Китая). Род *Acer* объединяет около 150 видов, в СССР насчитывают 25. Природное распространение — Европа, Азия (от Передней до Юго-Восточной), Америка (Северная и Центральная), преимущественно в горных районах. Кленовые нередко сближают с сапиндовыми, представленными у нас конским каштаном — виды рода *Aesculus* (родина Южная Европа). Основные жизненные формы: деревья и кустарники, преимущественно листопадные. Побеги несут супротивные пальчатолопастные, иногда перистые или цельные листья без прилистников. Цветки мелкие, 4—5-членные, обоеполые или раздельнополые. Околоцветник двойной, иногда лепестки редуцированы. Андро-

цей из 8 (10—4) тычинок, в тычиночных цветках явственны остатки гинецея. Гинецей простой, синкарпный, чаще из 2 плодолистиков, реже 3 и более. Растения однодомные, двудомные или полигамные.

Общая структура цветка выражается формулами: $\sigma \oplus Ca_5Co_5A_8G_0$; $\varphi \oplus Ca_5Co_5A_0G_{(2)}$. Плод ореховидный (крылатка). Многие виды имеют важное хозяйственное значение как растения, дающие ценную поделочную древесину, декоративные медоносы. В Канаде культивируют в качестве сахароносных. В СССР наиболее распространены клен остролистный — *A. platanoides*, эффективное декоративное растение, клен полевой — *A. campestre* и клен татарский — *A. tataricum*. В лесах Украины (Подолля, Прикарпатье) растет высокодекоративный клен явор — *A. pseudoplatanus*.

Близко к кленовым примыкает семейство маслинные — Oleaceae (порядок Бирючиноцветные — Ligustales), объединяющее 400 видов. Маслина европейская — *Olea europea* распространена от Гималаев до Канарских о-вов.

Порядок Букоцветные — Fagales

В этом порядке объединяют 2 близких семейства: буковые — Fagaceae и березовые — Betulaceae.

К ним относят важнейшие лесообразующие породы наших лиственных и смешанных лесов. Основные жизненные формы: деревья (вечнозеленые и листопадные), реже кустарники.

Признаки общей организации: 1) приспособления к ветровому опылению, вероятно, вторичные (развитие цветков до появления листьев, упрощение структуры цветка, особенно околоцветника, причем последний иногда редуцирован); 2) цветки однополые, изредка обоеполые в висящих дихазальных сережках или колосьях, пестичные цветки иногда в шишках, растения однодомные, тычинки в числе, равном чашелистикам, и противостоят им; гинецей простой, состоит из 2—6 плодолистиков, завязь нижняя, 2—6-гнездная, семязачатков по одному в каждом гнезде, но развивается лишь один; 3) халазогамия (эндотрофный рост пыльцевой трубки)¹; 4) плод одноклеточный, ореховидный.

Положение порядка в общей системе покрытосемянных достоверно не выяснено. Некоторые систематики (например, Накаи, 1943)

¹ Халазогамия — от греч. «халадза» — зернышко — основание нуцеллуса семязачатка, «гамос» — брак; проникновение пыльцевой трубки в семязачаток не через пылецевход, а через халазу.

на основании лишь одного признака разнородности происхождения плюски вычлениют семейства буковых и березовых в особые порядки.

В системах знаменитых ботанико-филогенистов А. Энглера, В. Веттштейна, Н. Кузнецова и Н. Буша этот порядок рассматривается как наиболее примитивный в составе антофит. А. Галлир и А. Тахтаджян считают простоту букоцветных вторичной.

Среди покрытосеменных букоцветные — *Fagales* — явно обособленная систематическая группа. Возможно, однако, они представляют особую линию развития, которая берет начало от предковых форм, общих с магнолиецветными. Согласно палеонтологическим свидетельствам остатки букоцветных (дуб, каштан, береза) относят к нижнетретичным отложениям, а бук — к меловым.

Семейство буковые — *Fagaceae*

В состав семейства входят 900 видов, которые распределяются между 8—9 родами. Основные жизненные формы: вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники. Распространены преимущественно в умеренных и субтропических странах мира. Один род встречается в тропиках и один в антарктической флоре южного полушария. Листья с опадающими прилистниками, простые, цельные или перистолопастные, листорасположение очередное. Ряд представителей (видов) имеет выдающееся хозяйственное и ландшафтное значение.

Цветки мелкие, невзрачные, раздельнополые или обоеполые (только у видов *Nothofagus*). Цветки в дихазиях, которые собраны в сережки, колосья или головки. Однако дихазии иногда редуцированы до одного цветка, например у дуба — *Quercus*. Пестичные цветки одиночные или в дихазии, заключены в плюску (купулу)¹, пестик с 3—6-гнездной завязью и соответственно таким же числом столбиков. Общая структура пестичного цветка у бука представлена формулой: $\varphi \oplus P_{(6)} A_0 \overline{G}_{(3)}$. Тычиночный цветок актиноморфный. Околоцветник сросшийся при основании, разнообразной окраски — желтый, красно-бурый, зеленый. Число членов околоцветника то $3+3$, то 5 или 7, тычинок столько же, сколько цвето-

¹ Плюска — защитные покровы (вместилища), развивающиеся под дихазиями, в которые затем бывает погружен плод. При созревании плодов плюска растрескивается на 4 створки. Происхождение плюски точно не выяснено. Вероятнее всего, она возникла из ветвей укороченного соцветия (Палибин, 1935).

листочков околоцветника (иногда больше), структура тычиночного цветка бука: $\delta \oplus P_{(6)} A_{8-12} G_0$.

Важнейшие роды семейства.

Род дуб — *Quercus*. Общее число видов около 300, в том числе во флоре СССР 19. Природное распространение — страны с умеренным климатом северного полушария, изредка в субтропиках. Дают ценную поделочную и строительную древесину. Подрост поедается лосем в зимнее время. Желуди — корм белки, кабана, многих мышевидных и птиц.

Компонент широколиственных мезофильных лесов (дубрав). Крупноствольные деревья до 40 м высоты, обычно с раскидистой кроной. Структура цветка: $\text{♀} \oplus P_{3+3} A_0 \overline{G_{(3)}}$; $\text{♂} \oplus P_{(6-8)} A_{6-10} G_0$. Плод ореховидный (желудь), охвачен в нижней части плюской.

Дуб черешчатый, или обыкновенный, — *Q. robur*. Распространение — Европа (наиболее обычен в Восточной Европе). Это важнейшая лесообразующая порода широколиственных лесов европейской части СССР (на юго-западном участке ареала представлена двумя формами — летней и зимней). Нередко одиночные экземпляры дуба обыкновенного достигают 1000-летнего возраста. Некоторые из них являются памятниками истории: дубы Пушкина, Хмельницкого (под Львовом), «Богатырь Тавриды» (Симферополь) и др.

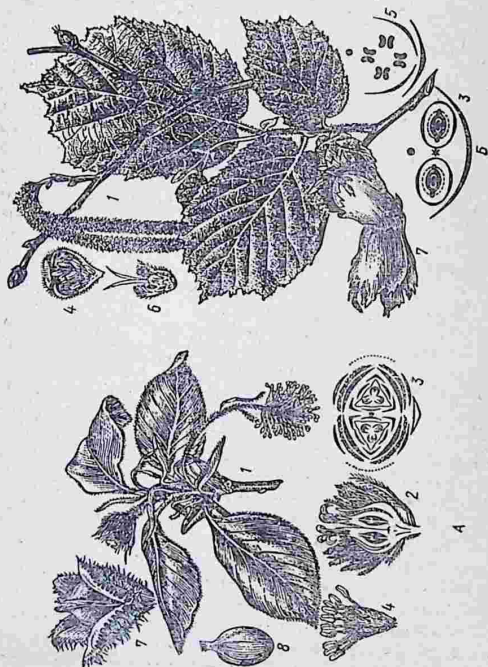
Дуб скальный — *Q. petraea*. Распространен преимущественно на Кавказе, а также в предгорьях украинских Карпат. Дуб пушистый — *Q. pubescens*. Встречается в Крыму. Широко известен дуб пробковый — *Q. suber*. Природное распространение — Западное Средиземноморье. Известен опыт культуры и за пределами природного ареала с целью получения пробки.

Род бук — *Fagus*. Всего 10 видов, во флоре СССР 3. Распространен в северном полушарии, в зоне умеренного климата. В условиях достаточного увлажнения и плодородных почв формирует высокопроизводительные лесные массивы. Кроме ценной древесины используются ореховидные плоды на корм животным. В СССР в качестве важнейших лесообразующих пород выступают: в районах украинского Прикарпатья и Карпат — бук европейский — *F. sylvatica* (рис. 104), на Кавказе — бук восточный — *F. orientalis*. Ценная древесина идет на изготовление мебели, паркета, на клепку.

Из других родов буковых важное значение имеет

Рис. 104. Представители порядка Букоцветные — Fagales.
 А — бук европейский — *Fagus sylvatica*; Б — лещина обыкновенная — *Corylus avellana*.

1 — репродуктивный побег с соцветиями тычиночных и пестичных цветков, 2 — соцветие (дихазий) пестичных цветков в продольном разрезе, 3 — диаграмма дихазия пестичных цветков, 4 — тычиночный цветок, 5 — диаграмма мужского цветка, 6 — начавший развиваться плод, окруженный прицветными листьями, 7 — плоды в плоскости (соплодие), 8 — плод



каштан съедобный — *Castanea sativa*. Крупное дерево до 30—35 м высоты. Распространен в Южной Европе, Северной Африке, на Кавказе, изредка, по-видимому, как одичавшее встречается в Карпатах. Настоящий, или съедобный, каштан имеет разнообразное хозяйственное применение. Плоды идут в пищу, особенно в печеном и вареном виде, на изготовление суррогата кофе. Древесина негниющая (прочнее, чем у дуба), ценится как поделочная и строевая.

Семейство березовые — *Betulaceae*

В составе семейства 200 видов, группирующихся в 6 родов. Природное распространение — внетропические области северного полушария¹. Во флоре СССР 64 вида. Основные жизненные формы: листопадные деревья, кустарники. Микроскопическая структура древесины несет черты примитивной организации, одним из показателей чего служит лестничная перфорация между члениками сосудов. У некоторых представителей семейства (виды граба — *Carpinus*) наблюдается одновременно лестничная и простая перфорация сосудов.

Растения однодомные, соцветия раздельнополые, ди-хазии. Оси дихазия сильно укорочены, поэтому их органы часто бывают соединенными между собой. Цветки надпестичные мелкие, правильные или неправильные, часто лишенные околоцветника (в последнем случае завязь голая)². Плоды ореховидные, семянка или крылатка. По общей организации структуры вегетативных и репродуктивных органов, в том числе и их микроскопической структуры, березовые, несомненно, близки к буковым. С другой стороны, оба эти семейства связаны с розоцветными и стоят на тех же путях эволюционного развития, характеризующегося упрощением структуры цветка в связи с развитием анемофилии.

Важнейшие роды.

Род береза — *Betula*. Общее число видов 60, во флоре СССР 40. Деревья и кустарники, распространенные в условиях холодного умеренного, иногда и засушливого климата. Формулы цветков: ♀ $P_0 A_0 G_{(2)}$; ♂ $P_2 A_2 G_0$. Тычи-

¹ Некоторые виды ольхи по горным системам продвигаются на юг, достигая южных районов Индии, Китая и о. Тайвань.

² Если пестичный цветок не имеет даже следов околоцветника, его завязь называют голой.

ночные и пестичные цветки по 3 в дихазиях, собранных затем в сережки. Плод ореховидный (сплюснутый орешек с двумя перепончатыми придатками — крыльями). Важнейшие виды: береза бородавчатая — *B. pendula* (*B. verrucosa*) (Европа и Азия — лесная зона), береза пушистая — *B. pubescens* (распространение, как и у предыдущего вида), береза каменная — *B. ermanii* (Дальний Восток), имеющая желтую пробку, как и североамериканский вид — *B. lutea*, береза Максимовича — *B. maximowiczii* (Япония), имеющая пробку вишневого цвета, береза даурская — *B. dahurica* (Забайкалье) с темно-коричневой пробкой. Почки и зимующие мужские сережки (березовая «мочка») служат одним из главных зимних кормов рябчика и тетерева. Низкорослый подрост поедается зайцами. Почки и «мочка» карликовой березы — *B. nana* — корм белой куропатки, песка и леммингов. Древесину березы используют в мебельном производстве. Большую ценность имеет карельская береза. Почки березы применяют в медицине в качестве потогонного и мочегонного средства, а также при лечении желудочных болезней.

Род граб — *Carpinus*. Общее число видов 20, во флоре СССР — 4. Основные жизненные формы: листопадные деревья и кустарники. Распространены в Европе, Восточной Азии, Северной Америке. Тычиночные и пестичные цветки напоминают цветки и соцветия березы. Плод ореховидный — ребристый орешек, погруженный в листовидную плюску. На юге лесной зоны, в широколиственных лесах, в горах Крыма, Кавказа нередко выступает в качестве главной лесообразующей породы.

Важнейшие виды. Граб обыкновенный — *C. betulus* (юго-запад и запад европейской части СССР). Дерево средней величины, до 25 м высоты со светло-серой коркой. Характеризуется медленным ростом, дает прочную древесину с оригинальной текстурой. Граб восточный — *C. orientalis* (горный Крым и Кавказ).

Род лещина (лесной орех) — *Corylus*. В роде насчитывается 8 видов, во флоре СССР — 7. Основные жизненные формы: листопадные деревья и кустарники. Растения однодомные, листья очередные, неравнобокие, с опадающими прилистниками. Формулы цветков: $\text{♀P}_{3-4}\text{A}_0\text{G}_{(2)}$; $\text{♂P}_0\text{A}_4\text{G}_0$. Тычиночные цветки в одноцветковых дихазиях, собранных в длинные мягкие сережки. Пестичные цветки в двухцветковых дихазиях, в

головчатых соцветиях, погруженных в почку, которая развивается в пазухе листа. Пестик из двух плодолистиков. На верхушке завязи можно обнаружить рудименты околоцветника, что дает основание считать цветок надпестичным.

Важнейшие виды: лещина обыкновенная (орешник) — *C. avellana* — крупный кустарник до 5 м высоты, широко распространенный в европейской части СССР, ценное орехоносное растение; лещина древовидная, или медвежий орех, — *C. colurna* — дерево до 20—25 м высоты, распространенное в Передней Азии, на Кавказе; к северу от природного ареала, например на Украине, культивируют как орехоносное декоративное растение.

Род ольха — *Alnus*. Всего 30 видов, во флоре СССР — 10, из них наиболее широко распространены ольха серая — *A. incana* и ольха клейкая (черная) — *A. glutinosa*. Последняя достигает 20—25 м высоты; стебель с темно-бурой коркой и клейкими темно-зелеными листьями. Широко распространена в лесной зоне. Нередко формирует чистые заросли — ольшаник. Из кустарниковых видов более часто встречается ольха кустарная — *A. fruticosa* (арктические районы европейской части СССР, Сибирь, Дальний Восток).

Почки и мужские сережки — зимний корм рябчика и тетерева.

Порядок Орехоцветные — Juglandales

В составе порядка одно семейство — Juglandaceae¹. Основные жизненные формы: деревья, редко кустарники. Цветки в сережках, однополые, упрощенные в связи с ветровым опылением (однопокровные, беспокровные). Число тычинок нестабильное.

Наблюдается халазогамия. Эти признаки иногда трактуют примитивными. Растения однодомные, часто

¹ Р. Ветштейн включал сюда семейство Julianiaceae (Мексика, Перу). В настоящее время это семейство относят к порядку Рутоцветных — Rutales. В недавнее время к орехоцветным отнесли семейство Rhoipteleaceae из Юго-Восточной Азии (Китай, Вьетнам). Возможно, однако, что правильнее относить это монотипное семейство к крапивоцветным. Некоторые исследователи считают целесообразным выделить такие резко обособленные систематические группы с признаками примитивной организации в особые порядки (см. также пеоновые, с. 291).

бальзамические (ароматичные). Листья сложные, очередные, без прилистников, несут ароматические железки.

Некоторые ученые, например Г. Галлир и А. Гроссгейм, сближают орехоцветные с сумахоцветными (наличие в листьях смоляных ходов). Представляется, однако, что более естественны связи орехоцветных с букоцветными.

Семейство ореховые — *Juglandaceae*

Общее число видов 70 (8 родов). Природное распространение — страны с умеренным климатом северного полушария. По горным системам Нового Света проникают в Южную Америку — Аргентину, в странах Старого Света — в Юго-Восточную Азию (Китай, о. Ява). Часто бальзамические листопадные деревья и кустарники с очередными непарноперистыми листьями. Члены сосудов с лестничной и простой перфорацией. Пестичные цветки актиноморфные, зигоморфные, асимметрические, гинецей простой, из 2 плодолистиков, столбиков 2, завязь нижняя. Общая структура пестичного цветка (у ореха — *Juglans*): $\varnothing \oplus P_4 A_0 G_{(2)}$.

Тычиночные цветки имеют неопределенное число цветостебельчиков (перигония): 7, 9—10, 12—16; число тычинок 6, бывает и 2 (редукция), но часто от 5 до 40, а иногда 105 (расщепление или срастание сближенных в соцветии цветков — псевданты). Общая формула тычиночного цветка (у ореха — *Juglans*): $\sigma \oplus P_{5-6} A_{8-12} G_0$. Соцветия прямостоячие или повислые. Сережки с тычиночными цветками многоцветковые, с пестичными — малоцветковые, иногда метельчатые. Плод ореховидный (крылатый орех) или костянковидный (сухая костянка).

Важнейшие представители. Орех грецкий — *J. regia* (рис. 105). Природное распространение: Средняя Азия, Балканы, Иран. Ценнейшее орехоплодное и витаминносное растение. Плоды грецкого ореха широко используют в кондитерской и лакокрасочной промышленности. Древесина ореха (особенно наплывы — кап) высоко ценится в деревообрабатывающей промышленности. В палеогене ореховые леса простирались на огромные территории Голарктики. На юге они внедрялись в тропическую зону. После ледникового периода они были уничтожены; остались лишь отдельные убежища (мас-

сивы), преимущественно в Средней Азии. Растения декоративны. Издавна культивируют во многих странах. Орех маньчжурский — *J. mandshurica* — компонент хвойно-лиственных лесов (советский Дальний Восток, Северо-Восточный Китай и Корея). Культивируют как

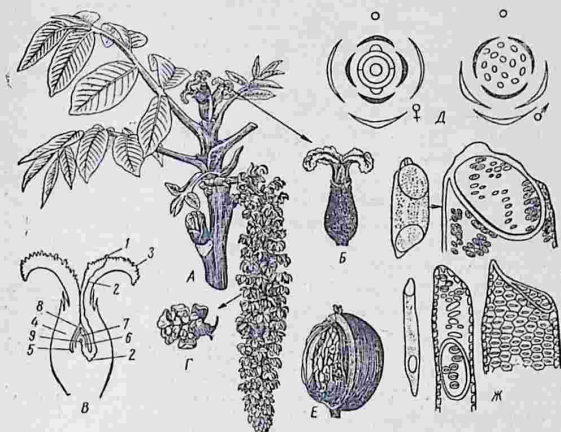


Рис. 105. Орех грецкий — *Juglans regia*. А — репродуктивный побег с соцветиями пестичных цветков вверх и тычиночных — вниз; Б — пестичный цветок; В — то же, в продольном разрезе; Г — тычиночный цветок; Д — диаграммы цветков; Е — плод; Ж — членики сосудов древесины:

1 — пыльца, 2 — пыльцевая трубка, 3 — поверхность рыльца, 4 — стенка завязи, 5 — гнездо завязи, 6 — интегумент, 7 — нуцеллус, 8 — микропиле, 9 — зародышевый мешок

быстрорастущую породу ради отличной древесины и как декоративное. Плюска толстая, железисто-опушенная. Семя содержит до 55 % невысыхающего жирного масла. В СССР ограниченно введены в культуру два северо-американских вида: *J. nigra* — черный орех и *J. cinerea* — серый орех.

Порядок Ивоцветные — Salicales

Монотипный порядок, явно обособленный от предыдущих. Основные жизненные формы: деревья и кустарники — все листопадные. Распространены на всех кон-

тинентах мира, за исключением Австралии (отсутствуют также на Малайском архипелаге). Характеризуется крайней степенью упрощения цветка, специализированного в связи с вторичной энтомофилией и ветровым опылением. А. Гроссгейм (1945) выделяет этот порядок в особый генетический ряд (ствол развития).

Действительные родственные связи ивоцветных еще не выяснены. Крайняя степень редукции цветка затрудняет сопоставление его структуры с предполагаемыми родственными группами (родами и семействами). Впрочем, некоторые филогенисты и морфологи, опираясь на данные палеонтологии, полагают, что ивоцветные имеют изначально примитивную структуру цветка, а не редуцированную (Варминг, Энглер, Кузнецов и др.). Поэтому выводы систематиков, филогенистов и морфогенистов основываются не на реальной структуре цветка ивоцветных, достаточно однотипной, а на косвенных признаках: атавистических аномалиях, характере упрощения (рудиментации) органов цветка.

Однако чаще ивоцветные сближают с букоцветными, орехоцветными, казуариновыми, миртовыми или перечными. По структуре гинецея и плода с хохолком их также сближают с гребенщикowymi и даже фиалковыми (Б. Козо-Полянский, 1922; Нокай, 1961). Ряд авторов устанавливают родство ивоцветных с крупным и, несомненно, сборным тропическим семейством флакуртиевых — Flacourtiaceae (через род *Idesia*). Такая гипотеза высказывалась еще А. Эйхлером и И. Веленовским, а позднее поддерживалась А. Кронквистом (1957) и Б. Козо-Полянским (1965).

Семейство ивовые — *Salicaceae*

Общее число видов около 450 (в СССР до 200), родов 3, в том числе монотипный род чозения — *Chosenia* (советский Дальний Восток, Япония, Китай). Основной центр видового разнообразия — зона умеренного климата северного полушария. Листья простые, с прилистниками. Цветки раздельнополые в раздельнополых же или обоеполых соцветиях, повислых или упругих торчащих сережках. Сережки по структуре неоднородны: кроме настоящих сережек встречаются и другие формы соцветий: кистевидные и колосовидные.

Кроющие листья (прицветники) мнимые, в действительности это прицветнички сильно укороченных цветоножек.

Структура цветка оригинальная и морфогенетически еще не расшифрована. Околоцветника нет, но на его месте развивается своеобразный валик, именуемый диском, нередко разветвленный, вплоть до выростов (придатков) в виде долей околоцветника (например, у ивы — род *Salix*). У некоторых же венчиковидные придатки вовсе не развиваются, но образуется общая бокаловидная оторочка или же диск почти не развивается. Пестичные цветки имеют простой гинецей, пестик из 2—4 плодolistиков, завязь верхняя, одногнездная. Формула цветка у ивы следующая: $\varnothing \oplus P_0 A_0 G_{(2)}$. Тычиночные цветки содержат четырехгнездные (2 теки) тычинки в числе от 2 до 12. Плоды коробочковидные, семена мелкие, покрытые волосками, распространяются ветром (анемохория), а также другими агентами — водой (гидрохория), животными (зоохория) и др.

Род тополь — *Populus*. В составе рода около 100 видов. Во флоре СССР 26, сверх того 11 видов культивируют. Основные центры видового разнообразия — Северная Америка, Восточная Азия. От близкого рода — *Salix* — тополь хорошо отличается следующими признаками: побеги увенчаны настоящей зимующей верхушечной почкой, а не пазушной; почки имеют несколько чешуек, а не одну, в виде колпачка; многотычинковыми мужскими цветками, а не двутычинковыми (как у большинства ив); длинночерешковыми листьями и другими признаками.

Часто встречается тополь белый, или серебристый, — *P. alba*, отличающийся светло-серой, часто с зеленым оттенком коркой и листьями, снизу серебристо-белыми. Эффективное декоративное быстрорастущее растение. Осина — *P. tremula* — широко распространенная лесная порода. Тополь черный, или осокорь, — *P. nigra* часто встречается в поймах рек.

Род ива — *Salix*. Полиморфный род, определение видов затруднено из-за существования многих переходных форм, связанных отчасти с широкой гибридизацией в природе. Число видов превосходит 300. Центр видового разнообразия — умеренная и холодная зоны северного полушария.

Наиболее широко распространены: ива белая, или

ветла, — *S. alba* — крупное дерево до 25 м высоты, часто встречающееся по берегам водоемов, ива ломкая — *S. fragilis* — дерево до 15 м высоты, обитающее в долинах рек на песчаных почвах (известны многочисленные гибриды с предыдущим видом); ива козья — *S. caprea* — дерево до 10 м высоты или крупный кустарник, растущий в лесах, на опушках и у обочин дорог, ива травяная — *S. herbacea* — кустарник до 30—40 (50) см высоты, обитающей в Арктике (Полярный Урал, п-ов Канин), на украинских Карпатах.

Ива и осина — ценнейшие кормовые породы для промысловых животных: лося (побеги, кора), зайцев (кора, мелкие ветви), бобра (кора и ветви), рябчика (почки, особенно цветочные).

Группа порядков Розаннородные спайнолепестные — *Melophyta sympetalae*

Вечнозеленые или листопадные деревья и кустарники, многолетние и однолетние травы. Распространены по всем континентам мира. Основное и достаточно монолитное ядро составляют порядки Мареноцветные — *Rubiales*, Вьюнковоцветные — *Convolvulales*, Бурачничкоцветные — *Boraginales*, Норичничкоцветные — *Scrophulales*, Ясноткоцветные — *Lamiales*. Сюда же примыкают как связующее звено с группой порядков Центросеменных Верескоцветные — *Ericales* (с. 427).

Общий план строения репродуктивных органов: цветки 4-циклические, обычно моносимметрические (зигоморфные), реже актиноморфные, обоеполые, изредка раздельнополые, с двойным околоцветником и яркими лепестками, в типичных случаях сросшимися в трубку. Опыление энтомофильное, в тропиках также орнитофильное, редко анемофильное. Андроей в типичном случае из 5 тычинок, но часто в результате редукции тычинок 4 или 2. Гинецей простой (ценокарпный), чаще из 2 плодolistиков, реже из 3—5. Нектарии развиты, они прикреплены к основанию завязи и связаны происхождением с гинецеем или андроцеем. Плоды преимущественно коробочковидные, ореховидные, реже ягодовидные. К группе порядков Розаннородных раздельнолепестных ближе стоят виды семейств и родов с актиноморфными цветками.

Порядок Мареноцветные — Rubiales

В состав порядка входят семейства мареновые — Rubiaceae, жимолостные — Caprifoliaceae, валериановые — Valerianaceae и ворсянковые — Dipsacaceae. Общее число видов 8200 (490—500 родов). Распространены в тропических и субтропических странах всего мира, однако многие роды сосредоточены в странах с умеренным и даже холодным климатом в северном полушарии.

В рамках порядка сосредоточены родственные семейства, что подтверждается существованием промежуточных форм. В целом же порядок достаточно обособлен от других, хотя и совмещает некоторые признаки раздельнолепестных и сростнолепестных. Близость мареноцветных (сростнолепестных) с розаннородными раздельнолепестными и их связь через порядок Зонтикоцветных в широком смысле почти несомненна: общее для них — редукция чашечки, четырехкрупные цветки, переходы от четырехчленных к пятичленным цветкам, нектарии в виде диска, структура нижней завязи, двойчатый сухой плод и т. д.¹

Общая характерная черта — полиморфизм многих систематических групп. Полиморфизм выражен не только числом видов, но и разнообразием жизненных форм.

Характеризуются эти семейства супротивным или мутовчатым листорасположением, помимо того, растениям свойственны прилистники, которые нередко, разрастаясь, становятся аналогами листьев и трудно от них отличаются (например, у подмаренника — *Galium*, ясенника — *Asperula*). Цветки обоеполые, четырехкрупные, чашечка обычно редуцирована, венчик 4- или 5-членный, более или менее сростнолепестный. Тычинки в числе, равном лепесткам, иногда тычинок меньше. Завязь нижняя, одногнездная или многогнездная. Наиболее широким ареалом и значительным полиморфизмом родовых групп отличается семейство мареновых. Во флоре СССР оно представлено травянистыми формами.

Семейство мареновые — Rubiaceae

Общее число видов около 7000 (450 родов). Основные жизненные формы: в тропиках преимущественно

¹ Существует слабо аргументированная тенденция разъединить порядок Мареноцветных: присоединить мареновые к горечавкоцветным, а остальные три семейства отнести к ворсянкоцветным.

вечнозеленые или листопадные деревья, кустарники, одревесневающие лианы и эпифиты; во внутритропических областях полукустарники, многолетние и однолетние травы. Природное распространение — тропики и субтропики всего мира, а также умеренные и холодные области преимущественно северного полушария. Цветки актиноморфные, 4—5-членные, чаще всего обоеполые. Чашечка вследствие срастания с завязью почти полностью атрофирована или представлена лишь небольшими зубцами на верхушке завязи (плода). Венчик от колесовидного (подмаренник — *Galium*) до трубчато-воронковидного (ясменник — *Asperula*, хинное дерево — *Cinchona*) с 3—5-раздельным или лопастным отгибом. Тычинки в таком же числе, как и лепестки, и чередуются с ними. Плодолистиков обычно 2, они образуют нижнюю двухгнездную завязь. Как исключение завязь может быть одногнездной или четырехгнездной, как у мичеллы — *Mitschella*. Наиболее универсальная формула цветка: $\oplus C_0 C_0 A_4 G_{(2)}$ (чашечка редуцирована).

Семязачатков в каждом гнезде от одного до нескольких, иногда много, например у карамышеви — *Karamyschewia*. Соцветия цимозные, реже головчатые, редко цветки одиночные. Плоды разнообразны: коробчовидные или распадающиеся на односеменные орешки, ягдовидные или костянквидные. Роды здесь различают по числу гнезд в завязи, по плодам — коробочкам, двойчатым мерикарпиям или ягодам, наличию листовидных прилистников, по наличию или отсутствию отгибов чашечки и т. д.

Среди мареновых известны технические, пищевые и лекарственные растения. Так, некоторые виды служат источником получения хинина, используемого для борьбы с возбудителем малярии.

Мареновые подразделяют на 2 подсемейства.

Подсемейство хинные — *Cinchonoideae*

Завязь с несколькими или многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — двухгнездная коробочка. В тропиках деревья и кустарники, в СССР — однолетник (карамышевия — *Karamyschewia*).

Важнейшие роды.

Род хинное дерево — *Cinchona*. Около 40 видов вечнозеленых деревьев (до 20 м высоты) и кустарников. Родина — влажные тропические леса Южной Америки, восточные склоны Анд. Основные источники хинина (до

7% в коре) — *C. succirubra*, *C. officinalis*, *C. ledgeriana*, *C. lancifolia*. Культивируют за пределами природного ареала (о-ва Ява, Шри-Ланка и др.).

Карамышевия — *Karamyschewia*. Монотипный род, описанный в честь русского ботаника А. Карамышева — ученика К. Линнея. Карамышевия хедиотовая — *K. hedyotoides* — теплолюбивое растение. В СССР в диком виде растет на юго-западе Закавказья. Содержит комплекс алкалоидов «хинейт» (заменитель хинина). Иногда возделывают как однолетнюю культуру.

Род гардения — *Gardenia*. Широко известна как декоративное растение *G. jasminoides* (родом из Китая).

Подсемейство кофейные — Coffeoideae

Завязь с одним семязачатком в каждом гнезде. Плод чаще всего мерикарпий. Сосредоточены, как и виды предыдущего подсемейства, под тропиками. В СССР хотя и представлены значительным числом видов, но в растительном покрове заметной роли не играют.

Важнейшие роды.

Род кофе — *Coffea*. Все виды рода в числе 46 локализованы в африканских тропиках. Это вечнозеленые деревья и кустарники с супротивными кожистыми листьями. Плод — двусеменная ягода, ярко-красная. Семена с розовым эндоспермом, богатым кофеином. Ради семян культивируют под тропиками обоих полушарий виды *C. arabica*, *C. liberica* (рис. 106).

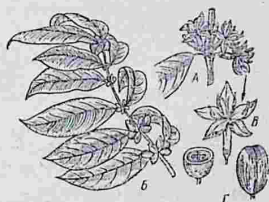


Рис. 106. Кофе арабийский — *Coffea arabica*. А, Б — репродуктивные побеги; В — цветок; Г — плод (мерикарпий), общий вид и в поперечном разрезе, внутри плода видны два семени с зародышами

Лучшие сорта кофе «мокко» происходят из Эфиопии, но возделываются также в Йемене. Основной центр производства кофе — Бразилия (около 90% мирового производства). На востоке центры возделывания кофе — Шри-Ланка и Зондские о-ва, где выращивают преимущественно *C. liberica*, поскольку бразильский кофе там сильно поражается паразитическим ржавчинным грибом.

Род подмаренник — *Galium*. Один из наиболее полиморфных родов семейства, наиболее продвинутый в вы-

сокие широты северного полушария. Общее число видов около 400, распространенных по всему земному шару. Во флоре СССР около 100 видов. Наиболее широко распространены подмаренник весенний — *G. verum* (европейская часть СССР, Кавказ, Западная Сибирь), подмаренник топяной — *G. uliginosum* (те же районы, что и предыдущий вид, а также Восточная Сибирь и Средняя Азия), подмаренник ложный — *G. spurium*. Многие виды — великолепные медоносы. Иногда используют в народной медицине.

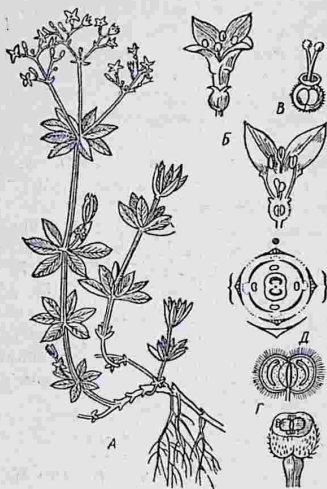


Рис. 107. Ясменник душистый — *Asperula odorata*. А — общий вид; Б — цветок (общий вид и в продольном разрезе); В — пестик в продольном разрезе; Г — плод (мерикарпий) в продольном и поперечном разрезах; Д — диаграмма цветка

Род ясменник — *Asperula*. Число видов 200, распространенных преимущественно в странах Средиземноморья. Во флоре СССР около 80. Хозяйственно ценных видов пока не обнаружено. Возможно использование в качестве красителей (красный пигмент). Наиболее широко распространены: ясменник душистый — *A. odorata* (рис. 107), на территории СССР встречаю-

щийся почти повсеместно, кроме севера, ясменник розоватый — *A. cynanchica* — европейская часть СССР (в степях, разреженных лесах, на лугах).

Семейство жимолостные — *Caprifoliaceae*

В составе семейства свыше 450 видов (19 родов), из них в СССР насчитывают 50. Распространены преимущественно в Северном полушарии. По структуре

вегетативных и репродуктивных органов наиболее близки к мареноцветным. В основном кустарники, иногда лиановидные. Много декоративных видов. Формула цветка: $\oplus \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_5 \overline{\text{G}_{(3-5)}}$. Важнейшие роды и виды.

Род бузина — *Sambucus* (40 видов). В СССР 10 видов. Наиболее обычны в лесах и кустарниковых зарослях 2 вида: бузина черная — *S. nigra* и бузина красная — *S. racemosa* (хороший медонос, лекарственное и декоративное растение, на вырубках обильно плодоносит, плоды поедаются птицами и мышевидными).

Род калина — *Viburnum* (100 видов). В СССР широко распространена в лесах калина обыкновенная — *V. opulus*. В качестве декоративных разводят садовые формы — бульденеж (снежный шар).

Род жимолость — *Lonicera* (200 видов). Во флоре СССР свыше 40 видов. Некоторые из них широко распространены в подлеске и кустарниковых зарослях. Декоративные виды культивируют. Один из интересных декоративных и ароматических видов — жимолость каприфоль — *L. caprifolium*, произрастающая в Закавказье. Ее цветки используют как эфирноносное. В европейской части СССР наиболее обычны жимолость татарская — *L. tatarica*, жимолость голубая — *L. coerulea*.

Семейство валериановые — *Valerianaceae*

Объединяет 13 родов и около 420 видов. Распространение — районы умеренного климата Евразии, Америки и Африки. Изредка кустарники, обычно травы. По структуре цветка близки к леновым. Однако по строению гинецея из 3 компонентов (два из них стерильные!) приближается к жимолостным. Плод ореховидный, семена без эндосперма.

Основной род валериана — *Valeriana* охватывает свыше 200 видов; в СССР — 20. Общеизвестный вид валериана лекарственная — *V. officinalis* (европейская часть СССР, Сибирь, Дальний Восток). Издавна используют при лечении нервных и сердечно-сосудистых заболеваний. Возделывают чаще всего в РСФСР и на Урале.

Порядок Выюнкоцветные — *Convolvales*

В составе порядка будут рассмотрены 2 семейства — выюнковые — *Convolvulaceae* и повиликовые — *Cuscuta-*

сеае¹. Основные жизненные формы: преимущественно многолетние и однолетние травы, часто лианы, очень редко деревья. Распространение космополитное, но преимущественно в тропических и субтропических странах. Цветки 5-членные, обычно актиноморфные, обоеполые, редко раздельнополые, венчик сростнолепестный. Тычинки своими нитями прирастают к трубке венчика. Вокруг завязи развит дисковидный нектарий. Плоды коробочковидные или ореховидные.

Семейство выюновые — *Convolvulaceae*

Число видов около 1500, родов 50. Распространены в тропиках и субтропиках всего мира, частично в областях с умеренным климатом обоих полушарий. Преимущественно травы, редко кустарники или деревья. Листорасположение очередное, листья цельные, лопастные или перисторассеченные, без прилистников. В листьях и стеблях развиты секреторные клетки с млечным соком. Членики сосудов с простой перфорацией и очередной поровостью на боковых стенках. Цветки 5-членные, редко 4-членные, полисимметрические, обычно обоеполые, с прицветниками. Андроей из 5 тычинок, прикрепленных к основанию трубки венчика. Гинецей из 2 (3—5) компонентов, завязь верхняя. Плоды коробочковидные, ореховидные.

Род выюнок — *Convolvulus*. Около 200 видов, распространенных в тропических и субтропических странах, реже в области умеренного климата (всего 3 вида). Центр видového разнообразия — Средиземноморье. На территории СССР 30 видов (травы, иногда колючие кустарники). Основные жизненные формы: кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Стебли выющиеся или прямостоячие. Листорасположение очередное. Цветки в пазухах листьев по 1—3, в дихазальных или головчатых соцветиях. Общая формула цветка: $\oplus \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_{(5)} \text{A}_5 \text{G}_{(2)}$. Плоды коробочковидные. В умеренной зоне широко распространен выюнок полевой — *C. arvensis* — корнеотпрысковый многолетник с выющимися стеблями, достигающими 100 (120) см. Цветки белые или бело-розовые, пахучие, по 1—2 (3) расположены на пазушных цветоносах. Злостный трудноистребимый сорняк

¹ Сюда относят также синюховых — *Polemoniaceae*.

полей, иногда вызывает полегание хлебов. Однако хорошо поедается крупным рогатым скотом, несмотря на обильное содержание млечного сока. Общий ареал выюнка охватывает территорию всех континентов мира, исключая Арктику и высокогорья.

Род ипомея (батат) — *Ipomoea*. В составе рода 300 видов. Однолетние и многолетние травы, распространенные преимущественно в тропиках. В СССР в природных условиях всего 2 вида. В культуре встречаются также 2. Ипомея батат — *I. batatas* (рис. 108). Культивируют ради крахмалистых клубневидных корневищ (подсемядольного колена), достигающих 1—3 кг («сладкий картофель»). Придаточные почки скрыты в коре. Известен только в культуре. Родина — Центральная Америка. Разводят в Средней Азии и на

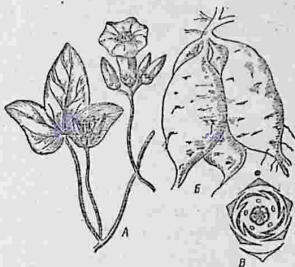


Рис. 108. Ипомея батат — *Ipomoea batatas*. А — репродуктивный побег; Б — клубни; В — диаграмма цветка

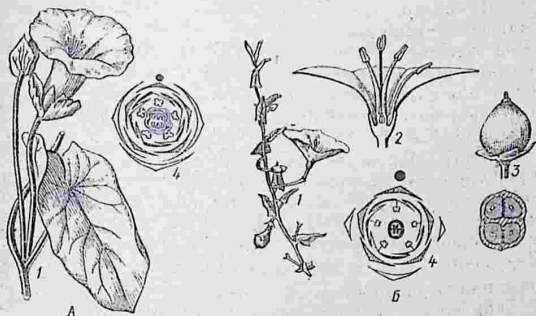


Рис. 109. Представители семейства выюнковых — Convolvulaceae. А — полевой заборный — *Calystegia sepium*; Б — выюнок полевой — *Convolvulus arvensis*:

1 — репродуктивный побег, 2 — цветок в разрезе, 3 — плод, общий вид и в разрезе, 4 — диаграмма цветка

Кавказе. Ипомея пурпурная — *I. purpurea* — однолетнее выующееся растение с яркими красными, синими или фиолетовыми цветками. Культивируют как декоративное.

Род повой — *Calystegia*. В составе рода всего 10—12 видов, распространенных в умеренно влажных областях всех континентов мира. Во флоре СССР 5 видов. От видов предыдущего рода хорошо отличается одиночными пазушными цветками с двумя крупными листовидными прицветниками (рис. 109).

Важнейшие виды. Повой солданелевый — *C. soldanella*. Морские и океанские побережья всего мира от Атлантики, Черного (Крым) и Каспийского морей до побережья Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии. Повой заборный — *C. sepium* — также распространен по всем континентам, преимущественно по берегам рек, озер, оросительных систем. Цветки от белых, бело-розовых до красных (разные эколого-географические расы). Культивируют как декоративное.

Семейство повиликовые — *Cuscutaceae*

Монотипное семейство, очень близкое к предыдущему и нередко объединяемое с ним в ранге подсемейства или отдельного рода (например, Лаврансом, 1951). Главное отличие — редукция вегетативных органов в связи с паразитизмом. Общее число видов около 170. Распространены в тропических и субтропических странах всех континентов и частично в областях умеренного климата. Во флоре СССР 36 видов, многие из них — злостные паразиты растений, как культивируемых, так и дикорастущих, в том числе и деревьев. Основные признаки редукции: вместо листьев — чешуйки, корень лишен чехлика, рано отмирает, в стеблях нет камбия, в зародыше нет семядолей. Репродуктивные органы не подвергались редукции. Цветки мелкие, розовые, белые, желтые. Общая структура цветка хорошо демонстрируется диаграммой (рис. 110, В). Соцветия дихазальные головчатые или короткие колосовидные.

Важнейшие представители. Повилика клеверная — *Cuscuta trifolii* — однолетнее растение. Паразитирует преимущественно на клевере (европейская часть СССР, Кавказ). Повилика тимьяновая — *C. epithymum* — однолетнее растение со светло-розовыми цветками, на стеблях имеет присоски. Паразитирует на клевере, люцерне и др.

Распространение: Европа, Кавказ, Сибирь, Средняя и Передняя Азия. Завезена в Америку. Повилика европейская — *C. europaea* — однолетнее, широко распространенное растение, паразитирует на многих дикорастущих,

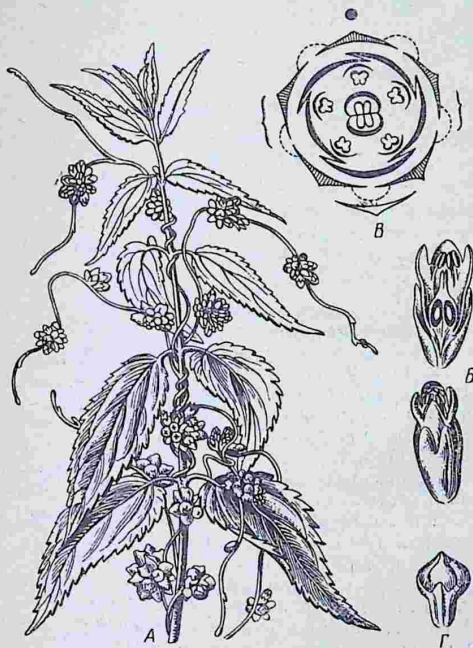


Рис. 110. Повилика европейская — *Cuscuta europaea*.
 А — побег повилки на крапиве (растении-хозяине);
 Б — цветок (общий вид и продольный разрез);
 В — диаграмма цветка; Г — плод

а также на конопле, табаке, хмеле, смородине и многих бобовых. Повилика льняная — *C. epilinum* — паразитирует на льне, редко на сорных травах, *C. lupuliformis* — опасный паразит плодовых.

Порядок Бурачникоцветные — Boraginales

Деревья, но чаще всего травянистые растения¹. Члены сосудов с простой перфорацией. Листья очередные или супротивные. Цветки обычно 5-членные, актиноморфные, сростнолепестные, обоеполые. Соцветия цимозные.

Семейство бурачниковые — Boraginaceae

В составе семейства около 90 родов и 1800 видов. На территории СССР — 50 родов и 350 видов. Многолетние, двулетние и однолетние травы, редко полукустарники. Цветки пятичленные, полисимметрические, актиноморфные или слегка зигоморфные. Чашечка спайнолепестная, рассеченная или раздельная. Лепестки, сросшиеся в основании в короткую трубку, имеют широкий отгиб. Тычинки в числе 5, свободные, но прикрепленные к трубке венчика. Гинецей из 2 плодолистиков; завязь вначале двухгнездная, но впоследствии имеет 4 камеры, каждая из которых содержит по одному семязачатку. Плод состоит из 4 орешков (иногда меньше). Соцветия цимозные, представляющие собой завиток.

Хозяйственное значение: кормовые (силосные), медоносные, лекарственные и декоративные. Известны также сорняки и ядовитые растения.

Важнейшие роды.

Род незабудка — *Myosotis*. Многолетние, двулетние и однолетние травы, частые обитатели лесов (северные районы СССР), болот, степей, а также лугов, в том числе и высокогорных. В качестве эфемеров встречаются также в полустепях и в горных полупустынях. Особенно широким распространением и внутривидовым разнообразием характеризуется незабудка болотная — *M. palustris*. Широко культивируют как декоративное незабудку альпийскую — *M. alpestris*.

Род окопник — *Symphytum*. Травы, преимущественно многолетние, крупные, главным образом лесные. Из общего числа — 25 видов — на территории СССР произрастает 9. Один из наиболее широко распространенных в средней полосе европейской части СССР (от заливных лугов до субальпийского пояса) — окопник жесткий —

¹ В понимании Бурачникоцветных мы следуем взглядам М. Попова (1953), И. Хатчинсона (1959) и др., которые выделяют древесные и кустарниковые роды порядка в особые семейства.

S. asperum. Вид этот культивируют в качестве кормового. За вегетационный сезон производят до 5 укосов. Великолепный зеленый корм для свиней и кроликов. Пригоден для силосования. Другой вид этого рода — окопник лекарственный — *S. officinalis* используется в качестве лекарственного при заболеваниях дыхательных путей.

Род **чернокорень** — *Synoglossum*. Двулетние и многолетние травы 40—150 см высоты. В СССР 9 видов. Большинство ядовито, животными не поедается. В народной медицине многих стран мира используют чернокорень лекарственный — *S. officinale* (рис. 111). Он успокаивает боли, останавливает поносы, прекращает судороги. Обладает инсектицидным действием. Содержит физиологически активные вещества; цинглогоссин — алкалоид, обладающий курареподобным действием¹, консолидин — гликоалкалоид (нервный яд) и др. «Мышиный дух» чернокорня не выносят крысы (Б. М. Козо-Полянский, Б. П. Токин, Р. М. Середин и др.).



Рис. 111. Чернокорень лекарственный — *Synoglossum officinale*. А — общий вид растения; Б — диаграмма цветков:

1 — цветоносный побег, 2 — цветок, 3 — то же, в продольном разрезе, 4 — плод, 5 — воловик лекарственный — *Anchusa officinalis*, 6 — синяк обыкновенный — *Echium vulgare*

Порядок Норичникоцветные — Scrophulariales

Крупный порядок, в составе которого около 17 семейств, образующих основное ядро семейств, нередко

¹ Кураре — сильный яд, вызывает паралич дыхательных мышц. Добывают из коры растений семейства логаниевых — *Loganiaceae*.

объединяемых в один порядок Трубкоцветных — Tubiflo-
гае. Однако и в этом объеме норичникоцветные все еще
представляют довольно сложное собрание разнородных
семейств, заслуживающих вычленения в особые порядки.
В силу изложенного диагностика порядка слишком обща.
Основные жизненные формы: преимущественно травы,
редко деревья и кустарники. Побеги несут очередные или
супротивные листья, лишенные прилистников, членики
сосудов с простой перфорацией, поровость боковых сте-
нок очередная. Формулы цветка разные: махорки — *Nico-
tiana rustica*: $\oplus Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5\bar{G}_{(2)}$; глухой крапивы — *Lami-
um album*: $\uparrow Ca_{(5)}Co_{(5)}A_4\bar{G}_{(2)}$. Плоды коробочковидные или
ягодовидные.

Важнейшие семейства: пасленовые — Solanaceae
(травы, кустарники и деревья), норичниковые — Scro-
phulariaceae, бигнониевые — Bignoniaceae (800 видов;
распространение пантропическое, но преимущественно в
Южной Америке; в основном деревья), геснериевые —
Gesneriaceae (1800 видов; преимущественно травы, кус-
тарники в тропических и субтропических странах мира),
заразиховые — Orobanchaceae (160 видов; корневые па-
разиты на дикорастущих и культивируемых растениях в
субтропических и умеренных странах Европы и Азии),
акантовые — Acanthaceae (2800 видов; преимущественно
в Южной и Юго-Восточной Азии, Африке, Центральной
и Южной Америке), подорожниковые — Plantaginaceae
(265 видов; преимущественно травы в областях с умерен-
ным климатом северного полушария).

