Высшее профессиональное образование

# БОТАНИКА

В четырех томах

Том 3

А. К. Тимонин

# ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Учебник



Естественные науки

ACADEMA

*ВЫСШЕЕ ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ*

# БОТАНИКА

**В ЧЕТЫРЕХ ТОМАХ**

**ТОМ 3**

А. К. ТИМОНИН

# ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

*Допущено*
*Учебно-методическим объединением*
*по классическому университетскому образованию*
*в качестве учебника для студентов, обучающихся*
*по направлению подготовки бакалавров,*
*специалистов и магистров 020200 «Биология»*

ACADEMA

**Москва**
**Издательский центр «Академия»**
**2007**

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
Т414

Рецензенты:
д-р биол. наук, доцент кафедры геоботаники Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова *П. Ю. Жмылев*;
д-р биол. наук, зав. отделом культурных растений Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН *Ю. Н. Горбунов*

**Тимонин А. К.**

Т414 Ботаника : в 4 т. Т. 3. Высшие растения : учебник для студ. высш. учеб. заведений / А. К. Тимонин. — М. : Издательский центр «Академия», 2007. — 352 с.

ISBN 978-5-7695-3184-2 (т. 3)
ISBN 978-5-7695-2730-2

Учебник «Ботаника» включает новейшие данные в области систематики, морфологии, анатомии и ультраструктуры, физиологии и экологии растительноподобных организмов (водорослей, грибов, миксомицетов) и сосудистых растений.

В третьем томе учебника изложены сведения о внешнем и внутреннем строении вегетативных органов высших растений. Рассмотрены наиболее важные вопросы их структурной эволюции и морфолого-анатомическая специфика растений разных экологических групп, а также основы репродуктивной биологии и экологии растений.

Для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. Может быть полезен аспирантам и преподавателям педагогических, медицинских, лесотехнических и аграрных вузов, а также специалистам-ботаникам.

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается*

© Тимонин А. К., 2007
**ISBN 978-5-7695-3184-2 (т. 3)**
**ISBN 978-5-7695-2730-2**
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2007
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2007

# ПРЕДИСЛОВИЕ

Ботаника как компонент наук о биологическом разнообразии в соответствии с действующими государственными образовательными стандартами высшего профессионального образования входит в число обязательных общепрофессиональных дисциплин всех биологических специальностей. В силу сложившейся общемировой традиции преподавание ботаники сильно отличается от преподавания комплекса зоологических дисциплин. Если многообразие животного мира студенты познают в разных курсах — гистологии, эмбриологии, зоологии беспозвоночных и позвоночных животных, то внешнее и внутреннее строение растений, их развитие и таксономическое разнообразие объединены в одной учебной дисциплине — ботанике. Кроме того, микология до сих пор не получила самостоятельного статуса, и мир грибов и грибоподобных организмов по-прежнему составляет предмет ботаники, несмотря на то что их фундаментальное отличие от растений уже давно не вызывает сомнений. Вследствие этих причин курс ботаники неизбежно оказывается несколько громоздким и лишенным той целостности и компактности, которые присущи зоологическим дисциплинам. Очевидно, по этим же причинам в течение многих десятилетий не удавалось издать учебника ботаники, полностью соответствующего задачам общего университетского образования. Выходившие учебники и учебные пособия либо предназначались для более специального высшего образования (педагогического, медицинского, сельскохозяйственного), либо отражали лишь отдельные разделы общего курса ботаники.

Настоящий учебник ботаники, написанный преподавателями Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, призван восполнить очевидный пробел в изложении полного курса ботаники. Вследствие значительной разнородности входящих в этот курс разделов учебник издается в четырех томах. Третий том содержит материал по высшим растениям.

Высшие растения в отличие от подавляющего большинства низших растений, как правило, имеют сложную тканевую структуру и достаточно разнообразную морфологию. Поэтому часть I этого тома посвящена структурной ботанике, включающей морфологию, гистологию и анатомию вегетативных органов. Строение растительной клетки, согласно образовательному стандарту, составляет предмет цитологии, входящей в комплекс дисциплин «биология клетки». Кроме того, многочисленные сведения о растительных клетках приведены в первом томе при характеристике отделов и классов водорослей, различающихся в первую очередь строением клеток. Все это позволило ограничиться самой краткой характеристикой клетки высших растений.

В части II третьего тома приведен материал по экологии растений. Специфика растительного образа жизни состоит в том, что их взаимоотношения с внешней средой очень часто проявляются в ростовых и формообразователь-

ных процессах, которые в целом выполняют ту же роль, что и поведенческие реакции у животных. Поскольку ростовые и формообразовательные процессы выражаются в дефинитивной структуре, значительное место здесь отведено особенностям внешнего строения и внутренней организации.

Рекомендованное стандартами изучение образа жизни и географического распространения растений потребовало изложения основ географии растений и фитоценологии. Более детальное знакомство с этими разделами ботаники предусмотрено в специальных курсах. В третьем томе учебника описание размножения растений ограничено вегетативным и некоторыми типами бесполого размножения, присущими практически всем высшим растениям. Многие вопросы полового воспроизведения и репродуктивной биологии специфичны для отдельных таксонов высших растений и изложены в четвертом томе, посвященном систематическому обзору разнообразия высших растений.

Автором данного учебника при изложении материала (как и другим авторам учебников по ботанике) не удалось избежать «ангиоспермоцентризма». Объективная причина кроется в том, что именно покрытосеменным растениям и прежде всего двудольным свойственна наиболее сложная и разнообразная внешняя и внутренняя дифференциация тела и именно эти растения играют наиболее заметную средообразующую роль в экосистемах. Субъективная причина заключается в том, что покрытосеменные растения и в первую очередь двудольные были и остаются главным объектом исследования биологов, потому и изучены существенно полнее, чем другие таксоны высших растений.

При подготовке главы 6 автор использовал неопубликованные материалы И. Б. Кучерова, которые он любезно предоставил. Необходимо подчеркнуть, что И. Б. Кучеров не несет ответственности за интерпретацию этих материалов. Иллюстрации к третьему тому в основном взяты из разных учебных и научных публикаций. А. С. Беэр подготовил рисунки к главам 1, 2 и 4 (частично), А. И. Рудько — к главе 3, С. Р. Майоров — к главе 4 (частично). Оригинальные рисунки ко всем главам выполнил А. С. Беэр. Всем им автор выражает искреннюю и глубокую благодарность.

# ВВЕДЕНИЕ

Существование любых форм земной жизни возможно при соблюдении двух условий: обеспечении жизнедеятельности организмов и их воспроизведении, компенсирующем естественную убыль вследствие смертности от тех или иных причин. Воспроизведение (и размножение) организмов осуществляют их *генеративные* органы. Жизнедеятельность организма включает разнообразные процессы его взаимодействия с внешней средой и взаимодействия разных частей организма друг с другом. Применительно к растениям эти взаимодействия принято относить к разряду *вегетативных функций*, а воспроизводящие их части тела называть *вегетативными*. Вегетативные и генеративные части тела могут функционировать только в том случае, если они обеспечены энергией. Поэтому все живые существа вынуждены активно извлекать потребную им энергию из окружающей среды. Способы извлечения энергии определяют наиболее существенные особенности строения, или *организацию*, любых живых существ — будь то растение, животное или гриб.

Земные живые существа используют два основных источника энергии. Организмы, называемые *гетеротрофами*, извлекают энергию из созданных другими живыми существами высокомолекулярных органических соединений путем их окисления до значительно более бедных энергией неорганических веществ. Часть гетеротрофов потребляет такие соединения, поглощая другие живые существа либо их останки целиком или крупными частями. Таким способом обеспечивают себя энергией, а заодно и необходимыми органическими веществами животные. Остальные гетеротрофы — грибы и большинство бактерий — потребляют относительно низкомолекулярные органические соединения, находящиеся в растворенной форме в прижизненных выделениях либо в тканевой жидкости других организмов или в продуктах разрушения их тел под действием выделяемых гетеротрофами ферментов.

*Автотрофы* способны синтезировать органические вещества из неорганических, используя извлекаемую из внешней среды энергию. Источниками энергии могут быть окисляемые неорганические вещества (аммиак и аммонийные соединения, нитриты, сульфиды и сероводород, соли закисного железа), но значительно чаще — световая энергия. Соответственно различают организмы *хемоавтотрофные* и *фотоавтотрофные*. Хемоавтотрофными являются нитритные, нитратные, серные и железные бактерии. К фотоавтотрофным организмам принадлежат пурпурные бактерии, цианеи и растения.

Не все современные растения ведут автотрофный образ жизни, однако становление растений как особой формы земной жизни было связано с использованием световой энергии Солнца. Поэтому даже наиболее радикально изменившие свой образ жизни растения сохраняют основные черты организации фотоавтотрофных организмов.

Чтобы нагляднее представить специфику организации растения, сравним ее с организацией животных, наиболее нам понятной, поскольку человек биологически суть животное. Пища животных — это концентрированные, но часто неравномерно и непостоянно размещенные в пространстве источники энергии и готового органического вещества. Для потребления такого рода пищи требуется развитие средств дистанционного поиска пищевых объектов, направленное перемещение к ним и овладение добычей, а также единый координирующий центр, обеспечивающий быстрые согласованные действия всех частей организма по поиску и захвату добычи. Поскольку питание животных происходит путем заглатывания целых организмов или их крупных частей, для переработки пищи и распределения усвоенных питательных веществ обычно развивается сложная система внутренних органов. Улучшение обеспеченности организма животного вещественно-энергетическими ресурсами достигается более эффективным поиском добычи, ее ловлей и последующей переработкой в пищеварительном тракте. Соответственно этому для животных в целом характерно развитие разнообразных органов чувств, локомоции и захвата добычи, а также нервной системы, в которой существует специальная управляющая часть — мозг. Основным направлением эволюции животных стало развитие все более разнообразных органов при возрастающей целостности организма и усилении роли центральной нервной системы.

Совершенно иной задачей является обеспечение растений энергией. Несущий энергию свет довольно равномерно заполняет воздушную и водную среду (до определенной глубины). Правда, интенсивность света, а значит, и количество доступной энергии сильно меняются в течение суток из-за вращения Земли. Идеальным было бы перемещение по поверхности Земли так, чтобы всегда находиться на освещенной Солнцем стороне. Однако для этого пришлось бы постоянно двигаться со скоростью порядка 700 км/ч, что абсолютно недоступно живым существам. В то же время освещенность Земли, за исключением приполярных районов, очень стабильна в том смысле, что Солнце с периодичностью в сутки освещает одни и те же участки земной поверхности. Поэтому достаточно лишь раз попасть на освещенное Солнцем место и затем уже просто оставаться там, не затрачивая энергию на дальнейшие перемещения. Отсюда — эволюционная *тенденция к неподвижности* растений.

Энергия солнечного света заключена в фотонах. Для усвоения энергии отдельного фотона вовсе не требуются усилия всего организма, так как справиться с фотоном может и отдельная молекула, лишь бы она не слишком глубоко находилась в теле организма. В противном случае свет просто не дойдет до этой молекулы. Данные обстоятельства предопределили еще две особенности растительного организма. Во-первых, отпадает потребность во внутренних вегетативных органах, но появляется необходимость максимального контакта поверхности тела с залитой светом внешней средой. Поэтому в эволюции растений проявляется тенденция к развитию только *наружных* вегетативных органов. Во-вторых, отсутствует система, организующая и координирующая быстрые действия разных частей всего организма. Это не означает, что растительный организм представляет собой сумму мало связанных между собой частей. Организм растения, как и положено любому организму, обладает свойством целостности, его части взаимодействуют друг с другом и влияют друг на друга. Однако их взаимодействие и взаимовлияние осуществляются

достаточно медленно путем обмена сигнальными молекулами типа гормонов, причем не существует никакой специальной управляющей части, доминирующей над другими частями. Растительные организмы *децентрализованы*.

Усвоенную энергию света растения употребляют для синтеза углеводов из диоксида углерода и воды. В дальнейшем они используют углеводы для образования других органических веществ. Для этого растения вынуждены поглощать определенные растворенные в воде неорганические соединения. Все эти вещественные ресурсы рассеяны в окружающей среде подобно световой энергии. Поэтому эффективность их потребления зависит от площади поверхности соприкосновения растительного организма с внешней средой и не требует ни наличия органов чувств и локомоции, ни централизованной системы управления всеми частями организма, ни развития внутренних органов. Таким образом, специфика поглощения растением необходимых веществ обусловливает те же особенности их организации, что и использование солнечного света в качестве источника энергии: *неподвижность*, *отсутствие централизации и внутренних вегетативных органов*.

Характер используемых растением ресурсов окружающей среды допускает единственный способ усиления питания — увеличение площади контакта тела со средой, что достигается посредством *роста в течение всей жизни*.

# ЧАСТЬ I

# СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА

## ГЛАВА 1

## МОРФОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

### 1.1. ТАЛЛОМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

**Основные черты таллома.** Основные особенности организации растений не возникли во всей полноте одновременно с появлением на Земле растений. Они развивались постепенно по мере эволюционного совершенствования исходной организации. Самые первые растения неизвестны, и об их вероятном устройстве можно судить только по косвенным данным. В настоящее время наиболее предпочтительна гипотеза симбиогенного происхождения растений путем эндосимбиоза водных цианей и, возможно, других фотоавтотрофных прокариот с водными же простейшими. Соответственно исходно растения были мелкими высокоподвижными существами, подобными многим современным одноклеточным водорослям. Как и современные водоросли, они скорее всего были способны направленно двигаться под действием как химических сигналов (хемотаксис), так и освещенности (фототаксис).

Фототаксис несомненно способствует перемещению организма в более освещенные места водоема, но в целом активная подвижность не дает значительных преимуществ в улавливании световой энергии. Однако она чрезвычайно важна для обеспечения интенсивного обмена веществами между мелким организмом и окружающей его средой (рис. 1). Растения потребляют растворенные в воде вещества. Скорость их диффузии в воде невелика. Поэтому вокруг растения возникает пространство, обедненное необходимыми ему биогенными элементами и обогащенное отходами его жизнедеятельности, что может вызвать голодание и отравление растения. Чтобы избежать этих неприятностей, растение должно иметь возможность менять свое окружение. Способность мелких одноклеточных водорослей активно плавать как раз и дает такую возможность.

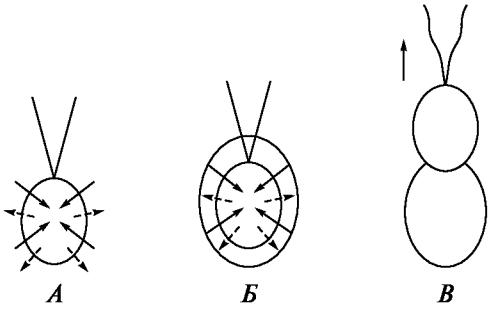



Рис. 1. Биологическое значение подвижности мелких водных растений (ориг.).

Растение (*А*) поглощает вещества из воды (сплошные стрелки) и выделяет в нее продукты жизнедеятельности (пунктирные стрелки), в результате чего вокруг него возникает слой воды (*Б*), обедненный питательными веществами и обогащенный выделениями организма; благодаря подвижности растение уплывает из этого слоя в чистый объем воды (*В*)

Активная подвижность оказалась настолько полезной, что присуща и многим современным водорослям, несмотря на высокую энергоемкость движения. Энергоемкость, высокая сама по себе, значительно возрастает при увеличении размера организма и потому предотвращает реализацию эволюционной тенденции к постоянному росту. Не случайно, что почти все активно плавающие водоросли — существа микроскопические. Кроме того, активная подвижность посредством жгутиков не позволяет растениям заселять сушу, так как в воздушной среде такой способ локомоции невозможен, а вселению растений в грунтовые воды препятствует отсутствие там света. Поэтому активная подвижность растений оказалась эволюционным тупиком.

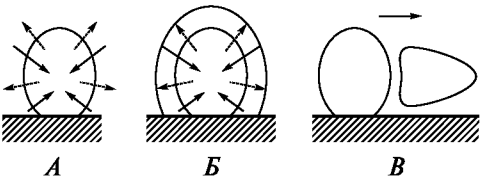



Рис. 2. Биологическое значение неподвижности растения (ориг.).

Растение (*А*) поглощает вещества из воды (сплошные стрелки) и выделяет в нее продукты жизнедеятельности (пунктирные стрелки), в результате чего (*Б*) вокруг него возникает слой воды, обедненный питательными веществами и обогащенный выделениями организма; при движениях водной массы этот слой «смывается» с неподвижного растения (*В*)

Значительно бóльшие эволюционные возможности открыл перед растениями переход к неподвижному прикрепленному существованию. Движение воды относительно неподвижно закрепленного растения дает тот же эффект смены окружения, что и активное плавание (рис. 2), но не требует затрат энергии самим организмом. Тем самым устраняется «запрет» на увеличение размеров тела. Для прочного закрепления крупного организма в процессе эволюции выработались специальные органы (см. 1.3). Остальная вегетативная часть тела оставалась не подразделенной на органы. Такое вегетативное тело называют *таллóмом* или слоевищем.

**Рост таллома.** В простейшем случае таллом имеет форму, близкую к шаровидной. При увеличении размеров шара его поверхность увеличивается пропорционально второй степени радиуса, а объем — пропорционально его третьей степени (рис. 3, *А*). Растение получает из внешней среды энергию и вещества через поверхность. Вследствие этого при росте сферического таллома увеличивается его способность поглощать ресурсы из внешней среды, причем также пропорционально второй степени радиуса. Использует эти ресурсы весь объем таллома. Следовательно, их расходование увеличивается с ростом организма пропорционально третьей степени радиуса, т.е. значительно быстрее, чем прирост поглощения ресурсов. Поэтому растительные организмы сферической формы не могут вырастать до крупных размеров. И действительно, среди всего огромного разнообразия растений Земли неизвестно ни одного вида, чье сферическое тело превышало бы 8 см в диаметре, а подавляющее большинство подобных растений значительно меньше[1]. Постоянный рост возможен при сохранении неизменного соотношения между объемом организма и площадью его поверхности. Такую возможность предоставляют цилиндрическая и уплощенная формы таллома (рис. 3, *Б*, *В*).

[1] Крупные шарообразные кактусы и подобные им растения имеют ребристую поверхность тела, значительно увеличивающую ее удельную площадь.

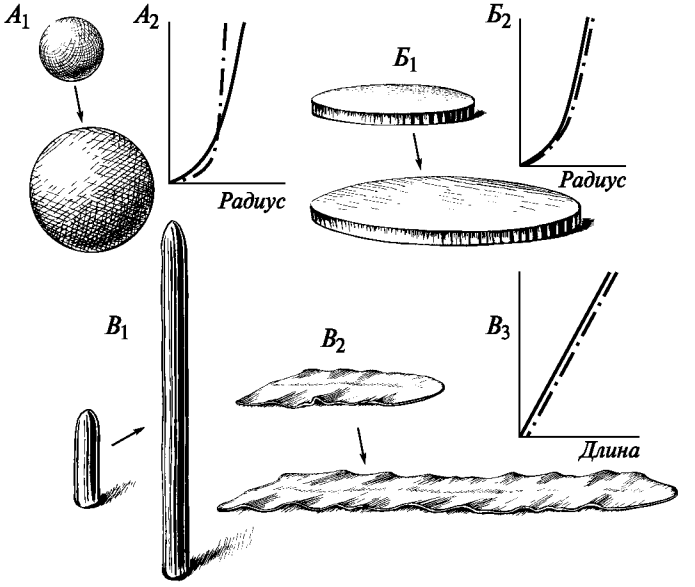



Рис. 3. Соотношение изменения площади поверхности и объема растущих талломов разной формы (ориг.).

Объем растущего шаровидного таллома ($А_1$) увеличивается быстрее, чем его поверхность ($А_2$), что быстро приводит к дисбалансу получения ресурсов из внешней среды и их расходования. При росте дисковидного ($Б_1$), цилиндрического ($В_1$) и лентовидного ($В_2$) талломов, не сопровождающемся их утолщением, соотношение между объемом и площадью поверхности не меняется ($Б_2$, $В_3$). Сплошной линией показано изменение площади поверхности, штрих-пунктирной — изменение объема

Рост — это процесс, сопряженный с большими затратами энергии и веществ. Если бы он происходил равномерно всем телом, то по мере увеличения организма это вызывало бы резкое увеличение затрат на рост. Поэтому ростовые процессы у растений сосредоточиваются в определенном участке тела, абсолютные размеры которого, а значит, и расходы ресурсов на рост практически не меняются со временем. Вследствие такой концентрации ростовых процессов уплощенный таллом приобретает вид не диска, а ленты, пластины. Уплощенные талломы называют *пластинчатыми* (рис. 4). Цилиндрические талломы водорослей (рис. 5, *А*) традиционно называют *нитчатыми*, хотя иногда они достаточно толсты и больше напоминают шнурок. Для обозначения цилиндрического тела высших растений (рис. 5, *Б*) используют название *телóм*.

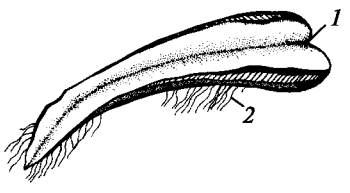



Рис. 4. Таллом молодого растения риччии черноватой (*Riccia nigrella*) (по С. Петрову, 1975, с изменениями):

*1* — апекс; *2* — ризоиды

Участок тела, в котором сосредоточен рост, может располагаться между нерастущими частями таллома. В этом случае рост называют *интеркалярным* или вставочным. Однако наличие зоны интеркалярного роста между нерастущими частями тела (рис. 6) ослабляет прочность их соединения и затрудняет взаимодействие между ними. Поэтому интеркалярный рост таллома присущ

немногим растениям (например, видам рода *Ulotrix*), а самое обычное положение участка роста — на верхушке таллома или телома. Такая верхушка получила название *апекс* (см. рис. 4), а рост, осуществляемый ею, называют апикальным.

**Ветвление таллома.** Как апекс, так и зона интеркалярного роста обеспечивают рост таллома в одном направлении. При этом ресурсы окружающего пространства, в первую очередь свет, находящиеся в стороне от направления роста, остаются недоступными растущему растению. Средством использования таких ресурсов стало *ветвление* — появление на талломе множественных участков роста, каждый из которых формирует часть таллома, нарастающую под углом к направлению исходного роста. По чисто конструктивным причинам ветвиться способны только формы с апикальным ростом.

Существуют всего два способа увеличения числа растущих апексов. Один из них состоит в разделении существующего апекса на несколько дочерних. Такое ветвление называют *апикальным* или *верхушечным*. В результате него чаще всего образуются два дочерних апекса и (позднее) две дочерние ветви, отходящие от вершины материнской (рис. 7, *А*). Поэтому этот вариант верхушечного ветвления часто называют *дихотомическим*. Очень редко при верхушечном ветвлении возникают три (тритомия) и более (политомия) ветвей.

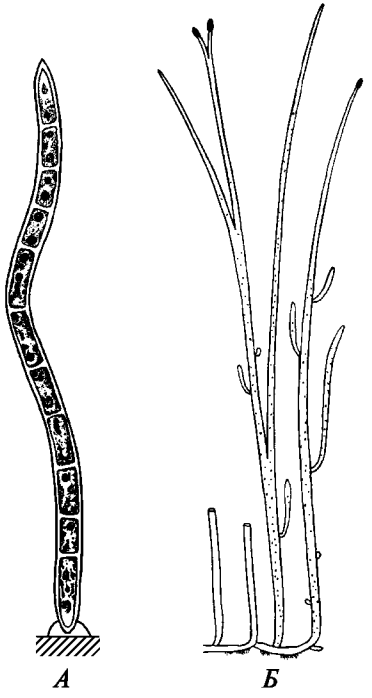



Рис. 5. Нитчатый таллом (*А*) водоросли уронема (*Uronema* sp.) и телом (*Б*) ринии (*Rhynia gwynne-vaughanii*) (по Н. А. Мошковой, М. М. Голлербаху, 1986; К. Мэгдефрау, 1968)

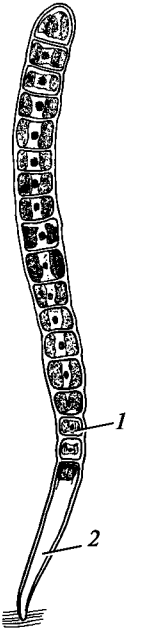



Рис. 6. Нитчатый таллом водоросли улотрикс (*Ulotrix* sp.) с зоной интеркалярного роста (по К. Гёбелю, 1898—1901):

*1* — зона интеркалярного роста; *2* — ризоид

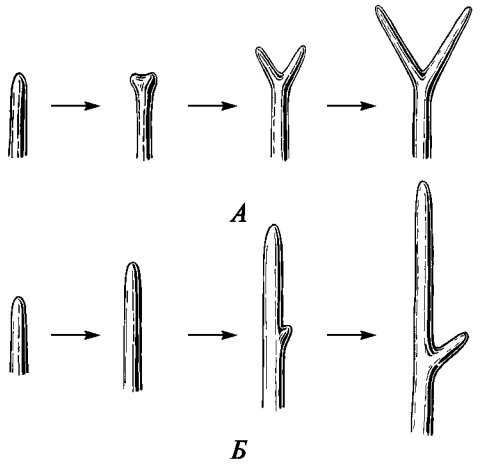



Рис. 7. Схемы апикального (*А*) и латерального (*Б*) типов ветвления телома (ориг.).

Апикальное ветвление происходит в результате разделения апекса; при латеральном ветвлении сбоку от апекса материнской ветви вырастает новый апекс

Дочерние ветви после определенного периода апикального роста в свою очередь приступают к верхушечному ветвлению. Таким образом возникает система ветвей. Исходную, единственную ветвь обозначают как ветвь I порядка, возникшие при ее верхушечном ветвлении две или более дочерние ветви обозначают как ветви II порядка, их дочерние ветви — как ветви III порядка и т.д. (рис. 8).

Другой способ увеличения числа апексов — образование новых апексов сбоку на растущем талломе, на большем или меньшем расстоянии от его апекса, который, не разделяясь, продолжает функционировать (см. рис. 7, *Б*). Такое ветвление называют *латеральным* или *боковым*, а все ветви, образованные но-

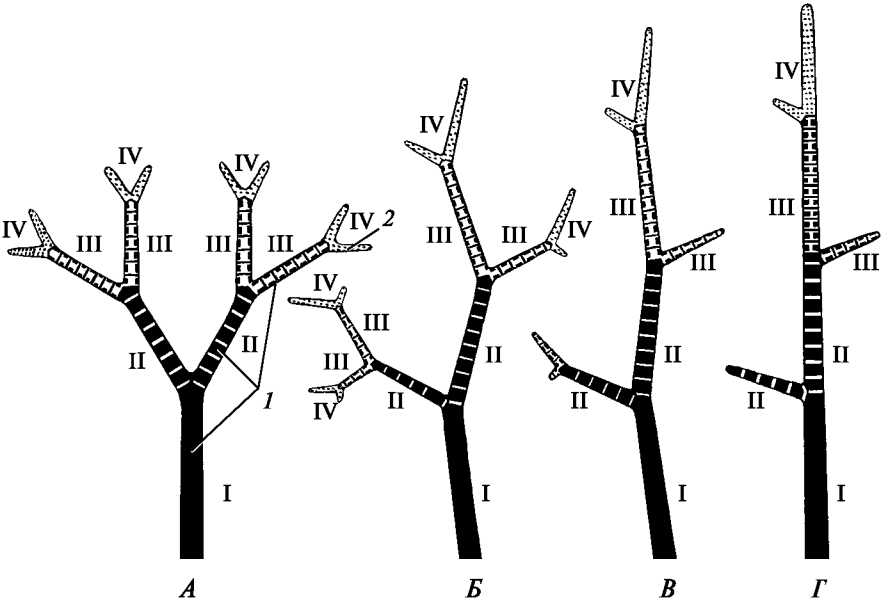



Рис. 8. Схема перевершинивания при усилении анизотомии апикального ветвления ($А \rightarrow Г$) (ориг.):

*А* — изотомное дихотомическое ветвление; *Б*, *В* — разные степени анизотомного ветвления; *Г* — резко анизотомное ветвление и дихоподиальное нарастание. Римскими цифрами обозначены порядки ветвления; *1* — мезомы; *2* — телом

выми апексами, — боковыми ветвями. Исходная ветвь носит название *главной* ветви или ветви I порядка. При боковом ветвлении на главной ветви потенциально может образоваться бесконечное число боковых ветвей, но все их относят к ветвям II порядка. Каждая из них способна к боковому ветвлению и образованию ветвей III порядка и т.д. (рис. 9, *Б*).

У многих растений боковые апексы возникают на самой поверхности тела. Это так называемое *экзогенное* ветвление. У некоторых растений новый апекс образуется в глубине материнской ветви, и растущая боковая ветвь прорывает наружный слой материнской ветви. Такое ветвление называют *эндогенным*.

В случае если боковой апекс возникает вплотную или очень близко к апексу материнской ветви, ветвление внешне сильно напоминает верхушечное дихотомическое. То же впечатление возникает и тогда, когда апекс материнской ветви прекращает функционировать, а ниже, примерно на одинаковом расстоянии от него, возникают два боковых апекса. Вследствие своеобразия такого ветвления его принято описывать как особый вариант бокового ветвления — *ложнодихотомическое* ветвление (см. рис. 9, *А*). Оказалось, что оно очень распространено среди водорослей и высших растений, и почти все примеры (как раньше думали) дихотомического верхушечного ветвления в действительности представляют собой примеры ложнодихотомического бокового ветвления.

Принято думать, что наиболее примитивно верхушечное дихотомическое ветвление, в ходе которого материнский апекс разделяется на два дочерних равной мощности, формирующих одинаковые дочерние веточки (*изотомия*), в равной мере отклоняющиеся от направления роста материнской ветви (см. рис. 8, *А*). В ходе эволюции изотомия преобразовывалась в *анизотомию*, для которой характерно разделение материнского апекса на два дочерних неравной мощности. Более мощный из них формирует и более крупную ветку, отклоняющуюся от направления роста материнской оси меньше, чем сестринская ветка (см. рис. 8, *Б—Г*). Это явление *перевершинивания*. Завершением эволюционного усиления анизотомии и перевершинивания считают возникновение бокового ветвления. Однако сравнительно-морфологическими и палеоботаническими данными удается более или менее убедительно обосновать только преобразование изотомии в анизотомию, тогда как переход от резко анизотомного верхушечного ветвления (см. рис. 8, *Г*) в боковое — всего лишь предположение, не имеющее бесспорной фактической базы.

В результате ветвления таллома в теле растения появляются легко различимые компоненты — свободные окончания веточек и соединяющие их участки тела. Эти компоненты пластинчатых талломов не имеют особых названий. Применительно к теломным растениям некото-

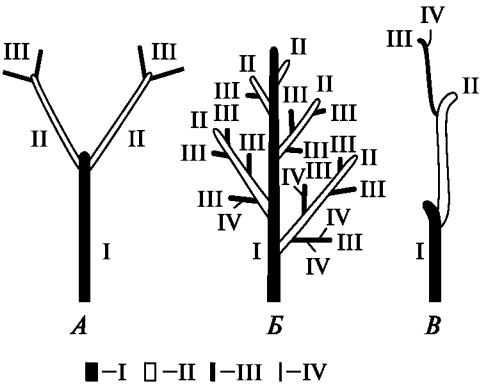



Рис. 9. Схемы ложнодихотомического ветвления (*А*), моноподиального (*Б*) и симподиального (*В*) нарастания (ориг.). Римскими цифрами обозначены порядки ветвления

рые ботаники используют название «телом» только для обозначения таких свободных окончаний веточек, а соединяющие их участки тела называют *мезомами* (см. рис. 8, *А*). Однако в целом термин «мезом» в ботанике используют крайне редко и обычно все компоненты тела теломных форм обозначают как теломы.

**Нарастание таллома.** От ветвления следует четко отличать *нарастание*, т.е. увеличение в определенном направлении вегетативного тела растения и его ветвей. Особенности нарастания тесно связаны с характером ветвления[1]. При верхушечном изотомном ветвлении направление преимущественного роста таллома не сохраняется (см. рис. 8, *А*). При анизотомном верхушечном ветвлении более мощная дочерняя ветвь отклоняется от направления роста материнской ветви слабее, чем более слабая, т.е. она как бы «перевершинивает» свою более слабую сестринскую ветвь. Поэтому нарастание происходит главным образом в одном определенном направлении благодаря формированию *дихоподия* — зигзагообразной системы из более мощных веточек, образующихся при последовательных дихотомиях апексов, каждая из которых целиком входит в состав дихоподия (см. рис. 8, *Б—Г*). Такой тип нарастания обозначают как *дихоподиальное*. Чем сильнее выражено перевершинивание ветвей, тем менее извилист дихоподий. В крайнем случае возникает практически прямой дихоподий, и только специальные исследования процесса ветвления позволяют правильно определить способ нарастания таллома.

При боковом ветвлении первоначальный апекс не перестает существовать. Более того, он функционирует активнее, чем появляющиеся апексы боковых ветвей, деятельность которых он каким-то образом подавляет (явление *апикального доминирования*), причем тем в большей степени, чем ближе к нему они находятся. Поэтому первоначальный апекс, функционируя потенциально неограниченно, может единолично обеспечить нарастание таллома. В результате его деятельности образуется лидирующая главная ветвь — *моноподий*, несущая боковые ветви (также моноподии), уменьшающиеся по направлению к ее верхушке, т.е. в *акропетальном* направлении (см. рис. 9, *Б*). Нарастание такого типа называют *моноподиальным*.

При боковом ветвлении возможно и иное — *симподиальное* — нарастание, проявляющееся в том, что апикальный рост главной ветви со временем обязательно прекращается. Это снимает эффект апикального доминирования, и одна из боковых ветвей, находящихся вблизи верхушки главной ветви, начинает усиленно расти в том же направлении, в котором росла материнская ветвь. При этом она перевершинивает, смещает вбок замершую в росте верхушку материнской ветви. Впоследствии апикальный рост такой ветви также прекращается, и на ней появляется новая мощная ветвь III порядка и т.д. (см. рис. 9, *В*). Вследствие многократной остановки апикального роста ветвей и их перевершинивания возникает *симподий*. Подобно дихоподию, он состоит из цепочки ветвей последовательных порядков, которые, однако, входят в состав симподия не целиком, а только своими базальными частями.

Большое значение имеет направление апикального роста относительно поверхности субстрата, которое предопределяет положение таллома в пространстве (рис. 10). *Плагиотропный* рост параллельно поверхности обусловливает распластанность таллома по субстрату и прочное соединение с ним, но

[1] Мало искушенные в ботанике люди даже смешивают явления нарастания и ветвления.

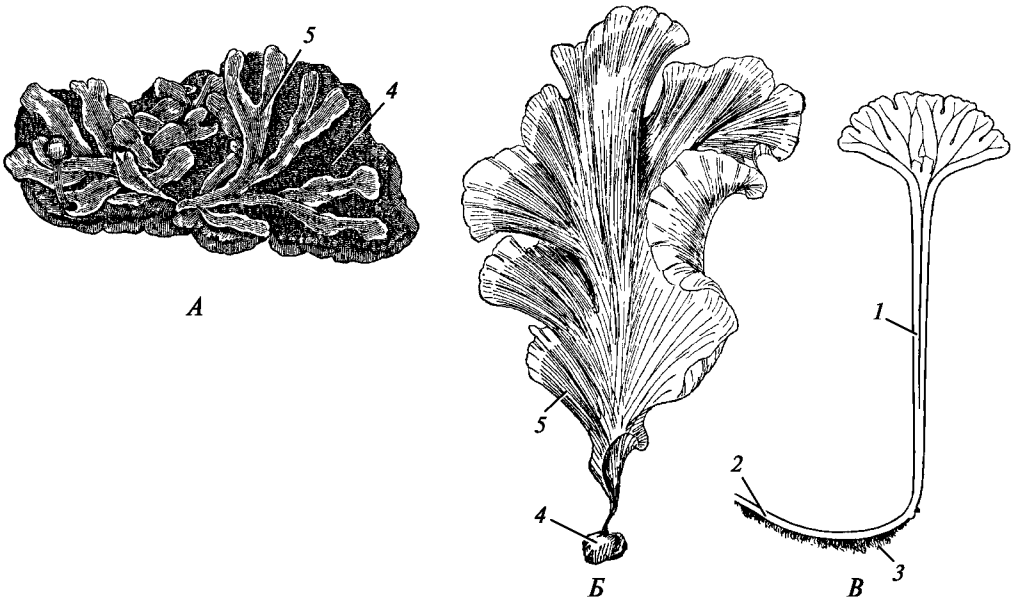



Рис. 10. Плагиотропно растущий таллом гримальдии узколистной (*Grimaldia angustifolia*) (*А*), ортотропно растущий таллом ульвы салатной (*Ulva lactuca*) (*Б*) и анизотропно растущий таллом гименофитума веерного (*Hymenophytum flabellatum*) (*В*) (по С. И. Ростовцеву, 1913; Э. Страсбургеру и др., 1962; К. Гёбелю, 1930).

Плагиотропный таллом стелется по субстрату, ортотропный таллом прикрепляется к субстрату небольшим участком и располагается почти целиком над субстратом, анизотропный таллом вначале растет плагиотропно, а затем ортотропно: *1* — ортотропная часть таллома; *2* — плагиотропная часть таллома; *3* — ризоиды; *4* — субстрат; *5* — таллом

делает малодоступными ресурсы в пространстве над субстратом. *Ортотропный* рост перпендикулярно поверхности субстрата позволяет успешнее осваивать ресурсы пространства, давая возможность сосуществовать большему числу особей. Поэтому ортотропный рост широко распространен у растений, хотя и требует дополнительных затрат на укрепление тела растения и ослабляет прочность его соединения с субстратом, а у наземных форм создает проблемы с обеспечением водой и минеральными солями. У некоторых растений в ходе развития таллом меняет плагиотропный рост на ортотропный. В этом случае говорят об *анизотропном* росте.

## 1.2. ПОБЕГ

### 1.2.1. Биологическое значение побеговой организации

И пластинчатые, и цилиндрические талломы в равной мере способны к неограниченному росту, но они неравноценны по отношению к факторам внешней среды. Пластинчатые талломы имеют большую удельную поверхность, благоприятную для поглощения растворенных веществ и идеальную для поглощения света. Однако огромная парусность, не имеющая никакого значе-

ния для плагиотропных талломов, оказывается серьезной проблемой для ортотропных, вынужденных расти в подвижной среде. Поэтому ортотропный рост пластинчатого таллома возможен только при условии его большой гибкости и прочности на разрыв. Такие свойства бывают у пластинчатых талломов водных растений, поскольку они используют воду для поддержания своего тела над субстратом. Наземные растения не могут использовать для опоры воздух из-за его малой плотности, вследствие чего их тела должны быть достаточно жесткими, для того чтобы возвышаться над субстратом. Естественно, что жесткость исключает гибкость таллома, поэтому в наземных условиях пластинчатая форма таллома оказывается эволюционным запретом на развитие крупных ортотропных организмов.

Напротив, цилиндрические талломы, имея малую парусность, встречают значительно меньшие затруднения при ортотропном росте. В то же время их форма далека от оптимальной для улавливания света. Наиболее совершенные растения сочетают преимущества обеих форм, располагая множественные улавливающие свет пластины с ограниченным ростом на потенциально неограниченно нарастающем трехмерном каркасе из цилиндрических осей. Такое строение имеют некоторые сифоновые, красные и бурые водоросли и большинство высших растений, кроме антоцеротовых и многих печеночников[1]. Применительно к высшим растениям его обозначают как *побеговую организацию*. В альгологии термины «побег» и «побеговая организация» не используют, что, конечно, нелогично, но прочно закрепилось в ботанической практике. Появление побега позволило возникнуть гигантским растениям, достигающим 100 м в длину (высоту): водоросль *Macrocystis*, секвойядендрон, некоторые эвкалипты.

## 1.2.2. Строение побега

*Побег* (рис. 11) состоит из осевой части — *стебля*, несущей уплощенные боковые, или *аппендикулярные*, придатки — *листья*. Листья прикрепляются к стеблю в *узлах*. Соответственно участки стебля между узлами называют *междоузлиями*. Междоузлия могут быть *удлиненными* с длиной, превышающей диаметр стебля, или *укороченными*, когда их длина равна либо меньше диаметра стебля. Побег с удлиненными междоузлиями называют *удлиненным*. Побег, все междоузлия которого укорочены (рис. 12, *А*), называется *укороченным*, или *розеточным*. У деревьев и кустарников удлиненные побеги обычно называют *ростовыми* или *ауксибластами*, а укороченные — *брахибластами* (рис. 13). Если у побега часть междоузлий укороченная, а часть удлиненная (см. рис. 12, *Б*), то говорят о *полурозеточном* побеге. В поперечном сечении междоузлия обычно округлые, но бывают и иных очертаний (рис. 14).

Листья располагаются на стебле по-разному, но не хаотично, а строго закономерно, что позволяет различать несколько типов *листорасположения*, или *филлотаксиса*.

***Мутовчатый*** филлотаксис свойствен побегам, на каждом узле которых находится несколько листьев (рис. 15), число которых специфично для вида растения, но чаще всего равно 3 или 4. Листья одной мутовки располагаются

[1] Среди других групп высших растений известны вторично упростившиеся формы, утратившие дифференциацию тела на несущие оси и улавливающие свет пластины.

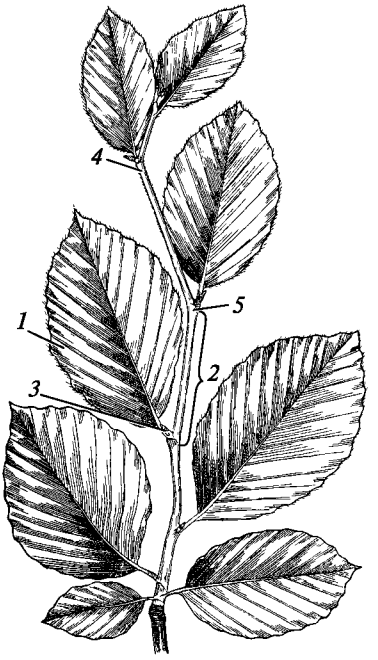



Рис. 11. Побег (удлиненный) бука лесного (*Fagus sylvatica*) (по В. Троллю, 1954):

*1* — лист; *2* — междоузлие; *3* — пазушная почка; *4* — стебель; *5* — узел

эквидистантно, т.е. их медианные плоскости находятся на равных угловых расстояниях (*углах дивергенции*) друг от друга. Вследствие этого они равномерно окружают стебель и мало затеняют друг друга. Расположение листьев на соседних узлах (в соседних мутовках) подчиняется *правилу чередования кругов*. Это означает, что листья одной мутовки находятся точно против промежутков между листьями соседней мутовки, чем сводится до минимума взаимное перекрывание и затенение листьев разных мутовок. В соответствии с правилом чередования кругов листья каждой второй мутовки располагаются строго над листьями той мутовки, с которой начат отсчет, составляя продольные прямые ряды листьев на стебле, или *ортостихи*. Число ортостих на побеге вдвое превышает число листьев в мутовке. При мутовчатом филлотаксисе очень четко выражена *радиальная симметрия* побега.

***Супротивный*** филлотаксис отличается от мутовчатого тем, что на каждом узле располагается пара листьев (рис. 16). В сущности, его правомерно считать

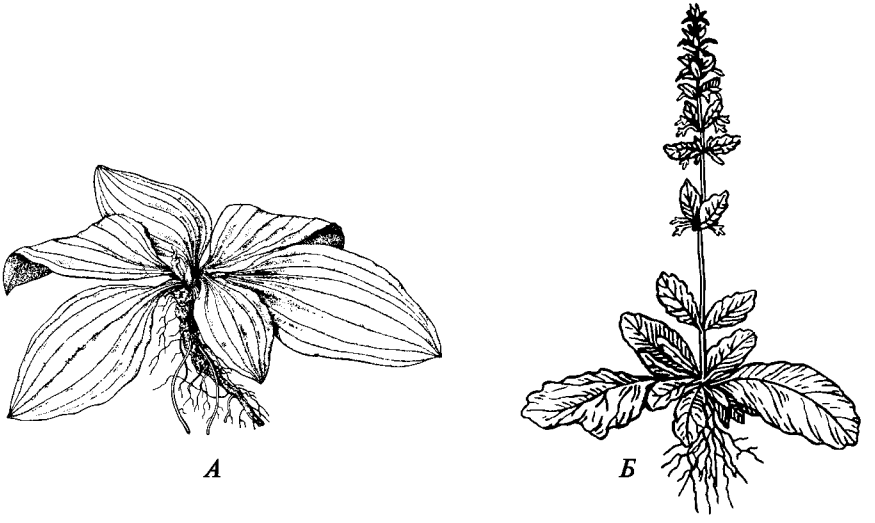



Рис. 12. Укороченный (розеточный) побег подорожника большого (*Plantago major*) (*А*) и полурозеточный побег живучки ползучей (*Ajuga reptans*) (*Б*) (по кн. «Флора СССР»: т. 23, 1958; И.Г. Серебрякову, 1952)

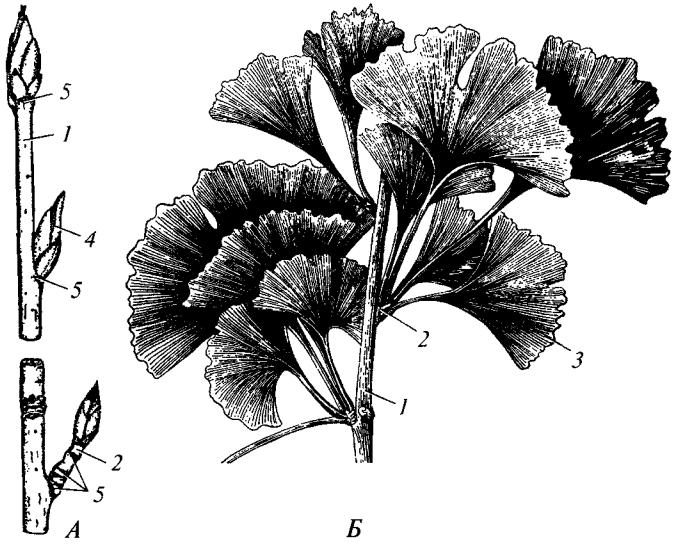



Рис. 13. Диморфизм побегов
(по Л. И. Лотовой, 2000; В. Х. Тутаюк, 1972, с изменениями):

*А* — ветвь тополя (*Populus* sp.) в безлистном состоянии; *Б* — ветвь гинкго двулопастного (*Ginkgo biloba*); *1* — ауксибласт; *2* — брахибласт; *3* — лист; *4* — почка; *5* — узел

всего лишь одним из вариантов мутовчатого листорасположения. Однако из-за того, что он распространен значительно шире прочих вариантов мутовчатого филлотаксиса, большинство ботаников предпочитает рассматривать супротивный филлотаксис как особый тип, равноценный мутовчатому филлотаксису. Обычно листья одной пары одинаковы, и угол дивергенции между ними составляет 180°. Эти признаки характерны для накрест супротивного, или *декуссатного*, варианта супротивного филлотаксиса (см. рис. 16, *А*, *Б*). Значительно более редок *биюгатный* вариант, для которого характерны неодинаковые листья в каждой паре, причем угол дивергенции между ними меньше 180° (нарушение правила эквидистантности) (см. рис. 16, *В*, *Г*). Чередование кругов при

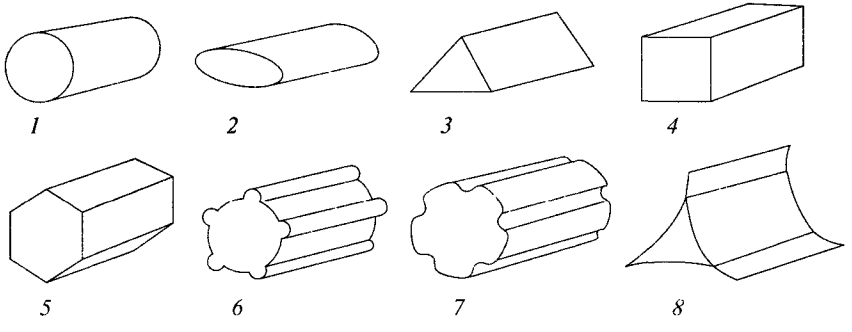



Рис. 14. Типы поперечного сечения стебля (по И. А. Борзовой и др., 1972):

*1* — округлый; *2* — сплюснутый; *3* — трехгранный; *4* — четырехгранный, *5* — многогранный, *6* — ребристый, *7* — бороздчатый, *8* — крылатый

Рис. 15. Побег вербейника обыкновенного (*Lysimachia vulgaris*) (*А*) и его диаграмма (*Б*) (ориг.).

Мутовчатый филлотаксис: на каждом узле располагается по 4 одинаковых листа на равном расстоянии друг от друга: *1* — угол дивергенции; *2* — листья; *3* — узел; штриховой линией показана ортостиха; листья одного узла соединены пунктирной линией

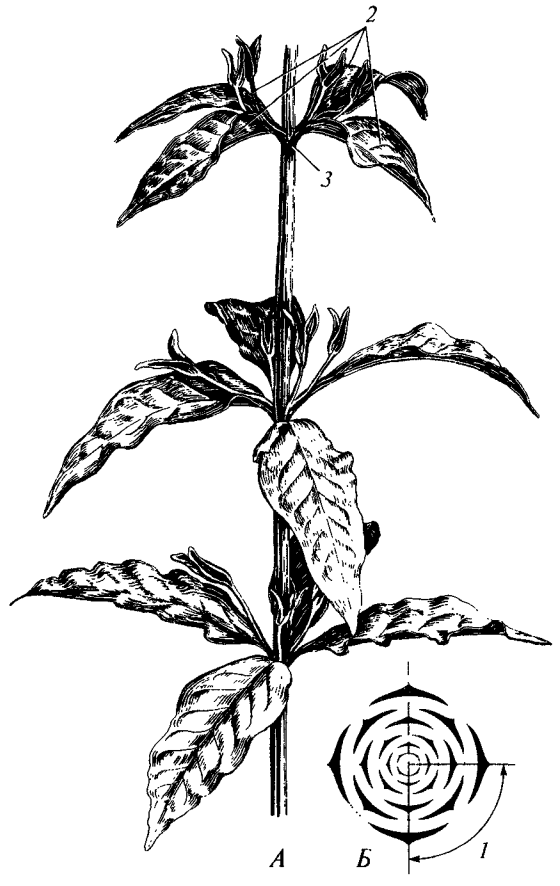
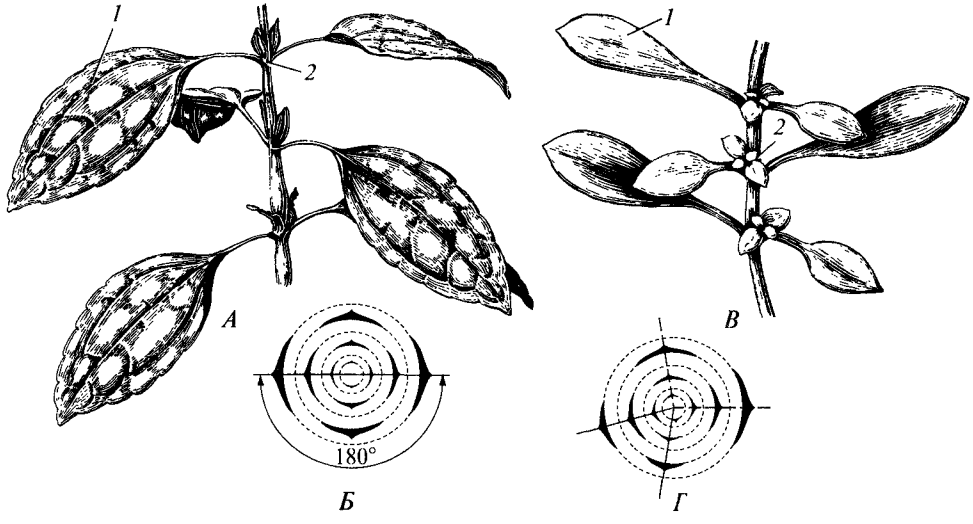



Рис. 16. Побеги пилеи Кадье (*Pilea cadieri*) (*А*) и пилеи мелколистной (*P. microphylla*) (*В*) и их диаграммы (соответственно *Б* и *Г*) (ориг.).

Накрест супротивный филлотаксис (*А*, *Б*): на каждом узле располагается пара одинаковых листьев друг против друга; биюгатный филлотаксис (*В*, *Г*): на каждом узле располагается по 2 листа, различающихся размерами, угол дивергенции между ними менее 180°: *1* — листья; *2* — узел; штриховыми линиями показаны ортостихи крупных листьев, сплошными линиями — ортостихи мелких листьев; листья одного узла соединены пунктирными линиями



биюгатном филлотаксисе приводит к появлению двух соседних ортостих крупных листьев, которым противолежат две ортостихи мелких листьев. Симметрия побегов с супротивным филлотаксисом бывает радиальной, вырожденной до *крестообразной* (декуссатный вариант), и *билатеральной* (биюгатный вариант).

***Очередной***, или ***рассеянный***, филлотаксис наблюдается в тех случаях, когда на каждом узле располагается по одному листу (рис. 17). Если мысленно последовательно соединить линией все основания листьев, то получится спираль (см. рис. 17, *Б*, рис. 18), которую называют *основной генетической спиралью*, поскольку она отражает последовательность появления (генезиса) листьев на растущем побеге. Поэтому очередной филлотаксис называют также ***спиральным***. Это наиболее распространенный тип филлотаксиса. Расположение листьев на основной генетической спирали подчиняется правилу эквидистантности, благодаря чему стебель равномерно облиственен с разных сторон. Определенные листья на основной генетической спирали располагаются почти точно друг над другом, т.е. на одной ортостихе. Листья между соседними листьями одной ортостихи плюс 1 составляют *листовой цикл побега* со спиральным филлотаксисом. Число листьев в цикле равно числу ортостих. Листовой цикл занимает один или несколько оборотов основной генетической спирали.

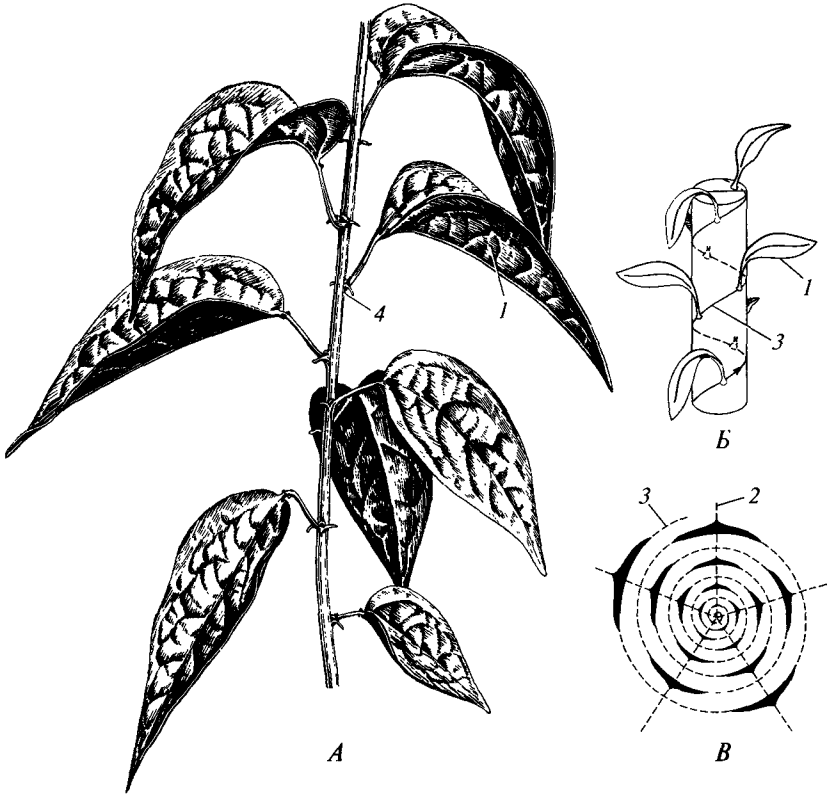



Рис. 17. Побег страстоцвета (*Passiflora* sp.) (*А*), его схематическое изображение (*Б*) и диаграмма (*В*) (ориг.).

Спиральный филлотаксис: на каждом узле располагается по одному листу: *1* — лист; *2* — ортостиха; *3* — основная генетическая спираль; *4* — узел

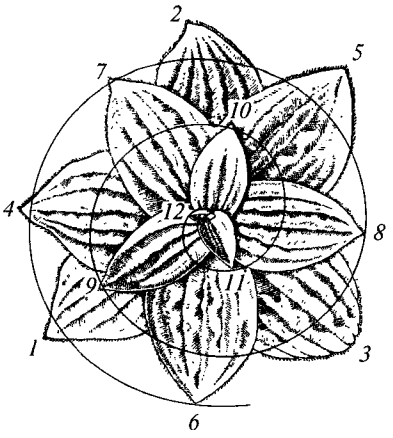



Рис. 18. Розеточный побег подорожника среднего (*Plantago media*) сверху (по В. Троллю, 1954).

Линия, проведенная через последовательно сформировавшиеся листья, — основная генетическая спираль; цифры означают порядок появления листьев

Число листьев в листовом цикле и число ортостих, а также число оборотов основной генетической спирали на протяжении листового цикла зависят от угла дивергенции между листьями. Величина угла обычно постоянна на всем побеге, но может различаться у разных видов и на разных побегах одного растения. Разные варианты очередного филлотаксиса описывают так называемыми «*формулами филлотаксиса*», представляющими собой дроби, числитель которых показывает число оборотов основной генетической спирали на протяжении листового цикла, а знаменатель — число листьев в листовом цикле (= число ортостих). Численное значение дроби равно углу дивергенции, выраженному не в градусах, а в долях окружности.

Известны следующие варианты очередного филлотаксиса. Филлотаксис в $^1/_2$ характерен для побегов, между листьями которых угол дивергенции составляет 180°. Такие побеги имеют две ортостихи на противоположных сторонах стебля, а медианные плоскости всех листьев обычно совпадают друг с другом. Этот вариант имеет особое название: *двухрядный филлотаксис* (рис. 19). Ему свойствен самый короткий листовой цикл из двух листьев, умещающийся на одном обороте основной генетической спирали. Филлотаксис в $^1/_3$ возникает при угле дивергенции 120°. Листовой цикл здесь включает 3 листа, но умещается на одном витке основной генетической спирали. Расположение листьев при таком филлотаксисе по трем четким отростихам подчеркивает особое название этого варианта — *трехрядный филлотаксис*.

Остальные варианты очередного филлотаксиса не имеют особых названий и характеризуются только формулами. Самый распространенный из них — филлотаксис в $^2/_5$, при котором угол дивергенции между листьями составляет 144°, а 5 листьев листового цикла размещаются на двух оборотах основной генетической спирали (см. рис. 17). Значительно реже встречается филлотаксис в $^3/_8$ (угол дивергенции 135°, листовой цикл из 8 листьев занимает 3 оборота основной генетической спирали).

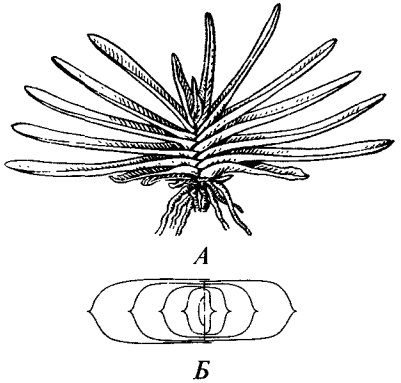



Рис. 19. Побег гастерии (*Gasteria* sp.) (*А*) и ее схематическое изображение в проекции сверху (*Б*) (по Э. Страсбургеру и др., 1962).

Двухрядный филлотаксис: угол дивергенции между листьями составляет 180°

Еще более редки варианты очередного филлотаксиса в $^{5}/_{13}$ (угол дивергенции 138°27') и $^{8}/_{21}$ (угол дивергенции 137°8') с листовыми циклами соответственно из 13 и 21 листа, которые размещаются на 5 и 8 витках основной генетической спирали. В единичных случаях встречается филлотаксис в $^{13}/_{34}$ (угол дивергенции 137°38'49") и $^{21}/_{55}$ (угол дивергенции 137°27'16"). Варианты филлотаксиса, описываемые еще бóльшими значениями листовых циклов и оборотов основной генетической спирали, неизвестны. Вероятно, это можно объяснить тем, что всем живым существам, в том числе и растениям, свойственна некоторая изменчивость состояний признака. Из-за этого углы дивергенции не соответствуют точно одному какому-либо значению, но варьируют в пределах 1—2°. Углы дивергенции при разных вариантах очередного филлотаксиса, начиная с филлотаксиса в $^{3}/_{8}$, различаются настолько мало, что обычной изменчивости достаточно для того, чтобы свести их все к филлотаксису в $^{3}/_{8}$.

Если расположить цифровые описания разных вариантов очередного филлотаксиса в ряд: $^{1}/_{2}$, $^{1}/_{3}$, $^{2}/_{5}$, $^{3}/_{8}$, $^{5}/_{13}$, $^{8}/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$, то легко заметить, что числители и знаменатели этих дробей представляют собой члены ряда Фибоначчи. Бесконечный ряд таких дробей имеет предел, равный значению «золотого сечения». Применительно к углам дивергенции между листьями это дает так называемый идеальный угол в 137°30'28". Замечательное свойство этого угла состоит в том, что при таком угле дивергенции ни один из листьев, сколько бы их ни было на побеге, не располагался бы строго над другим листом. Иными словами, на побеге отсутствовали бы ортостихи, а листья в минимальной степени взаимно перекрывались и затеняли друг друга. Однако точно выдержать идеальный угол дивергенции растениям никогда не удается. Поэтому при очередном филлотаксисе на побеге появляются ортостихи, выраженные тем хуже, чем ближе значение угла дивергенции к «идеальному»: ортостихи хорошо заметны при филлотаксисе в $^{1}/_{2}$ и $^{1}/_{3}$, с трудом различимы при филлотаксисе в $^{2}/_{5}$, а с филлотаксиса в $^{3}/_{8}$ и далее они могут быть выявлены только после специального исследования, включающего анатомирование побега[1].

На укороченных побегах с очередным филлотаксисом вместо основной генетической спирали и ортостих хорошо заметны контактные *парастихи* — воображаемые линии, соединяющие тесно соприкасающиеся листья, не соседствующие друг с другом на основной генетической спирали. Парастихи имеют вид спиралей, из которых одни закручены по часовой стрелке, а другие — против (рис. 20). Через каждый лист проходят две парастихи, закрученные в противоположные стороны. Число парастих у побегов разных растений неодинаково, но соотношения между лево- и правозакрученными парастихами одного побега строго определенные. Они могут быть описаны дробями, составляющими следующий ряд: $^{2}/_{3}$, $^{3}/_{5}$, $^{5}/_{8}$, $^{8}/_{13}$, $^{13}/_{21}$, .., в котором, как и в ряду формул филлотаксиса, числители и знаменатели — члены рядов Фибоначчи, но числители каждой дроби равны знаменателю предшествующей ей в ряду дроби.

Симметрию побега с очередным филлотаксисом обычно описывают как радиальную, что неверно. На самом деле такие побеги обладают особой *винтовой* симметрией, сочетающей элементы радиальной и поступательной сим-

[1] При филлотаксисе в $^{2}/_{5}$ и выше ортостихи представлены не прямыми, проходящими вдоль стебля, а спиралями с очень большим шагом. Поэтому их иногда называют *спиростихами*.

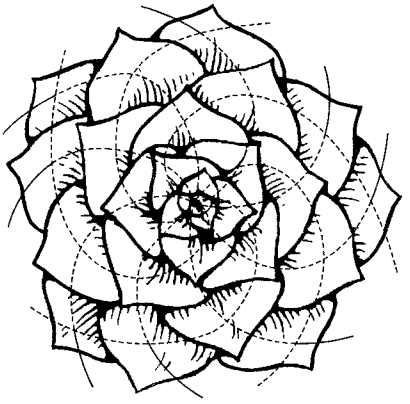


Рис. 20. Розеточный побег молодила (*Jovibarba* sp.) (по А. Е. Васильеву и др., 1978, с изменениями).

Ортостихи не выражены; показаны парастихи: тонкими линиями — правозакрученные, пунктирными — левозакрученные

метрий. Симметрию побега с двухрядным филлотаксисом можно также рассматривать как *зеркально-поступательную*.

Ни один из реально существующих вариантов филлотаксиса не позволяет избежать взаимного перекрывания листьев. Однако степень перекрывания листьев значительно уменьшается благодаря различиям их размеров, а также искривлениям листьев и скручиваниям междоузлий стебля. В результате проекция листьев подобна флорентийской мозаике. Ее так и называют «*листовая мозаика*» (рис. 21).

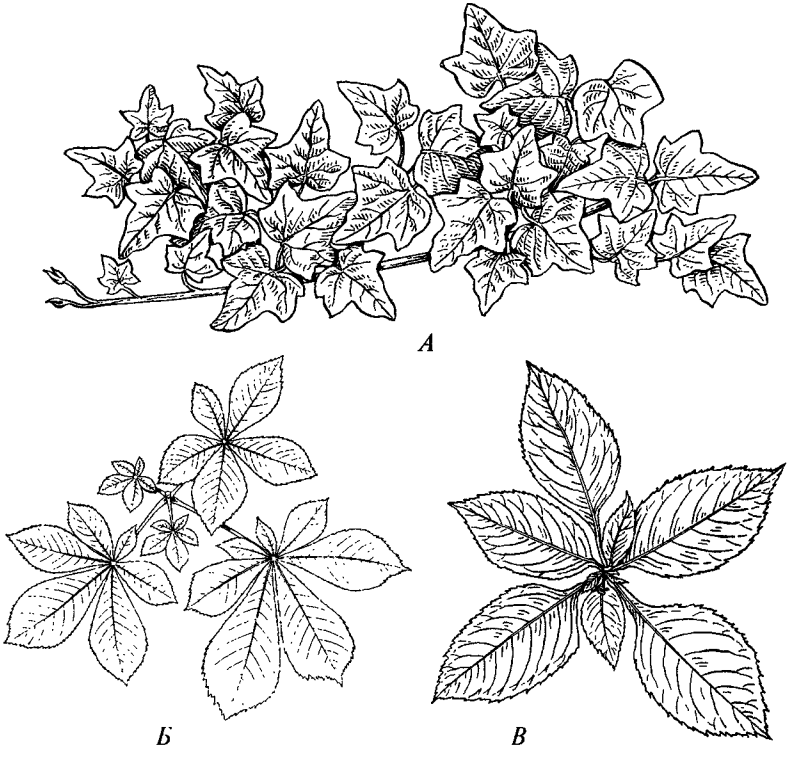



Рис. 21. Листовая мозаика на плагиотропном побеге плюща (*Hedera* sp.) (*А*) и ортотропных побегах каштана конского (*Aesculus hippocastanum*) (*Б*) и недотроги мелкоцветковой (*Impatiens parviflora*) (*В*) (по А. Е. Васильеву и др., 1978; Г. фон Гуттенбергу, 1963).

Благодаря изгибам черешков листовые пластинки, разворачиваясь перпендикулярно падающему свету, в минимальной степени перекрывают и затеняют друг друга

## 1.2.3. Возникновение листьев и побеговой организации

Побеговая организация возникла из талломной, причем только цилиндрические талломы (теломы) преобразовывались в побеги (рис. 22). Существуют два принципиально возможных способа возникновения плоских органов фотосинтеза (листьев) на цилиндрическом теломе, и, вероятно, оба они реализовывались в эволюции растений. Один из них состоит в прогрессирующем

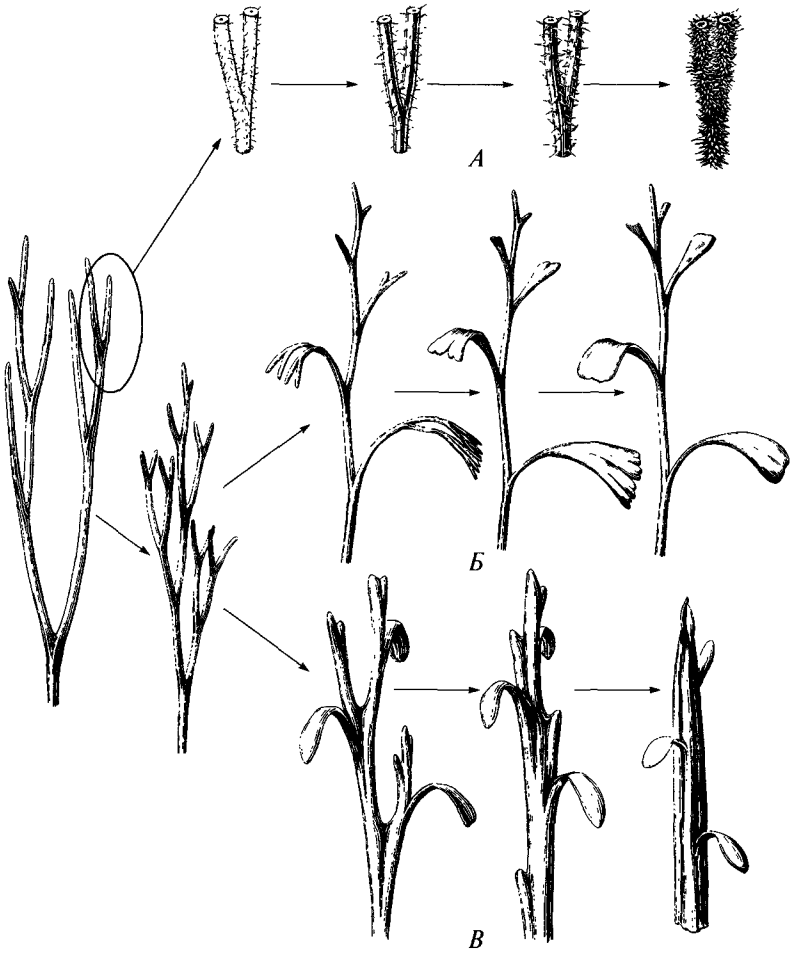



Рис. 22. Способы возникновения листа и побеговой организации из теломной (ориг.):

*А* — энационный способ возникновения микрофилла: на поверхности телома развиваются многочисленные выросты — эмергенцы, которые в ходе эволюции приобретают все более листовидную форму, и возникает побег, густо облиственный просто устроенными листьями; *Б* — синтеломный способ возникновения макрофилла: при ограниченном росте более слабых веточек их ветвление становится плоскостным (планация), веточки постепенно уплощаются и их разветвления сливаются (агрегация), впоследствии может происходить сильное упрощение листьев; *В* — синтеломный способ возникновения макрофилла путем прирастания мезомов боковой веточки к материнской оси и уплощения остающихся свободными теломов веточки

развитии *энациев*, т.е. выростов поверхности тела с параллельным их уплощением. В результате появились многочисленные, как правило, густо покрывающие стебель мелкие листья крайне простой формы (см. рис. 22, *А*). В ходе последующей эволюции листья могли приобретать большие абсолютные размеры, но почти всегда сохраняли простую форму. Обладающие такими листьями растения называют *микрофиллыными* независимо от абсолютного размера листьев. Это — некоторые сифоновые водоросли, по-видимому, мохообразные и, вероятно, плаунообразные.

Другой способ возникновения листьев связан с функциональной дифференциацией ветвей дихоподиально или моноподиально нараставших теломов и наиболее полно прослежен у теломных риниевых, тримерофитовых и примитивных папоротникообразных (см. рис. 22, *Б*). При этом лидирующие ветви специализировались на размещении в пространстве более слабых ветвей, занимавших боковое положение и в основном осуществлявших функцию фотосинтеза. Преобразование таких ветвей в листья включало несколько процессов. Во-первых, преобразование потенциально неограниченного роста в ограниченный при интенсификации ветвления. Во-вторых, *планация*, выразившаяся в преобразовании трехмерного ветвления в плоскостное и в уплощении самих веточек, которая начиналась с конечных ответвлений и постепенно распространялась на ответвления все более низких порядков, что привело к появлению *плосковетки*. В-третьих, *агрегация* всех ответвлений плосковетки. В-четвертых, *срастание* ее ответвлений, которое начиналось с ответвлений самого высокого порядка и постепенно захватывало ответвления более низких порядков. Следует иметь в виду, что агрегация ответвлений, наблюдаемая в ходе эволюции, в процессе развития плосковетки, т.е. в ее *морфогенезе*, проявляется не как укорочение уже сформировавшейся материнской веточки, а как ее менее продолжительный и интенсивный рост между последовательными ветвлениями. Равным образом эволюционное срастание веточек морфогенетически представляет собой незавершенное их разъединение в процессе ветвления.

Описанным способом возникали не очень многочисленные листья, сохранявшие некоторые признаки ветвей: длительный апикальный рост, сложное расчленение и относительно крупный размер. Последнее свойство дало основание называть растения с такими листьями *макрофиллыными*, хотя в ходе последующей эволюции листья у многих из них стали мелкими и значительно упростили свою форму (см. рис. 20, *Б*). К макрофиллным растениям относятся некоторые красные и бурые водоросли и большинство высших растений (кроме мохообразных и, возможно, плаунообразных).

Некоторые ботаники считают, что ветви-теломы могли преобразовываться в листья и другими способами. Можно, в частности, представить себе срастание мезомов ветви с главной осью до такой степени, что свободными остаются только ее теломы, которые и претерпевают планацию, превращаясь в листья (см. рис. 22, *В*). Есть некоторые основания (впрочем, весьма слабые) думать, что так появились листья у хвощеобразных. Еще один способ возникновения листьев состоит в редукции всей веточки до одного телома с последующей его планацией. Ясно, что оба последних способа приведут к появлению исходно небольших очень простой формы листьев, едва ли отличимых от листьев энационной природы. Поэтому не исключено, что по крайней мере у некоторых микрофиллных растений листья произошли не из энациев, а из теломов.

## 1.2.4. Морфология листьев

Будучи самым тесным образом связанными с главной вегетативной функцией — получением энергии, листья испытали глубокие изменения в ходе эволюции, и у большинства растений их строение совершенно не отражает способ их возникновения. Листья современных растений очень разнообразны по размерам, очертаниям, расчленению на структурные компоненты. В подавляющем большинстве случаев они имеют *билатеральную симметрию* и *дорсовентральное* строение с двумя сторонами (*бифациальные* листья). Одна из них обращена к апексу побега (верхняя), другая — к его основанию (нижняя). В силу того что листья прикреплены в узлах не строго перпендикулярно к стеблю, а направлены косо вверх, верхняя сторона листа оказывается обращенной к стеблю, т.е. к оси побега, и потому называется *адаксиальной*. Противоположную сторону называют *абаксиальной*.

В листе можно выделить несколько элементов, число и степень развития которых неодинаковы у разных видов. Наиболее полный комплект элементов включает листовое основание, прилистники, черешок и листовую пластинку (рис. 23).

***Листовое основание*** — это базальная часть листа, которой он крепится к узлу побега. Оно бывает узким, занимающим небольшую часть сегмента окружности узла, или широким вплоть до полного обрастания узла (рис. 24). Соответственно наряду с обычными листьями различают *полустеблеобъемлющие* и *стеблеобъемлющие* листья. У некоторых видов края стеблеобъемлющего листа срастаются в основании, и возникает так называемый *пронзенный* лист (см. рис. 24, *В*). У ряда растений основание листа продолжается вниз по стеблю в виде двух тонких гребней, или крыльев стебля (см. рис. 24, *Г*). Такие листья называют *низбегающими*.

У большинства растений основание вполне развитых листьев очень короткое и плохо заметное (см. рис. 23), но у некоторых видов оно разрастается в длину и ширину, более или менее полно охватывая междоузлие в виде *влагалища* (влагалищные листья, рис. 25). Края влагалища остаются свободными (незамкнутые влагалища) или срастаются на том или ином протяжении (замкнутые влагалища). У бананов, чемериц и некоторых других растений длинные трубчатые влагалища последовательно прикрепленных листьев на укороченном побеге, как матрешки, вставленные друг в друга, составляют так называемый *ложный стебель*, весьма полно имитирующий настоящий стебель (рис. 26).

***Пластинка*** — главный элемент листа, осуществляющий фотосинтез. Поэтому она представляет собой самую заметную часть подавляющего большинства листьев, и значительная часть признаков, которыми принято характеризовать лист, на самом деле признаки именно его

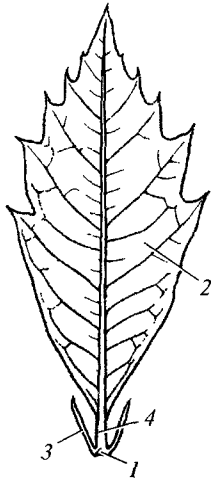



Рис. 23. Элементы листа дуба красного (*Quercus rubra*) (по В.Троллю, 1954):
*1* — листовое основание; *2* — пластинка; *3* — прилистник; *4* — черешок

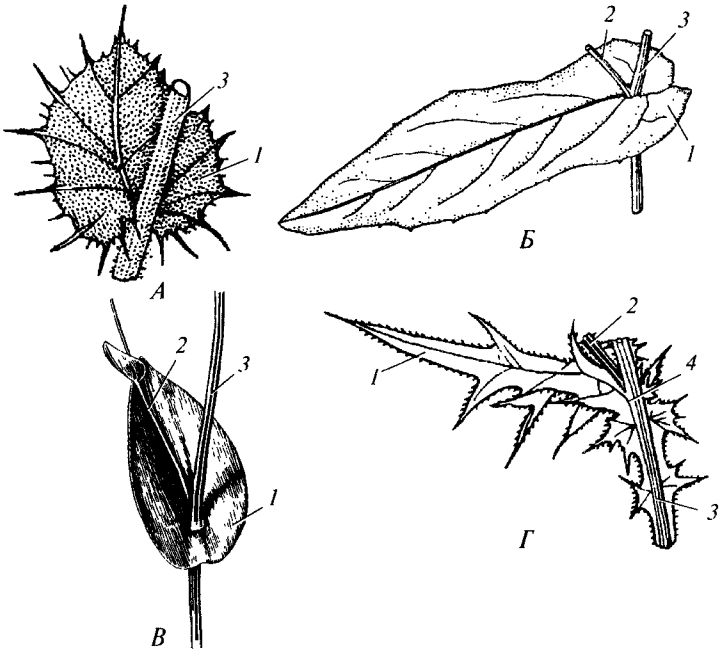



Рис. 24. Типы листьев, выделяемые по ширине их оснований (по кн. «Флора СССР»: т. 27, 1962, т. 29, 1964; А.А.Федорову, М.Э.Кирпичникову, З.Т.Артюшенко, 1956; В.Н.Ворошилову и др., 1966, с изменениями):

*А* — полустеблеобъемлющий лист кузинии шерстистотрубчатой (*Cousinia lasiosiphon*); *Б* — стеблеобъемлющий лист параиксериса зубчатого (*Paraixeris denticulata*); *В* — пронзенный лист володушки круглолистной (*Bupleurum rotundifolium*); *Г* — низбегающий лист бодяка обыкновенного (*Cirsium vulgare*); *1* — лист; *2* — пазушный побег; *3* — стебель; *4* — узел

пластинки. При описании листа характеризуют общее очертание пластинки (рис. 27), очертания ее основания (рис. 28) и окончания (рис. 29), характер края (рис. 30) и особенности расчленения глубокими выемками (рис. 31). У *цельных* листьев глубоких выемок нет, хотя край листа может быть не только ровным (цельнокрайний лист), но и зубчатым, городчатым и пр. (рис. 32). Выемки глубиной до $^1/_2$ ширины половины пластинки расчленяют ее на *лопасти* (*лопастной* лист). Выемки глубиной $^1/_2$—$^1/_3$ ширины половины листовой пластинки разделяют *доли раздельного* листа. Еще более глубокие выемки выделяют *сегменты рассеченного* листа. Лопасти, доли и сегменты располагаются перисто или пальчато.

Разнообразие листовых пластинок очень велико (см. рис. 32), и не все их удается описать в стандартных терминах описательной морфологии (рис. 33). У деревьев и кустарников тропиков листья чаще всего в разной степени расчлененные и цельнокрайние; среди субтропических деревьев и кустарников преобладают виды с цельными цельнокрайними листьями, а большинство деревьев и кустарников умеренного пояса Земли имеет листья с зубчиками или городками по краю; расчлененный лист с зубчиками по краю — основной тип листа у трав. Причины этого явления абсолютно непонятны.

В листовой пластинке развиты *жилки* — протяженные структуры, в которых проходят элементы проводящей системы. Многие жилки заметно выдают-

ся в виде валиков на абаксиальной, а иногда и на адаксиальной стороне пластинки. У некоторых растений жилки неветвящиеся, но значительно чаще они ветвятся до 2—4 порядков. Совокупность жилок листовой пластинки составляет ее *жилкование*, особенности которого у разных видов неодинаковы (рис. 34). Различают *открытое* жилкование, когда соседние жилки не связаны друг с другом и слепо оканчиваются по краю листа, и *закрытое*, когда между соседними жилками имеются перемычки — анастомозы. Открытое жилкование — *дихотомическое*. Закрытое жилкование бывает трех типов. *Параллельное* жилкование, присущее длинным и узким, или линейным листьям, состоит из жилок двух порядков ветвления. Жилки I порядка протягиваются практически параллельно вдоль всей пластинки и сходятся у ее верхушки. Они бывают примерно одинаковыми или некоторые более мощные. Часто жилка, располагающаяся в медианной плоскости листа, значительно мощнее остальных и пред-

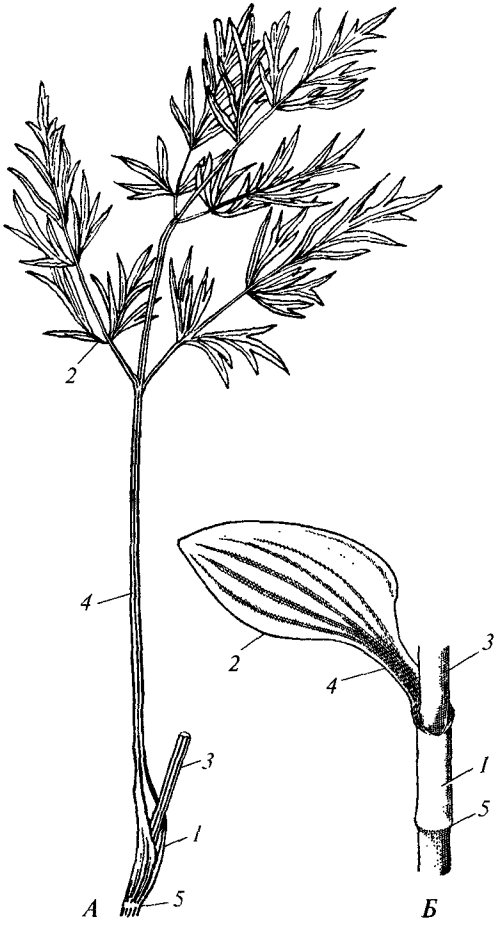



Рис. 25. Влагалищные листья с незамкнутым влагалищем (*А*) у гирчовника длиннолистного (*Conioselinum longifolium*) и замкнутым влагалищем (*Б*) у традесканции (*Tradescantia* sp.) (по кн. «Флора СССР»: т. 17, 1951; В.Троллю, 1954):

*1* — влагалище; *2* — пластинка листа; *3* — стебель; *4* — черешок; *5* — узел

ставляет собой *среднюю*, или *главную*, жилку. Мелкие короткие жилки II порядка ориентированы поперечно пластинке листа и соединяют соседние жилки I порядка. *Дуговидное* жилкование отличается от параллельного лишь тем, что жилки I порядка в средней части пластинки отстоят друг от друга дальше, чем в ее базальной и дистальной частях.

*Сетчатое* жилкование наблюдается при более интенсивном ветвлении жилок, когда мелкие жилки III—IV порядков анастомозируют и слагают сеть, подразделяя листовую пластинку на очень мелкие участки — *ареолы*, в которые могут заходить слепо оканчивающиеся самые мелкие жилки IV—V порядков (рис. 35). У всех современных растений с сетчатым жилкованием листьев в пластинке развита средняя жилка. Если от средней жилки равномерно ответвляются, как правило попарно, примерно одинаковые боковые жилки I порядка, то говорят о *перистом* жилковании. Если боковые жилки I порядка

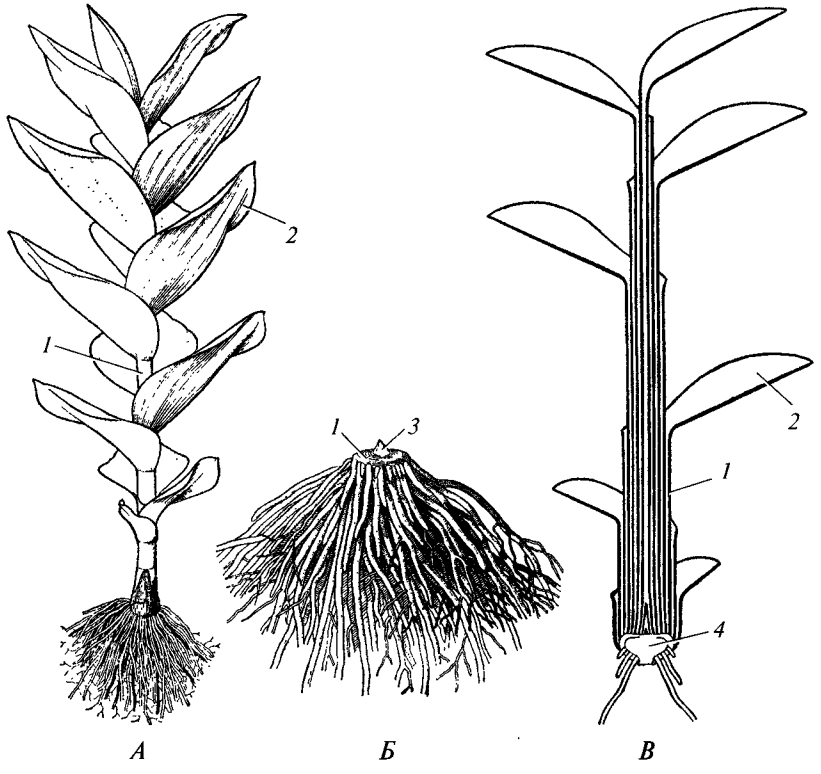



Рис. 26. Ложный стебель чемерицы белой (*Veratrum album*) (по В.Троллю, 1954):

*А* — внешний вид побега; *Б* — побег с удаленными листьями; *В* — схема продольного разреза побега: *1* — ложный стебель, состоящий из влагалищ листьев; *2* — пластинка листа; *3* — терминальная почка; *4* — истинный стебель

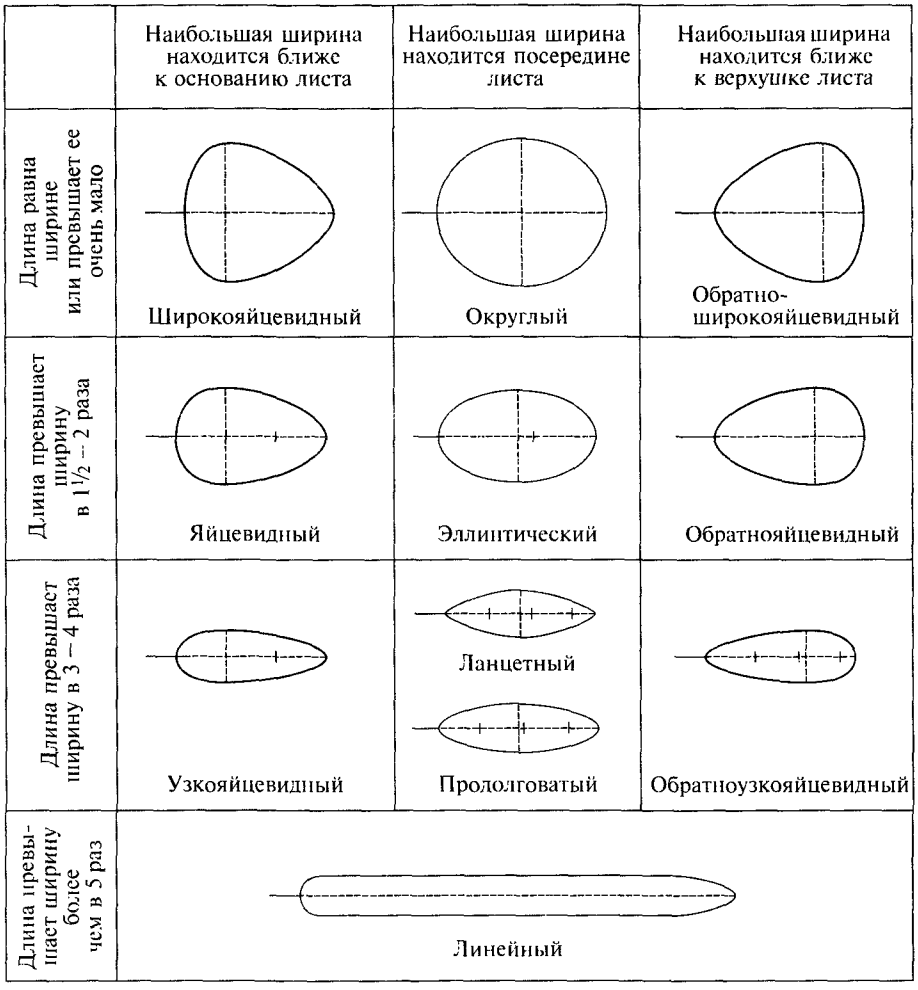



Рис. 27. Основные типы очертания листовой пластинки (по И.А.Борзовой и др., 1972)

одной или нескольких сближенных базальных пар значительно мощнее остальных боковых жилок I порядка, то жилкование называют *пальчатым*[1].

В одних вариантах сетчатого жилкования боковые жилки I—II порядков слепо оканчиваются в зубцах листовой пластинки. В других они петлеобразно изгибаются к верхушке пластинки и соединяются со следующими жилками. Соответственно различают *краспедодромное* и *камптодромное* жилкование (рис. 36).

Листовая пластинка *сидячих* листьев соединяется с листовым основанием (см. рис. 24, 32, *А*). У черешковых листьев между пластинкой и основанием развит цилиндрический или полуцилиндрический ***черешок*** (см. рис. 23, 25),

[1] В старину жилки называли нервами, т.е. попросту тяжами. Следы этого сохранились в названиях листьев: параллельнонервные, дугонервные, сетчатонервные, перистонервные, пальчатонервные.

несколько напоминающий стебель. Благодаря неравномерному разрастанию и скручиванию черешок обеспечивает лучшую ориентацию пластинки по отношению к свету. Кроме того, обладая значительной гибкостью, черешок амортизирует напряжения, передающиеся на листовое основание от пластинки, которые возникают из-за большой парусности последней.

У многих видов на листовом основании развиваются парные выросты — ***прилистники*** (рис. 37). Почти всегда они располагаются по бокам от черешка, но в редких случаях смещаются на адаксиальную сторону листа и тогда называются пазушными, хотя в действительности и в этом случае они располагаются на основании листа, а не в его пазухе. У некоторых растений прилистники листьев с коротким стеблеобъемлющим основанием смещаются в противоположную от черешка сторону и кажутся противолежащими листу. У одних растений прилистники свободны, а у других слиты с черешком и/или друг с другом. У многих видов прилистники эфемерны и хорошо заметны только у молодых растущих листьев, впоследствии они отмирают, так что на взрослом листе от них остаются едва заметные рубцы. Есть виды, у которых зеленые прилистники сохраняются и фотосинтезируют наряду с листовой пластинкой. У некоторых видов они даже сильно разрастаются, уподобляясь пластинке листа, что, несомненно, увеличивает их вклад в фотосинтез листа.

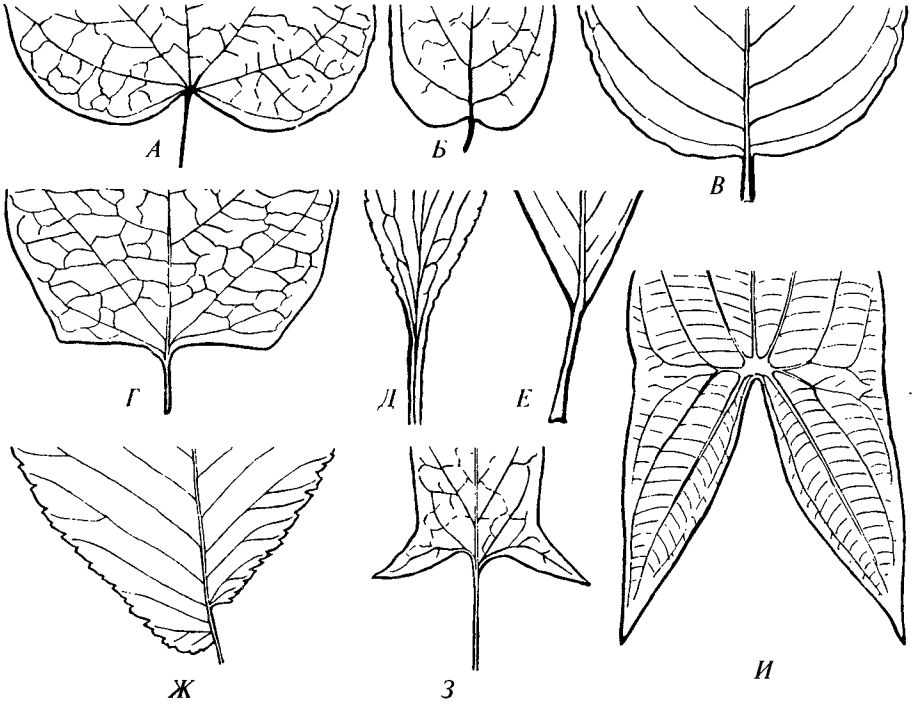



Рис. 28. Основные типы очертания основания листовой пластинки (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956, с изменениями):

*А* — сердцевидное; *Б* — выемчатое; *В* — округленное; *Г* — усеченное; *Д* — оттянутое; *Е* — клиновидное; *Ж* — неравностороннее; *З* — копьевидное; *И* — стреловидное

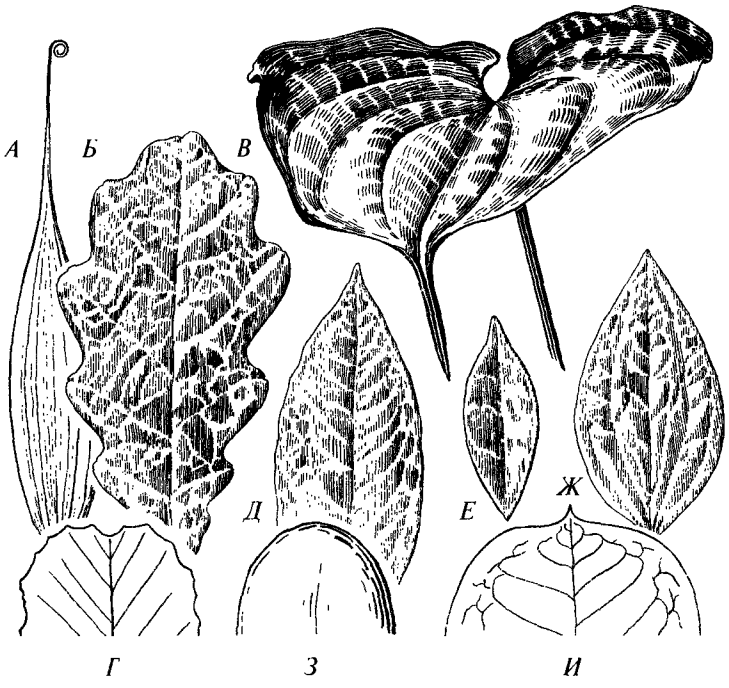



Рис. 29. Основные типы очертания верхушки листовой пластинки (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956, с изменениями):

*А* — усиковидная; *Б* — усеченная; *В* — удлиненно-остроконечная; *Г* — выемчатая; *Д* — заостренная; *Е* — притупленная; *Ж* — острая; *З* — округлая; *И* — остроконечная

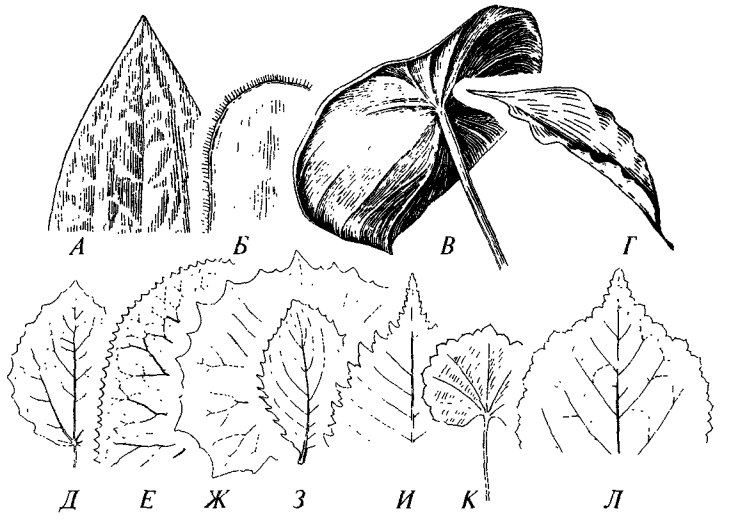



Рис. 30. Основные типы края листа (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956, с изменениями):

*А* — цельный; *Б* — реснитчатый; *В* — завернутый; *Г* — волнистый; *Д* — выемчатый; *Е* — зубчатый; *Ж* — двоякозубчатый; *З* — пильчатый; *И* — двоякопильчатый; *К* — городчатый; *Л* — двояко-городчатый

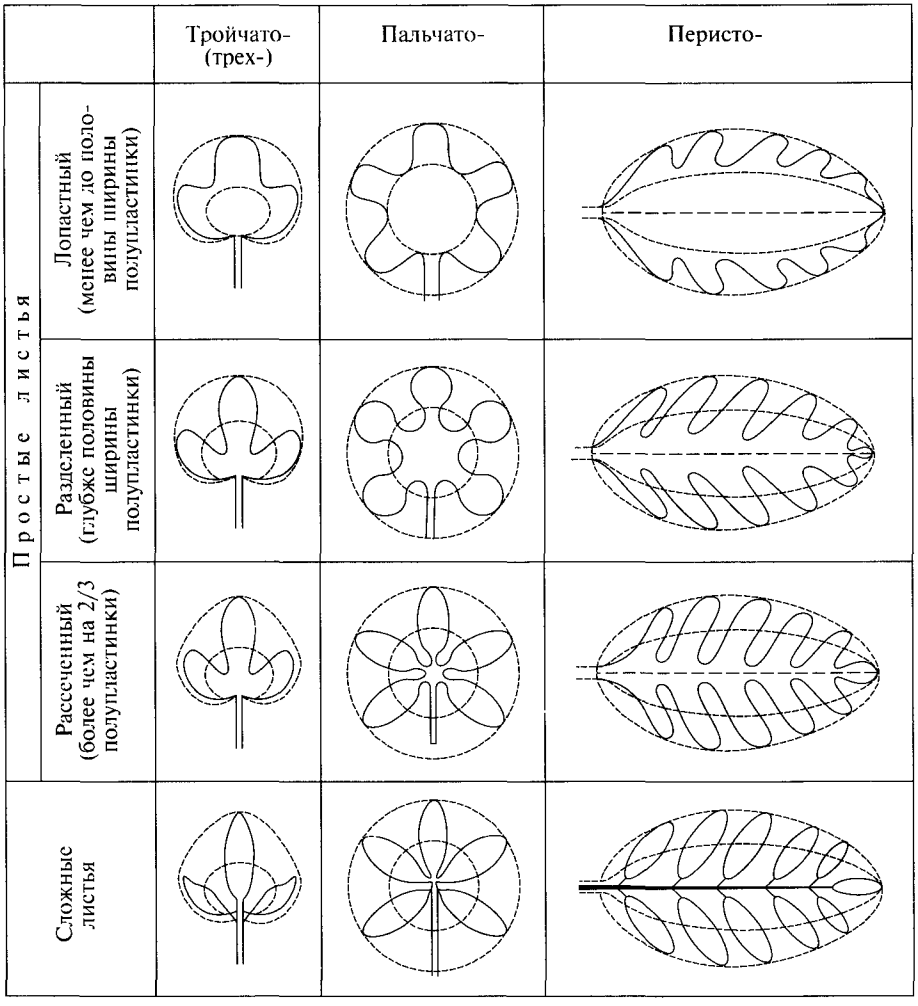



Рис. 31. Основные типы расчленения листовой пластинки простых листьев и типы сложных листьев (по А. Е. Васильеву и др., 1978)

У некоторых растений по верхнему краю стеблеобъемлющего основания листа развивается пленчатая трубка (у некоторых видов довольно длинная), охватывающая междоузлие (рис. 37). Это — *раструб*. Принято считать, что раструб представляет собой результат срастания друг с другом обоих прилистников.

В зависимости от числа листовых пластинок различают простые и сложные листья. У первых пластинка одна, у вторых — несколько (см. рис. 34, 38). Каждая пластинка сложного листа независимо от своего размера носит название *листочек* (сложного листа). Листочки *пальчато-сложных* листьев скучены на вершине черешка, а листочки *перисто-сложных* листьев располагаются попарно вдоль *рахиса*, представляющего собой непосредственное продолжение черешка. Рахис оканчивается слепо либо непарным листочком. В первом случае лист имеет четное число листочков и называется *парноперистосложным*,

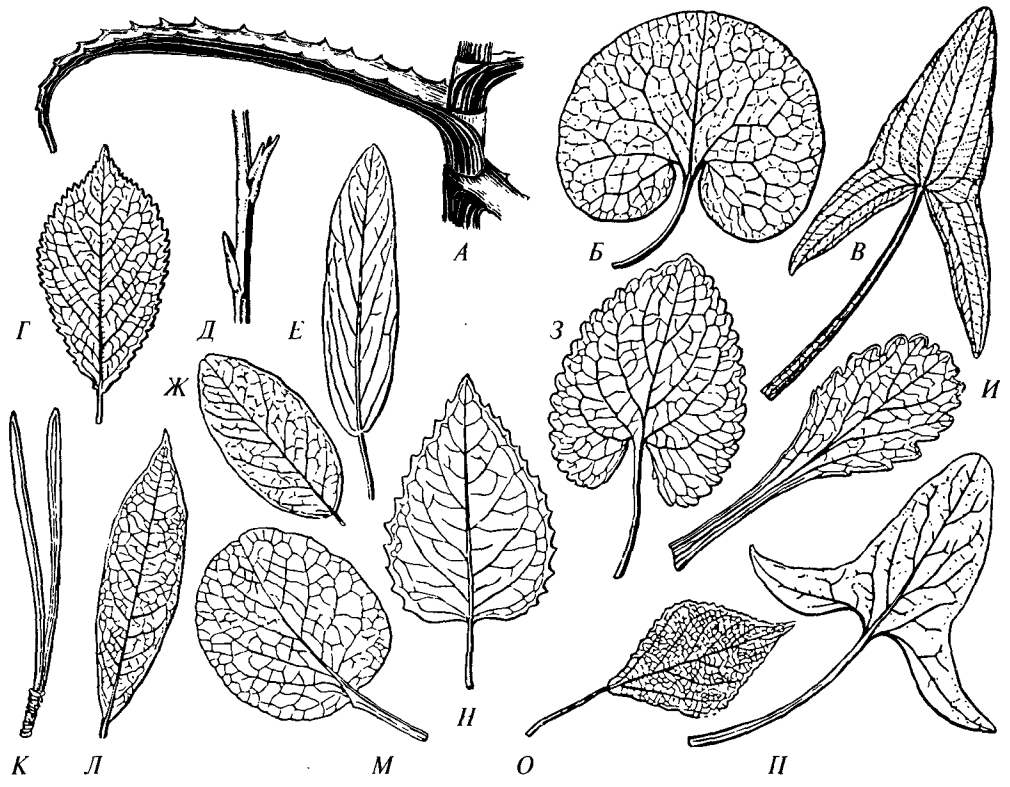



Рис. 32. Основные формы листовых пластинок (по В. В. Алехину и др., 1937; Л. И. Лотовой, 2000, с изменениями):

*А* — линейная; *Б* — почковидная; *В* — стреловидная; *Г* — обратнояйцевидная; *Д* — чешуевидная; *Е* — продолговатая; *Ж* — овальная; *З* — сердцевидная; *И* — лопатчатая; *К* — игловидная; *Л* — ланцетная; *М* — округлая; *Н* — яйцевидная; *О* — ромбовидная; *П* — копьевидная

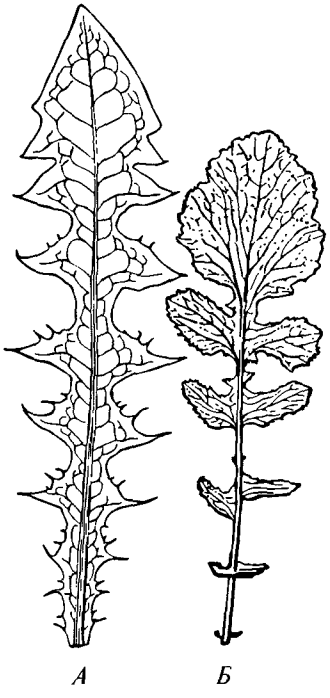



Рис. 33. Струговидная листовая пластинка (*А*) одуванчика (*Taraxacum* sp.) и лировидная листовая пластинка (*Б*) гравилата речного (*Geum rivale*) (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956, с изменениями)

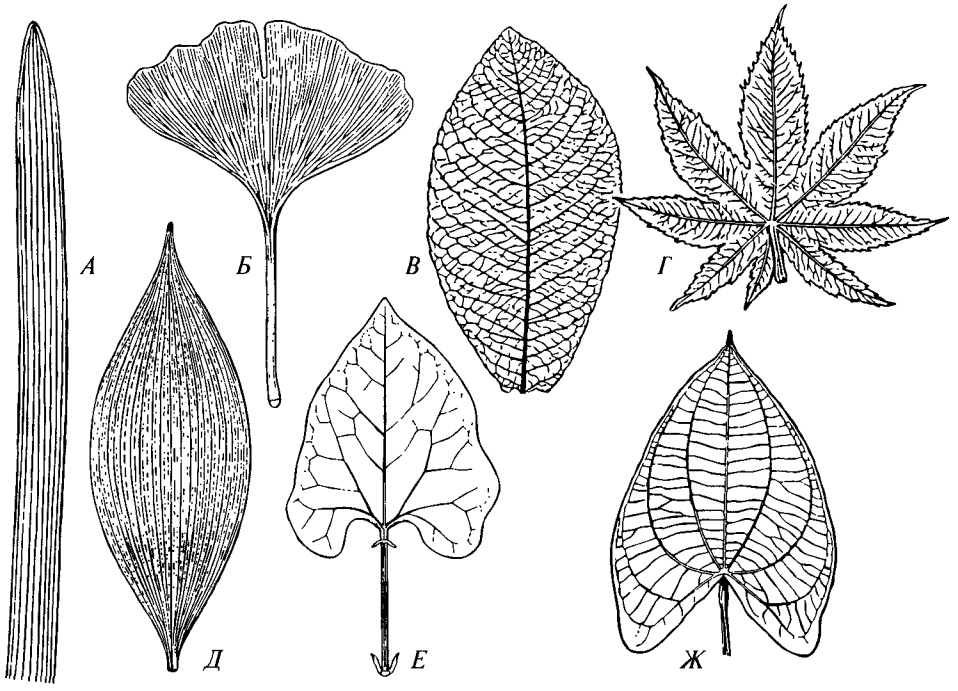



Рис. 34. Типы жилкования листовой пластинки (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956, с изменениями):

*А* — параллельное; *Б* — дихотомическое; *В* — перисто-сетчатое; *Г*, *Е* — пальчато-сетчатое; *Д*, *Ж* — дуговидное

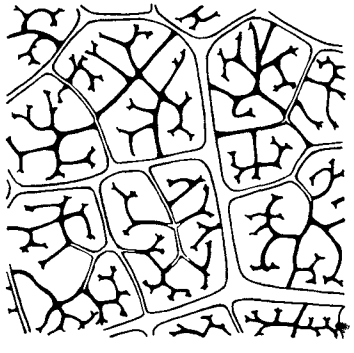


Рис. 35. Ареолы листовой пластинки шелковицы белой (*Morus alba*) (по А. Е. Васильеву и др., 1978).

Мелкие жилки III—IV порядков, анастомозируя друг с другом, ограничивают участки (= ареолы) пластинки, в которых слепо оканчиваются жилки V порядка

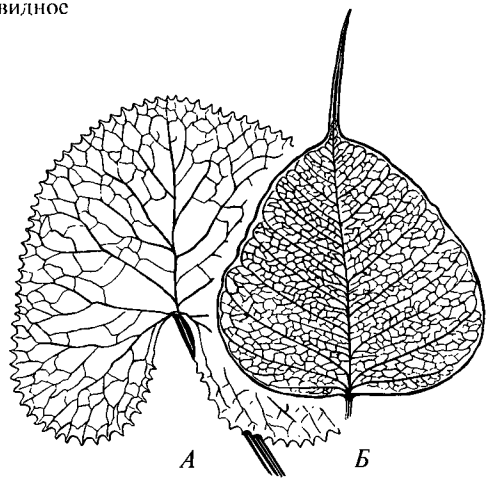



Рис. 36. Основные типы жилкования края листовой пластинки (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956, с изменениями):

*А* — краспедодромное у бузульника сибирского (*Ligularia sibirica*); *Б* — камптодромное (брахидодромное) у фикуса священного (*Ficus religiosa*)

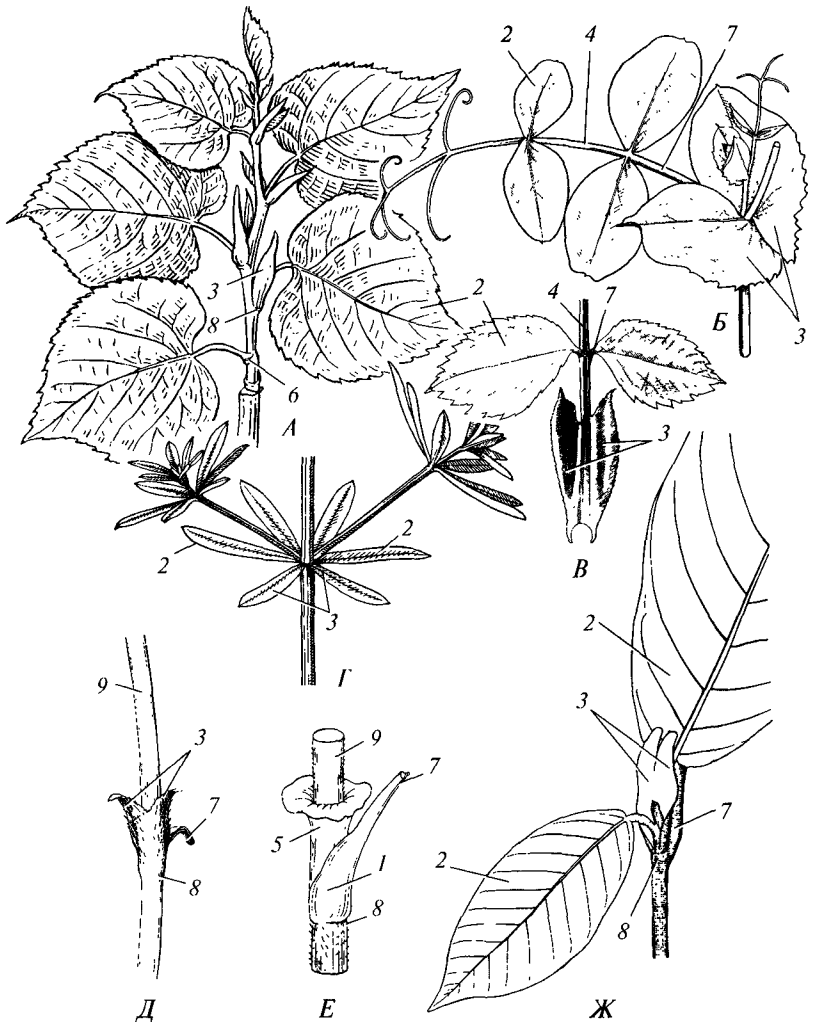



Рис. 37. Разнообразие прилистников (по А. Е. Васильеву и др., 1978, с изменениями):
*А* — свободные опадающие; *Б* — свободные сохраняющиеся; *В* — приросшие к черешку; *Г* — листовидные; *Д* — сросшиеся противолежащие черешку; *Е* — сросшиеся в раструб; *Ж* — сросшиеся пазушные; *1* — влагалище листа; *2* — листовая пластинка; *3* — прилистник; *4* — рахис; *5* — раструб; *6* — рубец от опавшего прилистника; *7* — черешок; *8* — узел; *9* — стебель

а во втором — нечетное число и называется *непарноперистосложным*. Листья с 3 листочками относят к *тройчатосложным*. Сложные листья могут быть очень похожими на простые глубокораздельные листья, но отличаются от последних тем, что их листочки, как правило, имеют собственные короткие черешочки и — главное — при отмирании листа почти всегда опадают по отдельности (рис. 39). Простые листья, как бы сильно они не были расчленены, опадают целиком. У некоторых видов листочки располагаются на рахисах II (дважды перисто- или пальчатосложные листья) или III (триждысложные листья) порядка (см. рис. 38, *В, Д*). В редких случаях число порядков рахисов еще

больше, например у многократнотройчатосложного листа (рис. 40). Интересную особенность некоторых сложных листьев представляют *прилистнички*, развивающиеся под местами прикрепления рахисов II и последующих порядков к рахисам более низких порядков (см. рис. 40).

