

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**САМАРКАНДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. А.НАВОИ**

КАФЕДРА «БОТАНИКИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ»

**ХАЙДАРОВ Х.К., УМУРЗАКОВА З.И., СУЛАЙМАНОВ Э.С.,
РАСУЛОВА З.А.**

**ТЕКСТ ЛЕКЦИЙ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«БОТАНИКА»**

(для бакалавров специальности «5140100 -биология»)



САМАРКАНД – 2013

Лекция № 1

ТЕМА: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. ОТДЕЛ РИНИЕОБРАЗНЫЕ (RHYNIOPHYTA)

Цель лекции: Ознакомиться с высшими растениями и с отделом риниеобразные (rhyniophyta). Дать понятие о таксономии высших растений и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Систематика как наука
2. Общая характеристика сосудистых растений
3. Сосудисто-споровые растения

Краткое изложение основных учебных материалов:

Систематика – это наука о разнообразии растительных организмов, определяющая их место в системе органического мира. Существует систематика животных, микроорганизмов, грибов и растений. В ботанике различают систематику низших растений и систематику высших растений.

Систематика – важнейшая отрасль биологии, в том числе и ботаники. Без систематики невозможно развитие ни теоретической, ни экспериментальной ботаники (селекции, семеноводства, интродукции растений и др.).

Любая наука характеризуется тремя составными частями: предмет изучения, задачи, которые ставит перед собой наука, и методы исследования. Задачами систематики являются описание растений, их наименование, классификация и построение эволюционной системы растительного мира. Если раньше задачами систематики растений было создание системы растительного мира, установление классификации или распределение по группам знакомых ему форм на основе изучения их строения, присвоения им названий с целью их различия, то в настоящее время задачи систематики становятся гораздо сложнее. На основе эволюционного учения необходимо показать развитие всего растительного мира от форм древнейших и примитивных до современных и самых сложных; установить родственные связи, происхождение растений, т.е. прежде всего дать по возможности правильную, стройную картину развития всего растительного мира, или его филогенеза, в которой каждый вид имел бы свое место в системе в связи с другими родственными ему формами. Систематика растений должна быть филогенетической, отражающей не только разнообразие существовавших ранее и современных форм, но и их происхождение, связи и развитие на протяжении всей истории органической жизни на Земле.

Таким образом, систематика растений состоит из 3 разделов:

- 1). таксономия, то есть теория и практика классификации растений;
- 2). номенклатура – совокупность существующих названий таксонов и система правил, регулирующих установление и использование этих названий;
- 3). филогения – устанавливает родство растений в историческом плане.

Каждая наука имеет свои специфические методы исследования, частично общее с другими близкими и родственными ей дисциплинами. В настоящее время для построения филогенетической системы необходимо использовать достижения многих близких наук - морфологии, анатомии, эмбриологии, палеоботаники, экологии и географии растений, биохимии, генетики и др. Применение методов и достижений этих наук в филогенетической систематике неизбежно и обязательно. Методы эти можно разделить на три основные группы: морфологические в широком смысле, физиолого-биохимические и экспериментально-генетические.

Система, которую используют современные ботаники, является иерархичной, она строится по принципу «коробка в коробке». Любая ступень иерархии называется

таксономическим рангом (категорией). Иерархия таксонов и правила наименования растений (номенклатура) регулируются обязательным для всех ботаников Международным кодексом ботанической номенклатуры. Любая ступень таксонов называется таксономией.

Номенклатура растений состоит из обозначений таксонов (т.е. систематических единиц, или категорий, для определения ранга - например, класс, семейство и проч.) и названий (например, *Anthophyta*, *Malus domestica*). Определение понятия «таксон» дано в словаре.

Согласно кодексу ботанической номенклатуры, принята следующая система таксономических рангов (категорий) (приводятся только главные).

Таксономический ранг (русское название)	Таксономический ранг (латинское название)	Окончание в латинском названии	Пример
Отдел	Regnum	- ophyta	Magnoliophyta
Класс	Classis	- opsida	Magnoliopsida
Порядок	Ordo	- ales	Magnoliales
Семейство	Familia	- aceae	Magnoliaceae
Род	Genus	-/-	<i>Magnolia</i>
Вид	Species	-/-	<i>M. grandiflora</i>

Для паразитных грибов и культурных растений употребляются еще дополнительные таксоны: для первых - биологическая форма, для вторых - в пределах разновидности сорт.

При бинарной номенклатуре, как принято со времен Линнея, после латинского названия вида ставится сокращенно фамилия автора вида, т.е. автора, давшего ему название по правилу приоритета. Фамилия автора вида для Линнея обозначается одной буквой L., например *Rosa canina* L. (т.е. Линней - Linnaeus), а для других обозначается несколькими буквами, например D.C. (Декандоль), Max. (Максимович) и др.

В качестве основного таксона – единицы измерения органической природы, в частности растений, принят вид. Учение о виде имеет очень большую историю, насыщенную острой борьбой противоречивых взглядов. Понятие вида, как известно, впервые в науке было твердо применено и регламентировано К. Линнеем в его классическом труде «Виды растений» (1753). Датой выхода в свет этого произведения определяется начало научной систематики растений. Однако понятие растительного вида как систематической единицы было высказано гораздо раньше – впервые К. Геснером (1559) и другими исследователями, а затем Д. Реем в его «Истории растений» (1686-1704). Последний считал, что принадлежность растений к одному виду определяется возможностью происхождения их из семян одного и того же или подобных друг другу растений. Несмотря на подчеркнутое в этом определении постоянство вида, Д.Рей признавал способность его изменяться вследствие вырождения семян. Он даже заявлял, что «у растений происходит превращение видов».

К. Линней, по-видимому, не обратил внимания на высказывания Рея о виде и сам, по существу, не дал определения этой основной систематической единицы. Он говорил лишь: «Видов различных форм существует столько, сколько создало бесконечное Существо», т.е. бог. Разновидности же, по Линнею, это различные растения, выросшие из семян одного и того же вида; они появляются из-за случайных причин (климата, почвы и др.), а при отсутствии этих причин вырастают растения,

подобные исходным родительским. Виды делятся на разновидности, а объединяются в роды. «Родов столько, сколько различных плодоношений дают естественные виды». Далее К. Линней говорил, что «разновидности - чаще произведения культуры, виды и роды - создание природы, а порядки и классы – произведения и природы и искусства». Таким образом, он подчеркивал частичную искусственность этих последних систематических единиц.

Дальнейшие исследования показали, что установленные Линнеем виды не всегда таковы. Во многих случаях они представляют собой группу более или менее устойчивых наследственных систематических единиц и потому линнеевский вид в этих случаях должен быть разбит на ряд видов. По определению, данному академиком В.Л. Комаровым, вид – это «морфологическая система, помноженная на географическую определенность», т.е. вид определяется морфологическими признаками и определенным ареалом. В.Л. Комаров сам признавал, что это формалистическое определение, необходимое лишь для практической работы систематика. Вид есть систематическая категория, эволюционирующая в природе, его надо понимать не в статике, а в динамике, согласно закону всеобщего изменения и развития. Поэтому в формулировке, учитывающей эти моменты, В.Л. Комаров (1945) говорил, что «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 современной ботанике, как и в науке в целом, следует признать, что наши знания находятся на самом начальном этапе объяснения природы. Наука приобрела «неклассический» (неопрагматический) характер. Неклассический характер современной систематики проявился и при понимании вида у растений. Долголетняя дискуссия о критериях «биологических видов», т.е. естественных видов, сотворенных самой природой и генетически изолированных друг от друга, завершилась признанием того, что эта категория не универсальна. Оказалось, что на «биологические» виды распадается не все разнообразие растений. У самоопыляющихся существуют микровиды – жорданоны, есть гибридизирующие совокупности «полувидов» (сингамеоны), имеются «виды-двойники» (морфологически сходные, но различающиеся генетически) и «виды-близнецы» (морфологически различные, но с одинаковым генотипом).

В систематику пришло понятие «таксономический вид», которым обозначаются совокупности растений примерно одинакового объема. Если существует «биологический вид», то «таксономический вид» совпадает с ним по объему. Если совокупность растений не развивается на такие «хорошие виды», то виды выделяются условно. Их трудно определить даже опытному ботанику. Для одной и той же совокупности растений разные ученые сегодня выделяют разное число видов (в более крупном и более мелком объеме) и группируют эти виды в разное число родов, семейств и порядков. Это вызывает частые дискуссии и ревизии таксономии, выход – единое понимание системы. Пример такого коллективного договора – два издания «Сосудистые растения СССР» (1981) и «Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)» (1995). Автор – С.К. Черепанов.

Контрольные вопросы и задания:

1. В чем заключается космическая роль растений?
2. Объясните, с какими проблемами связано создание бинарной номенклатуры?
3. Назовите ученых, сделавших заметный вклад в развитие систематики растений. С какими этапами развития биологии они связаны?

4. Расскажите о разных подходах к созданию филогенетических систем, дайте обзор основным филогенетическим системам.

Общая характеристика сосудистых растений

Высшие растения отличаются от низших многими признаками, которые связаны с тем, что они по преимуществу – обитатели суши, хотя часть высших (гидрофиты) ведет вторичный водный образ жизни (семейства Нимфейные, Рдестовые, Рясковые).

Наземная среда гораздо разнообразнее водной, экологические факторы широко варьируют, в том числе в обеспечении водой, для этого выработались многочисленные приспособления, основные – проводящие и покровные ткани. Проводящие ткани развивались в процессе эволюции – от трахеид к сосудам и от ситовидных клеток к ситовидным трубкам с клетками-спутниками.

Покровные ткани тем совершеннее, чем засушливее условия (толстая кутикула, опушение, восковой налет). У ксерофитов совершенствуется устьичный аппарат, для преодоления силы тяжести и ветра сформировались механические ткани (склеренхимные волокна), которые объединены вместе с проводящими тканями в систему сосудисто-волокнистых пучков – стелу (центральный цилиндр).

Разные представители обладают стелами разных типов, при повышении уровня развития возрастает площадь соприкосновения проводящих элементов с прочими тканями. В ходе эволюции из примитивной протостелы возникли сифоностела деревьев, эустела травянистых Двудольных и атактостела Однодольных.

Тело высших расчленено на стебли и листья. В связи с этим их называют листостебельными растениями (Cormophyta) – лат. “*cormos*” – побег. Однако А.Л. Тахтаджян справедливо отрицает универсальность этого названия, т.к. среди высших есть талломные Мохообразные, а первые наземные растения – Риниофиты – еще не имели сформированных побегов. Поглощение воды у первых наземных растений осуществлялось с помощью ризоидов – одноклеточных или многоклеточных однорядных нитей. В процессе эволюции по мере увеличения размеров тела происходило формирование специализированных органов – корней с корневыми волосками.

Большую роль в жизни высших играют мутуалистические взаимоотношения с грибами, азотфиксирующими бактериями (снабжение азотом).

Жизненный цикл

Воздушно-почвенная среда обитания привела к формированию у всех высших единой схемы жизненного цикла. У водорослей, например, существуют самые разные варианты жизненных циклов: гаплонтный, при этом диплоидна только зигота, первое деление которой – мейоз, и вся жизнь проходит в гаплоидной фазе (хламидомонада, спирогира, улотрикс); диплонтный – гаплоидны только гаметы, и вся жизнь проходит в диплоидной фазе (фукус); изоморфный диплогаплонтный – все особи внешне одинаковы, но одни из них диплоидны и образуют споры, другие гаплоидны и образуют гаметы (ульва, диктиота).

У всех высших один и тот же гетероморфный (гаметофит и спорофит внешне различаются) диплогаплонтный (с чередованием гаплоидного и диплоидного поколения) жизненный цикл. При этом у всех, кроме моховидных, преобладает спорофит и редуцирован (чем больше, тем выше уровень организации) гаметофит. У споровых растений (Папоротниковидные, Хвощевидные, Плауновидные) гаметофит – автономный организм, а у Цветковых он развивается (паразитирует) на спорофите, что позволяет наилучшим образом обеспечить вероятность оплодотворения и развития зародыша дочернего спорофита.

Семя – высшее достижение приспособления растений к жизни на суше. Только у Моховидных преобладающим поколением является гаметофит, которому подчинен уменьшенный в размерах спорофит, «паразитирующий» примерно так же, как

гаметофит на спорофите у семенных растений. Появившись в нижнем палеозое, высшие споровые стали быстро распространяться по поверхности Земли. На палеозойскую эру приходит расцвет Папоротниковидных, Членистостебельных, Плауновидных. В мезозое господствующее положение переходит к Голосеменным, а в кайнозое с изменением климата достигают расцвета Покрытосеменные.

Быстрое освоение суши объясняется не только совершенством вегетативных органов, но и принципиальными изменениями, которые претерпели репродуктивные органы – гаметангии и спорангии.

У всех высших сформировались многоклеточные спорангии и гаметангии, имеющие стенку из живых клеток, удерживая влагу, предохраняет гаметы и споры от высыхания.

Мужской половой орган – антеридий – имеет овальную или шаровидную форму. Под однослойной стенкой располагается сперматогенная ткань, из которой формируются жгутиковые сперматозоиды.

Ко времени их созревания и наличия воды стенка вскрывается, и сперматозоиды по воде двигаются по направлению к женскому половому органу – архегонию, имеющему колбовидную форму; узкая верхняя часть называется шейкой, нижняя расширенная – брюшком.

Внутри шейки под защитой стенки расположены шейковые канальцевые клетки, в брюшке – одна-две брюшные канальцевые клетки. На дне брюшка помещается одна крупная яйцеклетка. К моменту ее созревания шейковые и брюшные канальцевые клетки, верхние клетки ослизняются, по слизи шейки в направлении яйцеклетки двигаются сперматозоиды и оплодотворяют ее.

В результате полового процесса образуется диплоидная зигота. Она формирует диплоидный спорофит, который заканчивает свое развитие образованием многоклеточного спорангия со спорами.

У всех высших, за исключением Мохообразных, спорангии возникают на специальных органах, которые называются спорангиофорами.

В спорангиях всех высших растений в результате мейотического (редукционного) деления возникают тетрады гаплоидных спор. Характерной чертой всех высших является наличие в оболочке спор спорополлинина – вещества, близкого к кутину, благодаря чему споры могут длительное время сохранять жизнеспособность. Из гаплоидных спор формируется гаплоидное половое поколение – гаметофит.

У Мохообразных гаметофит занимает ведущее положение. Спорофит представлен лишь коробочкой и гаусторией.

Гаметофит, назначение которого состоит в осуществлении полового процесса, подвергся у большинства высших значительной редукции и существует в виде недифференцированного таллома, заростка, или проталлиума (*protallium*).

Каково же происхождение высших растений? Длительное время исходной группой рассматривались бурые водоросли, но существуют различия в пигментном составе и запасных питательных веществах. Современные ученые в большинстве считают предками высших зеленые многоклеточные водоросли, обладавшие гетеротрихальным талломом (сходство пигментного состава, запасных питательных веществ, наличие у некоторых современных хеторовых многокамерных гаметангиев).

В составе высших выделяется несколько отделов, которые объединены в 3 группы:

Бессосудистые споровые:

Отдел Мохообразные – Bryophyta

Сосудисто-споровые:

Плауновидные – Lycopodiophyta

Хвощевидные – Equisetophyta

Папоротникообразные – Polypodiophyta

Семенные:

Голосеменные – Pinophyta

Покрывосеменные – Magnoliophyta

Кроме того, к высшим растениям относятся вымерший отдел Проптеридофитов – Propteridophyta и отдел Псилотовидные – Psilotophyta.

Отдел Риниофиты, или Прапапоротникообразные (Rhyniophyta, или Propteridophyta)

Отдел объединяет первые достоверные ранние палеозойские наземные растения, описанные по сохранившимся остаткам (появились не менее 420 млн лет назад и вымерли около 380 млн лет назад). Они обладали рядом признаков, отражавших начальную ступень в эволюции высших растений. У них еще не было типичных для высших растений облиственных побегов и корней.

Тело Риниофитов состояло из цилиндрических осей, дихотомически ветвившихся, спорангии располагались на верхушках побегов, характерны очень примитивное анатомическое строение и равноспоровость. Проводящая система была слаборазвита и представляла собой типичную протостелу. При развитии ксилемы первыми формировались трахеиды в центре ксилемы (центрархная).

Ксилема состояла из трахеид с кольчатым, спиральным или, реже, лестничным (у псилофита) утолщением. Механические ткани отсутствовали. Имелись немногочисленные и просто устроенные устьица.

Риниофиты не обладали способностью к вторичному росту. Спорангии были толстостенные, различные по форме и величине: шаровидные, диаметром до 1 мм у куксонии, и продолговато-цилиндрические у ринии (размером 4x12 мм). У ринии и хорнеофитона спорангии слабо отличались от верхушек стерильных веточек. У хорнеофитона спорангии были вильчатые.

В построении спорофита Риниофитов участвуют следующие основные элементы: элементарный осевой орган – каулоид и выросты на нем – филлоиды и ризоиды. В процессе эволюции из каулоидов образовались крупные листья (макрофиллы, характеризовавшиеся системой жилок), похожие на листья папоротников (вайи). Филлоиды представляли собой выросты (энации) на каулоидах. Энационные листья (микрофиллы) представляют собой мелкие листовые органы и имеются у плауновидных либо чешуи на листьях папоротников.

В спорангиях Риниофитов развивались многочисленные споры, по строению оболочки типичные для высших растений. Споры развивались в тетрадах и были снабжены трехлучевым тетрадным рубцом.

Есть все основания полагать, что первые высшие растения обитали на влажных и болотистых местах вокруг морских и континентальных морских бассейнов, а также в прибрежном мелководье. Наиболее ранние Риниофиты датируются нижнесилурийским периодом, из верхнего силура известен род *Cooksonia*. Ее тонкие безлистные надземные стебли достигали в длину 6,5 см; спорангии были шаровидными. Хотя о нижних частях этих растений ничего не известно, вполне вероятно, что куксония имела корневище, т.е. подземный стебель, от которого отходили надземные ветви. В мацерированных кусочках осей обнаружены трахеиды. Куксония вымерла к раннему девону, около 390 млн лет назад.

Наиболее известный представитель Риниофитов – риния (*Rhynia*), вероятно, болотное растение, безлистные, дихотомически ветвящиеся стебли которого отходили от корневища с пучками водопоглощающих ризоидов (рис.8). Надземные стебли ринии длиной 20-50 см и толщиной 3-6 мм были покрыты кутикулой, имели устьица и служили фотосинтезирующими органами. По внутренней структуре риния напоминала современные сосудистые растения. Единственный слой поверхностных

клеток – эпидерма – окружал ассимиляционную ткань коры, а центр оси состоял из сплошного тяжа ксилемы, окруженного двумя слоями клеток, возможно, флоэмных.

По-видимому, первыми развивались клетки ксилемы в центральной части тяжа, а последними – на его периферии (рис. 4).

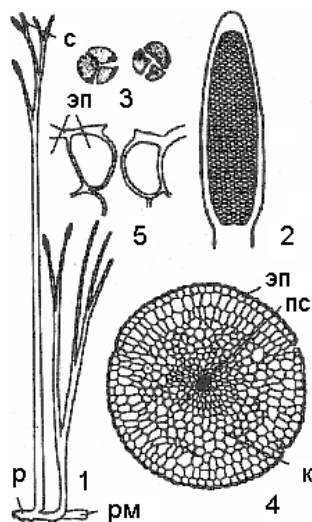


Рис. 4. Риния

1 – реконструкция растения; 2 – разрез через спорангий; 3 – тетрады спор; 4 – анатомическое строение стебля; 5 – фрагмент эпидермы с устьищем; с – спорангий; рм – ризоид; р – ризоид; эп – эпидерма; к – кора; пс – протостела.

Первое описание Риниофитов было сделано в 1859 г. канадским геологом Джеймсом Даусоном на полуострове Гаспе в Канаде – *Psilophyton princeps* «голорос первичный». В 1912 г. близ деревни Райни в Шотландии врач У. Макки обнаружил в окаменелых породах растительные остатки, хорошо сохранившиеся, и передал выдающемуся палеоботанику того времени Р. Кидстону, который совместно с проф. У. Лангом приступил к изучению ископаемой флоры. С 1917 по 1921 г. ими было опубликовано 5 работ, было описано несколько новых родов: риния (*Rhynia*), хорнеофитон (*Horneophyton*) и другие, они установили новый порядок – Псилофитовые.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Перечислите важнейшие таксоны водорослей, грибов и лишайников. На основе каких признаков строилась их классификация?
2. Перечислите представителей низших растений с преобладанием в жизненном цикле гаплобионта, диплобионта, дикариона.
3. Приведите пример водорослей с изоморфным и гетероморфным циклом развития.
4. В чем существенные отличия низших растений от высших?

Сосудисто-споровые растения

К сосудисто-споровым растениям принадлежат растения с развитой проводящей системой, которые расселяются спорами. В жизненном цикле чередуются крупный хорошо развитый спорофит и маленький, просто устроенный гаметофит – заросток.

В рамках сосудистых споровых растений четко дифференцируются 2 основные группы таксонов по особенностям жизненного цикла: с одинаковыми спорами и с разными.

При равноспоровости огромное количество спор бросается на ветер (как у моховидных), спора может прорасти и сформировать заросток, как правило,

обоеполюй. Однако у некоторых растений из числа хвощей возможно формирование однополых заростков (при недоразвитии архегониев или антеридиев). Равноспоровость достигается наивысшего расцвета у Папоротниковидных.

У разнospоровых растений, которые есть среди папоротников и плаунов, образуется 2 вида спор – крупные макроспоры дают начало женским гаметофитам, мелкие микроспоры дают начало мужским гаметофитам. Женский гаметофит развивается эндоспориически, не покидая материнский организм, за счет большого количества питательных веществ в макроспоре.

Контрольные вопросы и задания:

1. Охарактеризуйте особенности половых органов высших растений.
2. Какое строение имеют гаметофиты высших растений?
3. Запишите в тетрадь краткую схему жизненного цикла спорового растения.
4. Каким образом происходит распространение споровых растений?



Лекция № 2

ТЕМА: ОТДЕЛ МОХООБРАЗНЫЕ – BRYOPHYTA, АНТРОЦЕРОТОВЫЕ (ANTHOCEROTOPSIDA) И ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫЕ МХИ (BRYOPSIDA, MUSCI)

Цель лекции: Ознакомиться с отделом мохообразные – bryophyta и с классами антроцеротовые (anthocerotopsida) и листостебельные мхи (bryopsida, musci). Дать понятие о таксономии и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Отдел Моховидные – Bryophyta
2. Класс Печеночники, или Печеночные мхи – Marchantiopsida, или Hepaticopsida
3. Подкласс Маршанциевые – Marchantiidae
4. Подкласс Юнгерманиевые – Jungermaniidae
5. Класс Листостебельные мхи – Musci, или Bryopsida
6. Подкласс Сфагновые мхи – Sphagnidae
7. Подкласс Настоящие мхи – Bryidae

Краткое изложение основных учебных материалов:

Эти древнейшие высшие растения появились около 400 млн. лет назад (в девоне палеозойской эры). Они достаточно разнообразны (около 25 тыс. видов), распространены в увлажненных местообитаниях, но встречаются и в пустыне, и на бесплодной скальной поверхности. Однако в отличие от других высших Мохообразные ни по числу видов, ни по участию в сложении растительности никогда не занимали господствующего положения. Это объясняется тем, что гаметофит составляет основное тело растения, для осуществления полового процесса необходима влажная среда, обладают небольшими размерами в условиях пониженного освещения. Специализация анатомо-морфологических структур и физиологических процессов осуществлялась на базе их низкого эволюционного уровня.

Фотосинтез Мохообразных характеризуется примитивными чертами: низкая продуктивность – в 40-50 раз меньше, чем у Цветковых; низкая активность обмена веществ; мелкие хлоропласты. В то же время фотосинтез у многих Мохообразных умеренных и холодных областей может протекать не только круглосуточно, но и

круглогодично (у тундровых мхов и печеночников фотосинтез протекает под снегом 20 см и температуре ...-14 °С).

Чрезвычайно своеобразен у Мохообразных водный режим (очень древний пойкилогидрический тип), способны поглощать воду не по физиологическим, а физическим законам (капиллярность, гигроскопичность, набухание).

Примитивный признак Мохообразных – способность к анабиозу (при экстремальных условиях – дефиците влаги и больших перепадах температур – осуществляется низкий обмен веществ). Многие Мохообразные – олиготрофы – растут на почвах, бедных минеральными веществами.

Все перечисленные особенности Мохообразных позволяют рассматривать их в качестве боковой ветви эволюции. У Мохообразных нет развитой проводящей системы (трахеид, сосудов, ситовидных трубок). К субстрату Моховидные прикрепляются ризоидами, представляющими собой вытянутые в длину одиночные клетки у примитивных представителей (печеночников) и нити из одного ряда клеток, разделенных косыми перегородками, у более совершенных.

Поглощение и испарение воды у Моховидных осуществляется всей поверхностью гаметофита. Правда, у некоторых в стебле есть проводящий пучок из узких и длинных клеток – гидроидов и лептоидов, выполняющих функцию сосудов и ситовидных трубок.

Встречаются как однодомные, так и двудомные мхи. На гаметофитах образуются антеридии и архегонии обычного для высшего растения строения. Оплодотворение возможно только при наличии воды, поскольку в ней могут двигаться сперматозоиды.

Индивидуальная жизнь Мохообразных начинается с прорастания спор. Чаще всего при набухании споры экзина лопается, а интина вместе с содержанием споры вытягивается и дает начало однорядной нити либо однослойной пластинке, несущей ризоиды. Это начальная стадия развития гаметофита называется протонемой (от греч. *protos* – первичная, *nema* – нить). У разных представителей протонема либо постепенно превращается во взрослый талломный гаметофит (у печеночников), либо на протонеме формируются почки, дающие начало взрослому листостебельному гаметофиту (у листостебельных мхов). Общим для гаметофитов Мохообразных является наличие лишь одной инициальной клетки, имеющей форму трехгранной пирамиды. На гаметофите формируются половые органы – архегонии и антеридии, как правило, на однорядных ножках.

Развивающийся из зиготы спорофит называется спорогоном, он представляет собой коробочку с ножкой, расширенной в нижней части в стопу – гаусторию, с помощью которой он, присасываясь к гаметофиту, живет за его счет. Однако в период созревания он может иметь зеленую окраску.

Связь спорофита и гаметофита очень органична. Гаметофит не только питает, но и защищает спорофитное поколение, помогает в рассеивании спор («ложная ножка» поднимает коробочку над растением). Вместе со спорогоном у Моховидных разрастается архегоний, который, разрываясь, своим брюшком в виде колпачка прикрывает коробочку.

Благодаря сравнительно небольшой тканевой дифференциации любая часть гаметофита может дать начало новому растению. Вегетативно Мохообразные размножаются с помощью специальных органов (выводковых почек, листьев, частей листьев, веточек), вегетативно способен размножаться и спорофит (ножка).

В основу классификации Мохообразных бриологи кладут разные признаки, но в основном она определяется взглядами на происхождение.

Отдел Bryophyta имеет следующую систематику:

Класс Hepaticopsida, или Marchantiopsida

Подкласс Marchantiidae (Печеночные мхи)

Подкласс *Jungermanniidae*

Класс *Anthocerotopsida* (Антоцеротовые)

Класс *Bryopsida* (Листостебельные, или Настоящие мхи)

Подкласс 1. *Anteraceidae*

Подкласс 2. *Sphagnidae*

Подкласс 3. *Bryidae*

В основу этой классификации положены морфологическое строение тела гаметофита, особенности строения ризоидов, строение и характер раскрывания коробочек, а также географическое распространение.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Дайте общую характеристику классу Антоцеротовые мхи. Назовите важнейших представителей.
2. В чем заключаются особенности строения и развития гаметангиев и спорангиев Антоцеротовых?
3. Зарисуйте в тетрадь схему цикла развития на примере антоцероса. Расставьте смену ядерных фаз.

Класс Печеночники, или Печеночные мхи – *Marchantiopsida*, или *Hepaticopsida*

Класс объединяет около 6 (10) тыс. видов (300 родов и 50 семейств). Главная особенность Печеночников – дорзовентральное строение тела. В клетках присутствуют особые образования – масляные тельца. Печеночники разделяются на 2 подкласса – слоевищные (Маршанциевые) и листостебельные (Юнгерманиевые), причем последние преобладают по числу видов и распространены в тропиках и субтропиках.

Листья печеночников в отличие от листьев мхов всегда однослойные и состоят из однородных клеток. Ризоиды их только одноклеточные, хотя могут иметь разное строение. Для спорогония Печеночников характерно то, что в однослойной или многослойной коробочке споры развиваются непосредственно под стенкой, т.е. она функционально является спорангием. Стенка при созревании либо сгнивает, либо растрескивается, но она не имеет механизмов для активного выбрасывания спор. Функцию разрыхления спор выполняют особые вытянутые клетки – элатеры. У некоторых видов вместо элатер образуются питательные клетки. Протонемы Печеночников очень слабо развиты. У слоевищных видов они по форме мало отличаются от взрослого гаметофита. У всех Печеночников обнаруживается микориза, отсутствующая у листостебельных мхов. Вегетативно размножаются – выводковыми почками.

Подкласс Маршанциевые – *Marchantiidae*

Для представителей этого подкласса характерны слоевищные талломы с относительно сложным анатомическим строением и наличие однослойной коробочки (рис. 1). Этот подкласс содержит 70 видов, объединенных в 2 порядка – Сферокарповые и Маршанциевые. Семейство Маршанциевые содержит 16 родов, наиболее распространенный – *Marchantia* – с 52 видами.

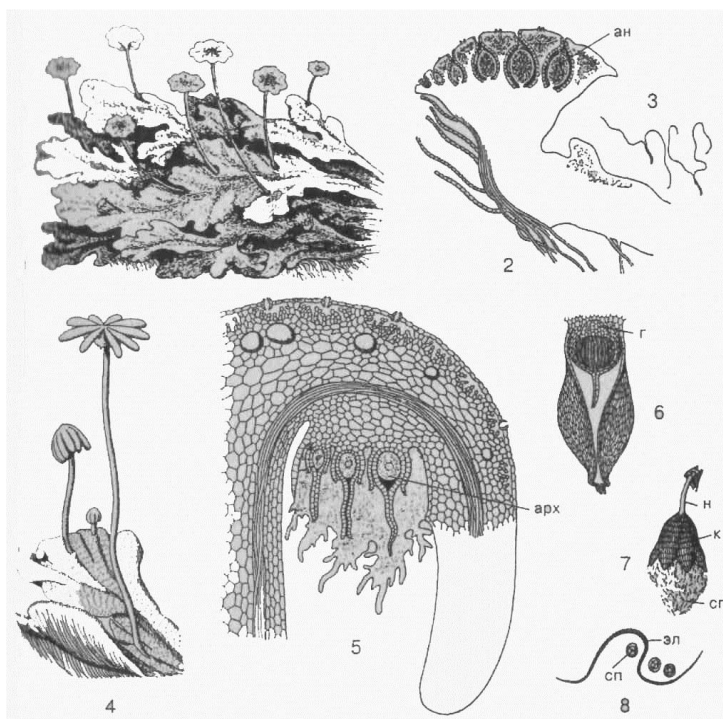


Рис. 1. Маршанция (*Marchantia polymorpha*)

1 - таллом с мужскими подставками; 2 - разрез через мужскую подставку; 3 - сперматозоиды; 4 - таллом с женскими подставками; 5 - продольный разрез луча молодой подставки; 6 - молодой подставки; 7 - взрослый спорогоний со вскрывшейся коробочкой; 8 - споры и элатеры; г - гаустории; сп - споры; к - коробочка; н - ножка; арх - архегоний; ан - антеридий; эл - элатера

Для маршанции, как и для других Печеночников, характерно чередование поколений с доминированием гаметофита (n) над спорофитом ($2n$). Два важнейших события в жизненном цикле – мейоз и сингамия. Гаметофитное поколение начинается с мейоза, дающего гаплоидные споры. Одни из них прорастают в мужские гаметофиты, другие – в женские. Спорофитное поколение начинается с сингамии, дающей диплоидную зиготу. Подвижным сперматозоидам для достижения яйцеклетки требуется водная среда. Внутри калиптры, или брюшка, архегония зигота развивается в зародыш, или молодой спорофит. По мере роста зародыша калиптра тоже увеличивается в размере. В конечном итоге созревающий спорофит разрывает калиптру, вынося спорангий во внешнюю среду. Спорофит в течение всей жизни прикреплен к гаметофиту расширенной стопой.

Подкласс Юнгерманиевые – *Jungermaniidae*

Эта самая многочисленная группа Печеночников, насчитывает около 250 родов и 5,5-6 тыс. видов. Юнгерманиевые характеризуются довольно сложным морфологическим и простым анатомическим строением. Одни представители имеют форму слоевищ, другие – листостебельные.

Спорогоний юнгерманиевых состоит из коробочки, ножки и гаустории. Коробочка многослойная, раскрывается 4 створками. Представители Юнгерманиевых распространены в основном во влажных тропических и субтропических лесах. Подкласс объединяет 3 порядка – Метцгериевые, Гапломитриевые и Юнгерманиевые.

Класс Листостебельные мхи – *Musci*, или *Bryopsida*

Из всех Моховидных Листостебельные мхи включают наибольшее количество видов – более 14500 видов и более 700 родов. Среди них многие отличаются широким распространением (иногда в умеренных и холодных зонах обоих полушарий),

высокой жизненной устойчивостью и большой фитоценотической ролью в растительном покрове Земли. Экологическое своеобразие и особое значение мхов в природных процессах во многом зависит от присущих им групповых форм роста, благодаря чему мхи могут на больших площадях создавать рыхлые или плотные покровы различной мощности. Тем самым мхи активно участвуют в формировании на поверхности континентов мощных влагоприемников в виде болот и замоховелых лесов, оказывающих существенное влияние на общую обеспеченность суши влагой.

Гаметофор у Листостебельных мхов обычно радиально, реже двусторонне облиственный. От основания, а часто и вдоль стебля и от нижней части листьев отходят нитевидные, ветвящиеся, многоклеточные ризоиды. Листья сидячие, цельные, с жилкой или без них, с большим разнообразием анатомических структур. На стебле образуются органы полового размножения – антеридии и архегонии.

Из оплодотворенной яйцеклетки развивается многоклеточный специализированный спорофит – спорогон, который состоит из стопы, ножки (иногда ножка редуцирована) и коробочки. Спорогон ограничен в росте; стенки коробочки состоят из нескольких слоев клеток; в экзотеции коробочки развиваются обычно функционирующие устьица. Спорообразующая ткань (археспорий) возникает из эндотеции или амфитеции, обычно окружает центральную часть – колонку или у андреи и сфагнома куполообразно покоится на ней и дает начало только спорам; элатеры у Листостебельных мхов никогда не образуются. Открывается коробочка крышечкой (оперкулом) или (у андреи) растрескивается четырьмя щелями, реже коробочка клейстокарпная (закрытоплодная). Существуют разные механизмы вскрытия крышечки. Крышечка может опадать, открывая кольцо зубцов – перистом, окружающий отверстие (рис.2).

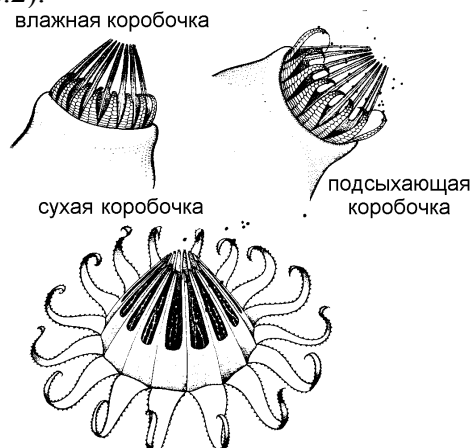


Рис. 2. Зубцы перистома настоящих мхов

У *Brachythecium* перистом состоит из двух колец зубцов и открывается, высвобождая споры, в ответ на изменение влажности воздуха. Во влажных условиях зубцы обоих колец сцеплены между собой, а когда коробочка высыхает, наружные отгибаются и споры могут рассеиваться ветром.

Зубцы перистома образуются путем расщепления клеточного слоя вблизи верхушки коробочки по наименее прочным местам. Этот аппарат, регулирующий рассеивание спор, характерен для подкласса *Bryidae* и отсутствует в двух других подклассах.

Из споры возникает ювенильная, зеленая, нитчатая или слоевищная первичная протонема, на которой возникают почки, дающие начало облиственным стеблям, гаметофитам.

Этот класс обычно делят на три подкласса по традиционной системе М. Флейшера и В.Ф. Бротеруса как особые филогенетические ветви: Сфагновые (*Sphagnidae*); Андреевые (*Andreaeidae*); Бриевые, или Настоящие (*Bryidae*). Иногда в

качестве самостоятельных подклассов рассматривают Буксбаумиевые (*Buxbaumiidae*) и Политриховые (*Polytrichidae*).

Подкласс Сфагновые мхи – *Sphagnidae*

В этом подклассе всего 1 род сфагнум (*Sphagnum*), насчитывающий 300 видов растений бледно-зеленого цвета, за что их называют белыми мхами.

На пластинчатой протонеме сфагнума закладывается почка, развивающаяся впоследствии в листостебельный побег. Для взрослых гаметофитов характерны большие морфологические, анатомические и физиологические отличия от бриевых мхов.

Все представители класса – влаголюбивые растения, обладающие специальными приспособлениями для накопления и сохранения влаги. Стебель – прямостоячий, с густооблиственными боковыми ветвями, на верхушке ветви скучены в плотную головку, ниже собраны в пучки (рис.3).

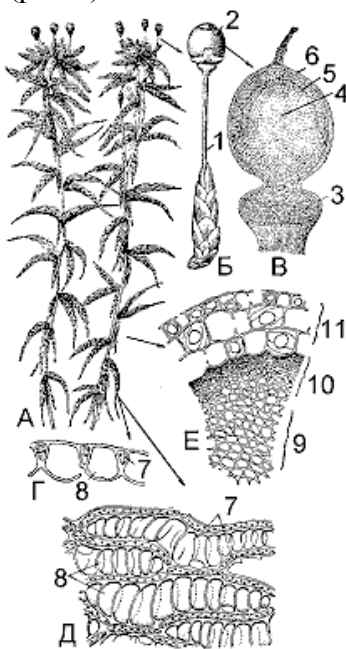


Рис. 3. Сфагнум – *Sphagnum* sp.

А – общий вид; Б – верхушка стебелька со спорангием; В – спорогон; Г – филлоид в поперечном разрезе; Е – стебель в поперечном разрезе: 1 – ложная ножка спорогона, 2 – спорогон, 3 – ножка, 4 – колонка, 5 – спорогенная ткань, 6 – стенка спорангия, 7 – хлорофиллоносные клетки, 8 – мертвые водозапасающие (гиалиновые) клетки, 9 – проводящие клетки, 10 – механические клетки, 11 – «кора».

Одна часть ветвей каждого пучка оттопырена в сторону, благодаря чему побеги соединяются в дерновинки, другая свисает вдоль стебля, образуя своеобразный фильтр, по которому передвигается вода. Однослойные листья образованы из чередующихся клеток двух типов: узких живых фотосинтезирующих и широких мертвых водонесных (гиалиновых). Из гиалиновых клеток состоит и прозрачная кожица, покрывающая стебельки и веточки (способность сфагнума в 20-40 раз больше). Ризоидов у взрослых растений нет, побег неограниченно долго нарастает верхней частью, постепенно отмирая снизу.

Антеридии и архегонии образуются на особых ветвях, чаще ярко окрашенных. У коробочки спорогона, имеющей вид колонки, отсутствует перистом (зубцы по краю урночки). Поскольку ножка спорогона короткая, выносятся вверх сильно вытягивающейся верхушкой гаметофита – ложной ножкой (рис. 3).

При созревании коробочка ссыхается, давление воздуха внутри нее повышается и крышечка резко, с хлопком отбрасывается. При этом из коробочки вылетает облачко спор на площадь до 10 см.

Сфагнум формирует самые мощные торфяные залежи верховых болот, отличающиеся низкой зольностью (5-10 %), pH = 3,5–4,5. На сфагновых болотах произрастают специфические растения из семейства Вересковых: клюква (*Oxycoccus palustre*) и багульник (*Ledum palustre*), карликовая форма сосны (*Pinus sylvestris*).

Подкласс Настоящие мхи – Bryidae

Насчитывает около 14 тыс. видов, объединенных в 700 родов и 85 семейств и приспособленных к самым разнообразным условиям жизни. Однако неблагоприятные периоды переносят в состоянии криптобиоза (анабиоза). Это многолетние или однолетние мхи, различные по величине (около 1 мм до 50 см и более), обычно зеленые, реже красно-бурые, бурые, иногда черные (рис. 4).

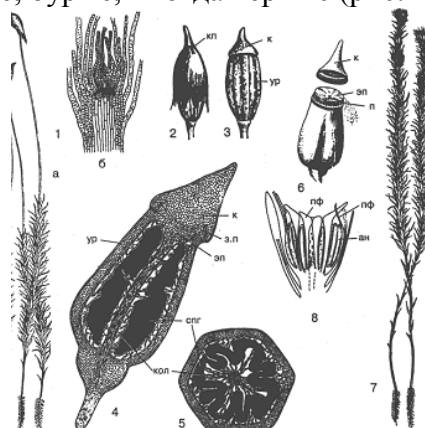


Рис. 4. Кукушкин лен (*Polytrichum* sp.)

1 - женский гаметофит с архегониями; 2 - коробочка с колпачком; 3 - внешний вид коробочки; 4 - продольный разрез коробочки; 5 - поперечный разрез коробочки; 6 - вскрытая коробочка; 7 - мужской гаметофит; 8 - вершина мужского гаметофита с антеридиями и парафизами; ур - урночка; кол - колонка; спг - спорангий; кр - крышечка; эп - эпифрагма; з.п - зачаточный перистом; п - перистом; кп - колпачок; ан - антеридий; пф - парафизы

Споры высвобождаются из коробочки, открывающейся в результате сбрасывания крышечки (оперкула). Гаплоидная спора прорастает в разветвленную нитчатую протонему, из которой развивается листостебельный гаметофит. Сперматозоиды, выходящие из зрелого антеридия, могут оказаться вблизи архегония; в этом случае они проникают, привлеченные определенными веществами, в канал шейки.

Внутри архегония один из спермиев сливается с яйцеклеткой, давая зиготу, которая делится митотически, формируя спорофит. Одновременно брюшко архегония разделяется, образуя калиптру. Спорофит состоит из коробочки, обычно быстро выносящейся вверх на ножке (также его часть), и стопы, посредством которой он получает питательные вещества от гаметофита. Внутри коробочки происходит мейоз с образованием гаплоидных спор.

Стебель Бриевых симподиально или моноподиально разветвленный со сложным анатомическим строением, часто с дифференциацией на ткани, с центральным пучком или без него. Листья с жилкой или без нее, разнообразной формы.

Спорогоны различают верхушечные или боковые, их ножка сложного анатомического строения (иногда она сильно редуцирована) прикрепляется к гаметофиту стопой. В коробочке можно выделить шейку, урночку и крышечку.

Внутри урночки проходит колонка, верхняя часть которой образует пленку (эпифрагму), прикрывающую устье урночки; кольцевидный спорангий прикреплен нитями к колонке и стенкам урночки. По краю урночки располагаются зубцы, составляющие перистом, который совершает гигроскопические движения и тем самым способствует рассеиванию спор, которые разносятся ветром. Количество спор велико – до 50 млн штук.

Развитие нового гаметофита проходит в две стадии. Вначале из споры образуется разветвленная нитчатая протонема, напоминающая зеленую водоросль. Затем на протонеме закладываются почки, из которых вырастают листостебельные побеги с антеридиями и архегониями (рис. 4).

Представители Моховидных обнаружены на всех континентах и растут почти повсеместно. Исключение – пустыни с хлоридным и сульфидным засолением, местообитания с подвижным субстратом, местности с сильным эрозионным воздействием. Однако могут заселяться ослабления ограничивающих факторов, нередко могут заселяться мелкими, однолетними, обильно спороносящими Моховидными – эфемерами. Известны так называемые моховые пустыни, образованные ксероморфными Моховидными (из рода тортула). До последнего времени совершенно не известны морские Моховидные, и только немногие виды найдены в зоне брызг на океанических побережьях.

В то же время некоторые Моховидные (из родов бриум, меезия, дрепанокладус) могут произрастать на дне глубоководных (до 40 м) пресноводных водоемов. Гораздо больше болотных мхов. Обильно представлены мхи в среднеувлажненных и влажных лесах разных зональных типов, где они селятся на почве, камнях, валежнике, гнилой древесине, густо обрастают стволы и ветви деревьев.

Мхи доминируют в напочвенном покрове долгомошных и сфагновых лесов, на верховых и отчасти низинных болотах, тундрах и влажных высокогорьях.

Географическое распространение у Моховидных подчинено тем же общим закономерностям, что и у других высших растений. Им свойственны и дизъюнктивность ареалов, и реликтовость, и эндемизм. Однако конкретное проявление общих закономерностей отражает как эколого-биологическое своеобразие этой древней обособленной группы, так и ее историю. Однако можно утверждать, что ареалы видов мхов более широкие и соответствуют размеру ареалов рода или секции цветковых. При рассмотрении местных флор в пределах Голарктики установлен более низкий эндемизм мхов, в тропиках же значительно возрастает узкий эндемизм, особенно в островных флорах.

В основном Моховидные не поедаются животными (могут быть побочным продуктом питания). Некоторые (сфагнум) обладают антибиотическими свойствами. Также используют торф – прессованные плиты для строительства, в сельском хозяйстве используют как топливо. Мхи аккумулируют многие вещества, в том числе радиоактивные. Моховидные играют важную роль в регулировании водного баланса континентов.

В системе высших растений Моховидные стоят очень обособленно. Нет никаких связующих звеньев между ними и ныне живущими представителями других отделов высших растений, нет промежуточных форм. Поэтому давно высказывались предположения о происхождении непосредственно от водорослей. Но есть противоречия: сходство у бессемянных растений основного плана строения антеридиев и архегониев, спорангиев. В спорофите многих Моховидных имеются настоящие устья, типичные для высших растений строения.

С открытием Риниофитов возникла мысль о возможном происхождении от одной из групп этих древнейших высших. В начале XX века Р. Кидстон и У. Ланг (1917-1921) высказали предположение, что Моховидные произошли от Риниофитов в результате общей редукции спорофита и прогрессивного развития гаметофита. Эту гипотезу в то время поддержали выдающиеся ботаники, такие как британский палеоботаник Д. Скотт, шведский палеоботаник Т. Халле, русский ботаник Б.М. Козо-Полянский и другие. Какие существуют доказательства? Так, у *Horneophyton*, принадлежащего к Риниофитам, в спорангии имеется колонка, напоминающая колонку у сфагнома, которая отсутствует в подземных органах – ризомидах. У девонского рода *Sporogonites* спорофит состоит из длинной ножки, заканчивающейся верхушечным спорангием, лишенным проводящей системы.

Риниофитовую гипотезу отнюдь нельзя считать доказанной, и ее принимают далеко не все ботаники. Но если она подтвердится, то спорофит Моховидных может быть истолкован как конечный результат редукции дихотомически разветвленного спорофита предковых форм. С этой точки зрения спорогон будет соответствовать одной конечной веточке риниофитов. Это как бы монотеломный спорофит.

Если Моховидные действительно произошли от Риниофитов, то редукция спорофита была, вероятно, результатом приспособления к избыточной влажности. Именно этим можно было бы объяснить также характерное для Моховидных крайнее упрощение и часто даже полное исчезновение проводящей системы. Однако наличие устьиц является веским доводом в пользу происхождения Моховидных от растений с хорошо развитым спорофитом. Такими растениями могли быть, скорее всего, Риниофиты.

Контрольные вопросы и задания:

1. С какими условиями среды связано внешнее строение вегетативных органов *Marchantia polymorpha*?
2. Дайте общую характеристику порядков Маршанциевые, Метцгериевые, Гапломитриевые, Юнгерманиевые.
3. Охарактеризуйте класс Андреевые мхи.
4. Назовите основных представителей.
5. С какими экологическими условиями связано их географическое распространение?
6. Расскажите о роли Андреевых мхов в растительности и их хозяйственном значении.

Лекция № 3

ТЕМА: ОТДЕЛ ПЛАУНООБРАЗНЫЕ – LYCOPODIOPHYTA

Цель лекции: Ознакомиться с отделом плаунообразные – *Lycopodiophyta*. Дать понятие о таксономии и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Отдел Плауновидные – *Lycopodiophyta*
2. Порядок Плауновидные – *Lycopodiales*
3. Порядок Селагинелловые – *Selaginellales*

Краткое изложение основных учебных материалов:

Плауновидные – это отдел споровых растений с «великим прошлым» и сравнительно небольшим значением в современной растительности. Расцвет Плауновидных пришелся на палеозой, где они господствовали вместе с

Папоротниковидными и Членистостебельными. В дальнейшем во влажных мезозойских лесах, особенно в карбоне, леса которых дали каменный уголь, Плауновидные были важной группой, представленной крупными древовидными организмами. В настоящее время сохранились только травянистые формы (рис.1).