Семейство пасленовые — Solanaceae

К пасленовым относят около 2200 видов (85 родов).
В средних широтах они представлены главным образом
травянистыми растениями. Изредка встречаются полу-
кустарники и даже кустарники (дереза — *Lycium*). В тро-
пических же странах, особенно в Южной Америке, преоб-
ладают лазающие кустарники и деревья. Листья очеред-
ные, без прилистников, простые, с цельной или рассечен-
ной пластинкой. Микроскопическое строение стебля
своеобразно: наблюдаются биколлатеральные сосудистые
пучки с внутренней флоэмой.

Цветки в завитках или одиночные, с виду актиноморф-
ные, но нередко вследствие косого положения завязи по

отношению к срединной плоскости цветка слегка зигморфные. Чашечка пятизубчатая, сохраняющаяся при плодах. Венчик спайнолепестный, колесовидный, блюдцевидный, трубчатый или ширококолокольчатый. К трубке венчика, чередуясь с его зубцами, изнутри прирастает 5 тычинок с двухгнездными, реже четырехгнездными пыльниками. Гинецей синкарпный, из 2 плодолистиков, завязь верхняя, обычно двухгнездная, однако в результате образования ложных перегородок или срастания цветков (следствие фасциации) она бывает 4—6-гнездной.

Плод — ягода или коробочка, редко костянковидный. Многие пасленовые содержат ядовитые алкалоиды, используемые для получения лекарств. К числу их принадлежат белладонна, или красавка, — *Atropa belladonna*, скополия — *Scopolia carniolica*, дурман — *Datura stramonium*, белена черная — *Hyoscyamus niger*. Ряд пасленовых имеет огромное хозяйственное значение и среди них в первую очередь картофель — *Solanum tuberosum*, баклажан — *S. melongena*, томат — *Lycopersicon esculentum*, перец — *Capsicum annuum*. Декоративность некоторых однолетних пасленовых — *Nicotiana affinis*, *Petunia hybrida* — позволяет широко использовать их в цветоводстве.

Важнейшие роды и виды.

Род паслен — *Solanum*. Общее число видов около 1500. Центр видового разнообразия — Южная Америка. Во флоре СССР всего 10 видов. Важнейшее экономическое значение имеет картофель — *S. tuberosum* — один из самых распространенных в культуре видов семейства. Околоцветник актиноморфный, лепестки белые, светло-фиолетовые, желто-розовые, тычинки сложены конусом вокруг столбика. Плод — 2-гнездная ягода. Корни тонкие, легко отличаются от столонов, поскольку последние несут почки и мелкие чешуевидные низовые листья. На столонах развиваются клубни, содержащие 12—25 % крахмала, 2—2,5 % белка. Белок картофеля содержит 14 из 20 незаменимых аминокислот. В картофеле есть почти все необходимые человеку витамины: А, В, В₁, В₆, Р, РР, С, D. Известно около 2000 сортов — пищевых, кормовых, технических (культура Северного полушария). В Россию ввезен во второй половине XVIII в. Культивируемый в СССР картофель относят к виду, который происходит, вернее всего, из чилийских Анд, с о-ва Чилоэ, но, возмож-

но, также из Перу. Клубни картофеля содержат до 78 % воды (зерновки злаков 13—14 %), однако выход спирта с единицы площади, занятой картофелем, в 4,5 раза больше по сравнению с посевами многих злаков, например ржи и пшеницы, и в 2,5 раза больше кукурузы. Возделывают как однолетнюю культуру.

Распространенная овощная культура — синий баклажан — *S. melongena*. Съедобные плоды крупные, темно-фиолетовые (родина Индия). Из дикорастущих можно отметить паслен сладко-горький — *S. dulcamara* — полукустарник с цветками общей для всего рода формулой: $\oplus \text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_{(5)}\text{G}_{(2)}$, с ярко-красными плодами (ягодами); паслен черный — *S. nigrum* — однолетник с черными ягодами, широко распространенный сорняк. В Южном Казахстане введен в культуру паслен дольчатый — *S. laciniatum* (соласодин) из Австралии. Эта новая культура — исходное сырье для промышленного получения кортикостероидных препаратов, широко применяемых в медицине. Родина — Австралия и Новая Зеландия.

Род табак — *Nicotiana*. Число видов — 60 (Гудспид, 1954). Природное распространение — преимущественно Южная Америка, Австралия. Кустарники и травы. Цветки с воронковидным или колокольчатым венчиком, часто ароматичные. Ряд видов широко возделывают как технические в однолетней культуре. Табак курительный (виргинский) — *N. tabacum* в диком виде встречается в Перу и Эквадоре. В настоящее время выведено много сортов. Только в СССР районировано 30 сортов. Строгий запрет на курение и возделывание табака в России был снят указом Петра I (1697). Уже к концу XIX в. в России собирали урожай табачного листа около 3 млн. пудов. Махорка — *N. rustica* — полиморфный вид, получена в результате гибридизации *N. paniculata* × *N. indulata*. Это подтверждено экспериментально (С. Эги, 1910). Используют махорку преимущественно в качестве сырья для получения никотиновой, яблочной и лимонной кислот, широко используемых в медицинской, пищевой и парфюмерной промышленности. Из семян получают жирное масло. В СССР районировано 20 сортов махорки.

Появление семян табака и его возделывание в Европе (1560) связано с именем путешественника и французского посла Жака Нико. В его честь дано название роду табак — *Nicotiana*. Вначале на нашем континенте его возделывали в качестве декоративного и лекарственного растения. В настоящее время в мировом сельском

хозяйстве общая площадь под табаком и махоркой превышает 3,5 млн. га. Как декоративное культивируют табак лесной — *N. sylvestris* (родина Аргентина), табак длиннолистный — *N. longifolia* и ряд других.

Род дурман — *Datura*. Число видов около 25. Распространены во всех странах мира, но преимущественно в тропиках и субтропиках, где встречаются одревесневающие виды, например *D. arborescens*. Во флоре СССР 2 вида, кроме того, 2 вида в культуре. Наиболее обычен в природе, часто как растение сорных мест (рудеральное), дурман обыкновенный — *D. stramonium* — очень ядовитый однолетник, имеющий лекарственное значение (алкалоиды — гиосциамин, скополамин, атропин), иногда разводят как декоративное (рис. 112).

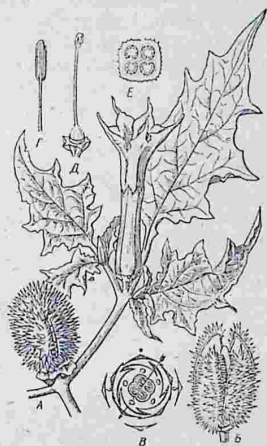


Рис. 112. Дурман — *Datura stramonium*. А — побег с цветком и плодом; Б — плод; В — диаграмма цветка; Г — тычинка; Д — пестик; Е — завязь в поперечном разрезе

Род перец — *Capsicum*. Число видов от 25 до 61. Однако хорошо изучены только 4 возделываемых вида. Полукустарники и травы. Природное распространение — Центральная Америка. Культивируют далеко за пределами естественного ареала в странах с умеренным климатом, в том числе в южных районах СССР. Огромное число сортов, как острых (вкусовых), так и салатных, создано на основе перца однолетнего — *C. annuum*. На родине — в Центральной Америке — полукустарник.

Из других родов важное значение имеют следующие. Помидор (томат) — *Lycopersicum esculentum* (всего 7 видов — Южная Америка, Галапагосские о-ва). В СССР однолетняя культура, известно около 600 сортов. Предположительные родичи возделываемого вида растут на прибрежных территориях Галапагосских о-вов. Возделы-

вание томатов как овощной культуры началось в середине XVI в. Томатное дерево — вечнозеленое растение, дающее вкусные кислые плоды, относят к особому роду *Cyphomandra* (родина Перу). Красавка (белладонна) *Atropa belladonna* — многолетнее растение; всего род содержит 3 вида, распространенных в Европе, Азии. Культивируют как лекарственное, содержит алкалоиды атропин и гиосциамин. Петунья — *Petunia hybrida* — популярное декоративное растение, выведены многочисленные сорта, разнообразные по махровости и окраске лепестков.

Семейство норичниковые — *Scrophulariaceae*

Крупное семейство, объединяющее около 210 родов и 3000 видов, широко распространенных во всех флорах мира, кроме арктической. В СССР свыше 600 видов. Травы, кустарники и полукустарники, редко деревья, например культивируемая в Крыму и Средней Азии павловния — *Paulownia*, родина которой — Восточная Азия. Листья расположены поочередно, супротивно или мутовчато, простые, цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, четырехкруговые, иногда почти актиноморфные¹.

Соцветия — кисть или колос, реже цветки одиночные. Чашечка 4—5-зубчатая, остающаяся при плодах. Венчик сросшийся, колесовидный, ширококолокольчатый или трубчатый, с 4—5-лопастным отгибом, однако чаще всего венчик двугубый, верхняя губа образована двумя лепестками, нижняя — тремя. Двугубый венчик имеют: льнянка — *Linaria*, очанка — *Euphrasia*, марьянник — *Melampyrum*, погребок — *Rhinanthus*, львиный зев — *Antirrhinum* и др. В пределах норичниковых наблюдается постепенная редукция членов цветка, особенно андроея. Только в типичном пятичленном цветке коровяка (*Verbascum*) 5 тычинок, а в двугубых цветках — 4 тычинки (2 длинные, 2 короткие), у вероники (*Veronica*) всего 2 тычинки.

Пестик один, из 2 плодolistиков, завязь верхняя, двухгнездная, с многочисленными семязачатками. Словом, структура цветка у разных родов семейства разнообразна. Наиболее различающиеся модели можно иллюстрировать диаграммами (рис. 113). Нектарии, как

¹ Строго пятичленный колесовидный венчик и расположение тычинок сближают род *Verbascum* с пасленовыми.

правило, развиты. Плоды коробочковидные, реже ягодовидные или костянковидные. Семена с эндоспермом. Преимущественно автотрофные, иногда полупаразиты. Близкое семейство заразиховые содержит полных паразитов (петров крест — *Lathraea squamaria*).

Большой вред луговым растениям, а иногда и культивируемым озимым наносят полупаразиты погребки (*Rhinanthus glaber*, *R. minor*, *R. apterus*). Полупаразитами являются марьяники (Иван-да-Марья — *Me-lampyrum nemorosum*, марьяник полевой — *M. arvense*), мытник хохлатый — *Pedicularis comosa*, очанка — *Euphrasia* и др. Норичниковые животными не поедаются из-за гликозидов, содержащихся у многих из них, особенно у аврана лекарственного — *Gratiola officinalis*, очанок, мытника. Лекарственными растениями служат виды наперстянок — *Digitalis*, их гликозид дигиталин широко используется в медицине при лечении сердечных заболеваний. Некоторые красивоцветущие виды из родов *Calceolaria* (особенно *C. hybrida*), *Paulownia*, *Verbascum* и другие вошли в культуру как декоративные. В видовом отношении особенно разнообразны роды мытник — *Pedicularis* (660 видов), коровяк — *Verbascum* (250 видов), льнянка — *Linaria* (150 видов).

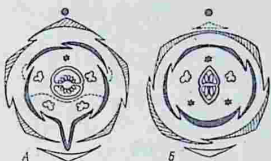


Рис. 113. Диаграммы цветков видов семейства норичниковых — Scrophulariaceae. А — льнянка обыкновенная — *Linaria vulgaris*; Б — вероника обыкновенная — *Veronica vulgaris*

Порядок Ясноткоцветные — Lamiales

В составе порядка 4 семейства, охватывающие около 6130 видов (302 рода), из них 2 крупнейших: вербеновые и яснотковые. Вербеновые — Verbenaceae (2600 видов и 100 родов) — преимущественно деревья и кустарники, распространенные главным образом в тропических и субтропических странах. Во флоре СССР вербеновые представлены лишь 4 родами (например, *Verbena*, *Vitex*) и 7 видами. Из тропических видов важное значение имеет *Tectona grandis* — тековое дерево (Индокитай, Индоне-

зия). Высоко ценится тековая древесина, устойчивая к разрушению морской водой и термитами.

Яснотковые — *Lamiaceae* ниже будут рассмотрены более подробно.

Порядок Ясноткоцветные очень близок к семейству норичниковых и часто объединяется с ним в сборном порядке Трубочкоцветных. Признаки общей организации: жизненная форма — деревья, реже кустарники, распространенные в тропиках и субтропиках, полукустарники, многолетние и однолетние травы: побеги несут большей частью простые листья без прилистников, расположенные супротивно или в мутовках; сосуды с простой перфорацией; андроцей из 4 или 2 (редко 5 или 1) тычинок; гинецей простой, ценокарпный, из 2 плодolistиков, завязь верхняя; плоды костяновидные или распадаются на 4 мерикарпия.

*Семейство яснотковые, или губоцветные, — Lamiaceae,
Labiatae*

Семейство объединяет около 3200—4000 видов, свыше 200 родов. В СССР около 1000 видов. Жизненные формы: полукустарники, многолетние и однолетние травы, изредка кустарники. Произрастают почти повсеместно на всех континентах, кроме Антарктиды, но наибольшее видовое разнообразие сосредоточено в засушливых районах Средиземноморской области, в Передней и Средней Азии.

Стебель четырехгранный, листорасположение супротивное, листья простые, без прилистников. Стебель и листья покрыты железистыми волосками или эпидермальными железистыми чешуйками, выделяющими эфирное масло. Соцветия колосовидные (цимозные), в виде ложных мутовок (из 6 или 14, или 30 цветков) в пазухах обычно мало видоизмененных, лишь несколько уменьшенных супротивных листьев; в действительности это 2 пазушных супротивных цимозных соцветия, каждое из которых — сильно укороченный и уплотненный дихазий (из 3, 7 или 15 цветков). Иногда же цветки собраны на верхушке стебля в головчатые сложные соцветия.

Цветки зигоморфные, часто двугубые, изредка почти актиноморфные, например у мяты — *Mentha*. Универсальная формула: $\uparrow \text{Ca}_{(5)} \text{Co}_4 \text{A}_4 \text{G}_{(2)}$. Чашечка сросшаяся, колокольчатая, трубчатая или двугубая, обычно пятичленная. Венчик всегда пятичленный, в результате сра-

стания лепестков нижняя часть венчика представлена трубкой, верхняя же — отгибом; в типичных случаях отгиб двугубый, верхняя губа состоит из 2 лепестков, а нижняя — из 3, реже он как бы четырехчленный или одnogубый, например у дубровника — *Teucrium*, живучки —

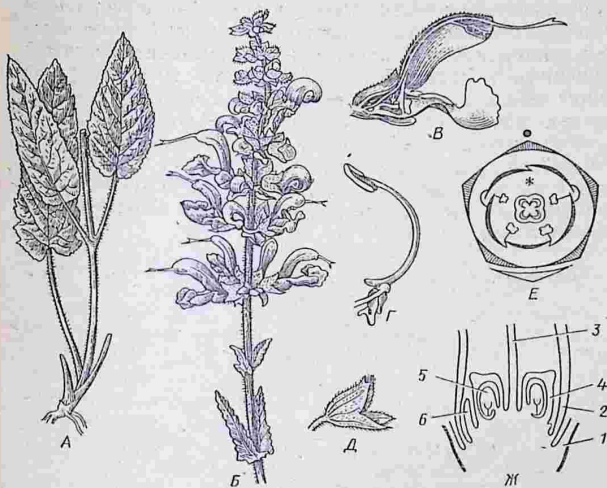


Рис. 114. Шалфей луговой — *Salvia pratensis*. А, Б — общий вид; В — цветок в продольном разрезе; Г — тычинка с шарнирным приспособлением; Д — чашечка; Е — диаграмма цветка; Ж — продольный разрез нижней части цветка яснотки пятнистой — *Lamium maculatum*: 1 — чашечка, 2 — венчик, 3 — гинеобазический столбик, 4 — лопасть завязи, 5 — семязачаток, 6 — нектарий

Ajuga. Трубка внутри голая и гладкая или несколько ниже места прикрепления тычинок несет кольцо волосков, преграждающих насекомым доступ к нектару. Наличие или отсутствие этого приспособления (нектаростегия) — важный систематический признак.

Андроцей представлен 4 обычно двусильными тычинками, прикрепленными к трубке венчика, однако имеются роды только с 2 тычинками, например шалфей — *Salvia* (рис. 114), розмарин — *Rosmarinus* и др. Гинецей образуется всегда из сросшихся плодолистиков (двучленный),

завязь верхняя, однако четырехгнездная (две перегородки ложные), с одним семязачатком в каждом гнезде, столбик довольно длинный, заканчивается двухлопастным рыльцем. Структуру одной из центральных моделей цветка представляют виды яснотки, универсальная формула: $\uparrow \text{Ca}_{(5)}\text{Co}_{(5)}\text{A}_4\text{G}_{(2)}$. Плод распадается на 4 равных орешка.

Яснотковые (губоцветные) и норичниковые в эволюционном отношении представляют самостоятельные ветви развития, однако нередко отдельные виды сходны друг с другом. Различают же их по совокупности следующих признаков:

Норичниковые

1. Стебель округлый или округло-ребристый до четырехгранного.
2. Листорасположение очередное или супротивное (редко мутовчатое), иногда в пределах одного растения.
3. Венчик трубчатый, ширококолокольчатый, колесовидный или в отгибе двугубый.
4. Завязь двухгнездная. Семязачатки многочисленные.
5. Плод — коробочка.
6. Богаты гликозидами.

Яснотковые

1. Стебель всегда четырехгранный.
2. Листорасположение всегда супротивное.
3. Венчик обычно двугубый, редко одногубый или отгиб венчика четырехчленный, как у мяты — *Mentha*.
4. Завязь четырехгнездная, снаружи четырехлопастная, с одним семязачатком в каждом гнезде.
5. Плод drobный, распадающийся на 4 орешка.
6. Богаты эфирными маслами.

Семейство яснотковых объединяет явно родственные виды, характеризующиеся своеобразной структурой органов, физиологических свойств и экологией. Однако ввиду близкого родства и наличия многих «переходных» видов нередко возникают трудности как в точном определении видов, так в классификации родов и выяснении их филогенетических взаимоотношений. Важнейшие представители.

Род мята — *Mentha*. Общее число видов не установлено. В СССР насчитывают 22 вида, много гибридов и переходных форм. Широко распространена мята полевая — *M. arvensis*. На подземных побегах развиваются клубни. Важнейшее место в лекарственном растениеводстве принадлежит мяте перечной — *M. piperita* (многолетник). Влаголюбивые и требовательные к свету растения. Мят-

ное масло широко используется в пищевой промышленности и парфюмерии. В медицине применяется в качестве обезболивающего средства при невралгических заболеваниях, как антисептическое при воспалительных заболеваниях верхних дыхательных путей и кишечных расстройствах. Как освежающее и антисептическое средство прибавляется к зубным порошкам и пастам. Реже распространена и мята колосовая — *M. spicata*.

Род шалфей — *Salvia*. Полукустарники и травы в числе 400 видов (Старый и Новый Свет). В СССР насчитывают 75 видов. Много медоносных и ароматических растений. У нас возделывают шалфей лекарственный — *S. officinalis* (западноевропейский вид у нас в природных ассоциациях не встречается). Эфирное масло используют в парфюмерии. Отвар листьев применяют в качестве лекарственного препарата при стоматитах, как противовоспалительное средство при катарах верхних дыхательных путей. Возделывают также как декоративное. В Крыму и других районах Южной Украины, на Кавказе и в Средней Азии растет шалфей мускатный — *S. sclarea*. Используют для ароматизации лекарств и при лечении почечных заболеваний.

Род яснотка — *Lamium*. Многолетние и однолетние травы в числе 40 видов, в СССР — 12. Некоторые из них хорошие медоносы, например яснотка пурпурная — *L. purpureum* и яснотка белая — *L. album*. Яснотку белую используют в медицине (настой венчиков цветков) в качестве кровоостанавливающего и вяжущего средства, а также при геморрое и других заболеваниях.

Род лаванда — *Lavandula*. Насчитывают около 20 видов. Лаванда колосковая — *L. spica* — одна из новых культур в СССР. Это сильно ветвящийся, душистый полукустарник, иногда многолетняя трава. Родина его средиземноморские страны (от Канарских о-вов до Индии и Пакистана). Возделывают в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии ради эфирного масла, используемого в парфюмерной промышленности и фармацевтической практике для улучшения запахов мазей и других лекарственных форм. Для получения эфирного масла выращивают также лаванду широколистную — *L. latifolia* и др. Эфирное масло содержится в эпидерме листьев, в железистых волосках, особенно в чашечке цветков. Оно обладает антисептическими свойствами. Благодаря большому содержанию эфирного масла широко исполь-

зуют в парфюмерии также розмарин — *Rosmarinus*, базилик — *Ocimum*, пустырник — *Leonurus*, чабрец — *Thymus*. В качестве масличного для лакокрасочной промышленности возделывают периллу (судза) — *Perilla ocymoides*. Некоторые растения декоративны и используются в цветоводстве (шалфей блестящий — *Salvia splendens* — из Южной Америки, иссоп лекарственный — *Hyssopus officinalis* — Средиземноморская область). К комнатно-оранжерейным культурам относят колеус — *Coleus hybridus* (родина Индия), к сорнякам — яснотку белую (глухая крапива) — *Lamium album*, чистец — *Stachys*, пикульник — *Galeopsis* и др.

Группа порядков Центральносеменные однопокровные — *Centrospermae monochlamydeae*

Целая серия развитых семейств, отличающаяся характерной структурой завязи: в случае одногнездной — семяносы центральные, свободные (колонновидные) в многогнездной — центральноугловые. Эти семейства генетически связаны между собой, но стоят на разных путях эволюционного развития. Одни из них приспособлены к условиям засушливого (аридного) климата (а иногда и к засоленным почвам)¹; другие произрастают в условиях тропического леса, третьи распространены в высоких северных широтах и горах. Такие семейства часто объединяют в особый порядок Центральносеменных — *Centrospermae*¹.

А. Тахтаджян объединяет семейства центральносеменных в составе подкласса Гвоздиковидных — *Cauporhyllidae*.

К центральносеменным близко примыкают порядки Гречихоцветных — *Polygonales*, Свинчаткоцветных — *Plumbaginales* и др. Но родственные связи между ними все еще изучены слабо. Как полагает А. Кронквист, центральносеменные происходят непосредственно из диллеинцевых. Последние же, несомненно, контактируют с лютикоцветными (примитивные центральносеменные, как

¹ По правилам современной номенклатуры такое наименование порядка незаконно, поскольку в составе объединяемых им семейств нет одноименного рода. Все же мы сохраняем это наименование для группы порядков, как наиболее точно отражающее главный мотив их объединения: согнутый зародыш, расположенный во круг перисперма.

и лютиковые, имеют апокарпный гинецей!). Во флоре СССР порядок Диллениецветные представлен моногинным подсемейством пеоновых — *Raeonioidae*. Иногда это подсемейство поднимают до ранга порядка.

Центральносеменные гвоздиковидные мы дифференцируем на 2 группы порядков. Первая объединяет более примитивные порядки — Безлепестные (Крапивоцветные — *Urticales*, Марецветные — *Chenopodiales*, Гречихоцветные — *Polygonales*); вторая — более продвинутые Раздельнолепестные (гвоздикоцветные — *Caryophyllaceae*).

У безлепестных цветки чаще всего собраны в головчатое соцветие. Для них характерен простой околоцветник, иногда даже в двух кругах, большей частью чашечковидный (ветроопыляемые цветки).

Порядок Крапивоцветные — *Urticales*

В состав порядка входят следующие семейства: ильмовые — *Ulmaceae*, тутовые — *Moraceae*, коноплевые — *Cannabaceae*, крапивные — *Urticaceae*. Сюда же следует относить субтропическое семейство эвкоммиевых — *Eucommiaceae*. Четыре первых семейства насчитывают 125 родов и около 2400 видов. Семейства рассматриваемого порядка настолько близкородственны, что систематики не только объединяют некоторые из них (например, коноплевые, тутовые), но и высказываются за соединение всех семейств порядка в одно. Только эвкоммиевые стоят несколько обособленно и выделяются в особый порядок. Семейства отличаются исключительным разнообразием жизненных форм — от деревьев колоссальных размеров, сосредоточенных преимущественно в тропических странах, до однолетних травянистых растений, повсеместно распространенных в умеренной зоне. Все они объединяются на основе признаков общей организации, главным образом цветков и плодов, а также вегетативных органов. Побеги преимущественно с очередным расположением. Листья всегда простые, обычно снабжены прилистниками, которые нередко сростаются и образуют колпачки.

Цветки невзрачные, мелкие, с простым чашечковидным зеленым околоцветником, преимущественно раздельнополые, анемофильные, реже энтомофильные, но не выделяющие нектара. Соцветия цимозные, иногда очень

сложного строения, изредка цветки одиночные. Тычинки противостоят листкам околоцветника в равном с ними числе (4—6). Гинецей образован двумя или одним плодолистиком, завязь верхняя, паракарпная, с одним семязачатком, рыльце двухлопастное, выступающее из цветка. Семена обыкновенно с эндоспермом. Листья с прилистниками, простые расположенные поочередно или супротивно. В листьях и стеблях многих видов развиваются нечленистые млечники.

Филогенетические связи крапивоцветных неопределенны. Так, предполагают о близости их к букоцветным, однако строение нижней завязи у представителей последних противоречит такой гипотезе. Возможно, оба эти порядка имели общих предков. Наряду с признаками низкой организации, наблюдаемыми, например, у анчара — *Antiaris toxicaria* (родина Ява), можно отметить ряд признаков высокой организации: 1) специализация к ветроопылению — раздельнополость цветков, сильно развитые рыльца; 2) сложно устроенные соцветия в связи с перекрестным опылением, например у инжира — *Ficus carica*; 3) мелкосемянность и приспособления для распространения плодов ветром, например, крылатые орешки у ильма (вяза) — *Ulmus*.

Крапивоцветные имеют важное значение в народном хозяйстве.

Конопля посевная — *Cannabis sativa* — прядильное растение. Стебли ее содержат лубяные волокна, из которых изготовляют веревки, канаты, брезент, а семена дают жирное масло, используемое как пищевое и техническое. Из хмеля — *Humulus lupulus* получают лупулин, необходимый в пивоварении; он накапливается в железках, густо покрывающих прицветники женских соцветий (шишек).

В шелководческих районах культивируется тутовое дерево, или шелковица, — *Morus alba* семейства шелковицевых — Могасеае, листья которой служат почти единственным кормом тутового шелкопряда. Соплодия шелковицы сочные, съедобные. Формула цветка: тычиночного ♂ $P_{2+2}A_{2+2}G_0$; пестичного ♀ $P_{2+2}A_0\overline{G}_{(2)}$. Плод — небольшая костянка, плотно окруженная листками околоцветника, которые ко времени созревания плодов становятся интенсивно окрашенными, мясистыми. В результате из всего соцветия получается съедобное соплодие тутовая ягода. К этому же семейству относят инжир — *Ficus carica*, который образует мясистые сладкие «плоды», употребляемые в пищу в свежем и вяленом виде.

Широко используются многие другие тутовых, произрастающие в подавляющей в тропической зоне: хлебное дерево — *Artocarpus* (Зондские о-ва), *A. integrifolia* (дья), дающее съедобные крахмалистые плоды, дающие 12 кг. Из коры бумажного дерева *Papaya* — вырабатывается плотная бумага, плащей и т. д., млечный сок зонтов, коровьего, дерева — *Galactodendron utriculatum* употребляется в пищу как молоко. Каучуконосом служит фикус — *Ficus religiosa* обычно разводят как декоративное комнатное растение. Млечный сок богат гуттой.

Семейство туповые —

Семейство *Figaceae*

В составе семейства около 160
масса в тропичес
странах. Вечнозеленые или листопадные
старых, реже травы. Многие в
(ветви, коры, листья) и другие
Однородные мелкие невзрачные
разноцветные (иногда рацем
стичные) формулы тычинок
дамы. СССР это семейство пре
всего в южных районах — *Ficus*,
на Кавказе — *F. carica*,
и др.

[illegible]

Общее число видов от 700 до 750 (45 родов). Основные жизненные формы: небольшие полукустарники, деревья, однолетние и многолетние травы, иногда лианы. Побеги часто несут жгучие волоски. Распространены в тропической и умеренной зонах. В тропических лесах они нередко формируют травяной и кустарниковый ярусы. Во флоре СССР представлены небольшим числом обычных и широко распространенных видов. Цветки раздельнополые или обоеполые, актиноморфные, собранные в метельчатые соцветия. Околоцветник простой, четырехчленный, чашечковидный, андроцей из 4 тычинок, расположенных супротивно листкам околоцветника, тычиночные нити загибаются к центру цветка. Пестик один, образован 2 плодолостиками, завязь верхняя, одногнездная, увенчанная кистевидным рыльцем.

Общая формула цветка (крапивы): $\sigma \oplus P_{2+2}A_{2+2}G_0$; $\varphi \oplus P_{2+2}A_0\overline{G}_{(2)}$. Семязачаток один, прямостоячий (ортотропный). Плод — орешек, заключенный в разросшиеся внутренние листки околоцветника. Семена с эндоспермом или без него. Крапивные не имеют млечников, их листья и стебли обычно покрыты жгучими волосками. Широко распространены виды крапивы, произрастающие почти повсеместно как сорные растения.

Род крапива — *Urtica*. Число видов 40, во флоре СССР — 10. Природное распространение — области тропического и умеренного климата обоих полушарий. Многие виды — хорошие кормовые травы, некоторые из них используют в пищу как овощи, иногда они служат для получения волокна. Два вида космополитичны: это обычная крапива двудомная — *U. dioica*, занесенная в Южную Америку и Австралию, и крапива жгучая — *U. urens*. Крапива двудомная — один из главных кормов лося.

Род рами — *Boehmeria*. Полиморфный род, содержит до 100 видов, преимущественно тропических. Возделывают лишь рами белое — *B. nivea*. Это корневищный полукустарник. Дикие формы этого вида найдены в Южном Китае, на о. Тайвань, в Южной Японии. Возделывают ради волокна, используемого в технических целях и для изготовления бельевых тканей.

Семейство коноплевые — *Cannabaceae*

В составе семейства всего 4 вида (2 рода). Как и предыдущее семейство, коноплевые близки к тутовым — *Moraceae* — крупнейшему тропическому и субтропическо-

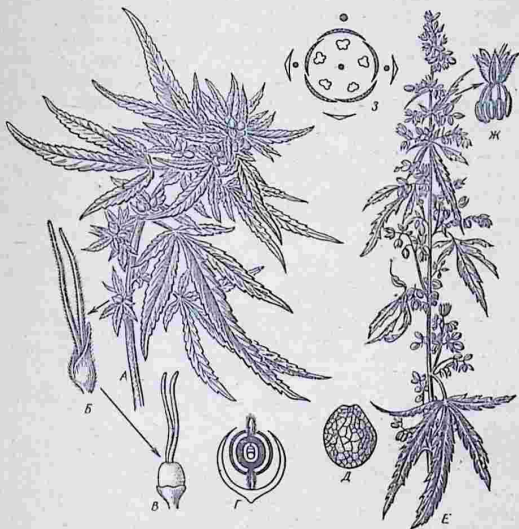


Рис. 115. Конопля — *Cannabis sativa*. А — цветonoсный побег женского растения (матерка); Б, В — пестичный цветок; Г — диаграмма пестичного цветка; Д — плод; Е — цветonoсный побег мужского растения (посконь); Ж — тычиночный цветок; З — диаграмма тычиночного цветка

му семейству, к которому относят многие вечнозеленые древесные виды.

Коноплевые — травянистые растения, иногда крупные лианы, не содержащие млечного сока, распространенные в умеренной зоне северного полушария. Цветки обычно раздельнополые, мелкие, невзрачные, приспособленные к опылению ветром, соцветия сложные, цимозные. Тычи-

почные — в метельчатых многоцветковых соцветиях, пестичные — в головчатых или шишковидных соцветиях. Общая структура цветков (конопли — *Cannabis*) показана на диаграммах (рис. 115). Плод ореховидный, покрытый остающейся чашечкой.

Важнейшие представители.

Род конопли — *Cannabis*. В составе рода 3 вида. Конопля индийская — *C. indica* возделывается с целью получения сильнодействующего наркотика — гашиша (Иран, Турция, Сирия, Северо-Африканские страны). Конопля сорная — *C. ruderalis*. Наибольшее значение у нас имеет конопля посевная — *C. sativa*. Однолетнее, обычно двудомное растение с пальчаторассеченными листьями. Мужские экземпляры (посконь) несут крупные метельчатые соцветия, у женских растений (матерка) в пазухах листьев расположены сложные дихазальные соцветия.

Конопля — древнейшая культура. По экономическому значению в качестве масличной и лубяной (текстильной) она занимает второе место после льна. Конопля введена в культуру за несколько тысячелетий до нашей эры. Продукт коноплеводства — пенька широко применяется для оснастки судов и кораблей (канаты, веревки, пакля), а также для изготовления парусины, мешковины и других тканей. Коноплевое масло используют как пищевое и техническое. Фитин, извлекаемый из семян, используют в фармацевтической промышленности для изготовления органического препарата фосфора.

Конопля иногда встречается в диком виде (дельта Волги, Восточное Закавказье, Гималаи и др.). Возделывают в СССР, Италии, ГДР и ФРГ.

Род хмель — *Humulus*. Многолетнее ползучее или лазающее растение до 5—6 м длины. Цветки раздельнопалые; тычиночные — в метелках, пестичные — в головках. Соплодия в виде шишек, которые состоят из расположенных парами «кроющих листьев» (по существу, это прилистники кроющего листа, лишенного листовой пластинки). В пазухе пары кроющих листьев развивается до 6 пестичных цветков. Широко культивируют как вкусовое для пивоваренной промышленности хмель обыкновенный — *H. lupulus*. Как эффектное декоративное растение культивируют хмель японский — *H. japonicus*.

Порядок Маревцветные — *Chenopodiales*

Кустарники, многолетние и однолетние травы, редко деревья, например саксаул — *Haloxylon*. Листья очерд-

ные или супротивные, лишенные прилистников, редко с мелкими прилистниками. Цветки мелкие невзрачные, по общей структуре близки к крапивоцветным. Околоцветник простой, число компонентов от 5 до 1, свободные или более или менее сросшиеся, иногда они отсутствуют. Гинецей простой, из 2—3, реже 4—5 плодолистиков или сложный; андроцей большей частью из 5 тычинок, иногда тычинок меньше соответственно числу долей околоцветника.

Объем порядка и положение в филогенетических системах неопределенны, так как он содержит ряд переходных родовых групп. Более примитивные роды связывают марецветные с крапивоцветными по структуре цветка, высокоорганизованные роды с гвоздичными. Однако марецветные вместе с предыдущими порядками однопокровных стоят на ином пути развития, чем гвоздичные: для них характерно нарастание признаков упрощения структуры цветка, переход от обоеполых цветков в раздельнополым, от семян с эндоспермом к семенам с периспермом, от листьев с прилистниками к листьям без прилистников, утрата околоцветника и др. В составе порядка рассматриваются два семейства — маревые и щирицевые.

Семейство маревые (лебедовые) — Chenopodiaceae

В составе семейства около 1500 видов (100 родов), в том числе во флоре СССР около 350 (50 родов). Основные жизненные формы: деревья, кустарники и разнообразные травы (однолетние, двулетние и многолетние). Распространены по всему земному шару, но преимущественно в субтропических странах с засушливым климатом и засоленными почвами (Средняя Азия, юго-запад Северной Америки, Южная Африка, Центральная Австралия). В СССР виды распространены преимущественно в аридных районах Средней Азии и Прикаспия.

Цветки мелкие, невзрачные, циклические или спирально-циклические, симметрические, пятимерные (кроме гинецея), обоеполые или раздельнополые со следами редукции того или другого пола. Околоцветник простой, чашечковидный, у мужских цветков иногда редуцирован. Андроцей обычно из 5 тычинок, гинецей простой, из 2—3 (4—5) плодолистиков, завязь верхняя (у свеклы — *Beta* — полунижняя), одногнездная. Формула цветка

чаще: $\oplus P_5A_5G_{(2-5)}$. Плод односеменной, ореховидный — орех-семянка, окруженный остающейся чашечкой. Отдельные роды содержат виды важнейшего экономического значения.

Род свекла — *Beta*. В составе рода 13 видов. Во флоре СССР 5 видов. Распространены в Средиземноморье, Атлантической и Южной Европе, Передней и Средней Азии. Важнейшие виды. Свекла обыкновенная — *B. vulgaris*. Двулетнее растение, в первый год развивает розетку прикорневых листьев и «корнеплод», во второй год из «корнеплодов» (высадок) развивается стебель, несущий метельчатое соцветие. Широко культивируется в больших промышленных масштабах для сахароварения, как овощное и кормовое растение, иногда дичает и встречается как сорняк (особенно в Закавказье). Введена в культуру как овощное растение около 4 тыс. лет назад. Дикий родич возделываемых сортов был отобран из сорняков поливного земледелия. Вначале получили листовые сорта, позднее — корнеплодные. В России производство сахара началось в первом десятилетии XIX в. Установлено, что с 1 га можно получить около 1500 кг сахара и 5 т листьев, используемых в свежем виде и на силос.

Род марь — *Chenopodium*. Однолетние, двулетние и многолетние травянистые растения, редко кустарники. Многие из них характеризуются своеобразным мучнистым налетом на листьях и молодых стеблях. Цветки преимущественно обоеполые, пятичленные. Род насчитывает около 250 видов, в том числе во флоре СССР 60 видов. Некоторые широко распространены, преимущественно как сорные. К таковым относят марь белую — *Ch. album* и марь стенную — *Ch. murale*.

Род лебеда — *Atriplex*. Число видов около 230, распространенных преимущественно в умеренной и холодной зонах, во флоре СССР свыше 30 видов. Однолетние и многолетние травы, редко полукустарники. Важнейшие виды: лебеда белая (кокпек) — *A. cana* — полукустарник (ландшафтное растение в полупустынях Средней Азии) и лебеда садовая — *A. hortensis* — сорное однолетнее растение.

Род шпинат — *Spinacia*. Число видов 3. Распространены в Восточном Средиземноморье, Иране, на Кавказе, в Средней Азии. По структуре цветка напоминает предыдущие виды, соплодия несут колючие зубцы. Основной

вид — шпинат посевной (*S. sativa*) — культивируют как овощное, иногда как вкусовое.

Род **саксаул** — *Haloxylon*. В составе рода 5 видов. 3 из них произрастают на территории СССР. Саксаул черный — *H. aphyllum* формирует на лёссово-солончаковых почвах своеобразные саксауловые леса. Один га дает до 40 т в год ценнейшей топливной древесины. На бугристых и грядовых песках в Прибалхашье, Муюнкумах, Кызылкумах и Каракумах большие заросли формирует саксаул белый — *H. persicum*. Общая площадь, занятая двумя видами, составляет десятки миллионов гектаров. Эти насаждения имеют важнейшее значение в закреплении песков.

Род **солянка** — *Salsola*. Содержит около 120 видов, в СССР — свыше 50, относимых к разнообразным жизненным формам от однолетних трав до деревьев; широко распространены на засоленных почвах — песчаных и песчано-глинистых (сухие степи, морские побережья, пустыни, луга и т. д.).

Важнейшие представители. Солянка рихтера (черкез) — *S. richteri* — крупное одревесневающее растение (кустарник или дерево). Благодаря легкости образования придаточных корней на любом участке стебля (при засыпании песками) и быстрому росту хорошо закрепляет подвижные пески. Разводят как декоративное. Солянка содоносная — *S. soda* — однолетнее растение. Используют как хороший осенний и зимний корм для верблюдов, как овощное (салат), а также для получения соды в кустарном производстве. Разнообразное хозяйственное значение имеют и другие виды.

Из других родов как кормовые имеют важное значение следующие: верблюдка — *Corispermum*, кумарчик — *Agriophyllum* и др. Ежовник, или анабазис, — *Anabasis* содержит ядовитый алкалоид анабазин. Используют как инсектицидное.

Многие виды приспособились к условиям чрезвычайного засоления почвы в жарких засушливых странах, например ильиния — *Iljinia regelii*.

Некоторые виды обладают высокими кормовыми достоинствами и заслуживают введения в культуру. К числу таких можно отнести лебеду монетную — *Atriplex nummularia*. Она уже интродуцирована во многие страны Америки и Африки. Родина Австралия. В Среднеазиатских республиках изень — *Kochia prostrata* ши-

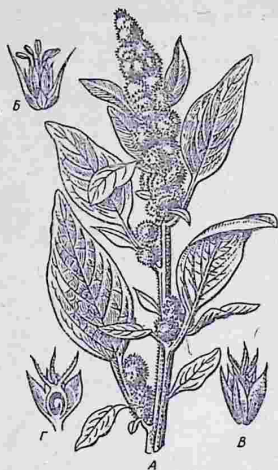


Рис. 116. Ширица запрокинутая — *Amaranthus retroflexus*. А — верхняя часть растения с соцветием; Б — тычиночный цветок; В — пестичный цветок; Г — то же, в продольном разрезе

роко введена на пустынных пастбищах. В настоящее время интродуцирована в АРЕ, Аргентину, США.

Семейство щирицевые — *Amaranthaceae*

В составе семейства около 900 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических странах Нового Света. Изредка деревья (*Nototrichium*) и кустарники. В родственном отношении примыкает к маревым. Оба семейства характеризуются родственными связями с фитолакковыми. Во флоре СССР хорошо представлена ширица — *Amaranthus*. Некоторые виды этого рода известны как сорные, например ширица запрокинутая — *A. retroflexus* (рис. 116).

Порядок Гречихоцветные — *Polygonales*

Семейство гречишные — *Polygonaceae*

Поскольку порядок монотипный¹, в целом характеристики порядка и семейства совпадают. Общее число видов от 850 до 900 (40 родов). Основные жизненные формы: вечнозеленые деревья и древовидные лианы, кустарники, многолетние и однолетние травы. Природное распространение — все континенты мира (космополиты), однако древесные формы сосредоточены преимущественно в Южной и Центральной Америке.

¹ И. Хатчинсон (1959) относит сюда также семейство *Illiciaceae* (сближение с магнолиевидными).

Гречихоцветные — один из первичных, древнейших порядков. Наряду с трансформацией жизненных форм от вечнозеленых крупных деревьев — фанерофитов — к многолетним и однолетним травам здесь наблюдается важное преобразование структуры цветка: от трехмерного типа ремень — *Rheum*, гречиха — *Fagopyrum* и др.¹ к вполне пятимерному (*Polygonum*). В любой системе покрытосеменных независимо от принципов построения гречихоцветные занимают особое положение, поскольку служат связующим звеном между однопокровными (крапивоцветными) и двупокровными (центросеменными). Иногда их сближают с многоплодниковыми, в частности лавровыми (например, Б. Козо-Полянский), однако более достоверны их родственные связи с гвоздикоцветными.

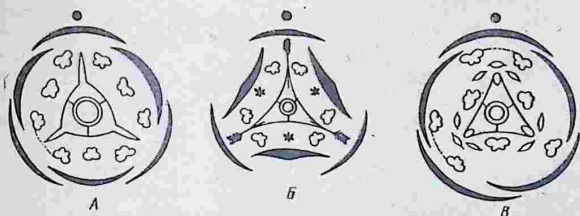


Рис. 117. Диаграммы цветков представителей семейства гречишных — Polygonaceae. А — ремень — *Rheum*; Б — шавель — *Rumex*; В — гречиха посевная — *Fagopyrum sagittatum*

Центр видового разнообразия — Центральная и Южная Америка (деревья), области с умеренным климатом северного полушария (кустарники, травы). В странах с засушливым, аридным климатом, например в Средней Азии, преобладают кустарниковые формы и травянистые однолетники; виды, распространенные в северном участке ареала рода, — многолетние травы. Листья очередные или супротивные, реже мутовчатые. Основания междоузлий окружены трубчатым влагалищем — раструбом (*orchaea*), который развивается из прилистников. Стебле-

¹ Наиболее яркий пример — род *Pterostegia*, представители которого имеют вполне трехмерный цветок, состоящий из 5 кругов по 3 члена в каждом, т. е. построенный по модели цветка некоторых одноклассных.

вые узлы нередко вздутые, в процессе роста растения междоузлия при основании некоторое время удлиняются за счет вставочной меристемы. Сосуды имеют простую перфорацию.

Цветки мелкие, спирально-круговые или круговые, как правило, обоеполые, околоцветник из 3—6, реже 5 цвето-

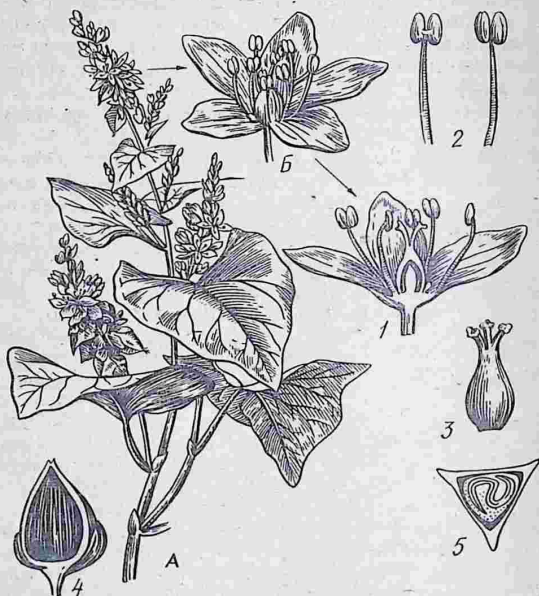


Рис. 118. Гречиха посевная — *Fagopyrum sagittatum*. А — репродуктивный побег; Б — цветок:

1 — цветок в разрезе, 2 — тычинки, 3 — пестик, 4, 5 — плод (в продольном и поперечном разрезах)

лиستиков, обычно свободных, различной окраски — зеленой, белой, красной. Тычинки в числе 6—9 (3—8). Гинецей простой (лизикарпный), из 3 (2—4) плодолистиков, завязь полунижняя. Общая структура цветка у некоторых гречишных показана на диаграммах (рис. 117).

Общий план строения цветка у гречишных близок к лавровым и однодольным. Наиболее характерны в этом отношении птеростегий — *Pterostegia* (Калифорния) и ревени — *Rheum*. Цветки у названных представителей состоят из 5 трехчленных кругов, только у ревеней удвоен наружный круг тычинок. Плоды ореховидные, односеменные — 3—2-гранные орешки, иногда крылатые. Важнейшее экономическое значение имеет гречиха посевная — *Fagopyrum sagittatum* (рис. 118) — одна из важнейших крупяных культур. Формула цветка: $\oplus P_5 A_8 G_{(3)}$. Отличный медонос.

Кроме того, важное значение имеют виды следующих родов.

Род горец — *Polygonum*. В составе рода около 280 видов. Во флоре СССР — 160. Основные жизненные формы: кустарники и одревесневающие лианы, полукустарники, однолетние и многолетние травы. Распространены от северных границ обитания покрытосеменных до Австралии, Южной Африки (Капская Земля) и Чили в южном полушарии (космополитический род).

Важнейшие виды. Горец птичий, или спорыш, — *P. aviculare*. Однолетнее растение от 10 до 40 см высоты с лежачими или приподнимающимися стеблями, цветки пазушные, по 2—5, плоды трехгранные, в основании овальные. В СССР распространен повсеместно, включая Арктику, нередко формируя значительные по площади, почти чистые заросли. Местообитания: приречные пески и отмели, на пашнях и выгонах, вдоль дорог. Лекарственное и кормовое растение. Горец выюнковый — *P. convolvulus* — однолетнее вьющееся растение до 1 м высоты, цветки в пазушных пучках по 3—6. Одно из наиболее широко распространенных в северном полушарии растений. В СССР почти повсеместно. Часто выступает как сорняк полевых культур. Лекарственное и медоносное. Горец вейриха — *P. weyrichii* — многолетнее растение до 2—5 м высоты, цветки в крупных пазушных и верхушечных метелках. Природное распространение — советский Дальний Восток, Япония, Китай. Часто путают с близким видом — горцом сахалинским — *P. sachalinense*. Оба вида культивируют как декоративные. Перспективные кормовые (силосные) растения, особенно горец вейриха.

Род ревень — *Rheum*. Общее число видов около 35. Во флоре СССР — 22. Природное распространение — районы горной Азии, преимущественно Центральной и Восточной.

точной. Многолетние травы. От предыдущего рода отличается: а) разрастанием внутреннего круга околоцветника, который в дальнейшем служит для облегчения летучести плода, б) ребрышками на плодах (крылатыми плодами) и в) андроцеем в числе 9 тычинок. Структура цветка показана на рис. 117, А.

Важнейшие виды. Ревень дланевидный, или лекарственный, — *Rh. palmatum*. Природное распространение — Китай и Тибет. В СССР разводится как овощное декоративное и лекарственное растение. Ревень волнистый — *Rh. undulatum*. Природное распространение — Восточная Сибирь, северная часть МНР. Культивируют как овощное растение. Выведены сорта.

Род джужгун — *Calligonum*. Общее число видов от 90 до 110, на территории СССР 71 вид. Основной центр видового разнообразия — Средняя Азия. Общее распространение — Восточная Азия, Северная Африка. Преимущественно кустарники с сильно редуцированными листьями, малоцветковыми соцветиями. Очень характерны для засушливых местообитаний. Важнейшие виды. Джужгун безлистный — *C. aphyllum* — кустарник до 2 м высоты. Закрепитель песков. Джужгун колючекрылый — *C. acanthopterum* — растет на подвижных песках в Средней Азии.

Группа порядков Центральносеменные раздельнолепестные — *Centrospermae choripetalae*

Порядок Гвоздикоцветные — *Caryophyllales*

Этот порядок иногда понимают в широком смысле, включая 19 семейств (А. Тахтаджян). Б. Козо-Полянский определяет в составе порядка всего 5 семейств. Семейства порядка, с одной стороны, связаны между собой признаками несомненного родства, с другой — обнаруживают связи с изначальными травянистыми двудольными. По определению Н. Буша, гвоздикоцветные — высшие центральносеменные. Цветки крупные, с двойным околоцветником; соцветие дихазий. Основные жизненные формы: небольшие деревья (тропические страны), кустарники и полукустарники, но преимущественно однолетние и многолетние травы, иногда мясистые — суккуленты.