Листья папоротников бывают цельными, но значительно чаще они дважды многократно раздельные (рис. 41). От листьев других растений они отличаются длительным верхушечным ростом всего листа и его сегментов, во время которого верхушки листа и сегментов остаются характерным образом закрученными на адаксиальную сторону (рис. 42). Кроме того, сегменты и лопасти листовой

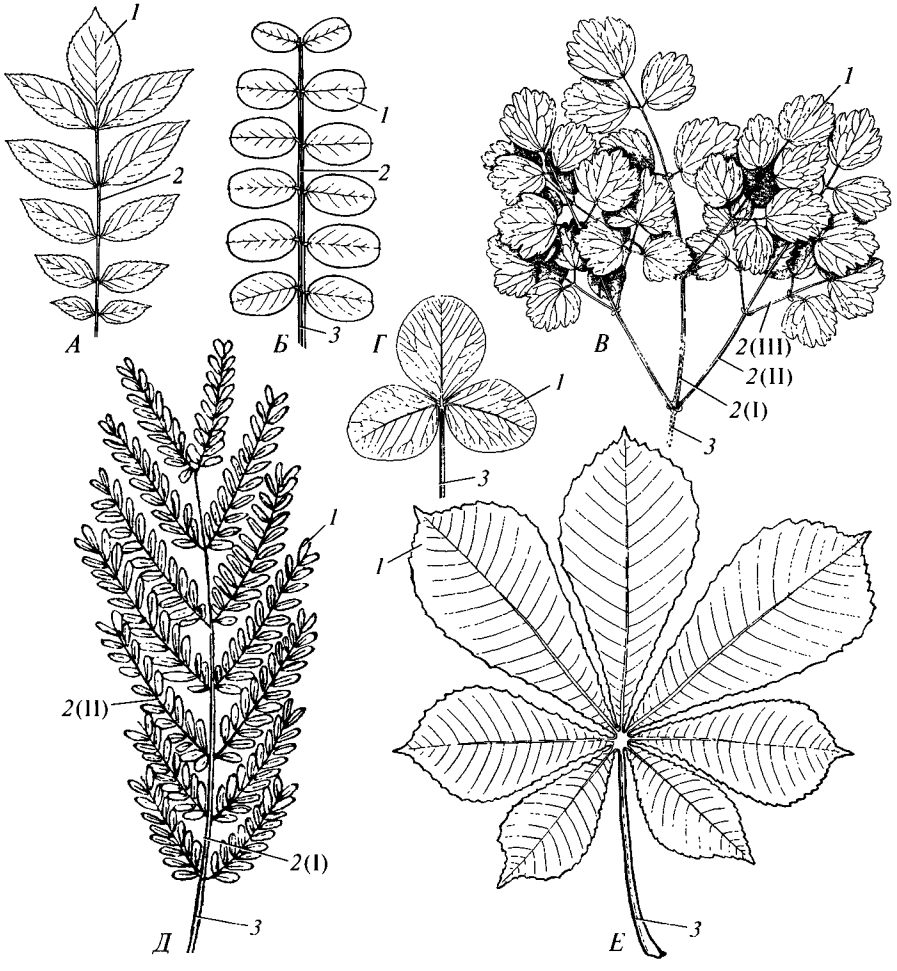



Рис. 38. Сложные листья (по Ф. Ван-Тигему, 1901; А. Е. Васильеву и др., 1978, с изменениями, ориг.):

*А* — непарноперистосложный; *Б* — парноперистосложный; *В* — многократнотройчатосложный; *Г* — тройчатосложный; *Д* — дваждыперистосложный; *Е* — пальчато-сложный: *1* — листовая пластинка; *2* — рахис; *2* (I) — рахис первого порядка: *2* (II) — рахис второго порядка; *2* (III) — рахис третьего порядка; *3* — черешок

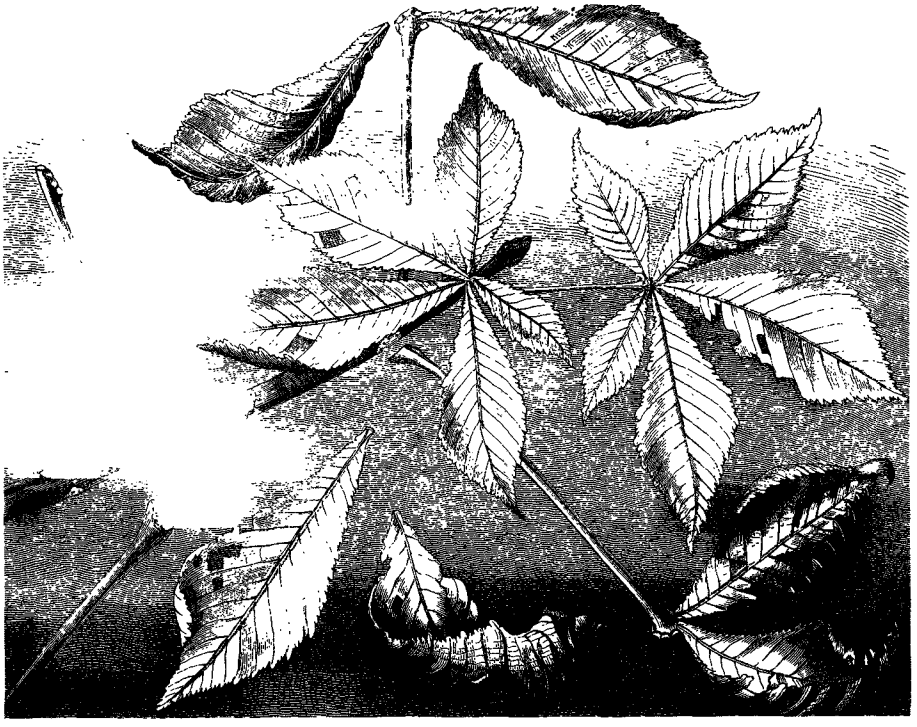


Рис. 39. Листопад у каштана конского (*Aesculus hippocastanum*) (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903).

Вначале по отдельности опадают листочки пальчато-сложного листа, затем опадает черешок

пластинки располагаются на рахисе не попарно, а поочередно. Вследствие своеобразия листьев папоротников за ними закрепилось название *вайи*, а сегменты вайи традиционно называют *перышками*. У одних папоротников вайя отмирает и разрушается целиком, а у других вначале по отдельности опадают перышки. Учитывая это различие, можно было бы подразделить вайи на простые и сложные, но такое подразделение в ботанике не принято. У мараттиевых папоротников по бокам от черешка вайи развиваются парные чешуевидные выросты, напоминающие прилистники (см. рис. 41, *Б*). Одна-

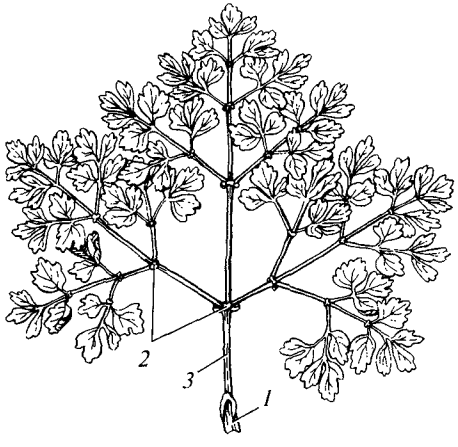



Рис. 40. Многократнотройчатосложный лист василистника (*Thalictrum* sp.) (по В. Троллю, 1954):

*1* — влагалище; *2* — прилистнички; *3* — черешок

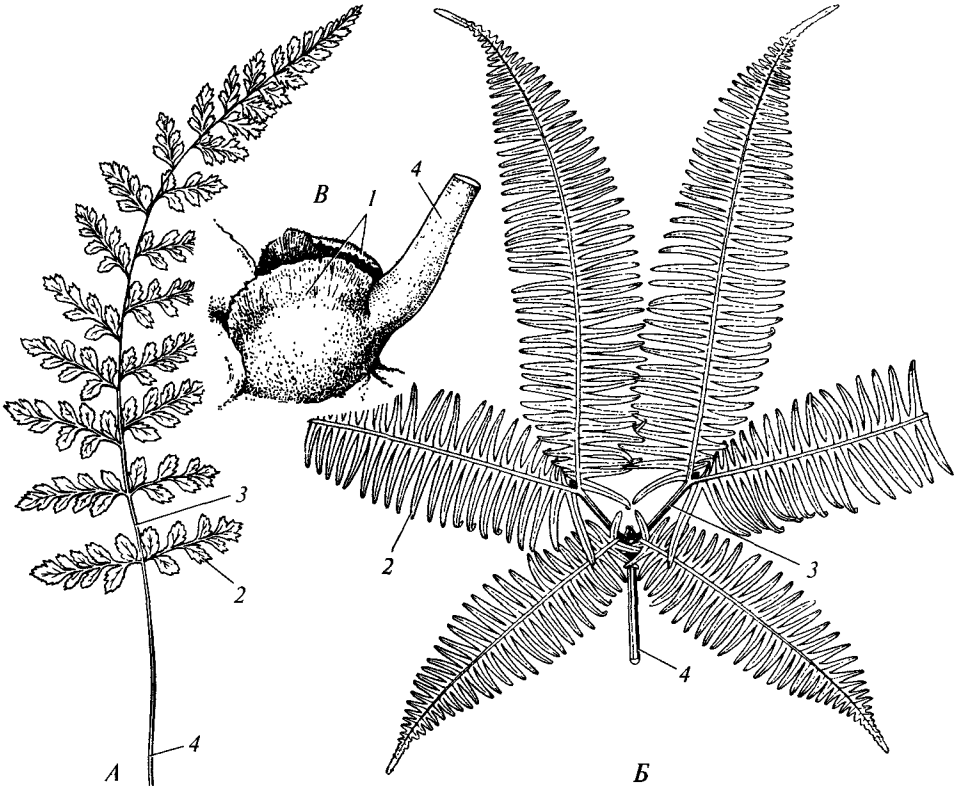



Рис. 41. Вайи пузырника ломкого (*Cystopteris fragilis*) (*А*), глейхении линейной (*Gleichenia linearis*) (*Б*) и основание вайи ангиоптериса вознесенного (*Angiopteris evecta*) (*В*) (по кн. «Жизнь растений»: т. 4, 1978, с изменениями):

*1* — афлебии; *2* — перышко; *3* — рахис; *4* — черешок

ко в отличие от типичных прилистников они долговечнее, чем сама вайя, и к тому же до сих пор не вполне ясно, развиваются ли они на основании вайи или рядом с ней на узле. Поэтому их принято называть не прилистниками, а *афлебиями.*

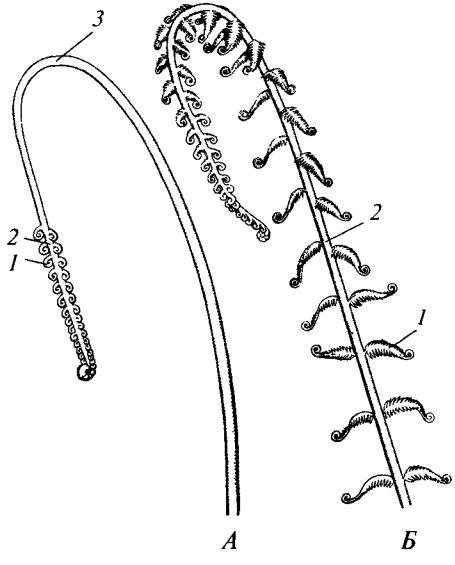



Рис. 42. Развивающаяся вайя папоротника аспидиума (*Aspidium* sp.) (по К. Гёбелю, 1924):

*А* — более молодая; *Б* — более старая. Хорошо заметна характерная закрученность верхушки вайи и верхушек отдельных перышек; *1* — перышко: *2* — рахис; *3* — черешок

## 1.2.5. Разнообразие листьев на побеге

Листья, развивающиеся на одном побеге, никогда не бывают абсолютно одинаковыми. Сильнее всего различия между самыми первыми листьями семенных растений, или *семядолями*, развивающимися в числе одной-нескольких в основании главного побега и последующими его листьями, которые составляют листовую серию главного побега (рис. 43). Семядоли отличаются от листьев листовой серии особенностями возникновения, расположением на побеге, формой, размерами, консистенцией. У многих растений семядоли временно или постоянно выполняют не свойственную ассимилирующим листьям функцию запасания или извлечения питательных веществ, запасенных в семени вне зародыша (см. т. 4). У многих семенных растений от листьев листовой серии отличаются, хотя и не так резко как семядоли, 1 или 2 первых листа боковых побегов. Их выделяют в особую категорию *профиллов* (рис. 44).

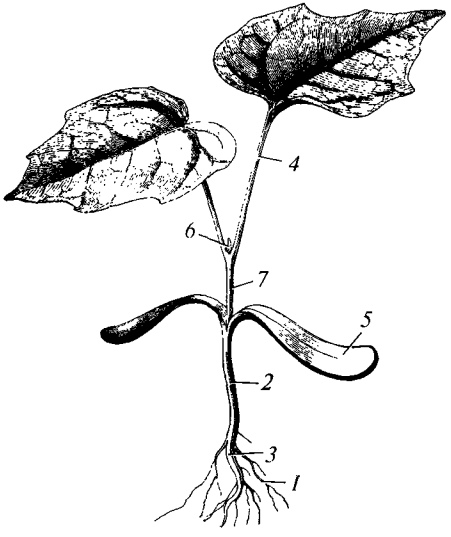



Рис. 43. Различие листовых органов у проростка клена остролистного (*Acer platanoides*) (по А. Кернеру фон Марилауну, 1902):

*1* — боковой корень; *2* — гипокотиль; *3* — главный корень; *4* — ассимилирующий срединный лист (трофофилл); *5* — семядоля; *6* — терминальная почка; *7* — эпикотиль

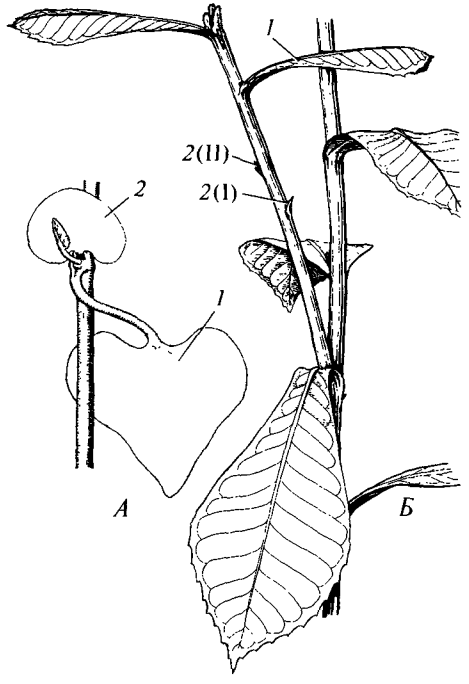



Рис. 44. Профиллы (по К. Гёбелю, 1898—1901, ориг.):

*А* — одиночный профилл у кирказона элегантного (*Aristolochia elegans*) располагается в медианной плоскости узла; *Б* — парные профиллы у мушмулы японской (*Eriobotria japonica*) располагаются в трансверсальной (перпендикулярной к медианной) плоскости; *1* — ассимилирующий лист (трофофилл); *2* — профилл; (I), (II) — порядок образования профиллов

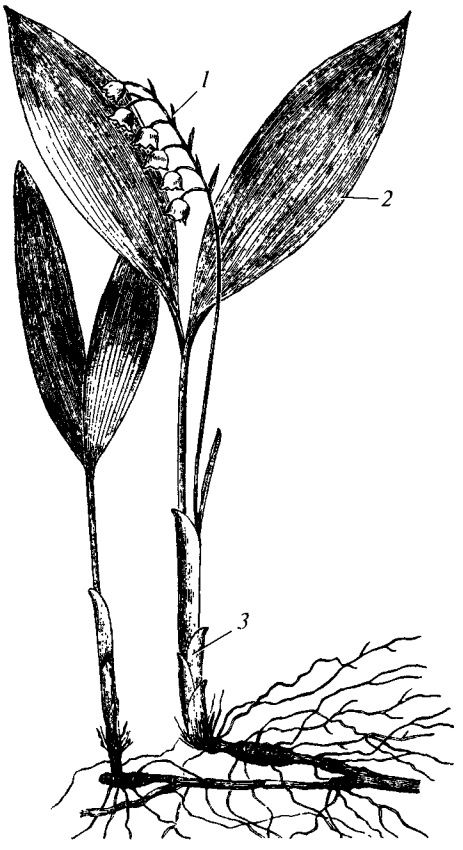



Рис. 45. Формации листьев у ландыша майского (*Convallaria majalis*) (по Э. Страсбургеру, 1904):

*1* — гипсофиллы, или верховые листья; *2* — трофофиллы, или срединные ассимилирующие листья; *3* — катафиллы, или низовые листья

Единственный профилл располагается адаксиально в *медианной* плоскости узла, а парные профиллы — *трансверсально*, т.е. перпендикулярно к этой плоскости. Парные профиллы почти всегда супротивны, но в единичных случаях они располагаются поочередно на соседних узлах[1].

Листья одной листовой серии также неодинаковы. У одних видов все различия сводятся лишь к большей величине и несколько более сильному расчленению средних листьев, причем изменения в пределах листовой серии постепенны. У других растений на протяжении листовой серии наблюдается резкое изменение в строении и размерах листьев, что позволяет выделить 3 их формации (рис. 45). Листья *низовой формации*, или *катафиллы*, чешуевидные и состоят из разросшегося листового основания, а пластинка и прилистники отсутствуют или представлены маленькими рудиментами на верхушке катафилла. Листья *срединной формации* наиболее крупные и сложно устроенные листья побега, обеспечивающие фотосинтетическую функцию растения. В области соцветия (следовательно, не на всех побегах!) развиты *гипсофиллы*, т.е. мелкие слаборасчлененные листья *верховой формации*. Часто они представлены, как и катафиллы, чешуевидными разросшимися основаниями с редуцированными прилистниками и пластинками.

Срединные листья у большинства растений различаются количественными признаками, но у некоторых видов между ними наблюдаются качественные различия (рис. 46), подчас весьма глубокие. Это явление особенно характерно для водных растений (рис. 47) и сопряжено с разными условиями существования и функционирования подводных, плавающих по поверхности воды и надводных листьев. Переход между различно устроенными листьями срединной формации может быть постепенным или очень резким.

[1] Междоузлие под узлом с супротивными профиллами или с нижним профиллом называют *гипоподием*, междоузлие над узлом с супротивными профиллами или с верхним профиллом — *эпиподием*. Если профиллы очередные, то междоузлие между их узлами называют *мезоподием*.

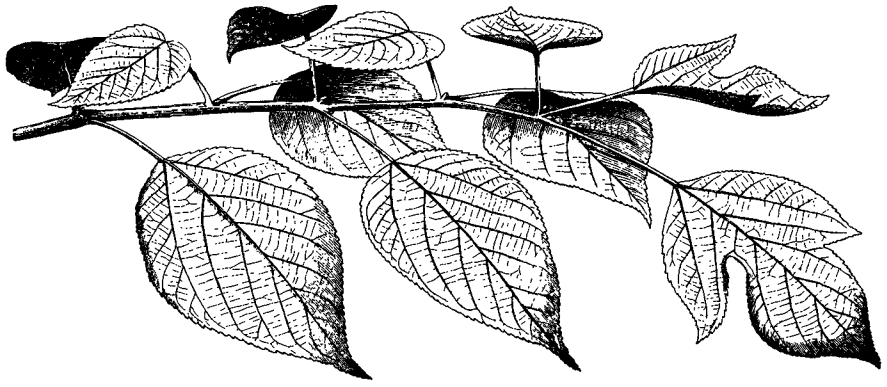


Рис. 46. Гетерофиллия на побеге бруссонеции бумагоносной (*Broussonetia papyrifera*) (по А. Кернеру фон Марилауну, 1902).

Нижние листья на побеге цельные, а верхние — трехраздельные

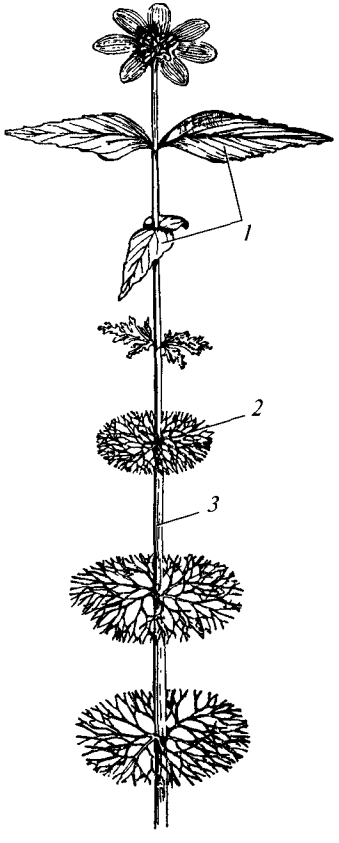



Рис. 47. Гетерофиллия на побеге череды Бека (*Bidens beckii*) (по В. Троллю, 1954):

*1* — надводный лист; *2* — подводный лист; *3* — стебель

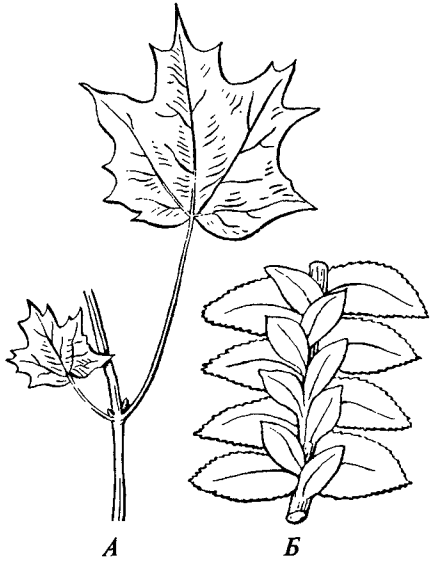



Рис. 48. Анизофиллия на побегах клена остролистного (*Acer platanoides*) (*А*) и селагинеллы (*Selaginella* sp.) (*Б*) (по И.Г. Серебрякову, 1952; К.И. Мейеру, 1948).

Листья, располагающиеся на разных ортостихах, различаются размерами и формой, даже если они находятся на одном узле (*А*)

У ряда растений разного вида листья развиваются на разных побегах. Так, у бамбуков и некоторых видов драцен ствол и отходящие от него крупные ветви покрыты катафиллами, а ассимилирующие зеленые листья срединной формации приурочены к мелким ветвям более высоких порядков ветвления.

Значительные различия между листьями разных узлов одного побега или разных побегов одного растения определяют как *гетерофиллию*. Однако очень часто под гетерофиллией понимают только существенные различия между листьями срединной формации, находящимися на разных узлах одного побега. Наряду с гетерофиллией выделяют *анизофиллию* — различия между листьями разных ортостих одного побега (рис. 48), которые чаще всего, но не всегда, проявляются у растений с плагиотропными побегами.

## 1.2.6. Органогенез в апексе побега

Побег растет благодаря деятельности *апекса*, имеющего форму параболоида вращения и нередко называемого *конусом нарастания побега* (рис. 49). В основании апекса в виде поперечных валиков закладываются зачатки, или примордии листьев. При очередном филлотаксисе листовые примордии появляются по одному в акропетальной последовательности. При супротивном и мутовчатом филлотаксисе листья одного узла закладываются одновременно. При заложении листа часть апекса входит в состав листового примордия, и объем апекса уменьшается. Новый лист может заложиться лишь после того, как апекс восстановит свой объем. Поэтому образование листьев в основании апекса идет не равномерно, а периодами, разделенными *пластохроном*, т.е. отрезком времени, в течение которого происходит рост самого апекса и восстанавливается его объем. Продолжительность пластохрона обратно пропорциональна размеру листового примордия относительно апекса.

Во время заложения листовых примордиев междоузлия совершенно не развиты, а узлы предельно сближены. Вследствие этого принято думать, что между листовыми примордиями возникают тесные взаимоотношения. Этими взаимоотношениями и влиянием листальной части апекса объясняют строго закономерное расположение на побеге примордиев и развивающихся из них листьев, соответствующее филлотаксису того или иного типа. Однако природа такого взаимодействия до сих пор неизвестна, и физиологи-ботаники обычно без доказательства принимают существование неких полей, неоднородности которых и порождают морфогенетические эффекты.

Наибольшее признание получила *гипотеза ингибиторных физиологических полей* К. Уорллоу, согласно которой каждый центр активных ростовых процессов (дистальная часть апекса и за-

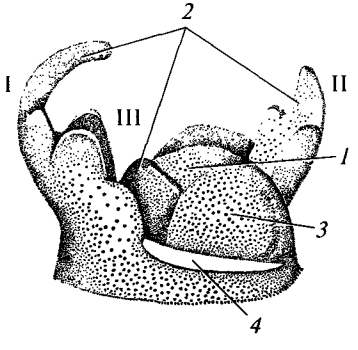



Рис. 49. Внешний вид верхушки побега (по А. Фану, 1967):

*1* — апекс; *2* — примордий, или зачаток листа; *3* — прилистник; *4* — удаленный прилистник; римские цифры обозначают порядок возникновения примордиев

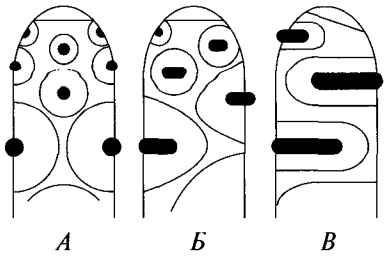



Рис. 50. Расположение листовых примордиев и ингибиторных полей на верхушке растущего побега, согласно гипотезе К. Уорллоу, при мутовчатом (*А*), очередном (*Б*) и двухрядном (*В*) филлотаксисе (по А. Е. Васильеву и др., 1978).

Залитые фигуры символизируют листовые примордии, пустые контуры — возникающие вокруг них ингибиторные поля

ложившиеся листовые примордии) образует вокруг себя область ограниченного размера, где невозможно появление нового ростового центра (рис. 50). В ходе роста апекса и примордиев листьев поля раздвигаются и появляются участки, свободные от ингибирующего влияния ростовых центров. В таких «зазорах» между полями активируется рост, что и обусловливает появление нового листового примордия. У радиально-симметричных побегов с мутовчатым или супротивным филлотаксисом такие свободные от ингибирующих полей участки появляются в плоскостях, проходящих строго между примордиями последней мутовки листьев. Вследствие этого существует правило чередования кругов. На побегах с винтовой симметрией и очередными листьями такие участки должны появляться выше самого молодого листового примордия и на расстоянии идеального угла от него. Это обусловлено чисто геометрическими возможностями максимально плотного расположения примордиев на параболоидной поверхности. Следовательно, гипотеза К. Уорллоу изящно объясняет закономерности мутовчатого, супротивного и очередного филлотаксиса в $^{3}/_{8}$—$^{34}/_{55}$, несколько хуже — очередной филлотаксис в $^{2}/_{5}$, а вот двухрядный и трехрядный филлотаксис объяснить этой гипотезой крайне трудно.

Согласно *гипотезе множественных листовых спиралей* Л. Плантефоля, ни апекс, ни листовые примордии не оказывают никаких ингибиторных влияний. Новые примордии закладываются в особых генерирующих центрах вплотную к уже имеющимся примордиям и, вероятно, под стимулирующим влиянием последних. Стимулирующее влияние распространяется акропетально по спирали, совпадающей с контактной парастихой. Поэтому число генерирующих центров равно числу однонаправленных парастих (рис. 51), причем каждый центр перемещается акропетально по спирали по апексу. Согласно этой модели, листья появляются последовательно на совпадающих с парастихами генерирующих спиралях, а основная генетическая спираль — не более чем мнимый эффект поочередного

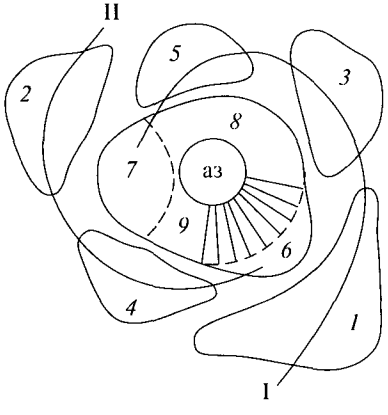



Рис. 51. Механизм формирования спирального филлотаксиса согласно теории Л. Плантефоля (по А. Е. Васильеву и др., 1978).

Римскими цифрами обозначены траектории перемещения по растущему апексу генеративных центров листовых зачатков, стимулируемых уже возникшими зачатками листьев; арабскими цифрами — листовые зачатки в порядке их появления; *8* и *9* — места будущих листовых зачатков; аз — апикальная зона побега

заложения листьев. Гипотеза Л. Плантефоля легко объясняет возникновение очередного филлотаксиса любого типа, но при этом не понятны ни природа генерирующих центров, ни их число (специфичное для каждого типа филлотаксиса), ни причина их смещения вдоль контактных парастих, ни поочередное образование листьев разными центрами. Непросто применить эту гипотезу и к случаям мутовчатого и супротивного филлотаксисов, при которых о контактных парастихах можно говорить лишь условно.

По представлениям П. Грина, порядок заложения листовых примордиев предопределен *топологией напряжений*, возникающих на поверхности растущего апекса. При этом ключевое значение имеет неодинаковая прочность поверхности, испытывающей давление изнутри. В месте, где поверхность ослаблена, происходит локальное выпячивание тела — появляется листовой примордий. Образование примордия влечет за собой изменение прочностных свойств поверхности апекса и появление в определенном месте нового ослабленного участка, в котором возникнет новый примордий листа. Слабое место этой гипотезы заключается в том, что она не объясняет причин изменения топологии прочных и ослабленных участков поверхности апекса в ходе заложения и развития на нем листьев.

## 1.2.7. Органогенез листа

Заложившийся в положенном месте листовой примордий некоторое время равномерно растет в ширину и высоту в виде валика, а затем его верхушка становится трехлопастной (рис. 52). Цельная базальная часть примордия соответствует основанию листа. Боковые лопасти верхушки примордия разрастаются в прилистники, причем вначале они растут интенсивнее, чем центральная лопасть. Центральная лопасть примордия становится почти цилиндрической и вырастает в так называемую *ось листа*, которая становится средней жилкой пластинки простого листа или рахисом сложного листа. В течение непродолжительного времени ось листа растет своей верхушкой, но, достигнув критической длины 0,3—10 мм, переходит к вставочному, или интеркалярному, росту, постепенно сосредоточивающемуся в базальной части оси. На оси листа двумя продольными валиками закладываются «крылья» листовой пластинки, увеличивающиеся путем *маргинального*, или *краевого*, роста.

Краевой рост пластинки (рис. 53) редко начинается одновременно по всей длине оси листа. Обычно он раньше проявляется в дистальной или в базальной части оси и затем распространяет-

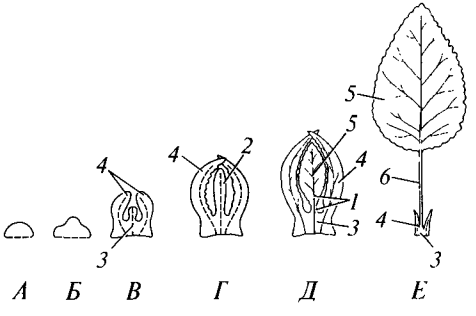



Рис. 52. Последовательные стадии развития листа (*А—Д*) и взрослый лист (*Е*) (по И. Г. Серебрякову, 1952, с изменениями):

*1* — дифференцирующийся черешок; *2* — листовая ось; *3* — основание листа; *4* — прилистник; *5* — пластинка листа; *6* — черешок

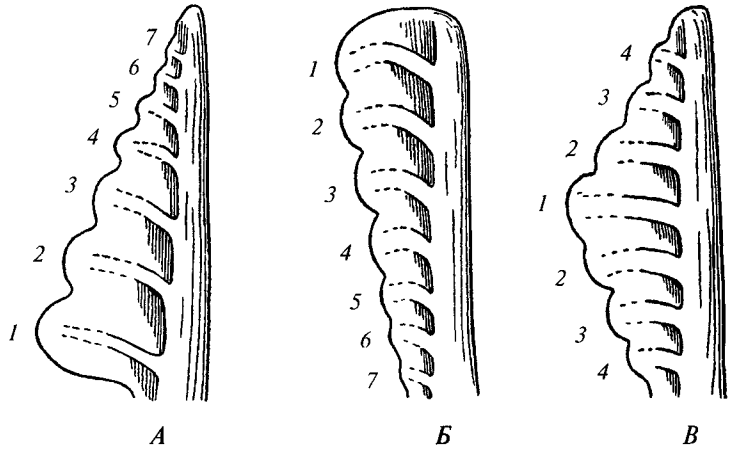



Рис. 53. Типы формирования листовой пластинки (по И. Г. Серебрякову, 1952):
*А* — акропетальный; *Б* — базипетальный; *В* — дивергентный. Цифры обозначают порядок появления элементов пластинки

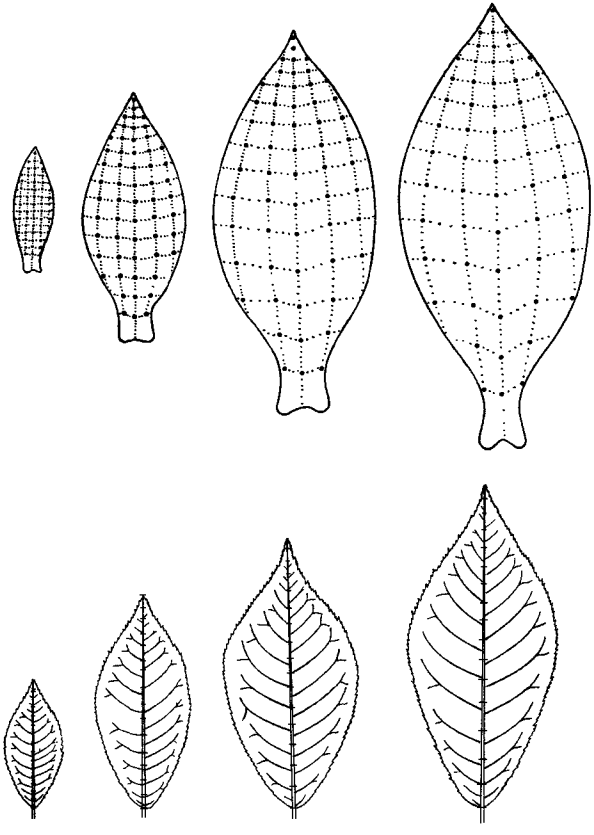


Рис. 54. Поверхностный рост пластинки листа (по А. Е. Васильеву и др., 1978).
Видно равномерное раздвигание точек и штрихов, нанесенных на поверхность растущей пластинки

ся по ней соответственно бази- или акропетально. Иногда краевой рост начинается в середине оси листа и дивергентно распространяется по ней к верхушке и основанию. Если краевой рост равномерен, то формируется цельнокрайний лист. При неравномерном маргинальном росте возникают зубцы, лопасти или сегменты листовой пластинки. Если маргинальный рост сосредоточен в изолированных участках оси листа, то образуются примордии листочков однажды сложного листа или рахисов II порядка, на которых таким же образом развиваются либо листочки (дважды сложный лист), либо рахисы III порядка и т.д.

Маргинальный рост обычно недолог и сменяется равномерным так называемым *поверхностным ростом* листовой пластинки (рис. 54). У линейных листьев ось листа как таковая не формируется, а средняя лопасть трехлопастного листового примордия остается плоской и быстро прекращает апикальный рост. Маргинальный рост не начинается. Зато она долго растет интеркалярно на границе с основанием листа.

Последним образуется черешок черешковых листьев (см. рис. 52) путем интеркалярного роста в самом основании оси листа.

## 1.2.8. Почка

Абаксиальная сторона листового примордия в длину растет сильнее, чем адаксиальная сторона. Вследствие этого развивающийся лист загибается на адаксиальную сторону и нависает над апексом (см. рис. 49). Так как узлы с листовыми примордиями еще не разделены междоузлиями и предельно сближены, над апексом побега возникает покров из нескольких плотно сомкнутых листьев, развитых в разной степени. Этот комплекс апекса и прикрывающих его плотно сомкнутых молодых листьев называют *терминальной почкой*. Плотный покров из сомкнутых молодых листьев эффективно изолирует апекс и молодые листовые примордии от внешней среды и создает тем самым благоприятные условия для формирования новых участков побега. Этому способствует и густое опушение молодых листьев, с возрастом часто пропадающее. Под защитой молодых неразвернувшихся листьев закладываются новые листовые примордии и осуществляются основные этапы морфогенеза листьев. В последующий внепочечный период роста листа происходит лишь аллометрический рост[1] уже имеющихся его конструктивных элементов. Вследствие малого объема почки развивающиеся листовые пластинки у многих растений разным образом сворачиваются (рис. 55), что позволяет различить несколько типов *листосложения* (рис. 56).

Во время апикального роста побега проходит «поток» листьев через его верхушечную почку: одни листья покидают почку, а в основании апекса закладываются примордии новых листьев. При этом число молодых листьев и их зачатков в почке примерно постоянно. Это число обозначают как *емкость почки*. Емкость почек варьирует в широких пределах, но обычно она постоянна для вида.

---

[1] Аллометрическим называют такой рост, в ходе которого изменяются пропорции элементов структуры, но не ее устройство.

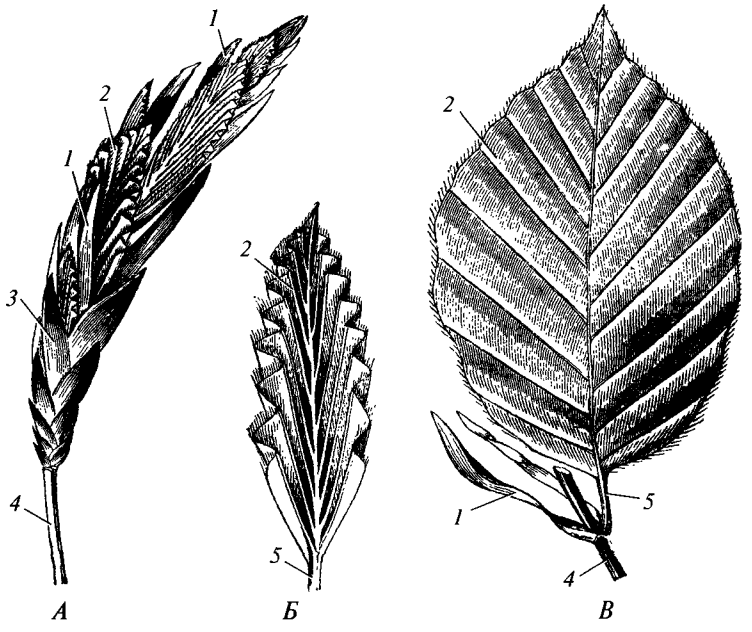



Рис. 55. Распускание листьев бука лесного (*Fagus sylvatica*)
(по А. Кернеру фон Марилауну, 1902):

*А* — распускающаяся почка; *Б* — сложенная складками пластинка молодого листа; *В* — развернувшийся лист. В почке листовые пластинки сложены в складки вследствие ограниченного места; *1* — прилистник; *2* — пластинка листа; *3* — почечная чешуя; *4* — стебель; *5* — черешок

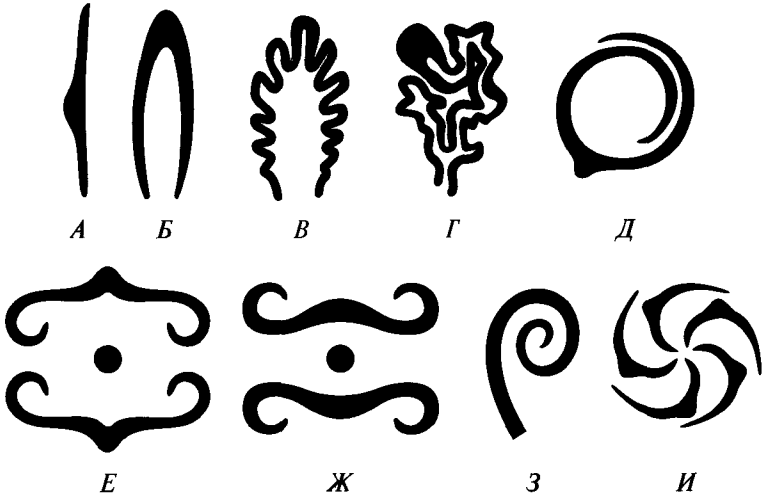
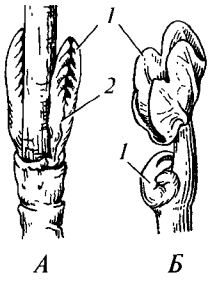



Рис. 56. Основные типы листосложения
(по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956).

Диаграммы очертаний молодых листьев в почке при плоском (*А*), сложенном (*Б*), складчатом (*В*), скомканном (*Г*), трубчатом (*Д*), завернутом (*Е*), отвернутом (*Ж*), улиткообразном (*З*) и закрученном (*И*) типах листосложения

Рис. 57. Открытые почки: покоящиеся пазушные почки гордовины (*Viburnum lantana*) (*А*) и апикальная почка растущего побега пастурции большой (*Tropaeolum majus*) (*Б*) (по А. Е. Васильеву и др., 1978; В. Троллю, 1954).

Апекс побега и зачатки листьев прикрыты молодыми неразвернувшимися листьями: *1* — молодые листья; *2* — пазушная почка




У многолетних растений апикальный рост побегов периодически останавливается на более или менее длительный срок. У растений, обитающих в сезонном климате, такие остановки роста приурочены к неблагоприятным для вегетации сезонам (засушливому или морозному). У видов, населяющих бессезонные гумидные тропики, ритмичность апикального роста имеет чисто эндогенную природу и не приурочена к определенному времени года. Биологическое значение такой ритмичности апикального роста у обитателей бессезонного климата не известно. Во время остановки апикального роста побега апекс может впадать в покой или продолжает очень медленно производить листовые примордии, но «поток» листьев через почку прекращается. Поэтому в почке отсутствуют всякие внешние проявления ростовой деятельности. Такую почку называют *покоящейся*. Если видимый внешний покой почки продолжается несколько лет (иногда несколько десятков лет), то ее относят к категории *спящих почек*.

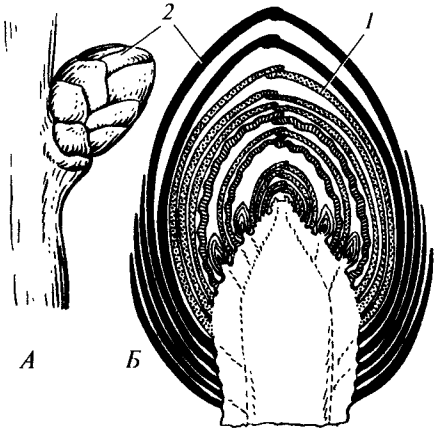



Рис. 58. Закрытая почка дуба черешчатого (*Quercus robur*) (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — внешний вид; *Б* — продольный срез. Апекс и зачатки листьев прикрыты полностью сформировавшимися видоизмененными чешуевидными листьями, или почечными чешуями, опадающими после распускания почки; *1* — молодые листья-трофофиллы; *2* — почечные чешуи

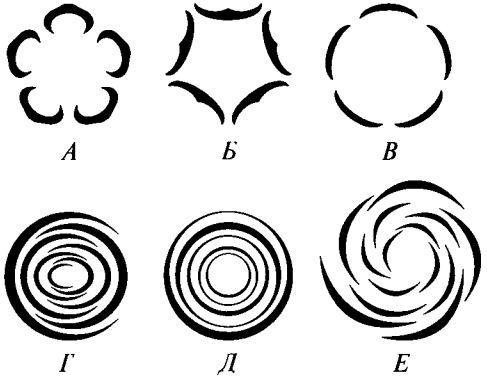



Рис. 59. Диаграммы типов почкосложения: створчатое (*А*—*В*), полуобъемлющее (*Г*), объемлющее (*Д*) и черепитчатое (*Е*) (по А. А. Федорову, М. Э. Кирпичникову, З. Т. Артюшенко, 1956).

Схемы символизируют расположение почечных чешуй на поперечном срезе через почку

Покоящиеся почки одних растений по строению практически не отличаются от терминальных почек активно растущих побегов (рис. 57). Их покров состоит из таких же листьев на разных стадиях развития, которые после возобновления видимого роста «покидают» почку и развиваются в листья срединной формации. Для обозначения таких почек используют очень неудачное название *открытые почки*, хотя и апекс, и молодые листовые примордии их вовсе не открыты, а окутаны молодыми развивающимися листьями. У других растений перед остановкой видимого апикального роста закладываются один или несколько примордиев листьев, быстро развивающихся в катафиллы особо грубой консистенции. Именно эти катафиллы и составляют покров почки в период остановки видимого апикального роста (рис. 58). Их называют *почечными чешуями*, а почки с почечными чешуями — *закрытыми почками*. Почечные чешуи полностью завершают свой морфогенез к моменту остановки видимого апикального роста. Поэтому после его возобновления они не развиваются в ассимилирующие листья, а просто отмирают и опадают. Почечные чешуи поразному контактируют друг с другом. На основании этого различают несколько типов *почкосложения* (рис. 59). Почечные чешуи обеспечивают значительно более мощную защиту апекса и молодых листовых примордиев, чем недоразвитые листья срединной формации. Соответственно, в сезонном климате, характеризующимся суровыми погодными условиями в период покоя, преобладают виды с закрытыми почками, а в более мягком сезонном и бессезонном климатах много растений с открытыми почками. Однако из этого правила есть немало исключений.

*Апикальный рост* побега традиционно называют *первичным*. Он проявляется не только в увеличении длины побега и возникновении новых листьев, но и в утолщении стебля (у некоторых растений весьма значительном), которое происходит в терминальной почке. Кроме того, многим семенным растениям свойственно длительное утолщение стебля, происходящее по всей его длине и непосредственно не связанное с функционированием терминальной почки. Этот рост стебля в толщину называют *вторичным утолщением*, или *вторичным ростом*.

## 1.2.9. Ветвление побега

Ветвление побега происходит внутри терминальной почки. Теоретически оно может быть апикальным (верхушечным) и латеральным (боковым) (рис. 60). При апикальном ветвлении апекс разделяется на дочерние апексы равного или неравного размера. В течение некоторого времени они функционируют под покровом листьев почки материнского побега и формируют терминальные почки дочерних побегов. Такой способ ветвления принято приписывать плаунообразным; редко его отмечают у немногих видов пальм. При латеральном ветвлении в терминальной почке *экзогенно* закладываются боковые апексы, образующие *латеральные* (*боковые*) *почки* — зачатки боковых побегов. Они по-разному располагаются относительно листьев материнского побега. У мохообразных боковые почки развиваются либо без какой-либо связи с положением листьев, либо рядом или *под* листом, а иногда в пазухе листа. У хвощей боковые почки находятся на узлах *рядом* с листьями. У папоротников они обычно располагаются на

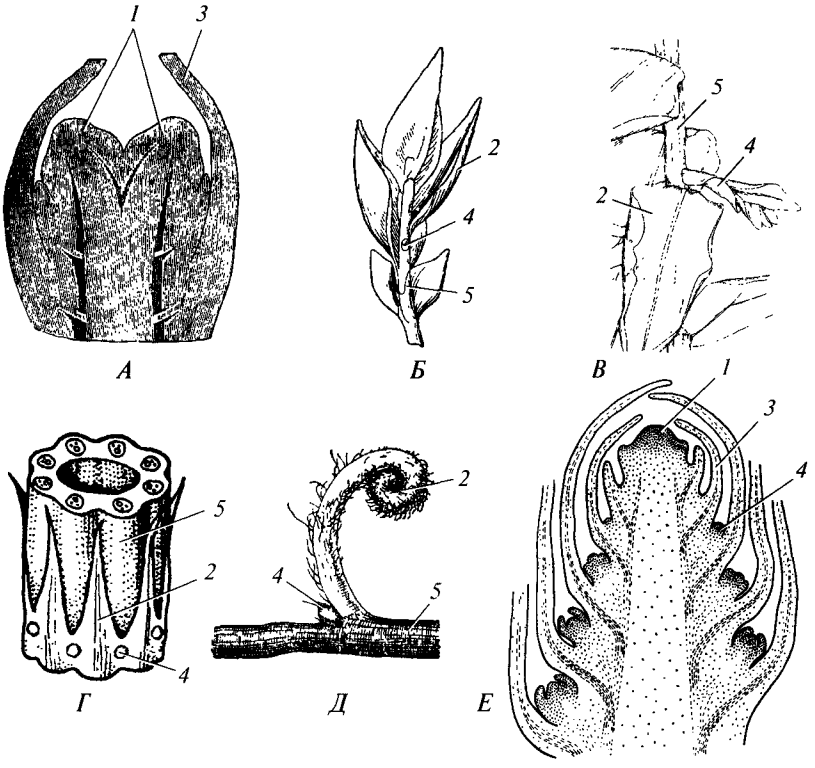



Рис. 60. Апикальное (*А*) и латеральное (*Б*—*Е*) ветвления побега (по Э. Страсбургеру, 1904; И. Г. Серебрякову, 1952; В. Р. Филину, 1978; М. С. Игнатову, Е. А. Игнатовой, 2004, с изменениями):

*А* — дихотомирующая верхушка побега плауна (*Lycopodium* sp.) в продольном разрезе; *Б* — латеральная почка, расположенная рядом с листом на побеге фонтиналиса противопожарного (*Fontinalis antypyretica*); *В* — латеральная почка в пазухе листа на побеге каллиергона крупнолистного (*Calliergon megalophyllum*); *Г* — латеральные почки между листьями на побеге хвоща (*Equisetum* sp.); *Д* —латеральная почка на абаксиальной стороне черешка вайи трихоманеса укореняющегося (*Trichomanes radicans*); *Е* — латеральные почки в пазухах листьев на продольном срезе побега семенного растения; *1* — апекс; *2* — лист; *3* — молодой лист; *4* — латеральная почка; *5* — стебель

базальной части черешка вайи, с *абаксиальной* стороны. Семенным растениям свойственно образование боковых почек строго в пазухах листьев. Поэтому их боковые почки часто называют *пазушными*, а листья — *кроющими*. Растения, имеющие пазушные почки, называют *геммаксиллярными*.

В пазухе листа обычно развивается одна почка, но у некоторых видов в одной пазухе закладывается несколько почек, как правило, разных размеров (рис. 61). *Сериальные пазушные почки* располагаются в медианной плоскости кроющего листа в один или два ряда от пазухи вверх по междоузлию. *Коллатеральные пазушные почки* все находятся в пазухе кроющего листа, в ряд поперек стебля. Есть растения, у которых одиночные пазушные почки рано ветвятся, причем их пазушные почки быстро вырастают и лишь немногим уступают в размерах материнской почке. Группа таких почек сильно напоминает коллатеральные почки.

Боковые почки могут прорастать без периода покоя в боковые *побеги обогащения*, которые растут в том же вегетационном сезоне, что и материнский побег, как бы обогащая его крону. Прорастание боковых почек без периода покоя, или *силлепсис*, характерно для однолетних растений и некоторых многолетних трав. Силлепсис регулярно встречается среди тех древесных растений, которым свойственна глубокая специализация побегов на фотосинтезирующие брахибласты и несущие их ауксибласты, не участвующие в фотосинтезе. Почки, впадающие в покой после своего заложения и прорастающие в следующий вегетационный сезон, дают *побеги возобновления*, так как они возобновляют нарастание побеговой системы после перерыва. Такое отсроченное развитие всех или по крайней мере некоторых почек, или *пролепсис*, — непременный атрибут всех многолетних растений.

Латеральные почки геммаксиллярных растений закладываются в пазухах всех листьев побега, но только некоторые их них далее развиваются в боковые побеги или переходят в состояние спящих почек, тогда как остальные почки отмирают. Вследствие этого боковые ветви распределены по материнскому побегу неравномерно (рис. 62). При *базитонном ветвлении* они находятся глав-

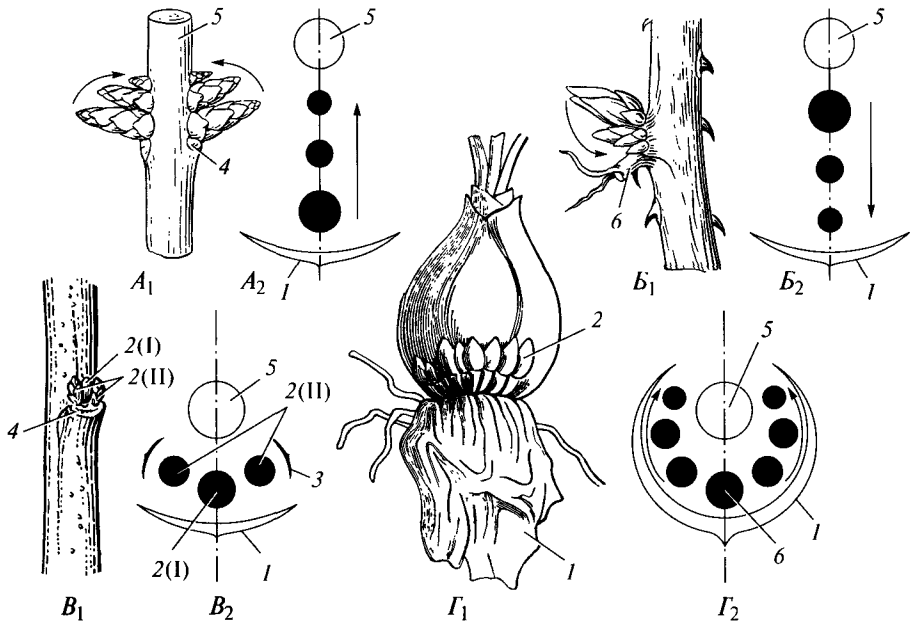



Рис. 61. Типы расположения пазушных почек (по Й. Велеповскому, 1905; А. Е. Васильеву и др., 1978; В. Г. Хржановскому и др., 1963):

$A_1$—$A_2$ — сериальные восходящие у жимолости обыкновенной (*Lonicera xylosteum*); $Б_1$—$Б_2$ — сериальные нисходящие у ежевики обыкновенной (*Rubus caesius*); $B_1$—$B_2$ — псевдоколлатеральные у волчьего лыка (*Daphne mezereum*); $Г_1$—$Г_2$ — коллатеральные у лука гадючьего (*Muscari botryoides*): *1* — кроющий лист; *2* — пазушная почка; *2*(I) — пазушная почка первого порядка; *2*(II) — пазушная почка второго порядка, развившаяся в пазухе профилла почки первого порядка; *3* — профилл; *4* — рубец от опавшего кроющего листа; *5* — стебель; 6 — черешок кроющего листа; стрелками показан порядок образования пазушных почек; черные круги — пазушные почки; $A_1$, $Б_1$, $B_1$, $Г_1$ — внешний вид; $A_2$, $Б_2$, $B_2$, $Г_2$ — диаграммы

ным образом в базальной части побега. Такое ветвление очень хорошо выражено у многолетних трав и полукустарников, так как благодаря ему их почки возобновления постоянно находятся вблизи субстрата, где они получают дополнительную защиту подстилкой и снеговым покровом от неблагоприятных условий внешней среды в период покоя. При *акротонном ветвлении* боковые ветви располагаются преимущественно в дистальной части побега. Такое ветвление типично для деревьев, поскольку хорошо соответствует задаче формирования вынесенной ввысь кроны. *Мезотонное ветвление*, при котором ветви сосредоточены в средней части побега, встречается нечасто, главным образом у растений с плагиотропными наземными и подземными побегами.

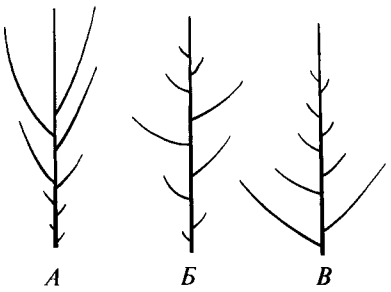



Рис. 62. Типы ветвления побегов (по А. Е. Васильеву и др., 1978):
*А* — акротонное; *Б* — мезотонное; *В* — базитонное

## 1.3. ОРГАНЫ ЗАКРЕПЛЕНИЯ РАСТЕНИЯ И ПОГЛОЩЕНИЯ РАСТВОРОВ

**Ризоид.** Прогресс в организации тела растений был связан с переходом их к прикрепленному образу жизни. Мелкие одноклеточные водоросли достаточно прочно закреплялись на субстрате посредством клейкой слизи, выделяемой поверх клеточной стенки. Для прочного закрепления крупного организма потребовались специальные средства, обеспечивающие прочное соединение его с субстратом. Такими средствами стали *ризоиды*, обычно представляющие собой подобные нитям ветвящиеся или неветвящиеся выросты поверхности тела (рис. 63). Они стелются по субстрату и проникают в глубь него, прочно закрепляя растение. Эволюционно ризоиды оказались первыми вегетативными органами растений. У водных растений они выполняют функцию закрепления организма на субстрате. У наземных растений наряду с функцией прикрепления ризоиды приобрели функцию поглощения воды и необходимых веществ. Это было обусловлено тем, что в отличие от водорослей, вся поверхность тела которых погружена в воду и может беспрепятственно поглощать ее вместе с необходимыми минеральными веществами, наземным растениям доступны только ресурсы воды и минеральных веществ, находящиеся в глубине почвы, куда могут проникать специализированные органы — ризоиды.

**Ризомоид.** Наземные растения не могут использовать воздух для опоры своего тела вследствие его низкой плотности. Поэтому при ортотропном росте требуется значительная жесткость самого тела, способного противостоять действию силы тяжести и порывов ветра. Однако жесткие закрепленные на одном конце конструкции имеют свойство передавать и концентрировать напряжения на закрепленном конце. В силу этого ризоиды как органы закрепления эффективны только для стелющихся или небольших прямостоячих наземных

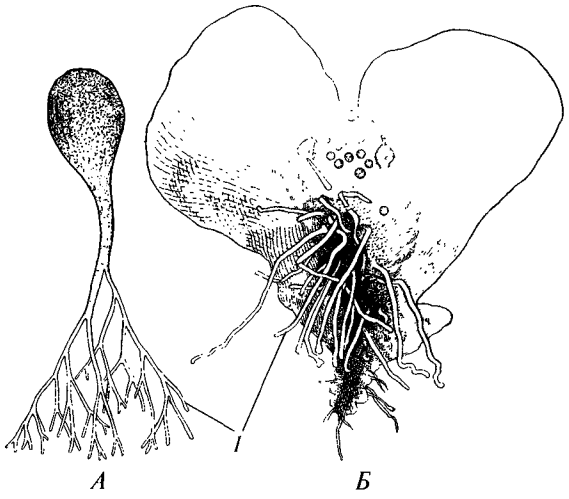



Рис. 63. Ризоиды у ботридиума зернистого (*Botrydium granulatum*) (*А*) и гаметофита папоротника локсомы Каннингема (*Loxsoma cunninghamii*) (*Б*) (по К. Гёбелю, 1898—1901).

Ризоиды ботридиума представляют собой выросты одноклеточного многоядерного тела этой водоросли; ризоиды локсомы — выросты отдельных поверхностных клеток тела: *1* — ризоид

растений. Из высших растений это мохообразные. Эволюционное увеличение размеров ортотропно растущих наземных растений было сопряжено с выработкой у них значительно более мощного органа закрепления — *ризомоида*. Ризомоид представляет собой видоизменённый телом, покрытый ризоидами и растущий плагиотропно по поверхности или, возможно, на небольшой глубине внутри субстрата (рис. 64). Разветвленная система ризомоидов обеспечивает прочное закрепление и

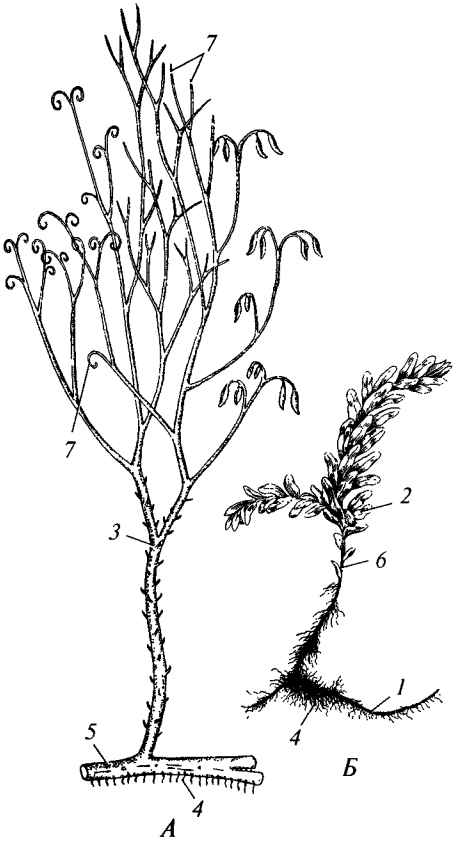



Рис. 64. Органы закрепления на субстрате и поглощения почвенных растворов (по Й. Велёновскому, 1905; А.Л. Тахтаджяну, 1950):

*А* — ризомоид псилофитона (*Psilophyton princeps*); *Б* — «корневище» мниума волнистого (*Mnium undulatum*). Плагиотропные ветви теломного тела псилофитона и плагиотропные участки безлистных оснований стеблей мниума покрыты ризоидами, поглощающими почвенный раствор; *1* — «корневище»; *2* — лист; *3* — мезом; *4* — ризоид; *5* — ризомоид; *6* — стебель; *7* — телом

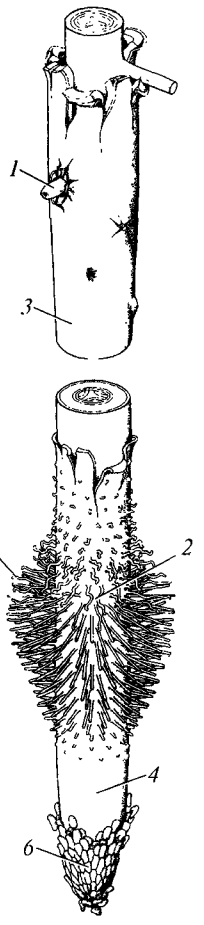



Рис. 65. Внешний вид корня (по В. Брауне, А. Леману и Г. Тауберту, 1967):

*1* — боковой корень; *2* — зона всасывания; *3* — зона проведения; *4* — зона роста; *5* — корневой волосок; *6* — чехлик

опору на субстрат ортотропной системе ассимилирующих теломов. В то же время благодаря ризоидам, обильно покрывающим ризомоиды, последние хорошо поглощают почвенные растворы из поверхностных слоев почвы. Ризомоиды были свойственны многим девонским растениям. Похожие органы есть у псилотовых и некоторых высокоорганизованных мхов (у мхов их традиционно, хотя и неточно, называют корневищами).

**Корень.** Остальные высшие растения имеют еще более совершенный орган закрепления и поглощения почвенных растворов — *корень.* Он представляет собой узкоцилиндрический, т.е. осевой, орган (рис. 65), способный расти ортотропно в глубь субстрата, что позволяет более прочно закреплять организм и полнее использовать ресурсы почвы.

Так как растущий корень должен продвигаться сквозь очень плотный субстрат, то он может расти только апикально. В отличие от апексов таллома и побега апекс корня формирует не только новые участки корня, но и особое образование — *корневой чехлик*, который с дистальной стороны и боков прикрывает апекс и защищает его от повреждений, когда он продавливается сквозь грунт. Базипетальнее апекса располагается зона продольного роста корня длиной от 0,8 до 10 мм. За ней находится зона всасывания, достигающая длины 1—3 см. У большинства видов корень в этой зоне несет многочисленные *корневые волоски*, очень похожие на ризоиды (сравните с рис. 63) и выполняющие такие же функции. Корневые волоски сильно увеличивают поверхность соприкосновения корня с почвой. У некоторых видов корневых волосков нет. Развитие корневых волосков позади удлиняющегося участка корня предохраняет их от обрывов при продвижении корня в плотном грунте. Они функционируют в течение нескольких дней и отмирают, вследствие чего зона всасывания смещается акропетально вслед за нарастающей верхушкой корня.

Корни многих семенных растений способны не только удлиняться, но и длительно утолщаться по всей длине. Это утолщение, как и подобное ему утолщение стеблей, называют вторичным.

Корни способны ветвиться. У плаунов и, вероятно, других плаунообразных ветвление корней апикальное; у остальных, имеющих корни высших растений, ветвление корней боковое *эндогенное.* Боковые корни закладываются довольно далеко от апекса материнского корня, за его зоной всасывания, что предохраняет боковые корни от обрыва при росте материнского корня и не мешает ему выполнять функцию поглощения почвенных растворов.

**Корневая система.** В результате ветвления корней возникает *корневая система*, разные типы которой различаются особенностями слагающих ее корней и характером соединения корневой и побеговой систем. Принято считать, что у споровых высших растений все корни отрастают от стебля, т.е. являются *придаточными*. Они закладываются эндогенно вблизи апекса побега (так называемые *апицигенные* корни) или без определенной приуроченности к узлам у плаунообразных в узлах под листом у папоротников. Таким образом, у споровых высших растений корневая система представлена отдельными фрагментами, не связанными непосредственно друг с другом (рис. 66). Все фрагменты вдоль побега однотипны, что дает право говорить о *первичной гоморизии* этих растений.

У семенных растений одновременно дифференцируются первые органы зародыша: семядоли и так называемый *зародышевый корешок*, впоследствии вырастающий в *главный*, или *первичный*, корень растения (см. рис. 43). Рост и ветвление главного корня приводят к формированию корневой системы, в которой главный корень крупнее, чем образованные им боковые корни (рис. 67),




Рис. 66. Первичная гоморизия у плаунка заливаемого (*Lycopodiella inundata*) (*А*) и марсилеи четырехлистной (*Marsilia quadrifolia*) (*Б*) (по Й. Велеповскому, 1905).

Корневая система состоит из придаточных корней и их ответвлений, которые у плаунка закладываются вблизи апекса без связи с узлами, а у марсилеи развиваются в узлах: *1* — корень; *2* — лист; *3* — побег; *4* — стебель; *5* — узел

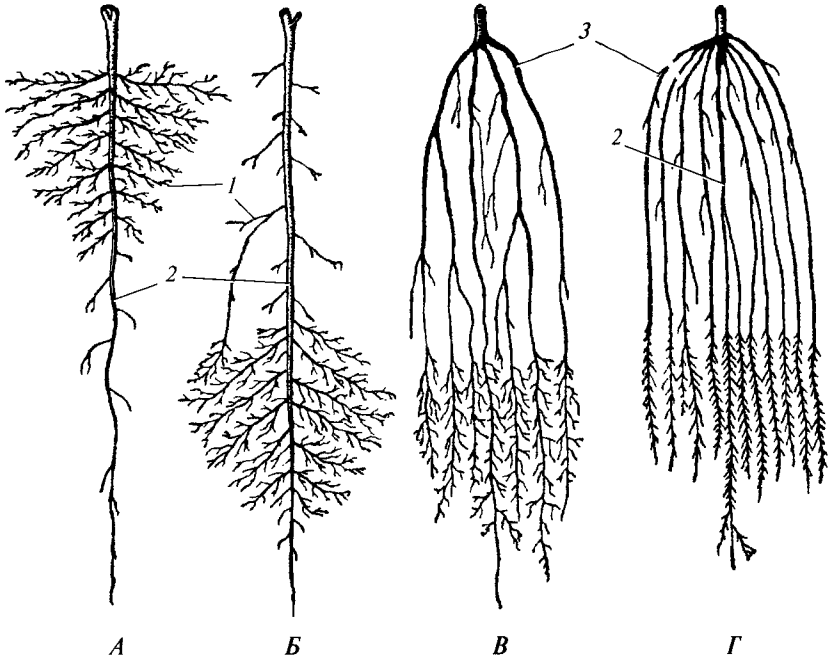



Рис. 67. Аллоризная стержневая корневая система (*А*, *Б*) и вторично гоморизная мочковатая корневая система, возникающая вследствие отмирания (*В*) или относительно слабого развития главного корня (*Г*) и мощного развития придаточных гипокотилярных и/или узловых корней (по В. В. Алехину и др., 1937):

*1* — боковой корень; *2* — главный корень; *3* — придаточный корень

и отличается от них своим происхождением (*аллоризия*). Такую корневую систему называют *стержневой*. Между семядольным узлом и корнем располагается *гипокотиль* — переходный осевой участок между побеговой и корневой системами (см. рис. 43). Наряду с системой главного корня могут возникать эндогенные придаточные корни на гипокотиле и побеге, но они часто уступают по размерам главному корню. В отличие от споровых высших растений у семенных растений придаточные корни на побеге появляются вдали от апекса, как правило, в узлах или чуть ниже узлов (*узловые* корни), но редко — на междоузлиях[1].

У некоторых семенных растений, преимущественно однодольных, главный корень развит слабо или быстро отмирает, а корневая система формируется благодаря развитию на гипокотиле и/или базальных узлах главного побега нескольких мощных придаточных корней. В этом случае корневая система выглядит как пучок более или менее одинаковых разветвленных корней (см. рис. 67) (*вторичная гоморизия*) и называется *мочковатой*.

У семенных растений корни одной корневой системы различаются по строению и функции. Особенно резкие различия свойственны корням в корневых системах древесных растений. У них хорошо заметны мощные долго растущие

[1] Некоторые ботаники считают придаточными также корни, образующиеся на старых многолетних частях корня. Однако чаще всего они считаются боковыми.

и долговечные *скелетные*, или *ростовые*, корни, выполняющие преимущественно функции закрепления растения, захвата объема субстрата и проведения поглощаемых веществ. На скелетных корнях образуются боковые и придаточные короткие тонкие недолговечные *сосущие*, или *питающие*, корни, которые в основном осуществляют функцию поглощения необходимых растению почвенных растворов.

**Возникновение корня.** Поскольку есть веские основания думать, что обладающие корнями высшие растения произошли от не имевших корней теломных форм, то прототип корня логично искать в структурах, свойственных теломным растениям. Некоторые теломные растения имели ризомоиды, очень похожие на корни внешне и выполнявшие те же функции. Поэтому не удивительно, что именно ризомоиды обычно рассматривают как эволюционные предшественники корней (рис. 68).

Преобразование ризомоида в корень должно было включать появление защищающего апекс чехлика, ограничение зоны всасывания небольшим субапикальным участком и — у большинства растений — замену апикального ветвления боковым эндогенным. С завершением преобразования ризомоидов в корни возникла первичная гоморизия, впоследствии давшая начало аллоризии. Как изменение аллоризии позднее появилась вторичная гоморизия.

На пути признания этой гипотезы лежит одно существенное затруднение. У теломных форм ризомоиды развивались благодаря апикальному ветвлению телома, причем одна из сестринских ветвей росла плагиотропно как ризомоид, а другая — ортотропно и давала крону ассимилирующих теломов и мезомов. Никаких даже слабых намеков на эндогенное ветвление теломов и ризомоидов нет. В то же время корни на побегах во всех случаях закладываются эндогенно. Следовательно, превращение ризомоидов в корни должно было бы включать и превращение экзогенного апикального ветвления теломов в эндогенное заложение придаточных корней на стебле. Однако никому еще не удалось найти свидетельства такого превращения и убедительно изложить его причины и конкретные пути.

В конце XX в. была высказана альтернативная гипотеза, согласно кото-

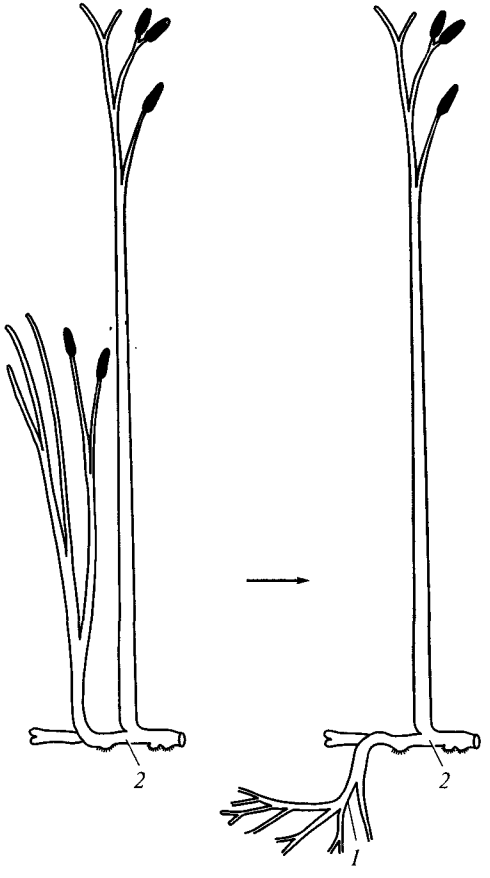



Рис. 68. Возникновение корня из теломов согласно теломной гипотезе (по А. К. Тимонину, Л. В. Озеровой, 1998):
*1* — корень; *2* — ризомоид

рой причиной появления корня стало усовершенствование защитных свойств покровов тела наземных растений. Высшие растения, формировавшиеся как первично-наземные формы, столкнулись с проблемой транспирационной потери воды, для уменьшения которой у них выработалась *кутикула* — покрывающий тело слой гидрофобных веществ, в совокупности называемых *кутином*. Кутикула практически непроницаема для паров воды, благодаря чему она резко замедляет транспирацию. Для водных растворов кутикула более проницаема, но тоже представляет серьезный барьер. Древние теломные растения, населявшие влажные биотопы, имели еще несовершенную кутикулу, которая снижала транспирацию до приемлемого уровня, но была достаточно проницаема для почвенных растворов и потому позволяла растениям поглощать необходимые количества веществ через покрытые кутикулой ризоиды на ризомоидах.

Дальнейшее освоение суши высшими растениями было неизбежно сопряжено с усовершенствованием барьерных свойств кутикулы. В результате совершенная кутикула стала слишком малопроницаемой для почвенных растворов. Поэтому вместо ризоидов функцию поглощения почвенных растворов стали выполнять особые цилиндрические выросты тела — корни, закладывавшиеся эндогенно и в силу этого полностью лишенные кутикулы. Таким образом, корень возник не как преобразование экзогенно ветвящихся теломов и ризомоидов, а как не имеющий структурных предшественников вполне оригинальный орган, с самого начала своей эволюции закладывавшийся эндогенно. Соответственно корень не имеет гомологов с элементами теломной системы и с другими вегетативными органами растений, т.е. он представляет собой орган sui generis, а корневые волоски не гомологичны ризоидам.

Эта гипотеза очень хорошо объясняет функциональное значение эндогенного заложения корней, но не позволяет понять начальные этапы эволюции корня. В самом деле, как можно объяснить то, что в теле растения (скорее всего в стебле) вдруг возникает внутренний очаг роста, который к тому же дает не вполне бесполезную опухоль, а оформленный цилиндрический орган, целенаправленно прорывающий поверхность стебля, вырастающий наружу и поглощающий почвенные растворы?

Подводя итог, можно констатировать, что появление корня у высших растений до сих пор остается загадкой, не менее интригующей, чем знаменитая тайна происхождения покрытосеменных.

## 1.4. КОНСТРУКТИВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ТЕЛА РАСТЕНИЯ

**Основные вегетативные органы.** Прогрессивная эволюция вегетативной части тела растений привела к функциональной специализации разных его участков и появлению вегетативных органов, т.е. частей тела, имеющих специфичную форму, строение и выполняющих определенный набор (вегетативных) функций. Исторически сложилось так, что морфологи имеют дело преимущественно с семенными растениями, все разнообразие вегетативной сферы которых можно описать как вариации немногих органов. Их принято называть основными вегетативными органами. С 60-х гг. XIX в. различают три *основных вегетативных органа*: корень, стебель и лист («железная триада»).

Однако к середине XX в. стало очевидным, что члены этой триады относятся к разным иерархическим уровням морфологической организации тела растения. Прежде всего и стебель, и лист возникают в онтогенезе в результате деятельности одного и того же апекса и отдельно друг от друга не существуют. Побег эволюционно возникал в ходе параллельно проходивших процессов образования листа и стебля и в ряде последующих эволюционных изменений он преобразовывался именно как целое. Корень возникает в онтогенезе в результате деятельности особого корневого апекса, причем не известны превращения апекса корня в апекс побега, равно как и противоположного превращения апекса побега в апекс корня. Эволюционное возникновение корня, очевидно, не было сопряжено с возникновением побега или стебля. Об этом свидетельствует первичное отсутствие корней у мохообразных и водорослей, имеющих побеговую организацию. Наконец, в эволюции вегетативной сферы растений крайне редко возникали целостные образования, представляющие собой результат равно глубокого преобразования и побега, и корня (почкокорень, корнеплод — см. ниже). Все изложенное побудило ботаников признать основными вегетативными органами только два: побег и корень.

Лист и стебель как элементы побега потеряли статус основных органов. Это органы более низкого порядка в иерархии конструктивных единиц тела растения. Следует подчеркнуть, что *органы — части организма*, и было бы ошибкой называть лист и стебель органами побега. Они суть элементы побега, но по-прежнему органы (не основные) растительного организма.

**Модули.** В организации растений можно различить не только вегетативные органы, но и конструктивные элементы тела иного рода. Легко заметить, что разветвленный таллом сложен множественными однородными частями (различающимися разве лишь размерами), строго закономерно соединенными друг с другом (рис. 69). Такие однородные конструктивные элементы, многократным повторением которых сложено тело растения, получили название *модулей*. *Модульная организация* не связана с функциональной специализацией частей тела растения, а возникает как неизбежное следствие появления у них открытого роста и ветвления. Тип ветвления и нарастания обычно сохраняется одинаковым у ветвей разных порядков. В результате этого возникает глубокое подобие между устройством целого таллома и устройством отдельных его ветвей. Подобие части целому, в состав которого она входит, характерно для особого класса геометрических форм — *фракталов*, свойства которых обнаружены во многих объектах неживой природы. Поэтому очень интригующе проявление фрактальных свойств модульными растениями.

В строении корневых систем также проявляется модульная организация, весьма сходная с организацией талломов с боковым ветвле-

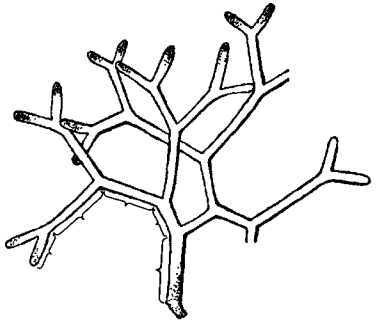


Рис. 69. Разветвленный таллом риччии плывущей (*Riccia fluitans*), состоящий из многократно повторяющихся однотипных элементов-модулей (фигурными скобками обозначены модули) (по Л. И. Савич, К. И. Ладыженской, 1936, с изменениями)

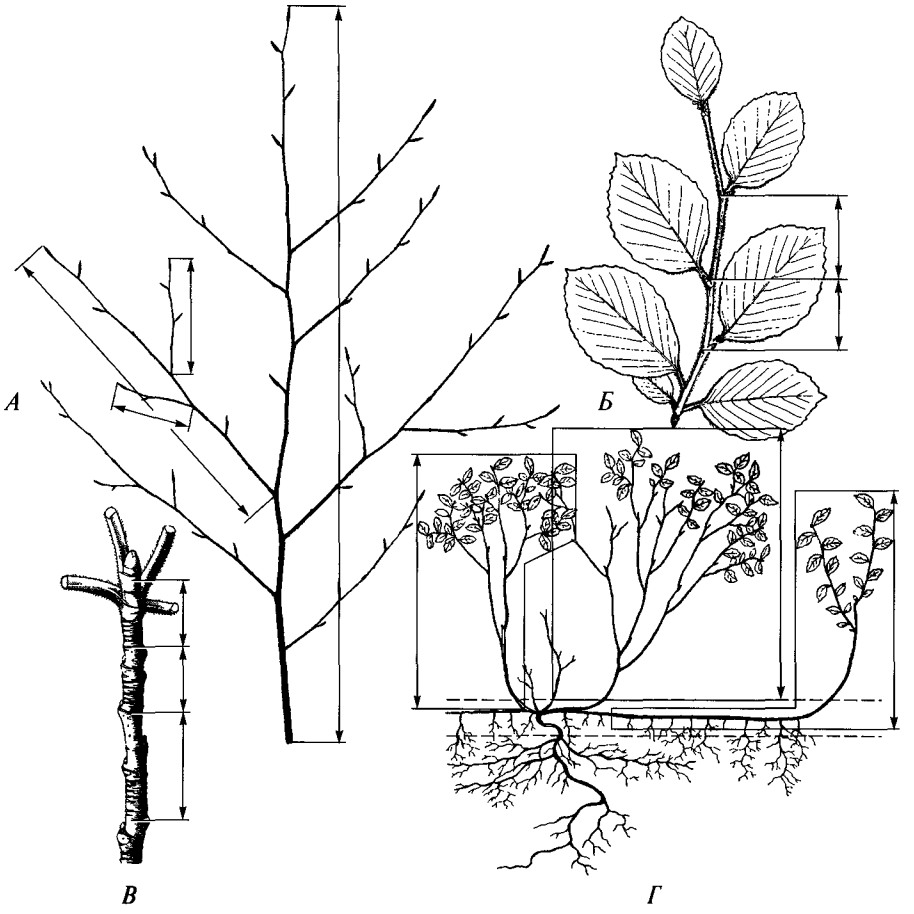



Рис. 70. Модульная структура побегов и побеговых систем (по В. Троллю, 1954; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — модули — побеги; *Б* — модули — элементарные метамеры побега; *В* — модули — элементарные побеги (односезонные приросты побега); *Г* — модули — системы побегов формирования у бука лесного (*Fagus sylvatica*) (*А*—*В*) и черники (*Vaccinium myrtillus*) (*Г*); стрелками отмечены границы модулей

нием. А вот модульная конструкция побеговой системы значительно усложнена. В ней различимы модули нескольких иерархических уровней (рис. 70). Модули низшего иерархического уровня представлены комплексами из узла с отходящим от него листом/листьями, пазушной почкой (у геммаксиллярных растений) и нижележащего междоузлия. Такие комплексы принято называть *метамерами.* Модули-метамеры (см. рис. 70, *Б*) наиболее четко выражены на побегах с полными узлами, а чем меньше сегмент окружности стебля, занимаемый основанием листа, тем труднее различить *метамери́ю* побега. Формирование метамеров обусловлено циклическим морфогенезом апекса побега, который на своем основании ритмично образует листовые примордии.

Апикальный рост побега происходит квантированно, прерываясь периодами покоя. Участок побега, образующийся между двумя последовательными

периодами покоя, т.е. за один *цикл роста* побега, называют *элементарным побегом*. Это название очень неудачное, так как элементарный побег — всего лишь часть побега, но, к сожалению, название прочно вошло в лексику ботанической морфологии. Повторяющиеся элементарные побеги составляют побег и, следовательно, также представляют собой модули (см. рис. 70, *В*), но более высокого иерархического уровня, чем метамеры. Таким образом, не только тело побеговых растений в целом, но и отдельный побег имеет модульное строение. Существенно, что модульная иерархичная организация побега возникает не вследствие ветвления, а в результате ритмичного *циклического морфогенеза* побегового апекса.

Ветвление побегов приводит к тому, что целые побеги сами становятся элементами, многократным повторением которых образована побеговая система. Иными словами, ветвление делает целые побеги модулями побеговой системы (см. рис. 70, *А*). Модулями побеговой системы могут быть и комплексы побегов разной степени сложности. В частности, таким комплексом-модулем правомерно считать более мощный скелетный побег со всеми его менее мощными и долговечными боковыми побегами, что особенно хорошо заметно при симподиальном нарастании. У кустарников в ходе базитонного ветвления образуются мощные *побеги формирования*, на которых акротонно появляются *побеги обрастания* разных порядков, составляющих крону куста. Побег формирования, увенчанный кроной из побегов обрастания разных порядков, также представляет собой модуль (см. рис. 70, *Г*). Иногда удастся заметить еще более сложные комплексы побегов, соответствующие понятию «модуль». Всего у геммаксиллярных растений описаны 7 иерархических уровней модулей побеговой организации, начиная с метамера. Впрочем, модули высших уровней иерархии есть далеко не у всех побеговых растений. В целом наиболее четко выражены и универсальны модули-побеги, а распознавание модулей как более низкого, так и более высокого иерархического уровня возможно не во всех случаях.

## 1.5. МЕТАМОРФОЗЫ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Появление вегетативных органов в эволюции растений было отражением глубокой специализации частей организма к выполнению каждой из них немногих функций: корень закрепляет растение на субстрате, поглощает почвенные растворы и передает их в побеговую систему, стебель обеспечивает размещение листьев в пространстве, проводит к ним поглощенные корнями вещества и отводит в корни ассимиляты, листья осуществляют фотосинтез. Однако наряду с такими — главными — функциями каждый орган выполняет и дополнительные функции. Так, апексы корней и побегов, а также молодые растущие листья продуцируют физиологически активные вещества, фитогормоны, в совокупном действии обеспечивающие согласованный рост побеговой и корневой систем. Листья не только фотосинтезируют, но и защищают апекс побега в почке. Молодые стебли участвуют в фотосинтезе. Во всех органах может находиться вода и ассимиляты, временно выведенные из метаболизма в резерв, и т.д. Иными словами, органы *мультифункциональны*, но их строение максимально соответствует выполнению главных функций.

Относительное значение разных функций органа в ходе эволюции может измениться, и тогда какая-либо из прежних дополнительных функций становится главной. Со сменой главной функции связано изменение строения органа. Если изменение значительно, то говорят о *метаморфозе* органа. У растения обычно имеется множество одноименных органов, и очень часто метаморфизированными становится только часть их, а остальные сохраняют свои прежние главные функции и строение.

**Метаморфозы побега.** Диапазон метаморфозов побега очень широк: от небольшого уклонения от типичного строения до сильно измененных форм, в которых лишь с большим трудом удается распознать побег.

Побеги *листовых суккулентов* (рис. 71, *Г*) настолько мало отличаются от обычных побегов, что многие ботаники вообще не считают их метаморфизированными. Отличия их от обычных побегов в сущности заключаются в значи-

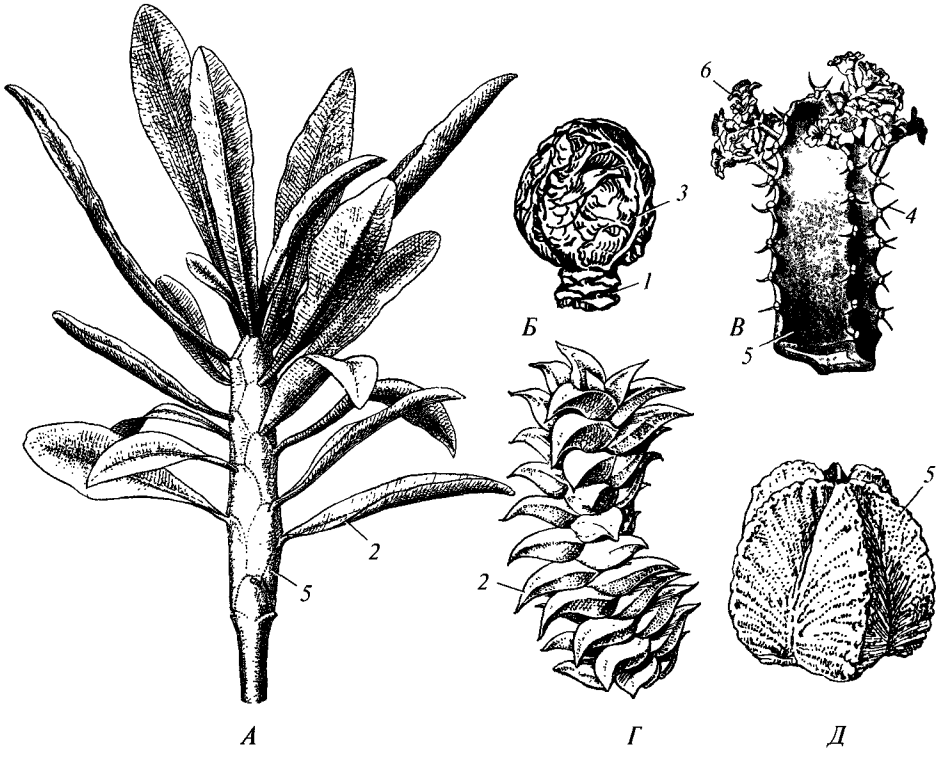



Рис. 71. Метаморфизированные запасающие надземные побеги (по К. Гёбелю, 1922; В. Троллю, 1954; Э. Страсбургеру и др., 1962; К. Хааге, 1966; кн. «Жизнь растений»: т. 6, 1982, с изменениями).

Запасающий ассимиляты кочан капусты (*Brassica oleracea*) (*Б*) и запасающие воду побеги листового суккулента хавортии извилистой (*Haworthia tortuosa*) (*Г*) и стеблевых суккулентов с нормально развитыми листьями молочая буйволова (*Euphorbia bubalina*) (*А*), с редуцированными до колючих прилистников листьями молочая латексоносного (*Euphorbia resinifera*) (*В*) и с практически полностью редуцированными листьями астрофитума многоточечного (*Astrophytum myriostigma*) (*Д*): *1* — кочерыга; *2* — лист; *3* — почка кочана; *4* — прилистники; *5* — стебель; *6* — соцветия

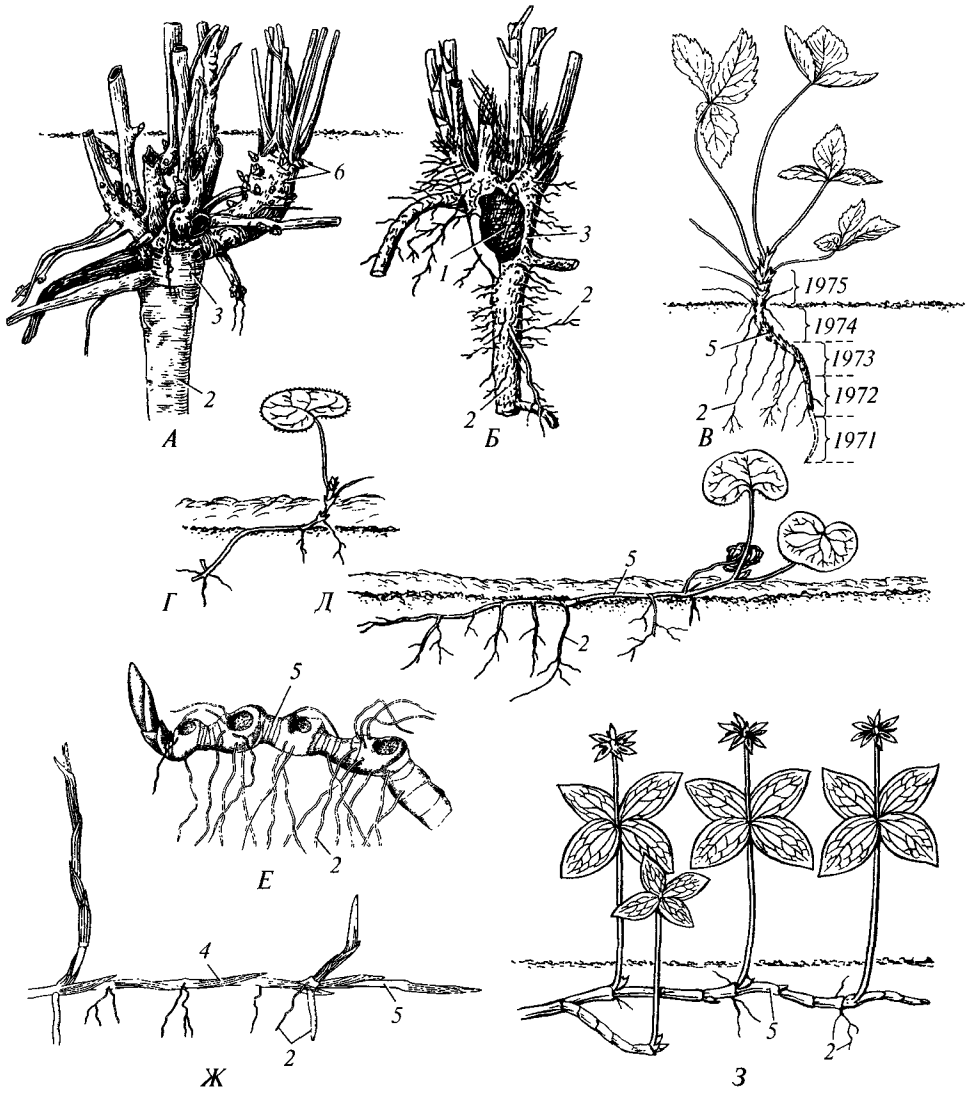



Рис. 72. Корневища (по К. Гёбелю, 1922; И. Г. Серебрякову, 1952; А. Е. Васильеву и др., 1978).

Молодой каудекс (*А*) люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus*) и отмирающий каудекс (*Б*) василька шероховатого (*Centaurea scabiosa*). Формирующиеся эпигеогенные корневища земляники лесной (*Fragaria vesca*) и копытня европейского (*Asarum europaeum*); у земляники корни втягивают первоначально ортотропный побег в почву (*В*), у копытня побег полегает и засыпается опадом (*Г*, *Д*). Укороченное корневище купены многоцветковой (*Polygonatum multiflorum*) (*Е*) и ползучее корневище осоки острой (*Carex acuta*) (*Ж*). Гипогеогенное корневище вороньего глаза четырехлистного (*Paris quadrifolia*) (*З*): *1* — дупло в каудексе; *2* — корень; *3* — каудекс; *4* — катафилл; *5* — корневище; *6* — почки

тельной толщине листьев, часто имеющих форму не пластины, а цилиндра, полуцилиндра или трехгранника. У *стеблевых суккулентов* бóльшую толщину имеет стебель, а листья могут либо сохранять вполне ординарное строение,

либо видоизмениться в той или иной степени (см. рис. 71, *А*, *В*). У многих стеблевых суккулентов листья мелкие, упрощенной формы, недолговечные; нередко листья преобразованы в колючки или редуцированы до едва заметных чешуй либо практически полностью (см. рис. 71, *Д*). Видоизмененные органы суккулентов *запасают воду*: у листовых — листья, у стеблевых — стебли.

Функцию *запасания ассимилятов* выполняют многообразные метаморфизированные побеги. Наименее глубокий метаморфоз представляет *кочан* — гигантская покоящаяся открытая почка с утолщенной стеблевой частью (кочерыгой) и десятками молодых неразвернувшихся листьев (см. рис. 71, *Б*). В кочане запасные вещества депонированы и в кочерыге, и в листьях.

*Корневище* представляет собой долговечный побег, в котором запасает ассимиляты стебель, а листья представлены катафиллами, как правило, очень недолговечными (рис. 72, *Ж*). По длине корневища развиваются многочисленные узловые придаточные корни. Главный корень почти всегда не сохраняется. По мере роста корневища его базальная часть постепенно отмирает, вследствие чего корневищные растения медленно перемещаются с одного места на другое. Обычно корневища удается легко расклассифицировать на два типа (рис. 72, *Е*, *Ж*). Корневища одного из них имеют удлиненные и довольно тонкие междоузлия. Они растут только плагиотропно, быстро занимая большие площади субстрата. Их называют соответственно *удлиненными* или *ползучими*. Корневища другого типа — *укороченные* — имеют укороченные толстые междоузлия. Они могут расти плагиотропно, ортотропно или косо в зависимости от конкретного вида растений (см. рис. 72, *В*, *Е*). Корневища одних видов возникают из подземной почки и с самого начала существуют подземно. Это *гипогеогенные* корневища (см. рис. 72, *З*). У других видов корневища формируются надземно и лишь постепенно, начиная с базального участка, погружаются в почву (см. рис. 72, *В*, *Г*). Такие корневища называют *эпигеогенными*.

*Каудекс* очень похож на укороченное ортотропное корневище. Однако при нем всегда сохраняется мощный главный корень, причем граница между корнем и собственно каудексом с возрастом становится трудноразличимой (см. рис. 72, *А*). В отличие от корневища, отмирающего от основания к верхушке, каудекс отмирает из центра к периферии: в центре его образуется полость (см. рис. 72, *Б*), а очень старый каудекс может вместе с главным корнем расщепиться продольно на отдельные *партикулы*.

Термином *клубень* обозначают метаморфозы разных органов: побега, гипокотиля, корня, характеризующиеся значительной толщиной и не несущие заметных листовых органов. *Стеблевой* клубень представляет собой *терминальную* часть закончившего продольный рост видоизмененного элементарного побега (рис. 73, *А*, *Б*). Он всегда имеет укороченные очень толстые одно (*одночленный клубень*) или несколько (*многочленный клубень*) междоузлий и слабо развитые катафиллы, едва заметные у зрелого клубня. Придаточные корни на клубне обычно не развиваются. Запасные вещества откладываются в разросшейся стеблевой части клубня. Базальная часть элементарного побега представляет собой *столон* — удлиненный тонкий побег с недоразвитыми листьями. Основное отличие столона от ползучего корневища — его недолговечность: столоны обычно отмирают к концу вегетации или в сезон покоя. Стеблевые клубни также недолговечны, но они переживают сезон покоя и отмирают только в следующем вегетационном сезоне, успев дать начало системе

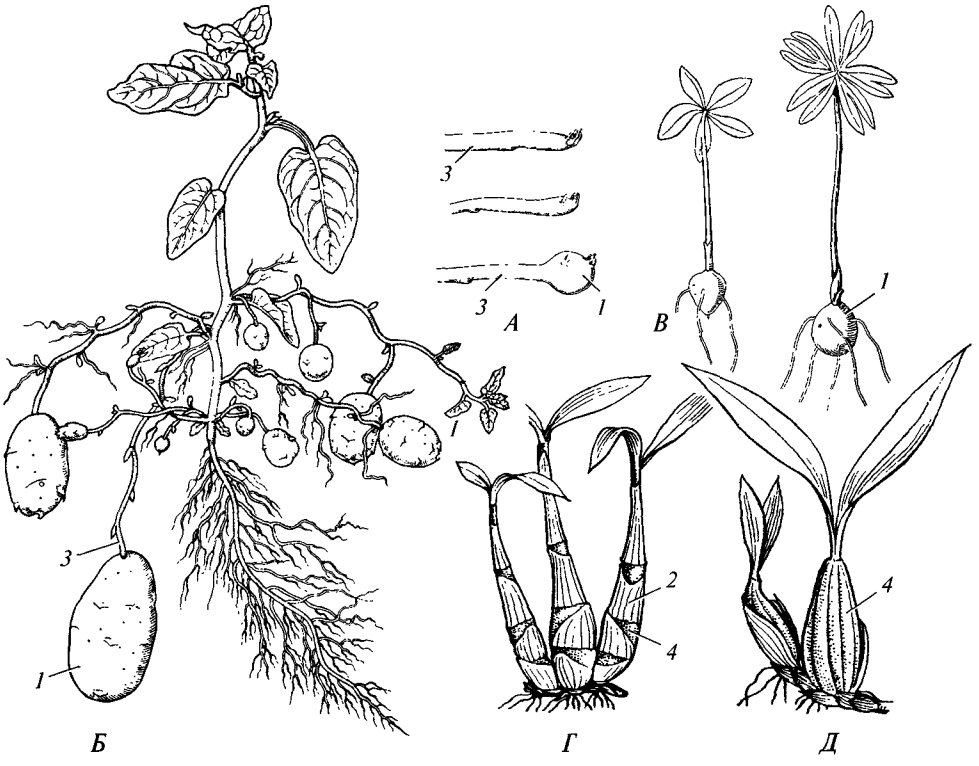



Рис. 73. Клубни (по В. Троллю, 1954; И. Г. Серебрякову, 1952; кн. «Жизнь растений»: т. 6, 1982).

Стадии развития (*А*) и сформировавшиеся (*Б*) стеблевые клубни картофеля (*Solanum tuberosum*); гипокотильный клубень эрантиса зимнего (*Eranthis hyemalis*) на разных стадиях развития (*В*); многочленный туберидий дендробиума Кинга (*Dendrobium kingianum*) (*Г*) и одночленный туберидий целогине повислой (*Coelogyne flaccida*) (*Д*): *1* — клубень; *2* — пленчатый покров туберидия из отмерших листьев; *3* — столон; *4* — туберидий

фотосинтезирующих надземных побегов. *Гипоко́тильный* клубень (см. рис. 73, *В*) представляет собой шарообразно разросшийся гипокотиль, иногда с укороченным основанием главного побега. Гипокотильный клубень существует до конца жизни растения и развивает снизу придаточные корни.

*Туберидий* очень похож на клубень, но развивается из *базальной* части надземного побега, включающей одно или несколько утолщающихся междоузлий, запасающих воду и ассимиляты (см. рис. 73, *Г*, *Д*). Листья на сформировавшемся туберидии опадают у одних видов и высыхают и сохраняются в виде пленчатого покрова — у других.

*Клубнелуковица* — это подземный укороченный метаморфизированный побег с толстым стеблем, запасающим ассимиляты, придаточными корнями, отрастающими с нижней стороны клубнелуковицы, и сохраняющимися засохшими основаниями листьев, в совокупности составляющими защитный покров (рис. 74, *В*).

*Луковица* резко отличается от других видоизмененных запасающих побегов тем, что запасные вещества в ней откладываются в чешуях листовой природы,

а стебель преобразован в донце: он очень сильно укорочен, имеет форму диска и снизу несет придаточные корни (см. рис. 74, *А, Б*). Запасающие чешуи мясистые и соответствуют либо целому катафиллу, либо только разросшемуся основанию зеленого ассимилирующего листа. Наружные чешуи луковицы последовательно отмирают и засыхают. Число внутренних сочных функционирующих чешуй варьирует от одного до ста и более в зависимости от конкретного вида растения. У *пленчатых*, или *туникатных*, луковиц чешуи стеблеобъемлющие, каждая из них по высыхании превращается в пленчатый чехол, полностью охватывающий луковицу. У *черепитчатых*, или *имбрикатных*, луковиц чешуи узкие и, подобно черепице, налегают друг на друга краями.

У ряда растений стебли заменяют листья в качестве основных органов фотосинтеза. Обычно это наблюдается у обитателей засушливых мест, в частности у стеблевых суккулентов. Замену принято объяснять тем, что стебли транспирируют слабее, чем листья. В простейшем случае стебли долго сохраняют зеленую окраску и способность фотосинтезировать, а листья рано опадают. В этом случае даже трудно говорить о метаморфозе побега. В других случаях превращение стебля в главный орган фотосинтеза сопряжено с видоизменением листьев в чешуйки или колючки, что сильно изменяет облик побега (рис. 75). Усовершенствование функции фотосинтеза стебля проявляется в его уплощении и превращении в *кладодий*. При этом у многих видов побеги в побеговой системе дифференцируются на скелетные, выполняющие в основном опорную функцию и сохраняющие цилиндрический стебель, и фотосинтезирующие с уплощенными стеблями-кладодиями. Последующее усовершенствование функции фотосинтеза приводит к еще большему уподоблению ассимилирующего побега листу, которое проявляется в ограниченном росте и полной потере метамерной структуры. Такие листоподобные *филлокладии* обычно отождествляют с безлистными стеблями. Однако это справедливо только отчасти, поскольку дистальная часть филлокладия возникает в результате плоскостного разрастания апекса, не вычленяющего даже зачатков листьев. У аспарагусов филлокладии почти целиком состоят из такого разросшегося апекса.




Рис. 74. Туникатная (*А*) луковица гиацинта восточного (*Hyacinthus orientalis*); имбрикатная (*Б*) луковица лилии кудрявой (*Lilium martagon*); клубнелуковица (*В*) шафрана весеннего (*Crocus vernus*) (по В. В. Алехину и др., 1937):

*1* — придаточные корни; *2* — листья; *3* — стебель

Узкая специализация побега к выполнению *опорной* функции, свойственная некоторым лианам, приводит к преобразованию его в *усик* — жгутовидный вствистый или неразветвленный орган, в типичном случае лишенный листьев и метамерного строения (рис. 76, *А*). Усик обладает длительным, хотя и ограниченным ростом, в ходе которого он закручивается вокруг опоры. У некоторых видов апекс усика преобразуется в дисковидную присоску. После закрепления на опоре усик скручивается в спираль, что придает ему свойства пружины, необходимые для амортизации толчков при колебаниях опоры и тела самой лианы.

*Колючки* — это побеги с ограниченным продольным ростом, очень твердым одревеснеющим стеблем и острой верхушкой (см. рис. 76, *Б*, *В*). У одних видов колючки вначале олиственные, несут пазушные почки и приобретают характерный облик только к концу вегетационного сезона, после опадения листьев. У других видов колючки более специализированы и с самого начала лишены листьев, пазушных почек и метамерного строения. Ряду видов свойственны мощные силлептически ветвящиеся колючки.

Значительно изменяется с возрастом строение многолетних побегов древесных растений. Они теряют листья и всякие следы метамерии, утолщаются и превращаются в *ствол* и *сучья*. Некоторые ботаники относят и эти явления к категории метаморфозов побега. Однако следует иметь в виду, что упомянутые изменения происходят в онтогенезе, т.е. отражают *возрастное* изменение строения побега. Тем самым они принципиально отличаются от рассмотренных выше

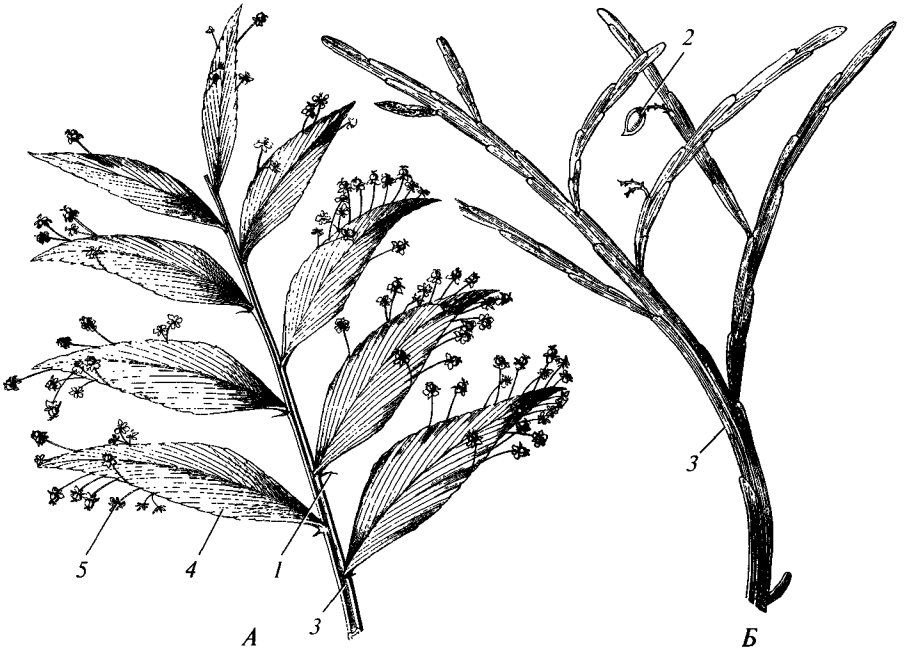



Рис. 75. Метаморфизированные фотосинтезирующие стебли (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903, с изменениями):

*А* — филлокладии филлантуса красивого (*Phyllanthus speciosus*); *Б* — кладодии кармихелии южной (*Carmichaelia australis*): *1* — лист; *2* — плод; *3* — стебель; *4* — филлокладий; *5* — цветок




Рис. 76. Усики и колючки побегового происхождения
(по А. Кернеру фон Марилауну, 1903; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А* — усик страстоцвета голубого (*Passiflora edulis*); *Б* — первоначально олиственные колючки ракитника колючего (*Cytisus spinosus*); *В* — изначально безлистные колючки веллы колючей (*Vella spinosa*): *1* — бутон; *2* — колючка; *3* — лист; *4* — прилистник; *5* — стебель; *6* — усик; *7* — цветок

метаморфозов, которые представляют собой результаты *эволюционных* преобразований побега. Это, следовательно, принципиально разные явления, и едва ли целесообразно обозначать их одним термином.

**Метаморфозы листа.** Почти все метаморфозы побега связаны с более или менее глубокими изменениями листьев. Однако нередки случаи, когда значительные преобразования листьев не приводят к заметному изменению строения побега в целом. Это даст право отдельно обсудить метаморфозы листа. Метаморфизировать может не весь лист, а только его часть.

*Мешковидные*, или *асцидиатные*, листья (рис. 77) возникают у растущей на ветвях деревьев дисхидии Рэффлеса для улавливания и сохранения воды, выпадающей во время частых тропических ливней. Накопившуюся в листе воду растение поглощает придаточным узловым корнем, врастающим в полость листа. Однако чаще всего асцидиатные листья или их части развиваются у плотоядных растений, где они служат ловчими органами[1]. У всех плотоядных растений, кроме пузырчатки, асцидиатные листья служат пассивными ловушками типа верши. Насекомые неосторожно падают внутрь такой ловушки и не могут выбрать-

[1] Многие насекомоядные растения ловят добычу малоизмененными листьями, не заслуживающими отнесения к категории метаморфозов.

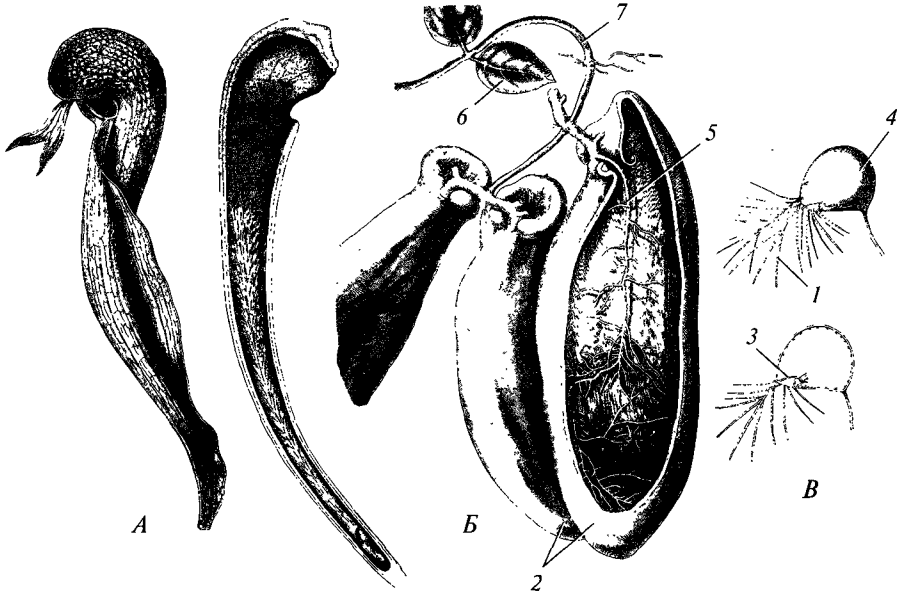



Рис. 77. Ацидиатные листья и доли листа (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903; К. Гёбелю, 1922):

*А* — внешний вид (слева — *Darlingtonia californica*) и продольный разрез (справа — *Sarracenia psittacina*) ловчего листа хищных растений; *Б* — участок побега с плоскими и ацидиатными листьями (внешний вид и продольный разрез) дисхидии Рэффлеса (*Dischidia rafflesiana*): *В* — внешний вид (сверху) и продольный разрез (снизу) ловчего пузырька пузырчатки незаметной (*Utricularia neglecta*); *1* — антенна; *2* — ацидиатный лист; *3* — клапан; *4* — ловчий пузырек; *5* — придаточный корень; *6* — плоский лист; *7* — стебель

ся из-за особым образом завернутого края листа и текстуры внутренней поверхности, которая допускает движение только от устья в глубь ловушки.

*Ловчие пузырьки* пузырчатки (см. рис. 77, *В*), представляющие собой ацидиатные конечные доли многократно раздельных листьев, устроены наиболее сложно. Они активно улавливают плавающую в воде добычу. У них имеется подвижный клапан, плотно замыкающий устье. В пустом закрытом пузырьке давление воды отрицательное. Снаружи вокруг устья растопырены 4 длинных волоска, или *антенны*, обладающие тактильной чувствительностью. При соприкосновении жертвы с антенной клапан

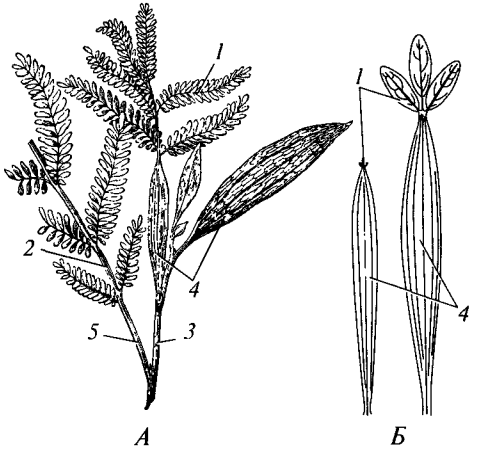



Рис. 78. Филлодии акации чернодревесной (*Acacia melanoxylon*) (*А*) и кислицы иглицевидной (*Oxalis rusciformis*) (*Б*) (по Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — пластинки листьев; *2* — рахис; *3* — стебель; *4* — филлодий; *5* — черешок

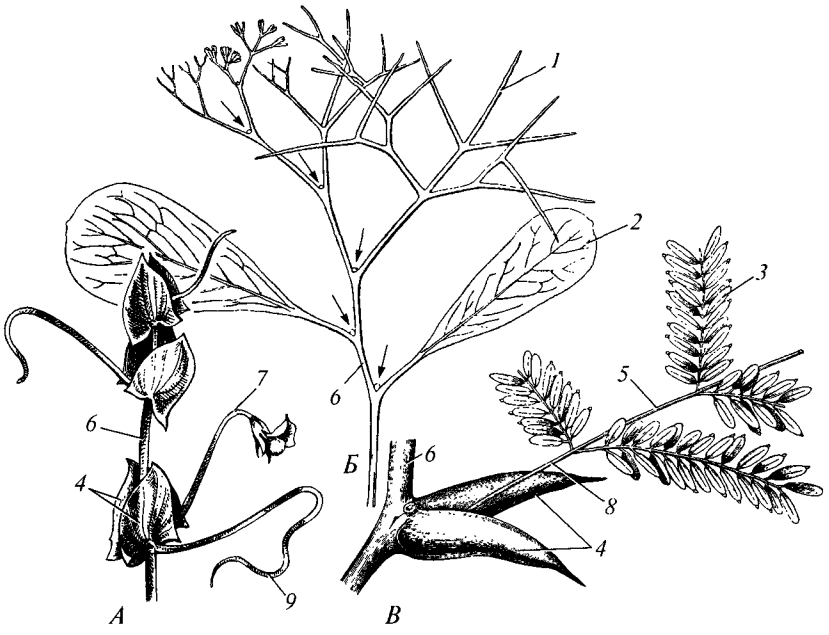



Рис. 79. Усики и колючки листового происхождения (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903; Г. фон Гуттенбергу, 1963; П. Гансельту, 1971):

*А* — усики чины безлисточковой (*Lathyrus aphaca*); *Б* — преобразованные в колючки листья гакеи трехвильчатой (*Hakea trifurcata*); *В* — преобразованные в колючки прилистники акации рогоносной (*Acacia cornigera*); *1* — колючка; *2* — неметаморфизированный лист; *3* — пластинки листа; *4* — прилистники; *5* — рахис; *6* — стебель; *7* — цветоножка; *8* — черешок; *9* — усик; стрелки указывают на пазушные почки

резко отгибается внутрь пузырька, ток воды заносит жертву в пузырек, а возникающий гидростатический удар захлопывает клапан. Весь процесс занимает около 15 мс (миллисекунд).

*Филлодии* — это уплощенные черешки (рис. 78), функционально замещающие пластинку простого листа или листочки сложного листа, которые развиты слабо или вообще отсутствуют. Филлодиям свойственно параллельное или дуговое жилкование, притом что жилкование пластинки — сетчатое. Поэтому многие ботаники подозревают, что листья однодоль-

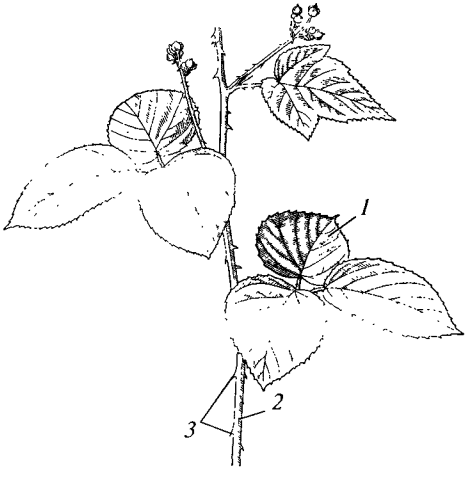



Рис. 80. Шипы ежевики кустарниковой (*Rubus fruticosus*) (по В. Троллю, 1954, с изменениями):

*1* — лист; *2* — стебель; *3* — шипы

ных, для которых столь характерно параллельное и дуговое жилкование, суть филлодии.

Очень интересны метаморфозы листа, по облику и функциям сходные с метаморфозами побега (рис. 79). Это *листовые усики* и *колючки*, которые могут соответствовать всему листу или только его отдельным структурным элементам (например, некоторым листочкам и рахису сложного перистого листа, как усики гороха, или прилистникам, как колючки белой акации).

От колючек листового и побегового происхождения следует отличать похожие на них *шипы* (рис. 80), которые представляют собой не метаморфизированные органы, а выросты поверхности стебля и листа (например, у розы). Чаще всего они располагаются без определенного порядка.

**Метаморфозы корня.** Особенность метаморфозов корней состоит в том, что очень многие из них отражают не изменения главных функций корня, а изменения условий их выполнения.