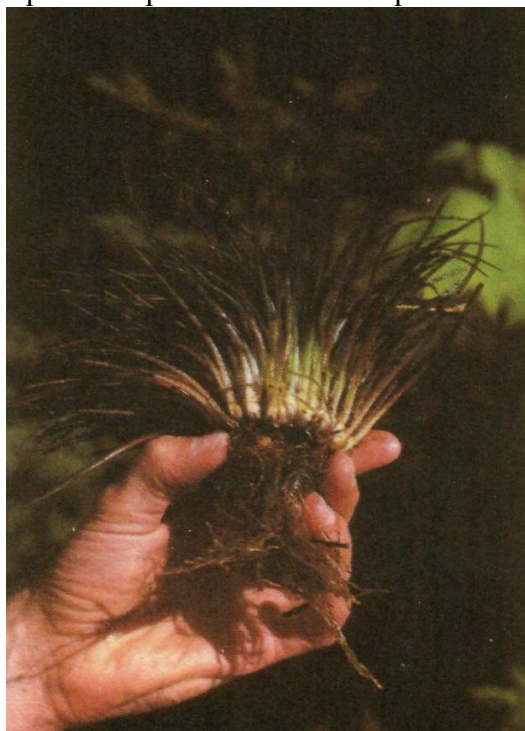


Рис. 1. Спорофит Полушника (*Isoetes muricata*). Видны листья, похожие на иглы дикобраза, стебель и корни

Все Плауновидные имеют облиственные побеги и своеобразные корни. Наиболее характерной чертой является микрофиллия. Листья Плауновидных имеют цельную листовую пластинку и несколько расширенное основание, иногда в виде подушечки. У некоторых Плауновидных на расширенном основании листа формируются выросты в виде язычка (лигулы). В лист входит одна неветвящаяся жилка, которая лишь у единичных палеозойских видов на вершине дихотомически разветвлялась.

Первые листья молодого растения не имеют жилок. В ходе онтогенеза лист развивается из одной поверхностной клетки стебля. Все это указывает на то, что в ходе филогенеза листья плауновидных возникли как поверхностные выросты, или энации, на осевых органах.

Для Плауновидных, как и для всех прочих споровых растений, характерно отсутствие главного корня; все корни занимают на побегах боковое положение. Уникальность Плауновидных в том, что и побеги, и корни обладают дихотомическим типом ветвления.

Спорангии Плауновидных формируются на верхней стороне спорофиллов, которые у подавляющего числа видов образуют специализированные спороносные побеги – стробилы в виде колоска. Плауновидные объединяют как равноспоровые, так и разноспоровые растения (рис. 2).

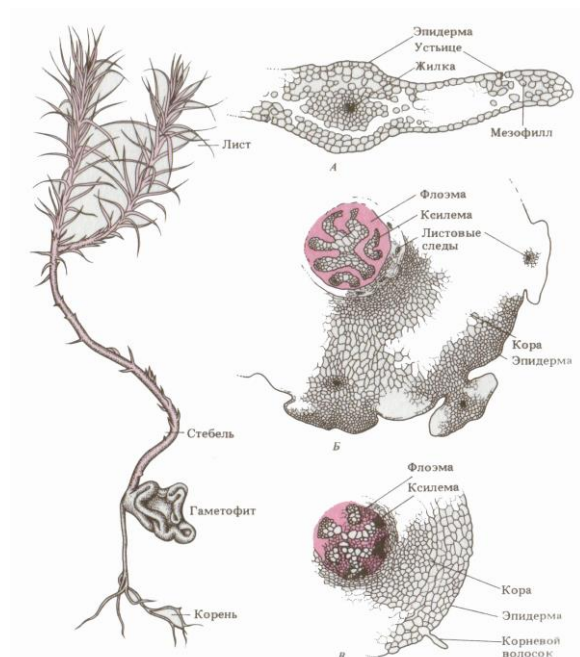


Рис. 2. Анатомическое строение вегетативных частей спорофита Плауна

В отделе насчитывается 2 класса:

Класс *Lycopodiopsida*

Порядок *Asteroxylales*

Порядок *Drepanophycales*

Порядок *Lycopodiales*

Класс *Isoëtopsida*

Порядок *Selaginellales*

Порядок *Protolpidodendrales*

Порядок *Lepidodendrales*

Порядок *Isoëtales*

Класс Плауновидные – *Lycopodiopsida*

Порядок Плауновидные – *Lycopodiales*

Этот центральный порядок отдела объединяет равноспоровые растения. Главный род *Lycopodium* насчитывает около 200 видов (в России – 7), связанных преимущественно с поясом тайги в Азии и Северной Америке.

Для спорофита характерно дихотомическое ветвление стебля, который густо усеян листьями – микрофиллами. Проводящая система – плектостела. Особенность плауна – длинные надземные побеги с придаточными корнями. Возраст формируемого клона – до 300 лет, размер – десятки метров. На верхушке приподнимающихся ветвей образуются спороносные колоски из более широких и светлых спорофиллов. В пазухе каждого созревает спорангий почковидной формы с крупными желтыми спорами. Заростки слоевищные двух типов: 1) подземные – сапротрофы обитают на глубине 5-8 см в почве, развиваются в симбиозе с грибом, созревает 6-15 лет, на нем может образоваться несколько спорофитов; 2) надземные – бледно-зеленого цвета, имеют листовидные выросты, они фотосинтезируют, но симбиоз сохраняется. Существуют переходные полуподземные формы. Для северных видов характерны только подземные заростки. Архегонии и антеридии развиваются не одновременно: сначала функционирует как мужской, затем, как женский. Характерно перекрестное оплодотворение. Сперматозоид двужутиковый (рис. 3).

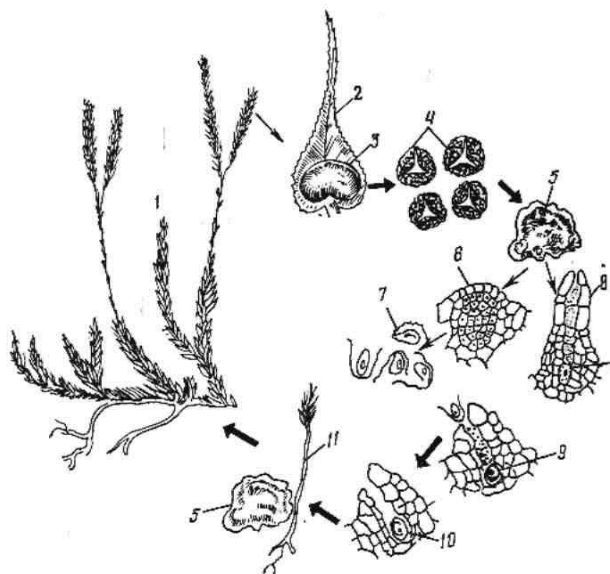


Рис. 3. Чередование поколений в жизненном цикле плауна. 1 – взрослое растение со спороносными колосками; 2 – спорофилл; 3 – спорангий; 4 – споры; 5 – гаметофит; 6 – антеридий; 7 – сперматозоиды; 8 – архегоний; 9 – яйцеклетка; 10 – зигота; 11 – зародыш.

В результате мейоза образуются споры, дающие начало обоеполым гаметофитам. Последние у некоторых видов плауна подземные, и для их нормального роста, как показано на рисунке, требуется присутствие микоризного гриба. Чтобы произошло оплодотворение, необходима вода, в которой двужгутиковые сперматозоиды плывут к архегонию. При сингамии возникает зигота. Развитие зародыша идет внутри брюшка архегония.

Молодой спорофит, иногда длительное время прикрепленный к гаметофиту, в конце концов становится независимым. Спорофиллы у многих видов плаунов собраны, как видно на рисунке, в стробилы.

Замедленность жизненного цикла – одна из причин резкого сокращения их численности (некоторые виды плаунов занесены в Красные книги).

Класс Полушниковые – Isoëtopsida **Порядок Селагинелловые – Selaginellales**

Род селагинелла включает около 700-1000 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических областях Земли. На территории России произрастает 8 видов.

У большинства селагинелл стебли имеют дорзовентральное строение и несут более крупные боковые и более мелкие спинные листья. От стеблей отходят длинные корнеподобные выросты – ризофоры, которые дают многочисленные придаточные корни.

Спороносные колоски образуются на верхушках боковых веточек. В колосках в пазухах спорофиллов располагаются круглые макроспорангии с четырьмя макроспорами и овальными микроспорангиями с многочисленными микроспорами. К моменту созревания спор спорангий вскрывается, споры попадают на субстрат, как у всех разноспоровых растений, развиваются эндоспорически внутри оболочки споры.

У некоторых видов селагинеллы в макроспорангии развивается только одна макроспора, и ее прорастание начинается еще внутри макроспорангия (колосок может лежать на земле). Это важное явление создает предпосылки для образования семязачатка уже у споровых растений.

Селагинелла отличается высокой толерантностью. Так, для фотосинтеза иногда достаточно 0,2 % освещения, при неблагоприятных условиях она обладает способностью к криптобиозу.

Селагинелла – разноспоровое растение. В одном и том же стробиле на спорофите образуются микро- и мегаспорангии. Микроспоры, формирующиеся в микроспорангиях, развиваются в мужские гаметофиты, а мегаспоры, возникающие в мегаспорангиях, – в женские гаметофиты. Микроспоры и мегаспоры падают на землю поблизости друг от друга, и сперматозоидам нужно проплыть в воде до яйцеклетки совсем небольшое расстояние. Каждый спорангий располагается в пазухе чешуевидного придатка, язычка.

У разноспоровых растений, подобных селагинелле, развитие гаметофитов начинается еще под оболочкой споры. Как и у семенных видов, молодой спорофит формируется среди тканей мегагаметофита, и главный источник питания для развивающегося зародыша – запасные вещества мегаспоры. Однако при этом нет периода покоя, характерного для многих семенных растений, а также интегументов, дающих начало семенной коже.

Три отдела – Риниофиты (*Rhyniophyta*), Зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*) и Тримерофиты (*Trimerophyta*) – процветали в девонский период и вымерли к его концу, т.е. около 360 млн лет назад, причем Риниофиты появились по крайней мере 420 млн лет назад в позднем силуре. Все это относительно простые по структуре организмы.

Общую модель нарастания разнообразия флоры можно представить как поочередное наступление господства четырех крупных групп, сопровождающееся резким вытеснением предыдущих доминантов. В каждом случае группы, захватывая ведущее положение, достигали высокого видового богатства. Основное участие в этом историческом процессе принимали:

1. Первые сосудистые растения с простой и, вероятно, исходной для прочих групп морфологией. К ним относятся Риниофиты, Зостерофиллофиты и Тримерофиты. Эти примитивные формы доминировали с позднего силура до среднего девона, т.е. примерно 420-370 млн лет назад.
2. Папоротники, Плауновидные, Хвощевидные, Прогимноспермы. Эти более сложно устроенные растения господствовали с позднего девона до конца карбона, примерно 380-290 млн лет назад.
3. Семенные растения, появившиеся в позднем девоне (по крайней мере 360 млн лет назад) и к началу пермского периода уже представленные многими эволюционными линиями. Голосеменные преобладали во флорах суши на протяжении большей части мезозойской эры, примерно до 100 млн лет назад.
4. Цветковые растения, древнейшие остатки которых имеют возраст около 127 млн лет. Они завоевали сушу за 20-30 млн лет и с тех пор сохраняют господствующее положение.

Контрольные вопросы и задания:

1. Дайте общую характеристику класса Полушниковые, порядка Полушниковые.
2. Выясните особенности вегетативных и генеративных органов полушника.
3. С какими биологическими особенностями связано то, что некоторые виды рода полушник занесены в Красные книги?
4. Какие ископаемые представители отдела Плауновидные сыграли заметную роль в сложении растительного покрова каменноугольных лесов?

5. По литературным данным дайте характеристику климата и рельефа карбона. Каково современное распространение представителей ископаемых Плауновидных?
6. Дайте общую характеристику порядков Лепидодендровые, Лепидоспермовые.
7. В чем заключается своеобразие анатомического строения лепидодендрона, сигиллярии? Зарисуйте их ретроспективный облик.
8. Расскажите об ископаемых миадесмии и лепидокарпоне. Какие особенности развития мегаспорангиев отличают их от представителей порядка Лепидодендровые?
9. Обоснуйте роль перечисленных выше вымерших растений в образовании каменного угля.
10. С именами, каких ученых связано открытие ископаемой флоры?



Лекция № 4

Тема: Отдел Псилотообразные (*Psilotophyta*). Отдел Хвощевидные – *Equisetophyta*

Цель лекции: Ознакомиться с отделами псилотообразные (*psilotophyta*) и хвощевидные – *equisetophyta*. Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Отдел Псилотовидные – *Psilotophyta*
2. Отдел Хвощевидные – *Equisetophyta*
3. Порядок Хвощеподобные – *Equisetales*
4. Семейство Хвощевые – *Equisetaceae*

Краткое изложение основных учебных материалов:

Отдел Псилотовидные – *Psilotophyta*

Среди ныне живущих высших растений этот маленький отдел занимает обособленное положение. Он включает класс *Psilotopsida*, порядок – *Psilotales*, семейство – *Psilotaceae*. 2 рода – *Tmesipteris* (10 видов) (рис. 5), *Psilotum* (2 вида).

Растения произрастают на стволах древовидных папоротников, саговниковых или пальм, у основания деревьев, в трещинах скал. Они лишены корней.

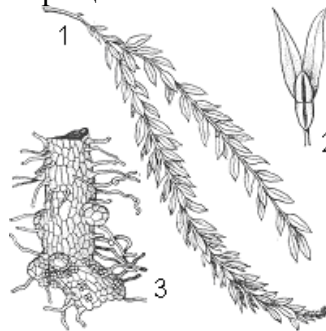


Рис. 5. Тмезиптерис

1 – ветвь растения; 2 – веточка с синангием; 3 – гаметофит.

Их подземные органы – более или менее дихотомически разветвленные, довольно длинные (до 1 мм и более) корневищноподобные образования – лишены каких-либо чешуй, покрыты ризоидами (рис. 9). Выходя на дневную поверхность, концы ветвей ризомоида развиваются в новые надземные стебли, чем достигается вегетативное размножение. Поверхность ризомоида и ризоидов покрыты кутикулой. В клетках наружной коры часто содержатся гифы гриба.

Не меньший интерес представляет половое поколение псилотовых, характеризующихся рядом примитивных особенностей. Бурый гаметофит лишен хлорофилла и питается сапрофитным путем при посредстве симбиотических грибов.

Нередко ведет подземный образ жизни. Гаметофиты радиально-симметричные, обычно неправильно однажды и дважды дихотомически разветвленные, очень похожи на куски ризомида. Вся поверхность покрыта одноклеточными ризоидами (рис. 4). Антеридии и архегонии рассеяны по всей поверхности гаметофита. Антеридии шаровидные содержат спиральные и многожгутиковые сперматозоиды. Архегонии погруженные, с короткой выступающей шейкой, которая при созревании отпадает.

У этого рода из корневищ вырастают дихотомически ветвящиеся надземные побеги. На них в пазухах чешуевидных выростов группами по три развиваются спорангии. Для псилюты, как и для всех сосудистых растений, характерно чередование гетероморфных поколений с доминированием спорофита. В результате мейоза внутри спорангия образуются споры и начинается гаметофитная фаза. Псилот равноспоровый; его споры дают начало обоеполюм, т.е. несущим одновременно антеридии и архегонии, гаметофитам. Чтобы достичь яйцеклетки, многожгутиковый сперматозоид нуждается в воде.

При сингамии образуется зигота, из которой развивается спорофитное поколение. Зародыш формируется в брюшке архегония, причем от гаметофита через свою стопу, внедренную в его ткань. В конечном итоге спорофит отделяется от стопы и начинает независимое существование.

На эмбриональных стадиях развития Псилотовых не образуется ни корня, ни первичного листа, ни подвеска. Вероятно, Псилотовые произошли непосредственно от риниофитов. Но все же они ушли сравнительно далеко от Риниофитов по пути специализации.

Отдел Хвоцевидные – Equisetophyta

Для Equisetophyta характерно наличие побегов, состоящих из четко выраженных члеников (междоузлий) и узлов с мутовчаторасположенными листьями. Этим ныне живущие хвощи и их ископаемые родичи резко отличаются от всех остальных споровых растений.

К Хвоцевидным принадлежат как травянистые растения, так и древовидные вымершие, высотой ствола до 15 м и диаметром более 0,5 м.

Проводящая система стебля Хвоцевидных представлена актиностелой или артростелой, то есть членистой стелой, состоящей из чередующихся между собой на протяжении стебля участков различного строения. Проводящие элементы ксилемы представлены трахеидами разного типа, а у хвощей также и сосудами; флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток. Характерной чертой Хвоцевидных является наличие у них своеобразных несущих спорангии структур – спорангиофоров, отличных по строению от спорофиллов других растений. Мутовки спорангиофоров или образуют на стебле спороносные зоны, чередующиеся с обычными вегетативными листьями, или сидят на концах осей, образуя чистые (только из спорангиофоров) или смешанные (со стерильными листьями) стробилы.

подавляющее большинство Хвоцевидных – равноспоровые растения, лишь некоторые ископаемые были разноспоровыми. Половое поколение – гаметофит, или заросток, у ныне живущих хвощей представлено одно- или обоеполюми недолговечными, очень маленькими (до 1 мм) зелеными растениями. На гаметофитах образуются половые органы – архегонии и антеридии. Оплодотворение возможно при наличии капельно-жидкой воды, из зиготы без периода покоя вырастает новое поколение – спорофит (рис. 1).



Рис. 1. Хвощ полевой. 1 – корневище с весенними спороносными побегами; 2 – летние вегетирующие побеги; 3,4 – спорангиофоры со спорангиями; 5 – споры с развернутыми элатерами; 6 – споры со свернутыми элатерами

Отдел Хвощевидные объединяет 2 класса, эволюция которых шла параллельными путями.

Класс Клинолистовые, или Сфенофиллопсиды (*Bowmanitopsida*, или *Sphenophyllopsida*), представлен целиком вымершими растениями, время жизни – поздний девон-пермь (около 380-240 млн лет назад).

Класс Хвощевидные (*Equisetopsida*), объединяющий 2 порядка, – вымершие Каламитовые и ныне живущие Хвощевидные.

Относимые ранее к членистым гиенопсиды, включая порядок гиениевые, сейчас рассматриваются палеоботаниками как древние кладоксилеевые папоротники. Это целиком вымершие растения девона (415-370 млн лет назад).

Древесный ярус заболоченных тропических лесов в карбоне в значительной мере состоял из каламитов (*Calamites*).

Класс Хвощевидные – Equisetopsida

Порядок Хвощеподобные – Equisetales

Относятся исключительно травянистые растения, у которых верхушечные стробилы или спороносные зоны состоят только из мутовок щитковидных спорангиев без чередующихся вегетативных листьев. Одни авторы выводят хвощи из травянистых форм архекаламитов, другие считают их потомками каламитов. Хвощевые отличались большим разнообразием листьев (дихотомически рассеченные и цельные, свободные и сросшиеся у основания).

Как палеозойские, так и мезозойские Хвощевые могли образовывать густые заросли по берегам водоемов. Некоторые были до 10 м высотой, но имели незначительную вторичную ксилему; большинство видов не превышало 1-2 м и было лишено вторичной ксилемы.

До настоящего времени дожил один род *Equisetum* (насчитывающий до 25 видов) и похожий на него внешне, но во многих отношениях слабо изученный и вымерший в мезозое род *Equisetites*.

Семейство Хвощевые – Equisetaceae

Род хвощ – Equisetum

Латинское название впервые употребил древнеримский естествоиспытатель Плиний Старший (от лат. *eguius* – лошадь и *saeta, seta* – щетина, жесткие волосы), имея в виду сходство ветвистых побегов с хвостом лошади. Род объединяет 2 подрода – *Equisetum* и *Hippochaete*. Представители 1 подрода: хвощ болотный, большой, лесной, полевой, луговой, речной, боготский. К подроду *Hippochaete* относятся: хвощ ветвистый, зимующий, камышковый, многощетинковый. Хвощи довольно широко

распространены на Земле, однако южное полушарие беднее. Нет аборигенных хвощей в Австралии, Новой Зеландии, в тропической Африке. Хвощи можно встретить в разных растительных зонах и сообществах, но в любом случае близ воды или в местах с достаточным содержанием влаги в почве или с относительно неглубоким залеганием грунтовых вод.

В природе хвощи обычно встречаются в виде клонов. Размеры сильно варьируют (высота от 5-15 см до 9 м – *Equisetum myriochaetum* – Х. многостебельный, диаметр от 0,5-1 мм до 0,5-2 см). По характеру надземных побегов, по их консистенции и функциональной морфологии виды хвоща можно разбить на 2 группы. У одних видов все надземные побеги однотипного строения. Они очень жесткие, обычно вечнозеленые и развивают верхушечные стробилы. У видов второй группы побеги двух типов – одни спороносные, буроватые или зеленые, а другие вегетативные, зеленые. Побеги обоих типов появляются весной, и они нежнее по своей консистенции и к зиме отмирают.

На конце растущего вегетативного побега хвоща под защитой молодых листовых влагалищ расположена верхушечная клетка, имеющая вид трехгранной пирамиды, в результате деления на стебле возникают кольцевидные зачатки влагалищ, которые сохраняют способность к делению, образуя зону интеркалярной меристемы. В состав оболочки клеток эпидермы и в других тканях, но в меньшей степени, входит наряду с целлюлозой кремнезем. На поверхности стебля хвоща в области междоузлия видны ребрышки (гребни) и ложбинки. Число гребней связано с диаметром стебля.

Анатомическое строение хвощей различных видов довольно однотипно. Вдоль стеблей тянутся более или менее выраженные ребрышки и ложбинки. Под эпидермой в ребрышках, иногда в ложбинках, реже кольцом располагаются участки механической ткани. Между механической тканью находится паренхима первичной коры, содержащая хлоропласты и выполняющая функцию фотосинтеза. Во внутренней части коры проходят воздухоносные полости. Центральный осевой цилиндр нечетко отграничен от первичной коры, большая его часть приходится на сердцевину. В молодом стебле она состоит из живой паренхимы, которая быстро разрушается и образующаяся полость заполняется воздухом. Наличие большого количества межклетников свидетельствует, по-видимому, о том, что древние виды, как и многие современные виды хвощей, жили в болотистых местообитаниях. По периферии стелы тянутся закрытые коллатеральные пучки. Флоэма состоит из ситовидных трубок и паренхимы. В ксилеме вся протоксилема и большая часть метаксилемы разрушается. На их месте образуется узкая полость, по которой перемещается вода. Остатки метаксилемы обнаруживаются в виде кольчатых или спиральных трахеид. Пучки в междоузлиях идут параллельно друг другу. Входя в узел, сердцевина которой заполнена паренхимой, каждый пучок разветвляется на 3. Средний пучок входит в лист, а каждое боковое ответвление одного пучка сливается с боковым ответвлением соседнего пучка. Вновь сформированный пучок входит в следующее междоузлие. Таким образом, пучки одного междоузлия чередуются с пучками соседнего междоузлия.

Устьица в междоузлиях приурочены к участкам эпидермы, которые выстилают ложбинки. Листовые влагалища, охватывающие основание каждого междоузлия, защищают зоны вставочной меристемы. По верхнему краю влагалища сидят зубцевидные листовые пластинки. Форма влагалища, цвет, форма и время жизни зубцов являются важным диагностическим признаком при определении видов.

На внутренней стороне пластинки, иногда влагалища располагается гидатода, выделяющая капельно-жидкую воду, на ней располагаются водяные устьица. Они открыты, расположены над проводящим пучком, под эпидермой в области гидатоды располагается тонкостенная паренхимная ткань. Вода, поступая по трахеидам жилки

через эту ткань, попадает к водяным устьицам и выделяется наружу (явление гуттации) с позднего вечера до раннего утра в ясную погоду у таежных хвоей.

Стебель у хвоей ветвится моноподиально. Хвои являются многолетними корневищными растениями. Существует 2 типа корневищ: горизонтальные толстые, с длинными междоузлиями, и тонкие, с короткими междоузлиями. Вегетативное размножение осуществляется корневищами.

Стробилы хвоей возникают на концах стеблей, реже – боковых ветвей. Число варьирует чаще 1 и до сотни (Х. многощетинковый). Стробилы эллипсоидной формы от 2 до 80 мм длины (рис. 2). В основании стробила находится воротничок, представляющий редуцированное листовое влагалище, а на оси стробила мутовками располагаются спорангиофоры в виде шестиугольных щитков на ножках. На внутренней стороне щитка располагаются 4-16 вытянутых вдоль ножки спорангиев. У хвоей умеренной зоны мейоз в спорангиях протекает летом или в конце периода роста, а спороношение наступает в то же лето или весной следующего года.

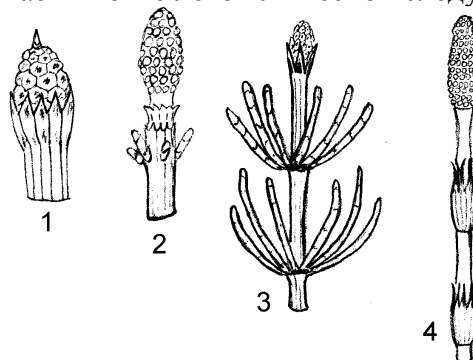


Рис. 2. Спороносные колоски хвоей

1 – Хвоц зимующий; 2 – Х. лесной; 3 – Х. болотный; 4 – полевой.

Споры хвоей сфероидальные, диаметр спор – постоянная величина, у разных видов от 30 до 80 мкм. В цитоплазме спор находится крупное ядро, вокруг которого равномерно распределены многочисленные хлоропласты с гранами крахмала. Из внешнего слоя оболочки споры при ее созревании возникают спирально обернутые вокруг тела споры гигроскопические ленты-элатеры. По созревании спор ось стробила слегка вытягивается, щитки спорангиофоров отходят один от другого, а спорангии быстро подсыхают. Споры хвоей быстро погибают во внешней среде и прорастают лишь те, которые попадают во влажную почву или воду. Споры очень быстро прорастают, после первого деления образуются положительно геотропичный ризоид и заростковая клетка (клетка гаметофита), которая многократно делится и дает начало зеленому гаметофиту. При слабом освещении гаметофит имеет вид хлоронемы – однорядной нити, при достаточном освещении нитевидная стадия не выражена и гаметофит сразу принимает вид однослойной пластинки, нарастающей верхушечной меристемой. У хвоей имеется 3 типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, различающиеся по скорости роста, темпам развития и морфологии. К примеру, мужские гаметофиты отличаются мелкими размерами (1-10 мм), антеридии на них образуются через 20-110 дней, женские – 3-30 мм, архегонии созревают через 30-130 дней. Женские гаметофиты могут стать обоеполыми в отличие от мужских.

Хвоц, как и псилот, равноспоровое растение, поэтому их жизненные циклы схожи. В результате мейоза образуются споры, дающие начало обоеполым гаметофитам. Последние у некоторых видов плауна подземные, и для их нормального роста, как показано на рисунке, требуется присутствие микоризного гриба. Чтобы произошло оплодотворение, необходима вода, в которой двужгутиковые сперматозоиды плывут к архегонию.

При сингамии возникает зигота. Развитие зародыша идет внутри брюшка архегония. Молодой спорофит, иногда длительное время прикрепленный к гаметофиту, в конце концов становится независимым. Спорофиллы у многих плаунов собраны, как видно на рисунке, в стробилы.

Оплодотворение происходит на поверхности гаметофита при наличии капельно-жидкой воды (дождь, обильная роса). В результате оплодотворения образуется зигота, которая, сразу же прорастая, дает начало предзародышу спорофита, позднее развивающемуся в зародыш. Зародыш хвощей всасывает пищу из клеток гаметофита основанием первого листового влагалища. Возникающий из зародыша проросток обычно невелик, его высота меньше 10 см и несет 10-15 листовых влагалищ с 3 листовыми зубцами каждое. У нижнего узла первичного побега образуется почка, дающая начало уже более мощному побегу с собственным корнем и листьями, собранными в мутовку. Хвощи характеризуются очень большой морфологической пластичностью. Хвощи обладают признаками как гигрофитов (слабое развитие водопроводящей системы и хорошо развитая воздухоносная ткань), так и ксерофитов (погруженные под поверхность эпидермы замыкающие клетки устьиц, закрытые устьица на старых участках стебля, сильно развитая механическая ткань, фотосинтезирующие стебли, редукция листьев). Нередко один вид обладает широкой экологической амплитудой.

Среди подвидов рода *Equisetum* встречаются ядовитые для скота растения. В них содержатся сапонины (эквизетонин) и флавоновые гликозиды, а также вещества – ферменты (тиаминаза), разрушающие витамин В₁. Дикие и домашние животные поедают хвощи подрода *Hippochaete* осенью и зимой, ранней весной крахмал при низких температурах превращается в сахара. Многие хвощи применяются в народной медицине, а хвощ полевой – в Государственной отечественной фармакопее.

Контрольные вопросы и задания:

1. Дайте развернутую характеристику класса Клинолистные.
2. Охарактеризуйте особенности анатомического и морфологического строения представителей порядков Клинолистные и Каламитовые.
3. Выясните разнообразие стробил.
4. Разделение отдела Хвощевых на классы и порядки.
5. Главнейшие порядки класса Хвощевидные.



Лекция № 5

ТЕМА: ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ – POLYPODIOPHYTES

Цель лекции: Ознакомиться с отделом папоротниковидные – polypodiophyta. Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Отдел Папоротниковидные – Polypodiophyta
2. Группа Прагоголосеменные – Progymnospermae
3. Класс Ужовниковые – Ophioglossopsida
4. Класс Полиподиевые – Polypodiopsida

Краткое изложение основных учебных материалов:

Папоротниковидные относят к числу наиболее древних групп высших растений. По своей древности они уступают только Риниофитам и Плауновидным и имеют приблизительно один возраст с Хвощевидными. Однако и по сей день Папоротниковидные продолжают процветать. В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10 тыс. видов Папоротниковидных (рис. 1).



Рис. 1. Папоротникообразные. 1 - Кочедыжник обыкновенный (*Athyrium filix-femina* Roth.); 2 - Ужовник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum* L.); 3 - Кочедыжник коричневый (*Asplenium trichomanes* L.); 4 - Стоножник обыкновенный (*Scolopendrium vulgare* Sm.); 5 - Дебрянка (*Blechnum spicant* With.); 6 - Орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* Kuhn).

Папоротниковидные распространены очень широко, фактически по всему земному шару, и встречаются в самых различных местообитаниях – начиная с пустынь, кончая болотами, озерами, рисовыми полями и солоноватыми водами.

Но наибольшее разнообразие встречается во влажных тропических лесах. В результате приспособления к столь различным условиям среды у Папоротниковидных выработались очень разные жизненные формы и возникло очень большое разнообразие во внешней форме, внутреннем строении, физиологических особенностях и размерах. Как у большинства высших растений, исключая Моховидные, бесполое поколение – спорофит – является господствующей фазой в их жизненном цикле.

Почти у всех Папоротниковидных спорофит многолетний, однако есть исключение – однолетнее водное или болотное растение *Ceratopteris*.

Как у большинства высших растений, спорофит Папоротниковидных снабжен корнями, отсутствующими только у части Нymenophyllaceae и у рода *Salvinia*. Корни придаточные, обычно волокнистые, у Ophioglossaceae – ужовниковых имеют тенденции к мясистости. Ветвление корней моноподиальное.

Стебли никогда не бывают сильно развиты, как правило, листва по массе и размерам преобладает над стеблем. Тем не менее стебли довольно разнообразны по внешнему и внутреннему строению. Прямостоячий стебель древовидных папоротниковидных, несущий на верхушке крону листьев, называют стволом. Высокие стволы обычно снабжены у основания многочисленными воздушными корнями, придающими им устойчивость. Когда стебель ползучий или вьющийся, его называют корневищем, оно может быть длинным или очень коротким, клубневидным, иметь радиальное или дорзовентральное строение. Стебли нередко ветвятся дихотомически или перед листовыми основаниями.

Для классификации имеют значение не только форма и размеры стебля, но и строение тех волосков или чешуй, которыми они покрыты в молодости. Волоски могут быть одноклеточными или однорядными, железистыми (род *Cheilanthes*), выделять слизь из верхней клетки (род *Blechnum*). Волоски могут быть ветвистыми,

звездчатыми, когда ветви волосков срастаются, образуются чешуи, которые имеют таксономическое значение. Различают чешуи щитовидные (пелътатные) и решетчатые (клатратные). Пелътатные чешуи прикреплены одной из точек своей поверхности, а не краем пластинки. Боковые стенки клеток клатратных чешуй утолщены, образуя явственный решетчатый узор.

Стебли древнейших девонских Папоротниковидных мало отличались от стеблей Риниофитов, и их проводящая система представляла очень примитивную протостелу. У некоторых современных Папоротниковидных сохранилась протостела – *Schizaesaea* – Схизейных, Гименофилловых и у *Gleicheniaceae* – Глейхениевых.

Но у большинства Папоротниковидных проводящая система представлена различными формами сифоностелы. Различают 2 типа: эктофлойную – флоэма окружает ксилему только снаружи, и амфифлойная – флоэма окружает ксилему с обеих сторон, с наружной и с внутренней.

Сифоностела может представлять собой относительно сплошной цилиндр проводящей ткани, но чаще проводящая система представляет сеть проводящих пучков. Промежутки между отдельными пучками заполнены паренхимной тканью. Паренхимные участки, расположенные в стеле над местами отхождения листовых следов, называют листовыми прорывами, или лакунами. Амфифлойную сифоностелу, в которой последовательные листовые прорывы значительно отделены друг от друга, называют соленостелой (от греч. *solen* – «канал»), если листовые прорывы в амфифлойной сифоностеле расположены столь близко, что нижняя часть одного прорыва параллельна верхней части другого, ее называют диктиостелой (от греч. *diktyon* – «сеть»). Диктиостела представляет собой сплошной цилиндр, состоящий из сети переплетающихся пучков. Отдельный пучок диктиостелы называют меристемой (от греч. *meros* – «часть»). Соленостела и диктиостела являются наиболее распространенными типами стелы среди современных папоротников.

Листья папоротников, часто называемые вайями, во многих отношениях отличаются от листьев Хвощевидных и особенно Плауновидных. В то время как листовые органы Плауновидных представляют собой просто выросты на наземных осевых органах, а листья Хвощевидных являются видоизмененными боковыми веточками, у папоротников листья морфологически соответствуют целым крупным ветвям их вероятных предков – Риниофитов. Какие существуют доказательства? Примитивные палеозойские Папоротниковидные имели радиально-симметричные листовые органы, которые лишь с натяжкой можно назвать листьями. Также одиночное и верхушечное расположение спорангиев у наиболее примитивных. Для всех папоротников характерны верхушечный и длительный рост листьев, обычно большие размеры и сложно рассеченная форма листовой пластинки (рис. 2).

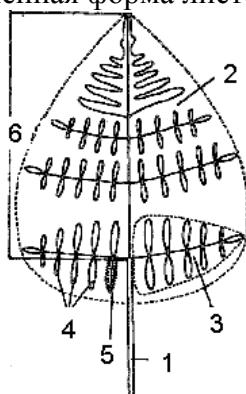


Рис. 2. Схема строения листа папоротника

1 – черешок; 2 – пластинка листа; 3 – перо первого порядка; 4 – перышки (или перья второго порядка); 5 – лопасть перышка; 6 – рахис.

Крупные и сложные листовые следы и наличие листовых прорывов в стеле обнаруживаются у большинства видов. Листья папоротников отличаются большим разнообразием. В большинстве случаев листья совмещают две функции – фотосинтез и спороношение. У многих (*Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, *Drynaria*) листья дифференцированы на стерильные и фертильные. Считается, что все 3 типа листьев существовали в раннем палеозое независимо.

У большинства представителей семейства Polypodiaceae черешки соединяются с корневищем посредством особого сочленения или без него (возможность свободно менять ориентацию к источнику света), наличие сочленения является систематическим признаком. Для систематики имеет значение также строение проводящей системы черешка, в частности форма проводящего пучка на поперечном срезе (у осмундовых С-образная форма, у Plagiogygiaceae – Y-образная форма).

Важное значение имеет число проводящих пучков – 1,2 или несколько. У Aspleniaceae обычно 3-7, но у большинства только 2, соединенные наверху в один.

Примитивные листья имеют дихотомическое ветвление (равно- или неравнодихотомическое). У подавляющего большинства листья перистые – однажды, дважды или многократно. Пластинка перистого листа в отличие от дихотомического имеет стержень или рахис (от греч. *rhachis* – «позвоночник»), представляющий собой продолжение черешка. Стержень соответствует главной жилке целого листа, однорядные сегменты называются перьями (могут быть цельными, лопастными). У папоротников дихотомическое жилкование встречается у примитивных форм – открытое, не образующее сети (представитель семейства Гименофилловых – *Trichomanes reniforme*). Для более продвинутых форм характерно сетчатое жилкование, которое возникло не сразу.

У Папоротниковидных встречаются почти все основные типы устьичного аппарата (за исключением анизоцитного) – десмоцитный, перицитный, полоцитный. Тип устьичного аппарата специфичен и является систематическим признаком.

Размножение папоротников осуществляется в основном за счет спор. Большинство видов – равноспоровые растения. Для всех папоротников характерно отсутствие специализированных спороносных побегов – стробиллов. В основном спорангии сгруппированы в сорусы; у мараттиевых сорусы, срастаясь между собой, образуют синангии. Если у примитивных видов одиночные спорангии располагаются по краям листьев либо на вершинах лопастей, при этом каждый спорангий снабжен самостоятельной жилкой, то у большинства папоротников спорангии или сорусы располагаются на нижней поверхности листьев. Место прикрепления спорангия к листу называется плацентой (ложе). В ходе эволюции происходило разрастание плаценты, и она приобретала продолговатую или шаровидную форму. Кроме этого, спорангии на плаценте располагаются в определенной последовательности, следовательно, созревание и вскрывание неодновременное. Увеличение длины ножки увеличивает количество спорангиев на плаценте. Эти два процесса – разрастание плаценты и увеличение длины ножки спорангия – происходили независимо в разных систематических группах. Остановимся подробнее на строении спорангиев, размещение которых является диагностическим признаком.

Листья папоротников возникли в процессе эволюции из ветвей риниофитовых предков. Очевидно, что спорангии древнейших Папоротниковидных имели верхушечное (терминальное) расположение, т.е. сидели на верхушках конечных веточек дихотомически разветвленного листа. Среди ныне живущих наиболее близкое к верхушечному расположению спорангиев наблюдается у гроздовника (*Botrychium*), относящегося к примитивным Ужовниковым. Следующий тип расположения спорангиев – краевое (маргинальное), наблюдаемый у многих папоротников, можно рассматривать как результат возникновения листовой пластинки.

Значительным шагом вперед в приспособительной эволюции папоротников был переход на нижнюю сторону листовой пластинки. Наряду с перемещением спорангиев на нижнюю сторону пластинки происходит и другое изменение. Сначала спорангии бывают расположены одиночно (у Схизейных не образуют групп). Но уже у некоторых папоротников с краевым расположением (*Dicksonia*, *Loxsonia*) или у всех Гименофилловых спорангии сгруппированы в отдельные спорангиальные кусочки, или сорусы (от греч. *soros* – «куча»), что дает возможность концентрированного, более эффективного снабжения питательными веществами (рис. 3).

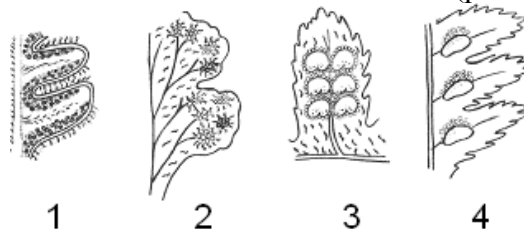


Рис. 3. Расположение спорангиев и сорусов папоротников

1 – спорангии орляка (*Pteridium*); 2 – сорусы вудсии (*Woodsia*); 3 – сорусы с покрывальцем щитовника (*Dryopteris*); 4 – сорусы, встречающиеся у родов *Asplenium*, *Athyrium*, *Polypodium*.

В биологическом отношении чрезвычайно важен порядок развития и созревания спорангиев на листе или в каждом отдельном сорусе. У вымерших Папоротниковидных, и ныне живущих Ужовниковых, Мараттиевых, Осмундовых, Плагиогириевых, Схизейных, Глейхениевых и Матониевых все спорангии развиваются одновременно (внутри соруса), т.е. симультанно (представители семейств Плагиогириевых, Глейхениевых и Матониевых). Сорусы, в которых происходит одновременное развитие и созревание спорангиев, называют простыми. Их существенный недостаток – при ухудшении внешних условий подвергается риску и угнетению произрастание и развитие спор.

Выход – в последовательном развитии и созревании спорангиев в сорусе. Это достигается посредством удлинения плаценты (рецептакула) соруса и увеличения числа спорангиев при уменьшении их размеров.

Устанавливается базипетальная (от греч. *basis* – «основание», от лат. *petere* – «устремляться») последовательность, когда развитие начинается с верхней части плаценты (в частности, представители семейства гименофилловых имеют длинное, цилиндрическое ложе). Сорусы с базипетальным развитием называют градатными (от лат. *gradatio* – «постепенное возвышение, усиление»). Такие сорусы встречаются у Циатейных, Асплениевых, у всех разноспоровых. Смешанные сорусы возникают независимо в разных линиях эволюции.

В дальнейшем произошло важное событие – появились защитные приспособления. Так, в простейших случаях сорусы прикрываются загибающимся краем листа, у более специализированных видов формируется индузий (от лат. *indusium* – «верхняя туника»). У большинства семейств с простыми сорусами индузий отсутствует.

Другая форма защиты – это срастание в синангии (у некоторых Мараттиевых). Исключение – род *Matonia*, у которого настоящее покрывало встречается с простыми сорусами.

Индузий имеют папоротники с градатными сорусами. По характеру заложения и строению стенки спорангия папоротники подразделяются на лепто - и эуспорангиатные.

У эуспорангиатных папоротников спорангий возникает из группы клеток и имеет многослойную стенку, у лептоспорангиатных он возникает из одной клетки и имеет однослойную стенку (от греч. *leptos* – «тонкий»). Обе линии эволюции

возникли независимо и обнаружены у древних папоротников. Механизмы вскрывания спорангиев чрезвычайно многообразны. В простейшем случае на вершине спорангия имеется небольшой участок сильно утолщенных клеток – пора. При подсыхании спорангия происходит разрыв. Однако уже у древних папоротников возникло так называемое кольцо – полоска из толстостенных клеток. Кольцо может занимать разное положение: горизонтальное, косое, вертикальное. Примитивным считается сплошное кольцо, или замкнутое, более совершенное – неполное, при котором часть клеток кольца не утолщена (так называемое устье); по нему происходит разрыв стенки (спорангий щитовника мужского – *Dryopteris filix-mas*) (рис. 4).

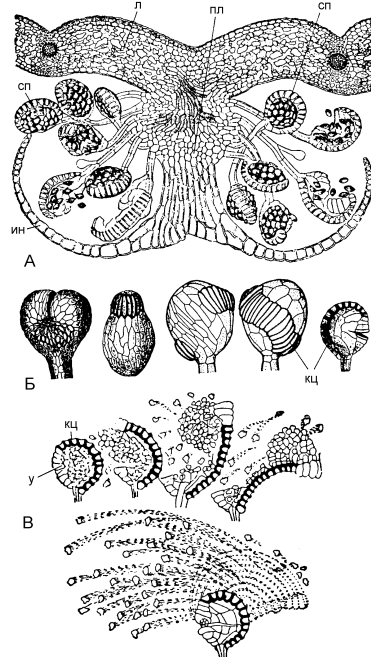


Рис. 4. Строение сорусов и спорангиев папоротников

А – поперечный разрез соруса щитовника мужского (*Dryopteris filix-mas*); Б – разнообразие спорангиев; В – раскрытие спорангиев; л – лист; пл – плацента; сп – спорангий; кц – кольцо; у – устье; ин – индустий.

У представителей примитивных семейств спорангии крупные, немногочисленные, содержат большое количество спор (8-15 тыс.). В продвинутых семействах – от 64 до 16 спор, в этом случае соблюдается автономность спорангиев и надежность сохранения спор. Через некоторое время (несколько недель или годы) спора прорастает в гаметофит (заросток).

Гаметофиты в основном ведут надземный образ жизни и питаются автотрофно, но у Ужовниковых, Схизейных, Глейхениевых гаметофиты ведут подземное существование, однако могут зеленеть при попадании на поверхность земли. Формирование гаметофита зависит от спектрального состава света: синие лучи способствуют развитию нитчатых, красные – пластинчатых форм.

Рост однослойной пластинки осуществляется за счет краевых клеток, а затем на вершине таллома обособляется инициальная клетка, которая формирует верхушечную меристему, выделяющую специфический гормон – антеридиоген, стимулирующий формирование антеридиев. Встречаются как однополые (мужские, женские), так и смешанные обоеполые заростки. Оплодотворение перекрестное.

Вегетативное размножение широко распространено среди папоротников выводковыми почками на листьях, стеблях, корнях.

В основу классификации папоротников положены разные признаки: анатомическое и морфологическое строение вегетативных органов спорофита, особенности спороношения, характер формирования и строение гаметофита.

Относимые ранее к папоротникам (Анейрофитовые и Археоптерисовые) отнесены к Праголосеменным растениям. Отдел Папоротниковидные включает около 300 родов и более 10 тыс. видов.

После мейоза в спорангиях образуются споры, дающие после рассеивания гаметофиты, которые у большинства видов зеленые и независимые в своем питании. Многие из них толщиной всего в один слой клеток, более или менее сердцевидные, с апикальной выемкой; другие толще и могут быть неправильной формы. От нижней поверхности гаметофита отходят, проникая в субстрат, специализированные клеточные нити (ризоиды). На нижней поверхности гаметофита находятся колбовидные архегонии с погруженной в его ткань расширенной нижней частью. Их шейки состоят из нескольких ярусов клеток. Антеридии также находятся на нижней поверхности гаметофита и окружены стерильным покровным слоем.

В них образуются многочисленные, спирально закрученные многожгутиковые сперматозоиды. Когда они созревают, то при достаточном увлажнении антеридии лопаются, высвобождая спермии, заплывающие в шейку архегония. В его брюшке происходит оплодотворение, и возникшая зигота сразу же начинает делиться. Молодой зародыш растет и дифференцируется непосредственно во взрослый спорофит, некоторое время получая питание от гаметофита, но вскоре начиная достаточно интенсивно фотосинтезировать для поддержания своего независимого существования. После укоренения молодого спорофита в почве гаметофит разрушается.

Особняком стоит группа **Праголосеменных** – **Progymnospermae**, которая существовала со среднего девона до верхнего карбона.

Общими чертами строения с папоротниками являются крупные перистые листья, а также отсутствие семян. Какие же особенности строения отличают праголосеменные от Папоротниковидных?

- наличие камбия, продуцирующего вторичную ксилему;
- наличие точечных трахейд с окаймленными порами, ровными рядами, расположенных на радиальных и тангентальных стенках;
- своеобразное гранулярно-ламеллярное строение экзины, характерное для Голосеменных. Наружный слой экзины – сэкзина – имеет гранулярное строение, а внутренний – нэкзина – ламеллярное (слоистое) строение.

В своем происхождении Праголосеменные связаны непосредственно с Тримерофитовыми, входящими в отдел Риниофитовых. Несмотря на относительно непродолжительное существование в этой группе произошли значительные эволюционные преобразования, вплотную приблизившие их к Голосеменным. Наиболее древний и примитивный порядок, известный из девона, – Протоптеридиевые, или Аневрофитовые (Protopteridiales, или Aneurophytales), традиционно рассматриваемые в группе Первопапоротников. Наибольшее морфологическое разнообразие и совершенство наблюдалось у представителей порядка Археоптерисовых (Archaeopteridales), живших с середины карбона до верхнего карбона.

В группе Праголосеменных прослеживается ряд эволюционных тенденций: 1) увеличение размеров растений, сопровождавшееся усилением деятельности камбия и оживлением древесины за счет паренхимы; 2) переход системы теломов к плосоветкам, а от них – к настоящим листьям; 3) формирование специализированных спороносных органов – спорангиофоров и, как частный случай, спорофиллов; 4) уменьшение количества спорангиев на них до одного; 5) переход от равноспоровости к разноспоровости, сопровождавшийся сокращением количества мегаспор и увеличением их размеров; 6) уменьшение количества мегаспорангиев на мегаспорангиофорах; 7) концентрация вокруг них вегетативных осей, которые

способствовали защите мегаспорангиев; 8) формирование на вершине спорангия оттянутого носика, который обеспечивал наиболее эффективное улавливание микроспор.

Класс Ужовниковые – Ophioglossopsida

Класс Ужовниковые ряд авторов рассматривает как потомков праголосеменных либо как совершенно самостоятельную, очень древнюю тупиковую линию эволюции, которая развивалась параллельно.