Важнейшие семейства: гвоздичные, кактусовые (2000 видов), фитолаковые (120 видов), портулаковые (500 видов).

Семейство гвоздичные — *Caryophyllaceae*

Число видов 2100 (80 родов). Преимущественно травы, реже кустарники¹. Распространены в зоне умеренного климата, преимущественно северного полушария (Средиземноморье, Средняя Азия), заходят в тропики,

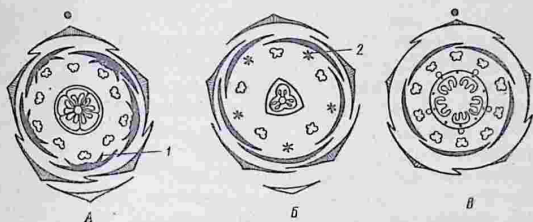


Рис. 119. Диаграммы цветков представителей семейства гвоздичных — *Caryophyllaceae*. А — смолки — *Viscaria*; Б — звездчатка — *Stellaria*; В — куколя — *Agrostemma*:
1 — привенчик, 2 — положение утраченных тычинок

особенно в горные районы, немногие встречаются в Арктике. Растения имеют коленчатые, вздутые в узлах побеги с супротивными, реже мутовчатыми листьями без прилистников. Цветки симметрические, пятимерного типа, обоеполые, редко раздельнополые (например, у хлопши — *Lychnis dioica*); околоцветник двойной или простой (рис. 119). Лепестки свободные, нередко с ноготком, на верхушке с выемкой. Андроей из 10 тычинок, расположенных в два круга, или из 5(4) в одном круге, гинецей простой, число плодолистиков 5, редко 3, 4, 2. Завязь верхняя, часто со многими семязачатками в каждом гнезде. Плоды коробочковидные (коробочка), ореховидные, реже ягодовидные. Семена с мучнистым периспермом, вокруг которого расположен изогнутый зародыш.

Важнейшие роды.

Род звездчатка — *Stellaria*. Общее число видов 100, половина из них входит в состав флоры СССР. Наиболее распространены следующие виды. Звездчатка лесная —

¹ Гвоздичное дерево — *Caryophyllus aromaticus* родом с Молуккских о-вов. В настоящее время широко разводится в тропических странах ради получения эфирного масла из нераспустившихся цветков — гвоздики. Относят к семейству миртовых — *Myrtaceae*. Во избежание путаницы этот род объединяют с близким к нему *Eugenia* или *Syzygium*.

S. holostea — многолетник с четырехгранным мягким стеблем, встречается в лиственных лесах европейской части СССР. Звездчатка злаковидная, или пьяная трава, — *S. graminea*. Обычно на влажных лугах и опушках лесов. Звездчатка средняя, или мокрица, — *S. media*. Трудноискореняемый сорняк на огородах и полях в черноземной зоне.

Род гвоздика — *Dianthus*. Общее число видов 300, из них во флоре СССР 80 видов. Некоторые виды культивируют как декоративные. Многолетние и однолетние растения. Важнейшие культивируемые виды: гвоздика садовая, или голландская, — *D. caryophyllus* — многолетник с крупными яркоокрашенными, часто махровыми ароматичными цветками; гвоздика турецкая — *D. barbatus* — двулетнее растение, цветки в щитковидных головках; гвоздика китайская — *D. chinensis* — однолетник, обычно с розовыми цветками.

Род куколь — *Agrostemma* (от греч. agros — поле, stemma — венец). В СССР один вид куколь посевной — *A. githago*. Однолетник. Цветки с длинными сросшимися чашелистиками и ярко-розовым венчиком. Семена черные, морщинистые, содержат ядовитый алкалоид гитамин, близкий сапониу. Обременительный сорняк полей. Засоряет яровые, но в южных районах и озимые хлеба.

Род мыльнянка — *Saponaria*. Общее число видов около 30; в СССР — 9. Широко распространена мыльнянка лекарственная — *S. officinalis*. Ее корневища содержат гликозид сапонин, пенящийся в воде. Возделывают с целью получения сапонины. Сорта с махровыми цветками возделываются как декоративные. Растет на лугах и лесных полянах в европейской части СССР, на Кавказе и Западной Сибири.

Из числа других видов следует отметить некоторые сорняки: мокричник (*Alsine*), торицу (*Spergula*), ясколку (*Cerastium*), остудник (*Herniaria*), песчанку (*Arenaria*), горлицев кукушкин цвет — *Coronaria flos-cuculi*.

Группа порядков Стенкоположные раздельнолепестные — *Teichlospermatophyta* *choripetalae*

В качестве основных сюда следует отнести порядки Макоцветных — *Rhoeadales*, Чаецветных — *Theales*, Фиалкоцветных — *Violales*. Порядки эти, несомненно, род-

ственные и через семейства резедовые — *Resedaceae* и маковые — *Paravogaseae* сближаются с группой порядков Многоплодных. Порядок *Theales* (семейство зверобойные) стоит на общей линии развития с верескоцветными (центральносеменными, насекомоопыляемыми).

Стенкоположные раздельнолепестные объединяют преимущественно тропические семейства, нередко монотипные, филогенетически слабоизученные. Поэтому настоящая группа порядков представляется одной из наиболее спорных.

Порядок Чаецветные — *Theales*

Древесные и кустарниковые одревесневающие лианы, изредка травянистые растения. Распространены главным образом в тропических и субтропических странах. Полукустарники и особенно травы продвинулись в северные (бореальные) области континентов. Завязь верхняя, гинецей ценокарпный или апокарпный (реже), из двух или многих плодолистиков. Семязачатки в большом числе в каждом гнезде (или свободном плодолистике), имеют два покрова, причем наружный покров часто редуцирован, а иногда и атрофирован. Семена обычно с более или менее развитым эндоспермом, где накапливаются протейны и жиры.

Сходство этого порядка со стенкоположными (семейства фиалковые — *Violaceae*, ладанниковые — *Cistaceae* и др.) позволяет предположить общее происхождение чаецветных (особенно семейство зверобойных) и стенкоположных от многоплодных как одну из линий развития покрытосеменных. На связь с многоплодными указывает ряд признаков, например неясная отграниченность чашечки и прицветников, чашечки и венчика, варьирование по числу листков околоцветника и числу тычинок, а также строение гинецея (вплоть до неполного срастания плодолистиков). Объем порядка еще не установлен. Сюда относят от 10 (Б. Козо-Полянский, 1965) до 20 (А. Тахтаджян, 1966) и больше семейств, преимущественно тропических, связанных с покрытосеменными низкой организации: от чаецветных (семейство актинидиевые — *Actinidiaceae* через семейство диллениевые — *Dilleniaceae*) к многоплодным (порядок Аноноцветные — *Anonales*).

В нашей флоре хорошо представлен лишь один род семейства зверобойных — род зверобой. Второе семейство — актинидиевые — представлено одним родом актинидия во флоре Дальнего Востока.

В составе семейства 360 видов (8 родов). Основные жизненные формы: деревья и одревесневающие лианы, вечнозеленые и листопадные кустарники, травы. Распространены в тропиках, субтропиках и областях с умеренным климатом обоих полушарий, но преимущественно в северном.

Род зверобой — *Hypericum*. Общее число видов 300 (Лавранс, 1951). На территории СССР — 51. Распространены в субтропических и умеренных зонах обоих полушарий (до Скандинавии и Восточной Сибири).



Рис. 120. Диаграммы цветков видов семейства зверобойных — *Hypericaceae*. А — зверобой виргинский — *Hypericum virginicum*; Б — зверобой квадратный — *H. quadrangulum*

Вечнозеленые и листопадные кустарники, полукустарники и травы (преимущественно многолетние). Листья супротивные, цельные, лишенные прилистников. В листьях и других органах имеются вместилища выделений. Цветки актиноморфные, обоеполые,

одинокые или собраны в метельчатые соцветия. Околоцветник двойной. Чашечка глубокопятираздельная, остающаяся при плоде. Венчик 5 (4)-лепестный, свободный, желтый или золотистый, изредка темно-красный (род трижелезник — *Triadenum*).

Андроцей представлен многочисленными (редко 6—18) тычинками, сросшимися основаниями тычиночных нитей в 3—5 пучков, изредка все тычинки срастаются вместе или остаются почти свободными. Гинецей синкарпный, из 3—5 плодолистиков, завязь верхняя, 3—5-гнездная, столбиков 3—5. Общая формула цветка (*Hypericum perforatum*): $\oplus C_5 C_5 A_{(\infty)} G_{(3)}$. Вариации структуры цветка в рамках семейства демонстрируются диаграммами (рис. 120). Плод сухой — растрескивающаяся коробочка или сочный, почти ягода. Широко используют как лекарственное, а также в ликеро-водочной промышленности.

Значительно богаче ценными для хозяйственного использования видами семейство *Clusiaceae* (или *Guttiferae*), близкое семейству зверобойных. Например, «розо-

вое дерево» — *Calophyllum inophyllum* дает строевой лес, из семян этого растения получают масло; железное дерево — *Mesua ferrea* (тропическая Азия) дает высококачественную красивую древесину; из плодов африканского «масляного дерева» — *Pentadesma butyraceum* (Западная Африка, Сьерра-Леоне, Того) получают заменитель сливочного масла. Многие растения разводят в странах тропической Азии как плодовые, например гарцинии — *Garcinia pedunculata*, *G. mangostana* и др.

Семейство чайные — *Theaceae*

Число видов 500—550 (29 родов). Распространены в тропических и субтропических странах мира. Центры видового разнообразия: Юго-Восточная Азия, Центральная Америка, Мексика, Африка. Основные жизненные формы: деревья, кустарники, преимущественно вечнозеленые. Побеги с очередным листорасположением, листья часто кожистые, в мезофилле нередко развиты опорные механические клетки — идиобласты. Членики сосудов с лестничной перфорацией, поровость боковых стенок лестничная или супротивная. Чайные представляют собой модель всего порядка.

Структура цветка неопределенна (свидетельство примитивной организации). Околоцветник круговой или спиральный, чашелистики в числе 4—7, лепестков 4—9 или много, вполне свободных или едва сросшихся, белых или красных. Андроцей по общей структуре напоминает таковой мальвовых: тычинок много вследствие расщепления внутреннего круга, изредка тычинки в определенном числе (15 или меньше). Гинецей простой, завязь двух-, многогнездная, семязачатки в центральных углах. Плод коробочковидный, ореховидный, редко ягодавидный.

Важнейшие роды и виды.

Род чай (чайное дерево) — *Thea*. Видов 18. Природное распространение — тропическая и субтропическая Азия. К этому роду относят виды чая, широко культивируемые далеко за пределами естественного ареала, например в СССР. Основной культивируемый вид — чай китайский — *Thea sinensis* (рис. 121) — вечнозеленое растение (дерево или кустарник) с овальными очередными листьями, покрытыми постепенно чернеющими железками.

Цветки актиноморфные, обоеполые, одиночные или от 2 до 4 в пазухах листьев. Чашечка 5—7-зубчатая, остающаяся при плоде. Белый с желтовато-розовым оттенком венчик состоит из 5—9 лепестков, сросшихся в основании. Андроцей многочленный, расположенный в 2 круга, тычинки наружного круга спаяны с венчиком, внутренние тычинки свободные. Гинецей синкарпный из 3—5 плодолистиков, завязь верхняя, столбиков 3. Общая формула цветка: $\oplus C_{a5-7} C_{o5-9} A_{\infty} G_{(5)}$. Плод — деревянистая коробочка, раскрывается створками и содержит в каждом гнезде одно крупное семя. Важнейшая сельскохозяйственная культура. Второй вид по значению — чай индийский — *T. assamica*.

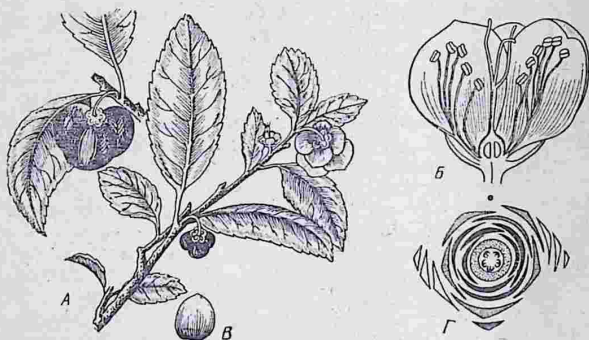


Рис. 121. Чай китайский — *Thea sinensis*. А — репродуктивные побеги; Б — цветок в продольном разрезе; В — семя; Г — диаграмма цветка

Чай — один из наиболее широко популярных напитков. Дубильные вещества чая содержат около 98 % катехинов — органических соединений, обладающих антиокислительными и антимикробными свойствами. Кроме того, они адсорбируют изотоп ^{90}St и укрепляют капилляры. Чай богат алкалоидами: кофеином, теофилином и теоброминном.

Род камелия — *Camellia*. Вечнозеленые деревья или кустарники. Побеги несут очередные кожистые листья,

цветки крупные, красные или белые, иногда ароматичные.

Камелии широко культивируют в открытом грунте или в оранжереях (страны с континентальным и холодным климатом). Основное сортовое разнообразие получено от камелии японской — *C. japonica*. В Крыму и на Кавказе культивируют в открытом грунте.

Для оценки родственных взаимосвязей зверобойных и чайных приводим кодекс признаков сходства и различий.

Признаки сходства

1. Цветки актиноморфные, обоеполые, с двойным околоцветником, листочки которого располагаются то спирально, то мутовками.
2. Тычинки в большом числе (вследствие ветвления), образующие несколько групп (3—5).
3. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, завязь верхняя, трехгнездная, плацентация осевая.
4. Плод — коробочка, раскрывающаяся створками.

Признаки различия

Зверобой продырявленный

1. Многолетнее травянистое растение.
2. Листорасположение супротивное, прилистники отсутствуют.
3. Чашелистики и лепестки в определенном числе — по 5, чашелистики и лепестки четко обособлены
4. Лепестки венчика свободные.
5. Тычинки спаяны основаниями тычиночных нитей в 3 пучка (трехбратственный андроцей).
6. Столбики свободные.
7. Семена многочисленные в каждом гнезде.

Чай китайский

1. Вечнозеленое деревянистое растение.
2. Листорасположение очередное, имеются прилистники (оппадающие).
3. Число членов околоцветника неопределенное (5—9), цветолистки расположены спирально с постепенным переходом от чашелистиков к лепесткам.
4. Лепестки венчика в основании сросшиеся.
5. Тычинки расположены в 2 круга: в наружном круге они срастаются основаниями тычиночных нитей между собой и с венчиком, во внутреннем — свободные.
6. Столбики спаяны в основании.
7. В каждом гнезде коробочки формируется лишь одно семя.

Общее число видов 40 (2 рода). Листопадные вьющиеся или лазающие кустарники. Распространение — Восточная Азия: советский Дальний Восток, Китай, Ява, на западе вплоть до Тибета и Гималаев.

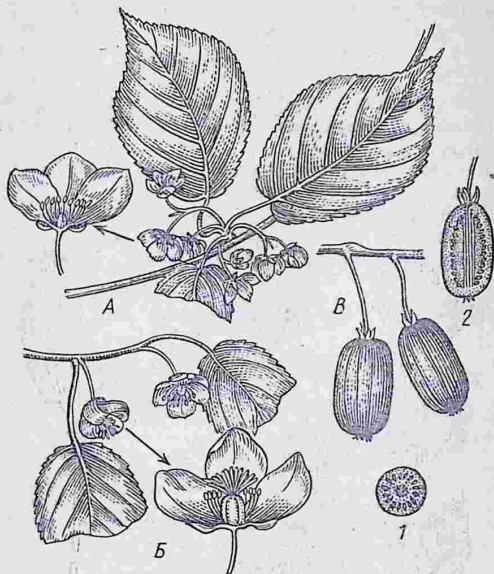


Рис. 122. Актинидия — *Actinidia kolomicta*. А — побег с тычиночными цветками (гинеей редуцирован); Б — побег с обоеполыми цветками; В — плоды: 1 — поперечный разрез, 2 — продольный разрез

Род саурания — *Saurania* — примитивная модель порядка. Деревья и кустарники тропических и субтропических лесов (Азия, Америка, Северная Австралия). Этот род достаточно обособлен и выделяется иногда в особое монотипное семейство.

Род **актинидия** — *Actinidia* — более продвинул в умеренные широты северного полушария (Китай, Индия, Япония, советский Дальний Восток). Во флоре СССР представлен 6 видами — одревесневающими лианами. Наиболее типична и широко известна в культуре *A. kolomicta* (рис. 122). Цветки полигамные, в пазухах листьев, одиночные. Растения обоеполые или раздельнополые. Физиологически тычиночные, в которых пестики не развиваются и плодов не дают, расположены в группах по несколько на особых цветоносных побегах.

Порядок Макоцветные — Rhoadales

Объединяет семейства, сосредоточенные в основном во внетропических странах: капустные — *Brassicaceae* (*Cruciferae*), маковые — *Papaveraceae*, дымяnkовые —

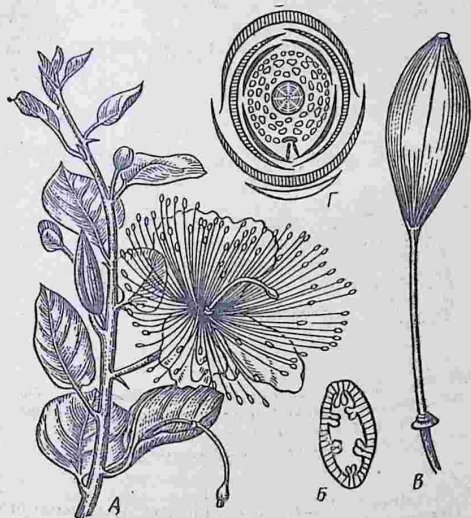


Рис. 123. Каперс колючий — *Capparis spinosa*. А — цветоносный побег; Б — завязь в поперечном разрезе; В — плод; Г — диаграмма цветка

Fumariaceae (19 родов, около 425 видов, травы и кустарники, иногда лианы), каперсовые — Capparidaceae (450 видов, травы и кустарники) (рис. 123), резедовые — Resedaceae (60 видов, травы и кустарники)¹.

В тропических странах встречаются немногие виды семейства товариевых — Tovariaceae (тропическая Южная Америка, Анды) и семейства моринговых — Moringaceae, представленных деревьями. Из них *Moringa oleifera* (Индонезия) культивируют для получения жирного масла (из семян) и камеди.

Цветки симметрические, обычно обоеполые, с двойным околоцветником. Листочки околоцветника свободные, в 2—4(5)-членных мутовках. Число тычинок равно числу лепестков либо тычинок много. Гинецей паракарпный, из двух или нескольких плодolistиков; завязь одногнездная или многогнездная, чаще верхняя. Многим родам, особенно среди семейства маковых, свойственны млечники. У некоторых семейств порядка Макоцветных наблюдаются родственные связи с многоплодниковыми, в частности, маковых с барбарисовыми. Этого нельзя сказать в отношении семейства капустных и близких к ним резедовых и каперсовых.

*Семейство капустные, или крестоцветные, —
Brassicaceae, Cruciferae*

Капустные — одно из довольно полиморфных и вместе с тем вполне естественных семейств. Распространены на всех континентах мира, но преимущественно в умеренных и холодных областях вплоть до Арктики. Число видов около 3000 (350 родов). Основные жизненные формы: травы (преимущественно) и кустарники. Все они связаны между собой настолько тесными узами родства, что зачастую нет четких морфологических границ не только между отдельными видами, но и родами. В типичных случаях растения с очередными цельными или рассеченными листьями, лишенными прилистников. Сосуды узкие, с простой перфорацией. Характерно накопление гликозидов, которые при расщеплении дают ядовитое горчичное масло (например, аллиловое горчичное масло при расщеплении синигрина под действием энзима мирозина).

¹ Некоторые авторы, например Б. Козо-Полянский (1965), выделяют капустные и макоцветные в ранг особых порядков.

Отмечается особенно большое однообразие в строении цветков, лишенных прицветников и прицветничков и собранных, как правило, в простые или сложные кисти — метелки. Структура цветка: чашечка свободная, из 4 ча-

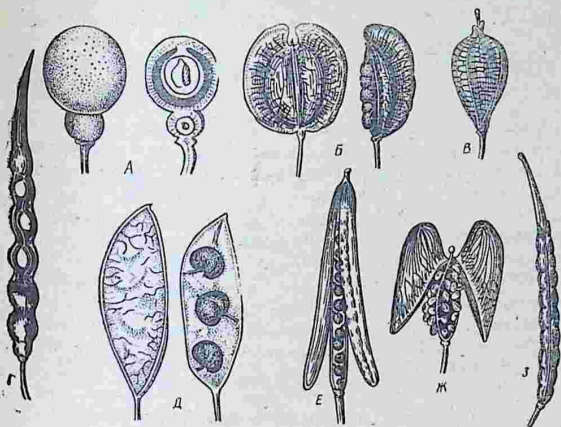


Рис. 124. Некоторые из форм плодов капустных — Brassicaceae. А — катран морской — *Crambe maritima*; Б — ярутка полевая — *Thlaspi arvense*; В — рыжик посевной — *Camelina sativa*; Г — брюква — *Brassica napus*; Д — лунник многолетний — *Lunaria rediviva*; Е — желтофиоль — *Cheiranthus cheiri*; Ж — пастушья сумка — *Capsella bursa-pastoris*; З — редька дикая — *Raphanus raphanistrum*

шелистиков, расположенных в двух двучленных кругах; венчик также из 4 свободных лепестков, но расположенных в одном круге. Андроей из 6 тычинок, но расположенных в двух кругах: 4 во внутреннем круге и 2 явно более короткие во внешнем круге, т. е. андроей четырехсильный.

Гинецей паракарпный, всегда состоит из двух плодолистиков; завязь верхняя, из-за ложной перегородки двухгнездная; столбик увенчан двухлопастным рыльцем, иногда рыльце головчатое.

Общая формула цветка: $\oplus \text{Ca}_{2+2} \text{Co}_4 \text{A}_{2+4} \text{G}_{(2)}$.

По месту срастания плодолистиков образуются 2 плаценты. На каждой развивается по 2 семязачатка (кам-

пилотропные с двумя покровами). Смежные ряды семязачатков, однако, разобщаются ложной, отходящей от середины плаценты перегородкой завязи. Таким образом, у раскрывающихся плодов имеется перегородка, образующая 2 ложных гнезда. Хорошо развиты нектарии, они расположены у основания тычинок, обычно коротких, то в виде отдельных вздутий, то сплошного валика.

Плод — стручок, иногда укороченный (стручочек), растрескивающийся двумя створками, отделяющимися от ложной перегородки снизу вверх (рис. 124).

Иногда плоды ореховидные, нерастрескивающиеся, например у катрана — *Crambe*. У культивируемой редьки — *Raphanus sativus*

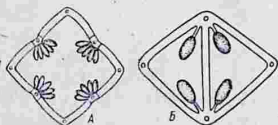


Рис. 125. Поперечный срез плодов капустных (увеличено). А — четырехстворчатый плод у *Tetrapoma*; Б — двухстворчатый плод у *Brassica*

плод многосеменной, нерастрескивающийся; у дикой редьки — *R. raphanistrum* плод дробный, разламывающийся. Встречаются крылатые стручки — у ярутки — *Thlaspi*, клоповника — *Lepidium* (рис. 124). Но у жерухи — *Nasturtium* и некоторых других капустных образуются не 2, а 4 створки. Это дает основание предполагать, что пестик у капустных состоит не из 2, а из 4 плодолистиков. Если это так, то у большинства капустных 2 плодолистика образуют перегородку. Такая

гипотеза подтверждается иногда числом и характером расположения сосудисто-волокнистых пучков (рис. 125). Семена «безбелковые», т. е. не имеют эндосперма и перисперма.

Важное значение для систематики имеют строение и расположение медовых железок, форма зародыша, признаки микроскопического строения эпидермы, мезокарпиевых мешков (остатков млечников), форма семязоль — плоская или изогнутая, наличие или отсутствие эндосперма, структура оболочек микроспор, а также наличие или отсутствие гликозидов, например синигрина.

Капустные — энтомофильные растения, однако нередко наблюдается и самоопыление (клеистогамия известна у шильника водяного — *Subularia aquatica* и др.). Используют естественные заросли некоторых капустных, например хрена — *Armoracia rusticana*, катрана — *Crambe kotschyana* (последний вид содержит в корнях много крахмала.). Издавна выращивают как декоративные почную красавицу — *Hesperis matronalis*, желтофиоль — *Cheiranthus cheiri*, левкой — *Matthiola annua* и др. Многие капустные прекрасные медоносы, например горчица. Огромное число видов злостные сорняки.

Интересные приспособления к экстремальным условиям сухих пустынь (Аравия, Сирия, Северная Африка) представляет иерихонская роза — *Anastatica hierochuntica*. После цветения в период созревания семян ветви поднимаются вверх и закручиваются внутрь, так что растение приобретает форму шара. Затем оно отчленяется от корня и, гонимое ветром, катится по земле. Попад на влажные участки земли, веточки растения благодаря высокой гигроскопичности поглощают воду и быстро расправляются. Одновременно происходит растрескивание стручков и освобождение семян, быстро прорастающих на влажной почве. Часто семена прорастают непосредственно в плодах.

Род капуста — *Brassica*. Центральный род семейства. Общее число видов около 50, на территории СССР — 9. Многие виды культивируют. Важнейшие из них.

Капуста — *Brassica oleracea*. Исключительно полиморфный вид. Содержит серию культигенов¹, рассматриваемых в качестве сортов (подвидов), а также сортов. Ч. Дарвин утверждал, что все культивируемые сорта капусты происходят от одного дикого вида — *B. sylvestris* (монофилетическое происхождение). Другие авторы полагают, что культивируемые формы капусты происходят от нескольких предковых форм (полифилетическое происхождение), в частности цветная капуста — от капусты критской — *B. cretica*, обитающей в восточных районах Средиземноморья. Е. Н. Синская считает, что капуста огородная — элементарный вид, вся эволюция которого совершалась на диплоидном уровне ($2n = 18, 36, 72$). Наиболее четко различают следующие разновидности.

Капуста дикая листовая — var. *acephala*. Высокое растение, произрастающее в западном Средиземноморье на прибрежных скалах. Капуста брюссельская — var. *gemmifera* — двулетнее растение; из разросшихся пазушных почек формируются мелкие кочанчики. В окрестностях Брюсселя культивируют с начала XIII в. Настоящая кочанная капуста — var. *capitata* — растение двулетней культуры. Основной овощ в странах умеренных широт. Площадь под капустой составляет около 30 % от общей площади, занимаемой овощными культурами. По данным Института питания, потребление капусты на одного человека колеблется от 35 до 56 кг в год (в том числе квашеной 12—8 кг). Цветная капуста — var. *botrytis* — в культуре используют сорта с наследственно бесхлорофилльными, сильно разросшимися ветвистыми соцветиями и недоразвитыми цветками, сидящими на мясистых цветоножках; оси соцветий также бесхлорофилльными. Капуста савойская — var. *sabauda* — двулетнее растение. Иногда выделяют в особый вид. Возделывают в Западной Европе ради выходящих вкусовых качеств. Кольраби — var. *gongylodes* — двулетнее

¹ Культиген — вид, созданный человеком и существующий только в культуре.

растение с коротким репообразным или шаровидно утолщенным стеблем, по вкусу сходным с капустной кочерыжкой. Репа — *Brassica rapa* — двулетнее растение с утолщенным мясистым стеблем. Возделывают столовые сорта — репу и кормовые — турнепс. Сурепица (капуста полевая) — *Brassica campestris* — однолетнее растение до 1 м высоты. Часто встречается как сорняк полей и огородов. Изредка возделывают как масличную культуру, var. *oleifera* содержит в семенах до 43 % масла. Брюква, рапс — *Brassica napus* — одно- или двулетнее растение с высоким олистивным стеблем. Возделывают как масличную культуру, а также как овощ и на корм скоту. Особо выделяют брюкву съедобную — var. *esculenta* с толстыми морщинистыми корнями, идущими в пищу. Желтомясые сорта — пищевые, беломясые — кормовые. Клубень содержит 4—5 % сахара и 1,5 % белковых веществ. Горчица сарептская — *Brassica juncea* — однолетнее растение. Возделывают как масличную культуру и для приготовления горчичного порошка. Пищевое масло высокого качества, долго хранится. Его используют в консервной промышленности при производстве маргарина, кондитерских изделий. В фармацевтической промышленности употребляют для производства косметических препаратов. Однако содержит алкалоид синиргин, вызывающий раздражение пищеварительного тракта. Содержит также летучее эфирное масло, извлекаемое спиртом (горчичный спирт). Хороший медонос, иногда «сорничает».

Семейство маковые — *Paraveraceae*

Объем семейства около 800 видов (28—30 родов)¹. Основные жизненные формы: обычно травы, небольшие деревья (например, *Bacsonia arborea* из Мексики) или кустарники. Распространены в тропических, субтропических и умеренных климатических областях северного полушария. Побеги несут очередные листья (иногда мутовчатые — у представителей рода *Platystemon*²), обычно расчлененные, без прилистников. Между члениками сосудов простая перфорация, пористость боковых стенок очередная. Развита мешковидная млечная клетка и членистые трубки, млечный сок (красный, желтый, белый) содержит ряд алкалоидов, особенно опиумных — морфин, протоксин (берберин, кодеин, папаверин и др.

¹ Подразделяют на 3 подсемейства. В СССР представлены подсемейства маковые — *Paraveraceae* (все лепестки без шпорцев) — цветки актиноморфные и дымячковые — *Fumarioideae* (два или один лепесток образуют шпорец) — цветки зигоморфные.

² *Platystemon* — монотипный род (Калифорния), характеризуется также особым трехчленным околоцветником и плодolistиками, сросшимися лишь при основании (переход от апокарпного гинецея к синкарпному).

Цветки обоеполые, чаще полисимметрические, иногда зигоморфные, чашечка из двух компонентов (переднего и заднего чашелистика), опадающих в начале цветения; венчик из 4 складчатых лепестков, иногда лепестков больше, до 12. Андроей из большого числа свободных тычинок, расположенных циклически и спирально, но иногда тычинок всего 4 (например, у хохлатки — *Corydalis*) или 6—12. Гинецей простой, пестик один, но составлен из двух или нескольких плодолистиков, завязь верхняя, одногнездная, рыльце чаще всего сидячее. Цветки крупные, часто яркоокрашенные, одиночные или в цимозных малоцветковых соцветиях. Плод — коробочка или стручок.

Важнейшие роды и виды.

Род мак — *Papaver*. Крупнейший род семейства, объединяющий около 120 видов: во флоре СССР 50 видов. Многолетние и однолетние растения с крупными яркоокрашенными цветками. Важнейшие виды: мак снотворный — *P. somniferum* — культивируют как масличное (семена содержат до 50—55 % жирного высыхающего масла), кроме того, используют для получения опийных алкалоидов. В диком состоянии не известен. Предполагают, что дикий предок — *P. setigerum* (средиземноморский вид). Полиморфный вид, дифференцирован на 8 ботанико-географических подвидов. Мак восточный — *P. orientalis* — многолетник с крупными ярко-красными цветками, культивируют как декоративное; мак-самосейка — *P. rhoeas*, однолетний сорняк полей.

Род чистотел — *Chelidonium*. Монотипный род, представленный лишь одним видом — чистотелом большим — *Ch. majus*. Многолетник, до 100 см высоты, с перисторассеченными листьями. Содержит ядовитый ярко-оранжевый млечный сок. Цветки желтые, плод одногнездный, коробочковидный.

Род мачок — *Glaucium*. В СССР представлен 10 видами. Мачок желтый — *G. flavum* содержит алкалоид глауцин, используемый в медицинской промышленности для получения лекарственных препаратов, заменяющих кодеин.

Род маклея — *Macleaya*. Олиготипный род. Маклея сердцевидная — *Macleaya cordata* — многолетняя трава, высотой 1,5—3 м. Корневища одревесневающие. Листья крупные, длиной 12—25 см, черешковые, перисто-дольчатые, снизу густо опушенные. Цветки мелкие, обоеполые (тычинки в числе 20—30!), в крупных метельчатых соцветиях.

тиях длиной 20—40 см. Плод — коробочка, обратнойцевидная, длиной до 8 мм и шириной 4 мм, содержит несколько семян (2—6). Второй вид — маклея мелкоплодная — *M. microcarpa*, кустарник, сходный с предыдущим. Отличается цветками, которые содержат 8—12 тычинок, и односеменными плодами. Родина: Юго-Восточный Китай, Япония. У нас введен в культуру в Краснодарском крае, Крыму, на Северном Кавказе. Возделывается и в Московской области. Все органы растения содержат физиологически активные алкалоиды (сангвинарин, хелеритин), применяемые для изготовления антимикробных препаратов.

Большинство систематиков мира рассматривают капустные и маковые как близкородственные семейства. Все же в структурном и физиолого-биохимическом плане эти семейства существенно различны. Ниже сравниваются признаки сходства и различия.

Признаки сходства

1. Травянистые растения с очередными листьями.
2. Цветки обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, раздельнолепестные.
3. Гинецей паракарпный, завязь верхняя, плацентация париетальная (постенная).
4. Рыльца расположены по спайкам долей пестика (комиссуральные).

Признаки различия

Капустные (*Raphanus sativus*)

1. Растения без млечного сока (встречаются клетки, содержащие мирозин).
2. Цветки небольшие в безлистных соцветиях.
3. Чашелистиков 4 в два круга, по 2 в каждом, они сохраняются по крайней мере в период цветения.
4. Андроцей из 6 тычинок в двух кругах (2 коротких снаружи и 4 длинных внутри).

Маковые (*Papaver rhoeas*)

1. Растения с млечным соком.
2. Цветки крупные, одиночные.
3. Чашелистиков 2 в одном круге, они опадают при раскрытии цветков.
4. Андроцей из неопределенного и большого числа тычинок, расположенных несколькими кругами (по см. род *Corydalis*).

5. Пестик из 2 плодолистиков.

5. Пестик из 14—16 плодолистиков (у других родов, например у чистотела — *Che-lidonium*, мята — *Glaucium* и др., плодолистиков 2).

6. Завязь вследствие образования ложной перегородки двухгнездная.

6. Завязь одногнездная.

7. Плод — стручок (у рассматриваемого вида нераскрывающийся!).

7. Плод — коробочка (раскрывающаяся).

8. Семена без эндосперма.

8. Семена с маслянистым эндоспермом.

Группа порядков Стенкоположные спайнолепестные — Teichiospermatophyta sympetalae

Эта группа порядков связана с предыдущей через порядок Верескоцветных (Theales — Ericales). Здесь будут рассмотрены кроме Верескоцветных порядки Тыквоцветных и Астроцветных.

Порядок Верескоцветные, или Двурогие, — Ericales, Bicornes

Объем порядка от 5 до 10 семейств. В любом случае основу порядка составляют 2 семейства: вересковые — Ericaceae (в узком и конкретном смысле), и брусничные — Vacciniaceae.

Распространение: области тропического и субтропического климата, часто горные леса, частично области умеренного климата северного и южного полушарий, например Южная Африка (*Calluna*, *Erica*). Основные жизненные формы: обычно вечнозеленые деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы, иногда эпифиты, есть также паразиты с редуцированными чешуйчатыми листьями. Побеги несут простые цельные листья, лишённые прилистников, листорасположение очередное, редко супротивное или мутовчатое. Членики сосудов обычно с лестничной перфорацией. Цветки полисимметрические, иногда слегка зигоморфные, 4—5-членные, обоеполые, реже раздельнополые, венчик от спайнолепестного до раздельнолепестного. Гинецей ценокарпный, плодолистики в числе 4—5, реже плодолистиков 2 или много. Плоды коробочковидные, ягодовидные, костянковидные.

Хотя в целом порядок Верескоцветных и представляется вполне естественным, отдельные его роды явно демонстрируют взаимные переходы и являются как бы связующими звеньями между раздельнолепестными и настоящими сростнолепестными. Здесь у близких и, несомненно, родственных групп наблюдаются и раздельнолепестные, и спайнолепестные венчики (например, у черники и клюквы — *Vaccinium* и *Oxycoccus*), и явно переходного характера. Порядок Верескоцветных непосредственно примыкает к Чаецветным и связан с ним взаимными переходами. Причем границы между этими порядками настолько условны, что одни авторы филогенетических систем относят некоторые семейства, например актинидиевые, к Чаецветным (Лавранс, 1951), а другие — к Верескоцветным (Галлир, 1912; Тахтаджян, 1966).

Семейство вересковые — *Ericaceae*

Число видов около 2500 (80 родов). Деревья (редко), кустарники, одревесневающие лианы, вечнозеленые, изредка листопадные полукустарники. Многочисленные виды дифференцируют на 3 подсемейства: рододендровые *Rhododendroideae*, земляничниковые — *Arbutoideae*, вересковые — *Ericoideae*. Иногда же в ранге особого подсемейства сюда включают брусничные — *Vaccinioideae*. Распространены в тропиках (преимущественно горные леса), областях умеренного климата, но с достаточным увлажнением. Побеги с простыми, часто кожистыми листьями, лишенными прилистников, листорасположение очередное или супротивное, изредка мутовчатое. Выражена тенденция глубинного заложения пробкового камбия (феллогена) и образования пробки. Сосуды с узким просветом и мелкими окаймленными порами. Цветки то одиночные, верхушечные или пазушные, то в верхушечных кистях или метелках. Основные модели цветка показаны на диаграммах. Плоды коробочковидные, ягодовидные, костянковидные.

Важнейшие роды.

Род рододендрон — *Rhododendron*. Полиморфный род, в котором насчитывают свыше 400 видов. Некоторые из них формируют значительные заросли в горных районах (например, в Западных Гималаях, Северной Америке, Европе, в СССР — в Карпатах, на Кавказе). Во флоре СССР 18 видов. Распространены от арктической области на севере до Малайского архипелага, Новой Гвинеи и Северной Австралии. Центр видового разнообразия — горы Юго-Восточной Азии, Гималаи. Обычно кустарники,

деревья, вечнозеленые или листопадные¹. Цветки в зонтиковидных кистях, реже одиночные. Чашечка сросшаяся, редуцированная, венчик яркий, слегка зигоморфный, колесовидный или воронковидный. Андроцей и гинецей из 5(10) компонентов.

Все виды — привлекательные декоративные растения. Культивируют их в открытом грунте и оранжереях. Ряд видов дает ценную поделочную древесину.

Важнейшие представители.

Рододендрон понтийский — *Rh. ponticum* (Малая Азия, Кавказ, Украина — западное Полесье). Листопадный кустарник или дерево (иногда до 8 м высоты). Цветки крупные, золотисто-желтые. Рододендрон золотистый — *Rh. aureum* (Арктика, Сибирь, Дальний Восток, Япония — вечнозеленый кустарник до 1 м высоты; очень близок к нему рододендрон подбельниковый (Дальний Восток). Рододендрон кавказский — *Rh. caucasicum* (Малая Азия, Кавказ) имеет эффектные цветки — крупные, телесного цвета; культивируют как декоративное. Настой листьев рододендрона золотистого нередко используют как лекарственное средство при ишиасе, люмбаго, ревматизме, подагре. Обладает бактерицидным действием.

Род багульник — *Ledum*. Число видов 8. Все вечнозеленые кустарники. Распространение циркумполярное (умеренные и холодные области северного полушария). Во флоре СССР 3 вида. Наиболее обычен багульник болотный — *L. palustre* (по торфяным болотам, сырым хвойным лесам). Кустарничек 20—130 см высоты, молодые побеги покрыты ароматичными железками. Околоцветник пятимерный, раздельнолепестный. Андроцей из 10 тычинок. Плод — коробочка.

Род вереск (эрика) — *Erica*. Общее число видов 650. Центры видового разнообразия: Южная Африка, Южная Америка, юго-западные провинции Китая. Во флоре СССР 2 вида. В европейской части СССР распространена эрика крестовидная — *E. tetralix* (торфяные луга и болота). Небольшой кустарник до 50 см высоты с линейно-продолговатыми листьями, цветки розовые, формула: $\oplus \text{Ca}_{(4)}\text{Co}_{(4)}\text{A}_{4+4}\text{G}_{(4)}$.

Из других жизненных форм отметим эрику древовидную — *E. arborea*, достигающую 10 м высоты, а на Канар-

¹ Листопадные виды называют азалиями.

ских о-вах 20 м (Европа, Средиземноморье, Канарские о-ва).

Из других родов заслуживают внимания следующие. Вереск обыкновенный — *Calluna vulgaris* — вечнозеленый

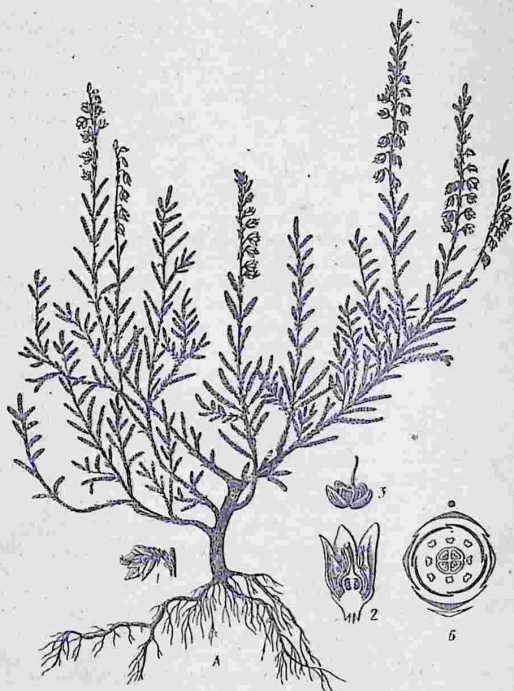


Рис. 126. Вереск — *Calluna vulgaris*. А — общий вид растения; Б — диаграмма цветка:

1 — цветок, 2 — цветок в продольном разрезе, 3 — плод

кустарничек. Цветки с двойным четырехмерным розово-фиолетовым спайнолепестным околоцветником, остающимся при плоде-коробочке (рис. 126). Нередко обра-

зуют обширные заросли — верещатники (Северная Европа, Сибирь). Осенний медонос. Земляничное дерево мелкоплодное — *Arbutus andrachne* — вечнозеленое, до 8—10 м высоты (Крым, Кавказ) декоративное растение, медонос.

Толокнянка (медвежья ягода) — *Arctostaphylos uva-ursi* — вечнозеленый кустарник 30—100 см высоты. Цветки розовые, пятимерные. Плоды (костянка) съедобны. Листья используют в качестве мочегонного средства (гликозид арбутин). Широко распространена в хвойных (сосновых, лиственничных) и березовых лесах на песчаной почве от Мурманска и Архангельска до Кавказа и Средней Европы.

Семейство брусничные — *Vacciniaceae*

Число видов около 300 (20 родов). Распространены преимущественно в горных лесах тропических областей Азии и Америки, редко во внетропических странах. Во флоре СССР 9 видов (2 рода). Семейство, близкое к пре-

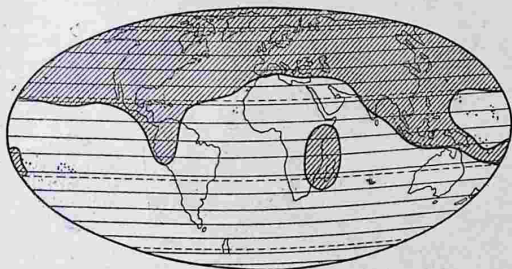
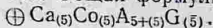


Рис. 127. Ареал рода черника — *Vaccinium*

дыдущему, с которым нередко его объединяют. Важнейшие отличия: завязь нижняя, а не верхняя, и плод всегда ягода или костянка, а не коробочка. У брусничных также проявляется тенденция к срастанию тычинок между собой. Общая формула цветка (вакциниум — *Vaccinium*):



Род *вакциниум* — *Vaccinium*. Число видов 100, во флоре СССР — 7. Распространены на всех континентах мира, кроме Австралии, но преимущественно в северном полушарии (рис. 127). Кустарники, редко деревья, но чаще

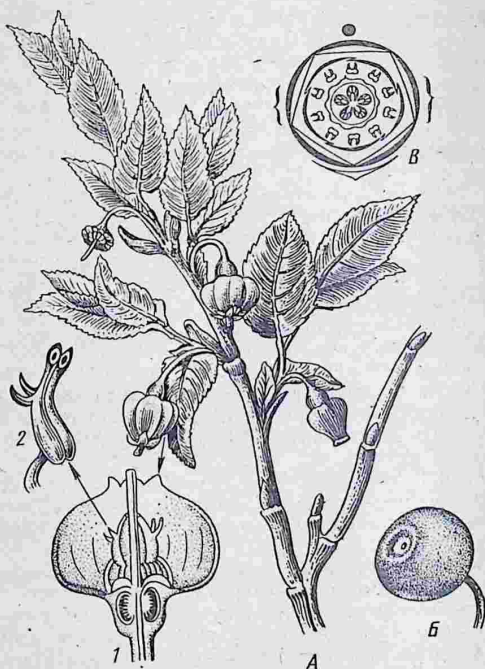


Рис. 128. Черника — *Vaccinium myrtillus*. А — репродуктивный побег; Б — плод; В — диаграмма цветка: 1 — цветок в разрезе, 2 — тычинка

всего кустарнички. Ценные северные ягодные растения.

Важнейшие виды. Черника — *V. myrtillus* (рис. 128) — кустарничек с остроребристыми зелеными ветвями. Цветки шаровидные, бело-розовые, спайнолепестные. Плоды

черные, с сизоватым налетом, мякоть красновато-фиолетовая, на вкус кисло-сладкая, вяжущая. Водный настой ягод регулирует деятельность желудочно-кишечного тракта; обладает мочегонным, обезболивающим и противоспазматическим действием. Черника улучшает зрение в сумерках и ночью, в связи с чем входит в пищевой рацион летчиков и космонавтов. Ценный медонос, плоды используют для подкраски вина.

Широко распространенный кустарник, особенно в хвойных лесах тундрово-альпийских и арктических областей. Все тетеревиные склеывают ягоды, а также бутоны, цветки и верхушки стеблей. Последние поедает и лось.

Брусника — *V. vitis-idaea*. Вечнозеленый стелющийся кустарничек; листья кожистые, эллиптические, с загнутыми краями. Цветки бело-розовые, колокольчатые. Плоды красные, кисловатые, вкус приятный. Широко распространена в хвойных и смешанных лесах, тундре и горах (альпийская зона). Плоды заготавливают для кулинарных целей, иногда в промышленных масштабах. Настой листьев используют как лекарственное средство для лечения поносов, при почечнокаменной болезни, а также болезней печени, в качестве мочегонного средства. Вареную бруснику с медом употребляют при туберкулезе и авитаминозах. Ягоды склеваются тетеревиными, пологи поедают лось.

Голубика — *V. uliginosum* — вид широко распространенный и варьирующий по величине плодов. Плоды заготавливают в большом количестве для кулинарных целей.

Клюква — *Oxycoccus quadripetalus* (*V. oxycoccus*). Мелкий стелющийся вечнозеленый полукустарничек. Молодые побеги опушенные. Цветки мелкие, розовые; лепестки в числе 4, раздельные. Плоды — красные шаровидные ягоды, на вкус кислые. Второй вид — клюква мелкоплодная — *O. microcarpus*. Распространены циркумполярно, в СССР — в северной и средней полосе европейской части, в Сибири и на Дальнем Востоке. Ценнейшее северное ягодное растение, плоды в больших количествах используют в кулинарии, кондитерской и ликеро-водочной промышленности. Имеет важное медицинское значение как жаропонижающее средство. Доказаны также бактерицидные свойства. Плоды и листья склеваются тетеревами и белой куропаткой.

Порядок Тыквоцветные — Cucurbitales

Небольшие деревья с колонновидными стеблями (например, виды *Dendrosicyos*, о. Сокотра, дынное дерево — *Carica*), кустарники (например, *Acanthosicyos*, Юго-Западная Африка), но главным образом травы,

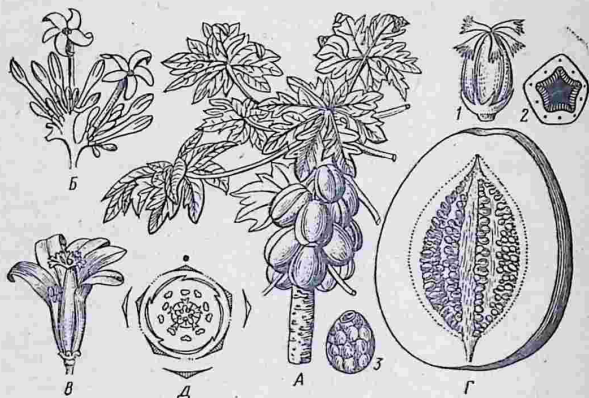


Рис. 129. Дынное дерево — *Carica papaya*. А — репродуктивный побег; Б — соцветие; В — цветок; Г — плод (в продольном разрезе); Д — диаграмма цветка:

1 — пестик, 2 — он же в поперечном разрезе, 3 — семя

лазающие с помощью усиков. Цветки преимущественно раздельнополые, надпестичные, околоцветник пятичленный, полисимметрический, спайнолепестный, но бывает и раздельнолепестный. Завязь нижняя, расположение семязачатков центральноосевое или постенное. Семена со слабо развитым эндоспермом или без него. Тенденция к срастанию тычинок, наблюдаемая у брусничных, достигает у тыквенных полного развития. В силу этого их объединяют то с настоящими раздельнолепестными с постенной плацентацией — пассифлороцветными — Passiflorales (Тахтаджян, 1966)¹, то с настоящими спай-

¹ Через пассифлороцветных тыквенные сближают с многоплодными, в частности с магнолиевыми.

нолепестными с центральносеменной плантацией — колокольчикоцветными — Campanulales и сложноцветными — Compositae (Веттштейн).

Следуя И. Хатчинсону (1959), Б. Козо-Полянскому (1965), А. Тахтаджяну (1966), мы рассматриваем Тыквоцветные как особый порядок, состоящий из 5 семейств, в том числе бегониевых — Begoniaceae, тропического семейства Caricaceae, куда относится знаменитое фруктовое растение папайя — *Carica papaya* (рис. 129), пассифлоровых — Passifloraceae и тыквенных — Cucurbitaceae. Впрочем, иногда этот порядок считают монотипным, включающим только одно семейство Cucurbitaceae (например, Лавранс, 1951; Амберже, 1960, и др.).