Наиболее распространенным метаморфозом корня, по-видимому, следует считать *микоризу*, т.е. комплекс корня и сросшихся с ним гиф грибов, из которых растение получает воду с растворенными в ней минеральными веществами. Гриб, в свою очередь, извлекает из корня ассимиляты. Такое сожительство, полезное обоим организмам разных видов, называют *симбиозом*,

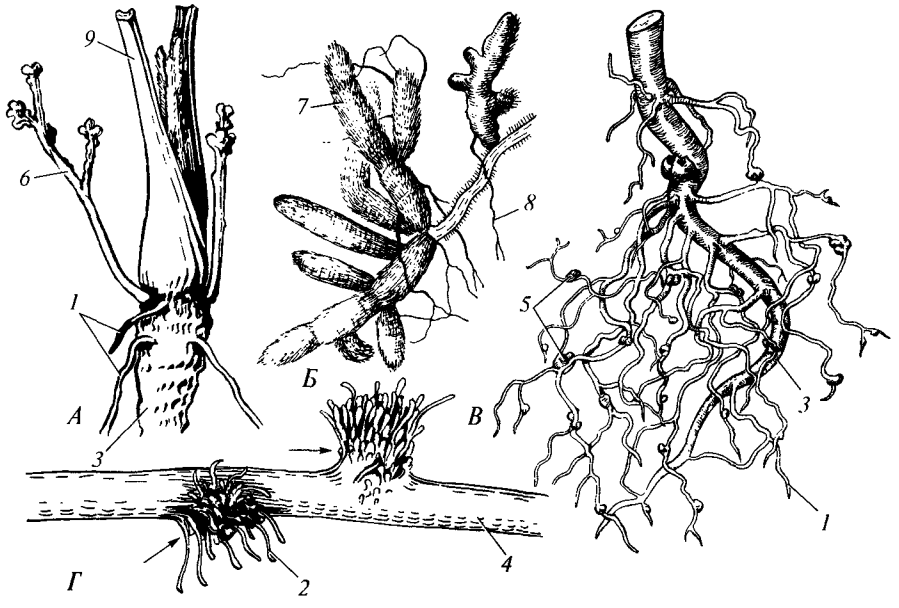



Рис. 81. Метаморфозы корней, обусловленные симбиотрофным и паразитическим питанием (по Г. фон Гуттенбергу, 1963; кн. «Жизнь растений»: т. 5 (1), 1980; У. В. Бэрду, Дж. Л. Райопелу, 1985; Ч. П. Ахерну, Дж. А. Стаффу, 1994, с изменениями):

*А* — коралловидные корни макрозамии обычной (*Macrozamia communis*); *Б* — эктомикориза дуба (*Quercus* sp.); *В* — клубеньки на корнях бобов (*Vicia faba*); *Г* — извлеченные из тела растения-хозяина гаустории кастилейи кроваво-красной (*Castilleja coccinea*); *1* — боковой корень; *2* — гаусториальные волоски; *3* — главный корень; *4* — корень; *5* — клубеньки; *6* — коралловидный корень; *7* — микоризный корень; *8* — сосущий корень; *9* — черешок листа; стрелки указывают на гаустории

хотя правильнее было бы рассматривать его как взаимный паразитизм. В микоризе одних видов растений, главным образом трав, гифы гриба проникают внутрь корня. Это *эндомикориза*, внешне практически неотличимая от сосущих корней. У других видов растений, преимущественно деревьев и кустарников, имеется *эктомикориза*, в которой гифы гриба густо оплетают корень снаружи, плотно прилегая в определенных местах к его поверхности (рис. 81, *Б*). Сам корень теряет способность к неограниченному росту, изменяется текстура его поверхности и внутреннее строение.

Бобово-ризобиальный симбиоз осуществляется через развивающиеся на корнях *клубеньки* (см. рис. 81, *В*), содержащие внутри ризобии в особой форме бактероидов, которые потребляют ассимиляты растения и синтезируют аммонийные соединения, используя азот воздуха. Аммонийные соединения усваиваются растением. Форма клубеньков у разных видов бобовых бывает веретеновидной, шаровидной, неправильной; у ряда бобовых клубеньки ветвящиеся. У наиболее знакомых европейским и североамериканским ботаникам видов бобовых клубеньки настолько не похожи на корни, что некоторые ученые считают их особого рода опухолями. Однако сравнение клубеньков у бобовых мировой флоры показывает, что все они представляют видоизменение боковых корней.

У небобовых семенных растений симбиоз с азотфиксирующими организмами осуществляется посредством метаморфизированных *коралловидных* корней (см. рис. 81, *А*). Такие корни слабо растут в длину, но обильно ветвятся, причем боковые корни остаются частично сросшимися с материнским корнем и друг с другом. У ольхи в коралловидных корнях поселяются актиномицеты. Саговниковые вступают в симбиоз с цианеями, которые фиксируют атмосферный азот. Несмотря на то что цианеи усваивают азот воздуха только в отсутствие света, коралловидные корни саговниковых обладают отрицательным геотропизмом, т.е. растут против силы тяжести до тех пор, пока не выставятся верхушками над субстратом. Возможно, это облегчает поглощение ими азота из воздуха.

Немногие высшие растения перешли к гетеротрофному паразитическому или полупаразитическому существованию на других высших растениях. Они извлекают необходимые им вещества из тела хозяина посредством *гаусторий*. Гаустория, проникающая в тело хозяина, настолько отличается от обычного корня (см. рис. 81, *Г*), что некоторые ботаники отказываются признать ее за метаморфизированный корень.

У ряда растений тропических болот развиваются *пневматофоры*, или *дыхательные корни* (рис. 82), снабжающие кислородом корневую

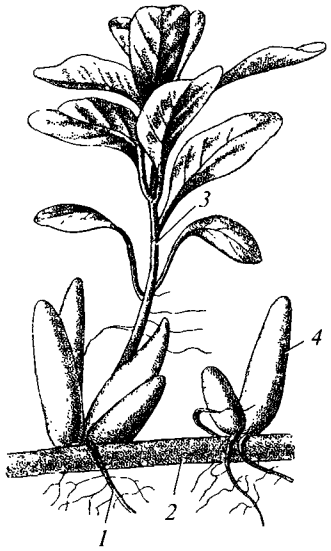



Рис. 82. Пневматофоры жюссиеи ползучей (*Jussieua repens*) (по В.Троллю, 1954):

*1* — корень; *2* — корневище; *3* — ортотропный олиственный побег; *4* — пневматофор

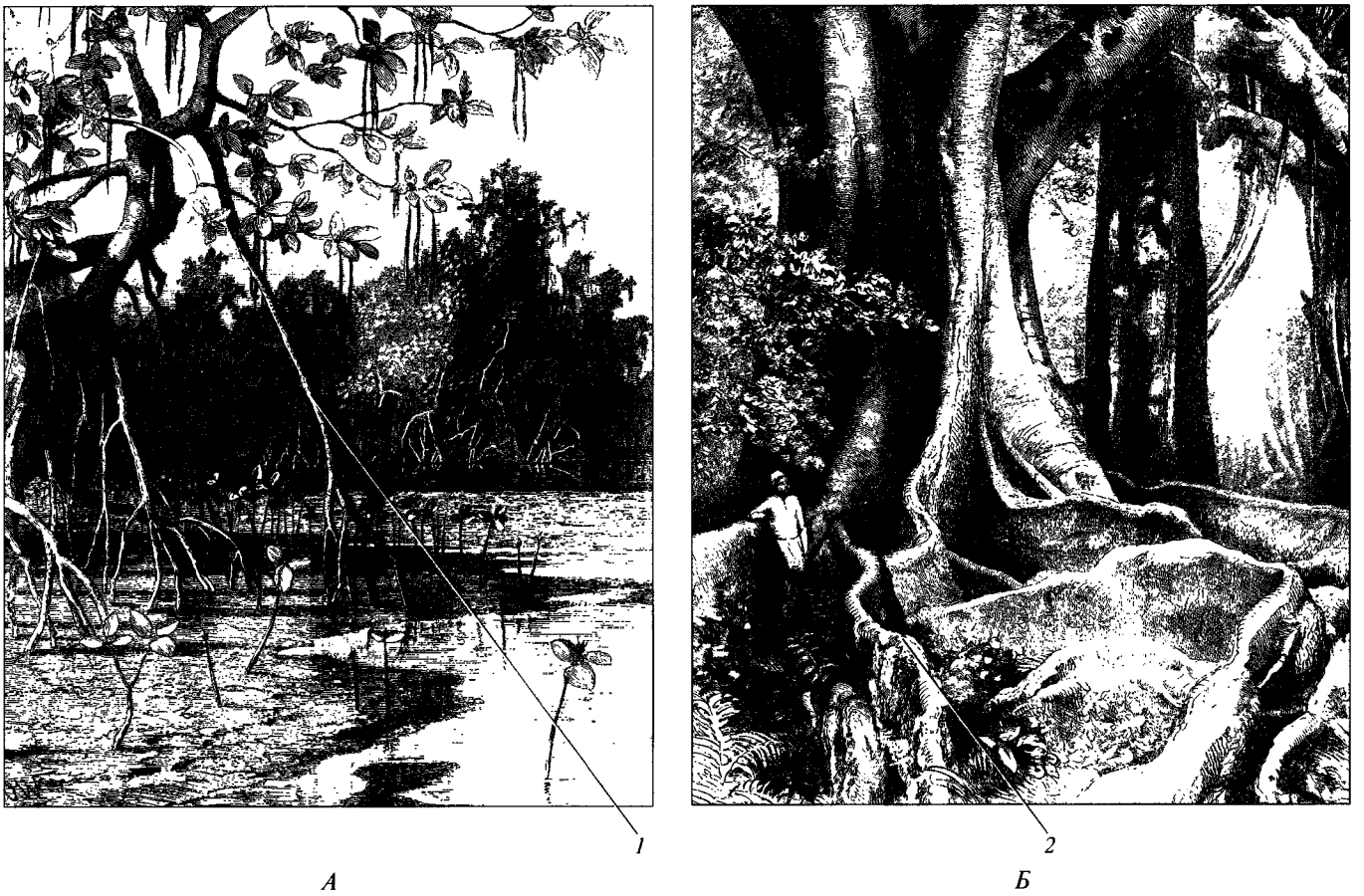



Рис. 83. Ходульные корни ризофоры (*Rhizophora* sp.) (*А*) и досковидные корни фикуса каучуконосного (*Ficus elastica*) (*Б*) (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903):

*1* — ходульные корни; *2* — досковидные корни

систему, располагающуюся в аноксической почве или иле. Пневматофоры — это утолщенные отрицательно геотропичные корни с ограниченным ростом, выставляющиеся над субстратом и пронизанные огромным числом полостей, по которым кислород воздуха диффундирует к скелетным и сосущим корням.

Выполнение корнем опорной функции может также сочетаться с его метаморфозом. *Ходульные* корни (рис. 83, *А*), обычно развивающиеся у прибрежных тропических деревьев, — это придаточные корни на надземных побегах, которые растут вниз, не ветвясь и не образуя корневых волосков, пока не достигнут субстрата, где обильно ветвятся. От обычных корней ходульные корни отличаются не столько обликом, сколько тем, что значительные их участки находятся над землей и функционируют, подобно стеблям, как опорные колонны, а не как заякоривающие канаты.

Значительно сильнее от обычных корней отличаются *досковидные* корни, отходящие горизонтально от основания ствола некоторых деревьев, главным образом тропических, и в механическом отношении соответствующие контрфорсам (рис. 83, *Б*). Такие корни вначале устроены вполне ординарно. Они приобретают досковидную форму постепенно в процессе резко асимметричного вторичного утолщения, ограниченного верхней стороной горизонтального корня. Впрочем, некоторые ботаники полагают, что досковидная форма корней никак не связана с их опорной функцией, а их резко асимметричное утолщение обусловлено недостатком кислорода с нижней стороны корня, что препятствует проявлению там ростовых процессов.

*Корни-прицепки* развиваются на узлах побегов немногих видов лиан и закрепляются на опоре (рис. 84, *А*). Эти корни быстро прекращают рост, не

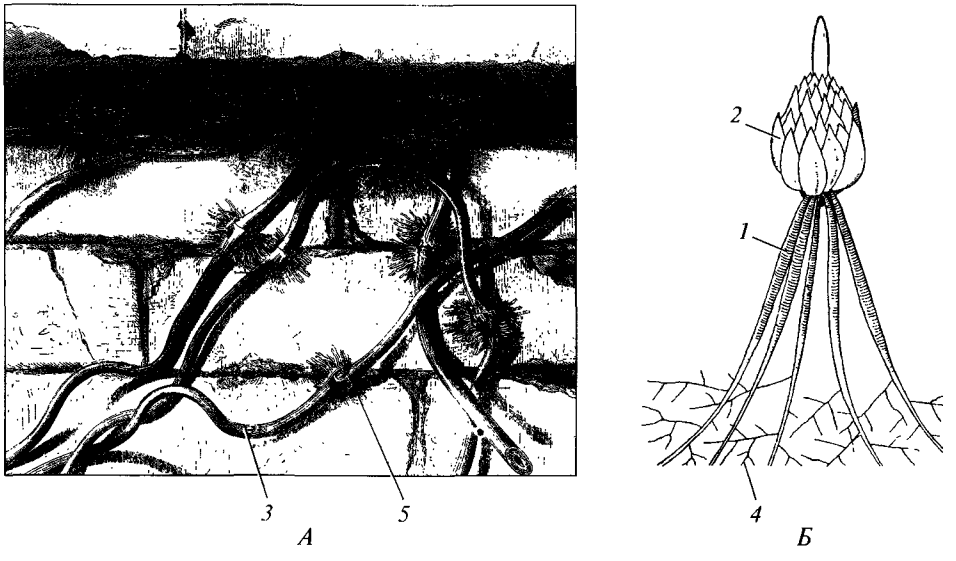



Рис. 84. Придаточные корни-прицепки на безлистных побегах текомы ползучей (*Tecoma radicans*) (*А*) и втягивающие корни лилии кудрявой (*Lilium martagon*) (*Б*) (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903; И. Г. Серебрякову, 1952):

*1* — втягивающий корень; *2* — луковица; *3* — стебель; *4* — сосущий корень; *5* — цепляющийся корень

развивают корневых волосков, но часто образуют множество боковых корней в одной плоскости, также отличающихся ограниченным ростом и отсутствием корневых волосков. В результате на узлах возникают перистые структуры, плотно прилегающие и прикрепляющиеся к субстрату.

*Контрактильные* корни, развивающиеся на корневицах и луковицах (рис. 84, *Б*), заглубляют их в грунт. Такие корни вначале интенсивно растут в длину не ветвясь, а затем сильно замедляют продольный рост и обильно разветвляются на конце. Разветвления прочно заякоривают верхушку контрактильного корня, а лишенная боковых корней базальная его часть укорачивается и втягивает корневище или луковицу в глубь почвы. Благодаря этому нарастающие корневища и луковицы остаются на одной и той же глубине.

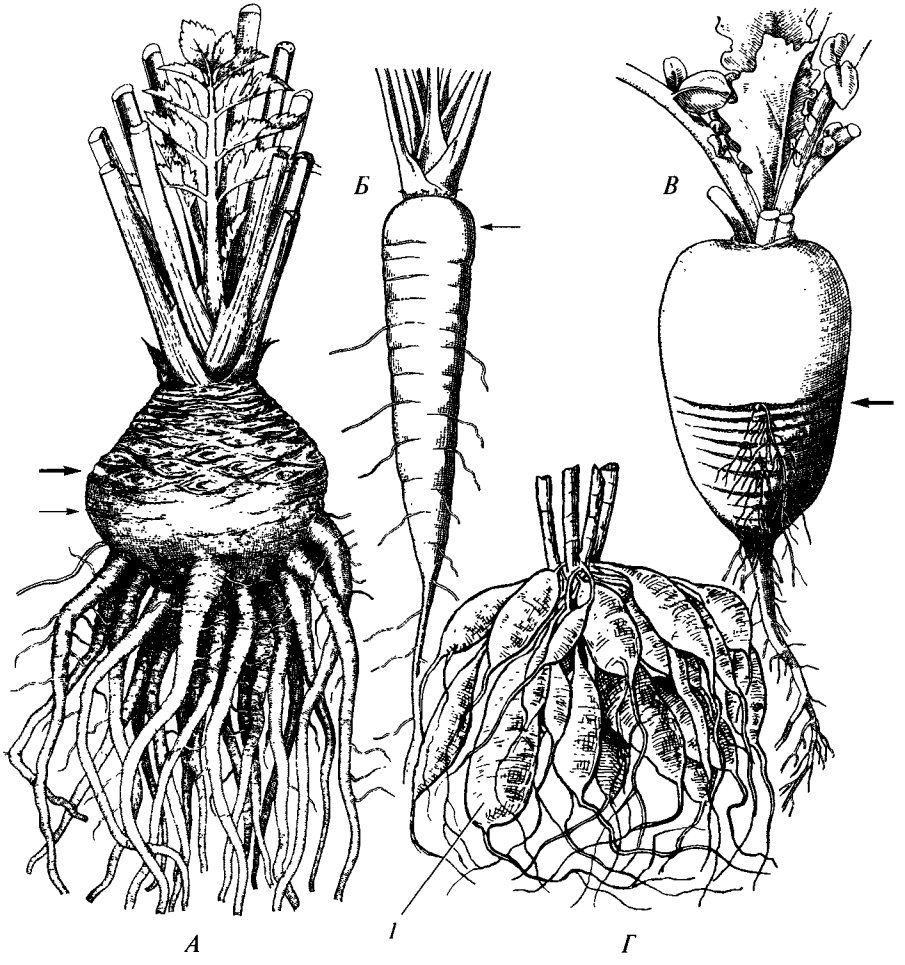



Рис. 85. Запасающие корни (по В. Троллю, 1954; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А*, *Б*, *В* — корнеплоды соответственно сельдерея душистого (*Apium graveolens*), моркови посевной (*Daucus carota*) и редьки посевной (*Raphanus sativus*); *Г* — корневые шишки георгины (*Dahlia* sp.): *1* — корневая шишка. Простая стрелка указывает на границу между гипокотилем и главным корнем, двойная стрелка — на границу между гипокотилем и побегом




Рис. 86. Ассимилирующие корни чилима (*Trapa natans*) (*А*) и прозрачной иверсодикреи (*Iversodicraea pellucida*) (*Б*) (по кн. «Жизнь растений»: т. 5 (2), 1981):

*1* — ассимилирующий корень; *2* — лист; *3* — стебель; *4* — сосущий корень; *5* — цветоносный побег

*Запасающие* корни сильно утолщены. Это могут быть боковые и/или придаточные корни, которые называют *корневыми шишками*, или *корневыми клубнями*, либо главный корень (рис. 85). В последнем случае у растения формируется *корнеплод*, в образовании которого участвуют также утолщенные гипокотиль и основание главного побега. В зрелом корнеплоде граница между органами неразличима.

Очень редко корни специализируются на выполнении функции защиты растения от фитофагов. В этих случаях они преобразуются в *корневые колючки*, как у тропических эпифитов из рода *Myrmecodia*.

У немногих водных видов есть *ассимилирующие* корни, играющие значительную роль в обеспечении растения ассимилятами. Ассимилирующие корни бывают двух типов (рис. 86). Одни из них плоские, неограниченно нарастающие и умеренно ветвящиеся, напоминают стелющиеся по дну пластинчатые талломы. Другие располагаются в толще воды на узлах побега, радиально-симметричны, имеют ограниченный апикальный рост и несут несколько ортостих обильных боковых корней. Ассимилирующие корни обоих типов корневых волосков не образуют.

**Идентификация метаморфизированных органов.** Наряду с вполне оригинальными метаморфозами вегетативных органов у высших растений существуют и чрезвычайно похожие друг на друга метаморфозы разных органов. Так, само название «корневые клубни» указывает на их сходство с клубнями — метаморфозами побегов. Листовые усики напоминают побеговые, а листовые, побеговые и корневые колючки похожи не только друг на друга, но и на шипы. Во всех таких случаях возникает задача отождествить метаморфизированную структуру с тем или иным вегетативным органом. Процедура отождествления структур называется *установлением их гомологии*, или *гомологизацией*. Разработано несколько критериев гомологии.

Наибольшее значение придают *критерию положения*, согласно которому гомологичны органы, занимающие в организме одинаковое положение. Этот критерий позволяет легко различать побеговые и листовые колючки геммаксиллярных растений (сравните рис. 76 и 79), у которых боковые побеги занимают строго определенное положение в пазухе листа. Поэтому пазушную ко-

лючку уверенно относят к метаморфозам побега, а колючку, в пазухе которой располагается почка (почки), считают метаморфизированным листом. Этот критерий, однако, не универсален. В частности, он не позволяет различить корневые колючки и шипы, поскольку и те и другие занимают неопределенное положение относительно листьев. В некоторых случаях боковые побеги располагаются не строго в пазухе кроющего листа, а на его адаксиальной стороне (рис. 87). В подобных случаях следует применить другие критерии гомологии.

*Критерий специального качества* апеллирует не к относительному положению структур, а к их специфическим особенностям, устойчиво сохраняющимся несмотря на метаморфоз. Так, корневые колючки закладываются, как и положено корням, эндогенно, тогда как шипы, будучи выростами поверхности, возникают экзогенно. Критерий специального качества позволяет гомологизировать и отделенные от растения органы, положение которых в организме точно не известно. Например, клубни-побеги удается отличить от корневых клубней по следам катафиллов и экзогенных почек в их пазухах, а также по особенностям внутреннего строения.

*Критерий переходных форм* указывает на гомологию резко различающихся органов в том случае, если между ними удается расположить ряд неодинаковых структур, в котором гомология соседних членов ряда не вызывает сомнений, хотя их организация на протяжении всего ряда меняется кардинально. К примеру, сравнивая разнообразные листья яблони, возможно расположить их в ряд (рис. 88), свидетельствующий о том, что почечная чешуя гомологична не всему листу срединной формации, а только его основанию, т.е. является катафиллом. С помощью критерия переходных форм было показано, что корневые клубеньки травянистых бобовых представляют собой глубоко метаморфизированные боковые корни, в то время как ни их расположение, ни особенности строения не позволяли гомологизировать их с какими-либо органами.

Иногда к критериям гомологии причисляют онтогенетический и тератологический. Действительно, подчас только изучение развития органа проливает свет на его гомологию. Таким образом было показано, что пазушные пучки филлокладиев некоторых аспарагусов соответствуют измененным апексам разветвленной боковой веточки, а не листьям пазушного брахибласта. Ненормально развитые структуры, или *тераты*, могут нести признаки, облегчающие понимание их гомологии. Например, у боярышников в холодное и сырое лето на некоторых формирующихся колючках развиваются крошечные зеленые листики, которые логично рассматривать как *атавизм*, свидетельствующий о побеговой природе колючки. Однако оба эти критерия не считают са-

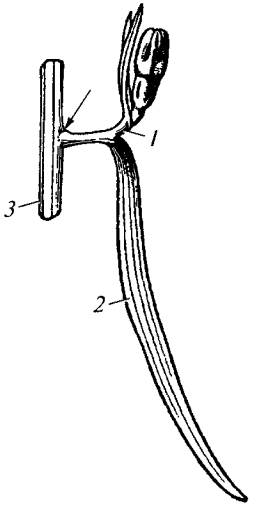



Рис. 87. Боковой побег, располагающийся на адаксиальной стороне кроющего листа ленца лугового (*Thesium pratense*) (по В.Троллю, 1954):

*1* — боковой побег; *2* — лист; *3* — стебель; стрелка указывает на пазуху кроющего листа

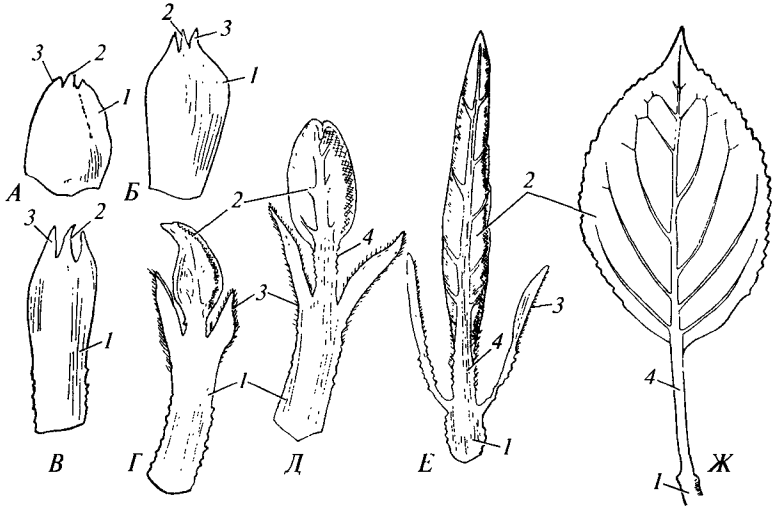



Рис. 88. Переходные формы листьев яблони (*Malus* sp.) (по В. Троллю, 1954):

*А* — почечная чешуя; *Б*—*Е* — листья «переходного» строения между крайними вариантами; *Ж* — ассимилирующий лист: *1* — основание листа; *2* — листовая пластинка (зачаток пластинки); *3* — прилистник; *4* — черешок

мостоятельными критериями гомологии, поскольку изучение нормального развития и тератогенеза структуры на самом деле лишь облегчает применение вышеприведенных трех основных критериев гомологии.

Впрочем, и нормальный морфогенез, и тератогенез могут не облегчать, а затруднять гомологизацию. В частности, развитие клубеньков на корнях эволюционно высокопродвинутых травянистых бобовых почти не отличается от развития опухолей, вызываемых патогенными агробактериями, что послужило основой для неверной гомологизации клубеньков. У некоторых сортов бегоний на адаксиальной стороне листовой пластинки развиваются выросты, сильно напоминающие мелкие уродливые листовые пластинки. Было бы, однако, грубой ошибкой на этом основании считать листья бегоний метаморфизированными побегами, т.е. филлокладиями.

Гомологизация органов не сводится к механическому приложению того или иного критерия гомологии. Нередко ботанику приходится сталкиваться с тем, что использование разных критериев приводит к противоречивым выводам. Поэтому выявление гомологии в сложных случаях требует высокой квалификации исследователя и обширных знаний о структурном разнообразии современных и вымерших растений, их родственных связях и законах структурных преобразований. Гомологии некоторых структур высших растений все еще предмет дискуссий.

# ГЛАВА 2
# ГИСТОЛОГИЯ

## 2.1. СТРОЕНИЕ «ТИПИЧНОЙ» РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

При всем разнообразии клеток высших растений все они представляют собой более или менее глубокое изменение единого типа организации, унаследованного высшими растениями от харовых водорослей. Строение клеток высших растений принято описывать на примере так называемой «типичной» растительной клетки, которая, однако, встречается только у одноклеточных организмов. У многоклеточных высших растений встречаются только сильно похожие на «типичную» растительную клетку структуры (рис. 89).

**Клеточная стенка.** Характерная особенность клеток высших растений — наличие прочной *оболочки*, или *клеточной стенки*[1], сплошь покрывающей протопласт[2]. Появление у растений клеточной стенки связывают с их фототрофным метаболизмом, в ходе которого образуются большие количества низкомолекулярных растворимых углеводов, которые растение не способно быстро утилизировать. Накапливающиеся растворимые углеводы токсичны для клетки, поэтому она выводит их избыток из метаболических циклов наружу, откладывая поверх плазмалеммы в виде нерастворимых полимерных соединений как панцирь, одевающий протопласт. Таким образом, согласно этой гипотезе, клеточная стенка представляет собой побочный результат экскреции из клетки вредных для нее избыточных олигосахаридов. Возможно, что эта чисто умозрительная гипотеза верна, но известная нам клеточная стенка современных и ископаемых растений меньше всего напоминает затвердевший экскрет клетки. Напротив, она обладает упорядоченной и довольно сложной структурой (рис. 90).

Клеточная стенка представляет собой фибриллярный каркас из *целлюлозы*, заполненный аморфным веществом. Целлюлозные фибриллы формируют особые ферментные комплексы, подвижно встроенные с внешней стороны в плазмалемму и состоящие каждый из собранных в розетку субъединиц (рис. 91). Они используют выделяемые клеткой растворимые низкомолекулярные сахара (уридин-5'-дифосфатглюкозу) для синтеза молекул целлюлозы — полисахарида с неразветвленной цепью из глюкозных остатков, соединенных β-гликозидной связью.

Каждый ферментный комплекс «плывет» по плазмалемме, оставляя за собой наращиваемую *микрофибриллу целлюлозы*. Микрофибрилла представляет собой паракристаллическое тело, поскольку параллельные соседние мо-

---

[1] В русскоязычной ботанической литературе принято различать оболочку клетки как ее органеллу и клеточную стенку, представляющую собой только определенным образом ориентированный участок оболочки. В мировой научной литературе употребляют лишь понятие «клеточная стенка», применяя его и к целой органелле, и к участку органеллы.

[2] Исключение представляют только гаметы.

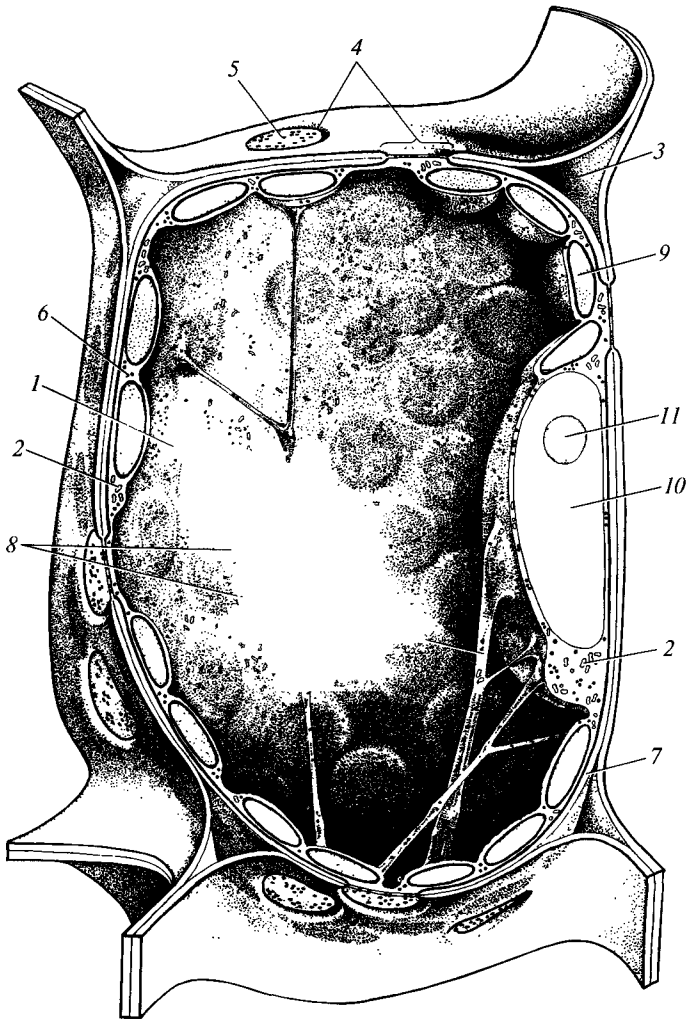



Рис. 89. Схема строения «типичной» растительной клетки (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*1* — вакуоль; *2* — митохондрия; *3* — межклетник; *4* — поры; *5* — плазмодесма; *6* — постенный слой цитоплазмы; *7* — клеточная стенка; *8* — тяжи цитоплазмы, «пронизывающие» вакуоль; *9* — хлоропласт; *10* — ядро; *11* — ядрышко

лекулы целлюлозы лежат в ней не свободно, а соединены водородными связями. Параллельные микрофибриллы объединены в макрофибриллы, которые в свою очередь агрегируются в пачки параллельно ориентированных макрофибрилл.

Молекулы целлюлозы соседних микрофибрилл находятся слишком далеко друг от друга, поэтому микрофибриллы не могут непосредственно соединиться в макрофибриллу. Их соединение осуществляют другие вещества, в совокупности называемые *гемицеллюлозой*. Это также полисахариды, представленные ксилоглюканами и глюкуроноарабиноксиланами (покрытосеменные рас-

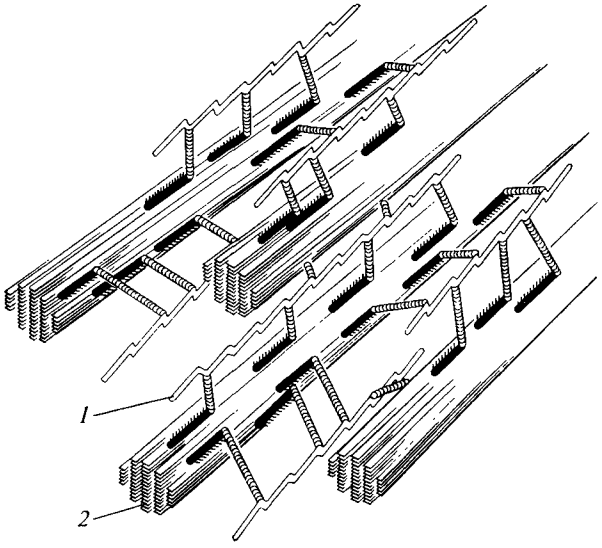



Рис. 90. Схема строения молекулярного каркаса клеточной стенки высших растений (по П. Альберсхейму, 1968):

*1* — гемицеллюлоза; *2* — микрофибрилла целлюлозы

тения) или глюко- и галактомананнами (голосеменные), сильно разветвленные молекулы которых одновременно связываются водородными связями с несколькими микрофибриллами целлюлозы, «сшивая» их в трехмерную сеть (см. рис. 90). Ячеи этой сети заполняет *пектин* — полисахарид из сильно разветвленных, но состоящих главным образом из остатков галактуроновой кислоты молекул, связанных друг с другом и с молекулами гемицеллюлозы. В результате «аморфный» матрикс, заполняющий пространство между фибриллами целлюлозы и их пачками, в действительности представляет собой ажурный трехмерный макромолекулярный каркас, в который встроены специфические белки. Этот ажурный каркас в норме заполнен водой с растворенными в ней низкомолекулярными веществами. Поэтому протопласт клетки, несмотря на покрывающую его стенку, омывается водным раствором разнообразных веществ, из которого поглощает необходимые ему соединения.

**Протопласт.** Протопласт «типичной» растительной клетки содержит полный набор органелл, свойственных эукариотной клетке (рис. 92). Его внешнюю границу составляет *плазмалемма* — типичная липопротеидная

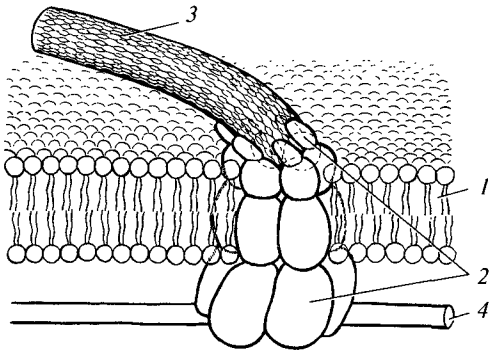



Рис. 91. Схема синтеза фибриллы целлюлозы (ориг.):

*1* — плазмалемма; *2* — ферментный комплекс; *3* — фибрилла целлюлозы; *4* — микротрубочка

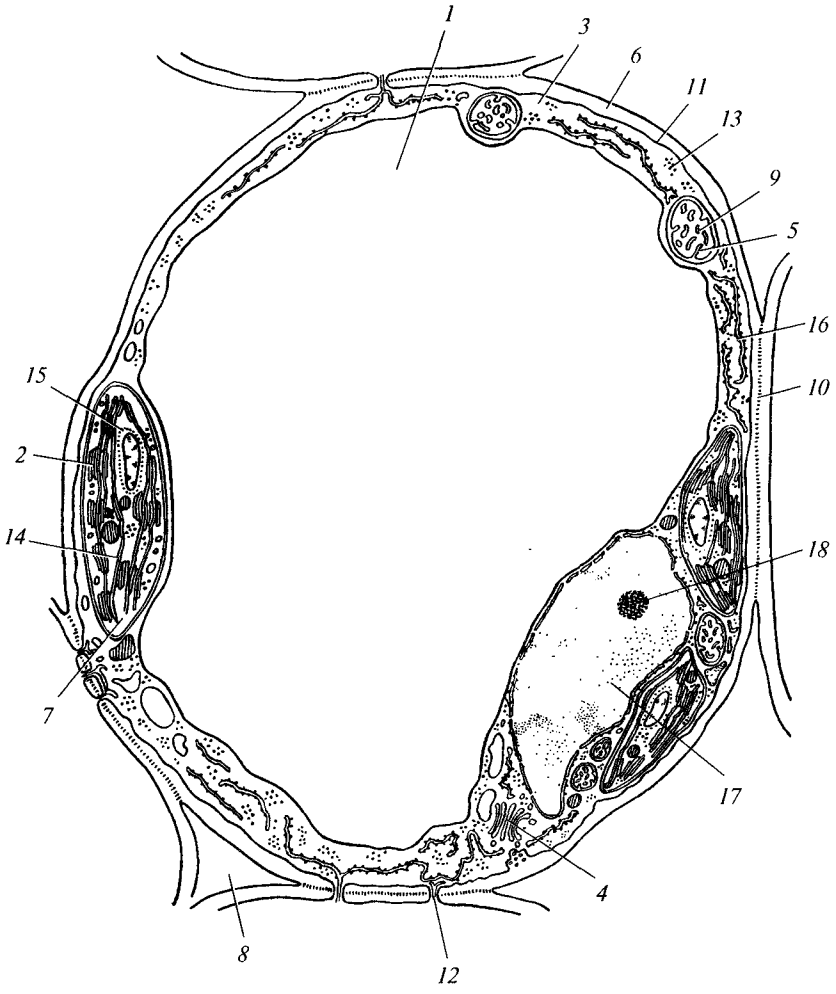



Рис. 92. Строение протопласта «типичной» растительной клетки (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

*1* — вакуоль; *2* — грана; *3* — гиалоплазма; *4* — диктиосома (аппарат Гольджи); *5* — криста митохондрии; *6* — клеточная стенка; *7* — матрикс хлоропласта; *8* — межклетник; *9* — митохондрия; *10* — межклеточная пластинка; *11* — плазмалемма; *12* — плазмодесма с десмотрубочкой; *13* — свободные рибосомы; *14* — тилакоид; *15* — хлоропласт; *16* — эндоплазматический ретикулум; *17* — ядро; *18* — ядрышко

мембрана, в живых нормально функционирующих клетках плотно прилегающая изнутри к клеточной стенке[1]. Встроенные в плазмалемму белковые комплексы осуществляют избирательное перемещение через нее веществ, во

[1] При помещении клетки в гипертонический раствор из-за потери воды протопласт сильно сжимается, а плазмалемма полностью или большими участками отслаивается от стенки. Наступает *плазмолиз* — патологическое состояние, почти всегда заканчивающееся гибелью клетки. При высыхании клетка также отмирает и сжимается, но ее плазмалемма, как правило, остается прочно соединенной со стенкой.

многих случаях — против градиента их концентрации, затрачивая энергию. Не исключено, что некоторые вещества клетка поглощает не осмотрофно, а путем пиноцитоза, во время которого крошечные участки плазмалеммы отходят от клеточной стенки и впячиваются внутрь. В образующийся таким образом промежуток из клеточной стенки просачивается раствор. Затем впяченный участок плазмалеммы отшнуровывается от остальной плазмалеммы в виде пиноцитозной вакуоли, которая перемещается в глубь клетки, унося капельки раствора.

Через плазмалемму происходит также избирательное выведение веществ из клетки, а на ее наружной стороне формируется клеточная стенка (см. с. 80). С определенными белками плазмалеммы связаны ее рецепторные функции.

Внутри протопласта развита система полостей, ограниченных мембранами, благодаря чему в клетке могут одновременно идти разные биохимические процессы. Система очень лабильна, и отдельные ее компоненты могут соединяться или преобразовываться друг в друга. Мембраны *эндоплазматического ретикулума* ограничивают трехмерную сеть сообщающихся уплощенных цистерн и цилиндрических трубок, сложная топология которой, по-видимому, быстро перестраивается соответственно изменению функционального состояния клетки. Бóльшая часть мембран эндоплазматического ретикулума несет рибосомы со стороны, противоположной просвету цистерн (*гранулярный* ретикулум), отдельные участки лишены рибосом (*гладкий* ретикулум). В эндоплазматическом ретикулуме идет синтез и транспорт некоторых веществ.

Цистерны эндоплазматического гранулярного ретикулума непосредственно переходят в *оболочку ядра*, перинуклеарное пространство которого, таким образом, представляет собой продолжение полости ретикулума. Полость ретикулума продолжается и в полости цистерн *диктиосом*, с которыми связан гладкий ретикулум. Отделяющиеся от диктиосом пузырьки Гольджи теряют связь с полостью цистерны диктиосомы и ретикулума. Как правило, они перемещаются к плазмалемме, сливаются с ней и высвобождают свое содержимое между плазмалеммой и клеточной стенкой. Таким образом клетка осуществляет экзоцитоз, т.е. выводит наружу высокомолекулярные соединения, которые невозможно перенести через мембрану в силу большого размера их молекул[1]. Непосредственно от гладкого ретикулума отделяются замкнутые пузырьки — *пероксисомы*, разлагающие образующийся при фотосинтезе пероксид водорода, и *лизосомы*, содержащие ферменты, при высвобождении которых начинается лизис клеточных компонентов. Такой лизис лежит в основе *апоптоза*, или «запрограммированного», закономерного отмирания протопласта, сопровождающего генезис многих элементов разных тканей растений. Отдельные участки ретикулума сильно расширяются и превращаются в *вакуоли*, число и размер которых непостоянны. Совокупность вакуолей называют *вакуомом*. Считают, что для «типичной» растительной клетки характерна одна крупная вакуоль, занимающая центральную часть клетки и оттесняющая цитоплазму в постенное положение. Однако клетки некоторых типов вакуолизированы слабо, а в определенных клетках структура вакуома очень

[1] Экзоцитозные вакуоли очень похожи на пиноцитозные, и не всегда их удастся уверенно различить.

лабильна и многократно обратимо перестраивается в ходе функционирования клетки.

*Хондриом* в клетках высших растений представлен множественными, как правило, мелкими простой формы митохондриями с пластинчатыми кристами. Наружная мембрана митохондрий, по-видимому, переходит в цистерны эндоплазматического ретикулума. *Пластидом* у многих зеленых водорослей состоит из единственного крупного *хлоропласта*, а у высших растений и некоторых водорослей — из нескольких мелких *хлоропластов*. В хлоропластах зеленых растений за редкими исключениями развиты граны, число тилакоидов в которых варьирует, но обычно исчисляется десятками. Настоящих пиреноидов у высших растений нет, хотя у нескольких видов имеются сходные с ними образования.

В определенных клетках высших растений находятся пластиды других типов: *хромопласты* или *лейкопласты*, которые содержат очень слабо выраженную систему тилакоидов и не имеют гран. Лейкопласты представляют собой остановившиеся в развитии хлоропласты, а хромопласты — деградирующие хлоропласты. Вероятно, их предназначение — обеспечивать липидный обмен клетки. Наружная мембрана пластид переходит в цистерны эндоплазматического ретикулума.

Таким образом, благодаря эндоплазматическому ретикулуму в «типичной» растительной клетке устанавливается постоянное или временное сообщение между всеми мембранными органеллами.

Между внутренними мембранами клетки и ее плазмалеммой находится *гиалоплазма*, представляющая собой сложную коллоидную систему. В ней располагаются свободные рибосомы, не связанные с внутренними мембранами. Гиалоплазма пронизана системой микрофиламентов, составляющих внутренний цитоскелет и обеспечивающих структурированность самой гиалоплазмы. Вероятно, они также регулируют расположение мембранных органелл сообразно функциональному состоянию клетки. Кроме того, они обеспечивают движение цитоплазмы.

У многих высших растений в гиалоплазме находится пара *центросом*; у части голосеменных и всех покрытосеменных растений, не имеющих в жизненном цикле жгутиковых стадий, центросомы отсутствуют.

Во время карио- и цитокинеза в гиалоплазме появляется мощная система *микротрубочек*, в остальные периоды существования клетки микротрубочки развиты в ней значительно слабее. Они располагаются поодиночке под плазмалеммой, определяя направление движения встроенных в нее белковых комплексов, синтезирующих целлюлозу (см. рис. 91). В глубине клетки одиночные микротрубочки иррадиируют от ядра. Вероятно, они участвуют в перемещении мембранных пузырьков. Собственно скелетная роль микротрубочек в «типичной» растительной клетке ничтожна.

Для «типичных» растительных клеток характерно движение цитоплазмы, наиболее ясно проявляющееся в сильно вакуолизированных клетках. В клетке с одной крупной центральной вакуолью происходит *вращательное* движение цитоплазмы в одном направлении вокруг вакуоли. Если в клетке вакуолей несколько, то движение цитоплазмы становится *струйчатым* — по ее тяжам между вакуолями, причем направление движения в разных тяжах различное.

## 2.2. НАДКЛЕТОЧНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ТЕЛА ЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЙ

Нормальная жизнедеятельность клетки возможна при определенном соотношении между объемами цитоплазмы и ядра (*ядерно-плазменное отношение*). Поэтому постоянный рост, свойственный растениям, всегда идет на фоне кариокинезов, что позволяет сохранять постоянное ядерно-плазменное отношение.

*Кариокинез* у высших растений проходит по типу открытого ортомитоза с фрагментацией ядерной оболочки, исчезновением ядрышка и формированием прямого веретена деления из микротрубочек, отходящих от двух центров образования микротрубочек. У растений, имеющих центросомы, центры образования микротрубочек топографически совпадают с центросомами.

Обычно, но не всегда, за кариокинезом следует *цитокинез*. Так, цитокинезов нет в растущей вегетативной части тела сифоновых водорослей, которое вследствие этого по существу представлено одной клеткой со многими ядрами (*полиэнергидная клетка*). Такую организацию называют *сифональной* или *неклеточной*. Сифональная организация не препятствует выработке морфологически сложного тела, и среди сифоновых водорослей есть не только талломные, но и побеговые формы. Однако сифональная организация резко ограничивает воз-

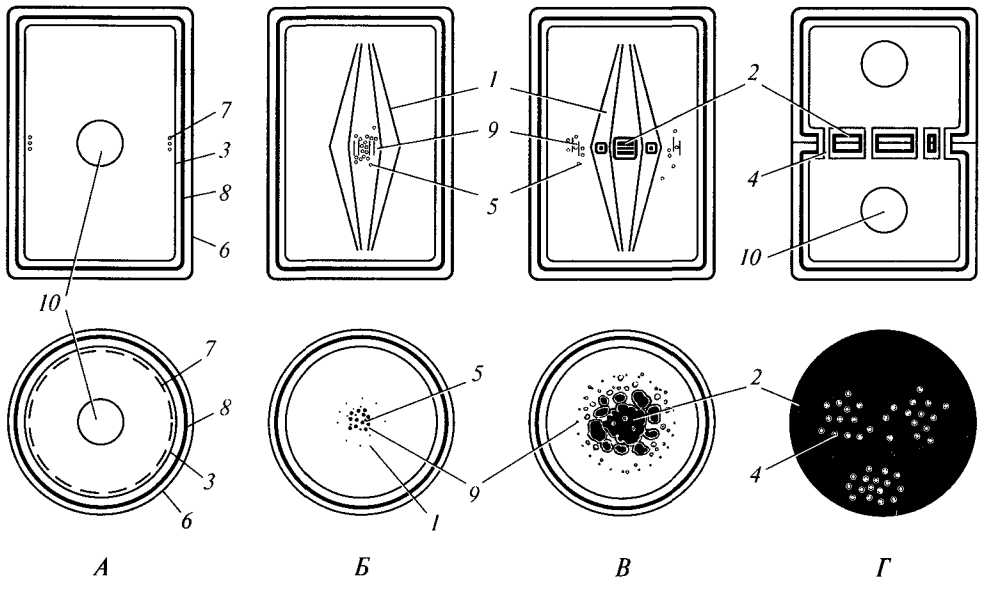



Рис. 93. Схема цитокинеза, вид делящейся клетки в двух проекциях (ориг.):

*А* — материнская клетка перед профазой цитокинеза; *Б* — образование фрагмопласта; *В* — расширение фрагмопласта и формирование перегородки между дочерними клетками; *Г* — интерфазные дочерние клетки; *1* — митотическое веретено; *2* — новая клеточная стенка; *3* — плазмалемма; *4* — плазмодесма; *5* — пузырьки, отделяемые комплексом Гольджи; *6* — пектиновая межклеточная пластинка; *7* — препрофазный тяж микротрубочек; *8* — клеточная стенка; *9* — фрагмопласт; *10* — ядро

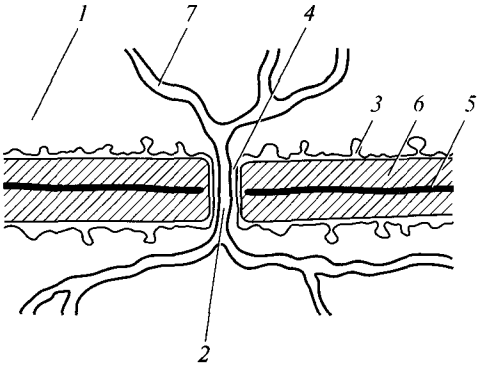



Рис. 94. Схема плазмодесмы (ориг.):

*1* — гиалоплазма; *2* — десмотрубочка; *3* — плазмалемма; *4* — плазмодесма; *5* — пектиновая межклеточная пластинка; *6* — клеточная стенка; *7* — эндоплазматический ретикулум

можности внутренней дифференциации тела. В пределах полиэнергидной клетки сифоновых водорослей можно выделить ризоидальные участки, лишенные хлоропластов, и апикальные, к которым приурочен кариокинез, но более глубокая дифференциация внутренних частей сифонального тела не наблюдается.

Глубокая функциональная специализация и структурная дифференциация внутренних частей тела оказалась возможной у растений, у которых кариокинез сопровождается цитокинезом, в результате чего формируются множественные одноядерные компартменты, сильно изолированные друг от друга. Такую организацию принято называть *многоклеточной*, хотя вследствие специфики цитокинеза она не тождественна многоклеточной организации животных.

Цитокинез (рис. 93) у высших растений осуществляется посредством образования *фрагмопласта* и начинается перед профазой митоза с появления ленты из микротрубочек. Она располагается под плазмалеммой и опоясывает клетку, намечая положение будущей перегородки между дочерними клетками. Перегородка начинает формироваться в телофазе с того, что в центральной части клетки в плоскости препрофазного пояса микротрубочек возникает фрагмопласт, состоящий из коротких микротрубочек, которые располагаются кольцом и перпендикулярны плоскости препрофазного пояса микротрубочек. Внутри кольца фрагмопласта собираются пузырьки Гольджи, заполненные пектином (см. рис. 93, *Б*). Сливаясь друг с другом, они образуют пектиновую *межклеточную пластинку*, имеющую вид диска. Сливающиеся мембраны пузырьков становятся частью плазмалемм дочерних клеток.

В ходе цитокинеза диаметр фрагмопласта увеличивается (см. рис. 93, *В*) и параллельно увеличивается диаметр диска межклеточной пластинки вследствие того, что на периферии к нему добавляется материал, приносимый пузырьками Гольджи. Со временем межклеточная пластинка достигает стенки материнской клетки в области расположения препрофазного тяжа микротрубочек, который к этому моменту бесследно исчезает. В месте контакта клеточная стенка претерпевает малопонятные изменения, в результате которых формирующаяся межклеточная пектиновая пластинка соединяется с пектиновой пластинкой, уже имеющейся снаружи от стенки материнской клетки (см. рис. 93, *Г*). По завершении формирования межклеточной пластинки фрагмопласт разрушается.

Межклеточная пластинка не полностью разделяет протопласты дочерних клеток, так как в ней остаются узкие отверстия, сквозь которые проходят *плазмодесмы*, или *десмосомы*, — узкие тяжи цитоплазмы, соединяющие соседние протопласты. По плазмодесме проходит *десмотрубочка*, посредством которой сообщаются цистерны эндоплазматического ретикулума соседних клеток (рис. 94).

Каждая из дочерних клеток откладывает стенку, содержащую 60—90 % воды и состоящую главным образом из пектина и гемицеллюлозы. Содержание целлюлозы не превышает 30 % от сухой массы стенки, причем ее фибриллы сложены в рыхлую сеть. Эту стенку называют *первичной* (рис. 95, *А*—*В*). Матрикс клеточной стенки непосредственно переходит в пектиновую межклеточную пластинку. Благодаря такому строению клеточная стенка прочно связана с межклеточной пластинкой и обладает высокой растяжимостью, что позволяет клетке расти. Растущие клетки продолжают продуцировать матрикс и фибрил-

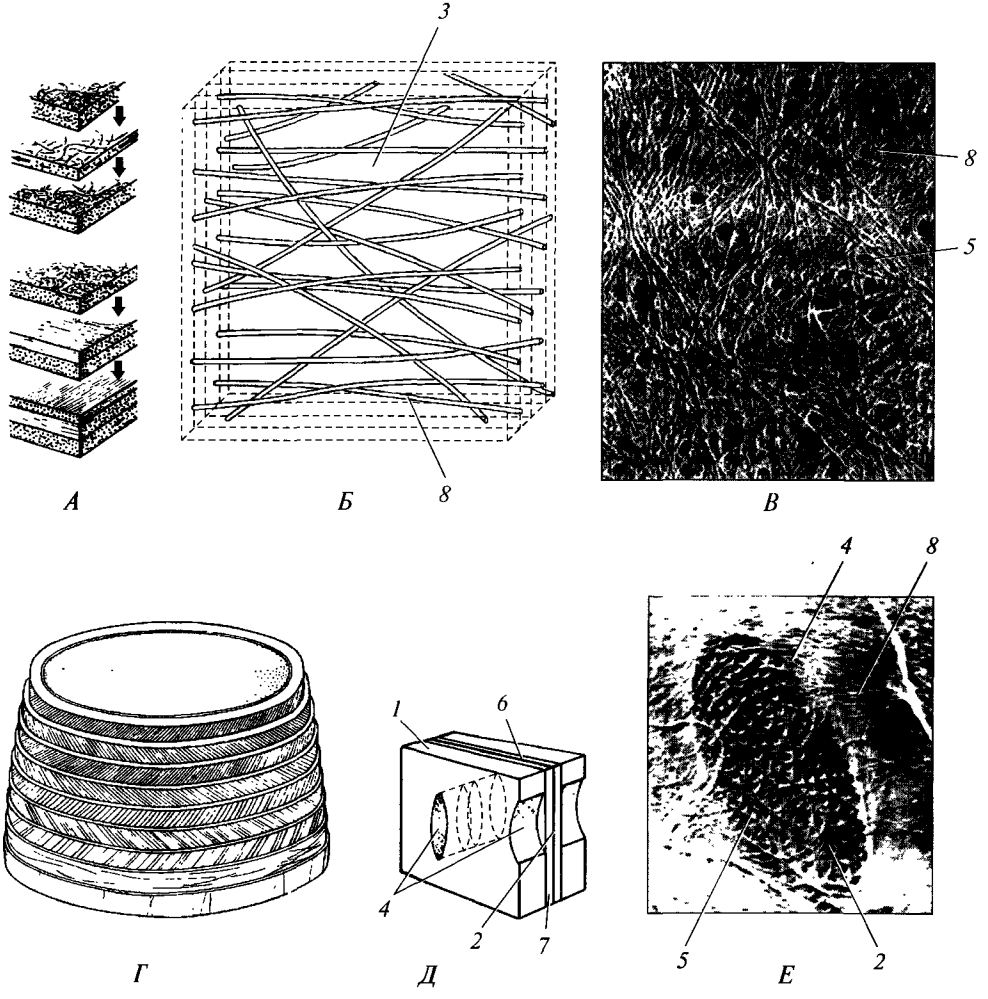



Рис. 95. Строение клеточной стенки высших растений (по А. Фрей-Висслингу, 1959; В. Брауне, А. Леману и Х. Тауберту, 1967; А. Е. Васильеву и др., 1982):

*А* — последовательное отложение слоев клеточной стенки; *Б* — схема расположения микрофибрилл целлюлозы в первичной клеточной стенке; *В* — внешний вид первичной клеточной стенки; *Г* — схема направления фибрилл целлюлозы в разных слоях клеточной стенки; *Д* — схема простой поры; *Е* — внешний вид вторичной клеточной стенки: *1* — вторичная клеточная стенка; *2* — замыкающая пленка поры; *3* — матрикс; *4* — пора; *5* — плазмодесма; *6* — пектиновая межклеточная пластинка; *7* — первичная клеточная стенка; *8* — фибриллы целлюлозы

лы целлюлозы, которые встраиваются между раздвигающимися фибриллами, сформированными ранее (*интерсусцепция* целлюлозы). Поверх отверстий в межклеточной пластинке клеточная стенка не образуется, поэтому связь между цитоплазмой и эндоплазматическим ретикулумом соседних клеток через плазмодесмы не прерывается. Плазмодесменные каналы обычно располагаются группами (см. рис. 95, *В*). Участок стенки с группой плазмодесменных каналов составляет *первичное поровое поле.*

Завершившие рост клетки некоторых типов продолжают образовывать стенку. При этом на имеющуюся первичную стенку они откладывают слои *вторичной стенки* (*аппозиция* целлюлозы), в которых содержание целлюлозы обычно составляет 40—50 %, но в отдельных случаях доходит до 95 % от массы сухого вещества стенки. Микрофибриллы целлюлозы располагаются во вторичной стенке плотными пачками параллельно друг другу (см. рис. 95, *А*, *Г*, *Е*). Большинство пачек в слое также параллельны, но их ориентация в соседних слоях не совпадает (см. рис. 95, *Г*). Благодаря этому вторичная клеточная стенка приобретает значительную твердость, но теряет эластичность. В области первичного порового поля вторичная стенка не образуется, и в этом месте возникает *пора* — отверстие во вторичной стенке, закрытое на дистальном конце первичной стенкой (см. рис. 95, *Д*, *Е*), первичное поровое поле которой теперь называют *замыкающей пленкой поры.*

Таким образом, цитокинез у высших растений, строго говоря, не приводит к разделению клеток. Между образующимися клетками развивается межклеточная пластинка, не принадлежащая ни одной из сестринских клеток, а представляющая собой единую общеорганизменную структуру. Матрикс клеточных стенок — это прямое продолжение пектинового субстрата межклеточной пластинки, и потому комплекс «клеточная стенка + межклеточная пластинка» значительно более целостен, чем комплекс «протопласт + клеточная стенка». В силу этого в теле многоклеточного растения правомерно выделить общеорганизменную систему клеточных стенок и межклеточных пластинок (рис. 96), называемую *апопластом.* В некоторых участках тела межклеточные пластинки растворяются, и между клетками образуются полости, заполняющиеся воздухом, — *межклетники.* Система межклетников составляет подсистему апопласта. По апопласту идет транспорт низкомолекулярных веществ, преимущественно неорганических, в газообразной форме (по межклетникам) и в виде водных растворов (по стенкам и межклеточным пластинкам).

Протопласты смежных клеток также непосредственно сообщаются друг с другом через *плазмодесмы* (*десмосомы*) и потому представляют собой частично изолированные компартменты единой общеорганизменной системы — *симпласт* (см. рис. 96). Более того, и ограниченные внутренними мембранами полости смежных клеток связаны между собой через *десмотрубочки*, проходящие по плазмодесмам, и составляют единую систему — *эндопласт* (см. рис. 96). По эндопласту транспортируются водорастворимые органические соединения, что исключает энергоемкий процесс перемещения их крупных молекул через клеточные мембраны.

Следовательно, широко применяемый к высшим растениям и многим водорослям термин «клетка» неточен, так как их структуры, называемые клетками, суть сильно, но не полностью изолированные компартменты тела, вклю-

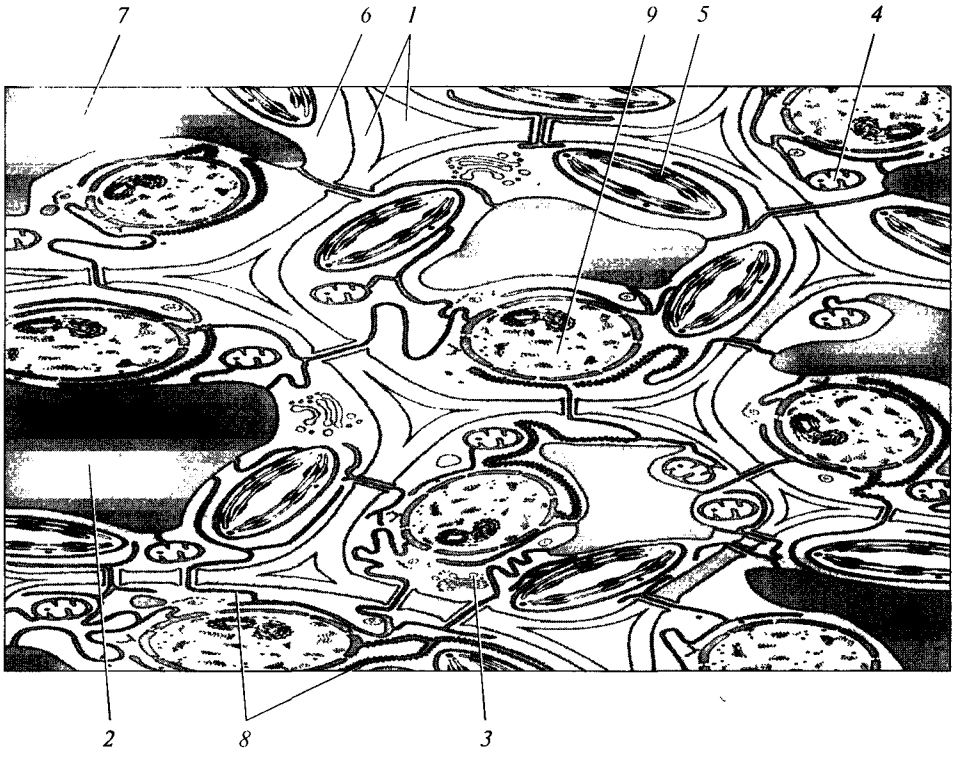



Рис. 96. Схема строения фрагмобластемы (ориг.):

*1* — апопласт; *2* — вакуоль; *3* — диктиосома; *4* — митохондрия; *5* — пластида; *6* — симпласт; *7* — эндопласт; *8* — эндоплазматический ретикулум; *9* — ядро

чающие участки общеорганизменных систем: апопласта, симпласта и эндопласта (см. рис. 96). Соответственно и тело таких растений правильнее называть не многоклеточным, а *фрагмобластемой.*

## 2.3. ТКАНИ

Сильная подразделенность фрагмобластемы была предпосылкой глубокой *внутренней* функциональной дифференциации тела растения и появления в нем устойчиво повторяющихся комплексов клеток, имеющих специфичное строение и выполняющих определенную часть вегетативных функций. Такие комплексы клеток называют *тканями. Простые ткани* сложены из однотипных клеток, а *сложные ткани* состоят из резко различающихся клеток нескольких типов, располагающихся в строго определенном сочетании друг с другом. Клетки характерного облика, выполняющие особые функции, могут располагаться без четкого порядка поодиночке в ткани из клеток, резко отличающихся от них по структуре и функциям. Такие клетки называют *идиобластами.*

## 2.3.1. Меристема

Все присущее растению гистологическое разнообразие тела возникает благодаря деятельности особой группы *образовательных тканей*, или *меристем*. Принято считать, что меристемы состоят из недифференцированных, т.е. неспециализированных, клеток. Однако на самом деле меристемные клетки узкоспециализированы к производству новых клеток в ходе карио- и цитокинезов и никаких других функций эффективно выполнять не способны.

Универсальный принцип организации меристем — наличие в их составе особой фракции *инициальных клеток*, или *инициа́лей*. Они, как правило, делятся редко, но способны к потенциально неограниченному числу делений. Остальные клетки меристемы — производные инициалей — делятся значительно чаще, но число их делений ограничено, и они рано или поздно становятся элементами постоянных тканей.

Число инициалей в меристеме зависит от вида растений и типа меристемы. В одних случаях они резко отличаются обликом от остальных меристемных

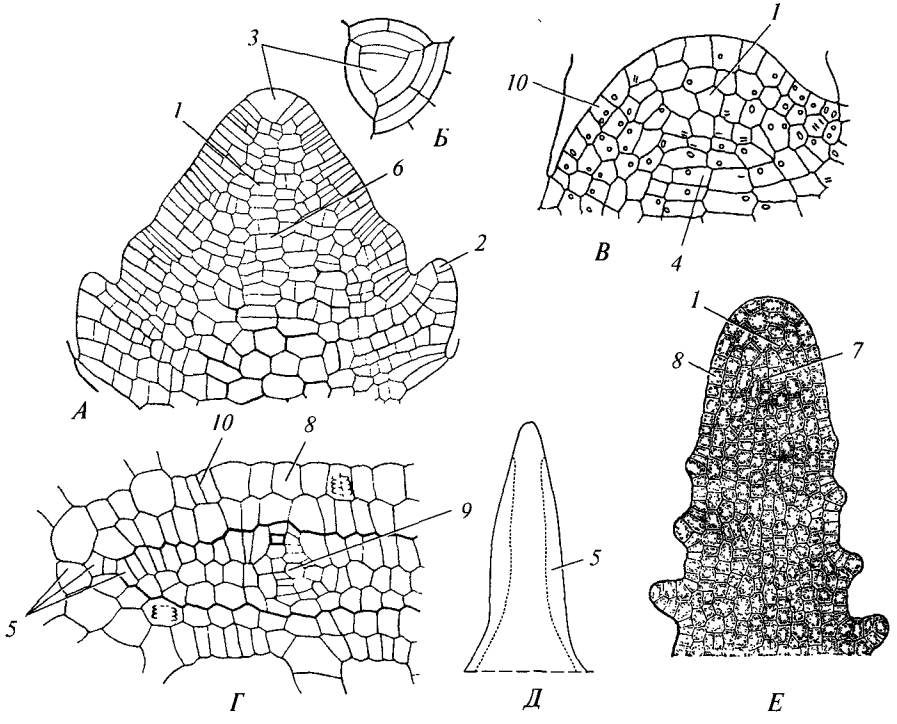



Рис. 97. Строение меристем (по Ван-Тигему, 1901; Эйвери, 1933; Лансу, 1957):

*А*, *Б* — апикальные меристемы побега хвоща большого (*Equisetum telmateja*) (*Б* — вид инициали с поверхности); *В* — хризантемы посевной (*Chrysanthemum segetum*) и *Е* — элодеи канадской (*Elodea canadensis*); *Г* — маргинальная меристема листовой пластинки; *Д* — растущий зачаток листа (*Nicotiana tabacum*); *1* — апикальная меристема побега; *2* — апикальная меристема листа; *3* — инициаль; *4* — колончатая меристема; *5* — маргинальная меристема листовой пластинки; *6* — массивная меристема; *7* — основная меристема; *8* — протодерма; *9* — прокамбий; *10* — пластинчатая меристема

клеток (рис. 97, *А*, *Б*), в других — для их распознания применяют специальные методы исследования (см. рис. 97, *Е*). Если инициальная клетка одна, то она имеет вид пирамиды, чаще всего трехгранной, обращенной вершиной в глубь тела; основание ее — сегмент параболоида вращения (см. рис. 97, *А*, *Б*).

Наличие в меристеме редко делящихся инициалей имеет жизненно важное значение. В состоянии митоза клетка очень уязвима перед внешними воздействиями и наиболее подвержена соматическому мутагенезу. Редкие деления инициалей снижают риск повреждения генетического аппарата клетки и тем самым предотвращают полную генетическую трансформацию растущего растения.

В теле растений обычно находится несколько меристем, различающихся локализацией, строением своих клеток и особенностями клеточных делений. Зародыш высших растений на ранних стадиях развития целиком состоит из меристемы. Позднее меристема сохраняется в апексах талломов, побегов и корней — *апикальная меристема*. У многих семенных растений в стеблях и корнях имеются тангенциальные прослойки *латеральных меристем — камбия* и/или *феллогена* (рис. 98). В листе также можно различить *апикальную меристему*, осуществляющую продольное нарастание листовой оси, и *маргинальную меристему*, двумя полосами протягивающуюся по бокам листовой оси и обусловливающую начало развития пластинки листа (см. рис. 97, *Г*, *Д*). Однако

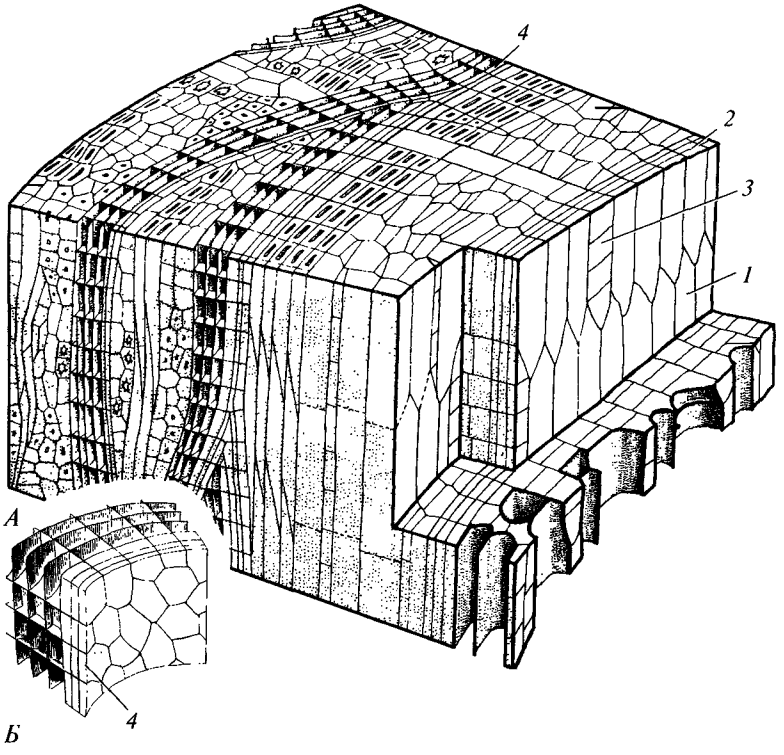



Рис. 98. Латеральные меристемы (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967; ориг.):
*А* — камбий; *Б* — феллоген; *1* — веретеновидная инициаль; *2* — камбий; *3* — лучевая инициаль; *4* — феллоген

маргинальная, а обычно и апикальная меристемы листа функционируют, как правило, недолго. Поэтому их, возможно, правильнее было бы считать *полумеристемами*, лишенными инициалей, вследствие чего их клетки способны к ограниченному числу делений.

К несомненным полумеристемам относятся производные апикальной и маргинальной меристем — *протодерма*, *прокамбий* и *основная меристема*, формирующие соответственно эпидерму, проводящие ткани и камбий, а также механические ткани, хлоренхиму и основную паренхиму.

В зависимости от ориентации делений меристемных клеток различают: *пластинчатые* меристемы, состоящие из одного слоя клеток, делящихся *антиклинально*, т.е. перегородками, перпендикулярными поверхности тела; *колончатые* меристемы, клетки которых делятся перегородками, перпендикулярными продольной оси органа; *массивные* меристемы, в которых клеточные деления идут в разных плоскостях (см. рис. 97).

Меристемную ткань зародыша, апикальную и маргинальную меристемы относят к *эумеристемам*. Большинство их клеток по форме близки к правильным многогранникам (*изодиаметрические*), располагаются плотно, без межклетников и сообщаются друг с другом многочисленными плазмодесмами. Клеточные стенки всегда первичные, тонкие, эластичные вследствие низкого содержания целлюлозы, в них никогда не откладываются лигнин, кутин и суберин. Ядро занимает около половины объема протопласта и располагается в центре клетки, его оболочка несет многочисленные поры. Цитоплазма клеток эумеристем интенсивно прокрашивается многими цито- и гистологическими красителями и содержит полный набор клеточных органелл. Размеры большинства из них лежат на пределе или за границей разрешающей способности светооптических микроскопов. Поэтому при световом микроскопировании цитоплазма клетки выглядит гомогенной и довольно темной (густой).

При электронно-микроскопическом исследовании заметны хорошо развитый эндоплазматический ретикулум (ЭПР), несколько мелких вакуолей, не всегда легко отличимых от расширенных цистерн ЭПР, диктиосомы, мелкие митохондрии типичного строения. Пластиды представлены пропластидами с едва выраженной системой тилакоидов, без гран. Гиалоплазма содержит многочисленные свободные рибосомы. Инициали, как правило, крупнее, а их цитоплазма более вакуолизирована и светлее, чем у остальных меристемных клеток.

Удельный объем ядер в клетках полумеристем ниже, а их цитоплазма вакуолизирована сильнее, чем в клетках эумеристем. Клетки протодермы таблитчатые, а прокамбия — длинные и узкие (*прозенхи́мные*), многоугольные в поперечном сечении (см. рис. 97, *Г*).

Клетки камбия обычно заметно уплощены в тангенциальном направлении. Часть из них прозенхимные (*веретеновидные инициали*), а часть короткие таблитчатые (*лучевые инициали*) (рис. 98). Клетки обоих типов имеют крупную вакуоль, занимающую основной объем протопласта, относительно мелкое ядро и делятся продольными перегородками, чаще всего параллельными широкой стороне клетки.

Клетки феллогена также сильно вакуолизированы. Они имеют таблитчатую форму, уплощены в тангенциальном направлении (см. рис. 98) и делятся тангенциальными перегородками.

В норме апикальные меристемы таллома, побега и корня возникают из меристемы, слагающей зародыш на ранней стадии развития, или — у боковых ветвей — из апикальной меристемы более старых частей соответственно таллома, побега или корня. Непосредственные производные апикальной меристемы — протодерма, основная меристема, прокамбий, а также апикальная и маргинальная меристемы листа (см. рис. 97, *Г*, *Л*). Апикальную меристему и все ее непосредственные производные считают *первичными*. К *вторичным* меристемам принято относить камбий и феллоген. Камбий возникает из прокамбия и частично из немеристемных тканей, а феллоген всегда дифференцируется в немеристемных тканях.

При поранении вблизи поврежденного участка немеристемной ткани часто развивается *раневая меристема*. Почти всегда это феллоген, но в некоторых случаях оформляется апикальная меристема побега (которую нелогично относят к первичным меристемам, хотя она не связана непосредственно ни с меристемой зародыша, ни с апикальной меристемой материнского органа).

Наряду с перечисленными выше меристемами обычно выделяют *интеркалярную меристему*. Однако делать это не следует, так как она, во-первых, лишена инициалей и, во-вторых, среди делящихся клеток содержит в разной степени дифференцированные элементы других тканей. Поэтому правильнее различать *зону интеркалярного роста*, где вместе с клетками разных тканей находятся и клетки, сохранившие многие черты меристемных клеток.

## 2.3.2. Постоянные ткани

Все образованные меристемами ткани называют *постоянными*. Ткани, произведенные первичными меристемами, обозначают как *первичные*, а те, что отложены камбием и феллогеном, — *вторичными*.

Формирование постоянной ткани сопряжено с *ростом клеток*. Чаще всего клетки растут *симпластически*, т.е. согласованно без смещения друг относительно друга. При этом срединные пластинки и плазмодесменные связи между протопластами соседних клеток сохраняются. В ходе дифференциации некоторых тканей клетки растут *интрузивно*, внедряясь в пространство между другими клетками, которое возникает вследствие локального растворения срединной пластинки и расхождения их стенок. При этом плазмодесменные связи между раздвигающимися клетками прерываются. Интрузивно врастающая в межклетник клетка может устанавливать плазмодесменные контакты со своими новыми соседями, которые, по-видимому, не отличаются строением от плазмодесм, формирующихся во время цитокинеза, но детали развития таких вторичных плазмодесм неясны.

Рост клеток связан с поглощением воды, поступающей в вакуоли, размеры которых сильно увеличиваются, а число сокращается вследствие слияния друг с другом вплоть до образования одной вакуоли, занимающей основной объем протопласта и оттесняющей цитоплазму с ядром и другими органеллами в постенное положение. Происходят и другие изменения, специфичные для разных тканей.

Постоянные ткани растений разнообразны, но расклассифицировать их непросто из-за их полифункциональности. Как правило, различают 8 групп

тканей: 1) покровные; 2) поглощающие; 3) ассимилирующие; 4) проводящие; 5) механические; 6) выделительные и секреторные; 7) вентиляционные; 8) запасающие. Кроме того, почти у всех высших растений встречаются ткани, функциональную специфику которых однозначно определить не удается. Их все обозначают собирательным термином «*основная паренхима*».

Полный набор тканей можно встретить далеко не у всех растений. Растения некоторых видов имеют всего одну постоянную ткань в вегетативной части тела — основную паренхиму.

### 2.3.2.1. Покровные ткани

Отграничение организма от внешней среды — непременное условие его существования. Специализированные покровные ткани создают барьер между внутренней средой фрагмобластемы и окружающей организм средой.

**Эпидерма.** Эпидерма — это комплексная первичная покровная ткань (рис. 99, 100, *Ж*), которая в эволюции высших растений формировалась как приспособление к защите от иссушения тела вследствие транспирации в наземных условиях. Она развивается из протодермы и, за редкими исключениями, представлена одним слоем клеток на поверхности таллома или побега.

Транспирационная потеря воды фрагмобластемой обусловлена ее свободным испарением с поверхности обводненных клеточных стенок в межклетники и в окружающее растение воздушное пространство. Поэтому основные особенности эпидермы связаны с изоляцией апопласта от внешней среды. *Основные клетки* эпидермы (см. рис. 99) располагаются плотно и тем самым изолируют систему межклетников от внешней среды. В антиклинальном сечении они обычно таблитчатые, а в парадермальной плоскости их очертания разнообразны (см. рис. 99, *Б*; 100, *Ж*; 101). Различия проявляют эпидермальные клетки не только растений разных видов, но и клетки на разных органах одного растения и даже на разных участках одного органа. Чаще всего основные клетки эпидермы однотипные, но у некоторых видов они двух или трех типов (см. рис. 100, *Ж*).

Для основных клеток эпидермы характерны равномерно тонкие внутренняя и антиклинальные стенки и утолщенная наружная стенка. У некоторых видов во внутренней и антиклинальных стенках хорошо заметны поры; изредка поры заметны и в наружной стенке. Поверх наружной клеточной стенки находится пектиновый слой, представляющий собой прямое продолжение пектиновой межклеточной пластинки между антиклинальными стенками смежных клеток эпидермы. У некоторых видов стенки основных клеток эпидермы *одревесневают* путем *импрегнации* их полифенолом *лигнином*, замещающим матрикс стенки. Вследствие гидрофобности отложение лигнина в стенке перекрывает ток по ней водных растворов. Однако в типичном случае стенки основных клеток эпидермы остаются неодревесневшими.

Основные клетки эпидермы продуцируют *кутин* — полиэфир насыщенных жирных кислот, который откладывается тонкими тангенциальными прослойками в наружной части утолщенной наружной стенки и на поверхности эпидермы, где он представляет основной компонент *кутикулы*. Кутикула, сплошным слоем покрывающая эпидерму снаружи, имеет сложную внутреннюю

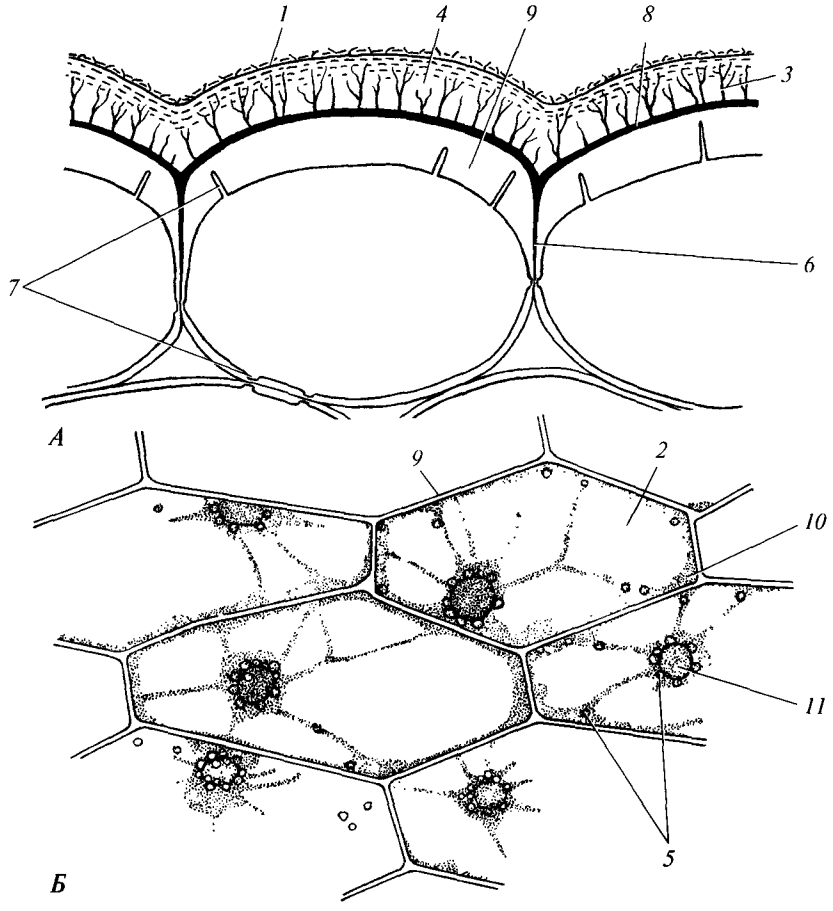


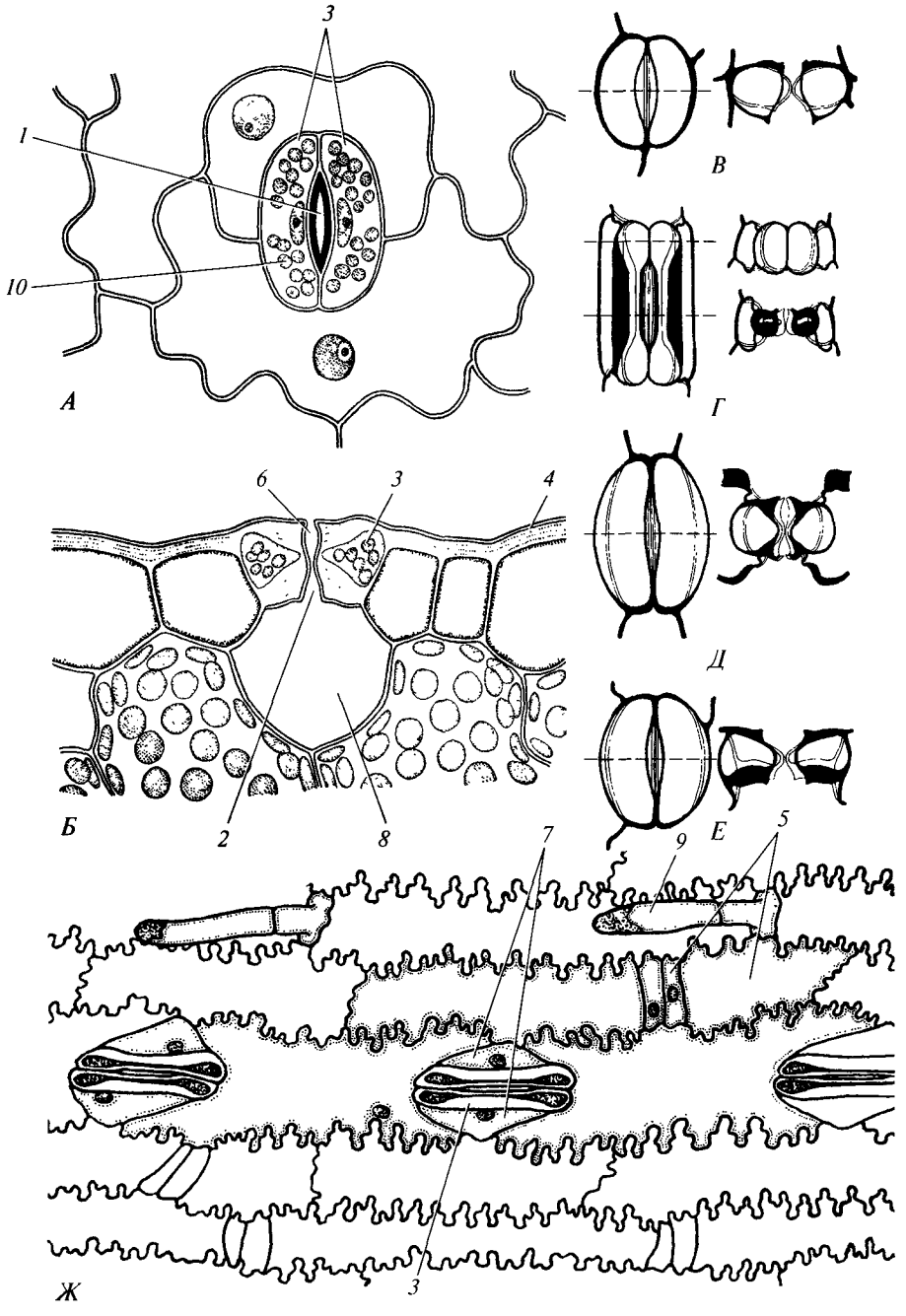

Рис. 99. Строение основных клеток эпидермы
(по Г. фон Гуттенбергу, 1963; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — в антиклинальном сечении; *Б* — с поверхности эпидермы; *1* — эпикутикулярный воск; *2* — вакуоль; *3* — «дендриты», прожилки пектина; *4* — кутикула; *5* — лейкопласты; *6* — межклеточная пектиновая пластинка; *7* — пора; *8* — пектиновый слой; *9* — клеточная стенка; *10* — цитоплазма; *11* — ядро

Рис. 100. Строение и движения устьиц (по В. В. Алехину и др., 1937; В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967).

Устьице с бобовидными замыкающими клетками с поверхности (*А*) и в антиклинальном сечении (*Б*); *В*—*Е* — типы движений замыкающих клеток (толстой линией показаны контуры сечения клеток при открытой апертуре, двойной линией — при закрытой); *Ж* — участок эпидермы кукурузы (*Zea mays*) с цилиндрическими замыкающими клетками с поверхности; *1* — апертура; *2* — задний дворик; *3* — замыкающая клетка; *4* — кутикула; *5* — основные клетки эпидермы; *6* — передний дворик; *7* — побочная клетка; *8* — подустьичная полость; *9* — трихома; *10* — хлоропласт

структуру: в толще кутина вкраплены включения *растительных восков* (смеси полиэфиров насыщенных и ненасыщенных жирных кислот) и отходящие от пектинового слоя разветвленные прожилки пектина, по которым, вероятно, транспортируются жидкие предшественники кутина и *суберина*, полимеризующиеся *in situ*. Поверхность кутикулы имеет таксоноспецифичный рельеф, на ней откладываются воска (*эпикутикулярный воск*) в виде отдельных чешуек,



палочек, гранул, хлопьев или образований иной формы. Некоторые растения продуцируют много эпикутикулярного воска в виде сизого легко стираемого налета.

Протопласты основных клеток эпидермы сильно вакуолизированы. Тонкий постенный слой цитоплазмы содержит полный набор клеточных органелл. *Пластидо́м* представлен немногочисленными хлоропластами или лейкопластами, которые, как правило, частью рассеяны по цитоплазме, а частью группируются вокруг ядра. Хлоропласты обычно содержат мало гран из немногих тилакоидов каждая, ассимиляционный крахмал в них не откладывается, что указывает на крайне слабую фотосинтетическую активность клеток. Лишь у немногих видов хлоропласты основных клеток эпидермы имеют мощно развитую систему внутренних мембран и способны интенсивно фотосинтезировать ассимиляты. Плазмодесмы располагаются преимущественно в антиклинальных стенках, во внутренней стенке их значительно меньше. Поэтому основные клетки эпидермы связаны между собой теснее, чем с внутренними тканями фрагмобластемы.

Кутикула и кутинизированные участки клеточных стенок малопроницаемы для водных растворов и практически непроницаемы для паров воды и водорастворимых газов. Благодаря этому основные клетки эпидермы надежно защищают фрагмобластему от транспирационного иссушения, но сильно затрудняют получение растением $CO_2$, необходимого для фотосинтеза ассимилятов. Необходимый газообмен фрагмобластемы с окружающим воздухом обеспечивают особые компоненты эпидермы — *устьица*. Устьице состоит из пары *замыкающих клеток*, между которыми находится межклетник — *апертура*, или *устьичная щель*, более короткая, чем замыкающие клетки (см. рис. 100). У подавляющего большинства видов замыкающие клетки бобовидной формы (см. рис. 100, *А*, *В*, *Д—Е*), но у злаков и осоковых они цилиндрические (рис. 100, *Г*, *Ж*).

Кутикула непрерывным слоем покрывает наружную стенку, обращенную к апертуре, антиклинальную стенку и часть внутренней стенки, которая обращена к крупному межклетнику, называемому *подустьичной полостью* (см. рис. 100, *Б*). Двумя гребнями, получившими название *кутикулярных клювиков*, кутикула нависает над апертурой, которая вследствие этого имеет в поперечном сечении вид песочных часов. Ее наружное расширение называют *передним двориком*, а внутреннее — *задним двориком*. Бобовидная замыкающая клетка имеет тонкие внутреннюю стенку, антиклинальную стенку, противолежащую апертуре, и толстую наружную стенку. Прилежащая к апертуре антиклинальная стенка тонкая в средней части и утолщена в участках, примыкающих к обеим периклинальным стенкам (см. рис. 100, *Б*). Стенка цилиндрической замыкающей клетки равномерно тонкая на концах клетки и более или менее равномерно утолщена в средней части клетки, что придает протопласту форму гантели (см. рис. 100, *Г*, *Ж*).

В зависимости от физиологического состояния замыкающей клетки ее протопласт может иметь одну крупную вакуоль и тонкий постенный слой цитоплазмы либо несколько мелких вакуолей и цитоплазму, равномерно заполняющую объем клетки. Цитоплазма содержит полный набор клеточных органелл. Многочисленные митохондрии и пластиды с мощно развитой системой тилакоидов и гранами обеспечивают энергоемкий процесс регуляции ширины апертуры.

Ширина апертуры меняется в зависимости от оводненности фрагмобластемы, температуры и интенсивности света. Открывание и закрывание апертуры обусловлено изменением формы замыкающих клеток, в свою очередь определяется изменением в них тургорного давления. Открывание апертуры начинается с активного, с затратой энергии, транспорта через плазмалемму воды внутрь замыкающих клеток и формированием в каждой из них по крупной вакуоле. Увеличивающееся тургорное давление вызывает неодинаковое растяжение тонких и толстых участков клеточной стенки, вследствие чего замыкающие клетки расходятся в области апертуры. Детали расхождения замыкающих клеток разнообразны (см. рис. 100, *В—Е*). Бобовидные клетки увеличивают свою кривизну, оставаясь в плоскости эпидермы, выгибаются наружу или прогибаются внутрь; цилиндрические клетки остаются прямыми, но их тонкостенные концевые участки раздуваются.

Раскрывание устьиц увеличивает как диффузионное поступление $CO_2$ в систему межклетников из окружающего растение воздуха, так и транспирационные потери воды фрагмобластемой. Интенсивность транспирации через полностью открытые устьица сравнима со скоростью ее испарения с участка фрагмобластемы, лишенного эпидермы. Поэтому степень раскрытия устьиц растения быстро и неоднократно меняется в течение суток, чем поддерживается приемлемый баланс между интенсивностью поглощения $CO_2$ и интенсивностью транспирации. При этом разные устьица действуют независимо друг от друга.

Закрывание устьица обусловлено активным экспортом воды из замыкающих клеток в окружающие его эпидермальные клетки, реорганизацией вакуома замыкающих клеток в несколько мелких вакуолей и падением тургорного давления. Упругость клеточных стенок и давление соседних клеток обеспечивают сближение средних участков замыкающих клеток вплоть до полного их смыкания на всем протяжении апертуры, что практически останавливает газообмен с внешней средой через эпидерму.

Таким образом, изменение ширины апертуры сопряжено с активными перемещениями воды в симпорте с катионами калия и антипорте с протонами, для чего требуется согласованная деятельность замыкающих клеток и граничащих с ними клеток эпидермы. У одних видов окружающие устьице эпидермальные клетки резко отличаются размером и очертанием от основных клеток (см. рис. 100, *Ж*) и называются *околоустьичными*, или *побочными*, клетками, у других видов устьица располагаются среди однотипных основных клеток. Однако в обоих случаях устьице с окружающими его клетками представляет функционально единый *устьичный аппарат*.

В зависимости от числа, формы и положения окружающих устьице клеток относительно апертуры различают свыше 40 типов устьичных аппаратов, из которых наиболее обычны 4 (см. рис. 101). Устьице аномоцитного устьичного аппарата окружено тремя или более основными клетками эпидермы. Вокруг устьица анизоцитного аппарата располагаются три клетки убывающего размера, более мелкие, чем основные клетки эпидермы. Парацитный устьичный аппарат имеет две околоустьичные клетки, параллельные замыкающим клеткам. Устьице диацитного аппарата окружено двумя околоустьичными или основными клетками, стенки между которыми перпендикулярны апертуре.

Функционирование устьичных аппаратов основано на появлении разности давления в замыкающих и соседних с ними клетках, что невозможно в сообщающихся сосудах. Поэтому в ходе развития устьичного аппарата плазмодесмы между замыкающими клетками и окружающими их клетками исчезают, и протопласты сформировавшихся и функционирующих замыкающих клеток изолированы от симпласта растительного организма. Протопласты обеих замыкающих клеток сообщаются друг с другом: у бобовидных клеток большинства высших растений — через типичные плазмодесмы, а у цилиндрических клеток злаков и осоковых — через два широких (до 3 мкм в диаметре) цито-

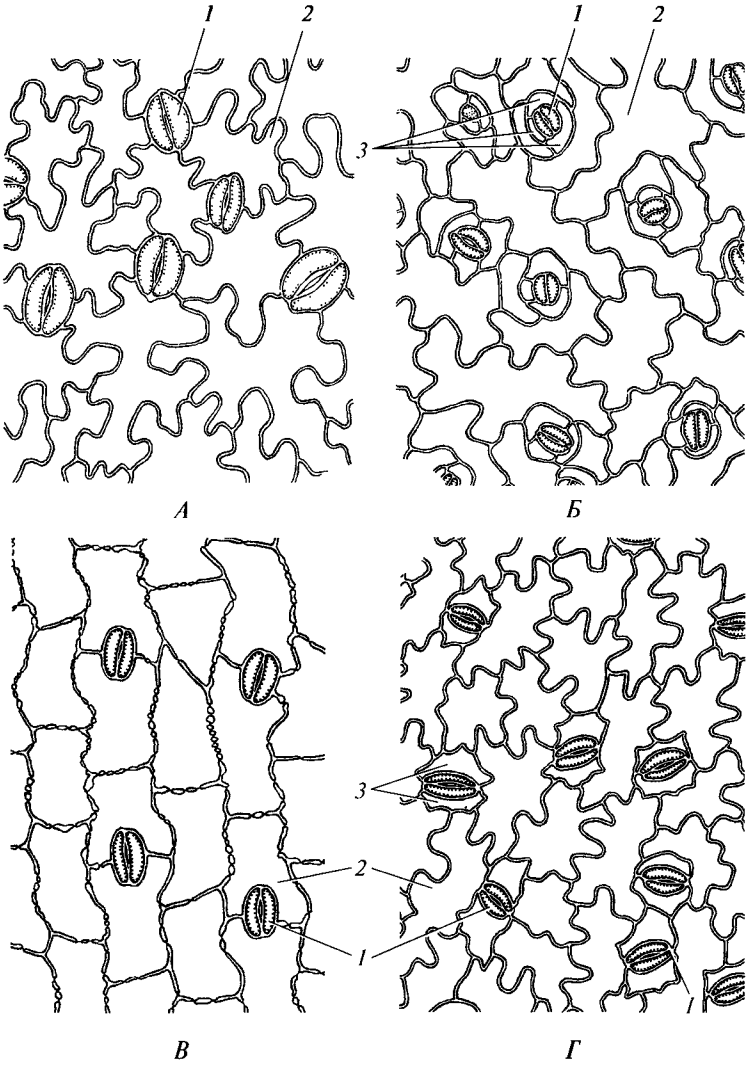



Рис. 101. Основные типы устьичных аппаратов (по Л. И. Лотовой, А. К. Тимонину, 1989):

*А* — аномоцитный; *Б* — анизоцитный; *В* — диацитный; *Г* — парацитный; *1* — замыкающие клетки; *2* — основные клетки эпидермы; *3* — побочные клетки

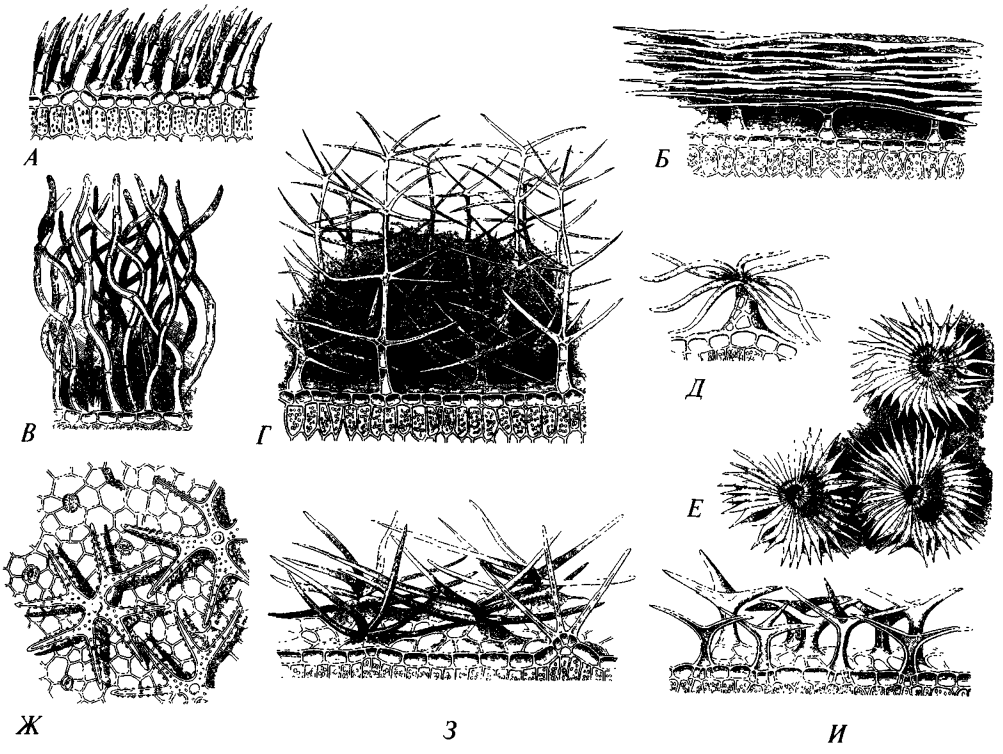



Рис. 102. Кроющие трихомы (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903):
*А* — щетинистые; *Б* — Т-образные (мальпигиевы); *В* — извилистые; *Г* — канделябровидные; *Д* — лучистые; *Е* — щитовидные; *Ж* — звездчатые; *З* — пучковидные; *И* — двураздельные

плазматических «мостика» в концевых участках клеток[1]. Это обеспечивает непрерывность эндопласта обеих замыкающих клеток и выравнивание в них тургорного давления.

*Трихомы* представляют собой одно- или многоклеточные выросты эпидермы. Они чрезвычайно разнообразны по строению, но наборы их типов устойчивы и специфичны для таксонов разных рангов. Все многообразие трихом возможно подразделить на два функциональных типа. *Кроющие* трихомы (рис. 102) на ранних стадиях развития живые и имеют тонкие стенки и кутикулу, вследствие чего они активно транспирируют. Предполагают, что это создает влажную атмосферу вокруг растущих участков фрагмобластемы, что благотворно влияет на функционирование меристемных клеток, способствуя притоку в растущие участки воды с растворенными в ней веществами, необходимыми для роста. Если это предположение верно, то кроющие трихомы следует рассматривать как провизорные рекреторные образования. С возрастом они развивают толстые кутикулу и стенки, которые у трихом ряда видов одревеснеют. Протопласты трихом чаще всего отмирают, и их полости заполняются воздухом. Поэтому дифференцированные трихомы практически не

[1] Возможно, что устьица злаков и осоковых правильнее было бы считать одноклеточными двуядерными структурами.

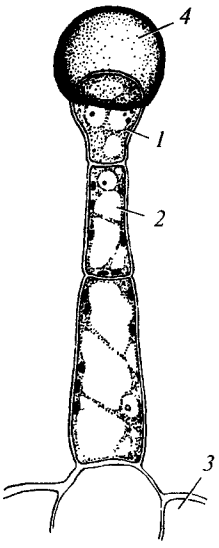



Рис. 103. Железистая трихома примулы (*Primula obconica*) (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*1* — железистая клетка («железистая головка»); *2* — ножка трихомы; *3* — основная клетка эпидермы; *4* — секрет под кутикулой, отслоившейся от стенки

транспирируют. Более того, густое *опушение* из кроющих трихом (рис. 102, *А*—*Г*) значительно снижает транспирацию, так как предотвращает конвекционные движения воздуха у поверхности растения. Функция редких рассеянных трихом не известна.

*Железистые волоски* продуцируют разнообразные секреты (рис. 103) и составляют *компонент секреторной системы* растения.

Загадочную особенность трихом обоих типов составляет то, что их базальные клетки соединены с субэпидермальными клетками значительно бо́льшим числом плазмодесм, чем с соседними эпидермальными клетками. Таким образом, трихомы, будучи структурно и генетически частями эпидермы, физиологически теснее связаны с субэпидермальными тканями.

**Экзодерма.** Экзодерма — первичная покровная ткань корня, которая дифференцируется из основной меристемы *под* тканью, осуществляющей поглощение растворов (рис. 104). Первоначально она играет роль внутренней пограничной ткани, регулирующей прохождение веществ внутрь корня. На этой стадии она состоит из одного или нескольких слоев плотно сомкнутых живых клеток, в тонкие стенки которых откладываются ламеллы *суберина* — гидрофобного полимера жирных насыщенных кислот, среди которых значительна доля феллоновой кислоты. *Суберинизация* обычно сопровождается *лигнификацией*, т.е. отложением в стенку гидрофобного полифенола *лигнина*, замещающего матрикс клеточной стенки. Суберинизация и лигнификация захватывают узкую полосу на антиклинальных стенках или — чаще — целиком антиклинальные стенки. В обоих случаях прекращается слабо контролируемое растением перемещение растворов по апопласту между поверхностной тканью и внутренней зоной фрагмобластемы. Транспорт через экзодерму идет через симпласт и эндопласт, под жестким контролем протопластов ее клеток.

Суберинизация стенок отдельных клеток запаздывает. Такие клетки (см. рис. 104, *А*) называют *пропускными*.

После отмирания и разрушения поверхностной поглощающей ткани экзодерма оказывается снаружи корня и становится его покровной тканью. К этому времени стенки ее клеток целиком суберинизируются и лигнифицируются, причем у многих растений они значительно утолщаются, а протопласты клеток экзодермы отмирают. Вследствие этого обмен веществ через экзодерму прекращается.

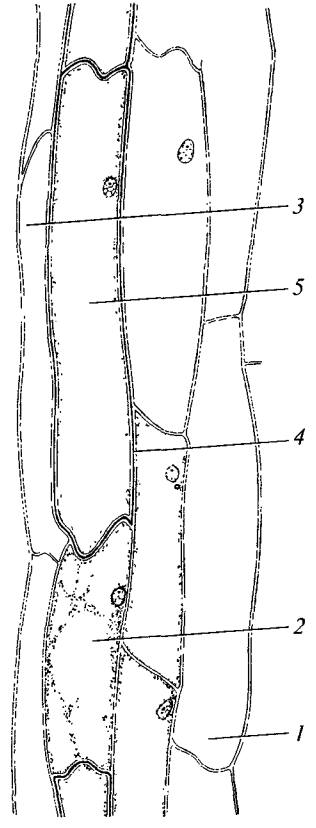
Таким образом, экзодерма приобретает функцию покровной ткани вторично, но ее следует относить к первичным покровным тканям, так как она возникает непосредственно из основной меристемы.

**Феллема и перидерма.** Фелле́ма — вторичная покровная ткань, формирующаяся на стеблях и корнях многих растений; у немногих видов она развивается также на черешках многолетних листьев и на плодах. Феллема образуется и вокруг ран.

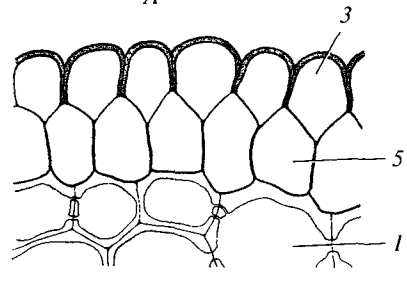
Продуцирует феллему особая вторичная меристема *феллоген*, состоящая из одного слоя таблитчатых сильно вакуолизированных клеток (см. рис. 98, *Б*; 105, *Б—Г*). Феллоген закладывается в эпидерме или в более глубоких тканях органа (в зависимости от конкретного вида растений) в ходе последовательных периклинальных делений клеток. В результате образуются радиальные ряды из трех клеток (триад) (см. рис. 105, *А*), из которых средняя дифференцируется в меристематически активную клетку феллогена.

Внутренние клетки триад составляют слой, обычно хорошо отличающийся от окружающих тканей визуально. Его принято считать особой тканью — *феллодермой* (см. рис. 105, *Б*). Клетки феллодермы живые, сохраняют тонкие целлюлозные первичные стенки, имеют крупную вакуоль и полный набор клеточных органелл; пластиды в них представлены лейкопластами. У большинства видов феллодерма, несмотря на четкие структурные отличия от окружающих тканей, не несет никакой специфической функции, являясь всего лишь побочным продуктом дифференциации феллогена. Однако у некоторых видов феллоген откладывает внутрь дополнительные слои феллодермы. В этом случае формируется многослойная ткань, в клетках которой пластилом представлен амилопластами. Такая феллодерма, очевидно, запасает ассимиляты.

Наружные клетки триад дифференцируются в наружный слой феллемы, ее остальные слои откладывает феллоген. Клетки феллемы располагаются плотно, без межклетников (см. рис. 105, *Б*). Они откладывают изнутри на первичную стенку суберин или чередующиеся слои суберина и воска, затем




*А*




*Б*

Рис. 104. Экзодерма (по Г. фон Гуттенбергу, 1963; В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*А* — на радиальном срезе корня ваточника сирийского (*Asclepias syriaca*); *Б* — на поперечном срезе корня калужницы болотной (*Caltha palustris*); *1* — кортикальная паренхима; *2* — пропускная клетка; *3* — ризодерма; *4* — суберинизированная клеточная стенка; *5* — экзодерма

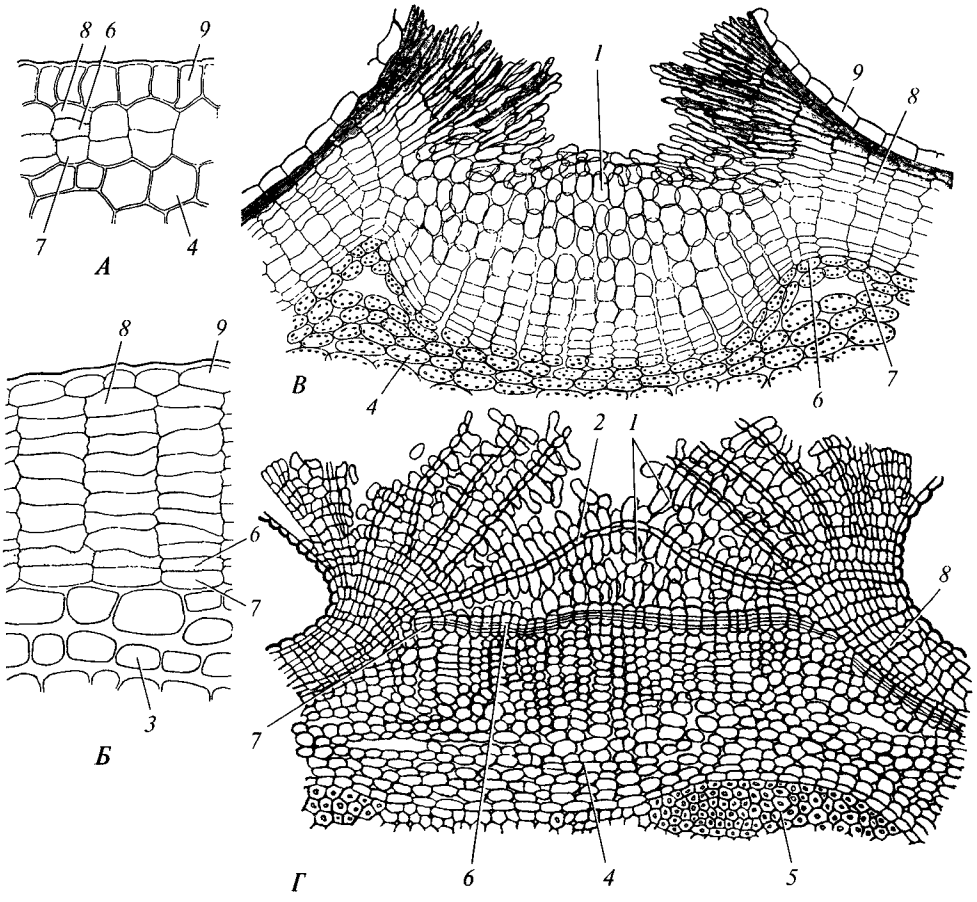



Рис. 105. Формирование перидермы и строение чечевички (по Г. фон Гуттенбергу, 1963; Б. Каусманну, 1963):

*А* — заложение феллогена; *Б* — перидерма; *В* — чечевичка в период вегетации; *Г* — чечевичка в период анабиоза: *А*, *Б* — на стебле вишни (*Prunus cerasus*); *В*, *Г* — на стебле бузины черной (*Sambucus nigra*); *1* — выполняющая ткань чечевички; *2* — замыкающий слой чечевички; *3* — колленхима; *4* — паренхима; *5* — склеренхима; *6* — феллоген; *7* — феллодерма; *8* — феллема; *9* — эпидерма

на этот слой — вторичную стенку, после чего отмирают и заполняются воздухом. Благодаря этим особенностям феллема практически непроницаема для атмосферных газов, воды и водорастворимых веществ, а также патогенных организмов. Кроме того, обладая низкой теплопроводностью, феллема предохраняет внутренние ткани фрагмобластемы от резких колебаний температуры.

Вследствие того что феллема изнутри пополняется новыми элементами, ее наружные клетки постепенно растягиваются в тангенциальном направлении и сплющиваются — в радиальном. В конце концов они разрываются и слущиваются.

Феллема в силу особенностей своего генезиса всегда пространственно сопряжена с феллогеном и феллодермой, составляя вместе с ними *перидерму*. Перидерма представляет собой один из вариантов четко выраженных конст-

руктивных элементов внутреннего строения тела высших растений, которые невозможно относить ни к тканям, ни к органам (см. рис. 105, *Б*). Такие элементы получили название *анатомо-топографических зон.*

Внутренние ткани, изолированные от внешней среды феллемой, нуждаются в кислороде. Поэтому в перидерме имеются специальные участки для газообмена — *чечевички.* Феллема чечевички сложена рыхло расположенными клетками (см. рис. 105, *В*), в совокупности составляющими *выполняющую ткань* чечевички, по межклетникам которой диффундируют газы: $O_2$ внутрь органа, а $CO_2$ и водяной пар — наружу. Феллоген чечевички также имеет мелкие межклетники, облегчающие проникновение сквозь него газов.

Растение не может регулировать интенсивность газообмена через чечевички столь же быстро, как через устьица, поскольку мертвые клетки выполняющей ткани не способны обратимо изменять форму и тем самым размеры межклетников. Тем не менее растение может почти полностью перекрывать газообмен через чечевичку благодаря тому, что феллоген в определенное время (обычно в конце вегетационного сезона) откладывает *замыкающий слой* из плотно сомкнутых суберинизированных клеток с очень узкими межклетниками (см. рис. 105, *Г*). Это позволяет резко снизить транспирационные потери воды в период анабиоза. С началом вегетации феллоген откладывает рыхлую выполняющую ткань, под давлением которой замыкающий слой разрывается, и газообмен через чечевичку возобновляется.

### 2.3.2.2. Фотосинтезирующая ткань

Фотосинтетическая ассимиляция углерода у высших растений происходит в хлоропластах в цикле Кальвина, включающем сложную последовательность физико-химических процессов. Для его нормального осуществления необходимо поступление в хлоропласты световой энергии, $CO_2$ и воды и выведение синтезированных углеводов и $O_2$. Фотосинтезируют разные ткани, клетки которых содержат хлоропласты, но у подавляющего большинства высших растений дифференцируется специализированная фотосинтезирующая ткань *хлоренхи́ма* (рис. 106). Она располагается близ поверхности фрагмобластемы, чаще всего непосредственно под эпидермой, где получает достаточное количество световой энергии. У некоторых растений между эпидермой и хлоренхимой находится один, редко несколько слоев бесцветных прозрачных клеток, хорошо пропускающих свет.

Клетки хлоренхимы содержат полный набор органелл растительной клет-

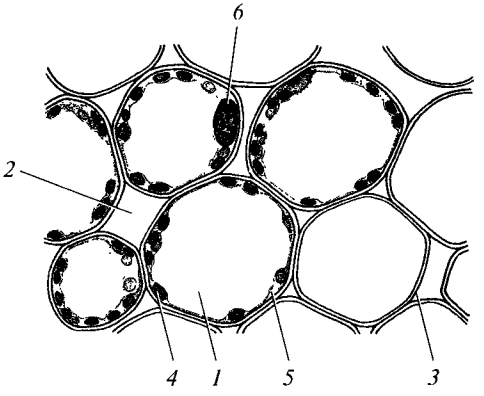



Рис. 106. Хлоренхима в цветоносе тюльпана Геснера (*Tulipa gesneriana*) (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):
*1* — вакуоль; *2* — межклетник; *3* — клеточная стенка; *4* — хлоропласт; *5* — цитоплазма; *6* — ядро

ки. Бо́льшую часть их объема занимает крупная центральная вакуоль, оттесняющая цитоплазму в постеннос положение. Благодаря этому хлоропласты оказываются вблизи поверхности клетки, через которую к ним поступают свет и необходимые для фотосинтеза $CO_2$ и $H_2O$.

Расположение хлоропластов меняется в соответствии с изменением интенсивности освещения (рис. 107): при слабом освещении они находятся у периклинальных стенок клетки и максимально экспонированы падающим лучам. На ярком свету они выстраиваются вдоль антиклинальных стенок, в результате чего ближайшие к поверхности органа хлоропласты экранируют глубже расположенные. Это имеет большое значение, так как параллельно с ассимиляцией углерода в цикле Кальвина происходит индуцированное светом окисление углеводов (фотодыхание), причем с увеличением освещенности его интенсивность растет быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Поэтому с ростом освещенности сверхопределенного значения суммарное количество синтезируемых углеводов (нетто-фотосинтез) снижается и тем сильнее, чем ярче свет.

Хлоропласты тесно ассоциированы с митохондриями и пероксисомами, составляя единый функциональный комплекс. Митохондрии поставляют в хлоропласты аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ), необходимую в некоторых реакциях цикла Кальвина, а пероксисомы разлагают чрезвычайно ядовитую $H_2O_2$, возникающую в процессе фотолиза воды, до $O_2$ и $H_2O$.

Для функционирования цикла Кальвина необходимо быстрое удаление синтезируемых ассимилятов от реакционных комплексов в гранах хлоропластов. Однако транспорт ассимилятов из хлоропластов идет недостаточно быстро. Поэтому в светлое время суток, во время активного фотосинтеза, углеводы полимеризуются в нерастворимый и химически неактивный *ассимиляционный крахмал*, который откладывается в виде зерен в строме хлоропластов. При снижении интенсивности фотосинтеза к вечеру и его прекращении в темноте ассимиляционный крахмал гидролизуется до водорастворимых олигосахаров, которые поступают в эндопласт и эвакуируются из хлоренхимной клетки.