Гроздовник и ужовник очень широко распространены по земному шару, при этом виды первого рода встречаются большей частью в северной умеренной зоне, а большинство видов второго является тропическим. Единственный вид гельминтостахиса обитает в тропических лесах восточного полушария – от Шри Ланки и Индии до Тайваня, Новой Каледонии и Северной Австралии.

Ужовниковые – небольшие или средних размеров многолетние, иногда вечнозеленые травы, растущие на рыхлой и влажной почве в затененных лесах и на открытых местах (лугах, болотах, тундре), но некоторые виды ужовника являются эпифитами. На коротком корневище один, редко два листа, отходят толстые мясистые корни. В клетках коры корня содержится обычно микоризный гриб, относящийся к фикомицетам. Эти микоризные корни лишены корневых волосков.

Особенность стебля – метаксилема состоит из лестничных, точечных трахеид с окаймленными порами, подобно ксилеме голосеменных. Листья длительно развиваются под землей (до 4-5 лет), черешок дихотомически ветвится. Отличие от листьев почти всех других современных папоротников состоит в отсутствии улиткообразного (спирального) закручивания в почкосложении, хотя у мощных экземпляров видов гроздовника можно обнаружить в почке улиткообразные зачатки листьев. Листья Ужовниковых характерны тем, что они вильчато разделены на две резко различающиеся по форме и функции части – вегетативную (стерильную, фотосинтезирующую) и спороносную (фертильную). Вегетативные сегменты могут быть многократно расчлененными, редко цельными. Спороносные сегменты у рода гроздовник перисто-разветвленные, метельчатые; у гельминтостахиса они также перистые, но с укороченными долями и поэтому колосовидные; у рода ужовник – цельные, линейные.

Спорангии занимают краевое или верхушечное положение на сегментах листа, массивные, без кольца. В стенках спорангия расположены устья, вскрывающиеся щелью. Споры прорастают только в темноте, гаметофит ведет подземный образ жизни, питается микотрофно, ризоиды отсутствуют. Гаметофиты Ужовниковых разнообразны по величине и форме (рис. 5). Архегонии развиваются позднее антеридиев. Из зиготы появляется сначала гаустория, затем зародыш. Зародыш развивается от 1 года до 10-20 лет. Роды, а часто и подроды Ужовниковых различаются между собой по типу эмбриогенеза, форме и темпам развития зародыша.



Рис. 5. Ужовниковые.

Гроздовник (*Botrychium lunaria*) – общий вид

У многих Ужовниковых наблюдается способность к эффективному вегетативному размножению. Новые побеги у них появляются из почек, образующихся на корнях. Все Ужовниковые – облигатные (обязательные) микотрофы, но степень зависимости от микоризы различна у разных видов. Гельминтостахис и эпифитные ужовники являются вечнозелеными растениями, но максимум образования новых листьев и период спороношения у них приходится на определенное время года. У наземных ужовников умеренной зоны листья летнезеленые; в пределах рода Гроздовник есть виды летнезеленые и «зимнезеленые».

Хотя хозяйственного значения Ужовниковые не имеют, эта своеобразная и малочисленная группа заслуживает бережного отношения к себе, а многие виды уже давно нуждаются в охране. Так, вид *Botrychium simplex* занесен в Красную книгу России.

Контрольные вопросы и задания:

1. По литературным данным охарактеризуйте ископаемые папоротники: протоптеридиум, кладоксилон, ставроптерис, зигоптерис.
2. Дайте анатомо-морфологическую характеристику класса Мараттиевые (особенности строения спорангиев, сосудов, синангиев).
3. Чем отличаются гаметофиты Мараттиевых от таковых Полиподиопсид?
4. Дайте общую характеристику подклассов Сальвиниевые и Марсилиевые.
5. Объясните, с какими местообитаниями связаны особенности их анатомо-морфологического строения (в т.ч. строение сорусов Сальвиниевых и Марсилиевых)?
6. Расскажите, в чем заключается разноспоровость, редукция гаметофитов Сальвиниевых и Марсилиевых.

Лекция № 6

ТЕМА: КЛАСС ПОЛИПОДИЕВЫЕ – POLYPODIOPSIDA

Цель лекции: Ознакомиться с классом полиподиевые – polypodiopsida. Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

Отдел Папоротниковидные – Polypodiophyta

Класс Полиподиевые – Polypodiopsida

Краткое изложение основных учебных материалов:

Класс Полиподиевые – Polypodiopsida

Современные папоротники, геологическая история которых восходит к карбону, происходят, вероятно, непосредственно от зиготперидоспид.

Многолетние или очень редко однолетние растения, варьирующие от мелких форм до очень крупных. Стебли представляют собой прямостоячие стволы, у древовидных форм достигающие иногда значительной высоты, или превращены в корневища. Проводящая система – от протостелы до очень специализированных типов диктиостелы. Трахеиды лестничные. Редко имеют сосуды.

Листья очень различных типов, как по размерам, так и по форме, жилкованию и плотности. Молодые листья спирально закручены.

Равноспоровые или редко разнospоровые растения. Спорангии в большинстве случаев собраны в сорусы. Покрывальце может быть или отсутствовать. Спорангии имеют однослойные стенки и лишены устьиц. Имеется кольцо, которое в пределах класса отличается большим разнообразием и достигает высокой специализации, при этом число спор в каждом спорангии постепенно уменьшается. Гаметофиты у большинства представителей зеленые, наземные или обоеполые, в некоторых случаях со слабо выраженной тенденцией к разделению полов, но у разнospоровых форм совершенно раздельнополые и сильно редуцированные.

Представители подкласса Polypodiidae в России представлены 120 видами, составляющими 19 семейств и 46 родов. Они образуют 2 экологические группы: лесные (*Dryopteris*, *Pteridium* (рис.6), *Matteuccia* и др.) и на скальные папоротники (*Cystopteris*, *Asplenium*, *Polypodium*, *Woodsia* и др.).

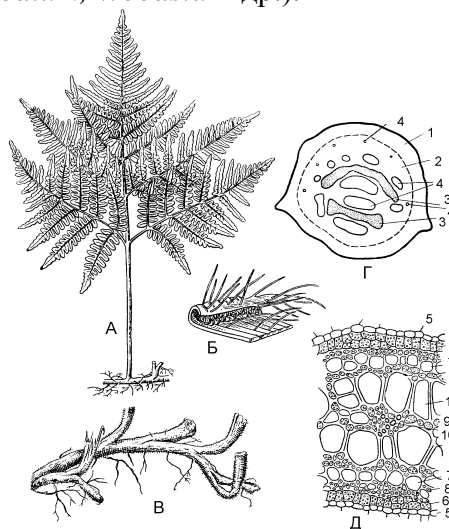


Рис. 6. Папоротник-орляк (*Pteridium aquilinum*)

А – общий вид; Б – часть листочка с сорусами; В – часть корневища; Г – поперечный разрез корневища (схема); Д – часть пучка на поперечном разрезе (большое увеличение): 1 – наружная кора, 2 – внутренняя кора, 3 – полукольцо механической ткани, 4 – проводящие пучки, 5 – эндодерма, 6 – перицикл, 7 – ситовидные трубки, 8 – лубяная паренхима, 9 – древесинная паренхима, 10 – первичная ксилема, 11 – ксилема

Подкласс Salviniidae. Это водные разнospоровые растения с раздельнополыми, сильно редуцированными гаметофитами, развивающимися внутри оболочек микро- и макроспор.

Однако спорокарпиев как у марсилиевых нет. Спорокарпии – это твердое образование, в котором формируются сорусы микро- и макроспорангиев, а микро- и макроспорангии образуются в разных сорусах. Ареал рода сальвиния – *Salvinia* – Африка, Америка. В России распространена сальвиния плавающая (рис. 7). Хозяйственное значение имеет род Азолла – *Azolla*, в листьях этого растения живут азотфиксирующие бактерии из рода *Anabena* (сем. Nostocaceae). Азоллу используют в агротехнике рисосеющих стран.

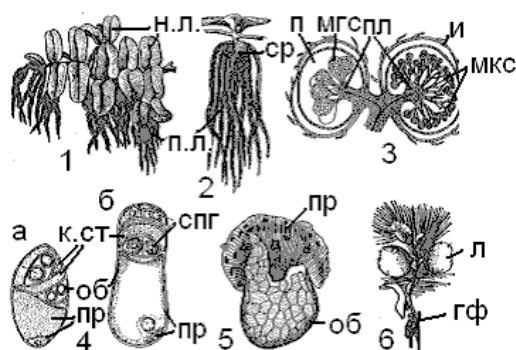


Рис. 7. Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*)

1 – общий вид; 2 – мутовка листьев: н.л. – надводные листья; п.л. – подводный лист; ср – сорусы; 3 – продольный разрез через микро- и мегасорусы: ин – индузий; п – полость; пл – плацента; мкс – микроспорангий; мгс – мегаспорангий; 4 – мужской гаметофит: а – молодой; б – зрелый; об – оболочка микроспоры; пр – две проталлиальные клетки; к.ст – клетка стенки антеридия; спг – сперматогенные клетки; 5 – женский гаметофит: об – оболочка мегаспоры; пр – проталлиальные клетки гаметофита; б – зародыш на гаметофите; гф – гаметофит; л – листья.

Таким образом, среди споровых растений выделяются две эволюционные линии: Моховидные – это растения, которые пошли по пути преобладания в жизненном цикле гаметофитного поколения, и все остальные наземные растения, которые пошли по другому пути – пути преобладания в жизненном цикле спорофита. Спорофит получил расчленение на органы, он устроен довольно сложно. Гаметофит представляет собой маленькое растение.

Все вышеназванные растения споровые, они образуют мужские половые клетки – сперматозоиды, размножение возможно лишь при наличии воды. В геологическом прошлом Земли процветание этих видов было тогда, когда климат был очень влажный, их расцвет приходится на каменноугольный период, именно они образовали залежи каменного угля, которыми мы до сих пор пользуемся. Но вскоре климатические условия изменились, атмосфера Земли стала суше, воздух прозрачнее, на смену споровым появились другие растения, и эти растения должны были научиться не использовать воду для оплодотворения. Доставка мужских клеток к яйцеклеткам должна была происходить без участия воды. Такими растениями стали семенные: Голосеменные и Покрытосеменные. Первыми появились Голосеменные.

Содержание самостоятельной работы студентов, форма контроля, количество часов

№	Название темы	Содержание самостоятельной работы	Вид контроля	Объем в часах	Дата проверки
1.	Отдел Моховидные. Класс Антоцеротовые	Общая характеристика. Особенности строения и развитие гаметангиев и спорангиев	1.Конспект. 2.Составить схемы циклов развития. 3.Контрольная работа по теме «Антоцеротовые»	3	10 сентября
2.	Класс листостебельные – Андреевые мхи	Общая характеристика. Основные представители. Географическое распространение.	1.Конспект. 2.Составить схемы циклов развития. 3.Контрольная работа по теме«Андреевые	3	20 сентября

		Роль в растительности и хозяйственное значение.	мхи».		
3.	Отдел Плауновидные. Порядок Полушниковые	Общая характеристика, структура гаметофитов и спорофитов. Циклы развития, географическое распространение.	1.Работа по теме со схемами «Плауновидные». 2.Опрос по форме коллоквиума. 3.Контрольная работа по теме «Плауновидные».	2	30 сентября
4.	Порядок Лепидодендровые	Лепидодендрон, сигиллярия. Своеобразие анатомического строения. Роль этих вымерших растений в образовании каменного угля.		2	1 октября
5.	Порядок лепидоспермовые	миадесмия, лепидокарпон, особенности развития мегаспорангиев.		2	5 октября
6.	Отдел Хвощевидные. Класс Клинолистные	Порядки клинолистные, каламитовые. Особенности анатомического и морфологического строения. Разнообразие стробилов.	1.Конспект. 2.Опрос по схемам и таблицам. 3.Зарисовать схемы циклов развития, строения.	4	10 октября
7.	Отдел Папоротниковидные	Ископаемые папоротниковидные: протоптеридиум, кладоксилон, ставроптерис, зигоптерис.	1.Конспект. 2.Опрос по схемам и таблицам.	2	20 октября
8.	Класс Марраниевые	Анатомо-морфологическая характеристика. Строение спорангиев, сосуды, синангии. Гаметофиты марраниевых.	1.Конспект. 2.Опрос по схемам и таблицам. 3.Зарисовать схемы циклов развития, строения.	2	
9.	Подкласс Сальвиниевые и Марсилиевые	Особенности их местообитания, анатомо-морфологическое строение. Разноспоровость. Строение сорусов сальвиниевых и марсилиевых.	1.Конспект. 2.Опрос по схемам и таблицам. 3.Зарисовать схемы циклов развития, строения.	4	

		Редукция гаметофитов.			
10.	Итого часов:			26	



Контрольные вопросы и задания:

1. Отличительные признаки папоротниковых от других современных высших споровых высших растений.
2. Каковы особенности строения гаметофита представителей порядка Равноспоровые папоротники.
3. Дайте общую характеристику подклассов Сальвиниевые и Марсилиевые. Расскажите, в чем заключается разноспоровость, редукция гаметофитов Сальвиниевых и Марсилиевых.

Лекция № 7

ТЕМА: ОТДЕЛ СОСНООБРАЗНЫЕ (ГОЛОСЕМЕННЫЕ) – PINOPHYTA, ИЛИ GYMNOSPERMAE

Цель лекции: Ознакомиться с отделом соснообразных (голосеменные) – pinophyta, или gymnospermae. Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Общая характеристика. Особенности жизненного цикла. Репродуктивные органы. Стробилы (шишки)
2. Класс Семенные папоротники – Pteridospermae
3. Класс Беннеттитовые – Bennettitopsida
4. Класс Хвойные – Pinopsida
5. Подкласс Кордаитовые – Cordaitidae
6. Подкласс Хвойные – Pinidae
7. Семейство Араукариевые – Araucariales
8. Семейство Кипарисовые – Cupressales
9. Семейство Таксодиевые – Taxodiaceae
10. Порядок Тиссовые – Taxales
11. Семейство Сосновые – Pinales

Краткое изложение основных учебных материалов:

Отдел Голосеменные – Pinophyta, или Gymnospermae

Голосеменные, как и Покрытосеменные, – главные продуценты наземных экосистем планеты, отличающиеся от споровых растений тем, что основным средством расселения у них являются не споры, а семена. Семя – стадия жизни спорофита, особое образование, в котором в компактном и защищенном от неблагоприятных условий состоянии находится будущий взрослый спорофит – зародыш, а также запас питательных веществ – эндосперм.

«Внутреннее оплодотворение, развитие зародыша внутри семязачатка и появление новой, чрезвычайно эффективной единицы расселения – семени – являются главными биологическими преимуществами семенных растений, давшими им возможность полнее приспособиться к наземным условиям и достигнуть более высокого развития, чем папоротники и другие бессеменные высшие растения. Если при размножении спорами каждый раз образуется огромное их число, обычно миллионы, то при размножении семенами число их во много раз меньше. Семя – более надежная единица расселения, чем спора. В семени уже содержится зародыш – крошечный спорофит с корешком, почечкой и зародышевыми листьями (семядолями), запас питательных веществ и необходимый ферментативный аппарат. Семя – это

поистине маленький шедевр эволюции» (Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. Т.4. 1978. С.258).

Представители обширного отдела Голосеменных составляют до 1/3 основных лесообразующих пород мира, их роль особенно велика в умеренных широтах, где они формируют биом тайги.

Все Голосеменные – это деревья или кустарники, автотрофные, хотя в тропиках есть 2 паразитических организма, а в южном полушарии – очень мелкие кустарнички – не больше мхов по размеру. Исключение составляют и Саговниковые, с толстым неветвящимся колонно- или клубневидным, часто погруженным в почву стволом.

Древесина состоит только из трахеид (исключение – представители класса Гнетовые). Листья узкие (игольчатые) или чешуевидные, хотя есть роды с широкими листьями.

Расцвет Голосеменных – это мезозой, до нашего времени дошли в ограниченном разнообразии. При этом современные Голосеменные четко разделяются на 2 группы: 1-я включает класс Саговниковые – Cycadopsida и Гинкговые – Ginkgoopsida. Это «живые ископаемые». 2-я группа – Хвойные, которые являются основными Голосеменными.

Особняком стоят Гнетовые – Gnetopsida, которые отнесены к Голосеменным с немалой долей условности.

Особенности жизненного цикла

У Голосеменных усиливается тенденция к заботе о гаметофите. Так не только женский гаметофит не покидает оболочки микроспоры, но и макроспора остается в макроспорангии, таким образом женский гаметофит не соприкасается с внешней средой, сохраняет постоянную связь со спорофитом; мужской гаметофит еще более редуцирован, как и у разноспоровых растений он развивается в оболочке микроспоры, на смену многоклеточным антеридиям приходит новое образование из вспомогательных вегетативных проталлиальных (от греч. *prothallium* – «вегетативная часть») клеток, которые обслуживают гаметогенные антеридиальные клетки, дающие очень небольшое (как правило, 2) количество мужских гамет.

У примитивных групп из 2 антеридиальных клеток из одной клетки развивается гаустория (гаусториальная клетка), затем она делится еще на 2 клетки, одна из которых либо образует 2 сперматозоида (сперматогенная) или 2 спермия (спермагенная). Вторая клетка антеридия остается стерильной и затем разрушается. Процесс оплодотворения у семенных растений избавляется от связи с водной средой.

Мужской гаметофит, называемый пыльцой, целиком переносится ветром к женскому гаметофиту, где и прорастает, используя питательные вещества женского гаметофита (рис. 1).

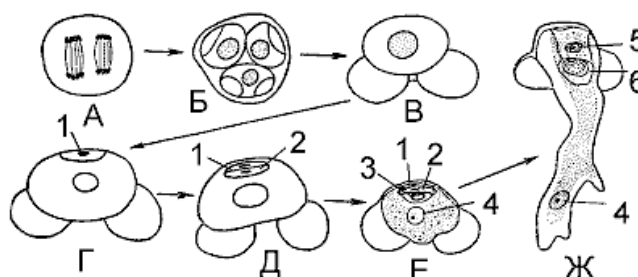


Рис. 1. Развитие мужского гаметофита сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*)

А – деление археспориальной клетки; Б – тетрада микроспор; В – микроспора; Г-Е – образование мужского гаметофита (пыльцы); Ж – прорастание пыльцы: 1-2 – проталлиальные клетки, 3 – антеридиальная клетка, 4 – вегетативная клетка, 5 – клетка-ножка, 6 – спермагенная клетка.

Репродуктивные органы

У голосеменных, как и у цветковых, появляется новая структура – семязачаток. Рассмотрим на примере сосны (подкласс *Piniidae*).

Семязачаток состоит из макроспорангия – нуцеллуса, защищенного дополнительным покровом – интегументом. На верхушке семязачатка интегумент не замкнут, его края образуют отверстие – микропиле. Внутри нуцеллуса развивается женский гаметофит, представляющий собой бесцветное многоклеточное тело, клетки которого накапливают значительное количество запасных веществ, главным образом масел. На обращенном к микропиле конце гаметофита образуются 2 погруженных в его ткань архегония, в брюшке каждого из которых находится крупная яйцеклетка. У других более примитивных Хвойных могут быть десятки архегониев (у Араукариевых – 25, у кипариса – до 200).

Семязачатки древних Голосеменных, а в настоящее время Саговниковые и Гинкговые имели архегониальную камеру, в которую попадают сперматозоиды перед оплодотворением.

После оплодотворения из семязачатка формируется семя. Интегумент превращается в семенную кожуру, нуцеллус расходуется на развивающийся зародыш, от него остается тонкая пленка. Ткани заростка или эндосперма сильно разрастаются и в них откладываются питательные вещества (рис.2).

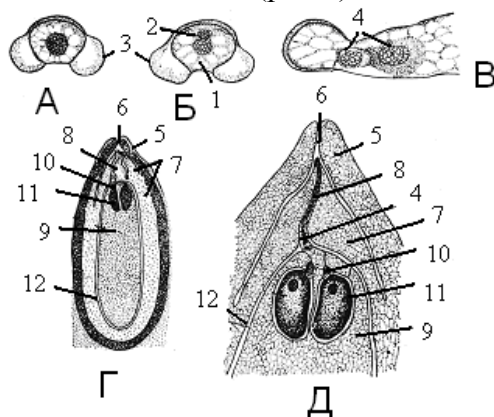


Рис. 2. Развитие полового поколения сосны.

А – пыльцевое зерно; Б – образование мужского гаметофита; 1 – проталлиальная клетка; 2 – антеридиальная клетка; 3 – воздушные мешки; В – пыльцевая трубка; 4 – генеративные клетки (спермии); Г – продольный разрез семяпочки; Д – верхняя часть семяпочки; 5 – интегумент; 6 – микропиле; 7 – нуцеллус; 8 – пыльцевая трубка; 9 – эндосперм; 10 – шейка архегония; 11 – яйцеклетка; 12 – женский гаметофит.

Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш, состоящий из корешка, стебелька и почки с 2-18 семядолями.

У живых ископаемых семена опадают до полного созревания и даже до оплодотворения (так называемые «яйцекладущие» растения), у хвойных семя покидает материнский организм в состоянии полной готовности к развитию дочернего спорофитного растения («живородящие»). Семя «яйцекладущих» растений прорастают без периода покоя.

Стробилы (шишки)

У Голосеменных микро- и макроспорофиллы могут развиваться на одной (однодомные) или на разных особях (двудомные). Несмотря на разнообразие их строения просматривается общая закономерность: чем древнее таксон, тем больше размеры макро- и особенно микроспорофиллов, которые могут быть даже перистыми, напоминающими листья папоротников (как у вымерших беннеттитовых).

У более развитых Голосеменных спорофиллы становятся чешуевидными и объединяются в стробилы (шишки), удобные для созревания, защиты и рассеивания семян. Возникают приспособления для распространения семян за счет покровов самого семени или частей семенных шишек. У всех ныне живущих голосеменных стробилы однополые, мужские называются микростробилами, женские – макростробилами (мегастробилами). Систематика Голосеменных достаточно сложная.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Перечислите важнейшие порядки и семейства класса Саговниковые.
2. Дайте общую характеристику, строение вегетативных и репродуктивных структур. Запишите в тетрадь схему жизненного цикла.
3. Дайте характеристику класса Гнетовые. Каков объем таксона?
4. Расскажите об особенностях структуры спорофитов Гнетовых.
5. От каких предков ведут свое происхождение Гнетовые? Каково филогенетическое значение Гнетовых?

Класс Семенные папоротники – Pteridospermae

Семенные папоротники – древняя вымершая группа Голосеменных, обнаруженная в палеозойских и раннемезозойских отложениях, их возраст – около 350 млн лет (рис.3, 4).

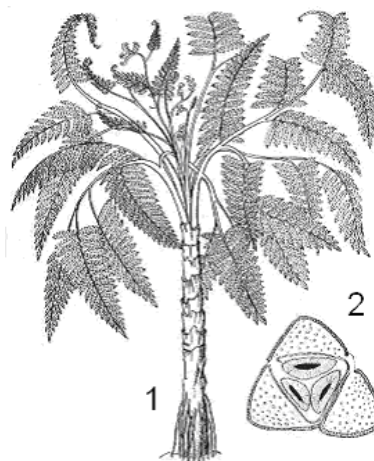


Рис. 3. Семенной папоротник – медуллоза (*Medullosa*)

1 – реконструкция внешнего облика; 2 – поперечный разрез черешка.

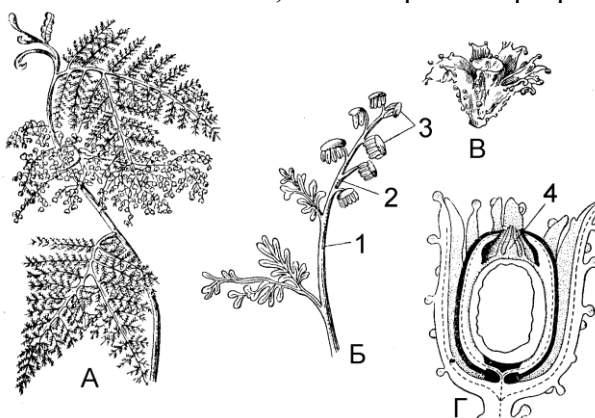


Рис. 4. Семенной папоротник – калимматотека (*Calymmatotheca hoenighausi*)

А – общий вид (часть растения); Б – репродуктивный побег (микроспорофиллы); В – семязачаток (снаружи покрыт плюской); Г – продольный разрез через семязачаток и плюску: 1 – вегетативная часть побега, 2 – репродуктивная часть, 3 – спорангии.

По внешнему облику эти растения были близки к папоротникам, но имели семязачатки, которые располагались прямо на листьях, что и дало повод назвать эту группу Семенными папоротниками. После оплодотворения семязачаток отделялся от растения. Далее, без покоя уже на земле развивался спорофит. Поэтому их нередко называют семязачатковыми, а не семенными. Наиболее изучены рода *Medullosa* и *Calymmatotheca*.

Класс Беннеттитовые – *Bennettitopsida*

Беннеттитовые вымерли около 70 млн лет назад в период расцветания Цветковых. А появились в начале мезозоя (около 200 млн лет назад). По своему облику они напоминали Саговниковые, и длительное время их ископаемые остатки относили к Саговниковым. Однако они значительно отличаются: наряду с однополыми, как у Саговниковых, стробилами (р. *Williamsonia*), у Беннеттитов имелись и обоеполые (р. *Williamsoniella*, *Cycadeoidea*). Это единственная группа, в которой есть представители со стробилами, объединяющими микро- и макроспорофиллы.

В стробиле *Cycadeoidea* на мясистом семяложе располагались многочисленные семязачатки, разделенные стерильными межсеменными чешуями. К основанию семяложа прикреплялись перистые микроспорофиллы со многими микроспорангиями; снаружи стробилы были защищены многочисленными густо опушенными покроволистками (рис.5).

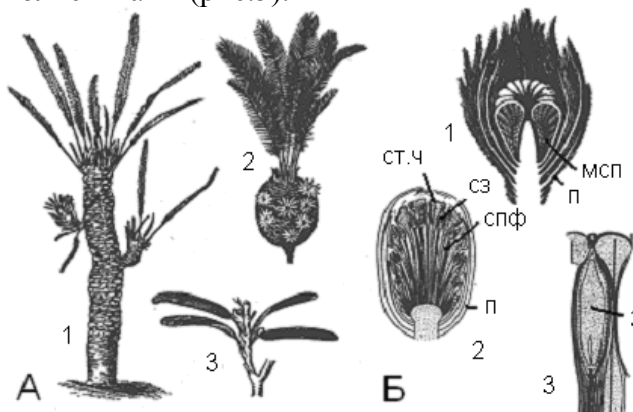


Рис. 5. Беннеттитовые

А – реконструкция внешнего облика: 1 – вильямсония; 2 – цикадеоидея; 3 – вильямсониелла; Б – репродуктивные органы: 1 – разрез через стробил цикадеоидеи; 2 – разрез через женскую часть стробила; мсп – микроспорофилл; п – периант; спф – мегаспорангиофор; сз – семязачаток; ст.ч – стерильная чешуя; 3 – продольный разрез через семя; з – зародыш.

Такой стробил отдаленно напоминал цветок Покрытосеменных, в котором макроспорофиллы (пестики) и микроспорофиллы (тычинки) расположены примерно там же. Поэтому многие ботаники рассматривали Беннеттиты как возможных предков Цветковых растений.

Контрольные вопросы и задания:

1. Перечислите важнейшие порядки и семейства класса Саговниковые.
2. Дайте общую характеристику, строение вегетативных и репродуктивных структур. Запишите в тетрадь схему жизненного цикла.
3. Дайте характеристику класса Гнетовые. Каков объем таксона?
4. Расскажите об особенностях структуры спорофитов Гнетовых.
5. От каких предков ведут свое происхождение Гнетовые?

6. Каково филогенетическое значение Гнетовых? Когда жили на Земле беннеттиты? Чем они сходны с саговниками и чем отличаются от них?
7. Что дает изучение беннеттитов для понимания путей эволюции голосеменных растений?
8. Класс Гинкговые. Род гинкго. Основные черты геологической истории гинкго. Характеристика морфологических и анатомических особенностей.
9. Микро- и мегастробилы. Строение семязачатка. Оплодотворение. Особенности формирования и строения семян. Гинкго как реликтовое растение.

Лекция № 8

ТЕМА: КЛАСС ГИНКГОВЫЕ – GINKGOOPSIDA

Цель лекции: Ознакомиться с классом хвойных (сосновидные) – pinopsida. Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Отдел: Соснообразные (Голосеменные) - Pinophyta (Gymnospermatophyta)
1. Класс Гинкговые – Ginkgoopsida
3. Класс: Сосновидные (Хвойные) - Pinopsida (Coniferopsida)
4. Порядок: Сосноподобные Pinales (Coniferalis)
5. Семейство: Сосновые - Pinaceae
6. Вид: Сосна лесная –Pinus silvestris

Краткое изложение основных учебных материалов:

Класс Гинкговые – Ginkgoopsida

Эта своеобразная группа представлена 1 видом – мезозойским реликтом *Ginkgo balboa* – гинкго двулопастным. Впервые описано врачом Е. Кемпфером в 1690 г. из Японии (от яп. «серебряный плод», или «серебряный абрикос»). Линней ввел в ботаническую литературу в 1771 г.

Гинкго двулопастное – это эндемик горных лесов Китая (рис. 6). В настоящее время культивируется в садово-парковых посадках Восточной Азии, Северной Америки и Европы (может произрастать до широты Киева). Это высокое (до 30 м) листопадное дерево с характерными веерообразными двулопастными листьями с дихотомическим ветвлением. Растение двудомное. Микростробил (мужскую шишку) образуют микроспорофиллы, сидящие спирально на длинной оси (микростробила) в виде тонкой ножки, на конце которой висят 2 (3-4) микроспорангия. Макростробила состоят из длинной ножки, заканчивающейся двумя семязачатками, из которых обычно только один развивается в семя с мясистым покровом.



Рис. 6. Район распространения дикорастущего Гинкго двулопастного (*Ginkgo biloba*)

Семязачаток гинкго по своему строению напоминает семязачаток саговника и ненамного отличается от него (рис. 7).

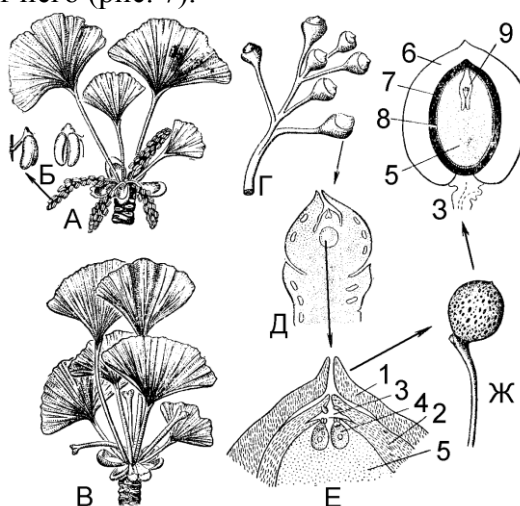


Рис. 7. Гинкго двулопастной (*Ginkgo biloba*)

А – побег мужского растения с сережковидной шишкой; Б – микроспорофилл с микроспорангиями; 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 (сочная оболочка); 2 – нуцеллус; 3 – археспориальная камера; 4 – архегоний; 5 – эндосперм; 6 – наружная мясистая часть оболочки; 7 – каменистая часть; 8 – тонкий пленчатый слой оболочки; 9 – зародыш.

Развитие гаустории, процесс оплодотворения, формирование зародыша и семени в целом также похожи на саговниковые. Если опыление происходит весной, то оплодотворение осуществляется только осенью, иногда уже в опавших семязачатках, ни внешне, ни по размерам не отличающихся от созревших семян. Они имеют внешний мясистый слой семенной кожуры, срединный каменистый (склеротеста) и внутренний, похожий на пергамент. Семена прорастают без видимого периода покоя, что относится к числу примитивных признаков.

Класс Хвойные – Pinopsida

Наиболее многочисленная группа среди современных Голосеменных, геологическая история которой восходит к раннему карбону. Листья у современных форм цельные, с одной жилкой или со слабо развитым дихотомически жилкованием, но среди вымерших форм известны вильчатые листья. Устьица простогубые (гаплогубные). Стебли пикноксилные (от греч. *pyknos* – «плотный»), т.е. кора и сердцевина относительно тонкие, а вторичная древесина относительно сильно развитая и компактная. Редуцированные спорофиллы собраны в однополые стробилы. Семязачаток с пыльцевой камерой (подкласс Кордаитовые), или пыльцевая камера редуцирована и представлена углублением на верхушке мегаспорангия (подкласс Хвойные). Мужские гаметы лишены жгутиков. Класс подразделяется на 2 класса: Кордаитовые и Хвойные.

Подкласс Кордаитовые – Cordaitidae

Кордаитовые – полностью и давно вымершие растения. Время их существования простирается от карбона до конца Перми. Расцвет в разных частях Земли приходится на разные геологические периоды. Так, на территории современной Европы они достигли наивысшего расцвета в карбоне, в пределах древнего материка Ангарида – в Перми.

В отложениях с отпечатками листьев кордаитов часто встречаются и крупные окаменелые стволы, иногда длиной до 20 м. Судя по всему, кордаиты были стройными деревьями с моноподиально ветвящимся стеблем и высоко расположенной кроной. В центре ствола расположена довольно широкая сердцевина, аналогичная некоторым современным древесным – грецкий орех, ряд Аралиевых. Основная масса ствола сложена вторичной ксилемой, древесина состоит из точечных трахеид с очередными округлыми порами, размещенных на радиальных стенках, форма которых варьирует от округлой до многоугольной.

Листья различные по величине (от нескольких сантиметров до 1 м в длину и 1-15 см в ширину), по форме линейные, ланцетные, эллиптические, обратнойцевидные. Между листьями находились репродуктивные органы – сложные сережковидные собрания стробилов длиной до 30 см. Кордаиты были ветроопыляемыми растениями (рис. 8).

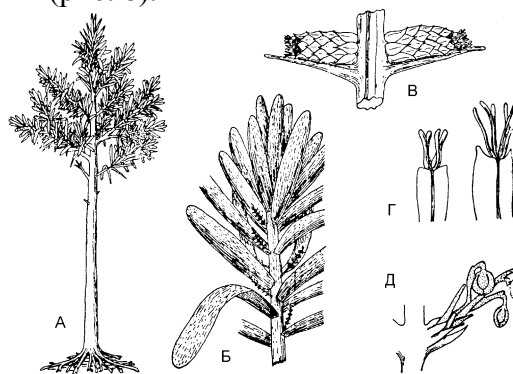


Рис. 8. Кордаит (*Cordaites*):

А – реконструкция растения; Б – ветвь с констробилами; В – микростробил; Г – микроспорангиофор; Д – мегастробил

Кордаитовые карбона, произраставшие в пределах так называемой евразийской флористической области палеозойского времени, не имели годичных колец. Настоящие годичные кольца наблюдаются в древесине пермских Кордаитовых, произраставших в пределах Ангарида и Гондваны. Большинство

ученых сходятся во мнении, что Кордаитовые карбона произрастали не на повышенных участках рельефа, а подобно гигантским Плауновидным и Семенным папоротникам составляли значительную часть заболоченных приморских лесов.

Подкласс Хвойные – Pinidae

Хвойные – самый большой подкласс, включает около 560 видов, 56 родов и 7 семейств. Основное видовое разнообразие приходится на южное полушарие: умеренные области Новой Зеландии, Австралии, Южной Америки – бассейн Тихого океана. Чем это объясняется? В этой части планеты не было резких колебаний климата, как в континентальных районах.

Стебель имеет тонкую кору и массивную древесину, которая на 90-95 % состоит из трахеид и очень мало паренхимы. У многих Хвойных и в коре, и в сердцевине имеются смоляные каналы, наполненные эфирными маслами. У большинства Хвойных развивается мощный стержневой корень, от которого отходят длинные боковые корни. Листья большинства Хвойных игловидные, узколинейные или чешуевидные и называются хвоей. Однако у тропического рода *Agathis* (сем. *Araucariaceae*) они напоминают листья Однодольных – широкие ланцетные (длина 18 см, ширина 6 см), также у представителей семейства Подокарповые (длина 35 см, ширина 9 см).

Вечнозеленые, плотные, более или менее жесткие, кожистые листья Хвойных содержат крупные смоляные каналы. В их строении ясно выражены ксероморфные признаки – листья жесткие с толстой кутикулой, устьица погружены в углубления, которые заполнены воском, что уменьшает испарение.

Микростробилы, часто называемые мужскими колосками, состоят из укороченной оси, на которой расположены сильно редуцированные микроспорофиллы. На каждом микроспорофилле образуется от 2 микроспорангиев (у сосновых) до 7 (и даже 15 – у агатиса и араукарии).

У большинства Хвойных мужские колоски мелкие (1-3 см), но у араукарии они достигают 25 см в длину и 4-5 см в диаметре, напоминая стробилы Саговников.

Макростробилы у большинства компактные, как хорошо известная всем шишка сосны. На ее оси расположены кроющие чешуи, в пазухе которых находится «семенная чешуя», несущая на верхней стороне два семязачатка. К моменту созревания шишек у большинства Хвойных семенные чешуи деревенеют и служат защитой для семени. У Тисовых и Подокарповых семенная чешуя становится сочной, мясистой и ярко окрашенной. Сходное явление и у можжевельника.

Семена сильно различаются по величине и форме. У некоторых родов они снабжены одним большим крыловидным придатком, у других – 2-3 небольшими крыльями.

Порядок Хвойные – Pinales, Coniferales

Семейство Араукариевые – Araucariales

Остатки известны с поздней Перми, в настоящее время ареал резко сократился. В порядке наиболее ярко проявляются черты сходства с ископаемыми кордаитами. Многие виды имеют крупные широколанцетные или почти округлые листья, часто еще с дихотомическим жилкованием. Микростробилы достигают 25 см длины, а микроспорофиллы несут многочисленные (до 20 см) длинные свисающие микроспорангии, что у Голосеменных является весьма примитивным признаком. К числу примитивных признаков относится и скученность окаймленных пор на трахеидах (у вымерших кордаитах), наличие сравнительно большого (8-15) числа архегониев в семязачатке. Но в семенных шишках проявляются черты определенной специализации: семенная и кроющая чешуя срастаются, несут только по одному семязачатку.

К семейству относятся 2 рода: *Agathis* и *Araucaria*, насчитывающие по 20 видов каждый. Современные Араукариевые – это крупные древесные растения с характерным моноподиальным ветвлением, распространены главным образом в южном полушарии, но есть ископаемые остатки в Европе, Северной Африке и Америке (рис.9).

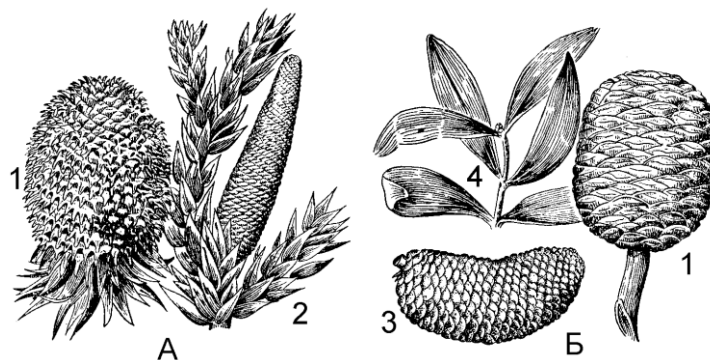


Рис. 9. Араукариевые - *Araucariaceae*

А – араукария бразильская (*Araucaria brasiliensis*);

Б – агатис (*Agathis macrostachys*): 1 – женская шишка, 2 – побег с мужской шишкой, 3 – мужская шишка, 4 – репродуктивный побег.

Семейство Кипарисовые – *Cupressales*

Объединяет свыше 130 видов. Одни виды распространены в основном в северном полушарии, другие – в южном. Большинство родов монотипно или содержит по 2-3 вида, что говорит об их древности. Вечнозеленые деревья или кустарники с супротивным, мутовчатым, реже очередным расположением. Листья игольчатые или чешуевидные. Древесина без смоляных ходов, но с многочисленными смоляными клетками. Растения в основном однодомные; мужские и женские шишки располагаются одиночно на вершинах коротких боковых веточек. Микроспорофиллы щитковидные, с 2-6 микроспорангиями. Микроспоры без воздушных мешков, гаметофиты не имеют проталиальных клеток. В женских шишках семенные и кроющие чешуи срастаются полностью. Семенные чешуи деревянистые. Кожистые, мясистые, несут по 1-5 семязачатков. По строению женских шишек это семейство подразделяется на 3 подсемейства.

Для подсемейства *Cupressoideae* – кипарисовые характерны шишки с раздвигающимися семенными чешуями (р. *Cupressus* – 15 видов) (рис.10).

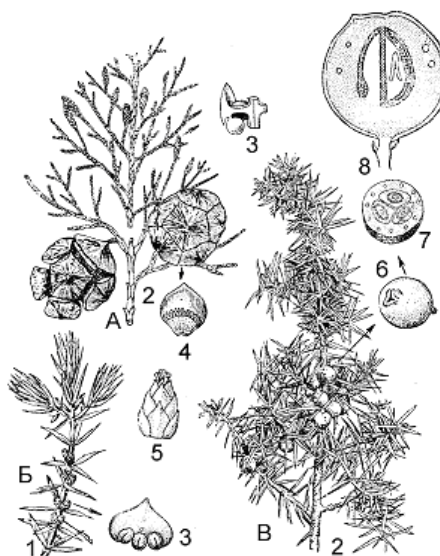


Рис. 10. Кипарисовые – *Cupressaceae*

А – репродуктивный побег кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens*); Б, В – репродуктивные побеги можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*):

1 – побег с мужскими шишками, 2 – побеги с женскими шишками, 3 – микроспорофилл с микроспорангиями, 4 – семенная чешуя с семязачатками, 5 – молодая женская шишка, 6, 7, 8 – зрелые шишки (общий вид, в поперечном и продольном разрезах).

Подсемейство Thujoideae – туевые объединяет 15 родов, которые имеют шишки с кожисто-деревянистыми чешуями, при созревании отгибающимися наружу. Роды: *Thuja*, *Biota*, *Microbiota* и др.

Подсемейство Juniperoideae – можжевельниковые включает род *Juniperus* (70 видов), обитающий от Арктики до субтропиков. Можжевельники – двудомные, реже однодомные растения. Их очень мелкие мужские и женские шишечки закладываются осенью, а весной следующего года быстро развиваются. Женские шишки состоят из 3–8 кроющих чешуй, срастающихся с семенами. После оплодотворения соседние чешуи срастаются между собой, становятся мясистыми и образуют сочную шишку, похожую на ягоду с 2–10 семенами (зоохория, орнитохория).

Семейство Таксодиевые – Taxodiaceae

Возникли в юрском периоде, расцвет пришелся на меловой период. Распространены в основном в умеренно теплых областях Северной Америки и Юго-Восточной Азии, исключение – род *Athrotaxis* – атротаксис. В основном крупные деревья. Растения однодомные, мужские шишки мелкие, несут на оси дорзовентральные микроспорофиллы со свободными микроспорангиями. Пылинки без воздушных мешков. Сильно редуцированные мужские гаметофиты не образуют проталлиальных клеток. Женские шишки маленькие, верхушечные; их относительно крупные семенные чешуи полностью срастаются с маленькой кроющей чешуей.

Самые известные представители семейства – знаменитые деревья – *Sequoia sempervirens* и *Sequoiadendron giganteum* достигают высоты 100 м, достигают возраста сотен и тысяч лет. Леса из секвойи тянутся вдоль тихоокеанского побережья в пределах узкой полосы туманов (до 200 км). В настоящее время редкие экземпляры секвойядендрона находятся под охраной в национальных парках США (рис. 11).

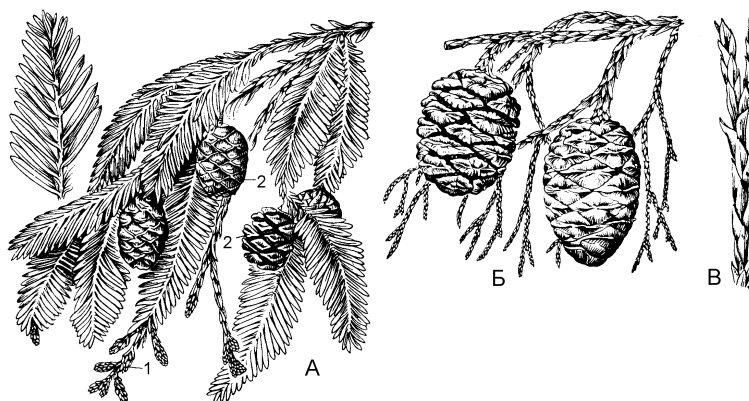


Рис. 11. Таксодиевые

А – секвойя (*Sequoia sempervirens*) с мужскими (1) и женскими (2) шишками;
Б – секвойядендрон (*Sequoiadendron giganteum*) с женскими шишками; В – часть облиственного побега.

Порядок Тиссовые – Taxales

Палеоботанические остатки известны с верхнего триаса. Это древесные или кустарниковые растения, с плотными хвоевидными листьями, чаще линейными и

расположенными двурядно. Микростробилы у них одиночные, реже сережчатые, или объединены в головчатое собрание и расположены в пазухах листьев. Микроспорофиллы чаще имеют радиальное строение, хотя у некоторых видов наблюдается переход к дорзовентральности. Микроспоры без воздушных мешков. Мужской гаметофит предельно редуцирован и не имеет проталлиальных клеток. В семенной шишке число семенных чешуй редуцировано часто до одной, которая становится мясистой и окрашенной к моменту созревания семян. Число семязачатков тоже сокращено до одного; в семействе Головчатотиссовых шишки несколько менее редуцированные и состоят из несколько семенных чешуй и семязачатков, сидящих попарно в пазухе кроющих чешуй. Порядок Тиссовых является особой ветвью эволюции хвойных, где сильно видоизмененные семенные шишки как бы имитируют плод Цветковых в связи с зоохорией. Роды: *Torreya*, *Taxus*, *Austrotaxus*, *Amentotaxus* (рис.12).

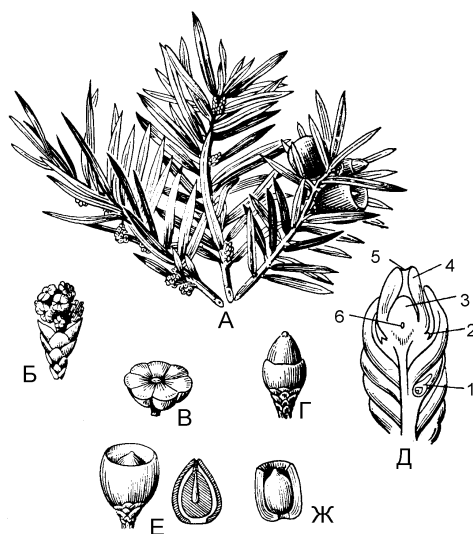


Рис. 12. Тисс (*Taxus* sp.):

А – побеги с мужскими шишками (слева), с семяпочками (в середине) и со зрелыми семенами (справа); Б – мужская шишка с тесно скученными микроспорофиллами, у основания одетая бесплодными чешуйками; В – микроспорофилл; Г – побег с верхушечным семенем; Д – продольный разрез побега с семяпочкой; Е – побег со зрелым семенем, окруженным кровелькой; Ж – то же, в разрезе:

1 – его точка роста, сдвинутая в сторону, 2 – зачаток кровельки, 3 – нуцеллус, 4 – интегумент, 5 – пыльцевход, 6 – мегаспора

Семейство Сосновые – Pinaceae

Остатки известны с позднего триаса. Порядок Pinales включает одно семейство Сосновые – Pinaceae, широко распространенное в северном полушарии. Это главным образом древесные растения, изредка кустарники с типичными хвоевидными листьями, расположенными обычно по спирали или на концах укороченных побегов, обычно вечнозеленые, реже листопадные.

Гаметофиты сильно редуцированы и в отношении питания зависят от спорофита. Незрелыми мужскими гаметофитами, состоящими из четырех клеток, являются пыльцевые зерна, которые переносятся ветром к женскому гаметофиту (мегагаметофиту), находящемуся в семязачатке. Не способные к активному движению спермии, образуемые прорастающими пыльцевыми зернами, доставляются к яйцеклеткам архегониев с помощью пыльцевых трубок (вода как среда для их перемещения при этом не требуется).

Семязачаток с мегагаметофитом внутри после оплодотворения созревает, становясь семенем. Характерный для сосен развитый подвесок ко времени полного развития зародыша дегенерирует. Семя сосны состоит из зародыша, семенной кожуры и мегагаметофита, представляющего собой запас питательных веществ.