Семейство тыквенные — Cucurbitaceae

Число видов, по Тахтаджяну, около 1000 (120 родов)¹. Распространены в тропических и субтропических странах Старого и Нового Света, заходят в области умеренного климата. В Африке сохранились первичные, наиболее древние — одревесневающие эколономорфы — деревья, кустарники и лианы. Деревья, например *Dendrosicyos socotrana*, произрастают в открытых местообитаниях каменистой пустыни Сокотра, где практически нет конкурентов. В пустыне Намиб растет колючий кустарник — *Acanthosicyos horrida*. В тропических лесах — одревесневающие лианы *Cucurbita okeechobensis*. Возможно, одревесневающие лианы тропического леса возникли одновременно с первичными древесными формами тыквенных. Центры видового разнообразия — Восточные Гималаи и Юго-Восточная Азия (примитивные роды), Южная Америка. Подавляющее большинство видов — однолетние травы с лазающими или реже стелющимися длинными стеблями, нередко внутри полыми, а снаружи покрытыми жесткими волосками. Для осевых органов характерны биколлатеральные проводящие пучки с внутренней флоэмой. Членики сосудов с простой перфорацией.

Листья без прилистников, довольно крупные, сердцевидные, пальчатолопастные или пальчаторассеченные, расположены поочередно. Простые или ветвистые усики, с помощью которых растения цепляются за различные

¹ Лавранс приводит 850 видов, а Джеффри (1962) — 660.

опоры, являются метаморфизированными пазушными побегами. Цветки актиноморфные¹, четырехкруговые, пятичленные (кроме гинецея), как правило, раздельно-полые, одиночные или в пазушных малоцветковых соцветиях (растения однодомные или двудомные). Околоцветник двойной, сросшийся при основании в общую трубку. Чашечка пятизубчатая. Венчик пятилопастной, колокольчатый или колесовидный, изредка почти свободноплепестный, желтый или белый.

Тычиночный цветок — «пустоцвет» — несет 5 тычинок, образующих у большинства видов трехбратственный андроцей (4 тычинки срастаются попарно, а одна остается свободной). Однако у тыквы андроцей однобратственный, все 5 тычинок сросшиеся, а у тладианты — *Thladiantha* (тропическая Азия, о. Ява) андроцей многобратственный, все тычинки свободные. Пыльники двухгнездные, S-образно извитые. Гинецей паракарпный, образован тремя плодолистиками, завязь нижняя, трехгнездная, с мясистыми париетальными (боковыми) плацентами, сильно разрастающимися и взаимно почти соприкасающимися посередине так, что завязь кажется шестигнездной. Столбик короткий, с тремя мясистыми рыльцами, семязачатки многочисленные. Общая формула цветка (огурец — *Cucumis sativus*): $\sigma \oplus Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2)+(2)+1}G_0$; $\varphi \oplus Ca_{(5)}Co_{(5)}A_0\overline{G}_{(3)}$.

Тыквенные — перекрестноопыляемые растения; агентами опыления служат разнообразные насекомые: муравьи, трипсы, клопы, пчелы и др.

Плод ягодовидный, обычно тыквина, иногда достигающая колоссальных размеров и массы свыше 100 кг. Эзкокарпий у тыквы плотный, нередко твердый, деревенеющий; мезокарпий и эндокарпий сочные. Изредка плод — ягода, как у переступеня — *Bryonia*. Особенность тыквенных — разрастание и видоизменение плацентов в сочную мясистую мякоть (арбуз — *Citrullus*). Семена многочисленные, без эндосперма, с широкими мясистыми семядолями.

Последняя фундаментальная разработка системы семейства принадлежит Ч. Джеффри (1962). Тыквенные представлены преимущественно однодомными растениями с раздельнополыми цветками. Очень редко среди раздельнополых цветков встречаются обоеполые (на всем

¹ При срастании тычинок цветки бывают зигоморфными.

растении 2—3), например у некоторых видов дынь. Иногда бывают и двудомные растения.

Большое хозяйственное значение имеют так называемые бахчевые культуры. Площадь под бахчевыми в СССР превышает общую площадь под ними в остальных странах мира, вместе взятых. К бахчевым относят тыквенные со съедобными плодами. На основе некоторых видов, благодаря длительной целенаправленной селекционно-генетической практике, созданы культивары: огурец — *Cucumis sativus*, дыня — *Melo sativa*, съедобный арбуз — *Citrullus vulgaris* и кормовой арбуз — *C. colocynthoides*, тыква — *Cucurbita maxima*. В Мексике и Центральной Америке разводят чайот — *Sechium edule*, у которого съедобны не только односеменные грушевидные плоды, но и корневые клубни.

Важнейшие роды и виды.

Род огурец — *Cucumis*. Однолетние растения с очередными листьями и простыми усиками. Завязь цилиндрическая, шиповатая. Общее число видов 30, распространенных в Африке и Азии. Культивируют как ценное овощное растение. Возделываемый вид — огурец посевной — *C. sativus*. Большинство сортов — полигамные растения. Часто наблюдается партенокарпия. В диком состоянии не обнаружен.

Род дыня — *Melo*. Однолетние травы с ползучим жестковатым стеблем. Завязь овальная или шаровидная, всегда опушенная. Число видов около 10, произрастающих в районах умеренно-теплого климата. *Melo sativa* — дыня посевная. Имеется много сортов. Широко возделывается в южных районах СССР, особенно в Среднеазиатских республиках.

Род арбуз — *Citrullus*. Небольшой по объему род (3 вида). Растения однолетние и многолетние. Весь ареал рода сосредоточен в Южно-Африканской пустыне Калахари. Современные столовые сорта, по мнению Т. Фурса, необходимо относить к исходному виду *C. lanatus*¹. Вопрос о том, считать ли культивируемые арбузы подвидом *C. lanatus* или особым видом — *C. vulgaris*, хотя и спорен, но не очень принципиален.

Род тыква — *Cucurbita*. Многолетние растения с веретеновидным корнем, иногда клубнем или однолетники.

¹ Т. Фурса предлагает этот вид выделять в особый монотипный род.

В составе рода, по данным И. Бэйли (1943), 18 спонтанных (диких) видов. Сверх того, сюда следует добавить не менее 5 возделываемых видов, которые в естественной природе еще не найдены. Центр видового разнообразия — Мексика, Гватемала и Гондурас. К числу наиболее высокопродуктивных, имеющих пищевое или кормовое значение, относят следующие виды. Тыква гигантская — *C. maxima*. В СССР разводят в центральных районах европейской части, особенно на Урале, в Поволжье, Приморском крае. Тыква мускатная — *C. moschata*. Сорта этого вида приспособлены к теплomu и влажному климату тропиков. Отличаются высокой сахаристостью. В СССР возделывают только на Кавказе и в республиках Средней Азии. Зрелые семена содержат до 52 % и выше пищевого масла. Кабачки — *C. pepo*. Плоды обратнойцевидные, сильно варьируют по размерам, форме и окраске. В СССР широко возделывают как овощное растение и употребляют в пищу в самом начале формирования семян. Один из сортов этого вида патиссоны — var. *patissonina* также выращивают как овощ.

Семена многих бахчевых богаты маслом, которое используют как пищевое и как техническое (*Telfairia pedanta* — Африка, *Fevillea trilobata* — Южная Америка). Колоцинт — *Citrullus colocynthus* (пустыни Северной Африки и Южной Азии) и переступень — род *Bryonia* используют для изготовления лекарств. Имеются и декоративные растения, например люффа — *Luffa*, не лишенная, как известно, и хозяйственного значения (заменяет мочало).

Во флоре СССР тыквенные встречаются сравнительно редко. Кроме 2 видов брioniи (из 10 средиземноморских), в южных степных районах Крыма распространен бешеный огурец — *Escballium elaterium*. Характерная особенность этого вида — расположение семязачатков и способ распространения семян, с силой выбрасываемых из плода под действием тургорного давления.

Семейство пассифлоровые (страстоцветные) — *Passifloraceae*

Преимущественно древесные или травянистые лианы. Из пазух листьев обычно развиваются усики (видоизмененные побеги). Цветок с придаточным венчиком (см.

рис. 85, ч. 1); гинецей простой, из 3 компонентов. Плод — ягода или коробочка.

Пассифлора инкарнатная — *Passiflora incarnata* — многолетняя травянистая лиана. Весеннее возобновление надземных побегов происходит от корневищ. В условиях субтропиков СССР (Аджарская Колхида) надземные побеги достигают 3—5 м высоты. Природное распространение — Южная Америка (Бразилия). В СССР период вегетации до 7 месяцев. Размножаются семенами, отрезками корневищ. Лекарственное растение. Экстракт пассифлоры используют для лечения неврастении, наркомании, хронического алкоголизма и климактерических расстройств.

Порядок Астроцветные — Asterales

Семейство астровые, или сложноцветные, — *Asteraceae*,
Compositae

Порядок монотипный, поэтому характеристики порядка и семейства совпадают. Число видов неопределенно, но чаще характеризуется цифрой 18—20 тыс. (около 1000 родов). По данным же И. Смолла (1919), их насчитывают около 25 тыс. Таким образом, это самое крупное семейство во всем царстве растений; многие роды отличаются высоким полиморфизмом. Богатство видами и очень многими переходными формами между ними — одно из свидетельств эволюционной молодости Астроцветных. Это подтверждается также их большой пластичностью, способностью изменять структуру тела в соответствии с условиями местообитания. Поэтому многие роды семейства, например крестовник — *Senecio*, характеризуются фантастическим разнообразием структуры, каждая из которых наиболее целесообразна в соответствующих условиях среды. Такая генетически закодированная изменчивость — причина очень широкого — космополитического распространения.

Так, в жарких странах крестовник представлен деревьями (одревесневающими жизненными формами). Например, крестовник Джонстона — *S. johnstonii*, произрастающий в Килиманджаро¹. Дру-

¹ Американский ботаник А. Кронквист (1955) высказывает предположение о вторичном происхождении древесных Астроцветных, т. е. о возникновении их из травянистых форм. Впрочем, анализ дре-

гие виды, например *S. scandens*, — типичные лианы лесов (Индия, Китай, Индонезия). В юго-западных африканских пустынях (Капское флористическое царство) крестовник представлен суккулентами, которые габитусом напоминают молочай, например *S. anteuophor-bium*. В альпийском поясе гор выработалась стелющаяся, полурозеточная форма крестовника — *S. humilissimus* с одревесневшими основаниями стеблей. Высокую приспособленность демонстрируют и виды других родов Астроцветных. Так, эспелеция крупноцветковая — *Espeletia grandiflora* растет в экстремальных условиях на высоте до 4000 м в горах Венесуэлы и Колумбии. В этих местах бывают частые перепады температуры, внезапные холодные ветры, сопровождающиеся снегом. Виды рода одонтоспермума, например *Odontospermum rugtaeum*, наоборот, приспособлены к жизни в жаркой и сухой пустыне Сахаре.

Многие родовые группы находятся в процессе интенсивного формообразования и характеризуются высокой энергией как семенного, так и вегетативного размножения.

Побеги обычно с очередным, реже супротивным или мутовчатым листорасположением, иногда же сильно укороченные, в форме розетки. Листья без прилистников. Нередко развиты вместилища выделений в виде млечников (в корнях, стеблях, листьях) и схизогенных смоляных ходов. Характерно накопление запасного вещества — инулина. Членики сосудов преимущественно с простой перфорацией, лестничной и сетчатой. Характерный признак семейства — простые соцветия — корзинки или головки, которые у некоторых видов, например тысячелистника, внешне напоминают цветок. Иногда мелкие корзинки собраны в сложный щиток, метелку. Как известно, снаружи корзинки расположены прицветники (брактен), совокупность которых называют обверткой. Число листков обвертки, их расположение по отношению друг к другу, а также форма и окраска — важные признаки для определения и классификации астровых.

Ложе корзинки может быть вогнутым, плоским или выпуклым, гладким или выемчатым, покрытым щетинками или волосками, выполненным или полым. Все это также учитывают при классификации и определении. При рассмотрении корзинок у растений, относящихся к разным родам, хорошо заметна разнообразная форма цвет-

весины блумей бальзамической — *Blumea balsamifera* свидетельствует об изначальной простоте структуры трахеальных элементов. На древность рода в целом указывает и разорванный (дизъюнктивный) ареал: тропическая Азия, Африка, Австралия. Значит, *Blumea* была широко распространена еще до разъединения континентов.

ков, то довольно крупных и яркоокрашенных, то мелких, невзрачных.

Исходя из строения венчика, различают 4 типа цветков: трубчатые, язычковые, ложноязычковые, воронковидные (рис. 130)¹. Цветки у астровых в типе четырехциклические, причем венчик и андроцей — пятичленные, а гинецей образован двумя плодолистиками. Чашечка

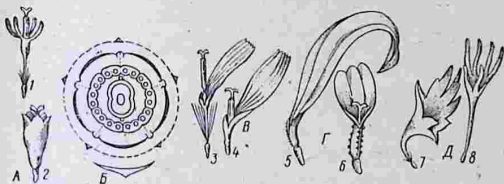


Рис. 130. Типы цветков у астровых — Asteraceae. А — трубчатые; Б — диаграмма цветка рода *Carduus*; В — язычковые; Г — ложноязычковые; Д — воронковидные;

1 — *Centaurea cyanus*, 2 — *Artemisia absinthium*, 3 — *Taraxacum officinale*, 4 — *Cichorium inthybus*, 5 — *Helianthus annuus*, 6 — *Achillea millefolium*, 7 — *Centaurea cyanus*, 8 — *C. jacea*

обычно сильно редуцирована и представлена в виде зубчиков (в числе 5), чешуек или пленчатой коронки. Чаше она представлена пучком простых или перистых волосков — хохолком.

В качестве основной (исходной) формы венчика обычно принимают трубчатый. Для него характерны лепестки, сросшиеся в трубку, в верхней части кольчато расширенную и расщепленную на 5 зубчиков (срединные цветки у подсолнечника — *Helianthus annuus*, ромашки — род *Matricaria*). Цветок актиноморфный. Язычковый венчик явно производный от трубчатого. В его нижней части также имеется трубка, только очень короткая. С одной стороны она как бы расщеплена, а с другой — вытянута в язычок, увенчанный 5 зубчиками (цветки одуванчика — *Taraxacum officinale*, цикория — *Cichorium inthybus*). Цветок зигоморфный.

¹ Известен еще один тип цветка — с двугубым околоцветником (южноамериканские виды). С ними генетически связаны, по-видимому, ложноязычковые цветки, расположенные по краю корзинок у некоторых видов.

Ложноязычковый венчик легко вывести из двугубого, у которого развита только одна губа — нижняя. Ложный язычок образован лишь 3 лепестками, на что указывают 3 зубчика (а не 5), венчающий язычок (краевые цветки у ромашки, подсолнечника). Цветок зиоморфный, часто пестичный, без тычинок или бесполой, встречается только у краевых цветков корзинки, остальные цветки которой трубчатые.

Воронковидный венчик напоминает трубчатый. Основное отличие — воронковидное расширение в верхней части трубки, зигоморфность (краевые цветки василька — *Centaurea*). Цветок бесполой, лишён тычинок и пестиков, встречается только по периферии корзинки.

Андроцей представлен 5 тычинками со свободными тычиночными нитями и сросшимися в трубку пыльниками. Такое строение андроеца характерно исключительно для астровых¹. Пестик один из 2 плодolistиков. Завязь нижняя, одногнездная; длинный столбик находится внутри тычиночной трубки, под которой возвышается обычно двухлопастное рыльце. Плод — семянка, нередко снабжённая летучкой (чашечка в виде волосков!). Чашечка сильно редуцирована.

Мелкие цветки, собранные в компактные корзинки, более заметны для насекомых-опылителей. Как было отмечено, у многих растений цветки в одной и той же корзинке неодинаковые. В центральной части цветоложа расположены трубчатые цветки, а по периферии — ложноязычковые или воронковидные. Крупные краевые цветки чаще всего окрашены иначе, чем мелкие срединные. Создается известная пестрота в окраске соцветия, что служит, по-видимому, хорошим ориентиром для насекомых-опылителей.

Распределение полов в цветках и корзинках у астровых разнообразно. Бывают цветки обоеполые и однополые, причем они могут быть собранными то в одной корзинке, то в разных. В последнем случае встречаются как однодомные растения (дурнишник — *Xanthium*), так и двудомные (кошачья лапка — *Anthennaria dioica*). Иногда наблюдаются и бесполое цветки (краевые воронковидные цветки василька — *Centaurea*).

Перечисленные особенности строения и признаки имеют, естественно, решающее значение для классификации астровых и определения родов. При определении же ви-

¹ У некоторых представителей семейства ворсянковых — *Dipsacaceae* — соцветия — корзинки, но цветки отличаются от астровых свободными (несросшимися) пыльниками.

дов в пределах рода на первое место выступают особенности строения и морфологические признаки вегетативных органов.

Астровые имеют большое хозяйственное значение. Среди них немало ценных пищевых (масличных и овощных), пряных, лекарственных, красильных, декоративных, ароматических растений. Многие виды выступают в качестве основных компонентов в растительном покрове, другие являются злостными, трудноискореняемыми сорняками. Отметим лишь некоторые наиболее значительные роды и виды в рамках двух подсемейств, на которые обычно подразделяют это обширное семейство. Предками астровых, вероятнее всего прямыми, часто считают колокольчиковые — *Campanulaceae* и близкое к ним семейство лобелиевые — *Lobeliaceae*. Последние отличаются от колокольчиковых неправильными двугубыми цветками. Но верхняя губа расщеплена вдоль, так что цветок лобелиевых представляет как бы исходную модель для язычковых астровых.

Подсемейство трубкоцветные — *Tubifloae*

Цветки в основном трубчатые, иногда лишь краевые ложноязычковые или воронковидные.

Род подсолнечник — *Helianthus*. Число видов около 60 (родина Америка). Широко культивируют за пределами естественного ареала 2 вида. Подсолнечник однолетний — *H. annuus* — кормовая, масличная и пищевая культура мирового значения, медонос. Топинамбур (земляная груша) — *H. tuberosus* — многолетник, подземные клубни содержат до 15 % инулина. Культивируют как пищевое и кормовое.

Род георгина — *Dahlia*. Число видов 15 (родина Мексика). Многолетние растения с толстыми клубневидными корнями. Культивируют как эффектное декоративное растение. Основной вид — георгина изменчивая — *D. variabilis*, выведено около 800 сортов.

Род полынь — *Artemisia*. Число видов свыше 400, в том числе 174 во флоре СССР. Ареал рода охватывает главным образом области умеренного климата Европы, Азии и Северной Америки.

Травы (многолетние, двулетние, однолетние) или полукустарники, побеги прямостоячие или восходящие, с

очередным листорасположением, листья сильно рассеченные, реже цельные, выделяют много эфирных масел (ароматичные). Цветки только трубчатые.

Важнейшие виды: полынь цитварная — *A. cina* — лекарственное растение, содержит сантонин — радикальное глистогонное средство; полынь горькая — *A. absinthium* — растение с тройкоперисторассеченными листьями, густым серебристым опушением и специфическим запахом эфирных масел. Ее используют в медицине для улучшения пищеварения, а также в ликеро-водочном производстве. Широко распространена как сорное.

Многие виды полыни в степях, особенно приморских, и в полупустынях выступают в качестве ландшафтных: полынь таврическая — *A. taurica*, полынь морская — *A. maritima*, полынь белоземельная — *A. terrae-albae* и др. После осенних дождей и заморозков, когда резко понижается содержание горьких веществ и эфирных масел, полыни охотно поедаются животными и приобретают кормовое значение.

Род василек — *Centaurea*. Всего 500 видов (в СССР 150), распространенных преимущественно в северном полушарии. Центр видового разнообразия — Средиземноморье. Часто встречается в посевах как сорняк зерновых культур, особенно ржи, василек синий — *C. cyanus*.

Род бодяк — *Cirsium*. Число видов превышает 200 (в СССР 111). Распространены преимущественно в областях умеренного и субтропического климата северного полушария: в Передней и Восточной Азии, Европе, Северной Африке, Центральной и Северной Америке. Однодомные, изредка и двудомные растения. Трудноискореняемые сорняки полей с сильноразвитой и глубококовнедренной в почву корневой системой, дающей массу горизонтальных корневых отпрысков. Некоторые виды ценят как медоносные и декоративные растения.

Наиболее широко распространены следующие виды. Бодяк полевой — *C. arvense* — многолетник, стебель и листья колючие, 60—120 см высоты, цветки трубчатые, лилово-розовые раздельнополые. Растения двудомные, волоски хохолка перистые. Встречаются в лесных и степных районах на залежах и как сорняки в посевах. Бодяк седой — *C. incanum* — вид, близкий предыдущему, распространен в более южных степных районах и в горах (Кавказ, Средняя Азия). Бодяк обычный — *C. vulgare* — двулетник с веретеновидным корнем, стебель до 100—150 см

высоты, листья линейно-ланцетные, сверху шиповато-щетиновые, снизу волосистые до беловойлочных — var. *hypoleucum*. Широко распространен как сорняк и на пустырях.

Род тысячелистник — *Achillea*. Около 200 видов, распространенных в Средиземноморье и в областях умеренного, часто засушливого климата северного полушария нередко в предгорьях и горах. Цветки двух типов: краевые — пестичные, ложноязычковые (белые, красные, желтые) и срединные — обоеполые, трубчатые. Корзинки мелкие, собранные в щитковидные соцветия (редко одиночные). В СССР почти повсеместно (часто как сорные) встречаются следующие виды. Тысячелистник обыкновенный — *A. millefolium* — многолетнее корневищное растение, язычки краевых цветков от белых до красных; тысячелистник мелкоцветный — *A. micrantha* — корневищный многолетник, язычки краевых цветков желтые, округло-почковидные, очень мелкие. Тысячелистник обыкновенный полиморфный и широко распространенный вид в европейской части СССР, Закавказье и Средней Азии, Западной и Восточной Сибири. Лекарственное сырье в ряде Европейских стран, в том числе и в СССР. Побеги, собранные во время цветения, применяются при лечении желудочно-кишечных заболеваний, оказывают эффективное действие при внутренних кровоизлияниях (геморроидальные и маточные кровотечения).

Важнейшие роды и виды.

Род сафлор — *Carthamus*. Средиземноморские виды в числе 20—25. В СССР всего 5 видов — все однолетние (иногда двулетние) растения. Важное хозяйственное значение имеет лишь один вид — сафлор красильный — *C. tinctorius*. В диком виде неизвестен. Издавна возделывается в Индии, Передней Азии и Северо-Восточной Африке. В настоящее время возделывают более широко, включая Юго-Восточную Азию, Австралию, Америку.

Сафлор красильный возделывают в разных целях. Краску, получаемую из цветков (картамин), используют для окрашивания тканей, в пищевой промышленности — вместо шафрана. Из семян получают пищевое масло, которое используют также в парфюмерии и для производства белых эмалей. Некоторые виды, например сафлор шерстистый — *C. lanatus*, известны как сорняки (Молдавская ССР, Крымская область и др.).

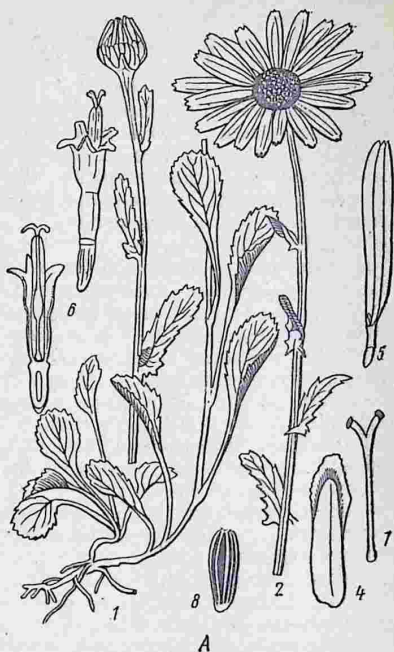
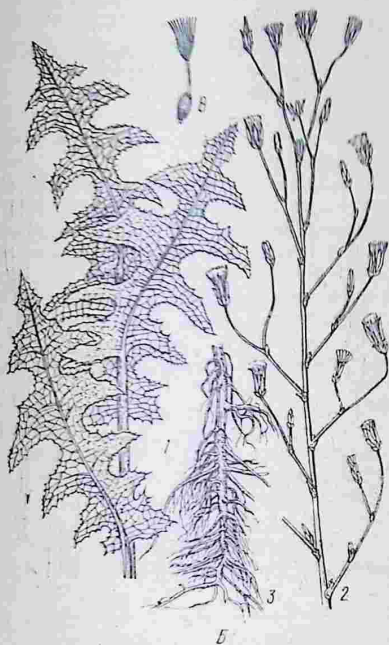


Рис. 131. Астроцветные подсемейства
 ный — *Leucanthemum vulgare*; Б — латук
 1, 2 — общий вид вегетативных и репродуктивных
 ложноязычковый цветок, 6 — трубчатый цветок
 8 — плод —

Род ромашка — *Matricaria*¹. Однолетнее, иногда дву-
 летнее, часто ароматическое растение с сильно ветвящи-
 мися побегами. Общее число видов около 50. До сих пор
 не определены границы рода. Так, широкоизвестную ро-

¹ *Matricaria* от лат. «mater» — мать. Это название вытекает из
 практики применения некоторых видов ромашек, в частности ромаш-
 ки ободранной — *M. recutita* (*M. chamomilla* — ромашка аптечная,
 при лечении женских болезней).



трубкоцветных. А — нивяник обыкновенный — *Lactuca serriola*:

1 — побег, 2 — корень, 3 — листик обертки, 4 — общий вид и разрез, 5 — столбик с рыльцами, 6 — семянка

машку непахучую — *M. inodora* иногда рассматривают в составе рода трехреберника — *Tripleurospermum*. Преимущественное распространение видов — Европа и Африка. Но встречаются также на Кавказе, в Сибири, Средней Азии и на Дальнем Востоке.

Ромашку ободранную возделывают в качестве лекарственного растения (Украина, европейская часть СССР, Сибирь). Используют при лечении женских болезней.

спазмах кишечника, как потогонное, противовоспалительное и антисептическое средства.

Под русским названием «ромашка» обычно понимают виды не только рода *Matricaria*, но и некоторых смежных родов, например пиретрума — *Pyrethrum*, поповника — *Leucanthemum* и др. Виды пиретрума, особенно *P. carneum* (кавказская ромашка), возделывают в качестве инсектицидного средства для борьбы с клопами, мухами, вшами и другими насекомыми.

Род нивяник — *Leucanthemum*. В составе рода около 10 видов, распространенных главным образом в горных районах Южной и Средней Европы. Широко распространен лишь один вид — нивяник обыкновенный (поповник) — *L. vulgare* (рис. 131, А) — многолетнее растение 25—80 см высоты с цельными листьями, корзинки крупные, одиночные или собраны по 2—5, венчики ложноязычковых цветков белые. Широко распространены по лугам в условиях умеренного климата Европы и Азии. Культивируют как декоративное.

Род латук — *Lactuca*. Число видов 100. Распространены преимущественно в северном полушарии. В СССР известно 30 видов. Наиболее важное значение имеет латук посевной — *L. sativa*. Нередко его возделывают как салатное растение. Имеются сорта. Некоторые виды — сорняки огородов, например латук дикий — *L. serriola* (рис. 131, Б). Вместе с тем латук дикий — кормовое растение. Его обычно считают диким предком латука посевного — *L. sativa*.

Из других родов подсемейства трубкоцветных широким распространением отличаются такие виды. Пупавка полевая — *Anthemis arvensis* — однолетнее растение 25—40 см высоты, встречается по сухим местам и в посевах (европейская часть СССР, Кавказ). Пупавка собачья — *A. cotula* — однолетнее растение, обитающее преимущественно на сорных местах. Пижма обыкновенная (дикая рябинка) — *Tanacetum vulgare* — многолетнее растение 60—150 см высоты с ползучим корневищем. Корзинки в числе 10—20 и больше, в щитковидных соцветиях. Распространена от Арктики (заносное) до Средней Азии, Кавказа и Крыма. Культивируют как инсектицидное и лекарственное, а иногда и как декоративное. Девясил высокий — *Inula helenium* — крупное растение 60—250 см высоты с одревесневающими корневищами. Цветки золотисто-желтые (краевые с ложноязычковыми венчиками),

корзинки до 8 см в диаметре, собранные в редкие кисти или щитки. Распространен по всей стране в лиственных лесах и кустарниках, в горах до субальпийского пояса, на лугах. Декоративное, медоносное и лекарственное растение.

Подсемейство язычковые — Liguliflorae

Вегетативные органы всегда содержат членистые млечники. Цветки обоеполые, зигоморфные, язычковые.

Род одуванчик — *Taraxacum*. Число видов около 70, распространены на всех континентах мира. Преимущественно многолетники с розеткой прикорневых листьев, цветки желтые. Одуванчик обыкновенный — *T. officinale* — широко распространенное растение, изменчивое, используют как лекарственное, корни содержат инулин. У кок-сагыза — *T. kok-saghyz* — корни содержат до 20 % каучука отличного качества, естественное распространение — Восточный Тянь-Шань.

Род осот — *Sonchus*. Число видов 45, распространенных в северном полушарии. Многолетние (иногда полукустарники) или однолетние растения, на территории СССР всего 6 видов, встречающихся от степных местобитаний до болотных (осот болотный — *S. palustris*). Злостные сорняки, например осот полевой — *S. arvensis*.

Род цикорий — *Cichorium*. Число видов 8, в том числе на территории СССР 4. Широко распространен цикорий обыкновенный — *C. intybus*. Двулетнее растение до 1 м высоты, корзинки в пазухах листьев, цветки голубые, возделывают ради получения цикорного кофе (корни), инулина, а также как салатное и кормовое.

Род козелец — *Scorzonera*. Число видов свыше 100, распространены главным образом в Средиземноморской области. На территории СССР свыше 90 видов. Листья сидячие; часто стеблеобъемлющие, сосредоточенные при основании стебля. Многолетние и однолетние растения, стебли несут от одной до нескольких корзинок, цветки желтые, пурпурные или розовые. Важнейшие виды: козелец испанский — *S. hispanica* — иногда культивируют как овощное (корни); тау-сагыз — *S. tau-saghyz* — известное каучуконосное растение (горы Средней Азии).

Род ястребинка — *Hieracium*. Один из наиболее полиморфных родов мировой флоры. Общее число видов около

15 000, во флоре СССР — 785¹. В качестве типичных представителей можно отметить: ястребинку волосистую — *H. pilosella*, часто произрастающую в европейской части СССР на сухих местообитаниях, в сосновых лесах, на выгонах, вдоль дорог и т. п., и ястребинку зонтичную — *H. umbellatum* — крупное растение до 120 см высоты, с корзинками в числе от одной до 140 в щитковидно-метельчатых соцветиях; широко распространена среди кустарников и по опушкам лесов, суходольным и пойменным лугам.

¹ Полиморфизм ястребинок связан как с процессами гибридизации, так и с бесполосеменным размножением (апогамия).

ГЛАВА X

ОДНОДОЛЬНЫЕ, ИЛИ ЛИЛИОПСИДЫ,— MONOCOTYLEDONEAE, LILIOPSIDA

Однодольные обычно выделяют в особый класс — Однодольные, или Лилиопсиды, — Liliopsida.

Общее число видов около 64 000 (2600 родов, 85—90 семейств). Основные жизненные формы: преимущественно травы — однолетние, двулетние и многолетние, реже деревья, кустарники, лианы. Среди однодольных много высокоспециализированных растений — водно-болотных, луковичных, эпифитов. Распространены на всех континентах мира. Однодольные представляют собой вполне естественный ряд развития, где отдельные порядки и семейства взаимосвязаны переходными формами и демонстрируют сходную специализацию. Главный корень полиархного типа. Обычно он недоразвит — рано прекращает свое развитие; его функцию выполняет система придаточных корней¹. Пожизненно сохраняется первичное строение. Цветки круговые, тройственные (трехчленные).

Существует кодекс признаков общей организации однодольных, апробированный на разнообразном материале. Каждый из этих признаков в отдельности не имеет абсолютного значения, но совокупность их вполне удовлетворяет требованиям диагностики любой систематической группы однодольных.

Кроме уже приведенных элементарных отличий однодольных можно дополнительно указать на серию достаточно «тонких» признаков, которые свидетельствуют о глубоко специфической организации и относительной обособленности этого класса в целом, а именно:

- 1) луб однодольных не имеет лубяной паренхимы и состоит только из ситовидных трубок и клеток-спутниц;
- 2) листорасположение двухрядное (дистальное);
- 3) пазушные почки коллатеральные;
- 4) пограничная линия в проводящем пучке между ксилемой и флоэмой дуговидная; древесина облегае луб;

¹ Работами В. Ротмистрова (1907) и других показано, что у некоторых однодольных зародышевый корешок развивается в главный корень и функционирует до конца жизни (онтогенеза).

5) запасные вещества и продукты метаболизма (эфирные масла, дубильные вещества, алкалоиды, гликозиды и т. д.) менее разнообразны, их молекулы более простого строения. Как оказалось, большинство признаков однодольных вторичны (производны). Так, одиночные семядоли — следствие или недоразвития одной из них, для соединения (срастания), или превращения одной из семядолей в ассимилирующий лист. Отсутствие камбия и вторичного утолщения также можно рассматривать как вторичное явление. И это вполне вероятно, поскольку «следы» меристематической активности наблюдаются в ходе развития (гистогенеза) проводящей системы, а также у основания листьев.

Для того чтобы отнести тот или иной вид к однодольным или двудольным, решающее значение имеет не столько качество любого из диагностических признаков, сколько их сочетание, так как представители обоих классов имеют немало сходных элементарных структур. К сожалению, еще не выяснено действительное эволюционное значение каждого из названных признаков в отдельности (или совокупности признаков), поскольку теория признаков для покрытосеменных слабо разработана. Далеко не всегда можно различить, где простота структуры связана с изначальной примитивностью и где — со вторичным упрощением (редукцией) как следствием специализации.

Точно так же не всегда можно с необходимой достоверностью установить, являются ли сходные признаки структуры показателем общего происхождения (родства) или следствием конвергентного развития. Это обстоятельство нередко приводит к субъективизму и произвольным выводам в отношении систематического положения целых семейств. Так, некоторые авторы относят к двудольным семейства Dioscoreaceae, Taccaceae и даже злаки — Gramineae.

С точки зрения морфологии жизненных форм однодольные можно характеризовать как геофиты, т. е. растения, приспособленные к перенесению неблагоприятных условий жизни в почве, куда погружены органы вегетативного размножения — корневища, клубни, луковицы, клубнелуковицы. Многие однодольные — гелофиты, т. е. приспособлены к жизни на болотах и сильноувлажненных почвах. Однако, с другой стороны, у злаков хорошо представлена приспособленная к аридным условиям

группа видов пустынного климата — ксерофиты и эфемеры¹. К числу последних относят также многие осоки, лилейные. Наиболее высокоразвитые однодольные стоят на высшей ступени развития покрытосеменных. Таковы, например, орхидные. По уровню специализации и числу видов (полиморфизму) их можно сравнить лишь с астровыми. Только центры сосредоточения видового разнообразия (полиморфизма) этих семейств не совпадают: большинство видов орхидных (а их насчитывают, как и астровых, до 25 тыс.) сосредоточено в дождевых тропических лесах, тогда как астровые (в подавляющем большинстве травы) распространены преимущественно во внетропических странах с умеренным и даже холодным климатом.

В связи со специальным назначением настоящего курса будут рассмотрены лишь избранные порядки и семейства однодольных, которые легко объединить в 3 группы порядков: Чашечкоцветные — *Calyciflorae*, Венчикоцветные — *Cogoniflorae* и Чешуецветные — *Glumiflorae*.

Группа порядков Чашечкоцветные — Calyciflorae

В составе группы 3 порядка. Околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик. Цветки спиральнокруговые или круговые. Тычинок от 3—6 до 200; гинецей многочленный (от 3 до нескольких десятков плодолистиков). Опыление чаще всего энтомофильное. Через сусаковые и частуховые устанавливают родственную связь с магнолиецветными (семейства лютиковых и нимфейных)².

Порядок Пальмоцветные — *Palmales (Arecales)*

Монотипный порядок, в его составе одно крупное семейство пальмовые — *Palmaceae* (или *Arecaceae*). В составе семейства около 4000 видов (240 родов). Преимущественно вечнозеленые деревья с прямым колонновидным

¹ Эфемеры — преимущественно растения-мезофиты, растущие в условиях периодически наступающей более высокой влажности почвы. Они заканчивают цикл развития в очень короткий срок до наступления длительного периода засухи. Подобная специализация свойственна также многим двудольным, что свидетельствует в конечном счете об общности организации всех покрытосеменных.

² Например, род раналисма — *Ranalisma* (семейство — *Alismataceae*). Родина — тропическая Африка.

стволом, изредка малоразветвленным, например род *Nyphaene* (Индия)¹, реже кустарники или могучие лианы, достигающие 600 м длины. Органов вегетативного размножения (клубней, луковиц) нет.

Распространены в тропических и субтропических странах мира. Центры видового разнообразия — Юго-Восточная Азия, тропическая Южная Америка.

Сосуды крупные, с простой сетчатой перфорацией либо с лестничной перфорацией на косых конечных стенках. Листья очень крупные, до 14 м длины, дифференцированы на листовую пластинку и черешок, у их основания часто развиты волокнистые влагалища.

Соцветия рацемозные — метелковидные, ветви которых представляют собой колосья с утолщенной осью, цветки располагаются на короткой цветоножке, иногда сидячие, иногда погруженные в мясистую ось соцветия.

Соцветия развиваются в пазухах листьев, изредка терминальные, например у рода *Corypha*. Цветки мелкие, в отдельных случаях их диаметр не превышает 0,5 мм; полисимметрические или немного зигоморфные, обоопольные или раздельнополюе. Околоцветник круговой (C_3C_3) или спиральный, иногда сильно редуцированный.

Андроцей из 6 тычинок (A_{3+3}) или один круг редуцирован, изредка тычинок много — от 12 до 200. Гинецей из 3 плодolistиков, обычно синкарпный, но иногда апокарпный (*Trachycarpus* и др.) Общая структура цветка показана на рис. 132.

Плоды костянковидные (сухие или сочные) или ягодовидные (финиковая пальма), реже соплодия.

Происхождение пальмоцветных достоверно не выяснено. Апокарпный гинецей дает основание искать общих предков с магнолиецветными, или, что более вероятно, с лилейноцветными. Многие представители семейства имеют огромное экономическое значение, особенно в тропических странах обоих полушарий.

Важнейшие представители.

Кокосовая пальма (королева пальм) — *Cocos nucifera* распространена в тропиках Старого Света, издавна широко культивируется на Филиппинских о-вах, в Индоне-

¹ Большинство пальм — поликарпники (в течение жизни цветут и плодоносят несколько раз), но бывают и монокарпники, например род *Corypha*. Некоторые пальмы имеют лишь едва развитый стебель.

зии, Индии, Шри-Ланке (пальмовый сахар, вино, масло, овощи, строительный материал и волокно). Пальма пальмира — *Borassus flabelliformis* распространена в тропической Африке. Дает разные продукты (до 800 различ-

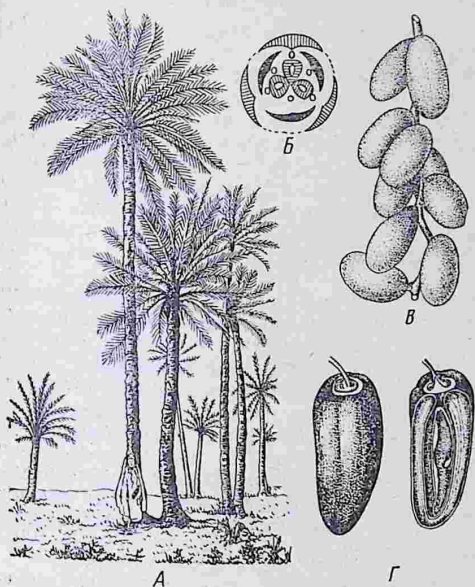


Рис. 132. Финиковая пальма — *Phoenix dactylifera*. А — общий вид растения; Б — диаграмма цветка; В — часть ветви с плодами; Г — плод — односемянная ягода (общий вид и продольный разрез)

ных наименований), технические и строительные материалы. Саговая пальма — *Metroxylon sagu* распространена на Малайском архипелаге, в Новой Гвинее (хлебоя крупная, дает настоящее саго). Финиковая пальма — *Phoenix dactylifera* распространена в Африке (Северная Сахара) и широко культивируется в Аравии как плодовое и заменитель хлеба (рис. 132). Масличная пальма —

Elaeis guineensis распространена в тропической Африке, преимущественно в Западной (мезокарпий содержит до 75 % технического масла, а семена — пищевое масло и до 25 % протеина).

Порядок Частухоцветные — Alismatales (9)

Водно-болотные или пресноводные травы с хорошо развитыми корневищами, редко сапрофиты. Листья прикорневые, цельные (иногда стреловидные), очередные или супротивные. Цветки подпестичные, с прицветниками, обоеполые или раздельнополые, полисимметрические (круговые или гемнициклические), околоцветник двойной, редко редуцирован. Андроцей чаще всего из 6—9 тычинок, реже их 1—8 или много. Гинецей апокарпный. Плод — сборная листовка или сборный орешек. Семена без эндосперма.

По общей структуре вегетативных и репродуктивных органов устанавливают родственные связи с нимфейными (главным образом через семейство Cabombaceae). В составе порядка 3 семейства: Alismataceae, Butomaceae и Limncharitaceae (тропики всего мира).

По уровню общей организации представители порядка демонстрируют яркий образец эволюционной разновозрастности — гетеробатмии¹: наряду с признаками высокой специализации, как, например, отсутствие эндосперма в семенах, наблюдаются признаки архаичной структуры (апокарпный гинецей, отсутствие в стеблях сосудов и др.).

Семейство частуховые — Alismataceae

Общее число видов около 70 (13—15 родов). Распространены от областей тропического климата до умеренного и холодного (преимущественно в северном полушарии). На территории СССР всего 13 видов, которые распределяются в 5 родов. Основные жизненные формы: многолетние (корневищные, клубненосные) или однолетние травы (водные или болотные). Листья прикорневые, с длинными черешками: воздушные (возвышающиеся над поверхностью воды), плавающие, подводные. Ткань

¹ От греч. «батмос» — ступень.

подводных органов содержит крупные воздухоносные полости и, кроме того, схизогенные секреторные полости — млечники. Членики сосудов имеют простую и лестничную перфорацию. Цветки в кистевидных или метельчатых соцветиях, расположенных в пазухе предлиста (брактей).

Общая структура цветка (например, частухи — *Alisma plantago-aquatica*) выражается формулой: $\oplus C_{a_3} C_{o_3} A_{3+3} G_{\infty}$. Цветок имеет признаки изначального примитивного строения. Об этом свидетельствует спирально-круговое расположение членов цветка (околоцветника, андроеца, гинецея), неопределенность числа компонентов (например, тычинок чаще всего 6, но бывает 3 или много — до 30, гинецей из 3—6 пестиков, иногда их много), апокарпия. Плоды ореховидные (семянки), снабженные воздухоносной тканью в связи с распространением водой.

Экономическое значение невелико. Культивируют как пищевое и кормовое (для водоплавающей птицы) лишь стрелолист китайский — *Sagittaria sinensis*. Частуха — ядовитое растение, но крахмалистые корневища после термической обработки съедобны. Иногда их используют в качестве лекарственных, особенно в гомеопатии. В водно-болотной флоре СССР наиболее часто встречаются представители следующих родов.

Род частуха — *Alisma*. Цветки обоеполые, в мутовчато разветвленном метельчатом соцветии, листья в прикорневых розетках, по общей структуре напоминают листья подорожника — *Plantago*. Цветки часто бледно-розовые. В СССР наиболее обычны: частуха подорожниковая — *A. plantago-aquatica*, произрастающая у берегов рек и других пресных водоемов, на болотах, и частуха лезеля — *A. loeselii* (та же экология, что и у предыдущего вида, и засоленные сырые луга).

Род стрелолист — *Sagittaria*. В СССР встречаются 4 вида. Наиболее обычны стрелолист плавающий — *S. natans* и стрелолист стреловидный — *S. sagittifolia*. Листья стреловидные (надводные) и линейные (подводные). К осени на корнях образуется до 12 клубней (содержание крахмала около 50—55 %), формой и величиной напоминающих желуди и съедобных после термической обработки. Цветки белые, в мутовках, раздельнополые; тычиночные чаще из многих компонентов (A_{∞}), пестичные также из многих компонентов (G_{∞}).

Плоды крупные, 4—5 мм в диаметре. Широко встречается на болотистых местах и в водоемах европейской части СССР, Кавказа и Сибири.

Семейство сусаковые — *Butomaceae*¹

Многолетние травы водоемов (преимущественно пресных) умеренных и тропических стран. Стебли безлистные, все листья влагалищные, прикорневые: очередные и мутовчатые. Семязачатки рассеяны повсюду по стенкам гнезд завязи (как у видов нимфейных). Плод из 6 листовок, срастающихся при основании.

В составе семейства 4 рода и 7 видов водных и болотных растений (из них во флоре СССР всего 2).

Род сусак—*Butomus*. Формула цветка: $\oplus \text{Ca}_3 \text{Co}_3 \text{A}_{6+3} \text{G}_{9+3}$ (внешний круг тычинок удвоен). В остальном характеристика рода и семейства совпадает. В СССР встречаются 2 вида: сусак зонтичный — *B. umbellatus* и ситниковый — *B. junceus*. Первый широко распространен. Печеное корневище в Якутии и Молдавии иногда использовали как суррогат хлеба, а на Нижней Волге и в Закавказье — в качестве заменителя картофеля.

Порядок Водокрасоцветные — *Hydrocharitales*

Монотипный порядок; в составе одноименного семейства 100 видов (15 родов). Травянистые многолетние растения пресноводных и морских водоемов; погружены полностью или частично (рис. 133). По структуре цветка представляют значительное разнообразие: актиноморфные или несколько зигоморфные (валлиснерия — *Valisneria*), обоеполые или раздельнополые, тычинок много или всего 3, гинецей из 2—3 до 6—15 плодолистиков. Семязачатки с двойным интегументом. Плоды ягодовидные.

Характеристики семейства и порядка совпадают. В СССР встречается 6 родов и 7 видов. Наиболее типичные из них следующие.

Род водяная чума — *Elodea*. В составе рода 8 видов. Все из Нового Света. В СССР широко распространен лишь один вид — водяная чума канадская (элодея ка-

¹ Б. Козо-Полянский рассматривает сусаковые в качестве особого порядка.

надская) — *E. canadensis*, завезенная сюда еще в первой половине XIX в. Это многолетнее двудомное пресноводное травянистое растение. В наших водоемах растения только с пестичными цветками: $\varphi \oplus \text{Ca}_3\text{Co}_3\text{A}_0\text{G}_{(3)}$. Поэтому размножение только вегетативное. Образует в стоячих водоемах европейской части СССР огромную

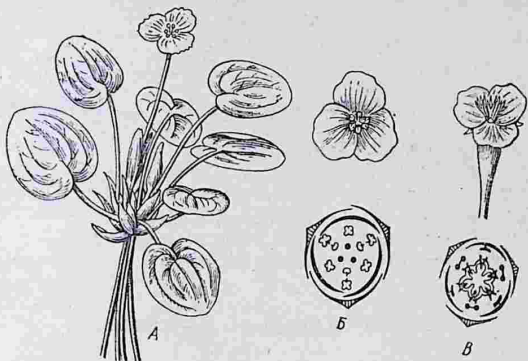


Рис. 133. Волокрас обыкновенный — *Hydrocharis morsus-ranae*. А — общий вид растения; Б — тычиночный цветок и его диаграмма; В — пестичный цветок и его диаграмма

фитомассу, которую можно использовать в качестве удобрения и на корм свиньям. В аквариумах разводят и другой вид — *E. densa*.

Род телорез — *Stratiotes*. В составе рода один вид — телорез обыкновенный, или алоэвидный, — *S. aloides*. Многолетнее подводное растение. Листья жесткие, трехгранно-мечевидные, зубчатые. Цветки раздельнополые. В стоячих водах — повсеместно в европейской части СССР (кроме Крыма и Нижней Волги), на Кавказе и в Западной Сибири. В местах обильного произрастания может быть использован на удобрение и на корм свиньям. Поедается ондатрой.

Род валлиснерия — *Vallisneria*. В составе рода 2 вида. В СССР встречается валлиснерия спиральная — *V. spiralis*. Корневище ползучее, листья линейные, до 80 см

длины, собраны в розетку. Формула цветков: тычиночного — $\sigma \oplus P_3 A_3 G_0$, пестичного — $\varphi \oplus P_3 A_0 G_{(\overline{3})}$. Тычиночные цветки на коротких цветоножках, в пору цветения отрываются и всплывают на поверхность водоема; пестичные — на очень длинных спирально скрученных цветоножках. Растут на дне мелких пресных водоемов с проточной и стоячей водой. Хороший корм для рыб и уток, часто разводят в аквариумах. Под тропиками и в северном полушарии распространены очень широко.

Группа порядков Венчиковцветные — *Corolliflorae*

Это одна из крупнейших родственных групп, куда относятся однодольные с простым венчиковидным околоцветником и с развитыми нектариями (в типе!). Опыление насекомыми, в тропических странах — птицами. Крупнейшие порядки: Лилейноцветные¹ — *Liliales*, Орхидоцветные — *Orchidales*, Имбироцветные — *Zingiberales*².

Порядок Лилейноцветные — *Liliales*

В рамках порядка объединяют от 6 до 20 семейств, сотни родов и огромное число видов, встречающихся в разнообразных условиях. В соответствии с этим здесь наблюдается большое разнообразие жизненных форм: деревья, кустарники, лианы, в основном многолетние травы (луковичные, корневищные), однолетники крайне редки.