Выведение олигосахаров из хлоропластов в эндопласт повышает сосущую силу находящегося в нем раствора. Вследствие этого вода через мембрану про-

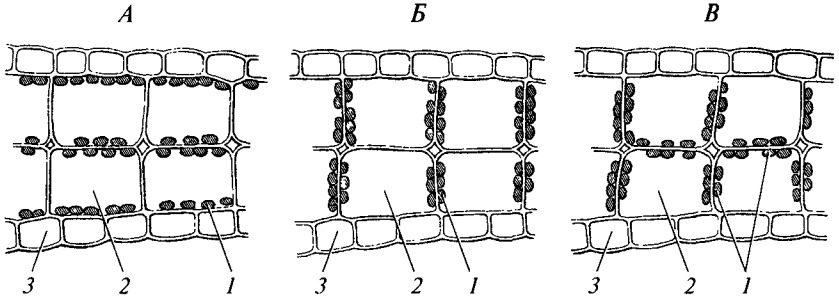



Рис. 107. Расположение хлоропластов в клетках хлоренхимы ряски трехдольной (*Lemna trisulca*) при слабом (*А*), ярком прямом (*Б*) и рассеянном (*В*) свете (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903):

*1* — хлоропласт; *2* — хлоренхима; *3* — эпидерма

никает в эндопласт, и в его участке, примыкающем к хлоропласту, возникает избыточное давление. Это давление обусловливает передвижение раствора олигосахаров от хлоропласта. Сопротивление потоку ассимилятов резко возрастает на границах между клетками из-за того, что десмотрубочки имеют значительно меньший просвет, чем цистерны эндоплазматического ретикулума внутри клетки. Поэтому для интенсивной эвакуации ассимилятов из клетки оптимальным было бы развитие максимального числа плазмодесм минимальной длины, что возможно при плотном, без межклетников, расположении клеток хлоренхимы, не имеющих клеточной стенки.

Поскольку эндопласт занят оттекающим из клетки раствором ассимилятов, вода, необходимая для фотосинтеза, может поступать к клетке по системе клеточных стенок. Это исключает их суберинизацию и лигнификацию. Эффективность клеточной стенки как структуры, проводящей воду, прямо пропорциональна ее толщине. Циркулирующая по клеточным стенкам вода легко испаряется в межклетники и становится недоступной. Поэтому для совершенного снабжения клеток хлоренхимы водой они должны были бы располагаться плотно, без межклетников, и иметь максимально толстые стенки.

Подведение к клетке $CO_2$ и отведение из нее $O_2$ неизбежно происходит в виде водных растворов через оводненную клеточную стенку. Однако из-за низкой растворимости в воде (и низкого естественного содержания $CO_2$) их транспорт эффективен в газовой фазе, где они диффундируют в 10 000 раз быстрее, чем в воде. Максимальное сокращение расстояния перемещения этих газов в виде водных растворов сопряжено с развитием крупных межклетников, полностью окружающих клетки хлоренхимы, лишенные клеточных стенок.

Таким образом, для идеальной организации потоков веществ, обеспечивающей функционирование цикла Кальвина, требуется сочетание взаимоисключающих особенностей строения хлоренхимы. Вследствие этого строение реальной хлоренхимы имеет компромиссный характер (см. рис. 106): ее клетки с тонкими стенками, располагаясь рыхло, все же контактируют друг с другом значительными участками поверхности. Такая *компромиссная конструкция* не обеспечивает наиболее эффективный транспорт ни одного из веществ, поставляемых в клетку или эвакуируемых из нее, но любое усовершенствование этой конструкции вызвало бы снижение эффективности функционирования хлоренхимы в целом. Поэтому реальное строение хлоренхимы, несмотря на очевидные несовершенства, оказывается вполне функциональным, адаптивным. *Эволюция* хлоренхимы, как и других тканей и органов, *шла путем выработки* не наиболее совершенных, а *адаптивно компромиссных конструкций*. Такие конструкции могут возникать в эволюции достаточно быстро, но в дальнейшем оказываются очень устойчивыми к любым преобразованиям. Этим, в частности, можно объяснить то, что основные черты строения хлоренхимы сохранились без особых изменений с начала девона.

### 2.3.2.3. Механические ткани

Прочность любой фрагмобластеме придают единая система клеточных стенок и тургор клеток. Однако освоение приземного пространства большинством наземных высших растений было сопряжено с выработкой специализи-

рованных механических тканей, повышенная прочность которых обусловлена либо преимущественно тургорным давлением (*гидроскелет*), либо прочностью стенок. В зависимости от этого у высших растений сформировались два вида механических тканей: *колленхи́ма* и *склеренхи́ма*.

**Колленхима.** Колленхима — первичная ткань, присущая побегам двудольных растений и немногих однодольных (рис. 108). Она возникает из основной меристемы в период активного роста стебля или листа и состоит из живых клеток, форма которых варьирует от слегка удлиненных до типичных прозенхимных. В *рыхлой* колленхиме развиты крупные межклетники, а в *уголковой* и *пластинчатой* межклетников нет. Клетки имеют полные наборы клеточных органелл; пластидом представлен хлоропластами, благодаря чему колленхима фотосинтезирует, но не столь активно, как хлоренхима. Основной объем клетки занимает центральная вакуоль.

*Прочность* колленхимы обусловлена в основном *тургором* ее клеток. Дополнительную прочность ей придают утолщенные клеточные стенки. Стенки утолщаются неравномерно перед окончанием растяжения клеток. При этом на отдельных участках клеточной стенки откладываются дополнительные слои первичной стенки, чередующиеся с прослойками пектина. В рыхлой колленхиме

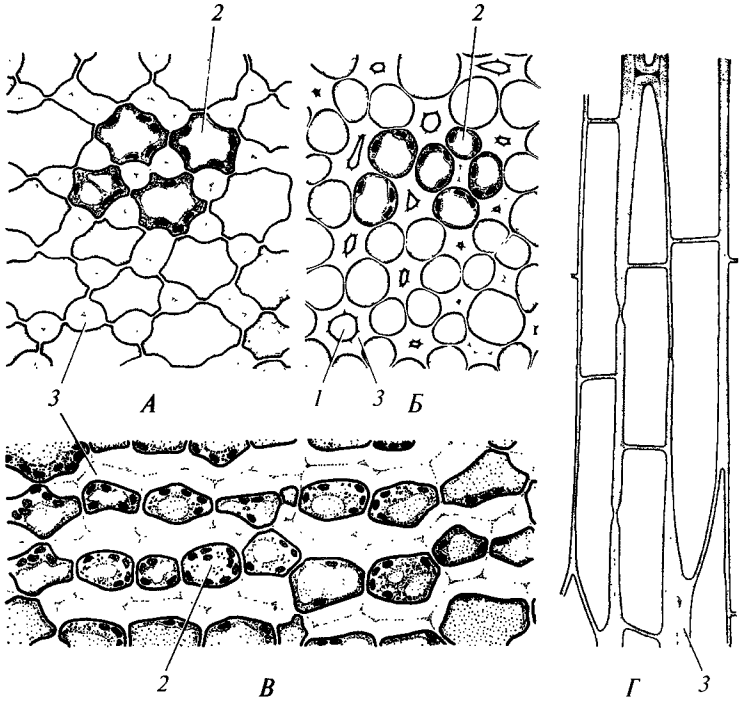



Рис. 108. Колленхима на поперечном (*А—В*) и продольном (*Г*) срезах (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967; В. Ф. Раздорскому, 1949):

*А* — уголковая колленхима тыквы (*Cucurbita pepo*); *Б* — рыхлая колленхима белокопытника гибридного (*Petasites hybridus*); *В* — пластинчатая колленхима бузины черной (*Sambucus nigra*); *Г* — уголковая колленхима шалфея блестящего (*Salvia sclarea*); *1* — межклетник; *2* — протопласт; *3* — утолщенный участок клеточной стенки

утолщены стенки, обращенные в межклетники, в уголковой — участки стенок, где контактируют три и более клеток. У клеток пластинчатой колленхимы утолщены тангенциальные стенки. Благодаря таким особенностям клеточных стенок клетки колленхимы сохраняют способность к значительной упругой деформации, хотя и меньшей, чем клетки неспециализированной паренхимы или хлоренхимы (соответственно 5—12 % против 12—20 % при растяжении), но обладают существенно бо́льшим модулем упругости (10—12 кг/мм$^2$ против 0,5—3 кг/мм$^2$), близким к таковому свинца.

У некоторых растений клетки колленхимы со временем формируют тонкие вторичные стенки и претерпевают лигнификацию.

**Склеренхима.** Склеренхима — первичная механическая ткань, свойственная большинству семенных и споровых высших растений. Она дифференцируется из основной, а в стеблях двудольных растений — из остаточной меристемы, а также из дифференцированных паренхимных клеток, претерпевающих склерификацию. Клетки склеренхимы бывают двух типов (рис. 109): *волокна* — длинные веретеновидные клетки, как правило, с острыми концами, *склере́иды* — клетки разнообразных очертаний — округлые, удлиненные, ветвистые.

Механические свойства склеренхимы целиком обусловлены прочностью стенок слагающих ее клеток. Клетки склеренхимы формируют равномерно толстые стенки с мелкими простыми порами, из-за большой толщины стенок принимающими вид *поровых каналов*. Слоистость клеточной стенки хорошо заметна у склереид и обычно слабо выражена у волокон. Поры в стенках волокон редкие, щелевидные. В стенках склереид они располагаются близко друг к другу, вследствие чего их поровые каналы по мере утолщения стенки нередко сливаются. Сформированная клеточная стенка лигнифицируется, после чего протопласт обычно отмирает. Благодаря лигнификации толстых клеточных стенок склеренхима обладает большой прочностью (модуль упругости 15—46 кг/мм$^2$), но мало деформируема (0,4—14 % при растяжении).

У многих видов волокна и склереиды располагаются среди клеток других тканей поодиночке или небольшими группами и представляют собой не элементы ткани склеренхимы, а идиобласты.

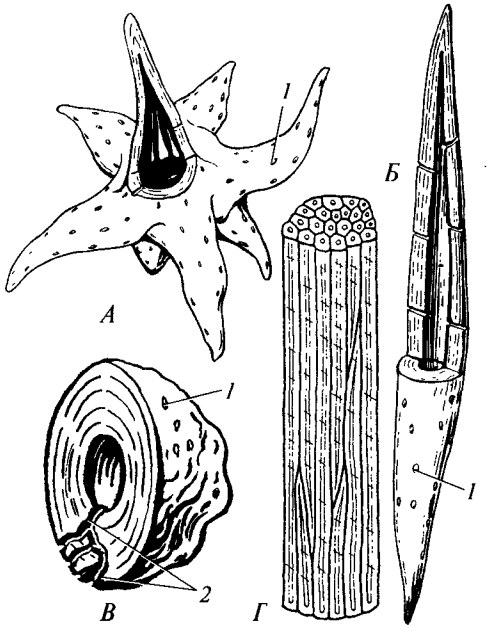



Рис. 109. Склеренхима и склерифицированные элементы (по В. Каусcманну, 1963; ориг.):

*А* — звездчатая склереида; *Б* — волокно; *В* — каменистая клетка; *Г* — тяж волокон; *1* — пора; *2* — поровый канал

## 2.3.2.4. Ткани, поглощающие растворы

**Ризодерма, или эпиблема.** Эта наиболее широко распространенная у высших растений специализированная ткань поглощения растворов располагается на поверхности молодых участков корней (см. рис. 104, *Б*). Она состоит из одного слоя плотно сомкнутых тонкостенных клеток. У некоторых видов ризодерма имеет ровную поверхность, но у большинства ее клетки образуют длинные (до 8 мм) выросты — *корневые волоски* (рис. 110). У одних видов каждая клетка может сформировать корневой волосок (см. рис. 110, *Б*, *В*), тогда как у других на ранних этапах гистогенеза ризодермы появляются клетки двух типов: образующие корневые волоски *трихобласты* и не способные образовать волоски *атрихобласты* (см. рис. 110, *Г*—*Ж*). Клетки обоих типов возникают в результате поперечного относительно корня деления клетки ризодермы или предшествующей ей пластинчатой меристемы. Из образующихся клеток *акроскопическая*, т.е. обращенная к верхушке корня, становится трихобластом, а *базископическая* — атрихобластом.

Корневой волосок развивается как вырост трихобласта, нарастающий своей верхушкой. Соответственно этому в апикальной части волоска сосредоточе-

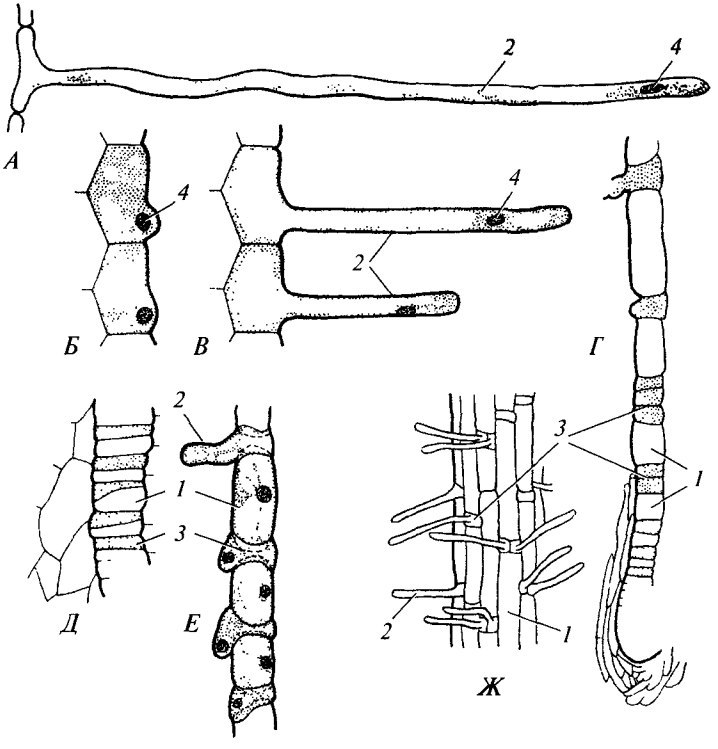



Рис. 110. Ризодерма (по Б. Кауссманну, 1963):

*А* — молодой корневой волосок; *Б*, *В* — развитие корневых волосков; *Г* — дифференциация трихобластов и атрихобластов в ризодерме; *Д*, *Е* — дифференциация трихобластов и атрихобластов и корневых волосков; *Ж* — групповое расположение корневых волосков; *1* — атрихобласт; *2* — корневой волосок; *3* — трихобласт; *4* — ядро

ны многочисленные цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы в гиалоплазме, диктиосомы и митохондрии, обеспечивающие наращивание стенки и протопласта. Ядро перемещается в апикальную часть корневого волоска и остается там до окончания его роста (см. рис. 110, *А*), что сокращает расстояние перемещения РНК от хромосом к рибосомам. После окончания роста корневого волоска ядро мигрирует базипетально и занимает положение посередине волоска.

Сформировавшийся корневой волосок поглощает из субстрата воду с растворенными в ней веществами, избирательно перемещая их через свою плазмалемму, часто против градиента концентрации и с большими затратами энергии. Поэтому в цитоплазме волоска постенно располагаются многочисленные митохондрии. Поглощенные вещества поступают в крупную центральную вакуоль, из которой передаются в систему эндопласта периферийных тканей корня. В корневом волоске находятся многочисленные лейкопласты.

Для облегчения контакта плазмалеммы с поглощаемым раствором всасывающие клетки ризодермы имеют очень тонкие водопроницаемые стенки, на поверхности которых вместо кутикулы откладывается слой слизи, частью выделяемой через диктиосомы и пузырьки Гольджи, частью, вероятно, возникающий при частичном гидролизе веществ внешнего слоя стенки, богатого аморфным матриксом и содержащего мало целлюлозы. Слизевой покров ризодермы в числе прочих веществ содержит органические кислоты и кислые полисахариды, способствующие растворению почвенных минералов и переводу их в доступную для поглощения форму.

У большинства видов ризодерма эфемерна и по прошествии нескольких дней или недель отмирает и отпадает с корня.

Избирательное поглощение веществ ризодермой путем их трансмембранного переноса — процесс довольно медленный. Поэтому поглощение веществ возможно при длительном контакте корня с водными растворами.

**Вела́мен.** Веламен развивается вместо ризодермы у тех растений — главным образом эпифитных орхидных и ароидных, корни которых периодически, но кратковременно контактируют с водой. Веламен дифференцируется из поверхностного слоя основной меристемы корня и состоит из одного или нескольких слоев плотно сомкнутых клеток разной формы (рис. 111, *Б*). Они имеют тонкие нелигнифицированные стенки, несущие на внутренней поверхности спиральные утолщения. В ходе гистогенеза клеточные стенки перфорируются, в том числе и наружные стенки наружных клеток веламена, а протопласты отмирают. Вследствие этого сформировавшийся веламен представляет собой систему капиллярных пространств, сообщающихся между собой и с внешней средой.

Вода, попадая на поверхность веламена, капиллярным путем втягивается в полости его клеток, причем спиральные утолщения стенок препятствуют коллапсу клеток, заставляя воду просачиваться в глубь ткани. При этом исключается медленное поглощение воды через плазмалемму, но впитывание ее веламеном идет неизбирательно. Впитанный веламеном раствор избирательно поглощают и передают в эндопласт особые *пропускные клетки*, развивающиеся в подстилающей веламен экзодерме. Клетки веламена, примыкающие к пропускным клеткам экзодермы, обычно отличаются формой и структурой внутренней стенки клетки от остальных его клеток и называются *крюющими*

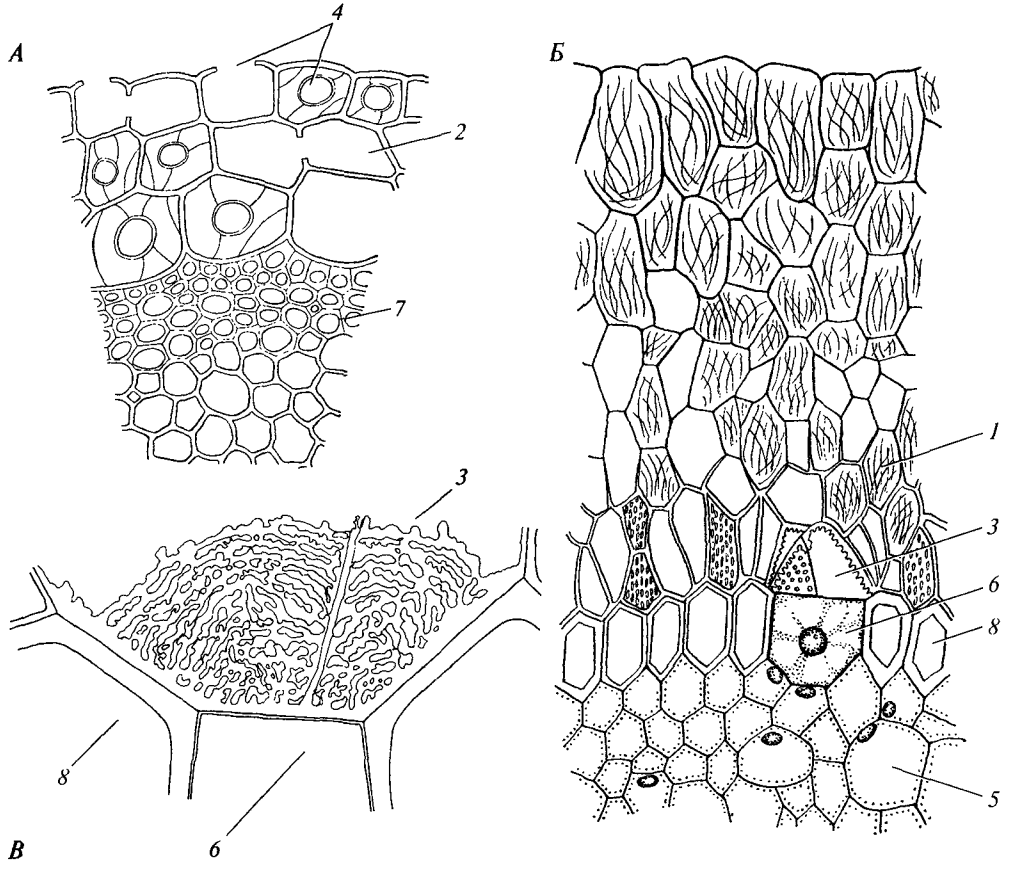



Рис. 111. Гиалодерма сфагнума (*Sphagnum* sp.) (*А*) и веламен орхидеи (*Dendrobium* sp.) (*Б*) и собралии крупноцветковой (*Sobralia macrantha*) (*В*) (по Г. Майнеке, 1894; Г. фон Гуттенбергу, 1963; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*1* — веламен; *2* — гиалодерма; *3* — кроющая клетка; *4* — отверстия в стенках; *5* — кортикальная паренхима; *6* — пропускная клетка; *7* — склеродерма; *8* — экзодерма

*клетками* (см. рис. 111, *Б*). На их клеточных стенках, примыкающих к пропускным клеткам, часто развиваются утолщения в виде многочисленных протуберанцев (см. рис. 111, *В*).

**Гиалодерма.** Эта ткань (см. рис. 111, *А*) по строению своих клеток и типу функционирования очень сходна с веламеном, но развивается на стеблях сфагновых мхов. В отличие от веламена она не содержит кроющих клеток и не подстилается экзодермой.

## 2.3.2.5. Проводящие ткани

Во всех тканях, сложенных живыми клетками, вещества перемещаются по апопласту или эндопласту. Однако из-за высоких сопротивлений такой транспорт эффективен только на коротких расстояниях, не более 200 мкм, за что получил название *ближнего транспорта*. Для передачи веществ на бóльшие

расстояния, или *дальнего транспорта*, требуются специализированные ткани. Они сильно различаются соответственно типу транспортируемых веществ, но во всех случаях их функционирование основано на использовании тех же структур и принципов, которые служат для передвижения тех же веществ по системе ближнего транспорта.

**Водопроводящие ткани.** Ближний транспорт воды по фрагмобластеме идет главным образом вне симпласта по клеточным стенкам. В специализированных водопроводящих тканях вода также транспортируется вне симпласта, но по полостям, сопротивление которых значительно ниже, чем сопротивление стенок. Так как система межклетников используется для транспортировки газов, то полости для перемещения воды образуются на месте протопластов проводящих элементов, претерпевающих полный автолиз.

Перетекание воды из полости одного элемента в полость другого сопряжено с преодолением высокого сопротивления их смежных стенок. Поэтому проводящие элементы водопроводящих тканей прозенхимные, вытянутые вдоль направления дальнего транспорта, что уменьшает число клеточных стенок на пути потока воды. Система дальнего транспорта представляет собой цепочку капилляров, на одном конце которой происходит ее загрузка водой, а на другом — разгрузка и передача воды в апопласт других тканей.

Транспорт воды по системе дальнего транспорта обусловлен разностью давлений на ее концах, которая возникает вследствие двух разных процессов. Один из них — нагнетание воды при загрузке, создающее в водопроводящих элементах избыточное давление, вызывающее отток воды к противоположному концу системы (так называемый *нижний двигатель*). Другой процесс — отсос воды на разгрузочном конце системы, который вызывает отрицательное давление в водопроводящих элементах и приток воды к разгрузочному концу (*верхний двигатель*). Отсос воды обусловлен ее испарением с поверхности клеточных стенок в межклетники, что приводит к развитию в стенках сосущей силы. Испарение воды и развитие сосущей силы в стенках клеток целиком обеспечивает тепловая энергия, поступающая от Солнца. Поэтому растение не тратит собственные ресурсы на работу «верхнего двигателя» и только в тех случаях, когда его работа невозможна из-за слабой транспирации, использует «нижний двигатель».

***Гадро́м*** — простая ткань (рис. 112), возникающая в побегах некоторых мхов из апикальной меристемы. Он состоит из наиболее просто устроенных водопроводящих элементов — *гидроидов*. В простейшем случае гидроид представляет собой отмершую клетку с равномерно тонкими или слегка утолщенными целлюлозными стенками (см. рис. 112, *А*, *В*). Располагающиеся цепочкой друг за другом вдоль направления дальнего транспорта воды гидроиды перекрываются концами, вследствие чего только в средней части каждого гидроида вода перемещается в продольном направлении. В концевых участках гидроида ток воды ориентирован косо или даже поперечно направлению дальнего транспорта. Строго продольный ток воды по всей длине гидроида мог бы установиться в том случае, если бы гидроиды не заходили концами друг за друга, а контактировали поперечными концевыми стенками. Однако высокое сопротивление стенок резко снижает интенсивность передвижения сквозь них воды, а значит, и интенсивность всего транспорта по цепочке гидроидов. Интенсивность перетекания воды из одного гидроида в другой пропорциональна пло-

щади их контакта и максимальна, если они по всей длине прилегают друг к другу. В этом случае, однако, весь ток воды окажется поперечным к направлению дальнего транспорта. Поэтому реально гидроиды располагаются в соответствии с *принципом адаптивного компромисса*: они перекрываются концами, но незначительно. При этом только часть длины гидроида используется для строго продольного перемещения воды.

Тонкостенные гидроиды выдерживают небольшое отрицательное давление, что не позволяет быстро транспортировать большие объемы воды на значи-

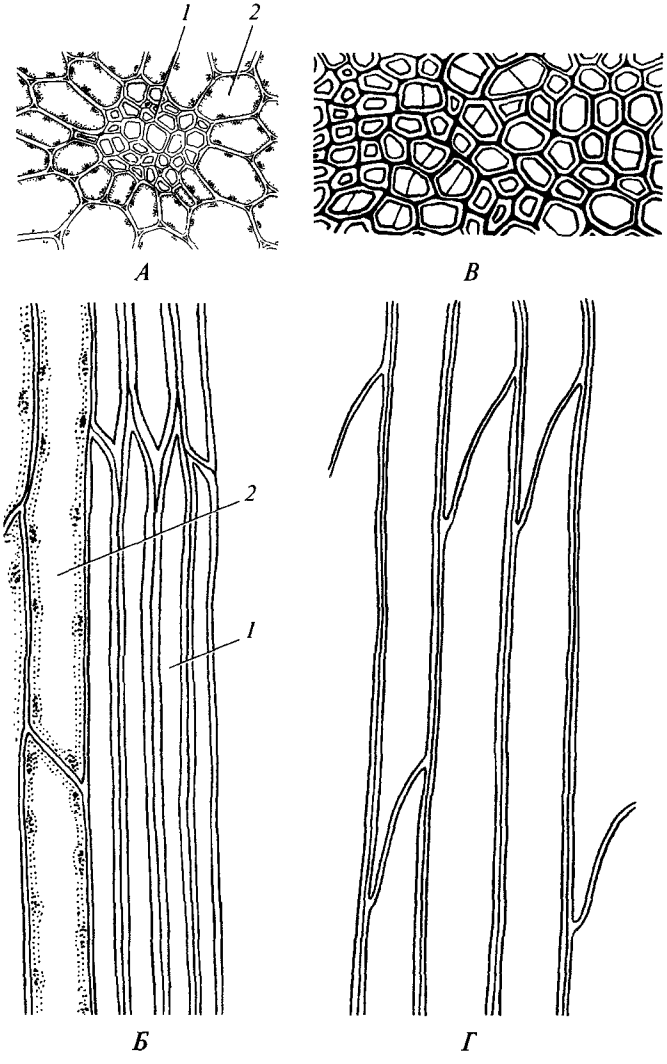



Рис. 112. Гидроиды авлакомниума болотного (*Aulacomnium palustre*) (*А*, *Б*) и политрихума (*Polytrichym* sp.) (*В*, *Г*) в поперечном (*А*, *В*) и продольном (*Б*, *Г*) сечениях (по К. И. Мейеру, 1948):

*1* — гидроид; *2* — паренхима

тельное расстояние. Более совершенные гидроиды развивают толстые стенки, способные противостоять значительному отрицательному давлению внутри гидроида. Однако такие стенки создают слишком сильное сопротивление току воды между гидроидами. Поэтому у гидроида появляются тонкие концевые стенки, облегчающие перетекание воды из одного гидроида в другой и хорошо отличающиеся от сильно утолщенных боковых стенок, которые выполняют механическую роль, предотвращая коллапс гидроида под действием отрицательного давления в нем (см. рис. 112, *В*, *Г*).

***Ксилема*** — водопроводящая ткань большинства высших растений, проводящими элементами которой служат *трахеиды* и/или *сосуды*, в совокупности называемые *трахеальными элементами*.

Трахеида — это прозенхимная отмирающая клетка, ее тонкая первичная стенка укреплена лигнифицированными участками вторичной стенки (рис. 113), по форме которых выделяют несколько типов трахеид. В *кольчатых* трахеидах вторичная стенка представлена узкими изолированными кольцами, в сечении имеющими форму трапеции с широким основанием, обращенным в полость трахеиды. Кольчатые утолщения как распорки удерживают трахеиду от коллапса, а обширные участки первичной стенки между кольцами обеспечивают интенсивный поперечный транспорт воды из трахеиды в трахеиду. Из-за отрицательного давления тонкая первичная стенка между кольцами прогибается внутрь, и диаметр трахеиды уменьшается, что усиливает сопротивление току воды.

В *спиральных* трахеидах вторичная стенка имеет вид одной или двух узких спиральных лент, шаг которых варьирует в широких пределах и может меняться на протяжении одной трахеиды. Лента с края, обращенного в полость трахеиды, шире, чем с края, которым она крепится к первичной стенке. Спиральные трахеиды меньше деформируются под действием внутреннего отрицательного давления, чем кольчатые, особенно при малом шаге спирали, но хуже проводят воду в поперечном направлении, так как у них больше удельная площадь непроницаемой для воды лигнифицированной вторичной стенки. Между тесно сближенными витками спирали вторичной стенки могут формироваться перемычки, и в таком случае трахеиду называют *сетчатой*.

В *пористой* трахеиде вторичная стенка покрывает бо́льшую часть поверхности первичной стенки, оставляя непокрытыми участки этой стенки в виде овальных или округлых *пор*. В смежных трахеидах поры формируются строго

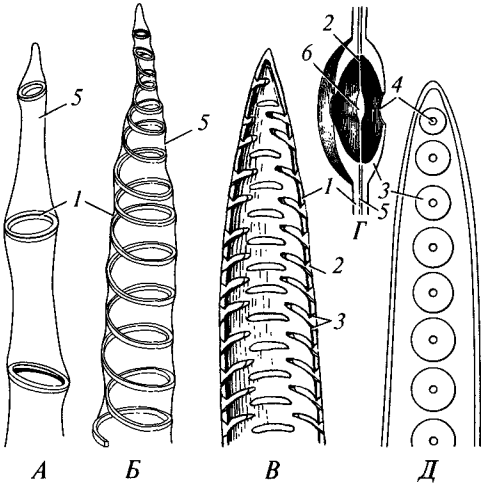



Рис. 113. Трахеиды: кольчатая (*А*), спиральная (*Б*) и пористые: лестничная (*В*) и точечная (*Д*); окаймленная точечная пора с торусом (*Г*) (по А. Керперу фон Марилауну, 1903, с изменениями):

*1* — вторичная клеточная стенка; *2* — замыкающая пленка поры; *3* — окаймление; *4* — отверстие поры; *5* — первичная клеточная стенка; *6* — торус

друг против друга. Участок первичной стенки в области поры называют *замыкающей пленкой поры*. Ее структура сильно деградирует: матрикс и, вероятно, часть целлюлозных фибрилл разрушаются, остается довольно рыхлая неправильная сеть пачек фибрилл целлюлозы. Это значительно облегчает протекание воды через замыкающую пленку поры, что очень важно, так как бóльшая часть стенки пористой трахеиды совершенно непроницаема для воды. У некоторых голосеменных растений первичная стенка в центре поры не деградирует, а, напротив, даже утолщена. В виде диска, называемого *тóрусом*, она «подвешена» на редких фибриллах целлюлозы (см. рис. 113, *Г*).

Край вторичной стенки в области поры свободно нависает над ее замыкающей пленкой, составляя *окаймление* поры. Окаймленные поры бывают сильно вытянутыми поперек трахеиды и тогда называются *лестничными*, а также округлыми, которые называют *точечными*. Соответственно различают *лестничные* и *точечные трахеиды*. Точечные поры могут располагаться продольными рядами (одно-, *многорядная поровость*) или по спирали (*очередная поровость*).

Как и гидроиды, последовательные трахеиды перекрываются концами для обеспечения продольного транспорта воды, но значительно сильнее, в среднем на $^1/_3$ своей длины.

Трахеиды ксилемы дифференцируются из клеток прокамбия и откладываемых внутрь производных камбия. Возникающую из прокамбия ксилему называют *первичной*, а ксилему, откладываемую камбием, — *вторичной*. Первичную ксилему в свою очередь подразделяют на *протоксилему*, образующуюся в активно продольно растущем органе, и *метаксилему*, развивающуюся после прекращения роста органа в длину. Трахеиды протоксилемы кольчатые или спиральные, редко сетчатые; трахеиды метаксилемы, как правило, пористые, хотя бывают сетчатыми и даже спиральными с тесно сближенными витками спирали вторичной стенки. Трахеиды вторичной ксилемы всегда пористые.

Принято считать, что в процессе эволюции кольчатые трахеиды через спиральные и сетчатые преобразовались в пористые, что согласуется как со строением трахеид у ископаемых растений, так и с последовательностью их появления в ходе морфогенеза осевых органов. Однако такая интерпретация, по-видимому, слишком упрощена. Кольчатые трахеиды, действительно, наименее совершенны как структуры, обеспечивающие продольный транспорт воды, но зато они эффективнее осуществляют поперечный транспорт. Поэтому неудивительно их развитие не только у примитивных теломных форм, но и у самых эволюционно продвинутых растений — в дефинитивных фотосинтезирующих и растущих органах, где вода интенсивно выгружается из ксилемы, а также в зоне всасывания корней, где ксилема загружается водой. Пористые трахеиды формируются в тех частях тела растения, где поперечный транспорт воды пренебрежимо мал сравнительно с ее продольным транспортом.

Живая система ксилемы. Наиболее примитивные растения были мелкими, их ксилема занимала небольшой объем в виде узких тяжей и состояла из одних трахеид. Появление более крупных форм было сопряжено с увеличением диаметра тяжей ксилемы и ее *витализацией*, т.е. появлением в ее составе живых клеток. Эти клетки контролируют процессы, происходящие в больших массивах мертвых трахеид.

В первичной ксилеме живые паренхимные клетки возникают из клеток прокамбия в ходе нескольких поперечных делений. Вследствие этого они располагаются продольными цепочками или тяжами клеток *тяжевой паренхимы ксилемы* (рис. 114, *Б*). Во вторичной ксилеме, свойственной семенным растениям, также часто образуется тяжевая паренхима (рис. 115). Она дифференцируется в ходе нескольких поперечных делений клеток из производных тех же веретеновидных инициалей камбия, что продуцируют трахеиды. Тяжи паренхимы вторичной трахеидальной ксилемы обычно более или менее равномерно рассеяны в объеме ксилемы (*диффузная* тяжевая паренхима), но иногда они сосредоточены у границ годовых приростов ксилемы, так как формируются в конце периода прироста ксилемы (*терминальная* тяжевая паренхима) или — редко — в его начале (*инициальная* тяжевая паренхима).

Из производных лучевых инициалей камбия дифференцируются клетки *лучевой паренхимы* ксилемы, располагающиеся радиальными полосками толщиной в одну или несколько клеток (см. рис. 114, *А*; 115). Толщину лучей называют *рядностью* и определяют по числу клеток в наиболее широкой части

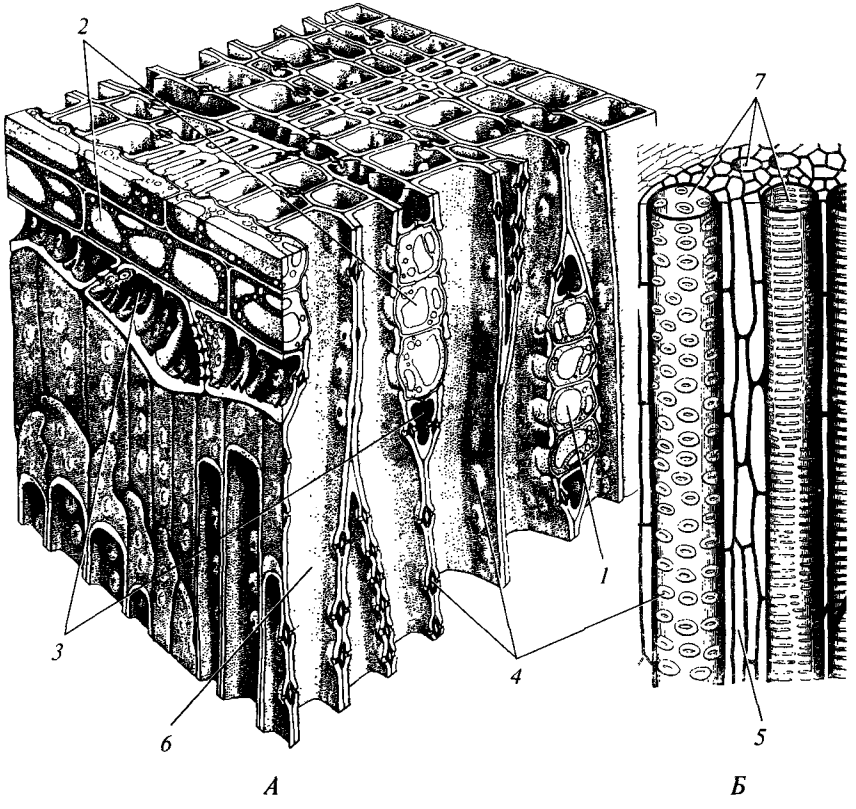



Рис. 114. Лучевая (*А*) и тяжевая (*Б*) паренхимы ксилемы (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903; В. Браунс, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*1* — луч; *2* — лежачие клетки лучевой паренхимы; *3* — лучевая трахеида; *4* — окаймленная пора; *5* — клетки тяжевой паренхимы; *6* — тяжевая трахеида; *7* — трахеальный элемент

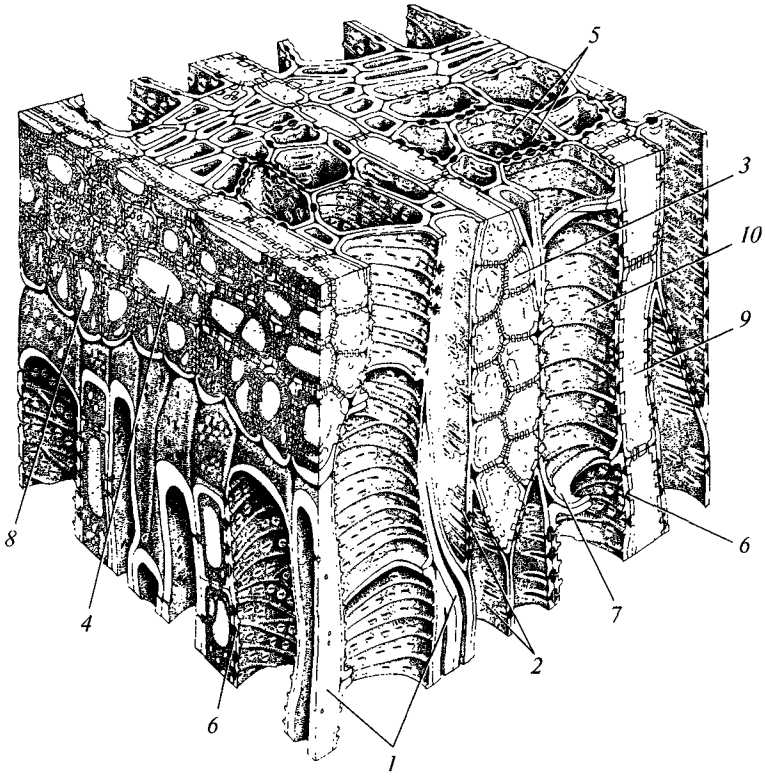



Рис. 115. Блок вторичной сосудистой ксилемы (древесины) (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*1* — волокна либриформа; *2* — волокнистая трахеида; *3* — луч; *4* — лежачая клетка лучевой паренхимы; *5* — окаймленные поры; *6* — полуокаймленная пора; *7* — простая перфорационная пластинка; *8* — стоячая клетка лучевой паренхимы; *9* — тяжевая паренхима; *10* — членик сосуда

луча. Верхний и нижний края многорядных лучей однорядны (см. рис. 115). Размер луча в продольном относительно органа направлении определяют также числом клеток и называют *слойностью* или *высотой* луча.

Клетки лучевой паренхимы бывают более или менее изодиаметрическими и вытянутыми. Если они вытянуты в радиальном направлении, то называются *лежачими* (см. рис. 114, *А*), а если в продольном направлении, — то *стоячими* (см. рис. 115). У одних растений все клетки луча примерно одинаковы (*гомогенные*, или *гомоцеллюлярные*, лучи), а у других — клетки по верхнему и нижнему краям луча отличаются формой и/или строением от срединных его клеток (*гетерогенные*, или *гетероцеллюлярные*, лучи).

Лучи и продольные тяжи паренхимы, контактируя друг с другом, составляют единую трехмерную сеть живых элементов, пронизывающую толщу мертвых трахеид.

Клетки ксилемной паренхимы развивают вторичные стенки, но не такие мощные, как у трахеид, и несут *простые поры*. На смежных с трахеидами стенках друг против друга располагаются поры: простая со стороны паренхимной клетки и окаймленная со стороны трахеиды. Такой комплекс получил назва-

ние «*полуокаймленная пора*» (см. рис. 115). Стенки клеток ксилемной паренхимы обычно лигнифицируются. Их протопласты содержат полный набор клеточных органелл, а пластидом представлен многочисленными амилопластами, в которых откладывается запасной крахмал. У некоторых видов часть клеток ксилемной паренхимы откладывает в вакуоле разного типа кристаллы оксалата кальция, после чего отмирает.

Механическая система ксилемы. У растений с мощным вторичным утолщением образуется потенциально неограниченное количество вторичной ксилемы из пористых трахеид с жесткими стенками. Это создает предпосылки для функционирования ксилемы не только как водопроводящей ткани, но и как механической. Однако многочисленные поры значительно снижают прочность стенок трахеид. Поэтому совершенствование механической функции вторичной ксилемы включало редукцию пор. Она проходила неодинаково у разных растений.

У хвойных и гинкго все трахеиды сохранили функцию проведения воды и соответственно несут многочисленные крупные окаймленные поры, которые располагаются только на радиальных стенках (см. рис. 114, *А*), благодаря чему трахеиды соседних радиальных рядов могут передавать воду друг другу. Это обеспечивает продольный транспорт воды, так как откладываемые неярусным камбием трахеиды соседних рядов располагаются на разных уровнях. Через тангенциальные стенки трахеиды могут передавать воду только в трахеиды того же радиального ряда, которые все располагаются на одном уровне, так как возникают из одной инициали камбия и потому не могут обеспечить продольный транспорт воды. Вследствие этого необходимость пор на тангенциальных стенках для функционирования ксилемы как водопроводящей ткани отпадает, и они здесь не развиваются, благодаря чему прочность ксилемы повышается. Таким образом, у хвойных и гинкго функционально по-разному специализированы стенки одной и той же трахеиды: тангенциальные обеспечивают выполнение механической функции, а радиальные — транспортной.

У других голосеменных и у покрытосеменных функционально по-разному специализировались целые трахеиды. У одних трахеид главной функцией остается проведение воды, соответственно чему они сохраняют сравнительно тонкие стенки с многочисленными крупными окаймленными порами. У других — основное значение приобретает механическая функция, поэтому они развивают значительно более толстые одревеснеющие стенки с немногочисленными редко расположенными мелкими окаймленными порами. Такие трахеиды плохо проводят воду; их называют *волокнистыми трахеидами* (см. рис. 115). В эволюции многих цветковых растений волокнистые трахеиды преобразовались в *волокна либриформа*, для которых характерны еще более толстые лигнифицированные стенки с очень редкими крайне мелкими щелевидными порами, практически лишенными окаймления (см. рис. 115). Вследствие этого волокна либриформа в проведении воды не участвуют и в дефинитивном состоянии заполнены воздухом.

Сосуды. В эволюции нескольких групп высших растений пористые трахеиды преобразовались в *членики сосуда*, сообщающиеся друг с другом сквозными отверстиями — *перфорациями* (см. рис. 115, 116). Это резко повысило проводимость их совокупности, т.е. *сосуда*, так как отпала необходимость преодолевать сопротивление замыкающих пленок пор. В простейшем и, вероятно, ис-

ходном случае перфорация образуется на месте поры путем разрушения замыкающей пленки во время автолиза протопласта, завершающего дифференциацию членика сосуда. Подобное преобразование претерпевают поры в концевых участках клетки, на которые приходится основная нагрузка по перемещению воды из одного трахеального элемента в другой. В результате у членика появляются концевые стенки, отличающиеся перфорациями от боковых стенок, сохраняющих окаймленные поры. Эти концевые стенки называют *перфорационными пластинками.*

Перфорации сохраняют форму пор, на месте которых они образуются: из лестничной поры возникает *лестничная перфорация*, а из точечной — *эфедроидная.* Перфорации обычно крупнее пор, их окаймление выражено слабее. У некоторых растений при формировании перфораций разрушаются не только замыкающие пленки пор, но и перемычки между некоторыми или даже всеми перфорациями вплоть до образования одного крупного отверстия между члениками сосуда. Это еще более повышает его пропускную способность.

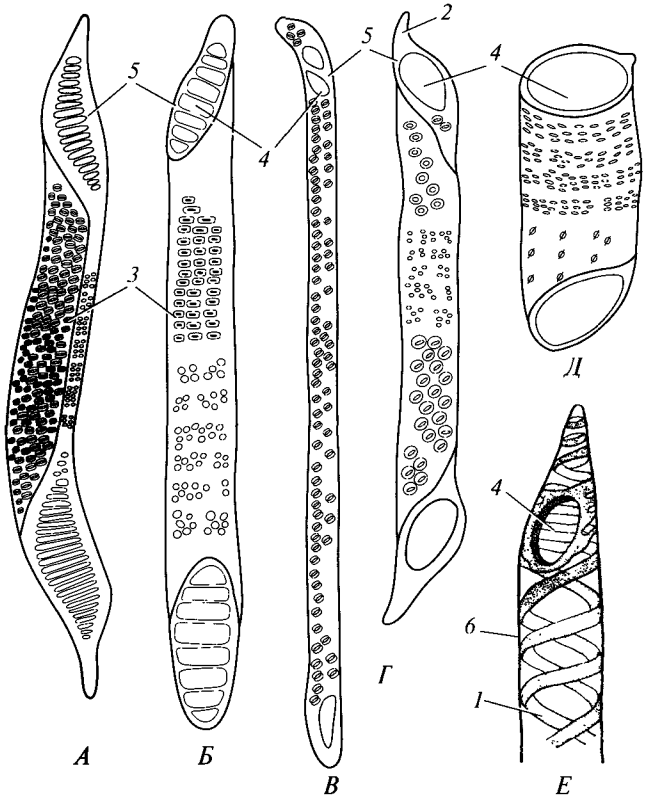



Рис. 116. Членики сосудов со сложными лестничными (*А*, *Б*), эфедроидными (*В*) и простыми (*Г*—*Е*) перфорационными пластинками (по В. Ф. Раздорскому, 1949; Б. Каусманну, 1963):

*1* — вторичная клеточная стенка; *2* — «клювик»; *3* — окаймленная пора; *4* — перфорация; *5* — перфорационная пластинка; *6* — первичная клеточная стенка

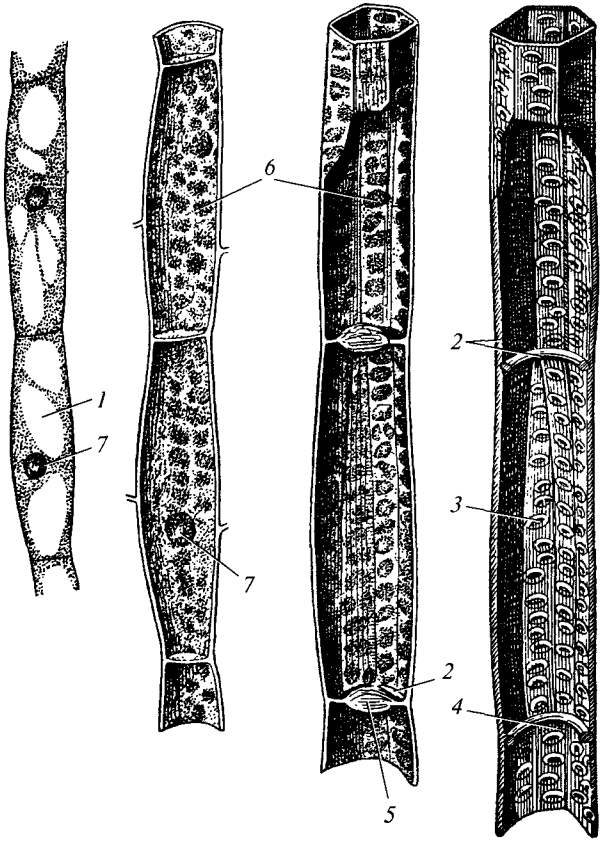



Рис. 117. Развитие члеников сосуда (по В. Ф. Раздорскому, 1949):

*1* — вакуоль; *2* — вторичная стенка; *3* — окаймленная пора; *4* — перфорация; *5* — разрушающаяся первичная клеточная стенка; *6* — формирующаяся пора; *7* — ядро

Соответственно различают *простые* перфорационные пластинки с единственной перфорацией и *сложные* — с несколькими перфорациями.

У более совершенных члеников сосудов простая перфорация формируется иначе: вторичная стенка откладывается только на боковых стенках и в виде очень узкого ободка по самому краю концевых стенок (рис. 117). Вся остальная часть концевой стенки остается непокрытой вторичной стенкой и на завершающем этапе дифференциации членика разрушается. В результате простая перфорация занимает почти всю площадь перфорационной пластинки.

Немногие цветковые растения обладают кольчатыми и спиральными сосудами, развивающимися в протоксилеме вместо трахеид (см. рис. 116, *Е*). Дифференцирующиеся из клеток прокамбия членики таких сосудов имеют ориентированную поперечно или косо концевую стенку, преобразующуюся в простую перфорационную пластинку. У множества таксонов высших растений в протоксилеме сосудов нет.

Членики сосудов, сообщающиеся через перфорационные пластинки, соединены друг с другом значительно слабее, чем трахеиды. Поэтому сосудистая

ксилема формировалась только у тех растений (не у всех!), у которых она либо не выполняла механическую функцию, либо содержала специализированные механические элементы — волокнистые трахеиды или волокна либриформа, «освободившие» сосуд от механической функции (см. рис. 115). Это позволило также возникнуть поперечно ориентированным перфорационным пластинкам, почти целиком занятым простой перфорацией, что снизило до минимума сопротивление току воды на границе между члениками сосуда. Длина самих члеников перестала лимитировать протяженность свободного передвижения воды по капилляру, поэтому отпала необходимость его продольного удлинения и стал возможным интенсивный рост в толщину. В результате наиболее совершенные членики сосудов имеют значительный диаметр, превышающий их длину.

Общая длина сосуда в сотни раз превышает длину самой длинной трахеиды и может достигать, вероятно, нескольких метров. Однако она меньше протяженности системы дальнего транспорта воды. Одна из причин этого состоит в том, что растениям свойственны открытый рост и удлинение системы транспорта воды в течение всей жизни. Но сосуд, как и трахеида, способен функционировать только после отмирания и автолиза протопластов своих члеников. Поэтому постоянная его надстройка новыми, еще только дифференцирующимися члениками на неопределенный срок задержала бы начало проведения воды по сосуду. Другая причина состоит в обеспечении надежности функционирования ксилемы. Несмотря на то что эта ткань располагается в глубине тела растения, она может подвергнуться повреждениям, в результате которых водяные нити в водопроводящих элементах разрываются и в них проникает воздух, закупоривающий элемент (явление *эмболии*). Воздушная пробка распространяется в полости водопроводящего элемента, но задерживается на замыкающих пленках пор. Благодаря этому только один — поврежденный — капилляр выключается из транспорта воды. Ограниченная длина сосуда позволяет локализовать распространение эмболии по системе дальнего транспорта воды.

Концевой членик сосуда сообщается перфорацией/перфорациями только с соседним члеником своего сосуда, а с остальными элементами ксилемы — окаймленными порами. Поэтому загрузка и разгрузка сосуда происходят, как и у трахеиды, через замыкающие пленки пор, создающие высокое сопротивление току воды. Однако вследствие того что эти процессы могут идти через поры сразу нескольких десятков члеников сосудов, интенсивность загрузки и разгрузки сосуда существенно выше, чем трахеиды.

Несмотря на то что сосуды представляют значительно более совершенные водопроводящие элементы, чем трахеиды, проводимость сосудистой ксилемы в целом лишь немногим выше проводимости трахеидальной ксилемы. Это обусловлено тем, что большую часть объема сосудистой ксилемы занимают специализированные механические элементы, плохо или совсем не проводящие воду. У некоторых растений сосуды, по-видимому, вообще не контактируют друг с другом и сообщаются посредством трахеид и волокнистых трахеид. В большинстве случаев сосуды проходят в ксилеме не строго продольно, а волнообразно изогнуто, что позволяет им контактировать друг с другом непосредственно.

Эволюция сосудов была сопряжена с эволюцией тяжевой ксилемной паренхимы и камбия. Исходный тип тяжевой паренхимы — *апотрахеальная*, тяжи

которой располагаются независимо от сосудов и нерегулярно и редко контактируют с ними. Апотрахеальная паренхима бывает диффузной, терминальной, инициальной (очень редко), а также *метатрахеальной*, когда несколько тяжей ассоциировано в короткую тангенциальную прослойку. *Паратрахеальная* тяжевая паренхима сопряжена с сосудами, благодаря чему она может более эффективно взаимодействовать с ними, в частности, регулируя состав протекающих по ним растворов. *Крыловидная* паренхима примыкает к сосуду с одной стороны, а *вазицентрическая* окружает сосуд полностью.

Вазицентрическая тяжевая паренхима играет важную роль в обеспечении функционирования совершенных сосудов, состоящих из тонкостенных коротких члеников большого диаметра. Такие членики выдерживают очень небольшое отрицательное давление, недостаточное для поддержания водного баланса организма. Ориентированные перпендикулярно сосуду стенки клеток вазицентрической паренхимы представляют собой ребра жесткости, препятствующие коллапсу членика и обеспечивающие возможность его функционирования при бóльшем отрицательном давлении. Комплекс из членика сосуда и его паренхимной обкладки развивается координированно благодаря ярусному расположению инициальных клеток камбия.

Однако ярусное расположение откладываемых камбием механических элементов невыгодно, так как элементы разных ярусов имеют малую площадь контакта друг с другом и потому соединены непрочно. Прочное их соединение достигается в результате активного интрузивного роста. Поэтому никаких следов ярусного расположения механических элементов в сформированной вторичной ксилеме, как правило, не остается.

Таким образом, наиболее эволюционно продвинутая ксилема — *сложная ткань*, состоящая из сосудов, трахеид, волокон либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы (см. рис. 115).

**Система дальнего транспорта ассимилятов.** Растения транспортируют ассимиляты в форме водных растворов олигосахаров и дисахаров или многоатомных спиртов (некоторые водоросли). Клеточные мембраны малопроницаемы для крупных молекул этих веществ. Поэтому их водные растворы перемещаются по эндопласту в специализированных элементах системы дальнего транспорта.

***Ситовидные***, или ***трубчатые***, ***гифы*** развиваются у некоторых бурых водорослей (рис. 118). Это вытянутые разветвленные сильно вакуолизированные клетки с полным набором клеточных органелл, но с недоразвитыми пластидами. Они сообщаются друг с другом многочисленными плазмодесмами диаметром до 60 нм, благодаря чему сопротивление потоку раствора ассимилятов по системе ситовидных гиф ниже, чем по системе ближнего транспорта. Ситовидные гифы в совокупности составляют рыхлую трехмерную сеть на периферии таллома, поэтому их, возможно, правильнее считать идиобластами, а не компонентом проводящей ткани.

Специализированная проводящая ассимиляты ткань ***лептом***, состоящая из *лептóидов*, развита у некоторых мохообразных (рис. 119). Лептоид — это длинная неветвящаяся клетка с поперечными или слегка косыми концевыми стенками. Клетки имеют тонкие первичные стенки и полный набор клеточных органелл, однако пластидом состоит из немногочисленных мелких лейкопластов. Вакуом занимает бóльшую часть объема протопласта и представлен мно-




Рис. 118. Ситовидные гифы ламинарии (*Laminaria* sp.) (*А*) и фукуса (*Fucus* sp.) (*Б*) (по Г. Молишу и К. Хёфлеру, 1954; кн. «Жизнь растений»: т. 3, 1977):
*1* — псевдопаренхима; *2* — ситовидная гифа

жеством вакуолей разных размеров и формы. В толще цитоплазмы проходят ориентированные вдоль лептоида микротрубочки, которым некоторые физиологи приписывают участие в направленном перемещении мелких вакуолей с раствором ассимилятов. Последовательные лептоиды сообщаются многочисленными плазмодесмами диаметром около 50 нм. Это на порядок больше среднего диаметра плазмодесм между клетками, не специализированными к дальнему транспорту ассимилятов, что существенно снижает сопротивление транспорту растворов ассимилятов по системе лептоидов. Лептом развивается из производных апикальной меристемы.

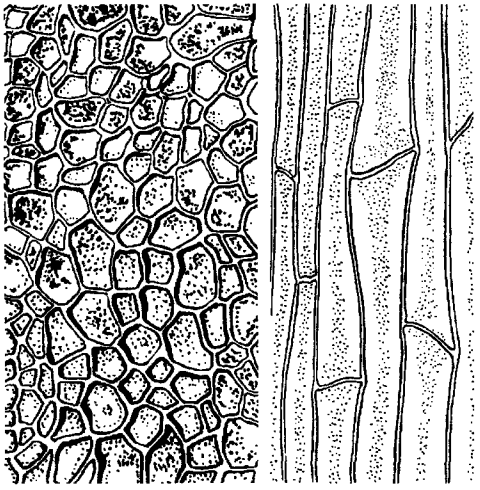



Рис. 119. Лептом политрихума (*Polytrichum* sp.) в поперечном (*А*) и продольном (*Б*) сечениях (по К. И. Мейеру, 1948)

У высших растений, кроме мохообразных, раствор ассимилятов транспортирует ***флоэма***, дифференцирующаяся из прокамбия (*первичная флоэма*) или наружных производных камбия (*вторичная флоэма*). Это комплексная ткань, в которой функцию проведения выполняют *ситовидные клетки*, а у цветковых растений — состоящие из *члеников ситовидные трубки*.

Ситовидные клетки — прозенхимные клетки до 1,5—4,8 мм длиной с тонкими первичными стенками, несущими многочисленные *ситовидные поля*, которые формируются на месте первичных поровых полей (рис. 120). Дифференцирующиеся ситовидные клетки откладывают в стенку вокруг плазмодесменного канала полисахарид *каллóзу* (у лептоидов каллозы нет), за-

мещающую матрикс лизируемой стенки. Затем наступает частичный лизис каллозной выстилки канала с центрифугальным смещением фибрилл целлюлозы. В результате этого на месте узкого плазмодесменного канала образуется значительно более широкий (до 150—2 000 нм диаметром) *ситовидный канал*, часто неточно называемый *ситовидным прободением*. Параллельно утолщаются и цитоплазматические тяжи, связывающие смежные ситовидные клетки. У хвойных растений соседние ситовидные каналы сосединяются в области межклеточной пластинки.

Одновременно с формированием ситовидных полей происходит глубокая деструкция протопласта ситовидной клетки (рис. 121) и накопление в ней особого *флоэмного белка*, или Ф-белка. Первоначально он располагается в постенном слое цитоплазмы в виде аморфных округлых так называемых *слизевых телец*, затем приобретает фибриллярное строение. Параллельно идет глубокая деградация внутренних мембран клетки с полным разрушением тонопласта, немембранных цитоплазматических органелл клетки и частичным автолизом гиалоплазмы. В результате протопласт заполняется бесструктурным содержимым, в котором постенно располагаются немногочисленные изолированные цистерны эндоплазматического ретикулума, мелкие митохондрии с единичными слаборазвитыми кристами и пластиды, практически лишенные тилакоидов и накапливающие в строме белок. Ядро сохраняется в пикнотическом состоянии: оно резко уменьшается в объеме, а его содержимое приобретает вид электронно-плотной бесструктурной массы; транскрипция в таком ядре не идет. У некоторых видов при дифференциации ситовидных клеток ядро не только претерпевает пикноз, но и фрагментирует.

При анатомировании ситовидных элементов обнаруживают фибриллы Ф-белка в цитоплазматическом тяже, проходящем в ситовидном канале, куда

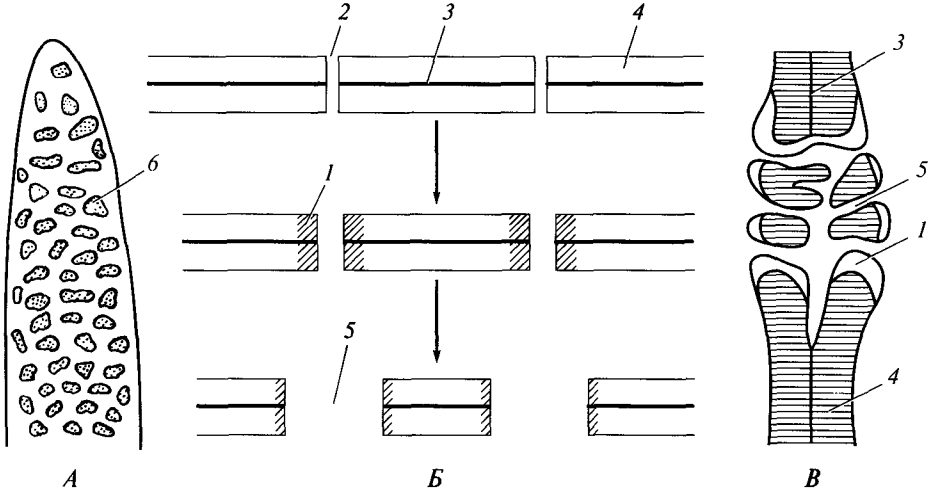



Рис. 120. Концевая часть ситовидной клетки (*А*), развитие ситовидного канала (*Б*, схема) и структура ситовидных каналов у хвойных (*В*) (по Л. И. Лотовой, 1985; ориг.):

*1* — каллоза; *2* — плазмодесма; *3* — пектиновая межклеточная пластинка; *4* — первичная стенка; *5* — ситовидный канал; *6* — ситовидное поле

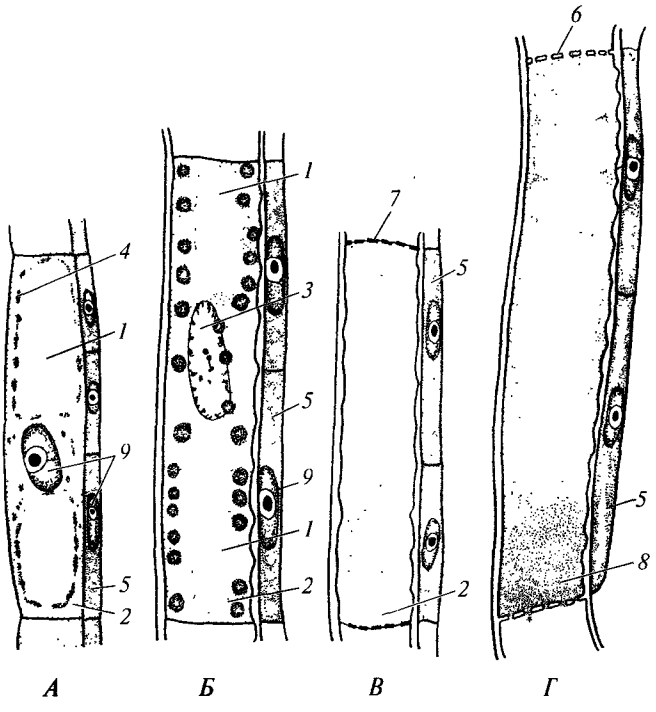



Рис. 121. Развитие членика ситовидной трубки (*А—Г*) (по Б. Кауссманну, 1963):

*1* — вакуоль; *2* — дифференцирующийся членик ситовидной трубки; *3* — деградирующее ядро дифференцирующегося членика ситовидной трубки; *4* — «слизевые тела» (Ф-белок); *5* — сопровождающая клетка; *6* — ситовидная пластинка; *7* — формирующаяся ситовидная пластинка; *8* — почти зрелый членик ситовидной трубки; *9* — ядро

он, по-видимому, попадает из-за гидростатического удара при повреждении клетки и где застревает, закупоривая цитоплазматический тяж. Возможно, что в этом и состоит функция Ф-белка. В интактной ситовидной клетке Ф-белок рассеян по всему объему клетки; его функция неизвестна.

Преобразование первичных поровых полей и глубокая деградация структуры протопластов ситовидных клеток значительно повышают их проводимость, но деградировавшие ситовидные клетки не способны поддерживать свою жизнедеятельность. Однако их отмирание привело бы к разрушению плазмалеммы и, соответственно, к разрушению барьера между апопластом и эндопластом и полной дезорганизации структуры компартментов фрагмобластемы. Поэтому в ходе дифференциации флоэмы возникают морфофункциональные комплексы из ситовидных клеток и живых паренхимных клеток, располагающихся среди клеток тяжевой паренхимы и в лучах. Эти клетки сообщаются с ситовидными посредством *полуситовидных полей*, имеющих структуру ситовидного поля со стороны ситовидной клетки и простой поры с плазмодесменными каналами — со стороны паренхимной клетки. Последняя обычно содержит несколько мелких вакуолей и оптически плотную цитоплазму, в которой располагается крупное, часто полиплоидное ядро, множественные митохондрии с мощно развитыми кристами, эндоплазматический ретикулум; есть также немногочисленные мелкие пластиды со слаборазвитыми тилакоидами. Клетки активно син-

тезируют аденозинтрифосфорную кислоту и белки, значительная часть которых экспортируется в ситовидную клетку, что обеспечивает поддержание в ней некоторых элементов жизнедеятельности. Благодаря этому в функционирующей ситовидной клетке сохраняется плазмалемма и даже продолжается отложение каллозы на поверхности ситовидного канала. Со временем это приводит к его сужению и полной закупорке. В таком состоянии ситовидная клетка перестает функционировать и отмирает. Одновременно отмирает и ассоциированная с ней паренхимная клетка. Ситовидные клетки функционируют десятки лет у споровых растений и всего 1—2 года у голосеменных.

Членики ситовидных трубок, свойственные цветковым растениям, в целом сходны с ситовидными клетками, но еще более специализированы к проведению раствора ассимилятов. В наиболее рано образующейся *протофлоэме* многих видов прокамбиальные клетки непосредственно дифференцируются в членики ситовидных трубок. У некоторых видов в протофлоэме и у всех покрытосеменных в *метафлоэме* и во *вторичной флоэме* развитие членика ситовидной трубки начинается с продольного неравного деления соответственно клетки прокамбия и производной камбиальной инициали. Одна из образующихся клеток дифференцируется в членик, а другая превращается в *сопровождающую клетку* или в ходе поперечных делений дает *тяж* сопровождающих клеток. Сопровождающие клетки по строению и функции соответствуют паренхимным клеткам, тесно ассоциированным морфофункционально с ситовидными клетками, но кардинально отличаются от них по генезису.

Дифференциация членика ситовидной трубки включает еще более глубокую деструкцию протопласта, чем у ситовидной клетки. В частности, ядро полностью лизируется (см. рис. 121). Пластиды, сохраняющиеся в членике, накапливают у одних видов белок (*P-пластиды*), а у других — крахмал (*S-пластиды*).

Ситовидные поля на концевых стенках членика крупнее остальных (рис. 122), их ситовидные каналы шире, что облегчает продольное перемещение раствора ассимилятов по ситовидной трубке. Концевой участок стенки, несущий такие поля, называют *ситовидной пластинкой. Сложные* ситовидные пластинки несут от двух до нескольких ситовидных полей. В *простой* ситовидной пластинке находится одно ситовидное поле, занимающее, как правило, почти всю ее площадь. В ситовидных полях простых ситовидных пластинок развиваются особо широкие ситовидные каналы, у некоторых видов достигающие 3 000 нм (0,03 мм) в диаметре и придающие пластинке вид редкой сеточки.

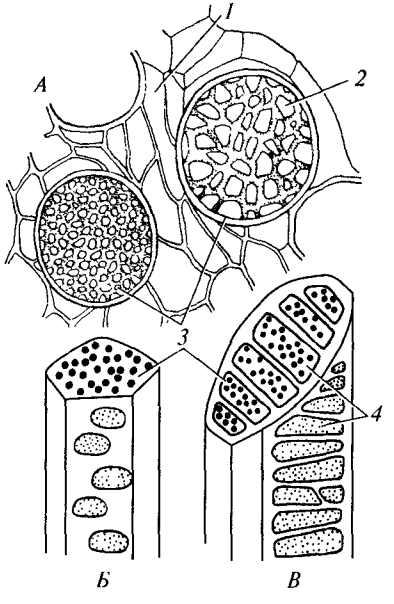



Рис. 122. Строение ситовидных пластинок (по Б. Каусманну, 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):
*А*, *Б* — простые, *В* — сложная; *1* — паренхимная клетка флоэмы; *2* — ситовидный канал; *3* — ситовидные пластинки; *4* — ситовидные поля

Ситовидные трубки протофлоэмы, не имеющие сопровождающих клеток, функционируют несколько дней, а ассоциированные с сопровождающими клетками трубки метафлоэмы — от нескольких недель у двудольных до десятков и, возможно, сотен лет у однодольных. Ситовидные трубки вторичной флоэмы обычно функционируют не более двух вегетационных сезонов. Сопровождающие клетки отмирают вместе с члеником ситовидной трубки, с которым они ассоциированы.

Наряду с ситовидными элементами и поддерживающими их жизнедеятельность клетками во флоэме развивается паренхима, не связанная тесно с функционированием ситовидных элементов (рис. 123). Это тяжевая паренхима и — во вторичной флоэме — лучевая паренхима. Она может запасать крахмал в амилопластах, реже — гемицеллюлозу в стенках, а у многих растений часть ее специализирована к отложению кристаллического оксалата кальция. Многим видам свойственны механические элементы во флоэме, в совокупности со-

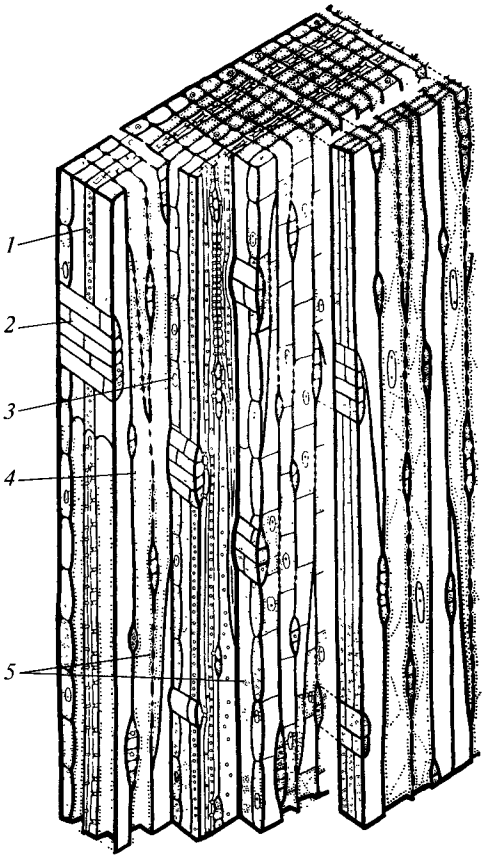



Рис. 123. Участок вторичной флоэмы туи западной (*Thuja occidentalis*) (по К. Эсау, 1969):
*1* — флоэмное волокно; *2* — луч; *3* — тяжевая паренхима; *4* — ситовидная клетка; *5* — ситовидные поля

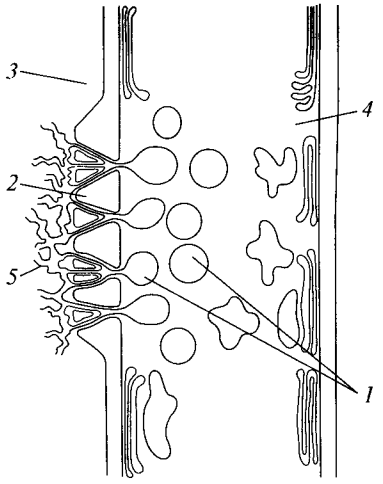



Рис. 124. Схема загрузки ситовидной трубки в терминали флоэмы (по Ю. В. Гамалею, 1990):

*1* — пузырьки с раствором ассимилята, отчленяемые в членик ситовидной трубки от окончаний эндоплазматического ретикулума; *2* — полуситовидное поле; *3* — сопровождающая клетка; *4* — членик ситовидной трубки; *5* — эндоплазматический ретикулум

ставляющие *стереом* (см. рис. 123). Чаще всего он сложен протофлоэмными волокнами, развивающимися из прокамбия. У древесных растений обычно есть волокна во вторичной флоэме, дифференцирующиеся из производных веретеновидных инициалей камбия; иногда стереом во вторичной флоэме состоит из склереид, развивающихся из флоэмной паренхимы, или из волокон и склереид. Функция стереома неизвестна, возможно, что он представляет каркас для размещения мягких легко травмируемых ситовидных элементов.

Транспорт ассимилятов по флоэме идет со скоростью 50—150 см/ч благодаря разности давлений между терминалями флоэмы. Разгрузка флоэмы в эндопласт окружающей ткани происходит пассивно под действием небольшого избыточного давления в ситовидных элементах по сравнению с давлением клеточного сока в клетках окружающей ткани. Загрузку флоэмы в терминалях, находящихся среди хлоренхимы, осуществляют сопровождающие клетки (рис. 124), которые по системе эндопласта получают раствор ассимилятов из клеток хлоренхимы. По цистернам эндоплазматического ретикулума раствор перемещается к полуситовидным полям, в ситовидных каналах которых цистерны оканчиваются слепо. От окончаний цистерн эндоплазматического ретикулума в полость членика ситовидной трубки периодически отпочковываются пузырьки с раствором ассимилята. В членике ограничивающая их мембрана разрушается, а содержимое смешивается с содержимым членика. Вследствие того что полость эндопласта в сопровождающей клетке изолирована от полости членика ситовидной трубки, обратный ток раствора невозможен. В результате в членике возникает избыточное давление в среднем в 10 бар, необходимое для продвижения раствора ассимилятов по ситовидной трубке.

Транспорт ассимилятов — процесс очень энергоемкий. Поэтому в сопровождающих клетках терминалей флоэмы, в которых происходит ее загрузка, находятся гигантские, обычно разветвленные митохондрии с мощной системой крист, вырабатывающие большое количество аденозинтрифосфорной кислоты. Кроме того, в таких терминалях сопровождающие клетки значительно крупнее члеников ситовидных трубок в отличие от магистрального участка флоэмы, где соотношение размеров этих клеток обратное. Механизмы загрузки ситовидных клеток, лептоидов и ситовидных гиф и создания в них избыточного давления не исследованы.

**Трансфузионная ткань.** Трансфузионная ткань — первичная проводящая ткань в листьях некоторых голосеменных, которая располагается между ксилемой и флоэмой — с одной стороны, и хлоренхимой — с другой и осуществ-

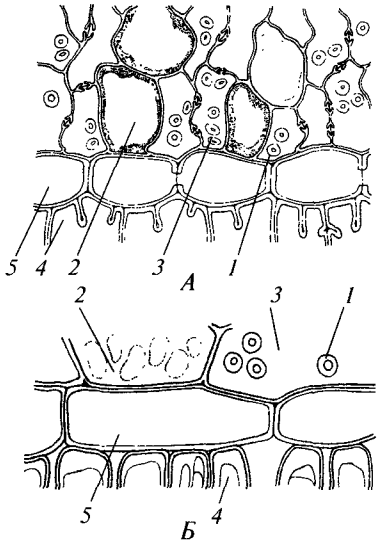



Рис. 125. Трансфузионная ткань на поперечном (*А*) и продольном (*Б*) срезах хвоинки сосны черной (*Pinus nigra*) (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*1* — окаймленные поры; *2* — «паренхимные» клетки, осуществляющие транспорт ассимилятов; *3* — трансфузионные трахеиды; *4* — хлоренхима; *5* — эндодерма

ляет транспорт воды и раствора ассимилятов между ними. Соответственно этому она состоит из клеток двух типов (рис. 125). *Трансфузионные трахеиды*, или *гидроциты*, проводят воду. Они представляют собой удлиненные (иногда сильно удлиненные) в направлении транспорта воды мертвые клетки с тонкими лигнифицированными стенками, в которых находятся окаймленные поры. Иногда на внутренней поверхности стенок развиты спиральные утолщения, по-видимому, повышающие устойчивость стенок к отрицательному давлению внутри клетки.

Транспорт ассимилятов осуществляют живые клетки, также в разной степени вытянутые вдоль направления транспорта. Они сильно вакуолизированы, имеют тонкие нелигнифицированные стенки и сообщаются через плазмодесмы. Эти клетки принято называть *паренхимными*, хотя функционально они более сходны с лептоидами. Некоторые клетки трансфузионной паренхимы, прилегающие к флоэме, слабо вакуолизированы, содержат оптически плотную цитоплазму и крупное полиплоидное ядро. Они подобны клеткам флоэмной паренхимы, тесно морфофункционально ассоциированным с ситовидными клетками, и, вероятно, выполняют ту же функцию. Возможно, они также играют роль в загрузке флоэмы ассимилятами.

## 2.3.2.6. Аэренхима

Аэренхи́ма специализирована к проведению газообразных веществ. Она образуется у водных и болотных растений и бывает первичной, возникающей из основной меристемы, и вторичной, откладываемой наружу феллогеном (рис. 126). Крупные *воздухоносные полости* в большинстве случаев формируются *схизогенно* в результате растворения межклеточных пластинок и расхождения клеток. У некоторых видов воздухоносные полости развиваются *рексигенно* путем отмирания групп клеток и последующего разрыва их стенок в ходе разрастания окружающей ткани.

Живые клетки аэренхимы имеют тонкие первичные стенки, не лигнифицирующиеся и не суберинизирующиеся, покрытые со стороны воздухоносной полости слизью, вероятно, уменьшающей транспирацию. Клетки содержат крупную вакуоль и постенную цитоплазму с полным набором органелл; пластидом представлен многочисленными мелкими лейкопластами.

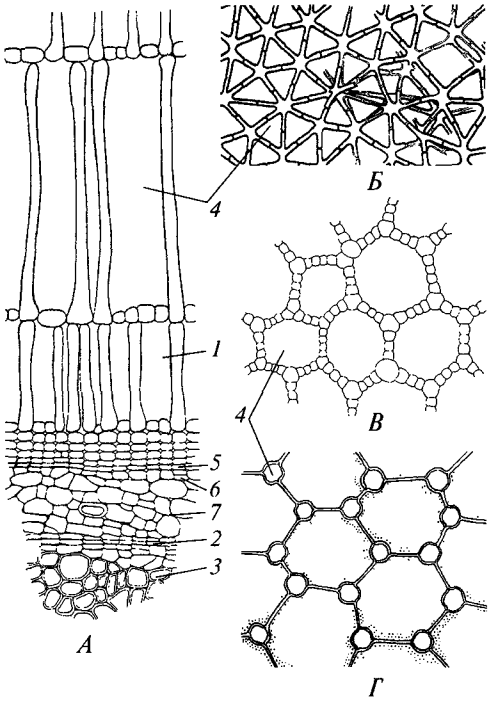



Рис. 126. Аэренхима на поперечных срезах органов (по Г. Шенку, 1889; В. Ф. Раздорскому, 1949; В. Браунс, А. Леману, Г. Тауберту, 1967; ориг.):

*А* — вторичная аэренхима у жюссиеи перуанской (*Jussieua peruviana*); *Б* — первичная аэренхима у ситника развесистого (*Juncus effusus*); *В* — первичная аэренхима у кубышки желтой (*Nuphar luteum*); *Г* — септа в аэренхиме рдеста (*Potamogeton* sp.); *1* — аэренхима; *2* — камбий; *3* — ксилема; *4* — межклетник; *5* — феллоген; *6* — феллодерма; *7* — вторичная флоэма

Форма клеток аэренхимы разнообразна (см. рис. 126). Первичная аэренхима состоит из однотипных клеток. У одних видов они изодиаметрические и слагают стенки воздухоносных полостей, имеющих вид каналов. На определенных расстояниях такие каналы перегорожены *диафрагмами* — однослойными пластинками из лопастных клеток с мелкими межклетниками. Диафрагмы затрудняют проведение газов, но позволяют локализовать затопление воздухоносных полостей при повреждении растений и проникновении внутрь их тела воды. У других видов клетки аэренхимы звездчатые, соединяющиеся друг с другом концами длинных лопастей. Поэтому такая ткань имеет вид ажурной трехмерной сети.

Вторичная аэренхима состоит из клеток двух типов. Одни из них при дифференциации ткани сильно разрастаются в радиальном направлении и становятся радиальными стенками воздухоносных полостей. Клетки второго типа слагают однослойные тангенциальные пластинки, раздвигающиеся по мере радиального роста клеток первого типа. Эти пластинки становятся тангенциальными стенками воздухоносных полостей. Слагающие их клетки либо не разрастаются, либо разрастаются тангенциально.

В аэренхиме любого типа газы перемещаются исключительно путем диффузии.

## 2.3.2.7. Запасающие ткани

Запасающие ткани различаются по запасаемым веществам и, соответственно, по строению своих клеток, но все их традиционно называют *запасающей паренхимой*, которая может развиваться в разных частях растения как простая первичная ткань или как компонент сложных вторичных тканей — ксилемы или флоэмы. Запасающая паренхима всегда состоит из живых, обычно изодиаметрических клеток с полным набором клеточных органелл и мелкими простыми порами в стенках.

У высших растений наиболее распространены ткани, запасающие углеводы. Наиболее обычной формой запасных углеводов служит крахмал — смесь высокомолекулярных полисахаридов, не растворимых в воде. Паренхиму, резервирующую крахмал, выделяют в особый тип — *крахмалоносную* паренхиму (рис. 127, *А*, *Б*). Особенности строения ее клеток — тонкие водопроницаемые стенки, слабая вакуолизация протопласта и многочисленные крупные амилопласты со слаборазвитыми тилакоидами. Углеводы в виде водных растворов поступают по эндопласту в амилопласты, в строме которых полимеризуются в крахмал, составляющий *центр формирования крахмального зерна.* На этот центр впоследствии накладываются слоями новые порции крахмала. Если в амилопласте возникает один центр полимеризации крахмала, то формируется *простое крахмальное зерно* (см. рис. 127, *В*). Если центров полимеризации несколь-

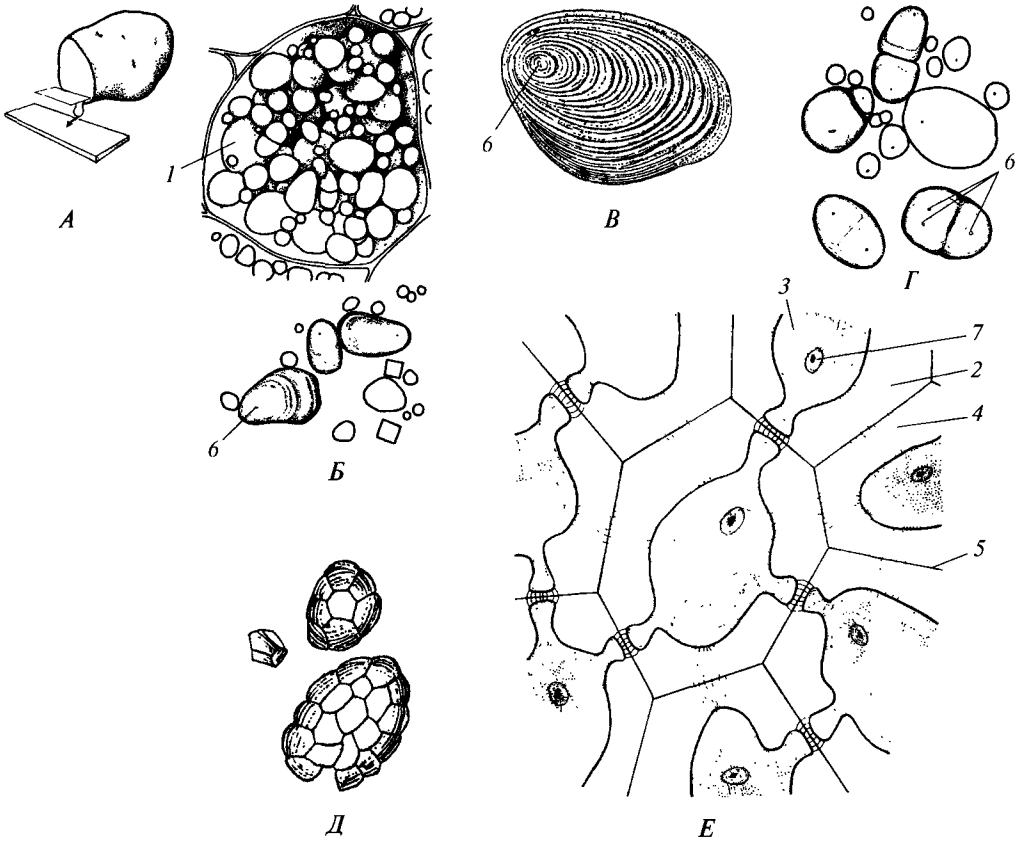



Рис. 127. Запасающая паренхима (по Ф. Н. Крашенинникову, 1937; Б. Каусманну, 1963; В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*А* — крахмалоносная паренхима клубня картофеля (*Solanum tuberosum*); *Б* — клетка этой паренхимы; *В* — простые крахмальные зерна в разном масштабе; *Г* — полусложные крахмальные зерна; *Д* — сложные крахмальные зерна; *Е* — гемицеллюлозные клетки запасающей паренхимы эндосперма хурмы восточной (*Diospyros kaki*); *1* — амилопласт; *2* — гемицеллюлозная клеточная стенка; *3* — протопласт; *4* — поровые каналы; *5* — пектиновая межклеточная пластинка; *6* — центр формирования крахмального зерна; *7* — ядро

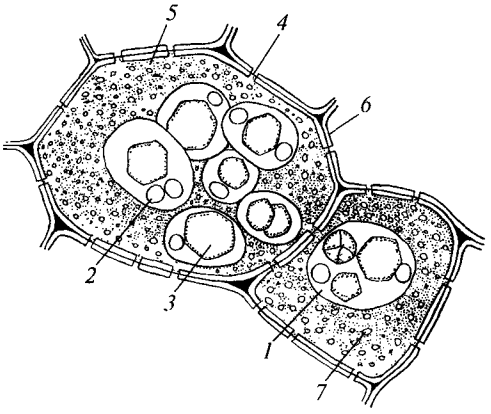



Рис. 128. Клетки запасающей паренхимы из эндосперма клещевины обыкновенной (*Ricinus communis*) (по Б. Каусманну, 1963):

*1* — формирующееся алейроновое зерно; *2* — белковая глобула; *3* — кристаллоид белка; *4* — пора; *5* — протопласт; *6* — клеточная стенка; *7* — сферосома

ко, то образуется несколько, а иногда несколько тысяч зерен (см. рис. 127, *Г*, *Д*). Они или остаются раздельными и только плотно соприкасаются друг с другом, в совокупности составляя *сложное крахмальное зерно*, или со временем вокруг них откладываются общие слои крахмала, и возникает *полусложное зерно*. Растущее крахмальное зерно сильно растягивает амилопласт, заполняя всю его строму.

Значительно реже растения запасают углеводы в форме моносахаридов, дисахаридов и/или олигосахаридов, сохраняемых в водных растворах в вакуоле. Соответственно клетки такой запасающей паренхимы тонкостенны, сильно вакуолизированы, а их пластидом представлен мелкими лейкопластами.

Отдельные виды высших растений запасают в семенах углеводы в форме гемицеллюлозы, откладываемой в клеточную стенку. Поэтому клетки запасающей паренхимы имеют очень толстые стенки с глубокими поровыми каналами (см. рис. 127, *Е*).

Некоторые растения запасают белки в семенах, реже — в вегетативных органах. У одних из них клетки запасающей паренхимы накапливают белки в паракристаллической форме в строме специализированных пластид — *протеинопластов*. У других — местом отложения белка служат вакуоли запасающих клеток (рис. 128). В этом случае клетки сильно вакуолизированы, но имеют не одну центральную вакуоль, а много мелких, рассеянных по всей цитоплазме вакуолей. После поступления в такую вакуоль белка она обезвоживается, белок осаждается в виде аморфной или кристаллической массы, плотно охваченной тонопластом, и образуется *алейроновое зерно*. При последующей гидратации алейроновое зерно вновь преобразуется в вакуоль.

Большинство растений в запасающей паренхиме семян накапливает жиры. Хотя липидный обмен сосредоточен в пластидах, запасание жиров осуществляют находящиеся в гиалоплазме *сферосомы* (см. рис. 128), отшнуровывающиеся от гладкого эндоплазматического ретикулума. В зависимости от соотношения насыщенных и ненасыщенных кислот в молекулах липидов в сферосоме содержится жидкий (масло) или твердый жир.

Многие виды, населяющие засушливые районы, имеют *водоносную паренхиму* из крупных сильно вакуолизированных тонкостенных клеток. Они удерживают воду в вакуолях благодаря высокой сосущей силе клеточного сока, обеспечиваемой повышенным содержанием в нем водорастворимых низкомолекулярных органических соединений. Во многих случаях в состав такой ткани входят *слизевые клетки*, выделяющие слизь в пространство между клеточной стенкой и отходящим от нее протопластом. Иногда слизь проникает и в меж-

клетники. Она состоит из высокополимерных углеводов, молекулы которых слагают мицеллы. Благодаря высокой гидрофильности слизь накапливает и прочно удерживает между мицеллами большое количество воды.

У ряда видов воду запасает склеренхима, отличающаяся от обычной механической тем, что ее сильно вакуолизированные протопласты остаются живыми. Они удерживают воду в вакуоле посредством повышенной сосущей силы клеточного сока, возникающей благодаря упругости клеточных стенок. Поскольку протопласт прочно соединен со стенкой, то уменьшение его объема при обезвоживании вызывает деформацию стенок, их прогибание внутрь клетки. Толстые одревесневшие стенки склеренхимных клеток очень жесткие, и даже при высоком отрицательном давлении в вакуоле они сохраняют свою форму, удерживая протопласт в растянутом состоянии. Тем самым они не позволяют ему и находящейся в нем вакуоле уменьшиться в объеме, чем и удерживают воду в клетке. Клетки запасающей воду склеренхимы прозенхимные и потому объем их невелик. Из-за этого они могут накопить значительно меньше воды, чем клетки водоносной паренхимы. Тем не менее, например, у саксаула (*Haloxylon* sp.) свыше 80 % запасенной воды содержится именно в склеренхиме, выполняющей ствол, а не в водоносной паренхиме кортекса ассимилирующих однолетних веточек.

### 2.3.2.8. Секреторные ткани

Под этим названием объединяют ткани и другие структуры, выполняющие существенно различающиеся функции. Общее для них то, что они продуцируют, накапливают и/или выделяют вещества, окончательно исключаемые из метаболизма. Такие вещества могут возникать на разных этапах метаболизма, и их выключение из обмена веществ имеет разный биологический смысл. Можно различить три типа исключения веществ из метаболических циклов.

Элиминация *рекретов* и *экскретов* освобождает организм от вредных или избыточно поглощенных веществ, а также от ядовитых продуктов расщепления метаболитов. Многие *секреты* тоже ядовиты для растения, но они служат для его защиты от фитофагов или патогенов, извлечения питательных веществ из субстрата и тому подобного. Поэтому растение, как правило, специально синтезирует их в особых метаболических циклах. Такие соединения называют *вторичными метаболитами*. В некоторых случаях растения секретируют первичные метаболиты[1].

Однако строение секреторных структур коррелирует в основном не с этими особенностями, а с химической природой веществ и с тем, накапливают-

[1] Биологическое значение секреции понятно далеко не всегда. Так, выделение растворов сахаров нектарниками цветков обоснованно связывают с привлечением животных, переносящих пыльцу и обеспечивающих тем самым репродукцию растений. Однако секреция нектара известна и у ряда видов папоротников (орляка — *Pteridium aquilinum*), в жизненном цикле которых нет стадии опыления. Предполагают, что у них таким образом элиминируются избыточные ассимиляты, возникающие из-за того, что работу пигментных комплексов фотосинтеза невозможно остановить на свету без их значительного разрушения. В то же время избыток растворимых углеводов может сильно нарушить метаболизм клетки. Поэтому выведение их из тела растения через нектарники на вегетативных органах биологически скорее соответствует экскреции, а не секреции.

ся ли они в клетке или выделяются за ее пределы. Клетки, выделяющие вещества, принято называть *железистыми*.

**Рекреторные структуры.** Наиболее распространенный тип рекреторных структур — ***гидатоды***, выделяющие из организма капельно-жидкую воду. Тем самым они обеспечивают интенсивный ток воды по ксилеме при низкой транспирации, что важно для эффективного транспорта поглощенных минеральных веществ, растворенных в ксилемном соке. Существуют два типа гидатод (рис. 129). Гидатоды первого типа — производные протодермы, представленные группами эпидермальных клеток (у ряда папоротников и семенных растений) или обычно однорядными трихомами из одной или нескольких клеток. Выделяющие воду клетки имеют тонкую стенку, крупные ядро и вакуоли, оптически плотную цитоплазму и покрыты тонкой кутикулой, через разрывы которой вода выделяется из растения. В большинстве случаев в трихоме имеется только одна выделяющая воду клетка, занимающая терминальное положение. Остальные клетки трихомы проводят к ней воду по эндопласту. Соответственно они сообщаются многочисленными плазмодесмами, сильно вакуолизированы, их стенки более толстые, а иногда значительно утолщены, в них откладываются ламеллы суберина, препятствующие растеканию выделяемой

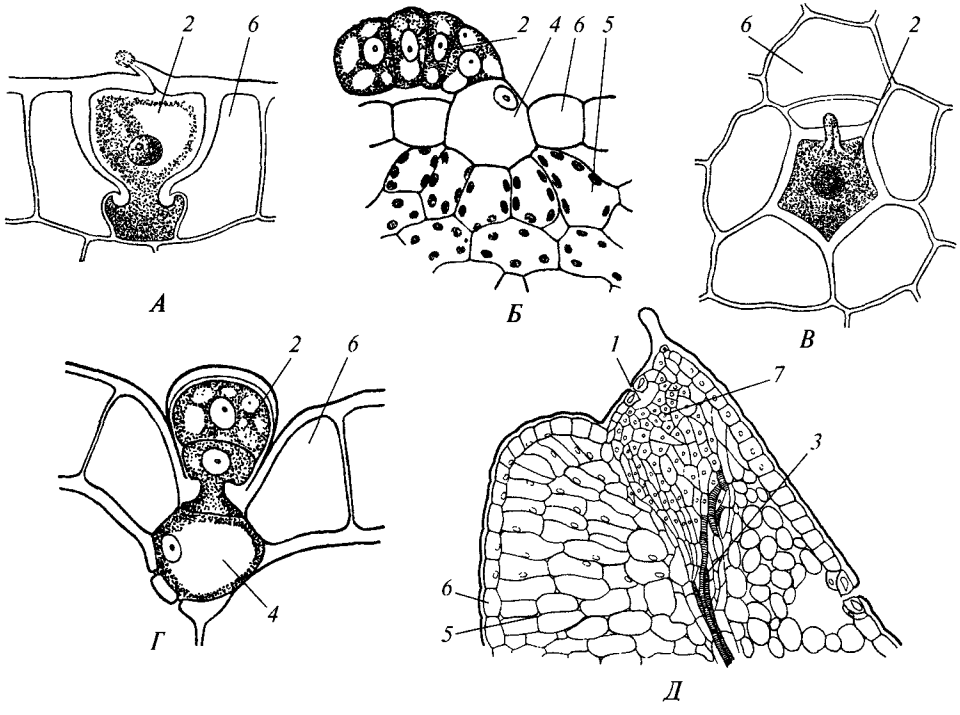



Рис. 129. Гидатоды на срезе (*А*, *Б*, *Г*, *Д*) и с поверхности эпидермы (*В*) (по Б. Каусманну, 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А*, *В* — у гонокариума грушевидного (*Gonocaryum pyriforme*); *Б* — у фасоли многоцветковой (*Phaseolus multiflorus*); *Г* — у перца черного (*Piper nigrum*); *Д* — у камнеломки язычковой (*Saxifraga lingulata*); *1* — водяное устьице; *2* — гидатода; *3* — ксилема; *4* — собирающая клетка гидатоды; *5* — хлоренхима; *6* — основная клетка эпидермы; *7* — эпитема

воды по апопласту фрагмобластемы; кутикула, покрывающая эти клетки, также толще кутикулы на поверхности рекретирующей воду клетки. Базальная клетка трихомы связана многочисленными плазмодесмами с субэпидермальными клетками; ее часто называют *собирающей клеткой*.

Гидатоды второго типа состоят из специализированной ткани *эпитемы*, дифференцирующейся субэпидермально из основной меристемы, и участка измененной эпидермы снаружи от нее, в котором развиты особые *водяные устьица* (см. рис. 129, *Д*). Они состоят из более крупных, чем у обычных устьиц, замыкающих клеток, не способных изменять форму при изменении тургора. Вследствие этого апертура водяного устьица постоянно широко открыта. У некоторых видов замыкающие клетки водяного устьица отмирают и иногда отпадают. Подустьичная полость у водяного устьица выстлана слоем плотно сомкнутых тонкостенных сильно вакуолизированных клеток эпитемы, которые изолируют ее от системы межклетников и активно выделяют в полость воду. Благодаря такому строению рекретируемая вода не растекается по межклетникам тела растения, а вытекает наружу через широко раскрытую апертуру. Остальные клетки эпитемы, также тонкостенные и сильно вакуолизированные, располагаются рыхло и передают воду по эндопласту от трахеальных элементов подходящей к гидатоде ксилемы к клеткам, выделяющим воду в подустьичную полость.

***Солевыделяющие структуры*** (рис. 130) у населяющих засоленные почвы растений представлены *головчатыми трихомами* или *солевыми железками*. Строго говоря, трихомы сами не выделяют соли, а накапливают их в крупной вакуоле терминальной клетки. Со временем терминальная клетка отмирает, высыхает и опадает с растения вместе с накопленными в ней солями. Солевые железки разных типов — многоклеточные производные эпидермы, которые осуществляют рекрецию растворов солей только в живом состоянии. Их клетки сильно вакуолизированы, содержат мощно развитый хондриом и имеют многочисленные плазмодесмы, связывающие их друг с другом и с клетками смежных тканей. Клетки солевой железки получают по эндопласту раствор солей из окружающих железку клеток и активно выделяют его через плазмалемму. Суберинизация клеточных стенок, которыми железка граничит с другими тканями, не дает раствору солей растекаться по апопласту. Поэтому раствор по тонким участкам наружной стенки просачивается под кутикулу и через ее разрывы выводится наружу.

**Секреторные структуры.** Всем секретирующим клеткам свойствен полный набор клеточных органелл. У них мощно развит хондриом, обеспечивающий энергией синтез и выведение секрета, а пластидом представлен немногочисленными мелкими лейкопластами. Клетки, продуцирующие полисахариды (слизи), имеют сильно развитый аппарат Гольджи, клетки, образующие терпены (эфирные масла и смолы), — агранулярный эндоплазматический ретикулум, а клетки, синтезирующие белковый секрет, — гранулярный ретикулум. В одних случаях синтезированный секрет остается внутри клетки, в крупной вакуоле, а в других — или выводится за пределы протопласта путем экзоцитоза (*эккриновая секреция*), или высвобождается в результате автолиза железистой клетки (*голокриновая секреция*).

Наружные секреторные структуры. ***Железистые трихомы*** состоят из одноклеточной или однорядной ножки и железистой головки из одной или

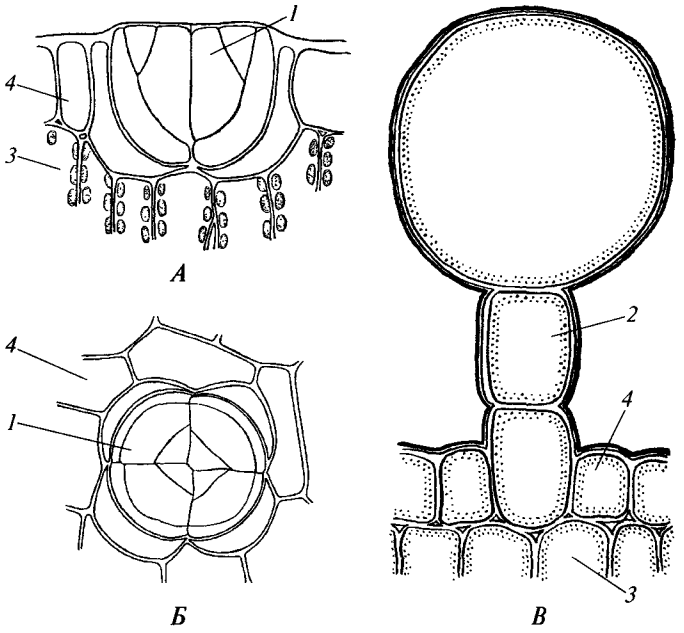



Рис. 130. Солевыделяющие структуры (по В. Ф. Раздорскому, 1949; ориг.).

Солевая железка свинчатки щавелелистной (*Plumbago lapathifolia*) на срезе эпидермы (*А*) и в плане (*Б*), трихома лебеды седой (*Atriplex cana*) на срезе эпидермы (*В*): *1* – железка; *2* — трихома; *3* — хлоренхима; *4* — эпидерма

нескольких клеток (рис. 131, *А—Е*). Чаще всего такие трихомы синтезируют эфирные масла, а у некоторых видов — слизь, расщепляющие белки ферменты (у плотоядных растений) или нектар (раствор низкомолекулярных сахаров). В наружные стенки клетки ножки, примыкающей к головке, откладывается суберин, препятствующий растеканию выделяемого секрета по апопласту. Поэтому он накапливается в железистой головке под отслаивающейся кутикулой. Под давлением накапливающегося секрета или под внешним механическим воздействием кутикула разрывается, и секрет выделяется во внешнюю среду. Эфирномасляные железистые трихомы после разрыва кутикулы и высвобождения секрета отмирают, а слизевые и пищеварительные трихомы остаются живыми.

***Железки*** (рис. 131, *Ж*, *З*) состоят из *эпителия*, дифференцирующегося из протодермы и обычно сложенного вытянутыми перпендикулярно поверхности органа клетками, которые осуществляют эккриновую секрецию. Эпителий может располагаться в плоскости эпидермы, но в большинстве случаев он покрывает локальное разрастание субэпидермальной ткани — эмергенец, к которому подходит тяж проводящих тканей. У некоторых видов железка внешне сходна с головчатой трихомой. В нектарниках определенных типов в железистую ткань дифференцируется не только протодерма, но и основная меристема, вследствие чего развивается многослойный массив железистых клеток. Нектарники некоторых видов структурно сходны с гидатодами. Секрет эфирномасляных железок сначала скапливается под отслаивающейся кутикулой, а секрет нектарных, слизевых и смоляных железок, по-видимому, сразу выделяется наружу через разрывы кутикулы эпителия.

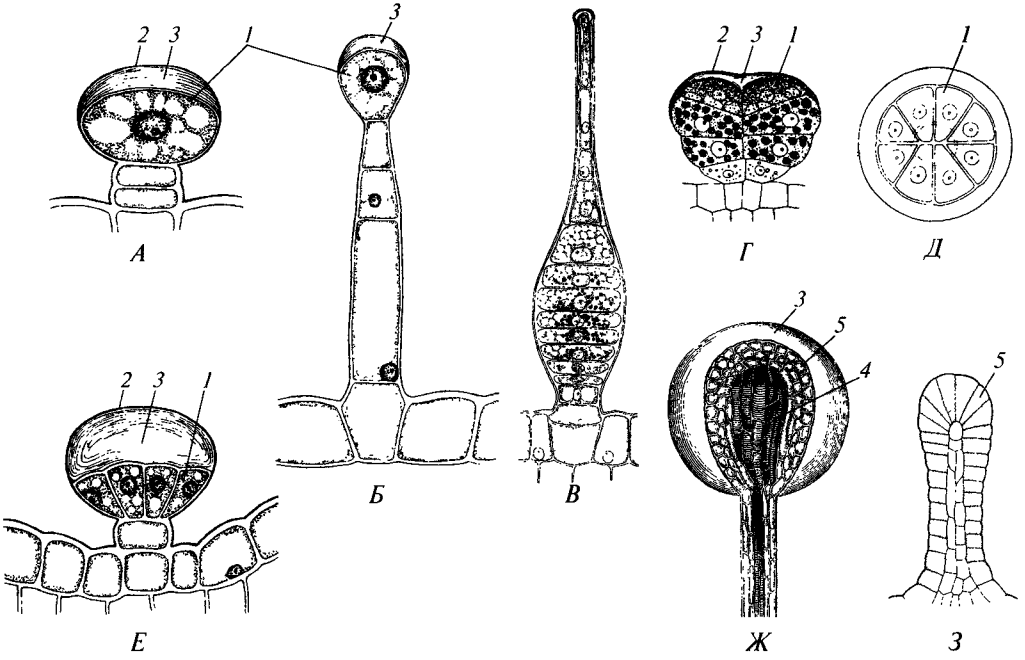



Рис. 131. Железистые трихомы (*А—Е*) и железки (*Ж—З*) с поверхности (*Д*) и на срезе (остальные) (по А. Кернеру фон Марилауну, 1903; Б. Каусманну, 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — железистая клетка; *2* — кутикула; *3* — секрет; *4* — трахеальные элементы; *5* — эпителий

Внутренние секреторные структуры. ***Секреторные идиобласты*** могут развиваться в любых тканях. У высших растений наиболее обычны таннионосные, эфирномасляные и слизевые клетки. *Таннионосные* клетки накапливают таннин в вакуоле. У *эфирномасляных* клеток развивается глубокая инвагинация плазмалеммы, полость которой заполняется секретом (рис. 132). Одновременно на клеточную стенку изнутри откладывается суберин, предотвращающий растекание секрета за пределы полости клетки. При накоплении большого количества масла протопласт идиобласта дегенерирует. *Слизевые* клетки также накапливают слизь вне протопласта между стенкой и отходящей от нее плазмалеммой. Они остаются живыми и у некоторых видов со временем образуют новую стенку, отделяющую слизевую массу от протопласта; у большинства видов протопласт отграничен от слизи плазмалеммой. У некоторых видов слизь через разры-

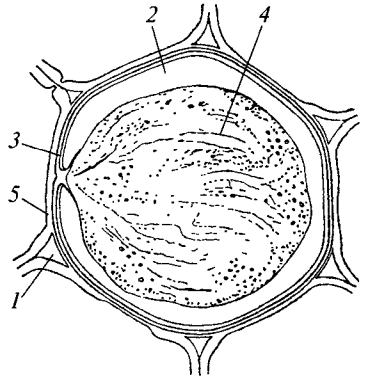



Рис. 132. Эфиромасляный идиобласт копытня европейского (*Asarum europaeum*) (по Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — межклетник; *2* — протопласт; *3* — плазмалемма; *4* — секрет; *5* — клеточная стенка

вы стенок клеток проникает в межклетники, и формируются крупные слизевые *вместилища*.

Внеклеточные ***вместилища выделений*** (рис. 133) могут содержать эфирные масла, смолы или слизь. *Лизигенные* вместилища развиваются на месте групп клеток при голокриновой секреции. Они более или менее сферические и не имеют четких стенок. *Схизогенные* вместилища образуются путем расхождения клеток, которые дифференцируются в клетки *эпителия*, составляющего мор-

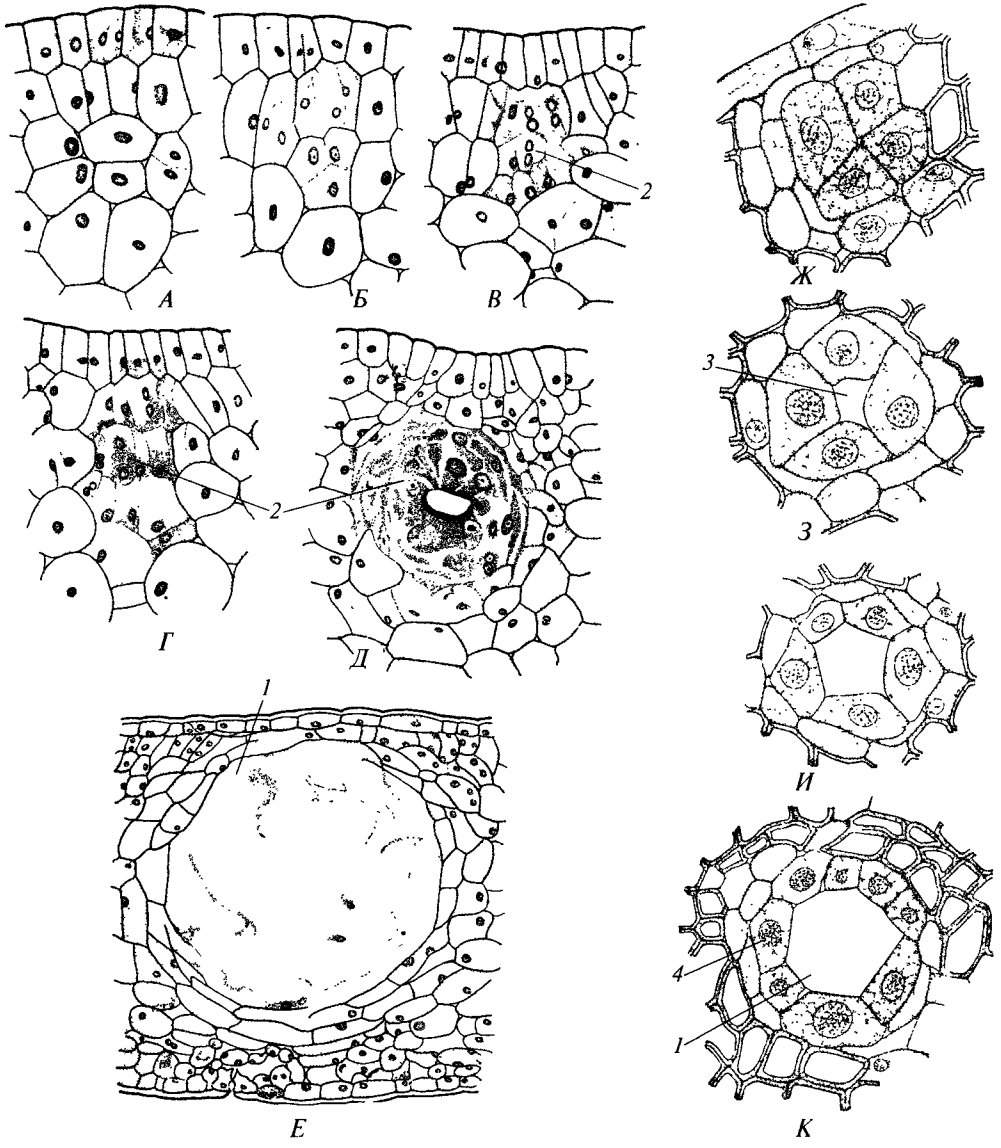



Рис. 133. Развитие лизигенного (*А—Е*) вместилища у цитрона (*Citrus medica*) и схизогенного (*Ж—К*) вместилища у сосны (*Pinus* sp.) (по Б. Кауссманну, 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — вместилище; *2* — лизирующиеся клетки; *3* — межклетник; *4* — эпителий

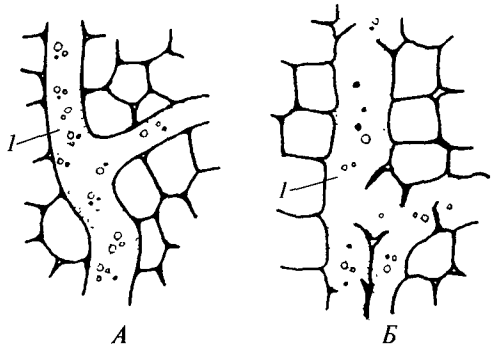



Рис. 134. Нечленистый (*А*) и членистый (*Б*) млечники (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*1* — млечник

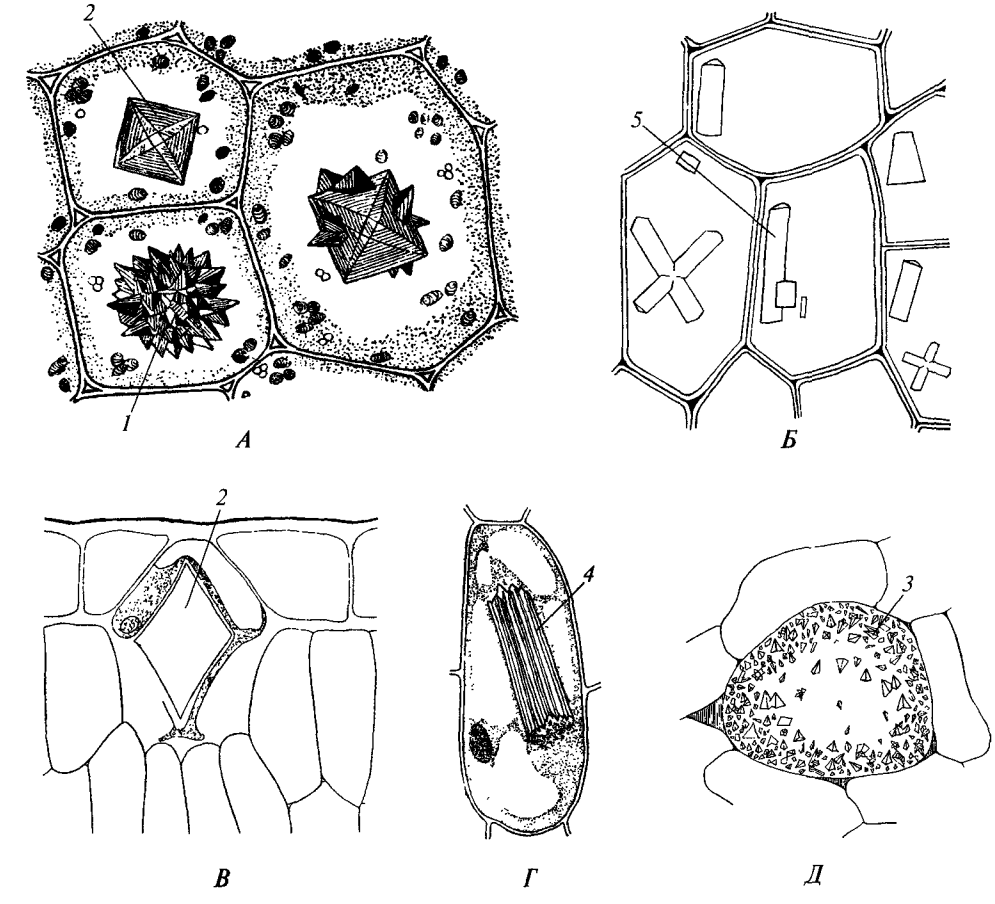



Рис. 135. Кристаллоносные клетки (по Ф. Н. Крашенинникову, 1937; Б. Каусманну, 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А* — одиночные кристаллы и друзы в клетках бегонии (*Begonia manicata*); *Б* — одиночные кристаллы, стилоиды и крестообразные сростки кристаллов в клетках лука репчатого (*Allium cepa*); *В* — одиночный кристалл, окруженный клеточной стенкой в клетке цитрона (*Citrus medica*); *Г* — рафиды в клетке гиацинта (*Hyacinthus* sp.); *Д* — кристаллический песок в клетке красавки (*Atropa belladonna*); *1* — друза; *2* — одиночный кристалл; *3* — кристаллический песок; *4* — рафиды; *5* — стилоид

фологически оформленную стенку вместилища. Эпителиальные клетки секретируют по эккриновому типу. Чаще всего схизогенные вместилища имеют вид длинных трубок и называются *ходами*.