Микростробилы верхушечные или пазушные, одиночные или скрученные, микроспорофиллы дорзовентральные, а микроспоры у большинства имеют воздушные мешки. При прорастании микроспор образуется мужской гаметофит в виде быстро разрушающихся проталлиальных клеток (рис.31). Строение семенных шишек характерно для большинства Хвойных, с многочисленными семенными чешуями, сидящими в пазухе кроющих чешуй на оси шишки. Семена часто крылатые и распространяются ветром, у видов с особо крупными семенами крылышки редуцируются.

Семейство подразделяется на 3 трибы (иногда подсемейства):

Триба Abietae характеризуется наличием только удлиненных побегов – ауксибластов. Роды: *Abies*, *Picea* (рис.13), *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Keteleeria*.

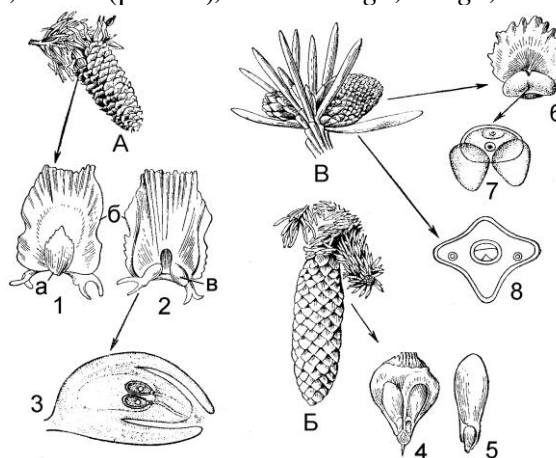


Рис. 13. Ель обыкновенная (*Picea abies*)

А – молодая женская шишка; Б – зрелая женская шишка; В – мужская шишка:

1 – семенная кожура снизу, 2 – семенная чешуя сверху, 3 – семязачаток в разрезе, 4 – семенная чешуя с семенами, 5 – семя, 6 – микроспорофилл с микроспорангиями, 7 – пыльца, 8 – поперечный разрез хвои (схема); а – кроющая чешуя, б – семенная чешуя, в – семязачаток.

Триба Lariceae характеризуется наличием и удлиненных и укороченных побегов – ауксибластов и брахибластов. На удлиненных побегах первого года развиваются очередные зеленые хвоевидные листья, в пазухах которых затем образуются укороченные побеги, несущие пучок многочисленных хвоинок. К этой трибе принадлежат роды *Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus*.

Триба Pineae характеризуется наличием удлиненных и укороченных побегов, возникающих в пазухах чешуевидных незеленых листьев. Укороченные побеги закладываются на удлиненных побегах первого года жизни, весной покрытых только чешуевидными листьями. Представлен одним родом – *Pinus*.

Содержание самостоятельной работы студентов, форма контроля, количество часов

№	Название темы	Содержание самостоятельной работы	Вид контроля	Объем в часах	Дата проверки
---	---------------	-----------------------------------	--------------	---------------	---------------

1.	Отдел Голосеменные. Класс Саговниковые	Важнейшие порядки, семейства. Общая характеристика, строение вегетативных и репродуктивных структур.	Работа со схемами, конспект по темам «Саговниковые»	5	25 октября
2.	Класс Оболочкосеменные	Характеристика семейств, особенности структуры спорофитов. Происхождение, филогенетическое значение.	Работа со схемами, конспект по темам «Гнетовые»	5	30 октября
3.	Итого часов:			10	

Контрольные вопросы и задания:

1. Араукариевые. Географическое распространение. Анатомия и морфология вегетативных органов. Прimitивные черты в строении вегетативных и репродуктивных органов.
2. Подкласс Хвойные. Общая характеристика. Географическое распространение и роль хвойных в растительном покрове Земли. Древнейшее вымершее хвойное лебахия. Начало геологической истории хвойных.
3. Тисовые и Таксодиевые. Общая характеристика. Реликтовые растения семейства и их охрана.
4. Сосновые. Общая характеристика. Географическое распространение. Значение в природе и хозяйстве.
5. Кипарисовые. Общая характеристика, их отличительные особенности, географическое распространение и значение

Лекция № 9

Тема: ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ – MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE

Цель лекции: Ознакомиться с отделым покрытосеменных, или цветковые – magnoliophyta, или angiospermae. Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Цветковые как высший этап эволюции наземных растений. Общая характеристика отдела. Особенности анатомо-морфологического строения. Основные отличия цветка от стробила голосеменных. Цикл воспроизведения. Экология и биология опыления. Двойное оплодотворение.
2. Основные теории происхождения цветковых. Время, место возникновения и предполагаемые предки.
3. Разнообразие цветковых растений и их роль в современном растительном покрове. Однодольные и двудольные. Класс Двудольные – Dicotyledones, или Magnoliopsida

Краткое изложение основных учебных материалов:

1. Цветковые как высший этап эволюции наземных растений. Общая характеристика отдела. Особенности анатомо-морфологического строения. Основные отличия цветка от стробила голосеменных. Цикл воспроизведения. Экология и биология опыления.

Цветковые – основные вкладчики в биологическую продукцию и биомассу суши (рис.1). Общее число описанных видов – более **250 тыс. видов**. Для сравнения голосеменных – около 700 видов, папоротниковидных – около 10 тыс. видов, моховидных – 25 тыс. видов, водорослей – 30 тыс. видов, грибов – около 100 тыс. видов.

В действительности число больше, так как есть виды, неизвестные науке, обитаю во влажных тропических лесах, истребляемых для плантаций кофе, гевеи и бананов.



Рис. 1. Кувшинка белая - вид, занесенный в Красную книгу Бурятии

Цветковые поражают не только морфологическим разнообразием (в «Системе магнolioфитов» А.Л. Тахтаджян указывает 166 порядков, 533 семейства, около 13 тыс. родов), но и разнообразием жизненных форм и шириной спектра условий среды обитания.

У них наиболее развита стратегия патиентности (выносливость к экстремальным условиям среды), и эксплерентности (способность к быстрому заселению незанятых местообитаний).

Размеры цветковых варьируют от гигантских австралийских эвкалиптов (более 100 м) до крохотных (*Lemna minor*).

Значение цветковых.

В современную эпоху именно покрытосеменные играют главную роль в растительном покрове нашей планеты, занимая огромные площади. Они определяют характер растительности всех континентов. Цветковые являются **доминантами**, то есть господствуют, во всех типах фитоценозов Земного шара, кроме хвойных лесов, где доминируют голосеменные.

Цветковые растения издавна использовались человеком как пищевые и кормовые, лекарственные, использовались в строительстве и в ремеслах. Многие цветковые сейчас введены в культуру.

Роль цветковых как **главных продуцентов биосферы** объясняется совершенством организации, кроме перечисленных и особенностями жизненного цикла и еще большей, чем у голосеменных «заботой спорофита о гаметофите». Кратко перечислим важнейшие черты организации цветковых.

Совершенство системы обеспечения водой.

За исключением некоторых родов из *Magnoliales* и близких к нему порядков (*Orimys*, *Degeneria*, *Schisandra*, *Trochodendron* и др.), все цветковые имеют развитую проводящую систему с настоящими сосудами. Что позволяет

обеспечивать растения влагой даже в условиях ее недостатка в почве. Проводящая система дополняется эффективными покровными тканями (эпидермой и перидермой) и устьичным аппаратом.

Высокая эффективность фотосинтеза.

Развитый листовой аппарат имеет большую поверхность, при достаточном увлажнении располагается многоярусно, образуя 4-5 слоев.

Совершенна внутренняя структура листа. Мезофилл, дифференцированный на столбчатую хлоренхиму и губчатую рыхлую хлоренхиму, пронизан густой сетью проводящих пучков. В зависимости от обеспеченности влагой различаются типы фотосинтеза: C_3 у растений, хорошо обеспеченных влагой и C_4 у растений сухих местообитаний.

Минеральное питание.

Корневая система разветвленная и может проникать на большую глубину (до 10 м и более). Все цветковые – **симбиотрофы** и связаны с микоризными грибами, бактериями ризосферы, реже с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями (представители семейства *Fabaceae*).

Генеративные органы.

Совершенство вегетативных органов спорофита сочетается с новым специализированным органом – цветком, обеспечивающим бесполое и половое размножение и образование семян и плодов.

Цветок.

Микроспорофиллы, или тычинки в подавляющем большинстве случаев расчленены на тычиночную нить, связник и пыльники. Однако, у наиболее примитивных *Degeneria vitiensis* с острова Фиджи он еще листовидной формы. А длинные пыльники, или микроспорангии, располагаются на нижней стороне такой тычинки как у папоротниковидных. Уменьшается число членов **андроцея**.

Мегаспорофиллы, или плодолистки, у цветковых срослись боковыми краями, образовав полость – гнездо завязи, в котором располагаются семязачатки, а позднее, когда из **гинецея** образуется плод, и семена (рис.3).

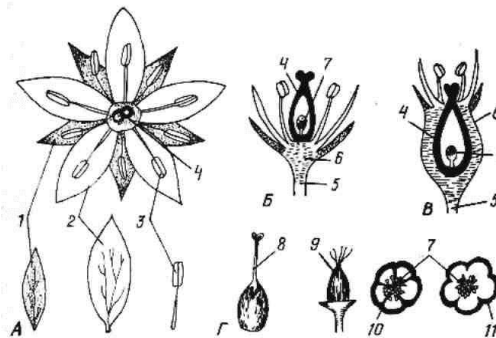


Рис. 3. Строение цветка.

А – цветок (вид сверху): 1 – чашелистики; 2 – лепестки; 3 – андроцей; 4 – гинецей; Б – продольный разрез через цветок (верхняя завязь): 5 – цветоножка; 6 – цветоложе; 7 – семязачаток; В – продольный разрез через цветок (нижняя завязь); Г – гинецей: 8 – столбик; 9 – завязь; 10 – раздельнолепестный венчик; 11 – спайнолепестный венчик.

У *Degeneria vitiensis* широкие листовидные плодолистки сложены вдоль средней жилки и только соприкасаются в большей части своими краями, но не срастаются. Пестик не имеет деления на столбик, рыльце и завязь (рис.4).

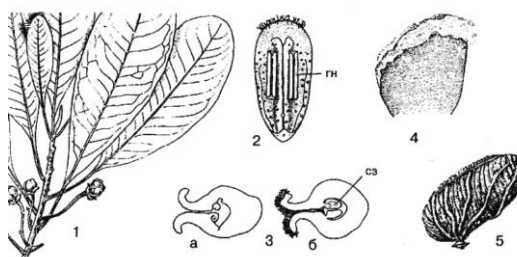


Рис. 4. Дегенерия фиджийская: 1 – цветущая ветвь; 2 – тычинка с нижней стороны (гн – гнезда пыльника); 3 – завязь в поперечном разрезе на ранней (а) и более поздней (б) стадии развития (сз – семязачатки); 4 – пестик; 5 – плод.

Пока плодолистики остаются свободными, гинецей носит название апокарпного. В дальнейшем боковые стенки срастаются, что приводит к синкарпному гинецею. Далее эволюция шла двумя путями:

1. если боковые стенки исчезают, а семязачатки перемещаются на внешние стороны у места их срастания, такой гинецей носит название паракарпного (завязь одногнездная).
2. исчезают боковые стенки, но остается в центре гнезда часть спинных сторон плодолистиков в виде центрального семяноса, на котором располагаются семязачатки, такой гинецей называют лизикарпным.

В строении цветка четко прослеживается две линии специализации: энтомофильная и анемофильная (табл.1).

Таблица 1.

Линии специализации цветковых растений по способу опыления

Анемофильная	Энтомофильная	
	Узкая	Широкая
Увеличивается продукция пыльцы (пыльники крупные) и поверхность рыльца увеличивается (злаки, осоковые). Околоцветник невзрачный или редуцирован.	Семейства: Бобовые и Орхидные	Доступна для разных опылителей (сложноцветные): мелкие цветки объединены в соцветия, функционирующие как единая «опылительная система».

Микроспорогенез и микрогаметогенез.

Микроспорогенез – образование микроспор в микроспорангиях, или пыльцевых мешках, пыльника. **Микрогаметогенез** – это развитие микроспоры в мужской гаметофит, или пыльцевое зерно.

На первых этапах дифференцировки пыльник состоит из однородной массы клеток и частично обособившейся эпидермы. Затем внутри него выделяются четыре группы фертильных, или спорогенных клеток. Каждая такая группа окружена несколькими слоями стерильных клеток, которые превращаются в стенку пыльцевого мешка. В нее входят и питательные клетки, которые снабжают питательными веществами развивающиеся микроспоры и образуют **тапетум**, самый внутренний слой стенки. Спорогенные клетки становятся делящимися мейотически диплоидными микроспороцитами, дающими тетраду гаплоидных микроспор. Микроспорогенез завершается образованием одноклеточных микроспор (рис.5).

Во время мейоза образование клеточных стенок либо следует за каждым ядерным делением, либо разделяет протопласты четырех микроспор только после

второго деления мейоза. Первый случай типичен для **однодольных**, второй – для **двудольных**.

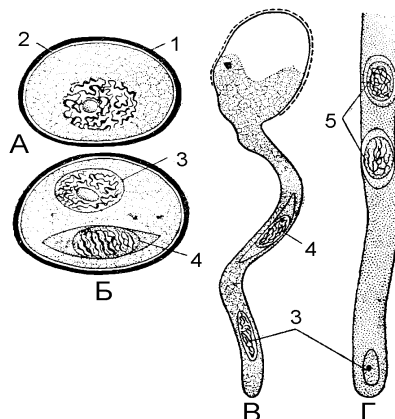


Рис. 5. Микроспора и ее прорастание. А – микроспора; Б – пыльцевое зерно; В – формирование пыльцевой трубки; Г – часть пыльцевой трубки: 1 – экзина; 2 – интина; 3 – вегетативная клетка, 4 – репродуктивная клетка, 5 – спермии.

Следующим этапом является формирование основных признаков пыльцевых зерен. Они окружаются прочной наружной оболочкой – **экзиной** и целлюлозно-пектиновой внутренней оболочкой – **интиной**. Экзина состоит из очень стойкого вещества **спорополлинина**, по-видимому, образуемого частично тапетумом, а частично микроспорой. Интина откладывается протопластом микроспоры. Размеры и форма пыльцевых зерен, как и у спор, сильно варьирует. Их диаметр составляет от менее 20 до более 250 нм. Споры прорастают через шов, проходящий по их центру, а пыльцевые зерна – через поры. Вследствие этого их часто нетрудно различить в ископаемом состоянии.

Микрогаметогенез у покрытосеменных единообразен и начинается с митотического деления одноядерной микроспоры, дающего две клетки внутри ее исходной оболочки. Одна из них называется **клеткой трубки**, а вторая – **генеративной**. Мужской гаметофит многих видов ко времени рассеивания пыльцы при вскрывании пыльника находится именно на этой двухклеточной стадии. У других видов генеративное ядро делится, давая начало двум мужским гаметофитам, или спермиям, несколько раньше.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез.

Мегаспорогенез – это процесс формирования мегаспоры в нуцеллусе (мегаспорангии). Мегагаметогенез – это развитие мегаспоры в женский гаметофит.

Семяпочка – относительно сложное образование, состоящее из семяножки (**фуникулуса**), несущей **нуцеллус**, заключенный в один или два **интегумента**. В зависимости от вида на **плацентах** развиваются от одного до многих **семязачатков**. Развивающаяся семяпочка первоначально состоит целиком из нуцеллуса, но вскоре возникают один или два покровных слоя (интегумента) с небольшим отверстием, **микропиле**, на одном конце (рис.6).

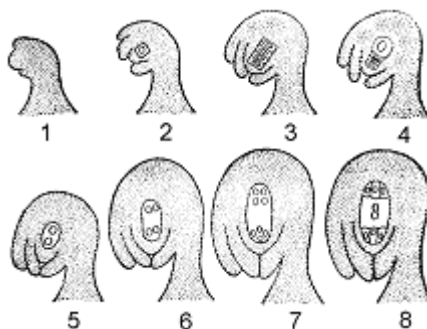


Рис. 6. Схема формирования семязачатка и зародышевого мешка.

1, 2, 3, 4 – развитие нуцеллуса, обособление и мейоз клетки археспория, отмирание трех мегаспор; 5, 6, 7, 8 – развитие из мегаспоры (оставшейся) женского гаметофита – зародышевого мешка.

На ранней стадии развития семязачатка в нуцеллусе возникает единственный **диплоидный мегаспороцит**. Он делится митотически, давая четыре гаплоидные мегаспоры, обычно расположенные линейной тетрадой. Этим завершается мегаспорогенез. Три мегаспоры обычно разрушаются, а четвертая, наиболее удаленная от микропиле, развивается в **женский гаметофит**.

Функциональная мегаспора вскоре начинает увеличиваться за счет нуцеллуса, а ее ядро трижды делится митотически. В конце третьего митоза восемь дочерних ядер располагаются по четыре двумя группами – вблизи микропиларного конца мегагаметофита, а также на противоположном, халазальном, конце. По одному ядру из каждой группы мигрирует к центру восьмиядерной клетки; они называются полярными. Три оставшихся у микропиларного конца ядра образуют **яйцевой аппарат**, состоящий из яйцеклетки и двух клеток-**синергид**. У халазального конца также идет формирование вокруг расположенных здесь ядер клеточных оболочек, и возникают так называемые клетки-**антиподы**. Полярные ядра остаются в двуйдерной **центральной клетке**. Такая восьмиядерная семиклеточная структура является зрелым женским гаметофитом, называемым **зародышевым мешком**.

Опыление и двойное оплодотворение.

При вскрывании (рассеивании содержимого) пыльников пыльцевые зерна переносятся на рыльце многими способами; процесс этого переноса называется **опылением**.

У цветковых существуют разнообразные приспособления к перекрестному опылению и ограничению **самоопыления**: **двудомность**, **самонесовместимость** (ингибирование прорастания собственной пыльцы), **дихогамия** – **протандрия** и **протогиния** (неодновременное созревание тычинок и пестиков), **херкогамия** (пространственное разобщение пыльцы и рыльца, как у губоцветных). При этом самоопыление у многих видов возможно как «запасной вариант».

Вступив в контакт с рыльцем, пыльцевые зерна поглощают дополнительное количество воды из клеток его поверхности (по градиенту водного потенциала). После насыщения водой они прорастают в **пыльцевую трубку**. Генеративная клетка, если она еще не поделилась, вскоре делится, образуя два спермия. Проросшее пыльцевое зерно с ядром трубки и двумя спермиями и соответствует зрелому **мужскому гаметофиту** (рис.7).

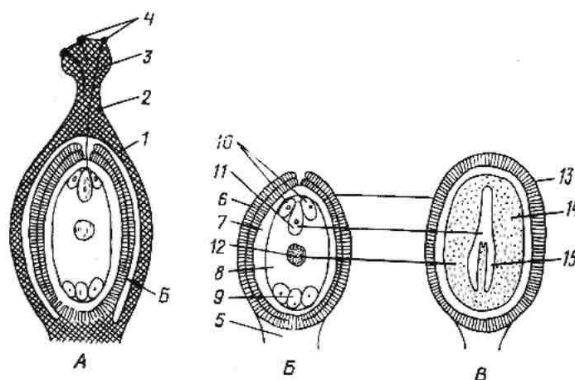


Рис. 7. Оплодотворение (А), строение семязпочки (Б) и семени (В). 1 – завязь, 2 – столбик, 3 – рыльце, 4 – прорастающая пыльца, 5 – семязножка, 6 – покровы семязпочки, 7 – остатки нуцеллуса, 8 – зародышевый мешок, 9 – три антиподы, 10 – две синергиды, 11 – яйцеклетка, 12 – вторичное ядро зародышевого мешка, 13 – семенная кожура, 14 – эндосперм, 15 – зародыш.

Рыльце и **столбик** структурно-физиологически устроены так, чтобы облегчить прорастание пыльцевого зерна и рост пыльцевой трубки. Поверхность многих рылец образована главным образом железистой тканью (рыльцевая ткань), выделяющей сахаристый раствор. Эта ткань связана с семязпочкой проводниковой (трансмиссионной) тканью, своего рода дорожкой сквозь столбик для растущих пыльцевых трубок. В некоторых столбиках проводниковой тканью выстланы изнутри открытые каналы, и пыльцевые трубки растут либо поверх этой выстилки, либо среди ее клеток. Однако у большинства покрытосеменных столбики выполненные (сплошные) с одним или несколькими тяжами и проводниковой ткани между рыльцем и семязпочками. Пыльцевые трубки здесь в зависимости от вида растения растут либо среди ее клеток, либо внутри их толстых стенок.

Обычно пыльцевая трубка входит в семязпочку через **микروпиле** и проникает в одну из **синергид**, которая начинает отмирать вскоре после опыления, но раньше, чем пыльцевая трубка достигает зародышевого мешка.

Два **спермия** и ядро трубки выпускаются в эту синергиду через открывающуюся в пыльцевой трубке субтерминальную пору. Затем ядро одного из спермиев проникает в **яйцеклетку**, а другого – в центральную клетку, где сливается в два полярных ядра. В этом главное отличие от голосеменных, у которых функционален только один из двух спермиев, сливающийся с яйцеклеткой, в то время как второй дегенерирует. Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого с полярными ядрами – **двойное оплодотворение** – и представляет собой уникальную особенность покрытосеменных. В результате слияния одного спермия с яйцеклеткой образуется диплоидная **зигота**. Соединение другого спермия с двумя полярными ядрами, то есть тройное слияние, дает **триплоидное** первичное ядро **эндосперма**.

Ядро клетки трубки тем временем отмирает, оставшаяся синергида и антиподы отмирают вместе с ним или на ранних стадиях дифференцировки зародышевого мешка.

Следует отметить, что у представителей некоторых семейств (в особенности у сложноцветных) распространено явление **апомиксиса** – девственного развития семян без оплодотворения.

После двойного оплодотворения начинается несколько процессов: первичное ядро эндосперма делится, образуя эндосперм; зигота развивается в **зародыш**; интегументы превращаются в **семенную кожуру**, стенка завязи и связанные с ней структуры формируют **плод**. Развитие семязпочки в семя сопровождается превращением **завязи** (а иногда и других частей цветка или соцветия) в плод.

В ходе этого стенка завязи (околоплодник, или перикарпий) часто утолщается и дифференцируется на отдельные слои – внешний **экзокарпий** (внеплодник), средний **мезокарпий** (межплодник) и внутренний **эндокарпий** (внутриплодник) (иногда только на экзо- и эндокарпий), – обычно лучше заметные в мясистых, чем в сухих, плодах.

Жизненный цикл покрытосеменных.

Гаметофиты цветковых очень **сильно редуцированы** в размерах – больше, чем у любых других разнospоровых растений, включая голосеменные. Мужской в зрелом состоянии состоит только из **трех клеток**; а женский, погруженный в течение всей жизни в ткань спорофита, у большинства видов только из **семи**. Антеридии и архегонии отсутствуют. Опыление не прямое, т.е. пыльца откладывается на рыльце, а затем пыльцевая трубка доставляет два неспособных самостоятельно двигаться спермия к женскому гаметофиту. После оплодотворения семязпочка дает **семя**, заключенное в завязи, которая одновременно (иногда вместе с сопутствующими ей структурами) развивается в плод.

Семена цветковых способны к длительному **покою** и имеют разнообразные приспособления к распространению. Многие виды способны размножаться **вегетативно** (корневищами, клубнями, луковичками и пр.).

Все эти качества цветковых и объясняют их широкое распространение, хотя в некоторых районах они уступают голосеменным. Однако при интенсивном влиянии человека голосеменные не выдерживают конкуренции и уступают более пластичным цветковым.

2. Основные теории происхождения цветковых. Время, место возникновения и предполагаемые предки.

По выражению Тахтаджяна, гипотезы - это строительные леса для здания теоретического знания. Хотя, к сожалению, далеко не в любых «лесах» это «здание» может быть построено. И видимо происхождению цветковых так и суждено остаться «отвратительной тайной», выраженное Ч. Дарвином в письме Дж. Гукеру в 1879 г.

Во времена Дарвина о происхождении цветковых было известно очень мало. Изучение палеоботанической летописи только начинались. На основании этих скудных сведений Дарвин считал, что цветковые появились внезапно в меловом периоде и сразу во всем разнообразии.

К концу 40-х гг. XX в., когда сформулировал свою гипотезу происхождения цветковых А.Л. Тахтаджян, палеоботанических сведений было еще недостаточно. Толчок к разработке гипотезы дали экспедиции Тахтаджяна в юго-восточные районы Китая, где он обнаружил роды магнолиевых с гомоксильной («трахеидной») древесиной, свойственной голосеменным. На палеографической карте мезозоя территория юго-восточного Китая называлась Катазией и гипотеза Тахтаджяна была названа **катазионной**. Все положения своей гипотезы Тахтаджян вывел дедуктивно, как плод «игры воображения» (табл. 2).

Спустя 30 лет, когда в 70-е гг. Родилась гипотеза С.В. Мейена, палеоботаническая летопись уже была пополнена множеством данных. Были обнаружены первые ископаемые цветковые растения, которые были непохожи на магнолиевые с гомоксильной древесиной. Эти первые цветковые были распространены по всему тропическому поясу, откуда они расселились в высокие широты к северу и к югу. Гипотеза Мейена получила название гипотезы «тропической помпы» (**фитоспрединга**). Таким образом, если Тахтаджян основывался на данных о современных закономерностях распределения цветковых - «живых ископаемых», то Мейен - на достаточно большой палеоботанической информации.

Кроме того, во времена формулирования гипотезы Тахтаджяна дарвинизм и **синтетическая теория эволюции** (СТЭ) переживали апогей развития (особенно в СССР). К началу 70-х гг. популярность дарвинизма резко упала. Стало очевидным, что СТЭ не в состоянии объяснить сформировавшееся разнообразие видов растений и животных, так как модель «случайные ненаправленные мутации и отбор полезных изменений условиями среды» описывает слишком медленный процесс. В это время получают развитие ранее отвергавшиеся не дарвинистские варианты объяснения эволюции - номогенез (развитие по программе, заложенной в самой природе живого вещества) и сальтационизм (допущение крупных скачкообразных изменений форм). Этот новый уровень развития теории эволюции отражен в гипотезе Мейена (табл. 2).

Уязвимым моментом обеих гипотез является представления о предках цветковых. Тахтаджян считает таковыми семенные папоротники, но выводит это благодаря жестким дедукциям, путем последовательного исключения всех прочих групп голосеменных. Естественно, что невозможно исключить или привлечь те группы, которые еще неизвестны, а такое вполне вероятно.

Мейен считает предками цветковых беннеттитовые, стробил которых был обоополым. При этом несоответствие строения макроспорофиллов беннеттитовых и цветковых он пытается преодолеть гипотезой о «переносе фруктификаций», т.е. о достаточно сложных миграциях генеративных органов внутри структуры

«процветка». В.Н. Тихомиров (1987) назвал этот элемент гипотезы «экстравагантным».

Быстрое развитие покрытосеменных растений, возможно, было вызвано резкими изменениями климатических условий на Земле: освещенности и влажности воздуха в середине мелового периода. Чрезвычайная эволюционная пластичность, способность к адаптации, надежная защита семян и семени обусловили быстрое распространение покрытосеменных и вытеснение ранее господствовавших групп высших споровых растений.

Таблица 2

Основные антиномии гипотез происхождения цветковых.

Вопрос	Гипотеза	
	катазионная	фитоспреди́нга
Время происхождения	нижний и др. мел	нижний-верхний мел
Время расселения	верхний мел	нижний-верхний мел
Место происхождения	Катазия (Юго-Восточная Азия)	тропический пояс
Экологические условия	горы	различные, преимущественно равнинные
Предки	семенные папоротники	беннеттиты
Древние формы	вечнозеленые деревья с одиночными крупными цветками типа магнолиевых	различные древесинные растения с невзрачными цветками, собранными в соцветия
Способ опыления древних форм	энтомофилия и особенно кантарофилия (жуками)	факультативное: энтомофилия, анемофилия, самоопыление
Основной эволюционный механизм возникновения разнообразия	Синтетическая теория эволюции. Адаптации к различным горным местообитаниям (по высоте над уровнем моря, экспозиции). Сочетание мутаций и направленно отбора. Популяционные волны. Генетический дрейф. Чередование периодов изоляции локальных популяций (демов) и гибридизации.	Сальтации: выживание организмов с крупными изменениями формы неадаптивного характера, откачивание их «тропической помпой» в высокие широты и адаптационные изменения в соответствии с СТЭ.

Первые покрытосеменные были, скорее всего, древесными растениями с преобладанием моноподиального ветвления. Позже в разных линиях эволюции появились кустарниковые и травянистые жизненные формы, вначале многолетние, а затем однолетние. Выработалось огромное разнообразие вегетативных органов, особенно листьев, появились многочисленные метаморфозы, а также бесконечно разнообразные в своем строении и окраске цветки и плоды. Основными органами цветка являются: гинецей, андроцей, околоцветник, расположенные на цветоножке.

Покрытосеменные по сравнению с голосеменными имеют еще более редуцированные женский (**зародышевый 8-ядерный мешок**) и мужской (пыльца)

заростки; при развитии мужского гаметофита никогда не образуются проталлиальные клетки (остаток вегетативного тела заростка).

Цветок представляет собой целостную систему. Для примитивного цветка было характерно наличие более менее замкнутых вместилищ, образуемых плодолистиками, в полости которых развивались семязачатки. Многие типы цветков современных цветковых имеют примитивные черты организации и принимаются за первичные - типа магнолиевых с удлинненным цветоложем и развитым околоцветником, беспокровные цветки типа троходендровых или цветок со стерильными частями между тычинками и пестиками, как у *Eupomatia*.

Эволюция цветка, на строении которого и базируется главным образом систематика покрытосеменных, шла от первичных актиноморфных цветков со спиральным расположением неопределенных в числе органов цветка с верхней завязью и однопокровными семяпочками - к цветкам циклическим, с вполне определенным числом членов, часто более менее сросшихся, к цветкам зигоморфным с нижней завязью, часто с редукцией числа семяпочек. Эти изменения происходили в разных эволюционных рядах с различной скоростью и последовательностью.

Такова современная точка зрения на происхождение цветковых.

Однако эти представления сложились далеко не сразу. На рубеже XIX-XX вв. главенствовала так называемая **псевдантиева теория**, принадлежащая двум известным ботаникам - Р. Веттштейну и А. Энглеру. Суть этой теории в том, что цветковые связывались своим происхождением с хвойными растениями, ветроопыляемыми и имеющими раздельнополые шишки (пыльниковые и семенные). Поэтому наиболее примитивными цветковыми считались ветроопыляемые с редуцированным околоцветником и почти всегда с раздельнополыми цветками, так называемые сережкоцветные (березовые, буковые, крапивные, коноплевые, тутовые и др.). Из голосеменных наиболее близкими к цветковым полагались оболочкосеменные, как бы переходная группа. Их признаки: остатки былой обооплоести, наличие покровов у стробил, похожего на околоцветник, наличие сосудов. А наиболее близким к голосеменным из цветковых считалось семейство казуариновые, у которых мужские и женские цветки собраны в отдельные соцветия, напоминающие шишку, причем мужской цветок состоит из одной тычинки и двух прицветничков (но лишен околоцветника), а женский из двух сросшихся плодолистиков, тоже с 2 прицветничками. По мнению авторов теории, раздельнополые соцветия объединились и образовали обоопольный цветок, по существу, являющийся целым соцветием. Эта теория получила название псевдантиева.

Опыление насекомыми, считали авторы теории, пришло позднее и вызывало появление околоцветника.

Но уже у начала XX в. два систематика, Г. Галлир и Ч. Бесси, независимо друг от друга пришли к диаметрально противоположным выводам. Они справедливо полагали, что первичные цветковые были насекомоопыляемыми, имели обоопольный цветок (стробил) с ярким околоцветником, а так называемые сережкоцветные отнюдь не являются наиболее древними, первичными. Эта теория рассматривала цветок как обоопольный стробил, а не как соединение двух раздельнополых стробил. Теория получила название **эвантиевой**.

Но ни Галлир, ни Бесси не были палеоботаниками и не привлекали к своей теории данные о вымерших растениях, поэтому, когда вслед за их работами появилось исследование Н. Арбера и Д. Паркина, изучавших обоопольные стробилы беннеттитов, теория Галлира и Бесси получила неоспоримое подтверждение в виде ископаемого материала. Арбер и Паркин назвали свою теорию стробилярной и выводили цветковые из **беннеттитов**.

Начиная с 30-х гг. XX в. получила распространение **теломная теория**, отвергающая плодолистик как орган листовой природы. Предложены многочисленные варианты формирования разных типов цветков из различных предковых структур, сводимых к исходной системе стерильных и фертильных теломов.

В системах, принятых в настоящее время, в начале системы ставятся семейства с хорошо развитыми многочисленными, раздельнолепестными, двупокровными, энтомофильными цветками, как, например, семейства магнолиевые, лютиковые, кувшинковые, барбарисовые и другие, так называемые многоплодниковые. Семейства с однопокровными и беспокровными цветками считаются вторично упрощенными, так как многие имеют ценокарпный гинецей, нижнюю завязь - признаки не примитивные. Таковы системы ботаников Буша, Гроссгейма, Козо-Полянского, Кузнецова, Тахтаджяна, Галлира, Пула, Шафнера, Гетчинсона, Шоо.

3. Разнообразие цветковых растений и их роль в современном растительном покрове. Однодольные и двудольные. Класс Двудольные – Dicotyledones, или Magnoliopsida.

Отдел Покрытосеменные делится на два класса: **Двудольные (Dicotyledones, или Magnoliopsida)** и **Однодольные (Monocotyledones, или Liliopsida)**. В большинстве современных систем принимается, что однодольные произошли от примитивных первичных двудольных.

По последней системе А.Л. Тахтаджяна эти классы подразделяются на 11 подклассов, 8 из которых принадлежат двудольным, 3 - однодольным. Подклассы включают порядки, состоящие из семейств.

4. Класс Двудольные – Dicotyledones, или Magnoliopsida.

Хотя наличие 2 **семядолей** в семени и является характерным признаком, он и является характерным признаком, но не является абсолютным. Например, из семейства лютиковые у некоторых представителей 1 семядоля, у очень древних - 3-4.

Листья с перистым или пальчатым жилкованием. Простые и сложные, расчлененные на пластинку и черешок, нередко с прилистниками. Листовых следов в стебле обычно 1-3.

Проводящая система стебля имеет кольцевое строение, а проводящая пучки открытого типа (исключение – семейство нимфейные); в стебле хорошо выражена кора и сердцевина.

При прорастании семени зародышевый корешок развивается в **главный корень**, от которого отходят боковые. Таким образом, корневая система обычно стержневая, но у ряда травянистых форм из числа примитивных семейств (лютиковые) может быть мочковатой.

Цветки пяти-четырёхчленные, реже трехчленные. Обычно (но не всегда) с двойным околоцветником.

Среди **жизненных форм** у двудольных наблюдается большое разнообразие, причем древесные формы обычно (но не всегда) первичные, а травянистые возникли из них, хотя есть отдельные исключения, когда наоборот, травянистые дали начало вторично древовидным формам.

Класс двудольных в настоящее время подразделяется на 8 подклассов, объединяющих 190 тыс. видов растений.

1. Подкласс Magnoliidae

Представлен в основном древесными растениями, реже травами, водными растениями или паразитами. Для анатомии проводящей системы характерно либо отсутствие сосудов, либо наличие примитивных сосудов с лестничной перфорацией; нередко секреторные клетки, выделяющие эфирные масла, смолы, бальзамы. Цветки обоеполые, спиральные, или спироциклические, с неопределенным андроцеом и

большей частью апокарпным гинецеем; семена с эндоспермом, иногда с периспермом и маленьким зародышем. Подавляющее большинство представителей – тропические и субтропические растения. Порядки: Магнолиецветные, Лавроцветные, Бадьяноцветные, Нимфейноцветные, Лотосоцветные.

2. Подкласс Ranunculidae

Близкие к Магнолиидам по ряду признаков, но более высокоорганизованные. Среди них преобладают травы, уже имеющие сосуды, а секреторные клетки становятся редкостью. Цветки тоже обычно обоеполые, спиральные, или спироциклические, андроцей большей частью многочисленный. Как и гинецей, последний обычно апокарпный. Семена с эндоспермом и маленьким зародышем. Порядки: Лютикоцветные, Макоцветные.

3. Подкласс Caryophyllidae

Большинство составляют травянистые растения, полукустарники, кустарники и изредка некрупные древесные формы. Листья простые, цельные. Для проводящей системы характерно наличие сосудов с простой перфорацией. Цветки обоеполые, актиноморфные, изредка раздельнополые или безлепестные, гинецей ценокарпный и лишь изредка апокарпный; семена с согнутым зародышем, окруженным периспермом.

4. Подкласс Dilleniidae

Относятся деревья, кустарники и травы с листьями цельными или по-разному расчлененными. Для проводящей системы характерно наличие сосудов то с лестничной, то с простой перфорацией. Цветки обоеполые и раздельнополые, с двойным околоцветником или иногда безлепестные, у более примитивных семейств спироциклические; андроцей нередко многочисленный, гинецей у примитивных форм апокарпный, у более продвинутых ценокарпный, семена с эндоспермом. Порядки: Чайноцветные, Фиалкоцветные, Мальвовые, Вересковые, Первоцветные, Ивоцветные, Капероцветные, Тыквенные, Крапивные.

5. Подкласс Rosidae

Относятся деревья, кустарники и травы с листьями цельными, расчлененными, сложными. Для анатомии проводящей системы характерны сосуды с простой перфорацией и реже с лестничной. Цветки обоеполые, чаще с двойным околоцветником или реже безлепестные, актиноморфные и зигоморфные; андроцей от многочисленного до определенного, гинецей апокарпный у более примитивных семейств и ценокарпный у более продвинутых; семена с эндоспермом или уже без него. Порядки: Розоцветные, Бобовоцветные, Кизилые, Аралиевые, Ворсянковые.

6. Подкласс Lamiales

Жизненная форма – травы, реже деревья или кустарники с листьями либо цельными, либо разнообразно расчлененными. Для анатомии проводящей системы характерны сосуды чаще с простой перфорацией, реже с лестничной. Цветки чаще всего обоеполые, сростнолепестные и нередко зигоморфные, андроцей в определенном числе, нередко меньшим, чем число частей околоцветника, гинецей всегда ценокарпный (паракарпный), семена нередко без эндосперма. Порядки: Горечавковые, Синюховые, Пасленовые, Бурачниковые, Норичниковые, Губоцветные.

7. Подкласс Asteridae

Принадлежат многочисленные травы, реже полукустарники, кустарники, деревья. Цветки чаще всего обоеполые, реже однополые, сростнолепестные, иногда зигоморфные, с андроцеем в определенном числе, обычно равном лепесткам, гинецей всегда ценокарпный, завязь нижняя.

Все перечисленные подклассы представляют собой насекомоопыляемую линию эволюции двудольных. Хотя у отдельных двудольных ветроопыляемых растений произошли некоторые изменения в строении цветков с потерей околоцветника, образованием большого количества сухой легкой пыльцы, выработкой соцветий, в классе двудольных есть особая ветвь, где ветроопыление начинает преобладать над

насекомоопылением. Эти порядки и семейства объединяются в подкласс Гамамелидид.

8. Подкласс Hamamelididae.

Относятся главным образом древесные растения или кустарники, травы значительно реже. Для проводящей системы характерны сосуды с лестничной или простой перфорацией. Исключение – древний порядок Trochodendrales, нет сосудов, есть трахеиды. Цветки Гамамелидид в большинстве случаев анемофильные, мелкие, с невзрачным околоцветником или без него, большей частью раздельнополые, с многочисленным неопределенным андроцеом у более примитивных представителей и более определенным у продвинутых, гинецей ценокарпный, плоды обычно односемянные, семена с эндоспермом или без него. Порядки: Троходендроцветные, Гамамелидоцветные, Букоцветные, Березоцветные, Орехоцветные.

Контрольные вопросы и задания:

1. Цветковые растения как высший этап эволюции наземных растений. Общая характеристика. Своеобразие морфологии, анатомии, биохимии вегетативных органов.
2. Цветок. Разноспоровость. Микро- и мегаспорангии. Особенности строения гаметофитов. Прорастание пыльцевого зерна. Двойное оплодотворение и его значение.
3. Семя. Плод, биологическое значение плода. Экология и биология опыления.
4. Гипотезы происхождения цветковых. Теории происхождения цветка.
5. Современные взгляды на морфологическую природу цветка и его частей.
6. Разнообразие цветковых растений и их роль в современном растительном покрове Земли.
7. Принципы классификации.

Лекция № 10

Тема: КЛАСС- МАГНОЛИЕВЫЕ – (MAGNOLIOPSIDA) ИЛИ ДВУДОЛЬНЫЕ (DICOTYLEDONEAE), ПОДКЛАСС ПЕРВИЧНОПОКРОВНЫЕ (ARCHYCHLAMYDEAE)

Цель лекции: Ознакомиться с классом - магнолиевых – (magnoliopsida) или двудольных (dicotyledoneae), подклассом первичнопокровных (archychlamydeae). Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Подкласс Магнолииды
2. Порядок Магнолиевые – Magnoliales
3. Семейство Магнолиевые – Magnoliaceae
4. Подкласс Ранункулиды
5. Порядок Лютикоцветные – Ranunculales
6. Семейство Лютиковые – Ranunculaceae

Краткое изложение основных учебных материалов:

Большой частью деревья, вечнозеленые или листопадные, реже кустарники или древесные лианы. Листья очередные или реже супротивные, простые, цельные или лопастные, с перистым или реже пальчатым жилкованием, с прилистниками или без них. Устьица парацидные и реже аномоцитные. У большинства представителей в листьях и стеблях, особенно в паренхимных тканях, имеются масляные или слизевые

секреторные клетки. Узлы 3-лакунные или многолакунные. Ксилема бессосудистая или чаще наряду с трахеидами имеются также сосуды с лестничной или простой перфорацией. Цветки разнообразного типа, большие или, наоборот, довольно мелкие, одиночные (терминальные или пазушные), или образуют соцветия, спиральные, гемициклические, реже циклические, часто с длинной осью, обоопольные или реже однопольные. Обычно энтомофильные. Околоцветник простой или более менее дифференцирован на чашечку и венчик. Тычинки обычно многочисленные, большей частью свободные. Часто лентовидные и не расчлененные на нить и связник. 3-нервные или чаще 1-нервные. Микроспоры свободные или в тетрадах. Оболочка микроспор обычно примитивного 1-бороздного типа. Гинецей обычно апокарпный (спиральный или циклический), редко паракарпный или синкарпный.

Семязачатки обычно аномоцитные, реже гемитропные, с двойным интегументом, красинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или целлюлярный. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Порядок *Magnoliales* прошел длительный путь эволюции, и многие его представители уже довольно сильно специализировались в тех или иных отношениях. В то же время морфофизиологически они очень гетеробатмичны.

Гетеробатмия. Разный эволюционный уровень развития разных частей организма – мозаичная эволюция, а результат – эволюционная разноступенчатость (греч. *Bathmos* – «ступень»). В результате мозаичной эволюции в одном и том же организме мы можем наблюдать наряду со структурами относительно примитивными также структуры более специализированные.

Поэтому очень трудно решить вопрос, какое из семейств этого порядка наиболее примитивно. Однако по совокупности своих признаков относительно более примитивные семейства *Magnoliaceae*, *Degeneraceae*, *Himantandraceae* и *Winteraceae*. Расхождение этих семейств произошло очень давно, на заре эволюции Цветковых. Произошли от вымерших гомоксильных предков с древесиной типа *Winteraceae*, крупными и одиночными цветками типа *Magnoliaceae*, тычинками типа *Degeneria* и полузамкнутыми плодолистиками типа некоторых *Drimys* и *Degeneria*.

Семейство Магнолиевые – *Magnoliaceae*

Заключает 12 родов и около 120 видов, распространенных главным образом в субтропиках северного полушария. Оно сосредоточено преимущественно в Восточной и Юго-Восточной Азии и отчасти на юго-востоке Северной Америки, в Центральной Америке и в Вест-Индии, самая большая концентрация Магнолиевых наблюдается в Восточных Гималаях, в юго-западном Китае и в Индокитае, лишь немногие произрастают в Бразилии и на Малайском архипелаге.

Вечнозеленые или чаще листопадные деревья и кустарники. Листья очередные, обычно цельные, редко лопастные, перистонервные, снабженные большими опадающими прилистниками, заключающими в себе молодую почку. Устьица парациклические, иногда аномоцитные. Узлы многолакунные и имеют от 6 до 17 листовых следов. Членики сосудов обычно с лестничной перфорацией с небольшим числом перекладин, но у *Talauma* и *Magnolia* число перекладин достигает иногда до 20.

В пределах рода *Magnolia* имеются все переходы от примитивных сосудов с лестничной перфорацией до специализированных сосудов с простой перфорацией; поровость боковых стенок сосудов лестничная. Редко супротивная. Древесинная паренхима паратрахеальная, пограничного типа. Лучи обычно смешанно-гетерогенные с длинными или короткими окончаниями и лишь редко гомогенные. Волокнистые элементы с явно окаймленными порами (рис.1).

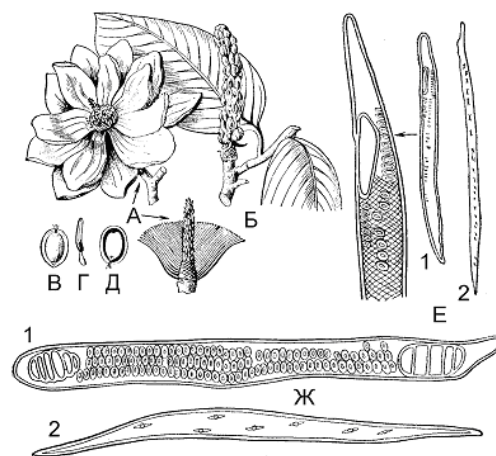


Рис. 1. Магнолиевые

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.

Цветки часто довольно больших размеров, обычно терминальные, реже пазушные. Обоеполые или очень редко (*Elmerillia*, *Michelia*, *Tsoongiodendron*) однополые (*Kmeria*), часто с довольно длинной осью. Цветоножка снабжена 1 или больше опадающими брактеолями. Околоцветник циклический, 3-6-членный; члены околоцветника свободные, черепитчатые, часто очень сходные, но нередко резко дифференцированные на чашелистики и лепестки (виды *Magnolia quinquepeta*, *Michelia mannii*).

Тычинки многочисленные, свободные, расположены спирально. Более или менее лентовидные и обычно не расчлененные на нить и связник, большей частью 3-нервные и в большинстве с надсвязником (*Aromadendron*). Четыре попарно сближенных линейных микроспорангия обычно глубоко погружены в ткань микроспорофилла; пыльники интрорзные или латрорзные, редко энтрорзные (*Liriodendron*). Оболочка микроспор с 1 бороздой, расположенной на дистальном полюсе.

В пределах семейства можно проследить уменьшение числа частей околоцветника с 12-18 и больше (*Aromadendron*) до 6-7 (у *Kmeria* и видов *Michelia*) и постепенный переход от спирального их расположения к циклическому.

Плодолистики обычно многочисленные, реже их немного (у *Pachylarnax* от 8 до 2). Спиральные, свободные или реже более менее сросшиеся, причем у *Pachylarnax* они образуют при созревании локулицидную коробочку. Число семязачатков варьирует от многочисленных у *Tsoongiodendron* и 14-4 у *Manglietia* до 2 у большинства родов. У всех Magnoliaceae, за исключением рода *Elmerillia*, плодолистики с более или менее развитым стилодием; у *Manglietia* и *Elmerillia* края кондупликатных плодолистиков лишь слегка сросшиеся (полусвободные), у *Michelia* во время цветения лишь в базальной половине полностью сросшиеся краями, а у остальных родов сросшиеся по всей длине. Эндосперм клеточный. Плод – спиральная многостовчатая, состоящая из дорзигитных листовок, с плодиками, раскрывающимися поперечной щелью, т.е. кольцом (*Talauma*, *Tsoongiodendron*), реже плод – многоорешек (*Liriodendron*), с обильным маслянистым эндоспермом и очень маленьким зародышем. Основное число хромосом - 19.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Дайте общую характеристику порядков: Бадьяноцветные, Лавроцветные, Перечные, Кирказовые, Нимфейные и Лотосоцветные.
2. Какие черты примитивности объединяют их в подкласс Магнолииды?
3. Какие представители перечисленных порядков используются в хозяйственной деятельности человека? Приведите примеры.
4. Заполните таблицу 3.