Виднейшие систематики-филогенетики расходятся в понимании объема порядка Лилейноцветных. Одни понимают этот порядок в узком и конкретном смысле и относят к нему лишь 6 семейств (например, Б. М. Козо-Полянский, 1965). Другие, а их большинство, понимают этот порядок широко и включают сюда до 20 семейств (Р. Веттштейн, Л. Амберже, 1960; А. Л. Тахтаджян,

¹ В порядок Лилейноцветных включают ряд семейств, которые иногда выделяют в особые порядки, например *Bromeliaceae*, *Iridaceae*, *Dioscoreaceae*, *Amaryllidaceae*.

² Имбироцветные объединяют 8 семейств (примерно 2000 видов), распространенных почти целиком в тропических странах. К этому порядку относят важнейшие роды мирового экономического значения: банан — *Musa* (пищевое и текстильное), канна — *Canna* (текстильные и декоративные), имбирь — *Zingiber* (пряности) и пр.

1966, и др.). Центральное семейство порядка — Liliaceae — также понимается в разном объеме.

Одревесневающие жизненные формы лилейноцветных характеризуются особой структурой и способом утолще-

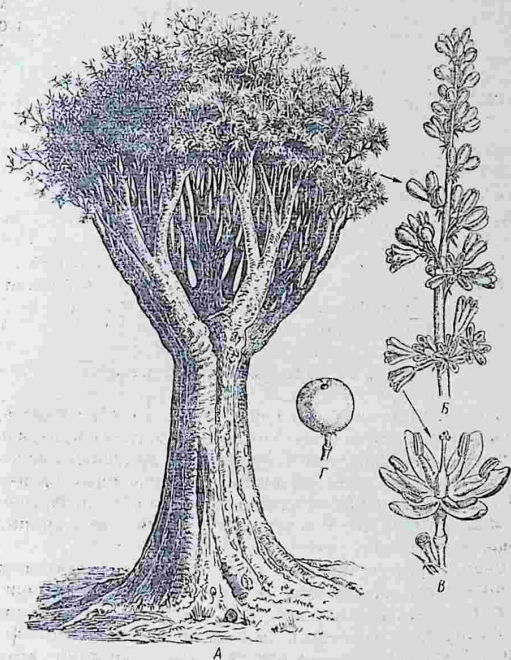


Рис. 134. Драцена — *Dracaena draco*. А — общий вид; Б — соцветие; В — цветок; Г — плод

ния ствола. Это дает основание предполагать, что здесь имеет место как бы обратный процесс трансформации жизненных форм — эволюционная реверсия. Под термином реверсия (от лат. *reversus* — возвращенный) здесь понимается развитие растений от травянистых форм к

одревесневающим. В принципе такая тенденция возможна и даже в отдельных случаях закономерна. Но было бы ошибочно и во всяком случае преждевременно и поспешно считать, что все относимые к лилейноцветным деревья имеют вторичное происхождение (А. Л. Тахтаджян, 1966). Так называемый «атипический» способ нарастания древесины, как у представителей рода *Dracaena*, выражающийся в отсутствии заложения сплошного прокамбиального слоя, возможно, является изначальным, вторым типическим способом. Дело в том, что, во-первых, у «вторичных» древесных наблюдается первичная изначальная и примитивная структура гистологических элементов ксилемы (сосудов, но преимущественно трахейд). Во-вторых, они характеризуются древними, разорванными ареалами, например, тот же род *Dracaena*: Канарские о-ва у северо-западного побережья Африки — *D. draco* (рис. 134), о. Сокотра в Аденском заливе — у восточного побережья Африки и Новая Зеландия — *D. australis*. Напомним, что *D. draco* — крупное дерево 18 м высоты со стволом до 4 м в диаметре. Отдельные экземпляры достигают возраста 3—4 тыс. лет.

Объединяемые порядки имеют общие признаки организации: 1) цветки крупные, яркоокрашенные, обоепальные, полисимметрические, изредка моносимметрические, например у рода шпажник — *Gladiolus* (с пятью трехчленными кругами)¹, 2) околоцветник раздельнолепестный, редко сростнолепестный, двуцикличный, обычно венчиковидный, реже чашечковидный, иногда дифференцирован на чашечку и венчик; 3) андроцей из 6 несрастающихся тычинок, расположенных в двух кругах по 3 в каждом, иногда внутренний круг атрофирован; 4) гинецей синкарпный, обычно из 3 плодolistиков, завязь трехгнездная, верхняя (исключение составляют виды семейств *Amagyllidaceae* и *Iridaceae*), плацентация осевая; 5) плод — коробочка, изредка ягода, семена с эндоспермом; 6) листья цельнокрайние, с параллельным или дуговым жилкованием.

¹ Невзрачные мелкие цветки, явно редуцированные в связи с ветровым опылением, свойственны лишь ожиковым — *Juncaceae*. Иногда цветки 2—4-членные, как у майника — *Majanthemum bifolium*, вороньего глаза — *Paris quadrifolia*. Изредка выпадает один круг.

Семейство лилейные — *Liliaceae*

Семейство нередко подразделяют на серию подсемейств (Энглер выделяет 11 подсемейств)¹. Число родов в семействе — от 170 до 250, видов — от 3500 до 4000. Представители семейства встречаются во всех флорах мира. Наиболее велик удельный вес лилейных в формировании растительных сообществ в субтропических странах, где бывает периодическая засуха, а также в степях, в том числе и в сухих степях — переходных к пустыням областях внетропических стран.

В процессе адаптивной эволюции у лилейных выработалось много приспособлений. Особенно глубоким изменениям подверглись вегетативные органы (луковицы, корневища, клубни, филлокладии, выводковые почки, побеги). Жизненные формы: древовидные (изредка в тропических странах, например алоэ, драцена, юкка, своеобразное «травянистое дерево» — ксанторрея), лианы и полулианы, чаще всего травянистые многолетники, вечнозеленые или летнезеленые, и лишь очень редко однолетники. Листья обычно более или менее мясистые, глянцевиые, цельнокрайние, расположены в очередном порядке, сидячие. Древесина преимущественно из трахенд.

Цветки с венчиковидным околоцветником, актиноморфные, обоеполые, трехчленные (изредка 2—4-членные). Андроцей в двух кругах (A_{3+3}), гинецей простой, синкарпный, реже почти апокарпный, из 3 плодолистиков, редко из 4, как, например, у аспидистры — *Aspidistra*. Завязь верхняя. Универсальная формула цветка: $\oplus P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$.

Плод — коробочка или ягода. Семена с эндоспермом. Во флоре СССР представлено 45 родов и 640 видов.

Важнейшие роды и виды.

Род чемерица — *Veratrum*. Крупные корневищные растения, побеги до 170 см высоты с широкоэллиптическими листьями, цветки обоеполые, иногда в том же соцветии тычиночные, плод — трехгнездная коробочка. Общее число видов 10 (Европа, Северная Азия), на территории СССР — 7. Наиболее обычны чемерица черная — *V. nigrum* (лесные и пойменные луга, горные склоны),

¹ В настоящее время эти подсемейства выделяют в ранг отдельных семейств, например агавовые (или столетниковые) — *Agavaceae* (560 видов), в котором объединяют древовидные лилейноцветные.

чемерица лобеля — *V. lobelianum* (по сырым лугам).

Род безвременник — *Colchicum*. Клубнелуковичные растения до 60 см высоты, цветки и листья заключены в безлистное влагалище, листья линейные, цветки крупные, разнообразной окраски: лиловые, розовые, белые, желтые; околоцветник при основании сросшийся. Общее число видов 45 (Европа, Малая Азия, Кавказ, Средняя Азия, Северная Африка). В СССР 10 видов, преимущественно на Кавказе, в Средней Азии и юго-восточной части СССР. Важнейшие виды: безвременник осенний — *C. autumnale* — цветет осенью (Западная Украина); безвременник великолепный — *C. speciosum* — цветки розово-пурпурные, лиловые, цветет осенью (Кавказ).

Род эремурус (ширяш) — *Eremurus*. Крупные корневищные (корнеклубневые) растения со стрелкой до 200 см высоты. Цветки белые, розовые, коричневые, желтые. На одной стрелке в кистевидном соцветии насчитывается до 800 цветков. Важнейшие виды: эремурус мощный — *E. robustus*, околоцветник из 6 компонентов, при основании свободных или немного сросшихся, розовых или белых (Средняя Азия — Тянь-Шань); эремурус кауфмана — *E. kaufmannii*, цветки белые, при основании желтые. Оба вида — эффектные декоративные растения.

Род лук — *Allium*. Луковичные или корневищные растения. Листья двух основных типов: трубчатые и плоские (например, у чеснока — *A. sativum*)¹. Формула цветка лука: $\oplus P_{3+3} A_{3+3} \overline{G}_{(3)}$. Соцветие зонтик, в молодости прикрытый покрывалом (прицветниками), иногда в соцветии развиваются луковички — выводковые почки. Плод — коробочка. Общее число видов 400, в СССР 230. Центр видового разнообразия — Средняя Азия, Китай, Передняя Азия.

Важнейшие виды. Лук репчатый — *A. cepa*. Листья трубчатые, цветочный стебель вздутый, соцветие шаровидное, в диком виде неизвестен, его возможный родоначальник — *A. sylvestris* (Иран). Выведено множество сортов — сладких, острых, полуострых. Острый запах лука обуславливается эфирным луковым маслом (концентрация 0,03—0,05 %). Запасной продукт — сахар (концентрация до 5 %), растения содержат витамины В, С, а также фитонциды, относимые к группе антибиотиков.

¹ Небольшую группу широколистных луков называют черемшой, например *A. ursinum*, *A. victoriale*.

Потребление лука увеличивает выделение желудочного сока («запального»), что способствует лучшему перевариванию пищи. Чеснок — *A. sativum*. Листья плоские, линейные, покрывало с длинным носиком, луковица состоит из многих луковок — деток. Размножается детками и выводковыми почками, широко культивируется. Содержит чесночное масло и гликозид аллин. Лук-поррей — *A. porrum*. Культивируют ради съедобных оснований стебля и листьев. Лук круглый — *A. rotundum* — широко представлен в растительных группировках аридной зоны (степи и полупустыни), иногда — злостный сорняк.

Род лилия — *Lilium*. Растения с черепитчато расположенными луковичными чешуями. Цветки крупные, в кистях или одиночные, околоцветник яркоокрашенный (красный, желтый, сиреневый или чисто белый). Формула цветка: $\oplus P_{3+3}A_{3+3}\underline{G_{(3)}}$. В составе рода 270 видов, распространенных в областях умеренного климата северного полушария. В СССР 15 видов (европейская часть, Сибирь, Дальний Восток, Закавказье). Важнейшие виды. Лилия белая — *L. candidum* (родина Кавказ), лилия однобратственная — *L. monadelphum*, цветки желтые; лилия королевская — *L. regale*, лилия кудрявая (мартагон) — *L. martagon*, распространенная преимущественно на лесных лугах, в светлых лесах, на субальпийских лугах. На территории СССР почти повсеместно. (кроме Средней Азии).

Род тюльпан — *Tulipa*. Многолетние луковичные растения, стебли одиночные, листья широкие или линейные, цветки одиночные, реже по 2—3, околоцветник яркоокрашенный, красный, желтый, белый. Формула цветка: $\oplus P_{3+3}A_{3+3}\underline{G_{(3)}}$. Общее число видов 70, в том числе на территории СССР 63 (преимущественно в Средней Азии). Исключительно эффектные декоративные растения. В культуре известно около 8000 сортов, в основном гибридных. В Голландии создана целая индустрия тюльпанов, поставляющая луковицы во многие страны мира. Наиболее широко распространен в культуре тюльпан геснера — *T. gesneriana*. Цветки этого вида крупные, белой, желтой, красной и других окрасок.

На территории СССР в диком виде растут крупноцветковые формы, которые могут успешно конкурировать с культивируемыми сортами, например тюльпан фостера — *T. fosteriana* (Памиро-Алай), тюльпан великий —

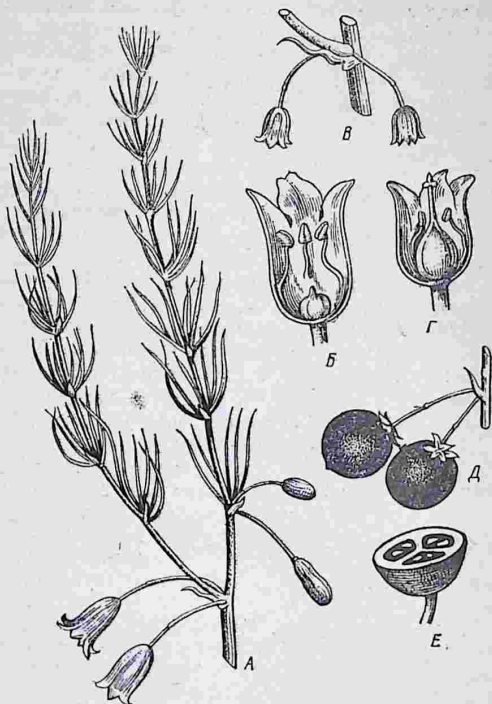


Рис. 135. Спаржа — *Asparagus officinalis*. А — ветвь с тычиночными цветками; Б — тычиночный цветок в продольном разрезе; В — часть репродуктивного побега женского растения; Г — пестичный цветок в продольном разрезе; Д — плоды (общий вид); Е — плод в разрезе

T. indens (Памиро-Алай), тюльпан эйхлера — *T. eichlerii* (Восточное Закавказье) и др.

Род спаржа — *Asparagus*¹. Прямостоячие или вью-

¹ Род спаржа — *Asparagus* еще А. Жюсье (1789) выделял в особое семейство Asparagaceae. Всего 4 рода (около 320 видов). Сюда же относили род иглица — *Ruscus*.

щиеся корневищные растения до 150 см высоты, побеги ветвящиеся, несут собранные в пучки кладодии обычно игловидной формы (они сидят в пазухе редуцированных чешуевидных листьев). Растения двудомные, однополые цветки собраны по 2 или в большем числе в пазухах редуцированных чешуйчатых листьев. Плод — ягода. Общее число видов 120, распространенных в засушливых областях всех континентов мира, кроме Америки. В СССР 24 вида. Наиболее широко известна спаржа лекарственная — *A. officinalis* (рис. 135). Растет на лугах, в степях по всей европейской части, на Кавказе и в Западной Сибири. Деликатесный овощ, культивируемый ради молодых побегов. Содержит аспарагин, имеет лекарственное значение (мочегонное). Два североафриканских вида часто культивируют как комнатные декоративные растения: спаржу перистую — *A. plumosus* и спаржу шпрингера — *A. sprengeri*.

Род ландыш — *Convallaria*. Монотипный род, представленный одним видом — ландышем майским — *C. majalis*. Корневищное растение, широко распространенное в области умеренного климата северного полушария. Околоцветник чисто-белый, сростнолепестный, цветки ароматичные, собранные в кистях. Плод — ягода. Иногда культивируют как лекарственное и декоративное. Выведены крупноцветковые садовые сорта. Ягоды поедаются лисцей.

Род драцена — *Dracaena*. Общее число видов около 40. Древесные растения тропических и субтропических стран, внешне похожи на пальмы. Имеют хозяйственное значение из-за грубого волокна, красящей смолы («драконова кровь»). В СССР в качестве декоративных выращивают в комнатной и оранжерейной культуре. Важнейший представитель — драцена — драконово дерево — *D. draco*. Листья крупные, линейные или линейно-ланцетные. Обнаруженный А. Гумбольдтом на о. Тенериф экземпляр имел возраст около 6000 лет, около 22 м высоты и 14 м в окружности.

Род алоэ — *Aloë*. В роде 250 видов, распространенных в степях Южной Африки. Листовые суккуленты. В СССР распространен преимущественно в оранжерейной и комнатной культуре алоэ древовидный — *A. arborescens*. Нередко его ошибочно называют столетником. Сок этого растения имеет разнообразное применение как в народной, так и в научной медицине. В СССР в Аджарии впер-

вые осуществлена промышленная культура этого ценного лекарственного растения. Сок, добываемый из листьев, — сабур — содержит антрогликозиды и смолистые вещества. Имеет разностороннее применение в медицине: при лечении туберкулеза, как средство, стимулирующее заживление ран, слабительное и др.

Из представителей других родов заслуживают внимания следующие. Иглица понтийская — *Ruscus ponticus* — двудомный корневищный кустарник, ветви видоизменены в листовидные филлокладии с параллельными жилками. Декоративные растения, отличающиеся крупными вечнозелеными листовидными пластинами. Купена лекарственная — *Polygonatum officinale* — травянистое растение с горизонтальным толстым корневищем, побеги несут широкоовальные листья, цветки зеленовато-белые, трубчатые, распространено почти по всей территории СССР, особенно в европейской части. Красоднев рыжий — *Heimerocallis fulva*. Цветки крупные, с яркоокрашенным крупным воронковидным желтым или оранжевым околоцветником. Перспективное декоративное растение. Сассапариль высокий — *Smilax excelsa* — кустарник с лиановидными стеблями, несущими очередные кожистые листья, при основании листьев по 2 усика. Цветки раздельнополые, плод — трехгнездная ягода. Распространен на Кавказе, в Малой Азии, Иране. Всего свыше 20 видов, сосредоточенных в тропических и субтропических странах.

Семейство амариллисовые — Amaryllidaceae

Содержит около 1300 видов (100 родов). Обитают преимущественно в странах с сухим и теплым климатом (Мексика, Южная Африка, Средиземноморье). Представители амариллисовых отличаются от лилейных прежде всего нижней завязью. Универсальная формула цветка: $(\overline{K})_{3+3} \overline{A}_{3+3} \overline{G}_{(3)}$. Плод — коробочка.

Многолетние травы с туникатными луковицами. Семени, как правило, многочленные. Имеют довольно оригинальное строение: маленький зародыш окружен мясистым эндоспермом. Устанавливают прямые родственные связи с предыдущим семейством через гемерокаллисовые (подсемейство *Heimerocalleae*).

Амариллисовые — декоративные растения. Особенно

широко известны роды нарцисс — *Narcissus*, подснежник — *Galanthus*, алстромерия — *Alstroemeria*.

Род агавы — *Agave*. Число видов около 280. Многие из них имеют важное ландшафтное значение в засушливых областях Южной и Центральной Америки¹. Из агав получают алкогольный напиток — пульке и прядильное волокно. Важнейшие виды: агавы американская — *A. americana* и агавы мексиканская — *A. mexicana*.

Род нарцисс — *Narcissus*. Общее число видов свыше 40. Область распространения — западное Средиземноморье. Многолетние луковичные растения с прикорневыми листьями; цветоносный стебель безлистный. Цветки крупные. Околоцветник сростный: внизу трубчатый, у зева с шестилыстным отгибом и сростнолистной желтой коронкой. Часто разводят как декоративное. Важнейшие виды: нарцисс поэтический — *N. poeticus*, нарцисс ложный — *N. pseudo-narcissus*.

Род подснежник — *Galanthus*. Многолетние луковичные растения в числе 8—10 видов. Отличаются высокой декоративностью. Наиболее известен из них подснежник белоснежный — *G. nivalis*. Центр видовой разнообразия — Закавказье, где сосредоточено 6 видов.

Семейство диоскорейные, или бататовые, — *Dioscoreaceae*

Число видов около 650 (10 родов). В СССР 3 вида. Жизненные формы: кустарники, травянистые лианы. Распространены в тропических и субтропических странах обоих полушарий, немногие виды заходят в области умеренного климата. Корневищные (есть вторичный рост!) или клубненосные растения. Побеги с супротивными, реже очередными листьями. Сосуды с лестничной перфорацией. Цветки мелкие, актиноморфные, обычно раздельнополые, с нижней завязью. Универсальная формула цветка: $\text{♀} \oplus P_{3+3} A_0 \overline{G}_{\overline{3}}$; $\text{♂} \oplus P_{3+3} A_{3+3} G_0$. Один из кругов тычинок (внутренний) часто редуцирован.

Важнейший род диоскорей (ямс) — *Dioscorea* — содержит около 600 видов. Из них *D. batatas* (рис. 136), *D. bulbifera* и другие широко культивируют ради клубней, используемых в пищу и на корм скоту. Диоскорей кав-

¹ Некоторые авторы (Эндлихер, 1841; Хатчинсон, 1934) выделяют его в особое семейство Agavaceae (560 видов, 18 родов), куда относят и род *Dracaena*.

казская — *D. caucasica*. Травянистая лиана. Используется в медицинской промышленности (корневища) для получения важнейшего препарата диоспони́на. Введена в культуру.

Некоторые виды диоскорейных, например тестудинария слоновоногая — *Testudinaria elephantipes* (родина

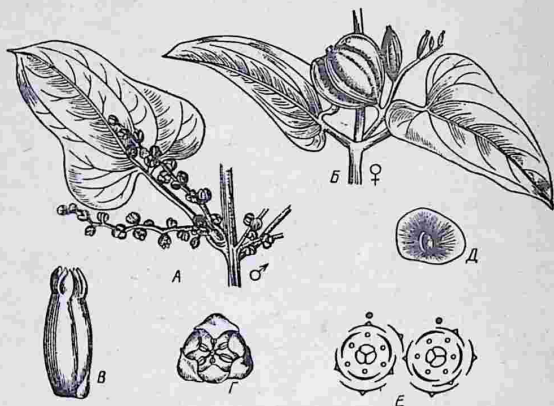


Рис. 136. Диоскорей — *Dioscorea batatas*. А — репродуктивные побеги мужского и Б — женского растений; В — пестичный цветок; Г — тычиночный цветок; Д — семя; Е — диаграммы цветков

Южная Африка — Капская область), отличаются оригинальным строением. Надземная часть растения состоит только из одного междоузлия. Образует огромные съедобные клубни, достигающие массы 1,5—2 т («хлеб кафров»).

Семейство ирисовые, или касатиковые, — *Iridaceae*

Число видов 1500 (70 родов). Основные жизненные формы: многолетние травы — корневищные, иногда клубневидноутолщенные, луковичные, клубнелуковичные, полукустарники (редко). Распространены на всех континентах мира, но преимущественно в Южной Африке, тропической Америке, а также в Средиземноморье. В СССР

120 видов (5 родов). Листья двухрядные, обычно налегающие. Членики сосудов с лестничной и простой перфорацией. Цветки одиночные (шафран — *Crocus*) или в соцветиях (ирис — *Iris*); полисимметрические (слегка зигоморфные), обоеполые. Завязь нижняя, рыльце лепестковидно расширенное, тычинок 3; универсальная формула цветка: $\oplus$ или $\uparrow P_{3+3} A_{3+0} \overline{G}_{(3)}$. Плод — многосеменная коробочка. Много декоративных: гладиолус (шпажник) — *Gladiolus*, крокус (шафран) — *Crocus*, ирис (касатик) — *Iris*.

В составе рода ирис около 300 видов, некоторые из них, в частности. *I. florentina* и др., культивируются для нужд фармацевтической и парфюмерной промышленности ради ароматических клубней — «фиалковый корень». В природных растительных группировках европейской части СССР и в Сибири часто встречаются ирис болотный — *I. pseudacorus* (цветки желтые), ирис сибирский — *I. sibirica* (цветки синие). В качестве декоративного часто разводят ирис бледный — *I. pallida*, ирис флорентийский — *I. florentina* и др.

Род шафран (крокус) — *Crocus* содержит около 50 видов. Это травянистое растение со своеобразным подземным органом — клубнелуковицей. Завязь пестика во время цветения находится в почве. Плод — коробочка — выносятся из почвы лишь в период созревания семян. Одни виды шафранов цветут весной, например шафран сусанский — *C. susianus* (Крым), другие — осенью, например шафран прекрасный — *C. speciosus* (Крым, Кавказ). Шафран посевной — *C. sativus* известен только в культуре (рис. 137). Его возделывают ради рылец пестиков, из которых получают шафран (используют в кулинарии).



Рис. 137. Шафран посевной — *Crocus sativus*.
А — общий вид растения;
Б — столбик с рыльцами;
В — плод

Семейство бромелиевые, или ананасные, — *Bromeliaceae*

Около 2000 видов (50 родов), преимущественно эпифитов. Общее распространение — Америка, главным образом Южная. Универсальная формула цветка: $\oplus \text{Ca}_3\text{Co}_3\text{A}_{3+3}\text{G}_{(3)}$ (завязь от верхней до нижней). Плод — коробочка или ягода. Много декоративных видов. Особенно большое практическое значение имеет ананас культурный — *Ananas comosus*. Его возделывают ради сладких, сочных и ароматных соплодий (в образовании соплодий принимают участие плоды, обычно лишенные семян, сильно утолщенные кроющие листья и ось соцветия). Травянистый многолетник. Цветонос развивается на 2—3-й год. Родина — Бразилия.

Семейство ожиковые, или ситниковые, — *Juncaceae*

В составе семейства около 350 видов, распространение — от тропической зоны до арктической.

Виды ожиковых подразделяют на 8 родов, 2 из них представлены на территории СССР 90 видами: род ситник — *Juncus* — 65 видов, род ожика — *Luzula* — 25.

По-видимому, ожиковые — наиболее редуцированная в связи с ветровым опылением группа лилейноцветных. Характер редукции сходен с таковым у осокоцветных. Но кроме того, у осоковых и ожиковых сходна структура семени: там и здесь крахмалистый эндосперм окружает зародыш.

Все ожиковые представлены травянистыми жизненными формами: однолетними или многолетними (корневищными) травами. Стебли неветвистые, цилиндрические или сплюснутые, внизу покрыты влагалищами листьев. Листья длинные, плоские или цилиндрические. Цветки полисимметрические (правильные), обоеполые, собранные в метельчатые, щитковидные или головчатые соцветия. Околоцветник пленчатый, чашечковидный. Общая структура цветка выражается формулой: $\oplus \text{P}_{3+3}\text{A}_{3+3}\text{G}_{(3)}$. Плод — коробочка, многосеменная или семян всего 3. Ветроопыляемые растения.

Иногда ожиковые рассматривают в ранге особого монотипного порядка. Два крупнейших рода почти всецело сосредоточены в северном полушарии (ситник — 225 видов и ожика — 80 видов). Важнейшие представи-

тели рода ситник: ситник расходящийся — *Juncus effusus*, ситник неопределенный — *J. ambiguus* и др.

Представители рода ожик: ожика волосистая — *Luzula pilosa* — растение тенистых лесов; ожика слабо-волосистая — *L. subpilosa* — растение светлых лесов (дубовые рощи и сосновые леса), ожика бледная — *L. pallescens* — обычна на лугах. Ожиковые — переходное семейство между лилейными и осоковыми.

Порядок Орхидоцветные — Orchidales

Поскольку настоящий порядок состоит всего из одного семейства, характеристики порядка и семейства совпадают. Иногда, например Г. Лавранс (1951), к порядку Мелкосемянных — *Microspermae* относят 2 семейства: *Orchidaceae* и *Wurmanniaceae*. В последнем 125 видов (3 рода). Более близки к семейству ирисовых (лилейноцветных) и семейству гипоксидовых — *Hypoxidaceae*.

Семейство орхидные — *Orchidaceae*

Исключительно полиморфное и вместе с тем монолитное семейство, охватывающее от 20 000 до 30 000 видов¹, во флоре СССР 122 вида (42 рода). По полиморфизму и филогенетической монолитности орхидные можно сравнить только с астроцветными. Распространены в тропических лесах Южной Америки (центр видового разнообразия) и Юго-Восточной Азии. Однако приспособленные к холоду (криофильные) виды далеко проникают в высокие широты и достигают областей холодного климата. Практически орхидные не встречаются только в полярных областях и пустынях.

Основные жизненные формы: в тропических лесах — исключительно многолетние травы, в основном эпифиты с развитыми воздушными корнями, иногда лиановидные в условиях умеренного и холодного климата — наземные травы с ползучим, иногда укороченным корневищем или корневыми клубнями, часто сапрофиты (иногда высоко-специализированные — лишённые хлорофилла). Побеги с

¹ Б. Козо-Полянский (1965) называет цифру 17 000, Л. Амберг (1960) — 20 000, А. Тахтаджян (1966) — 30 000, Г. Лавранс (1951) — 10 000—15 000 видов.

очередным, реже супротивным или мутовчатым расположением листьев, стебли развиты слабо (иногда клубневидно утолщенные), особенно у эпифитов, их ветвление симподиальное или моноподиальное. Гистологические элементы ксилемы примитивной структуры.

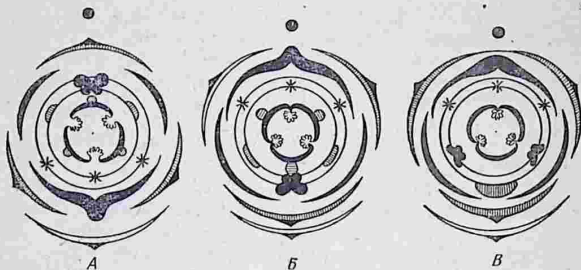


Рис. 138. Диаграммы цветков орхидных — *Orchidaceae*. А Б — цветки с одной тычинкой до и после поворота цветка; В — цветок с двумя тычинками

Цветки разнообразного, но всегда высокоспециализированного строения — приспособление к перекрестному опылению при помощи птиц и насекомых. Основные формы цветка иллюстрируются диаграммами (рис. 138). Основная модель цветка: трехчленный пятикруговой, но андроцей (в типе A_{3+3}) редуцирован до одной тычинки, срастающейся со столбиком пестика в колонку — гиностемий. Реже тычинок больше. Цветки обычно резко зигоморфные, обоеполые (редко раздельнополые), у многих претерпевают скручивание завязи (резупинацию) вокруг вертикальной оси на 180° . Чашелистики в числе 3, часто лепестковидные, обычно неравные или срастающиеся, лепестков 3 или 2, из них боковые — более мелкие и одинаковые по форме и окраске с чашелистиками, третий — губа очень варьирует по строению, размерам и окраске.

Андроцей состоит из одной тычинки, реже 2 или 3(5), пыльцевые зерна соединены в комочки, именуемые поллиниями, или в один комок, снабженный ножкой с липкой подушечкой — поллинарий. Гинецей из 3 плодолистиков, образующих нижнюю завязь. Плод — коробочка, семена очень мелкие.

Орхидные представляют собой вершину эволюционного развития, выраженную в очень высокой специализации как в отношении экологических условий, так и в отношении перекрестного опыления¹. Особенно показательны приспособления к эпифитному образу жизни, что выражено в специализации корней: для прикрепления, гетеротрофного (сапрофитного) питания, получения воды из атмосферы, фотосинтеза. У орхидных цветки долгое время не увядают, что, по-видимому, связано с очень большим периодом времени от опыления до оплодотворения (у некоторых видов этот период тянется до 12 недель). Как и у наиболее высокоэволюционировавших двудольных — астроцветных, здесь отмечается широкое распространение апогамии. Но здесь также утрачено двойное оплодотворение как следствие редукции зародышевого мешка, а следовательно, утрачен и эндосперм. С другой стороны, у астроцветных эволюционировали и соцветия, а не один цветок, как у орхидных.

Важнейшие роды и виды.

Род ятрышник — *Orchis*. Многолетние корнеклубневые растения с колосовидным соцветием (рис. 139). На

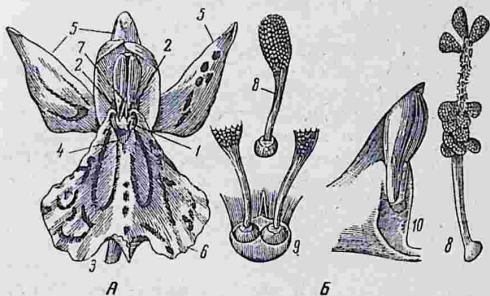


Рис. 139. Строение цветка однотычиночных орхидных. А — ятрышник пятнистый — *Orchis maculata*; Б — ятрышник мужской — *O. mascula*:

1 — рыльце, 2 — стаминодии, 3 — шпорец, 4 — вход в шпорец 5 — внешние доли околоцветника, 6 — губа, 7 — клювик, 8 — поллиний, 9 — сумочка с подушечками, 10 — колонка (вид сбоку)

территории СССР 36 видов, распространенных почти повсеместно на хорошо увлажненных и горных лугах. Наиболее обычны ятрышник шлемоносный — *O. militaris*, ятрышник пятнистый — *O. maculata*.

¹ По данным Л. Джари (1960), центром происхождения (по числу древних видов, а возможно, и видовой разнообразия) является Юго-Восточная Азия.

Род башмачок — *Cypripedium*. Корневищные растения, стебель с несколькими влагалищными листьями, цветки верхушечные, по одному или по два (тычинок 2, третья видоизменена в лепестковидную пластинку — стаминодий). На территории СССР всего 4 вида. Наиболее обычен башмачок настоящий — *C. calceolus*. Распространен преимущественно в светлых лесах и на вырубках европейской части, Восточной Сибири, Дальнего Востока.

Из представителей других родов следует отметить как наиболее распространенные следующие виды: любку двулистную — *Platanthera bifolia* с ароматичными белыми цветками, гнездовку настоящую — *Neottia nidus-avis* с явно редуцированными чешуйчатыми листьями, желто-бурым стеблем (сапрофит) и ароматичными цветками (медовый запах); кокушник душистый — *Gymnadenia odoratissima* — корневищное растение с двулистным стеблем и соцветием — многоцветковой кистью, декоративное, растущее на сырых местах (европейская часть СССР, Кавказ, Сибирь, Средняя Азия).

Значение орхидных — прежде всего в их декоративности. Это самые дорогостоящие декоративные растения (долгоцветущие, но культивируемые только в оранжереях при высокой влажности воздуха). К орхидным относится важное ароматическое (вкусовое) растение, широко используемое в кондитерском производстве, — ваниль — *Vanilla planifolia* (лиана тропических лесов). Родина — Мексика.

Группа порядков Чешуецветные — *Glumiflorae*

Специализированная, достаточно естественная группа, охватывающая 2 крупнейших порядка важнейшего значения в природе и хозяйственном отношении. Многие виды и видовые комплексы составляют основу растительных ландшафтов степей, лугов, болот, прерий, саванн. Преобладают многолетние травы с особым типом ветвления. Так, например, для типичного представителя чешуецветных злака канареечника — *Phalaris canariensis* характерно ветвление на уровне почвы или в верхнем горизонте почвы (симподиальное корневищное ветвление). Ветвление воздушных стеблей наблюдается лишь изредка, например у некоторых бамбуковых, вейника — *Calamagrostis lanceolata*, у которых боковые побеги с двух-

рядным расположением листьев развиваются внутривлагалищно на уровне 1—4-го узлов.

Стебли чешуецветных несут очередные влагалищные листья или бывают безлистные. Околоцветник простой или редуцированный в связи с ветровым опылением. Он состоит из чешуек, щетинок, волосков, иногда цветки голые; в этом смысле наблюдается как бы параллелизм с группой порядков Безлепестных однопокровных двудольных.

Два порядка: Осокоцветные и Мятликоцветные (Злакоцветные).

Порядок Осокоцветные — Cyperales

Порядок с одним семейством, поэтому общая характеристика порядка и семейства — Сурегасеае — совпадает. Общее число видов около 4000 (95 родов). Основные жизненные формы: многолетние корневищные травы с длинными или короткими симподиально ветвящимися корневищами, образующими плотные кусты-дернины или кочки; изредка корневища клубневидные. Иногда однолетние травы.

Представители порядка встречаются во всех флорах мира. Большинство видов — обитатели тропических стран. В умеренном и холодном поясе некоторые роды и особенно виды представлены огромным числом особей и являются важнейшими компонентами растительного покрова, особенно на болотах. По строению семязачатка и семени осокоцветные близко примыкают к лилейноцветным. Родственные взаимоотношения названных порядков через семейство ситниковых — Juncaceae совершенно очевидны. Наиболее достоверным связующим звеном служит род *Oreobolus* (семейство осоковых), распространенный в южном полушарии: Новая Зеландия, Австралия, Южная Америка. Кроме того, заслуживает внимания род офика — *Luzula* (семейство ситниковых).

Стебли чаще трехгранные, например у осок — *Carex*, редко цилиндрические, например у камыша — *Scirpus*, внутри выполнены паренхимной тканью, слабо дифференцированы на узлы и междоузлия. Структура гистологических элементов — сосудов неоднородна: перфорация в осях соцветий лестничная, в стеблях — преимущественно лестничная, в корнях — простая или изредка лестничная. Листья расположены по трем сторонам стебля,

линейные или линейно-ланцетные, часто с завернутыми вниз краями, влагалища почти всегда замкнутые.

Околоцветник полностью атрофирован (сыть, осока) или сильно редуцирован и представлен в виде 6 или мень-

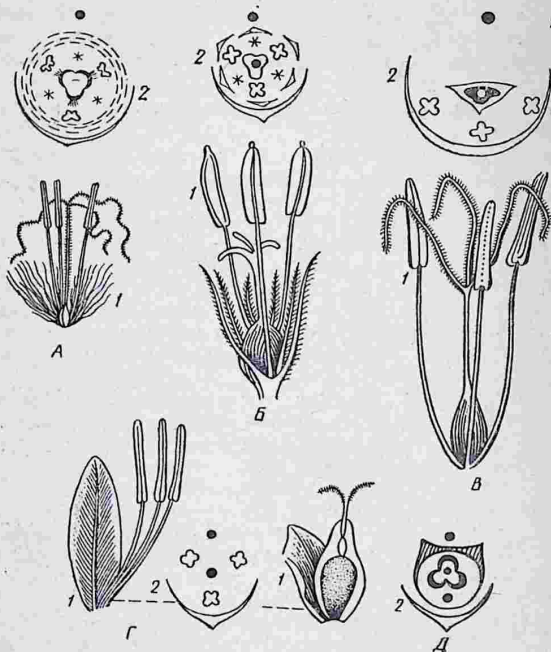


Рис. 140. Общий план строения цветка. А — пушицы — *Eriophorum*; Б — камыша — *Scirpus*; В — сыти — *Cyperus*; Г, Д — тычиночный и пестичный цветки осоки — *Carex*:

1 — цветок, 2 — диаграмма

шего числа пленочек (камыш), реже в виде многих щетинок (пушица). Андроей только из одного круга, как правило, с 3 тычинками. Гинецей образован 3 или 2 плодolistиками, завязь верхняя, одногнездная, с одним семя-

зачатком; столбик несет 3 или 2 довольно длинных нитевидных рыльца. Основные модели цветка показаны на рис. 140. Плод — трехгранный шаровидный или сплюснутый орешек (собственно осоки — *Carex*). Семя с эндоспермом, окружающим зародыш.

Соцветия колосовидные, метельчатые или головчатые, состоящие из многоцветковых (реже одноцветковых) колосков, расположенных в пазухах листовидных или кожистых прицветных листьев.

Цветки обоеполые (сыть — *Cyperus*, камыш — *Scirpus*, пушица — *Eriophorum*) или раздельнополые. В последнем случае растения однодомные, но изредка встречаются и двудомные (осоки — *Carex*). У однодомных осок наблюдается следующее распределение пестичных и тычиночных цветков: а) колоски состоят только из пестичных или только из тычиночных цветков; б)

колоски обоеполые, т. е. в одной части колоска находятся только пестичные цветки, а в другой только тычиночные. При основании цветка расположен видоизмененный прицветник, называемый кроющей чешуей. Пестичный цветок осоки кроме кроющей чешуи защищен мешочком, образованным путем срастания двух прицветников (рис. 141).

У осоки так называемый женский колосок является не простым, а сложным колосом, поскольку в пазухах кроющих чешуй находятся не цветки, а одноцветковые колоски. Это подтверждается случаями, например у *Carex acutiformis*, когда в пазухе кроющей чешуи находятся 2 цветка (второй тычиночный). В результате редукции второго цветка его прицветник срастается с прицветником оставшегося пестичного цветка, образуя таким образом мешочек. Формы и размеры мешочка — важные систематические признаки (рис. 142).



Рис. 141. Схема формирования однополого (пестичного) цветка осоки. А — двухцветковый колосок *Elyna* (пестичный и тычиночный цветки расположены на одной оси); Б — одноцветковый колосок переходного типа (пестичный цветок без сформированного мешочка); В — цветок осоки (мешочек — urticulus уже сформирован за счет кроющего листа женской оси второго порядка):

1 — ось сложного соцветия, 2 — ось колоска, 3 — кроющий лист колоска, 4 — кроющий лист цветка, 5 — мешочек



Рис. 142. Некоторые виды осок. А — осока стройная — *Carex gracilis*; Б — осока заячья — *C. leporina*; В — осока войлочная — *C. tomentosa*; Г — осока лесная — *C. sylvatica*; Д — осока волосистая — *C. pilosa*;

1 — общий вид растения, 2 — мешочек, 3 — поперечный разрез мешочка, 4 — кроющая чешуя

Во флоре СССР наибольшим видовым разнообразием представлены роды осока, пушица, камыш и сыть. Растут в европейской части СССР (между Днестром и Днепром), а также в Закавказье (луга, светлые леса).

Осоковые имеют определенную хозяйственную ценность. Так, осоки степей, пустынь, многих горных районов — неплохие пастбищные растения. Осока песчаная — *Carex arenaria* используется для укрепления подвижных песков. В народной медицине используют водный настой корневища в качестве мочегонного и потогонного средства, а также при подагре, ревматизме и простудных заболеваниях. Эфирные масла обнаружены в корневищах только немногих видов осок. Алкалоиды найдены в осоке парвской — *C. brevicollis* и близкой к ней осоке микелли — *C. michelli*. Алкалоид бревиколлин ядовит для скота (вызывает аборт). На базе этого алкалоида создан препарат, применяемый в гинекологической практике. Некоторые виды применяются для плетения циновок. Имеются декоративные виды. Осоки сырых и болотистых местообитаний с грубой консистенцией побегов плохо поедаются скотом. Некоторые виды пушицы, например *Eriophorum vaginatum*, играют заметную роль в торфообразовании («пушицевый торф»). Сыть съедобная, или чуфа, — *Cyperus esculentus* образует корневые клубни, употребляемые в пищу как лакомство (культивируют в субтропиках). Папирус — *Cyperus papyrus* (тропическая Африка, Сицилия) в древние времена использовали вместо бумаги для письма. Камыш лесной — *Scirpus sylvaticus* — кормовое растение.

Важнейшие роды и виды.

Род осока — *Carex*. Один из наиболее полиморфных родов среди покрытосеменных. Общее число видов от 1500 до 2000, в том числе во флоре СССР 400. Многолетние травы с подземными корневищами. Стебли обычно трехгранные, изредка округлые. Листья линейные, с замкнутыми влагалищами. Цветки однополые, тычиночные с 3 тычинками (редко меньше), пестичные, окруженные мешочком с двураздельным носиком или без него, завязь имеет столбик, который несет 2—3 рыльца. Плод — трехгранный или сплюснутый орешек.

Многие виды, растущие на территории СССР, встречаются и в Скандинавии, и в Канаде — бореально-циркумполярное распространение, например осока плетевидная — *C. chordorrhiza*, осока сероватая — *C. canescens*.

Многие виды — основные компоненты болотных растительных группировок, например осока пузырчатая — *C. visicaria*, осока вздутая — *C. rostrata*, осока двутычиночная — *C. diandra*, осока двудомная — *C. dioica* и др.

На лугах часто встречаются осока острая — *C. acuta*, осока лисья — *C. vulpina*, осока заячья — *C. leporina* (рис. 142, Б), осока двухрядная — *C. disticha*, осока дернистая — *C. caespitosa*, на мокрых лугах, переходных к болотам, осока стройная — *C. gracilis* (рис. 142, А), осока береговая — *C. riparia*, осока заостренная — *C. acutiformis*. В степных фитоценозах чаще всего распространена осока низкая — *C. humilis*.

Многие осоки встречаются в лесных растительных сообществах, например осока лесная — *C. sylvatica* (рис. 142, Г), осока звездчатая — *C. stellulata*, осока горная — *C. montana*, осока волосистая — *C. pilosa* (рис. 142, Д) и др.

В песчаных пустынях Средней Азии широко распространена осока вздутая — *C. physodes*.

Род **болотница** — *Eleocharis*. Полиморфный род, виды которого распространены на всех континентах мира. Общее число видов свыше 80, на территории СССР — 25.

Многолетние и однолетние растения — обитатели сырых лугов, берегов водоемов, болот, а также субальпийских лугов. Типичный представитель — болотница пятицветковая — *E. quinqueflora* (почти повсеместно от северо-восточной части Кольского п-ва до Крыма и Кавказа, а также в Сибири, на Дальнем Востоке, кроме Средней Азии).

Род **камыш** — *Scirpus*. Свыше 400 видов, широко распространенных на всех континентах мира, особенно в тропической и субтропической зонах. На территории СССР 19 видов. Многолетние корневищные или однолетние растения, часто встречающиеся по берегам водоемов, в воде, на болотах. Представитель рода — камыш озерный — *S. lacustris*. В лесах и на влажных лугах нередко встречается камыш лесной — *S. sylvaticus*.

Род **пушица** — *Eriophorum*. В составе рода 20 видов, распространенных преимущественно в северном полушарии (Арктика, лесная зона, высокогорья), во флоре СССР 12 видов. Наиболее широко встречается пушица влагалищная — *E. vaginatum* на болотах, главным образом сфагновых, в тундре. Как и другие виды, пушица

имеет важное значение в торфообразовательных процессах. Служит одним из главных кормов леммингов, которые поедаются песком. На гипново-осоковых болотах распространена пушица узколистная — *E. angustifolium*.

Порядок Мятликоцветные, или Злакоцветные, — Poales, Graminales

Мятликоцветные включают одно семейство мятликовых — Роасеае. Иногда выделяют порядок Пленчатоцветных, куда относят также семейство осоковых, конвергентно с ним сходное.

Злаки резко и принципиально отличаются от осок. Один из признаков различия — структура семени: у злаков зародыш прилегает к эндосперму сбоку, тогда как у осоковых зародыш окружает эндосперм. Важны отличия в структуре стебля (побега). Семейство мятликовых объединяет от 7500 до 10 000 видов (около 700 родов). Среди них есть виды-космополиты. Максимальное разнообразие жизненных форм приурочено к субтропическим и тропическим странам: деревья до 30—40 м высоты, кустарники, но преимущественно многолетние и однолетние травы.

Филогенетически мятликовые хорошо обособлены, а их генетические связи с ситниковыми (порядок Лилейноцветные) представляются отдаленными. По-видимому, злаки должны сближаться с порядком Epantioblastae (или Faginosae), также имеющим семена с мучнистым эндоспермом и боковым зародышем. Широко распространены представления о мятликовых как о редуцированной группе лилиецветных в связи с переходом к ветроопылению. Связующее звено — род стрептохета — *Streptochaeta*. Это южноамериканский злак, цветок которого по структуре близок к цветку лилиецветных: 3 цветковые пленки (лодикулы), 3 цветковые чешуи, андроцей из 6 компонентов (в двух кругах), гинецей из 3 сросшихся плодолистиков. В СССР этот порядок представлен семейством коммелиновых — Commelinaceae. Стебель у видов этого семейства несколько напоминает соломинку злаков, а цветок построен так же, как у лилейных.

Общая характеристика порядка Poales (Graminales) и семейства Роасеае совпадает.

Стебель преимущественно цилиндрический, соломина, полый в междоузлиях (редко выполненный, например у кукурузы — *Zea mays*, сахарного тростника — *Saccharum officinarum*, сорго — *Sorghum durra* и др.). В основании междоузлий имеется зона роста — вставочная меристема. Членики сосудов, как правило, с простой перфорацией. Листья очередные и двухрядные, состоят из двух основных частей: листовой пластинки и влагалища, обычно расчлененного вдоль щелью, — открытого. На границе между ними сверху расположен язычок, а иногда и ушки. Язычок обычно в виде пленки, небольшого гребневидного валика или в виде волосков (иногда отсутствует, например у куриного проса — *Echinochloa crus-galli*). Иногда же, как у многих бамбуков, листья дифференцированы на листовую пластинку и черешок.

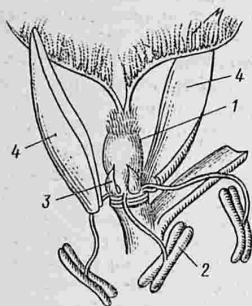


Рис. 143. Строение цветка злака:

1 — пестик (гинецей), 2 — тычинки (андроцей), 3 — цветковые пленки (лодикулы), 4 — цветковые чешуи

Цветки мелкие, обоеполые, реже раздельнополые (растения однодомные), собраны в многоцветковые или одноцветковые колоски, а эти последние

в свою очередь в колосовидные, метельчатые или султановидные, редко кистевидные соцветия. Основным структурным элементом любого соцветия является колосок с супротивным расположением прицветников (брактей) или колосковых чешуй. Цветков в колоске от 1 и больше (до 50), каждый цветок развивается в пазухе прицветника (или нижней цветковой чешуи, или нижней брактей).

Исходная модель цветка — трехмерный цветок по общему типу однодольных. Такой цветок можно наблюдать только у немногих современных злаков, например у *Streptochaeta* (Южная Америка), где даже гинецей при заложении трехчленный. Более заметно редуцирован цветок у риса, бамбука (род *Sasa*) и большинства современных представителей. По мнению многих авторов, он

низведен до 2(3) цветочных пленок (lodiculae). Тычинки обычно в числе 3 (наружного круга), реже 2 или одной (душистый колосок — *Anthoxanthum odoratum*, цинна — *Cinna*), но иногда в числе 6 у риса (*Oryza*) или даже большем (у некоторых бамбуков).