Особую разновидность идиобластов представляют ***млечники*** (рис. 134), накапливающие секрет в вакуоле, часто в виде гидрофобных капель, взвешенных в клеточном соке. *Нечленистый* млечник представляет собой одну гигантскую многоядерную клетку в виде ветвящейся трубки. Такие клетки дифференцируются в числе одной или немногих на самых ранних стадиях развития растения, когда оно целиком состоит из меристемы. Впоследствии они растут интрузивно сквозь формирующиеся ткани, пронизывая все тело растения. При этом в них идут кариокинезы, поддерживающие ядерно-плазменное отношение. *Членистый* млечник представляет собой однорядные разветвленные тяжи из многих цилиндрических клеток. В ходе дифференциации такого млечника стенка между его смежными клетками растворяется, а их протопласты и вакуоли соединяются. Тип млечника, как правило, характерен для целых семейств, но у некоторых видов развиваются млечники обоих типов.

**Экскреторные структуры.** К этому типу структур относят ***кристаллоносные*** клетки (рис. 135), обеспечивающие выведение из метаболизма щавелевой кислоты, переводя ее в нерастворимый оксалат кальция. Он кристаллизуется в форме моно- или дигидрата в вакуоле кристаллоносной клетки с образованием одиночных кристаллов разного вида, друз, палочковидных стилоидов, игловидных рафид или кристаллического песка (многочисленные мелкие кристаллы). После отложения оксалата кальция кристаллоносная клетка отмирает. Иногда ее стенки разрываются, и кристаллы оказываются в межклетнике.

## 2.3.2.9. Основная паренхима

Значительный объем тела растения занимают более или менее изодиаметрические клетки без какой бы то ни было четкой функциональной специфики. Чаще всего это тонкостенные неодревесневшие клетки (рис. 136). Однако в ряде случаев в определенных участках тела их стенки со временем несколько утолщаются и одревесневают, вследствие чего в них становятся заметными простые поры. В одних случаях клетки отмирают, в других — остаются живыми и содержат крупную вакуоль и постенный слой цитоплазмы с полным набором клеточных органелл. Пластидом представлен лейкопластами или сравнительно малочисленными мелкими хлоропластами со слаборазвитыми гранами. Состоящую из таких клеток ткань, не обладающую ярко выраженной морфолого-функциональной спецификой, обозначают как *основная паренхи́ма*.

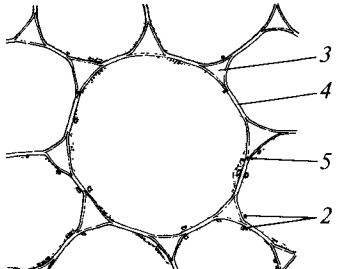



Рис. 136. Паренхима кукурузы (*Zea mays*) (по В. Браунс, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):
*1* — вакуоль; *2* — лейкопласт; *3* — межклетник; *4* — клеточная стенка; *5* — цитоплазма; *6* — ядро

# ГЛАВА 3
# АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

## 3.1. КОРЕНЬ

### 3.1.1. Формирование первичной структуры корня

**Апекс.** Апикальная меристема корня занимает дистальную часть *зоны роста*, под корневым чехликом. Эту зону нередко называют *зоной клеточных делений*. Бóльшую ее часть составляют активно делящиеся клетки, окружающие *покоящийся центр* из меристемных инициалей, число и расположение которых специфичны для разных групп высших растений (рис. 137). У большинства сосудистых споровых растений в апексе корня находится единственная инициаль, хорошо отличающаяся от окружающих ее клеток (см. рис. 137, *А*). Она более крупная, сильнее вакуолизирована и имеет форму тетраэдра, обращенного вершиной к основанию корня. Инициаль последовательно отделяет таблитчатые клетки параллельно каждой из четырех своих граней.

Клетки, отделяющиеся со стороны основания тетраэдра, в ходе преимущественно продольных делений производят ткань корневого чехлика. Клетки, отделяющиеся по боковым граням тетраэдра, формируют клеточный материал трех секторов корня. Их первые деления происходят косо поперечно и перпендикулярно плоскости предыдущего деления, намечая границу между двумя будущими анатомо-топографическими зонами — *стелой* (*центральным цилиндром*) и окружающим ее *ко́ртексом*.

У некоторых сосудистых споровых и у семенных растений инициалей несколько, по форме и размерам почти не отличающихся от своих производных. Их удается надежно выявить лишь после специальной обработки и окраски меристемных клеток. У споровых, голосеменных и немногих покрытосеменных растений инициали располагаются однослойной поперечной пластинкой из 3—10 клеток (см. рис. 137, *Б*). В ходе делений поперечными перегородками они образуют базипетально производные клетки, образующие ткани стелы, а акропетально — производные, формирующие ткань корневого чехлика. При продольных делениях краевых инициалей пластинки возникают производные, из которых развиваются ткани кортекса.

У большинства покрытосеменных растений инициали располагаются тремя ярусами по 1—3 клетки в каждом. Инициали дистального яруса в корнях однодольных и некоторых двудольных растений производят только ткань корневого чехлика и называются *калиптрогеном* (рис. 137, *В*). В корнях остальных двудольных растений они дают начало как ткани корневого чехлика, так и ризодерме. Поэтому их называют *дерматокалиптрогеном* (рис. 137, *Г*). Меристемные производные проксимального яруса составляют занимающую центральное положение *плерому*, а производные среднего яруса — окружающую ее *периблему*. Эти структуры называют *гистогенами*. Впоследствии плерома дифференцируется в ткани стелы, а из периблемы развиваются ткани кортекса.

**Чехлик.** Корневой чехлик устроен однообразно у всех высших растений. Он сложен живыми тонкостенными паренхимными клетками (рис. 138). Клетки

центральной зоны чехлика содержат крупные амилопласты, заполненные крахмалом, и составляют *колумеллу*. Клетки колумеллы располагаются продольными рядами, наиболее четкими в корнях с однослойной пластинкой меристемных инициалей (см. рис. 137, *Б*).

Крахмал в клетках колумеллы не является запасным, так как он не расходуется даже при длительном голодании растения. Принято думать, что тяжелые заполненные крахмалом амилопласты в клетках колумеллы представляют собой *статолиты*, позволяющие корню определять направление силы тяжести по их относительному положению в клетке и корректировать направление апикального роста. Однако сами клетки колумеллы изменить направление апикального роста корня не могут, так как оно зависит от делений и растяжения базипетальных производных апикальной меристемы. Поэтому для регуляции направления роста корня необходимо взаимодействие между удаленными друг

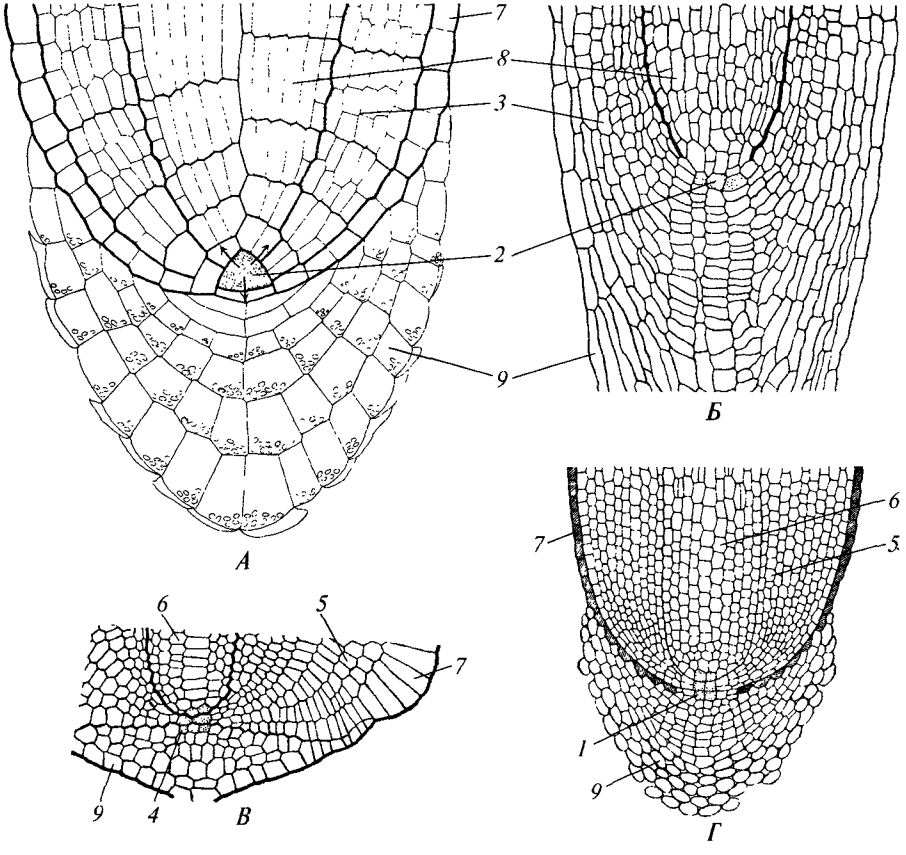



Рис. 137. Апикальная меристема корня на продольном срезе (по Ван-Тигему, 1901; Ф. Н. Крашенинникову, 1937; Б. Хуберу, 1961; Н. С. Воронину, 1964, с изменениями):

*А* — хвощ полевой (*Equisetum arvense*); *Б* — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*); *В* — понтедерия сердцевидная (*Pontederia cordata*); *Г* — лютик едкий (*Ranunculus acris*); *1* — дерматокалиптроген; *2* — инициаль/и; *3* — кортекс; *4* — калиптроген; *5* — периблема; *6* — плерома; *7* — ризодерма; *8* — стела; *9* — чехлик

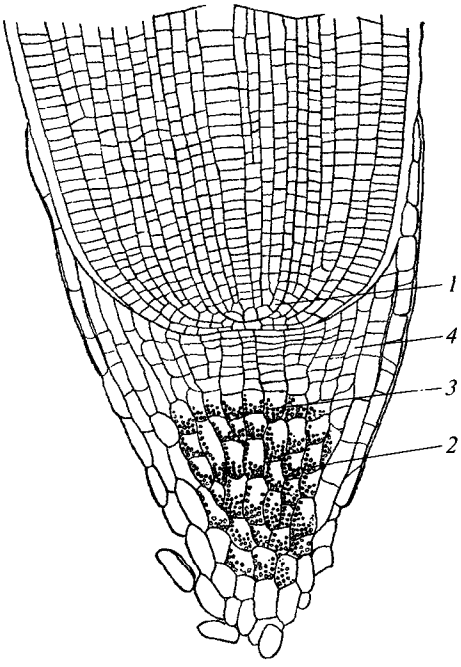



Рис. 138. Кончик корня ячменя обыкновенного (*Hordeum vulgare*) на продольном срезе (по В. Ф. Раздорскому, 1949):

*1* — апикальная меристема; *2* — амилопласты; *3* — колумелла; *4* — чехлик

от друга клетками колумеллы чехлика и зоны роста за покоящимся центром. О характере такого взаимодействия почти ничего не известно.

Поверхностные клетки корневого чехлика продуцируют слизь и органические кислоты. Они отслаиваются от чехлика вследствие лизиса пектиновых межклеточных пластинок и ослизнения стенок. У ряда видов подобные изменения претерпевают только внутренние стенки, и поверхностные клетки отделяются слоями. Слущенные клетки в течение некоторого времени остаются живыми, продолжая образовывать слизь и кислоты, а затем претерпевают автолиз. Высвобождающиеся при этом слизь и кислоты способствуют частичному растворению минералов и переводу их в доступную растению форму. Кроме того, в результате автолиза клеток чехлика в субстрат выделяются биологически активные вещества, способствующие развитию специфических бактерий и микроскопических грибов, жизнедеятельность которых облегчает растению усвоение некоторых веществ.

Вследствие слущивания периферийных клеток и отложения новых клеток апикальной меристемой клеточный состав корневого чехлика постоянно обновляется, через него идет непрерывный «поток» клеток. При этом размеры и форма чехлика остаются постоянными, являя пример *динамической устойчивости* структуры, основанной на постоянной смене ее компонентов.

**Зона растяжения клеток.** Зона растяжения клеток примыкает к апикальной меристеме корня (рис. 139, *А*). В отличие от последней она не прикрыта корневым чехликом. В этой зоне интенсивность клеточных делений резко снижается, но происходит рост клеток растяжением, преимущественно продольный, особенно сильный в средней части зоны. К базипетальному концу зоны продольный рост постепенно ослабевает и прекращается.

Уже на апикальном конце зоны растяжения клеток хорошо выражена поверхностная пластинчатая меристема (см. рис. 139, *В*). На протяжении зоны она дифференцируется в ризодерму. Одновременно один или несколько слоев клеток под развивающейся ризодермой преобразуются в экзодерму, а самый внутренний слой кортекса — в эндодерму. Между экзодермой и эндодермой формируется основная паренхима из рыхло расположенных клеток; у водных и болотных растений вместо кортикальной паренхимы развивается аэренхима.

В стеле непосредственно из апикальной меристемы корня развивается тяж прокамбия, занимающий почти весь поперечник стелы за исключением одного слоя клеток, прилежащих к эндодерме. Этот слой представляет собой *перицикл* — наружную анатомо-топографическую подзону стелы. Его клетки дифференцируются в паренхиму.

Чуть отступя от зоны клеточных делений прокамбий начинает превращаться в проводящие ткани. Они развиваются с разной скоростью. Почти вплотную к зоне делений под перициклом дифференцируются элементы протофлоэмы (см. рис. 139, *В*). Сформировавшиеся элементы метафлоэмы появляются в сред-

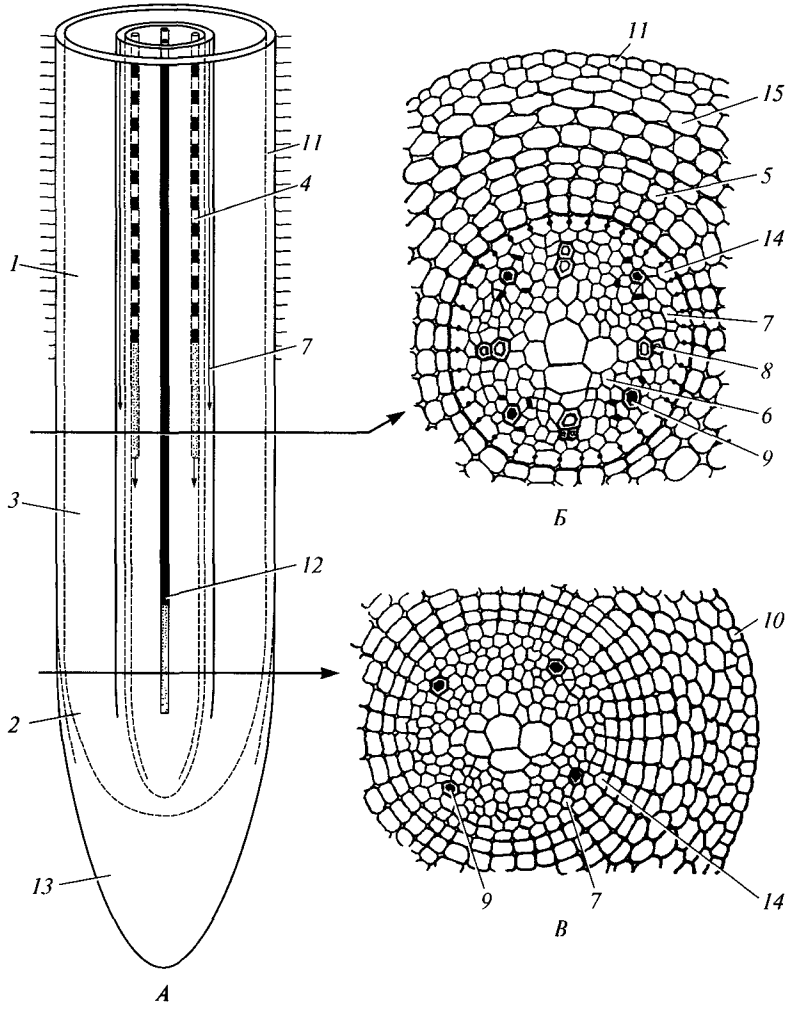



Рис. 139. Дистальные зоны корня (*А*) и строение зоны растяжения на поперечных срезах (*Б*, *В*) (по К. Эсау, 1969; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*1* — зона всасывания; *2* — зона делений клеток; *3* — зона растяжения; *4* — ксилема; *5* — кортикальная паренхима; *6* — метафлоэма; *7* — перицикл; *8* — протоксилема; *9* — протофлоэма; *10* — пластинчатая меристема; *11* — ризодерма; *12* — флоэма; *13* — чехлик; *14* — эндодерма; *15* — экзодерма

ней части зоны растяжения, ближе к центру корня. Таким образом, протофлоэма занимает *экзархное* положение снаружи от метафлоэмы. Раннее развитие флоэмы вблизи апикальной меристемы позволяет эффективно снабжать меристему пластическими веществами и энергией, необходимыми для интенсивных цитокинезов в зоне делений клеток.

Примерно на уровне дифференциации метафлоэмы, в средней части зоны растяжения появляются первые развитые трахеальные элементы протоксилемы. У всех сосудистых растений, кроме плаунов, они развиваются в нескольких местах внутри от перицикла, между участками, занятыми протофлоэмой (см. рис. 139, *Б*). У плаунов они дифференцируются также в нескольких местах, но в глубине прокамбиального тяжа. Появление функционирующих трахеальных элементов приходится на тот участок зоны корня, в котором клетки растут растяжением наиболее интенсивно и поэтому нуждаются в большом количестве воды на свой рост.

Метаксилема дифференцируется базипетальнее, у границы зон растяжения и всасывания. Она развивается от каждого тяжа протоксилемы к центру корня, вследствие чего протоксилема оказывается снаружи от метаксилемы (рис. 140), т.е. в *экзархном* положении.

**Первичное строение корня.** Первичные структуры корня наиболее полно представлены в ***зоне всасывания*** (см. рис. 140). На поверхности корня здесь находится функционирующая ризодерма, в зависимости от вида гладкая или несущая корневые волоски. В корнях семенных растений под ризодермой располагается экзодерма с поясками Каспари на антиклинальных стенках клеток, одно-, двухслойная у голосеменных и двудольных растений (см. рис. 140, *А*) и обычно более толстая (до 8 слоев клеток) — у однодольных. Принято ду-

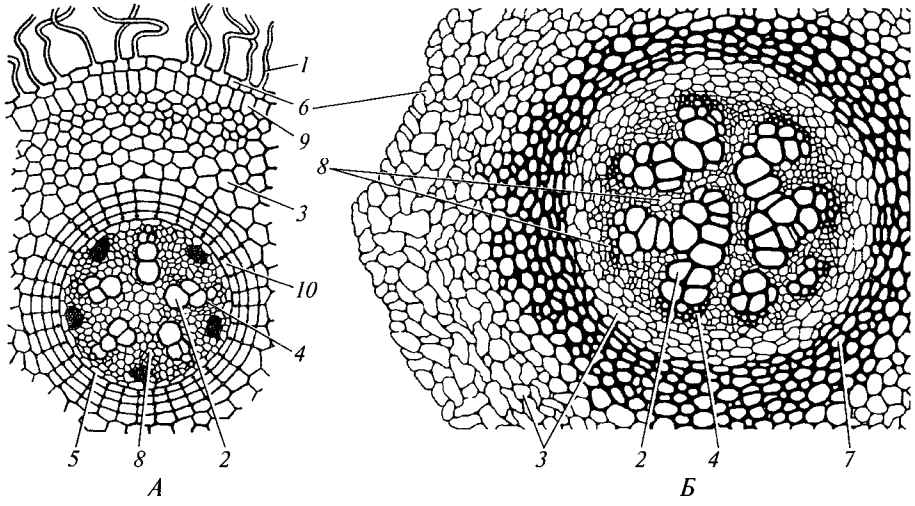



Рис. 140. Первичное строение корня в зоне всасывания у двудольного растения (*А*) и плауна (*Lycopodium* sp.) (*Б*), поперечные срезы (по Ф.Н.Крашенинникову, 1937; К.Симмонсу, с изменениями):

*1* — корневой волосок; *2* — метаксилема; *3* — кортикальная паренхима; *4* — протоксилема; *5* — перицикл; *6* — ризодерма; *7* — склеренхима; *8* — флоэма; *9* — экзодерма; *10* — эндодерма

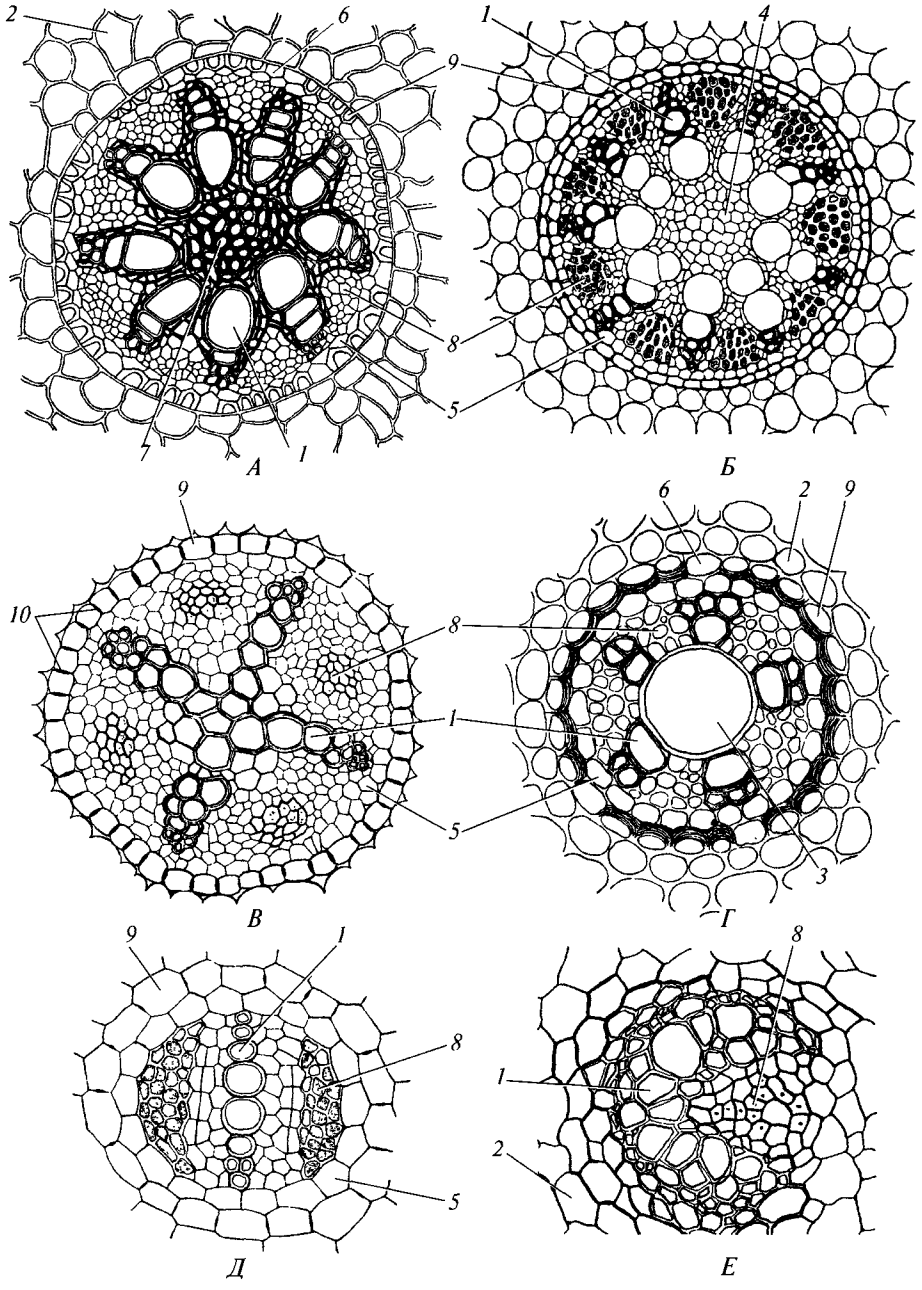



Рис. 141. Разнообразие стел корня, поперечные срезы (по Ф. Н. Крашенинникову, 1937; И. П. Бородину, 1938; С. Р. Майорову, 1992):

*А* — полиархный пучок со склеренхимной сердцевиной у чемерицы белой (*Veratrum album*); *Б* — полиархный пучок с паренхимной сердцевиной у аира болотного (*Acorus calamus*); *В* — тетрархный пучок у лютика (*Ranunculus* sp.); *Г* — пентархный пучок у лука (*Allium ascalonicum*); *Д* — диархный пучок у свеклы (*Beta vulgaris*); *Е* — монархный пучок у плаунка топяного (*Lycopodiella inundata*); *1* — ксилема; *2* — кортикальная паренхима; *3* — трахеальный элемент метаксилемы; *4* — сердцевинная паренхима; *5* — перицикл; *6* — пропускная клетка; *7* — склеренхима; *8* — флоэма; *9* — эпидерма, *10* — пояски Каспари

мать, что у споровых растений экзодермы нет (см. рис. 140, *Б*), хотя и у них под ризодермой развита ткань из плотно сомкнутых клеток со слабо утолщенными стенками. Паренхима или аэренхима занимает основной объем кортекса. У плаунообразных кортекс нечетко отграничен от стелы (см. рис. 140, *Б*). У остальных высших растений внутренний слой кортекса дифференцирован в хорошо заметную эндодерму (рис. 141, *А—Д*). На антиклинальных стенках клеток эндодермы развиты пояски Каспари (см. рис. 141, *Б*, *В*, *Д*), еще более четкие, чем в экзодерме.

Перицикл остается паренхимным и окружает комплекс полностью дифференцированных первичных проводящих тканей. У плаунов ксилема представлена анастомозирующими пластинами в толще цилиндра флоэмы (см. рис. 140, *Б*). Стелу с таким взаимным расположением проводящих тканей называют *плектостелой*. В корнях остальных растений ксилема обычно имеет вид ребристого цилиндра, а флоэма располагается не связанными друг с другом тяжами, проходящими в желобах ксилемного цилиндра (см. рис. 141, *А*; 142). Такой комплекс проводящих тканей называют *радиальным проводящим пучком*, а стела в целом специального названия не имеет.

Различают *полиархную ксилему* радиального пучка — с большим и, главное, непостоянным числом ребер ксилемного цилиндра (см. рис. 141, *А*, *Б*) и *олигоархную ксилему*, когда число ребер постоянно и не превышает 7 (см. рис. 141, *В—Д*)[1]. Если ребер два, то ксилема приобретает вид пластины, к которой с противоположных сторон примыкают по одному тяжу флоэмы (см. рис. 141, *Д*). Из вариантов олигоархной ксилемы наиболее обычны *диархная*, *триархная* и *тетрархная* (см. рис. 141, *В*) соответственно с 2, 3 и 4 ребрами ксилемного цилиндра. *Пентархная* (см. рис. 141, *Г*), *гексархная* и *гептархная* ксилема — редкие варианты, хотя и характерны для некоторых таксонов. Очень редко встречаются корни с *монархной* ксилемой (см. рис. 141, *Е*), в стеле которых проходят бок о бок по одному тяжу экзархных ксилемы и флоэмы.

В радиальных пучках с олигоархной ксилемой трахеальные элементы занимают основной объем ксилемы, причем в центре пучка обычно располагается наиболее широкопросветный элемент (см. рис. 141, *Г*). В радиальных пучках с полиархной ксилемой метаксилема сильно паренхиматизирована, и основной объем ксилемного цилиндра выполнен паренхимой, в которой рассеяны широкопросветные трахеальные элементы. У многих видов в центральной части пучка проводящих элементов вообще нет, и здесь можно выделить анатомо-топографическую подзону стелы — *сердцевину*, паренхимную у одних видов и склеренхимную у других (см. рис. 141, *А*, *Б*).

И в радиальном проводящем пучке, и в плектостеле между флоэмой и ксилемой располагается слой паренхимных клеток, который невозможно отнести ни к одной из проводящих тканей.

Основные особенности анатомического строения корня в зоне всасывания тесно связаны с ее функциональной спецификой.

Суберинизированные и лигнифицированные пояски Каспари в экзодерме и эндодерме одинаково перекрывают передвижение водных растворов по апопласту в радиальном направлении (см. рис. 142). Однако биологическое значение этого эффекта различно. Благодаря поясками Каспари экзодерма предотвраща-

[1] Нередко поли- или соответственно олигоархными называют сами радиальные пучки.

ет слабо контролируемое перемещение веществ между апопластом фрагмобластемы и окружающим корень субстратом. Вследствие этого в корень поступают только те вещества, которые избирательно пропускают или активно поглощают клетки ризодермы. В ризодерме они поступают в эндопласт и в виде водного раствора передаются по эндопласту через экзодерму, кортикальную паренхиму, эндодерму и перициклическую паренхиму к ксилеме. На всем пути в кортексе возможна некоторая утечка растворов в апопласт, но они не могут преодолеть экзодерму и вытечь обратно в субстрат.

Клетки паренхимы, контактирующие с проводящими элементами ксилемы, получают по эндопласту поглощенный ризодермой раствор и выделяют его в трахеальные элементы. Выделение раствора происходит активно с затратой энергии и создает избыточное давление в трахеальных элементах (*корневое давление*), когда не действует «верхний двигатель». Из трахеальных элементов раствор мог бы легко растекаться по апопласту корня, и энергоемкий механизм загрузки ксилемы в значительной степени работал бы вхолостую. Однако емкость апопласта в стеле мала, так как водопроницаемые стенки клеток здесь тонкие, а межклетников нет. Вытеканию же раствора в кортекс препятствуют пояски Каспари в эндодерме. В результате потери раствора при загрузке ксилемы минимизированы.

Избирательное поглощение веществ ризодермой — процесс энергоемкий, сопряженный с интенсивным снабжением ее богатыми энергией ассимилятами. Поэтому в зоне всасывания корня устанавливаются два мощных потока веществ по эндопласту через кортекс: воды с поглощенными из субстрата веществами от ризодермы в стелу и раствора ассимилятов из стелы в ризодерму. Чередование в радиальном пучке по радиусам ксилемы и флоэмы позволяет максимально «развести» эти встречные потоки. Плектостела корней плаунов — менее совершенная конструкция, так как ксилема в ней в значительной мере экранирована от кортекса флоэмой (см. рис. 140, *Б*).

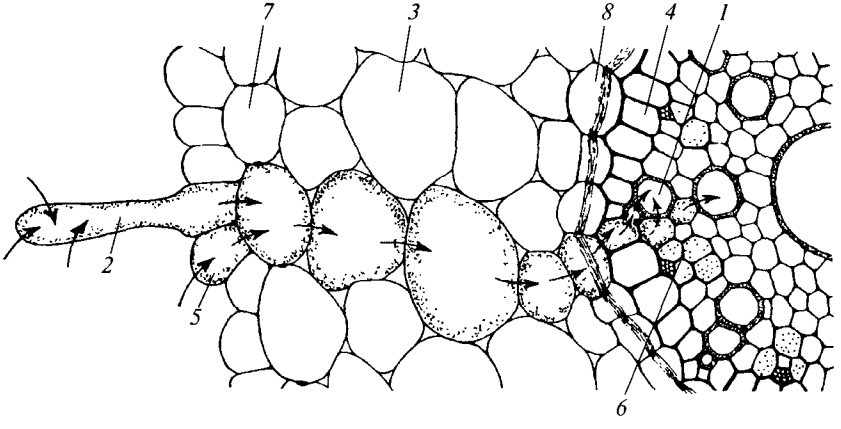



Рис. 142. Схема движения по корню поглощенного раствора от ризодермы до ксилемы радиального пучка (по К. Эсау, 1969):

*1* — ксилема; *2* — корневой волосок; *3* — кортикальная паренхима; *4* — перицикл; *5* — ризодерма; *6* — флоэма; *7* — экзодерма; *8* — эндодерма

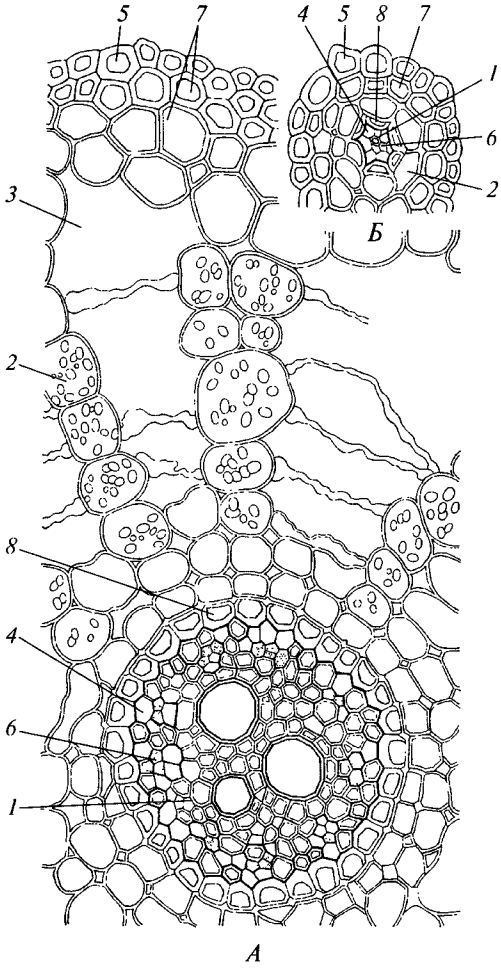



Рис. 143. Поперечные срезы скелетного (*А*) и сосущего (*Б*) корней осоки острой (*Carex acuta*) (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

*1* — ксилема; *2* — кортикальная паренхима; *3* — рексигенная воздухоносная полость; *4* — перицикл; *5* — ризодерма; *6* — флоэма; *7* — экзодерма; *8* — эндодерма

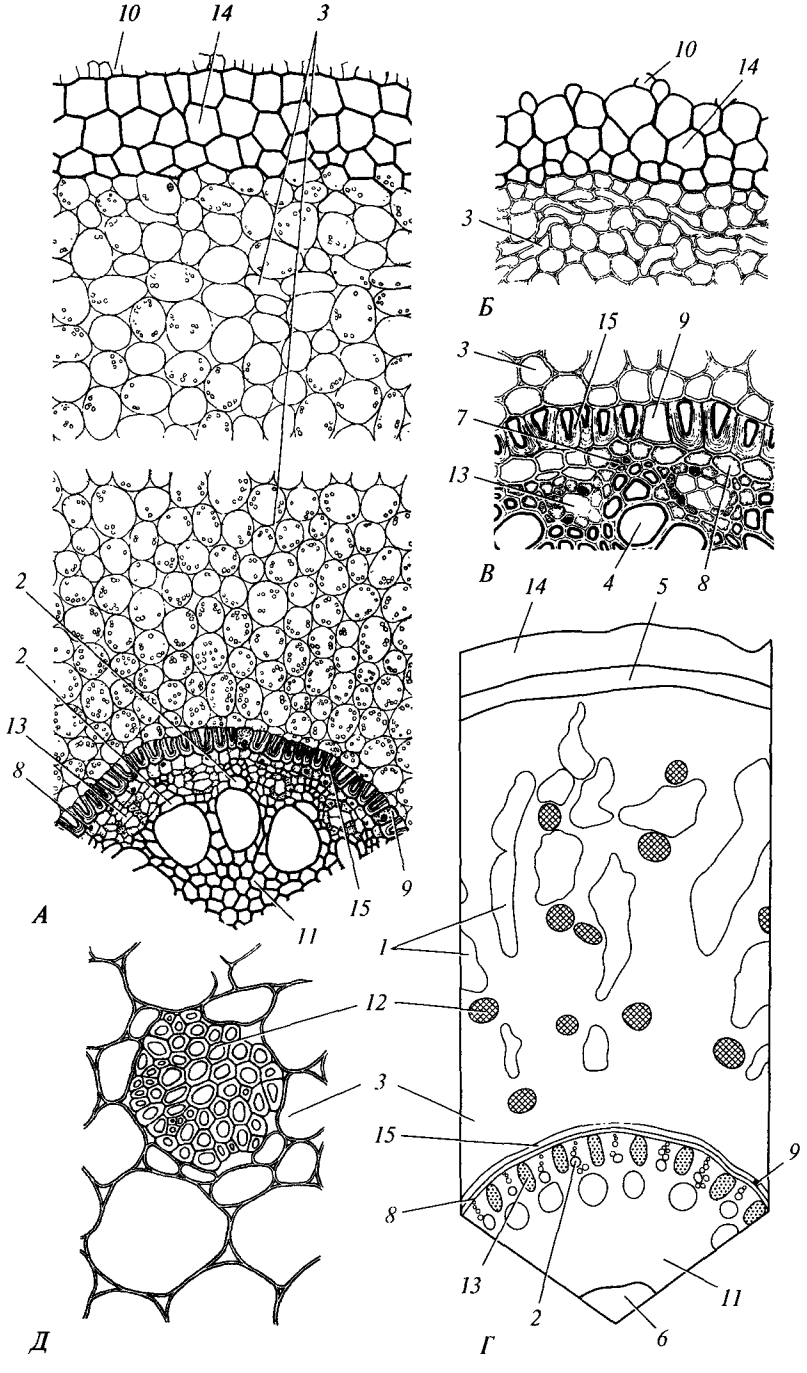
Различия в первичном анатомическом строении корней можно наблюдать не только у разных видов, но и в разных корнях одного и того же растения (рис. 143). Особенно глубокие различия свойственны многим однодольным растениям. Их эфемерные сосущие корни очень тонкие, у некоторых видов до 0,1 мм в диаметре, причем их кортекс сложен всего четырьмя слоями клеток: однослойными ризодермой, экзодермой, паренхимой и эндодермой. Благодаря этому до минимума сокращается протяженность радиального транспорта веществ через кортекс, а значит и сопротивление этому транспорту. В узкой стеле таких корней развивается радиальный пучок с олигоархной, а иногда — с монархной ксилемой (см. рис. 143, *Б*). Пропускная способность такого радиального пучка поэтому невелика, но, очевидно, достаточна для функционирования небольшого недолговечного корня.

Скелетные корни проводят не только поглощенные ими самими растворы, но и растворы, поступающие от растущих на них сосущих корней. Соответственно они значительно более толстые, с толстой стелой, в которой находится обладающий высокой пропускной способностью радиальный пучок с

Рис. 144. Строение скелетных корней ириса германского (*Iris germanica*) (*А—В*) и финика (*Phoenix dactylifera*) (*Г—Д*) в зоне проведения, поперечные срезы (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967; Р. П. Барыкиной и др., 1971; Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 1989):

*А* — общая анатомия корня; *Б* — строение экзодермы; *В* — строение эндодермы; *Г* — схема строения корня; *Д* — строение тяжа кортикальных волокон; *1* — воздухоносные полости; *2* — ксилема; *3* — кортикальная паренхима; *4* — метаксилема; *5* — одревесневшая кортикальная паренхима; *6* — сердцевинная паренхима стелы; *7* — протоксилема; *8* — перицикл; *9* — пропускная клетка; *10* — ризодерма; *11* — склеренхима; *12* — тяжи кортикальных волокон; *13* — флоэма; *14* — экзодерма; *15* — эндодерма

полиархной (до 30-архной) ксилемой. Кортекс скелетных корней также толстый, многослойный, причем экзодерма в толщину достигает 8 клеток. Вследствие этого ткани кортекса оказывают значительное сопротивление радиаль-



ному транспорту веществ, но обеспечивают лучшую изоляцию и защиту проводящей системы.

У двудольных и голосеменных анатомические различия между корнями одного растения обычно проявляются при их вторичном утолщении, а первичная структура практически одинакова. У плаунов корни утончаются при каждом разветвлении, что сопровождается упрощением их анатомической структуры. У остальных споровых растений корни ветвятся слабо, и разные корни одного растения анатомически почти не различаются.

В ***зоне проведения*** анатомическое строение корня у всех растений изменяется, особенно глубоко у корней голосеменных и двудольных, приобретающих вторичную структуру (см. раздел 3.1.2). Корни однодольных и споровых растений сохраняют первичное строение (рис. 144). У них отмирает и разрушается ризодерма. У однодольных экзодерма становится покровной тканью корня (см. рис. 144, *Б*). Стенки ее клеток утолщаются, суберинизируются и лигнифицируются, а протопласты отмирают. В кортикальной паренхиме толстых корней некоторых видов развиваются склереиды или волокна, располагающиеся рас-

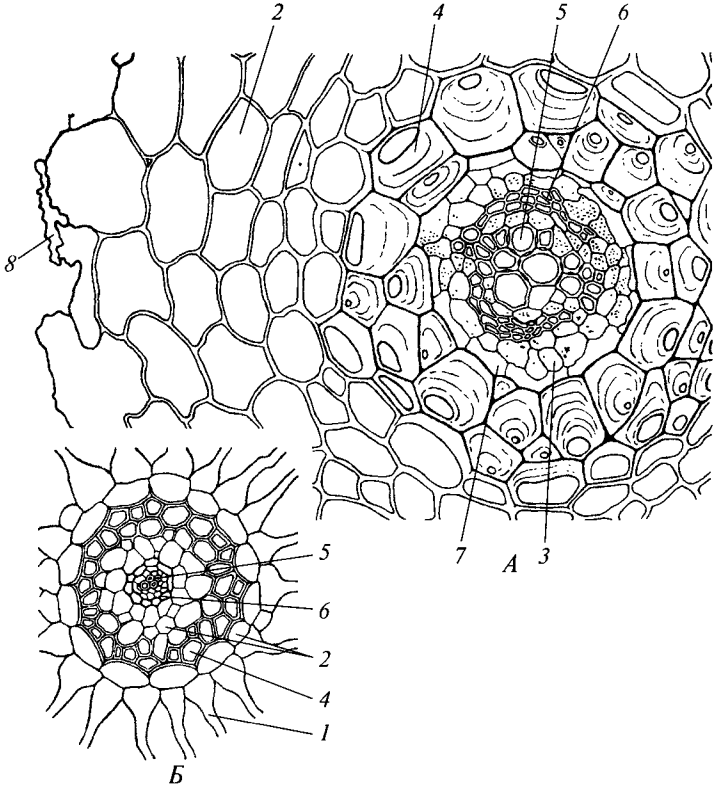



Рис. 145. Поперечные срезы корней папоротника листовника сколопендрового (*Phyllitis scolopendrium*) (*А*) и селагинеллы (*Selaginella emmeliana*) (*Б*) (по Н.С.Воронину, 1964):

*1* — корневой волосок; *2* — кортикальная паренхима; *3* — перицикл; *4* — склеренхима; *5* — ксилема; *6* — флоэма; *7* — эндодерма; *8* — ризодерма

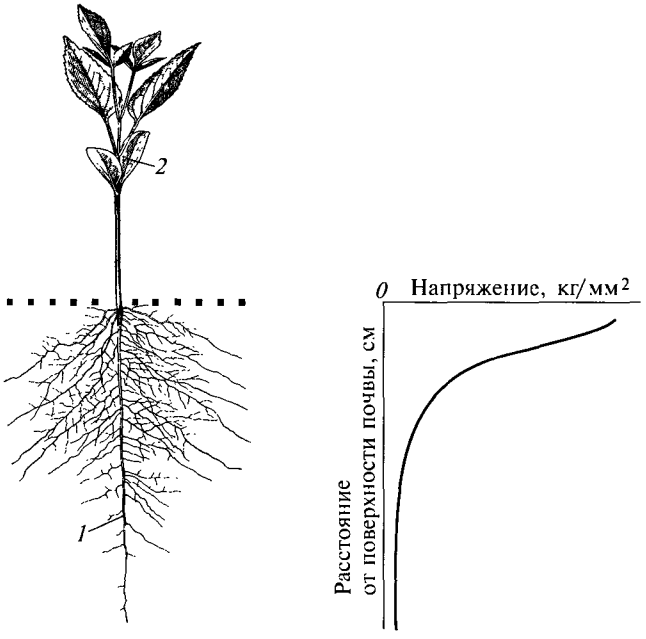



Рис. 146. Распределение механических напряжений в корне, находящемся в плотном субстрате (по А. К. Тимонину и Л. В. Озеровой, 1999, с изменениями):
*1* — главный корень; *2* — побег

сеянными по кортексу тяжами (см. рис. 144, *Г*, *Д*) или слагающие обкладку стелы. Клетки эндодермы откладывают суберин тонким слоем по всей стенке, а затем большинство из них сильно утолщает антиклинальные и внутреннюю стенки (см. рис. 144, *Б*), которые лигнифицируются и суберинизируются; затем эти клетки отмирают. Немногие *пропускные клетки* остаются живыми, тонкостенными, осуществляя симпластную связь между живыми тканями кортекса и стелы, тем самым обеспечивая целостность организма. У одних видов перицикл остается паренхимным, у других его клетки склерифицируются.

У большинства споровых растений наружные клетки кортекса остаются тонкостенными, хотя и могут суберинизироваться. Зато глубинные его клетки приобретают толстые одревеснев шие стенки, формируя «чехол» вокруг стелы (см. рис. 140, *Б*; 145). Клетки эндодермы обычно имеют тонкие одревеснев шие стенки.

Таким образом, организация корня достаточно полно отражает приспособления к выполнению функции поглощения и проведения веществ из субстрата. Однако практически не выражены особенности, связанные с выполнением корнем функции закрепления растения. Это обусловлено тем, что корни в типе полностью погружены в более плотный и прочный субстрат. Если тело частично погружено в более прочную среду, то любые приложенные к нему нагрузки концентрируются в области вхождения его в среду и не распространяются в погруженную часть тела. Вследствие этого корень, хотя и выполняет важную механическую функцию, практически не испытывает механических нагрузок (рис. 146).

## 3.1.2. Вторичная структура корня

Вторичная структура корня у двудольных и голосеменных растений начинает формироваться с появления камбия в базипетальном конце зоны всасывания. Он закладывается отдельными участками в желобах ксилемного цилиндра в паренхиме, разделяющей флоэму и ксилему радиального проводящего пучка (рис. 147, *А*). Впоследствии эти участки расширяются по ребрам ксилемного цилиндра до перицикла, с которым граничит протоксилема. После этого в перицикле снаружи от протоксилемы также образуются участки камбия, соединяющиеся с участками камбия между ксилемой и флоэмой (см. рис. 147, *Б*). В результате в корне возникает непрерывный слой камбия, повторяющий очертания ксилемного цилиндра. Постепенно вогнутые участки камбия, интенсивно откладывая производные внутрь, выпрямляются и выгибаются наружу, так что в поперечном сечении корня камбий приобретает вид кольца.

Участки камбия, возникшие между первичными ксилемой и флоэмой, образуют вторичные проводящие ткани, а участки камбия перициклического происхождения могут откладывать только паренхиму. В результате в корне возникают отдельные комплексы вторичных ксилемы и флоэмы, разделенные паренхимными *первичными лучами* (см. рис. 147, *В*). В каждом комплексе к тяжу

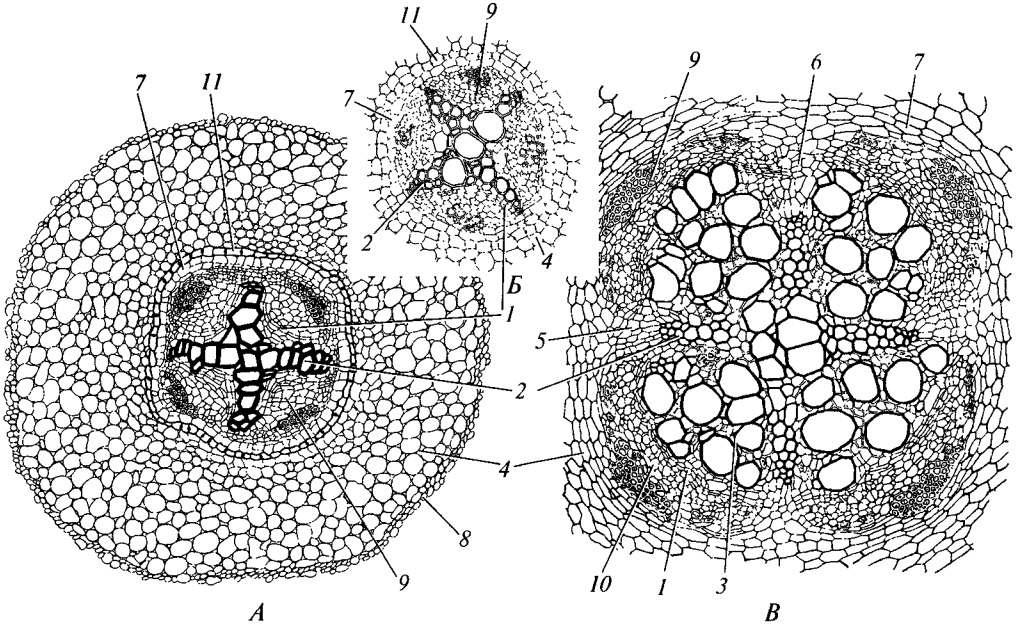



Рис. 147. Начало вторичного утолщения корня бобов (*Vicia faba*), поперечные срезы (по И. П. Бородину, 1938; С. И. Ростовцеву, 1941; В. Х. Тутаюк, 1972):

*А* — заложение камбия в радиальном пучке; *Б* — формирование камбия в перицикле; *В* — проводящая система на стадии вторичного строения; *1* — пучковый камбий; *2* — первичная ксилема; *3* — вторичная ксилема; *4* — кортикальная паренхима; *5* — первичный луч; *6* — межпучковый камбий; *7* — перицикл; *8* — ризодерма; *9* — первичная флоэма; *10* — вторичная флоэма; *11* — эндодерма

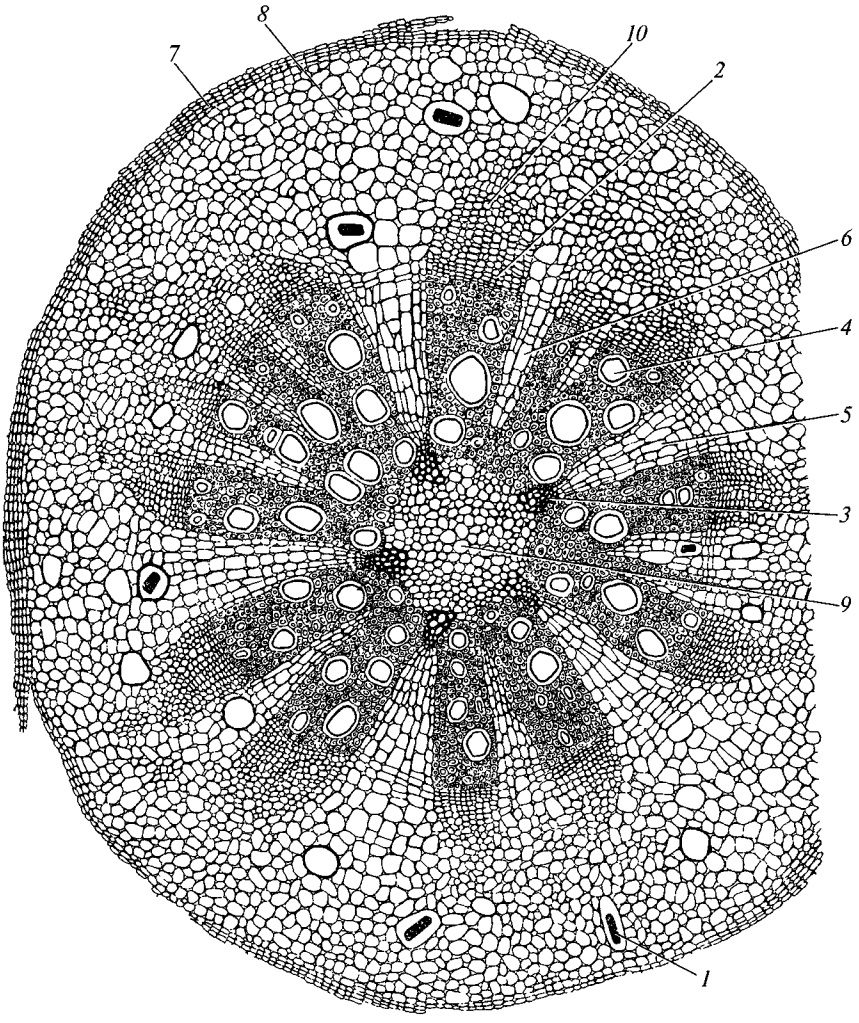



Рис. 148. Вторичное строение корня винограда настоящего (*Vitis vinifera*), поперечный срез (по В. Г. Александрову, 1934):

*1* — кристаллоносный идиобласт; *2* — камбий; *3* — первичная ксилема; *4* — вторичная ксилема; *5* — первичный луч; *6* — вторичный луч; *7* — перидерма; *8* — перицикл; *9* — сердцевина; *10* — вторичная флоэма

вторичной ксилемы примыкает тяж вторичной флоэмы. Такие комплексы называют вторичными (*коллатеральными*) *проводящими пучками*. Соответственно участки камбия в пучках, между ксилемой и флоэмой, называют *пучковым камбием*, а участки камбия между пучками — *межпучковым камбием*. Вторичные коллатеральные пучки *открытые*, так как в них находится пучковый камбий. В широких пучках некоторые клетки пучкового камбия преобразуются в лучевые инициали, и внутри пучка появляются *вторичные лучи* (рис. 148), которые никогда не достигают протоксилемы внутри и перицикла — снаружи.

Первичная флоэма разрушается по мере нарастания вторичных тканей, а первичная ксилема сохраняется в центре корня между вторичными пучками.

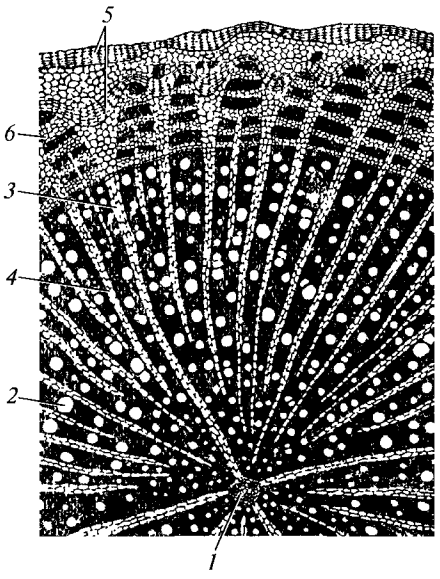
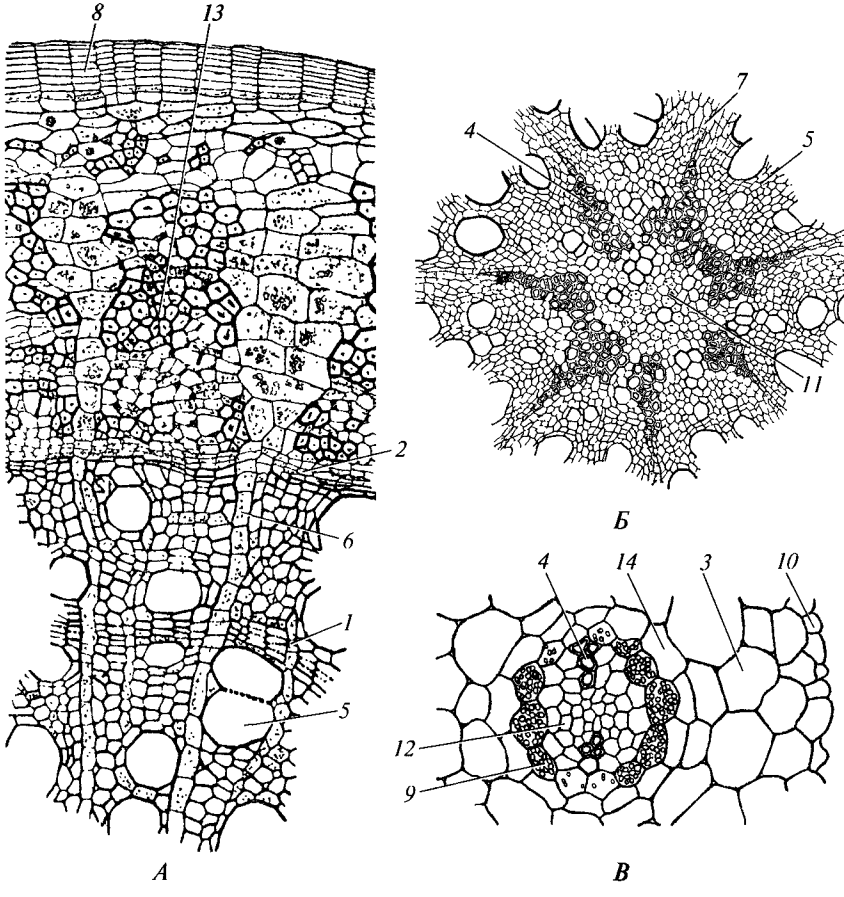



Рис. 149. Вторичное строение многолетнего корня винограда настоящего (*Vitis vinifera*), поперечный срез (по В. Г. Александрову, 1937, с изменениями):

*1* — первичная ксилема; *2* — вторичная ксилема; *3* — первичный луч; *4* — вторичный луч; *5* — перидерма; *6* — флоэма

Рис. 150. Поперечные срезы многолетнего скелетного корня липы сердцелистной (*Tilia cordata*) на периферии (*А*) и через центральную часть (*Б*) и сосущего корня лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) (*В*) (по С. И. Ростовцеву, 1941; Н. С. Воронину, 1964):

*1* — граница годового кольца; *2* — камбий; *3* — кортикальная паренхима; *4* — первичная ксилема; *5* — вторичная ксилема; *6* — луч; *7* — первичный луч; *8* — перидерма; *9* — перицикл; *10* — ризодерма; *11* — сердцевина; *12* — первичная флоэма; *13* — вторичная флоэма; *14* — эндодерма



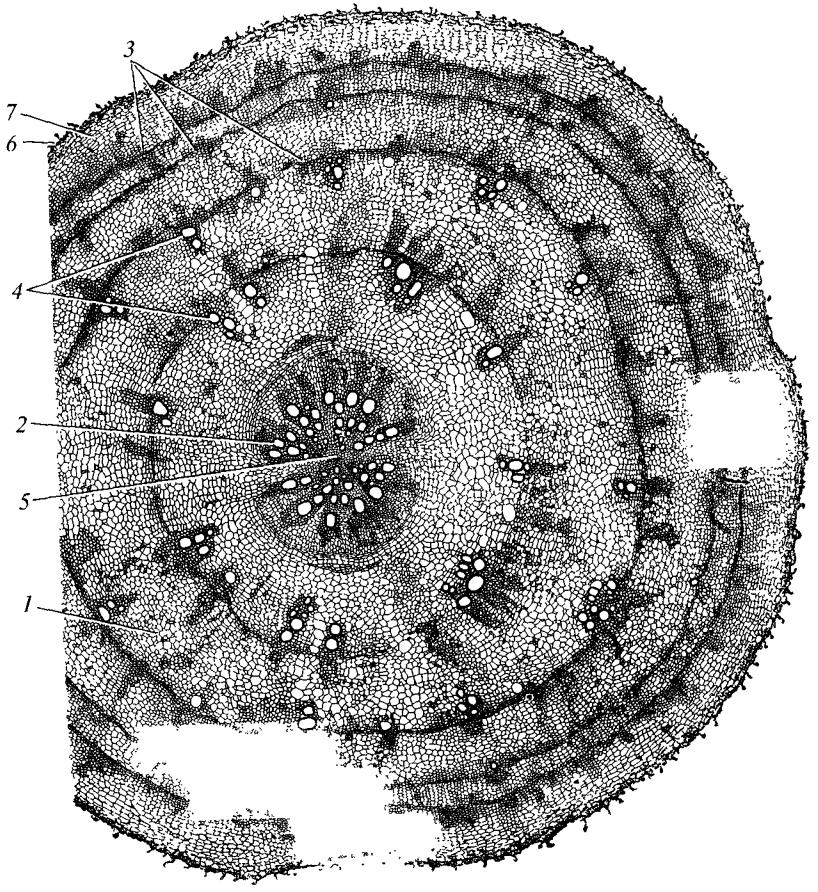



Рис. 151. Поперечный срез основания главного корня свеклы (*Beta vulgaris*) (по В. Г. Хржановскому и др., 1963):

*1* — вторичная межпучковая ткань; *2* — вторичный проводящий пучок; *3* — добавочный камбий; *4* — добавочные проводящие пучки; *5* — первичная ксилема; *6* — перидерма; *7* — пролиферирующий перицикл

Вторичное пучковое строение хорошо выражено у растений, в корнях которых первичные лучи широкие многорядные, вторичные — узкие одно-двурядные. Если и первичные лучи одно-двурядные, то вторичная пучковая структура корня незаметна из-за того, что вторичные и первичные лучи выглядят практически одинаково (рис. 149, 150, *А*, *Б*). Поэтому ксилема имеет вид выполненного цилиндра, равномерно окруженного вторичной флоэмой и пересеченного однообразными лучами. Такое строение характерно для корней древесных растений и некоторых трав.

Заложение межпучкового камбия в перицикле вызывает пролиферацию перициклической паренхимы по всей окружности перицикла. Вследствие этого вокруг радиального пучка возникает зона паренхимной ткани (см. рис. 148). На ее периферии дифференцируется феллоген, образующий перидерму. Феллема изолирует кортикальные ткани, которые отмирают и разрушаются, не пре-

терпевая тех изменений, которые характерны для тканей кортекса однодольных растений в зоне проведения корней. У многих видов пролиферирующая перициклическая паренхима запасает крахмал.

Описанные преобразования свойственны скелетным корням голосеменных и двудольных растений. В эфемерных сосущих корнях этих растений вторичное утолщение очень слабое или отсутствует вовсе, и корни в целом сохраняют первичное строение в течение всей своей недолгой жизни (см. рис. 150, *В*).

Вторичная структура корня у маревых (рис. 151) и родственных им семейств вначале формируется так же, как у остальных двудольных. Однако камбий перестает функционировать задолго до конца жизни корня, а на смену ему в пролиферирующей паренхиме перицикла дифференцируется кольцо нового, *добавочного камбия*. Добавочный камбий откладывает коллатеральные *добавочные пучки* и *вторичную межпучковую ткань*, представленную у одних видов запасающей паренхимой, у других — склеренхимой. Добавочные пучки располагаются более или менее равномерно как против вторичных пучков, так и против первичных лучей. После окончания деятельности этого добавочного камбия в перицикле развивается следующий добавочный камбий, также со временем заменяемый очередным добавочным камбием. В результате такого *поликамбиального* вторичного утолщения в корне образуется множество добавочных пучков снаружи от небольших вторичных пучков.

## 3.1.3. Ветвление корня

Апикальное ветвление корней свойственно плаунообразным. Его детали различаются соответственно структуре апикальной меристемы. Собственно плауны имеют несколько инициалей меристемы. Разделение апикальной меристемы у них включает инактивацию части меристемы и превращение ее в паренхимную пластинку, разделяющую две дочерние апикальные меристемы (рис. 152). Если паренхимная пластинка совпадает с осью корня, то возникают дочерние меристемы одинакового объема и происходит изотомическое дихотомическое ветвление. Если паренхимная пластинка ориентирована косо к оси корня, то дочерние меристемы имеют разные объемы, и ветвление оказывается анизотомическим. У других плаунообразных в апексе корня находится единственная инициаль. Апикальное ветвление таких корней изучено еще недостаточно. Чаще всего предполагают, что оно происходит в результате продольного деления инициали. Однако отрывочные данные указывают на то, что, вероятнее всего, имеет место один из двух процессов: или инициаль про-

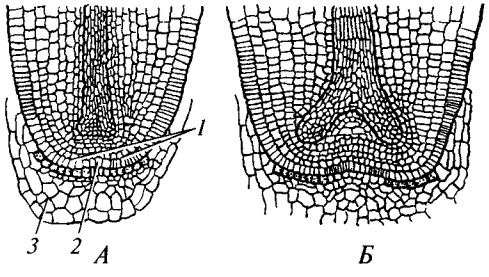



Рис. 152. Последовательные стадии (*А*, *Б*) апикального изотомического ветвления корня плауна (*Lycopodium* sp.) (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

*1* — активная часть апикальной меристемы; *2* — инактивированная часть апикальной меристемы; *3* — чехлик

должает делиться неравно параллельно своим граням, а одна из ее боковых производных становится инициалью второй апикальной меристемы, или инициаль паренхиматизируется, а в апексе рядом с ней с противоположных сторон дифференцируются две новые инициали.

Возникшие дочерние апексы в течение некоторого времени прикрыты общим корневым чехликом (материнского корня), под защитой которого они начинают образовывать дочерние корни. Однако рост дочерних корней крайне замедлен вплоть до окончания удлинения материнского корня, что позволяет дихотомирующей верхушке продвигаться в субстрате. По окончании роста материнского корня его чехлик разрушается, а рост дочерних корней активируется.

Корни всех остальных растений ветвятся латерально. Зачатки боковых корней закладываются в базипетальной части зоны всасывания или в примыкающей к ней акропетальной части зоны проведения, в перицикле у семенных растений (рис. 153) и в эндодерме у споровых (рис. 154). Такое глубокое заложение обусловлено, вероятно, тем, что периферийные ткани в этой части корня слишком глубоко дифференцированы и не могут вернуться в меристематическое состояние. Формирование бокового корня начинается с периклинальных делений небольшой группы клеток перицикла или соответственно эндодермы, к которым затем добавляются антиклинальные деления. Постепенно масса возникших меристематических клеток приобретает структуру, характерную для апикальной меристемы корня определенного вида. На верхушке апекс бокового корня развивает чехлик, и корень прорастает сквозь кортекс материнского корня, разрушая его ткани. У многих семенных растений снаружи от формирующегося в перицикле апекса бокового корня, только в эндодерме или в эндодерме и прилегающих слоях кортикальной паренхимы, также начинаются периклинальные и антиклинальные деления клеток. В результате образуется структура, напоминающая корневой чехлик, а иногда — корневой чехлик и недифференцированный кортекс корня. Она остается на верхушке бокового корня, пока тот не прорастет в субстрат. После этого под ней формируется чехлик из производных апикальной меристемы бокового корня, происходящих от перициклической паренхимы, а сама эта структура разрушается и слущивается с растущего корня. Российские анатомы считают эту структуру особым *корневым кармашком*, предназначенным для разрушения периферийных тканей материнского корня. В мировой анатомической литературе ее обычно рассматривают как настоящий, хотя и провизорный чехлик бокового корня (или, соответственно, чехлик и кортекс).

В боковом корне дифференцируется типичная для конкретного вида стела, радиальный пучок которой соединяется с пучком материнского корня благодаря тому, что в паренхиме между ними дифференцируются трахеальные и ситовидные элементы. Они располагаются довольно хаотично и в совокупности не составляют проводящих пучков.

Зачатки боковых корней всегда строго локализованы относительно радиального пучка материнского корня, хотя и неодинаково у разных растений: против протоксилемы, против флоэмных тяжей или против стелярной паренхимы между ксилемой и флоэмой. Поэтому боковые корни располагаются на материнском корне правильными ортостихами (рис. 155). Значительная часть заложившихся зачатков рано останавливается в развитии, переходя в состоя-

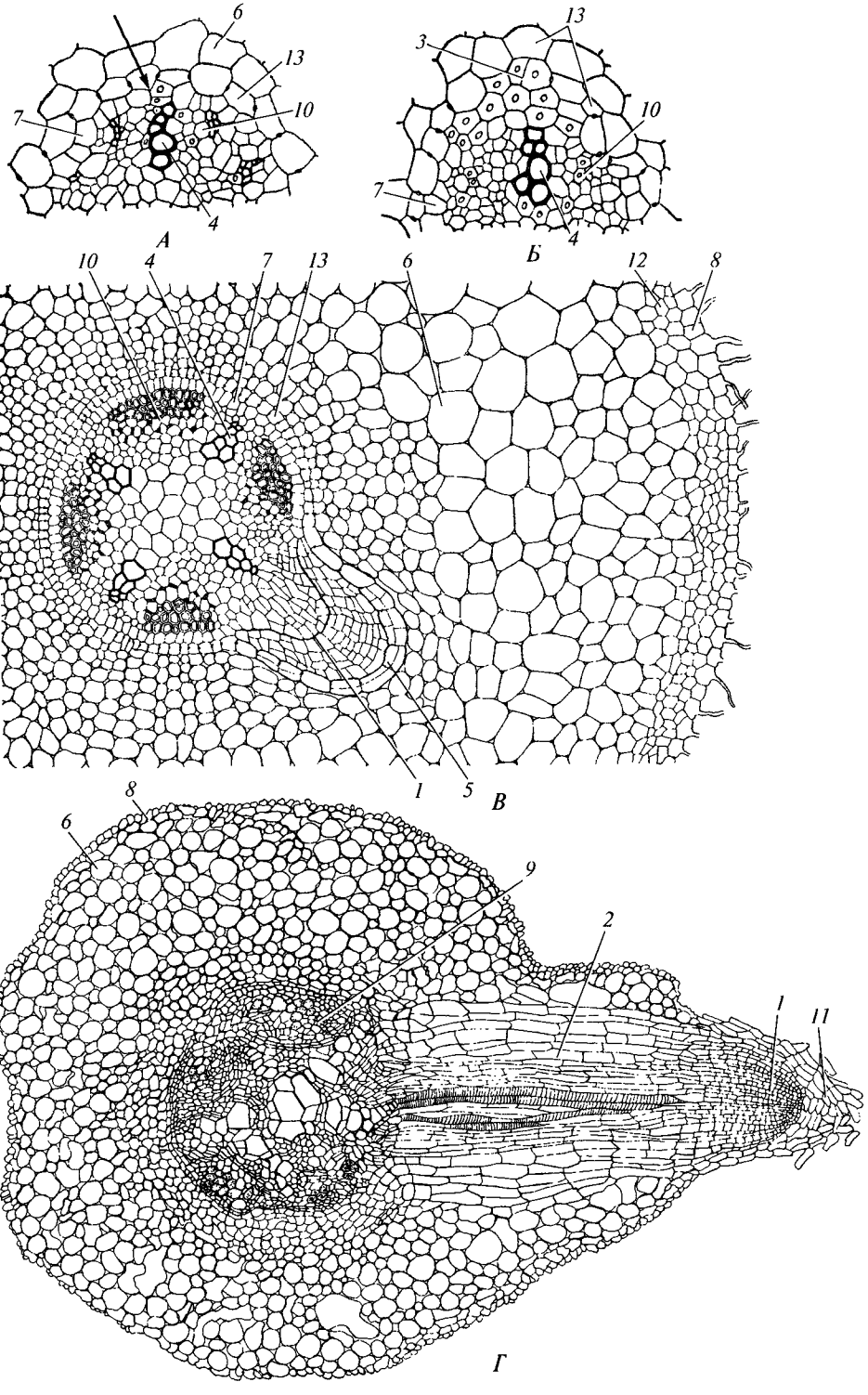

6
13
7
10
4
А
13
3
10
7
4
Б
10
4
7
13
6
12
8
1
5
В
8
6
9
2
1
11
Г

Рис. 153. Последовательные стадии (*А—Г*) ветвления корня семенного растения (бобовые — Fabaceae) (по В.Ф.Раздорскому, 1949; Н.С.Воронину, 1953; В.Х.Тутаюк, 1972):

*1* — апекс бокового корня; *2* — боковой корень; *3* — зачаток бокового корня; *4* — ксилема; *5* — «корневой кармашек»; *6* — кортикальная паренхима; *7* — перицикл; *8* — ризодерма; *9* — стела материнского корня; *10* — флоэма; *11* — чехлик бокового корня; *12* — экзодерма; *13* — эндодерма. Стрелка (*А*) указывает место начала клеточных делений в перицикле

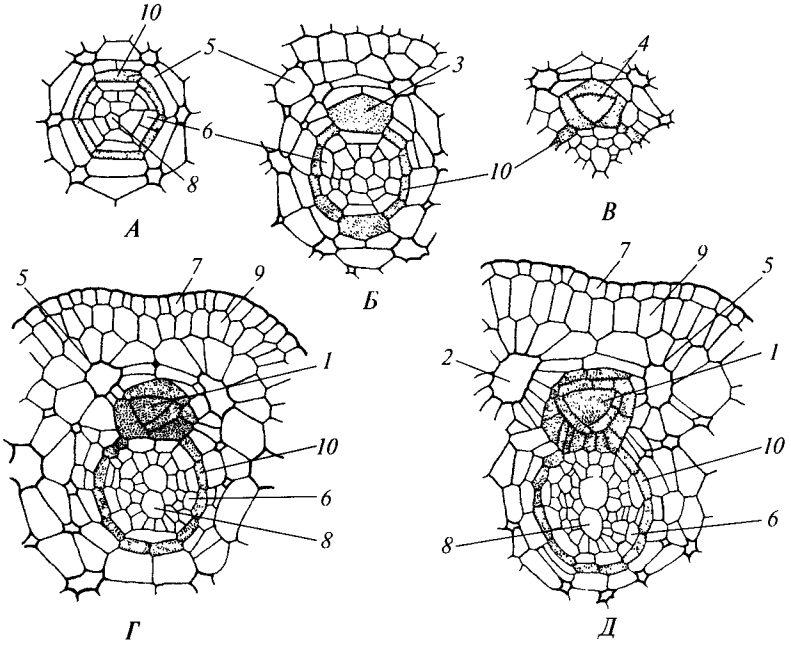



Рис. 154. Последовательные стадии (*А—Д*) ветвления корня папоротника василистниковидного (*Ceratopteris thalictroides*) (по Б.Кауссманну, 1963):

*1* — апекс бокового корня; *2* — воздухоносная полость; *3* — зачаток бокового корня; *4* — инициаль апикальной меристемы бокового корня; *5* — кортикальная паренхима; *6* — перицикл; *7* — ризодерма; *8* — стела материнского корня; *9* — экзодерма; *10* — эндодерма

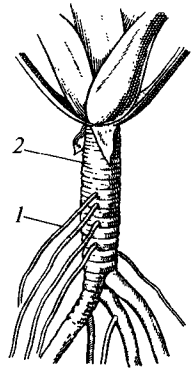



Рис. 155. Расположение боковых корней у купыря бутенелистного (*Anthriscus cerefolium*) (по В.Троллю, 1954):

*1* — боковой корень; *2* — главный корень

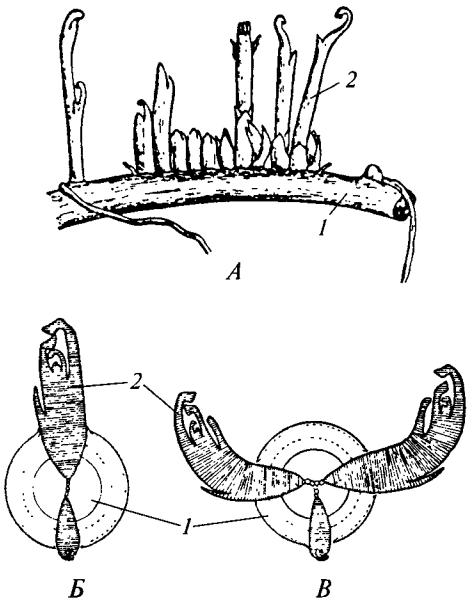



Рис. 156. Придаточные побеги на корнях вязеля разноцветного (*Coronilla varia*) (по Э. Страсбургеру и др., 1962):

*А* — внешний вид; *Б*, *В* — на поперечных срезах корня, схематично; видно, что придаточные побеги закладываются строго против протоксилемных участков радиального проводящего пучка корня; *1* — корень; *2* — побег

ние спящих, или отмирает. Биологическое значение заложения избыточного числа зачатков боковых корней неизвестно.

У голосеменных и двудольных растений на старых участках корней, приобретших вторичное строение, могут закладываться новые корни. Их зачатки возникают эндогенно: у одних видов в камбии, а у других — в феллогене. Так как эти корни по месту заложения резко отличаются от типичных боковых корней, их иногда считают *придаточными*, несмотря на то что они появляются на корнях.

У некоторых видов в перицикле, камбии или феллогене могут образовываться апикальные меристемы придаточных побегов, которые прорастают сквозь периферийные ткани материнского корня, разрушая их (рис. 156).

## 3.1.4. Анатомия метаморфизированных корней

Характерная особенность ***запасающих корней*** — большой удельный объем паренхимы. У двудольных растений это во всех случаях вторичная паренхима, отложенная камбием. У растений с обычным монокамбиальным способом вторичного утолщения запасающей становится тяжевая паренхима либо ксилемы, либо флоэмы, в которых рассеяны относительно малочисленные проводящие элементы. Соответственно в корнях по мере вторичного утолщения образуется очень толстая вторичная ксилема или вторичная флоэма (рис. 157). У растений, корни которых вторично утолщаются благодаря деятельности нескольких сменяющих друг друга камбиев, функцию запасания выполняет паренхимная вторичная межпучковая ткань (см. рис. 151). В лишенных вторичного роста корнях однодольных растений запасающей может стать только паренхима кортекса (рис. 158). Для функционирования запасающей кортикальной паренхимы требуется интенсивный транспорт веществ между ней и проводящей системой в стеле. Поэтому в запасающих корнях однодольных не только в зоне всасывания, но и в зоне проведения все клетки эндодермы остаются живыми, с тонкими стенками и поясками Каспари на антиклинальных стенках.

Сильная паренхиматизация мощного кортекса присуща и ***контрактильным корням*** (рис. 159), но функция паренхимы в них другая. Она сложена

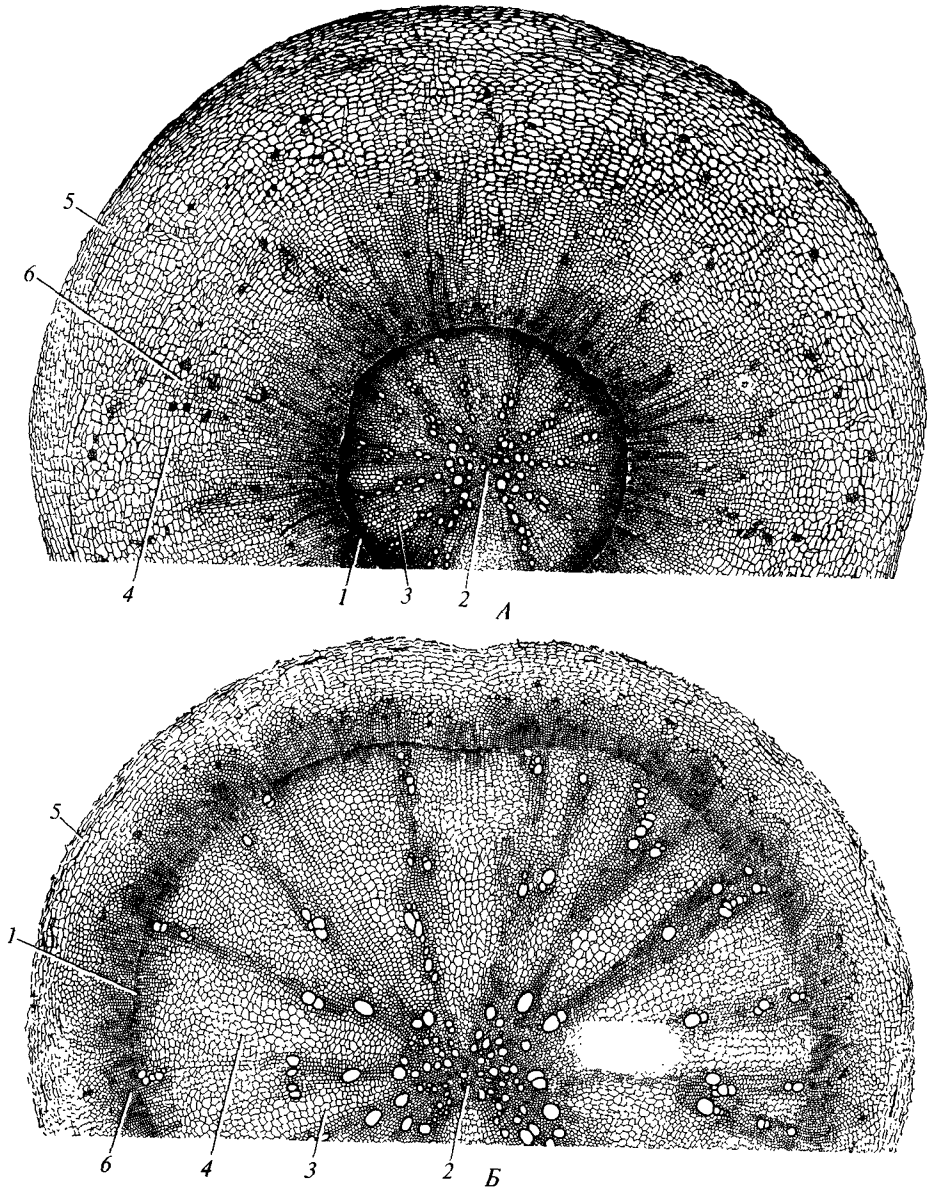



Рис. 157. Поперечные срезы запасающих корней моркови (*Daucus carota*) (*А*) и редьки посевной (*Raphanus sativus*) (*Б*) (по В. Г. Хржановскому и др., 1963):

*1* — камбий; *2* — первичная ксилема; *3* — вторичная ксилема; *4* — запасающая паренхима; *5* — перидерма; *6* — вторичная флоэма

крупными тонкостенными сильно вакуолизированными клетками. Отдельные поперечные зоны кортикальной паренхимы обезвоживаются. При этом паренхимные клетки в них сильно сжимаются, и корень укорачивается, а на его поверхности образуются складки (см. рис. 84, *Б*). Стела корня также сминается в складки, поэтому в ней нет достаточно жестких пористых трахеальных эле-

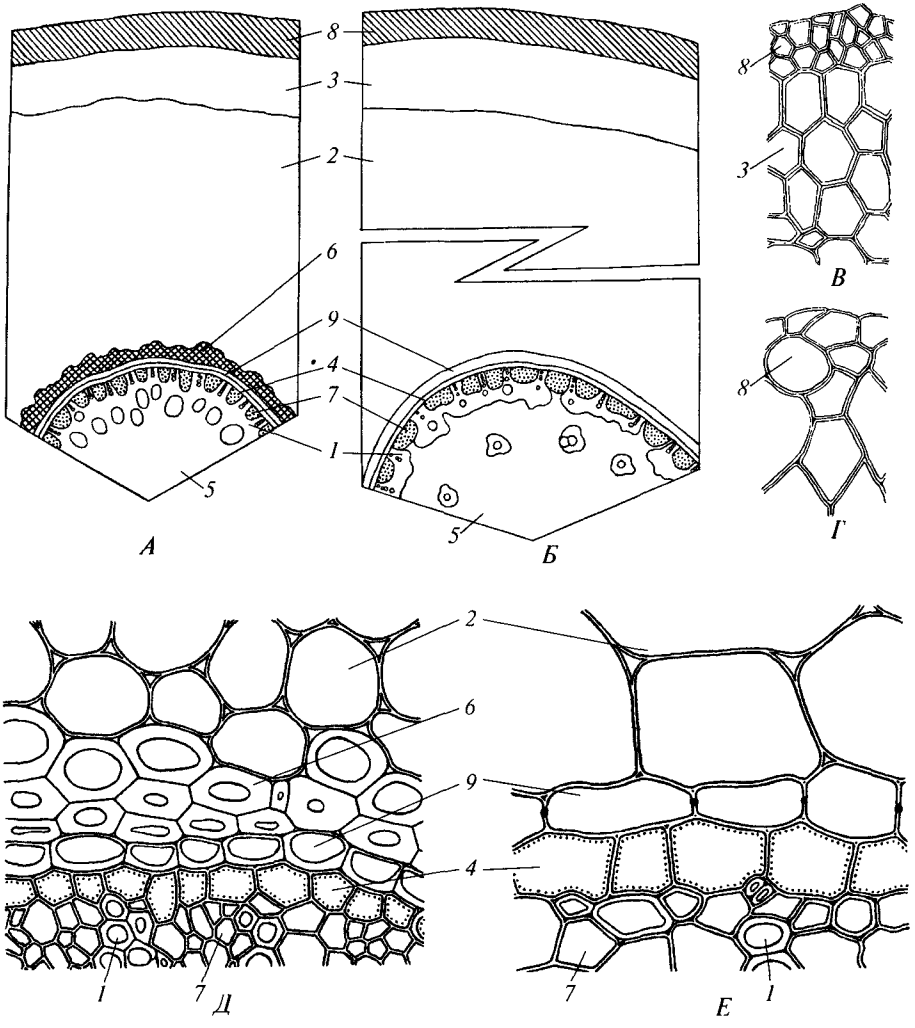



Рис. 158. Строение скелетного (*А*, *В*, *Д*) и запасающего (*Б*, *Г*, *Е*) корней аспарагуса (*Asparagus densiflorus*), поперечные срезы (по В. Н. Вехову, Л. И. Лотовой, В. Р. Филину, 1980; А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*А*, *Б* — схемы строения; *В*, *Г* — экзодерма; *Д*, *Е* — перицикл; *1* — ксилема; *2* — неодревеснев-шая кортикальная паренхима; *3* — одревеснев шая кортикальная паренхима; *4* — перицикл; *5* — сердцевина; *6* — склеренхима; *7* — флоэма; *8* — экзодерма; *9* — эндодерма

ментов, и даже в метаксилеме развиты кольчатые проводящие элементы. Вторичного утолщения у контрактильных корней нет.

Для ***пневматофоров*** (рис. 160) характерен недолгий продольный рост и быстрая паренхиматизация апикальной меристемы. У них не развивается корневой чехлик. Стела очень узкая и содержит мало проводящих элементов. По всей длине пневматофора развивается мощная перидерма, в которой вместо типичной феллемы находится аэренхима.

Специализированные ***эктомикоризные корни*** (рис. 161) анатомически сходны с сосущими корнями. Они имеют довольно малослойный кортекс и узкую

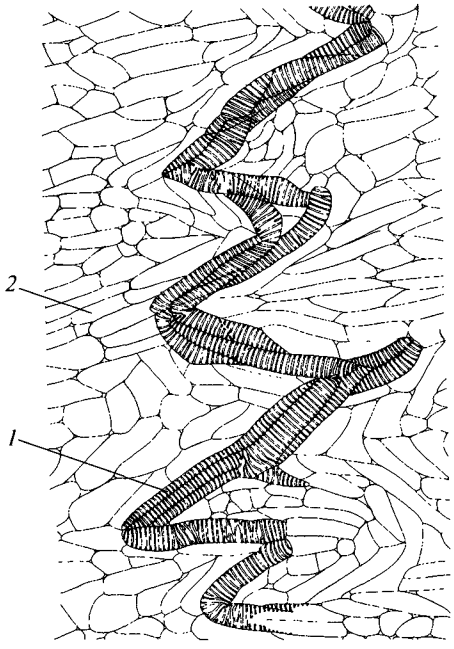



Рис. 159. Продольный срез укоротившегося контрактильного корня дудника (*Angelica archangelica*) (по В. Эшриху, 1963):

*1* — ксилема; *2* — сжавшиеся клетки кортикальной паренхимы

стелу с олиго- или даже монархным радиальным пучком. Камбий в них не закладывается. Клетки ризодермы вытянуты в радиальном направлении и располагаются рыхло. В промежутки между ними врастают гифы гриба, оплетающие и тесно прилегающие к клеткам ризодермы, благодаря чему между грибом и растением устанавливается эффективный обмен веществами. Этот комплекс ризодермальных клеток и гиф гриба называют *сетью Гартвига*.

***Эндомикоризными*** могут быть как сосущие, так и скелетные корни (рис. 162).

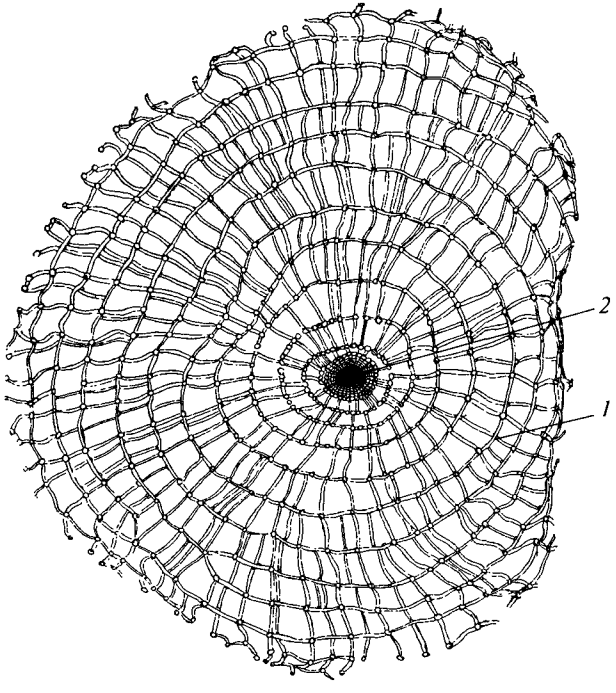



Рис. 160. Поперечный срез пневматофора жюссиеи ползучей (*Jussieua repens*) (по Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — аэренхима; *2* — стела

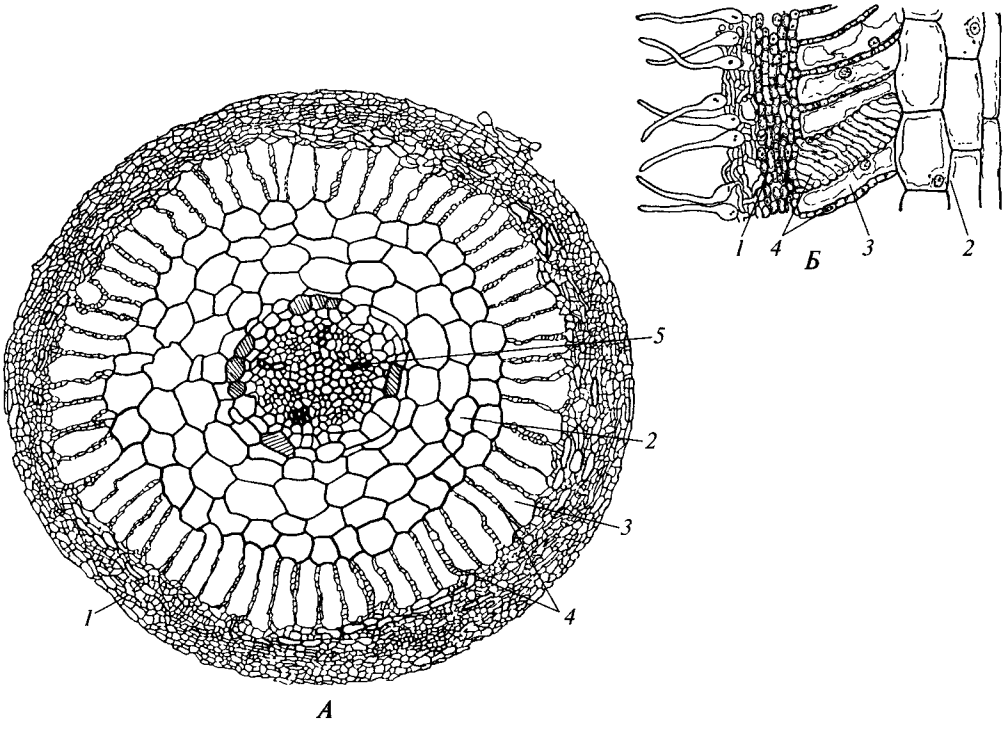



Рис. 161. Эктомикоризные корни (по Б. Хуберу, 1961; Э. Страсбургеру и др., 1962):

*А* — поперечный срез корня бука лесного (*Fagus sylvatica*); *Б* — сеть Гартига у дуба черешчатого (*Quercus robur*) в продольном сечении; *1* — оплетающие корень гифы гриба; *2* — кортикальная паренхима; *3* — ризодерма; *4* — сеть Гартига из гиф, оплетающих отдельные клетки ризодермы; *5* — стела корня

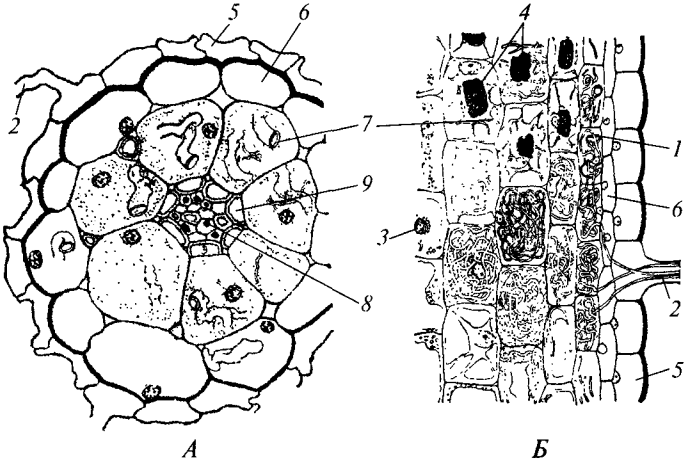



Рис. 162. Эндомикоризные корни (по Б. Хуберу, 1961; Н. С. Воронину, 1964):

*А* — поперечный срез корня щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*); *Б* — продольный срез периферии кортекса корня любки зеленоцветной (*Platanthera chlorantha*); *1* — гифы гриба; *2* — корневой волосок, через который в кортекс врастают гифы гриба; *3* — кортикальная паренхима, свободная от грибных гиф; *4* — перевариваемые гифы гриба; *5* — ризодерма; *6* — экзодерма; *7* — зона кортекса, заселенная грибом; *8* — стела корня; *9* — эндодерма

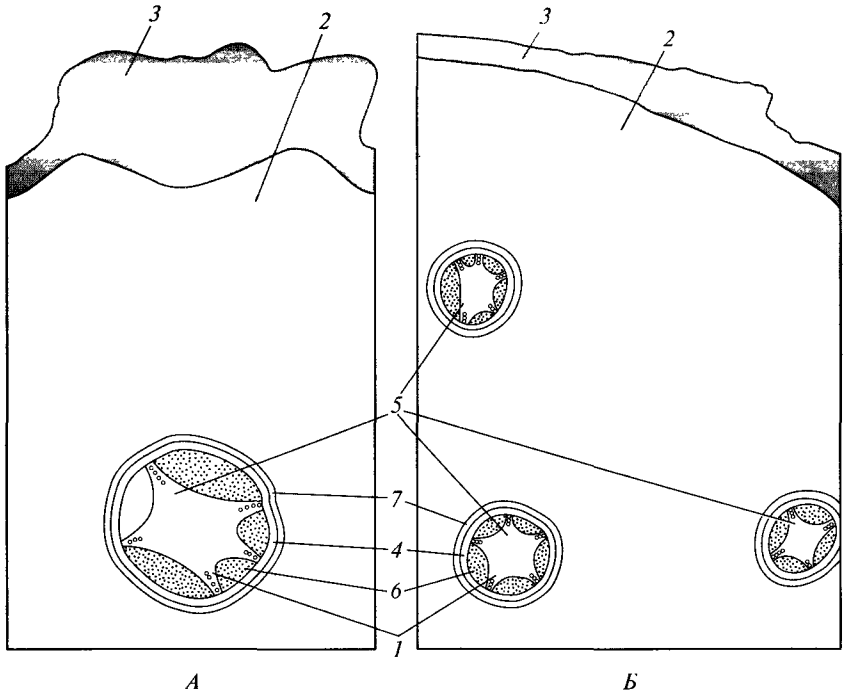



Рис. 163. Коралловидные корни ольхи клейкой (*Alnus glutinosa*) в поперечном сечении (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — ксилема; *2* — кортикальная паренхима; *3* — перидерма; *4* — перицикл; *5* — стелы; *6* — флоэма; *7* — эндодерма

Сосущие эндомикоризные корни слабо отличаются от обычных сосущих корней. У скелетных эндомикоризных корней развит многослойный кортекс. В корнях обоих типов находится особая зона кортикальных клеток, в которую врастают гифы гриба. В ней они растут между клетками, внедряясь гаусториальными выростами под оболочки клеток. Каждый гаусториальный вырост, подобно пальцам в перчатке, вдается в протопласт клетки, не разрушая ее плазмалемму. Со временем кортикальная клетка переваривает такие выросты гиф.

***Коралловидные корни*** в основном сохраняют первичное строение (рис. 163), так как камбий в них неактивен или вовсе не закладывается. Стела небольшого диаметра, а кортекс очень толстый, с многослойной паренхимой. Саговниковые, вступающие в симбиоз с цианеями, в средней части кортекса имеют специальную зону рыхло расположенных радиально вытянутых клеток, в межклетниках которой поселяются цианеи. У растений, вступающих в симбиоз с актиномицетами, актиномицеты заселяют периферийную зону паренхимы кортекса и не проникают во внутреннюю, прилежащую к стеле. Гистологически эти зоны не различаются. Коралловидные корни не имеют корневого чехлика и интенсивно ветвятся. У ольхи ветвление часто неполное, и тогда в общем кортексе оказывается несколько стел (см. рис. 163, *Б*). Коралловидные корни покрыты перидермой, образованной феллогеном, который дифференцируется не в перицикле, как обычно, а на периферии кортекса.

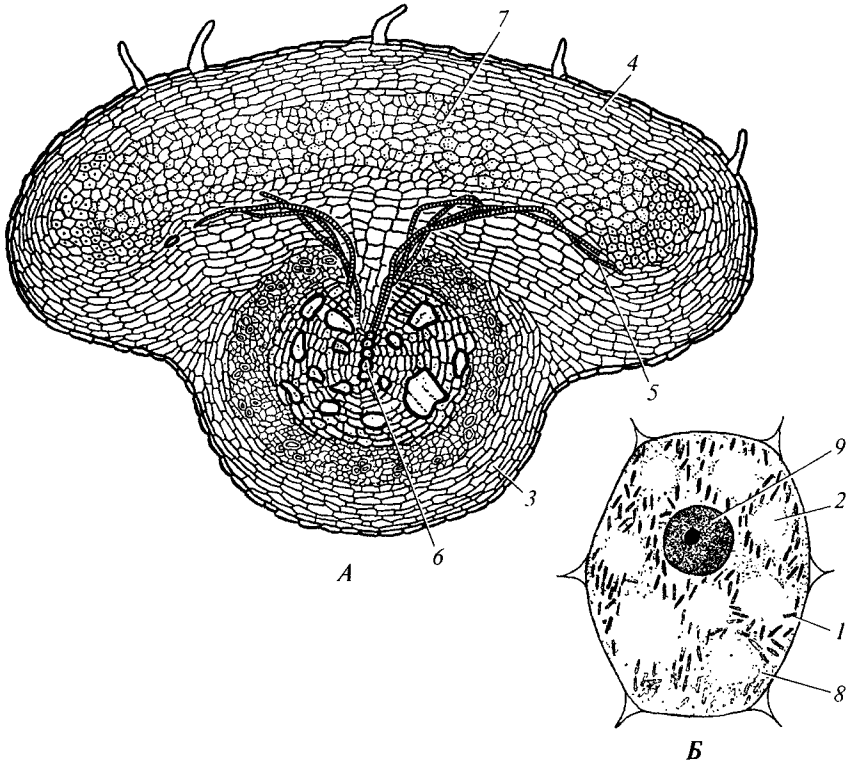



Рис. 164. Корневой клубенек бобового (*Lupinus* sp.) на поперечном срезе (*А*) и клетка с бактероидами из клубенька бобов (*Vicia faba*) (*Б*) (по В. Г. Хржановскому и др., 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — бактероид; *2* — вакуоль; *3* — корень; *4* — клубенек; *5* — проводящая ткань клубенька; *6* — радиальный проводящий пучок корня; *7* — ткань с бактероидами; *8* — цитоплазма; *9* — ядро

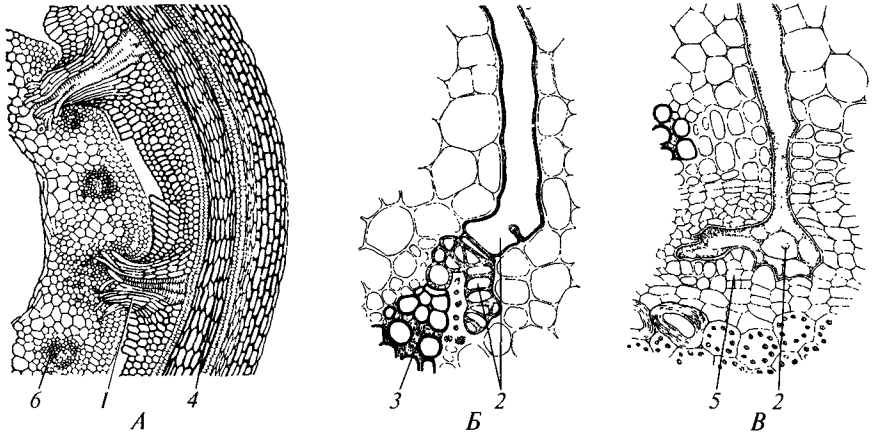



Рис. 165. Гаустория повилики европейской (*Cuscuta europaea*) (*А*) и ее клетки, контактирующие с проводящими элементами ксилемы (*Б*) и флоэмы (*В*) хозяина (по Э. Страсбургеру и др., 1962; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — гаустория паразита; *2* — гаусториальная клетка паразита; *3* — ксилема хозяина; *4* — стебель паразита; *5* — флоэма хозяина; *6* — стебель хозяина

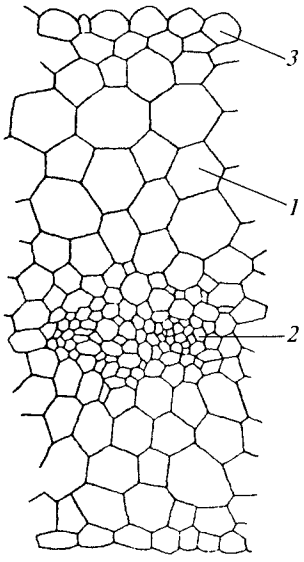



Рис. 166. Фотосинтезирующий корень дикреи (*Dicraea stylosa*) на поперечном срезе (по А. Арбер, 1925):

*1* — хлоренхимный кортекс; *2* — проводящий пучок; *3* — ризодерма

***Бактериальные клубеньки*** бобовых (рис. 164) лишены корневого чехлика и никогда не утолщаются вторично. У них довольно узкий кортекс и толстая стела, почти весь объем которой приходится на паренхимную сердцевину. В цитоплазме паренхимных клеток сердцевины обитают многочисленные бактероиды — трансформированные бактериальные клетки, активно фиксирующие атмосферный азот, но лишенные многих жизненно важных функций. Слаборазвитая проводящая система представлена четырьмя тяжами, каждый из которых окружен собственной эндодермой. У наиболее эволюционно продвинутых бобовых эти видоизмененные корни закладываются не в перицикле, а в средней зоне кортикальной паренхимы скелетного корня.

***Гаустории*** (рис. 165) не имеют ни корневого чехлика, ни апикальной меристемы и обладают только первичными структурами. Типичных ризодермы, экзодермы, эндодермы, перицикла и радиального пучка в гаустории нет. На верхушке гаустории находится «кисточка» из длинных клеток. Они проникают между клетками тканей хозяина и достигают его проводящих элементов, с которыми вступают в тесный контакт, извлекая транспортируемые по ним растворы. В базальной части гаустории развиты паренхимный кортекс и слабо отграниченная от него стела. В стеле проходит центральный тяж трахеальных элементов, окруженный живыми паренхимными клетками.

Крайне редко встречающаяся ***специализация корня к фотосинтезу*** у одних видов очень слабо отражается на анатомической структуре корня (например, чили́м — *Trapa natans*). В нем вместо экзодермы и кортикальной паренхимы развивается хлоренхима. У других видов строение корня существенно меняется (рис. 166). Корень становится уплощенным, под гладкой ризодермой располагается многослойный хлоренхимный кортекс, эндодерма и перицикл практически не выражены, а проводящая система напоминает тяж ксилемы, окруженный флоэмой.

## 3.2. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

### 3.2.1. Структура апекса побега

В апексе побега дистально располагаются *инициали* апикальной меристемы (рис. 167). У большинства споровых растений инициаль одна, сильно отличающаяся от остальных меристемных клеток (см. рис. 167, *А—В*). Она имеет форму

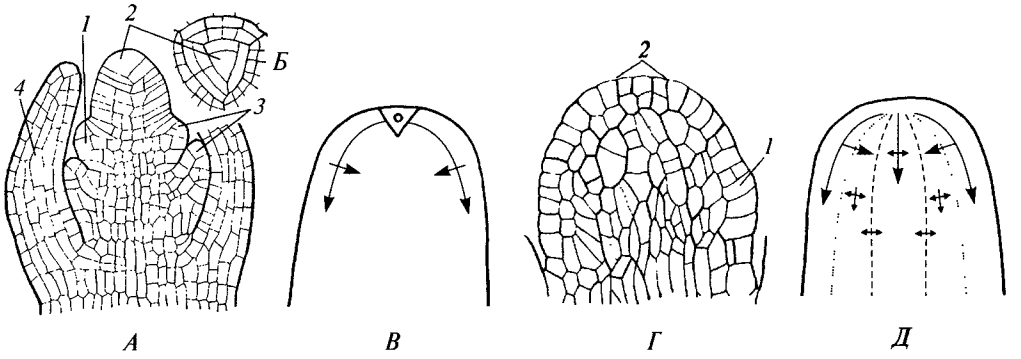



Рис. 167. Строение апексов побегов хвоща (*Equisetum* sp.) (*А— В*) и плауна (*Lycopodium* sp.) (*Г—Д*). Продольный срез апекса (*А*, *Г*), внешний вид сверху (*Б*) и схемы направлений делений клеток (*В*, *Д*) (по Э. Страсбургеру и др., 1962; Б. Каусманну, 1963):

*1* — зачаток листа; *2* — инициаль/и; *3* — инициаль листового примордия; *4* — растущий лист

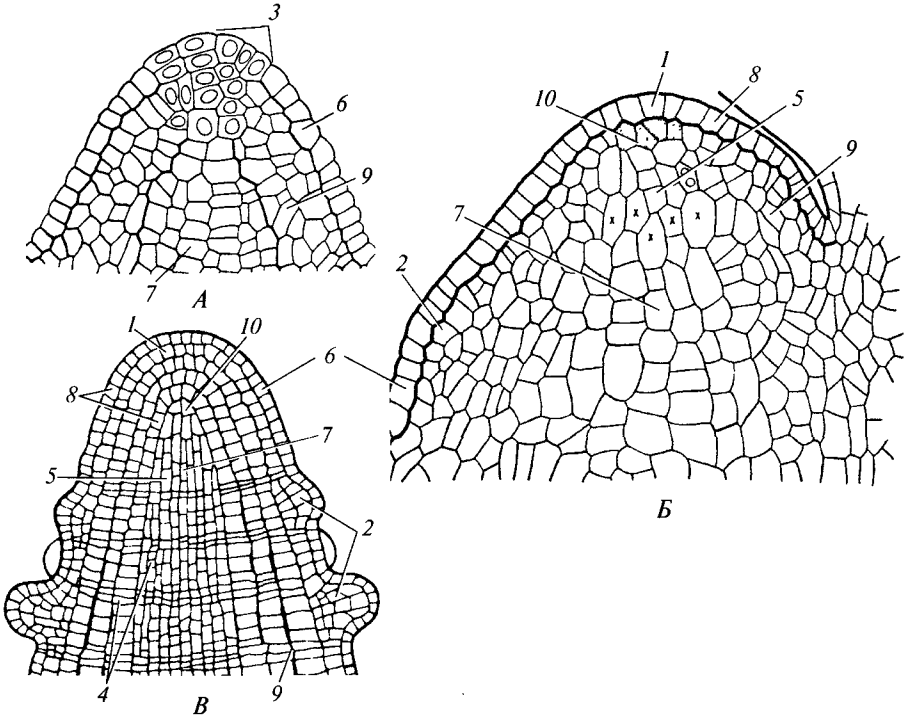



Рис. 168. Строение апексов семенных растений, продольные срезы (по Э. Страсбургеру и др., 1962; Б. Каусманну, 1963; И. П. Бородину, 1938):

*А* — секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*); *Б* — филлокладус трихоманесовый (*Phyllocladus trichomanioides*); *В* — водяная сосенка (*Hippuris vulgaris*); *1* — апикальные клетки; *2* — зачаток листа; *3* — инициальные клетки; *4* — интеркалярная «меристема»; *5* — корпус; *6* — протодерма; *7* — стержневая меристема; *8* — туника; *9* — фланговая меристема; *10* — центральные материнские клетки

трехгранной пирамиды, обращенной вершиной внутрь апекса. В ходе последовательных делений стенками, параллельными граням, образуются три продольных ряда производных. Каждая из производных клеток делится периклинально, в результате чего ткань апекса становится двухслойной. Немногие споровые растения имеют несколько поверхностных инициалей (см. рис. 167, *Г—Д*). В этом случае инициали имеют вид усеченных пирамид, обращенных вершинами к основанию апекса. Все инициали отделяют производные со своей вершины, а краевые инициали группы — и с обращенных наружу боковых сторон. Поэтому у таких растений ткань апекса оказывается многослойной непосредственно под инициалями.

Впоследствии клетки наружного слоя делятся главным образом поперечными и радиальными перегородками, а внутренние клетки — поперечными, радиальными и тангенциальными перегородками. В основании апекса в поверхностном слое клеток дифференцируется инициаль апикальной меристемы листа, структурно сходная с инициалью апикальной меристемы побега (см. рис. 167, *А*). Ниже места появления зачатка листа начинается гистогенез в межлоузлии.

У семенных растений апикальная меристема всегда имеет группу инициалей в несколько клеток толщиной (у покрытосеменных растений ее часто называют меристемой ожидания), в большей или меньшей степени отличающихся от остальных меристемных клеток (рис. 168). У большинства голосеменных они составляют единый массив. У немногих голосеменных и всех покрытосеменных растений инициали апикальной меристемы располагаются слоями. Поверхностное положение занимают *апикальные клетки*, которые делятся антиклинальными перегородками и без специальной окраски почти не отличаются от своих производных, также делящихся антиклинально. В совокупности они составляют особую топографическую зону апекса — *тунúку*. У голосеменных растений, имеющих тунику, апикальные клетки располагаются од-

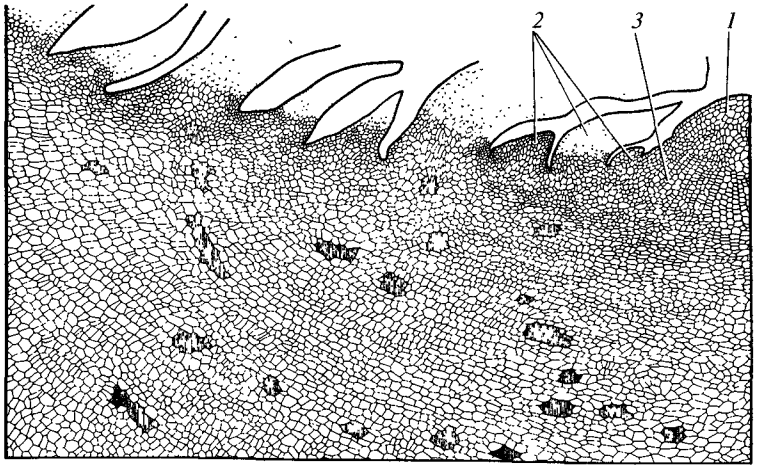



Рис. 169. Продольный срез терминальной почки пальмы ливистоны китайской (*Livistona chinensis*) (по Б. Хуберу, 1961):

*1* — апекс; *2* — зачатки листьев; *3* — меристема первичного утолщения

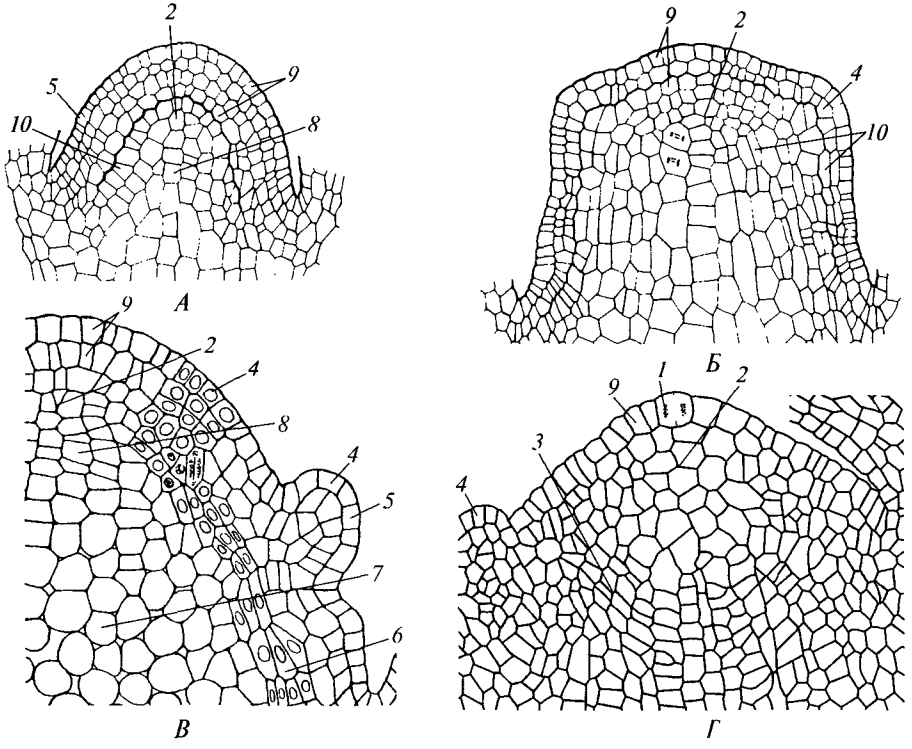



Рис. 170. Продольные срезы апексов побегов зверобоя уральского (*Hypericum uralum*) (*А*, *Б*), льна многолетнего (*Linum perenne*) (*В*) и сосны веймутовой (*Pinus strobus*) (*Г*) (по Б. Хуберу, 1961; К. Эзау, 1969; К. Эзау, 1980, с изменениями):

*А* — перед заложением листьев; *Б*, *Г* — после заложения листа/листьев, *В* — начальная стадия заложения листа; *1* — делящаяся инициальная клетка апикальной меристемы; *2* — корпус; *3* — камбиевидная зона; *4* — листовой примордий; *5* — протодерма; *6* — прокамбий; *7* — сердцевина; *8* — стержневая меристема; *9* — туника; *10* — фланговая меристема

ним слоем, и туника однослойная. У покрытосеменных туника чаще всего двухслойная, но может быть одно—пятислойной; число слоев туники нередко увеличивается с возрастом апекса и достигает максимума при переходе его из вегетативного состояния в генеративное. Каждый слой туники имеет собственные инициали.

Внутри от туники находится *корпус* — топографическая зона апикальной меристемы, в которой клетки делятся в разных плоскостях. Ее дистальную часть, непосредственно под апикальными клетками, занимает группа относительно крупных вакуолизированных *центральных материнских клеток*. Их производные неоднородны у двудольных, части однодольных и у голосеменных, обладающих туникой и корпусом. В осевой зоне апекса они крупнее и делятся поперечными перегородками. Вследствие этого клетки часто располагаются четкими продольными рядами. Эту зону нередко называют *стержневой меристемой*. Производные центральных материнских клеток между стержневой меристемой и туникой представлены мелкоклеточной эумеристемой, называемой *фланговой меристемой*. Зону фланговой меристемы покрытосемен-

ных растений называют также *образовательным кольцом*. У многих однодольных растений стержневая меристема не выражена, а клетки эумеристемы часто делятся периклинальными перегородками. Базипетально эти деления сосредоточиваются на периферии корпуса. Эту зону иногда считают особой *меристемой первичного утолщения*. В результате ее деятельности верхушка побега приобретает вид плоского диска или даже становится вогнутой (рис. 169).