Таблица 3

Общая характеристика таксонов цветковых растений

Порядок, семейство	Жизненные формы	Характеристика проводящих элементов, устьица	Листья и листо-расположение	Цветок	Андроцей
1	2	3	4	5	6

Гинецей	Соцветие	Тип плода	Ка-рио-тип	Филогене-тические связи	Географическое распространение и экология	Значение в природе и в жизни человека
7	8	9	10	11	12	13

Порядок Лютикоцветные – *Ranunculales*

Произошел, по-видимому, от предков Illiciales. Эволюция порядка *Ranunculales* пошла по пути выработки травянистых форм, и большинство его представителей является травами. Листья простые или сложные, обычно без прилистников. Устьица различных типов. Узлы 3-лакунные или многолакунные, редко 1-лакунные (*Kingdonia*). Секреторные клетки в паренхимных тканях встречаются лишь у *Menispermaceae*. Проводящая система уже довольно специализирована, и сосуды обычно уже с простой перфорацией (лестничная только у примитивных родов *Decaisnea* и *Holboellia* из семейства *Lardizabalaceae*, число перекладин небольшое). Цветки обоеполые или однополые, актиноморфные или реже зигоморфные, с двойным или простым околоцветником. В редких случаях наблюдается переход к анемофилии, и околоцветник редуцируется (*Thalictrum*). Тычинки многочисленные или их 6 (редко 3), гинецей у большинства апокарпный. Оболочка микроспор 3-бороздная или производная от 3-бороздного типа, семязачатки анатропные, с двойным или реже простым интегументом (некоторые *Menispermaceae*, часть *Ranunculaceae* и род *Circaeaster*), красинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный, редко целлюлярный (*Decaisnea*, *Holboellia*, *Circaeaster*). Семена обычно с маленьким зародышем и большей частью с обильным эндоспермом, реже без эндосперма.

Наиболее примитивными семействами являются семейства *Lardizabalaceae*, *Sargentodoxaceae* и *Menispermaceae*.

Семейство Лютиковые – *Ranunculaceae*

Самое большое семейство в порядке (около 45 родов и более 2000 видов), распространенное главным образом в умеренных и холодных областях. Примитивные типы сосредоточены преимущественно в Восточной Азии и отчасти в Северной Америке. Наземные или водные травы или редко полукустарники, невысокие кустарники или лианы. Настоящий древесный стебель только у *Clematis*, *Archiclematis*, *Naravelia*, но древесное строение здесь вторичное и возникло из травянистого типа. Листья большей частью очередные, реже супротивные, простые, пальчато-, реже перисто-рассеченные, раздельные или лопастные, иногда цельные, с рудиментарными прилистниками, чаще без них. В многолетних надземных частях и в корнях некоторых родов содержится берберин. Узлы 3-лакунные или чаще

многолакунные. У многих травянистых представителей проводящие пучки образуют на поперечном срезе стебля несколько кругов (*Actaea*, *Cimicifuga*, *Thalictrum*) или более или менее разбросаны (*Anemone*, *Ranunculus* и др.). Проводящие пучки характерной V-образной формы, как у многих однодольных. Членики сосудов с простой перфорацией, поровость боковых стенок очередная. Древесинная паренхима паратрахеальная. Лучи широкие, гетерогенные. Волокнистые элементы с простыми порами. Цветки в цимозных соцветиях (от кистевидных до метельчатых) или реже одиночные, обоеполые или редко однополые, спиральные, спироциклические или циклические, актиноморфные или зигоморфные (*Delphininae*), энтомофильные или редко анемофильные (*Thalictrum*).

Цветоложе более или менее удлиненное, иногда очень длинное (*Myosurus*). Околоцветник двойной или простой, у более примитивных представителей *Helleboroideae* околоцветник еще спиральный и является продолжением спирали вегетативных листьев, у более подвинутых – циклический (рис.2).

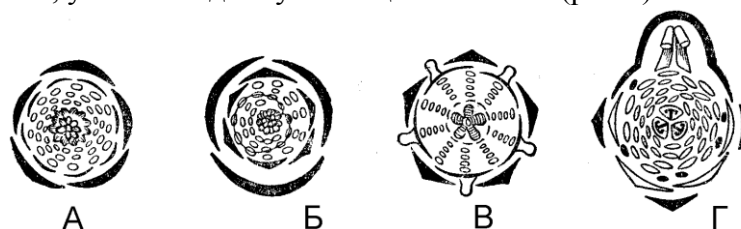


Рис. 2. Диаграммы цветков некоторых видов различных родов семейства Лютиковых

А – горицвета весеннего (*Adonis vernalis*); Б – ветреницы дубравной (*Anemone nemorosa*); В – водосбора обыкновенного (*Aquilegia vulgaris*); Г – аконита аптечного (*Aconitum napellus*).

Тычинки обычно многочисленные, свободные, спиральные. С тонкими свободными нитями; пыльники обычно без надсвязника, вскрывающиеся продольно, экстрорзные. Оболочка микроспор очень разнообразного строения, чаще 3-бороздная. Гинецей апокарпный, реже более или менее синкарпный (*Helleborus vesicarius*, *Nigellinae*), обычно из многочисленных плодолистиков. Но иногда мономерный (представители рода *Consolida*, рода *Delphinium*, виды *Cimicifuga* и *Actaea*); стилодий хорошо развит, семязчатки в каждом плодолистике многочисленные или по несколько, редко по 2-1, анатропные или гемитропные, с двойным, реже простым интегументом.

Плоды – многолистовки или многоорешки, реже синкарпные многолистовки и однолистовки. Иногда плодики сочные, ягодообразные (*Actaea*, *Knowltonia*). Семена с очень маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Семейство Лютиковые обычно делят на 2 подсемейства:

1. Helleboroideae: *Caltha*, *Trollius*, *Heleborus*, *Eranthus*, *Actaea*, *Nigella*, *Aconitum*, *Delphinium*, *Enemion*, *Isopyrum*, *Aquilegia* и др. Самое примитивное строение, семязчатков в много или несколько, редко 2. Плод – многолистовка, реже однолистовка. Формирование двойного околоцветника происходило, по-видимому, за счет образования лепестков из стаминодиев, то есть лепестков тычиночного происхождения.

2. Ranunculoideae: *Calianthemum*, *Adonis*, *Ranunculus*, *Anemone*, *Clematis*, *Thalictrum* и др. В каждом плодолистике по 1 семязчатку, плод многоорешек. Формирование двойного околоцветника происходило, по-видимому, за счет образования чашелистиков из верхних вегетативных листьев, таким образом и лепестки, и чашелистики имеют листовую природу.

Порядок Макоцветные (Papaverales)

Представители обычно травы с простыми очередными листьями без прилистников. Цветки в кистях, двуполые, энтомофильные, правильные, 2-4-членные. Пестик один, из двух-многих плодолистиков, с верхней завязью. Плод коробочки, стручки или стручочки.

К порядку относятся 7 семейств, главные из них 4: Маковые, Каперцовые, Крестоцветные, Резедовые. Характерен млечный сок, находящийся в членистых и нечленистых млечных сосудах.

Семейство Маковые (Papaveraceae)

В нем 28 родов и около 600 видов, из них во флоре Узбекистана 9 родов с 31 видом. Это одно- и многолетние травы с простыми перисторассеченными листьями. Растения с млечным соком (белым, желтым и др). Цветки одиночные крупные, актиноморфные, редко зигоморфные. Околоцветник двойной, чашелистики в числе 2 (рано опадающие), лепестков 4, тычинок много, пестик один, из двух – многих плодолистиков. Формула цветка $K_2C_4A_\infty G_{(2-\infty)}$. Плод -коробочка. Растения вообще ядовитые, но среди них есть лекарственные, пищевые (съедобны семена – мак), декоративные и сорняки.

Семейство делится на два подсемейства, такие как маковые (Papaveroideae) и дымянковые (Fumarioideae).

Подсемейство маковые характеризуется отсутствием шпор на лепестках, 6 тычинками и плодами коробочками. Сюда относятся эфемеры-мак павлиний (*P.pavonium*), ремерия отогнутая (*Roemeria refracta*), летневегетирующие (*Glaucium fimbriiflorum* *G.elegans*) всего 5 видов.

Главное культурное растение из этого подсемейства это – мак снотворный (*Papaver somniferum*)- однолетняя высокая трава, сизая от воскового налета, стеблеобрамляющими продолговатыми листьями. Цветы одиночные, крупные, лепестки белые или розовые. Плод – одногнездная коробочка . Семена съедобные, содержат до 55 % пищевого масла, млечный сок-опиум очень важен для медицины как лекарство, в составе которого 20 алкалоидов с болеутоляющим действием как морфин, кодеин, папаверин и др.

Подсемейство Дымянковые (Fumarioideae)

Характеризуются отсутствием млечного сока, неправильными цветками в кистях, венчиком со шпорцем и четырьмя тычинками, сросшимися в 2 пучка, каждый с четырьмя пыльниками. Подсемейство с тремя родами: хохлатка, дымянка и дицентра.

Род хохлатка (*Corydalis*) с 50 видами, многолетние травы-эфемероиды со стеблевым плотным клубнем. В Узбекистане 11 видов, более распространены хохлатка Северцова (*C.Severtzovii*) и хохлатка Ледебура (*C.Ledeburiana*).

Род дымянка (*Fumaria*) пепельно-сизые, приземистые однолетники с 2-4 перисторассеченными листьями, цветы мелкие, лепестков 4, розового, белого цвета. Плод – орешек. Всего видов рода около 40, из них в нашей Республике 2 вида- дымянка Вайланта (*F.waillantii*) и дымянка мелкоцветная (*F. Parviflora*) Сорняки богарных и поливных земель.

Род Дицентра (*Dicentra*)- многолетние травы, декоративные. Цветки сердцевидной формы, лепестки розовые, два внешних лепестка со шпорцами.

Контрольные вопросы и задания:

1. Дайте общую характеристику порядка Пионовые, семейства Пионовые. Запишите данные в табл. 3. Назовите важнейших представителей. Расскажите об их экологии и географическом распространении.

2.Продолжите заполнение таблицы 1 по перечисленным порядкам.

Лекция № 11

Тема: ПОДКЛАСС ГАМАМЕЛИСОВЫЕ – HAMAMELIDALES

Цель лекции: Ознакомиться с подклассом гамамелисовых – hamamelidales .
Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Порядок Гвоздикоцветные – Caryophyllales
2. Семейство Гвоздичные – Caryophyllaceae
3. Семейство Маревые – Chenopodiaceae

Основные термины и понятия: Гвоздика, куколь, звездчатка, марь, свекла, корнеплод лизикарный гинецей. *Значение Гвоздичных, центры происхождения основных родов.*

Краткое изложение основных учебных материалов:

К этому порядку относятся главным образом травянистые растения, реже кустарники или некрупные деревья с цельными листьями обычно без прилистников. Членики сосудов с простой перфорацией.

Цветки актиноморфные, обоеполые, изредка бывают раздельнополые, 5-членные, с двойным околоцветником, иногда безлепестные. Андроцей располагается в два круга, нередко определенный или многочисленный. Гинецей лизикарпный, реже апокарпный. Семена с согнутым зародышем, окружающим перисперм. Представители порядка широко распространены в умеренной зоне, а также в высокогорьях, в тропической зоне, в Старом и Новом Свете, порой в условиях пустынь и полупустынь. Сюда входят весьма разнообразные семейства.

Семейство Гвоздичные – Caryophyllaceae

Это одно из широко распространенных и наиболее крупных семейств в порядке Caryophyllales. Оно встречается почти на всех континентах и в различных зонах от Арктики и Антарктики до высокогорий, некоторые виды являются космополитами.

Это главным образом однолетние травы, полукустарники, кустарнички, иногда кустарники (монотипный род *Alsindendron* на Гавайях), с листьями простыми, супротивными, большей частью без прилистников.

Цветки актиноморфные, энтомофильные, собраны в дихазальные соцветия, редко одиночные, обоеполые, реже двудомные, 5-членные, реже 4-членные. Чашелистики свободные или почти свободные (Paronychioideae и Alsinoideae), или сросшиеся в трубку (Silenoideae). Лепестки совершенно отсутствуют или представлены мелкими стаминодиями или примитивными лепестковидными образованиями (Paronychioideae и Alsinoideae) или же лепестки вполне развиты, часто окрашены и дифференцируются на ноготок и отгиб (Silenoideae). Андроцей из 10 тычинок, расположенных в два круга, иногда тычинок 5-4 в одном кругу, редко 3,2 и даже одна, пыльники вскрываются продольно. Гинецей из 5-3-2 плодолистиков, синкарпный, переходящий к лизикарпному, со свободными или сросшимися стаминодиями; завязь верхняя, обычно с многочисленными семязачатками в каждом гнезде, плоды – коробочки, орешковидные, или, реже, ягоды. Семена с зародышем, обычно согнутым вокруг мучнистого перисперма.

Многие виды – широко распространенные лесные и луговые травы, сорняки. Некоторые виды – гвоздика (*Dianthus*) – декоративные растения.

По биохимическому составу семейство является накопителем сапонинов, среди представителей есть и ядовитые растения.

Семейство Caryophyllaceae стоит близко к Portulaccaceae, с которым имеет много общего (строение семени и наличие сапонинов). Оба семейства произошли от Phytolaccaceae. Тип цветка возник, по Эйхлеру, из цветка типа *Phytolacca* в результате превращения внешнего круга тычинок в лепестки. Гвоздичные лишены бетацианинов, но большинство представителей характеризуются наличием пинитола, найденном в Phytolaccaceae, Portulaccaceae и некоторых других представителях порядка Caryophyllales.

В систематическом отношении семейство неоднородно. Чаще всего подразделяют на 3 подсемейства:

Подсемейство Alsinoideae (Альсиновые) характеризуется несросшейся чашечкой, вследствие чего лепестки лишены ноготка, плод – односемянный невскрывающийся. Наиболее распространенные роды: *Stellaria*, *Cerastium*, *Sagina*, *Scleranthus*.

Подсемейство Silenoideae (Смолевковые) характеризуется сростнолистной чашечкой, вследствие чего нижняя часть лепестков, заключенная в нее, образует так называемый ноготок, расположенный под прямым углом к отгибу венчика, находящегося вне чашечки. В месте перехода ноготка в отгиб у лепестков нередко имеются выросты (привенчик), а их края часто сильно надрезаны. Плод – коробочка. Роды: *Silene*, *Saponaria*, *Melandrium*, *Coronaria*, *Dianthus*, *Lychnis*, *Gypsophila*, *Agrostemma* (рис. 1).



Рис. 1. Гвоздичные

Смолевка поникшая: 1 – внешний вид; 2 – разрез через цветок; гвоздика Фишера: 3 – внешний вид; 4 – диаграмма; звездчатка дубравная: 5 – внешний вид; 6 – диаграмма цветка; мокрица: 7 – разрез через цветок; ясколка полевая: 8 – разрез через цветок; гречихник голый: 9 – разрез через цветок; дивала однолетняя: 10 – разрез через цветок; смолка: 11 – разрез через цветок.

Для подсемейства Paronychioideae (Паронихиевые) характерны безлепестные цветки, невскрывающиеся односемянные плоды, заключенные в чашевидный гипантий, часто имеются прилистники. Роды: *Paronychia*, *Herniaria*.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Дайте общую характеристику семейства Гречишные. Как происходила эволюция цветка? Перечислите важнейших представителей и расскажите об их хозяйственном значении.
2. Заполните таблицу 3.

Семейство Маревые – Chenopodiaceae

Семейство стоит очень близко к Amaranthaceae (более 100 родов и около 1500 видов), распространено по всему земному шару; наибольшая концентрация видов наблюдается на побережье Средиземного моря, в Западной, Средней и Центральной

Азии, в Южной Африке, прериях Северной Америки, пампасах Южной Америки и пустынях Австралии. Из двух подсемейств более примитивное *Chenopodioideae*, преобладающее в Америке и в Австралии.

Травы, реже кустарники и небольшие деревья, обычно приспособленные к жизни на засоленных почвах, в большинстве случаев произрастающие в пустынях. Стебли часто членистые и суккулентные. Листья очередные или реже супротивные, обычно цельные, без прилистников, часто суккулентные или редуцированные. Характерен аномальный вторичный рост концентрического типа. Устьица обычно аномоцитные, иногда парацитные. Поровость боковых стенок сосудов очередная. Лучи обычно отсутствуют. Волокнистые элементы с мелкими простыми порами. Цветки обычно собраны в мелкие густые цимозные соцветия (клубочки), образующие большей частью метелки, мелкие и незаметные, часто зеленые, обоеполые, полигамные или однополые, безлепестные, большей частью актиноморфные, иногда диморфные. Чашелистиков 5,3 или 2, редко 1 или 4, свободных или менее сросшихся, зеленых и травянистых или чаще перепончатых, редко они отсутствуют.

Тычинки в одинаковом числе с чашелистиками или меньше, супротивные или подпестичные или прикрепленные к диску или чашечке; нити обычно свободные, реже сросшиеся основаниями; пыльники в бутонах загнуты внутрь. Оболочка микроспор многопоровая. Часто имеется нектарный диск. Гинецей обычно из 2, реже 3-4 (5) плодолистиков, со свободными или более или менее сросшимися стилодиями; завязь верхняя или редко полунижняя (*Beta* – свекла), с 1 базальным семязачатком. Семязачатки кампилотропные. Плод – орех, окруженный остающейся чашечкой. Семена с кольцевидным (*Chenopodioideae*) или спирально закруженным (*Salsoloideae*) зародышем, окружающим более менее развитый перисперм или редко без него (рис.2).

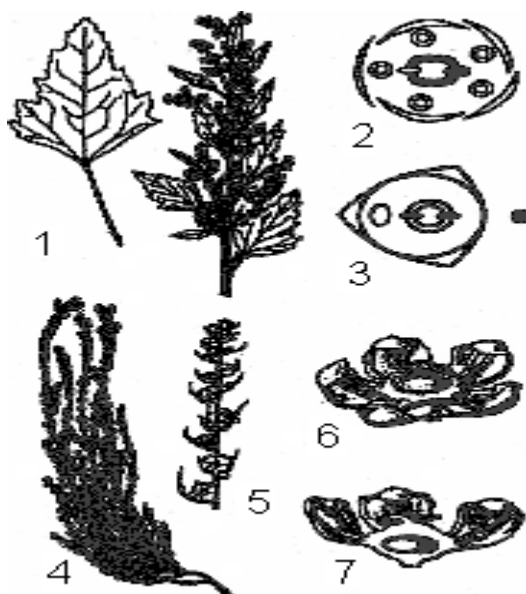


Рис. 2. Маревые

Марь белая: 1 – внешний вид; 2 – диаграмма цветка; солерос: 3 – диаграмма цветка; сарсазан: 4 – внешний вид; солянка южная: 5 – побег при плодах; свекла: 6 – цветок; 7 – его разрез.

Подсемейство *Salsoloideae* (*Spirolobaeae*): включает роды *Haloxylon*, *Salsola*; подсемейство *Chenopodioideae* (*Cyclolobaeae*) объединяет сорные *Chenopodium*, *Atriplex*, *Salicornia* и культурные *Spinacia olearacea* (шпинат), *Beta vulgaris* (свекла).

Вопросы для самостоятельной работы

1. Дайте общую характеристику порядков Гречихоцветные, Чайноцветные, Тыквенные, Верескоцветные.
2. Продолжите заполнение таблицы 1 по перечисленным порядкам.

Близок к порядку Theales, имеет общее с ним происхождение от Dilleniales. Деревья, кустарники, травы с очередными или реже супротивными листьями, обычно снабженными прилистниками. Членики сосудов обычно с простой перфорацией. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, большей частью циклические, редко со спиральным околоцветником. Тычинки обычно многочисленные, реже только 5, большей частью свободные, иногда в пучках. Между андроцеем и гинецеем часто имеется нектарный диск. Пыльцевые зерна 3-борозднопоровые. Гинецей паракарпный, из 10-2 плодолистиков, со свободными или сросшимися столбиками; завязь верхняя. Редко полунижняя и очень редко нижняя, с многочисленными или несколькими семязачатками на каждой плаценте. Семязачатки анатропные или реже ортотропные, битегмальные, краппиницеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена обычно с обильным эндоспермом, часто с хорошо развитым ариллуcom.

Порядок Каперсоцветные – Capparales

К этому порядку относятся древесные растения, кустарники, многочисленные травы с простыми очередными листьями. Цветки обычно актиноморфные, реже 5-членные. Андроцей многочисленный или из 6 тычинок, гинецей паракарпный, из 2-4 – многих плодолистиков, завязь верхняя, плоды – коробочки, стручковидные коробочки, стручки, ягоды. Порядок широко распространен по всей Земле.

Включает семейства: Capparaceae – каперсовые; Brassicaceae, или Cruciferae – капустные, или крестоцветные; Resedaceae – резедовые.

Семейство Крестоцветные, или Капустные (Cruciferae, Brassicaceae)

Название происходит от латыни «счох» крест и «tero» – несу, из-за крестообразного расположения чашелистиков и лепестков.

Семейство оставляется на самостоятельное изучение.

Порядок Макоцветные при посредстве семейства маковых связывается с семейством Барбарисовых, следовательно и с порядком многоплодниковых. С другой стороны, при посредстве семейства Резедовых, он связывается со следующим порядком Постенносеменными.

Семейство Капустные, или Крестоцветные – Brassicaceae, или Cruciferae

В семействе насчитывается до 380 родов и около 3200 видов. В основном сконцентрированы в умеренной зоне северного полушария, главным образом в Старом Свете. В тропиках приурочены главным образом к горным областям, а также в интродукции и сорняки.

Успешно приспосабливаются к самым разнообразным местообитаниям благодаря высокой пластичности, но все же преобладают растения засушливых и сухих местообитаний. Однако наблюдается относительно небольшое разнообразие жизненных форм, большинство – однолетние или многолетние травы, есть и полукустарнички. Кустарники – африканские виды – *Crambe fruticosa* (катран), *Sinapidendron*, *Heliophila glauca*, *Foleyola billotii* (обитает в пустыне Сахара, достигает высоты до 1,5-2 м). Многие высокогорные виды имеют вид подушки.

Устьица анизоцитные (окружены 3 побочными клетками, одна из которых значительно меньше двух других). Характерно наличие мирозиновых клеток, которые могут встречаться в любой части растения. Членики сосудов и волокнистые элементы очень короткие. Листья очередные, причем нижние часто образуют розетку, без прилистников.

Цветки почти всегда в кистях, сильно удлинняющихся по мере цветения и созревания плодов, редко зигоморфные (*Iberis*), белой, желтой, розовой, лиловой окраски. Цветки обычно актиноморфные, с четкой формулой строения: чашелистиков 4, лепестков 4, с хорошо заметным ноготком, андроцей из 6 тычинок в двух кругах, 4 более длинные, 2 более короткие, иногда их 4,2 или 16, гинецей из 2 плодолистиков, завязь верхняя, сидячая. Иногда на длинном гименофоре, плод - стручок, стручочек, орешковидный (рис.2).

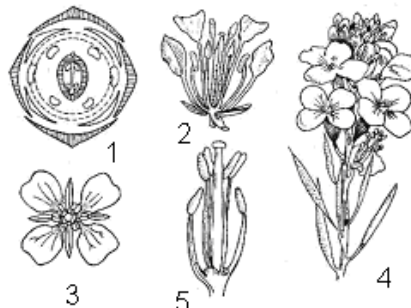


Рис. 2. Крестоцветные

1 – диаграмма цветка; 2 – общий вид цветка; 3 – схема цветка на плоскости; 4 – соцветие; 5 – андроцей и гинецей.

Особенности строения семязачатков играют немаловажную роль в систематике крестоцветных. Опыление как энтомофилия (дихогамия), так и самоопыление.

Общий план строения цветка. Попарное расположение тычинок внутреннего круга, «срастание» их, наблюдается у некоторых, а также процесс развития этих тычинок, при котором сначала на месте каждой пары закладывается 1, в дальнейшем раздваивающийся бугорок, дает основание полагать, что внутренний круг андроцея у предков крестоцветных состоял из 2 медианных микроспорофиллов, которые впоследствии расщепились вдоль. По некоторым данным, и четыре лепестка есть продукт расщепления двух листочков венчика.

Многочисленные попытки построения системы семейства Крестоцветных не привели к созданию общепринятой системы. Наиболее примитивные роды входят в трибу Телиподиевых (*Thelypodieae*). У многих из них плоды сидят на гименофоре и тычинки длиннее, выступающие из цветка, что сближает с Каперсовыми (*Stanleya*), в основном в Северной Америке, *Macropodium* (долгоног) на Сахалине и юге Сибири.

Следующие трибы также приурочены к американскому континенту – Южной и Центральной Америке – *Schizopetaleae* (Схизопеталовые), с характерными перисторассеченными или бахромчатыми лепестками и Кремолотовые (*Cremolobeae*) с широко или многократно крылатыми двойчатыми плодами.

Наиболее обширна триба *Sisymbrieae* (Гулявниковые), охватывающая основной родовой и видовой состав семейства. Характерно сильное варьирование формы плодов: раскрывающиеся и нераскрывающиеся стручки и стручочки, с широкой и узкой перегородкой.

Главным центром морфологического разнообразия данной трибы является Ирано-Туранская флористическая область, насчитывающая до 80 эндемичных родов.

Следующая триба – *Brassiceae* (Капустные) – отличается двучленными плодами и продольно сложенными семядолями. Основной центр распространения – засушливые области Средиземноморья и прилегающие пустынные зоны Африки и юго-западной Азии (культурные растения и сорняки).

Представителем трибы *Pringleae* (Принглеевые) является Кергеленская капуста.

Хозяйственное значение семейства велико: овощные, масличные, кормовые и медоносные культуры (капуста, редис, горчица, рапс, катран).

Порядок Первоцветные – Primulales

Стоит близко к Верескоцветным и Эвеновым и имеет общее происхождение. Входят деревья, кустарники, травы с простыми, очередными или супротивными листьями без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные, чаще 5-членные. Чашелистики свободные или сросшиеся, венчик спайнолепестный, тычинки расположены в один или два круга, приросшие к венчику, гинецей лизикарпный, завязь верхняя или нижняя, иногда полунижняя, плоды – ягоды, коробочки, костянки. Семейства широко распространены по всему земному шару и в разных поясах. Включает семейства: Myrsinaceae – Мирсиновые, Theophrastaceae – Теофрастовые, Primulaceae – Первоцветные.

Семейство Первоцветные – Primulaceae

Самое большое семейство в порядке, насчитывает 30 родов и около 1000 видов. Стоит близко к Мирсиновым. Широко распространено, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария, в горах и в Арктике.

Многочисленные травы, иногда водные (род *Hottonia*), изредка полукустарники, кустарники (род *Dionysia*), однолетних немного (род *Androsace*). Листья обычно образуют прикорневую розетку, очередные, супротивные и мутовчатые, простые или лопастные, иногда сильно рассеченные. Цветки в разнообразных соцветиях, иногда одиночные, 5-членные, но бывают и 4-6, 7-9 – членные. Чашечка всегда сросшаяся, венчик тоже сростнолепестный (иногда срастаются в основании – *Lysimachia*), венчик обычно длиннее чашечки, андроцей имеет тычинки в числе, равном числу лепестков, гинецей из 5 плодолистиков, завязь верхняя или полунижняя (рис. 3).

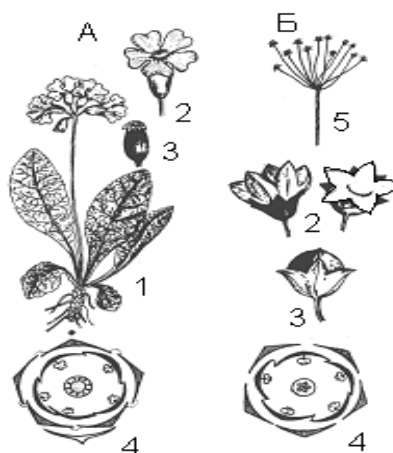


Рис. 3. Первоцветные

А – Примула Палласа; Б – Проломник молочнокветковый; 1 – общий вид; 2 – цветок; 3 – коробочка; 4 – диаграммы цветка; 5 – соцветие.

Для цветков характерна гетеростилия, когда у одного вида есть 2 типа цветков с короткими столбиками и высоко прикрепленными тычинками или, наоборот, с длинными столбиками и низко прикрепленными тычинками. Плод – коробочка.

Наибольшее число первоцветных встречается в горных районах, а также в Арктике. Старый Свет несравненно богаче родами и видами, чем Новый Свет. Самый крупный род *Primula* объединяет более 500 видов, встречающихся в умеренных, субтропических, тропических и холодных поясах северного полушария, род *Lysimachia* (вербейник) включает около 200 видов, распространенных преимущественно в Восточной Азии и Северной Америке.

В северном полушарии, особенно в Гималаях и Китае, произрастают представители рода *Androsace* (проломник). Род *Glaux* (млечник) обитает на морских побережьях, засоленных, сырых местообитаниях.

Порядок Молочайные – Euphorbiales

Происходит, вероятно, от какой-то древней группы, промежуточной между Флакуртиевыми и порядком Мальвовые.

Деревья, кустарники и травы. Листья очередные, простые или сложные, обычно с прилистниками. Членики сосудов с простой перфорацией. Цветки однополые или реже обоеполые, обычно безлепестные, реже с двойным околоцветником или вовсе без него. Тычинки свободные или сросшиеся нитями. Пыльцевые зерна разных типов – бороздные, бороздно-поровые, многопоровые и другие. Гинецей обычно из 3 плодолистиков, ценокарпный (паракарпный), завязь верхняя, с одним или двумя висячими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные или гемитропные, редко ортотропные, битегмальные, краппиницеллятные, реже тегиницеллятные. Эндосперм нуклеарный, плоды – коробочки, реже ягоды или костяновидные. Семена с обильным эндоспермом или реже без него. Прimitивные представители обнаруживают связи с порядком Мальвовые (семейство Стеркулиевые), имеет много общего с примитивными членами порядка Фиалковые, особенно с семейством Флакуртиевые.

Семейство Молочайные – Euphorbiaceae

К семейству относятся не менее 300 родов и около 7500 видов, главным образом тропических и субтропических областей Африки, Южной Америки, Южной и Юго-Восточной Азии. Встречаются и в умеренных областях, однако не играют большой роли и представлены лишь травами. В арктической зоне отсутствуют.

Характерно чрезвычайное богатство жизненных форм: стройные высокие деревья тропического дождевого леса, очень похожие на кактусы стеблевые суккуленты засушливых областей тропиков (Африка), реже травы.

Широко распространен и богат жизненными формами род *Euphorbia* (молочай). В России насчитывает около 70 видов.

У видов семейства обычно очередные листья, иногда супротивные или мутовчатые, простые, реже сложные, с перистым, пальчатым жилкованием, с прилистниками (волоски, железки, колючки). Разнообразен тип устьичного аппарата. Цветки у всех однополые (одно- или двудомные), околоцветник иногда двойной, но чаще цветки безлепестные или нередко без околоцветника. Тычинок от 3 до 20 (400), редко одна, гинецей из трех (4, 2, до 25) сросшихся плодолистиков. Столбики свободные или у основания сросшиеся, часто двулопастные. Завязь обычно 3-гнездная, с 2 или 1 семязачатком в каждом гнезде.

В семействе наблюдается разнообразие типов соцветий, однако существует тенденция к крайней редукции и агрегации, которые приводят к образованию особого морфологически сложно построенного высокоспециализированного соцветия – цития (греч. *kyathos* – «чаша»), выполняющего функцию отдельного обоеполого энтомофильного цветка. Цитий характерен для рода *Euphorbia* и близких к нему родов.

Цитий состоит из женского цветка (с редуцированным околоцветником или совершенно лишенным его, и тогда цветок становится как бы голым), окруженного 4 или 5 сильно редуцированными мужскими верхушечными соцветиями, состоящими из 1-10 или более цветков. Прицветнички расположены против мужских соцветий и срастаются в колокольчатый или полушаровидный покров (бокальчик). Эти прицветнички чередуются с 4-5 (редко более) цельными или лопастными железками (нектарниками), иногда снабженными лепестковидными придатками. Плод – особый

тип дробной коробочки – так называемая «регма», или «трескучка», при созревании распадающаяся на гнезда с остающейся в центре колонкой (рис. 4).

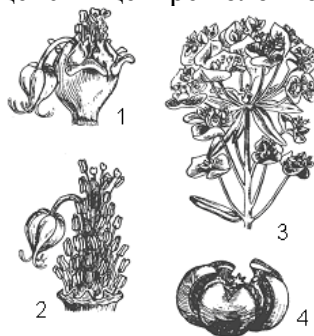


Рис. 4. Молочайные. Молочай, 1 – циатий; 2 – циатий без бокальчика из прицветников; 3 – сложное соцветие; 4 – раскрывшийся плод.

У большинства видов имеется млечный сок, анатомические резервуары – млечные трубки, клетки или мешки, членистые млечники. Млечный сок содержит различные вещества – протеины, сахара, аминокислоты, стерины, эфирные масла, сапонины, каучук, смолы, витамины В₁ и пр. У всех сок ядовит (содержат эуфорбин).

Семейство делится на 2 подсемейства: Phyllanthoideae и Euphorbioideae. У представителей подсемейства Phyllanthoideae в каждом гнезде завязи по 2 семязачатка, а млечный сок отсутствует (роды: *Andrachne*, *Leptopus*, *Securinega*, *Phyllanthus*). У представителей подсемейства Euphorbioideae в каждом гнезде завязи только по 1 семязачатку и часто имеются млечники (роды: *Croton*, *Caperoria*, *Chrozophora*, *Hevea*, *Ricinus*, *Manihot*, *Sapium*, *Euphorbia*). Род *Euphorbia* в мире насчитывает около 2000 видов, в России – около 70 видов.

Контрольные вопросы и задания:

1. Дайте общую характеристику семейства Толстянковые.
2. Выясните положение семейства в системе.
3. Каково хозяйственное значение видов?

Лекция № 12

Тема: ПОДКЛАССЫ РОЗОЦВЕТНЫЕ (ROSAIDAE), АСТРОВЫЕ (ASTERIDAE) И ЯСНОТКОВЫЕ (LAMIIDAE)

Цель лекции: Ознакомиться с подклассами розоцветных (rosaidae), астровых (asteridae) и яснотковых (lamiidae). Дать понятие об их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

1. Порядок Камнеломковые – Saxifragales
2. Семейство Камнеломковые – Saxifragaceae
3. Порядок Розоцветные – Rosales
4. Семейство Розовые – Rosaceae
5. Порядок Бобовоцветные – Fabales
6. Семейство Бобовые – Fabaceae

Краткое изложение основных учебных материалов:

Имеет, вероятно, общее происхождение с Диллениевыми. Деревья, кустарники и травы. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, простые или сложные, с прилистниками или без них. Устьица анизоцитные или с побочными клетками.

Членики сосудов с лестничной или простой перфорацией. Цветки большей частью обоеполые, актиноморфные или редко слабозигоморфные, обычно с двойным околоцветником. Лепестки свободные или более или менее сросшиеся. Тычинки – от многочисленных до нескольких. Пыльцевые зерна большей частью 3-бороздно-поровые. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный; завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Семязачатки обычно анатропные, битегмальные или унитегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм клеточный или нуклеарный. Семена обычно с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Семейство Камнеломковые – Saxifragaceae

Большое и разнообразное семейство, объединяющее около 30 родов и более 600 видов, распространенных преимущественно в холодной и умеренной зонах северного полушария, за исключением нескольких южноамериканских родов. Древесных форм нет, все травы, многолетние или редко однолетние. Листья простые, цельные или реже пальчатые или перистые, как правило, очередные, обычно без прилистников. Цветки одиночные или собранные в разного типа верхушечные соцветия, обоеполые или редко однополые и двудомные (род *Tanakea*, Япония). Актиноморфные или зигоморфные цветки, околоцветник обычно 5-членный, реже 3-членный, образующий более или менее развитую цветочную трубку, свободную или в различной степени приросшую к основанию завязи (гипантий).

Лепестки иногда отсутствуют (род *Chrysosplenium*). Тычинок 5-10, редко 3 (род *Tolmilla*, Северная Америка). Гинецей апокарпный (род *Astilbe*, Северная Америка) или чаще синкарпный, или паракарпный, из 2-5 плодолистиков; столбики свободные или реже сросшиеся; завязь верхняя, полунижняя или нижняя, со многими или несколькими семязачатками. Плод – коробочка, раскрывающаяся по перегородкам. Семена мелкие, с маленьким зародышем, окруженным обильным эндоспермом.

Основное разнообразие родов и видов Камнеломковых сосредоточено в горных странах Азии, Европы, Америки. Участие Камнеломковых особенно бросается в глаза в Арктике и высокогорьях. В южных Альпах, на Кавказе, в Гималаях, на Скалистых горах Америки, особенно известняках, Камнеломковые (р. *Saxifraga*) представлены наибольшим богатством узколокальных эндемичных форм.

Почти все Камнеломковые – многолетние травы, от нескольких сантиметров до 1,5 м. Камнеломковые – гигрофиты и мезофиты и лишь небольшая часть – субсерофиты.

Семейство стоит близко к Rosaceae (Spiraeoideae), с которым тесно связано через примитивный род *Astilbe*, характеризующийся апокарпным гинецеем. В целом оно несколько более продвинуто, чем Толстянковые, и занимает важное «узловое» положение в некоторых филогенетических системах.

По всему ареалу семейства представлены виды только одного рода – *Saxifraga* (около 750 видов) (рис.1), на втором месте – *Chrysosplenium* (до 60 видов), распространенные в Америке, Европе, Северной Африке, однако большинство видов в Азии.

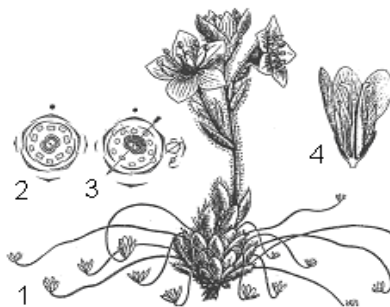


Рис. 1. Камнеломковые

1 – Камнеломка плетеносная, общий вид; 2 – К. зернистая, диаграмма цветка; 3 – К. столононосная, диаграмма цветка; 4 – продольный разрез цветка бадана.

Замечательной особенностью субксерофильных высокогорных видов камнеломок является способность выделять известь на поверхности листьев через гидатоды – группы мелких паренхимных клеток, бедных хлорофиллом или без него, которые лежат под эпидермой над проводящими пучками. Известняковый налет, по видимому, затрудняет отдачу воды и служит защитой от чрезмерной инсоляции.

Биология цветения камнеломковых имеет ряд особенностей. Эти растения характеризуют ускоренный ритм прохождения всех сезонных фаз, от появления первых листьев и молодых побегов до образования зрелых плодов и семян.

Все Камнеломковые – энтомофильные растения. Семена очень мелкие и многочисленные, они очень разнообразны по форме, скульптуре оболочки, снабжены разными придатками в зависимости от способности распространения.

Из семейства Saxifragaceae обычно выделяют следующие семейства: Grossulariaceae – Крыжовниковые (около 150 видов), Hydrangeaceae – Гортензиевые (до 250 видов).

Семейство Крыжовниковые – кустарники с очередными листьями без прилистников. Гинецей паракарпный, из 2 плодолистиков, с приросшим к нему гипантием. Завязь нижняя, одногнездная, с 2 париетальными плацентами. Плод – многосемянная сочная ягода (р. *Grossularia* – крыжовник, *Ribes* – смородина).

Семейство Гортензиевые – большей частью кустарники, небольшие деревья или лианы, чаще с супротивными листьями без прилистников. Цветки в цимозных щитковидных или метельчатых соцветиях. Чашечка и венчик обычно 4-5-членный. Тычинки в одном или 2 кругах или многочисленные. Гинецей паракарпный или вторичносинкарпный, из (2) 3 -5 (10) плодолистиков с полунижней или нижней завязью. Плод – коробочка или, редко, ягода (род *Hydrangea* – гортензия, *Philadelphus* – чубушник).

Порядок Розоцветные – Rosales

Розоцветные имеют явную филогенетическую связь с примитивными представителями Магнолиид. Это проявляется, прежде всего, в строении андрогнея и гинецея, чаще всего многочисленных, нередко спиральных, хотя среди Rosales больше, чем в предыдущих порядках, растений с определенным андрогнеем и уже циклическим и мономерным гинегеем, иногда и с нижней завязью, а по совокупности всех этих черт этот порядок более продвинутый, чем Магнолиецветные или Лютикоцветные.

К нему принадлежат древесные и кустарниковые растения, листопадные и изредка вечнозеленые, а также многочисленные травянистые растения. Листья очередные, супротивные, простые, разнообразно рассеченные, сложные и вторично простые, обычно с прилистниками. Членики сосудов с лестничной и простой перфорацией. Цветки обоеполые, иногда раздельнополые, большей частью актиноморфные. Андрогней – от многочисленного неопределенного до немногочисленного и определенного. Гинецей апокарпный, ценокарпный и мономерный, завязь верхняя или нижняя. Плоды разнообразны, но в общем достаточно примитивны. Семена с эндоспермом или без него.

Имеет общее происхождение с порядком Камнеломковых.

Семейства: Rosaceae; Chrysobalanaceae; Neuradaceae.

Семейство Розовые – Rosaceae

Это одно из крупных семейств, включающих около 100 родов и 3 тысяч видов. Распространены почти во всех областях земного шара, но основная часть сконцентрирована в умеренной и субтропической зонах северного полушария.

Объединяет деревья, кустарники и травы с большей частью очередными, реже супротивными, простыми или сложными листьями, часть снабжена прилистниками. Большинство энтомофильные растения. Окраска цветков разная: белая, розовая, красная, реже желтая, никогда не бывает голубой. Цветки розовых актиноморфные, обычно обоеполые, с 5-членным (редко 3-4-членным или более чем 5-членным) околоцветником. Число тычинок, расположенных кругами, неопределенное или в 2-4 раза превышает число лепестков, или редуцировано до 4-1. Чашелистики, лепестки и тычинки расположены по внутреннему краю более или менее ясно выраженной и обычно вогнутой, часто бокальчатой или блюдцевидной цветочной трубки – гипантия. Нижняя часть гипантия образована разросшимся цветоложем, а верхняя – сросшимися основаниями лепестков, чашелистиков и тычинок. Степень участия этих частей цветка у разных родов различна. В центре гипантия находится от одного до многих плодолистиков (свободных, реже сросшихся). Нередко гипантий имеет бокальчатую форму, что и способствовало появлению нижней завязи (*Malus*, *Pyrus*).

Плоды – листовки, многоорешки (сухие многокостянки), многокостянки, однокостянки, яблоки и яблочки, очень редко – коробочка. В формировании плода у многих родов участвует разрастающийся гипантий, составляющий основу адаптивности плодов к различным агентам распространения (анемохория, различные формы зоохории). Семязачатки анатропные. Семена без эндосперма или лишь с остаточным эндоспермом.

На основании различий в морфологии плодов и в основных хромосомных числах семейство разделяется на 4 подсемейства: Spiraeoideae – Спирейные, плод – листовка, редко коробочка, основное число хромосом = 8 и 9; Rosoideae – Розовые, плоды – орешки, многоорешки, многокостянки, часто с участвующим в образовании плода гипантием, основное число хромосом = 7,9, реже 8; Maloideae – Яблоневые, плод – яблоко, основное число хромосом = 17; Prunoideae – Сливовые, плод – костянка, основное число хромосом = 8 (рис. 2).

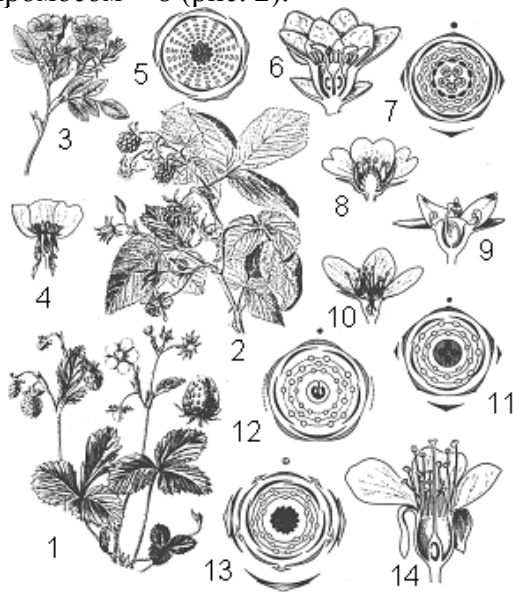


Рис. 2. Розоцветные

1 – Земляника, общий вид; 2 – Малина, общий вид; 3 – Шиповник коричный, общий вид; 4 – Шиповник собачий, разрез через цветок; 5 – его диаграмма; 6 – Спирея, разрез через цветок; 7 – его диаграмма; 8 – Лапчатка, разрез через цветок; 9 –

Манжетка, разрез через цветок; 10 – Груша, разрез через цветок; 11 – его диаграмма; 12 – Черешня, диаграмма цветка; 13 – Сабельник, диаграмма цветка; 14 – Слива, разрез через цветок.

Самыми примитивными Розовыми является подсемейство Спирейные, насчитывает около 20 родов и около 180 видов. Род *Spiraea* (таволга) (100 видов) распространен преимущественно в северном полушарии: Восточной, Центральной Азии, в Гималаях, в Северной Америке, роды *Sorbaria* (рябинник), *Aruncus* (волжанка), *Physocarpus* (пузыреплодник) встречаются и в Новом и в Старом свете. Немногие представители проникли в южное полушарие: *Neillia* (нейлия) по горам до о-ва Суматры и о-ва Явы, род *Quillaja* (квилах) и *Kageneckia* (кагенекия) распространены в горах Боливии, Перу и Чили. По мнению Дж. Хатчинсона (1964, 1969), квилаха и близкие роды представляют самую примитивную группу Розовых, имеющую много общего с Диллениевыми, от которых, вероятно, произошли Розовые.

Спирейные – листопадные, реже вечнозеленые кустарники или невысокие деревья, многолетние травы или полукустарники с цельными или перистыми (редко тройчатыми) листьями, с прилистниками или без них (у спиреи и близких родов). Цветки в кистях, метелках, простых или сложных щитках. Гипантий плоский или колокольчатый, у рода квилаха – пятилопастный. Плодолистиков обычно 2-5, реже 1-8, свободных или более менее сросшихся. Плодолистики с 2–многими, обычно висячими семязачатками. Плоды – листовки, раскрывающиеся по внутреннему шву и часто дорзально. У некоторых (*Lindleya*, *Exochorda*) плоды коробочкообразные, у *Holodiscus* плод нераскрывающийся, односемянный.

Подсемейство Розовые включает около 50 родов и около 1700 видов, является самым крупным среди розоцветных. Наряду с монотипными родами древней трибы керриевых – *Kerrieae*, обитающими в реликтовых убежищах Восточной Азии (*Kerria*, *Rhodothypos*), на востоке Северной Америки – *Neviusia*, в подсемейство входят роды с большим количеством видов и очень широким распространением. Это космополитный род *Rubus* – рубус (250 видов), *Alchemilla* – манжетка (250 видов), *Potentilla* – лапчатка (около 300 видов), *Rosa* – роза (не менее 200 видов) (рис.3). Виды распространены по всей северной умеренной, отчасти в арктической зоне и в горных областях тропиков. Распространены от тундр и высокогорий до бореальных и тропических горных лесов – *Hagenia abyssinica* в тропической Восточной Африке образует верхнюю границу леса и является местом обитания горных горилл. Виды *Dryas*, *Alchemilla*, *Potentilla* достигают Арктики и Антарктиды (р. *Acaena*), р. *Polylepis* – южноамериканский род, обитающий в Андах в высокогорных лиственных лесах.



Рис. 3. Существуют тысячи сортов культурных роз

В умеренной зоне Розовые обычны по открытым травянистым местам, в светлых лесах и на лесных опушках, по берегам рек и ручьев, по травяным болотам, в кустарниковых зарослях. Настоящих ксерофитов мало – *Sarcopoterium spinosum* в Средиземноморье, кустарники из рода *Margyricarpus* в Андах Южной Америки, колючелистные кустарники – африканский род *Cliffortia*, очень близкий род *Hulthemia* (от Западного Ирана до Джунгарии). Деревья в подсемействе редки, *Cercocarpus* –

африканский род. В крайних условиях существования кустарники иногда принимают шпалерную форму роста. Среди травянистых розовых изредка встречаются однолетники (некоторые *Alchemilla*, виды *Potentilla*). Листья розовых очередные, редко супротивные (*Rhodotypos*, *Lyonothamnus*, *Potaninia*, *Coleogyne*), простые или сложные (перистые, пальчатые, тройчатые), обычно снабжены свободными или сросшимися и приросшими к черешку прилистниками. Черешки листьев и стебли у кустарников часто усажены шипами. Цветки в открытых мало- или многоцветковых дихазиях, образующих часто щитковидные, метельчатые, кистевидные, колосовидные или головчатые соцветия. Иногда цветки одиночные. Гипантий блюдцевидный, колокольчатый, кувшинчатый или иногда выпуклый (*Potentilla*, *Rubus*, *Fragaria* – земляника). Чашелистиков 5 (4), лепестков обычно тоже 5 (4-9). Тычинок 1-4 (*Alchemilla*, *Cliffortia*) до неопределенного числа. Плодолистиков от 1 до неопределенного, свободных между собой и от гипантия. Семязачатков 1-2, висячих или прямостоячих. Плодики односемянные, нескрывающиеся, орешки или костянки, а плод в целом многоорешек или многокостянка. Характерно участие гипантия в формировании плода. Орешки обычно заключены в разросшийся сухой (*Alchemilla*, *Sanguisorba* – кровохлебка, *Argrimon* – репейнички) или мясистый (у видов *Rosa*) гипантий или сидят на выпуклом мясистом (*Fragaria*) или губчатом (*Potentilla*) цветоложе. Костянки сидят, как наперсток, на коническом выросте цветоложа (*Rubus*) и иногда даже прирастают к нему (у ежевик). При сухих плодах часто сохраняются и увеличиваются в размерах столбики, а также чашелистики.