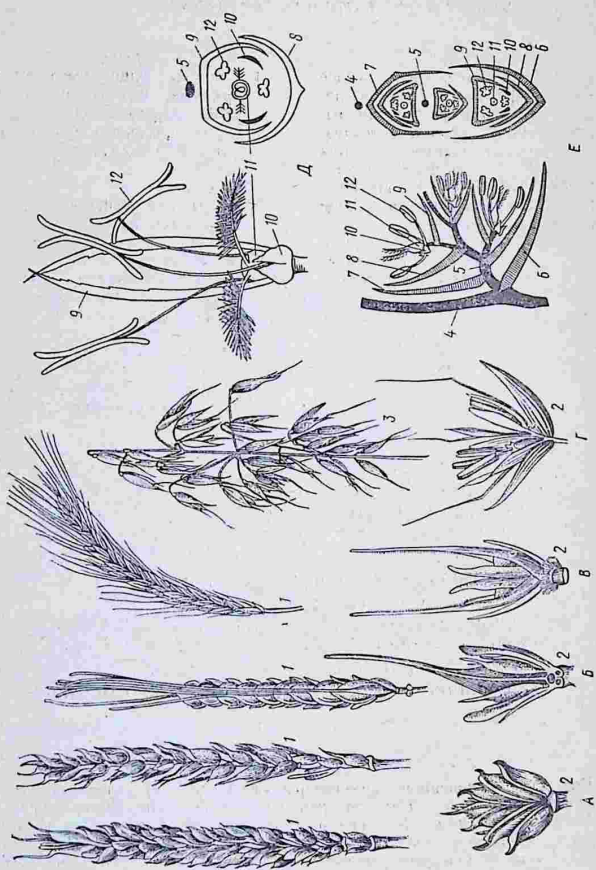
Гинецей простой, исходное число плодолистиков 3. У современных представителей число компонентов 2 или всего один в связи с редукцией одного или двух плодолистиков из трех. Завязь верхняя, всегда с одним семязачатком. Модели колоска и цветка в виде обобщенных схем и диаграмм показаны на рис. 143 и 144. Плод — зерновка. Зародыш прилегает к эндосперму сбоку. Кожистый околоплодник сростается с кожурой семени¹.

Семейство мятликовые (злаки) многие ученые классифицируют по-разному. Русские ботаники Н. Абдулов и Р. Рожевиц подразделяют семейство на два подсемейства, затем в рамках каждого из них выделяют систематические группы более дробного ранга — трибы. Известный немецкий систематик А. Энглер выделяет 9 подсемейств. В настоящем курсе виды распределены в 3 подсемейства: бамбуковидные — *Bambusoideae*, мятликовидные — *Poaeoideae*, просовидные — *Panicoideae*.

Мятликовые — высокоспециализированная группа растений (порядок). В отношении особой структуры цветка нет единого мнения. Возможно, цветок здесь голый — безлепестный. В этом случае цветковые чешуи и пленки не что иное, как видоизмененные верховые листья — брактееи: прицветник — нижняя цветковая чешуя (*palea inferior*), обращенный к оси двойственный предлист — верхняя цветковая чешуя (*palea superior*). Развитие цветка у злаков легко представить путем сравнения теоретической диаграммы по Шустеру (рис. 145) и типичного строения колоска и цветка у современных злаков (см. рис. 144).

Все же мятликовые имеют коренное филогенетическое сходство и с пальмовыми, и с лилейными. Сходство же злаковых с осоковыми вероятнее всего появилось как результат параллельного развития и уподобления на пути вторичного приспособления к ветровому опылению.

¹ В некоторых случаях, например у ячменя — *Hordeum*, околоплодник также сростается с цветковыми чешуями.



Однако эта конвергенция настолько совершенна, что нередко возникают затруднения в определении злаков и осок, особенно в вегетативном состоянии.

Злаки

1. Стебель более или менее цилиндрический, внутри полый, состоит из хорошо выраженных узлов и междоузлий (выполненные стебли только у кукурузы, сахарного тростника и сорго).
2. Влагалища листьев чаще всего открытые.
3. Соцветия и цветки обоеполые, исключения крайне редки (кукуруза — *Zea mays*).
4. Плод — зерновка.

Осоки

1. Стебель чаще всего трехгранный, внутри выполненный паренхимной тканью, слабо дифференцирован на узлы и междоузлия.
2. Влагалища листьев почти всегда замкнутые.
3. Соцветия и цветки чаще всего раздельнополые (из осковых обоеполые цветки имеют: сыть — *Cyperus*, ситничек — *Junculus*, камыш — *Scirpus*, пушица — *Eriophorum*).
4. Плод — трехгранный, шаровидный или более или менее сплюснутый орешек.

Важнейшие диагностические признаки — репродуктивные, т. е. признаки структуры соцветия и цветка: число и структура колосковых чешуй, число цветков в колоске, число и строение цветковых чешуй (наличие или отсутствие ости у нижней цветковой чешуи). Из вегетативных признаков важнейшее значение имеют строение язычка, ушек и характер опушения.

Значение злаков в жизни природы и человека исключительно велико. В природных растительных группировках, особенно в луговых и степных, они играют доминирующую роль. Даже в травянистом покрове

Рис. 144. Главнейшие культивируемые злаки. А — сложный колос пшеницы мягкой — *Triticum aestivum*; Б — ячменя двухрядного — *Hordeum distichum*; В — ржи посевной — *Secale cereale*; Г — метелка овса посевного — *Avena sativa*, внизу колоски тех же культур; Д — схема и диаграмма цветка злака; Е — схема и диаграмма трехцветкового колоска злака:

1 — сложный колос, 2 — колосок, 3 — метелка, 4 — ось колоса, 5 — ось колоска, 6 — наружная колосковая чешуя, 7 — внутренняя колосковая чешуя, 8 — наружная (нижняя) цветковая чешуя, 9 — внутренняя (верхняя) цветковая чешуя, 10 — цветковые пленки (лодикулы), 11 — гинецей, 12 — андроцей

некоторых типов лесов, например широколиственных, злаки составляют до 50 % общего урожая сена. По данным И. Ларина, в СССР злаки составляют 25—80 % общего урожая фитомассы сенокосов и пастбищ. В отдельных же регионах страны, например в степном, зла-

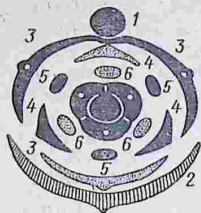


Рис. 145. Теоретическая диаграмма цветка злака (редуцированные части показаны пуш-тиром):

1 — ось колоска, 2 — нижняя цветковая чешуя (palea inferior), 3 — верхние цветковые чешуи (palea superior) образуют внешний круг околоцветника, 4 — пленки (lodicae) — листки внутреннего круга околоцветника, 5, 6 — тычинки наружного и внутреннего круга (по Шустеру)

ки составляют 80—90 % всего урожая кормовых трав. Важнейшее кормовое значение в составе сенокосов и пастбищ имеют виды таких родов: пырей — *Agropyron*, овсяница — *Festuca*, костер — *Bromus*, мятлик — *Poa*, лисохвост — *Alopecurus*, тимофеевка — *Phleum*, полевица — *Agrostis*, ежа — *Dactylis*, ковыль — *Stipa*. Злаки используют в качестве текстильных и лекарственных растений. Некоторые имеют важное значение в закреплении песков, например виды родов аристида — *Aristida*, колосняк — *Elymus* и др. Виды некоторых родов — объекты мирового земледелия, возделывающиеся ради получения первоочередных продуктов питания: хлеба, крупы, сахара и др. Главнейшие из них: пшеница — *Triticum*, рожь — *Secale*, рис — *Oryza*, кукуруза — *Zea*, ямень — *Hordeum*, сорго — *Sorghum*, овес — *Avena*, просо — *Panicum*, сахарный тростник — *Saccharum* и др.

Подсемейство бамбуковидные — Bambusoideae

Подсемейство охватывает около 600 видов. Корневищные одревесневающие растения. Сосредоточены преимущественно в тропических и субтропических странах. В СССР встречаются только 3 вида рода саса — *Sasa*. Это относительно мелкие растения, до 3 м высоты и 1 см диаметром, произрастающие на Сахалине и Курильских о-вах. В основных местах произрастания бамбуки — крупные растения до 30, а иногда и 40 м высоты. Колоски

одно-, многоцветковые. Цветки обоеполые: тычинок обычно 6(3+3), иногда больше (до 20—30); пестик один, столбиков 2 (редко 3). Плод — зерновка, иногда ягодовидный. Большинство видов монокарпика, т. е. цветут один раз, затем надземные побеги отмирают. Известны и поликарпика. Бамбуки имеют исключительно широкое практическое применение, главным образом как строительный и поделочный материал (водопроводные трубы, мосты, мебель, шторы, шляпы и многие другие бытовые изделия) и как овощи (молодые побеги). Бамбуки обычно размножают корневищами. Они характеризуются рекордно быстрым ростом. В отдельных случаях суточный прирост составляет 1 м длины. В благоприятных условиях за 4—6 недель некоторые виды достигают 15—20 м высоты. В западной Грузии (районы Чаквы и Махинджаури) в условиях полевой культуры произрастают бамбуки, относимые к родам филлостакхис — *Phyllostachys* и арундинария — *Arundinaria*.

Подсемейство мятликовидные — Poaeoideae

Для представителей подсемейства мятликовидные типичны 2 колосковые чешуи, многоцветковые или одноцветковые колоски и большей частью пленчатые язычки листьев. Имеют достаточно однородную хлорофиллоносную паренхиму в листьях. Сюда входят многие роды первостепенного экономического значения, поскольку к ним относятся важнейшие хлебные и крупяные культуры, а также кормовые травы.

Род пшеница — *Triticum*. Общее число видов 19, из них только 4 известны в естественных условиях, остальные — в культуре или одичавшие. На территории СССР — 13, главным образом в Грузии (центр видового разнообразия, а возможно, и родина пшениц). Основные жизненные формы — однолетние и двулетние травы. Растения самоопыляющиеся и перекрестноопыляющиеся ветром. Колоски 3—7-цветковые (дают плоды — зерновки, как правило, лишь нижние 2—3 цветка). Соцветие — сложный колос. Основная хлебная культура мирового сельскохозяйственного производства. Известно около 4 тыс. сортов.

Пшеница, как и рис, — важнейший продукт питания. Основное значение в СССР имеют 2 вида. Пшеница твердая — *T. durum* — один из наиболее распространен-

ных в культуре, особенно в южных районах страны (Поволжье, Кавказ, Западная Сибирь). Дает самое высококачественное зерно для выделки манной крупы, макарон, крупчатой муки. Пшеница мягкая — *T. aestivum*. По занимаемым площадям сорта этого вида стоят на первом месте. Культура сосредоточена в степных и лесостепных районах, вместе с тем продвинута далеко на север (Ленинградская область, Сибирь).

Из других видов можно отметить пшеницу однозернянку — *T. monospermum* и пшеницу двузернянку — *T. dicossum*: яровые сорта, возделывающиеся довольно ограниченно (районы Закавказских республик и Татарской АССР), урожайность их низка, зерно обмолачивается с трудом.

Род рожь — *Secale*. В составе рода 8 видов (иногда выделяют больше — до 13), распространенных в области умеренного климата, преимущественно в горных районах северного полушария. Растения однолетние, двулетние и многолетние. У диких видов стержень колоса ломкий.

Во флоре СССР 5 видов, сосредоточенных на Кавказе. Один из видов — дикая рожь — *S. sylvestre* характеризуется широким ареалом: европейская часть (южные и юго-восточные районы), Кавказ, Западная Сибирь, Средняя Азия. Жизненные формы — многолетние и однолетние травы.

Колоски двуцветковые (третий цветок зачаточный), нижние цветковые чешуи остистые, зерновка наверху явно пушистая.

Основной вид — рожь посевная — *S. cereale* (см. рис. 144, В) — культивируется как однолетнее и двулетнее (озимое). Отличается высокой зимостойкостью и неприхотливостью к почвам. Основные районы возделывания — лесная зона европейской части СССР, Сибири. В СССР известно около 40 сортов ржи. В южных районах нередко выступает как сорняк.

Род ячмень — *Hordeum*. В составе рода около 26 видов, в том числе во флоре СССР 10. Однолетние или многолетние растения. Распространение дикорастущих видов — юг европейской части (Крым), Кавказ, Средняя Азия.

В отличие от пшеницы и ржи у ячменя на каждом уступе колосового стержня 3 одноцветковых колоска.

Возделываются 2 вида: ячмень двухрядный — *H. distichum* и ячмень обыкновенный (четырёхрядный) —

H. vulgare (см. рис. 144, Б). У первого в каждой группе из трех колосков только в среднем развиваются обоепо-
лый цветок и зерновка, у второго во всех трех колосках
развиваются обоеполые цветки и зерновки. Широко воз-
делывают во всех районах СССР, особенно на севере и в
горах. Используется в пивоварении, для изготовления
перловой и ячменной круп, а также как зернофуражная
культура. Кормовое (пастбищное) значение имеет ячмень
луковичный — *H. bulbosum* (распространен в Крыму,
Закавказье и Средней Азии). Некоторые виды выступают
как сорные, например ячмень мышиный — *H. murinum*
и др.

Род пырей — *Agropyron*. Общее число видов 70, рас-
пространенных преимущественно в умеренных зонах обо-
их полушарий: во флоре СССР около 60 видов. Многолет-
ные растения с длинными ползучими корневищами или
плотнoderновинные с короткими корневищами. Соцветия
в виде прямого колоса с одиночными колосками, колоски
вполне сидячие, 3—13-цветковые, прижатые к оси колоса
широкой стороной. Типичный представитель рода — пы-
рей ползучий — *A. repens*, полиморфный вид, распростра-
ненный по всему СССР. Часто выступает злостным сорня-
ком полей (особенно остистая форма).

Род овес — *Avena*. Общее число видов около 33, рас-
пространенных главным образом в средиземноморских
странах; на территории СССР 18 видов. Соцветие — рас-
кидистая метелка, колоски крупные, 2—4-цветковые.
Некоторые сорные виды, например овес обыкновенный
(овсюг) — *A. fatua*, распространены на всех континентах
мира. В СССР широко распространен в умеренных широ-
тах европейской части, в Западной Сибири, на Дальнем
Востоке, в Средней Азии и на Кавказе. Возделывают овес
посевной — *A. sativa* как ценнейшую крупяную и кормо-
вую культуру. По посевным площадям он занимает среди
злаков пятое место. Некоторые виды овса — сорняки по-
лей, как богарных, так и поливных. Таков овсюг —
A. fatua, однолетнее растение, размножается только се-
менами. Однако их иногда накапливается до 75 млн. на
гектар. Образует гибриды с возделываемыми сортами
овса.

Род мятлик — *Poa*. Из общего числа около 200 видов,
распространенных в умеренном и холодном климате, на
территории СССР встречается около 110. Некоторые из
них космополиты, например мятлик однолетний —

P. annua. Многие другие приурочены к определенным растительным ландшафтам — луговым, степным и даже болотным, нередко выступая в качестве одного из основных компонентов злаковых и злаково-разнотравных растительных сообществ.

Иногда сорняки полей и огородов. Хорошие кормовые травы. Некоторые, особенно ценные, культивируют.

Важнейшие виды. Мятлик луковичный — *P. bulbosa* — многолетнее дерновинное растение, широко распространенное в степях, пустынях и на песках. Ценное пастбищное растение. Мятлик однолетний — *P. annua* — однолетнее или двулетнее дерновинное растение. Растет повсеместно, часто как сорное. Ценное пастбищное растение. Мятлик луговой — *P. pratensis* — многолетник обычно с ползучими подземными корневищами. Высокоурожайное — до 25 ц сена с гектара, пастбищное растение.

Род костер — *Bromus*. Общее число видов около 100, распространенных главным образом в умеренных областях северного полушария с заходом в Южную Америку и горные районы тропических стран. На территории СССР 44 вида — многолетние и однолетние растения с замкнутыми влагалищами. Соцветие крупное, метельчатое, с довольно крупными колосками. Ценные кормовые травы, некоторые — объект культуры в полевом травосеянии.

Важнейшие виды. Костер безостый — *B. inermis* — многолетнее корневищное растение, выносливое к недостатку влаги и низким температурам. Костер кровельный — *B. tectorum* — однолетнее растение засушливых местообитаний, особенно обилен в посевах в европейской части, на Кавказе, в Средней Азии. Костер ржаной — *B. secalinus* — озимый и яровой сорняк полей, особенно в посевах ржи и овса.

Род ковыль — *Stipa*. Известно около 300 видов, на территории СССР — 60. Многолетние плотнокустовые злаки. Засухоустойчивые растения, доминирующие в травянистых растительных группировках в степях (особенно горных), а иногда и в полупустынях. Важнейшие виды наших степей: ковыль лессинга — *S. lessingiana*, ковыль иоанна — *S. joannis*, ковыль волосатик (тырса) — *S. capillata*. До выколашивания многие ковыли — хорошие пастбищные травы.

Род тростник — *Phragmites*. Известно около 7 видов (на территории СССР — 3). Распространены преимуще-

ственно в тропиках, но в целом род космополитический. Крупные гидрофильные корневищные злаки до 5(9) м высоты. Общая площадь, занимаемая тростником в СССР, около 5 млн. га (огромные заросли главным образом в поймах южных рек). Используют как строительный материал — «камышит», а также как кормовое растение на силос (косить надо до начала цветения). При поверхностном стоянии грунтовых вод проводят посадки для закрепления дюнных песков. Главный круглогодичный корм ондатры, корневища поедает кабан.

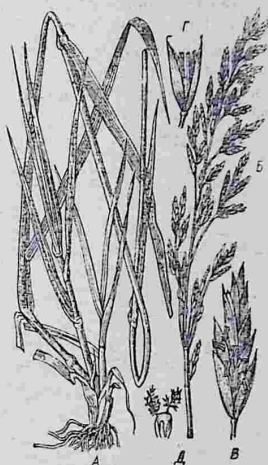


Рис. 146. Овсяница луговая — *Festuca pratensis*. А — общий вид растения; Б — метелка; В — колосок; Г — цветок; Д — пестик

Род овсяница — *Festuca*. Общее число видов около 300. Распространены на всех континентах мира, но преимущественно в странах с умеренным и холодным климатом. Чаще всего мезофиты, но изредка встречаются в степях и полупустынях. В открытых луговых и степных растительных ассоциациях СССР встречается свыше 51 вида.

Травянистые однолетние и многолетние растения с метелковидными соцветиями. Преимущественно великолепные кормовые растения. Хорошо регенерируют после покоса и скармливания. Выдерживают интенсивное вытаптывание на пастбищах.

Наиболее широко распространенные виды. Овсяница луговая — *F. pratensis* — хорошо олиственное рыхлокустовое растение, до 120 см высоты (рис. 146). Важнейший компонент многих луговых растительных сообществ. Выдерживает затопление полыми водами и кратковременную засуху. Широко распространенный вид в разнообразных условиях луговых местообитаний Европы и Азии. Введена в культуру в Северной Америке, легко скрещи-

вается с райграсом. В степных ценозах и на сухих лугах часто встречается овсяница бороздчатая — *F. sulcata*. Произрастает в условиях аридных местообитаний: Южная полоса европейской части СССР и Сибири, респуб-

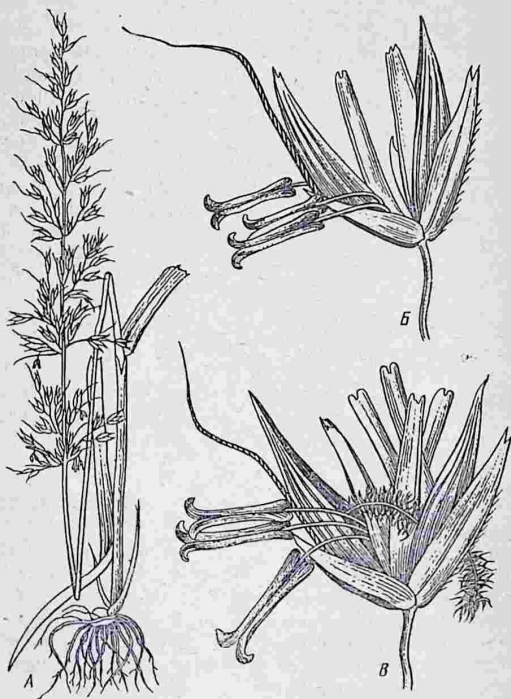


Рис. 117. Аренатерум высокий — *Arrhenatherum elatius*.
А — общий вид растения; Б, В — колоски

лики Средней Азии. Это одно из самых ценных пастбищных кормовых растений, на огромных пространствах северного и центрального Казахстана. Для косовки не пригодна. На лугах, особенно на влажных супесчаных почвах, часто встречается овсяница красная — *F. rubra*.

В условиях засухи и засоления резко теряет жизнеспособность, однако отличается хорошей зимостойкостью, выдерживает весенние заморозки. Пригодна для залужения суходольных пастбищ лесной зоны. Введена в культуру в качестве ценного газонного растения.

Род аренатерум (райграс французский) — *Arrhenatherum*. В составе рода всего 8 видов. На территории СССР встречается всего 2 вида. Один из них — аренатерум высокий — *A. elatius* (рис. 147) имеет важное значение в качестве кормового растения и как восстановитель плодородия почвы в севооборотах. Многолетнее рыхлокустовое хорошо облиственное растение, 80—160 см высоты. Распространен в Северной Африке, Европе, Западной Азии. В луговых растительных ценозах, преимущественно лесных, иногда выступает в качестве доминирующего компонента. Перспективное растение для введения в кормовые травосмеси. В чистом виде поедается плохо, возможно из-за горьковатого вкуса.

Род плевел — *Lolium*. В составе рода около 20 видов, распространенных в странах с умеренным климатом Северного полушария. На территории СССР представлено 9 видов. Они распространены в Европейской части Союза, на Кавказе, в Среднеазиатских республиках. В Сибири и на Дальнем Востоке встречается изредка (возможно заносное). Однолетние и многолетние травы. Чаще всего хорошие кормовые травы. В этом качестве особенно выделяется плевел многоцветковый — *L. multiflorum*. Среди кормовых злаков он отличается быстрым ростом и отрастанием после скашивания. Не выдерживает континентального климата с суровыми зимами и вытаптывания. Плевел многолетний — *L. perenne*, так же как и предыдущий вид, относят к хорошим кормовым травам. Хорошо растет только в условиях мягкого климата. В отличие от плевела многоцветкового не боится вытаптывания, потому желателен на пастбищах.

Род тимopheевка (аржанец) — *Phleum*. Объединяет 17 видов, дислоцированных в странах умеренного климата северного полушария, но некоторые из них простираются и до арктической зоны, например тимopheевка альпийская — *Ph. alpinum*. Это типичный палеоарктический род¹.

¹ Палеоарктическая область — область, охватывающая Европу, Северную Африку, а также Северную, Среднюю и отчасти Южную Азию. Естественная растительность палеоарктической области: хвой-

На территории СССР представлено 11 видов. Однолетние и многолетние травы. Великолепно отличаются от предыдущих родовых групп мятликовых структурой соцветия (рис. 148). Основная структурная единица соцветия — колоски одноцветковые, сидящие не непосредственно на выступах главного стержня соцветия, а на коротких ножках. Они хорошо видны при отгибании колосков. Поскольку у видов тимopheевки, как и у видов следующего рода — лисохвоста, колоски не сидячие, то соцветие представляет собой колосовидную метелку — султан, а не колос. В природных растительных ассоциациях (степных, луговых) встречаются более или менее рассеянно то небольшими куртинками, то отдельными кустиками. Наиболее важное хозяйственное значение в качестве кормовых имеют два вида: тимopheевка степная — *Ph. phleoides* и тимopheевка луговая — *Ph. pratensis*. Первый широко представлен на сухих лугах, в степях и на каменистых склонах, второй — на умеренно влажных местообитаниях, на заливных лугах, в лесной зоне, реже в лесостепи и в горах. Тимopheевка луговая введена в культуру. Часто высевается вместе с клевером и другими кормовыми травами.

Род лисохвост — *Alopecurus*. В составе рода около 60 видов, распространенных в странах с умеренным и холодным климатом. В СССР 29 видов. Встречаются в степной, лесостепной, лесной и тундровой зонах СССР. На некоторых же местообитаниях, особенно на заливных лугах и займищах, составляют основу растительного покрова сенокосов и пастбищ. Большинство видов — кормовые травы. Это относится к лисохвосту альпийскому — *A. alpinus* (ценный корм для оленей), лисохвосту луговому — *A. pratensis* и лисохвосту вздутному — *A. ventricosus*. Из всех видов рода наиболее популярен лисохвост луговой (см. рис. 148) — корневищное растение до 120 см высоты, хорошо облиственное, формирует рыхлые кусты с массой прикорневых листьев. В поймах рек лесной зоны европейской части СССР и Сибири нередко доминирует или формирует чистые заросли, чаще всего встречается вместе с пыреем ползучим — *Agropyron repens* и тимopheевкой луговой — *Phleum pratensis*. Ради хорошей поеда-

ные, смешанные и широколиственные леса, а также степи — ко-
вольные и овсяннищевые (естественно, до их окультуривания), а
также полынные полупустыни.

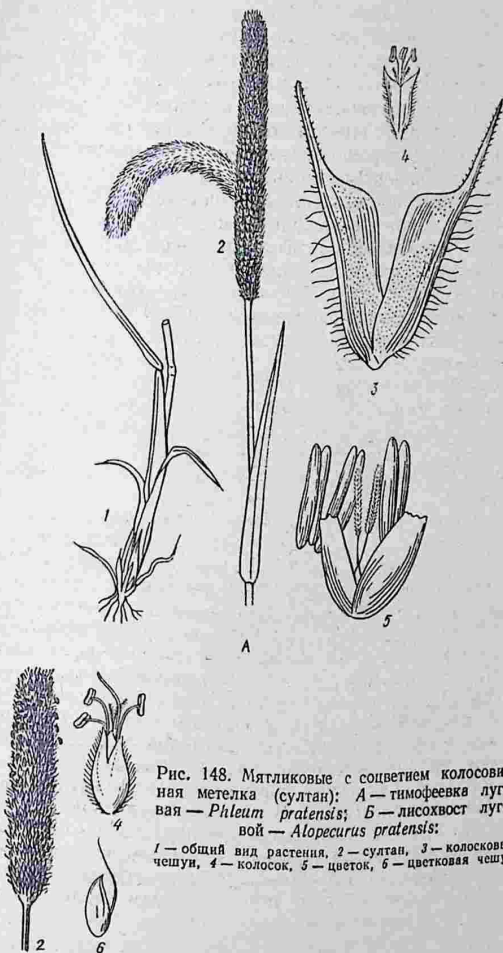


Рис. 148. Мятликовые с соцветием колосовидная метелка (султан): А — тимфеевка луговая — *Phleum pratensis*; Б — лисохвост луговой — *Alopecurus pratensis*:

1 — общий вид растения, 2 — султан, 3 — колосковые чешуи, 4 — колосок, 5 — цветок, 6 — цветковая чешуя

мости и высоких урожаев сена давно введен в культуру. Растения морозостойкие, теневыносливые, но страдают от жары и засухи. Плохо растут на засоленных почвах. Лисохвост вздутый — *A. ventricosus* — перспективное растение для освоения влажных солончаков и солонцеватых лугов. Вид этот по кормовым достоинствам и поедаемости близок к лисохвосту луговому, но характеризуется высокой экологической поливалентностью. В природных ценозах встречается от южных районов СССР до Арктики.

Род ежа — *Dactylis* небольшой по числу видов род. Всего 5 видов, широко распространенных в Европе, умеренной зоне Азии, в Северной Африке. Во флоре СССР представлено 3 вида (европейская часть, за исключением Арктики, Кавказ, Южная Сибирь, горные районы

Среднеазиатских республик). Многолетние травы средних размеров. Однако в горном высокоотравье достигают 1,5—2 м высоты. Мезофиты, дают большую массу листьев. Высокоурожайны, дают много отавы, хорошо поедаются скотом. Однако после цветения стебли быстро деревенеют и теряют кормовые качества. Сказанное относится к основному виду — ежа сборная — *D. glomerata*. Пестролистные формы ежи используют в декоративном растениеводстве.

Из других родов отметим такие виды:

белоус торчащий — *Nardus stricta* — двупольный многолетник, ландшафтное растение многих местообитаний;

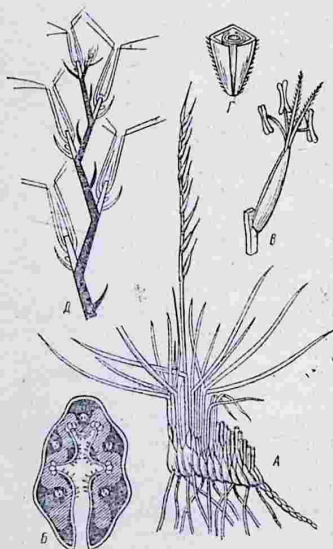


Рис. 149. Белоус торчащий — *Nardus stricta*. А — общий вид; Б — поперечный разрез листа (схема); В — одноцветковый колосок; Г — разрез зерновки; Д — схема колоса

особенно в субальпийских лугах в Карпатах, на Кавказе (рис. 149). Показатель чрезмерного выпаса и кислых малоплодородных почв. Плевел опьяняющий — *Lolium temulentum* — однолетний сорняк яровых хлебов, сосредоточен преимущественно в лесных и лесостепных районах страны (общее распространение — все континенты мира). Мицелий сумчатого гриба (*Stromatinia temulenta*) живет в зерновке (симбиоз!) и вырабатывает ядовитый алкалоид темулин, вызывающий головные боли и летаргию. Тимофеевка луговая — *Phleum pratense* — короткокорневищное многолетнее растение, несущее характерное соцветие — султан. Обитает на заливных лугах и лугах среднего увлажнения. Считается одной из лучших кормовых трав, широко культивируется (часто в смеси с клевером) в северном полушарии, особенно в СССР и США.

Подсемейство просовидные — Panicoideae

Основная жизненная форма — травы. Соцветие — метелка, реже ложный колос или султан. В колоске только один плодущий цветок. К просовидным относят серию важных пищевых растений, а также технических, в частности сахарный тростник.

Отличается от предыдущего совокупностью таких признаков: 1) колосковых чешуй больше двух; 2) колоски всегда только одноцветковые (иногда развивается второй цветок — тычиночный); 3) язычки листьев волосковидные; 4) хлорофиллоносная паренхима листьев (вечный тип) сосредоточена вокруг жилок.

Подсемейство просовидные, как и предыдущие, здесь дано в широком понимании. Так, например, род рис нередко выделяют в особое подсемейство — рисовые — Oryzoideae. Сюда относят также олиготипный род *Zizania*. У нас встречается лишь один вид — цицания широколистная — *Z. latifolia* (Восточная Сибирь, Уссурийский край). Это великолепное кормовое растение. В странах Юго-Восточной Азии возделывают как овощное.

Род кукуруза — *Zea*. До недавнего времени единственный вид рода *Zea mays* (рис. 150) подразделяли на 8 групп и подвидов и 2000 рас. Однолетник, известный только в культуре.

Однодомное растение, но с раздельнополыми цветками и соцветиями: тычиночные колоски двухцветковые в верхушечных метельчатых соцветиях; пестичные — в со-

цветиях-початках, расположенных в пазухах листьев и покрытых обертками влагалищных листьев. Родина — Мексика. Сельскохозяйственная культура высокого экономического значения. Культивируется как пищевое, кормовое и техническое растение. Общая мировая площадь

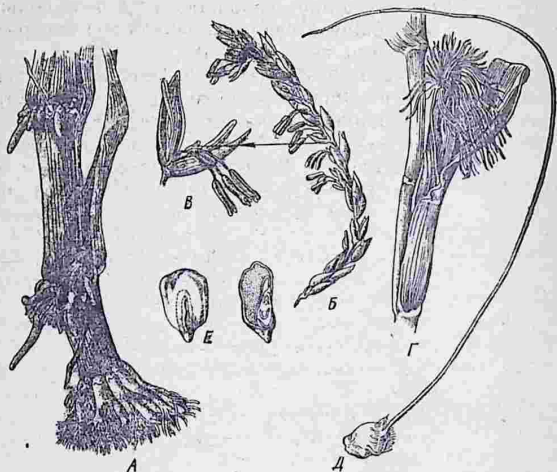


Рис. 150. Кукуруза — *Zea mays*. А — нижний участок стебля с системой придаточных корней; Б — участок мужского соцветия; В — тычиночный цветок; Г — участок стебля с женским соцветием (початком); Д — пестичный цветок; Е — плод (зерновка — общий вид и продольный разрез)

возделывания около 135 млн. га (в США — 30 % мировой площади возделывания, на втором месте — Аргентина). В США, Аргентине и Европе кукуруза в основном кормовое растение; в Мексике, Китае, Индии, Молдавии, Западной Грузии — национальная хлебная культура.

Происхождение кукурузы представляло одну из величайших загадок, не расшифрованных филогенетической систематикой. В горных районах Мексики обнаружены новые виды трибы *Maydeae*. Их относят то к тео-синтам, то к кукурузам — *Zea perennis* и *Z. diploperennis* и др. Последний из них, как и возделываемый *Z. mays*,

имеет 20 хромосом, что открывает реальную возможность получения многолетних сортов кукурузы. Известно, что население Перу, Боливии и Мексики культивировало кукурузу еще за 2500 лет до н. э. Кукуруза — одна из наиболее засухоустойчивых культур.

Урожай зерна с единицы площади в 2,5 раза больше, чем у пшеницы. Общая посевная площадь под кукурузой в СССР около 3,5 млн. га (на зерно).

Род рис — *Oryza*. Многолетние и однолетние гигрофильные растения. Общее число видов 28, распространенных в Азии, Африке, Австралии, Южной Америке. Колоски одноцветковые, в метельчатых соцветиях, колосковых чешуй 4, тычинок 6. Культивируют 2 вида, из них важнейший — рис посевной — *O. sativa*. Культура риса занимает второе место после пшеницы, но во многих странах Центральной, Юго-Восточной и Средней Азии является основным продуктом питания.

В Юго-Восточной Азии поймы рек нередко превращены в сплошные рисовые поля. Известно свыше 2000 сортов. Дикие виды отличаются осыпаемостью плодов. Близкий к рису род цицания (водяной, или дикий, рис — *Zizania*) содержит всего 3 вида. Один из них — однолетнюю цицанию водяную — *Z. aquatica* индейцы южной Канады используют в пищу. Акклиматизирована в СССР по мелководьям средней полосы и юга страны как кормовое растение для охотничьих животных.

Род сорго — *Sorghum*. Многолетние, но чаще однолетние травы до 3 м высоты. Соцветия густые, метельчатые. Общее число видов около 40. В основном засухоустойчивые и жаровыносливые растения тропических стран (преимущественно Африки). В СССР 8 видов — культивируемые или сорные. Стебли выполненные¹, заканчиваются метельчатым соцветием. Колоски одно- или двухцветковые (в последнем случае один обоеполый, второй тычиночный, например у сорго обыкновенного — *S. vulgare*). Зерновка округлая. Ряд видов возделывают в качестве хлебных, кормовых и технических. Общая площадь возделывания около 45 млн. га (больше всего в Индии).

Важнейшие виды. Сорго обыкновенное — *S. vulgare* — крупное, до 6 м высоты, однолетнее растение, жаро-

¹ У сорго, как у кукурузы и сахарного тростника, настоящие выполненные стебли, паренхима которых пронизана сосудисто-волокнистыми пучками.

выносливое и засухоустойчивое. Известно только в культуре. Зерно перерабатывают на крахмал, сахар, спирт. Джугара — *S. durra* — однолетнее растение с сильно изогнутой осью соцветия. Возделывается как хлебное, кормовое и техническое (Средняя Азия). Сорго сахарное — *S. saccharum* возделывается как сахароносное, кормовое и зерновое растение в районах Нижней Волги, Предкавказья и Западного Закавказья. Гумай (джонсонова трава) — *S. halepense* — многолетнее корневищное растение, в южных районах выступает как сорняк.

Род просо — *Panicum*. Общее число видов превышает 400, распространенных в тропических и субтропических зонах (главным образом в Африке и Америке) с заходом в области умеренного климата. Во флоре СССР всего 4 вида — все однолетние, 3 из них заносные, один — *P. miliaceum* — возделывают. Колоски двухцветковые (из них один тычиночный), чешуи в числе 3, лишенные остей. Важное крупяное и кормовое растение (сено, силос). В диком виде неизвестно.

Основные районы возделывания — засушливые и полусухие степи Украины, Казахстана, Поволжья. В горах культивируют до 2500 м (Тянь-Шань), а на Гималаях и Тибете — до 2700 и 3800 м высоты.

Род щетинник — *Setaria*. Однолетние растения. Число видов 10. Одни из них широко известны как сорняки, другие как кормовые. Наиболее широко распространенный вид щетинник сизый — *S. glauca* (рис. 151) часто встречается как сорнополевое и рудеральное, а также на песках и по берегам рек в жарких и умеренных странах обоих полушарий. Молодые растения — хороший корм для коров и овец. Семена поедает домашняя птица. Одно растение может дать до 5500 семян, которые по созревании быстро осыпаются. Засоренность почвы зерновками может быть до 120 млн. на гектар. Семена сохраняют всхожесть до 10—15 лет. Злостный сорняк в посевах хлопчатника, суходольного риса, проса и других злаков в южных районах страны. Столь же широко распространены в странах с умеренным климатом и другие виды, в частности щетинник зеленый — *S. viridis*.

Большинство видов щетинника до начала цветения хорошо поедаются домашними животными, а обильный урожай семян (плодов) используют на корм домашней птицы, а иногда в пивоварении или на выгонку спирта. Особый интерес представляет щетинник итальянский, или

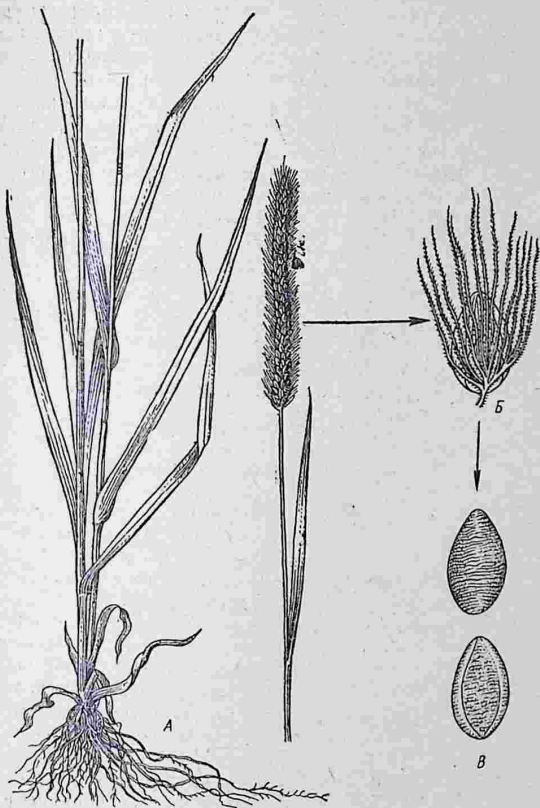


Рис. 151. Щегинник сизый — *Setaria glauca*. А — общий вид; Б — колосок со щетинками; В — плод — зерновка (семя) со спинной и с брюшной стороны

чумиза, — *S. italica*, которую возделывают в южных районах СССР, а также в странах Юго-Восточной Азии. Это одна из древних хлебных культур в Китае. Вместе с просом культура чумизы проникла в Южную Европу и называется итальянским просом.

Род сахарный тростник — *Saccharum*. В составе рода 15 видов. Распространены в тропической и субтропической зонах обоих полушарий. Основным культивируемым видом — тростник сахарный — *S. officinarum*. Широко возделывают в Бразилии, на Кубе, в Центральной Америке, Китае, Индии; в СССР — на юге Таджикистана. Стебли содержат до 15—20 % сахара. Используется для получения сахара, рома, спирта, патоки. Сахарный тростник дает около 60 % мировой продукции сахара, т. е. свыше 10 млн. т в год. На территории СССР (в поймах рек Сырдарьи, Амударьи) произрастает дикий сахарный тростник — *S. spontaneum*, используемый в качестве одной из родительских форм для получения новых сортов.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Абрикос 310, 311
 — обыкновенный 311
 Авокадо 272, 275
 Авран лекарственный 391
 Агава американская 469
 — мексиканская 469
 Агариковые 65
 Агатис 200
 — новозеландский 200
 Азими́на 268
 — трехлопастная 271
 Азолловые 125
 Азорелла 351
 Азотобактер 27
 Айва 307
 — продолговатая 309
 Аканто́вые 386
 Акация 313, 314 *
 — белая 328
 — желтая 328
 — зонтиковидная 313
 — лофанта 314 *
 — персидская 314 *
 — подбеленная 313
 — сенегальская 314
 — шелковая 313
 Акони́т аптечный 289
 — противоядный 286
 — флерова 289
 — шерстистоусый 289
 Актини́диевые 413, 418, 428
 Актини́дия 413, 418, 419
 Актиноми́цеты 25, 26, 29, 77
 Алоэ 467
 — древовидный 467
 Алстромерия 469
 Алтей лекарственный 338
 Алыча 246, 310
 Альзофи́ла 170 *
 Амари́ллисовые 468
 Амборелла 272
 Анаба́зис 405
 Анабена 27, 29 *, 31
 Ананас культу́рный 472
 Анана́сные 472
 Андреа ска́льная 140
 Анона 271
 Аноно́вые 229, 243, 267, 268,
 271, 281, 282
 Аноноцветные 259, 294, 413
 Антофиты 217, 218
 Антоце́рос 133, 134 *
 Антоце́ровые 133, 134, 148
 Анфе́льция 108
 Анча́р 398
 Апельси́н 360, 362
 Апельси́новые 360
 Арали́евые 343, 344
 Арали́ецветные 292, 342
 Арали́я маньчжу́рская 344
 — высокая 344
 Араука́риевые 197, 199
 Араука́рия 197—200
 — бразильская 200
 — высокая 200
 — чили́йская 200
 Арахис 319, 326
 — подземный 326
 Арбуз 436, 437
 — кормовой 437
 — съедобный 437
 Аренате́рум высокий 494 *,
 495
 Аристи́да 488
 Арунди́нария 489
 Археогони́альные 128, 131, 145,
 184
 Археогони́аты 134 *
 — побеговые 18, 129, 149
 — предпобеговые 18, 129
 Архими́цеты 40, 41
 Аскоми́цеты 37, 40, 47, 49 *
 Аскохита 81
 — гороха 81 *
 Аспергилл 77, 78 *
 — черный 77
 Аспиди́стра 463
 Аспле́ннум 165
 Асти́льба 299
 Астрага́л 319
 — австра́лийский 320
 — бесстрелко́вый 320
 — густове́твистый 320
 — песча́ный 320
 — плотне́йший 320
 — туркме́нов 320
 — шерохова́тый 320
 Астран́ция 345

* Звездочкой отмечены номера страниц, на которых встречается рисунок.

- Астровые 81, 439, 441 * — 443, 453
 Астроцветные 242, 319, 427, 439, 446 *, 475
 Аукуба японская 344
 Афилофоровые 63
 Ацеллярия 47 *
- Багрянки 107, 108, 110
 Багульник болотный 429
 Бадан толстолистный 298
 Базидиомицеты 37, 39, 40, 60, 61 *
 Базилик 396
 Баклажан 387
 — синий 388
 Бактерии 14, 15, 17, 18, 21—24, 28, 312
 — азотфиксирующие 77, 123
 — аэробные 94
 — клубеньковые 23, 26, 312
 — маслянокислые 27
 — молочнокислые 27
 — уксуснокислые 27
 Бактериофаги 17
 Бальзаминовые 339
 Бамбук 476, 484, 485, 488, 489
 Бамия 336, 338
 Банан 460
 Баобаб 253, 331, 333 *
 Баобабовые 329, 331
 Барбарис 72, 73, 75, 283
 — обыкновенный 283 *
 Барбарисовые 282, 420
 Бархат амурский 362
 Башмачок настоящий 476
 Бегониевые 435
 Бедренец анис 349
 — камнеломковый 349
 Безвременник великолепный 464
 — осенний 464
 Безлепестные 225, 264, 397, 477
 Белладонна 387, 390
 Белена черная 387
 Белоус торчащий 498 *
 Беннеттитовые 178, 185, 191, 192, 193, 227, 234, 254, 255
 Беннеттиты 178, 185, 186, 192, 215, 254, 265
 Береза 67, 364, 367
 — бородавчатая 368
 — даурская 368
 — каменная 368
 — карельская 368
- Береза карликовая 368
 — клокова 3
 — максимовича 368
 — пушистая 368
 Березовые 363, 364, 367
 Бешеный огурец 438
 Бигарадия 362
 Бигнониевые 386
 Бледная поганка 66
 Блехнум 164, 174
 Блумея бальзамическая 440
 Бобовник 311
 Бобовоцветные 292, 312, 313
 Бобовые 81, 242, 294, 312, 317, 319
 Бовиста 67
 Бодяк обычный 444
 — полевой 444
 — седой 444
 Болетус 67
 Болетусовые 65, 66
 Болиголов крапчатый 346 *, 350
 Болотница пятицветковая 482
 Бомбакс 331
 Борец 285
 — флерова 286 *
 Боровик королевский 67
 Борщевик обыкновенный 350
 — сибирский 350
 Ботридий 97
 Ботридиописис 97
 Ботритис 76, 80
 Боярышник 308
 Бриописис 90
 Бромелиевые 472
 Брусника 63, 433
 Брусничные 427, 428, 431
 Брюква 84, 421 *
 — съедобная 424
 Бузина красная 379
 — черная 379
 Бук 364, 365
 — восточный 365
 — европейский 365, 366 *
 Буковые 363, 364, 365
 Букоцветные 227, 269, 355, 363, 364, 366 *, 370, 372
 Бульдонеж 379
 Бундук двудомный 317
 Бурачниковые 384
 Бурачничкоцветные 374, 384

Вакциниум 431, 432
 Валериана лекарственная 379
 Валериановые 375, 379
 Валлиснерия 458, 459
 — спиральная 459
 Валония 112
 Ваниль 242, 476
 Василек 442, 444
 — синий 444
 Василистник 75, 285, 290
 — водосборолистный 285 *, 287, 290
 — тонколистный 287
 — узколистный 287
 Вейник 476
 Вельвичевые 178, 186, 215
 Вельвичия 149, 212, 215, 216
 — банезия 215 *
 — удивительная 215
 Вентуриевые 59
 Вентурия 60 *
 Венчикоцветные 261, 460
 Вербена гибридная 253
 Вербеновые 253, 391
 Верблюдка 405
 Верблюжья колючка 320
 — — киргизская 320
 — — обыкновенная 320
 — — персидская 320
 Вереск 429, 430 *
 — обыкновенный 430
 Вересковые 427, 428
 Верескоцветные 413, 427, 428
 Вероника 390
 — обыкновенная 391 *
 Вертицилл 76
 Ветреница 285
 — дубравная 286 *, 287
 — лютиковая 286
 Ветреницевые 286, 289
 Вех ядовитый 351
 Вика 318, 321
 — волосистая 321
 — мохнатая 321
 — посевная 321
 — узколистная 321
 — четырехсеменная 321
 Виктория царственная 278
 Вильямсониевые 191
 Вильямсониелла 178, 191
 Виноград 76, 80, 352, 353
 — амурский 354
 — изабелла 354
 — культурный 353

— лесной 354
 — пятилисточковый 354
 Виноградные 351, 352
 Винтеровые 229, 261, 268
 Вирусы 14, 15, 17, 19
 Вистерия китайская 328
 Вишня садовая 310
 Водокрас обыкновенный 459
 Водокрасоцветные 458
 Водоросли 13, 14, 36, 86, 87—89, 94, 96, 106, 110, 123, 130, 135, 224, 238, 253, 257
 — бурые 18, 93, 104, 131, 238, 257
 — диатомовые 18, 95, 97, 99, 100 *, 257
 — желтозеленые 18, 97
 — зеленые 18, 36, 37, 91, 94, 95, 111, 123, 131, 132, 137, 166, 238, 239, 256
 — золотистые 18, 36, 94, 96, 97
 — красные 18, 36, 37, 107, 108, 109 *, 111, 131
 — кремнистые 99
 — криптофитовые 18, 102 *
 — пиррофитовые 18, 37, 87, 88, 101
 — предъядерные 94
 — синезеленые 14, 18, 21, 29 *, 32, 95, 123, 234
 — сифоновые 36, 90, 257
 — харовые 94
 — хризофитовые 37
 — эвгленовые 18
 Водосбор 285, 287
 — обыкновенный 286 *, 287
 — олимпийский 287
 Водяная сеточка 117
 — чума канадская 458
 Волжанка азиатская 302
 — обыкновенная 302
 Володушка 345
 Вольвокс 89, 114, 115
 — шаровидный 114
 Вольвоксовые 112
 Вольтицевые 197
 Воронец колосовидный 286
 Вороний глаз 462
 Ворсянковые 375, 442
 Ворсянкоцветные 375
 Вошерия 97 *, 98
 — наземная 98
 Высшие растения 15, 18, 76, 128, 145

Вьюнковоцветные 374, 379

Вьюнковые 379, 380, 381 *

Вьюнок 380

— полевой 380, 381 *

Вяз 398

Вязель 318

— изменчивый 328

Гардения 377

Гарциния 415

Гастеромицеты 63, 66

Гвоздика 412

— китайская 412

— садовая 412

— турецкая 412

Гвоздиковоцветные 397, 407, 410

Гвоздиковидные 396

Гвоздичные 410, 411 *

Гевея бразильская 357

Гельминтостахис цейлонский
168 *

Георгина изменчивая 443

Гераниевые 339, 341

Гераниецветные 292, 294, 329,
338, 340, 358

Герань 341

— красная 342

— лесная 341

— луговая 341, 342

Геснериевые 386

Гетеробазидномицеты 62

Гибискус 337

— тройчатый 337

Гигартина 109 *

Гиениевидные 158

Гименомицеты 63

Гинкго двухлопастное 195,
196 *

Гипкговые 178, 185, 186, 195,
196

Гипоксидовые 473

Гистериальные 60

Гифомицеты 40, 76, 77

Гифохитридиомицеты 39

Гледичия каспийская 316

— трехлопастная 316

Глеокапса 29, 31

Глеоспориум 79 *

Глициния китайская 328

Гнездовка настоящая 476

Гнетовые 178, 186, 212, 214,
255

Гнетопсиды 186

Гнетум 212, 214 *, 215, 226,
227

Головневые 69 *

Головня пузырчатая кукурузы 69 *

— пыльная овса 69 *

— — проса 69 *

— — пшеницы 69 *, 70

— — ячменя 70

— твердая пшеница 69 *

Головачотиссовые 197, 201

Голоросли 128, 129

Голосеменные 12, 14, 18, 128,
129, 149, 178, 182, 184, 187,
217, 224—228, 234, 266