В базальной части апекса производные стержневой меристемы начинают дифференцироваться в паренхиму, слагающую самую внутреннюю, лишенную проводящих элементов подзону стелы — *сердцевину*. Примерно на этом же уровне на поверхности апекса появляется примордий листа (рис. 170). При его образовании клетки наружного слоя апикальной меристемы продолжают делиться антиклинально, давая протодерму листового примордия. Под однослойной туникой (у голосеменных) или во втором слое туники (у покрытосеменных) начинаются деления клеток в разных плоскостях, которые могут распространиться и на более глубокие слои клеток апекса (см. рис. 170, *В*). В результате возникает массив интенсивно делящихся клеток, из которых развиваются все внутренние ткани листа. На уровне заложения листовых примордиев граница между внутренним слоем туники и фланговой меристемой корпуса исчезает.

Структура апекса побега семенных растений может заметно изменяться в течение пластохрона (см. рис. 170). Так, вследствие изменения ориентации клеточных делений при заложении листа может изменяться число слоев туники. В состав возникающего листового примордия входит часть апикальной меристемы побега. Восстановление объема апекса у некоторых видов сопряжено с усиленным делением поперечными перегородками клеток по всему сечению апекса выше примордия листа. Вследствие этого на продольных срезах верхушки побега видна вогнутая полоса уплощенных клеток, напоминающая камбий. Ее называют *камбиевидной зоной* апикальной меристемы побега. Камбиевидная зона — временный компонент апикальной меристемы побега. Она выражена только в определенные моменты пластохрона, после заложения примордия листа (см. рис. 170).

## 3.2.2. Первичная структура стебля

Анатомическая структура собственно стебля (рис. 171, 172) начинает формироваться ниже появившегося листового примордия. Наружный слой клеток стебля дифференцируется в эпидерму. Бóльшая часть эпидермы сложена сильно вытянутыми вдоль стебля основными клетками. На стебле обычно имеется несколько узких продольных полос, в которых находятся устьица, а основные клетки эпидермы в парадермальной плоскости имеют форму более или менее правильных многоугольников. На периферии стебля формируются ткани кортекса. Основной его объем обычно занимает паренхима. У многих видов субэпидермально развивается хлоренхима сплошным слоем или отдельными продольными тяжами по граням стебля. Для папоротников и плаунообразных характерно образование склеренхимы в наружной, а у плаунообразных — и во внутренней зоне кортекса. Отдельные тяжи склеренхимы проходят субэпидермально в ребрах стебля у хвощей. Двудольным растениям свойственна субэпи-

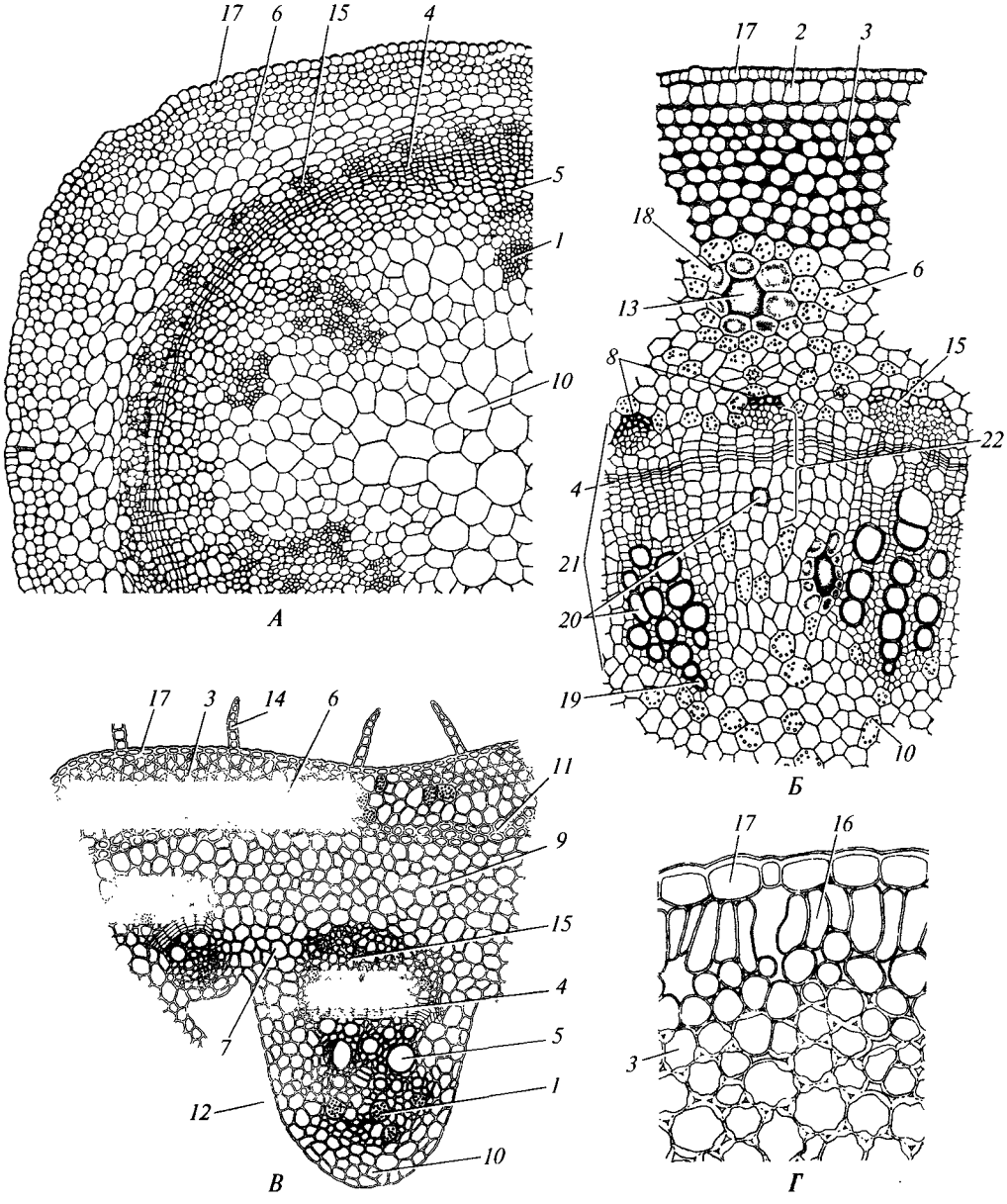



Рис. 171. Строение стеблей ипомеи гибридной (*Ipomoea hybrida*) (*А*), бемерии серебристой (*Boemehria argentea*) (*Б*), тыквы обыкновенной (*Cucurbita pepo*) (*В*) и периферии кортекса табака махорки (*Nicotiana rustica*) (*Г*) на поперечных срезах (по Л. И. Курсанову и М. И. Голенкину, 1937; Ф. Н. Крашенинникову, 1937; В. Ф. Раздорскому, 1949; Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 1989):

*1* — внутренняя флоэма; *2* — гиподерма; *3* — колленхима; *4* — камбий; *5* — ксилема; *6* — кортикальная паренхима; *7* — (первичный) луч; *8* — протофлоэма; *9* — перициклическая паренхима; *10* — сердцевина; *11* — перициклическая склеренхима; *12* — сердцевинная полость; *13* — схизогенное вместилище; *14* — трихома; *15* — флоэма; *16* — хлоренхима; *17* — эпидерма; *18* — эпителий; *19* — первичная ксилема; *20* — вторичная ксилема; *21* — первичный пучок; *22* — вторичный пучок

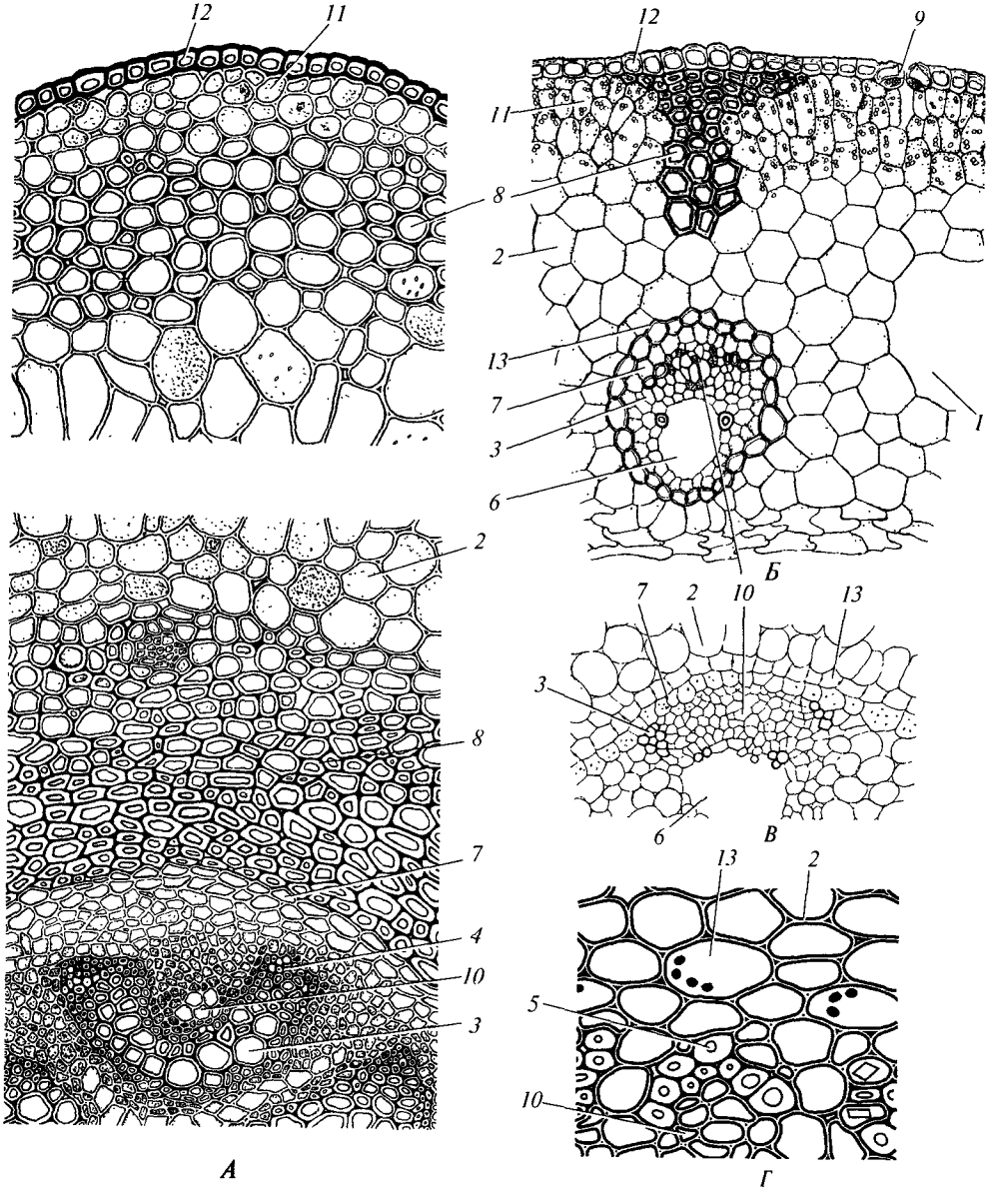



Рис. 172. Строение стеблей на поперечных срезах (по К.И.Мейеру, 1948; Г.фон Гуттенбергу, 1963; Л.И.Лотовой и А.К. Тимонину, 2005):

*А* — стебель плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*); *Б* — стебель хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*); *В* — эндодерма хвоща полевого (*E. arvense*); *Г* — эндодерма (крахмалоносное влагалище) черкокарпуса мелколистного (*Cercocarpus parvifolius*); *1* — воздухоносная валекулярная полость; *2* — кортикальная паренхима; *3* — метаксилема; *4* — протоксилема; *5* — протофлоэмные волокна; *6* — полость на месте протоксилемы; *7* — перициклическая паренхима; *8* — склеренхима; *9* — устьице; *10* — флоэма; *11* — хлоренхима; *12* — эпидерма; *13* — эндодерма

дермальная колленхима. Чаще всего она представлена отдельными тяжами в ребрах стебля, но у некоторых видов располагается по всей окружности стебля. У некоторых семенных растений развивается *гиподерма* из тонкостенных или лигнифицированных толстостенных клеток.

У споровых растений внутренний слой кортекса дифференцируется в эндодерму с поясками Каспари на радиальных и поперечных стенках клеток (см. рис. 172, *В*). У семенных растений эндодерма почти всегда состоит из паренхимных клеток, сходных с клетками кортикальной паренхимы, но содержащих крупные амилопласты (см. рис. 172, *Г*). Поэтому ее нередко называют *крахмалоносным влагалищем*. Находящийся в этих амилопластах крахмал растения не расходуют даже во время голодания. Функция амилопластов в эндодерме неизвестна; возможно, они играют роль статолитов.

У многих однодольных растений кортекс не развивается (рис. 173).

Внутри от дифференцирующегося кортекса остается массив меристемы в виде сплошного цилиндра (у споровых растений) или полого цилиндра вокруг паренхимной сердцевины (у семенных растений, рис. 174). Полый цилиндр меристемы семенных растений называют *остаточной меристемой*, а сплошной цилиндр меристемы споровых растений специального названия не имеет.

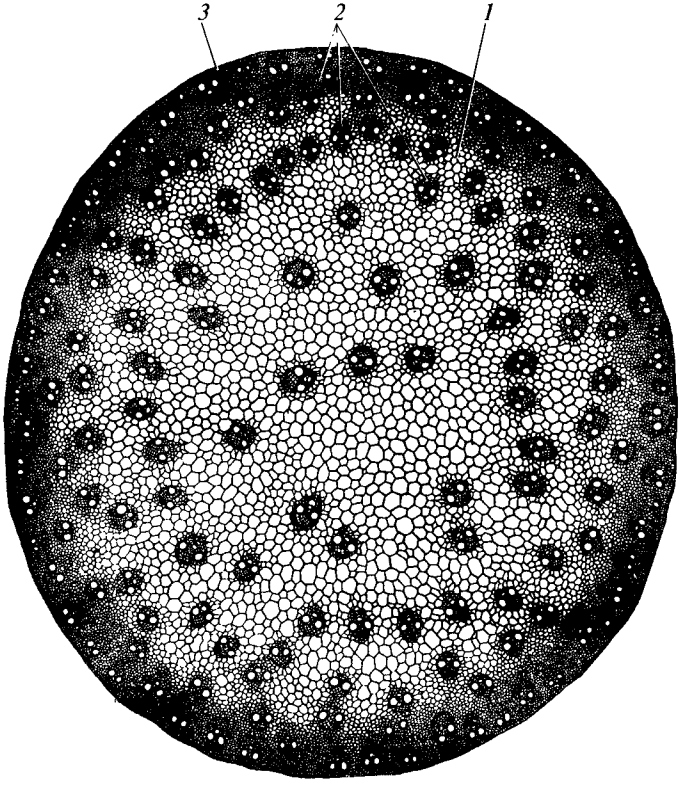



Рис. 173. Стебель сахарного тростника дикого (*Saccharum spontaneum*) в поперечном сечении (по Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*1* — основная паренхима; *2* — проводящие пучки; *3* — эпидерма

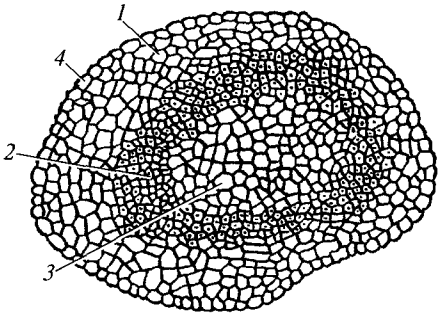



Рис. 174. Остаточная меристема в стебле резухи беловатой (*Arabis albida*), поперечный срез (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

*1* — кортекс; *2* — остаточная меристема; *3* — сердцевина; *4* — эпидерма

В зависимости от особенностей дифференциации в этом цилиндре прокамбия различают несколько типов стелы.

У споровых растений наружный слой меристемного цилиндра дифференцируется в паренхимный перицикл. Остальная часть меристемы может превращаться в прокамбий целиком или в прокамбий превращается только ее периферийная часть, а центральная образует паренхиму сердцевины, что отчасти коррелирует с диаметром стелы. В первом случае формируется *протостела*, во втором — *сифоностела*.

В зависимости от взаимного расположения ксилемы и флоэмы различают несколько типов протостелы (рис. 175).

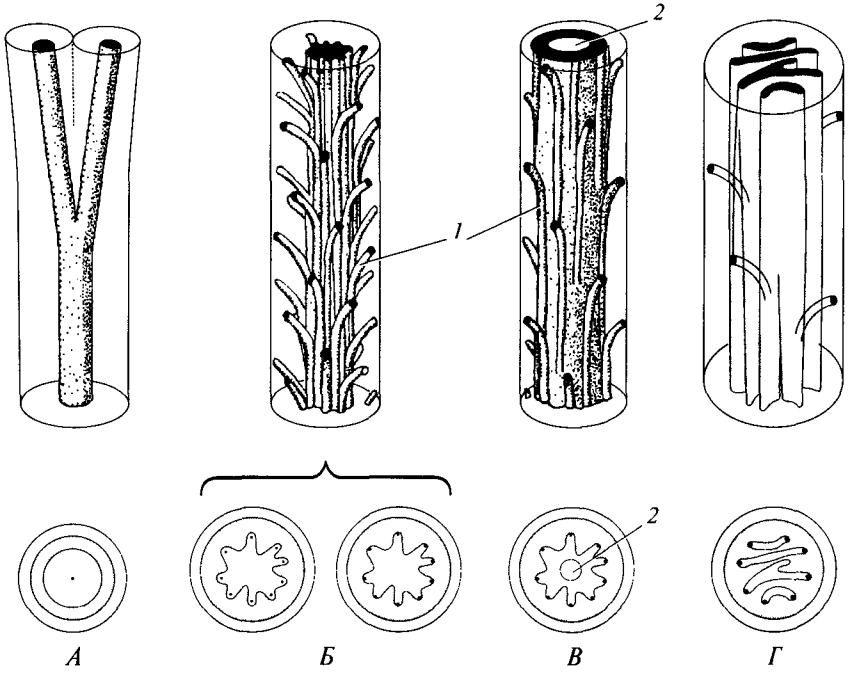



Рис. 175. Типы протостелы (по Б. Каусманну, 1963; ориг.):

*А* — гаплостела с центрархной протоксилемой; *Б* — актиностела с мезархной (слева) и экзархной (справа) протоксилемой; *В* — медуллированная актиностела с экзархной протоксилемой; *Г* — плектостела с экзархной протоксилемой; *1* — листовые следы; *2* — сердцевина. Флоэма на срезах стелы показана серым цветом, протоксилема — черным, метаксилема — белым

***Гаплостела*** — самый простой тип протостелы, появляющийся в наиболее узких стелах. В ней ксилема развивается от центра стелы к периферии. Флоэма закладывается экзархно под перициклом в нескольких местах и развивается к центру стелы. В результате возникает цилиндр ксилемы с *центрархной* протоксилемой, окруженный флоэмой.

***Актиностела*** отличается от гаплостелы тем, что в прокамбиальном тяже возникает несколько центров инициации ксилемы, из которых ни один не совпадает с осью тяжа. Дифференциация ксилемы быстро распространяется в центрипетальном направлении и значительно медленнее — в тангенциальном и центрифугальном. Поэтому формируется ребристый цилиндр ксилемы с *мезархной* протоксилемой в ребрах. В процессе эволюции протоксилема все более смещалась на края ребер ксилемного тяжа и у некоторых растений стала *экзархной*. Флоэма, как и в гаплостеле, закладывается экзархно под перициклом и полностью окружает ксилему, чем актиностела отличается от радиального пучка в корне. В толстых стелах центральная часть прокамбия часто дифференцируется в склеренхиму или паренхиму, и в стеле появляется сердцевина. В этом случае стелу называют ***медуллированной актиностелой***.

***Плектостела*** развивается очень сходно с актиностелой, но расширяющиеся тяжи ксилемы объединяются не в единый ребристый ксилемный цилиндр, а в параллельные друг другу анастомозирующие пластины ксилемы, со всех сторон окруженные флоэмой. Протоксилема в плектостеле экзархная.

Актиностела и плектостела развиваются в более толстых стеблях, чем гаплостела. Начало дифференциации ксилемы сразу в нескольких местах позволяет быстро сформировать большой объем этой ткани. Кроме того, множественные тяжи функционирующей протоксилемы, смещенные к периферии стелы, равномернее распределены по сечению стебля и соответственно более эффективно снабжают водой его растущие растяжением клетки.

Ребристость ксилемного цилиндра актиностелы — один из способов *витализации* ксилемы. Благодаря глубоким желобкам между ребрами живые клетки по границе между ксилемой и флоэмой приближены к центральной зоне ксилемного цилиндра и способны контролировать происходящие там процессы. Еще более полная витализация ксилемы бывает в плектостеле и медуллированной актиностеле.

В протостелах и прокамбий, и первичные проводящие ткани дифференцируются акропетально. Вблизи узлов в побегах тяж прокамбия дифференцируется и в кортексе, как бы ответвляясь от прокамбия стелы в радиальном направлении. Он пересекает кортекс и входит в лист, формируя проводящие ткани, в совокупности составляющие *проводящий пучок листового следа*. Пучки листовых следов соединяются со стелой против ребер ксилемного цилиндра актиностелы или против краев ксилемных пластин плектостелы; место соединения пучка листового следа с протостелой относительно ее элементов неопределенно.

В медуллированной актиностеле ископаемого растения *Takhtajanodoxa* прокамбий не дифференцируется на некотором протяжении над местом отхождения прокамбиального тяжа будущего пучка листового следа. Поэтому в этом месте вместо проводящих тканей развивается паренхима, связывающая ткани кортекса и сердцевины. Такие участки стелы, где проводящие ткани на некотором протяжении замещены паренхимой, получили название *лакун*. Лакуны,

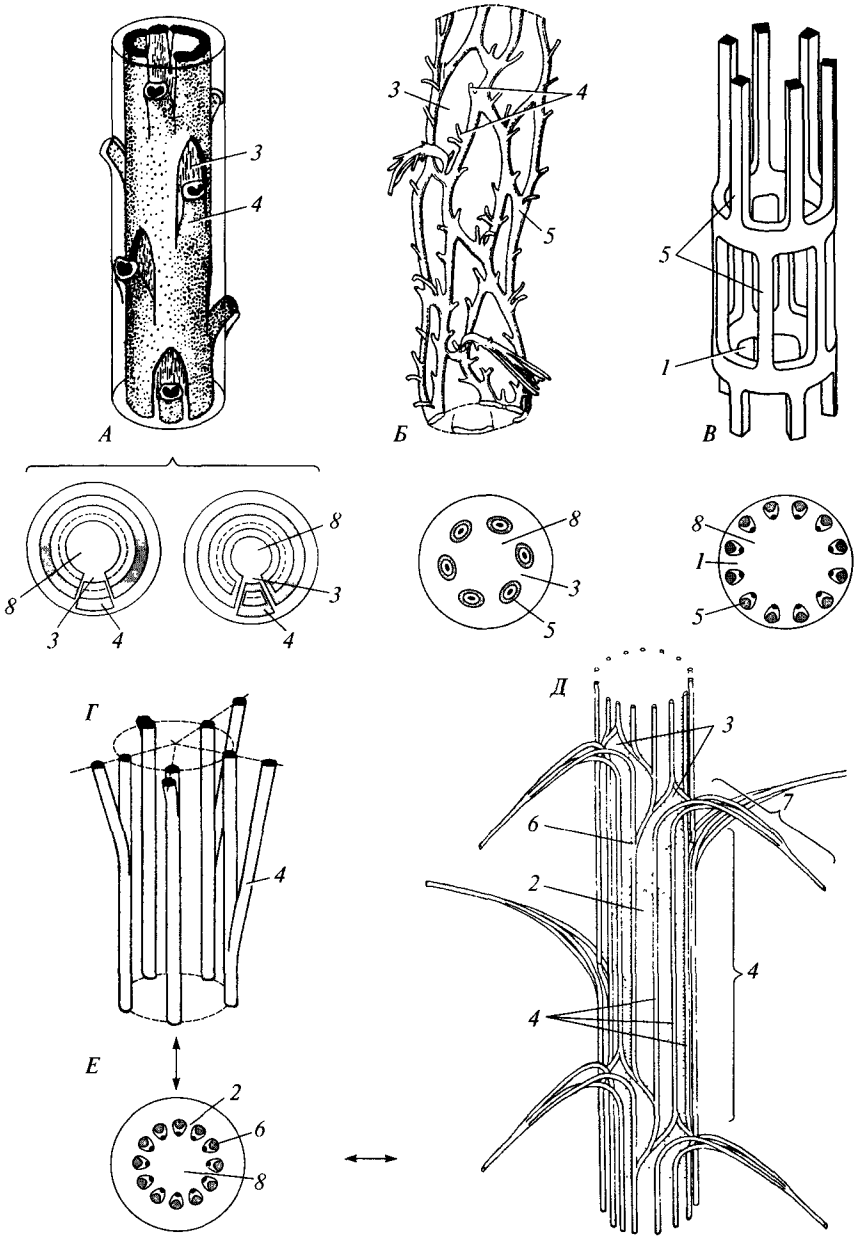



Рис. 176. Типы сифоностелы (по Б. Кауссманну, 1963; А. К. Тимонину, 1988; ориг.):

*А* — эктофлойная (слева) и амфифлойная (= соленостела, справа) сифоностелы с мезархной протоксилемой; *Б* — диктиостела с мезархной протоксилемой; *В* — артростела с эндархной протоксилемой; *Г* — полистела с мезархной или эндархной протоксилемой; *Д* — эвстела с эндархной протоксилемой, *Е* — поли- или эвстела в сечении, с эндархной протоксилемой; *1* — лакуна; *2* — первичный луч; *3* — листовая лакуна; *4* — листовой след; *5* — меристела; *6* — проводящий пучок стелы; *7* — проводящая система листовой оси; *8* — сердцевина; флоэма на срезах стелы показана серым, протоксилема — черными штрихами и точками, метаксилема — белым

связанные с отходящими пучками листовых следов, называют *листовыми лакунами*.

Сифоностела также включает несколько типов стел (рис. 176). Наиболее простой тип, хотя и редко встречающийся, представляет ***эктофлойная сифоностела***. Она развивается в удлиненных побегах некоторых папоротников и характеризуется тем, что ксилема имеет вид трубки, вложенной в трубку флоэмы. Флоэма закладывается экзархно в нескольких местах под перициклом и затем дифференцируется центрипетально. Протоксилема также образуется в нескольких местах, но мезархно, в средней зоне будущей трубчатой ксилемы. В дальнейшем дифференциация ксилемы распространяется в разные стороны, но наиболее интенсивно — в тангенциальном направлении. В результате в стеле возникает единый трубчатый массив метаксилемы, со всех сторон окружающий тяжи протоксилемы.

Ниже узлов от стелы в радиальном направлении ответвляются от двух до нескольких пучков листового следа, пересекающих кортекс и простирающихся в вайю. На своем протяжении они постепенно сближаются и соединяются в один пучок, U-образный в поперечном сечении. Выше места отхождения пучков листового следа в стеле образуется общая листовая лакуна. Выполняющая ее паренхима представляет собой непосредственное продолжение паренхимы кортекса с одной стороны и паренхимы сердцевины — с другой.

***Соленостела*** конструктивно сходна с эктофлойной сифоностелой, но имеет больший набор тканей. Вокруг сердцевины в ней дифференцируется *внутренняя эндодерма* того же типа, что и эндодерма в кортексе вокруг стелы. Снаружи от внутренней эндодермы развивается паренхимный *внутренний перицикл*. Снаружи к внутреннему перициклу примыкает полый цилиндр *внутренней флоэмы* с *эндархной*, контактирующей с внутренним перициклом протофлоэмой. Еще один полый цилиндр флоэмы развивается под наружным перициклом; протофлоэма в нем экзархная. Ксилема заключена между наружной и внутренней флоэмой, протоксилема мезархная. В области листовой лакуны соединяются наружная и внутренняя флоэма, наружный и внутренний перициклы, наружная и внутренняя эндодерма.

В стеблях, достигающих в диаметре нескольких сантиметров, может развиться *полициклическая* соленостела с несколькими вложенными друг в друга и разделенными паренхимой комплексами «наружная эндодерма — наружный перицикл — наружная флоэма — ксилема — внутренняя флоэма — внутренний перицикл — внутренняя эндодерма». У современных растений бывает от 2 до 4 таких комплексов (ди — тетрациклическая соленостела), у некоторых вымерших растений их было значительно больше — до 12 (додекациклическая соленостела). Проводящие пучки в лист отходят от всех или только от периферийных комплексов, в каждом из которых возникает лакуна. Пучки от внутренних комплексов проходят по паренхиме лакун наружных комплексов (см. рис. 185). Пучки, ответвляющиеся от разных комплексов, постепенно соединяются друг с другом в кортексе и/или черешке вайи; непосредственной связи между проводящими тканями разных комплексов нет. Полициклическая соленостела — это одна сложноустроенная стела, а не совокупность нескольких соленостел.

Соленостела может развиваться только в стеблях удлиненных побегов. В стеблях укороченных побегов крупные лакуны разных узлов перекрываются, вследствие чего проводящие ткани располагаются не в виде полых трубок, а в виде

анастомозирующих тяжей — *меристел* — между лакунами. Такая конструкция устанавливается при формировании прокамбия, дифференцирующегося отдельными тяжами между будущими листовыми лакунами. Каждая меристела окружена эндодермой с поясками Каспари на клеточных стенках, перпендикулярных поверхности меристелы. Наружный слой клеток меристелы — перициклическая паренхима. Изнутри к ней примыкает полый цилиндр флоэмы, протофлоэма занимает периферийное положение, у перицикла, а метафлоэма — в глубине меристелы. Центральная зона меристелы выполнена ксилемой с мезархной протоксилемой, находящейся в центре меристелы или смещенной к одному из краев ксилемы. Стелу такого строения называют ***диктиостелой***. Как и соленостела, диктиостела в толстых стеблях бывает полициклической.

***Артростела*** в области узла выглядит как эктофлойная сифоностела, от которой в радиальном направлении ответвляются одиночные пучки листовых следов к мутовке листьев. Выше места отхождения пучка от стелы лакуна не образуется. Между пучками листовых следов соседних листьев от стелы, также в радиальном направлении, ответвляются одиночные пучки к почкам боковых побегов — пучки *веточных следов*. Над местом отхождения пучка веточного следа в стеле имеются мелкие *веточные лакуны*. В междоузлии в стеле развиты очень крупные лакуны, не связанные ни с какими следами. Они разделяют стелу на параллельно проходящие меристелы, на протяжении всего междоузлия не контактирующие друг с другом. В меристеле протофлоэма занимает экзархное, а протоксилема — эндархное положение. В зависимости от конкретного вида в артростелическом стебле развивается единственная эндодерма из внутреннего слоя кортикальных клеток или наружная, кортикальная, эндодерма и внутренняя эндодерма, отделяющая зону проводящих тканей от сердцевины, или вокруг каждой меристелы развивается собственная эндодерма. Паренхима сердцевины почти полностью разрушается с образованием *сердцевинной полости*.

Наличие внутри стелы паренхимной сердцевины, а также заполненных паренхимой лакун — одно из проявлений *витализации* ксилемы.

Древним вымершим растениям была присуща ***полистела***. Она состояла из меристел, окружавших сердцевину. Каждый пучок представлял собой тяж ксилемы, к которому снаружи примыкал тяж флоэмы. Протоксилема была мезархной, но смещенной к внутреннему краю ксилемного тяжа, или эндархной. Проводящие пучки листовых следов ответвлялись от меристел в *радиальном* направлении, проходили по стеблю несколько междоузлий, постепенно отдаляясь от меристел, и в определенном узле резко отклонялись наружу и продолжались в лист. Меристелы были разделены паренхимой, участки которой между соседними меристелами называют *первичными*, или *сердцевинными*, *лучами*.

Развитие полистелы неизвестно, но предполагают, что прокамбиальные тяжи меристел дифференцировались акропетально.

***Эвстела*** современных голосеменных и двудольных растений конструктивно очень похожа на полистелу, но проводящие пучки листовых следов ответвляются от пучков стелы в тангенциальном направлении и проходят определенное расстояние в стеле параллельно им, лишь затем отклоняясь наружу в лист. Занятый паренхимой участок сектора стебля в области узла над местом отхождения

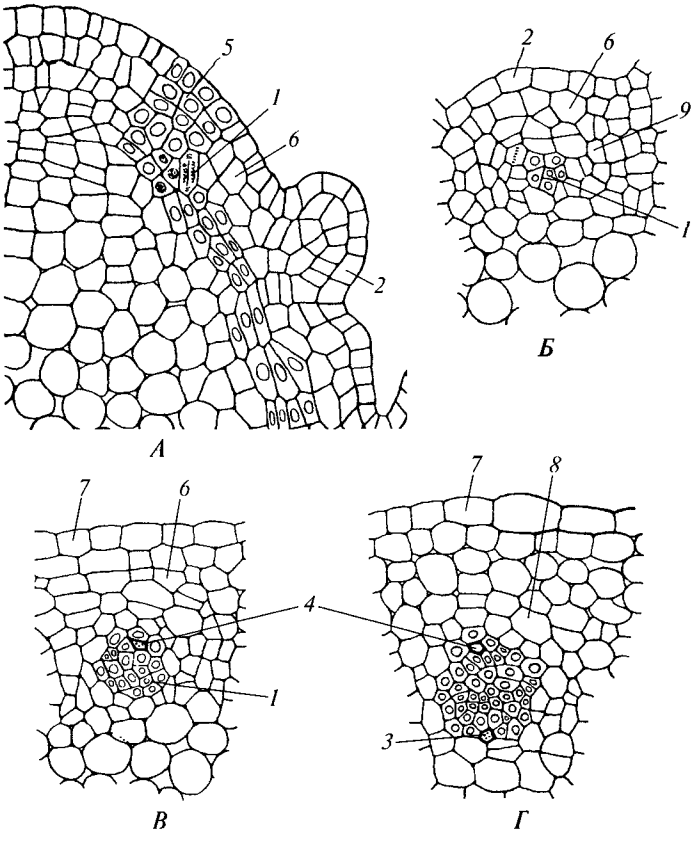



Рис. 177. Дифференциация проваскулярного тяжа и первых проводящих элементов в эвстелическом стебле льна многолетнего (*Linum perenne*) на продольном (*А*) и поперечном (*Б—Г*) срезах (по К. Эсау, 1969):

*1* — прокамбий проваскулярного тяжа; *2* — протодерма; *3* — протоксилема; *4* — протофлоэма; *5* — примордий листа; *6* — развивающийся кортекс; *7* — эпидерма; *8* — кортекс; *9* — остаточная меристема

листового следа из стелы в кортекс называют *листовой лакуной*. Выполненные паренхимой сектора стебля между пучками в стеле называют *первичными лучами*. Границы между листовой лакуной и первичным лучом нет.

У большинства видов пучки *коллатеральные*, состоящие из тяжа ксилемы с эндархной протоксилемой и примыкающего к нему снаружи тяжа флоэмы с экзархной протофлоэмой (см. рис. 171, *Б*, 177, *Г*). У некоторых видов пучки *биколлатеральные*, в них развита не только наружная, но и внутренняя флоэма, примыкающая к тяжу ксилемы со стороны сердцевины (рис. 171, *В*). В тяже внутренней флоэмы протофлоэма эндархная.

Развитие эвстелы изучено недостаточно, несмотря на многочисленные исследования. Чаще всего описывают появление прокамбиальных (проваскулярных) тяжей в узле, в образовательной меристеме под развивающимся листовым примордием (см. рис. 177). Отсюда дифференциация прокамбия распространяется акропетально в лист и базипетально по остаточной меристеме стебля.

В стебле тяж прокамбия удлиняется по ортостихе до узла расположенного на ней более старого листа. Там тяж отклоняется в тангенциальном направлении и присоединяется к более старому пучку соседнего листового следа. Однако некоторые исследователи отстаивают мнение о строго акропетальном развитии тяжей прокамбия в стебле[1]. В прокамбиальном тяже ксилема появляется в области узла и дифференцируется акропетально в лист и базипетально в стебель. Флоэма закладывается в нескольких местах по длине прокамбиального тяжа и от каждого такого участка дифференцируется бази- и акропетально. У очень многих видов протофлоэма целиком развивается в тяж волокон, армирующих проводящий пучок.

У голосеменных и большинства двудольных растений прокамбиальные тяжи проводящих пучков дифференцируются во всю толщину остаточной меристемы; поэтому перицикла в стебле нет (см. рис. 171, *А*, *Б*). У отдельных видов в наружной зоне остаточной меристемы прокамбий не развивается, и она превращается в перицикл, который бывает паренхимным, склеренхимным или склеренхимным снаружи и паренхимным внутри (см. рис. 171, *В*). У древесных растений внутренняя зона остаточной меристемы нередко превращается в лишенную проводящих элементов *перимедуллярную зону* более мелких, чем в сердцевине, клеток, в той или иной мере лигнифицированных (см. рис. 193).

Листовые следы (рис. 178, 179) бывают одно-, двух- и многопучковыми из нечетного числа пучков (3, 5, 7, редко больше). Средний пучок листового следа называют *медианным* (М), а остальные — *латеральными* разных порядков по их удаленности от медианного ($L_1$, $L_2$, $L_3$...). Единственный пучок листового следа у одних растений проходит по стеблю не разветвляясь. Тогда сверху листовая лакуна не отграничена от первичного луча, и формируется проводящая система, или *васкулатура* стебля *открытого типа*[2] (см. рис. 178, *А*, *Б*). У других растений он раздваивается на нижнем конце, ветви отклоняются в тангенциальном направлении в противоположные стороны и соединяются с проводящими пучками разных листовых следов (см. рис. 178, *В*, *Г*). В результате над узлом возникает арка проводящих тканей, отделяющая листовую лакуну от выше расположенного первичного луча. Такой тип васкулатуры обозначают как *закрытый*. У растений с двухпучковыми листовыми следами васкулатура стебля открытого типа, так как оба пучка проходят по стеблю, не разветвляясь, и сливаются с пучками разных листовых следов (см. рис. 178, *Д*). В многопучковых листовых следах латеральные пучки на нижнем конце не разветвляются и, соответственно, не «закрывают» лакуну, а медианный пучок либо остается нераздельным, либо раздваивается (см. рис. 178, *Е*, *Ж*). В первом случае васкулатура открытого типа, во втором — закрытого.

Васкулатуру закрытого типа считали более совершенной из-за ее большей целостности. Однако тип васкулатуры, по-видимому, есть простое следствие степени радиальной симметричности апекса во время дифференциации прокамбия пучков листового следа. Поэтому он отражает эволюционные преобра-

---

[1] Этот вопрос трудно решить из-за того, что во время заложения прокамбия междоузлия на верхушке побега еще не развиты, узлы прилегают друг к другу, и протяженность всего листового следа может составлять 10 клеток. Прокамбий развивается очень быстро. Поэтому крайне трудно определить направление его дифференциации на столь коротком расстоянии.

[2] Открытый тип васкулатуры нельзя путать с открытыми проводящими пучками, в которых находится камбий.

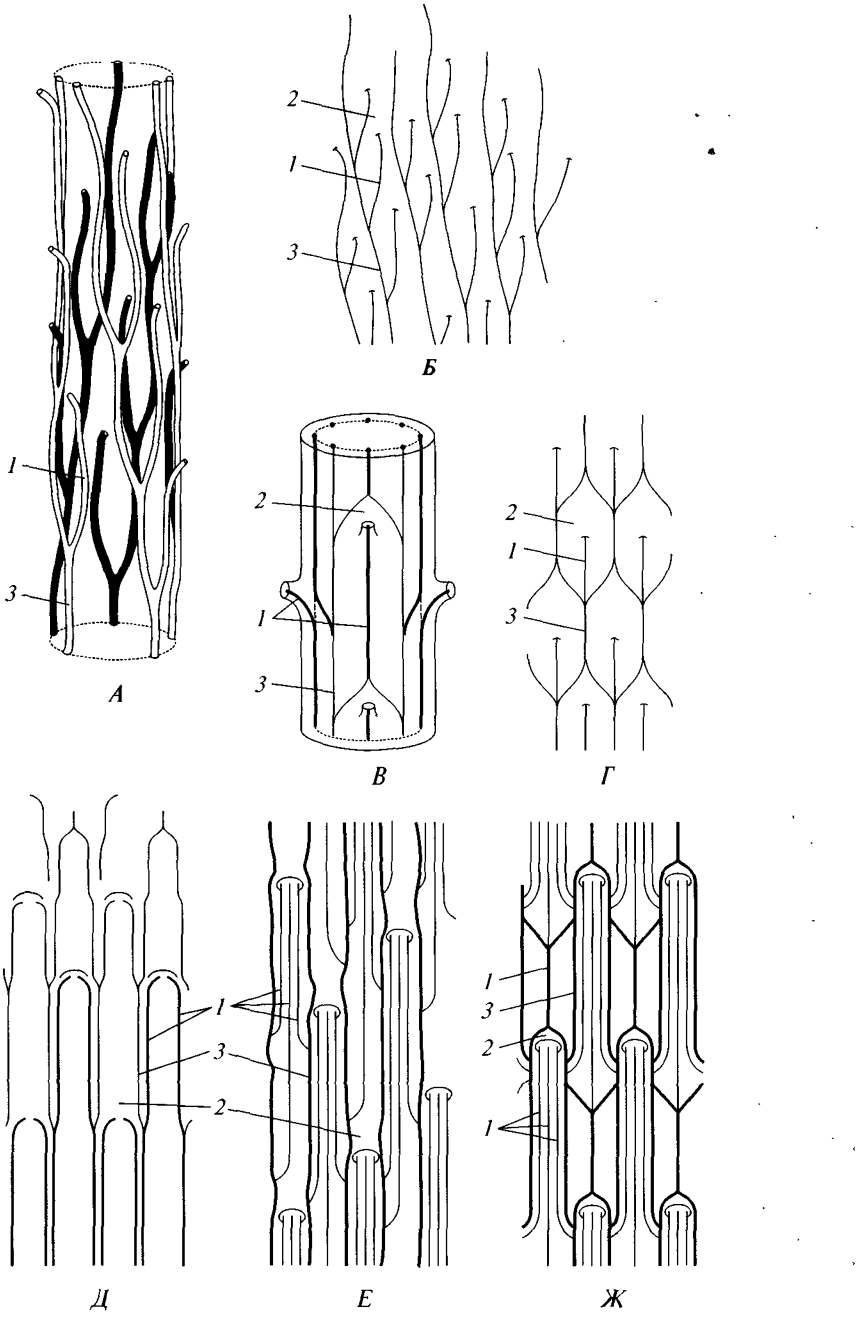



Рис. 178. Васкулатура эвстелических стеблей (по В. Н. Любименко, 1923; А. Дж. Имсу и Л. Г. Мак-Даниэльсу, 1935; Б. Кауссманну, 1963; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А*, *Б* — трехмерная реконструкция и диаграмма васкулатуры открытого типа, однопучковые листовые следы; *В*, *Г* — трехмерная реконструкция и диаграмма васкулатуры закрытого типа, однопучковые листовые следы; *Д* — диаграмма васкулатуры открытого типа, двухпучковые следы; *Е*, *Ж* — диаграмма васкулатуры открытого и закрытого типов, трехпучковые следы; *1* — пучок листового следа; *2* — листовая лакуна; *3* — пучок стелы

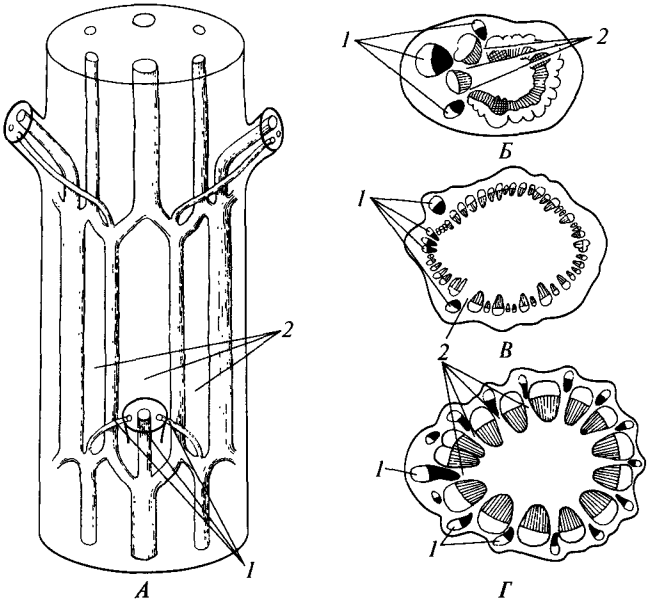



Рис. 179. Трехмерная реконструкция васкулатуры стебля ломоноса (*Clematis*) с трехпучковыми листовыми следами и трехлакунными узлами (*А*); поперечные срезы узлов трехпучкового, трехлакунного (*Б*) у ивы (*Salix*), многопучкового трехлакунного (*В*) у капусты (*Brassica*) и многопучкового многолакунного (*Г*) у щавеля (*Rumex*) (по Б. Хуберу, 1961; Б. Каусманну, 1963):

*1* — пучки листового следа; *2* — лакуна

зования симметрии апекса, а не совершенство функционирования проводящей системы побега.

При однопучковых листовых следах выше отхождения пучка в лист остается единственная листовая лакуна. В этом случае узел называют *однолакунным* даже в том случае, если на нем располагается мутовка листьев, каждая со своим следом и лакуной (см. рис. 178, *В*). Оба пучка двухпучкового листового следа всегда проходят по стеблю рядом друг с другом и, отклоняясь в лист, оставляют общую лакуну в стеле; узел также оказывается однолакунным (см. рис. 178, *Д*). Пучки многопучкового листового следа у одних видов располагаются в стебле рядом друг с другом. Узлы у этих видов однолакунные (см. рис. 178, *Е*, *Ж*). У других видов пучки одного листового следа в

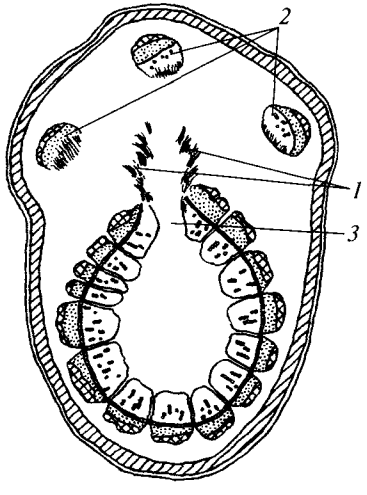



Рис. 180. Поперечный срез узла яблони (*Malus*) (по Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 1990):

*1* — пучки веточного следа; *2* — пучки листового следа; *3* — лакуна

стебле чередуются с пучками других следов (см. рис. 179). Выше места отхождения в лист каждого из них остается отдельная лакуна. Узел оказывается *многолакунным*, причем число лакун равно числу пучков листового следа. У немногих видов медианный и ближайшие к нему латеральные пучки располагаются рядом, а краевые латеральные пучки в стебле чередуются с пучками других листовых следов (см. рис. 179, *В*). И в этом случае узлы многолакунные, но число лакун меньше числа пучков листового следа, так как медианному и соседними с ним латеральным пучкам соответствует одна общая лакуна.

Проводящая система бокового побега (пазушной почки) соединяется с проводящей системой материнского побега через двухпучковый *веточный след* (рис. 180). Два прокамбиальных тяжа закладываются в основании пазушной почки и удлиняются базипетально через кортекс материнского побега в его стелу, в которую они входят с противоположных краев единственной лакуны

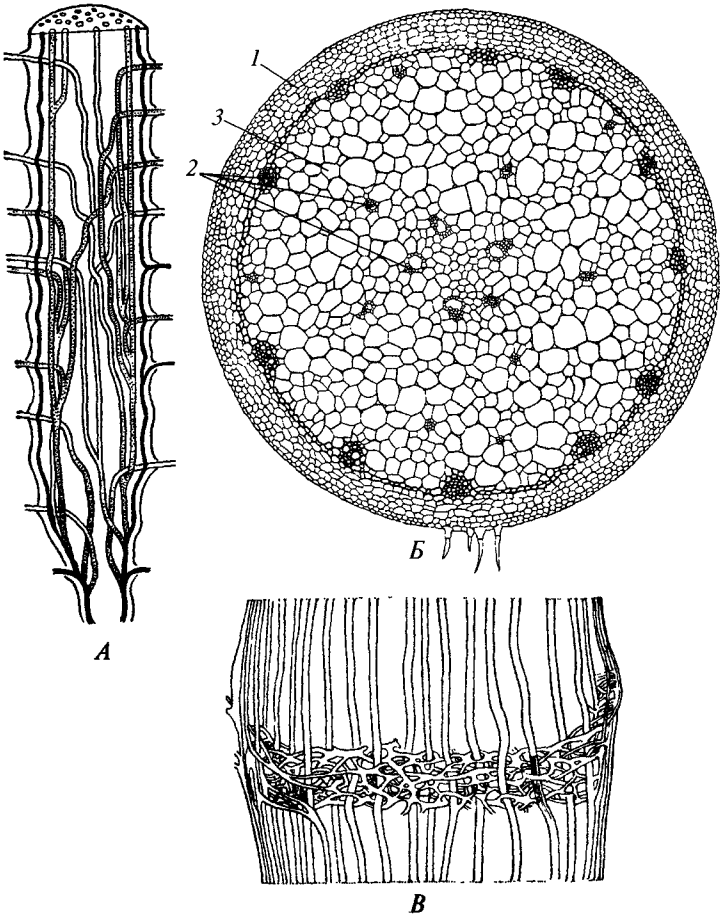



Рис. 181. Атактостела (по В. Ф. Раздорскому, 1949; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — трехмерная схема васкулатуры стебля однодольного растения; *Б* — поперечный срез стебля традесканции приречной (*Tradescantia fluminensis*); *В* — анастомозы проводящих пучков в узле у кукурузы (*Zea mays*); *1* — кортекс; *2* — проводящие пучки; *3* — стела

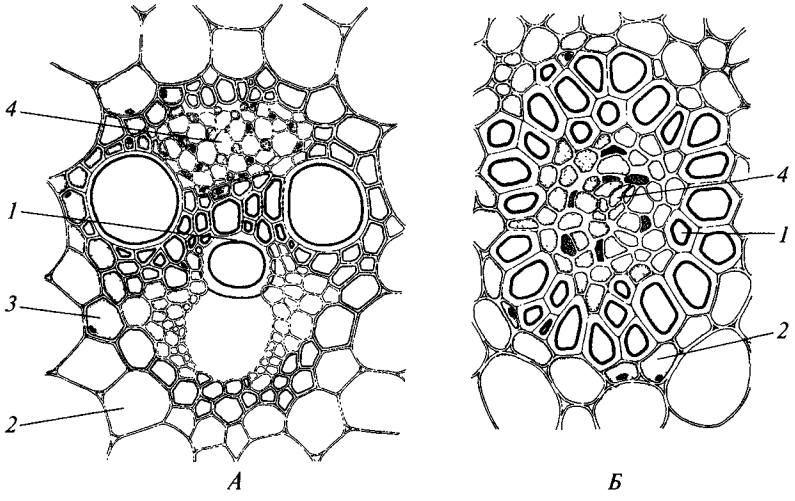



Рис. 182. Проводящие пучки однодольных на поперечных срезах стебля (по В. Брауне, А. Леману, Г. Тауберту, 1967):

*А* — коллатеральный пучок кукурузы (*Zea mays*); *Б* — амфивазальный пучок ландыша майского (*Convallaria majalis*); *1* — ксилема; *2* — паренхима; *3* — склеренхима; *4* — флоэма

однолакунного узла или медианной лакуны многолакунного узла. В отличие от пучков листовых следов пучки веточных следов короткие, в том же узле они причленяются к пучкам соседних листовых следов по бокам от лакуны.

При развитии эвстелы всегда дифференцируются отдельные прокамбиальные тяжи и между ними паренхимные первичные лучи. В зависимости от ширины тех и других различают два типа эвстелы. Если тяжи прокамбия в тангенциальном направлении узкие, а лучи широкие, то проводящие пучки легко различимы (см. рис. 171, *В*). Такую стелу называют *пучковой эвстелой*. Если прокамбиальные тяжи очень широкие, а первичные лучи однорядные, то возникает *непучковая эвстела*, в поперечном сечении которой ксилема и флоэма имеют вид непрерывных колец, а границы между пучками неразличимы (см. рис. 171, *А*).

***Атактостела*** свойственна большинству однодольных растений. Для нее характерно большое число проводящих пучков в листовом следе. Поэтому они не помещаются в ряд вокруг сердцевины, а проходят по стеблю на разной глубине (рис. 181, *А*), причем наиболее крупные медианный и внутренние латеральные пучки находятся глубже, чем более мелкие краевые пучки. На поперечном срезе стебля они располагаются несколькими концентрическими кольцами (*коммелиновый* тип, см. рис. 181, *Б*) или беспорядочно рассеяны по всему сечению (*пальмовый* тип, см. рис. 173). В первом случае в стебле, как правило, можно различить сердцевину и кортекс. Во втором случае анатомо-топографические зоны в стебле не выражены. Протяженность пучков одного следа по стеблю неодинакова. Медианный и крупные латеральные пучки проходят по стеблю до слияния с другими пучками (у пальм несколько десятков) междоузлий, а чем мельче пучок, тем он короче. Самые мелкие пучки листового следа у пальм обычно слепо оканчиваются на нижнем конце, не соединяясь с другими пучками стебля.

В узлах обычно возникают многочисленные анастомозы между пучками (см. рис. 181, *В*) вплоть до потери индивидуальности пучков и образования поперечной анастомозной пластинки (у многих злаков). Поэтому подсчитать число лакун узла, как правило, не удается. Веточный след многопучковый, в стебле его пучки почти сразу теряются в анастомозах между проводящими пучками материнского побега.

Между пучками в атактостеле находится паренхима, способная склерифицироваться, но лучей нет.

Большинство однодольных растений в стебле имеет коллатеральные проводящие пучки (рис. 182, *А*). У некоторых видов пучки *амфивазальные*, в них флоэмный тяж окружен ксилемой (см. рис. 182, *Б*). Протофлоэма в таких пучках мезархная, а протоксилема располагается двумя-тремя, редко бóльшим числом участков в дистальном относительно флоэмы положении. У ряда однодольных краевые клетки прокамбиального тяжа дифференцируются в волокнистые элементы, слагающие склеренхимную обкладку пучка.

## 3.2.3. Связь проводящих систем стебля и корня

Для эффективного проведения веществ по стеблю необходима непосредственная связь его проводящей системы с проводящей системой корней. Связь между проводящими системами стебля и *придаточного* корня устанавливается путем дифференциации проводящих тканей между их стелами. Проводящие элементы таких участков значительно короче, чем в стелах, и их взаимное расположение и соединение с проводящими элементами в стеле стебля вариабельны. У семенных растений связь проводящих систем стебля и *главного* корня осуществляется через проводящую систему гипокотиля (рис. 183, 184).

В верхней части гипокотиля двудольных и двусемядольных голосеменных растений проводящая система представлена типичной эвстелой, но число пучков в ней меньше, чем в эвстеле стебля вследствие того, что пучки побега базипетально объединяются с пучками семядольных следов. След каждой семядоли формируется из одного тяжа прокамбия, имеющего в сечении U-образную форму, обращенную концами наружу. Флоэма закладывается экзархно на краях прокамбиального тяжа двумя изолированными тяжами. В «перемычке» между ними развивается ксилема, причем эндархная протоксилема находится между двумя примыкающими к флоэме тяжами метаксилемы. Протоксилема обычно быстро разрушается и зарастает окружающей паренхимой, что создает впечатление двух отдельных пучков.

Ниже по гипокотилю протоксилема не разрушается, и следы семядолей четко однопучковые. Вниз по гипокотилю края пучков от разных семядолей постепенно сближаются, а средние их части, занятые протоксилемой, остаются разделенными сердцевиной. Еще ниже метаксилемные участки двух пучков соединяются и базипетальнее занимают место сердцевины: возникает пластинка ксилемы, типичная для радиального пучка с диархной ксилемой. Флоэма перегруппировывается в два тяжа, прилежащие к пластинке метаксилемы. Протоксилемные участки сохраняют свое положение, но оказываются на краях ксилемной пластинки. Васкулатура принимает вид, свойственный проводящей системе корня (см. рис. 183).

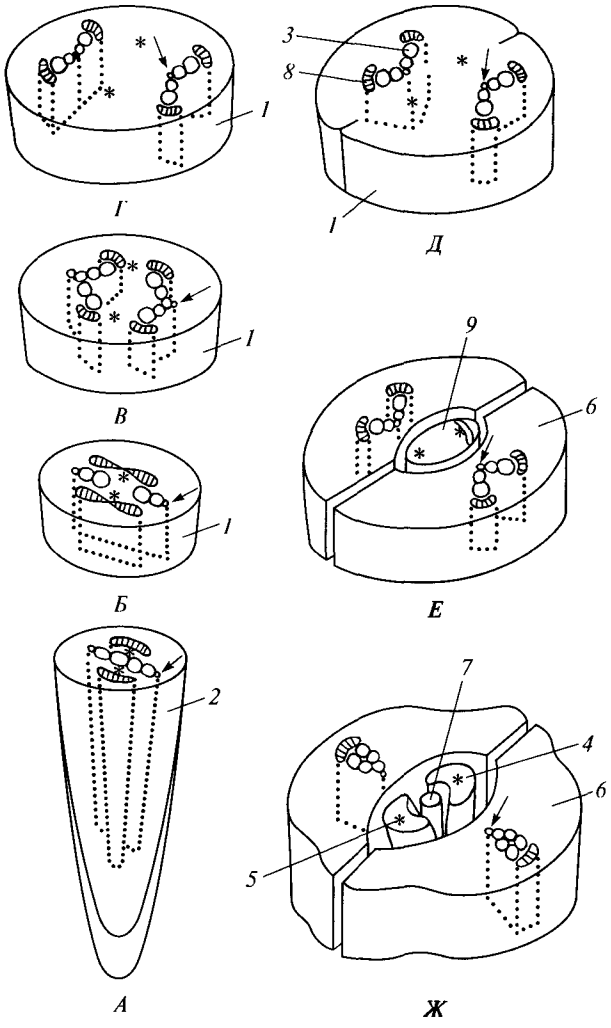



Рис. 183. Преобразование васкулатуры побега в радиальный пучок корня (*А*—*Ж*) в гипокотиле свеклы (*Beta vulgaris*) (по К. Эсау, 1969):

*1* — гипокотиль; *2* — корень; *3* – ксилема; *4* — лист; *5* — медианный пучок листа (листового следа); *6* — семядоля; *7* — стебель; *8* — флоэма; *9* — эпикотиль; стрелки указывают на протоксилему

Бывают и иные типы преобразования васкулатуры стебля в диархный проводящий пучок корня (см. рис. 184, *В*). Переход от васкулатуры стебля к васкулатуре корня с тетрархной ксилемой также осуществляется по-разному (см. рис. 184, *Б*, *Г*). У ряда растений такой переход происходит при участии латеральных пучков трехпучковых семядольных следов или пучков из эпикотиля. Медианные следы семядолей претерпевают те же изменения, что были описаны выше. Латеральные пучки следов соседних семядолей попарно соединяются своими протоксилемными частями, а их метаксилемные части и флоэма смещаются тангенциально. Ниже они соединяются с соответствующими участками метаксилемы и флоэмой разделяющегося медианного пучка семядольного

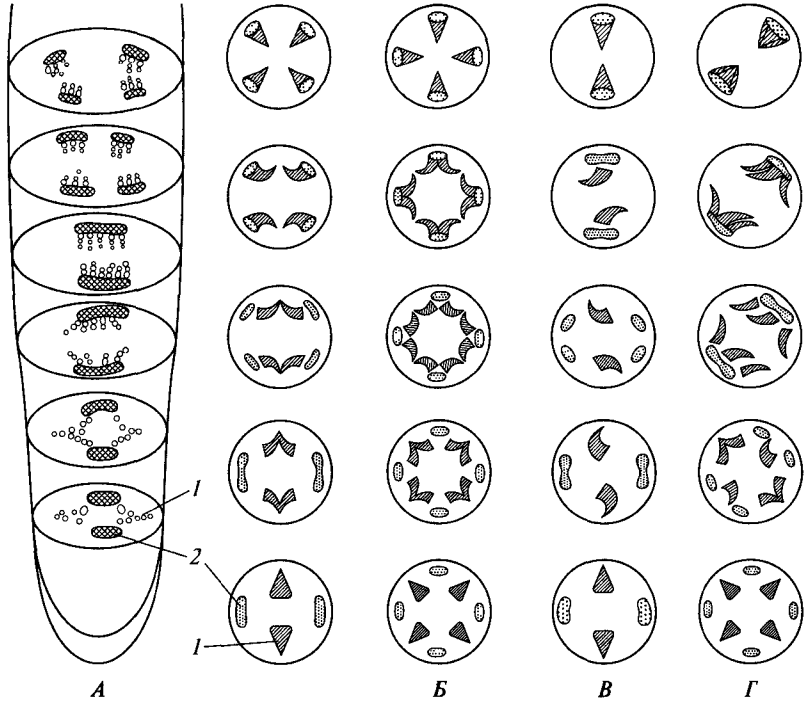



Рис. 184. Типы преобразований васкулатуры стебля в радиальный проводящий пучок корня (по В.Ф.Раздорскому, 1949):

*1* — ксилема; *2* — флоэма

следа. Затем метаксилема смещается центрипетально и объединяется в единый массив. Тяжи флоэмы также смещаются к центру гипокотиля и оказываются в бороздах между выступами протоксилемы. Преобразования пучков из эпикотиля сходны с преобразованиями латеральных пучков семядольных следов.

Протяженность зоны преобразования васкулатуры стебля в васкулатуру корня варьирует у разных растений. У одних видов она захватывает весь гипокотиль (см. рис. 183), у других — ограничена небольшим участком под семядольным узлом или рядом с основанием корня (см. рис. 184, *А*). Есть виды, у которых в самом основании корня проводящая система сохраняет еще переходный характер.

Значительно сложнее устроена проводящая система в переходной зоне у однодольных растений. У некоторых из них переход от корневой структуры васкулатуры к стеблевой наблюдается на протяжении гипокотиля и нескольких междоузлий побега.

## 3.2.4. Увеличение проводимости стелы

В связи с характерным для растений открытым ростом объем веществ, перемещаемых по стеблю, значительно увеличивается в онтогенезе растения. Однако на начальных этапах онтогенеза невозможно создать такую мощную проводящую систему, которая бы полностью обеспечила потребности взрос-

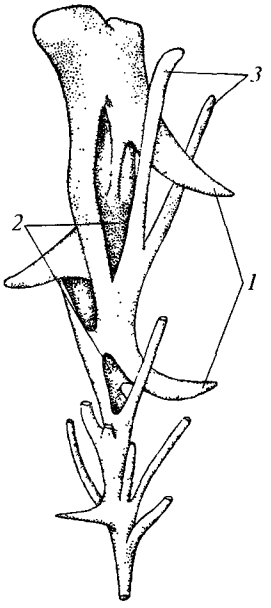



Рис. 185. Стела данеи крылатой (*Danaea alata*), акропетально увеличивающаяся в диаметре (по А.Л.Тахтаджяну, 1950):
*1* — следы корней; *2* — листовые лакуны; *3* — следы листьев

лого организма. Поэтому растения вынуждены увеличивать проводимость стелы постепенно.

Универсальный способ такого увеличения проводимости — увеличение диаметра апекса по мере роста, позволяющее сформировать более толстую стелу, в которой может поместиться большее число проводящих элементов. Вследствие этого стебель и его стела приобретают форму расширяющегося акропетально конуса. Акропетальное утолщение стелы стеблей споровых растений сопровождается изменением ее строения (рис. 185). Свойственная почти всем им в начале онтогенеза гаплостела акропетально преобразуется либо в актиностелу и далее — в плектостелу или медуллированную актиностелу с очень большим числом ребер ксилемного цилиндра, либо в моноциклическую сифоностелу или диктиостелу, которые далее у ряда видов трансформируются в дициклические — полициклические стелы. У эвстелических и атактостелических растений тип стелы акропетально не меняется, но число проводящих пучков в поперечном сечении возрастает.

Пропускная способность стелы в узком основании стебля остается низкой. Поэтому неизбежно развитие придаточных корней вдоль стебля, осуществляющих дополнительную загрузку ксилемы в расширяющейся стеле. Такая конструкция эффективна для низких растений с приземными или подземными

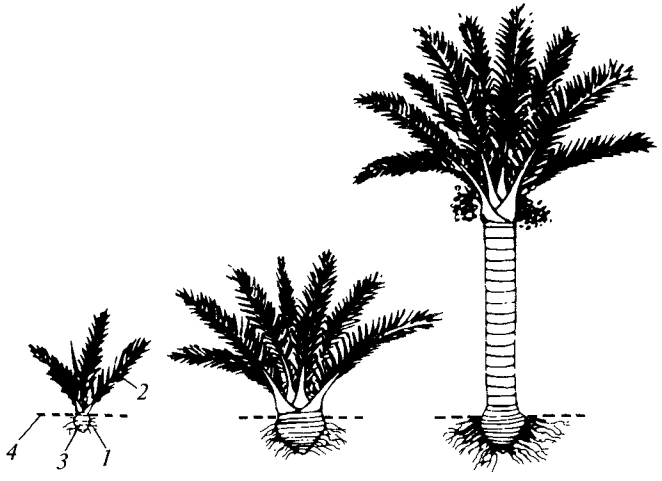



Рис. 186. Рост пальмы и утолщение ее ствола (по П.Б.Томлинсону, 1978):
*1* — придаточный корень; *2* — лист; *3* — стебель; *4* — уровень почвы

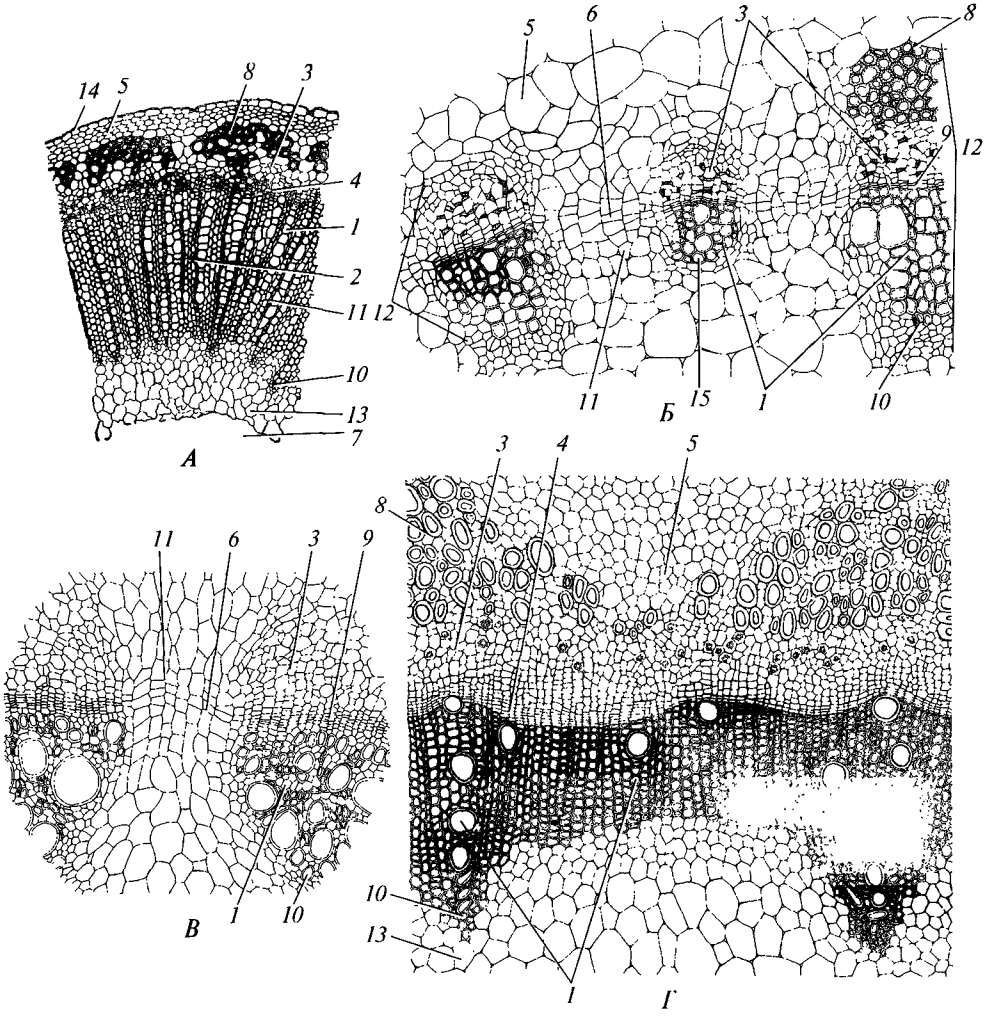



Рис. 187. Разные варианты вторичного утолщения стебля (по В. Г. Хржановскому и др., 1963; В. Г. Александрову, 1933; Б. Кауссманну, 1963):

*А* — вторичное строение непучкового эвстелического стебля льна (*Linum usitatissimum*); *Б* — вторичное строение молодого стебля подсолнечника (*Helianthus annuus*) с вторичным пучком, формирующимся между первичными пучками; *В* — вторичное строение молодого стебля кирказона крупнолистного (*Aristolochia siphio*); *Г* — вторичное непучковое строение стелы рами (*Boehmeria argentea*); *1* — вторичная ксилема; *2* — вторичный луч; *3* — вторичная флоэма; *4* — камбий; *5* — кортикальная паренхима; *6* — межпучковый камбий; *7* — сердцевинная полость; *8* — протофлоэмные волокна; *9* — пучковый камбий; *10* — первичная ксилема; *11* — первичный луч; *12* — первичный проводящий пучок; *13* — сердцевинная паренхима; *14* — эпидерма, *15* — вторичный пучок

побегами, но она редко встречается у растений с высокими ортотропными побегами, так как им необходимы очень длинные придаточные корни. Для их развития требуется много ресурсов и, по-видимому, оно становится невыгодным при достижении побегом высоты 10—12 м. Таким образом, необходи-

мость развития придаточных корней по всей длине побега представляет *эволюционный запрет* на появление высоких растений.

Этот запрет, как и большинство эволюционных запретов, не абсолютен. Его преодолели пальмы и внешне похожие на них современные древовидные папоротники. У данных растений на ранней стадии онтогенеза диаметр апекса увеличивается сравнительно непродолжительное время, затем остается постоянным. Соответственно стебель только в самом основании имеет форму акропетально расширяющегося конуса. Выше его диаметр не изменяется, а значит, остается постоянной и проводимость стелы (рис. 186). Это делает ненужным развитие придаточных корней на всем протяжении побега; многочисленные придаточные корни приурочены к короткой базальной обратноконической части стебля. Это снимает запрет на рост побега в высоту, но ограничивает увеличение объема кроны ранней стадией онтогенеза, когда диаметр апекса и проводимость стелы увеличиваются. Впоследствии (после стабилизации диаметра апекса) стабилизируется и объем кроны благодаря тому, что развитие

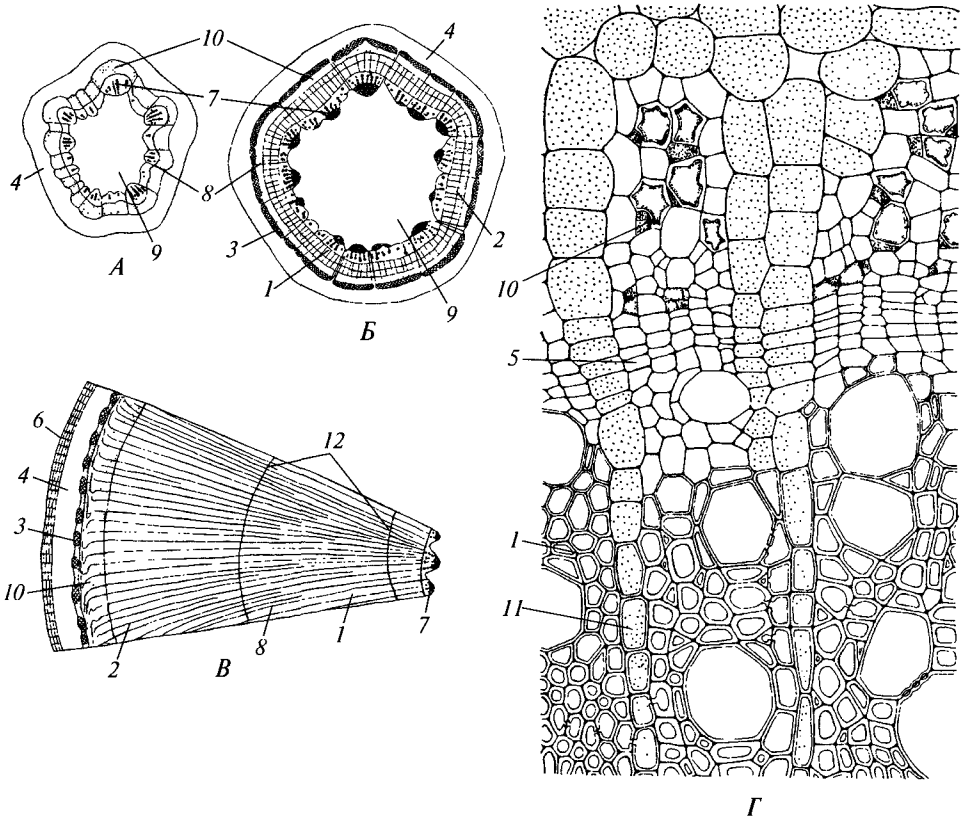



Рис. 188. Вторичное утолщение стебля сливы (*Prunus*) (по К. Эсау, 1969):

*А* — стебель на стадии первичного строения; *Б* — стебель в начале вторичного утолщения; *В* — двулетний стебель; *Г* — деталь поперечного среза двулетнего стебля; *1* — вторичная ксилема; *2* — вторичный луч; *3* — волокна протофлоэмы; *4* — кортекс; *5* — камбий; *6* — перидерма; *7* — первичная ксилема; *8* — первичный луч; *9* — сердцевина; *10* — флоэма; *11* — луч; *12* — годовые кольца

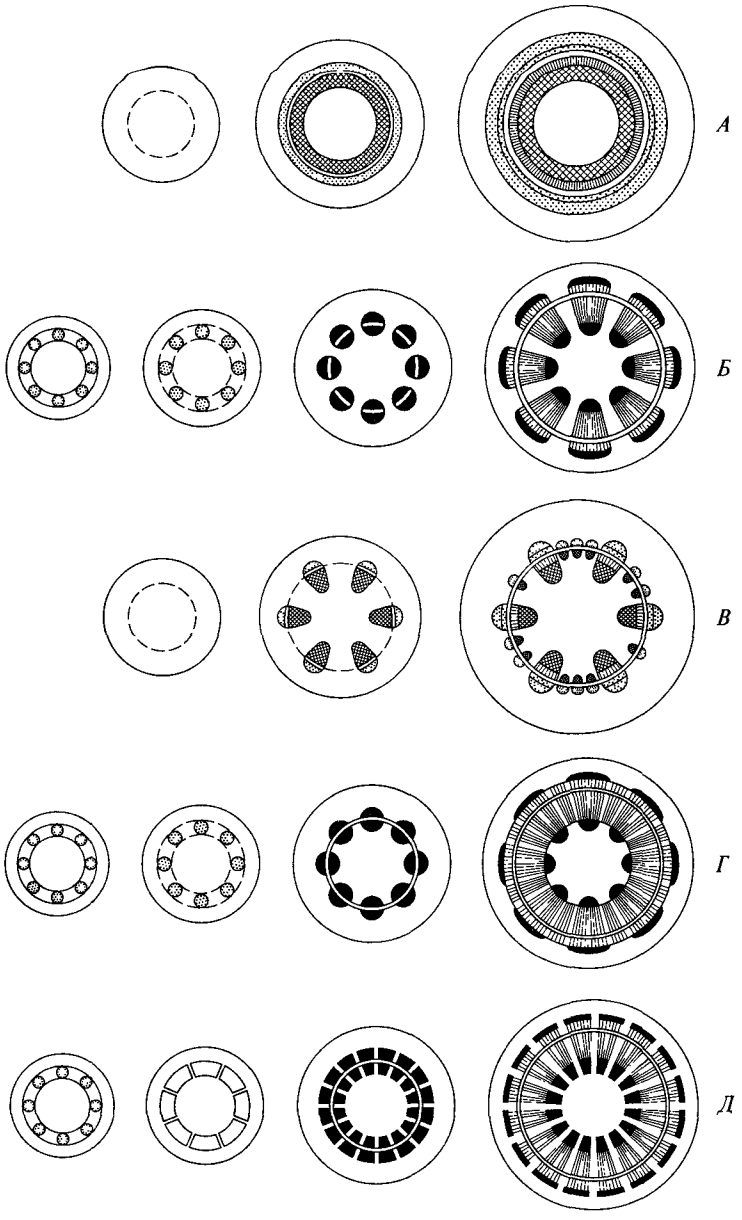



Рис. 189. Схемы основных типов вторичного утолщения стебля двудольных и голосеменных растений (по Э. Страсбургеру и др., 1962; Б. Кауссманну, 1963):
*А* — Saponaria-тип; *Б* — Aristolochia-тип; *В* — Helianthus-тип; *Г* — Ricinus-тип; *Д* — Tilia-тип

каждого нового листа сопряжено с отмиранием одного из ранее сформировавшихся.

Голосеменные и двудольные растения увеличивают проводимость стелы главным образом посредством вторичного утолщения, осуществляемого камбием (рис. 189).

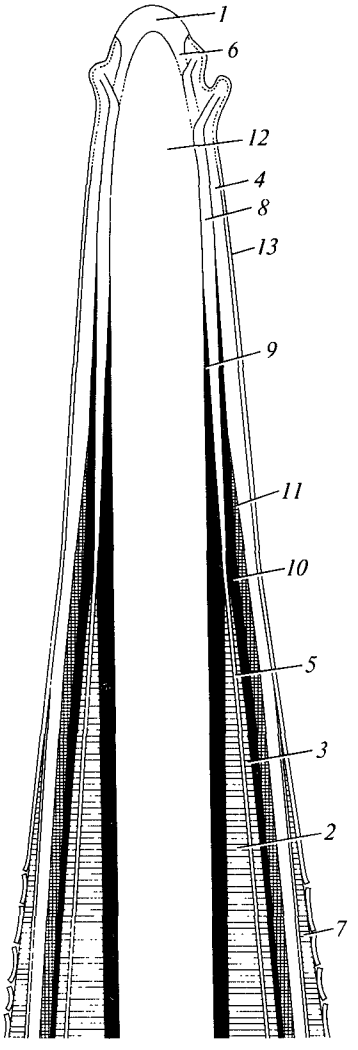



Рис. 190. Схема продольного среза вторично утолщающегося стебля древесного двудольного растения (по Э.Страсбургеру и др., 1962):

*1* — апикальная меристема; *2* — вторичная ксилема; *3* — вторичная флоэма; *4* — кортекс; *5* — камбий; *6* — остаточная меристема; *7* — перидерма; *8* — прокамбий; *9* — первичная ксилема; *10* — первичная флоэма; *11* — протофлоэма; *12* — сердцевина; *13* — эпидерма

В эвстеле непучкового типа из прокамбия, остающегося между дифференцирующимися навстречу друг другу ксилемой и флоэмой, возникает непрерывный слой камбия (см. рис. 171, *А*). В нем дифференцируются веретеновидные и лучевые инициали. Веретеновидные инициали образуют внутрь вторичную ксилему, а наружу — вторичную флоэму; лучевые инициали продуцируют паренхиму лучей, одни из которых контактируют с сердцевиной (первичные лучи), а другие — нет (вторичные лучи). Вследствие деятельности камбия в таком стебле увеличивается толщина и ксилемы, и флоэмы, причем ксилемы — снаружи, а флоэмы — изнутри (см. рис. 187, *А*).

В пучковой эвстеле немногих двудольных растений камбий дифференцируется только в пучках из прокамбия, остающегося между развивающимися навстречу друг другу ксилемой и (наружной) флоэмой (см. рис. 171, *В*). Такой камбий называют *пучковым*, а сами пучки с камбием — *открытыми* проводящими пучками. Пучковый камбий откладывает внутрь вторичную ксилему, наружу — вторичную флоэму. В результате объем проводящих тканей со временем увеличивается. Однако такой камбиальный рост не может продолжаться долгое время, так как прирост проводящих тканей не компенсируется увеличением объема ткани между пучками.

У большинства растений с пучковой эвстелой камбий появляется также в пучках между ксилемой и флоэмой, но вскоре и между пучками в паренхиме первичных лучей образуется *межпучковый* камбий, соединяющийся с пучковым. Пучковый камбий, как обычно, откладывает внутрь вторичную ксилему, наружу — вторичную флоэму. Межпучковый камбий функционирует по-разному у разных видов. У одних видов он образует только паренхиму, и стела сохраняет пучковую структуру, свойственную ей на стадии первичного строения (см. рис. 187, *В*). У других видов межпучковый камбий откладывает наружу паренхиму, а внутрь — склеренхиму, «спаивающую» ксилему пучков в единый массив лигнифицированных тканей. У некоторых видов с широкими первичными лучами отдельные участки межпучкового камбия наружу образуют флоэму и внутрь ксилему, вследствие чего в луче появляются вторичные

проводящие пучки (см. рис. 187, *Б*). У многих растений межпучковый камбий функционирует так же, как и пучковый. В результате стела приобретает вторично непучковую структуру (см. рис. 187, *Г*). В камбии стебля, как и в камбии корня, могут дифференцироваться лучевые инициали, образующие вторичные лучи. У многих видов с тесно сближенными пучками, преимущественно у деревьев и кустарников, вторичные лучи структурно не отличаются от первичных (рис. 188).

Благодаря деятельности камбия новые проводящие элементы возникают по всей длине стебля, и проводимость стелы увеличивается на всем ее протяжении, причем стебель приобретает форму прямого конуса (рис. 190). Поэтому отпадает необходимость развития вдоль всего стебля придаточных корней, ограничивающих рост побега в высоту. Более того, появляется возможность сочетать рост в высоту со значительным увеличением объема кроны — особенность, типичная для большинства деревьев и кустарников.

Поскольку увеличение объема кроны влечет за собой усиление транспирации в значительно большей степени, чем усиление фотоассимиляции, то камбий образует существенно больше вторичной ксилемы, чем вторичной флоэмы (см. рис. 190). При свойственном деревьям и кустарникам длительном вторичном утолщении количество вторичной ксилемы превышает потребности в транспорте воды к кроне. Вследствие этого транспорт воды осуществляет только периферийная часть массива вторичной ксилемы — зона проводящей ксилемы, или *заболонь*. Чаще всего она включает ксилему, отложенную за 2—3 последних вегетационных сезона. Внутренняя зона непроводящей вторичной ксилемы выполняет механическую функцию. В ней отмирают клетки тяжевой

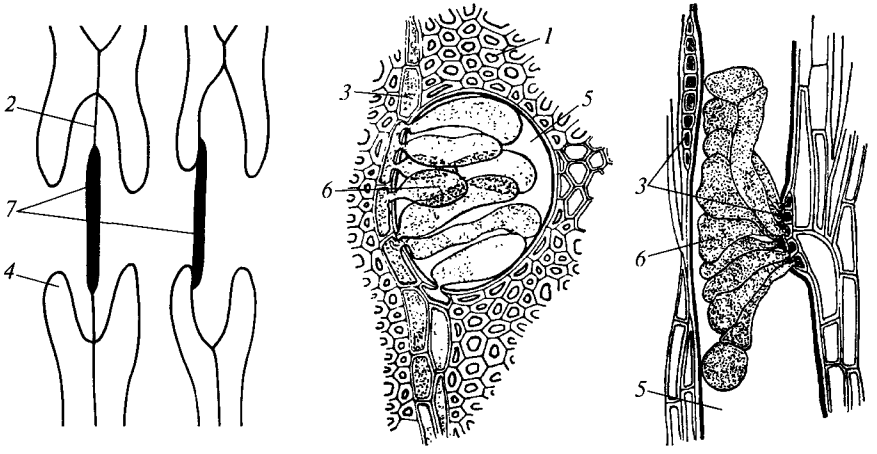



Рис. 191. Механизмы, обеспечивающие осушение непроводящей ксилемы (по Б. Хуберу, 1961; Л. И. Лотовой и Л. К. Тимонину, 1990):

*А* — путем смещения торуса к отверстию поры у голосеменных; *Б*, *В* — путем образования тил у древесных двудольных (соответственно в поперечном и продольном сечениях); *1* — волокна либриформа; *2* — замыкающая пленка поры; *3* — луч; *4* — окаймление поры; *5* — сосуд; *6* — тила; *7* — торусы

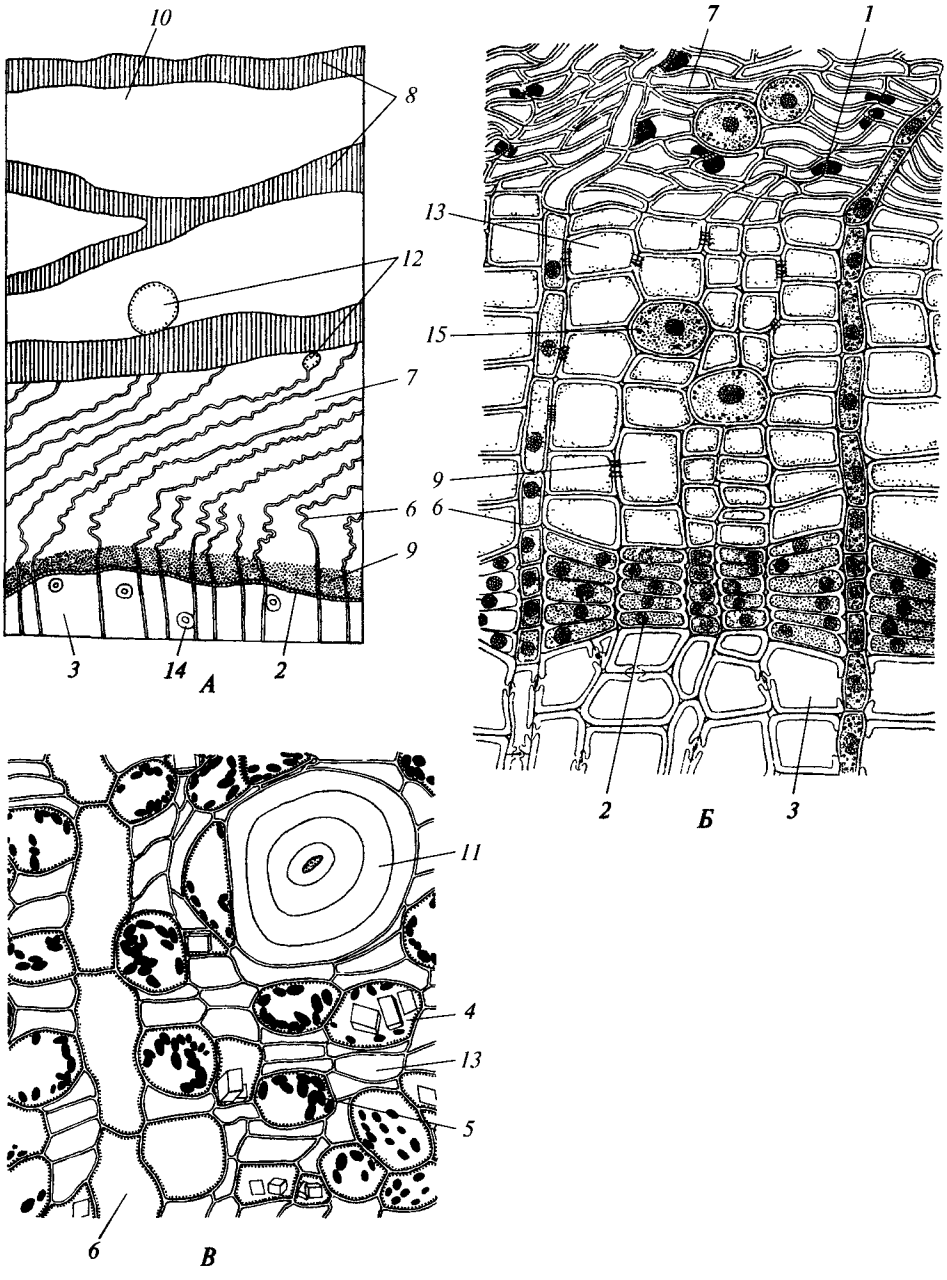



Рис. 192. Строение вторичной флоэмы древесных голосеменных растений, поперечные срезы (по В. Ф. Разлорскому, 1949; Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 1990):

*А* — схема строения вторичной флоэмы и ритидома ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*); *Б* — проводящая флоэма ствола сосны веймутовой (*P. strobus*); *В* — непроводящая флоэма ствола лиственницы европейской (*Larix decidua*); *1* — каллоза, закрывшая ситовидные поля; *2* — камбий; *3* — ксилема; *4* — кристаллоносная клетка тяжевой паренхимы; *5* — крахмалоносная клетка тяжевой паренхимы; *6* — луч; *7* — непроводящая флоэма; *8* — перидерма; *9* — проводящая флоэма; *10* — ритидом; *11* — склереида; *12* — смоловместилища; *13* — ситовидная клетка; *14* — смоляной ход; *15* — тяжевая паренхима

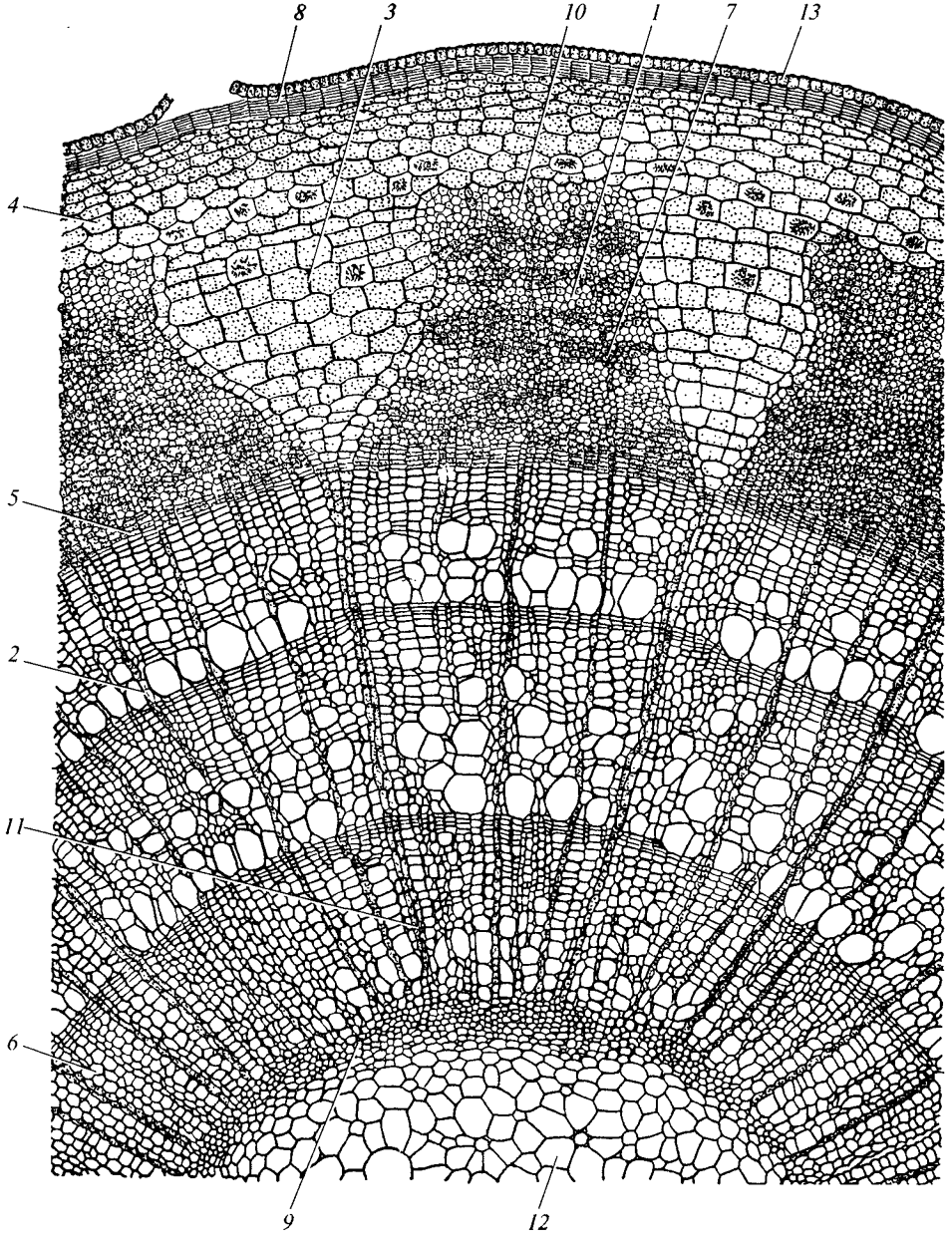



Рис. 193. Строение трехлетнего стебля липы сердцевидной (*Tilia cordata*) на поперечном срезе (по В. Ф. Раздорскому, 1949):

*1* — волокна вторичной флоэмы; *2* — вторичный луч; *3* — дилатирующий во флоэме луч; *4* — кортекс; *5* — камбий; *6* — ксилема; *7* — мягкие элементы вторичной флоэмы; *8* — перидерма; *9* — перимедуллярная зона; *10* — протофлоэмные волокна; *11* — первичный луч; *12* — паренхимная сердцевина; *13* — эпидерма

и лучевой паренхимы, а трахеальные элементы осушаются. У хвойных растений ключевое значение в осушении трахеальных элементов имеет смещение торуса к одному из отверстий поры, которое он таким образом закрывает (рис. 191, *А*). У не имеющих торусов растений в зоне непроводящей вторичной ксилемы происходит *тило́зис*, т.е. врастание паренхимных клеток в трахеальные элементы с образованием *тил*, закупоривающих элементы (см. рис. 191, *Б*, *В*). Сухая, полностью мертвая непроводящая вторичная ксилема у одних видов внешне сходна с заболонью и называется *спелой древесиной*. У других видов в ней накапливаются пигменты, танины и/или смолы, придающие характерную окраску, благодаря которой зона непроводящей ксилемы легко отличается от заболони. Такую непроводящую вторичную ксилему называют *ядром* или *ядровой древесиной*.

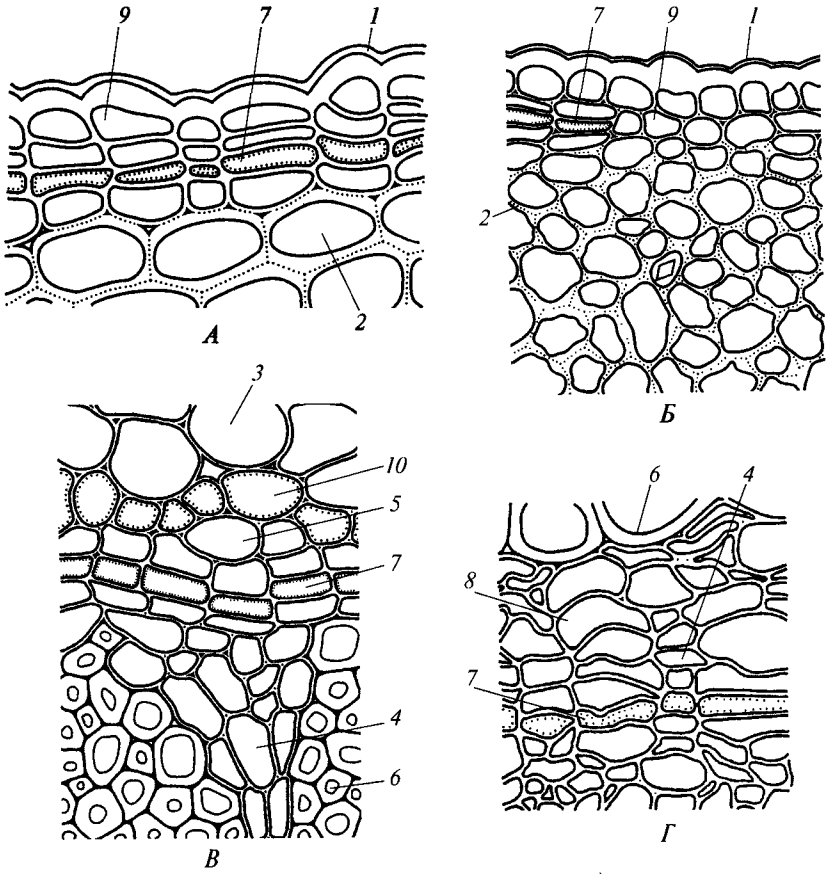



Рис. 194. Заложение первого феллогена в эпидерме (*А*) у розы колючей (*Rosa acicularis*), субэпидермально (*Б*) у церкокарпуса коротколистного (*Cercocarpus parvifolius*), в паренхимном перицикле (*В*) у хагении абиссинской (*Hagenia abissinica*) и во флоэме (*Г*) у нейлии тибетской (*Neillia thibetica*) (по Л.И.Лотовой и А.К.Тимонину, 2005):

*1* — кутикула; *2* — колленхима; *3* — кортикальная паренхима; *4* — луч; *5* — перицикл; *6* — протофлоэмные волокна; *7* — феллоген; *8* — флоэма; *9* — эпидерма; *10* — эндодерма

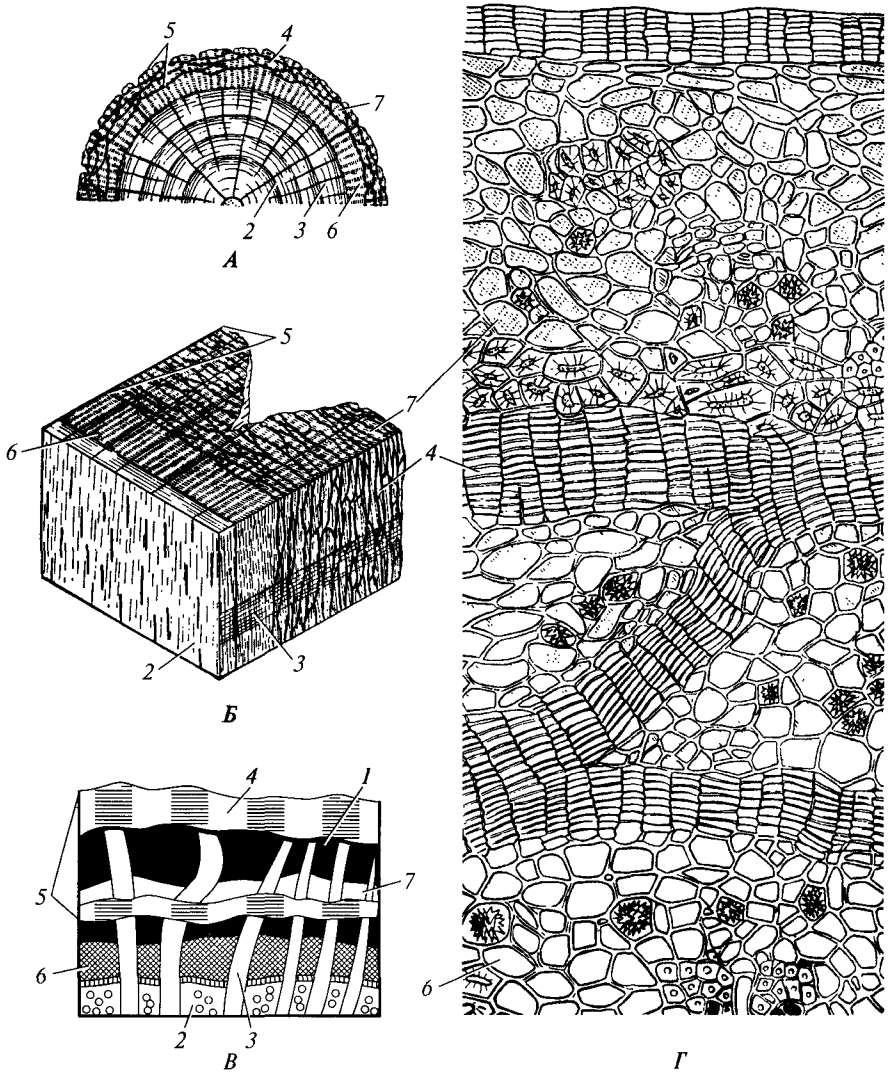



Рис. 195. Ритидом (по В. Ф. Раздорскому, 1949; Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 2005): *А*, *Б* — схемы строения чешуйчатого ритидома дуба красного (*Quercus rubra*); *В* — схема строения кольцевого ритидома аденостомы (*Adenostoma fasciculata*); *Г* — участок чешуйчатого ритидома дуба черешчатого (*Quercus robur*); *1* — волокна вторичной флоэмы; *2* — ксилема; *3* — луч; *4* — перидерма; *5* — ритидом; *6* — флоэма; *7* — чешуя ритидома

Вторичная флоэма также состоит из зон *проводящей* и *непроводящей флоэмы*, но проводящая флоэма располагается внутри, рядом с камбием, а непроводящая — снаружи (рис. 192). Как правило, вторичная флоэма остается в проводящем состоянии не более года. После этого в ней отмирают ситовидные элементы и функционально тесно связанные с ними альбуминовые и сопровождающие клетки. В тяжевой паренхиме обычно накапливается крахмал и появляются кристаллоносные клетки. У многих видов в зоне непроводящей флоэмы завершается дифференциация стереома.

Отложение большого количества ксилемы обусловливает тангенциальное удлинение всех располагающихся снаружи от нее тканей. Удлинение слоя камбия достигается путем происходящих время от времени делений его инициалей радиальными перегородками, что приводит к увеличению числа инициалей в слое. Тангенциальное растяжение флоэмы, или *дилатация*, происходит в зоне непроводящей флоэмы. *Диффузная дилатация* обусловлена пролиферацией тяжевой паренхимы и некоторым растяжением ее клеток, вследствие чего лучи отклоняются от радиального направления и сминаются в складки (см. рис. 192, *А*, *Б*). При *лучевой дилатации* тангенциальное растяжение клеток лучей имеет большее значение, чем их деления, причем дилатируют только некоторые лучи (рис. 193). Кортекс также дилатирует; его ткани за исключением эпидермы преобразуются в однородную паренхиму.

В многолетних стеблях наряду с вторичным утолщением формируется перидерма. В зависимости от конкретного вида феллоген образуется в эпидерме, на разной глубине в кортексе, в перицикле или во вторичной флоэме (рис. 194).

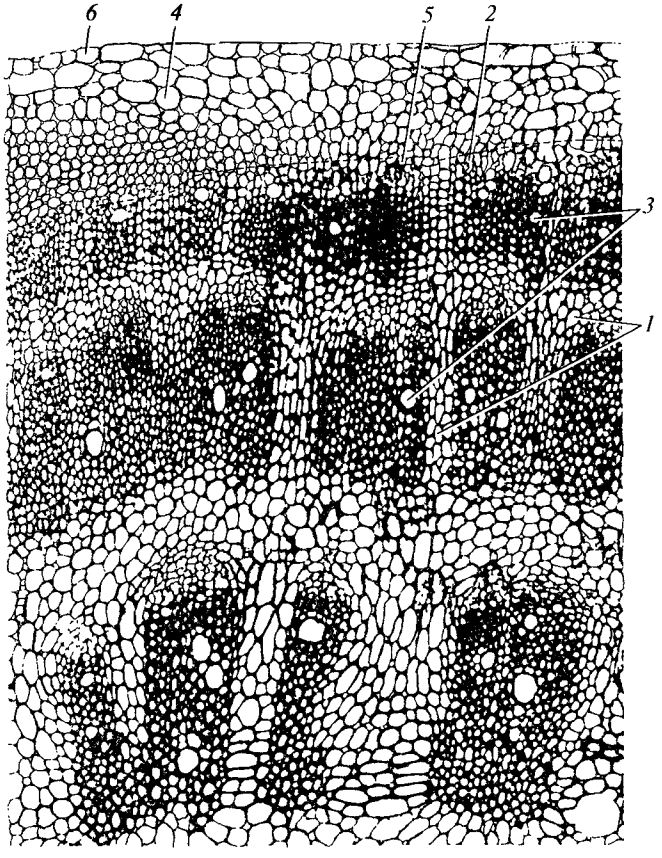



Рис. 196. Вторичное строение стебля амаранта хвостатого (*Amaranthus caudatus*) (по Ш. Карлквисту, 2003, с изменениями):

*1* — вторичная межпучковая ткань; *2* — добавочный камбий; *3* — добавочный пучок; *4* — кортикальная паренхима; *5* — меристематическая зона; *6* — эпидерма

После формирования феллемы все ткани, оказавшиеся снаружи от нее, отмирают и постепенно отпадают. У многих деревьев и некоторых кустарников со временем последовательно центрипетально закладываются новые феллогены, образующие внутренние перидермы (см. рис. 192, *А*; 195). Ткани между перидермами отмирают. Комплекс нескольких перидерм с остатками тканей между ними представляет *ритидо́м*, наружные участки которого постепенно слущиваются по перидермам. Ритидом бывает *кольцевым*, когда последовательные перидермы формируются по всей окружности стебля, и *чешуйчатым*, когда блюдцеобразные внутренние перидермы соединяются краями с наружными перидермами.

В стеблях некоторых двудольных, как и в корнях, вторичное утолщение осуществляют сменяющие друг друга добавочные камбии, закладывающиеся последовательно центрифугально в пролиферирующем перицикле. Добавочные камбии образуют добавочные коллатеральные пучки и склерифицирующуюся вторичную межпучковую ткань (рис. 196).

Атактостелия однодольных растений исключает возможность вторичного роста их стебля посредством деятельности камбия. Тем не менее стебли некоторых однодольных способны утолщаться вторично благодаря деятельности

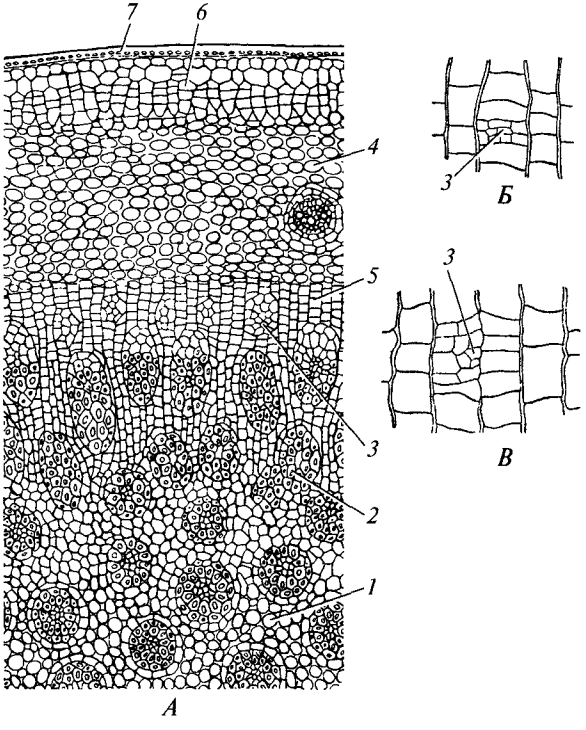



Рис. 197. Вторичное строение стебля драцены (*Dracaena* sp.) (*А*) и детали дифференциации вторичных пучков (*Б*, *В*) (по В.Ф.Раздорскому, 1949; Б.Хуберу, 1961):

*1* — вторичная межпучковая ткань; *2* — вторичный пучок; *3* — дифференцирующийся вторичный пучок; *4* — кортикальная паренхима; *5* — меристема вторичного утолщения; *6* — развивающаяся перидерма; *7* — эпидерма

особой *меристемы вторичного утолщения* (рис. 197). Она возникает на периферии стелы из апикальной меристемы и состоит из нескольких слоев уплощенных клеток, делящихся преимущественно тангенциальными перегородками. В тангенциальной плоскости клетки имеют вид разнообразных многоугольников. Распознать инициали в этой зоне меристемных клеток не удается. Меристема вторичного утолщения продуцирует производные главным образом внутрь. В их массе в ходе множественных продольных делений клеток, происходящих в разных плоскостях, дифференцируются прокамбиальные тяжи будущих вторичных проводящих пучков. Между ними дифференцируется вторичная межпучковая ткань. Этот процесс очень сходен с формированием прокамбиальных тяжей в остаточной меристеме верхушки побега.

Значительно более скудные наружные производные меристемы вторичного утолщения составляют паренхиму, в которой закладывается феллоген, образующий перидерму.

## 3.2.5. Механическая система стебля

Стебли большинства растений функционируют как консоли, удерживающие крону над субстратом. При этом вертикальный стебель испытывает статическую нагрузку от массы кроны и собственной массы, которая вызывает его продольное сжатие. Под действием линейного сжатия в любом теле возникает напряжение, порождающее деформирующую силу. Когда величина напряжения превысит предел прочности материала, произойдет необратимое сгибание предмета, или *тотальная потеря устойчивости*. Устойчивость к изгибу пропорциональна диаметру стебля и прочности слагающих его тканей.

Развитие очень толстых стеблей сопряжено с большими затратами ресурсов. Кроме того, такой стебель получается слишком тяжелым и к тому же он ненадежен при действии боковых динамических нагрузок. Поэтому у растений основное значение приобретает не очень интенсивный рост стебля в толщину, а развитие в нем стереома из специализированных механических тканей и ксилемы, состоящей из пористых проводящих и специализированных механических элементов. Существенно не столько общее количество жестких элементов, сколько их расположение в стебле. Оказывается, что труба противостоит изгибу лишь ненамного хуже, чем равного диаметра выполненный цилиндр из того же материала. В то же время она содержит значительно меньше материала и значительно легче цилиндра. Поэтому в противостоящих изгибу стеблях стереом занимает периферийное положение (субэпидермальная колленхима или склеренхима, перициклическая склеренхима, волокна протофлоэмы и в определенной степени ксилема проводящих пучков), что позволяет при минимальном количестве стереома обеспечивать значительную прочность стебля (рис. 198). У многих видов стебель облегчен вследствие разрушения сердцевины с образованием полости, заполненной воздухом.

Консистенция стебля неоднородна, вследствие чего напряжения в нем, местами концентрируясь, могут превысить предел прочности тканей. В результате произойдет *локальная потеря устойчивости* и необратимая деформация стебля. Полые стебли особенно подвержены локальной потере устойчивости, так как сердцевинная полость сильно облегчает «продавливание» стенки труб-

чатого стебля внутрь. Поэтому у растения с полыми стеблями всегда есть структуры, снижающие вероятность локальной потери устойчивости (рис. 199). Чаще всего они представлены «ребрами жесткости» — более или менее высокими продольными выступами, в которых субэпидермально проходят мощные тяжи колленхимы или склеренхимы. У злаков это выполненные узлы, в механическом отношении представляющие септы-распорки в трубчатой конструкции.

Наряду с постоянно действующим продольным сжатием вертикальный стебель наземных растений испытывает динамические нагрузки в боковом направлении, вызываемые движением воздуха и стремящиеся согнуть стебель. Они действуют хаотически, но могут временами существенно превышать статическую нагрузку от кроны. Противостояние таким нагрузкам потребовало бы развития очень большого количества стереома и было бы энергетически невыгодным. Поэтому устойчивость к боковым динамическим нагрузками может быть только динамической — путем упругого изгибания. При изгибании стебля в нем происходит продольное растяжение тканей с навветренной стороны и продольное их сжатие — с подветренной, вследствие чего появляется крутящий момент и дополнительные напряжения, пропорциональные 4 степени радиуса стебля ($r^4$). Поэтому даже небольшой изгиб толстого стебля мо-

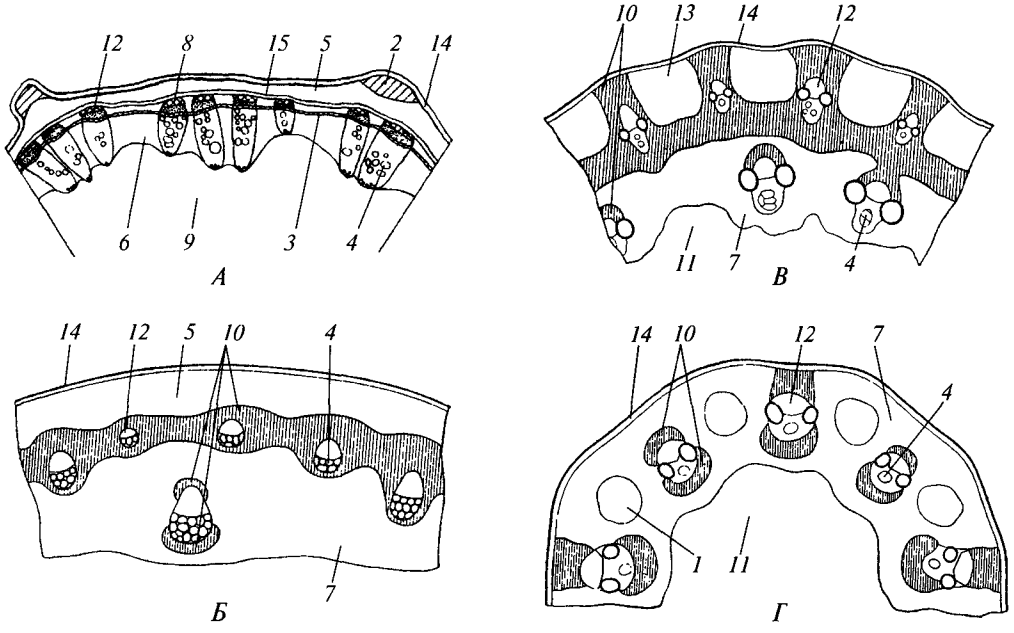



Рис. 198. Варианты размещения механических элементов в стеблях желтушника левкойного (*Erysimum cheiranthoides*, *А*), ландыша мутовчатого (*Convallaria verticillata*, *Б*), молинии голубой (*Molinia caerulea*, *В*) и пухоноса германского (*Trichophorum germanicum*, *Г*) (по Г. фон Гуттенбергу, 1963; Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 1988):

*1* — воздухоносная полость; *2* — колленхима; *3* — камбий; *4* — ксилема; *5* — кортикальная паренхима; *6* — одревесневшая вторичная паренхима; *7* — основная паренхима; *8* — протофлоэмные волокна; *9* — сердцевина; *10* — склеренхима; *11* — сердцевинная полость; *12* — флоэма; *13* — хлоренхима; *14* — эпидерма; *15* — эндодерма

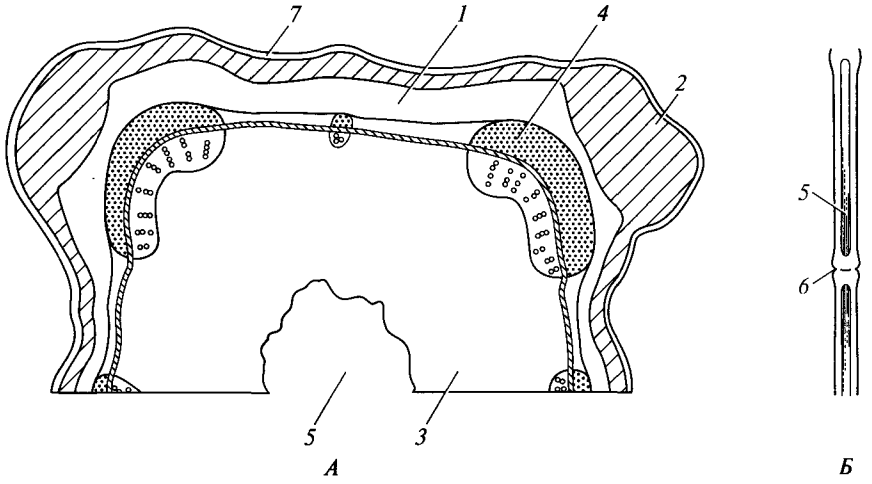



Рис. 199. Укрепление полых стеблей яснотки белой (*Lamium album*) продольными тяжами колленхимы в ребрах стебля (*А*) и пырея ползучего (*Elytrigia repens*) септами в узлах (*Б*) (по В. Х. Тутаюк, 1972; А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — кортекс; *2* — колленхима; *3* — основная паренхима; *4* — проводящий пучок; *5* — сердцевинная полость; *6* — узел; *7* — эпидерма

жет закончиться его разрушением. Необходимой гибкостью обладают достаточно тонкие стебли, в которых стереом представлен консолидированной массой жестких элементов в центре стебля.