У некоторых видов цветки однополые или полигамные (у морошки – *Rubus chamaemorus*, дриады у видов *Benthamia*, африканского рода клиффортия), растения при этом двудомные, реже однодомные или полигамно-двудомные. Ветроопыление (*Sanguisorba minor*, *S. hybrida*). Наиболее процветающими в семействе являются роды, характеризующиеся редукцией опыления и переходом к апомиктическому размножению (роды *Rubus*, *Potentilla*, *Alchemilla*, *Rosa*). Необычно разнообразие приспособления в сфере распространения плодов (эпизоохория).

Подсемейство Розовых дало огромное количество полезных растений (малина, ежевика, княженика, роза). В подсемействе Яблоневые 22-23 рода и около 600 видов, обитающих в умеренных и субтропических поясах северного полушария. Только некоторые из них (*Eriobotrya* – мушмула, *Stranvaesia*, *Pyrus*, *Osteomeles*, *Photinia*) заходят в тропическую зону, а роды *Hesperomeles* и *Osteomeles* заходят вдоль Анд в южное полушарие.

По числу видов доминирует *Crataegus* – боярышник (до 200 видов в северном полушарии), *Cotoneaster* – кизильник (100 видов в Евразии), *Sorbus* – рябина (около 100 видов), *Malus* – яблоня (около 25-30 видов), *Pyrus* – груша (около 25 видов).

Листья простые, цельные, лопастные, реже перистосложные. Укороченные облиственные побеги часто заканчиваются колючкой (*Malus*, *Pyrus*). Цветки одиночные или в пучках, иногда в сложных кистевидных или щитковидных соцветиях. Плодолистиков (1) 2-5, более менее сросшихся вентрально и приросших дорзально к гипантию; завязь, таким образом, нижняя или полунижняя. Семязачатков 2 (редко 1 или 3-4) или их много (20-24). У *Amelanchier* (ирга) плодолистики с перегородками. Плоды – мясистые яблоки, крупные или мелкие ягодообразные, часто с сохраняющимися на верхушке чашелистиками. Плодолистики или их внутренние стенки по мере формирования плода становятся каменистыми («косточки» у *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Eriobotrya*) или хрящеватыми, пергаментными, кожистыми (у айвы, ирги, яблони, груши).

Среди Яблоневых преобладают горные растения, большинство растет в светлых редколесьях, на горных склонах или по горным ущельям, одиночными деревьями или рощами. В тропиках немногочисленные представители также обитают в горах. Яблоневые – энтомофильные растения, протогиния характерна для яблонь,

кизилышников, груш. Рябины, некоторые яблони и, возможно, боярышники часто образуют семена апомиктически. Апомиксис, гибридизация и полиплоидизация – основные причины полиморфизма этих родов. Яблони и груши – важнейшие плодовые культуры умеренных широт.

В подсемейство Сливовые входят от 5-7 до 10-11 родов и более 400 видов, распространенных главным образом в Северной Америке и Евразии (умеренные и субтропические пояса). Небольшое число видов встречается в андийских областях Южной Америки, в тропических районах Африки, Азии, Северной Австралии.

Сливовые – листопадные или вечнозеленые деревья. Листья простые, цельные, обычно с опадающими прилистниками. На черешках, листовой пластинке, у ее основания, на концах зубчиков листьев часто имеются различной величины и формы железки, функционирующие иногда как экстрафлоральные нектарники. Цветки одиночные или в пучках, кистях, щитках, заканчивающих побеги текущего сезона или сидящих на побегах предыдущего сезона. Для цветков характерен трубчатый или колокольчатый гипантий, на дне которого свободно прикрепляется 1 плодолистик с 2 висющими семязачатками. Исключение – американский род *Oemleria* (5 свободных плодолистиков), у *Maddenia* (китайско-гималайский род) их 2. Гипантий в образовании плода не участвует, он засыхает и обычно опадает. Плод – костянка (у *Oemleria* – многокостянка), большей частью сочная, с твердым каменистым эндокарпием. У миндалей мезокарпий сухой, растрескивающийся ко времени созревания плода, у *Prinsepia* эндокарпий кожистый.

Один из трудных вопросов систематики Сливовых является деление подсемейства на роды. Многие видные ботаники, в частности американский ботаник А.Редер (1940, 1949) и ирландский ботаник Д.А. Уэбб (1968), объединяют сливу (*Prunus*), персик (*Persica*), миндаль (*Amygdalus*), абрикос (*Armeniaca*), вишню и черешню (*Cerasus*), черемуху (*Padus*), лавровишню (*Laurocerasus*) в один большой род *Prunus*, мотивируя их очень большой систематической близостью (особенно близки миндаль и персик, абрикос и слива). Близость выражается в легкости гибридизации, поэтому перечисленные таксоны рассматривают как подроды и секции рода *Prunus* в широком понимании (около 400 видов), распространенные главным образом в умеренных субтропических областях северного полушария.

Однако английский ботаник Дж. Хатчинсон (1964), понимая род *Prunus* достаточно широко, все же признавал самостоятельность родов *Padus*, *Laurocerasus* и *Pyrgeum*. Многие ботаники признают родовую самостоятельность также вишни, абрикоса, миндаля, персика. Мотивируют тем, что таксоны обычно хорошо различают по плодам, листьям в почкосложении (сложены вдоль или трубчато сложены), числом пазушных почек, наличием или отсутствием верхушечных почек, характером расположения цветков и прочим.

Большинство растений светолюбиво. Цветение происходит до появления листьев или одновременно с ними. Главными распространителями семян являются животные. Многие сливовые успешно размножаются вегетативным путем, образуя корневые отпрыски.

Все растения этого подсемейства имеют большую хозяйственную ценность.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Дайте характеристику морфологических и биологических особенностей семейств Мимозовые и Цезальпиниевые. Заполните таблицу 3.
2. Назовите важнейших представителей семейств. Каково хозяйственное значение представителей?
3. Какие существуют вероятностные эволюционные отношения между семействами?

4. Дайте общую характеристику порядка Миртоцветные. Выясните основные направления эволюции.
5. Дайте сравнительную характеристику морфологических и биологических особенностей семейств: Дербенниковые, Миртовые, Кипрейные, Роговльниковые. Заполните таблицу 3.

Порядок Бобовоцветные – Fabales

Вероятно, имеет общее происхождение с Grossulariales, но Fabales более подвинутые, особенно в строении проводящей системы и семени. Деревья, кустарники, полукустарники или травы, большей частью с очередными, обычно сложными или в результате недоразвития листочков вторичнопростыми листьями, в большинстве случаев снабженными прилистниками.

Устьица очень различного типа. Членики сосудов с простой перфорацией; поровость боковых стенок очередная. Древесинная паренхима обычно обильная, преимущественно паратрахеальная.

Цветки в кистях, колосьях или головках, обоеполые, актиноморфные (Mimosaceae) или чаще зигоморфные, большей частью 5-членные. Чашелистики обычно более или менее сросшиеся. Лепестки свободные или 2 передних сросшихся у основания, створчатые (Mimosaceae) или черепитчатые; редко лепестки отсутствуют или их число сведено до 1. Тычинок обычно 10, реже больше, свободных или сросшихся нитями в 1 или 2 пучка; пыльники вскрываются продольными щелями или, реже, верхушечными порами. Микроспоры одиночные или в тетрадах или полиадах; оболочка одиночных микроспор обычно 3-борозднопоровая. Гинецей апокарпный, обычно мономерный, с 2-многими семязачатками в каждом плодолистике. Семязачатки обычно анатропные (Mimosaceae и Caesalpiniaceae) или кампилотропные (Fabaceae), с двойным или иногда (некоторые Fabaceae) с простым интегументом и крассинуцеллятными. Эндосперм нуклеарный. Плод – обычно боб. Семена с прямым большим зародышем и без эндосперма или с очень скудным эндоспермом, на коротком или удлинённом фуникулусе, который нередко образует более или менее мясистый ариллус (строфиоль).

В порядок Fabales входят 3 очень близких семейства, которые многими авторами рассматриваются лишь как подсемейства большого семейства Fabaceae.

Семейство Бобовые – Fabaceae

Самое подвинутое и самое обширное в порядке Fabales семейство Fabaceae (490 родов и около 12000 видов), широко распространено как в тропических и субтропических странах, так и в умеренных и холодных областях. Наряду с деревьями и кустарниками имеется много травянистых форм; стебли часто вьющиеся или цепляющиеся усиками.

Цветки обычно сильно зигоморфные, «мотыльковые», редко актиноморфные. Чашечка сростнолистная. Лепестков 5, свободных, нисходяще-черепитчатых: самый верхний, или задний, лепесток, или «парус», является самым большим и охватывает в бутоне два боковых лепестка, или «крылья»; последние, в свою очередь, охватывают оба передних лепестка, срастающиеся или смыкающихся вместе в киль венчика (называемый часто лодочкой). Тычинок 10, редко 9-5. Микроспоры одиночные.

Гинецей мономерный. Завязь верхняя. Семена часто с очень твердой семенной кожурой. Семязачатки кампилотропные. Фуникулус короткий.

Плод – боб, однако форма и размеры его могут быть самыми разнообразными. Большинство бобов вскрывается двумя створками, разбрасывая семена, однако у ряда родов, например у клеверов, число семязачатков и семян сокращено и плод перестает раскрываться. Есть виды с вздутыми плодами, распространяемые ветром (некоторые астрагалы), или с крючками, то есть зоохоры, четковидные, разламывающиеся на членики и т.д.

Корневые системы мотыльковых характеризуются мощно развитым стержневым корнем, иногда достигающим колоссальной глубины (до 20 м у пустынного *Alhagi* – верблюжьей колючки). Корни обычно содержат много склеренхимных элементов.

Практическое значение семейств огромно. Отличительной особенностью многих, особенно травянистых растений, живущих в умеренной зоне, является присутствие на корнях анаэробных азотфиксирующих бактерий (виды рода *Rhizobium*). Бактерии питаются за счет корневых выделений растений, а растения получают от них азотсодержащие вещества, которыми при отмирании органов бобовых растений обогащается почва. Бобовые применяют в качестве зеленого удобрения и в севооборотах (люпины).

Для биохимии этого семейства характерно накопление белка в семенах и в зеленых частях растений, отсюда большое количество пищевых и кормовых растений (*Glycine* – соя, *Pisum sativum* – горох, *Vicia faba* – бобы русские, *Phaseolus vulgaris* – фасоль, *Lens culinaris* – чечевица, *Arachis hypogaea* – земляные орешки). Крупные и яркие цветы многих из них делают их декоративными растениями, есть и лекарственные (*Glycyrrhiza glabra* и *G. uralensis* – солодка, *Thermopsis lanceolata* – термopsis, донник), красильные (*Indigofera tinctoria*) и растения с ценной древесиной (род *Pterocarpus* – сандаловое дерево, род *Dahlbergia* – черное дерево).

Род *Trifolium* – клевер. Многолетние и однолетние растения с тройчатосложными (редко с пальчатосложными из 5-9 листочков) листьями; цветки белые, розовые или желтые, мелкие, в головчатых соцветиях. Боб кожистый, обратнойцевидный или линейный. Крупный род, виды которого распространены главным образом в умеренной и субтропической зонах северного полушария.

Род *Vicia* – горошек, или вика. Многолетние, редко однолетние растения, ось листа заканчивается усиком, тычиночная трубка на верхушке «кососрезанная».

Род *Lathyrus* – чина. Многолетние травы с парноперистыми листьями, ось листа заканчивается усиком или шипиком. Цветки немногочисленные. Тычиночная трубка на верхушке «прямосрезанная».

Род *Medicago* – люцерна. Многолетние и однолетние травы, редко полукустарники. Листья тройчатые. Боб серповидной или почковидной формы с немногими семенами.

Род *Astragalus* – астрагал – самый крупный в семействе, насчитывает 1500 видов (во флоре бывшего СССР более 8000 видов). Один из наиболее крупных родов семейства. Многолетние и однолетние травы, полукустарники, реже кустарники с непарноперистыми (редко простыми) листьями. Цветки в кистевидных, реже в головчатых соцветиях. Венчик фиолетовый, желтый, реже белый. Лодочка тупая, бобы разнообразной формы, перепончатые или кожистые, одногнездные, полудвугнездные или двугнездные. Распространены в основном в степных, пустынно-степных и горных районах. Встречается также в Арктике. В лесной области редки (рис.4).

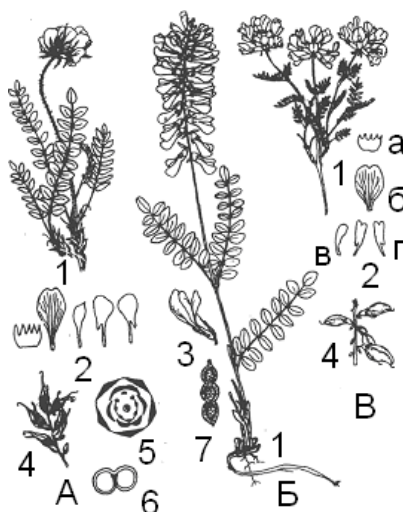



Рис. 4. Бобовые.

А – *Oxytropis sordida*; Б – *Hedysarum austrosibiricum*; В – *Astragalus kaufmannii*; 1 – общий вид; 2 – части цветка; 3 – цветок; 4 – плоды; 5 – диаграмма цветка; 6 – боб в разрезе; 7 – боб.

Род *Oxytropis* – остролодочник. Многолетние травы или полукустарники, редко кустарнички с непарноперистыми или мутовчатыми листьями. Для цветка характерна лодочка, переходящая на верхушке в остроконечие (шипик). Азиатский род (рис.19).

Род *Caragana* – карагана. Кустарники с желтыми, редко белыми или розовыми цветками. Листья очередные парноперистые, с расставленными листочками, или пучковато-сложные (с веерообразно сближенными листочками). 9 тычинок, сросшихся в незамкнутую трубку. Одна свободная. Бобы сидячие. Представители рода растут в Европе, Азии, в степях Южной Сибири, Монголии, играют ценообразующую роль.

Вопросы для самостоятельной работы

1. Объясните, почему порядок Рутоцветные считают линией развития, параллельной Розоцветным?
2. Дайте общую характеристику семейства Рутовые. Какие существуют направления эволюции таксона?
3. Дайте общую характеристику семейства Аралиевые.
4. Заполните таблицу 3. 

Порядок Зонтикоцветные (Umbelliflorae, Apiales)

Название происходит от латинского слова «umbella» - зонтик. Обычно это травы с простыми листьями, без прилистников. Цветы в простых или сложных зонтиках двуполые, энтомофильные, четырёхкруговые, 4-5 -членные, чашечка часто редуцирована, венчик свободнолепестной. Пестик один, из двух плодолистиков, завязь двухгнездная, нижняя, с расширенным основанием столбика.

Порядок объединяет три семейства: Аралиевые, Зонтичные и Кизиловые. Из них мы будем рассматривать семейство зонтичные (Umbelliferae, Apiaceae).

Семейство содержит более 200 родов и около 3000 видов обитающих в основном в северной умеренной зоне. Во флоре Узбекистана распространены 70 родов и более 200 видов, в основном однолетние, двулетние и многолетние травы.

Листья простые, дважды-трижды перисторассеченные. Корни часто утолщенные (Морковь, петрушка, болиголов и др.) Зонтики и зонтики с прицветниками, иногда без них.

Околоцветник чаще простой, из-за недоразвития чашечки. Цветы 5-ти- членные, актиноморфные, белые, желтые, редко красные, но никогда не бывают синими.

Формула цветка: $K_{5-0}C_5A_5G_2$. Плод семянка с продольными ребрышками, между которыми проходят каналы с эфирным маслом.

Растения содержат эфирные масла, смолы, алкалоиды. Среди них много пищевых, лекарственных, технических, медоносов, сорняков и ядовитых растений.

Одним из главных родов Зонтичных является род ферула (*Ferula*) с 150 видами, из которых 45 видов растут во флоре нашей Республики.

Наиболее характерным видом рода является ф. вонючая (*F. assafoetida*)-многолетний монокарпик с толстым корнем, содержащим ценную техническую и лекарственную смолу. Типичное растение чуля и адыра Узбекистана и Центральной Азии. Кроме рода ферула чаще встречаются синеголовники (*Eryngium*), скалигерии (*Scaligeria*), буниум (*Bunium*) тургенеция (*Turgania*), пустыноморковник (*Eremodaucus*) и многие другие.

Из культурных растений к этому семейству относятся морковь (Даисис) укроп пахучий (*Anethum graveolens*), петрушка посевная (*Pimpinella anisum*) и ряд других. Дикорастущие и культурные зонтичные весьма ценны как пищевые и лекарственные растения. Но среди них имеется ряд опасных ядовитых видов, как болиголов пятнистый (*Conium maculatum*), вех ядовитый (*Cicuta virosa*). Соком из листьев болиголова пятнистого был отравлен великий греческий философ Сократ, так как он содержит алкалоиды кониин, конгидрин, метилкониин, оказывающие удушающее действие на дыхательные центры человека.

Ископаемые остатки Зонтичных известны из отложений четвертичного периода.

Из трех семейств порядка сравнительно молодым является зонтичные, однако их происхождение остается не ясным. Ряд признаков зонтикоцветных сближает их с терпентинными, бересклецевыми и крушиноцветными с одной стороны, и возможно сходство зонтичных с розоцветными с другой стороны, на основании выраженной тенденции у последних к образованию нижней завязи.

Порядок Трубочкоцветные (Tubiflorae) объединяет больше 30 семейств: Среди них 3 семейства гетеротрофные и одно насекомоядное. Представители обычно травы, в тропиках есть и деревья с простыми листьями без прилистников. Цветы актиноморфные, зигоморфные, со сростнолепестным венчиком. Тычинок от 2 до 5. Пестик один, из 2 плодолистиков, завязь верхняя, 2-х гнездная. Общая формула цветка $K_{(5)}C_{(5)}A_5G_2$. Плод-коробочка, орешек, ягода. Указанные признаки и наличие подпестичного нектарного диска сближают порядок Трубочкоцветных с порядком Розоцветных, с которым он и связан филогенетически.

Главнейшими семействами по количеству видов и распространенности являются Паслёновые, Бурачниковые, Губоцветные, Заразиховые и другие.

Семейство Бурачниковые (Boraginaceae)

Семейство содержит около 100 родов и 1800 видов, во флоре Узбекистана 32 рода и 120 видов. Виды чаще многолетние и однолетние травы, жестковолосистые, от жестких щетинок сидящих на белых бугорках (у *Echium* у *Anchusa*), но виды рода риндера совершенно голые растения.

Стебли круглые, ребристые; листья очередные, сидячие, цельнокрайние. Соцветие завиток, энтомофилы, также наблюдается автогамия; часто наблюдается диморфная гетеростилия. Околоцветник двойной, сростнолистный, правильный, иногда зигоморфный (у синяка), пятичленный (иногда 4 членный). В зеве венчика обычно чешуйки или волоски, защищающие пыльцу от воды или насекомых. У некоторых видов наблюдается смена окраски лепестков, что регулирует привлечение насекомых. Формула цветка $K_5C_5A_5G_2$. Плод-4 орешка, гладкие или чаще с шипиками (зехория).

Растения очень важные медоносы, обычно с цветками синих оттенков, привлекающими пчел; есть также сорняки, декоративные и ядовитые. В Узбекистане распространен ряд своеобразных родов.

Род Гелиотроп (*Heliotropium*) с видами. Одно-и многолетние травы с опушением зева и трубки с внутренней стороны, растущие в чуме и адыре, летневегетирующие растения. Чаще встречаются г. толстоплодный (*H. dasycarpum*)-многолетник, распространенный на равнинах, предгорьях, в песках, зимой поедается овцами и верблюдами; г. опушенноплодный (*H. lasiocarpum*), -однолетняя сорная трава, особенно богарных зерновых посевов, ядовитое растение, вызывает заболевание печени животных и человека называемое токсическим гепатитом; г. перуанский (*H. peruanicum*) однолетнее декоративное растение.

Род Триходесма (*Trichodesma*) с одним видом, многолетняя трава –триходесма седая (*T. incanum*). Это стелющееся растение, с густоопушенными очередными листьями. Цвет венчика изменчив в разные этапы цветения, сорняк, ядовит. Чаще встречаются в чуме, адыре, среди богарных зерновых. Над изучением систематики семейства бурачниковых Узбекистана работал академик Закиров К.З. Им описан ряд новых видов и триб этого семейства, он монограф семейства Бурачниковых Узбекистана.

В семейство также входят такие роды, как лаппула (*Lappula*, 9 видов) литоспермум (*Lithospermum*, 2 вида), асперуга (*Asperuga*, 1 вид), кривоцвет (*Lycopsis*), линделофия (*Lindelofia*, 5 видов) и ряд других.

Семейство Заразиховые (*Orobanchaceae*)

Одно-и многолетние обязательные корневые паразиты культурных и дикорастущих растений. Корни целиком превращены в присоски, Стебель простой, с чешуйчатыми, желтоватыми листьями, цветками в колосе. Чашечка двулистная, венчик двугубый, голубой, жёлтый. Плод- коробочка с мелкими семенами. Формула цветка $K_{(2-5)}C_{(5)}A_4\bar{G}_1$.

Главный род-заразиха, волчок (*Orobanche*) с 150 видами паразитирующими на корнях двудольных растений, особенно представителей тыквенных, пасленовых, губоцветных, астровых и т.д. Во флоре Узбекистана встречаются роды заразиха (*Orobanche*) с 13 видами и цистанхе (*Cistanche*) с 7 видами. Количество растений хозяев на сегодняшний день больше видов. (Кабулов Дж.Т.). Заразиховые Средней Азии подробно изучены проф. Кабуловым Дж.Т. и его учениками. Им описан ряд новых видов, подвидов и рас этого злостного паразита. В Узбекистане больше распространены з.египетская (*O. aegyptiaca*) и з.подсолнечниковая (*O. Cumana*).

Род цистанхе (*Cistanche*)- многолетние травы, с мощными до 1 м стеблями. Цветы желтые, соцветие колос. Чаще встречаются Ц.желтоцветная и ц. Сомнительная, паразитирующие на корнях тамариксов, джузгунов и ферул. Семейство филогенетически связано с норичниковыми, среди видов последних имеются ряд полупаразитных растений.

Семейство Пасленовые (*Solanaceae*)

В семействе 80 родов и до 3000 видов, особенно распространенных в тропиках Америки, их в Узбекистане 7 родов с 25 видами. Преимущественно травы, в тропиках есть и древесные формы. Листья простые, очередные (в -верху стебля супротивные)

Цветы пазушные или в завитках, околоцветник двойной, сростнолистный. Формула цветка типичная для порядка. Плод многосеменная ягода или коробочка.

Это очень важные пищевые и кормовые, технические, лекарственные растения, есть декоративные и сорняки.

Род Паслен (*Solanum*), включает до 1300 видов, в том числе в Узбекистане 7 видов. Виды рода одно- и многолетние травы, цветки в завитках, с колесовидным отгибом. Из дикорастущих видов имеются паслен черный (*S.nigrum*), п. красный (*S.rubrum*)-однолетние сорняки поливных земель и п.сладкогорький (*S.dulcamara*)-полукустарник с приподнимающимся стеблем, растущий по берегам рек, каналов и сбросов. Плоды богаты витамином С.

В культуре разводятся картофель и баклажан. Картофель (*S.tuberosum*)-многолетняя трава из Южной Америки. В Европу завезен в 1565 году, в Италию. (картофель – по итальянски «tartufolo» - трюфель, из-за сходства клубней с подземным грибом трюфелем).

В Россию он привезен Петром Первым (около 1700 г) из Голландии. В настоящее время выведено более 2000 сортов. Важнейшее пищевое и техническое растение. В Узбекистане районированы такие сорта как , в том числе выведенные местными селекционерами

Род дурман (*Datura*) с 15 видами, во флоре Узбекистана 4 вида. Больше других распространен дурман обыкновенный (*D.stramonium*) однолетний крупный сорняк. Листья простые, цветы одиночные, стебель до 10-12 см. Плод-коробочка, покрытая шипами, раскрывающаяся четырьмя створками. Дурман дурно пахнущее ядовитое растение. Содержит алкалоиды атропин, гиосциамин, скополамин, применяемые в медицине.

Род Белена (*Hyoscyamus*) с 11 видами, в Узбекистане 5 видов, из которых наиболее распространена белена черная (*H.niger*) -ядовитое двулетнее растение, рудеральный сорняк. Плод- двухгнездная коробочка.

Род табак (*Nicotiana*) содержит около 50-70видов, распространенных преимущественно в Северной Америке, где и возникло табакокурение. Во флоре Узбекистана дикорастущих видов рода нет.

Практическое значение имеют настоящий табак (*N.tabacum*), махорка (*N.rustica*) и душистый табак (*N.affinis*).

Сорта первых двух видов содержат сильное ядовитое вещество – никотин, вредный для организма человека. Путем окисления никотина получают никотиновую кислоту, то есть витамин РР. Душистый табак-однолетнее декоративное растение. Кроме этого, часто в цветниках можно встретить петунию (*Petunia hybrida*)- гибрид двух южноамериканских видов.

В Узбекистане из кустарниковых форм семейства встречаются род дереза (*Lycium*) с 4 видами, из которых более распространена дереза русская (*L.ruthenicum*),- лекарственное растение, растущее в прибрежных лессовых холмах Зарафшана, на солонцеватых землях, во второй террасе поймы реки.

Среди паслёновых есть и ряд других культурных растений, как помидор (*Lycopersicum esculentum*), перец стручковый (*Capsicum aninuum*), физалис обыкновенный (*Physalis alkkekengi*) используемые человеком.

Семейство Губоцветные (*Labiatae, Lamiaceae*)

Название имеет латинское происхождение от «labium»-губа, и от названия рода *Lamium*. Одно из крупных семейств цветковых растений, содержит больше 300 родов и до 3500 видов, из них в Узбекистане 40 родов и более 210 видов. Виды семейства-травы, одно, многолетники, полукустарники, редко в тропиках деревья. Стебель четырехгранный, листья супротивные, простые, цельные, богатые эфирными маслами. Цветки двуполые, в ложных мутовках, колосьях, околоцветник двойной, сростнолистный, 5-членный. Формула цветка $Ca_{(5),(3+2)}Co_{(2+3)}A_{4,2}G_{(2)}$ Плод-4 орешка.

Губоцветные-важные лекарственные, технические, декоративные, пищевые растения, ядовитых нет.

Во флоре Узбекистана распространены ряд важных родов и видов семейства Губоцветных.

Род Мята (*Mentha*) с 4 видами характерной формулой цветка $K_{(5)}C_4A_4G_2$. Все виды с эфирными маслами. Многолетние корневищные травы, чаще встречаются дико м.азиатская (*M.asiatica*) и м. длиннолистная (*M.longifolia*). Культивируются перечная мята (*M.piperita*) и мята курчавая (*M.crispa*). Эфирные масла. мяты богаты ментолом и линалом, применяемые в медицине, пищевой промышленности и парфюмерии.

Род Шалфей (*Salvia*; лат «*Salvare*»-лечить). В составе рода около 500 видов, в Узбекистане 17 видов. Многолетние травы и полукустарники, венчик двугубый, тычинок 2. Распространены в адырах и тау. Весьма приятно пахнущие, лекарственные растения. В стране наиболее распространен шалфей мускатный (*S.Sclarea*),- многолетняя трава, цветущая со второго года жизни Соцветие-метёлка, цветы крупные, бледнорозовые, розовые . Растет на богаре, в садах, в долинах горных речек и склонах гор, среди кустарников. Кроме него также имеются такие виды, как ш.пустынный, ш.колючий, ш.длиннотрубчатый и.др. Монографом рода шалфей Узбекистана и Средней Азии является Махмедов А. По его данным в Средней Азии 36 видов.

Из однолетних декоративных форм культивируется шалфей блестящий (*S.Splendens*) родом из Америки.

Род Зизифора (*Ziziphora*) характеризуется 13 жилками на чашечк

е, двугубым венчиком, наличием двух тычинок и содержанием эфирных масел. В нашей стране распространены 7 видов этого рода. Из однолетних видов чаще встречаются з.персидская и з.тонкая, встречающихся от чуля до предгорий. В горах больше з.цветоножковая (*Z.pedicellata*)- многолетняя трава с одревесневшими стеблями, бледнофиолетовыми цветками в скученных соцветиях.

Род Душица (*Origanum*) во флоре Узбекистана представлен только одним видом- душицей мелкоцветной (*O.thyttanthum*). Она многолетняя трава, богатая эфирными маслами. Лекарственная.

Род Зопник (*Phlomis*) с 20 видами. Многолетние летневегетирующие травы чуля, адыра и тау. Чашечки трубчатые, венчик со шлемовидной верхней и трёхраздельной нижней губой. Стебель и листья покрыты желтоватым опушением или голые, белые, блестящие. Более распространены з.бухарский, (*Ph.bucharica*), з.коровяковидный (*Ph.thapsoides*), з.линейнолистный (*Ph.linearifolia*) и др. Сухая надземная часть охотно поедаются скотом в зимний период.

Род эремостахис (*Eremostachys*) с 36 видами, растения чуля, адыра и тау. Многолетние травы с крупными бледножёлтыми, розовыми, бледнорозовыми двугубыми цветками, верхняя губа куполообразная, нижняя трёхраздельная, орешек трёхгранный. В корнях имеются реповидные, четковидные или клубневидные утолщения. На равнинах широко распространен э.губастый (*E.lablasa*).

Базилик серый (*Ocimum basilicum*)- однолетняя трава, встречается только в культуре, с многочисленными сортами и формами. Родина -тропическая Азия. Ценная эфиромасличная культура, применяемая в медицине, парфюмерии, и как пряное растение. Из эфиромасличных также разводится и, иногда, дичает Melissa лекарственная (*m.officinalis*).- Многолетник с эфирным маслом лимонного запаха и бледно-желтыми цветками.

Порядок Колокольчиковые (*Campanulales*)

Высший по строению цветка порядок Цветковых растений-сростнолистный венчик, частично сросшиеся тычинки, нижняя завязь, один покров семяпочки.

Филогенетически этот порядок связан с Тыквоцветными. В порядке главных семейств 3, Колокольчиковые, Лобелиевые, Сложноцветные.

Семейство сложноцветные (Compositae, Asteraceae).

В семействе (по Энглеру, 1964) 920 родов и 19.000 видов-почти десятая часть всех видов цветковых растений и составляют 13-15 % флор Кавказа, Европы, Средней Азии, Узбекистана. Представители семейства распространены по всей земле. Семейство характеризуется большой амплитудой экологических приспособлений, но в нём больше представителей с ксероморфным строением, что связано с филогенетической высокой организацией.

Это травы, в большинстве многолетние, но в тропиках есть и древесные виды (р. *Senecio*).

Листья прикорневые или стеблевые, очередные, простые, иногда непарно перисторассеченные на нитевидные доли; голые или опушённые многоклеточными волосками.

Цветки собраны в корзинки, представляющих очень сложный и совершенный тип соцветия (кисть, метелка, щиток). Корзинки окружены оберткой из прицветников. Цветоложе соцветия расширенное, плоское и выпуклое с покровными листочками в виде пленок или щетинок, как и обертка являются изменёнными верхушечными листьями.

Цветки разные-двуполые или однополые, у некоторых иногда бесполое, энтомофильные, иногда анемофильные (полынь) Околоцветник двойной, но чашечка обычно отсутствует или редуцирована и имеет вид пленчатой коронки зубчиков, чешуек, чаще же хохолка из волосков.

Венчик сrostнолепестной, редко четырёхлепестной и может быть четырех основных видов.

1) Правильный, трубчатый (двуполые), 2) неправильный язычковый, пятизубчатый (двуполые), 3) неправильный, ложноязычковый недоразвитой губой и трехзубчатой губой, 4) неправильный воронковидный (у василька) . В связи с этим корзинки тоже разные по составу цветков.

Тычинок пять, приросших нитями к венчику, с пыльниками, спаянными в трубку. (у дурнишника не спаяны). Пестик один, из двух плодолистиков, завязь нижняя. Плод-семянка, часто с хохолком из волосков или щетинками. Общая формула цветка $Ca_0Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Роды семейства отличаются друг от друга расположением и строением листьев, обертки, соцветий, цветоложа, строением отдельных цветков корзинки и т.д.

Важные лекарственные, технические, кормовые, пищевые и декоративные растения. Есть и злостные сорняки.

По строению цветка и соцветий семейство сложноцветные разделяется на два подсемейства: Трубочкоцветные и язычкоцветные.

Подсемейство Трубочкоцветные (Tubuliflorae).

Цветки все или только внутренние трубчатые, почти всегда двуполые. Млечного сока нет. Подсемейство для изучения удобно делить на две группы: Цинаровые и Дисконосные.

Цинаровые (Cynarea). Характерные признаки: обвёртка многорядная, черепитчатая, иногда вытянутая на конце в плёнчатый придаток или колючку, все цветы трубчатые, хохолок простой, перистый или отсутствует.

Род Бодяк, осот (*Cirsium*), около 90 видов, в Узбекистане 9 видов, двулетние и многолетние травы. Листья перистораздельные с колючками, корзинки грушевидные, цветы двуполые, розовые, хохолок перистый. Цветоложе плоское, сорняки поливных земель. Более распространены б.желтоваточешуйный (*c.ochrolepideum*)злостный корнеотпрысковый сорняк и б. ланцетолистный (*c. lanceolatum*)- двулетнее растение, отличается от первого вида перисторассечёнными, покрытыми густыми колючками листьями.

Род Сафлор (*Carthamus*)-однолетние колючие травы, стебли голые, листья кожистые, колючезубчатые, цветы жёлтые, красные в одиночных корзинках. Семянки четырёхгранные. Во флоре Узбекистана 4 вида. Из дикорастущих более распространены с. туркестанский (*C.turcestanicus*) и с. колючий (*c.oxycantha*). Культивируется сорта сафлора красильного (*C.tinctoria*). Древнее красильное растение, лепестки красные, содержат красящее вещество картамин. В семенах до 37% ценного пищевого и технического масла. По данным Шостаковского С.А.(1971) сафлор происходит от *C.dyspicola*-реликта Средней Азии и частично Закавказья.

Род Василек (*Centaurea*), около 500 видов, 14 видов во флоре Узбекистана, как в. приплюснутый (*C.depressa*), в.растопыренный (*C.squarrosa*), в.иберийский (*C.iberica*) и другие.

Дисконосные (*Corymbiferae*) Листья, соцветия, обертка, цветоложе и хохолок различны. Обычно наружные цветки одной окраски, внутренние- другой, внутренние цветки двуполые, наружные-неправильные, ложноязычковые, пестичные или стерильные. Сюда относятся больше родов, чем к цинаровым.

Род Тысячелистник (*Achillea*) виды многолетние травы со своеобразным запахом. Листья дваждыперисторассеченные, корзинки мелкие в щитках. Цветки розовато-белые, желтые, наружные ложноязычковые, пестичные. Семянки без хохолка. В роде около 100 видов, а в Узбекистане 5 видов, такие как т.обыкновенный (*A.millefolium*), т.сантолинский (*A.santolina*) и др.

Род Девясил (*Jnula*) -одно-, многолетние травы (иногда двулетники). Корзинки полушаровидные, цветы желтые, краевые ложно-язычковые, пестичные, внутренние трубчатые, двуполые. Во флоре Узбекистана 9 видов. Среди них есть ценные лекарственные как, д.высокий (*J.helenium*), д. крупнолистный (*J.macrophylla*) и другие. В корнях содержится до 13-27 % инулина.

К подсемейству трубчаточетных также относятся роды ромашка, пупавка, чертополох, пиретрум, полынь, и многие другие.

Подсемейство Язычкоцветные (*Ligrliflorae*).

Растения с цветками только язычковыми, двуполыми, содержат млечный сок.

Род Одуванчик (*Taraxacum*)- многолетники с толстым корнем, розеткой прикорневых листьев. Корзинки одиночные, с двурядной оберткой. Цветы желтые с хохолком из простых волосков. Лекарственные растения, распространённые повсюду. В Узбекистане 26 видов. Наиболее распространённый вид о.лекарственный (*T.officinalis*). Известное лекарственное и овощное растение.

В горах растёт о.горный (*t.montana*)

Из каучуконосов к этому подсемейству относятся как-сагыз (*T. Кок-saghyz*)-многолетняя трава с несколькими корзинками, прижатыми внешними листочками обертки, бледножелтыми цветками. В корнях содержит до 20 % каучука. Главный каучуконос в Узбекистане. Открыт Родиным в Тянь-Шане.

Род Козелец (*Scorzonera*)- многолетние травы, сходные с одуванчиком, но с многорядной оберткой и хохолком из перистых волосков. Род содержит более 100 видов, в Узбекистане 17 видов, каучуконосы. Главный вид рода козелец тау-сагыз (*S.tau-saghyz*), живет до 100 лет с линейноланцетными листьями, в корне содержит до 30-40 % каучука. Открыт русскими ботаниками в 1929 году в горах Каратау. Кроме него также широко распространены к. Узбекстанский (*S.uzbekistanica*), Козелец колючевистый (*S.acanthocloda*), к. крохотный (*S.pusilla*) и др. Последний вид в корнях с клубневидным утолщением, сладкий, съедобный.

Род Козлобородник (*Tragopogon*) дву-, многолетние травы. Все цветы в корзинке язычковые, пятизубчатые, двуполые. Обертка однорядная со сросшейся нижней частью. Хохолок перистый. Семянки шершавые, изогнутые. Во флоре Узбекистана 10 видов. Чаще встречаются к. маликский (*T.malicus*)-, многолетник, к.головчатый (*T.capitatus*)-двулетняя трава. Оба вида каучуконосы.

К этому подсемейству также относятся роды цикорий, осот, латук, и многие другие. Среди видов сложноцветных имеются много культурных растений, играющих весьма важную роль в жизни человека, такие как подсолнечник однолетний (*Helianthus annua*), т. клубненосный (*H.tuberosus*), сафлор красильный (*Carthamus tinctoria*); каучуконосы, декоративные многолетние и однолетние травы (георгины, космея, астры); лекарственные (мать-и-мачеха, одуванчик, цикорий, девясил, ромашка аптечная и др.)

Среди них много опасных сорняков как, горчак ползучий, бодяк желтоваточешуйный, дурнишники и т.д.

Систематическое положение семейства сложноцветных окончательно не установлено. Большинство систематиков связывает это семейство филогенетически с семейством колокольчиковых, соединяя их в один порядок. Но Козо-Полянский выводит сложноцветные из зонтичных, а зарубежные ученые Бентам и Бесси связывают с Мареноцветными, например с семейством Ворсянковых.

Вопросы для контроля.

- 1.Характерные признаки семейства зонтичных.
2. О характеризуйте семейство маковых, назовите подсемейства.
- 3.Характерные признаки и дикорастущие виды паслёновых.
- 4.Работы к З.Закирова по изучению бурачниковых Узбекистана.
- 5.Характерные признаки семейства Губоцветных.
- 6.Взгляды на происхождение и филогенетические, связи сложноцветных (Буш, Козо-Полянский, Бесси, Бентам).

Лекция-№ 13

ТЕМА: КЛАСС ЛИЛИЕВИДНЫЕ (LILIOPSIDA), ОДНОДОЛЬНЫЕ (MONOCOTYLEDONEAE)

Цель лекции: Ознакомиться с классами лилиевидные (*liliopsida*), однодольные (*monocotyledoneae*). Дать понятие о семействах и их морфологии, экологии, распространении и хозяйственного значения.

Основные вопросы:

- 1.Роль Однодольных в растительном мире Земли. Происхождение однодольных и их классификация.
- 2.Порядок болотниковидные, или Частухоцветные (*Helobiales*, *Alismatales*). Главные представители, строение, распространение.

- 3.Порядок Лилиецветные (Liliflorae, Liliales), главные семейства и их представители, значение.
- 4.Порядок Осокоцветные (Cyperales), характеристика, главные роды и виды, значение.
- 5.Порядок Чешуецветные, пленкоцветные (Glumiflorae, Graminales, Poales).

Краткое изложение основных учебных материалов:

Однодольные (Monocotyledoneae) объединяют около 25 % всех видов и семейств Цветковых растений и менее 13 % порядков, т.е. малочисленнее чем двудольные. В классе в настоящее время 4 подкласса, 104 семейств, 3000 родов и около 63000 видов. Иногда на лугах, степи, саваннах они могут преобладать над двудольными по числу видов и главное по числу индивидов.

Однодольные, в большинстве, травы, но среди них есть и неветвящиеся деревья, как бамбуки, драцены, пальмы и др. Вторичное утолщение у них происходит путем образования новой меристемы, возникающей в периферической части стебля.

Однодольные имеют тесную родственную связь с двудольным. Иногда между ними невозможно найти резкую грань. Даже различие в организации зародыша не всегда выдержано. Известно немало двудольных растений с одной семядолей: чистяк (*Ranunculus ficaria*), хохлатка (*Corydalis*), некоторые зонтичные и др. Хотя и очень редко, но встречаются однодольные с двумя семядолями (*Agapanthus umbellatus* из лилейных, *Calacosia antiguarum* из аронниковых). Эмбриологические данные свидетельствуют, о том, что Однодольные произошли от Двудольных. На ранних стадиях развития зародыши одно- и двудольных похожи, на известной ступени формирования и у тех и у других намечается заложение зачатков двух семядолей. У однодольных один из зачатков двух семядолей, растет быстрее, оттесняя при этом вторую практически исчезающую семядолю. Можно предположить, что однодольность зародыша есть результат резко выраженной гетерокотилии – разницы в ходе развития и в величине двух семядолей предков однодольных.

В разнообразии однодольных отмечается три особенные группы: 1) водные однодольные, у многих из которых имеется апокарпный гинецей, 2) растения с мелкими, нередко редуцированными цветками, объединенными в соцветия, как у зонтичных или сложноцветных из двудольных 3) прочие однодольные.

Из многочисленных порядков и семейств Однодольных мы будем рассматривать всего 4 наиболее распространенных и различных по строению вегетативных и генеративных органов.

Порядок Болотниковые (Helobiae). Название от греческого «helos» – болото, «bio» – живу.

Порядок стоит в начале класса однодольных и многими учеными выводится непосредственно из Многоплодниковых в виду многих общих признаков: цветки обычно полукруговые (гемициклические), правильные, завязь верхняя, семя без эндосперма. Названные признаки в большинстве простые, которые считаются вторичными. Водный образ жизни также является вторичным.

Некоторые систематики считают, что Болотниковые возникли из Лилиецветных, допускается возникновение обеих порядков параллельно от общих двудольных предков. Порядок Болотниковые объединяет 7 семейств.

Семейство Частуховые (Alismataceae).

В нем более 70 видов, из которых в Узбекистане распространено 2 рода с 4 видами. В основном растения болот, озер и переувлажненных мест. Многолетние травы с прикорневыми листьями. Цветы в соцветиях, двуполые, энтомофильные, с формулой $K_3C_3A_{6,\infty}G_{\infty}$. Плод-сборная семянка, хорошо развито вегетативное размножение зимующими почками на корневищах.

Род Частуха (*Alisma*) представлен в Узбекистане 3 видами. Частуха, подорожник водяной (*A.plantago-aquatica*) – с клубневидным, богатым крахмалом корневищем, подводные листья линейные, а надводные яйцевидные. Цветы более двуполые, в метелках с 6-тычинками. Корневище съедобное в печеном виде, свежее – ядовито, порошок его народное лекарственное средство и употребляется в гомеопатии. В Узбекистане также распространены частуха ланцетолистная (*A.lanceolatum* Wetten) и частуха Лезеля (*A.Loselii* Gorski).

Род стрелолист (*Sagittaria*) с одним видом *S.Sagittifolia*, с подземными клубеньками, подводными линейными и надводными стреловидными листьями. Соцветие – кисть, из мутовок по 3 цветка, цветки однополые, верхние-тычиночные, нижние пестичные в неопределенном количестве. Клубеньки осенью съедобны в печеном виде.

Порядок лилиецветные (*Liliflorae*, *Liliales*). Представители порядка многолетние корневищные или луковичные травы, редко деревья; листья линейные, ланцетные с параллельным или дугонервным жилкованием. Цветы одиночные, в соцветиях трехмерные, пятикратные. Плод-коробочка. Растения сухопутные и древние, например, некоторые Лилейные известны с мелового периода. В настоящее время к этому порядку относятся 9 семейств (Тахтаджян А.Л.).

Семейство Лилейные (*Liliaceae*). Семейство содержит больше 250 родов и около 4000 видов, распространенных на всех материках, особенно в Средиземноморье и Средней Азии. В Узбекистане 24 рода и 165 видов.

Обычно это луковичные или корневищные многолетние травы. Строение вегетативных и генеративных органов типично для порядка, околоцветник простой чашечковидный. Формула цветка $P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. Плод-коробочка или ягода.

В систематическом отношении семейство делят на 11 подсемейств по строению подземных побегов, клубней, луковиц и плодов.

Подсемейство Зимовниковые, Безвременниковые (*Colchicoidae*) с 10 видами. Род безвременник (*Colchicum*)-Растения с корневищами или клубнями. Пестик с тремя свободными столбиками. Плод – коробочка. В Узбекистане 2 вида безвременных кессельринга (*C.kesselringi*), б. желтый (*C.luteum*) с желтыми цветками и 3-5 листьями. Оба вида распространены в чуле, адыре и тау. Цветут ранней весной и поэтому их называют подснежниками (бойчечак).

Чемерица любелиева (*Veratrum lobelianum*)- многолетняя трава с клубневидным корневищем со стеблеобрамляющими листьями. Лекарственное и ядовитое. Отвар растения употребляют против вшей и тараканов. Растет преимущественно во влажных лугах Европейской части России и в Сибири.

Подсемейство Луковые (*Allioideae*).

Растения с луковицами, реже с корневищами. Соцветие-зонтик, до распускания в обертке из двух широких перепончатых листьев, плод-коробочка. Центральным родом семейства является род Лук (*Allium*) более 300 видами, из которых 68 видов растут во флоре Узбекистана. Они характерны специфическим запахом от эфирного чесночного масла, содержащего серу. Почти все виды богаты фитонцидами. Содержат витамины С и В Лекарственные и овощные растения. Из дикорастущих

луков чаще встречаются лук песчаный (*A.sabulosum*)- с удлинено яйцевидной луковичей, 3-4 узкими треугольными листьями, синеватые цветки в полушаровидных соцветиях; Л.Суворова (*A.Suvorovii*), лук стебельчатый (*A.Stipitatum*), Л.алатавский (*A.alatavicum*), л.пекемский (*A.pskemense*) и многие другие.



Рис. 33. Лилейные

Тюльпан моголтавский (*Tulipa mogoltavica*): 1 - общий вид. Тюльпан Геснера (*Tulipa gesneriana*): 2 - пестик; 3 - коробочка, вскрывающаяся по перегородкам. Лук репчатый (*Allium cepa*): 4 - общий вид. Алоэ (*Aloe duckeri*): 5 - общий вид. Чемерица (*Veratrum album*): 6 - цветок. Купена (*Polygonatum odoratum*): 7 - цветок в продольном разрезе; 8 - его диаграмма. Птицемлечник (*Ornithogalum*): 9 - диаграмма цветка.

Из культурных луков самый главный-лук огородный (*A.сера*) ценное пищевое растение. Листья полые, стебель вздутый. Происходит из Ирана. Лук огородный, чеснок (*A.Sativum*)- листья линейные, стебель цилиндрический облиственный, с розовыми цветками и луковичками в соцветии. Важное пищевое, лекарственное, санитарное растение. Родом из Средней Азии. Кроме них разводится, но редко лук поррей (*A.porrum*) и лук-татарка (*A.fistulosum*).

Род гусиный лук (*Gagea*)-небольшие ранневесенние эфемероиды, чаще с желтыми, иногда белыми цветками. Луковицы мелкие. Род содержит в Узбекистане 26 видов, таких как г.л. ольги (*G.olgae*), г.л.стебельчатый (*G.stipitata*), г.л. злаколистный (*G.graminifolia*) и многие другие.

Подсемейство Лилиевые (*Lilioideae*)

Растения с луковицами. Цветки одиночные или в кисти. Плод-коробочка, раскрывающаяся створками. Луковица покрыта плотными чешуями.

Главный род Лилия (*Lilium*) с 60 видами, в Узбекистане нет. В основном растут в лесах Средней полосы России и на Кавказе.