Голосумчатые 40, 50, 51

Голубика 433

Горец 409

— вейриха 409

— вьюнковый 409

— птичий 409

— сахалинский 409

Горицвет 245, 286, 291, 412

— весенний 286 *, 291

Горох 244, 318, 321

— абиссинский 321

— высокий 322

— полевой 322

— посевной 321

Горошек мышиный 321

Гортензиевые 296

Гортензия садовая 297

Горчица 422

— сарептская 424

Граб 67, 367, 368

— восточный 368

— обыкновенный 368

Гребеншиковые 372

Грейпфрут 362

Гречиха 407

— посевная 407 *, 408 *, 409

Гречихоцветные 396, 397, 406,
407

Гречишные 69, 406, 407 *, 408,
409

Гриб белый 64 *, 67

— домовый 63

— чертов 67

Грибы 14, 15, 18, 29, 32, 34 *,
35 *, 36, 37, 40, 70, 71, 116,
123, 248

— базиднальные 64 *, 69 *, 81

— дрожжевые 51

— настоящие 40

— несовершенные 26, 39, 40,
75, 76, 79 *, 81

— пеницилловые 79

- ржавчинные 62, 284
- сапролегниевые 39
- сумчатые 39, 40, 47, 53*, 59, 77, 78*, 81
- хитридиевые 39
- Гристорпия 188
- Груздь 66
- Груша 4, 81, 307, 308
- лохолистная 308
- обыкновенная 308
- уссурийская 308
- Губоцветные 221
- Гумириевые 339
- Гусиный лук 3

- Давалия 164
- Дакриомитцетовые 63
- Дакридум 201
- Дазия 109*
- Двудолные 12, 219, 225, 226, 229, 262—265, 410
- Девясил высокий 448
- Дейтеромицеты 75
- Дейция 299
- Делессерия 109*
- Дерево анисовое 272
- бумажное 399
- гвоздичное 411
- драконово 467
- дынное 434*
- железное 415
- желтое 344
- земляничное 430
- кампешевое 317
- камфарное 268
- кедровое 359
- коричное 274
- масляное 415
- молочное 398
- обезьянье 331
- пернамбуковое 317
- рожковое 316
- розовое 415
- тековое 391
- тунговое 357
- тутовое 398
- тюльпанное 267, 269, 270*
- хинное 376
- хлебное 399
- чертово 344
- шерстяное 331, 332*
- шоколадное 331
- Дерева 386
- Держи-дерево 352
- Дерен 343

- Джонсонова трава 502
- Джугара 502
- Джузгун безлистный 410
- колючекрылый 410
- Джут длинноплодный 335
- короткоплодный 335
- Диаатома 100*
- Дидимосфера 59*
- Диктиота 91*, 92, 105
- Диктиотовые 105
- Дилленевые 294, 413
- Дилленецветные 294, 396, 397
- Динофитовые 102
- Диоскорея 469, 470*
- кавказская 469
- Дискомицеты 56*, 57
- Диптерония 362
- Дождевик 67
- гигантский 69
- Донник белый 327
- лекарственный 328
- польский 328
- Дотидеальные 59
- Дотиоральные 59
- Драцена 461*, 467
- Дрожжи 51*
- винные 51*, 54
- мукоровые 47
- хлебопекарные 51*
- Дрок 318
- красильный 328
- Дуб 67, 234, 364, 365
- пробковый 365
- пушистый 365
- скальный 365
- черешчатый 365
- Дубровник 393
- Дурман 387, 389*
- обыкновенный 389
- Дуришник 442
- Дурьян 331, 333
- Душистый колосок 222, 485
- Дымянковые 419, 424
- Дыня 437
- посевная 437

- Ежа 488, 498
- сборная 498
- Ежевика 302, 305
- сизая 306
- Ежовник 405
- Ель 67, 204, 206
- канадская 206
- колючая 205, 206
- обыкновенная 204, 205*

- сербская 206
- сибирская 205
- черная 206

Жгутиковые 94
 Желтофиоль 421, 422
 Женьшень 344
 Живокость 289
 Живучка 393
 Жимолостные 375, 378, 379
 Жимолость голубая 379
 — каприфоль 379
 — татарская 379

Замия 189
 Заразиковые 386, 391
 Звездчатка 411 *
 — злаковидная 412
 — лесная 411
 — средняя 411
 Зверобой 413, 414
 — виргинский 414 *
 — квадратный 414 *
 — продырявленный 417
 Зверобойные 413, 414 *, 417
 Земляника 293 *, 300, 302, 306
 — виргинская 306
 — лесная 306
 — чилийская 306
 Земляничниковые 428
 Зигомисеты 40, 45
 Злаки 484 *, 486 *, 488 *
 Злаковые 69, 485
 Золотая печать 284
 Зонтикоцветные 375
 Зонтичные 345
 Зостерофиллум 146

Ива белая 373, 374
 — козья 374
 — травяная 374
 Иван-да-Марья 391
 Ивовые 372
 Ивоцветные 371, 372
 Иглица 466
 — понтийская 468
 Изень 405
 Ильиния 405
 Ильм 398
 Ильмовые 397
 Имбироцветные 460
 Имбирь 460
 Инжир 398, 399
 Ипомея 381
 — батат 381 *

— пурпурная 382
 Ирфа круглолистная 309
 Ирис бледный 471
 — болотный 471
 — сибирский 471
 — флорентийский 471
 Ирисовые 470, 473
 Иссоп лекарственный 396

Кабачки 438
 Кабомба водяная 281
 Каваниллезия 331
 Кадзура 271
 Казуариновые 265, 372
 Кактусовые 410
 Кактусы 235
 Калабарские бобы 328
 Каламит 158, 160 *
 Каламитовидные 159, 160
 Каликантовые 268
 Калиматотека 187 *
 Калина обыкновенная 379
 Каллитамнион 109 *
 Калобриальные 135
 Калужница 285
 — болотная 286
 Кальвадия 67
 Камелия 416, 417
 — японская 417
 Камеломка кожистолстная
 297 *, 298
 — супротивнолистная 298
 Камеломковые 12, 295, 296,
 299 *, 301, 315
 Камеломкоцветные 295
 Камыш 477, 478 *, 481, 482,
 487
 — лесной 482
 — озерный 482
 Канареечник 476
 Канатник авиценны 338
 Кандида 52
 Канна 340, 460
 Каперс колючий 419 *
 Каперсовые 243, 420
 Капнодиальные 58
 Капнодий 59
 Капуста 80, 84, 246, 423
 — брюссельская 423
 — кочанная 423
 — критская 423
 — огородная 423
 — савойская 423
 — цветная 423
 Капустные 84, 221, 242, 243,

419, 420, 421 *, 422 *, 426
 Капуцин большой 339
 Капуциновые 339
 Карагана 328
 Карамышевия 376, 377
 — хедиотовая 377
 Кариофанон 22
 Картофель 76, 85, 387
 Касатик 471
 Кассия 315 *, 316
 — александрийская 316
 — дубчатая 316
 — мариландская 316
 — остролистная 316
 Катран 422
 — морской 421 *
 Каулерпа 111, 112 *, 119
 Каштан 364
 — съедобный 367
 — конский 362
 Кедр 199, 206
 — гималайский 207
 Кейтонные 178, 185, 186,
 188 *, 189, 255
 Кейтония 188 *
 Кенаф 337
 Керрия 301
 Кизил обыкновенный 343 *, 344
 Кизилловые 342, 343
 Кизильник черноплодный 309
 Кипарис болотный 209, 211
 — — виргинский 209
 — — мексиканский 209
 — вечнозеленый 210 *, 211
 Кипарисовые 197, 198, 210, 211
 Кирказон 276
 Кирказоновые 276
 Кирказоноцветные 267, 276
 Кисличник 339
 Кладофора 118
 Кладофоровые 117
 Клевер 76, 318, 323
 — альпийский 323
 — луговой 323
 — шведский 323
 Клен 362
 — остролистный 363
 — полевой 363
 — татарский 363
 — явор 363
 Кленовые 358, 362, 363
 Клещевина 357
 Клинолистные 158
 Клоповник 422

Клопогон европейский 287
 Клостридий 27
 Клубника ананасная 306
 Клюква 428, 433
 — мелкоплодная 433
 Ковыль 488, 492
 — волосатик 492
 — иоанна 492
 — лессинга 492
 Коднум 90
 Козелец испанский 449
 Кокаинные 340
 Кокпек 404
 Кок-сагыз 449
 Кокушник душистый 476
 Кола 330 *, 331
 Колеус 396
 Колокольчиковые 443
 Колокольчицветные 434
 Колосняк 488
 Кольраби 423
 Коммелиновые 483
 Коноплевые 397, 401
 Конопля 81, 401 *, 402
 — индийская 402
 — посевная 398, 402
 — сорная 402
 Конские бобы 321
 Конфевра 97
 Копытень европейский 276
 Кордаиты 178, 186, 187, 193,
 194 *, 195, 197, 255
 Коричник 272
 — черешчатый 274
 Коровяк 390, 391
 Костер 488, 492
 — безостый 492
 — кровельный 492
 — ржаной 492
 Костяника арктическая 306
 Кофе аравийский 377 *
 — бразильский 377
 Кофейные 377
 Кошачья лапка 442
 Крапива 400
 — глухая 386
 — двудомная 400
 — жгучая 400
 Крапивные 397, 400
 Крапивоцветные 358, 369, 397,
 398, 403
 Красавка см. Белладонна
 Красоднев рыжий 468
 Крестовник 439, 440
 — джонстона 439

- Крптомерия японская 209
 Крптомонас 102 *
 Кровахлебка 293 *
 — аптечная 307
 — лекарственная 301
 Крокус 294
 Кроссосоматные 294
 Кротон 357
 Кротоновые 355
 Крушина 352
 — ломкая 352
 — слабительная 75, 352
 Крушинные 351, 352
 Крушиноцветные 292, 351
 Крыжовник 297
 Кубышка 279
 — желтая 280 *
 — малая 280
 — пришлая 280
 Кувшинка 278
 — белая 278
 — чистобелая 279
 Кувшинковые 277
 Куколь 411, 412
 — посевной 412
 Кукуруза 487, 488, 499, 500 *, 501
 Кукушкин лен 142 *, 143
 Кумарчик 405
 Купальница 284, 287
 — европейская 286, 288
 Кулена лекарственная 468
 Кунырь лесной 350
 — похожий 350

 Лаванда колосковая 395
 — широколистная 395
 Лавр 272
 — благородный 273 *, 274
 — камфарный 274
 Лавровишня 311
 — лекарственная 312
 Лавровые 229, 261, 268, 272—274, 278, 407, 409
 Лавроцветные 267, 272, 275
 Ладанниковые 413
 Лактариус 66
 Ламинариевые 105
 Ламинария 92 *, 93, 95, 105, 107
 — пальчатая 107
 — сахарная 104, 107
 Ландыш майский 467
 Лапчатка гусиная 306
 — прямостоячая 306
 — серебристая 306
 Латук 448
 — дикий 446 *
 — посевной 448
 Лебахиевые 197
 Лебеда 404
 — белая 404
 — монетная 405
 — садовая 404
 Левкой 422
 Леканора 126
 Лен 71, 339, 340 *
 — длиннолистный 341
 — долгунец 341
 — желтый 341
 — кудряш 341
 — многолетний 341
 — обыкновенный 341
 — тонколистный 341
 Лепидодендрон 150, 155, 158
 Лептопирум 75
 Лептоспорангиатные 164
 Лещина 67, 368
 — древовидная 369
 — обыкновенная 366 *, 369
 Лилейноцветные 267, 454, 460, 461, 462, 463, 472, 473
 Лилейные 236, 263, 463, 468, 473
 Лилиопсиды 262
 Лилия белая 465
 — королевская 465
 — кудрявая 465
 — односторонняя 465
 Лимон 362
 Лимонник китайский 271
 Лимонниковые 267, 271, 282
 Лингбия 29 *, 31
 Лицевая ржавчина 242
 — — злаков 75 *
 Липа широколистная 333
 — сердцевидная 333
 — сердцелистная 335
 Липовые 333
 Лисички 66
 Листостебельные 128
 Лисохвост 75, 496
 — альпийский 496
 — вздутый 496, 498
 — луговой 496, 497 *
 Листовница 67, 198, 206
 — американская 206
 — гмелина 206
 — западноевропейская 206
 — ложная 198

— ложная 198
 — сибирская 203, 206
 Литотамнион 108, 109 *
 Литофиллум 108
 Лишайник исландский 126
 — кустистый 125 *
 — олений 126
 Лишайники 14, 18, 86, 116,
 122, 123, 125 *, 126, 133,
 253
 — лептогия 125 *
 — накипные 125
 Лук 464
 — круглый 465
 — репчатый 464
 Лобелиевые 443
 Логаниевые 385
 Локулоаскомицеты 40, 50, 54,
 58
 Ломонос 289
 — винограднолистный 290 *
 — восточный 290
 — прямой 286
 — цельнолистный 290
 Лотос 277, 278, 279 *
 — голубой 279
 — египетский 279
 — орехоносный 279
 Луник многолетний 421 *
 Любка двулистная 476
 Люпин 242, 318, 327
 — желтый 327
 — многолистный 327
 Лютик едкий 291
 — золотистый 291
 — ползучий 291
 — ядовитый 291
 Лютиковые 243, 273, 278, 281,
 282, 284, 285, 286 *, 397,
 453
 Лютикоцветные 267, 277, 281,
 282, 294, 396
 Люффа 438
 Люцерна 318, 323
 — посевная 324
 — серповидная 324
 Львиный зев 245, 390
 Львовые 339
 Лыняйка 390
 — обыкновенная 391 *
 Магнолиевидные 266, 267, 272
 Магнолиевые 188, 193, 229,
 250, 254, 259, 261, 267, 288,
 269, 271, 278

Магнолиецветные 267, 273,
 294, 454
 Магнолиописиды 262
 Магнолиофиты 217
 Магнолия 267—269, 284
 — кемпбелла 269, 270
 — крупноцветковая 269
 — остроконечная 270
 — сибирская 269
 Магония 284
 — падуболистная 284
 Майник 462
 Мак 425
 — восточный 425
 — самосейка 425
 — снотворный 425
 Макля мелкоплодная 425
 — сердцевидная 425
 Маклора 399
 Маковые 217, 413, 419, 420,
 424, 426
 Макоцветные 242, 277, 282,
 409, 412, 420
 Макрозамия 189
 Макроцистис 104, 105, 106
 — пирифера 105
 Маллиа 293, 298, 302, 305
 — обыкновенная 305
 Мальва обыкновенная 338
 Мальвовые 329, 335, 415
 Мальвоцветные 292, 294, 329,
 338, 355, 358
 Мамура 306
 Мандарин 362
 Манжетка 293, 302, 307
 — семиугольная 307
 — туманная 307
 — шершавостебельная 307
 Маниок 357
 Мараттиевые 169
 Мараттиописиды 167
 Маревые 403
 Мареновые 375, 376
 Мареноцветные 374, 375, 403
 Марецветные 397, 402
 Марсилиевые 175
 Марсилия 158, 175, 189
 — четырехлистная 174 *, 175
 Маршанциальные 135
 Маршанция 136 * — 138
 Марь 404
 — белая 404
 — стенная 404
 Марьянник 390
 — полевой 391

- Маслина европейская 363
 Маслинные 363
 Маслята 67
 Махорка 386, 388
 Мачок 425, 427
 — желтый 425
 Мелампсоровые 71
 Меланкониевые 40, 80
 Мелкосеменные 473
 Метасеквойя 198, 209
 — глипстостробусовая 209
 Микроцистис 31
 Миксобактерии 25, 27
 Мимоза стыдливая 314
 Мимозка 314
 Мимозовые 312, 313, 317
 Миндаль 310, 311
 — обыкновенный 311
 — низкий 311
 — степной 298 *
 Мириангиальные 58
 Миротеций 76
 Миртовые 372, 411
 Миртоцветные 294
 Мичелла 376
 Многолепестные 264
 Многоплодниковые 261, 265—
 267, 292, 413
 Можжевельник 199, 211
 — высокий 211
 — зеравшанский 212
 — красный 211
 — обыкновенный 210 *, 211
 — полушаровидный 212
 — туркестанский 212
 Мокричник 412
 Молодило кровельное 296
 — русское 296
 Молочай 357, 440
 — кипарисовый 357
 — солнцевзор 357
 — чина 356 *
 Молочайноцветные 355, 358
 Молочайные 355
 Монимиевые 268, 272
 Моринговые 420
 Морковь 76, 348
 — дикая 348
 — посевная 348
 Морозник 287, 288 *
 — черный 287
 Морозниковые 286, 287
 Морошка приземистая 306
 Мотыльковые 317
 Мох 234
 — зеленый 238
 Моховидные 18, 129—133, 184
 Мохообразные 225
 Мукор 45, 46 *
 — яванский 47
 — муцедо 45
 Мукоровые 45
 Мухомор белый вонючий 66
 — зеленый 66
 — красный 66
 — цитриновый 66
 Мушмула
 — германская 309
 — японская 309
 Мхи 14, 128, 138, 145, 223,
 253
 — андреевы 138—140
 — зеленые 138, 141—143
 — настоящие 133, 138, 139
 — сфагновые 138, 140
 Мыльнянка лекарственная 412
 Мытник хохлатый 391
 Мышехвостник 273
 Мята 392, 394
 — колосовая 394
 — перечная 394
 — полевая 394
 Мятлик 488, 491
 — луговой 492
 — луковичный 492
 — однолетний 491, 492
 Мятликовидные 485
 Мятликовые 6, 222, 237, 483,
 484—496 *
 Мятликоцветные 6, 477, 483
 Навикула 100 *
 Наперстянка 391
 Нарцисс ложный 469
 — поэтический 469
 Настоящие бактерии 25
 — цветковые 128
 Настурция садовая 339
 Неврадовы 299
 Незабудка альпийская 384
 — болотная 384
 Немалион 110 *
 Непентоцветные 282
 Нивяник обыкновенный 447 *,
 448
 Низшие растения 13, 18, 19
 Нимфейноцветные 277
 Нимфейные 263, 277, 278, 453,
 456, 458

Норичниковые 386, 390, 391 *, 394
 Норичникоцветные 375, 385
 Носток 27, 29 *, 31, 123
 Ночная красавица 422
 Нут 318
 — полевой 328
 Облепиха 26
 Оболочкосеменные 178, 186, 212
 Овес 69, 71, 75, 242, 244
 — обыкновенный 491
 — посевной 486 *, 491
 Овсяг 491
 Овсяница 75, 493
 — бороздчатая 493
 — красная 493
 — луговая 493 *
 Огурец 80, 436, 437
 — посевной 437
 Однодольные 6, 12, 219, 225, 226, 261—265, 317, 407, 409, 451, 484
 Однолепестные 264
 Однопокровные 264, 265, 403
 Однотычиночные 221
 Одуванчик 441, 449
 — лекарственный 13
 — обыкновенный 449
 Ожика 472, 477
 — бледная 473
 — волосистая 473
 — слабоволосистая 473
 Ожиковые 462, 472, 473
 Окопник жесткий 384
 — лекарственный 385
 Ольпидий 41
 — капустный 41 *
 Оляха 26, 367, 369
 — клейкая 369
 — кустарниковая 369
 — серая 369
 Оомицеты 40, 42
 Опенок 66
 Орех 370
 — грецкий 370, 371 *
 — маньчжурский 371
 — серый 371
 — черный 371
 Ореховые 370
 Орехоцветные 269, 355, 369, 370, 372
 Орляк 171, 174
 Орхидея 80

Орхидные 217, 453, 473, 475, 476
 Орхидоцветные 460, 473
 Осина 373, 374
 Осмунда 165, 171
 Осока 477, 478 *, 479 *, 481 *, 487
 — береговая 482
 — вздутая 482
 — войлочная 480 *
 — горная 482
 — двухрядная 482
 — двутычиночная 482
 — дернистая 482
 — заостренная 482
 — заячья 480 *, 482
 — звездчатая 482
 — лесная 480 *, 482
 — лисья 482
 — микели 481
 — низкая 481
 — парвская 481
 — песчаная 481
 — плетевидная 481
 — пузырчатая 482
 — стройная 480 *, 482
 Осоковые 69, 237, 472, 483, 485
 Осокоцветные 472, 477
 Осот болотный 449
 — полевой 449
 Остролодочник волосистый 320
 — грязноватый 320
 Осциллятория 29 *, 31 *
 Очанка 390, 391
 Очиток 296
 Павловния 390
 Пажитник 321
 — голубой 321
 — крупноцветковый 253
 — сеной 321
 — туркменский 253
 Пальма 179
 — кокосовая 454
 — масличная 455
 — пальмира 455
 — саговая 455
 — финиковая 454, 455 *
 Пальмовые 453
 Пальмоцветные 267, 453, 454
 Панакс 344
 Папайя 435
 Папоротник 165

- мужской 172 *
- семенной 178, 185—187 *
- Папоротники 128, 145, 146, 158, 166, 179, 223, 225, 252, 263
- водяные 171, 175
- настоящие 164, 167
- равноспоровые 171
- разноспоровые 189
- тонкоспоровые 169
- эпифитные 164
- Папоротниковидные 18, 129, 149, 164—167, 169, 171, 182
- Папоротниковые 14
- Пармелия 125 *, 126
- Парнолистниковые 339
- Паслен 387
- дольчатый 388
- сладко-горький 388
- черный 388
- Пасленовые 242, 386, 387
- Пассифлора инкарнатная 439
- Пассифлоровые 435, 438
- Пассифлороцветные 434
- Пастернак дикий 349
- посевной 349
- Пастушья сумка 421
- Патиссоны 438
- Пеларгония 342
- крупноцветная 342 *
- розовая 342
- Пельтигера 126
- Пеницилл 77, 78 *
- Пeon 291
- белоцветковый 291
- лекарственный 291
- уколостный 291
- Пеоновые 286, 291, 294, 369
- Первичнопокровные 264
- Первопапоротники 164, 167
- Переступень 436, 438
- Перец 275, 387
- однолетний 389
- черный 275
- Перечноцветные 267, 275
- Перечные 275, 372
- Перилла 396
- Перидиния 101
- Пероноспоровые 43, 44
- Персик 310, 311 *
- обыкновенный 311
- Пестичные 128, 250
- Песчанка 412
- Петров крест 391
- Петрушка кудрявая 348
- Пестунья 390

- Печеночники 130, 134, 135—137, 139
- Печеночница 285
- обыкновенная 287
- Пижма обыкновенная 448
- Пикульник 396
- Пинопсиды см. Хвойные
- Пиннулярия 99, 100 *
- зеленая 99
- Пиреномицеты 54
- Пиретрум 448
- Пиронема 48 *
- Пихта 199, 203
- европейская 204
- кавказская 204
- сибирская 204
- Плазмоднофора 84
- капустная 85 *
- Пластинниковые 65, 66
- Плаун-баранец 151
- булавовидный 151, 153 *
- обоюдоострый 151
- разноспоровый 185
- Плауновидные 18, 129, 149, 150
- Плауновые 14, 146, 150, 151
- Плаунообразные 254
- Плауны 128, 145, 223, 225
- Плевел 499
- многолетний 495
- многоцветковый 495
- Плеоспоровые 59
- Плеурококковые 123
- Плеуростигма 100 *
- Плодосумчатые 40, 50, 52, 77
- Плющ крымский 345
- обыкновенный 345
- Побеговые пестичные 217
- Повилика европейская 383 *
- клеверная 382
- тимьяновая 382
- Повиликовые 379, 382
- Повой 382
- заборный 381 *, 382
- солданелевый 382
- Погремок 245, 390, 391
- Подмаренник 375—377
- весенний 378
- ложный 378
- топяной 378
- Подокарповые 197, 198, 200
- Подокарпус 200, 201
- крупнолистный 201
- Подорожниковые 386
- Подснежник белоснежный 469

- Подсолнечник 76, 79, 441—443
 — однолетний 443
 Покрытосеменные 6, 14, 18,
 129, 179, 184, 185, 193, 215,
 217—219, 225—229, 231, 245,
 250, 251—262, 264—267,
 273, 277, 293, 364, 409, 413,
 453
 Полушниковые 150
 Полынь 443
 — белоземельная 444
 — горькая 444
 — морская 444
 — таврическая 444
 — цитварная 444
 Помидор 389
 Понцирус трехлиственный 362
 Поповник обыкновенный 448
 Портулаковые 410
 Порфира 111
 Предклеточные 18, 19
 Предпапоротниковые 146
 Предпобеговые 194
 Предптеродофиты 18
 Предчленистые 158
 Прокарпеты 17, 22
 Пролеска 357
 Просо 69, 71, 338, 488, 501
 — куриное 484
 Просовидные 485, 499
 Прострел сон-трава 287
 Протококковые 112, 115, 116 *,
 123
 Протоптеридиум 167
 Псевдотсуга мензиса 203
 Псилот 147 *, 234
 — голый 149
 Псилотовидные 18, 129, 146,
 148
 Псилотовые 128, 146
 Псилотопсиды 146
 Псилотофиты 146
 Птеростегий 409
 Пукцинные 71
 Пукциния 71
 Пулавка полевая 448
 — собачья 448
 Пустынный лайм 362
 Пуштырник 396
 Пушица 478 *, 481, 482, 487
 — влагаллищная 482
 — узколистная 482
 Пшеница 12, 69, 71, 75, 79 *,
 244, 246, 488, 489
 — двузернянка 490
 — мягкая 6, 486 *, 490
 — однозернянка 6, 490
 — озимая 79
 — персидская 246
 — твердая 6, 13, 489
 Пырей 75, 246, 488, 491
 — ползучий 491, 497
 Равножгутиковые 112
 Равноспоровые 171
 Разноспоровые 171, 175
 Райграс 493
 Рами белое 400
 Ранальцевые 267, 281
 Рапс 424
 Раффлезиевые 276
 Раффлезия арнольда 276
 Рвотный орех 242
 Ревень 407 *, 409
 — волнистый 410
 — дланевидный 410
 Редька 422
 — дикая 421 *, 422
 — посевная 246
 Резедовые 267, 413, 420
 Репа 424
 Ржавчина бурая пшеницы 75
 — желтая злаков 75
 — корончатая овса 75
 — линейная 39, 72, 73
 Ржавчинные 69, 71
 Ривулярия 29 *, 123
 Риккетсия 17
 — провачека 21
 Ринневидные 18, 129—132,
 144, 145 *, 148, 149, 188
 Риния 144—146, 148, 234
 Рис 222, 484, 485, 488, 489,
 501
 — посевной 501
 Рисовые 499
 Робиния 328
 Рододендрон 428
 — золотистый 429
 — кавказский 429
 — понтийский 429
 Рододендровые 428
 Родотипус 301
 Рожь 12, 71, 75, 244, 283, 488,
 490
 — дикая 490
 — посевная 486 *, 490
 Роза 302
 — дамасская 305
 — иерихонская 423

- индийская 305
- китайская 305, 338
- морщинистая 305
- ремонтантная 305
- сизая 305
- собачья 299 *
- столстная 305
- французская 305
- Розановые 12, 81, 230, 295, 298 *, 299 *, 300, 317
- Розаннородные безлепестные 261
- однопокровные 292, 355
- раздельнолепестные 261, 292, 374, 375
- спайнолепестные 261, 292, 374
- Розмарин 393, 396
- Розовые 298
- Розоцветные 12, 292, 294, 313
- Ромашка 441, 442, 446, 448
- кавказская 448
- непахучая 447
- ободранная 447
- Рута душистая 362
- Рутовые 358, 360
- Рутоцветные 358, 369
- Рыжик вкусный 66
- красный 66
- посевной 421 *
- Рябина 293 *, 299 *, 300, 309
- обыкновенная 309
- Рябинник рябинолистный 302
- Саговники 32, 185, 189—191, 195, 252
- Саговниковые 178, 185, 186, 189, 255
- Саговниковидные 12
- Саксаул 402, 405
- белый 405
- черный 405
- Сальвиния 158, 177
- плавающая 164, 175, 177 *
- Сальвиниевые 175
- Самшитовые 355
- Сапидовые 358, 362
- Сапролегниевые 43
- Сапролегния 43 *
- Саса 488
- Сассапариль высокий 468
- Сафлор красильный 445
- шерстистый 445
- Сауракия 418
- Сауруровые 275
- Свекла 80, 403, 404
- обыкновенная 404
- Свидина 343
- Свинчаткоцветные 396
- Свободнолепестные 225, 264
- Секвойя 208, 209
- вечнозеленая 209
- гигантская 149, 209
- красная 208
- Секвойядендрон 208, 209
- гигантский 208
- Селагинелла 155, 157
- селлагинелловидная 156 *, 157
- Селагинелловые 154, 155
- Сельдерей 347 *, 348
- пахучий 348
- Сельдерейные 237, 343, 345, 346 *, 348
- Сенна александрийская 316
- Сенная палочка 24 *
- Септория 80
- Сигиллярия 150, 158
- Синеголовник 345
- Синедра 100 *
- Синкарпные 265
- Синхитрий 41, 42
- Синюховые 380
- Синяк пурпуровый 67
- Ситник 472
- неопределенный 473
- расходящийся 473
- Ситниковые 472, 477, 483
- Ситничек 487
- Сифоновые 112, 119
- Склеротиния 56 *, 57
- Скополия 387
- Слива 246, 310
- Сливовые 298 *, 309
- Слизевики 14, 18, 32, 40, 81, 82
- ложные 82
- настоящие 82
- Сложноцветные 435
- Смоковница 399
- Смолка 411 *
- Смородина 71, 297, 313
- альпийская 299 *
- красная 297
- мейера 297
- черная 297
- ячевского 297
- Смородиновые 296
- Сморчок 56, 57
- Сныть обыкновенная 350

- Сокирка 285
 Солодка голая 322
 — уральская 322
 Солянка рихтера 405
 — содоносная 405
 Сорго 484, 487, 501
 — обыкновенное 500
 — сахарное 502
 Сосна 67
 — горная 208
 — долговечная 203
 — европейская кедровая 208
 — обыкновенная 179, 180 *, 181 *, 183 *, 199, 207
 — палласа 208
 — пицундская 208
 — сибирская 199, 207
 Сосновые 18, 178, 186, 196, 197, 203
 Софора 318, 328
 — лисохвостая 328
 — японская 328
 Соя 325 *, 326
 — уссурийская 326
 — щетинистая 326
 Спаржа 466 *
 — лекарственная 467
 — перистая 467
 — шпрингера 467
 Спартиелла 47 *
 Спирейные 298, 299, 301
 Спирея 293 *
 Спирогира 88, 119, 120 *
 Спирохета бледная 24
 Спорофит 171
 Спорынья 55 *, 242
 Сrostнолепестные 225, 264, 265
 Стенкоположные раздельно-
 лепестные 261, 412, 413
 — спайнолепестные 427
 Стеркулиевые 329, 330
 Страусник 167, 174
 — обыкновенный 165
 Стрелолист китайский 457
 — плавающий 457
 — стрелолистный 457
 Сумах дубильный 359
 — коротковолосый 359
 — яванский 359
 Сумаховые 358, 359
 Сумахоцветные 338, 355, 358, 370
 Сурепица 424
 Сусак зонтичный 458
 — ситниковый 458
 Сусаковые 236, 263, 458
 Сфагнум балтийский 140
 — бурый 140
 — гладкий 140
 — магелланский 140
 — остроконечный 140
 — растопыренный 140
 — узколиственный 140
 Сфенофиллопсиды 158
 Сферокарпальные 135
 Сферопсидные 40, 80
 Сцеплянку 112, 119
 Сыть 478 *, 479, 481, 487
 Табак 388
 — длиннолистный 389
 — курительный 388
 — лесной 389
 Табелярия 100 *
 Таволга 298 *, 301
 — вязолистная 302
 — городчатая 302
 — зверобоелистная 302
 — японская 302
 Тайнобрачные 219, 221, 239
 Таксодиевые 197
 Таллофиты предъядерные 18, 21
 — ядерные беспластидные 18, 32
 — — пластидные 18, 86
 Тау-сагыз 449
 Тековое дерево 253
 Телиобазидномицеты 62
 Теобромовые 242
 Телорез обыкновенный 459
 Термопсис 318
 Терн 246, 310
 Тестуинария слоновоногая 470
 Тиллециевые 69
 Тимофеевка 488, 495
 — альпийская 495
 — луговая 496, 497 *, 499
 — степная 496
 Тисс 198, 202
 — обыкновенный 202 *
 — ягодный 202, 203
 — японский 203
 Тиссовые 197, 201
 Тладянты 436
 Тмезиптер 147, 148
 Тмин обыкновенный 346 *
 Толокнянка 431

Толстоспоровидные 167
 Толстянка 295 *, 296
 Толстянковые 12, 295
 Томат 81, 387
 Топинамбур 443
 Тополь 373
 — белый 373
 — черный 373
 Торица 412
 Трехреберник 447
 Трехтычинные 221
 Трижелезник 414
 Трихия разнообразная 83
 Триходерма 76
 Трихомицеты 40, 47 *
 Тростник 492
 — сахарный 484, 487, 488, 504
 Трубноцветные 386, 443, 446 *, 448
 Трутовик лиственничный 63
 — ложный 63, 64 *
 — настоящий 63
 Трюфелевые 57
 Трюфель 58 *
 — зимний 58
 — перигорский 58
 Туттовые 397, 401
 Туя 211
 — восточная 211
 — западная 211
 Тыква 436, 487
 — гигантская 438
 — мускатная 438
 Тыквенные 80, 81, 434—438
 Тыквоцветные 427, 434, 435
 Тысячелистник 445
 — голый 4
 — мелкоцветный 445
 — обыкновенный 445
 Тюльпан великий 465
 — геснера 465
 — фостера 465
 — эйхлера 466
 Ужовник обыкновенный 168 *
 Ужовниковые 167, 168 *, 169
 Укроп пахучий 349
 Улотрикс 89, 117, 118 *
 — опоясанный 117
 Улотриковые 91, 112, 117
 Ульва 90, 91
 Ульвовые 117
 Устилагиновые 69

Фасоль 244, 318, 324
 — маш 325
 — многоцветковая 324
 — обыкновенная 324
 — остролистная 324
 Фенхель 349
 — обыкновенный 346 *, 349
 Филлокловы 355, 372, 413
 Филлоцветные 329, 412
 Фикомицеты 37, 39, 40
 Фикус 399
 Филлантусовые 355
 Филлокладус 201
 Филлостихис 489
 Филлостикта 79 *, 80
 Фисташка настоящая 359
 Фисташковые 358, 359
 Фитолаковые 410
 Фитофтора 44
 Флакуртиевые 372
 Фрагмобазидиомицеты 40, 62
 Фузарium 76, 79
 Фукус 95, 106 *
 — спиральный 107
 Фукусовые 105
 Хара 112, 121, 122 *
 Харовые 112, 121
 Хвойные 67, 185, 193, 203, 239, 255
 Хвощ болотный 164
 — большой 162
 — ветвистый 162
 — гигантский 160
 — дубравный 164
 — зимующий 161, 163
 — полевой 161, 163
 — приречный 164
 — пятнистый 163
 — шафнера 160
 Хвощевидные 18, 129, 149
 Хвощевые 14, 158—160
 Хвощи 129, 145, 159, 160, 223, 225
 Хейлантес персидский 164
 Хейролепидиевые 197
 Хинные 376
 Хламидомонада 112, 113 *, 114 * — 116, 257
 — снежная 95
 Хлопушка 411
 Хлопчатник 76, 79, 336, 338
 — длиноволокнистый 336
 — коротковолокнистый 336
 — средноволокнистый 336

— шершавый 337 *
 Хлорантовые 275
 Хлорелла 116 *
 Хлорококк 116 *
 Хмель 388, 402
 — обыкновенный 402
 — японский 402
 Холобазидномицеты 40, 62
 Хохлатка 425
 Хризобалановые 299
 Хромулина 97
 Хроококк 29 *, 34
 Хугониевые 340

 Цветковые 18, 217, 250
 Цезальпиниевые 312, 314
 Цейба 331
 Центральноросные безле-
 пестные 261
 — верескоцветные 374
 — гвоздиковидные 397
 — однопокровные 396
 — раздельнолепестные 261,
 410
 Цертис 316
 — канадский 317
 — китайский 317
 Цикадовые 256, 265
 Цикадондея 191
 Циклотелла 100 *
 Цикорий 441, 449
 — обыкновенный 449
 Цимбелла 100 *
 Цистоптерис 165
 Цитрус 361 *
 Цитрусовые 79, 361
 Цицания водяная 501
 — широколистная 499

 Чабрец 396
 Чага 63
 Чаевые 242
 Чаецветные 294, 329, 412, 413,
 428
 Чай 415
 — индийский 416
 — китайский 415, 416 *, 417
 Чайные 415, 417
 Чайот 437
 Частуха 457
 — лезеля 457
 — подорожниковая 457
 Частуховые 236, 263, 456
 Частухоцветные 456
 Чашечкоцветные 261, 453

Чемерица лобеля 463
 — черная 463, 464
 Черемуха 293 *, 311, 312
 Череша 464
 Черника 428, 431 *, 432 *, 433
 Чернокорень лекарственный
 385 *
 Чернушка 285
 Чеснок 464, 465
 Чечевица съедобная 328
 Чешусцветные 261, 453, 476
 Чила 318
 Чистотел 425, 427
 — большой 425
 Чистоуст 167
 Чистяк 286
 Чозения 372

Шалфей 393, 395
 — блестящий 396
 — лекарственный 395
 — луговой 393 *
 — мускатный 395
 Шампиньон 65 *, 66
 — двуспоровый 63
 Шафран посевной 471 *
 — прекрасный 471
 — сузский 471
 Шелковица 398, 399
 — белая 399
 — черная 399
 Шелковицевые 398
 Шильник водяной 422
 Шильниковые 154
 Шиповник 71, 154 *, 155, 293 *,
 300, 302, 303
 — альберта 304
 — беггера 304
 — гунта 304
 — иглистый 304
 — илийский 304
 — коричный 304
 — майский 298
 — морщинистый 304
 — украинский 4
 Шиповниковые 301, 302
 Шишконосные 12, 256
 Шлажник 462, 471
 Шпинат посевной 404
 Шпорник полевой 289
 Шток-роза 338

Щавель 407
 Щетинник зеленый 502

— итальянский 502
— сизый 502, 503 *
Щирица запрокинутая 406 *
Щирицевые 403, 406
Щитовник 173
— мужской 171

Эвглена 108
Эвгленовые 87, 108, 109
Эвкоммиевые 397
Эвкоммия 398
Эвриала устрашающая 278
Эдогониевые 117
Экзобазидиевые 63
Эктокарповые 105
Эктокарпус 105
Эндомицетовые 51
Энтеробриус элегантный 47 *
Энтероморфа 90
Энтада 314
Энтомофторовые 45
Эремурус кауфмана 464
— мощный 464
Эризифе злаковая 54
Эрика древовидная 429
— крестовидная 429
Эспарцет 318
Эспеления крупноцветковая 440
Эуаскомицеты 50
Эукарноты 17
Эфедрa 149, 212, 226, 227
— двухколосковая 213 *, 214
— промежуточная 214
— хвощевидная 214
Эфедровые 212

Юнгерманниальные 135, 138

Яблоневые 298 *, 307, 309
Яблоня 307
— восточная 298 *, 299 *, 300, 308
— лесная 308
— недзвецкого 308
— ранняя 309
— сибирская 308
— сиверса 308
Явнобрачные 239
Ягель 125 *, 126
Язычковые 449
Яравия 148
Ярутка 422
— полевая 421 *
Ясенец 362
Ясколка 412
Ясменник 375, 376, 378
— душистый 378 *
— розовый 378
Яснотка белая 395, 396
— пурпурная 395
— пятнистая 393 *
Яснотковые 221, 392, 394
Ясноткоцветные 374, 391
Ястребинка 319, 449
— волосистая 450
— зонтичная 450
Ятрышник мужской 475 *
— пятнистый 475 *
Ячмень 12, 69, 75, 244, 485, 488, 490
— двухрядный 486 *, 490
— луковичный 491
— мышиный 491
— обыкновенный 490

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

Abelmoschus esculentus 338

Abies 203

— *alba* 204

— *nordmanniana* 204

— *sibirica* 204

Abutilon 338

— *avicennae* 338

Acacia 313, 314*

— *dealbata* 313

— *julibrissin* 313, 314*

— *lophantha* 314

— *senegal* 314

— *spirocarpa* 313

Acanthaceae 386

Acanthosicyos 434

— *horrida* 435

Acellaria 47*

Acer 362

— *campestre* 363

— *platanoides* 363

— *pseudoplatanus* 363

— *tataricum* 363

Aceraceae 358, 362

Acetobacter aceti 27

Achillea 445

— *glaberrima* 4

— *micrantha* 445

— *millefolium* 441*, 445

Aconitum 285, 289

— *anthrora* 286

— *flerovii* 286*, 289

— *lasiosomum* 289

— *napellus* 289

Acrasiomycetes 82

Actaea spicata 286

Actinidia 419

— *kolomicta* 418*, 419

Actinidiaceae 413, 418

Acytobionta 17

Adansonia 331

— *digitata* 253, 331, 332*

Adonis 291

— *vernalis* 286*, 291

Aegopodium 350

— *podagraria* 350

Aesculus 362

Agaricaceae 65

Agaricales 65

Agaricus 65*, 66

— *bisporus* 63

— *mellagius* 66

Agathis 198, 200

— *australis* 200

Agava 469

— *americana* 469

— *mexicana* 463, 469

Agavaceae 463, 469

Agriophyllum 405

Agropyron 488, 491

— *repens* 491, 496

Agrostemma 411*, 412

— *githago* 412

Agrostis 488

Ahnfeltia plicata 108

Ajuga 393

Albizzia julibrissin 313

Alchemilla 307

— *heptagona* 307

— *hirsuticaulis* 307

— *nebulosa* 307

Aleurites 357

— *fordii* 357

Algae 13, 96

Alhagi 320

— *kirghisorum* 320

— *persarum* 320

— *pseudalhagi* 320

Alisma 457

— *loeseli* 457

— *plantago-aquatica* 457

Alismataceae 453, 456

Alismatales 263, 456

Allium 464

— *cepa* 464

— *porrum* 465

— *rotundum* 465

— *sativum* 465

— *sylvestris* 464

— *ursinum* 464

— *victoriale* 464

Alnus 369

— *fruticosa* 369

— *glutinosa* 369

— *incana* 369

Aloe 467

— *arborescens* 467

Alopecurus 488, 496

— *alpinus* 496

— *pratensis* 497*

— *ventricosus* 497, 498

Alsine 412

Alsophila crinita 170*

Alstroemeria 469

Althaea 338

- officinalis 338
- rosea 338
- Amanita 66
- caesaria 66
- caesarioides 66
- citrina 66
- muscaria 66
- phalloides 66
- ✓ virosa 66
- Amaranthus retroflexus 406*
- Amaryllidaceae 460, 462, 468
- Amborella 272
- Amelanchier rotundifolia 309
- Amentaceae 226
- Amygdalus 310, 311
- communis 311
- nana 311
- Anabaena 27, 29*, 31
- Anabasis 405
- Anacardiaceae 359
- Anacardiales 355, 358
- Ananas comosus 472
- Anastatica hierochuntica 423
- Andreaea 139
- rupestris 140
- Andreaeaceae 139
- Andreaeales 139
- Andreaeidae 138, 139
- Anemone 285
- nemorosa 286*, 287
- ranunculoides 286
- Anemonoideae 286, 289
- Anethum graveolens 349
- Angiopteris 169
- Angiospermae 18, 250, 251
- Angiospermophyta 217, 250
- Anisum vulgare 349
- Anona cheirimolia 271
- reticulata 271
- squamosa 271
- Anonaceae 267, 268, 271
- Anonales 413
- Anthemis arvensis 448
- cotula 448
- Anthennaria dioica 442
- Anthoceros 133
- fusciformis 135
- laevis 134*
- Anthocerotales 134
- Anthocerotopsida 133
- Anthophyta 18, 217, 250
- Anthoxanthum odoratum 222, 485
- Antiaris toxicaria 398
- Antirrhinum 390
- glutinosum 245
- majus 245
- rhinanthoides 245
- Anthriscus aemula 350
- sylvestris 350
- Apetalae 264
- Aphyllophorales 63
- Apiaceae 343, 345, 346*
- Apium 348
- graveolens 347*, 348
- — var. dulce 348
- — var. rapaceum 348
- — var. secalinum 348
- Aquilegia 285, 287
- olympica 287
- vulgaris 286*, 287
- Arachis hypogaea 326
- prostrata 327
- Aralia elata 344
- mandshurica 344
- Araliaceae 343, 344
- Araliales 342
- Araucaria 198, 200
- araucana 200
- brasiliensis 197, 200
- excelsa 200
- nathorstii 197
- Araucariaceae 197, 199
- Arbutoideae 428
- Arbutus andrachne 431
- Arecaceae 453
- Archegoniales 13
- Archymycetidae 40, 41
- Archychlamydeae 264
- Arctostaphylos uva-ursi 431
- Arecales 453
- Arenaria 412
- Aristida 488
- Aristolochia clematitis 276
- goldieana 276
- siphon 276
- Aristolochiaceae 276
- Aristolochiales 267, 276
- Armeniaca 310, 311
- vulgaris 311
- Armillariella mellea 66
- Armoracia rusticana 422
- Arrhenatherum 495
- elatius 494*, 495
- Artemisia 443
- absinthium 441*, 444
- cina 444
- maritima 444
- taurica 444

- terrae-albae 444
- Artocarpus communis 399
- integrifolia 399
- Aruncus asiaticus 302
- vulgaris 302
- Arundinaria 489
- Asarum europaeum 276
- Asimina 268
- triloba 271
- Ascochyta 81
- pisi 81*
- Ascomycetales 25
- Ascomycetes 39, 40, 47, 48, 50, 62
- Asparagus 466
- officinalis 466*, 467
- plumosus 467
- sprengeri 467
- Aspergillus 76, 78*
- niger 38, 77
- Asperula 375, 376, 378
- cynanchica 378
- odorata 378*
- Aspidistra 463
- Asplenium viviparum 165
- Asteraceae 439, 441*
- Asterales 439
- Asterotheca 169
- Astilbe 296, 299
- Astragalus 319
- arenarius 320
- densissimus 320
- exocarpus 320
- pitetocladus 320
- spinosissima 320
- Astrantia 345
- Atriplex 404
- cana 404
- hortensis 404
- nummularia 405
- Atropa belladonna 387, 390
- Aucuba japonica 344
- Aurantiaceae 360
- Avena 488, 491
- fatua 491
- sativa 442, 487*, 491
- Azolla 175
- Azollaceae 175
- Azorella 351
-
- Bacillus prodigiosus 23
- subtilis 24*
- thuringiensis 28
- Bacteriophyta 18, 21, 22
- Balsaminaceae 339
-
- Bambusoideae 485, 488
- Basidiomycetes 39, 40, 60 — 62
- Bennettitaceae 191
- Bennettitales 178, 185, 191
- Berberidaceae 282
- Berberis 283
- sibirica 73
- vulgaris 72, 73, 283*
- Bergenia 298
- crassifolia 298
- Beta 403
- vulgaris 404
- Betula 67, 367
- dahurica 368
- ermanii 368
- klokovii 4
- lutea 368
- maximowiczii 368
- nana 368
- pendula 368
- pubescens 368
- verrucosa 368
- Betulaceae 363
- Bicornes 427
- Bignoniaceae 386
- Biota orientalis
- Blechnum spicant 164, 174
- Blumea 440
- balsamifera 440
- Bocconia arborea 424
- Boletaceae 65, 66
- Boletus 64*, 67
- edulis 67
- elegans 67
- granulatus 67
- luteus 67
- purpureus 67
- regius 67
- satanas 67
- Bombacaceae 329, 331
- Bombax 331
- Boehmeria nivea 400
- Boraginaceae 384
- Boraginales 374, 384
- Borrelia recurrentis 24
- Borrassus flabelliformis 455
- Botrychium 168
- Botrydiopsis 97
- Botrydium 98
- Botrytis 76, 80
- cinerea 80
- Bovista 67
- Brassica 422*, 423
- campestris 424
- — var. oleifera 424

— cretica 423
 — juncea 424
 — napus 421*, 424
 — — var. esculenta 424
 — oleracea 84, 423
 — — var. botrytis 423
 — — — capitata 423
 — — — gemmifera 423
 — — — gongyloides 423
 — rapa 84, 424
 — sylvestris 423
 Brassicaceae 84, 419, 420
 Bromeliaceae 460, 472
 Bromus 488, 492
 — inermis 492
 — secalinus 492
 — tectorum 492
 Broussonetia papyrifera 399
 Bryidae 138, 141
 Bryonia 436, 438
 Bryophyta 18, 129, 130
 Bryopsida 138
 Bryopsis 90
 Bupleurum 345
 Burmanniaceae 473
 Butomaceae 456, 458
 Butomales 263
 Butomus 458
 — junceus 458
 — umbellatus 458

 Cabomba aquatica 281
 Cabombaceae 281, 456
 Caesalpinia echinata 317
 Caesalpinaceae 312, 314
 Calamagrostis lanceolata 476
 Calamitales 159
 Calceolaria 391
 — hybrida 391
 Calligonum 410
 — acanthopterum 410
 — aphyllum 410
 Callithamnion 109*
 Calophyllum inophyllum 415
 Calluna 427
 — vulgaris 430*
 Caltha 285
 — palustris 286
 Calvatia 69
 Calycanthaceae 268
 Calyciflorae 453
 Calymmatotheca hoenighausi
 187*