Таким образом, в организации механической системы прямостоячего стебля наземного растения должны реализоваться взаимоисключающие принципы: толстый стебель с периферийным стереомом, часто в виде отдельных массивов — как приспособление к действию статической продольной нагрузки и тонкий стебель со стереомом в виде консолидированного центрального тяжа — как приспособление к действию динамических боковых нагрузок. В результате стебель имеет адаптивно компромиссную конструкцию (рис. 200). В дистальной части побега стебель содержит периферийный стереом и обладает понижен-

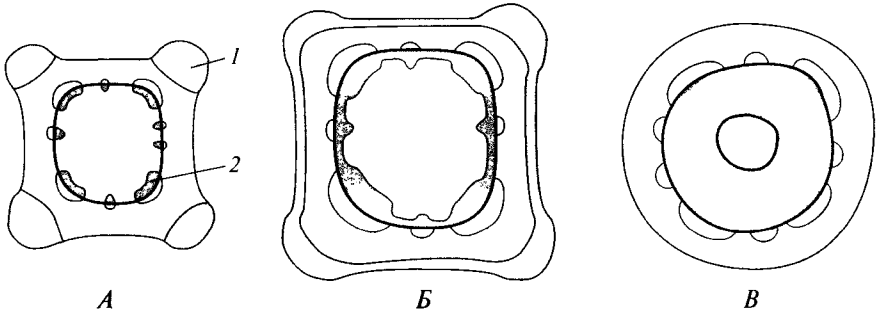



Рис. 200. Изменение распределения механических элементов в стебле яснотки (*Lamium*) вдоль побега (по В. Троллю, 1963, упрощено):

*А* — дистальная, *Б* — средняя и *В* — базальная части побега: *1* — колленхима; *2* — одревеснев шие элементы

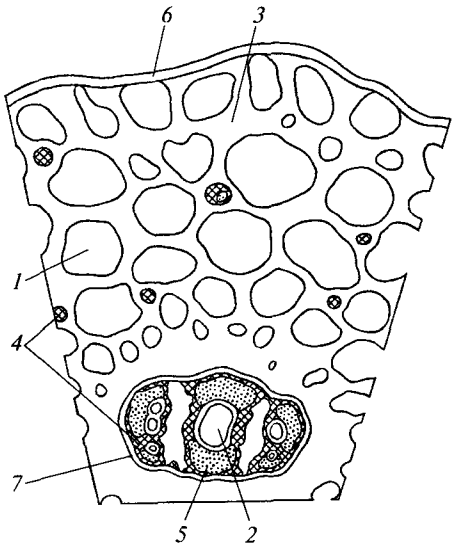



Рис. 201. Схема поперечного среза рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) с рассеянными по всему сечению тяжами склеренхимы (по А. К. Тимонину и А. Л. Нотову, 1993):

*1* — воздухоносный ход; *2* — ксилема; *3* — кортикальная паренхима; *4* — склеренхима; *5* — флоэма; *6* — эпидерма; *7* — эндодерма

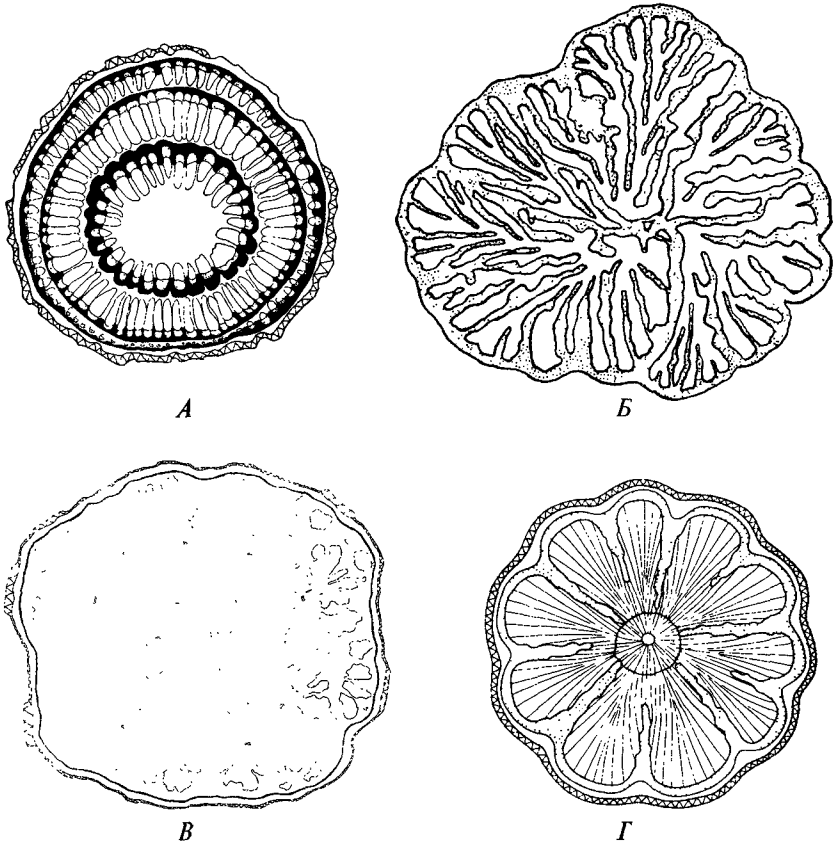



Рис. 202. Строение стеблей древесных лиан, устроенных по типу каната, поперечные срезы (по М. Обатон, 1960):

*А* — триклизия (*Triclisia patens*); *Б* — невропелтис (*Neuropeltis prevostioides*); *В* — афромендонсия (*Afromendoncia iodioides*); *Г* — салация (*Salacia bipindensis*)

ной гибкостью. Напряжения, вызванные динамическими нагрузками, передаются в основание побега, где стерсом локализован в центре. Благодаря этому возможна упругая деформация всего побега. У трав этот базальный участок охватывает всего несколько междоузлий. У деревьев, испытывающих особенно большие динамические нагрузки из-за большой парусности кроны, ствол и ветви на большем протяжении имеют локализованный в центре стерсом, представленный вторичной ксилемой.

Стебли водных растений функционируют не как консоли, а как натянутые канаты. Соответственно они должны обладать высокой прочностью на разрыв и большой гибкостью. Это достигается развитием в них субэпидермальной эластичной колленхимы или отдельных тяжей склерифицированной ткани по всему сечению стебля (рис. 201).

Стебли лиан также должны обладать повышенной гибкостью при том, что они не испытывают постоянных продольных напряжений. В таких условиях наиболее целесообразна конструкция тонкого стебля с отдельными тяжами жесткой ткани, разделенными массивами мягкой ткани (рис. 202). Данная конструкция формируется по-разному. У одних видов изначально формируются широкие первичные лучи, сохраняющиеся и в ходе вторичного утолщения (см. рис. 204, *А*). У других видов возникает непучковая вторичная структура стелы, но в некоторых секторах стебля камбий впоследствии откладывает только флоэму. Вследствие этого массивы мягкой флоэмы глубоко вдаются в ксилемный цилиндр, подразделяя его на несколько лопастей. Есть виды лиан с поликамбиальным вторичным утолщением, в результате которого в стебле образуются отдельные проводящие пучки, окруженные паренхимой. Во всех случаях в стеблях лиан относительное и абсолютное количество ксилемы невелико. По-видимому, в связи с этим лианам свойственны сосуды очень большого диаметра (до 0,7 мм), обеспечивающие высокую проводимость небольшой по объему ксилемы.

## 3.2.6. Анатомия метаморфизированных стеблей

*Запасающие стебли* сильно паренхиматизированы. Почти у всех видов такие стебли очень слабо или вовсе не утолщаются вторично (рис. 203). Вся их обильная запасающая паренхима первичная, формирующаяся в ходе мощного первичного утолщения, которое бывает *кортикальным* или *медуллярным*. Соответственно этому у одних видов в стеблях развит толстый паренхимный кортекс, у других — мощная сердцевина, клетки которой не отмирают и не разрушаются. Лишь немногим видам свойственно мощное вторичное утолщение, в результате которого возникает сильно паренхиматизированная вторичная ксилема, выполняющая функцию запасания. Строение проводящих элементов в запасающих стеблях обеспечивает эффективный поперечный транспорт веществ между проводящей системой и запасающей паренхимой.

*Усики* специализированы на выполнении функции закрепления растения на опоре, для чего требуется их высокая гибкость и прочность на разрыв, тогда как проведение веществ осуществляется в них в незначительных объемах. Поэтому усики анатомически сходны со стеблями лиан, но отличаются малым количеством проводящих тканей с узкими проводящими элементами

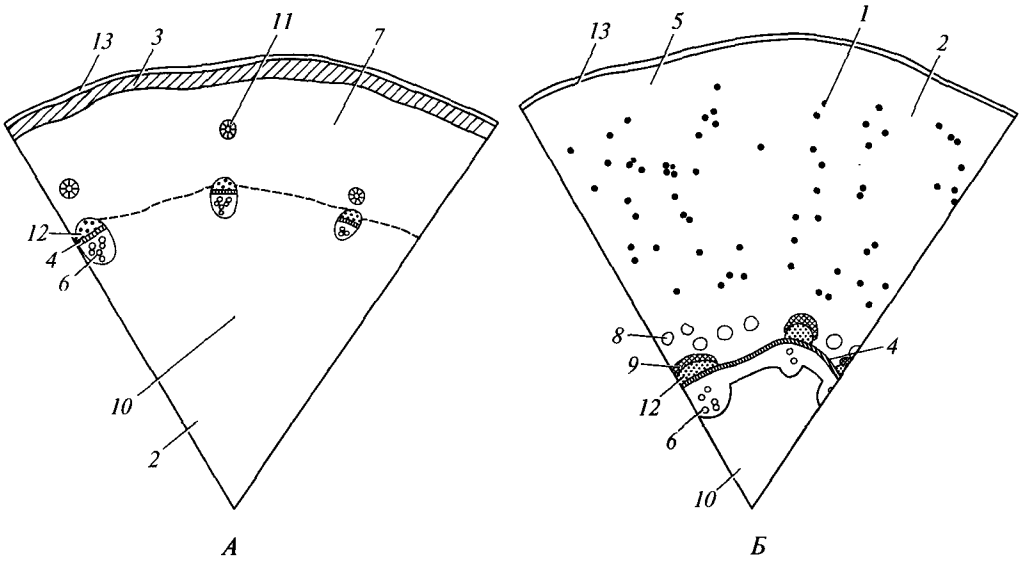



Рис. 203. Схемы поперечных срезов суккулентных стеблей крестовника членистого (*Senecio articulatus*) (*А*) и молочая тирукалли (*Euphorbia tirucalli*) (*Б*) (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — кортикальные волокна; *2* — водоносная паренхима; *3* — колленхима; *4* — камбий; *5* — кортекс; *6* — ксилема; *7* — кортикальная паренхима; *8* — млечник; *9* — протофлоэмные волокна; *10* — сердцевина; *11* — смоляной ход; *12* — флоэма; *13* — эпидерма

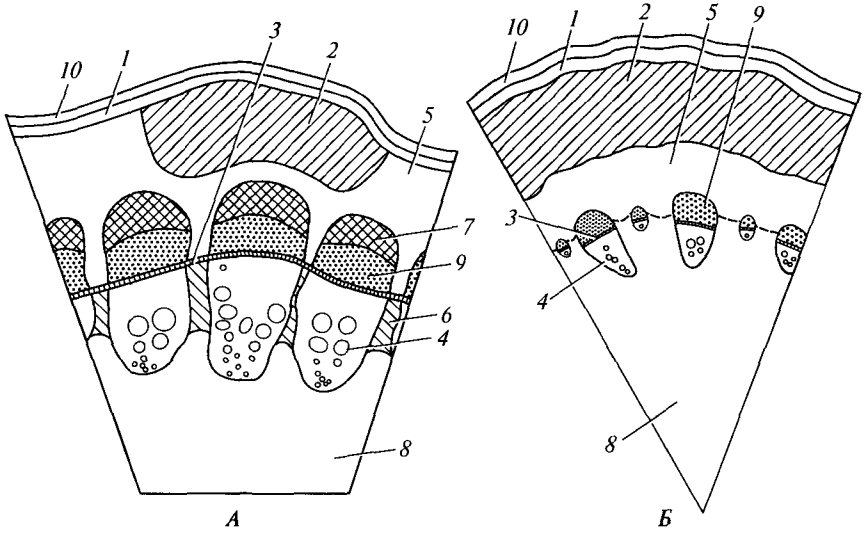



Рис. 204. Схемы поперечных срезов однолетнего стебля олиственного побега (*А*) и однолетнего усика (*Б*) винограда (*Vitis vinifera*) (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — гиподерма; *2* — колленхима; *3* — камбий; *4* — ксилема; *5* — кортикальная паренхима; *6* — одревесневшая паренхима лучей; *7* — протофлоэмные волокна; *8* — сердцевина; *9* — флоэма; *10* — эпидерма

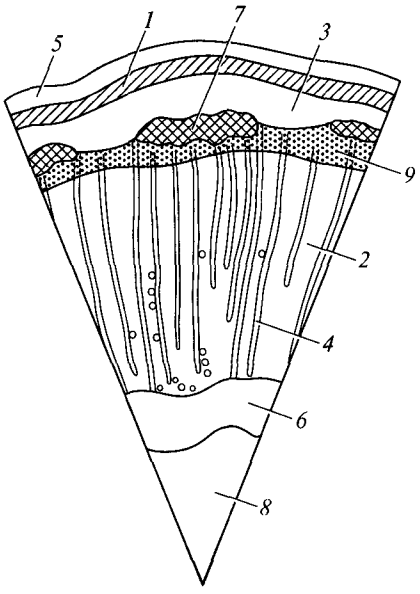



Рис. 205. Схема поперечного среза колючки боярышника (*Crataegus* sp.) (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — колленхима; *2* — ксилема; *3* — кортикальная паренхима; *4* — луч; *5* — перидерма; *6* — перимедуллярная зона; *7* — протофлоэмные волокна; *8* — сердцевина; *9* — флоэма

(рис. 204). Вторичное утолщение усиков слабое и непродолжительное, вследствие чего они очень полно сохраняют первичное строение. В течение всего времени жизни усика эпидерма остается его покровной тканью, а феллоген не закладывается, и перидерма не образуется. Для усиков многих растений характерна обильная колленхима, способствующая увеличению их прочности на разрыв без существенного снижения гибкости.

В анатомическом строении *колючки* ярко выражены особенности, обусловливающие ее большую жесткость (рис. 205). В результате весьма активной, хотя и непродолжительной деятельности камбия формируется вторичная непучковая структура стелы с довольно толстой зоной вторичной ксилемы. Вторичная ксилема практически не проводит воду, но выполняет механическую функцию. В соответствии с этим она почти нацело состоит из толстостенных волокон либриформа. Малочисленные водопроводящие элементы узкие и толстостенные. Тяжевая паренхима скудная и сильно склерифицированная. Лучи в ксилеме узкие и тоже сильно склерифицированы. Сердцевинная паренхима состоит из одревесневших толстостенных отмерших клеток. Вследствие этих особенностей в центре колючки сосредоточен мощный массив жестких элементов. Фло-

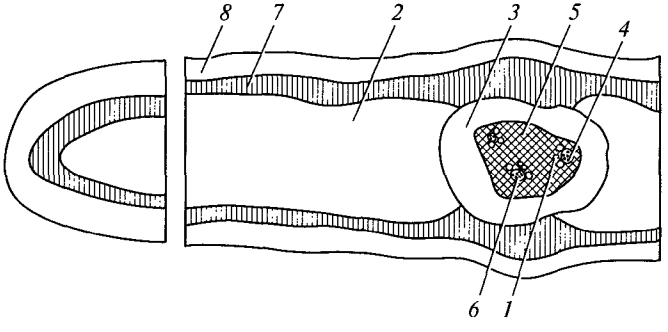



Рис. 206. Схема поперечного среза филлокладия аспарагуса густоцветкового (*Asparagus densiflorus*) (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — ксилема; *2* — кортикальная паренхима; *3* — одревесневшая паренхима; *4* — проводящий пучок; *5* — склеренхима; *6* — флоэма; *7* — хлоренхима; *8* — эпидерма

эма в сформировавшейся колючке облитерирована за исключением крупных тяжей протофлоэмных волокон с весьма толстыми лигнифицированными стенками, усиливающих жесткость колючки. Кортекс, если сохраняется, представлен сильно деформированными и частично отмершими паренхимой и колленхимой. На поверхности колючки (в связи с ее долговечностью) находится перидерма.

*Филлокладий* анатомически сильно отличается от стебля. У одних видов удается различить узкую стелу, функционально соответствующую области средней жилки листовой пластинки, и разросшийся кортекс, в котором субэпидермально располагаются 1—2 слоя хлоренхимных клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности (рис. 206). У других видов анатомо-топографическая зональность не выражена, и филлокладий анатомически чрезвычайно сходен с листовой пластинкой. Он выполнен хлоренхимой, дифференцированной на зоны палисадных и губчатых клеток, которую пронизывают проводящие пучки.

## 3.3. ЛИСТ

### 3.3.1. Листовая пластинка

Листовые пластинки высших растений очень разнообразны не только по очертаниям, но и по анатомическому строению. У листостебельных печеночников и некоторых мхов листья состоят из одного слоя однородных клеток, сочетающих признаки эпидермальных и хлоренхимных (рис. 207, *А*). У большинства мхов и отдельных видов папоротников листовая пластинка однослойная за исключением средней жилки, в которой клетки располагаются в несколько слоев (см. рис. 207, *Б*). У мхов в средней жилке находятся неспециализированные прозенхимные клетки или прозенхимные клетки и лептоиды. У папоротников в средней жилке проходит коллатеральный закрытый проводящий пучок, окруженный склеренхимой.

Остальные побеговые высшие растения имеют листовые пластинки из нескольких слоев клеток (рис. 208). Внешний слой клеток составляет эпидерму, которую подразделяют на адаксиальную (обращенную к стеблю, вверх) и абаксиальную (обращенную

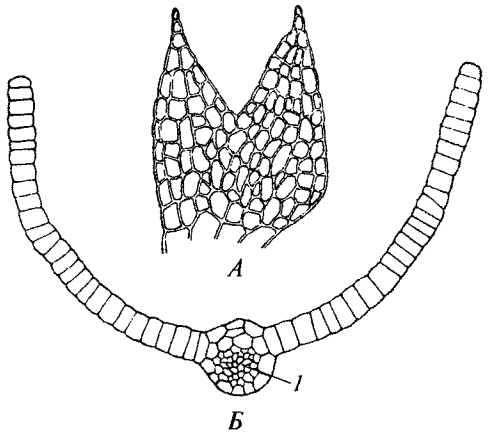



Рис. 207. Однослойные листья мохообразных (по С. И. Ростовцеву, 1913; К. Гёбелю, 1930):

*А* — лист цефалозии (*Cephalozia bicuspidata*) с поверхности; *Б* — поперечный срез листа мниума волнистого (*Mnium undulatum*); *1* — средняя жилка

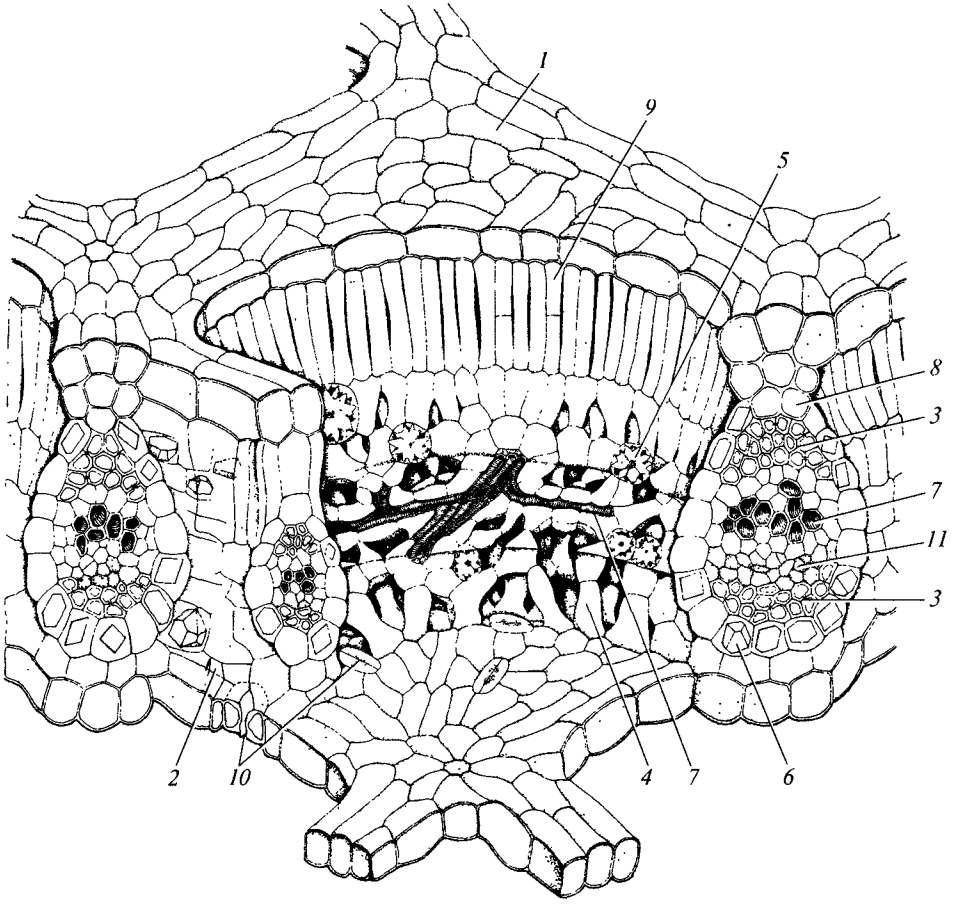



Рис. 208. Строение листовой пластинки дуба пушистого (*Quercus pubescens*) (по Г.Фикете, Й.Шуйко-Лача, 1973, с изменениями):

*1* — адаксиальная эпидерма; *2* — абаксиальная эпидерма; *3* — волокна; *4* — губчатая хлоренхима; *5* — идиобласт с друзой оксалата кальция; *6* — идиобласт с кристаллом оксалата кальция; *7* — ксилема; *8* — паренхимная обкладка проводящего пучка; *9* — палисадная хлоренхима; *10* — устьица; *11* — флоэма

от стебля, вниз). У большинства видов устьица развиты только в абаксиальной эпидерме (*гипостомные* листья), некоторые виды имеют устьица как в абаксиальной, так и в адаксиальной эпидерме (*амфистомные* листья), очень редко устьица есть только в адаксиальной эпидерме (*эпистомные* листья). Предполагают, что устьица гипостомных листьев лучше защищены от закупорки оседающей сверху пылью или дождевой либо конденсационной водой. Есть предположение о том, что отсутствие устьиц в адаксиальной эпидерме таких листьев снижает транспирацию. Поскольку верхняя сторона листа нагревается солнцем сильнее нижней, то воздух в межклетниках под адаксиальной эпидермой имеет более низкую относительную влажность. Поэтому пары воды диффундируют к адаксиальной эпидерме, не содержащей устьиц, и не покидают лист.

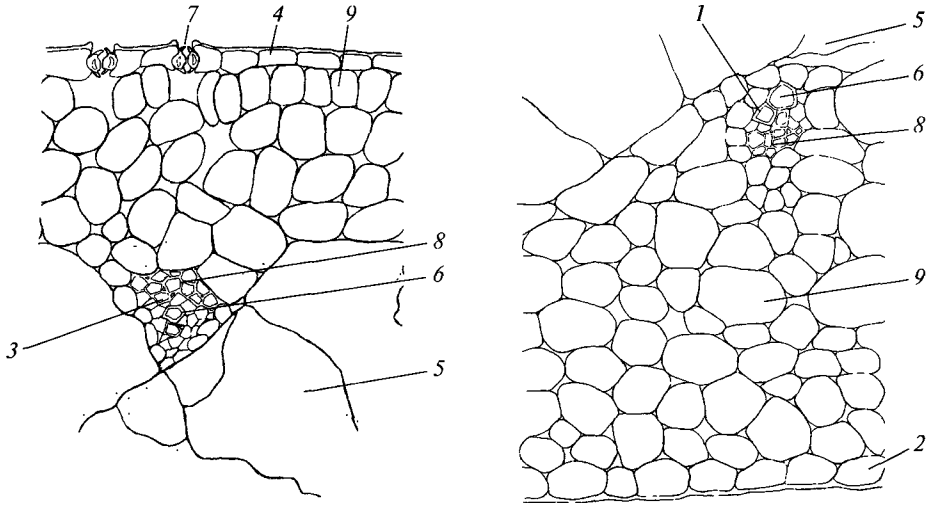



Рис. 209. Строение листовой пластинки алоэ складчатого (*Aloë plicatilis*) в поперечном сечении с верхней и нижней сторон (по К.А.Астафьеву, 2005, с изменениями): *1* — абаксиальный пучок; *2* — абаксиальная эпидерма; *3* — адаксиальный пучок; *4* — адаксиальная эпидерма; *5* — водоносная паренхима; *6* — ксилема; *7* — устьице; *8* — флоэма; *9* — хлоренхима

Внутреннюю часть листа между адаксиальной и абаксиальной эпидермами составляет *мезофилл*[1]. В мезофилле проводящие пучки, как правило, располагаются в одной плоскости. Ксилема в них обращена к адаксиальной поверхности пластинки, а флоэма — к абаксиальной. У ряда видов пучки находятся в двух плоскостях (рис. 209). В этом случае проводящие ткани абаксиальных пучков ориентированы типично: ксилема занимает адаксиальное, флоэма — абаксиальное положение. Взаимное положение ксилемы и флоэмы в адаксиальных пучках обратное. В крупных пучках средней жилки некоторых видов дифференцируется камбий, но он за редкими исключениями малодеятелен. В целом для листьев характерны закрытые проводящие пучки. Проводящие пучки крупных жилок окружены основной паренхимой, пучки мелких жилок проходят в хлоренхиме.

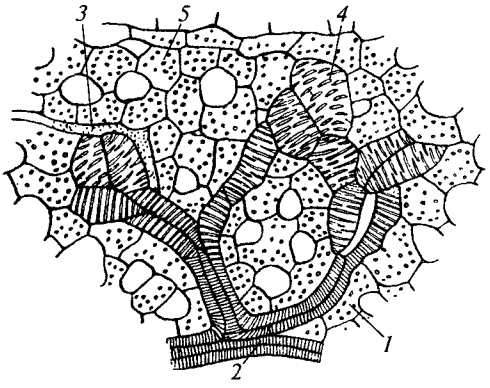
В листе существует интенсивный поперечный транспорт веществ между проводящими пучками и тканями мезофилла. Поэтому проводящие элементы, особенно в мелких пучках, приспособлены к эффективному поперечному транспорту. Во флоэме сопровождающие клетки значительно крупнее члеников ситовидных трубок, в которые они загружают ассимиляты (см. раздел 2.3.2.5). Водопроводящие элементы ксилемы представлены кольчатыми элементами. На концах мелких пучков у многих видов находится «гроздь» коротких толстых трахеид (рис. 210). Обычно полагают, что эти необычные трахеиды запасают воду, но скорее всего они служат для интенсивной выгрузки воды из ксилемы в мезофилл.

В механическом отношении листовые пластинки представляют собой так называемые сэндвичевые конструкции, в которых более или менее рыхло рас-

[1] Мезофилл часто, но неточно синонимизируют с хлоренхимой.

Рис. 210. Терминали мелких жилок в мезофилле листовой пластинки молочая Милля (*Euphorbia millii*) (по И. П. Бородину, 1938):

*1* — обкладка пучка; *2* — сосуд; *3* — ситовидная трубка; *4* — трахеида; *5* — губчатая хлоренхима



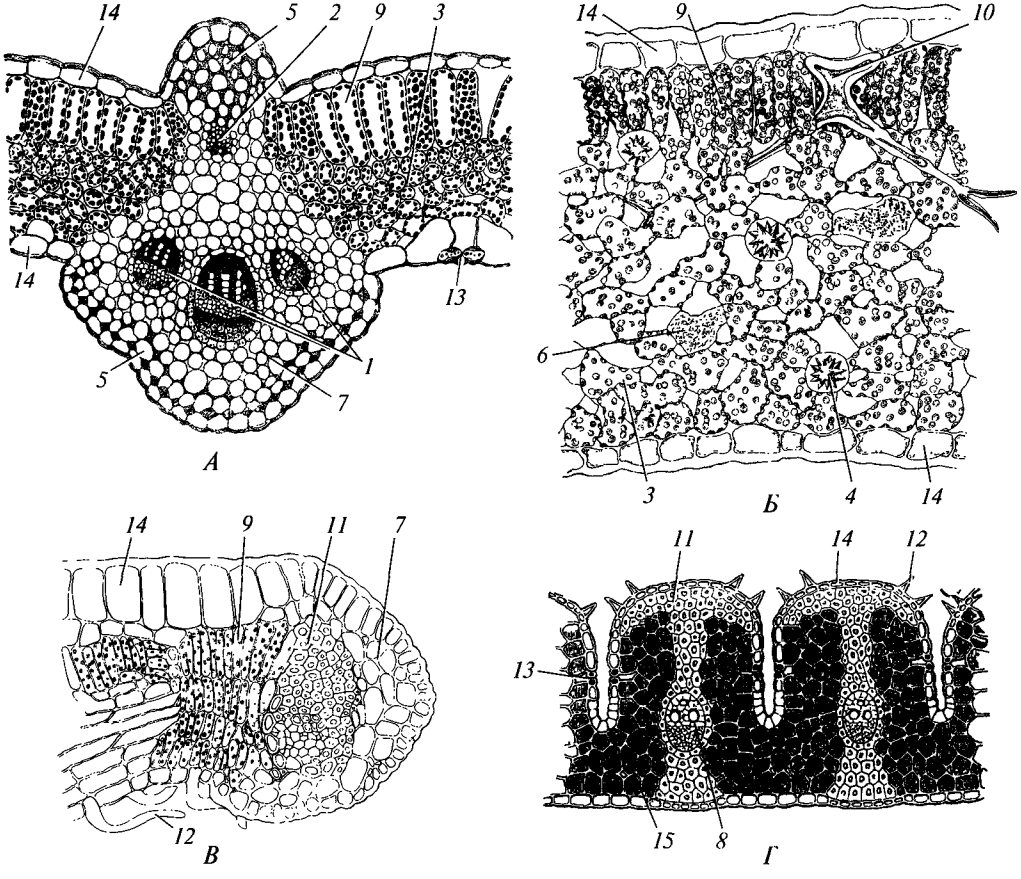




Рис. 211. Механическая система листовой пластинки (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; И. П. Бородину, 1938; С. И. Ростовцеву, 1941; Б. Хуберу, 1961):

*А* — тяжи колленхимы в средней жилке у георгины (*Dahlia variegata*); *Б* — астросклереида в мезофилле у монстеры деликатесной (*Monstera deliciosa*); *В* — маргинальный тяж склеренхимы у квалеи крупноцветковой (*Qualea grandiflora*); *Г* — массивы склеренхимы у чия (*Lasiagrostis* sp.); *1* — абаксиальный пучок; *2* — адаксиальный пучок; *3* — губчатая хлоренхима; *4* — друза оксалата кальция; *5* — колленхима; *6* — кристаллический песок оксалата кальция; *7* — основная паренхима; *8* — проводящий пучок; *9* — палисадная хлоренхима; *10* — астросклереида; *11* — склеренхима; *12* — трихома; *13* — устьице; *14* — эпидерма; *15* — хлоренхима

положенные тургесцентные клетки мезофилла играют роль «пенистого» наполнителя, а эпидерма — плотной оболочки (рис. 211, *Б*). Сэндвичевая конструкция обеспечивает значительную прочность плоским структурам. Кроме того, прочность листовой пластинке придают и проводящие пучки, которые служат каркасом, поддерживающим ее ткани. В наиболее крупных жилках развиваются субэпидермальные тяжи колленхимы или склеренхимы, придающие пластинке дополнительную прочность (см. рис. 211, *А*). У многих однодольных растений проводящие пучки листовой пластинки имеют склеренхимную обкладку из живых клеток. В крупных пучках такая обкладка обычно смыкается с тяжами субэпидермальной склеренхимы, в результате чего в листе появляются вертикальные пластины жесткой ткани; у ряда видов они имеют вид двутавровой балки, что придает им особую прочность (см. рис. 211, *Г*). У некоторых видов в мезофилле присутствуют астросклереиды, составляющие каркас листовой пластинки между жилками (см. рис. 211, *Б*). Вследствие того, что динамические нагрузки концентрируются на краях плоской конструкции, край листовой пластинки обычно армирован субэпидермальным тяжем колленхимы или склеренхимы (см. рис. 211, *В*). Таким образом, конструкция пластинки листа хорошо приспособлена для противостояния статической и динамическим нагрузкам.

Крупные жилки в листьях древесных растений представляют собой не только магистрали для транспорта воды и ассимилятов и арматуру листовой пластинки, но и важный элемент барьерной системы. Их обкладки из плотно сомкнутых паренхимных или склеренхимных клеток простираются до эпидермы, тем самым подразделяя внутреннее пространство листовой пластинки на компартменты (см. рис. 208). Система межклетников оставляет единое пространство в пределах каждого такого компартмента, но не сообщается с системой межклетников в соседних компартментах. Это имеет большое значение для повышения надежности функционирования листа. Для многих растений типично частичное повреждение листьев фитофагами, когда нарушается целостность эпидермы. В результате огромная поверхность клеток мезофилла, обращенная в межклетники, оказывается открытой во внешнюю среду, следствием чего становится катастрофически интенсивная транспирация. Если бы в листовой пластинке существовала единая система межклетников, то даже небольшое повреждение эпидермы влекло бы за собой обезвоживание всей пластинки и ее отмирание за считанные часы. Подразделенность пластинки на компартменты, в каждом из которых находится изолированная система межклетников, позволяет растянуть процесс отмирания поврежденного листа на недели.

Хлоренхима обычно занимает основной объем мезофилла. У растений с ***$C_3$-типом фотосинтеза*** процесс усвоения $CO_2$ совмещен с процессом синтеза ассимилятов. В листьях споровых, а также части голосеменных и покрытосеменных растений хлоренхима состоит из мелких однородных более или менее изодиаметрических либо лопастных клеток (рис. 212, 213, *А*, *Б*). У ряда голосеменных и большинства покрытосеменных растений она дифференцирована на *палисадную* и *губчатую* (см. рис. 208, 211 *А*, *Б*). Палисадная хлоренхима, как правило, занимает адаксиальное положение. Она сложена одним — несколькими слоями клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листа. Такое строение хлоренхимных клеток позволяет эффективно фотоассимилировать на ярком солнечном свету, так как дает возможность располагать значитель-

ное число хлоропластов клетки в глубине листа, где свет ослаблен и соответственно снижено фотоокисление ассимилятов («*фотодыхание*»).

Степень развития палисадной хлоренхимы описывают *индексом палисадности* листа, т.е. отношением толщины зоны палисадной хлоренхимы к толщине зоны губчатой хлоренхимы, и *степенью палисадности* клеток хлоренхимы, представляющей отношение их длин к диаметрам. Оба показателя различаются не только у разных видов, но и у разных листьев одного и того же растения

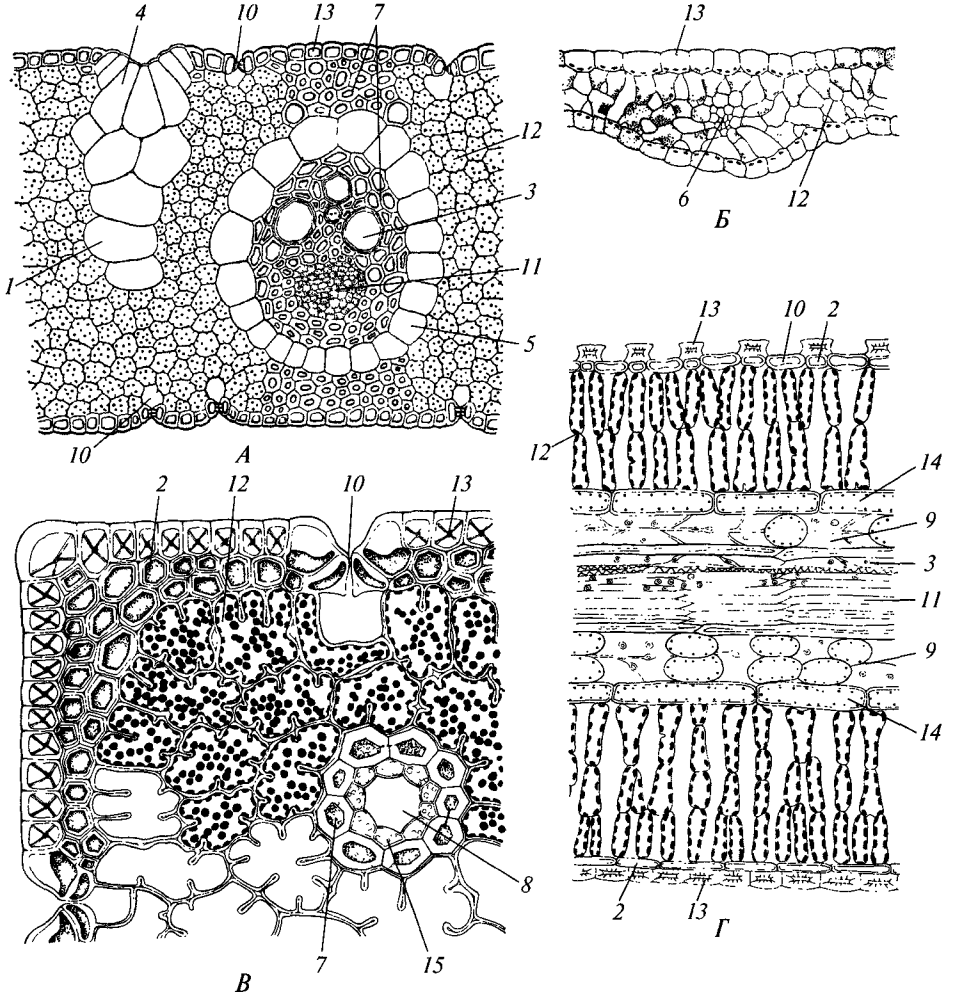



Рис. 212. Строение хлоренхимы на срезах листовой пластинки (по В.Ф. Раздорскому, 1949; А.Л. Тахтаджяну, 1956; Б. Хуберу, 1961):

*А* — у арунло тростникового (*Arundo donax*) на поперечном срезе; *Б* — у селагинелли Крауса (*Selaginella kraussiana*) на поперечном срезе; *В*, *Г* — у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) на поперечном (*В*) и продольном (*Г*) срезах; *1* — водоносные клетки; *2* — гиподерма; *3* — ксилема; *4* — пузыревидные клетки эпидермы; *5* — паренхимная обкладка проводящего пучка; *6* — проводящий пучок; *7* — склеренхима; *8* — смоляной ход; *9* — трансфузионная ткань; *10* — устьице; *11* — флоэма; *12* — хлоренхима; *13* — основные клетки эпидермы; *14* — эндодерма; *15* — эпителий

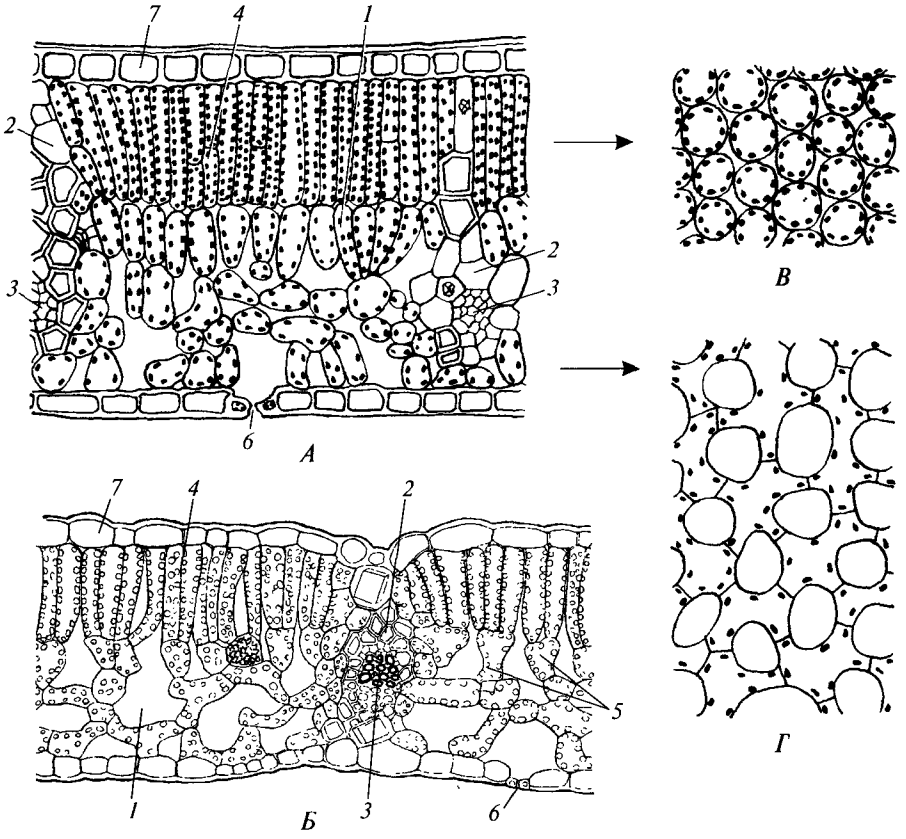



Рис. 213. Строение листовой пластинки светового (*А*) и теневого (*Б*) листьев в поперечном сечении и палисадная (*В*) и губчатая (*Г*) хлоренхима в парадермальном сечении у бука европейского (*Fagus sylvatica*) (по Б. Хуберу, 1961; Э. Страсбургеру и др., 1962):

*1* — губчатая хлоренхима; *2* — обкладка проводящего пучка; *3* — проводящий пучок; *4* — палисадная хлоренхима; *5* — собирательные клетки; *6* — устьице; *7* — эпидерма

и даже одного побега (см. рис. 213). Находящимся на периферии кроны экспонированным прямому солнечному свету *световым листьям* присущи более высокие значения обоих показателей, чем *теневым листьям*, располагающимся внутри и внизу кроны. В световых листьях обычно развивается больше слоев палисадной хлоренхимы, чем в теневых листьях того же растения.

Губчатая хлоренхима располагается абаксиально. Она сложена лопастными клетками, благодаря чему в ней большой относительный объем занимают крупные межклетники. Область губчатой хлоренхимы, граничащая с палисадной хлоренхимой, у некоторых видов сложена *собирательными клетками* в форме усеченного конуса, которые широким основанием соединены с клетками палисадной хлоренхимы, а узкими — с клетками губчатой хлоренхимы. Вследствие различия между палисадной и губчатой хлоренхимой листовая пластинка приобретает ярко выраженное *дорсовентральное*, или *бифациальное*, строение.

В клетках палисадной хлоренхимы сосредоточено от $^3/_4$ до $^4/_5$ числа всех хлоропластов хлоренхимы. К тому же палисадная хлоренхима перехватывает значительную долю попадающего в лист света. Поэтому продукция ассимилятов палисадной хлоренхимы во много раз превышает таковую губчатой хлоренхимы. Если бы интенсивность фотосинтеза в клетке была единственным фактором, определяющим эффективность фотосинтеза всего листа, то листья в принципе могли бы обойтись без губчатого мезофилла. Однако палисадная хлоренхима неэффективно транспортирует вещества в плоскости листовой пластинки, поперек своих клеток, что затрудняет передачу веществ между пучками и хлоренхимой. К тому же узкие межклетники в палисадной хлоренхиме создают высокое сопротивление диффузии по ним газообразного $CO_2$. Поэтому ближний транспорт в мезофилле осуществляют главным образом клетки губчатой хлоренхимы, связанные как с клетками палисадной хлоренхимы, так и в рыхлую сеть — друг с другом. Это значительно облегчает перемещение по листовой пластинке необходимых для фотосинтеза веществ и готовых ассимилятов.

У растений с ***$C_4$-типом фотосинтеза*** процессы усвоения $CO_2$ и синтеза углеводов пространственно разобщены. Одни клетки хлоренхимы из фосфоенолпирувата и поглощенного $CO_2$ синтезируют в хлоропластах органические кислоты с 4 атомами углерода в молекуле. Их они, не накапливая, поставляют по эндопласту в другие клетки хлоренхимы, в хлоропластах которых в ходе определенных химических реакций разлагаются кислоты, синтезируются углеводы и регенерирует фосфоенолпируват. Последний по эндопласту возвращается в клетки первого типа для взаимодействия с $CO_2$.

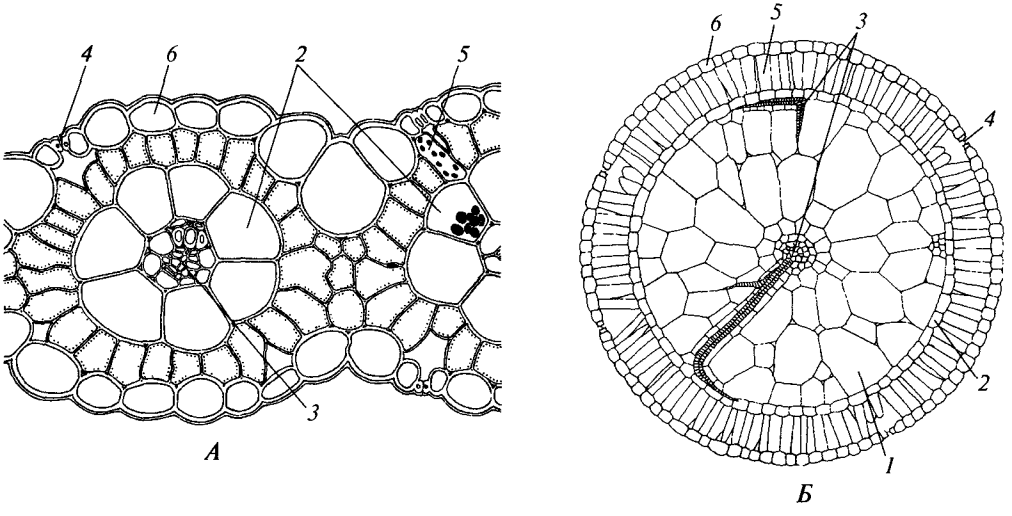



Рис. 214. Строение листовых пластинок $C_4$-растений на поперечных срезах (по Г. Фолкенсу, 1887; А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*А* — просо посевное (*Panicum miliaceum*); *Б* — парнолистник (*Zygophyllum simplex*); *1* — водоносная паренхима; *2* — клетки кранцевой обкладки, синтезирующие углеводы; *3* — проводящий пучок; *4* — устьице; *5* — хлоренхима; *6* — эпидерма

Таким образом, фотосинтез по $C_4$-типу идет при интенсивном обмене продуктами между хлоренхимными клетками двух типов. Соответственно этому они всегда непосредственно связаны друг с другом. Каждая синтезирующая углеводы клетка соединена с несколькими клетками, ассимилирующими $CO_2$, от которых она получает $C_4$-кислоты для последующей переработки. Поэтому она крупнее, чем снабжающие ее клетки, более или менее изодиаметрическая и содержит гигантские хлоропласты. Клетки, ассимилирующие $CO_2$, вытянуты перпендикулярно поверхности клетки, синтезирующей углеводы (рис. 214).

У многих $C_4$-видов растений хлоренхима тесно ассоциирована с проводящими пучками: ее клетки, синтезирующие углеводы, располагаются вокруг пучка в виде обкладки. Примыкающие к ним клетки, ассимилирующие $CO_2$, напоминают «ершик», надетый на пучок. В поперечном сечении пучок кажется окруженным венцом удлиненных клеток. Поэтому их совокупность назвали *кранцевой обкладкой* (от немец. Kranz — венец) (см. рис. 214, *А*). У других видов ассоциации хлоренхимы с проводящими пучками нет (см. рис. 214, *Б*), и удлиненные клетки, ассимилирующие $CO_2$, располагаются субэпидермально одним слоем подобно клеткам палисадной хлоренхимы. Их подстилает один слой более крупных изодиаметрических клеток, синтезирующих углеводы. В обоих случаях листья амфистомные. Развитие устьиц в обеих эпидермах листовой пластинки, по-видимому, необходимо для того, чтобы сократить протяженность, а значит, и сопротивление узких межклетников, по которым $CO_2$ диффундирует от устьиц к ассимилирующим его клеткам хлоренхимы.

Фотосинтез растений с ***САМ-метаболизмом*** биохимически не отличается от фотосинтеза $C_4$-типа. Процессы ассимиляции $CO_2$ и синтеза углеводов у них идут в одних и тех же хлоропластах, но разобщены во времени. Ночью клетка ассимилирует $CO_2$ и синтезирует $C_4$-кислоты. Поскольку накопление кислот может сильно нарушить многие процессы жизнедеятельности клетки, то она выводит их в вакуоль. Вследствие этого pH клеточного сока за ночь снижается на 1—2 единицы. Днем кислоты возвращаются в хлоропласты, где из них синтезируются углеводы и регенерирует фосфоенолпируват.

Закисление клеточного сока менее токсично, чем закисление цитоплазмы, но все же неблагоприятно. Его уменьшение достигается благодаря очень крупной вакуоле, содержащей большой объем сока и имеющей минимальную поверхность тонопласта. Такая вакуоль может поместиться только в крупной изодиаметрической клетке. Поэтому хлоренхима растений

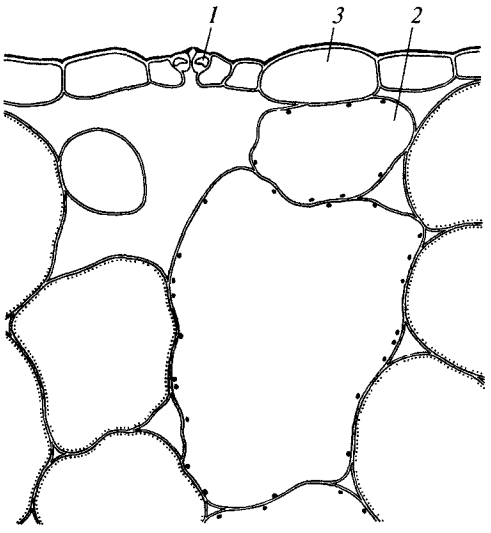



Рис. 215. Строение хлоренхимы на поперечном срезе листовой пластинки молодила обыкновенного (*Jovibarba sobolifera*), обладающего САМ-метаболизмом (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — устьице; *2* — хлоренхима; *3* — эпидерма

с САМ-метаболизмом состоит из однородных изодиаметрических клеток, сходных с клетками волоносной запасающей паренхимы (рис. 215). Между этими клетками остаются узкие межклетники, оказывающие высокое сопротивление диффузии $CO_2$. В связи с этим листья растений с САМ-метаболизмом амфистомные.

## 3.3.2. Черешок, прилистники, листовое основание

В анатомии ***черешка*** проявляются черты сходства со стеблем, что обусловлено близким типом функционирования (рис. 216). Особенно велико сходство со стеблями у цилиндрических черешков, в центре которых находится зона, выполненная паренхимой и подобная сердцевине стебля. На месте паренхимы со временем нередко развивается полость. Вокруг этой зоны располагаются открытые проводящие пучки. В полуцилиндрических черешках ложносердцевинной полости не бывает, а пучки располагаются по дуге, обращенной абаксиально. У многих видов в полуцилиндрических черешках находится один основной пучок, в поперечном сечении имеющий вид сектора кольца, обращенного абаксиально. Во всех трех вариантах васкулатуры проводящие пучки способствуют устойчивости черешка к изгибу благодаря прочности ксилемы. У многих видов механическая функция пучков усилена дифференцированной в волокна протофлоэмой.

Устойчивость черешка к изгибам обеспечивает также субэпидермальная колленхима, которая располагается сплошным слоем или отдельными тяжами. Тяжи у видов с ребристыми черешками приурочены к ребрам, как и в

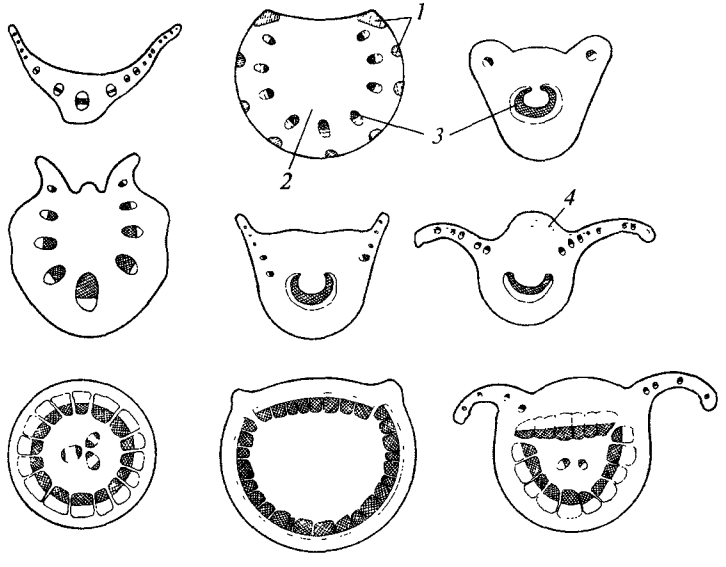



Рис. 216. Разнообразие строения черешков на поперечных срезах (по Б. Каусcманну, 1963):

*1* — колленхима; *2* — основная паренхима; *3* — проводящий пучок; *4* — хлоренхима

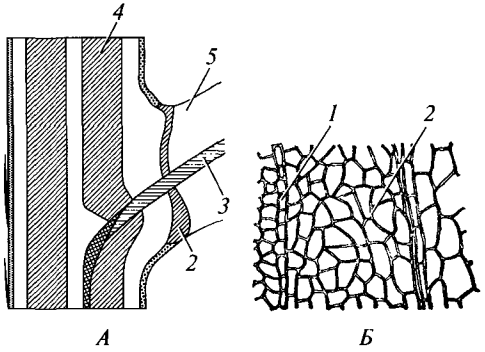



Рис. 217. Схема узла с отделительным слоем (*А*) и отделительный слой (*Б*) в продольном сечении у ореха серого (*Juglans cinerea*) (по В. Ф. Раздорскому, 1949):

*1* — защитный слой; *2* — отделительный слой; *3* — проводящий пучок; *4* — стебель; *5* — черешок

ребристых стеблях. Для многих видов характерны субэпидермальные тяжи хлоренхимы из более или менее изодиаметрических клеток. Остальное пространство в черешке занимает паренхима. Эпидерма черешка имеет практически такое же строение, как эпидерма стебля того же вида. В черешках двудольных и голосеменных растений развивается пучковый камбий, но вторичное утолщение слабое. У споровых растений камбия в черешках нет. У однодольных растений закрытые проводящие пучки рассеяны по всему сечению черешка подобно пучкам атактостелы в стебле.

В основании черешка большинства семенных растений развивается *отделительный слой*, обеспечивающий опадение листа (рис. 217). Такие же слои образуются в основаниях листочков сложных листьев, а иногда — и рахисов II и более высоких порядков. Отделительный слой обычно формируется за несколько дней или недель до опадения листа, но у некоторых видов он возникает в начале вегетационного сезона. В месте развития отделительного слоя механические ткани развиты слабо или вовсе отсутствуют. Сам слой в виде поперечной пластинки состоит из нескольких слоев мелких тонкостенных клеток с оптически плотной цитоплазмой и амилопластами. К моменту опадения листа в пересекающих отделительный слой пучках трахеальные элементы затиловываются, а ситовидные каналы проводящих элементов флоэмы закрываются путем отложения каллозы.

Внутрь от отделительного слоя дифференцируется *защитный слой* из одного или нескольких слоев паренхимных клеток, стенки которых суберинизируются, а иногда и лигнифицируются. Впоследствии под защитным слоем развивается перидерма. У некоторых видов перидерма образуется сразу под отделительным слоем, а защитный слой отсутствует. После формирования защитного слоя или перидермы и закупорки проводящих элементов в пучках клетки отделительного слоя претерпевают автолиз, вследствие чего лист отделяется от растения.

***Прилистники*** у одних видов травянистые, зеленые. Они покрыты эпидермой, сходной с эпидермой листовой пластинки, и содержат хлоренхиму, сложенную обычно однородными изодиаметрическими клетками. В хлоренхиме проходят мелкие проводящие пучки. Прилистники других видов пленчатые. Их эпидерма не имеет устьиц, а мезофилл представлен однородной бесцветной паренхимой. Проводящей системы в пленчатых прилистниках многих видов нет. Раструб анатомически сходен либо с травянистыми, либо с пленчатыми прилистниками.

***Основание листа*** или быстро прекращает развитие и совершенно не выражено в сформировавшемся листе, или вырастает во влагалище. Поэтому имеет

смысл анализировать только анатомию влагалища. Эпидерма влагалища, как правило, сложена продольными рядами вытянутых продольно клеток. Устьица также располагаются в продольных полосках эпидермы. Мезофилл сложен в основном гомогенной хлоренхимой. Жилки имеют то же строение, что и жилки листовой пластинки, но относительное число крупных жилок значительно выше.

### 3.3.3. Метаморфозы листа

Анатомическая структура метаморфизированных листьев обеспечивает их специфичное функционирование, которое может сочетаться или не сочетаться с функцией фотосинтеза. В зависимости от этого она в разной степени отличается от структуры типичного фотосинтезирующего листа.

*Водозапасающие листья* суккулентов в минимальной степени отличаются от обычных листьев своей анатомией. Вся их специфика связана с наличием водозапасающей ткани (см. рис. 209, 218). У некоторых видов это эпидерма из нескольких слоев водоносных клеток или из одного слоя основных клеток, но с гигантскими водоносными клетками-трихомами. Большинство листовых суккулентов имеет специализированную водоносную паренхиму, занимающую внутреннюю часть мезофилла. Хлоренхима окружает водоносную ткань и состоит из однотипных палисадных клеток на обеих сторонах листа. Проводящие пучки располагаются в водоносной паренхиме или в хлоренхиме. В последнем случае только пучки в абаксиальной хлоренхиме имеют типично ориентированные ксилему и флоэму. Пучки в адаксиальной хлоренхиме *инвертированные*: их флоэма обращена к адаксиальной стороне, а ксилема — к абаксиальной.

Значительно сильнее анатомически изменены листья, *запасающие ассимиляты* (рис. 219), так как они, будучи в луковицах, укрыты от света и не фотосинтезируют. В целом при типичном плане строения они отличаются тем, что мезофилл выполнен гомогенной запасающей паренхимой с мелкими межклетниками.

*Почечные чешуи* (рис. 220) также содержат гомогенную паренхиму как основной компонент мезофилла. Ее клетки накапливают крахмал в амилопластах, но в отличие от клеток запасающей паренхимы толстостенны и плотно сомкнуты. Под эпидермой на обеих сторонах развивается колленхима или гиподерма из толстостенных клеток. Эпидерма почти не содержит устьиц, а ее основные клетки, осо-

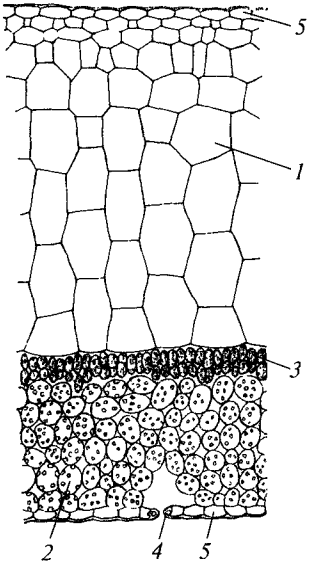



Рис. 218. Поперечный срез листовой пластинки пеперомии седой (*Peperomia incana*) (по Г. Молишу и К. Хёфлеру, 1954):

*1* — водоносная паренхима; *2* — губчатая хлоренхима; *3* — палисадная хлоренхима; *4* — устьице; *5* — эпидерма

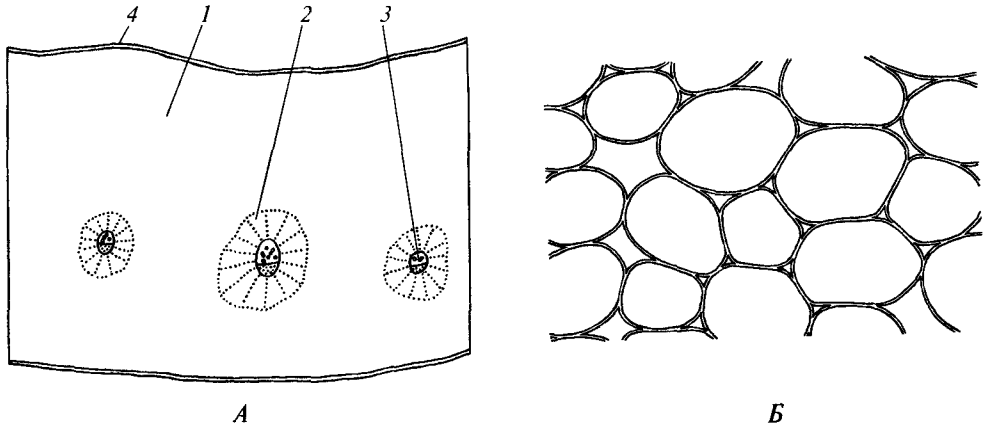



Рис. 219. Строение запасающей чешуи луковицы лука репчатого (*Allium cepa*) в поперечном сечении (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*А* — схема; *Б* — участок запасающей ткани мезофилла; *1* — запасающая ткань мезофилла; *2* — обкладка проводящего пучка; *3* — проводящий пучок; *4* — эпидерма

бенно на абаксиальной стороне, имеют очень толстые кутинизированные наружные стенки и покрыты толстой кутикулой. Эти особенности делают почечную чешую жесткой и слабо транспирирующей, что позволяет ей эффективно защищать апекс.

*Колючка* в отличие от обычных листьев обладает радиальной симметрией (рис. 221, *Б*). Анатомически она напоминает стеблевую колючку, хотя сходные компоненты возникают на разной структурной основе. Вторичное утолщение в листовой колючке не выражено, и механическую прочность ей придает не вторичная ксилема, а толстая зона субэпидермальной склеренхимы. По оси

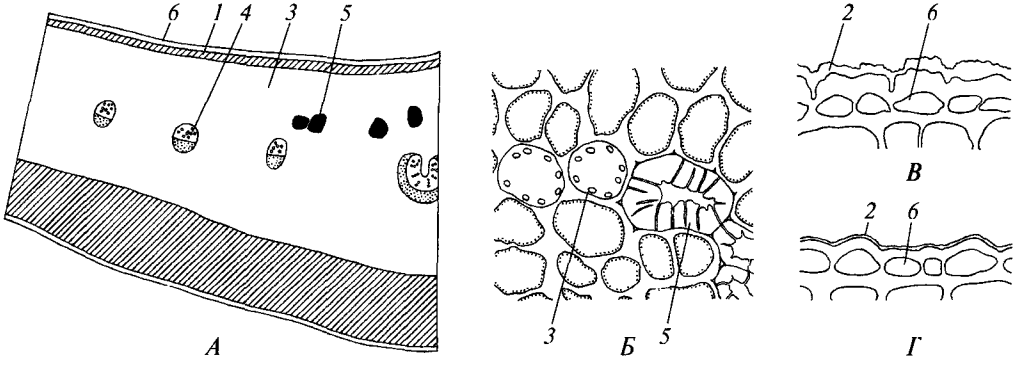



Рис. 220. Строение почечной чешуи сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris*) (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*А* — схема поперечного среза; *Б* — участок мезофилла; *В* — абаксиальная эпидерма; *Г* — адаксиальная эпидерма; *1* — колленхима; *2* — кутикула; *3* — мезофилл; *4* — проводящий пучок; *5* — склереида; *6* — эпидерма

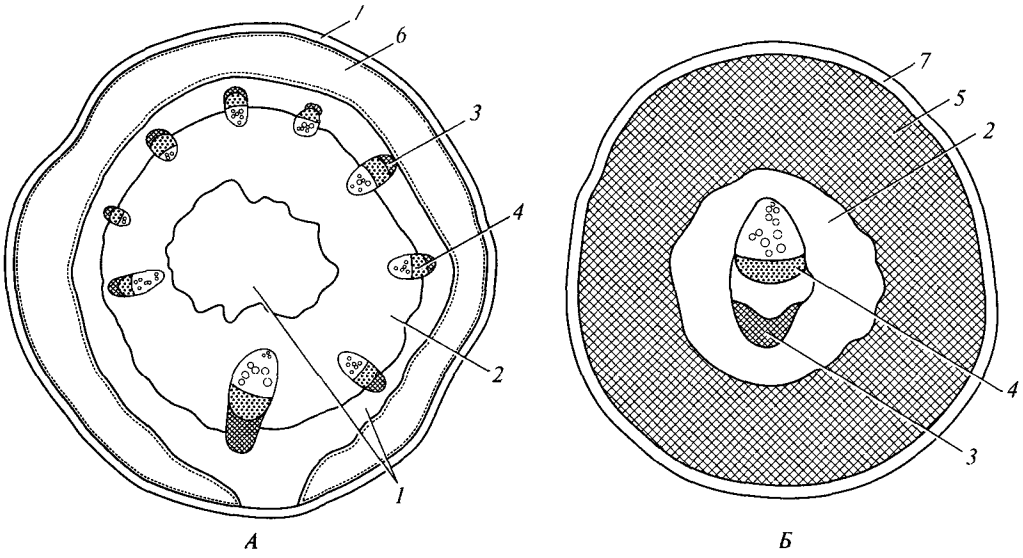



Рис. 221. Схемы поперечных срезов листового усика гороха посевного (*Pisum sativum*) (*А*) и листовой колючки барбариса обыкновенного (*Berberis vulgaris*) (*Б*) (по А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*1* — неодревесневшая основная паренхима; *2* — одревесневшая основная паренхима; *3* — протофлоэмные волокна; *4* — проводящий пучок; *5* — склеренхима; *6* — хлоренхима; *7* — эпидерма

колючки проходит проводящий пучок с мощным тяжем волокон протофлоэмы. Паренхима между пучком и склеренхимой склерифицирована.

Функция *листового усика* обусловливает его структурные особенности, противоположные тем, что обеспечивают функцию фотосинтеза: радиальная симметрия, концентрическое расположение проводящих пучков, армированных протофлоэмными волокнами (см. рис. 221, *А*). Такое строение придает усику гибкость и прочность на разрыв. Под эпидермой усика может находиться хлоренхима, но она состоит из однородных более или менее изодиаметрических или вытянутых вдоль усика клеток и сильно отличается от хлоренхимы фотоассимилирующих листьев.

# ЧАСТЬ II

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БОТАНИКА

## ГЛАВА 4

## АУТЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

### 4.1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ

Организмы как открытые системы существуют взаимодействуя с окружающей их средой, свойства которой оказываются условиями их существования. Каждый вид обитает только в местах с определенными значениями характеристик или *факторов* среды обитания и обладает определенной спецификой морфолого-функциональной организации, отражающей его приспособление к данным конкретным свойствам места обитания.

Различают *абиотические факторы*, включающие особенности климата на определенной территории, специфику светового режима, *эдафические* (физические и химические свойства субстрата, обусловливающие доступность тех или иных необходимых для жизнедеятельности веществ) и *биотические факторы* среды (возникающие в результате взаимодействия между живыми существами). Факторы среды могут оказывать на обитающие в ней растения как *прямое*, так и *косвенное* влияние, изменяя проявление действия других факторов. Так, доступность воды — одно из важнейших условий существования наземных растений — обусловлена не только влажностью климата, но и рельефом местности, влагоемкостью и водопроницаемостью грунта и почвы. Растения взаимодействуют друг с другом, как правило, *кондиционируя среду*, т.е. изменяя доступность ее ресурсов. Например, в лесах деревья сильно ограничивают травы в потреблении света, так как перехватывают кронами бóльшую часть солнечной радиации.

На растение всегда действует весь комплекс абиотических и биотических факторов среды, но их относительное значение неодинаково. В каждом биотопе, как правило, один какой-либо фактор выделяется как *лимитирующий*, оказывающий настолько мощное воздействие на растения, что влиянием других факторов можно пренебречь. По отношению к лимитирующему фактору выделяют *экологические группы* растений, демонстрирующих сходные черты организации, отражающие приспособленность к данному лимитирующему фактору. Наиболее часто выделяют следующие экологические группы высших растений.

#### 4.1.1. Экологические группы видов по отношению к температурному фактору

*Мегатермные* виды населяют области Земли с безморозным климатом. Они приспособлены к выровненным достаточно высоким температурам в диапазо-

не 20—30 °С и не выдерживают отрицательных температур, а для многих видов предельно низкая температура составляет 5 °С. Столь слабая холодоустойчивость мегатермных видов, по-видимому, обусловлена физико-химическими свойствами их протопластов, в первую очередь мембран.

*Микротермные* виды населяют горные области и высокие широты. Они способны существовать при температурах, близких к 0°С, причем могут переносить низкие и очень низкие отрицательные температуры. Многие из них приспособлены к многократному переходу температуры через 0°С в течение вегетационного сезона и даже в течение суток. При этом они продолжают вегетировать при слабых отрицательных температурах, а промерзание не вызывает повреждение их тканей. Эту особенность микротермных видов объясняют особыми физико-химическими свойствами клеточных мембран, а также наличием в протопласте особых веществ—антифризов. Однако несмотря на наличие предполагаемых антифризов, вода в тканях таких видов все же замерзает, и механизм их высокой морозостойкости до конца неизвестен.

Группа *мезотермных* видов включает большинство высших растений. Они вегетируют при довольно высоких положительных температурах (10—40 °С), чем напоминают мегатермные виды, но переживают понижение температуры во время вегетации до 0 °С и даже слабые заморозки. Однако при понижении температуры эти виды резко замедляют метаболизм и уже при 3—4 °С впадают в анабиоз, что отличает их от микротермных видов.

Морозостойкость мезотермных видов меняется по сезонам года. В начале вегетационного сезона мезотермные виды переносят частые переходы температуры через 0 °С, позднее морозостойкость их, как правило, снижается и вновь возрастает к концу вегетационного сезона. В период покоя многие из них могут выдерживать низкие и очень низкие отрицательные температуры, но подготовка к покою занимает несколько недель и сопряжена с выведением из протопластов воды, накоплением в клетках растворимых сахаров, сбрасыванием листьев (у большинства видов) и, очевидно, с другими процессами, о которых пока можно только гадать. После таких приготовлений растение в течение определенного времени находится в состоянии *глубокого покоя*, из которого его не удается вывести внешними воздействиями. Вслед за периодом глубокого покоя наступает период *вынужденного покоя*, когда растение остается в анабиозе из-за низкой температуры. Повышение температуры в это время активизирует метаболизм, но выход из анабиоза занимает несколько недель. Поэтому кратковременные оттепели не прерывают зимний покой мезотермных видов.

## 4.1.2. Экологические группы видов по отношению к влажности

***Гидрофиты*** — это растения, обитающие в воде (рис. 222, 223). Данная группа неоднородна, что дает основание различать в ее пределах три подгруппы, иногда рассматриваемые как самостоятельные.

Отрастающие от дна или свободноплавающие водные растения, все вегетативные органы которых находятся в толще воды, относят к *гидатофитам*. У некоторых из них репродуктивные органы также развиваются и функционируют под водой, у других репродуктивные органы выставляются в воздушную среду (см. рис. 222, *Б*).

Корневая система у большинства гидатофитов развита слабо, причем корни не имеют корневых волосков. У некоторых гидатофитов корней нет вовсе, и поглощает вещества вся поверхность тела. Так как вегетативные органы гидатофитов не контактируют с воздушной средой, устьиц у них нет. Растения поглощают $CO_2$ в виде растворенного в воде аниона $HCO_3^-$. Хотя общее содержание углекислоты в воде может значительно превышать фоновую концентрацию $CO_2$ в воздухе, она менее доступна растениям. Это обусловлено тем, что скорость диффузии гидрокарбонатного аниона в $10^4$ раз ниже, чем $CO_2$ — в воздухе, а также образованием на поверхности растения известковой короч-

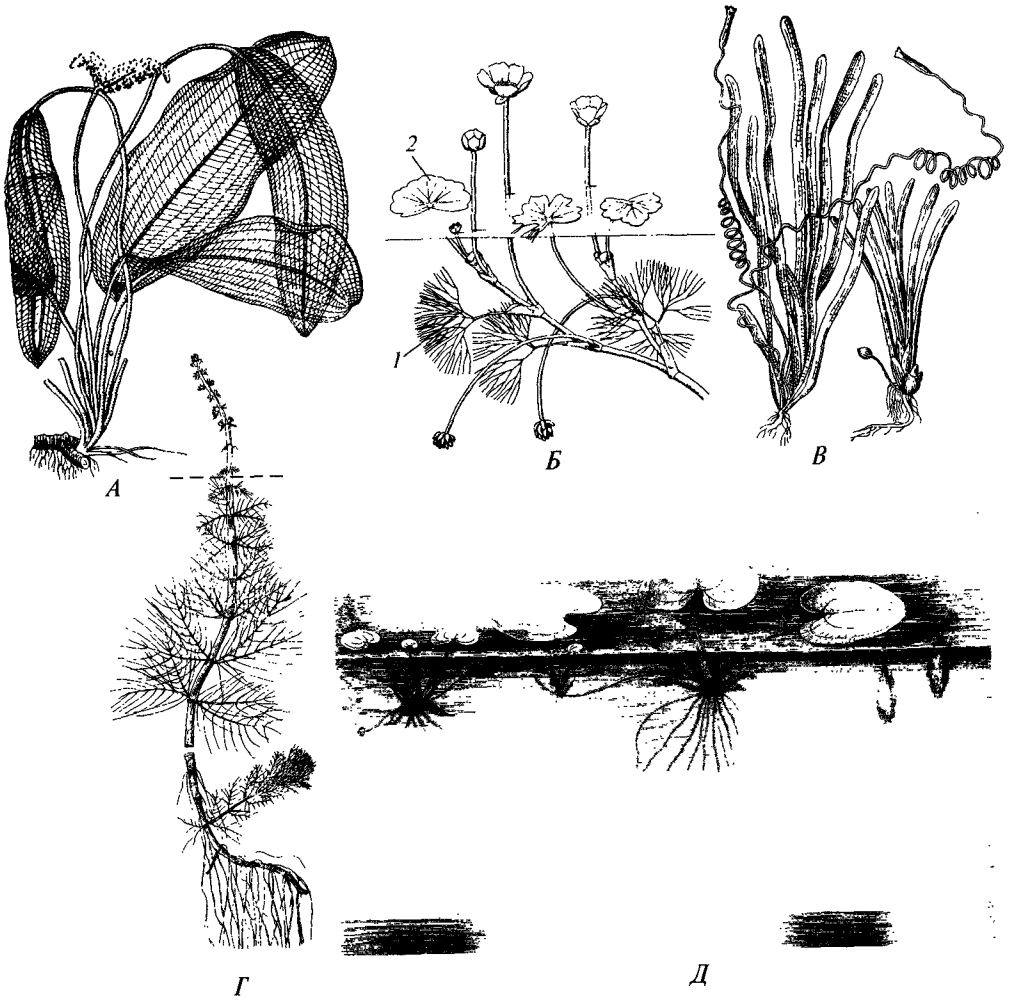



Рис. 222. Внешний вид гидрофитов (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; по кн. «Флора СССР»: т. 15, 1949; В.В. Алехину, 1950; Э. Страсбургеру и др., 1962):

*А* — реофит апоногетон окончатый (*Aponogeton fenestralis*); *Б* — укореняющийся на дне аэрогидатофит лютик водный (*Ranunculus aquatilis*); *В* — гидатофит валлиснерия спиральная (*Vallisneria spiralis*); *Г* — гидатофит уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum*); *Д* — плавающий аэрогидатофит водокрас лягушачий (*Hydrocharis morsus-ranae*): *1* — подводный лист; *2* — плавающий лист

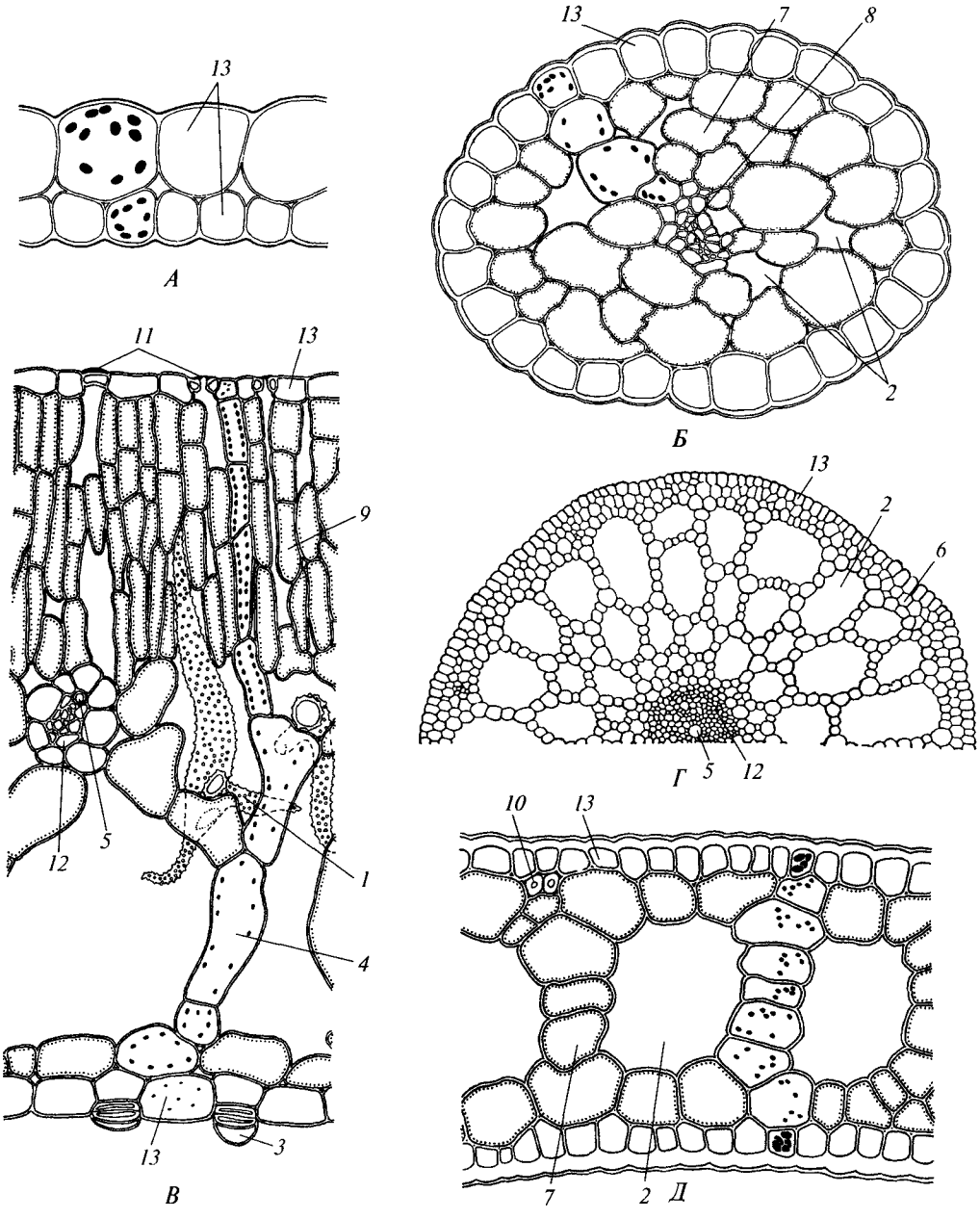



Рис. 223. Анатомические особенности гидрофитов, поперечные срезы органов (по Э. Страсбургеру и др., 1962; А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*А* — листовая пластинка гидатофита элодеи канадской (*Elodea canadensis*) сбоку от средней жилки; *Б* — сегмент листа гидатофита урути (*Myriophyllum* sp.); *В* — пластинка плавающего листа аэрогидатофита кувшинки чисто-белой (*Nymphaea candida*); *Г* — стебель элодеи канадской (*Elodea canadensis*); *Д* — листовая пластинка гидатофита зостеры морской (*Zostera marina*); *1* — астросклереида; *2* — воздухоносный ход; *3* — гидатода; *4* — губчатая хлоренхима; *5* — ксилема; *6* — кортикальная паренхима; *7* — мезофилл; *8* — проводящий пучок; *9* — палисадная хлоренхима; *10* — склеренхимные волокна; *11* — устьице; *12* — флоэма; *13* — эпидерма

ки вследствие превращения растворимого гидрокарбоната кальция в нерастворимый карбонат при поглощении из воды $HCO_3$. Вероятно, поэтому ряд гидатофитов поглощает практически всю необходимую для фотосинтеза углекислоту корнями. Кроме того, вода сильно снижает освещенность. Поэтому обитание в толще воды затрудняет использование ресурсов, необходимых для фотосинтеза. В связи с этим для гидатофитов характерна хлорофиллоносная эпидерма и малый удельный объем хлорофиллоносных тканей, который достигается тремя способами: 1) очень тонкими пластинчатыми листьями, 2) нитевидно рассеченными листьями или 3) толстыми листовыми пластинками, основной объем которых занимают воздухоносные полости.

Мощно развитая у гидатофитов аэренхима (см. рис. 223) служит резервуаром, в котором ночью накапливается выделяемый при дыхании тканей $CO_2$, реутилизируемый днем в фотосинтезе. Кроме того, аэренхима быстро транспортирует к ассимилирующим клеткам побега поглощенный корнями $CO_2$ в газообразной форме. По аэренхиме же выделяемый в фотосинтезе $O_2$ поступает к корням и корневищам, компенсируя его недостаточное поступление извне вследствие его низкой растворимости в воде и низкого содержания в среде. Аэренхима придает телу растения хорошую плавучесть, благодаря чему оно располагается в пространстве, опираясь на воду. Таким образом, аэренхима у гидатофитов очень своеобразно выполняет функцию специализированной механической ткани.

В связи с отсутствием транспирации продольный транспорт воды по телу гидатофитов минимален, и ксилема развита очень слабо. Передвижение воды по ней сопряжено с рекрецией воды через эпидерму или гидатоды[1].

*Аэрогидатофиты* имеют листовые пластинки, плавающие по поверхности воды. Их адаксиальная сторона обращена в воздушную среду. В эту группу входят как укореняющиеся на дне растения, так и свободноплавающие у поверхности воды. Репродуктивные органы у большинства видов этой группы располагаются над водой. При большом общем сходстве с гидатофитами аэрогидатофиты имеют ряд специфических черт организации, связанных с наличием контактирующих с воздушной средой плавающих листьев. Многим видам свойственна гетерофиллия вследствие того, что наряду с плавающими листьями у них есть листья, целиком погруженные в воду.

Плавающие по поверхности воды пластинки листьев всегда цельные, более или менее округлые, что придает им плавучесть и устойчивость. Их адаксиальная, обращенная вверх сторона не заливается водой благодаря мощной гидрофобной кутикуле. Плавающие листья фотосинтезируют в значительно лучших, чем погруженные листья, условиях освещенности и снабжения $CO_2$, который они поглощают через многочисленные устьица в адаксиальной эпидерме. Поэтому у аэрогидатофитов развиваются толстые плавающие листовые пластинки с большим удельным объемом хлоренхимы. Клетки эпидермы тоже содержат хлоропласты, но мелкие и немногочисленные и потому в целом не играют существенной роли в фотосинтезе листовой пластинки. У многих видов хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую.

---

[1] Гидатодам водных растений часто приписывают способность не только рекретировать воду, но и поглощать ее. На этом основании их относят к особому типу структур — *гидропотам*.

В пластинке развиты крупные межклетники, по которым поглощаемый из воздуха через устьица $O_2$ поступает в аэренхиму для снабжения подводных органов. Кроме того, эти межклетники придают листовой пластинке необходимую плавучесть. Плавающие листья транспирируют, вследствие чего у аэрогидатофитов продольный транспорт воды по растению выше и соответственно ксилема развита значительно сильнее, чем у гидатофитов. Впрочем, транспирация в насыщенном водяным паром приводном слое воздуха часто низкая, и на обращенной в воду абаксиальной стороне плавающего листа обычно находятся гидатоды, выделяющие избыточную воду.

*Реофиты* включают виды прикрепленных погруженных растений, обитающие в мелких ручьях и речках с быстрым течением. Условия фотосинтеза для них более благоприятны, чем для гидатофитов, но из-за быстрого течения растения постоянно испытывают резкие динамические нагрузки. Реофиты выработали два способа выживания в таких условиях. У одних располагающиеся в потоке побеги обладают минимальной парусностью вследствие рассеченности листьев на тонкие доли. У мадагаскарского аноногетона окончатого (*Aponogeton fenestralis*) листья с цельными широкоовальными пластинками, но в ходе морфогенеза их ткани в ареолах разрушаются. В результате в листовой пластинке остаются только проводящие пучки, окруженные хлоренхимой, и пластинка принимает вид ажурной сетки с малой парусностью (см. рис. 222, *А*). Другой способ выживания в быстром потоке реализовали виды из семейства Подостемоновые (Podostemonaceae) (см. рис. 86, *Б* и 166). Они имеют плотно прилегающие к камням метаморфизированные плоские ассимилирующие корни, напоминающие пластинчатые талломы, а их побеги редуцированы. Некоторые виды вообще не имеют вегетативных побегов и развивают на корнях только придаточные соцветия с очень мелкими цветками и чешуевидными листьями.

***Гелофиты*** представляют промежуточную группу между водными и наземными растениями. Они населяют как мелководья, так и регулярно заливаемые и избыточно увлажненные плохо дренированные места. Эти растения укореняются в грунте, а их листья и побеги хотя бы частично возвышаются над водой[1] (рис. 224). Ряду видов свойственна гетерофиллия, причем развиваются листья двух или трех формаций: подводные и надводные или подводные, плавающие и надводные.

Подводные и плавающие листья устроены так же, как подобные им листья гидато- и аэрогидатофитов. Надводные листья сходны с листьями наземных растений. Их листовые пластинки толстые, кожистые, гипостомные. Основные клетки эпидермы содержат лейкопласты и не участвуют в фотосинтезе. Мезофилл выполнен хлоренхимой, дифференцированной на адаксиальную палисадную зону плотно расположенных клеток и абаксиальную губчатую зону, в которой находятся очень крупные межклетники (воздухоносные ходы). Межклетники связаны с мощно развитой аэренхимой стебля и корней, по которой поглощаемый через устьица $O_2$ транспортируется к корневищу и корням,

[1] Иногда попавшие на слишком глубокое место гелофиты полностью погружены в воду. Такие растения не способны пройти все стадии жизненного цикла и отмирают, не оставив потомства. Некоторые виды гелофитов также не могут пройти все стадии жизненного цикла и оставить потомство, если развиваются полностью в наземных условиях.

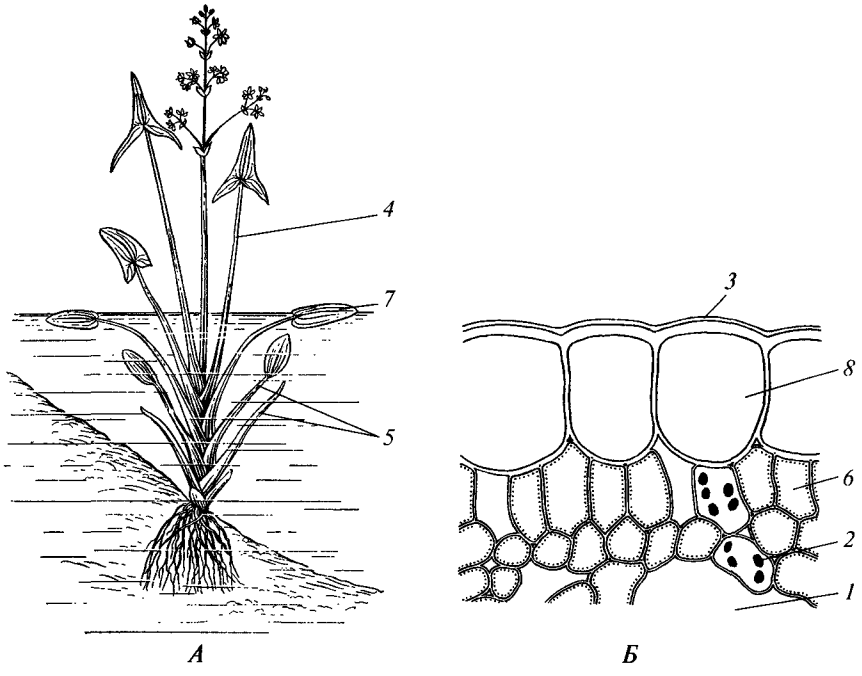



Рис. 224. Гелофиты (по А. Е. Васильеву и др., 1978, ориг.):

*А* — внешний вид стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia*); *Б* — деталь поперечного среза листовой пластинки сыти очереднолистной (*Cyperus alternifolius*); *1* — воздухоносный ход; *2* — губчатая хлоренхима; *3* — кутикула; *4* — надводный лист; *5* — подводный лист; *6* — палисадная хлоренхима; *7* — плавающий лист; *8* — эпидерма

не способным непосредственно получить необходимое им количество кислорода из-за более или менее выраженной аноксичности грунта.

Надводные листья интенсивно транспирируют. Поэтому у гелофитов хорошо развита ксилема, способная пропускать большое количество воды. Тем не менее гелофиты, особенно тропические и субтропические, часто испытывают значительный суточный дефицит воды, вызванный резким усилением транспирации из-за сильного разогрева воздуха в послеполуденные часы. Соответственно в структуре листьев гелофитов хорошо выражены приспособления для снижения транспирации: толстая кутикула, несколько погруженные устьица. У некоторых видов адаксиальная эпидерма сложена крупными сильно обводненными клетками, что уменьшает интенсивность проникающего в лист света и создает определенный запас воды на время ее дефицита. У ряда видов фотосинтез осуществляют стебли, а листья редуцированы до чешуй.

В стеблях и листьях гелофитов хорошо развиты механические элементы, обеспечивающие им необходимую прочность для сохранения определенного положения в пространстве. Некоторые виды обладают пневматофорами (см. рис. 82, 160). У растений мангровы развиваются ходульные корни (см. рис. 83), благодаря которым крона оказывается выше уровня полной воды в прилив.

***Гигрофиты*** — наземные растения, населяющие биотопы, в которых влажность воздуха постоянно близка к 100 %, а почва насыщена капиллярной во-

дой, но из-за хорошей дренированности в ней не создаются аноксические условия. Такие условия складываются под пологом лесов некоторых типов и в глубоких тенистых ущельях. Из-за постоянно высокой влажности воздуха транспирация у гигрофитов ослаблена, что сильно осложняет транспорт воды по растению и соответственно поглощение корнями минеральных веществ из почвы и снабжение ими надземных частей растения. Поэтому листья гигрофитов устроены так, чтобы максимально усилить транспирацию (рис. 225). Все они имеют тонкую кутикулу, немногочисленные, но крупные почти постоянно открытые устьица. Листовые пластинки тонкие, у некоторых папоротников однослойные за исключением области жилки. Клетки мезофилла располагаются рыхло, даже в зоне палисадной хлоренхимы. Все это увеличивает удельную поверхность, с которой испаряется вода.

Устьица располагаются в абаксиальной эпидерме на уровне поверхности листа или вынесены на довольно высоких выступах. Благодаря этому они оказываются за пределами стабильного воздуха, «прилипшего» к поверхности растения, в котором отсутствие турбулентности создает сопротивление диффузии водяного пара через устьица. Усилению транспирации служат также не отмирающие трихомы. Кроме того, гигрофиты рекретируют воду через гидатоды. Несмотря на перечисленные особенности, транспорт воды по телу гигрофитов незначителен, и у многих из них ксилема и корневая система развиты даже слабее, чем у гелофитов.

Поскольку гигрофиты не испытывают водного стресса, то основную механическую роль у них играет гидроскелет — тургесцентная основная паренхима, хлоренхима и колленхима, а склеренхима обычно отсутствует.

***Мезофиты*** обитают в наиболее распространенных на Земле биотопах со средним значением влажности. Они очень редко и ненадолго оказываются в условиях избытка воды, а регулярный суточный дефицит воды непродолжителен и ненапряжен. Данная экологическая группа объединяет большинство видов наземных растений, вследствие чего все «типичные» черты строения вегетативных органов высших растений — это черты строения органов мезофитов.

***Ксерофиты*** — это растения, приспособленные существовать при длительном сезонном дефиците воды в период вегетации. На основании существенных габитуальных и физиологических различий ксерофиты подразделяют на суккуленты и склерофиты, которые реализуют разные стратегии переживания водного дефицита.

*Суккуленты* (рис. 226) приспособлены запасать большое количество воды в короткие влажные периоды и экономно расходовать ее во время засухи. Поэтому у них развита обильная водоза-

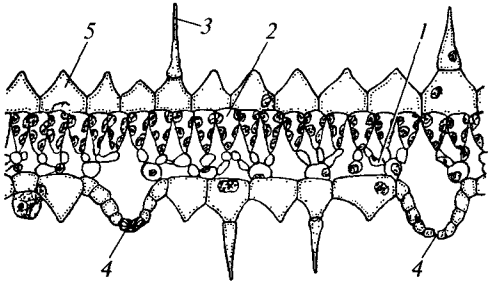



Рис. 225. Поперечный срез листовой пластинки гигрофита руеллии (*Ruellia portellae*) (по В. Ф. Раздорскому, 1949):

*1* — губчатая хлоренхима; *2* — палисадная хлоренхима; *3* — трихома; *4* — устьице; *5* — эпидерма

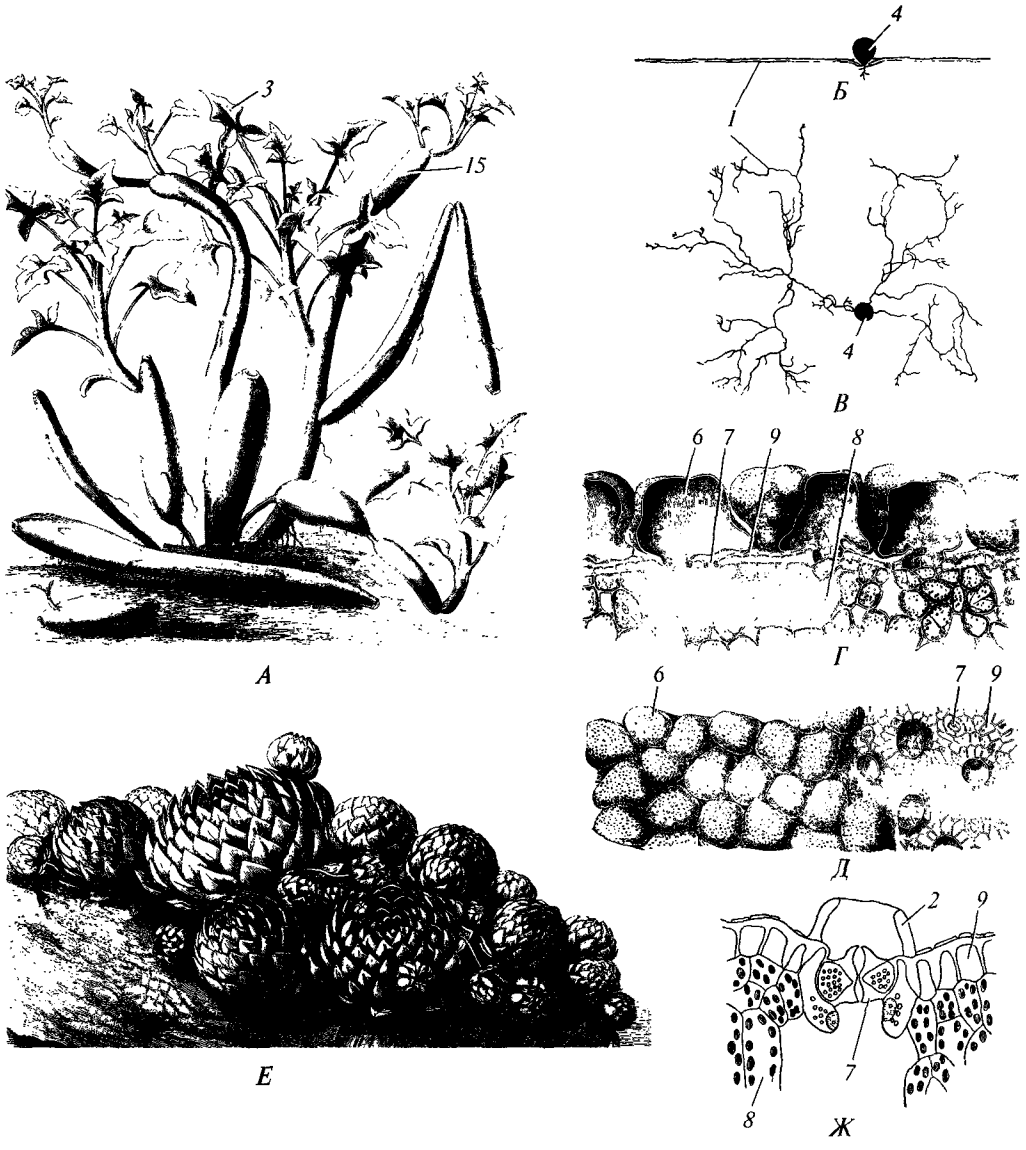



Рис. 226. Суккуленты (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; В. Ф. Раздорскому, 1949; Г. Вальтеру, 1962):

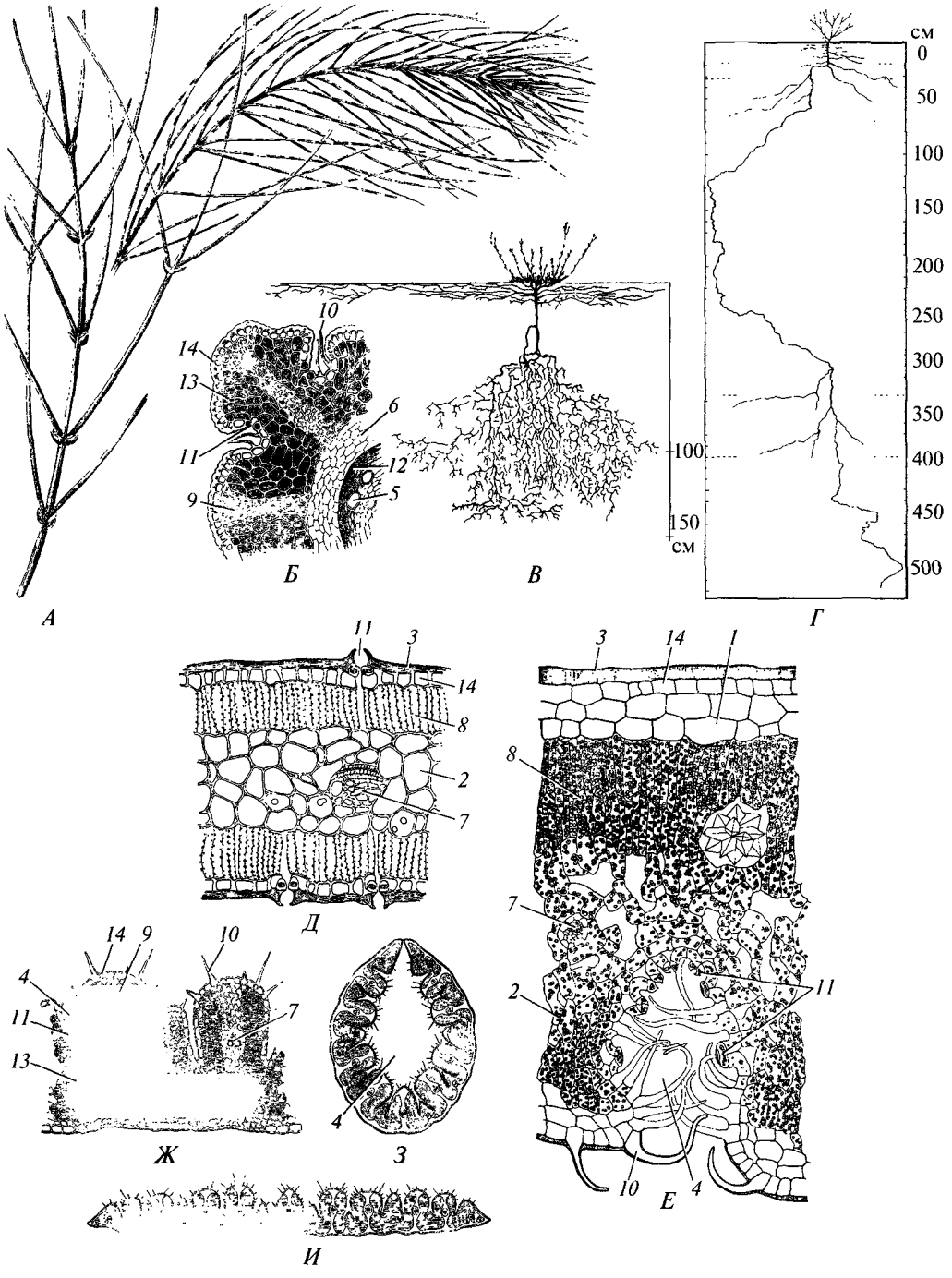
*А* — внешний вид стеблевого суккулента крестовника членистого (*Senecio articulatus*); *Б*, *В* — проекции поверхностной корневой системы стеблевого суккулента ферокактуса (*Ferocactus wislizenii*), располагающейся на глубине около 2 см; *Г*, *Д* — эпидерма листового суккулента рошеи (*Rochea falcata*) на поперечном срезе листовой пластинки (*Г*) и с поверхности (*Д*, часть трихом удалена); *Е* — внешний вид листового суккулента молодило (*Jovibarba sobolifera*); *Ж* — устьице на поперечном срезе стебля молочая тирукалли (*Euphorbia tirucalli*); *1* — корень; *2* — кутикулярный валик вокруг устьица; *3* — лист; *4* — побег; *5* — стебель; *6* — трихома; *7* — устьице; *8* — хлоренхима; *9* — основные клетки эпидермы

пасающая паренхима, вследствие чего их листья (листовые суккуленты) или стебли (стеблевые суккуленты) толстые, сочные и мясистые. Многие суккуленты имеют поверхностную корневую систему с мощными горизонтальными скелетными корнями, занимающую большую площадь. После дождей на них развиваются сосущие корни, существующие всего 2—3 недели, пока в субстрате сохраняется влага. Такая конструкция корневой системы позволяет быстро поглощать довольно скудную влагу осадков, неглубоко промачивающих почву. Ряд видов суккулентов, населяющих туманные пустыни, поглощает конденсат воды с помощью специализированных трихом на листьях и стеблях. Некоторые из них во взрослом состоянии даже не имеют корней.

*Склерофиты* (рис. 227) также содержат запас воды, но в основном в склеренхиме, которая занимает в теле растения большой относительный объем, хотя абсолютный объем ее сравнительно невелик. Поэтому склерофитам свойственны «тощие» жесткие побеги. Главное средство борьбы этих растений с водным дефицитом — создаваемая водоносной склеренхимой высокая сосущая сила, достигающая 60—80 (до 110) атм. Благодаря ей растения могут извлекать воду во время засухи из очень сухого субстрата и прочно удерживать ее в своем теле. Соответственно этому многие виды имеют глубокую корневую систему, проникающую в почву на несколько метров в более насыщенные влагой горизонты вплоть до достижения зеркала грунтовых вод. У некоторых видов корневая система комбинированного типа — с поверхностными и глубоко проникающими в грунт корнями, позволяющая эффективно использовать как влагу глубоких слоев субстрата, так и воду редких дождей, неглубоко промачивающих почву.

Общая черта всех ксерофитов — морфолого-анатомические приспособления для снижения транспирации. У многих склерофитов и стеблевых суккулентов листья мелкие, нередко эфемерные, развивающиеся только в короткие влажные сезоны, или редуцированные до небольших чешуек (афиллъные виды) либо преобразованные в колючки. Функцию фотосинтеза у них выполняют стебли, имеющие значительно меньшую, чем листья, удельную поверхность и более экономно расходующие воду. В кортексе таких стеблей развиты мощные массивы хлоренхимы из палисадных клеток, перпендикулярных поверхности. Некоторые афиллъные склерофиты имеют диморфные побеги: многолетние скелетные более или менее типичного строения и односезонные ассимилирующие со слабым вторичным утолщением, сплошной зоной субэпидермальной хлоренхимы и снабжающей ее особой системой кортикальных пучков. Часть склерофитов имеет хорошо развитые длительно функционирующие листья, но они узкие (снижение удельной поверхности) и содержат много склеренхимы в мезофилле (усиление водоудерживающей способности тканей листа). Листья хорошо развиты у листовых суккулентов.

Многие ксерофиты густо опушены. Опушение из отмерших, часто ветвистых волосков стабилизирует прилегающий к поверхности растения слой воздуха, в котором не возникают турбулентные движения. Поэтому газы, в том числе и водяной пар, диффундируют в нем значительно медленнее, что снижает интенсивность транспирации через устьица. У некоторых видов опушение сложено водоносными пузыревидными трихомами, смыкающимися друг с другом в почти непрерывный покровный слой над основными клетками эпидермы (см. рис. 226, *Г*, *Д*). Устьица этих растений открываются в узкие




щелевидные пространства между пузыревидными трихомами. Такие пространства создают высокое диффузионное сопротивление для водяного пара, вследствие чего транспирация растения снижена. Многие суккуленты не имеют опушения, но на поверхности кутикулы у них находится толстый слой воска.

Рис. 227. Склерофиты (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Г. Вальтеру, 1962; Г. фон Гуттенбергу, 1963; В. Лихту, 1976):

*А* — внешний вид ракитника (*Cytisus radiatus*); *Б* — деталь поперечного среза его стебля; *В* — проекция корневой системы смешанного типа у качима пучковатого (*Gypsophila fastigiata*); *Г* — проекция корневой системы глубокого типа у питурантоса (*Pituranthos tortuosus*); *Д* — поперечный срез листовой пластинки каллистемона (*Callistemon lanceolatus*); *Е* — поперечный срез листовой пластинки олеандра обыкновенного (*Nerium oleander*); *Ж—И* — поперечные срезы листовой пластинки тырсы (*Stipa capillata*), деталь (*Ж*), в свернутом состоянии при дефиците воды (*З*) и в развернутом состоянии (*И*) при достаточном водоснабжении; *1* — гиподерма; *2* — губчатая хлоренхима; *3* — кутикула; *4* — крипта; *5* — ксилема; *6* — кортикальная паренхима; *7* — проводящий пучок; *8* — палисадная хлоренхима; *9* — склеренхима; *10* — трихома; *11* — устьице; *12* — флоэма; *13* — хлоренхима; *14* — эпидерма

Эпидерма ксерофитов покрыта толстой кутикулой (см. рис. 226, *Ж*, 227, *Д*, *Е*). Основные клетки эпидермы имеют толстую или очень толстую кутинизированную наружную стенку. Устьица «погруженные», т.е. их замыкающие клетки находятся ниже уровня основных клеток. Поэтому апертура устьица располагается на дне ямки, в которой воздух стабилизирован и потому создает повышенное сопротивление диффузии водяного пара через апертуру во внешнюю среду. У многих ксерофитов вокруг устьица имеется валик из кутикулы или выростов основных клеток, который увеличивает глубину ямки и тем самым сопротивление диффузии пара во внешнюю среду (см. рис. 226, *Ж*, 227, *Д*).

Еще более высокое сопротивление транспирационной потере воды создает воздух в *криптах* — углублениях на поверхности растения. Устьица располагаются в эпидерме, выстилающей крипты (см. рис. 227, *Е*, *Ж*). Между криптами устьиц нет. В криптах развито опушение, еще более стабилизирующее воздух в них. Все это настолько эффективно снижает диффузию газов через устьица, что у некоторых видов устьица в криптах располагаются на выступах эпидермы для облегчения газообмена с внешней средой. В этом проявляются противоречивые тенденции эволюции структур растений, реализующиеся в их компромиссно адаптивной организации.

Суккулентам свойственны низкий *устьичный индекс*, т.е. отношение числа устьиц к числу основных клеток эпидермы, и малое число устьиц на единицу площади органа. У склерофитов, как правило, устьичный индекс такой же, как у мезофитов, но вследствие мелкоклеточности эпидермы число устьиц на единицу площади значительно выше. Однако из-за мелких размеров устьиц удельная суммарная площадь апертур у ксерофитов лишь ненамного превосходит удельную суммарную площадь апертур у мезофитов. Поэтому для суккулентов характерна постоянно низкая транспирация, а склерофиты при полном обеспечении водой транспирируют так же или даже более интенсивно, чем мезофиты, но в условиях водного дефицита они резко снижают транспирацию благодаря структурным особенностям и расположению устьиц, а также способности водоносной склеренхимы прочно удерживать воду.

Дополнительными возможностями снижать транспирацию обладают склероморфные злаки. Они имеют ребристые с адаксиальной стороны листья (см. рис. 227, *Ж—И*). Устьица развиты в адаксиальной эпидерме по краям ребер и таким образом открываются в узкие ложбинки-крипты между ребрами. При достатке воды пластинка плоская; в противном случае листовая пластинка сворачивается трубочкой на адаксиальную сторону. В результате вся адакси-

Корневая система у большинства гидатофитов развита слабо, причем корни не имеют корневых волосков. У некоторых гидатофитов корней нет вовсе, и поглощает вещества вся поверхность тела. Так как вегетативные органы гидатофитов не контактируют с воздушной средой, устьиц у них нет. Растения поглощают $CO_2$ в виде растворенного в воде аниона $HCO_3^-$. Хотя общее содержание углекислоты в воде может значительно превышать фоновую концентрацию $CO_2$ в воздухе, она менее доступна растениям. Это обусловлено тем, что скорость диффузии гидрокарбонатного аниона в $10^4$ раз ниже, чем $CO_2$ — в воздухе, а также образованием на поверхности растения известковой короч-

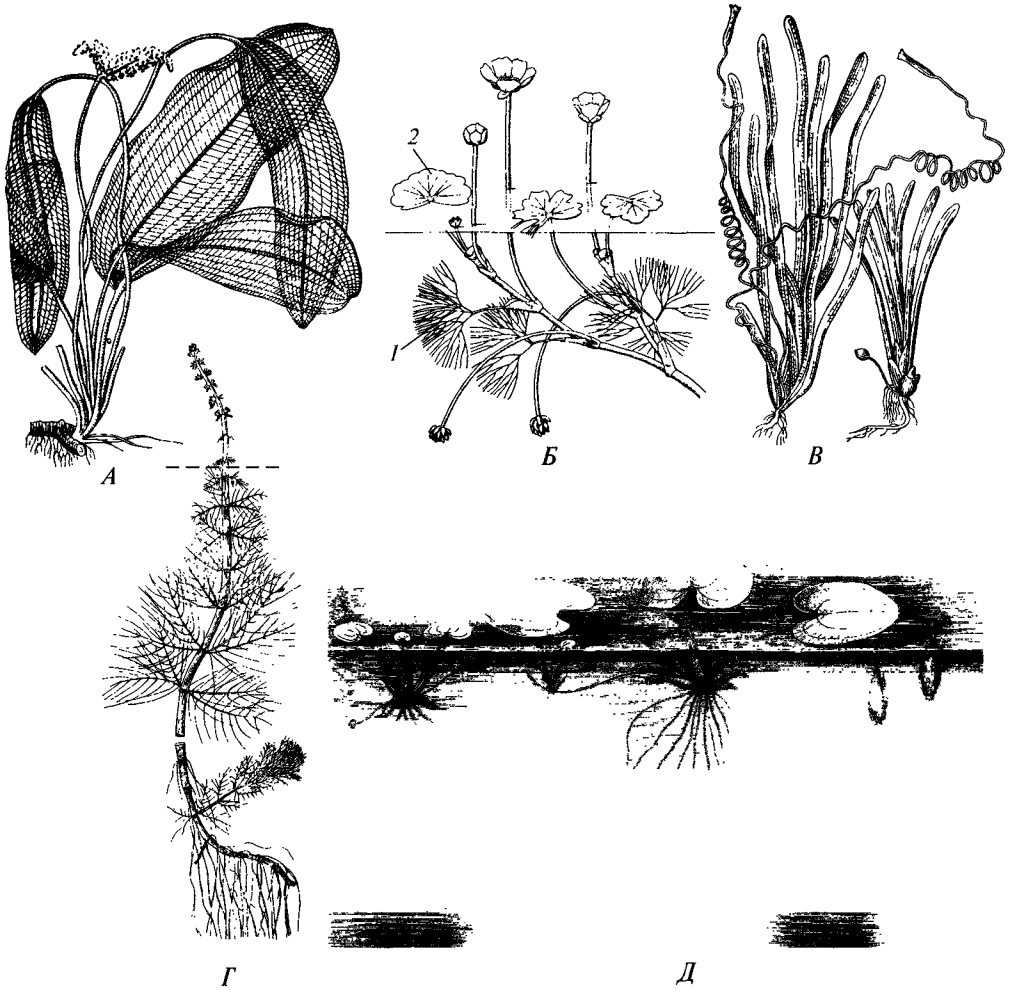



Рис. 222. Внешний вид гидрофитов (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; по кн. «Флора СССР»: т. 15, 1949; В.В. Алехину, 1950; Э. Страсбургеру и др., 1962):

*А* — реофит апоногетон окончатый (*Aponogeton fenestralis*); *Б* — укореняющийся на дне аэрогидатофит лютик водный (*Ranunculus aquatilis*); *В* — гидатофит валлиснерия спиральная (*Vallisneria spiralis*); *Г* — гидатофит уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum*); *Д* — плавающий аэрогидатофит водокрас лягушачий (*Hydrocharis morsus-ranae*); *1* — подводный лист; *2* — плавающий лист

в палисадной хлоренхиме. Основные клетки эпидермы имеют тонкую наружную стенку, покрытую тонкой кутикулой, что сильно облегчает кутикулярную транспирацию. Ряд видов имеет фотосинтезирующую эпидерму, поскольку как поверхностная ткань она находится в лучших условиях освещенности, а высоко проницаемая кутикула слабо препятствует необходимому газообмену.