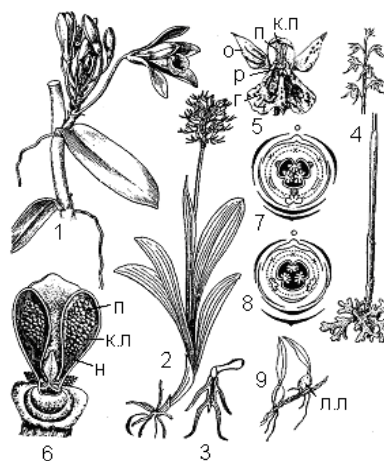


Рис. 35. Орхидеи

Ваниль (*Vanilla planifolia*): 1 – часть цветущего растения. Ятрышник обезьяний (*Orchis simia*): 2 – общий вид; 3 – губа. Ладьян (*Corallorhiza trifida*): 4 – общий вид. Пальчатокоренник крапчатый (*Dactylorhiza maculata*): 5 – цветок (г – губа; о – околоцветник; р – рыльце; п – пыльник; кл – клювик); 6 – колонка в продольном разрезе (п – поллиний; н – ножка; к.п – клейкая подушечка); 7 – диаграмма цветка. Венерин башмачок (*Cypripedium*): 8 – диаграмма цветка; 9 – схема симподиально нарастающей эпифитной орхидеи со вздутыми междоузлиями – ложнолуковицами (лл).

Род тюльпан (*Tulipa*), многолетние ранневесенние луковичные травы, с крупными цветами без особого запаха. Число видов более 120, из них 25 видов распространены во флоре Узбекистана. Одним из главных видов рода является т.Грейга (*T.greigii*) высотой 20-40 см, 3-4 листьями с розовыми пятнами яйцевидной луковицей до 40 мм в диаметре. Цветы желто-красные, иногда желтые; Т.ферганский (*T.ferganica*)- небольшие растения с желтыми цветками, с 3 листьями; Т.Кауфмана (*T.Kaufmanniana*)- луковица яйцевидная до 4 см в диаметре, цветы белые, крупные. Распространен в горах Ташкентской области. Кроме них чаще встречаются также такие виды, как т.Буткова, т.Веденского, т.Туркестанский и другие. Из тюльпанов 23 вида занесены в "Красную книгу" Узбекистана (1984 г).

Тюльпаны Средней Азии, в том числе Узбекистана обстоятельно изучены З.П.Бочанцевой (1962), в книге «Тюльпаны» (А.Шарипов, У.Пратов) дано описание с иллюстрацией 62 видов тюльпанов, распространенных в Центральной Азии и культивируемых в Ботаническом саду АНР Узбекистана.

Подсемейство Спаржевые (*Asparagoideae*)-корневищные травы, полукустарники. Во флоре Узбекистана 7 видов. Спаржа ферганская (*A.Ferganensis*)-многолетняя трава 100-150 см, высоты, с красными, шаровидными плодами. Растет на засоленных почвах. В культуре, как комнатные декоративные растения, разводятся С.перистая (*A.plumosus*) и С.Шпрангера (*A.sprengeri*). Лекарственные растения, некоторые его формы (*var.altalis*) используются в пищу как овощное растение (молодые побеги).

К этому подсемейству относятся также иглица (*Ruscus aculeatus*) и другие виды - кустарники с широкими листовидными кладодиями, распространенные в лесах южного Крыма и Кавказа; аспидистра (*Aspidistra elatior*)- корневищная, широколистная трава, декоративное растение, родом из Японии; Ландыш майский (*Convallaria majalis*) и др.

Следующими подсемействами порядка Лилиецветных также являются Смилаковые, Асфodelевые, Драценовые, представители которых во флоре

Узбекистана нет. Иногда культивируются в тепличных условиях (алоэ, драцена) как декоративные растения.

Порядок Осокоцветные (Cyperales) с одним семейством Осоковые (Cyperaceae), в котором около 85 родов и более 3000 видов. Во флоре Узбекистана осоковых насчитывается 16 родов и 90 видов.

Представители в основном распространены в умеренной и в холодной зонах, на болотах и кислых почвах. Обычно это многолетние травы внешне похожие на злаки, но отличающиеся от них рядом признаков: стебель часто 3-гранный, плотный, без узлов, листорасположение очередное, листья узкие, линейные, влагалищные. Цветки в колосках, соцветия- колос, метелка, головка, однополые, анемофильные. Околоцветника нет, тычинок 3, пестик один из 2-3 плодолистиков. Формула цветка $P_{0,6,\infty}A_3\bar{G}_{(3-2)}$, плод-орешек, иногда находится в мешочке, образованном прицветником.

Род Осока (Carex) корневищные многолетние травы, в роде около 2000 видов, в Узбекистане 43 вида. Многолетние корневищные травы с побегами плодными и бесплодными. Цветки раздельнополые, тычиночные из трех (двух) тычинок, пестичные из пестика с тремя (двумя) рыльцами. Цветы собраны в колоски, образующие сложные соцветия. Плод трехгранный или плоский орешек в мешочке. Виды рода осока, растущие в чуле, адыре ранней весной, являются ценными кормовыми растениями для скота.

Чаще других видов в глинистых пустынях Узбекистана распространены о.пустынная (C.pachystylis) о.ложноузколистая (C.stenophylla) в песчаных пустынях, о.вздутая (C.physodes) на горных склонах, о.туркестанская (C.turcistanica) и другие виды.

Род сыть (Cyperus) многолетники с метелками из плоских многоцветковых колосков. Цветы двуполые, без околоцветника. Плод – трехгранный орешек. Распространены на влажных местах и по берегам рек, озер, сорничают. Во флоре Узбекистана 8 видов. Сыть круглая (C.rotundus) широко распространённое многолетнее, корневищное сорное растение поливных земель. На корневищах имеются клубеньки с запасом питательных веществ, служащие для вегетативного размножения. Кроме сыти круглой, чаще встречаются с.скупенная (C.glomerata), с.длинная (C.Longus) и другие.

Среди сыти есть и полезные растения используемые человеком. Чуфа, земляной миндаль (C.esculentus) – растение с клубнями на мочковатых корнях содержащими до 25 % ценного пищевого масла, сахара, белка. Родина – Африка, культивируется на Северном Кавказе. Папирус (C.papyrus) сердцевина стебля в древнем Египте, Риме, Греции использовалась как «папирус» до изобретения пергамента. Родина Египет, Средиземноморье. В древности из плетенных стеблей строили лодки. Лодка Тура Хейердала тоже строилась из папируса.

Род Камыш (Scirpus) в Узбекистане 11 видов растущих на болотистых местах, по берегам озёр также растут виды родов хелеохарис (Heleocharis) 7 видов, фимбристилис (Fimbristylis) 3 вида и кладиум (Cladium) 1 вид.

Семейство осокоцветные филогенетически выводится из лилиецветных через семейство ситниковых (Juncaceae), от которых отличаются главным образом одногнездной завязью.

Порядок Чешуецветные, Пленкоцветные (Glimiflorae, Graminales) название получено от латинского “gluma” – чешуя, пленка, “flos” – цветок, “gramen” – трава.

В нем одно семейство Злаки (Gramineae, Poaceae). В семействе около 700 родов и до 8000 видов, в Узбекистане 91 род и 270 видов. Почти все виды семейства – травы. Эволюция шла от древовидных бамбуков к травянистым многолетникам, двулетникам и однолетникам.

Корни мочковатые части стебля и корневища с придаточными корнями, стебель округлый со вставочным ростом (Участки меристемы над вздутыми узлами), стебель плотный только в узлах, или у немногих на всем протяжении (кукуруза, сахарный простник, виды рода сорго), неветвистый.

Листья линейные, цельнокрайние, параллельнонервные, со влагалищами. Во влагалище есть язычок в виде пленки, волосков (защита влагалища от попадания воды, пыли, спор паразитных грибов и т.д.)

Ветвление или кущение стебля бывает только внизу над или под поверхностью земли. По типу кущения различают следующие злаки: 1) Корневищные, у которых кущение происходит под землей (пырей, тростник, костёр безостый, гумай) 2) рыхлокустовые, у которых кущение под землей и побеги растут горизонтально или косо (тимофеевка, ежа, овсяница луговая), 3) плотнокустовые – кущение над поверхностью земли и побеги растут вертикально, образуя «кучку» (ковыль, щучка, овсяница овечья, типчак).

Цветки злаков всегда в колосках одно, дву – , многоцветковых, которые в свою очередь собраны в три основных типа соцветия: 1) сложный колос 2) колосовидная метелка, султан, 3) метелка. Редко кисть (мелика) и початок (кукуруза). Колоски имеют по 2 чешуи, соответствующие оберткам зонтика или корзинки. Типичного околоцветника нет, вместо него цветковые чешуи или пленки. Формула цветка $K_0C_0A_3G_{(2-3)}$, плод- зерновка, семя с мучнистым крахмалистым эндоспермом (крахмал до 75 %). У бамбуков плод иногда бывает орешек или ягода.

Семейство злаков – важнейшее для человека из всех семейств растений оно дает хлеб, сахар, корм для скота. По данным И.Ларина в сенокосах и пастбищах злаки составляют до 30 % всего урожая, а в степях до 90 %, в лесах и горах до 50 %, в пустынях 15 % . Среди злаков много злостных сорняков как гумай, свинорой и другие. Семейство принято делить на три подсемейства: Бамбуковые, Просовые и Мятликовые.

Подсемейство Бамбуковые (Bambusoideae).

Бамбуки- это сборное название более 100 родов и более 600 видов деревянистых злаков. Они наиболее древние и простые по строению цветка, распространены и культивируются в тропиках и в субтропиках, особенно в Азии, достигая высоты до 30 метров. Бамбуки корневищные растения. Цветы трехмерные, в основном монокарпики, цветут один раз в несколько десятков лет; есть и поликарпики. Растет быстро, иногда почти до 1 метра в сутки.

Обычно ценные, особенно как технические, растения: идут на мебель, водопроводные трубы, строительный материал, на бумагу; молодые побеги съедобны. В России из рода саза (Sasa) встречаются три вида на Сахалине и Курильских островах. В Узбекистане изредка культивируются в открытом грунте и в теплицах, ботанических садах Ташкента, Самарканда.

Подсемейство Просовые (Panicoideae)

Представители травы, соцветие метелка, колосовидная метелка – султан. Колосковых чешуй больше двух, колоски одноцветковые. Из культурных растений сюда относятся род сорго, виды сорго сахарное (*Sorghum saccharatum*) – содержит в стебле до 18 % сахара; сорго вечноное; гаолиян хлебное растение: Суданская трава

(*S.sudanense*)- ценное кормовое растение, а также опасное сорное растение-Сорго аллепское (*S.halepense*). Из рода просо (*Panicum*) широко известен промисо (*P.miliaceum*)- важное пищевое растение.

Род Рис посевной (*Oryza sativa*)- самоопыляющееся однолетнее растение, важная пищевая и техническая культура. Происходит от дикорастущего риса предкового (*O.fatua*) Разводится в Юго-Восточной Азии, Индии, Китае, Центральной Азии.

Тростник сахарный (*Saccharum officinarum*)-многолетняя корневищная трава, размножается преимущественно черенками. В стебле содержится до 20 % сахара. Ценное пищевое и техническое растение. Разводится в тропиках и субтропиках. В Узбекистане на юге Республики (Сурхандарья). Кукуруза (*Zea mays*)- однолетник, высотой до 3 метров и более, однодомное, раздельнополое растение. Родина-Южная Америка, важнейшая пищевая и кормовая культура.

Щетинник (*Setaria*). Главные культурные виды чумиза (*s.italica*) важное хлебное растение; могар (*S.moharium*)- кормовое растение, оба вида имеют широкие крупные султаны. В Узбекистане распространены 3 дикорастущих вида щетинников, в основном сорняки и кормовые растения: щетинник зеленый (*S.viridis*), щетинник сизый (*S.lutescens*) и щетинник мутноватый (*S. verticillata*) засоритель хлопка-волокна.

Подсемейство Мятликовые (*Poaceae*)

Травы, соцветие-метелка, колосовидная метелка (султан или ложный колос). Колоски одно-, дву- и многоцветковые, колосковых чешуй 2, редко 1 или нет. Главный род Ковыль (*Stipa*) во флоре Узбекистана 13 видов. Многолетние дерновинные злаки с узколинейными листьями и однобочной метелкой, нижняя цветковая чешуя с очень длинной (до 35 см) простой коленчатосогнутой остью. Плод зарывается в землю из-за гигроскопических движений ости и в шерсть овец, что приводит к повреждению кожи и засорению шерсти. В Узбекистане наиболее обычны следующие виды: К.Лессинга (*S.Lessingiana*)- многолетняя дерновинная трава, высотой 40-50 см, перисто - длинной остью до 12-25 см в верхней части дваждысогнутые; к.волосистый (*S.cappillata*)-трава с простой неперистой дваждысогнутой остью. Все виды до плодоношения хорошо поедаются скотом. Ковыль скрученный (*S.tortilis*) одно – или двулетнее растение со скрученной остью до 6-10 см. Распространен на Кавказе, в Центральной Азии, растет на песчаных субстратах, каменистых склонах гор. Содержит гликозид, при расщеплении образующий синильную кислоту.

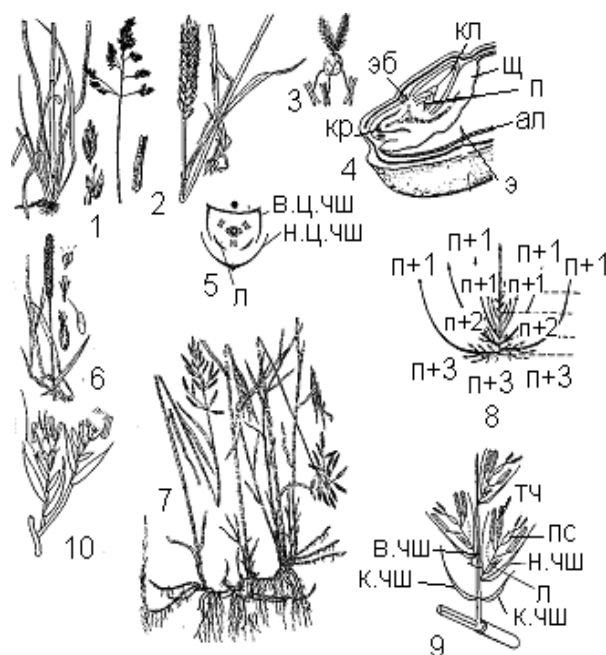


Рис. 34. Злаки Мятлик луговой (*Poa pratensis*): 1 – верхняя часть цветущего растения. Пшеница (*Triticum*): 2 – верхняя часть растения; 3 – цветок с лодикулами; 4 – зерновка в продольном разрезе (э – эндосперм; ал – алейроновый слой; кл – coleoptиль; кр – coleориза; щ – щиток; п – почечка; эб – эпибласт); 5 – диаграмма цветка (н.ц.чш – нижняя цветковая чешуя; в.ц.чш – верхняя цветковая чешуя; л – лодикулы). Лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*): 6 – верхняя часть цветущего растения. Костер безостый (*Bromopsis inermis*): 7 – двулетнее растение в июле; 8 – схема кущения лугового рыхлокустового злака (п, п+1, п+2, п+3 – порядки ветвления; 9 – схема строения трехцветкового колоска фестукоидного злака (к.чш – колосковые чешуи; н.ц.чш – нижняя цветковая чешуя; в.ц.чш – верхняя цветковая чешуя; л – лодикулы; тч – тычинки; пс – пестик); 10 – схема строения пары одноцветковых колосков соргового злака.

Род Костёр (*Bromus*) одно-, многолетние травы. Очень ценные кормовые растения, во флоре Узбекистана 16 видов, из них 4 многолетних. Характерным является костер безостый (*B.inermis*) -многолетняя трава до 30-100 см. высоты. Колоски крупные, 2-4 см. высоты, многоцветковые чешуи безостые или ости короткие. Костер безостый- дерновинный злак, основной компонент пастбищ и сенокосов. Иногда разводится в культуре. Из однолетних видов рода чаще встречаются костер Дантании (*B.Danthoniae*), к.остистый (*B.oxodon*), к.кровельный (*B.tectorum*) и другие.

Род мятлик (*Poa*) одно- и многолетние травы, с ветвистой метёлкой. Колоски розовые, 2-10 цветковые, чешуи безостые. Во флоре Узбекистана 26 видов.

Кроме м.однолетнего (*P.annua*)- сорняка поливных земель, все многолетние, луковичные или корневищные травы. Мятлик луговой (*P.pratense*)- корневищное растение, в золе много фосфора и калия.

Мятлик луковичный (*Poa bulbosa*)- дерновинный, луковичный многолетник до 20-30 см. высоты. Соцветие-метелка, в колосках вместо семян формируются небольшие луковички, - органы размножения. Широко распространен от чуля до яйлау, особенно их много в адырах. Все виды мятликов - ценные кормовые растения.

Кроме вышеназванных родов, к этому подсемейству относятся также роды овес (*Avena*), ежа (*Dactylis*), овсяница (*Festuca*), тростник (*Phragmites*), аджирек (*Cynodon*), пырей (*Agropyrum*), Рожь (*Secale*), эгилопс (*Aegilops*) и многие другие.

Среди злаковых из подсемейства мятликовых особое место занимают и имеют весьма важное значение два рода хлебных злаков Пшеница (*Triticum*) и Ячмень (*Hordeum*).

Род Пшеница (*Triticum*) с 21 видами, из которых 13 встречаются в Закавказье (по П.Жуковскому), 4 вида во флоре Узбекистана. Однолетние, иногда двулетники (озимые) с коротким язычком и многоцветковыми колосками, прижатыми к оси колоса. Ости 1-3 в каждом колоске. Пшеница – самоопылитель. Она очень древний злак, разводилась уже в каменном веке. Родина пшеницы Закавказье (13 видов), Эфиопия и Западная Азия.

К дикорастущим видам рода пшеница относятся п.двурядная, п.однорядная, п.урарту, п.хольтская и другие.

Культивируемые сорта пшениц относятся к двум видам рода, как п.мягкая (*T.aestivum* или *T.vulgare*) и п. Твердая (*T.durum*).

Пшеница мягкая с полым стеблем, широкояйцевидными притупленными колосковыми чешуями острыми, без кия и с мучнистой зерновкой. Есть яровая и озимая формы, имеются более 300 сортов. Поперечное сечение колоса округлое или четырехгранное. Содержание белков в зерне до 20 % и в этом отношении значительно превосходит пшеницы других стран и мировой стандарт, лучшие сорта «Лютесценс», «Эритроспермум», «Ферригунеум» и.мн.др. . . .

Пшеница твердая со стеблем, чаще плотным, с продолговатыми заостренными колосковыми чешуями, с килем со стекловидной зерновкой. Ости вертикальные. Дает муку, крупу, макароны. В основном сорта яровые. Лучшие сорта «Меллопус», «Гордемформе» .

Родина твердых пшениц – Средиземноморье (может быть Эфиопия). Велика роль академика Н.И.Вавилова в изучении центров происхождения видов и сортов пшениц.

Род Ячмень (*Hordeum*). В роде около 30 видов, в Узбекистане 7 видов. Из них в культуре только 2 вида: я.обыкновенный (*H.vulgare*), я. двурядный (*H.distychum*).

Чаще разводится ячмень яровой с коротким язычком и с ушками, охватывающими стебель, с одноцветковыми колосками, сидящими по 3 по обеим сторонам стержня. Колосковые чешуи шиловидные, короткоостистые, а нижняя цветковая чешуя длинноостистая. Самоопылитель. Это древнее культурное растение. 400 лет назад в Египте из него варили пиво. Ячмень обыкновенный имеет две разновидности: ячмень шестигранный (*H.vulgare* var *hexostychum*) с шестигранным сложным колосом и ячмень четырехгранный (*H.vulgare* var.*tetrastychum*) с четырехгранным сложным колосом, последний разводится чаще. Ячмень двурядный в колосе зерна расположены в два ряда. Зерна крупные, особенно пригодны для пивоварения.

Контрольные вопросы и задания:

- 1.Происхождение Однодольных, возможные предки?
- 2.Особенности в строении вегетативных органов и цветка частухоцветных.
- 3.Назовите главные семейства порядка Лилиецветных.
- 4.Что общего и какие различия осоковых от злаков?
- 5.Классификация Злаковых: подсемейства и главные представители.

Тема. ГЕОБОТАНИКА КАК НАУКА О РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ И СООБЩЕСТВЕ.

Цель лекции: ознакомить с историей, целью и задачами геоботаники.

Основные вопросы:

1. Геоботаника – это наука о растительном покрове
2. Предмет и задачи геоботаники.
3. Флора и растительный покров геоботаники.
4. Теоретическое и практическое значение.
5. Общая история геоботаники.
6. Геоботанические исследования в Средней Азии и Узбекистане.
7. Краткое содержание геоботанических работ Коровина Е.П., Закирова К.З., Гранитова И.И.

Краткое изложение основных учебных материалов: В ботанике, задача которой сводится к разностороннему изучению растительного населения земного шара, существуют два основных раздела, отличающихся по предметам (объектам), целям и методам исследования.

К первому разделу относятся ботанические дисциплины, изучающие отдельные растения и их органы-форму, строение, функции и эволюцию или систематические единицы разного ранга (виды, семейства и пр.)- распределение, генетические связи, историю, местные наборы видов (флоры) и пр. таковы морфология, анатомия, цитология, эмбриология и генетика растений, экология и физиология растений, биология развития, география растений, фитопаалеонтология, флористика, экологическая и филогенетическая систематика растений и т.д. Все вместе составляют учение о растениях, или ф и т о л о г и ю. Цель фитологии- научиться управлять растениями, т.е., учитывая их свойства и потребности, использовать их наиболее рационально.

Второй раздел составляет г е о б о т а н и к а. Ее предмет изучения не флора и отдельные растения, а растительность, т.е. различные группировки растений, в совокупности образующие растительный покров Земли. Таковы, например, лесная, луговая, болотная, степная, полевая, водная и другая растительность в ее многочисленных вариантах, различающихся по флоре, строению, внешности, местоположению и многим другим признакам. Формы сухопутного растительного покрова чередуются с формами водной растительности то в виде зарослей более или менее крупных водных растений, то в виде скопления микроскопического фитопланктона. Кроме природных форм растительности, многочисленны и формы растительного покрова, создаваемые человеком (посевы, лесопосадки др).

Цель геоботаники – познание причинностей (закономерностей) группирования растений, свойств и качеств, группировок путей к управлению ими (улучшению и увеличению их производительности, созданию новых) и рациональному использованию.

Геоботаник не только должен знать флору, как флористы, но ему приходится изучать ее во многих отношениях подробнее, чем это обычно делают флористы, и особенно с тех сторон, знание которых необходимо для понимания места и роли каждого вида в строении и жизни растительного покрова. Флористы до сих пор мало обращали внимания на корневые системы растений, экологию и фенологию растений, морфологическую изменчивость вегетативных органов, на всходы и их выживаемость, на ход накопления растительной массы, биологию размножения и

расселения растений и пр. Геоботаника должен собственными наблюдениями дополнять сведения этого рода применительно к растениям изучаемых группировок, так как именно эти сведения важны для понимания закономерностей растительности. Но такие фитологические исследования для геоботаники не самоцель, а средство к более глубокому пониманию основного своего объекта – растительности.

Элементарными единицами, на изучении которых основываются все обобщения фитологии, являются отдельные растения и их части (клетки, ткани, органы) или виды и другие систематические единицы. Элементарными единицами растительного покрова, или растительность на изучении которых основываются вся геоботаника, являются растительные сообщества или фитоценозы.

Фитоценозом называется всякая конкретная группировка растений, на всем протяжении занимаемого ею пространства относительно однородная по внешности, флористическому составу, строению, по условиям существования и характеризующаяся относительно одинаковой системой взаимоотношений между растениями и со средой обитания.

Растительные покров любой местности может быть расчленен на фитоценозы и этим его расчленение заканчивается. Дальше возможно отдельное рассмотрение лишь частей фитоценоза. Поэтому и называют фитоценозы - элементарными конкретными единицами растительности. Сходные фитоценозы объединяются в ассоциации растений аналогично объединению особей растений в виды.

Большинство геоботаников понимает фитоценоз (растительное сообщество) как конкретную, неделимую далее, основную единицу растительного покрова. За границами СНГ термин «фитоценоз» многими понимается иначе, а именно как наименование явления совместной («общественной») жизни растений. С точки зрения фитоценозом может быть назван и фитоценоз в нашем смысле, и весь растительный покров. Некоторые геоботаники (В.В.Алехин и др.) были сторонниками этой трактовки фитоценоза. В.Н.Сукачев (1950) указал на ненужность термина, обозначающего совместную жизнь растений вообще. Современные зарубежные геоботаники начали употреблять термин «фитоценоз» в нашем смысле или вместо него «участок ассоциации».

Содержание геоботаники (фитоценологии) включает следующие её задачи.

1) исследование природных и создаваемых человеком типов фитоценозов (определение фитоценологического состава растительного покрова);

2) изучение флористического состава и строения фитоценозов (морфология фитоценозов);

3) выяснение зависимости фитоценологического состава растительного покрова, флористического состава фитоценозов и их строения, распределения и пространственных соотношений от климатических и типографических условий, от биотических факторов среды и в связи с деятельностью человека (закономерности распределения, география и типография фитоценозов, геоботаническое районирование, картирование растительности);

4) изучение формирования, изменчивости и смен фитоценозов во времени в зависимости от внешних и внутренних факторов (генезис и эволюция растительности, динамика фитоценозов, сукцессионные ряды);

5) изучение влияний и взаимовлияний между растениями в фитоценозе в зависимости от условий существования, от биологических и экологических особенностей растений и их размещения (анализ фитоценологических отношений между растениями);

- 6) изучение взаимодействий и взаимообусловленности фитоценозов и среды (синэкология фитоценозов);
- 7) выяснение состояния растительного покрова в геологическом и историческом прошлом и отражения прошлого в современной растительности (история растительности);
- 8) установление классификационных единиц разного ранга и систематизация типов фитоценозов (классификация и систематика растительности);
- 9) экономическая (хозяйственная) характеристика форм растительности и выяснение путей их улучшения, более рационального размещения и использования (прикладная геоботаника).

Как видно, в геоботанике можно различать морфологию растительности, географию, систематику, эволюцию и т.д. как особые их разделы. Однако геоботаника находится пока в той стадии развития, когда разделение её на частные дисциплины только ещё намечается и обособление последних, по существу, нецелесообразно. К тому же перечисленные выше задачи не могут решаться изолированно одна от другой. Для решения каждой из них необходимы данные, касающиеся остальных. Собственно, задача одна: полноценное фитоценологическое изучение растительного покрова: перечисленные же задачи-лишь разные стороны, с каких должен быть рассмотрен изучаемый предмет. Чем разностороннее поставлено изучение фитоценозов, тем оно полнее отвечает практической цели геоботанического исследования: на основе найденных закономерностей указать пути к управлению растительным покровом в интересах народного хозяйства, к необходимому увеличению растительных ресурсов, к рациональному размещению и использованию растительности, к созданию новых форм ее.

Из всех наук к геоботанике наиболее близки география и экология растений. Эти науки-материнские науки геоботаники. Многие ботаники рассматривают геоботанику как часть географии растений. Правильнее признать, что геоботаника выделилась из географии и экологии растений, когда выяснилась специфика фитоценозов как качественно особого явления природы. Такое вычленение отдельных наук довольно обычно в истории. Например, никто теперь не возражает против признания почвоведения как особой науки, имеющей свой предмет изучения, разнообразное содержание и особые методы. Геоботаника, используя достижения географии и экологии растений, влияет на развитие последних.

Геоботаника связана и с дисциплинами зоологического цикла, особенно с географией и экологией животных. Так как животные всегда присутствуют в фитоценозах, разнообразно и сильно влияют на растительность, совершенно необходим учет и изучение их распределение и эволюцию, не может оставаться в стороне от учения о растительности, так как фитоценозы это место жительства животных, их питания, иногда гнездования, укрытия от врагов и т.д. От наличия тех или иных фитоценозов, их состояния, распределения и реакций на влияние животных зависит фауна района.

Некоторые экологии, например Д.Н.Кашкаров (1933), придавая первостепенное значение связи между растительностью и животными, отрицали целесообразность отдельного рассмотрения фитоценозов и обособления фитоценологии; по их мнению, в природе существуют лишь биоценозы, состоящие из растений и животных и изучение их является содержанием биоценологии. Это далеко не так. Объекты и методы исследовательской работы биологов-ботаников и биологов-зоологов настолько различны, что изучение биоценозов возможно лишь при одновременном исследовании ботанической их части фитоценологами, а зоологической-

зооценологами. Еще важно другое соображение. Конечно, животные существуют в связи с растительностью, и нет фитоценозов, не используемых животными. Однако подвижность животного населения, его огромное разнообразие и более сложные связи многих животных друг с другом делают зооценоотические отношения отличными от фитоценоотических и создают зооценозы, территориально не совпадающие с границами какого-либо одного фитоценоза.

Геоботаника тесно связана и с науками физико-географического цикла. Изучая растительность в диалектическом единстве со средой, геоботаник тем самым не может остаться в стороне от учета физико-географических условий в их влиянии на фитоценозы и обратных-изменений этих условий под влиянием растительности. Это связывает геоботанику с почвоведением, с метеорологией и климатологией, с гидрологией, с геоморфологией. Ведь в составе, распределении и развитии фитоценозов важное значение имеет внешняя среда, т.е. климат, рельеф, субстрат и т.п. Растительность же влияет на все эти факторы, изменяет их, не исключая таких, казалось бы независимых, как формы поверхности. В образовании почвы она получает даже значение одного из ведущих факторов. Поэтому геоботаник, изучающий закономерности растительного покрова, должен быть достаточно сведущим в названных науках во главе с физической географией. Даже самое детальное изучение растительности бесплодно, если оно не сопровождается выяснением связей ее с почвой, климатом, геоморфологией и т.д.

Особенно интимна и взаимно велика связь фитоценоза с субстратом, на котором они существуют. В этом отношении фитоценология наиболее близка к почвоведению и к гидробиологии. Эти три науки имеют много общего в том, что занимают пограничное положение, находятся в месте контакта биологических и физико-географических наук, равно необходимых для их развития.

Велико теоретическое и практическое значение геоботаники. Зеленый растительный покров единственный аккумулятор энергии солнечной радиации и трансформатор ее в органическое вещество, без которого не может существовать животное население Земли и все человечество. Бесхлорофилльные растения (бактерии, грибы), разрушая и минерализуя мертвые органические вещества растительного и животного происхождения, органичивают их чрезмерное накопление и обеспечивают почвенное минеральное питание зеленых растений. Геоботаническое изучение растительности может помочь выяснить, какие формы растительного покрова и при каких условиях наиболее продуктивно используют энергию Солнца и дают наибольшую органическую массу, наибольший урожай.

Растительный покров, завися от внешних условий существования, от физической среды, сам в значительной мере является создателем этой среды. Вспомним, например, что кислород в атмосфере возник и продолжает поступать в нее главным образом в результате фотосинтеза, производимого всей зеленой массой растительного покрова. Без растительности не было бы и почвенного плодородия. Огромная роль ее во всем физико-географическом процессе взаимодействий между «живой» и «мертвой» природой, в обмене веществ между ними. Разные формы растительности не одинаково выполняют эту роль, что снова подчеркивает важность фитоценологического изучения.

Именно последнее привело В.Н.Сукачева к созданию новой науки биогеоценологии. Так называют учение о биогеоценозах, т.е. о комплексах взаимодействующих между собой элементов: биоценоза, атмосферы, воды (гидросфера), грунтов (литосфера), почв (педосфера). Вся биосфера Земли состоит из биогеоценозов, в которых перечисленные элементы находятся во взаимодействии и взаимообусловленности. Границы отдельных биогеоценозов определяются границами

фитоценозов. Фитоценозы лесной растительности определяют биогеоценозы леса, луговой-луга и т.д. Значит, биогеоценология строится на геоботанической базе и возникла как результат понимания растительности и среды в их взаимодействии. Свою задачу она видит в изучении биосферы в целом как земной оболочки, возникшей и существующей в результате взаимовлияний между ее элементами; биогеоценология – часть нового, синтетического учения о биосфере Земли. Геоботаника же, изучая растительность в связи с элементами биосферы, стремится к познанию закономерностей одного из них – растительности, т.е. остается разделом ботаники.

В сущности, фитоценоз, биоценоз, биогеоценоз суть три аспекта каждого однородного на своем протяжении отрезка биосферы. Этот отрезок, изучаемый в отношении растительности и обусловленности ее признаков, фитоценоз; он же, изучаемый в отношении всего растительного и животного населения, - биоценоз; он же, изучаемый, а отношении его роли в процессах обмена веществ и энергии, происходящих в биосфере, - биогеоценоз.

Изучая взаимоотношения растений в фитоценозах в друг с другом и со средой обитания, фитоценология помогает выяснению причин различных количественных соотношений между видами растений в растительном покрове, причин многочисленности особей вида в одних фитоценозах и малого их обилия или отсутствия в других, причин различной их жизненности, продуктивности и т.д. Тем самым она способствует пониманию явлений, о которых говорится, что «... Организмы в природе также имеют свои законы населения ...».

Необходимо особо подчеркнуть, что изучением взаимоотношений растений в фитоценозах фитоценологии содействует познанию этого фактора эволюции организмов, огромное значение которого показал Ч.Дарвин.

Практическое значение геоботаники велико потому, что она дает основание для эколого-производственной характеристики земельных угодий как объектов народного хозяйства. Фитоценоз отражает в себе экологические условия места его нахождения: климат, почвенно-грунтовые и топографические условия, биотические факторы, антропогенные влияния. Фитоценоз хороший показатель (индикатор) растительных условий. Нередко этот показатель более точен, чем данные непосредственных метеорологических и почвенных исследований. Методика прямых исследований почвы часто бывает недостаточной для выяснения тех ничтожных, иногда различий в почвенных условиях, на которые чутко реагирует фитоценоз. Для получения достоверной характеристики климата и типа погоды метеорологическими методами необходимо проводить наблюдения в течение многих лет. Естественная же растительность в своем видовом составе и строении, отражает вековой процесс отбора видов, способных существовать при данных климатических условиях, тем самым отражает всю сумму погодных колебаний и аномалий. Поэтому геоботаник, наблюдая фитоценозы, зная потребности слагающих их видов (их экология), их количественные соотношения и жизненность, в состоянии сделать обоснованное заключение о климате и почвах данного района относительно значения для растительности и растениеводства.

Все это даёт основание для экологического районирования Земли по признакам растительного покрова, т.е. для геоботанической географии и геоботанического районирования и картирования в целях рационального размещения и использования сельскохозяйственных и лесных угодий, в целях улучшения и повышения их производительности. Для всех отраслей хозяйства, связанных с использованием, улучшением и созданием растительности, геоботаник даёт биологическое обоснование. Научное лесоводство, лесоустройство и лесоразведение,

луговое и пастбищное хозяйство, полевое растениеводство, освоение новых земель и рациональная организация территорий, фитомелиорация почв климата, водное хозяйство и строительство гидростанций, использование торфяников все это производится с учетом геоботанических данных, с проведением геоботанических исследований. Геоботаники привлекаются и к участию в аэрофотосъемках, и к дешифрированию аэрофотоснимков, к работам по задержанию аэродромов, даже к геологоразведочным работам и дорожному строительству.

Формирование геоботаники как науки началось только на рубеже 18-19 вв. вместе с началом географии и экологии растений. А.Гумбольдт, развивая идеи своего учителя Вильденова, впервые указал на связь между распределением некоторых форм растительности и распределением тепла на земле (по изотермам, которые он же ввел в климатологию) и этим положил начало научному объяснению распределения растений. Новую науку он назвал географией растений.

Одновременно Огюст Декандоль, работавший в тесном контакте с сельским и лесным хозяйством Франции создал первый учебник экологии растений (под названием «Эпирреология») и развил идею о борьбе за существование между растениями, о влиянии одних растений на другие, легшую впоследствии в основу современного понимания фитоценоза. Таких слов, как «экология», «геоботаника», тогда еще не существовало.

В первой половине 19 века географическое изучение растительного покрова заметно продвинулось в западной Европе и России. С 20 годов различные формы растительности стали называть **формациями**. Формации понимались как группировки растений определяющих внешность растительного покрова; таковы формации леса, луга, мохового болота и др. Начали появляться описания растительных формаций различных местностей.

Распространилась и идея о взаимовлиянии между растениями, о «борьбе за существование» между видами растений, о влиянии растительности на почву. На это обращали внимание и зарубежные и русские натуралисты (Леваковский Н.Ф., Бэр К.).

1849 году швейцарский ботаник Турман подчеркнул различие между флорой и растительностью как двумя объектами ботанических и ботанико-географических исследований. Он обратил внимание на то, что при малом разнообразии благоприятных физико-географических условий может быть очень богатая и разнообразная флора, но однообразная растительность; наоборот, при разнообразии условий даже малочисленная флора формирует разнообразную растительность.

Во второй половине 19 века изучение растительности стало более интенсивным. В 1866 году немецкий ботаник Л.Гризебах ввел в науку термин **геоботаника** как синоним географии растений и различал в ней 3 раздела:

1. геоботанику климатическую
2. топографическую (экологическую)
3. геологическую (историческую)

В том же 1866 году русский академик Ф.Рупрехт назвал геоботаническим вопросом о значении геологической истории России для образования чернозема под степной растительностью.

Однако термин **геоботаника** долго оставался малораспространенным, а если употреблялся то не всегда в одинаковом смысле. В России исследование растительности изредка называли геоботаническим, понимая геоботанику то как изучение зависимости растительности от почвы, то от геологической истории страны. Обычно же формационные исследования называли ботанико-географическими, иногда почвенно-ботаническими.

Характерно, что изучение Ч.Дарвина, распространившееся в России уже с 60 годов, отразилось в Русской геоботанике применением идеи о взаимоотношениях

между организмами для объяснения эволюции растительного покрова (С.И.Коржинский, Г.И.Танфильев, П.И.Крылов и др).

Другим стимулом развития геоботаники в России были запросы лесного хозяйства, требовавшие выяснения ресурсов древесины и увеличения доходности лесов. Обследование лесов, проводившееся в конце прошлого века, привели в начале нашего века к разработке геоботанических основ лесоводства в виде учения о лесе или лесоведения. В этом огромная заслуга проф. Петербургского лесного института Г.Ф.Морозова и его многочисленных учеников, в числе которых акад. В.Н.Сукачев, до настоящего времени продолжающий разрабатывать теорию лесоведения и геоботаники.

В начале XX в. появился новый стимул для широкого развертывания геоботанических исследований, возник так называемый переселенческий вопрос. Для упорядочения переселения малоземельного крестьянского населения, главным образом центральных губерний с Европейской России на новые еще не освоенные земли в Сибири и Средней Азии понадобилось выяснить, пригодны ли и в какой мере эти земли для сельскохозяйственного освоения. К обследованию были привлечены геоботаники и почвоведы. Многочисленные почвенно-ботанические экспедиции изучали почвы и растительность многих частей Сибири, Центральной Азии, Дальнего Востока, ранее малоизвестные в ботаническом и почвенном отношении. На основании этих исследований был намечен колонизационный фонд земель. С этим периодом истории геоботаники связаны имена очень многих крупнейших русских ботаников, в том числе В.Л.Комарова, Б.А.Келлера, В.Н.Сукачева, Б.А.Федченко, Б.Н.Городкова, Р.И.Аболина, С.С.Ганешина и др. Не было недостатка и других запросов со стороны хозяйства страны. Так, например, потребность в использовании болот как запасов торфяного топлива и как земель пригодных после мелиорации для сельского хозяйства, способствовало развитию геоботанического изучения болот, приведшего к созданию Русского болотоведения и учения о торфяных залежах. Среди начинателей болотоведения в первую очередь следует назвать Г.И.Танфильева, изучавшего торфяники петербургской губернии и Белорусского Полесья, а среди продолжателей А.Ф.Флерова, В.С.Доктуровского, Д.А.Герасимова и В.Н.Сукачева. Изучение ботанического состава торфяных залежей, включая и ископаемые торфяники способствовало развитию учения об эволюции растительного покрова в послеледниковый и межледниковый периоды.

В начале XX века требования животноводства побуждали к геоботаническому изучению природных кормовых угодий с целью выяснения способов увеличения их производительности и устранения недородов трав. Начались экспедиционные и стационарные исследования лугов, положившие начало Русскому луговедению и научному луговодству. С этими работами связаны имена В.Р.Вильямса, А.М.Дмитриева, Л.Г.Раменского, А.П.Шенникова, А.П.Ильинского, В.Н.Сукачева, В.В.Алехина и др.

Успехам геоботаники в предреволюционный период много способствовало то обстоятельство, что к этому времени в Русской геоботанике уже оформилось учение о растительных сообществах **фитоценозах**, как особый раздел ботаники. Появление таких книг, как **Распределение растений в зависимости от внешних условий Вариминга 1902 г**, **Введение в изучение растительных сообществ А.Ф.Флерова и Б.А.Федченко 1902 г** и особенно **Введение в учение о растительных сообществах В.Н.Сукачева 1915 г**, побуждало к более углубленному изучению растительного покрова с расчленением его на типы сообществ, соответствующих определенным экологическим условиям, к сравнению различных сообществ и приводило к научным обобщениям в области геоботаники.

Зарубежная геоботаника в первой половине 20 века развивалась интенсивно, но более односторонне. Термин **геоботаника** мало распространен, хотя в Швейцарии

есть Геоботанический институт Рюбеля, а во Франции – Международная геоботаническая станция, руководимая Браун-Бланке.

В большинстве стран Западной Европы геоботанику обычно называют фитосоциологией, а в Англии и в США включают в экологию растений. С позиций русской геоботаники то и другое не правильно. Термин «**Фитосоциология**» основан на ведущей к неправильным обобщениям аналогии между социальными отношениями в человеческом обществе и взаимовлияниями в растительных группировках. Включение фитоценологии в экологию растений неправильно потому, что этим снимается понимание фитоценозов как качественно своеобразных явлений природы, обладающих только им свойственными признаками и закономерностями.

В Узбекистане и других республиках Центральной Азии первые ботанико-географические и геоботанические изыскания начались в XIX веке. 1841 году А.Леман собрал ботанический материал в окрестностях Бухары, Самарканда и верхнем течением Зарафшана. На основе этих материалов И.Г.Борцов (1865 г.) разделил долину Зарафшана на отдельный ботанико-географический район. В результате глубокого изучения растительных формаций северных районов пустынь Центральной Азии доказано, что растительный покров возник и развивали, автохтонным путем, самостоятельно.

В 1868-1871 годах О.А.Федченко провел ботанические исследования в Зарафшанской долине и определил более полторы тысячи видов растений, а также определил целый ряд новых видов и родов. В 1873-1877 годах А.В.Бунаковский изучил растительный покров леса в долине реки Чирчик.

В 1881 году в Узбекистане провели свои изыскания французские ботаники Капю и Бонвало, в их научных работах было уделено большое внимание на природно-исторические и эколого-географические районы Узбекистана.

Большое значение имеют исследования растительного покрова Узбекистана С.И.Коржинским. Его книга «Очерк растительности Туркестана» (1898 г.), посвященная Узбекистану, является первым крупным геоботаническим исследованием.

После 1920, года научные геоботанические и ботанические исследования Узбекистана и всей Центральной Азии, проводились Н.А.Димо, который руководил институтом почвоведения и геоботаники. Весь собранный материал явился основой для гербария, который находится в НППЦ «Ботаника».

В течении 1930 – 1960 годов в Узбекистане геоботанические исследования велись под руководством Е.П.Коровина и были подготовлены более 200 специалистов геоботаников. Они в свою очередь внесли большой вклад в изучении геоботаники в Узбекистане (С.Н.Кудряшов, И.И.Гранитов, М.М.Арифхонова, А.Я.Бутков, В.К.Падий, М.М.Набиев, Т.А.Адилов, А.У.Усманов, Р.С.Вердник, П.К.Закиров и др). Большой вклад в изучении геоботаники, в Самаркандском государственном университете, внес академик К.Закиров с учениками.

Под руководством Е.П.Коровина итог научных исследований растительного покрова Центральной Азии было оформлено в начале в 1 том (1934) затем дополненный и расширенный вариант в 2 тома (1961, 1962) монографии «Растительный покров Средней Азии и Южного Казахстана», на русском языке. В том произведении подробно изучен растительный покров регионов, сделал глубокий анализ геологической истории и, основываясь на типологические принципы, изучены расположения растительного покрова по поясам.

После 1931 годов, руководством под И.И.Гранитова, были проведены геоботанические исследования пастбищ, высокогорья Узбекистана. В результате были составлены карты растительного покрова каждого вилоята Узбекистан. После 1936 годов геоботаническое изучение яйлау в крупных регионах Узбекистана достигло пика. В эти года были организованы экспедиции К.З.Закирова в Кашкадарью,

И.И.Гранитова и др. в Сурхандарью, в бассейны рек Кашкадарья и Сангзар, под руководством Е.П.Коровина и участием И.И.Гранитова, М.М.Арифхановой, А.Д.Пятаевой в Южный Кизилкум и Уст-Юрт.

После 1950 годов основная деятельность геоботаников была обращена на сохранение и восстановление пастбищ. В этом большая заслуга принадлежит К.З.Закирову, А.Е.Паузнеру, В.А.Буригину и Н.С.Запрометовой. В 1957 году в Бустонлике была организована горная – геоботаническая станция (А.Я.Бутков), в 1959 году Кизилкумская степная опытная станция (И.Ф.Мометов), в 1968 году была организована еще одна новая станция в Чартаке, где Хасановым О.Х., Р.С.Вердником были проведены научные исследования по проблемам фитолимиорации природных пастбищ.

Отдельное место в геоботанических исследованиях Узбекистана отведено Закирову К.З. за его работы по изучению Зарафшанской долины. В 1955 году он распределил растительный покров на оригинальные высотные пояса. В этом же году была опубликован 1 том его труда «Флора и растительность бассейна реки Зарафшан» и обосновал наличие высотных поясов: пустыня, адир; горы, яйлау а также наличие особенностей, присущих только этим поясам.

Узбекские ученые обобщили сведения, собранные по экспедициям. Выполнены научные работы в следующих монографиях: Дробов В.П., «Леса Узбекистана» (1950), «Растительность песчаных пустынь Узбекистана» (1950); Гранитов И.И. в 1964-1967 годах опубликовал «Растительный покров юго – западных Кизилкумов», Вердник Р.С., Майлун З.А, Момотова И.Ф. «Растительность низовьев Амударьи и пути её рационального использования» (1964).

Растительный покров Ферганской долины, горы Нураты и растительный покров остаточных гор Кизилкумов были основательно изучены Арифхановой М.М. (1967), Закировым П.К.

Итог работы узбекских геоботаников был опубликован в 1971 – 1984 годах 4 томнике «Растительный покров Узбекистана». Академик Закиров К.З. был главным редактором, Бурыгин В.А., Гранитов И.И. и др. были авторами этого капитального научного труда. В наше время геоботанические исследования в Узбекистане ведутся в основном в Н.П.Ц. «Ботаника» в лаборатории «Геоботаника» и в ряде высших учебных заведениях, учеными кафедр ботаники.

Контрольные вопросы и задания:

1. Кто ввел в науку термин «Геоботаника»?
2. Кто является автором первого пособия по геоботанике?
3. Что вы знаете по истории геоботанических исследований в Центральной Азии?
4. Назовите известных узбекских геоботаников и их научные работы?
5. Что такое фитоценоз и ее цели?
6. Что изучает геоботаника?
7. Что называется фитоценозом?
8. Каковы задачи геоботаники?
9. Как называют учение о комплексах, взаимодействующих между собой элементов?
10. Какие науки близки к геоботанике?
11. Каковы практическое значение геоботаники?

ТЕМА 15. ОБРАЗОВАНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ.

Цель лекции: ознакомиться с образованием фитоценозов.

Основные вопросы:

1. Понятие о экотопе, первичный и вторичный экотоп.
2. Формирование фитоценозов на первичном и вторичном экотопе и биотопе.
3. Взаимоотношения растений в фитоценозе.
4. Общие представления о причинах появления и разнообразия фитоценозов.

Краткое изложение основных учебных материалов:

В далёком геологическом прошлом, когда на нашей планете впервые появились растительные организмы, способность к размножению неизбежно вела к увеличению численности особей, т.е. к увеличению плотности растительного населения на занятом им участке, к распространению их потомства на все другие участки суши или водоёмы, доступные и пригодные для заселения. Беспредельная, в благоприятных условиях, способность растений к размножению, при ограниченности пространства, любого подходящего для жизни участка, приводила к тесному сближению на нем одних особей растений с другими, что явилось причиной возникновения взаимовлияния между растениями и состязания за место и пищу.

Но разнообразие среды климатических условий, рельефа, физико-химических свойств субстратов (геологических пород, воды), гидрогеологических условий было и тогда; отдельные участки суши и воды различались по сочетанию этих факторов, влиявших на растительные организмы. Эти различия вели к отбору и численному преобладанию на каждом участке только тех организмов, которые могли существовать и размножаться при данном сочетании жизненных условий; на других же участках иная среда производила подбор других организмов. Так возникало разнообразие растительного покрова в виде различных группировок растений уже на первых этапах их развития как неизбежный результат размножения растений и заселения ими экологически различных участков.