Calystegia 382
 — sepium 381*
 — soldanella 381
 Camelina sativa 421*
 Camellia 416
 — japonica 417
 Campanulaceae 443
 Campanulales 435
 Candida 52
 — albicans 52
 — guilliermoddii 52
 — lipolytica 52
 — tropicalis 52
 — utilis 52
 Caninae 303
 Canna 460
 Cannabinaceae 397, 401
 Cannabis 402
 — indica 402
 — ruderalis 402
 — sativa 398, 401*, 402
 Cantharellus 66
 Capnodiales 58
 Capnodium 59
 Cappariaceae 420
 Capparis spinosa 419*
 Caprifoliaceae 375, 378
 Capsella bursa-pastoris 421*
 Capsicum 389
 — annuum 387, 389*
 Caragana arborescens 328
 Carduus 441*
 Carex 477, 478*, 479, 481
 — acuta 482
 — acutiformis 479, 482
 — arenaria 481
 — brevicollis 481
 — caespitosa 482
 — diandra 482
 — dioica 482
 — disticha 481
 — gracilis 480*, 482
 — humilis 482
 — leporina 480*, 482
 — michelli 481
 — montana 482
 — physodes 482
 — pilosa 480*, 482
 — riparia 482
 — rostrata 482
 — stellulata 482
 — sylvatica 480*
 — vulpina 482
 Carthamus 445
 — lanatus 445

- tinctorius 445
- Carica 434
- papaya 434*, 435
- Carpinus 67, 367, 368
- betulus 368
- orientalis 368
- Carpoascomycetidae 40, 52
- Carum carvi 346*
- Caryophanon 22
- Caryophyllaceae 397, 411*
- Caryophyllales 410
- Caryophyllidae 396
- Caryophyllus 411
- aromaticus 411
- Cassia fistula 315*
- acutifolia 316
- angustifolia 316
- marylandica 316
- Cassytha 272
- Castanea sativa 367
- Caulerpa 111
- prolifera 119
- sertularioides 112*
- Cavanillesia 331
- arborea 332*
- Caytonia 188
- nathorstii 188*
- Caytoniales 178, 185, 188
- Cedrus 206
- deodara 207
- Ceiba 331
- pentandra 331
- Centaurea 442, 444
- cyanus 441*, 444
- jacea 441*
- Centricae 99
- Centrospermae 396
- choripetalae 410
- Cephalotaxaceae 197, 201
- Cerastium 412
- Cerasus 310
- avium 310
- vulgaris 310
- Ceratonia siliqua 316
- Cercis canadensis 317
- chinensis 317
- siliquastrum 316
- Cetraria islandica 126
- Chaetonema irregulare 132
- Chamaepericlymenum 343
- canadense 343
- suecicum 343
- Chara 112
- fragilis 121, 122*
- Charophyceae 121
- Cheilanthes persica 164
- Cheiranthus cheiri 421*, 422
- Cheirolepidiaceae 197
- Chelidonium 425
- majus 425
- Chenopodiaceae 403
- Chenopodiales 397, 402
- Chenopodium 404
- album 404
- murale 404
- Chlamydomonas 112, 113*, 114*
- coccifera 113
- nivalis 95
- Chlamydospermatopsida 178, 186, 212
- Chloramoeba 97
- Chloranthaceae 275
- Chlorella 116*
- Chlorococcum 116*
- Chlorophyta 18, 94, 111
- Chosenia 372
- Chromulina 97
- verrucosa 96
- Chroococcus 29*, 31
- Chrysobalanaceae 299
- Chrysophyta 18, 94, 96
- Chytridiomycetes 40
- Chytridiomycetidae 41
- Chytridiomycota 39
- Cicer arietinum 328
- Cichorium inthybus 441*
- Cicuta 351
- virosa 351
- Cimicifuga europaea 287
- foetida 287
- Cinchona 376
- lancifolia 377
- ledgeriana 377
- officinalis 377
- succirubra 377
- Cinchonoideae 376
- Cinna 485
- Cinnamomeae 303
- Cinnamomum 272, 274
- camphora 268, 274
- cassia 274
- pedunculatum 274
- zeylanicum 274
- Cirsium 444
- arvense 444
- incanum 444
- var. hypoleucum 445
- vulgare 444

- Cistaceae 413
 Citrullus 436, 437
 — colocynthoides 437, 438
 — lanatus 437
 — vulgaris 437
 Citrus 361
 — aurantium 360, 362
 — limon 361*, 362
 — paradisi 362
 — sinensis 362
 — unshiu 362
 Cladonia alpestris 126
 — rangiferina 125*, 126
 Cladophora 118
 — zauterii 118
 Cladophoraceae 117
 Claviceps 55
 — purpurea 55*
 Clematis 289
 — integrifolia 290
 — orientalis 290
 — recta 286
 — vitalba 290*
 Clinacium 142
 Clostridium 27
 — botulinum 28
 — pasteurianum 27
 — pectinovorum 27
 Clusiaceae 414
 Cocos nucifera 454
 Codium 90
 Coffea 377
 — arabica 377*
 — liberica 377
 Coffeoideae 377
 Cola acuminata 330*, 331
 Colchicum 464
 — autumnale 464
 — speciosum 464
 Coleus hybridus 396
 Colletotrichum 80
 Commelinaceae 483
 Compositae 435, 439
 Conferva 97
 Coniferales 196
 Coniferopsida 12
 Conium 350
 — maculatum 346*, 350
 Conjugatophyceae 119
 Consolida 285, 289
 — regalis 289
 Convallaria 467
 — majalis 467
 Convolvulaceae 379 — 381*
 Convolvulales 374, 379
 Convolvulus 380
 — arvensis 380, 381*
 Cordaitales 178, 186, 193, 194*
 Corchorus 335
 — capsularis 335
 — olitorius 334*, 335
 Corispermum 405
 Cormobionta 13, 18, 128
 — archegoniatae 18, 149
 — gynoeceiatae 18, 217
 Cornaceae 343
 Cornus 343
 — mas 343*
 Corolliflorae 453, 460
 Coronaria flos-cuculi 412
 Coronilla 318
 — varia 328
 Corydalis 425, 426
 Corylus 67, 368
 — avellana 366*, 369
 — columna 369
 Corynebacterium diphtheriae 26
 Corypha 454
 Cotoneaster melanocarpa 309
 Crambe 422
 — kotschyana 422
 — maritima 421*
 Crassula pyramidalis 295*, 296
 Crassulaceae 12, 295
 Crataegus 308
 Crocus 471
 — sativus 471*
 — speciosus 471
 — susianus 471
 Croton 357
 Cruciferae 419, 420
 Cryptomeria 209
 — japonica 209
 Cryptomonas 102*
 Cryptophyta 18, 102
 Cucurbita 437
 — maxima 437, 438
 — moschata 438
 — okechobcensis 435
 — pepo 438
 — var. patissonia 438
 Cucurbitaceae 435
 Cucurbitales 434
 Cucumis 437
 — sativus 436, 437
 Cupressaceae 197, 210*, 211
 Cupressus sempervirens 210*, 211
 — var. pyramidalis 211

Cuscuta epilinum 383
 — *epithymum* 382
 — *europaea* 383*
 — *trifolii* 382
Cuscutaceae 379, 382
Cyanophyta 18, 21, 29*
Cycadaceae 189
Cycadales 178, 185, 189
Cycadoidea albiana 192*
 — *dacotensis* 192*
 — *gibsoniana* 192*
 — *ingens* 191
Cycadopsida 12, 185, 186
Cycas 189
Cyclotella 100*
Cydonia oblonga 309
Cymbella 100*
Cynoglossum 385
 — *officinale* 385*
Cyperaceae 477
Cyperales 477
Cyperus 478*, 479
 — *esculentus* 481
 — *papyrus* 481
Cyphomandra 390
Cypripedium 476
 — *calceolus* 476
Cystopteris bulbifera 165

Dacryomycetales 63
Dactylis 488, 498
 — *glomerata* 498
Dahlia 443
Dasya 109*
Datura 389
 — *arborescens* 389
 — *stramonium* 387, 389*
Daucus 348
Davallia canariensis 164
 — *carota* 348
 — *sativa* 348
Degeneriaceae 267
Delesseria 109*
Delphinium 289
Dendrosicyos 434
 — *socolrana* 435
Desmocarpha 101
Deutzia 299
Deuteromycetes 40, 75
Dialypetalae 264
Dianthus 412
 — *barbatus* 412
 — *caryophyllus* 412
 — *chinensis* 412
Diatoma 100*

Diatomaea 100*
Diatomophyta 18, 99
Dichapetalum cymosum 301
Dicotyledoneae 12, 225, 264
Dicranum 143
Dictamnus 362
 — *caucasicus* 363
Dictyota 91*, 92, 105
Didymosphaeria 59*
 — *diplospora* 59
Digitalis 391
Dilleniaceae 294
Dilleniales 294
Dinobryon 97
Dioscorea 469
 — *batatas* 469, 470*
 — *bulbifera* 469
 — *caucasica* 470
Dioscoreaceae 452, 460, 469
Dipsacaceae 375
Dipteronia 362
Discomycetidae 56*, 57
Dothideales 59
Dothiorales 59
Dracaena 462, 467, 469
 — *australis* 462
 — *draco* 461*, 462, 467
Drimys 265
Dryopteris filix-mas 174, 177*
Durio 331
 — *zibethinus* 333

Ecballium elaterium 438
Echinochloa crus-galli 484
Ectocarpus 105
Elaeis guineensis 456
Eleocharis 482
 — *quinquefolia* 482
Elodea 458
 — *densa* 458
 — *canadensis* 459
Elymus 488
Elyna 479
Embryobionta 13, 18, 128
Encephalartos 190, 191
Endomycetales 51
Entada pursaetha 314
Enantioblastae 483
Enterobryus elegans 47*
Enteromorpha 90
Ephedra 212, 226
 — *campylopoda* 226
 — *distachya* 213*, 214
 — *equisetina* 214
 — *intermedia* 214

- triandra 212
- Ephedrales 186, 212, 226
- Equisetales 160
- Equisetites 160
- Equisetophyta 18, 158
- Equisetopsida 158, 159
- Equisetum 159, 160
 - arvense 161*—163
 - fluvatile 164
 - giganteum 160
 - heleocharis 164
 - hyemale 161, 163
 - maximum 162
 - nemorosum 164
 - palustre 164
 - ramosissimum 163
 - schafneri 160
 - telemateja 161
 - variegatum 163
- Eremocitrus glauca 362
- Eremurus 464
 - kaufmannii 464
 - robustus 464
- Erica 427, 429
 - arborea 429
 - tetralix 429
- Ericaceae 427, 428
- Ericales 374, 427
- Ericoideae 428
- Eriophorum 478*, 479, 482, 487
 - angustifolium 482
 - vaginatum 481, 482
- Erodium cicutarium 342*
- Eryngium 345
- Eryobotria japonica 309
- Erysiphaceae 54
- Erysiphales 54
- Erysiphe graminis 54
- Escherichia coli 22
- Espeletia grandiflora 440
- Erythroxylaceae 340
- Euasmycelidae 52
- Eubacteriales 25
- Eucaryota 17
- Eucommia 399
- Eucommiaceae 397
- Eufilipsida 164, 167
- Eugenia 411
- Euglena viridis 102*
- Euglenophyta 18, 103
- Eumycota 40
- Euphorbia 357
 - cyparissias 357
 - helioscopia 357

- lathyris 356*, 357
- Euphorbiaceae 355, 358
- Euphorbiales 355
- Euphrasia 390, 391
- Eutallophyta 36
- Exobasidiales 63
- Exobasidium vaccinii 63
- Fabaceae 317
- Fabales 292, 312
- Fagales 269, 355, 363, 364, 366*
- Fagopyrum 407
 - sagittatum 407*, 408*, 409
- Fagus 365
 - orientalis 365
 - sylvatica 365, 366*
- Farinosae 483
- Festuca pratensis 493*
 - rubra 494
 - sulcata 494
- Fevillea trilobata 438
- Picaria verna 286
- Ficus carica 398, 399
 - elastica 399
- Filicales 171
- Filipendula ulmaria 298*, 302
- Flacourtiaceae 372
- Flagellatae 94
- Foeniculum 349
 - vulgare 346*, 349
- Fomes fomentarius 63
 - igniarius 63, 64*
 - laricis 63
- Fontinalis 131
- Fragaria 300, 306
 - ananassa 306
 - chiloensis 306
 - vesca 293, 306
 - virginiana 306
- Frangula alnus 352
- Fucus 106*, 257
 - spiralis 107
 - vesiculatus 106
- Fumarioideae 424
- Fungi 32, 40
 - imperfecti 39, 40, 75, 79*
- Fusarium 76
 - graminearum 79*
 - nivale 79*
- Gagea maeotica 3
- Galactodendron utile 399
- Galanthus 469
 - nivalis 469

- Galeopsis 396
 Galium 375—377
 — spurium 378
 — uliginosum 378
 — verum 378
 Gallicanae 303
 Garcinia mangostana 415
 — pedunculata 415
 Gardenia 377
 — jasminoides 377
 Gasteromycetales 63, 67
 Genista tinctoria 328
 Geraniaceae 339, 341
 Geraniales 329, 338
 Geranium 341
 — pratense 341, 342
 — sanguineum 342
 — sylvaticum 341
 Gesneriaceae 386
 Gigartina 109*
 Ginkgo biloba 195, 196*
 Ginkgoales 178, 186, 195
 Gladiolus 462, 471
 Glaucium flavum 425
 Gleditschia 316
 — caspica 316
 — triacanthos 316
 Gloeocapsa 29*
 Gloeosporium 80
 — ampelogarum 80
 — lindemuthianum 80
 Glumiflorae 453, 476
 Glycine hispida 325, 326
 — ussuriensis 326
 Glycyrrhiza 322
 — glabra 322
 — uralensis 322
 Gnetaceae 214
 Gnetales 178, 186, 214, 226
 Gnetopsida 178, 186, 212
 Gnetum 212
 — gnemon 215
 — gnemonoides 214, 215
 — neglectum 215
 Gossypium 336
 — barbadense 336
 — herbaceum 336
 — hirsutum 336, 337*
 — peruvianum 336
 Graminales 483
 Gramineae 452, 484
 Graphis scripta 125*
 Gratiola officinalis 391
 Gristorpiia 188
 Guttiferae 414
 Gymnadenia odoratissima 476
 Gymnoascomycetidae 40
 Gymnocladus dioica 317
 Gymnospermae 12, 18, 178,
 251
 Gymnospermophyta
 Gynoeciatae 250, 255

 Haematoxylon campechianum
 317
 Haloxylon 402, 405
 — aphyllum 405
 — persicum 405
 Hedera 345
 — helix 345
 — taurica 345
 Hedvigia ciliata 142
 Helleborus 287
 — niger 287, 288*
 Helianthus 433
 — annuus 441*, 443
 — tuberosus 443
 Helleboroideae 286, 287
 Helminthostachys zeylanica
 168*
 Hemerocalleae 468
 Hemerocallis fulva 468
 Hepatica nobilis 287
 Hepaticopsida 135
 Heracleum 350
 — sibiricum 350
 — spondylium 350
 Herniaria 412
 Hesperis matronalis 422
 Hevea brasiliensis 357
 Hibiscus 337
 — cannabinus 338
 — esculentus 336, 338
 — rosa-sinensis 338
 Hieracium 319, 419
 — pilosella 450
 — umbellatum 450
 Holobasidiomycetidae 40, 62
 Hordeum 12, 485, 488, 490
 — bulbosum 491
 — distichum 487*, 490
 — murinum 491
 — vulgare 491
 Horneophyllopsida 146
 Hugonia 339
 Hugoniaceae 340
 Humiriaceae 339
 Humulus 402
 — japonicus 402
 Hydrangea 297

— hortensis 297
 Hydrangeoideae 296
 Hydrocharis morsus-ranae 459*
 Hydrocharitales 458
 Hydrodictyon 117
 Hydropteridales 175
 Hyeniopsida 158
 Hylocomium 143
 Hymenomycetales 63
 Hymenomycetidae 63
 Hyoscyamus niger 387
 Hypericaceae 414*
 Hypericum 414
 — perforatum 414
 — quadrangulum 414
 — virginicum 414
 Hyphaene 454
 Hyphochytridiomycetes 39
 Hyphomycetales 40, 76
 Hypoxidaceae 473
 Hyssopus officinalis 396
 Hysteriales 60

 Idesia 372
 Iljinia regelii 405
 Illecebraceae 406
 Inonotus obliquus 63
 Inula helenium 448
 Ipomoea 381
 — batatus 381*
 — purpurea 382
 Iridaceae 460, 462, 470
 Iris 471
 — florentina 471
 — pallida 471
 — sibirica 471
 Isocontae 112
 Isoetaceae 154
 Isoetales 154
 Isoetes 155
 — lacustris 154*
 Isoetopsida 154

 Jarravia 148
 Jeffersonia 282
 Juglandaceae 370
 Juglandales 269, 355
 Juglans 370
 — cinerea 371
 — mandshurica 371
 — nigra 371
 — regia 371*
 Julianiaceae 369
 Juncaceae 462, 472, 477
 Juncillus 487

Juncus 472
 — ambiguus 473
 — effusus 473
 Jungermanniales 135
 Juniperus 211
 — communis 210*, 211
 — excelsa 211
 — oxycedrus 211
 — semiglobosa 212
 — seravschanica 212
 — turkestanica 212

 Kadzura 271
 Karamyschewia 376, 377
 — hedyotoides 377
 Kerria 301
 Kingdoniaceae 286
 Kochia prostrata 405

 Labiatae 392
 Lactarius 66
 — deliciosus 66
 — resimus 66
 — sanguifluus 66
 Lactobacterium acidophilum 27
 Lactuca 448
 — sativa 448
 — serriola 447*, 448
 Lagonychium farctum 314
 Lamiaceae 392
 Lamiales 374, 391
 Lamium 395
 — album 386, 395, 396
 — latifolia 395
 — maculatum 393*
 — purpureum 395
 Laminaria 92*, 93, 105, 107
 — digitata 107
 — saccharina 104, 107
 Larix 67, 198, 206
 — camtschatica 206
 — decidua 206
 — gmelinii 206
 — laricina 206
 — sibirica 206
 Lathraea squamaria 391
 Lathyrus 318
 Lauraceae 268, 272
 Laurales 267, 272, 275
 Laurocerasus 311
 — officinalis 312
 Laurus 272
 — nobilis 273*, 274
 Lavandula 395
 — latifolia 395

- spica 395
- Lebachiaceae 197
- Lecanora 126
- Ledum 429
- palustre 429
- Lens esculenta 328
- Leonurus 396
- Lepidium 422
- Lepidodendrales 154
- Lepidodendron 150
- Leptofilipsida 164, 169
- Leptogium 125*
- Leptopyrum funariodes 75
- Leucanthemum 448
- vulgare 446*, 448
- Lichenophyta 18, 122, 125*
- Liliaceae 461, 463
- Liliales 263, 460
- Liliatae 6
- Liliopsida 451
- Lilium 465
- candidum 465
- martagon 465
- monadelphum 465
- regale 465
- Limnocharitaceae 456
- Linaceae 339
- Linaria 390, 391
- vulgaris 391*
- Linum 339, 340
- angustifolium 341
- digynum 339
- flavum 341
- perenne 341
- tenuifolium 341
- usitatissimum 340*, 341
- Liguliflorae 449
- Ligustrales 363
- Liriodendron 269
- chinense 270
- tulipifera 267, 270*
- Lithophyllum 108
- Litholhamnion 108, 109*
- Lobeliaceae 443
- Loculoascomycetidae 40, 58
- Loganiaceae 242
- Lolium 495, 499
- multiflorum 495
- perenne 495
- temulentum 499*
- Lonicera 379
- caprifolium 379
- coerulea 379
- tatarica 379
- Luffa 438
- Lunaria rediviva 421*
- Lupinus 242, 318, 327
- luteus 327
- polyphyllus 327
- Luzula 472, 477
- pallescens 473
- pilosa 473
- subpilosa 473
- Lychnis dioica 411
- Lycium 386
- Lycoperdon 67
- giganteum 69
- Lycopersicum esculentum 387, 389
- Lycopodiaceae 151
- Lycopodiophyta 18, 150
- Lycopodiopsida 150
- Lycopodium 151
- anceps 151
- cernuum 151
- clavatum 151, 153
- inundatum 151
- selago 151
- Lyngbya 29*, 31
- Macleaya 425
- cordata 425
- microcarpa 426
- Maclura aurantiaca 399
- Macrocytis 105
- pyrifera 105
- Macroglossum 169
- Macrozamia hopei 189
- Magnolia 268, 269
- acuminata 270*
- campbellii 269, 270*
- cobus 270
- grandiflora 269
- hypoleuca 270
- obovata 269
- Magnoliaceae 193, 254, 267, 268
- Magnoliales 267
- Magnolianae 266
- Magnoliophyta 6, 18, 217, 250
- Magnoliopsida 264
- Mahonia 283, 284
- aquifolium 284
- Majanthemum bifolium 462
- Malus 300, 307
- domestica 308
- niedzwetzkyana 308
- orientalis 308
- pallasiana 308
- praecox 308

— *siversis* 308
 — *sylvestris* 298*, 299*, 308
Malva 338
Malvaceae 329, 335
Malvales 329, 358
Malvaviscus 335
Manihot esculenta 357
Marattia 169
Marattiaceae 169
Marattiales 169
Marchantia polymorpha 136*, 137
Marchantiales 135, 137
Marsilea 158, 175
 — *quadrifolia* 174*, 175
Marsileaceae 175
Marsileales 175
Matricaria 441, 446, 448
 — *chamomilla* 446
 — *inodora* 447
 — *recutita* 446
Matteuccia 167, 174
 — *struthiopteris* 165, 174
Matthiola annua 422
Medicago 323
 — *falcata* 324
 — *sativa* 324
Melampsoraceae 71
Melampyrum 390
 — *arvense* 391
 — *nemorosum* 391
Melanconiaceae 80
Melanconiales 40, 80
Melilotus 327
 — *albus* 327
 — *officinalis* 328
 — *polonicus* 328
Melo sativa 437
Melophyta choripetalae 292
 — *monochlamydeae* 355
 — *sympetalae* 374
Mentha 392, 394
 — *arvensis* 394
 — *piperita* 394
 — *spicata* 394
Mercurialis 357
Merulius lacrimans 63
Mespilus germanica 309
Mesua ferrea 415
Metasequoia 198, 209
 — *glyptostroboides* 209
Metroxylon sago 455
Miadesmiaceae 155
Microcycas 190
Microcystis 31

Microphyllophyta 150
Microspermae 473
Mimosa 314
 — *pudica* 314
Mimosaceae 312, 313
Mitschella 376
Mnium 143
Monandria 221
Monimiaceae 268, 272
Monochlamydeae 226, 264, 265
Monocotyledoneae 12, 451
Monopetalae 264
Moraceae 397—399
Morchella esculenta 56*, 57
Moringa oleifera 420
Moringaceae 420
Morus 399
 — *alba* 398, 399
 — *nigra* 399
Mucor javanicus 47
 — *mucedo* 45, 46*
Mucorales 45
Musa 460
Mycobacterium tuberculosis 23
Mycophyta 18, 32, 40
Myosotis 384
 — *alpestris* 384
 — *palustris* 384
Myriangiales 58
Myrothecium 76
Myrtaceae 411
Myxobacteriales 25
Myxomycetes 82
Myxophyta 32, 81

Nandina 283
Narcissus 469
 — *poeticus* 469
 — *pseudo-narcissus* 469
Nardus stricta 498*
Nasturtium 422
Nelumbo 277—279*
 — *nuciferum* 279
 — *lutea* 279
Nemalion 110*
Nematophycus 257
Nematophyton 257
Neottia nidus-avis 476
Neuradaceae 299
Nicotiana 388
 — *affinis* 387
 — *indulata* 388
 — *longifolia* 389
 — *paniculata* 388
 — *rustica* 386, 388

- *sylvestris* 389
- *tabacum* 388
- Nigella* 285
- Nitrobacter* 28
- Nitrosococcus* 28
- Nitrosomonas* 27
- Nostoc* 29*—31, 123
- Nothofagus* 364
- Nototrichium* 406
- Nuphar* 279
 - *advenum* 280
 - *luteum* 280*
 - *pumilum* 280
- Nymphaea* 278
 - *alba* 278
 - *candida* 279
 - *coerulea* 279
- Nymphaeaceae* 274
- Nymphaeales* 277
-
- Ocimum* 396
- Odontospermum* 440 *pygmaeum*
- Olea europea* 363
- Olpidium* 41
 - *brassicae* 41*, 42
- Onobrychis* 318
- Oomycetes* 40
- Oomycetidae* 40, 42
- Ophioglossales* 167, 168*
- Ophioglossum* 168
 - *vulgatum* 168*, 169
- Orchidaceae* 473, 474*
- Orchidales* 460, 473
- Orchis* 475
 - *maculata* 475*
 - *mascula* 475*
 - *militaris* 475
- Oreobolus* 477
- Orobanchaceae* 386
- Oryza* 222, 485, 501
 - *sativa* 501
- Oryzoideae* 499
- Oscillatoria* 29*, 31*
- Osmunda* 167, 171
 - *regalis* 165
- Oxalidaceae* 339
- Oxycoccus* 428
 - *quadripetalus* 433
 - *microcarpus* 433
- Oxytropis* 320
 - *pilosa* 320
 - *sordida* 320
-
- Papaver* 425
 - *orientalis* 425
 - *rhoeas* 425, 426
 - *setigerum* 425
 - *somniferum* 425
- Papaveraceae* 413, 424
- Papilionaceae* 317
- Paraveraceae* 424
- Parmelia* 126
 - *physodes* 125*
- Parthenocissus quinquefolia* 354
- Passifloraceae* 435, 438
- Passiflora incarnata* 439
- Passiflorales* 434
- Pastinaca* 349
 - *sativa* 349
- *sylvestris* 349
- Paulownia* 390, 391
- Pedicularis* 391
 - *comosa* 391
- Pelargonium* 342
 - *grandiflora* 342*
 - *roseum* 342
 - *zonale* 342
- Peltigera* 126
- Penicillium* 76, 78*
 - *camemberti* 79
 - *chrysogenum* 77
 - *roquefortii* 79
- Pennatae* 99
- Pentacycliae* 264
- Pentadesma butyraceum* 415
- Peridinaephyta* 101
- Perilla ocymoides* 396
- Perisporiales* 54
- Peronospora tabacina* 45
- Peronosporales* 44
- Persica* 311
 - *vulgaris* 311*
- Petroselinum* 348
 - *crispum* 348
 - — *var. foliolosum* 349
 - — *var. tuberosum* 349
- Petunia hybrida* 387, 390
- Pezizales* 57
- Phaeophyta* 18, 104
- Phalaris canariensis* 476
- Phaseolus* 324
 - *acutifolius* 324
 - *aureus* 325
 - *coccineus* 325
 - *vulgaris* 324
- Phellodendron amurense* 362
- Phleum* 488, 495
 - *alpinum* 495
 - *phleoides* 496

— *pratensis* 496, 497*, 499
Phoenix dactylifera 455*
Phoma 80
 — *betae* 80
 — *exigua* 80
 — *radicans* 80
Phormidium 32
Phragmites 492
Phragmobasidiomycetidae 40,
 62
Phycomycetes 39, 40
Phyllocladus 201
Phyllioglossum 151
Phyllostachys 489
Phyllosticta 79*, 80
Physostigma venenosum 328
Phytophthora infestans 44, 45
Picea 67, 204
 — *abies* 205*
 — *canadensis* 206
 — *nigra* 206
 — *obovata* 205
 — *ommorica* 205
 — *pungens* 205, 206
Pimpinella 349
 — *anisum* 349
 — *saxifraga* 349
Pinaceae 197, 203
Pinales 178, 196
Pinnularia 99, 100*
 — *viridis* 99
Pinophyta 18, 78
Pinopsida 185, 193
Pinus 67, 207
 — *cembra* 208
 — *longaeva* 203
 — *montana* 208
 — *pallasiana* 208
 — *pithyusa* 208
 — *pumila* 208
 — *sibirica* 207
 — *sylvestris* 179, 180*, 181*,
 183*, 207
Piper 275
 — *niger* 275
Piperaceae 275
Piperales 267, 275
Pistacia 359
 — *mutica* 359
Pisum 321
 — *abissinicum* 321
 — *arvense* 322
 — *elatius* 322
 — *fulvum* 322
 — *sativum* 321, 322

Plantaginaceae 386
Plantago 457
Plasmodiophora brassicae 84,
 85*
Plasmopara brassica 45
 — *viticola* 45
Platanthera bifolia 476
Platystemon 424
Plectonema 32
Pleosporaceae 59
Pleurococcus 123
Pleurozium 143
Plumbaginales 396
Poa 488, 491
 — *annua* 492
 — *bulbosa* 492
 — *pratensis* 492
Poaceae 6, 484
Poaeoideae 485, 489
Poales 6, 483
Podocarpaceae 197, 200
Podocarpus 200, 201
 — *macrophylla* 201
Polemoniaceae 380
Polycarpicae 265, 292
Polygonaceae 406, 407*
Polygonales 396, 406
Polygonatum officinale 468
Polygonum 407
 — *aviculare* 409
 — *convolvulus* 409
 — *sachalinense* 409
 — *weyrichii* 409
Polypetalae 264
Polypodiophyta 18, 164
Polypodiopsida 169
Polyporaceae 63
Polytrichum 143, 238
 — *commune* 142*, 143
Pomoideae 298*, 307
Poncirus trifoliata 362
Populus 373
 — *alba* 373
 — *nigra* 373
 — *tremula* 373
Porphyra 111
Porphyridium 111
Potentilla 306
 — *anserina* 306
 — *erecta* 306
 — *fruticosa* 306
Primofilipsida 164
Proarticulatopsida 158
Procaryota 17
Prochodendraceae

Procormobionta archegoniales
 18, 129
Procytobionta 18, 19
Protascales 51
Protista 16
Protoascomycetidae 51
Protococcales 115, 116*
Protococcus 123
Protopteridophyta 18, 146
Prototaxites 257
Prunoideae 298, 309
Prunus 310
 — *divaricata* 246, 310
 — *domestica* 246, 310
 — *padus* 293*
 — *spinosa* 246, 310
 — *tenella* 298
Pseudolarix 198
Pseudotsuga menziesii 203
Psilophyton 146
Psilotaceae 146
Psilotales 146
Psilotophyta 18, 129, 146
Psilotopsida 146
Psilotum 147
 — *glabrum* 149
 — *nudum* 148
 — *triquetrum* 147*
Pteridium aquilinum 167, 174
Pteridospermales 178, 185, 186
Pteris cretica 166
Pterostegium 407, 409
Puccinia 71
 — *coronifera* 75
 — *glumarum* 75
 — *graminis* 39, 71, 74*, 284
 — *triticea* 75
Pucciniaceae 71
Pyrenomycetidae 54
Pyrethrum carneum 448
Pyronema omphaloides 48*
Pyrrophyta 18, 101
Pyrus 308
 — *communis* 308
 — *eleagnifolia* 308
 — *rossica* 4
 — *ussuriensis* 308

Quercus 67, 364, 365
 — *petraea* 365
 — *pubescens* 365
 — *robur* 365
 — *suber* 365

Rafflesia arnoldii 276

Rafflesiaceae 276
Ranales 281
Ranalisma 453
Ranunculaceae 284, 286*
Ranunculales 277, 281
Ranunculus 291
 — *acris* 291
 — *auricomus* 291
 — *repens* 291
 — *sceleratus* 291
Raphanus raphanistrum 421*,
 422
 — *sativus* 422, 426
Resedaceae 413, 420
Rhamnaceae 352
Rhamnales 351
Rhamnus 352
 — *cathartica* 73, 352
 — *dahurica* 75
Rheum 407*, 409
 — *palmatum* 410
 — *undulatum* 410
Rhinanthus 245, 390
 — *apterus* 391
 — *glaber* 391
 — *minor* 391
Rhizobium 123, 312
 — *leguminosarum* 23, 26, 312
Rhododendroideae 428
Rhododendron 428
 — *aureum* 429
 — *caucasicum* 429
 — *ponticum* 429
Rhodophyta 18, 107, 109*
Rhodotypus 301
Rhoeadales 412, 419
Rhoipteleaceae 369
Rhus 359
 — *coriaria* 359
 — *hirta* 360
 — *javanica* 146
Rhynia 146
 — *gwinne-vaughanii* 146
 — *major* 145*, 146
Rhyniophyta 18, 129, 144, 145*
Rhyniopsida 146
Ribes 297, 313
 — *alpinum* 299*
 — *grossularia* 297
 — *jaczewskyi* 297
 — *meyeri* 297
 — *nigrum* 296
 — *vulgare* 296
Ribesoideae 296
Ricciales 135

- Ricinus communis* 357
Rickettsia prowazekii 21
Rivularia 29*, 123
Robinia pseudo-acacia 328
Rosa 300, 302
 — *acicularis* 304
 — *albertii* 304
 — *beggeriana* 304
 — *bifera* 305
 — *canina* 299*, 304
 — *centifolia* 305
 — *chinensis* 305
 — *cinnamomea* 304
 — *crenata* 304
 — *damascena* 305
 — *eglanteria* 304
 — *foetida* 304
 — *gallica* 305
 — *glauca* 305
 — *huntica* 303
 — *iliensis* 304
 — *indica* 305
 — *lutea* 304
 — *majalis* 298*
 — *maximowicziana* 303
 — *multiflora* 304
 — *rugosa* 303, 304, 305
 — *sericea* 303
 — *spinosissima* 304
 — *tomentosa* 293*, 304
 — *ukrainica* 4, 304
Rosaceae 12, 293*, 298*, 299*
Rosales 12, 292, 294
Rosmarinus 393, 396
Rosoideae 298*, 302
Rubiaceae 374
Rubiales 374, 375
Rubus 305
 — *arbor* 305
 — *caesius* 306
 — *chamaemorus* 306
 — *idaeus* 298*, 305
 — *saxatilis* 306
 — *squarrosus* 305
Rugosae 303
Rumex 407*
Ruscus 466
 — *ponticus* 468
Ruta graveolens 362
Rutaceae 360
Rutales 369

Saccharomyces cerevisiae 51*
 — *ellipsoideus* 52
 — *vini* 51, 52

Saccharum 488, 504
 — *officinarium* 484, 504
 — *spontaneum* 504
Sagenopteris phillopsi 188*
Sagittaria 457
 — *natans* 457
 — *sagittifolia* 457
 — *sinensis* 457
Salicaceae 372
Salicales 355, 371
Salix 373
 — *alba* 374
 — *caprea* 374
 — *fragilis* 374
 — *herbacea* 374
Salsola 405
 — *richteri* 405
 — *soda* 405
Salvia 393, 395
 — *officinalis* 395
 — *pratensis* 393*
 — *sclarea* 395
 — *splendens* 396
 — *stepposa*
Salvinia 158, 175
 — *natans* 164, 175, 177*
Salviniaceae 175
Salviniales 175
Sambucus 379
 — *nigra* 379
 — *racemosa* 379
Sanguisorba officinalis 293*, 301, 307
Sapindales 358
Saponaria officinalis 412
Saprolegnia 43
 — *mixta* 43*, 45
Saprolegniales 43
Saprolegniomycota 39
Saruma 276
Sasa 484
Sassafras 272
Saururaceae 275
Saxifraga 298
 — *coriifolia* 297
 — *oppositifolia* 298
Saxifragaceae 12, 296, 299*, 315
Saxifragales 295
Saxifragoideae 296
Schizandra chinensis 271
Schizandraceae 265, 271
Schizoneura 160
Scirpus 477, 478*, 479, 482, 487

- lacustris 482
- sylvaticus 481, 482
- Sclerotinia cinerea 57
- fructigena 56*, 57
- Scopolia carniolica 387
- Scorzonera 449
- hispanica 449
- tau-saghyz 449
- Scrophulariaceae 386, 390, 391*
- Scrophulariales 374, 385
- Secale 12, 244, 488, 490
- cereale 487*, 490
- sylvestre 490
- Sechium edule 437
- Sedum acre 296
- Selaginella 155
- helvetica 157
- lepidophyta 157
- selaginelloides 156*, 157
- Selaginellaceae 155
- Selaginellales 155, 185
- Sempervivum ruthenicum 296
- tectorum 296
- Senecio 439
- anteuphorbium 440
- humilissimus 440
- johnstonii 439
- scandens 440
- Septoria 80
- Sequoja 208
- sempervirens 208
- Sequojadendron 208
- giganteum 208, 209
- sempervirens 209
- Setaria 502
- italica 504
- glauca 502, 503*
- viridis 502
- Sigillaria 150
- Siphonales 119
- Smilax excelsa 468
- Solanaceae 386
- Solanum 387
- dulcamara 388
- laciniatum 388
- melongena 387, 388
- nigrum 388
- tuberosum 387
- Sonchus 449
- arvensis 449
- palustris 449
- Sophora 318, 328
- alopecuroides 328
- japonica 328
- Sorbaria 302
- sorbifolia 302
- Sorbus 300, 309
- aucuparia 293*, 299*, 309
- Sorghum 488, 501
- durra 484, 502
- halepense 502
- saccharum 502
- vulgare 501
- Spergula 412
- Sphacelotheca panici-miliacei 68*, 69
- Sphaerocarpaceae 135
- Sphaeropsidales 40, 80
- Sphaerotheca mors-uvae 54
- Sphagnaceae 140
- Sphagnidae 138, 140
- Sphagnum 140
- angustifolium 140
- balticum 140
- cuspidatum 140
- fuscum 140
- magellanicum 140
- squarrosum 140
- teres 140
- Sphenophyllopsida 158
- Sphenophyllum 160
- subtertium 160
- Spinacia 405
- sativa 405
- Spiraea 301
- crenata 302
- hypericifolia 293*, 302
- japonica 302
- salicifolia 302
- Spiraeoideae 298
- Spirochaetales 25
- Spirogyra 88, 119, 120*
- alpina 119
- crassa 119
- nitida 119
- Spiritiella 47*
- Spongospora solani 85
- Stachys 396
- Stellaria 411*
- graminea 412
- holostea 412
- media 412
- Sterculiaceae 329, 330
- Stipa 488, 492
- capillata 492
- joannis 492
- lessingiana 492
- Streptochoeta 483, 484
- Stromatinia temulenta 499

- Strychnos nuxvomica* 242
 — *spinoso* 242
Subularia aquatica 422
Sympetalae 265
Symphytum 384
 — *asperum* 385
 — *officinale* 385
Syncarpae 265
Synchytrium 41, 42
 — *endobioticum* 42
Synedra 100*

Taccaceae 452
Tanacetum vulgare 448
Taraxacum 449
 — *kok-saghyz* 449
 — *officinale* 441*, 449
Taxaceae 197, 201
Taxodiaceae 197, 208
Taxodium 209
 — *distichum* 209
 — *mucronatum* 209
Taxus 198, 202
 — *baccata* 202*
 — *cuspidata* 203
Tectona grandis 253, 391
Teichiospermatophyta choripetalae 412
 — *sympetalae* 427
Telfairia pedanta 438
Testudinaria elephantipes 470
Tetracyclae 264
Tetropoma 422*
Teucrium 393
Thalictrum 75, 285, 290
 — *angustifolium* 287
 — *aquilegifolium* 285*, 287, 290
 — *contortum* 287
Thallobionta 13, 19
 — *aplastidae* 18, 32
 — *eucaryota* 18, 86
 — *procaryota* 18, 21
Thea 415
 — *assamica* 416
 — *sinensis* 415, 416*
Theaceae 415
Theales 329, 412, 413, 427
Thelycrania 343
Theobroma cacao 331
Thermopsis 318
Thladiantha 436
Thlaspi 422
 — *arvense* 421*
Thuja 211
 — *occidentalis* 211
 — *orientalis* 211
Tilia 333
 — *cordata* 333
 — *cordifolia* 335
 — *platyphyllos* 333
Tiliaceae 329, 333
Tilletia caries 69
 — *tritici* 68*
Tilletiaceae 69
Tmesipteris 147
 — *nudum* 148
 — *tannopsis* 148
Tortula desertorum 142
Tovariaceae 420
Trachycarpus 454
Treponema pallidum 24
Triadenum 414
Triandria 217
Trichia varia 83
Trichoderma 76
Trifolium 318, 322
 — *alpestre* 323
 — *hybridum* 323
 — *pratense* 323
Trigonella 321
 — *coerulea* 321
 — *foenum-graecum* 321
 — *grandiflora* 253
 — *turkmena* 253
Tripleurospermum 447
Triticum 6, 12, 244, 246, 488, 489
 — *aestivum* 487*, 490
 — *dicoccum* 490
 — *durum* 6, 13, 490
 — *monococcum* 490
Trochodendraceae 237
Trollius 284, 287
 — *europaeus* 286, 288
Tropaeolaceae 339
Tropaeolum 339
 — *major* 339
Trychomycetes 40, 47*
Tuberales 57
Tuber brumale 58
 — *melanosporum* 58
 — *rufum* 58*
Tubiflorae 386, 443
Tulipa 465
 — *eichlerii* 466
 — *fosteriana* 465
 — *gesneriana* 465
 — *indens* 466
Tumboa 215

Ulmus 398
 Ulothrichales 117
 Ulothrix 89, 117, 118*
 — zonata 89, 117
 Ulva 90
 Ulvaceae 117
 Umbelliferae 345
 Uredinales 71
 Urtica 400
 — dioica 400
 — urens 400
 Urticaceae 397, 400
 Urticales 358, 397
 Ustilaginaceae 69
 Ustilaginales 68*, 69
 Ustilago avenae 68*, 69
 — hordei 69
 — maydis 68*
 — nuda 70
 — tritici 68*, 70
 Vacciniaceae 427, 431
 Vaccinioideae 428
 Vaccinium 428, 431*, 432
 — myrtillus 432
 — oxycoccus 433
 — uliginosum 433
 — vitis-idaea 433
 Valeriana officinalis 379
 Valerianaceae 375, 379
 Vallisneria 459
 — spiralis 459
 Valonia 112
 Vanilla planifolia 242, 476
 Vaucheria 97*, 98
 — terrestris 98
 Venturia inaequalis 59, 60*
 — pyrina 59
 Venturiaceae 59
 Veratrum 463
 — lobelianum 464
 — nigrum 463
 Verbascum 390, 391
 Verbena 391
 — hybrida 253
 Verbenaceae 391
 Veronica 390
 — vulgaris 391*
 Verticillium 76, 79
 — albo-artrum 79
 — cornicolor 79
 — ibericum 79
 Vibrio cholerae 24
 Viburnum 379
 — opulus 379

Vicia 318, 321
 — angustifolia 321
 — cracca 321
 — faba 321
 — hirsuta 321
 — sativa 321
 — tetrasperma 321
 — villosa 321
 Violaceae 413
 Violales 329, 412
 Virophyta 18, 19
 Viscaria 411*
 Vitex 391
 Vitis 352, 353
 — amurensis 354
 — cinerea 354
 — labrusca 354
 — riparia 354
 — rotundifolia 354
 — sylvestris 354
 — vinifera 352, 353
 Voltziaceae 197
 Volvocales 112
 Volvox 89, 114
 — globator 114
 Welwitschia 212, 215
 — bainesii 215*
 — mirabilis 215
 Welwitschiaceae 215
 Welwitschiales 178, 186, 215
 Williamsonia 192*
 Williamsoniella 178, 191
 — coronata 192*
 Winteraceae 237, 268
 Wisteria sinensis 328
 Xanthium 442
 Xanthophyta 18, 97
 Xylopi aethiopica 271

Zamia 189
 Zea 488, 499
 — mays 487, 499, 500
 — diploperennis 500
 — perennis 500
 Zingiber 460
 Zingiberales 460
 Zizania 499, 501
 — aquatica 501
 — latifolia 499
 Zosterophyllopsida 146
 Zygomycetes 40
 Zygomycetidae 40, 45
 Zygomycetaceae 339

ОГЛАВЛЕНИЕ

Раздел третий. Флорография и систематика	3
Учение о виде	8
Последовательность высших систематических единиц царства растений	16
Глаза VI. Низшие растения — Thallobionta	19
I. Подцарство Предклеточные — Procytobionta	19
Отдел Вирусы — Virophyta	19
II. Подцарство Таллофиты предъядерные — Thallobionta Procarvota	21
Отдел Бактерии — Bacteriophyta	22
Отдел Синезеленые, или Циановые, водоросли — Cyanophyta	29
III. Подцарство Таллофиты ядерные беспластинные (низшие гетеротрофные) — Thallobionta aplastidae	32
Отдел Грибы — Mycophyta, Fungi	32
Класс Фикомицеты — Phycomycetes	40
Подкласс Архимицеты — Archimycetidae	41
Подкласс Оомицеты — Oomycetidae	42
Подкласс Зигомицеты — Zygomycetidae	45
Класс Трихомицеты — Trychomycetes	47
Класс Аскомицеты, или Сумчатые грибы, — Ascomycetes	47
Подкласс Голосумчатые — Protoascomycetidae, Gymnoascomycetidae	51
Подкласс Плодосумчатые — Euascomycetidae, Carpoascomycetidae	52
Подкласс Локулоаскомицеты — Loculoascomycetidae	58
Класс Базидиомицеты — Basidiomycetes	60
Подкласс Холобазидиомицеты — Holobasidiomycetidae	62
Подкласс Фрагмобазидиомицеты — Phragmobasidiomycetidae	69
Класс Дейтеромицеты — Deuteromycetes, или Несовершенные грибы — Fungi imperfecti	75
Отдел Слизевики — Mucophyta	81
IV. Подцарство Таллофиты ядерные пластинные (низшие автотрофные) — Thallobionta eucaryota	86
Группа отделов водоросли — Algae	96
Отдел Золотистые водоросли — Chrysophyta	96
Отдел Желтозеленые водоросли — Xanthophyta	97
Отдел Диатомовые, или Кремнистые, водоросли — Diatomophyta	99
Отдел Пиррофитовые водоросли, или Перидиниевые, — Pyrrophyta, или Peridinaephyta	101
Отдел Криптофитовые водоросли — Cryptophyta	102
Отдел Эвгленовые — Euglenophyta	103
Отдел Бурые водоросли — Phaeophyta	104
Отдел Красные водоросли, или Багрянки, — Rhodophyta	107
Отдел Зеленые водоросли — Chlorophyta	111
Класс Равножгутиковые — Isocontae	112
Класс Сцеплянки — Conjugatophyceae	119

Класс Харовые (Канделяберники, или Лучницы) — Chaetophyceae	121
Отдел Лишайники — Lichenophyta	122
Глава VII. Высшие, или Листостебельные, растения — Cormobionta	128
V. Подцарство Предпобеговые архегониальные, или Голо- росли, — Procormobionta archegoniata	129
Отдел Моховидные — Bryophyta	130
Класс Антоцеротовые — Anthocerotopsida	133
Класс Печеночники — Hepaticopsida	135
Класс Настоящие мхи — Bryopsida	138
Подкласс Андреевые, или Черные, мхи — And- reaeidae	139
Подкласс Сфагновые, или Белые, мхи — Sphag- niidae	140
Подкласс Зеленые мхи — Bryidae	141
Отдел Ринневидные — Rhyniophyta	144
Отдел Псилотовидные — Psilotophyta	146
VI. Подцарство Побеговые архегониальные — Cormobionta archegoniatae	149
Отдел Плауновидные — Lycopodiophyta	150
Класс Плауновые — Lycopodiopsida	150
Класс Шильниковые, или Полушниковые, — Isoëto- psida	154
Отдел Хвощевидные — Equisetophyta	158
Класс Хвощевые — Equisetopsida	159
Отдел Папоротниковидные — Polypodiophyta	164
Класс Первопапоротники — Primofilipsida	167
Класс Настоящие, или Толстоспорангийные, па- поротники — Eufilipsida	167
Класс Тонкоспорангийные папоротники — Lepto- filipsida, или Polypodiopsida	169
Отдел Сосновые, или Голосеменные, — Pinophyta, Gym- nospermae	178
Класс Саговниковые — Cycadopsida	186
Класс Хвойные, или Пинопсиды, — Pinopsida	193
Класс Гнетовые — Gnetopsida (Оболочкосемен- ные — Chlamygospermatopsida)	212
Глава VIII. Цветковые растения	217
VII. Подцарство Побеговые пестичные, или Антофиты, — Cor- mobionta gynoeciateae	217
Отдел Цветковые, или Покрытосеменные, — Anthophyta, Angiospermophyta	217
Краткая история систематики Покрытосеменных	218
Источники и методы филогенетической систематики	232
Общая характеристика Покрытосеменных	250
К вопросу о происхождении Покрытосеменных	254
Время и место появления Покрытосеменных	258
Первые Покрытосеменные	259
Классификация Покрытосеменных	262

<i>Глава IX. Класс Двудольные, или Магнолиоиды, — Dicotyledoneae, Magnoliopsida</i>	264
Группа порядков Магнолиевидные, или Многоплодные, — Magnoliales, Polycarpicae	266
Группа порядков Розаннообразные раздельнолепестные — Melophyta choripetalae	292
Группа порядков Розаннообразные однопокровные — Melophyta monochlamydeae	358
Группа порядков Розаннообразные спайнолепестные — Melophyta sympetalae	374
Группа порядков Центральные однопокровные — Centrospermae monochlamydeae	396
Группа порядков Центральные раздельнолепестные — Centrospermae choripetalae	410
Группа порядков Стенкообразные раздельнолепестные — Teichiospermatophyta choripetalae	412
Группа порядков Стенкообразные спайнолепестные — Teichiospermatophyta sympetalae	427
<i>Глава X. Однодольные, или Лилиоиды, — Monocotyledoneae, Liliopsida</i>	451
Группа порядков Чашечкоцветные — Calyciflorae	453
Группа порядков Венчиковые — Corolliflorae	460
Группа порядков Чесночковые — Glumiflorae	476
Указатель русских названий растений	505
Указатель латинских названий растений	523

Владимир Геннадьевич Хржановский

«КУРС ОБЩЕЙ БОТАНИКИ», Ч. II

Систематика растений

Редактор Т. А. Рыкова. Художник В. И. Мешалкин. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Технический редактор Э. М. Чижевский. Корректор С. К. Завьялова.

ИБ № 3725

Изд. № Е — 403. Сдано в набор 04.02.82. Подп. в печать 06.12.82. Формат 84×108/32. Бум. тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 28,56 усл. печ. л. 28,56 усл. кр.-отт. 30,23 уч.-изд. л. Тираж 55 000 экз. Зак. № 138. Цена 1 р. 40 к.

Издательство «Высшая школа», Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14

Типография изд-ва «Уральский рабочий»,
Свердловск, проспект Ленина, 49.