Эти общие представления о причинах появления и разнообразия фитоценозов могут быть подтверждены, уточнены и развиты более подробно путем наблюдений над зарастанием современных участков земли, ещё вполне или почти вполне свободных от растительного покрова. Таковы, например, незасеянная пашня, лесные гари после нацело сгоревшей растительности, свежие речные, озерные и морские наносы и отмели, скалы и осыпи, ледника, обсохшие днища озер, новые водоёмы и т.п.

Всякое сочетание абиотических экологических условий, однородное на протяжении какого-либо участка земли, называется **э к о т о п о м**. Экотопы, свободные от растительности, представляют разнообразные комплексы условий, зависящие от местонахождения участка в том или ином климате, от положения в рельефе, от физических и химических особенностей субстрата, не подвергшихся изменениям под влиянием живых организмов растений и животных.

Среди лишенных растительности (голых) участков надо различать **первичные** и **вторичные**. **Первичные** имеют субстрат, наиболее свободный от организмов, не испытавший их влияния и ранее, т.е. впервые становящийся доступным для заселения ими. Таковы, например, участки земли, освобождающиеся при таянии ледников, застывающие лавовые потоки и толщи пепла вулканических извержений, только что образовавшиеся осыпи, некоторые эоловые и речные наносы и т.п. При зарастании таких участков имеют место явления, подобные происходившим на огромных

пространствах Земли по выходе их из-под воды или по освобождении от ледников. **Первичные экотопы** встречаются теперь не часто. **Вторичные экотопы** довольно обычны. Они появляются после уничтожения бывшей здесь растительности, оставившей следы ее влияния на субстрат. Таковы лесные гари, где отчасти сохранились почва, семена и другие зачатки растений в ней, а также микроорганизмы, таковы оставленные незасеянными пашни.

Различие между первичными и вторичными экотопами при их зарастании выражается в том, что первичные должны получать зачатки растений со стороны, а вторичные уже имеют в своем субстрате и мертвое органическое вещество, и набор зачатков видов растений, которые обычно и начинают разрастаться.

Раньше или позднее, но всякий незаросший участок подвергается зарастанию. Это результат непрекращающегося размножения растений (высших и низших) и рассеивания их зачатков-процесса, который В.И.Вернадским назвал «растеканием жизни» на поверхности нашей планеты. Поэтому быстро или медленно, но каждый свободный от растений участок оказывается занятым ими, если нет особых непреодолимых препятствий к этому в виде ледяного покрова, вечных снегов и пр.

Зарастание начинается, как правило, с появления на участке первых одиночных растений пионеров зарастания. Какие виды растений появляются, зависит от многих причин: во-первых, от комплекса абиотических экологических условий зарастающего участка, т.е. от экотопа (от климата, качеств субстрата); во-вторых, от флоры участков, с которых на экотоп поступают семена, споры и другие зачатки растений при посредстве ветра, воды, животных и человека; в третьих, от истории флоры окружающих пространств: сюда относится и древняя геологическая история и новейшая история, например бывшее использование участка под культуру растений, сорняки которых могли оставить в почве свои семена.

Влияние экотопа на видовой состав пионерной флоры хорошо видно при сравнении зарастания различных экотопов. Известно, что зарастание скал, т.е. каменной твердой породы, лишенной мелкозема, начинается и очень долго продолжается лишь низшими растениями: бактериями, некоторыми водорослями, низшими грибами, накипными (корковыми) лишайниками. Узор, образуемый последними на валунах, уже легко различим. Высшие растения могут появиться здесь только после того, как при содействии низших растений произойдет накопление минерального мелкозема и органического вещества в нем. В зарастании мягких пород в роли пионеров оказываются и высшие растения.

На приречных и приморских пляжах и отмелях легко наблюдать, как неодинаково происходит заселение сухих песчаных участков и влажных илисто-песчаных. На влажных заиленных песках этих помех нет. На сыпуче-песчаных участках появляются лишь виды, особо приспособленные к жизни на подвижных песках, т.е. псаммофиты, таковы, например, на приречных песках подбел настоящий (*Petasites spurius*) и ива остролистная, или шелюга (*Salix acutiroliia*). На влажных илистых наносах такого одностороннего подбора нет, здесь появляются более разнообразные экологические типы растений.

Зарастание лесных гарей среди таёжных хвойных лесов начинается на бедных субстратах с появления вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris*) или луговика извилистого (*Deschampsia flexuosa*), выносящих сухость мхов (*Polytrichum piliferum*, *P. Juniperinum*) и других нетребовательных олиготрофных растений. На более же богатых субстратах появляются печеночный мох (*Marchantia polymorpha*), иван-чай (*Chamaenerion angustifolium*) и др.

В различных географических условиях особенности климата и субстратов накладывают свой отпечаток на состав пионерной флоры: она богаче в южных районах, беднее в северных. Пионерная флора заброшенной пашни бывает, различна в зависимости от того, долго ли или давно ли пашня была под культурами и какими и насколько хорошо она обрабатывалась. На сильно засоленных вредными солями субстратах появляются галофиты.

Всюду можно заметить, как из многих видов растений, зачатки которых попадают на незаросший участок, экологические условия последнего производят отбор видов, способных существовать в этих условиях: зачатки остальных видов погибают. Этот отбор называют **э к о т о п и ч е с к и м** потому, что он производится совокупностью абиотических факторов (экотопом).

Зависимость пионерной флоры от флоры окружающих и близких участков понятна, так как именно с них зачатки скорее и легче попадают на незаросший участок. В лесном окружении или близком соседстве с лесом зарастание начинается растениями лесных опушек и полян, в луговом окружении больше шансов на появление сперва луговых трав. На приречных песках в населенных районах не редки и полевые сорняки, семена которых попадают сюда с соседних полей.

Миграция растений на свободные субстраты происходит иногда из очень отдаленных местностей. Это можно видеть, например, на зарастающих железнодорожных насыпях и по обочинам грунтовых дорог, где встречаются виды растений, чуждые местной флоре, попавшие сюда с транспортом издалека и оказавшиеся способными расти в новых для них климатических условиях и на новом субстрате. Известны многочисленные примеры таких миграций с водным и сухопутным транспортом. Таким образом переселились в Европу из Северной Америки **элодея** (*Elodea canadensis*) и ещё некоторые внеевропейские растения, а поташник (*Salsola ruthenica*) и многие другие растения с нашего степного юга в США. Обычный в знойных пустынях Средней Азии и в южных степях эфемер костер кровельный (*Bromus tectorum*) по железнодорожным путям достиг уже Кольского полуострова, а степные тысячелистник благородный (*Achillea nobilis*), полынь эстрагон (*Artemisia dracunculus*) и другие – Архангельской области.

В пионерной флоре часто господствуют однолетники, светолюбивые растения, приспособленные к жизни на свободных субстратах и не способные конкурировать с многолетниками.

Отбор, производимый экотопом из всего разнообразия поступающих зачатков растений, на первых фазах зарастания не очень строг. Дело в том, что в этот период на участке мало растений. Даже при наличии нескольких различных видов есть ещё много места, и особи растений находятся на таком расстоянии друг от друга, что им не приходится «делить средства существования», перехватывать влагу, пищу, свет, т.е. взаимовлияний между ними нет. Каждая особь и каждый вид в этот период растут лучше или хуже только в меру своей приспособленности к среде экотопа. Многие виды местной флоры, обладая достаточно широкой приспособляемостью, могут существовать на довольно разнообразных экотопах. Поэтому на едва начинающих зарастать субстратах поселяются нередко очень различные по экологии виды растений, лишь бы их зачатки попали сюда, а экологические условия были бы не слишком исключительны.

Однако экологические условия на зарастающих участках не одинаково благоприятны для всей пионерной флоры. Экотопический отбор продолжается. Некоторые виды растений хотя и появляются, но всходы их скоро отмирают. Другие остаются, но в угнетенном состоянии: не цветут, не размножаются. Есть и нормально вырастающие, размножающиеся. Иные достигают даже изумительной мощности

роста и энергии размножения. Так начинается дифференциация видового состава по жизненности, по количественному соотношению.

В этом процессе, при ведущем влиянии экотопа, большое значение имеют и биологические различия между видами растений, особенно различия в энергии размножении. Можно составить длинный перечень биологических особенностей, дающих некоторым видам преимущество в заселении. Таковы, обильное и частое плодоношение; приспособления к скорому и далекому переносу семян и плодов (летучесть и пр.); энергия вегетативного размножения; высокая всхожесть семян и способность давать всходы в самый благоприятный для их роста период; быстрота роста и развития; способность к быстрому и полному усвоению ресурсов среды; эффективная корневая система; устойчивость против вредителей и стихийных бедствий, а также при стрессовании, вытаптывании и пр.

Способность растений к размножению проявляется неизбежно, если внешние условия тому не препятствуют. В результате число особей растений на зарастающем участке увеличивается, хотя в разной степени и разными темпами, в зависимости от экотопа и свойств самих растений-пионеров. Увеличение на зарастающей площади числа особей растений неминуемо приводит к сближению растений, вплоть до смыкания корневых систем или ветвей и листьев, или тех и других. Это имеет два важных последствия.

Первое из них изменение бывших здесь до зарастания экологических условий. **Экотоп** – превращается во вторичную, производную среду. Это фитогенная среда, называемая часто **ф и т о с р е д о й** возникает как видоизменение экотопа под влиянием воздействия на него массы растений (и других организмов, связанных с ними). Экотоп, или комплекс абиотических факторов, свойственный данному местоположению, превращается в **б и о – т о п** или иначе **м е с т о о б и т а н и е**. Местоположение становится местообитанием. Тем более ничтожно влияние обособленно растущих мелких растений. Когда же растений становится множество и они растут сближенно, их суммарное влияние на экотоп увеличивается на столько, что он превращается в качественно иную среду в биотоп.

Второе последствие сближений растений-влияние их друг на друга: отчасти в результате физической тесноты, отчасти в результате уменьшения средств существования, достигающих на ту долю каждого, отчасти в результате условий биотопа. Это влияние и есть то взаимодействие между растениями, которой является самым существенным и специфическим признаком фитоценоза.

Итак, формирование фитоценоза и свойственного ему биотопа происходит одновременно. Формирование их можно заметить, когда растений оказываются в сфере влияния на них соседних растений, когда начинает сказываться взаимное или одностороннее затенение, когда корневые системы от них особей, проликают в сферу распространения корней других особей, когда сближение растений изменяет водный и тепловой режим местообитания и т.д. Кроме инструментального измерения наступающих изменений экотопа, на формирование биотопа указывают и сами растения, так как под влиянием изменяющейся среды изменяются они сами: появляются отличия в форме и скорости роста, в темпах развития, в размножении, в количественных соотношениях между видами. Каждый фитоценоз живет в своем биотопе; каждое растение в фитоценозе существует и размножается постольку, поскольку приспособляется к биотопу; неприспособленные к нему отмирают.

По мере формирования биотопа и фитоценоза начинается **биотопический** или **фитоценотический** (или биоценотический) отбор, который часто бывает строже экотопического. Пионерная флора, приспособленная к экотопу, оказывается в некоторой своей части неприспособленной к биотопу. И наоборот, биотоп иногда

оказывается подходящей средой для тех видов растений, которые здесь раньше, в условиях неизменного экотопа, не могли существовать. Например, однолетние растения, часто преобладающие в пионерной флоре, обычно заменяются многолетниками, медленнее разрастающимися, но создающими, наконец, среду в которой для однолетников не остается места. И вы, поселяющиеся среди травянистых растений на зарастающих приречных песках, постепенно вытесняют эти растения, так как под густым пологом ивовых кустарников затенение исключает рост и развитие многих трав. Зато под этим же ивовым пологом поселяются ряд других видов трав-теневыносливых. Следовательно, фитоценотический отбор в отличие от экотопического, способен не только ограничивать набор видов, но и увеличивать его или заменять новым набором.

Как видно, формирование среды биотопа и упомянутых взаимовлияний и взаимоотношений между растениями-две стороны одного и того же процесса. Но так как влияние растений на экотоп начинается раньше, чем возникают взаимовлияния между растениями и может при некоторых условиях оставаться в начальных фазах, то главным и основным признаком фитоценоза следует считать именно наличие взаимовлияний между растениями. С появлением этого признака появляется и фитоценоз, возникает фитоценотический отбор. Пока этого признака нет, то-нет и фитоценоза, а есть лишь набор особей и видов растений, обусловленный только экотопическим отбором. Такой набор видов может быть назван экотопической группировкой, иногда – **аггрегацией**.

Если в таких группировках замечается хотя бы слабое влияние одних растений на другие в результате изменения первыми среды, их относят уже к фитоценозам, называя их открытыми **фитоценозами**. В них фитоценотический отбор слаб и легко происходит внедрение других особей и видов, допускаемых экотопом. По мере сближения растений открытые фитоценозы становятся **сомкнутыми**. В них среда фитоценоза выражена больше, и доступ других особей и видов ограничен. При дальнейшем увеличении специфичности фитосреды, фитоценозы становятся **замкнутыми**: внедрение в них других особей и видов местной флоры почти исключено.

Экотопические группировки обычно являются зачатками фитоценозов. Наблюдения за ними в течение ряда лет дают возможность проследить ход формирования фитоценоза, его темпы и фазы взаимности от экотопа и от биологии и экологии заселяющих его растений.

Клементс (США) различал следующие фазы: 1) **миграции** зачатков растений на свободный субстрат, 2) **эцезис** или прорастание и укоренение проростков и вообще закрепление мигрантами за собой нового места жизни, 3) **аггрегацию** или образование групп потомства мигрантов вокруг материнских особей, 4) **инвазию** или внедрение растений из одних групп мигрантов в другие. Все происходит под влиянием среды на растения и сопровождается влиянием растений на среду, а в фазах аггрегации и инвазии и влиянием растений друг на друга.

Формирующиеся фитоценозы, в которых уже заметны влияние между растениями и наметилась среда фитоценоза, могут иметь различное сложение, соответствующее фазам формирования. Первые фазы (миграция, и эцезис) характеризуются раздельным сложением, т.е. растения находятся в отдалении друг от друга. Однако даже в фазе эцезиса иногда можно обнаружить слабые зачатки **ф и т о с р е д ы** (слабое затенение поверхности почвы, уменьшение скорости ветра). В фазе аггрегации группировка имеет группово-раздельное сложение, когда группы потомства материнских особей еще не сомкнулись и между ними нет или почти нет контакта. При таком сложении признаки фитоценотической среды заметнее, чем при

раздельном сложении. Разрастание групп приводит к их контакту и образованию сомкнутого группово-пятнистого (или зарослево-пятнистого) сложения. Следующая затем фаза (инвазия) приводит к более или менее диффузному сложению; при котором растения, по крайней мере господствующие виды, довольно равномерно распределены на участке.

Формирование фитоценозов – процесс, зависящий от многих факторов:

- 1) в способности растений к размножению и расселению;
- 2) в геологической и культурной истории района;
- 3) от видового состава исторически сложившейся и пришлой флоры района и особенно от ближайшей к зарастающему участку;
- 4) биологических особенностей и экологических потребностей видов растений этой флоры;
- 5) в экологической специфике местоположения зарастающего участка (экотопа);
- 6) в степени напряженности («строгости») экотопического отбора;
- 7) в степени и способов влияния растений на экотоп;
- 8) в экологической специфике возникающей вторичной фитогенной среды биотопа или, шире, биогенной среды;
- 9) в напряженности биотопического фито – или биоценотического отбора;
- 10) в наличии новых мигрантов, выживающих и размножающихся в создавшейся фитосреде;
- 11) в интенсивности вымирания видов из числа первых мигрантов, оказавшихся нежизнеспособными в этой фитосреде и освобождающих место для жизнеспособных;
- 12) в фито – и зоомикроорганизмов и всей фауны более крупных животных, сопровождающих место для жизнеспособных.

В результате столь многостороннее обусловленного процесса зарастания свободных экотопов возникают сходные фитоценозы даже удаленных один от другого участках (экотопах), если все факторы формирования растительности на них выражены сходно и продолжительность их действия (фактор времени) одинакова. При различиях даже в одном из факторов фитоценоза формируются неодинаковые даже на соседних участках. Сложная обусловленность формирования тех или иных фитоценозов почти исключает «случайность» естественного группирования растений.

Фитоценоз следует рассматривать как закономерно организованное сочетание растений, возникающее и существующее в сложном процессе взаимодействия геологических и культурно – исторических факторов, природы растений, факторов внешней (физико – химии экотопа) и внутренней (биотопа) среды, взаимодействия растений с ними и друг с другом. Это сочетание и организованность, создающее впечатление целостности, нельзя приравнивать к организованности целостности организма, возникающим другим путём, на другой основе и характеризующимся признаками, отсутствующими в фитоценозе. Фитоценоз не организма, а закономерное сочетание совместно обитающих организмов и как таковое обладающее целостностью.

В заключение крайне важно отметить, что подробное рассмотрение факторов, формирующих фитоценозы, сделано потому, что эти же самые факторы продолжают оказывать свое влияние и на сформировавшуюся растительность. В самом деле, история флоры и субстратов сохраняет свое значение. Размножение и расселение растений в фитоценозах продолжается на протяжении всей их жизни; не прекращается и проникновение в фитоценозы зачатков других видов местной флоры и из других мест; условия местоположения (экотоп) продолжает влиять на все, что происходит в фитоценозах, производя экотопический отбор; не прекращается и

влияние фитоценоза на среду, производящее фитоценотический отбор и создающее новые изменения фитоценотической среды (биотопа).

Вопросы для самоконтроля:

1. Что называется экотопом и биотопом, какими они бывают и их различие?
2. Что представляет из себя процесс названный Вернадским «растеканием жизни»?
3. Какое значение имеют биологические различия между видами растений?
4. Что такое фитосреда?
5. Как формируется биотоп и фитоценоз?
6. Что является главным признаком фитоценоза?
7. Какими бывают фитоценозы и ход их образования?
8. От каких факторов зависит формирование фитоценоза?

ТЕМА:16. ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ

Цель лекции: Ознакомится с динамикой растительного покрова и классификацией сукцессий

Основные вопросы:

1. Сезонные изменения фитоценозов.
2. Годовая флуктуационная изменчивость фитоценозов
3. Смены фитоценозов во времени (сукцессии) и причины их происхождения.
4. Причины падения синузий.
5. Классификация смен по их причинам.
6. Сингенетические смены.
7. Эндогенетические смены.

Краткое изложение основных учебных материалов:

Изменяемость фитоценозов наглядно выражается; 1) в сезонной, или фенологической изменяемости (сезонные состояния), т.е. периодических, из года в год повторяющихся и в определенной последовательности сменяющихся состояний фитоценоза на протяжении каждого годичного цикла их жизни; 2) в погодовой (разногодичной) изменяемости (разногодичные состояния), наблюдаемой в одном и том же фитоценозе в разные годы в зависимости от различий в метеорологических условиях.

Сезонная изменяемость фитоценозов – результат приспособления слагающих его видов растений к годичному ходу метеорологических условий. Приспособление состоит в выработке определенного ежегодного ритма жизни, согласованного с ритмом метеорологических условий. Так, в климате, для которого характерно чередований холодной зимы и достаточно теплого и влажного лета, растений находятся в состоянии относительного покоя зимой, а затем проходят весенне-летне-осенний цикл роста и развития. В климате, сухом и жарком летом и достаточно теплом и влажном зимой, есть фитоценозы с господством растений, имеющих осенне-зимне-весенний цикл развития. Осенью начинается их вегетация, зимой она продолжается и весной заканчивается. В некоторых районах влажных тропиков, где метеорологические условия круглый год почти одинаковы, где нет «времен года» (сезонов), нет и сезонной изменяемости растений и фитоценозов. Однако ритмичность их жизни остается и здесь, но обусловленная не внешними, а внутренними (физиологическими) факторами.

Приспособление у многих видов растений состоит в использовании всего вегетационного периода; другие виды используют только часть его (весенние эфемеры, яровые хлебные злаки и др.).

В одном фитоценозе бывают объединены виды, разнообразные по ритмам жизни и по темпам роста и развития. Одни начинают свою вегетацию раньше, другие-позже; одни растут быстрее, другие-медленнее; одни цветут ранней весной, а затем или долго продолжают вегетировать, или скоро теряют надземные побеги, или отмирают полностью после обсеменения; иные вегетируют в течение всего вегетационного периода, зацветая и плодонося ближе к его концу; многие занимают в ритмике разнообразные средние положения.

При последовательном прохождении видовым составом фитоценоза фаз фенологического развития, последовательно изменяется внешний облик сообщества, его строение и даже флористический состав.

Характернейшей чертой сезонных изменений фитоценоза является их периодическая каждый год повторяемость в одном и том же порядке. Наиболее заметны сезонные изменения во внешности фитоценозов, которые выражаются в последовательном чередовании таких бросающихся в глаза признаков, как массовое цветение то одних, то других видов растений. Соответственно изменяющуюся внешность фитоценозов принято называть аспектом. Поэтому давно характеризуют сезонную изменчивость фитоценоза чередованием его аспектов в течение года.

Однако разделение годичного цикла жизни фитоценоза на красочные аспекты по последовательности зацветания преобладающих в них и потому «аспективных», или «физиономических», видов растений – только первая ступень познания сезонной изменчивости фитоценозов, вскрывающая лишь ничтожную часть содержания последней. В действительности содержание сезонных изменений гораздо разнообразнее и глубже. Ведь по мере прохождения компонентами фитоценоза их годичного цикла роста и развития изменяются все его признаки, а не только внешность, поэтому важнее характеризовать фитоценоз, различая в нем стадии фенологического развития, причем каждая из них отличается от других следующими особенностями:

- 1) особенностями биотопа (фитосреды) в связи со степенью развития растительности;
- 2) напряженностью явлений роста и размножения растений, их физиологических функций;
- 3) степенью и способом влияния одних компонентов на другие;
- 4) особенностями строения и флористического состава;
- 5) ролью аккумуляции и трансформации солнечной радиации и в обмене веществ;
- 6) аспектом (включая в него все физиономически характерные черты, а не только красочность);
- 7) хозяйственным использованием.

Метод выявления фенологических стадий фитоценоза состоит в соединении детальных фенологических наблюдений над сроками прохождения фенофаз всеми компонентами фитоценоза и периодических количественных учетов строения ценоза с такими же учетами режима ведущих экологических факторов и их изменений в воздушной и почвенной среде фитоценоза, учетами хода нарастания массы и изменений интенсивности физиологических процессов.

Подобные разносторонние и углубленные исследования годичного цикла жизни и ритмики фитоценозов дело будущего.

Фенологическое изучение фитоценозов дает конкретное представление о ходе ежегодного развития, а в сопоставлении с ходом метеорологических факторов и с изменениями почвенных условий и об обусловленности сезонных состояний

растительности. Фенологическое изучение флоры ценоза и ценоза в целом дает фактические данные для суждения о взаимоотношениях между растениями и для понимания фитоценоза в его зависимости от среды, в его влиянии на среду и в значении для использования среды. Оно показывает, что в сложном ценозе межвидовые различия в сроках развития, а следовательно, и в использовании среды, уменьшают остроту межвидовой конкуренции за средства существования, ведут к более полному и разностороннему использованию среды на протяжении всего вегетационного периода. Само существование сложных фитоценозов как наиболее совершенных аккумуляторов и трансформаторов энергии солнечного излучения зависит от того, насколько фенологические различия между разнообразными видами обеспечивают их совместное произрастание.

Фенологическое изучение фитоценозов полезно и для практических целей. Зная, например, что в луговой растительности в каждой сезонной стадии ее развития изменяется количество зеленой массы, ее ботанический состав и кормовые качества, а также о том, что наибольшая масса сена лучшего кормового достоинства, получается в фазе начала цветения, преобладающих в травостое видов растений, можно по ходу фенологического развития луга заранее определить лучший срок сенокоса и указать наиболее заметные признаки приближения этого срока.

Зная размеры интервалов, отделяющих сроки зацветания (или плодоношения) одних видов от сроков зацветания (плодоношения) других, можно по фенологическим датам первых предвидеть даты вторых.

Соединив фенологические наблюдения на лугу с периодическими (по стадиям сезонного развития) учетами хода роста растительной массы, ее ботанического состава, химизма и установив связь сезонных изменений со средним ходом метеорологических факторов, можно по весеннему состоянию травостоя предвидеть темпы его дальнейшего развития, даты достижения апогея развития, лучшие сроки использования или уборки травостоя, величину урожая сена, степень развития отавы.

Не менее важные практические результаты дает фенологическое изучение и фитоценозов других форм растительности. Фенологическими наблюдениями лесных сообществ устанавливается период, в течение которого происходит прирост древесины, т.е. наиболее важный период для лесовода, регулирующего ход роста древесного яруса; там же продолжительность фотосинтетической деятельности означает период накопления пластических веществ; фенология травянисто-кустарничкового яруса важна для его характеристики как кормовой и пищевой базы, так для соответствующих прогнозов.

Для пастбищного хозяйства в зоне пустынь фенология растительности дает возможность судить о динамике валового запаса кормов, о сезонности пастбищного использования отдельных участков.

Фенология водных фитоценозов выясняет ряд вопросов, важных для практики водного хозяйства и рыбоводства: сроки и темпы нарастания растительной массы, что имеет значение для нереста и для питания мальков рыбы, сроки отмирания и разложения растений, от которых зависит образование и качество детрита, необходимого для бентоса, как основной пищи для многих видов рыб.

При дальнейших фенологических исследованиях важно развитие их методики. Многие исследователи указывают на недостаточную четкость в установлении начала и конца некоторых фаз; у злаков, например, целесообразно отмечать начало дифференциации конуса нарастания, так как этим начинается развитие генеративного побега (стебленика, обычно замечаемое позднее). Необходимо уделять больше внимания фенологии корневых систем, подснежному росту, сезонности микробиологической активности почв, сезонности фитосреды. Без фенологии характеристика ценоза не полна, лишена освещения важного свойства ценоза-его ритма.

Различные годы по метеорологическим условиям не одинаковы. Поэтому не одинаковы и зависящие от них явления в жизни фитоценозов. Общеизвестны влияния засухи, уменьшающей урожай хлебов, сена и пр: влияние холодной затяжной весны, задерживающей развитие растительности; Все знают, что прирост древесины в лесу в одни годы больше, в другие-меньше, что не каждый год в лесах много ягод, грибов. Подобные явления называют погодной, или разногодичной, изменчивостью растительности (фитоценозов).

Аномалии погоды, т.е. отклонения метеорологических условий от некоторой средней нормы, обычно не происходят год за годом в одном и том же направлении, в сторону ухудшения или улучшения. Как правило, отклонения их чередуются в различных, часто в противоположных направлениях, создавая в общем среднее состояние, или тип погоды. Поэтому и изменения в фитоценозах, вызываемые аномалией погоды данного года, сводятся на нет метеорологическими условиями следующего года, близкими к «норме» или уклоняющимися от нее в обратном направлении. Так, годы с пониженным приростом древесины в лесу сменяются годами со средним или повышенным приростом; луга в одни годы дают сена сверх среднего количества, в другие-ниже среднего и среднее. Фитоценоз, соответственно уклонившийся от своего «среднего» состояния в один год, возвращается к нему в следующий год.

Таким образом, фитоценозам свойственна, кроме изменчивости в течение года (сезонной), изменчивость разногодичная (погодная). В отличие от сезонной, последняя лишена правильной периодичности изменений, так как не имеют таковой и аномалии погоды.

Резногодичной изменчивости подвержены все признаки фитоценоза. Изменяются в нем фенологические явления: начало вегетации сдвигается то на более ранние, то на более поздние сроки, зацветают вообще, другие цветут особенно обильно и т.д. Изменяются аспекты, кривая цветения фитоценоза. Последняя получает в разные годы несколько иные очертания: более крутой и равномерный подъем в более теплую весну, менее крутой и ступенчатый в затяжную холодную весну, то более, то менее быстрое снижение к осени и т.д.

Часто сильно изменяется строение травянистых фитоценозов. На лугах и в степях в засушливые годы травостой сильно изреживается (уменьшается численность побегов, уменьшается степень сомкнутости и проективного покрытия, недоразвивается ярус верховых злаков и т.д.). иногда выпадают синузии, как например, синузия эфемеров в ковыльных степях в сухие весны после малоснежной зимы.

Амплитуда разногодичной изменчивости различных фитоценозов различна: одни сравнительно мало реагируют на аномалии погоды, -таковы многие еловые леса, которые из года в год довольно однообразны, но есть и такие фитоценозы, изменчивость которых настолько велика, что одни и те же из них в разные годы могут быть приняты за различные фитоценозы. Один из поразительных примеров этого-фитоценоз с преобладанием степного типчака и водолуба в степной части поймы реки Оби этот фитоценоз занимает гряды, в которые весной надолго затопляемые паводком, в другие же не заливаемые. После продолжительного затопления в нем обильно растет водолуб; в сухие годы только типчак, корневища водолуба не дают надземных побегов.

Степень разногодичной изменчивости фитоценозов зависит от амплитуды колебаний метеорологических условий и связанной с ними влажности почвы. В засушливых областях изменчивость особенно велика-от почти полной подавленности роста и развития и наиболее засушливые годы до необычайно большой производительности в годы наиболее влажные. Так, весной и летом 1952 г. в пустыне Кара-Кумы было исключительно много осадков. В результате обычно почти

безжизненные летом пространства песчаной пустыни были покрыты густой и высокой травой и затем стогами сена. Более сильные изменения испытывает растительность, увлажняемая только атмосферными осадками, количество которых в разные годы изменчиво. Наоборот, при увлажнении грунтовыми водами, сохраняет свои признаки даже при атмосферной засухе.

Растительность пойменных лугов очень зависит от особенностей половодья, а так как половодье в разные годы бывает не одинаковым по продолжительности, по срокам и пр., то и луговая растительность в поймах нередко испытывает, особенно на повышенных участках, резкую разногодичную изменчивость.

Заслуживает внимания неодинаковая разногодичная изменчивость различных форм растительного покрова и различных признаков одного и того же фитоценоза.

Лес представляется нам наиболее устойчивым, наименее реагирующим на ежегодные вариации погоды. Его аспект, видовой состав древостоя, густота его, травянисто-кустарничковый, моховой или лишайниковый ярусы-все это остается, на первый взгляд, одинаковым в течение многих лет. Только более внимательное рассмотрение и сравнение одних и тех же участков леса в разные годы обнаруживает некоторые разногодичные различия: неодинаковый годичный линейный и в толщину прирост деревьев, разную интенсивность и разные сроки цветения и плодоношения как деревьев, так и травянистых растений и кустарничков, обилие или даже отсутствие плодовых тел некоторых грибов и т.д.

Травянистые фитоценозы подвержены гораздо большей разногодичной изменчивости. Стоит вспомнить упомянутые выше примеры степной и луговой растительности. Здесь уже с первого взгляда нельзя не заметить резкого варьирования аспектов, высоты и густоты травостоя.

Однако как лесная, так и травянистая растительность реагирует на условия погоды не по всем признакам одинаково. Одни признаки очень устойчивы, другие изменяются даже при незначительных вариациях метеорологических условий.

К числу очень изменчивых признаков в травянистом фитоценозе относятся: число побегов на единице поверхности (густота), степень развития растений и общая их масса (весь, объем, высота, облиственность, площадь листы, сомкнутость, проективное покрытие), сроки и продолжительность сезонных стадий. Это и понятно, так как все эти признаки непосредственно зависят от таких переменных факторов погоды, как тепло и влажность.

Нетрудно видеть, что наименее отзываются на временные и неопределенные изменения погоды, т.е. наиболее разногодично устойчивы те признаки фитоценоза, которые выработались в длительном процессе формирования фитоценоза. В этом процессе происходил естественный отбор видов растений и экологических групп их, в той или иной мере приспособленных к местным абиотическим и биотическим условиям существования, в том числе и к местной амплитуде метеорологических факторов. В соответствии с этой мерой приспособленности определялись и количественные соотношения между видами и группами видов. Понятно поэтому, что этот набор видов и место каждого из них ценозе, равно как и место каждой экологической группы видов, стойко сохраняется при данном типе неопределенных колебаний погоды.

Иначе обстоит дело с признаками, связанными непосредственно с явлениями роста размножения с быстротой роста и размерами прироста, с численностью особей, со степенью облиственности и размерами листьев, со сроками и продолжительностью феностадий. Все эти признаки в их количественном выражении непосредственно зависят от метеорологических условий данного года, главным образом тепла, влажности, и потому разногодичная изменчивость их соответствует амплитуде изменчивости этих факторов.

Нередко годовая изменчивость зависит не только от метеорологических условий данного года, но и условий предыдущего года. Когда почки возобновления закладываются за год и более до развития их в побеги, погода в период закладки и формирования почек может быть неблагоприятной; и почки могут оказаться в меньшем количестве, меньших размеров и пониженной жизнеспособности, что и отразится в год развития из них побегов на состоянии и количестве последних. Так как разные виды могут неодинаково реагировать на погоду в период закладки органов возобновления, то «последствие» погоды, бывшей в период закладки, может выразиться затем и в изменении количественных соотношений между видами в сообществе. Условия абиотические и биотические, ограничивающие в данный год плодоношение и обсеменение, скажутся на следующем году уменьшением всходов и изменением возрастного состава популяций.

Изучение годичной изменчивости растительности важно для сельского и лесного хозяйства, заинтересованного в устойчиво высокой урожайности сенокосных, пастбищных, полевых, лесных и других угодий. Для хозяйства не выгодны угодья, растительность которых слишком отзывчива на неблагоприятные колебания погоды: на таких угодьях часто бывают пониженные урожаи, недороды. Наоборот, выгодны угодья, растительность которых приспособлена к широкой амплитуде колебаний погоды и поэтому гарантирует достаточно устойчивый урожай. Сложные фитоценозы обычно погоднее устойчивее простых, так как они состоят из экологически различных видов. Сочетание засухоустойчивых растений с более влаголюбивыми больше гарантирует урожай, чем их раздельное произрастание. В засушливый год влаголюбивые компоненты сообщества будут угнетены, но засухоустойчивые обеспечат урожай. В мокрый год урожай обеспечат влаголюбивые.

Поэтому при геоботаническом изучении растительности, особенно травянистой, надо различные типы фитоценозов рассматривать со стороны их многолетней изменчивости или устойчивости.

Из сказанного выше следует, что о степени годичной изменчивости фитоценоза можно судить по признакам экотопа. Чем большими неопределенными (т.е. в разных направлениях) колебаниями, главным образом тепла и влажности, характеризуется экотоп, тем больше оснований ожидать здесь неустойчивости сбора сена, травы, зерна и пр. для луговой растительности. Благонадежнее участки, увлажняемые регулируемыми грунтовыми водами, нежели суходолы, увлажняемые только атмосферными осадками.

Улучшение участков со слишком большими из года в год колебаниями метеорологических условий, подверженных засухе или чрезмерному обводнению, должно состоять, следовательно, в мероприятиях, уменьшающих амплитуду колебаний погоды. Это достигается орошением, осушкой, регулировкой увлажнения, утеплением, уменьшением силы ветра (полосами защитными лесными полосами) и пр.

Другие указания на малую или большую многолетнюю изменчивость фитоценоза следует искать в самом растительном покрове, а именно в соотношении в нем растений с разными биологическими особенностями. Известно, что многие виды растений приспособлены к широкой амплитуде климатических условий, том свидетельствует их обширный географический и топографический ареал. Эти виды и фитоценозы с их преобладанием более устойчивы при аномалиях погоды, чем фитоценозы, в которых преобладают виды приспособленные к меньшему разнообразию условий. Поэтому улучшение растительного покрова в смысле увеличения его погодной устойчивости возможно путем введения в него видов растений с широкой экологической амплитудой. В селекции культивируемых растений также целесообразно производить отбор по признаку наименьшей реакции на аномалии погоды.

Кроме рассмотренных ранее сезонных и многолетних модификаций фитоценозов, в них происходят изменения другого рода, ведущие к замене (смене) одних фитоценозов другими. Отличия этих изменений от сезонных состоят в том, что они не сводимы к периодической повторяемости временных (сезонных) состояний. От многолетних модификаций они отличаются от среднего состояния. Для них характерна необратимость, т.е. признак процесса развития, возникновение новых фитоценозов на месте предшествовавших.

Формируясь, каждый фитоценоз находится в состоянии развития: зачаточных формы его раздельного сложения сменяются более развитыми стадиями. Сформировавшись, все фитоценозы - одни быстро, другие медленнее, третьи очень медленно - сменяются другими, а эти со временем сменяются опять иными, и так идет развитие растительности без возврата к пройденным состояниям.. Каждый фитоценоз – этап пути развития, и часто в нем бывают видны следы уже пройденных этапов и зачатки будущих.

Процессы в растительности, состоящие в необратимой перестройке фитоценозов и ведущие к замене их другими, называются сменами, или сукцессиями, сукцессионными изменениями.

Противопоставляя смены фитоценозов сезонным и многолетним изменениям, следует сделать ряд оговорок. Во-первых, сезонные и многолетние изменения происходят неотделимо от смен фитоценозов во времени. Любой фитоценоз, ежегодно проявляя свой сезонный ритм и реагируя на ежегодные варианты погоды, всегда одновременно находится в состоянии сукцессии. Во – вторых, в случае повторения аномалии погоды в одном и том же направлении в течении нескольких лет подряд изменения фитоценозов, сперва не выходящие за рамки многолетних, затем приводят необратимой уже их перестройке, к новому фитоценозу, т.е. переходят в разряд сукцессионных изменений.

В-третьих, сезонные состояния фитоценоза тоже, строго говоря, не повторяются в одном смысле этого слова, а варьируя в связи с различиями метеорологических условий. Кроме того надо иметь в виду, что в ценозах из многолетних растений с каждым годом возраст последних все увеличивается, отчего изменяется возрастной состав популяций, что вносит свои особенности в ход сезонной динамики всего ценоза. В четвертых, постоянно происходящее в течение сезонных и многолетних изменений влияние растительности на почву приводит, наконец, к накоплению условий, вызывающих смену.

Практическое значение изучения сукцессий растительности чрезвычайно велико. В хозяйственной деятельности, прямо или косвенно связанной с растительностью, постоянно приходится иметь дело с сукцессиями фитоценозов. Все явления ухудшения сельскохозяйственных и лесных угодий суть не что иное, как смена более производительной растительности менее производительной. Ухудшение производительности лесов, уменьшение кормовой ценности сенокосов и пастбищ, невыгодные для полеводства изменения в микробном населении почв, вредные изменения в растительности водоёмов – все это сукцессии. Бывают и полезные для хозяйства сукцессии, происходящие без вмешательства человека: выгодная «смена» в лесу естественное разболачивание лесосек, самоулучшение кормовых угодий и т.п.

Чтобы управлять растительностью, надо знать причины, темпы и механизм смен. Причины смен различны. Одни из них - внутренние - находятся в природе самих ценозов, другие - внешние – состоят в действии на фитоценозы внешних факторов. Действия внутренних причин может быть усилено или ослаблено благоприятным или не благоприятным влиянием внешних факторов; последние имеют значение постольку, поскольку на них реагирует фитоценоз.

Одна из внутренних причин – размножение растений и его последствия. Способность к размножению растения проявляют в той или иной мере в зависимости

от условий существования и от своей к ним приспособленности. Приспособленность к этим условиям одних видов – компонентов фитоценоза – больше, других меньше. Популяции первых поэтому получают численное преобладание и занимают в фитоценозе большую площадь, чем популяции вторых. В этом состоит их борьба за место в ценозе. Она же происходит и между особями одного и того же вида – безразлично, состоит ли ценоз из популяции одного этого вида или эта популяция распределена среди особей других видов в сложном фитоценозе так как особи каждой популяции не совсем одинаковы, не одинаково способны к размножению, потомство наиболее к тому способных становится господствующим. Это постоянная и не равная «борьба за место» и связанные с ней изменения в численности любого вида – обычное явление в природной растительности.

Другая аналогичная причина – «борьба за пищу» (свет, воду, питательные вещества), которая непрерывно происходит между компонентами фитоценоза. Здесь также одни виды оказываются более способными усваивать необходимые вещества в большом количестве или быстрее, другие остаются от них, что и приводит к гибели некоторых из них. Изреживание, гибель части компонентов означает освобождение места и следовательно, возможность занятия его другими видами растений. Эти «движения» в ценозе изменяют его состав и строение.

Третья причина – миграции в данный фитоценоз видов растений извне, что также является результатом их размножения и расселения. Если мигранты находят в этом фитоценозе более или менее подходящие для них условия существования, они входят в число его компонентов, размножаются в нем, изменяя таким образом его флористический состав и строение.

Четвертая внутренняя причина сукцессий состоит в том, что всякий фитоценоз, влияя на воздушную и почвенную среды местообитания, изменяет ее. При формировании ценоза это изменение может быть полезно ценозу. Но в дальнейшем преобразование местообитания заходит так далеко, что оно становится менее пригодным для одних компонентов ценоза и более пригодным для других. А это приводит в движение и остальные «движущие силы» усиление размножение одних видов, ослабление других, внедрение других, внедрение мигрантов извне.

Пятая причина смен – эволюция растений. Этот, как правило, весьма медленный процесс состоит в преобразовании видов – компонентов ценоза в другие виды.

Описанные процессы, наблюдаемые в фитоценозе и неизбежно в природных условиях ведущие к сменам, обеспечивают «самодвижение» растительности и местообитания (биотопа), не требующие внешних воздействий, как источников (стимулов) движения (эволюции).

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие существуют типы сложения фитоценоза?
2. Как принято различать формы распределения травянистых растений?
3. Чем отличаются комплексы фитоценозов от мозаичных?
4. Каким бывает горизонтальное положение фитоценозов?

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Биологический энциклопедический словарь. Изд. Москва. 1986 г.
- Буригин В.А., Жонгуразов Ф.Х. - Ботаника. – Ташкент. Ўқитувчи, 1977-390 стр.
- Вехов В.Н., ЛОТОВА Л.И. - Практикум по анатомии и морфологии высших растений.- М: Изд. МГУ, 1980-191 стр.
- Грин. Н. Стаут. У. Тейлор Д. «Биология» в 3-х т. Т. I; пер. с англ/под ред. Р. Сопера.-М. Мир, 1990. 368с, ил.
- Жуковский П.М. Ботаника. – М: Колос, 1982,-623 стр.
- Жизнь растений. Москва I-УІ т. Просвещение, 1978 г.
- Икромов М.И., Нормуродов Х.Н., Юлдашев А.С. – Ботаника. Ўсимликлар анатомияси ва морфологияси. Тошкент. «Ўзбекистон» 2002 й. 332 бет.
- Курсанов Л.И. Ботаника. I-II том. Ташкент: Высшее и среднее образование, 1956.-516 стр.
- Рейвн Г., ЭВЕРТ Р., АЙКХОРН С., - Современная ботаника; М.; Мир, 1990 г. I-II т. 348, 344 с.
- Серебряков. В.Г. Морфология вегетативных органов Высших растений. – М: Колос, 1952-390 стр.
- Тихомиров Ф.К. Ботаника. М: Высшая школа, 1968-143 стр.
- Тожибоев Ш. «Ўсимликлар систематикаси «Ўқитувчи» Тошкент 1996й.
- Хржановский В.Г., Ключникова Е.С., Комарницкий Н.А., Практический курс ботаники. – М: Просвещение, 1963-302стр.
- Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Практикум по курсу общей ботаники. М: Просвещение, 1980-426 стр.

14. ГЛОССАРИЙ

АНДРОЦЕЙ — Совокупность тычинок (микроспорофиллов) цветка.

АНТЕРИДИЙ, «мужской» половой орган *споровых растений*.

АВТОХОРЫ — растения, распространяющиеся без воздействия внешних факторов.

АРХЕГОНИЙ, женский орган полового размножения *споровых растений*..

ВИД — совокупность особей, образующих географически или экологически викарирующие популяции, обладающих общими морфофизиологическими признаками, способных в природных условиях к скрещиванию друг с другом я в совокупности занимающих общий сплошной или частично разорванный ареал.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ — показатель равномерности распределения особей по площади на всем ареале или на отдельных, иногда небольших участках ареала.

ГЕЛИОФИТЫ — растения, приспособленные к жизни при полном солнечном освещении

ГЕМИКРИПТОФИТЫ — одна из основных групп жизненных форм растений, у которых в неблагоприятный для вегетации период года почки возобновления сохраняются на уровне земли.

ГИДРОФИТЫ — растения, обитающие в водной среде.

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА - Внешний облик растений (габитус), отражающий их приспособленность к условиям среды.

ИНТРОДУКЦИЯ — Преднамеренный или случайный перенос особей какого-либо вида растений за пределы его ареала.

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТЕНИЙ — систематизация растительного мира, в основу которой кладутся филогенетические отношения между группами организмов.

КОСМОПОЛИТЫ — виды, широко распространенные по всему (или почти по всему) земному шару, где есть подходящие условия для их существования.

КСЕРОФЫТЫ, растения сухих местообитаний или таких мест, где вода трудно усваивается растениями. Ксерофиты обладают рядом приспособительных признаков, позволяющих существовать в условиях постоянного или сезонного дефицита влаги: замедленной *транспирацией*, *жаровыносливостью*, способностью к длительному состоянию завядания. Настоящие ксерофиты — ковыли и многие другие злаки, полыни, солянки, коровяк и др.

ЛИАНЫ — растения, не способные самостоятельно сохранять вертикальное положение стебля и использующие в качестве опоры другие растения, скалы, постройки и т. п.

ОДНОДОЛЬНЫЕ, класс покрытосеменных (цветковых) растений с одной семядолей в зародыше. Корневая система мочковатая, без ясно выраженного

главного корня. Стебель, как правило, в толщину не растёт. Листья с параллельным или дуговидным жилкованием. Число частей околоцветника кратно 3. Включает св. 60 тыс. видов, в основном травянистых растений, реже деревьев, объединённых в 2600 родов. Встречаются на всех материках, составляя значительную часть травостоя степей, саванн, лугов. К однодольным относятся злаки, пальмы, орхидные и др.

ОДНОДОМНЫЕ РАСТЕНИЯ, растения, у которых мужские и женские цветки находятся на одном и том же растении (напр., осока, кукуруза, берёза).

ПАЗИТ — организм, живущий на поверхности или внутри другого живого организма (хозяина) и получающий из него пищу в виде готовых органических веществ.

ПОЛКАРПИКИ — многолетние растения (деревья, кустарники и травы), способные цвести и плодоносить на протяжении жизни несколько раз.

ПОРЯДОК — Таксономическая единица в систематике растений, объединяющая близкородственные семейства.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ — совокупность растительных сообществ той или иной части земной поверхности или всей Земли.

СЕМЕЙСТВО — систематическая категория, занимающая промежуточное положение между порядком и родом.

СИМБИОЗ — сожительство двух различных организмов, между которыми установились тесные функциональные, а во многих случаях и морфологические связи.

СИСТЕМАТИКА, отрасль биологии, обозначающая и описывающая должным образом упорядоченные (классифицированные) биологические объекты. На этой основе строятся системы живых организмов, отражающие различие и сходство последних. Системы могут быть естественными, если в основе их лежат признаки, помогающие раскрыть основные направления эволюции в животном и растительном мире. Искусственные же системы объединяют живые организмы лишь по внешним признакам, не придавая значения родственным (историческим) связям.

СЛОЕВИЩЕ — особая форма тела у низших растений (водорослей, грибов, лишайников), характеризующаяся отсутствием деления на типичные органы высших растений (стебель, корень и лист).

СПОРЫ — микроскопические одно-, реже дву- или многоклеточные зачатки растительных организмов, служащие для размножения и распространения растений, а также сохранения вида в неблагоприятных условиях.

ФАНОРОФИТЫ — жизненная форма, к которой относятся растения с открытыми почками возобновления, расположенными высоко над почвой, т. е. деревья и кустарники

ФИТОЦЕНОЗ — Качественно своеобразный участок растительного покрова, однотипный внутри себя и отличный от соседних.

ФОРМАЦИЯ — Совокупность ассоциаций, сходных по доминантам основных ярусов и с эдификатором, относящимся к одному виду.

ХАМЕФИТЫ — жизненная форма растений с неотмирающими на зиму побегами, у которых почки возобновления расположены у поверхности земли (до высоты 25 см) и от холода защищены почечными чешуями, отчасти подстилкой, а зимой — снежным покровом.

ЭНДЕМИКИ — виды, роды, семейства и др. таксоны растений, ограниченные в своем распространении определенной территорией (провинцией, областью и др.).

ЭНДЕМИЗМ — явление приуроченности отдельных видов, родов, семейств и др. таксонов к определенному, относительно ограниченному географическому району.

ЭНДЕМИЧЕСКАЯ ФЛОРА — флора, состоящая из эндемичных видов.

ЭКОТИП — Наследственно закрепленная, экологически обусловленная (сформировавшаяся в определенных экологических условиях) раса.

ЭПИФИТЫ — растения, которые растут на др. растениях, но используют их только в качестве субстрата для прикрепления, питаясь самостоятельно

ЯРУС — структурная часть фитоценоза, обособленная от других Я. не только морфологически, флористически и экологически, но и фитоценотически.