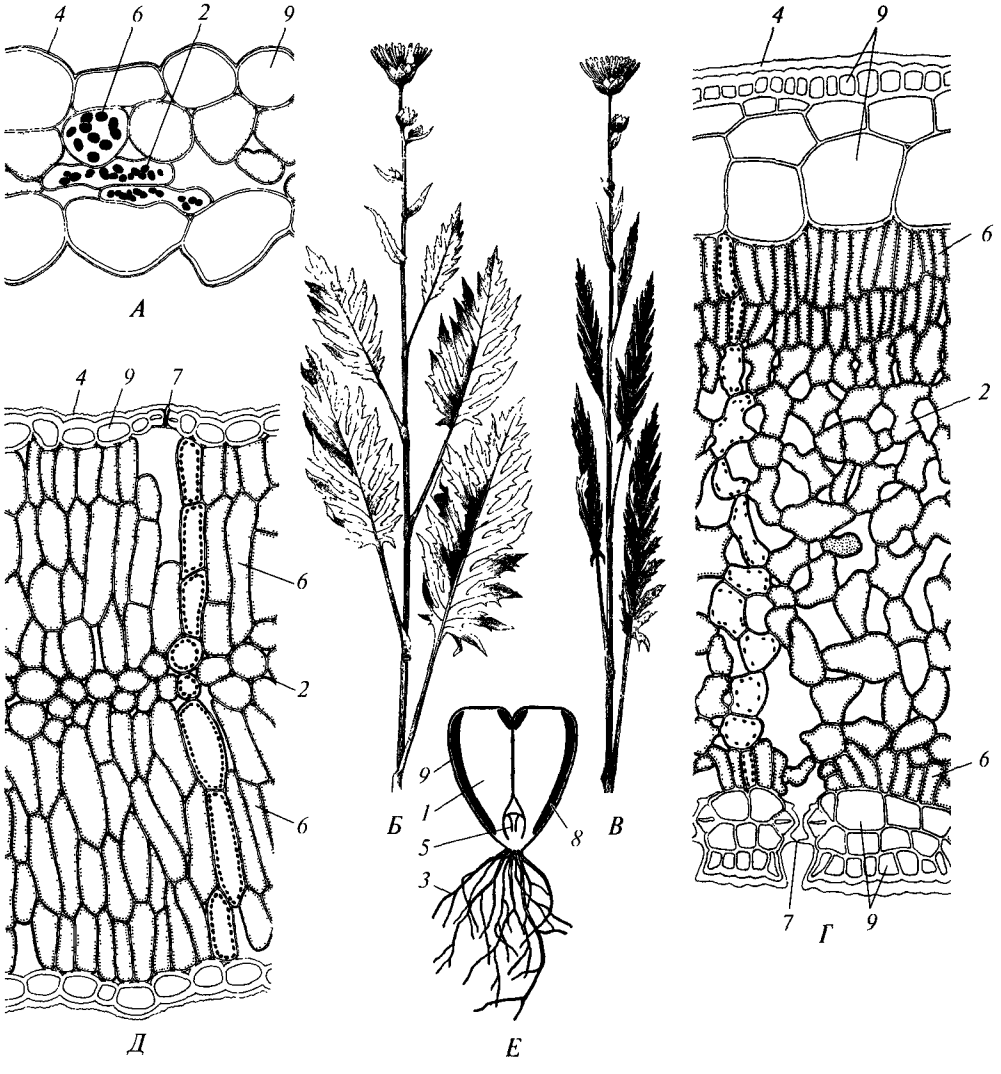



Рис. 228. Скиофит (*А*) и гелиофиты (*Б—Е*) (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Э. Страсбургеру и др., 1967; А. К. Тимонину и А. А. Нотову, 1993):

*А* — поперечный срез листочка кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella*); *Б*, *В* — внешний вид «компасного» растения сильфиума (*Silphium laciniatum*) с разных сторон; *Г* — поперечный срез листовой пластинки фикуса каучуконосного (*Ficus elastica*); *Д* — поперечный срез листовой пластинки иссопа мелового (*Hissopus cretaceus*); *Е* — схема строения растения литопса (*Lithops* sp.) с продольно разрезанными листьями; *1* — водоносная паренхима; *2* — губчатая паренхима; *3* — корень; *4* — кутикула; *5* — терминальная почка; *6* — палисадная хлоренхима; *7* — устьице; *8* — хлоренхима; *9* — эпидерма

К умброфитам принадлежат и гилатофиты. У них эпидерма также участвует в фотосинтезе, а у отдельных видов является основной или единственной ассимилирующей тканью (см. рис. 223, *А*, *Б*, *Д*).

***Гелиофиты*** обитают в условиях избыточно сильного солнечного освещения (как правило, в тропиках). У них весьма толстые листья с глянцевой сильно отражающей свет адаксиальной поверхностью. Отражая свет, листья сильно подсвечивают снизу выше расположенные листья. Поэтому в листья гелиофитов избыточный свет поступает с обеих сторон. Для его ослабления у одних видов развита многослойная эпидерма, у других видов эпидерма однослойная, но есть водоносная гиподерма. Хлоренхима дифференцирована на многослойную палисадную и губчатую ткани, причем палисадная хлоренхима располагается как адаксиально, так и абаксиально (см. рис. 228, *Г*, *Д*). Растения некоторых видов поворачивают листовые пластинки ребром к наиболее интенсивному свету (см. рис. 228, *Б*, *В*)

Сильное освещение вызывает сильный разогрев листьев и как следствие — интенсивную транспирацию и развитие острого суточного водного дефицита. В силу этого гелиофитам, даже обитающим в очень влажных биотопах, свойственны ксероморфные черты: толстые кутинизированные наружные стенки эпидермальных клеток, толстая кутикула, погруженные устьица. В мезофилле многих гелиофитов находятся слизевые клетки, хорошо удерживающие воду. Переживанию водного дефицита способствует также вода, содержащаяся в многослойной эпидерме или в водоносной гиподерме.

У некоторых пустынных трав толстые листья частично погружены в почву. Центральную часть их мезофилла занимает водоносная паренхима, а хлоренхима и проводящие пучки располагаются по периферии. В участке листа, выставляющемся над почвой, хлоренхимы нет, и водоносная паренхима граничит с эпидермой или гиподермой. Таким образом в листе возникает «окно», через которое свет проникает внутрь листа (см. рис. 228, *Е*). Хлоренхиму листьев этих растений изнутри освещает свет, ослабленный при прохождении через сильно обводненные клетки паренхимы.

### 4.1.4. Экологические группы растений по отношению к субстрату

***Литофиты***, или ***петрофиты***, населяют трещины скал и каменистые осыпи (рис. 229, *В*). Специфика этих биотопов — быстрое просачивание воды по щелям и малое количество мелкозема, удерживающего воду и содержащего минеральные вещества в доступной растению форме. Поэтому растения развивают мощную корневую систему, глубоко проникающую в трещины и щели субстрата за водой и минеральными соединениями. Корневые выделения литофитов содержат повышенное количество кислот, растворяющих породу и способствующих извлечению из нее необходимых веществ. Скудость доступных растению ресурсов и необходимость развивать мощную корневую систему приводят к тому, что организм экономит на развитии побеговой системы. Поэтому побеговая система литофитов непропорционально мала сравнительно с таковой у растений других экологических групп. Так как вода быстро просачивается в недоступные растению горизонты, то литофиты существуют

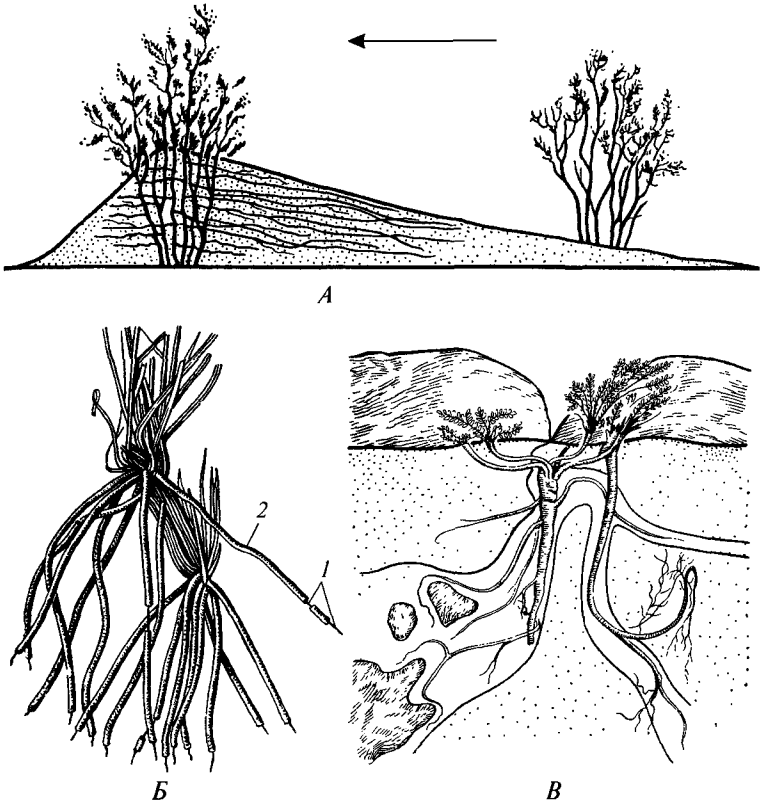



Рис. 229. Псаммофиты (*А*, *Б*) и литофит (*В*) (по Т. К. Горышиной, 1979):

*А* — образование придаточных корней на побегах песчаной акации (*Ammodendron* sp.), засыпанных движущимся барханом; *Б* — песчаные чехлы на корнях селина (*Aristida karelinii*); *В* — остролодочник углубленный (*Oxytropis immersa*) в расщелине камней; *1* — корень; *2* — песчаный чехол

в условиях устойчивого водного дефицита и имеют небольшие или мелкие густоопушенные кожистые листья для уменьшения транспирации. У обитателей каменистых осыпей развивается очень толстая феллема, уменьшающая травматизм при подвижках камней.

***Псаммофиты*** — специализированные обитатели подвижных или слабо закрепленных незадернованных песков (см. рис. 229, *А*, *Б*). Вода легко просачивается в глубь песчаного субстрата, унося с собой растворимые минеральные соединения и оставляя бесплодный кварцит. Поэтому псаммофитам присуща мощная корневая система, глубоко проникающая в субстрат или занимающая большую площадь, и кseроморфная, а иногда суккулентная организация побегов. Кроме того, растения на подвижных песках испытывают периодическое засыпание песком или оголение корневой системы из-за выдувания песка. Псаммофиты легко переносят погребение песком благодаря быстро растущим сквозь наметенный песок побегам, развивающим систему придаточных корней на оптимальной глубине. При этом часть тела, оказавшаяся слишком глубоко, отмирает, и растение как бы всплывает в песчаном бугре.

Оголенные после выдувания песка корни не отмирают, так как защищены мощным покровом. У двудольных растений он представлен толстой феллемой. Не имеющие феллогена однодольные растения выделяют корнями обильную слизь, склеивающую песчинки, после высыхания которой вокруг корня образуется защитный чехол из сцементированного песка, по толщине в несколько раз превосходящий сам корень. Двудольные псаммофиты способны давать корневые отпрыски на приземных частях оголенных корней, благодаря чему растение опускается вслед за понизившимся уровнем субстрата.

***Кальцефилы*** населяют биотопы с щелочной реакцией субстрата и повышенным содержанием в нем $CaCO_3$. Адаптация к таким условиям проявляется на уровне метаболических реакций. Растения некоторых видов рекретируют карбонат кальция через гидатоды. Выраженную структурную специфику проявляют только кальцефилы, обитающие на обнажениях известняка, мела или мергеля. Обнажения известняка представлены скалами и каменистыми осыпями, и обитающие на них кальцефилы, естественно, имеют признаки литофитов. Мергели и мела не только очень легко пропускают воду в недоступные растению горизонты, но и хорошо отражают свет, сильно подсвечивая растения снизу. Поэтому обитающие на таких субстратах кальцефилы проявляют признаки как ксероморфной, так и гелиоморфной организации. В частности, для них характерны *изолатеральные листья* с мощной многослойной палисадной хлоренхимой с обеих сторон листовой пластинки и тонкой прослойкой губчатой хлоренхимы между зонами палисадной ткани (см. рис. 228, *Д*). У многих видов кальцефилов на побегах развито густое серебристое опушение, снижающее транспирацию и интенсивно отражающее падающий на растение свет.

***Нитрофилы*** — растения биотопов, почвы которых обогащены азотом в легкодоступных растениям формах, главным образом в виде соединений аммония. Эти виды, по-видимому, нуждаются в повышенном количестве азота или не способны поглощать его столь же эффективно, как растения других экологических групп, с которыми они не выдерживают конкуренцию в местах с обычным фоновым содержанием азотных соединений в почве. Напротив, на почвах с повышенным содержанием азота они конкурентно подавляют растения других экологических групп. Более того, нитрофилы хорошо развиваются и при таких высоких концентрациях азотных соединений, которые действуют угнетающе на другие растения. Адаптации нитрофилов к среде обитания проявляются на уровне метаболических реакций и никак не отражаются на их морфолого-анатомической организации.

***Оксилофиты*** включают виды, приуроченные к субстратам, бедным минеральными солями: олиготрофным верховым и переходным болотам, торфяникам, задернованным пескам (рис. 230). Они имеют мелкие плотные кожистые листья, покрытые толстой кутикулой. Основные клетки эпидермы — с толстыми кутинизированными наружными стенками. Листовые пластинки в большей или меньшей степени завернуты на абаксиальную сторону, на которой находятся устьица и трихомы. Благодаря этому устьица оказываются изолированными от подвижного воздуха. Все перечисленные особенности сближают оксилофиты с ксерофитами. Однако в отличие от ксерофитов в листьях оксилофитов развиты крупные воздухоносные полости. Мелкоклеточная хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую. В листе обычно имеются

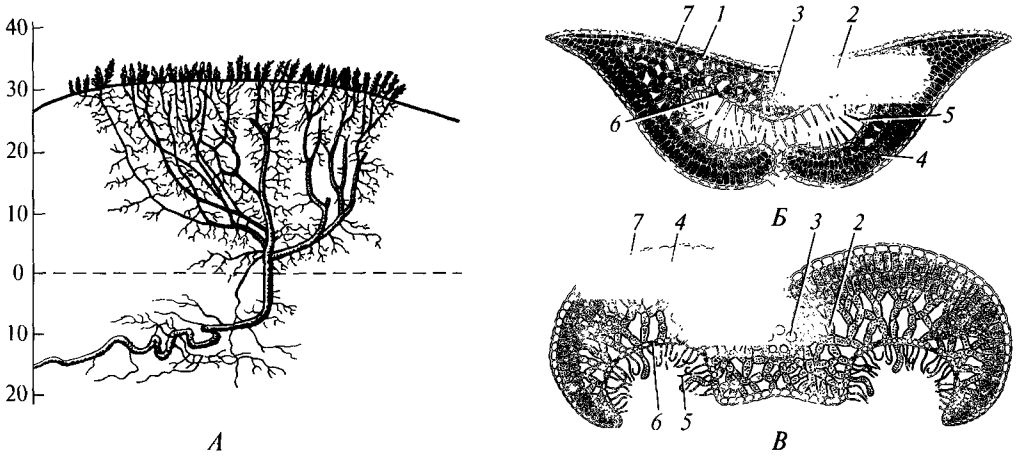



Рис. 230. Оксилофиты (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Т. К. Горышиной, 1979):

*А* — внешний вид багульника болотного (*Ledum palustre*), погребенного в нарастающем ковре мхов; *Б* — поперечный срез листовой пластинки кассиопеи четырехгранной (*Cassiope tetragona*); *В* — поперечный срез листовой пластинки багульника простертого (*Ledum procumbens*); *1* — гиподерма; *2* — губчатая хлоренхима; *3* — проводящий пучок; *4* — палисадная хлоренхима; *5* — трихома; *6* — устьице; *7* — эпидерма

тяжи склеренхимы, армирующие проводящие пучки и край листовой пластинки.

Ксероморфизм листьев оксилофитов объясняли «физиологической сухостью» мест их обитания, которую трактовали как следствие либо недоступности воды, удерживаемой в гиалиновых клетках сфагнума, либо низкой теплопроводностью сфагнума и торфа, обусловливающей низкую температуру субстрата, что не позволяет мезотермным оксилофитам извлекать из него воду. В последнее время ксероморфизм оксилофитов объясняют малой доступностью минеральных веществ. Из-за этого растения не имеют ресурсов для ежегодной смены листьев и используют листья 2—3 вегетационных сезона. Ксероморфная структура листа защищает его от высыхания в периоды анабиоза, когда испарение продолжается, а транспорт воды по растению прекращается[1]. Кроме того, в листьях оксилофитов клеточные стенки занимают значительный удельный объем вследствие мелкоклеточности листа и обилия в нем склеренхимы. Это снижает пищевую ценность такого листа для фитофагов. Этому же способствуют многочисленные железистые трихомы, вырабатывающие ядовитый секрет. В результате фитофаги почти не повреждают листья оксилофитов, и растение не расходует ресурсы на восстановление листвы.

Оксилофиты, обитающие на сфагновых болотах, постепенно погребаются нарастающим сфагнумом. Поэтому они нарастают согласованно с ростом сфагнума и многие, подобно псаммофитам, развивают многочисленные придаточные корни.

***Галофиты*** представлены обитателями субстратов с повышенным содержанием хлоридов и/или сульфатов щелочных и щелочноземельных металлов

[1] Этим же обусловлено ксероморфное строение хвои у хвойных мезофитов (ель, пихта и др.).

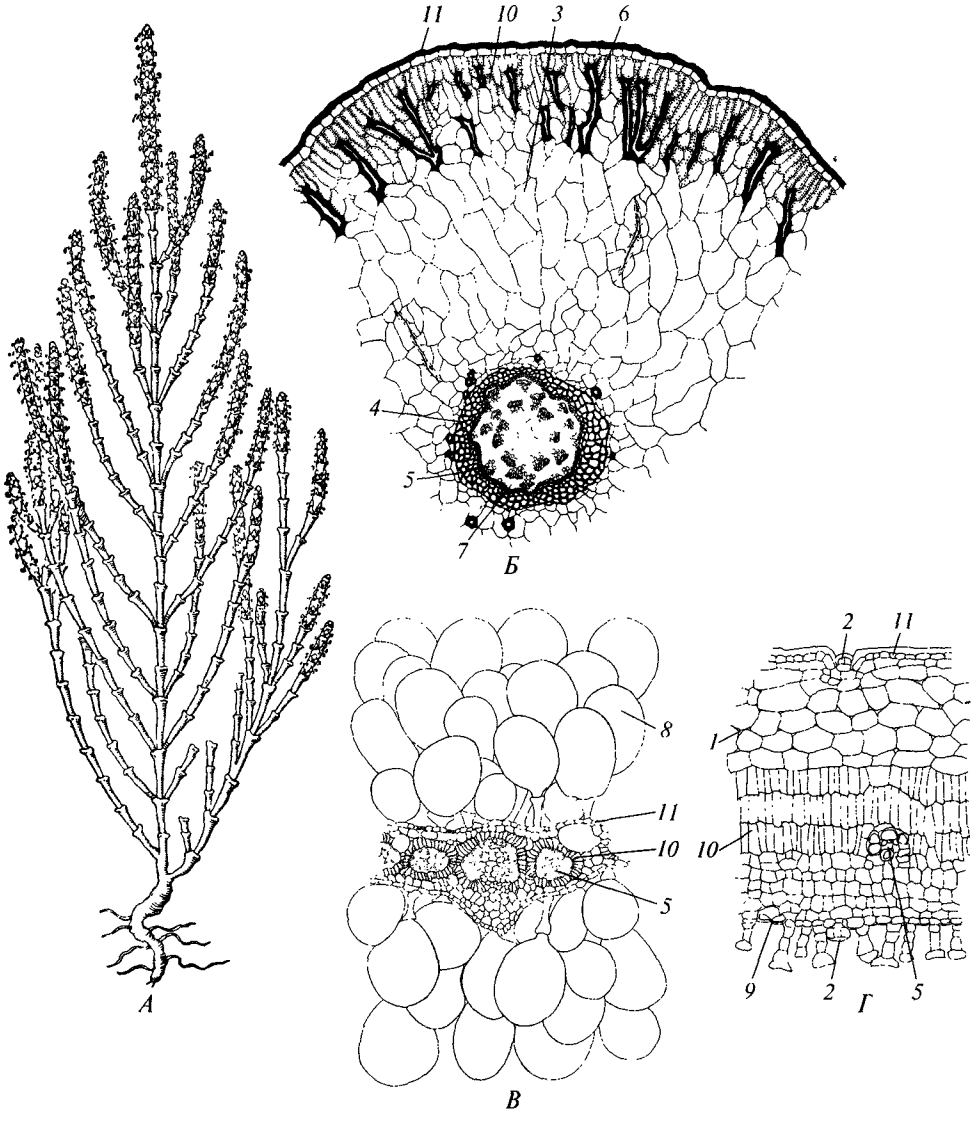



Рис. 231. Галофиты (по Г. Вальтеру и М. Штайнеру, 1937; В. В. Алехину, 1950; Г. Вальтеру, 1962):

*А* — внешний вид эвгалофита солероса (*Salicornia* sp.): *Б* — поперечный срез стебля артрокнемума (*Arthrocnemum glaucum*); *В* — поперечный срез листовой пластинки лебеды мягкой (*Atriplex mollis*) с обильными трихомами, в крупных терминальных клетках которых накапливаются соли; *Г* — поперечный срез листовой пластинки криптогалофита авиценнии морской (*Avicennia marina*); *1* — водоносная паренхима; *2* — солевыделяющая железка; *3* — кортикальная паренхима, содержащая в вакуолях клеток соли; *4* — перидерма; *5* — проводящий пучок; *6* — склереида; *7* — склеренхима; *8* — соленакапливающая трихома; *9* — устьице; *10* — хлоренхима; *11* — эпидерма

(рис. 231). Их общая черта — высокая сосущая сила. У одних видов она возникает благодаря высокой концентрации солей и/или низкомолекулярных органических веществ в клеточном соке, а у других — вследствие упругой деформации стенок склерифицированных тканей. Другие признаки адаптации гало-

фитов к засолению разнообразны, на основании чего эту группу подразделяют на три подгруппы.

*Криптогалофиты*, или *солевыделяющие галофиты*, рекретируют поглощаемые соли. Для этого у них есть специализированные солевые железки или трихомы с крупной сильно вакуолизированной терминальной клеткой (см. рис. 231, *В*, *Г*). Железки активно выделяют на поверхность концентрированный рассол, который быстро высыхает, после чего кристаллы соли постепенно опадают с растения. Трихомы накапливают соли в вакуоле терминальной клетки, после чего отмирают и опадают с растения. В обоих случаях растение освобождается от избытка солей и потому иных признаков галоморфной организации не проявляет. По общей организации криптогалофиты сходны со склерофитами или мезофитами.

*Эвгалофиты*, или *соленакапливающие галофиты*, выделяют избыточные соли в вакуоли клеток специализированной паренхимы, состоящей из крупных сильно вакуолизированных клеток. Большой объем этой ткани придает мясистость органам эвгалофитов и сходство с суккулентами (рис. 231, *А*, *Б*). Однако накопление большого количества воды в специализированной паренхиме эвгалофитов связано с отложением в ней солей, а не с запасанием воды, так как эти растения часто живут на влажном или даже затопленном грунте. Поэтому некорректно называть эту паренхиму водозапасающей, как это нередко делают. Она представляет собой не запасающую, а рекреторную ткань.

В отличие от настоящих суккулентов эвгалофиты не экономят воду и имеют тонкую кутикулу и довольно тонкие наружные стенки основных клеток эпидермы. Кроме



*А*



*Б*



*В*

Рис. 232. Эпифиты (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903):

*А* — поселившаяся на ветви дерева орхидея со свободно свисающими в воздушное пространство корнями; *Б* — поселившийся на ветви дерева папоротник олений рог (*Platycerium alcicorne*); *В* — цепляющаяся корнями за ствол дерева орхидея саркантус (*Sarcanthus rostratus*)

того, в связи с очень высоким осмотическим давлением (до нескольких сотен атмосфер) клеточного сока ксилема эвгалофитов сильно склерифицирована, что типичным суккулентам не свойственно. Таким образом, эвгалофиты следует относить к *галосуккулентам*, структурно напоминающим суккуленты, но принципиально отличающимся от них физиологией.

*Гликогалофиты*, или *солеисключающие галофиты*, благодаря особым свойствам плазмалеммы клеток ризодермы поглощают почти пресную воду из глубоких слабозасоленных горизонтов почвы. Соответственно в организации остальных тканей и органов гликогалофитов адаптации к засолению не выражены.

***Эпифиты*** приспособлены к существованию на поверхности тела других растений. Сосудистые высшие растения обитают на стволе и ветвях деревьев (рис. 232). Разные виды мохообразных заселяют стволы, ветви и листья. Для поверхности растения как субстрата характерно быстрое стекание воды и крайняя скудость элементов минерального питания. Поэтому сосудистые эпифиты обладают суккулентной организацией, а корни многих видов (орхидей) покрыты веламеном, обеспечивающим быстрое впитывание дождевой воды и конденсата. Некоторые эпифиты впитывают влагу с помощью особых трихом, густо покрывающих стебли и листья. Эпифитные мохообразные *пойкилогидричны* и в промежутках между дождями впадают в анабиоз, высыхая до воздушно-сухого состояния. Многие эпифиты задерживают воду в розетке листьев, в ацидиатных листьях (см. рис. 77, *Б*) или в «кармане» между веткой растения-опоры и прижатыми к ней специализированными неассимилирующими листьями (рис. 232, *Б*). В таких вместилищах со временем накапливается некоторое количество опада и образуется подобие почвы или, точнее, ила. В него могут прорастать придаточные корни, что улучшает питание эпифита.

## 4.1.5. Экологические группы гетеротрофных высших растений

***Паразиты*** полностью или частично существуют за счет автотрофных растений. На растениях паразитируют только спорофиты некоторых покрытосеменных и одного вида голосеменных растений. Среди них различают *полупаразитов*, самостоятельно обеспечивающих себя ассимилятами, но извлекающих из растений-хозяев воду с элементами минерального питания (рис. 233), и *голопаразитов*, существующих за счет хозяина и лишенных хлорофилла.

*Корневые паразиты*, к которым принадлежит большинство паразитических семенных растений, извлекают ресурсы из корней растений-хозяев с помощью гаусторий. Корневые полупаразиты (рис. 233, *А—В*) имеют нормально развитую побеговую систему, но слабо развитую корневую, в которой остались только скелетные корни, а вместо сосущих корней образуются гаустории. Корневые голопаразиты (рис. 234, *Г—Е*) бóльшую часть жизни проводят на корнях хозяина в почве в виде *протокорма* — клубневидного, не дифференцированного на органы тела, присосавшегося гаусторией к корню хозяина. В сезон размножения на протокорме образуются надземные побеги с соцветием и редуцированными листьями.

*Стеблевые* паразиты используют для питания стебли растений-хозяев. Стеблевые полупаразиты поселяются в кроне дерева-хозяина подобно эпифитам (см. рис. 233, *Г, Д*). Однако в отличие от последних их скелетные корни растут

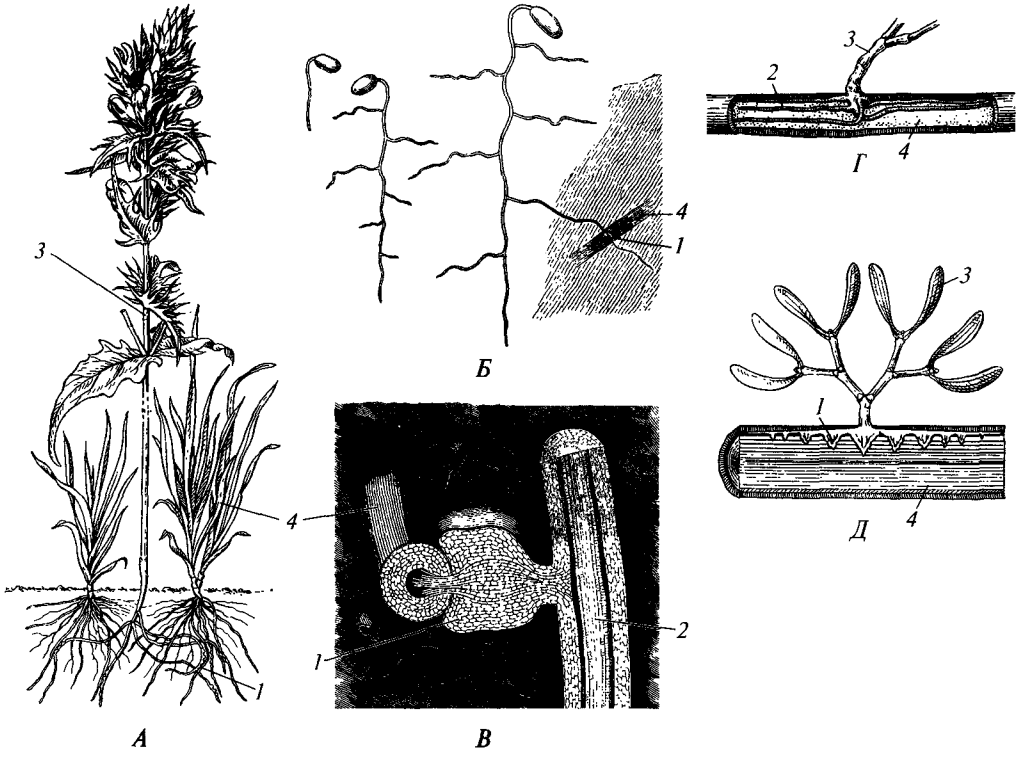
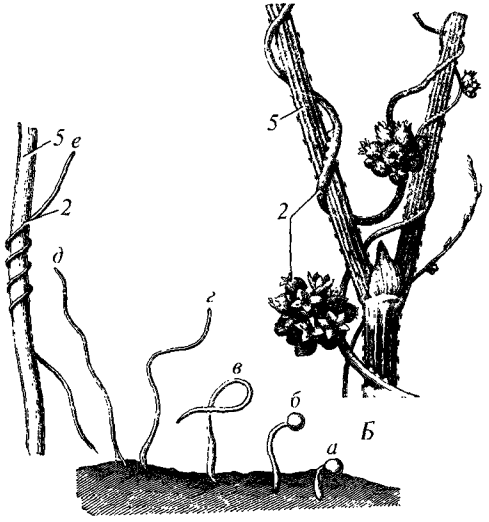



Рис. 233. Полупаразиты корневые (*А*—*В*) и стеблевой (*Г*, *Д*)
(по А. Кернеру фон-Марилауну, 1902; А. Е. Васильеву и др., 1978):

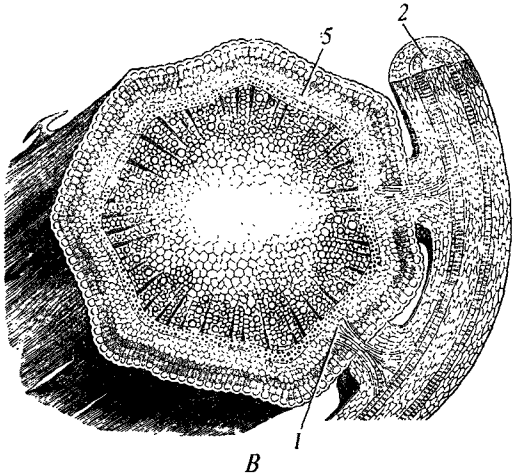
*А* — внешний вид марьянника полевого (*Melampyrum arvense*); *Б* — последовательные стадии прорастания марьянника лесного (*M. sylvaticum*) и поиска им корня хозяина; *В* — гаустория льнца (*Thesium* sp.), которой его корень прикрепился к корню хозяина; *Г* — основание побеговой системы омелы белой (*Viscum album*) с корнями, развивающимися под корой хозяина; *Д* — омела на ветви хозяина с гаусториями на своих корнях; *1* — гаустория; *2* — корень полупаразита; *3* — полупаразит; *4* — хозяин

внутри ветви хозяина, между ксилемой и флоэмой. Сосущие корни, как и у корневых полупаразитов, замещены гаусториями. У стеблевых голопаразитов (см. рис. 234, *А*—*В*) гипокотиль, главный корень и основание побега отмирают вскоре после прорастания семени, а побег с длинными междоузлиями и очень мелкими чешуевидными листьями обвивает стебель хозяина. Гаустории образуются в любом месте стебля голопаразита, где он тесно соприкасается со стеблем хозяина.

Все вышеописанные паразиты — *эктопаразиты*, бóльшая часть их вегетативного тела находится рядом с телом хозяина, в которое они проникают только гаусториями или — редко — корнями. Среди двудольных растений есть несколько *эндопаразитов*, все вегетативное тело которых развивается внутри тела хозяина (рис. 235). Оно представлено ветвящимися одно-двурядными цепочками клеток, очень напоминающими гифы грибов. Местами у поверхности хозяина на «гифах» эндопаразита развиваются протокормы, на которых эндогенно образуются зачатки соцветий или одиночных цветков. Развивающиеся соцветия и бутоны прорывают наружные ткани протокорма и хозяина,



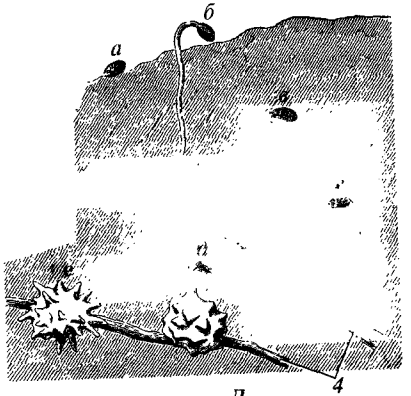

А



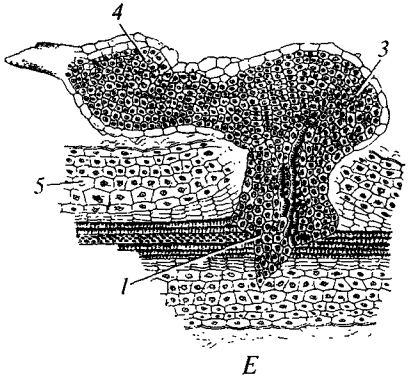

В




Г




Д




Е

Рис. 234. Стеблевые (*А—В*) и корневые (*Г—Е*) голопаразиты (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А—В* — повилика (*Cuscuta* sp.), последовательные стадии (*А—Е*) прорастания (*А*), цветущее растение, паразитирующее на хмеле обыкновенном (*Humulus lupulus*, *Б*), срез стеблей хозяина и паразита (*В*); *Г—Д* — заразиха (*Orobanche* sp.), цветущее растение, паразитирующее на бобах (*Vicia faba*, *Г*), последовательные стадии прорастания (*Д*) и срез корня хозяина и тела паразита (*Е*); *1* — гаустория; *2* — паразит; *3* — первичный протокорм; *4* — вторичный протокорм; *5* — хозяин

вынося цветки наружу. Все эндопаразитические виды голопаразиты: одни заселяют стебли хозяина, а другие — преимущественно корни.

***Микотрофные паразиты.*** Очень многие виды высших растений живут в симбиозе с грибами по типу мутуализма, когда оба организма извлекают выгоду от сожительства. Мутуалистические отношения гриба и растения представляют собой сбалансированный умеренный взаимный паразитизм. Некоторые растения в процессе эволюции перешли к одностороннему временному или постоянному паразитизму на грибах. Для целых семейств цветковых растений (орхидные, вересковые) характерен паразитизм проростков на грибах. Их семена прорастают только после внедрения в их ткани гиф гриба, а проростки

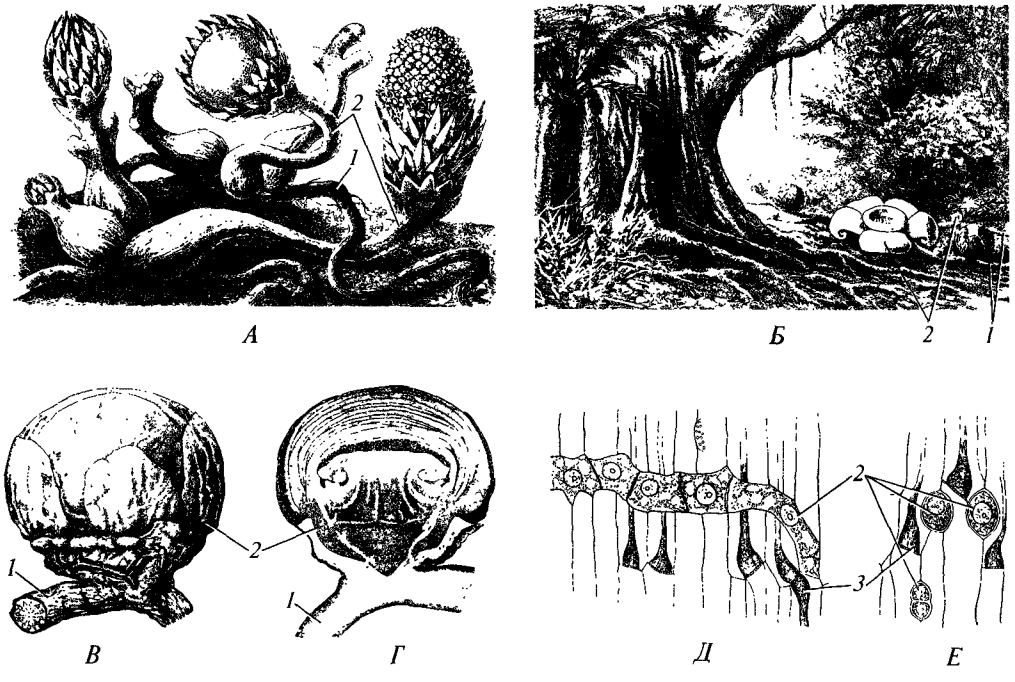



Рис. 235. Эндопаразиты (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А* — лангсдорфия (*Langsdorffia hypogaea*); *Б—Е* — раффлезия (*Rafflesia* sp.), внешний вид цветущего растения (*Б*), внешний вид (*В*) и продольный разрез (*Г*) бутона, вегетативное тело паразита в продольном (*Д*) и поперечном сечениях (*Е*); *1* — корень хозяина; *2* — тело паразита; *3* — ситовидные трубки хозяина

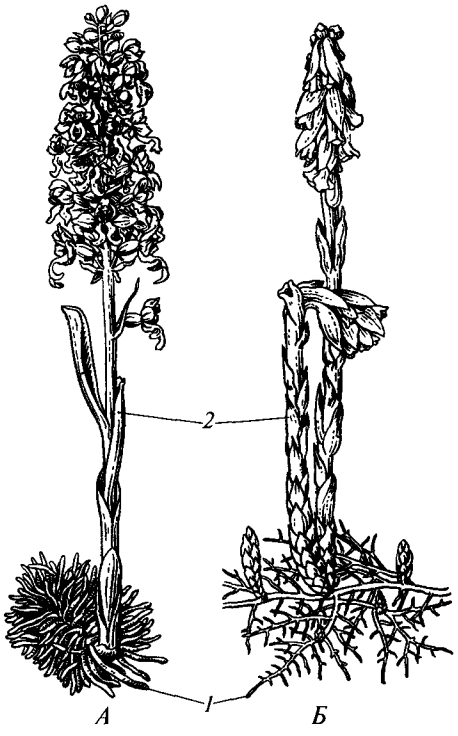



Рис. 236. Микотрофы
(по А. Е. Васильеву и др., 1978):
*А* — гнездовка настоящая (*Neottia nidus-avis*); *Б* — подъельник обыкновенный (*Monotropa hypopitys*); *1* — корни; *2* — побеги

довольно долго (до нескольких лет) ведут подземный образ жизни, частично переваривая гифы гриба. Впоследствии они развивают нормальные олиственные зеленые надземные побеги и от паразитизма на грибе переходят к мутуалистическим взаимоотношениям с ним. Однако растения некоторых видов на всю жизнь остаются паразитами гриба (рис. 236). Они либо вообще лишены корней, либо имеют короткие коралловидные корни, заселенные грибом. Их побеговые системы сходны с таковыми корневых голопаразитов. К микотрофным голопаразитам относятся и гаметофиты многих плаунов и некоторых папоротников, представленные подземными бесхлорофилльными протокормами.

Паразитизм растений на грибах настолько резко контрастирует с привычным паразитизмом грибов на растениях, что ботаники долго отказывались признавать микотрофные паразиты и считали их сапрофитами, потребляющими разлагающееся органическое вещество почвы. Однако у растений нет ферментных систем для разложения отмершей органики, и потому они не могут быть сапротрофами.

Ключевое значение для выживания любых паразитов имеет их встреча с хозяином. Поскольку высшие растения не способны активно разыскивать и преследовать хозяина, то паразиты образуют огромное число семян. Это гарантирует то, что некоторые из них окажутся рядом с хозяином, и проросший паразит будет обеспечен ресурсами.

***Хищные растения*** полностью обеспечивают себя фотоассимилятами, но ловят животных для дополнительного азотного питания. Хищные растения никогда не используют корни для ловли и переваривания добычи, их ловчие структуры всегда развиваются на побегах (см. рис. 237—239). В простейшем случае это ловчие трихомы или эмергенцы на листьях (иногда на стеблях), выделяющие клейкую слизь (рис. 237). Прилипших к ним мелких животных растение перевариваст с помощью выделяемого особыми железками секрета, сходного с пепсином желудочного сока. Длинные ловчие эмергенцы сгибаются, прижимая жертву к пищеварительным железкам. У некоторых видов лист заворачивается вокруг пойманного животного, что интенсифицирует его переваривание.

Более сложную ловчую систему представляют асцидиатные листья (рис. 238, см. также рис. 77, *А*). По краю устья асцидиатной части листа развивается нек-

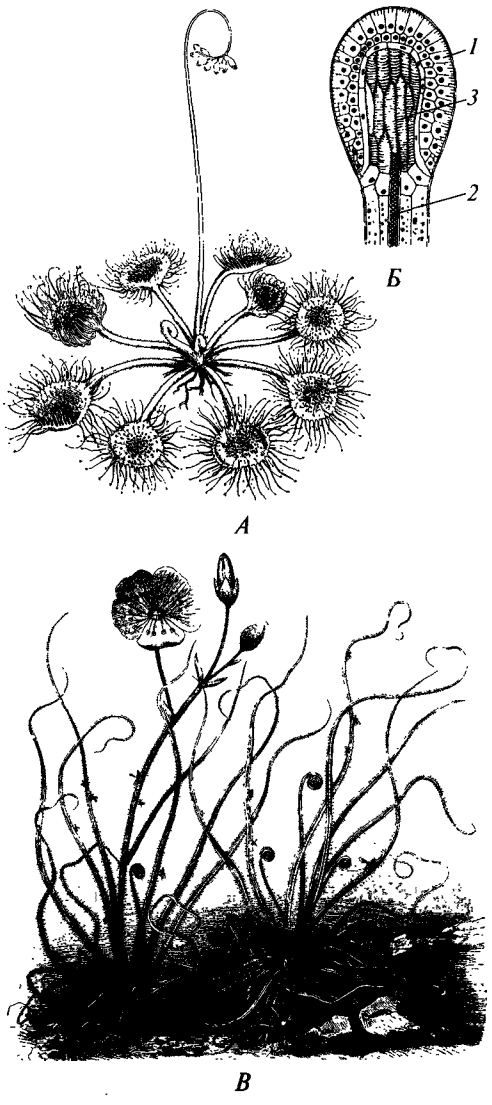



Рис. 237. Хищные растения, улавливающие жертв с помощью слизистых выделений на трихомах или эмергенцах (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А*, *Б* — росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*), внешний вид (*А*) и продольный срез ловчего «щупальца» (*Б*); *В* — росолист португальский (*Drosophyllum lusitanicum*); *1* — железистая эпидерма; *2* — ксилема; *3* — трахеиды

тарник, часто ярко окрашенный. Вероятно, выделяемый нектар содержит также какие-то вещества, нарушающие координацию движений у насекомых. Насекомые по неосторожности сваливаются внутрь асцидия и не могут выбраться из-за того, что устье его в виде карниза нависает над полостью асцидия, а стенки асцидия внутри густо покрыты уплощенными, обращенными базипетально трихомами, допускающими движение только ко дну. В нижней части асцидий заполнен жидкостью, в которой тонут пойманные животные. Пищеварительного фермента у многих растений с таким ловчим аппаратом, по-видимому, нет и разложение жертвы осуществляют симбиотические бактерии. На стенках базальной части асцидия есть специальные всасывающие трихомы, поглощающие продукты бактериального разложения жертвы.

Над устьем асцидия у многих видов нависает неподвижный клапан, предотвращающий попадание в асцидий дождевой воды. У некоторых видов клапан играет важную роль в поимке добычи. Он содержит участок прозрачной ткани, на который ориентируется насекомое, взлетающее с нектарника. Ударившись о клапан, оно падает в асцидий.

Ловчие пузырьки, активно захватывающие добычу, присущи водным хищным растениям из рода пузырчатка (*Utricularia*). Их строение и принцип работы описаны в разделе 1.5.2. Пищеварительных ферментов у пузырчаток, вероятно, нет и пойманные жертвы погибают от удушья и разлагаются бактериями и простейшими, обитающими в пузырьке. На внутренней поверхности пузырька находятся всасывающие трихомы двух типов. Одни поглощают продукты разложения жертвы, другие откачивают из пузырька воду, подготавливая его таким образом к захвату новой жертвы (рис. 239).

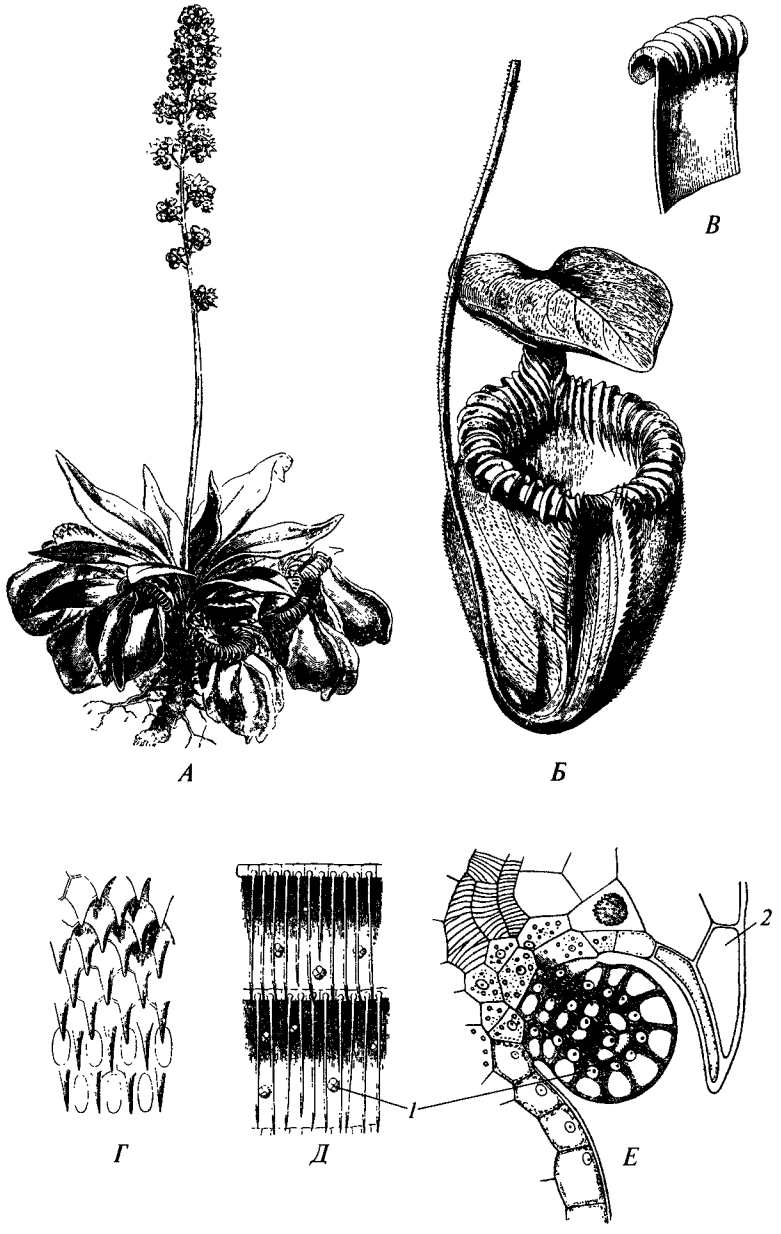



Рис. 238. Хищные растения с ловушками (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Г. фон Гуттенбергу, 1963):

*А* — цефалотус мешочковидный (*Cephalotus follicularis*); *Б*, *В* — ловчий кувшинчик непентеса (*Nepenthes*), внешний вид (*Б*) и участок края (*В*), завернутые внутрь зубцы-эмергенцы препятствуют выползанию насекомого из кувшинчика; *Г*, *Д* — внутренняя поверхность ловчих кувшинчиков саррацении пурпурной (*Sarracenia purpurea*, *Г*) и генлизеи (*Genlisea* sp., *Д*), направленные к основанию ловчего кувшинчика трихомы обеспечивают соскальзывание жертвы на дно; *Е* — срез пищеварительной железки на внутренней поверхности ловчего кувшинчика непентеса (*Nepenthes*), нависающий над железкой эмергенец препятствует выползанию жертвы по стенке к отверстию кувшинчика; *1* — пищеварительная железка; *2* — эмергенец

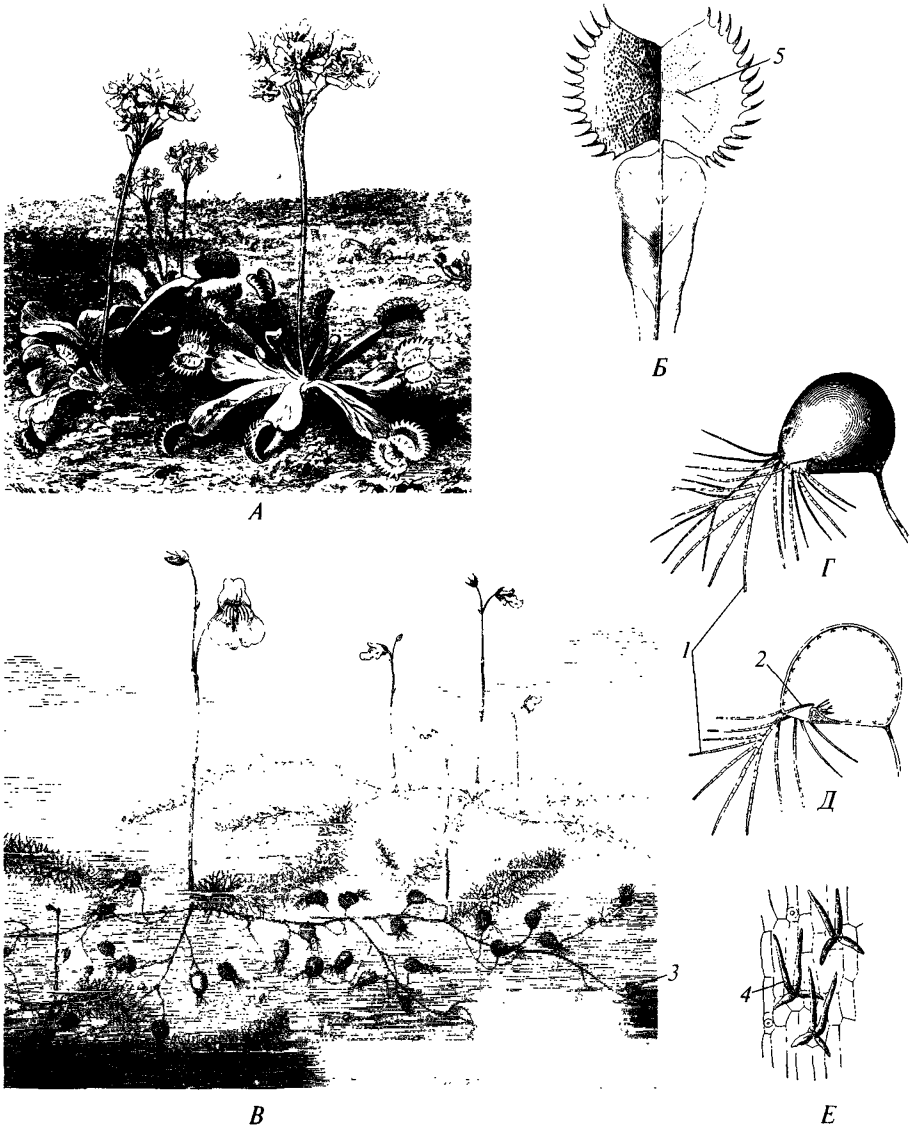



Рис. 239. Хищные растения, активно ловящие жертву
(по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903):

*А*, *Б* — венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*), внешний вид (*А*) и лист с адаксиальной стороны (*Б*), на листовой пластинке располагаются 6 чувствительных щетинок, прикосновение к которым вызывает активное сворачивание пластинки вдоль средней жилки: *В*—*Е* — пузырчатка (*Utricularia*), внешний вид растения (*В*), внешний вид (*Г*) и продольный разрез (*Д*) ловчего пузырька и его внутренняя поверхность (*Е*); прикосновение к чувствительным антеннам вызывает потерю тургора клетками участка стенки пузырька, в которую упирается клапан, что приводит к его отклонению внутрь пузырька под действием давления внешней воды; *1* — чувствительные антенны; *2* — клапан; *3* — ловчий пузырек; *4* — трихомы, отсасывающие воду из ловчего пузырька; *5* — щетинка

Ловчие части листа венериной мухоловки (*Dionaea*) и альдрованды (*Aldrovanda*) представлены двумя подвижными створками, действующими по принципу капкана. На адаксиальной стороне каждой створки находятся жесткие чувствительные трихомы. Смещение такого трихома, задетого животным, генерирует в его базальной клетке разность потенциалов на плазмалемме. По специальным клеткам этот импульс передается к моторным клеткам на адаксиальной стороне листа. Скорость передачи импульса на порядок меньше скорости передачи нервного импульса по нейрону. Моторные клетки, получив сигнал, резко теряют тургор, вследствие чего створки захлопываются на адаксиальной стороне. Железистые трихомы на адаксиальной стороне створок выделяют протеолитический фермент. После переваривания добычи створки раздвигаются, и лист может ловить очередную жертву.

## 4.2. ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ

Под жизненными стратегиями понимают обобщенные биологические свойства видов, отражающие специфику их взаимодействия с совокупным действием факторов внешней среды. Рассмотренные в предыдущем разделе экологические группы растений отражают стратегию *приспособления* к факторам среды, даже самым неблагоприятным. В случае резко выраженной сезонности климата у растений появляется возможность *избегать* действия самых неблагоприятных факторов среды обитания. Такую стратегию реализуют многие виды высших растений, вегетирующих только в сезон с наиболее благоприятными значениями факторов среды, а в остальное время впадающие в анабиоз. Наиболее ярко стратегия избегания неблагоприятных внешних воздействий выражена у *эфемеров* (рис. 240), которые за 3—5 недель оптимальных условий среды успевают пройти весь жизненный цикл и отмирают, оставив покоящиеся семена или споры, хорошо защищенные покровами от влияния внешних условий. Такую же стратегию реализуют и *эфемероиды* (рис. 241), после краткого периода вегетации переживающие неблагоприятный период в форме лишенных надземных побегов, а часто и корней покоящихся луковиц, корневищ, клубнелуковиц и клубней, укрытых в почве.

Другой аспект взаимодействия растений с окружающей их средой отражает *система стратегий Макáртура*. Эти стратегии возникают в результате действия соответственно *r*- и *K-отбора*. K-отбор направлен на выработку морфолого-функциональных адаптаций, обеспечивающих выживание взрослого организма. Развившиеся под его действием организмы имеют высокую индивидуальную устойчивость к внешним воздействиям, низкую смертность, но медленно размножаются. Поэтому растения, обладающие такой стратегией, тратят основную долю ресурсов на рост и функционирование своих органов и значительно меньше расходуют их на размножение. Напротив, r-отбор направлен на интенсификацию размножения, чем достигается устойчивое существование вида при низкой устойчивости отдельных организмов. У видов, сформировавшихся под действием r-отбора, недолговечность отдель-




Рис. 240. Эфемеры (по кн. «Флора СССР»: т. 7, 1937 и т. 22, 1955; «Флора европейской части СССР»: т. 4, 1979):

*А* — крупка весенняя (*Erophila verna*); *Б* — мак глазчатый (*Papaver ocellatum*); *В* —вероника Дилленуса (*Veronica dillenii*); *Г* — вероника красполистная (*V. rubrifolia*)

ных растений сочетается с образованием очень большого потомства. Соответственно растения, выработавшие такую стратегию, основную часть своих вещественно-энергетических ресурсов используют на размножение и меньшую — на развитие собственных вегетативных органов.

Между стратегиями приспособления/избегания неблагоприятных условий среды и стратегиями, описанными Макартуром, нет однозначного соответствия. Так, избегающие неблагоприятных факторов эфемеры в полном виде реализуют стратегию r-отбора, а эфемероиды, вкладывая значительные ресурсы в образование корневищ, луковиц и т.п., демонстрируют стратегию K-отбора.

*Система стратегий Л. Г. Раменского* и практически идентичная ей *система CSR-стратегий Дж. Грайма* отражают преимущественно специфику взаимодействия между растениями разных видов.

*Виоленты*, или *C(ompetitors)-виды*, включают конкурентно мощные растения, населяющие богатые ресурсами биотопы. Они реализуют стратегию K-отбора и, потребляя основную долю ресурсов, предопределяют условия жизни растений других видов. Это долговечные быстрорастущие растения, способные долго удерживать занятое местообитание, но плохо переносящие нарушения биотопа.

*Патиенты*, или *S(tress-tolerant)-виды*, приспособлены существовать в экстремальных условиях, потребляя скудные ресурсы среды. Некоторые геоботаники подразделяют их на *экотопические патиенты*, населяющие олиготрофные биотопы, и *фитоценотические патиенты*, довольствующиеся ресурсами, не потребленными виолентами. Патиенты — долговечные медленно растущие растения, реализующие стратегию K-отбора и плохо переносящие нарушения биотопа.

*Эксплеренты*, или *R(uderals)-виды*, — быстро развивающиеся растения, потребляющие значительные ресурсы, но не способные эффективно конкурировать за них с другими видами. Поэтому они развиваются после нарушения

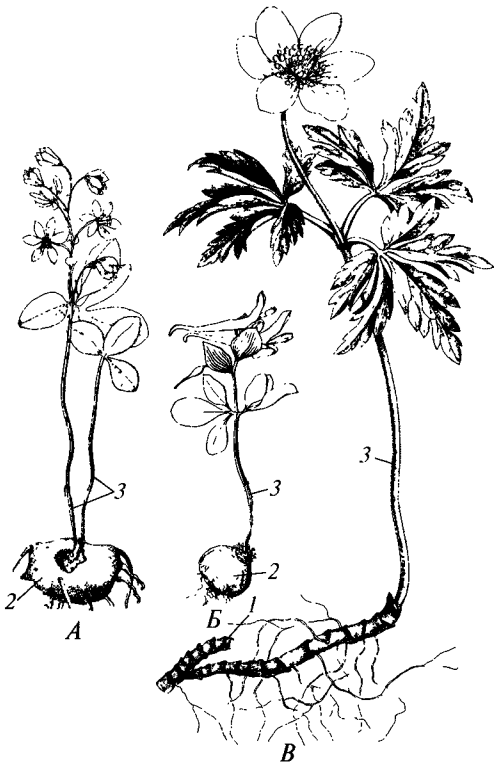



Рис. 241. Эфемероиды (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; по кн. «Флора СССР»: т. 7, 1939):

*А* — леонтица дарвазская (*Leontice darwasica*); *Б* — хохлатка Невского (*Corydalis nevskii*); *В* — ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*); *1* — корневище; *2* — клубень; *3* — эфемерный побег

биотопа, пока в нем отсутствуют виоленты, или сосуществуют с ними, но потребляют ресурсы местообитания в период, когда они не востребованы виолентами. В первом случае эксплеренты представлены недолговечными растениями, реализующими стратегию r-отбора. Во втором случае они находятся под действием K-отбора, долговечны, но бóльшую часть жизни пребывают в анабиозе, как эфемероиды.

Большинство видов сочетает в той или иной форме признаки разных стратегий. Поэтому Грайм к трем группам видов добавил группы CS-, CR-, SR- и CSR-видов, в более или менее равной мере сочетающие свойства двух или всех трех первичных стратегий.

## 4.3. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Растения одной экологической группы, а часто и одной стратегии, несколько по-разному приспособлены к условиям существования, что отражается на их внешнем облике, или *габитусе*. Основные особенности габитуса, обусловленные своеобразием нарастания и отмирания надземных и подземных вегетативных органов, обозначают как *жизненную форму*, или *биоморфу*. Растения одного и того же вида в разных биотопах могут иметь разные жизненные формы. Растения многих видов меняют жизненную форму в онтогенезе.

### 4.3.1. Классификация жизненных форм по физиономическим признакам

Эта наиболее привычная классификация основана на учете большого числа габитуальных признаков.

***Древесные растения*** имеют многолетние надземные побеги с почками возобновления, располагающимися высоко в кроне. Для голосеменных и дву-

дольных древесных растений характерно мощное вторичное утолщение и развитие перидермы. Древесные растения весьма разнообразны по структуре побеговой системы.

*Дерево* (рис. 242) имеет ствол, в нормальных условиях существующий в течение всей жизни особи. У типичных деревьев ствол один, образующийся в результате моноподиального или симподиального нарастания и несущий крону ветвей разных порядков ветвления. Для многоствольных деревьев, как явствует из названия, характерны несколько более или менее одинаковых стволов, отходящих от комля. Особую форму имеют деревья с кроной не из ветвей, а из розетки гигантских листьев (многие пальмы, некоторые голосеменные и папоротники). Стволы большинства деревьев ортотропные, но у шпалерных форм они активно полегают, а у стлаников и укореняются. Эти основные группы деревьев можно подразделять далее в зависимости от преобладающего типа нарастания, очертаний кроны, наличия ходульных корней, особенностей смены листвы и проч.




Рис. 242. Деревья (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; А. П. Шенникову, 1950):

*А* — фикус (*Ficus* sp.), одноствольное (слева) и многоствольное (справа) дерево; *Б* — кариота (*Caryota propinqua*), пальмовидное дерево с кроной из гигантских листьев; *В* — кедровый стланик (*Pinus pumila*); *1* — прилаточные корни; *2* — листья; *3* — стволы

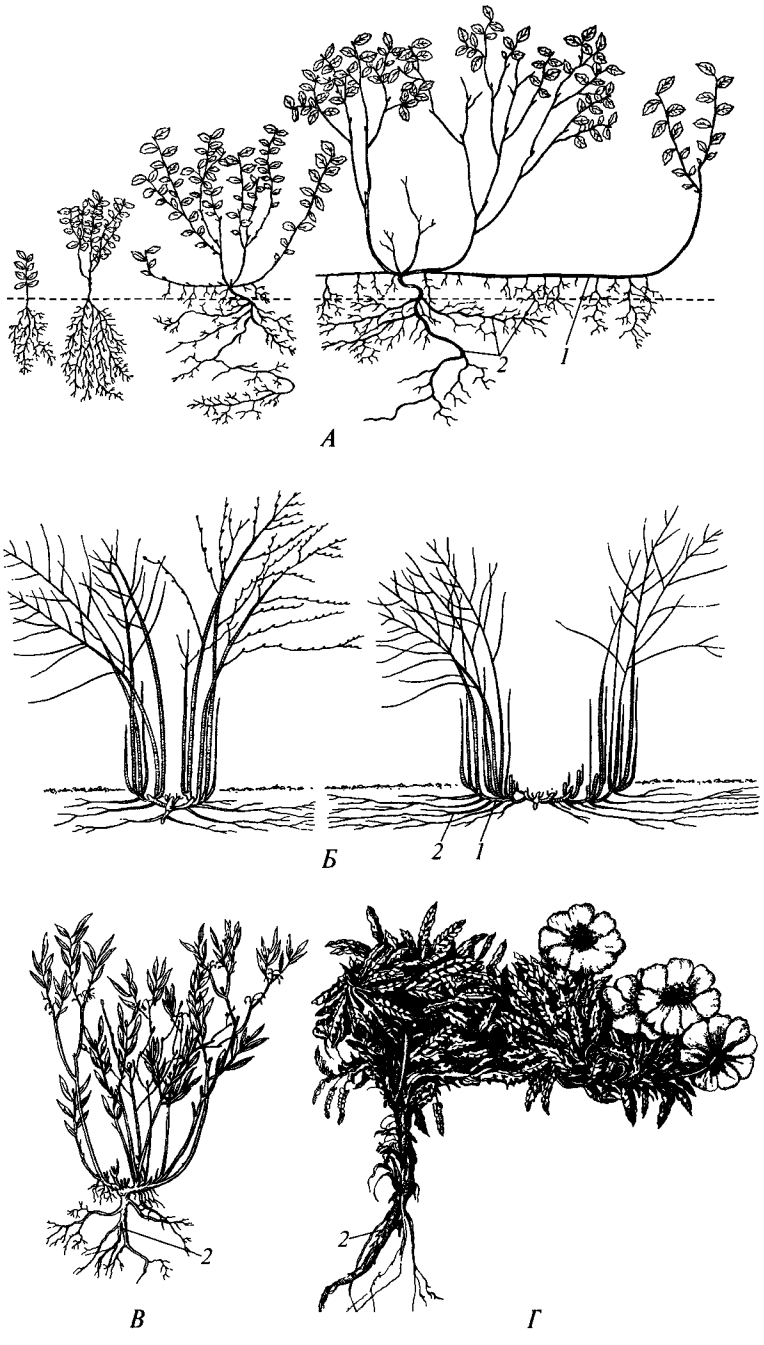



Рис. 243. Кустарники и кустарнички
(по Б. А. Тихомирову, 1963; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — развитие вегетативно-подвижного аэроксильного кустарничка черники (*Vaccinium myrtillus*); *Б* — развитие геоксильного кустарника лещины обыкновенной (*Corylus avellana*), схематизировано; *В* — аэроксильный кустарничек подбел обыкновенный (*Andromeda polyfolia*); *Г* — шпалерный кустарничек дриада (*Dryas punctata*); *1* — ксилоризом; *2* — корень

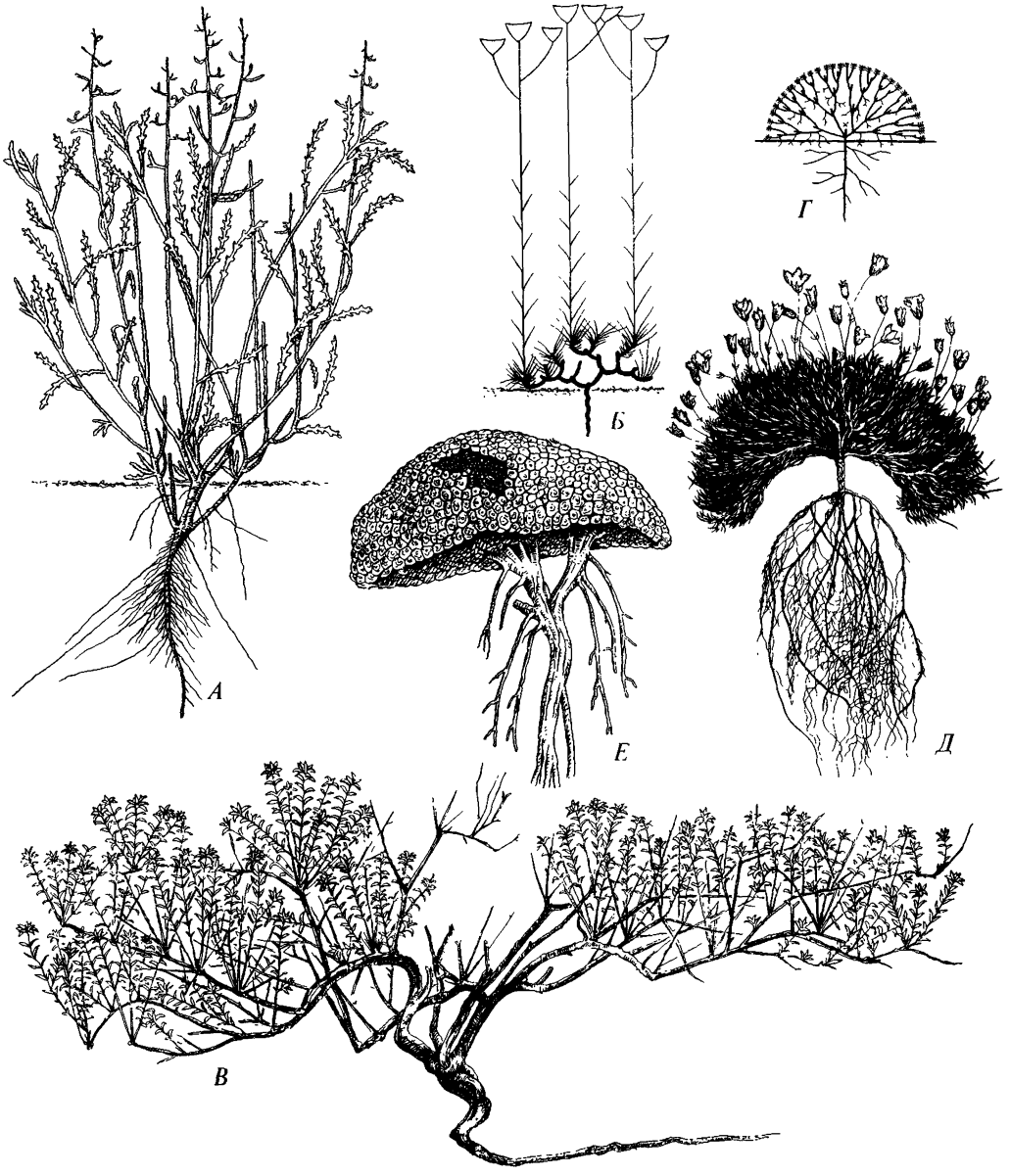



Рис. 244. Полудревесные (*А—В*) и подушечные растения (*Г—Е*) (по Б. А. Тихомирову, 1963; И. Г. Серебрякову, 1964; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — полукустарник полынь сантолинная (*Artemisia santolina*); *Б* — схема побеговой системы полукустарника володушки возвышенной (*Bupleurum exaltatum*), толстой черной линией показаны многолетние участки; *В* — шпалерный полукустарничек тимьян (*Thymus marschallianus*); *Г* — схема побеговой системы подушки; *Д* — подушка минуарция арктическая (*Minuartia arctica*); *Е* — подушка азорелла (*Azorella*)

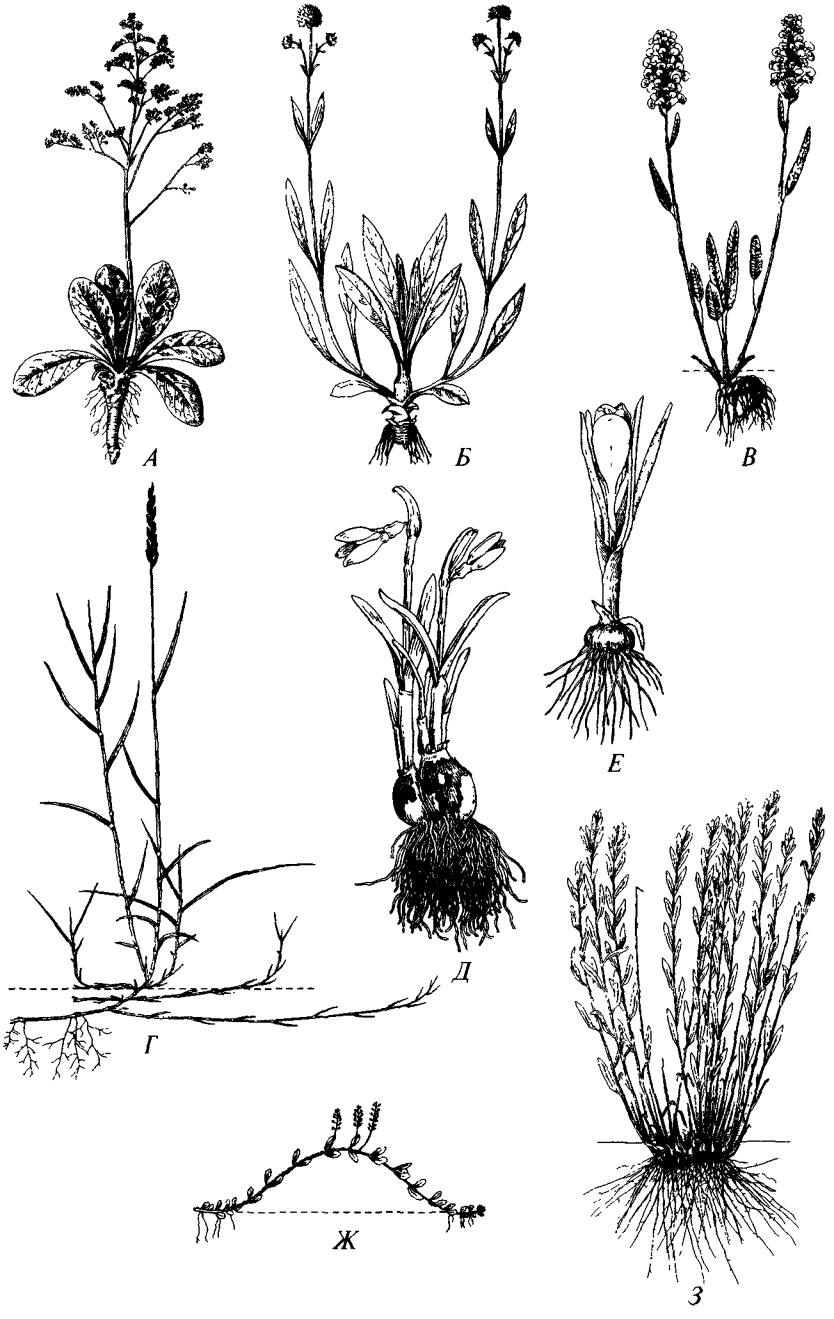



Рис. 245. Многолетние травы
(по И. Г. Серебрякову, 1952, 1964; А. Е. Васильеву и др., 1978):

*А* — каудексный кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*); *Б* — короткокорневищный кистекорневой сивец (*Succisa pratensis*); *В* — короткокорневищный горец птичий (*Polygonum viviparum*); *Г* — длиннокорневищный пырей ползучий (*Elytrigia repens*); *Д* — луковичный подснежник (*Galanthus*); *Е* — клубнелуковичный шафран (*Crocus albiflorus*); *Ж* — наземно-ползучая вероника лекарственная (*Veronica officinalis*); *З* — дерновинная грудница (*Linosyris villosa*)

*Кустарник* (рис. 243) отличается от дерева многоствольностью, причем каждый ствол живет значительно меньше времени жизни растения. Поэтому в онтогенезе кустарника сменяется несколько генераций стволов, развивающихся из специальных почек у основания более старых стволов. Вырастающие из этих почек побеги называют *побегами формирования*, а их ветви — *побегами обрастания*. Многим кустарникам свойственны эпигеогенные или гипогеогенные корневища — *ксилоризо́мы*[1]. Кустарники не менее разнообразны, чем деревья, и могут быть подразделены на несколько типов. Чаще всего различают шпалерные кустарники со стелющимися побегами, типичные кустарники с ортотропными стволами, низкие *кустарнички*, не превышающие 50 см в высоту, и *подушковидные* кустарники (подушки, рис. 244, *Г—Е*).

***Полудревесные растения*** отличаются от древесных тем, что у них верхняя бо́льшая часть побега ежегодно отмирает. Базальная часть побега с почками возобновления, находящимися *над землей*, сохраняется в течение нескольких лет. Среди полудревесных растений различают *полукустарники* и *полукустарнички* (см. рис. 244, *А*, *Б*, *В*) по общей высоте и высоте многолетних частей побегов. Особый вариант полукустарников и полукустарничков представляют *подушковидные* формы.

***Травянистые растения*** бывают однолетние или многолетние. Многолетние побеги имеют подземные или приземные почки возобновления, скрытые в ветоши, опаде или почве. У большинства видов вторичное утолщение надземных побегов незначительно, а перидерма на них не образуется вовсе. *Многолетние* травы (рис. 245) классифицируют главным образом по структуре их подземных органов. *Стержнекорневые* многолетники имеют каудекс, который бывает одноглавым или многоглавым в зависимости от степени ветвления. *Кистекорневые* многолетники во взрослом состоянии лишены главного корня. Их корневая система вторично гомориза, сложенная придаточными корнями на укороченном ортотропном корневище, каждый элементарный побег которого живет всего 2—3 года. Вследствие этого длина живого корневища составляет 1—3 см. *Короткокорневищные* многолетники во взрослом состоянии имеют только придаточные корни. Годовые приросты корневища живут десятки лет, поэтому корневища довольно длинные, хотя и сложены укороченными междоузлиями, длина которых не превышает их диаметра. Корневище плагиотропное, гипогеогенное у одних видов и эпигеогенное — у других. *Длиннокорневищные* многолетники имеют ползучие корневища, обычно гипогеогенные, но у некоторых видов эпигеогенные, и придаточную корневую систему. У многих видов приросты корневища недолговечны и растение быстро партикулирует в клон.

*Дерновинные* многолетники представлены короткокорневищными обильно базитонно разветвленными растениями с мочковатой придаточной корневой системой и многочисленными основаниями отмерших надземных побегов. *Клубнеобразующие* многолетники представлены видами с постоянным гипокотильным клубнем (см. рис. 73, *В*) и видами с ежегодно сменяющимися клубнями или корневыми шишками. Корневая система клубнеобразующих многолетников сложена придаточными корнями. *Луковичные* и *клубнелуковичные* мно-

[1] Кустарники с эпигеогенными ксилоризомами называют *аэроксильными*, с гипогеогенными — *геоксильными*.

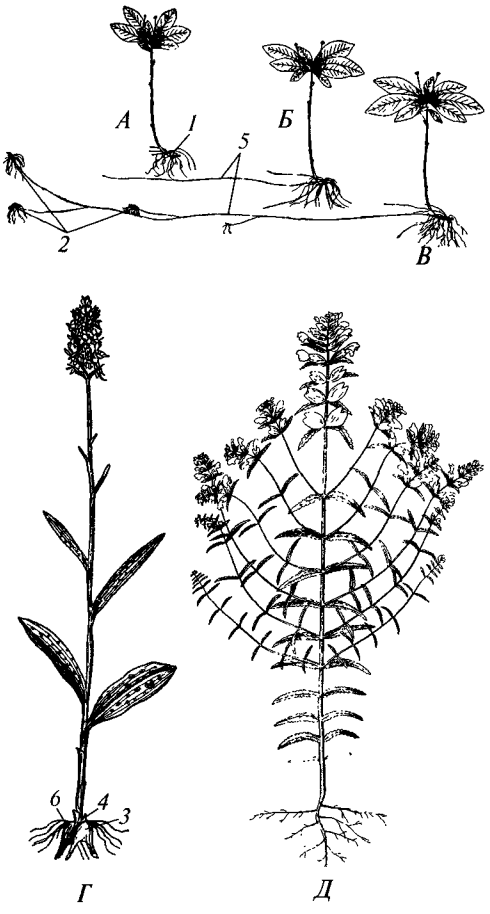



Рис. 246. Вегетативные однолетние (*А—Г*) и однолетние (*Д*) травы (по И. Г. Серебрякову, 1952):

*А — В* — седмичник европейский (*Trientalis europaea*), образующий столоны и однолетние клубни: *А* — выросшее из перезимовавшего клубня растение в начале вегетационного сезона; *Б* — образование столонов и отмирание клубня в середине лета; *В* — образование новых клубней в конце лета; *Г* — образующий ежегодно сменяющиеся корневые шишки ятрышник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*); *Д* — погремок большой (*Rhinanthus major*); *1* — перезимовавший клубень; *2* — новый клубень; *3* — новая корневая шишка; *4* — почка возобновления; *5* — столон; *6* — перезимовавшая корневая шишка

голетники — вторично гоморизные растения соответственно с луковицей или клубнелуковицей. *Наземно-ползучие* многолетники имеют многолетние плагиотропные укореняющиеся побеги и придаточную корневую систему.

*Вегетативные однолетники* — это такие клубнеобразующие, луковичные, клубнелуковичные и *наземно-столонные* растения, у которых приросты побега существуют не более года и быстро разрушаются (рис. 246, *А—Г*). Вследствие этого у них ежегодно происходит полная смена вегетативных органов, и многолетние части тела отсутствуют.

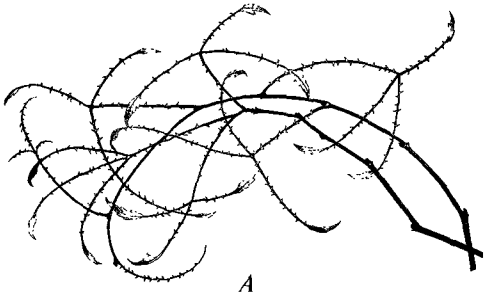
*Однолетние травы* (см. рис. 246, *Д*) не имеют почек возобновления и отмирают после цветения и плодоношения.

***Лианы*** представляют сборную группу деревянистых и травянистых растений, использующих другие растения как опору для вынесения кроны в верхние ярусы растительности. По способу лазания различают целую серию типов лиан (рис. 247).

Рис. 247. Лианы (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903):

*А* — новозеландская малина (*Rubus squarrosus*), лазящая с помощью шипов на черешках и рахисах; *Б* — хмель (*Humulus lupulus*), обвивающийся вокруг опоры и закрепляющийся на ней с помощью якоревидных эмергенцев; *В* — княжик (*Atragene alpina*), цепляющийся за опору усиковидными черешками; *Г* — потос (*Pothos celatocaulis*), лазящий с помощью придаточных корней; *Д* — баугиния (*Bauhinia anguina*), цепляющаяся за опору усиками побегового происхождения (старые стебли лентовидны вследствие аномального вторичного утолщения)

При физиономическом классифицировании жизненных форм в качестве отдельных их типов нередко выделяют суккуленты, паразиты, эпифиты, водные растения и т.д. Всего описано по разным критериям более 80 физиономических жизненных форм.



*А*



*Б*



*В*



*Г*



*Д*

## 4.3.2. Система жизненных форм К. Раункиера

Эта широко применяемая система (рис. 248) основана на единственном критерии — положении и способе защиты почек возобновления во время неблагоприятного периода (холодного или сухого).

У *фанерофитов* почки располагаются высоко над землей, открыто. Они могут быть голыми или защищенными почечными чешуями. По произвольно установленному интервалу высот фанерофиты разделяют на мегафанерофиты (выше

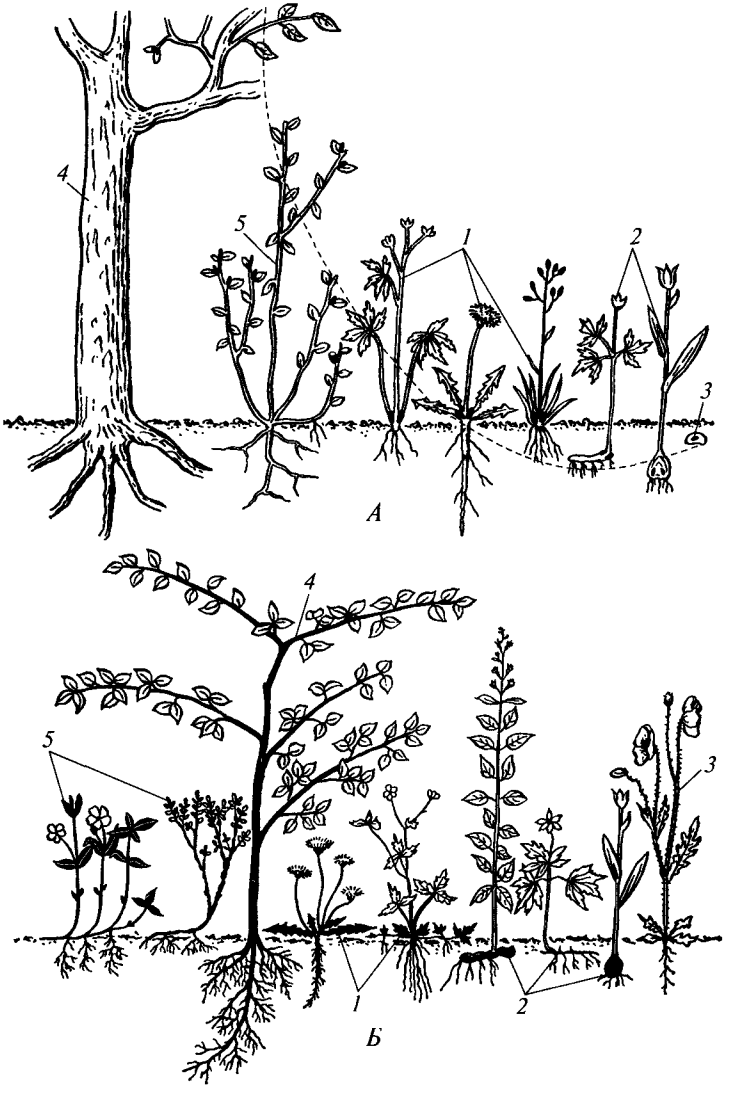



Рис. 248. Система жизненных форм К. Раункиера (1937):

*А* — положение почек возобновления; *Б* — сохраняющиеся многолетние части побеговой системы (выделены черным); *1* — гемикриптофиты; *2* — криптофиты; *3* — терофиты; *4* — фанерофиты; *5* — хамефиты

30 м), мезофанерофиты (8—30 м), микрофанерофиты (2—8 м) и нанофанерофиты (0,3—2 м).

Почки *хамефитов* располагаются приземно, не выше 20—30 см над уровнем почвы и помимо почечных чешуй защищены снежным покровом или ветошью — отмершими и неразложившимися частями растения.

*Гемикриптофиты* имеют почки возобновления на уровне почвы или чуть выше, где они дополнительно укрыты в почвенной подстилке. Различают протогемикриптофиты с удлиненными или полурозеточными надземными побегами, отмирающими в конце вегетационного сезона до уровня почвы, и розеточные гемикриптофиты, укороченные побеги которых сохраняются целиком, поскольку их терминальная почка располагается на уровне почвы.

Почки возобновления *криптофитов* переживают неблагоприятный сезон в глубине субстрата. Если субстрат — почва, то растение относят к геофитам, а если вода, — то к гидрофитам.

*Терофиты* не имеют почек возобновления и полностью отмирают в конце вегетационного сезона. Они переживают неблагоприятный период в виде покоящихся семян.

Жизненные формы, выделенные Раункиером, не отражают очень многих особенностей габитуса растений. Поэтому были попытки подразделить их по признакам листопадности/вечнозеленности, наличию/отсутствию почечных чешуй и др. Однако варианты уточненной таким образом системы жизненных форм в обиход науки не вошли.

## 4.4. ВОЗРАСТНЫЕ СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЯ

В течение онтогенеза габитус растения постепенно изменяется, иногда весьма значительно. Это позволяет по габитуальным особенностям провести периодизацию онтогенеза и различить следующие возрастные состояния, которые отражают закономерные изменения морфолого-функциональной организации растения и не тождественны его календарному возрасту.

В ***латентный период*** растение пребывает в состоянии покоящегося семени, споры или специализированного вегетативного зачатка. ***Прегенеративный период*** охватывает время от прорастания до первого формирования генеративных органов. В течение этого периода габитус растения изменяется наиболее глубоко. Поэтому в нем выделяют несколько стадий. *Стадия проростка* продолжается от прорастания семени до образования апексом главного побега эпикотиля и первого листа. Проросток состоит из семядолей, гипокотиля и главного корня. На *ювенильной стадии* у растения уже нет семядолей, на главном корне появляются боковые корни, вырастает главных побег, но ветвления еще нет, а листья на нем отличаются от листьев взрослых растений размерами, иногда также формой и расположением на побеге. Иногда стадии проростка и ювенильного растения рассматривают как одну стадию прегенеративного периода. На *стадии имматурного* растения формируется система побегов, у некоторых видов меняется тип нарастания, но сохраняются отдельные признаки ювенильного организма в строении листьев и корневой системы. *Стадия виргинильного* растения продолжается с момента приобретения ве-

тетативными органами признаков, присущих взрослому растению, до первого появления генеративных органов.

***Генеративный период*** охватывает все время жизни растения, в течение которого на нем образуются генеративные органы. У монокарпиков генеративные органы развиваются однократно, и генеративный период продолжается менее одного сезона, в конце которого растение отмирает, оставив потомство в латентном периоде развития. Поликарпики образуют репродуктивные органы многократно, периодически. За это время они несколько изменяются габитуально, вследствие чего выделяют стадии молодых, средневозрастных и старых генеративных растений. В онтогенезе поликарпиков за генеративным периодом следует ***сенильный период***, продолжающийся от момента утраты способности производить репродуктивные органы до полного отмирания растения. В этом периоде резко усиливаются некротические процессы, в габитусе проявляются ювенильные черты, растения многих видов в результате некрозов распадаются на несколько недолговечных дочерних организмов (сенильная партикуляция — см. раздел 4.7.1). По интенсивности деструктивных процессов различают стадии субсенильных и сенильных растений.

## 4.5. АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Древесные растения очень разнообразны габитуально. Однако системы жизненных форм, даже подробные, не позволяют точно описать их структуру и различия. Они достаточно удобны для характеристики растений сезонного климата, но совершенно недостаточны для описания деревьев экваториального и тропического бессезонного климата, где сосредоточено огромное разнообразие деревьев. Изучение структуры побеговых систем у разных видов деревьев позволило выделить 24 варианта конструкции тропических деревьев (рис. 249—254), названных именами известных ботаников-морфологов.

***Модель Аттимса*** **(Attims):** одноствольный поликарпик с моноподиально постоянно (не ритмически) нарастающими стволом и ортотропными ветвями кроны, с пазушными соцветиями в ветвях кроны.

***Модель Обревилля*** **(Aubréville):** одноствольный поликарпик с моноподиально ритмично нарастающим стволом и симподиально нарастающими ветвями кроны, в результате регулярного перевершинивания занимающими горизонтальное положение; соцветия пазушные на дистальном ортотропном конце элементарных побегов.

***Модель Чемберлена*** **(Chamberlain):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающим в ходе акротонного ветвления стволом, несущим розетку листьев и терминальное соцветие.

***Модель Шампаньи*** **(Champagnat):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающим в ходе мезотонного ветвления стволом; каждый побег симподия растет ортотропно, а затем дугообразно отклоняется под собственной массой в сторону; отогнутая дистальная часть его становится ветвью кроны.

***Модель Кука*** **(Cook):** одноствольный поликарпик с непрерывно моноподиально нарастающим стволом и ветвями кроны, несущими пазушные или тер-

минальные соцветия; по мере образования новых ветвей нижние ветви кроны опадают целиком подобно листьям.

***Модель Ко́рнера* (Corner):** одноствольный поликарпик с непрерывно или ритмично моноподиально нарастающим стволом, несущим розетку крупных листьев и пазушные соцветия.

***Модель Фа́герлинда* (Fagerlind):** одноствольный поликарпик с ритмично моноподиально нарастающим стволом и симподиально нарастающими ветвями кроны, которые несут терминальные соцветия и в результате регулярного перевершинивания принимают горизонтальное положение.

***Модель Хо́лтума* (Holtum):** одноствольный монокарпик с моноподиально нарастающим стволом, несущим розетку крупных листьев и терминальное соцветие; ветвление бывает только в области соцветия.

***Модель Кори́ба* (Koriba):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающим в ходе ложнодихотомического ветвления стволом и ветвями; один из двух сестринских побегов со временем развивается мощнее другого, принимает направление роста материнского побега и смещает другой побег вбок; соцветия терминальные на боковых ветвях.

***Модель Лёйвенберга* (Leewenberg):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающими в ходе ложнодихотомического ветвления ветвями, каждая из которых заканчивается соцветием. Сестринские побеги развиты примерно одинаково и ориентированы под примерно одинаковыми углами.

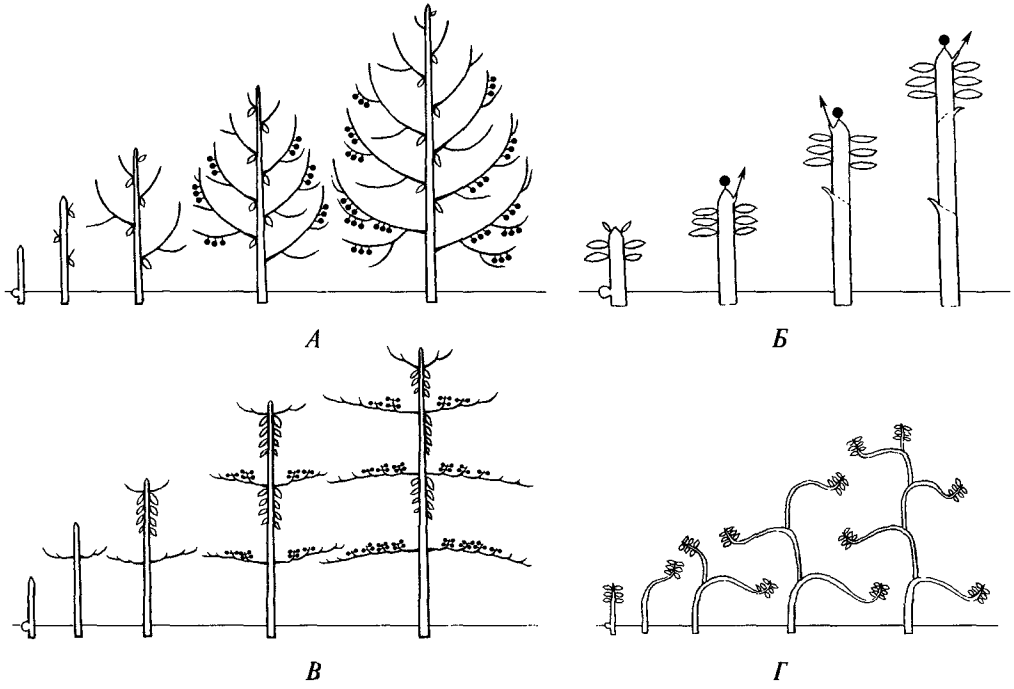



Рис. 249. Архитектурные модели растений
(по Э. Алле, Р. А. А. Альдеману, П. Б. Томлинсону, 1978):
*А* — Аттимса (Attims); *Б* – Чемберлена (Chamberlain); *В* — Обревилля (Aubréville); *Г* — Шампаньи (Champagnat)

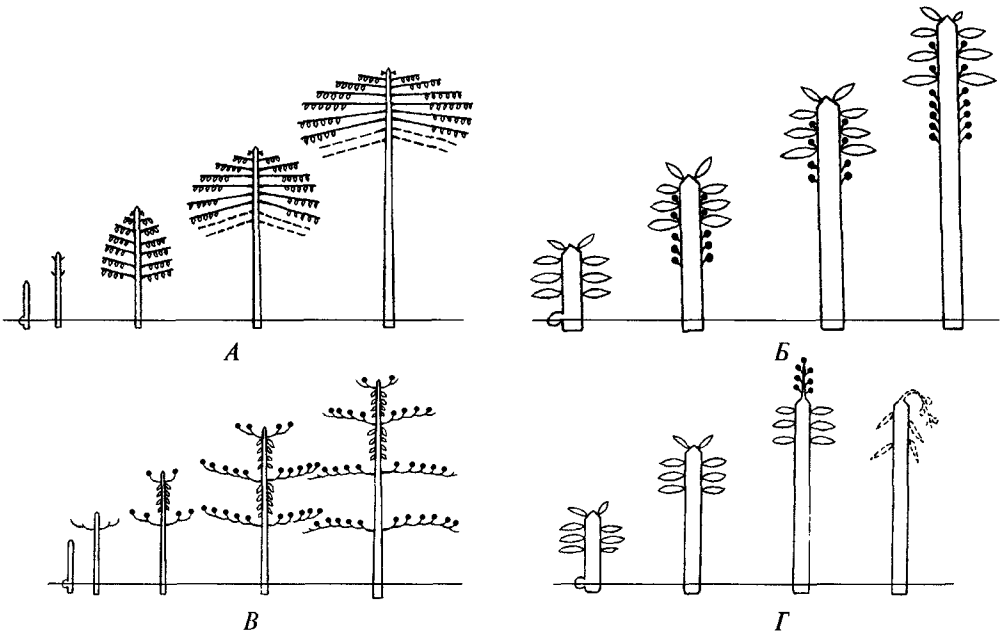



Рис. 250. Архитектурные модели растений
(по Э. Алле, Р. А. А. Альдеману, П. Б. Томлинсону, 1978):
*А* — Кука (Cook); *Б* — Корнера (Corner); *В* — Фагерлинда (Fagerlind); *Г* — Холтума (Holtum)

***Модель Мажено́*** **(Mangenot):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающим стволом; каждый побег симподия изменяет направление роста с ортотропного на плагиотропное, продолжаясь в виде ветви кроны. В месте перегиба образуется *побег замещения*, продолжающий нарастание ствола.

***Модель Массáра*** **(Massart):** одноствольный монокарпик с моноподиально ритмично нарастающим стволом, несущим ярусами расположенные моноподиально нарастающие ветви кроны; репродуктивные органы пазушные.

***Модель Мак-Клю́ра*** **(McClure):** монокарпик или поликарпик, образующий куртину в результате базитонного ветвления скелетных побегов. Каждый побег растет вначале плагиотропно в почве, а затем — ортотропно, становясь моноподиально нарастающим стволом с боковыми вегетативными и брактеозными генеративными ветвями.

***Модель Нозера́на*** **(Nozeran):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающим стволом и терминальными соцветиями. Ветвление акротонное, в результате которого образуются пролептические и силлептические побеги. Силлептические побеги развиваются из верхних почек и вырастают в горизонтальные ветви кроны. Пролептический побег развивается из нижерасположенной почки, растет ортотропно и формирует очередную часть симподия ствола.

***Модель Пети́*** **(Petit):** одноствольный поликарпик с непрерывно моноподиально нарастающим стволом и симподиально нарастающими плагиотропными ветвями; соцветия терминальные на боковых ветвях.

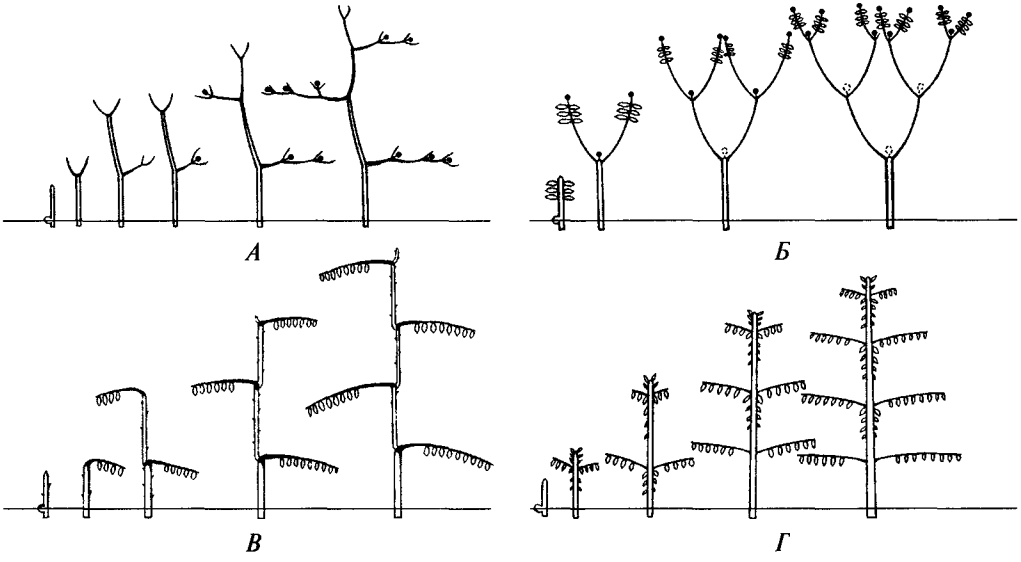



Рис. 251. Архитектурные модели растений
(по Э. Алле, Р. А. А. Альдеману, П. Б. Томлинсону, 1978):
*А* — Кориба (Koriba); *Б* — Лёйвенберга (Leewenberg); *В* — Манжено (Mangenot); *Г* — Массара (Massart)

***Модель Превó*** **(Prevost):** одноствольный поликарпик с симподиально нарастающим в ходе акротонного пролептического ветвления стволом, несущим плагиотропные акротонно и силлептически возникающие ветви, нарастающие симподиально; соцветия терминальные на ветвях.

***Модель Рáу*** **(Rauh):** одноствольный поликарпик с ритмично моноподиально нарастающим стволом, несущим располагающиеся ярусами моноподиально нарастающие восходящие ветви кроны с пазушными соцветиями.

***Модель Ру*** **(Roux):** одноствольный поликарпик с непрерывно моноподиально нарастающим стволом и плагиотропными моноподиально нарастающими ветвями кроны.

***Модель Скарро́не*** **(Scarrone):** одноствольный поликарпик с ритмично моноподиально нарастающим стволом и располагающимися ярусами восходящими ветвями кроны, ветвящимися ложнодихотомически; соцветия терминальные на ветвях кроны.

***Модель Шу́та*** **(Schoute):** многоствольный или куртинообразующий поликарпик с дихотомически ветвящимися побегами и пазушными соцветиями.

***Модель Сто́уна*** **(Stone):** одноствольный поликарпик с непрерывно моноподиально нарастающим стволом и ложнодихотомически ветвящимися ветвями кроны, несущими терминальные соцветия.

***Модель То́млинсона*** **(Tomlinson):** многоствольный или куртинообразующий поликарпик, побеги которого ветвятся базитонно в почве или на уровне по-

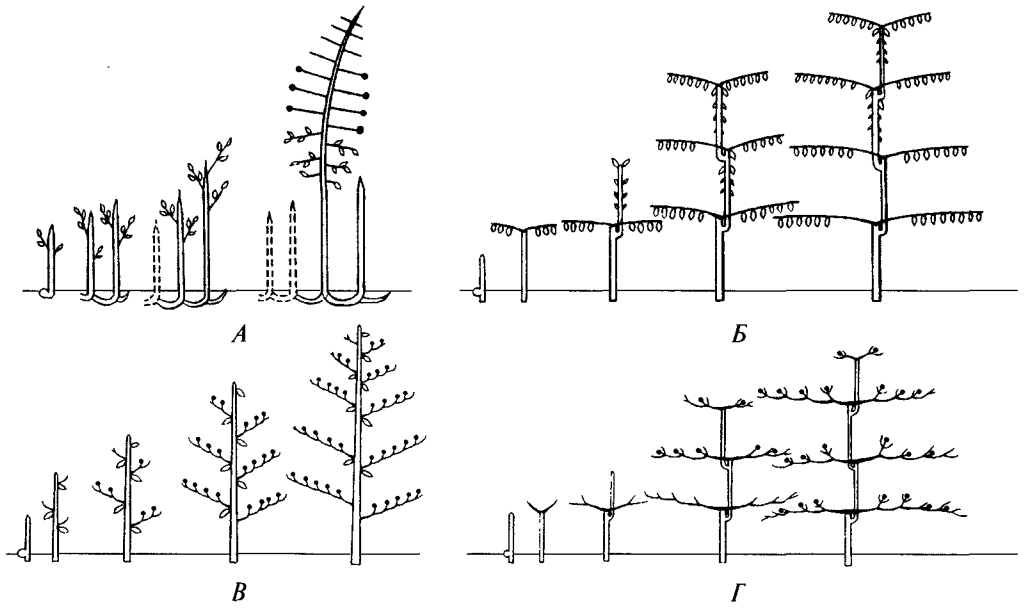



Рис. 252. Архитектурные модели растений
(по Э. Алле, Р. А. А. Альдеману, П. Б. Томлинсону, 1978):
*А* — Мак-Клюра (McClure); *Б* — Нозерана (Nozeran); *В* — Пети (Petit); *Г* — Прево (Prévost)

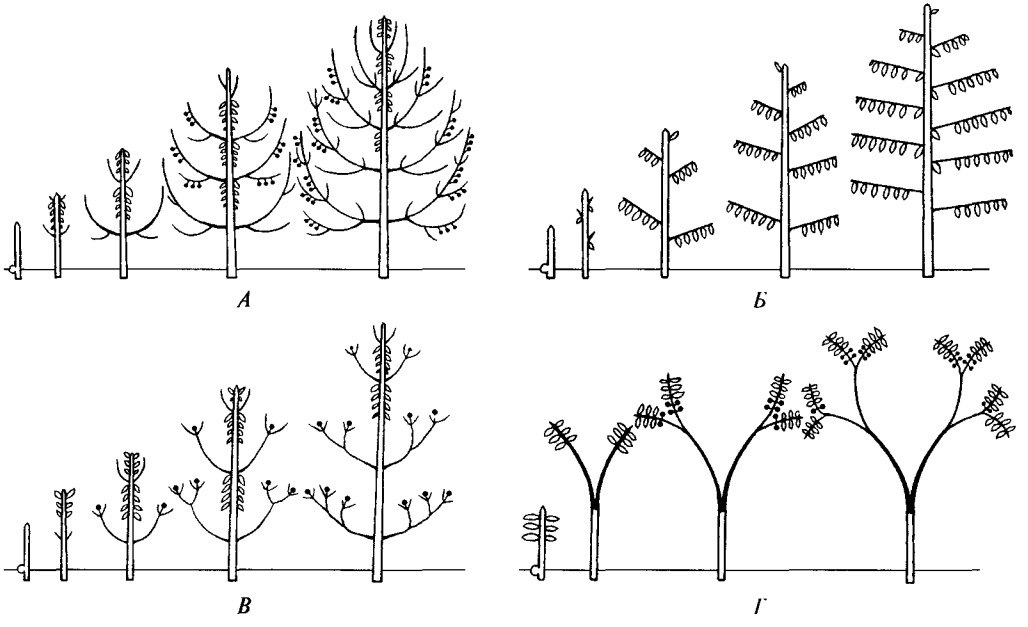



Рис. 253. Архитектурные модели растений
(по Э. Алле, Р. А. А. Альдеману, П. Б. Томлинсону, 1978):
*А* - Рау (Rauh); *Б* - Ру (Roux); *В* — Скарроне (Scarrone); *Г* — Шута (Schoute)

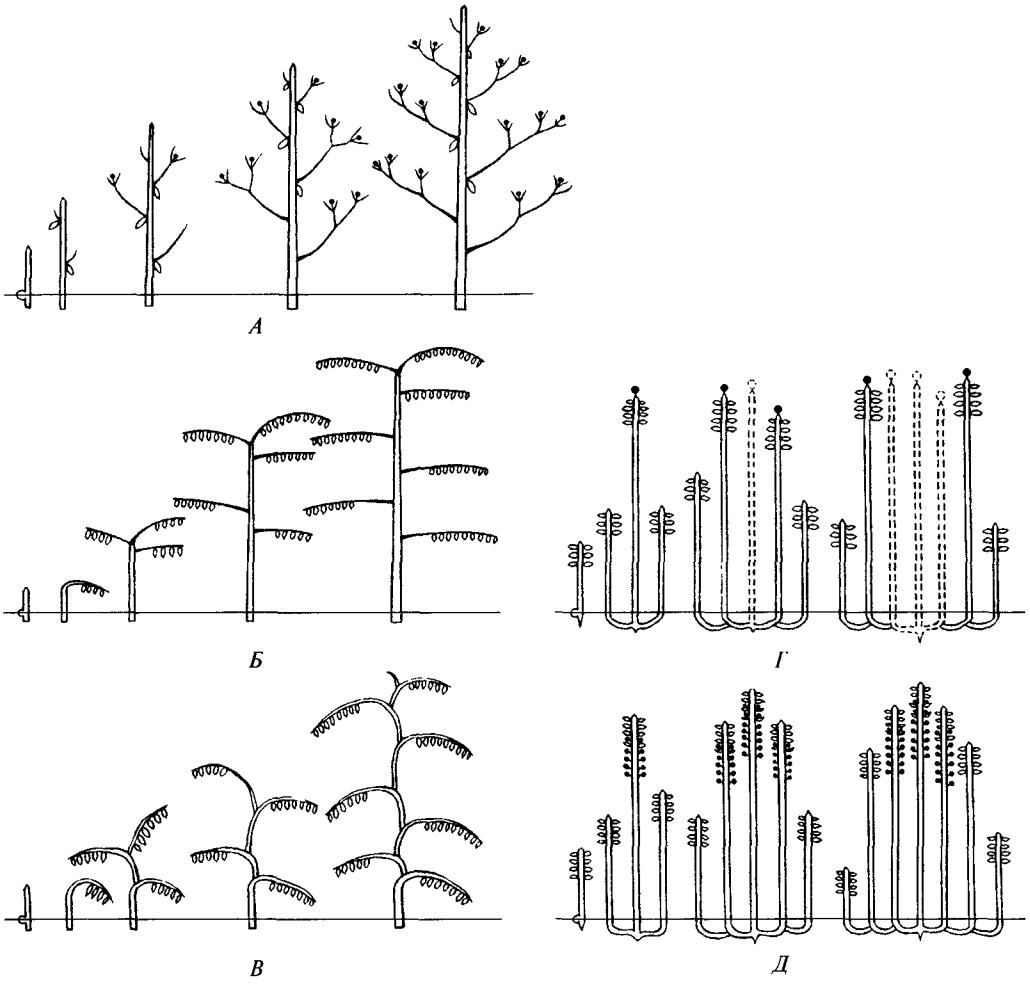



Рис. 254. Архитектурные модели растений
(по Э. Алле, Р. А. А. Альдеману, П. Б. Томлинсону, 1978):

*А* — Стоуна (Stone); *Б* — Тролля (Troll) с моноподиальным нарастанием ствола; *В* — Тролля (Troll) с симподиальным нарастанием ствола; *Г* — Томлинсона (Tomlinson) с детерминированным ростом; *Д* — Томлинсона (Tomlinson) с недетерминированным ростом

чвы. Дочерний побег после периода плагиотропного роста становится ортотропным стволом с розеткой крупных листьев на верхушке и терминальным или пазушными соцветиями.

***Модель Тролля* (Troll):** одноствольный поликарпик с моноподиально или симподиально нарастающим стволом и горизонтальными ветвями кроны. Для этой модели характерен плагиотропный рост всех побегов. Те, которые становятся частью ствола, постепенно выпрямляются в нижней, старой части.

Выделенные архитектурные модели неравноценны. Одни из них высоко специфичны, другие производят впечатление мало различающихся вариантов единой модели (например, модели Attims, Roux и Rauh, Koriba и Leewenberg).

# 4.6. МОДЕЛИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ ТРАВ

Для точного описания структуры побеговых систем трав используют в сущности тот же подход, что и для описания структуры деревьев, но большее внимание уделяют направлению роста побегов и длине междоузлий. Поэтому вместо термина «архитектурная модель» используют термин «модель побегообразования». Все разнообразие побеговых систем трав сезонного климата можно свести к четырем типам (рис. 255).

***Моноподиальная розеточная*** модель свойственна травам с диморфными побегами — розеточным моноподиально нарастающим многолетним скелетным и односезонными боковыми удлиненными побегами, которые бывают олиственными или безлистными цветоносами и несут терминальные цветки или соцветия. Эта модель соответствует архитектурной модели Corner, от которой отличается отмиранием и разрушением базального конца скелетного побега, втягиваемого в почву корнями.

***Моноподиальная длиннопобеговая*** модель характеризуется моноподиально нарастающими плагиотропными побегами, стелющимися по субстрату и укореняющимися в узлах. Они несут пазушные цветки или соцветия. Близка к таким архитектурным моделям, как модели Attims, Massart, Rauh, Roux, от которых отличается плагиотропным ростом всех побегов, развитием цветков или соцветий не только на боковых, но и на главном побеге и способностью партикулировать вследствие отмирания базальных частей побеговой системы.

***Симподиальная полурозеточная*** модель соответствует такой побеговой системе, которая сложена из симподиально нарастающих полурозеточных побегов, дистальные ортотропные части которых, завершающиеся терминальным цветком или соцветием, односезонные и отмирают до розеточных базальных или восходящих участков. Последние сохраняются в побеговой системе в течение нескольких лет в виде *рези́дов*. Эта модель близка к архитектурной модели McClure, отличаясь от нее всегда укороченными междоузлиями плагиотропной базальной части побега, сохраняющейся после отмирания удлиненной дистальной части, и односезонностью удлиненной дистальной части без вегетативных боковых побегов.

***Симподиальная длиннопобеговая*** модель формируется удлиненными симподиально нарастающими побегами с односезонным ортотропным дистальным участком и сохраняющимся несколько лет в виде резида плагиотропным уча-

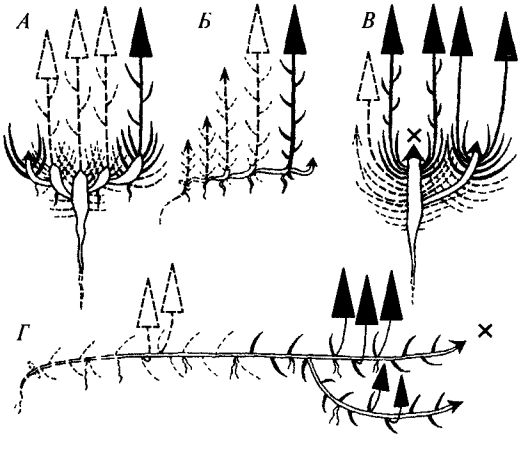



Рис. 255. Модели побегообразования трав (по Т. И. Серебряковой, 1981):
*А* — полурозеточная симподиальная; *Б* — длиннопобеговая симподиальная; *В* — розеточная моноподиальная; *Г* — длиннопобеговая моноподиальная

стком. От архитектурной модели McClure отличается только односезонностью дистальной части побега без боковых вегетативных веточек и базальной плагиотропной частью более долговечной, чем ортотропная дистальная часть.

Однолетние травы обычно имеют моноподиально нарастающий полурозеточный или удлиненный главный побег, ветвящийся акротонно или мезотонно. Однолетним злакам и некоторым другим растениям свойственно базитонное ветвление главного побега, и их побеговая система устроена в сущности так же, как у многолетних трав с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования.

## 4.7. РАЗМНОЖЕНИЕ И ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Размножение, т.е. *увеличение числа организмов*, — неотъемлемое свойство любого вида живых существ. У растений вследствие их слабой централизованности оно может происходить вследствие естественного или травматического разделения тела или благодаря образованию на нем специально отделяемых структур разной природы — *диáспор*.

### 4.7.1. Вегетативное размножение

Под вегетативным размножением понимают разнообразные процессы увеличения числа организмов, не связанные ни с половым процессом, ни с мейотическим делением клеток. В силу этого в ходе вегетативного размножения генетическая рекомбинация отсутствует, и потомки генетически подобны родительскому организму[1]. Их совокупность называют *клоном*.

**Партикуляция.** Партикуляция происходит в результате того, что в разных участках тела растения формируются полные наборы вегетативных органов, и эти участки впоследствии разъединяются из-за постепенного отмирания и разрушения соединяющих их частей тела. Партикуляция свойственна почти всем видам с плагиотропными талломами или побегами, стелющимися по субстрату. Образующиеся на них ветви развивают соответственно ризоиды или придаточные корни, а базальный конец тела постепенно отмирает. Когда некроз достигает места разветвления, возникают самостоятельные дочерние организмы (рис. 256).

Многие растения с ортотропными побегами также могут партикулировать, но это не всегда приводит к их вегетативному размножению. Так, у старых каудексных растений, кустарников и некоторых деревьев базитонные побеги с собственными корнями обособляются после отмирания и разрушения ствола и центральной части корневой системы. Однако образующиеся дочерние особи, как правило, слабо развиты, недолговечны и отмирают, не образовав репродуктивных органов и не оставив потомства. Такую партикуляцию пра-

[1] Иногда потомки могут отличаться генетически от предка и друг от друга вследствие соматического мутагенеза в меристемных клетках.

вильнее рассматривать не как вегетативное размножение, а как результат резкого усиления деструктивных процессов в конце жизни растения. Это *сенильная партикуляция*, отражающая дезинтеграцию отмирающего организма. Нередко только ее и обозначают понятием «партикуляция», а для всех остальных случаев фрагментации тела организма с последующим превращением фрагментов в самостоятельные особи используют понятие «*сармептация*».

Растения с ортотропными побегами размножаются партикуляцией благодаря либо полеганию обычных побегов, либо образованию специализированных плагиотропных побегов или их базальных участков. В первом случае, типичном для ряда кустарников, полегающие нижние ветви укореняются с образованием *отводка* (рис. 257), который впоследствии отделяется от материнского растения в результате сгнивания основания ветви. Базитонные побеги многих многолетних трав и развивающиеся из спящих почек базитонные побеги некоторых кустарников и деревьев вначале растут плагиотропно и лишь позднее меняют направление роста на ортотропное. В месте изгиба побег обра-



Рис. 256. Партикуляция длиннокорневищной осоки мохнатой (*Carex hirta*) (по М. М. Старостенковой и др., 1990, с изменениями).

Отмирание старых участков тела приводит к обособлению ветвей в качестве рамет

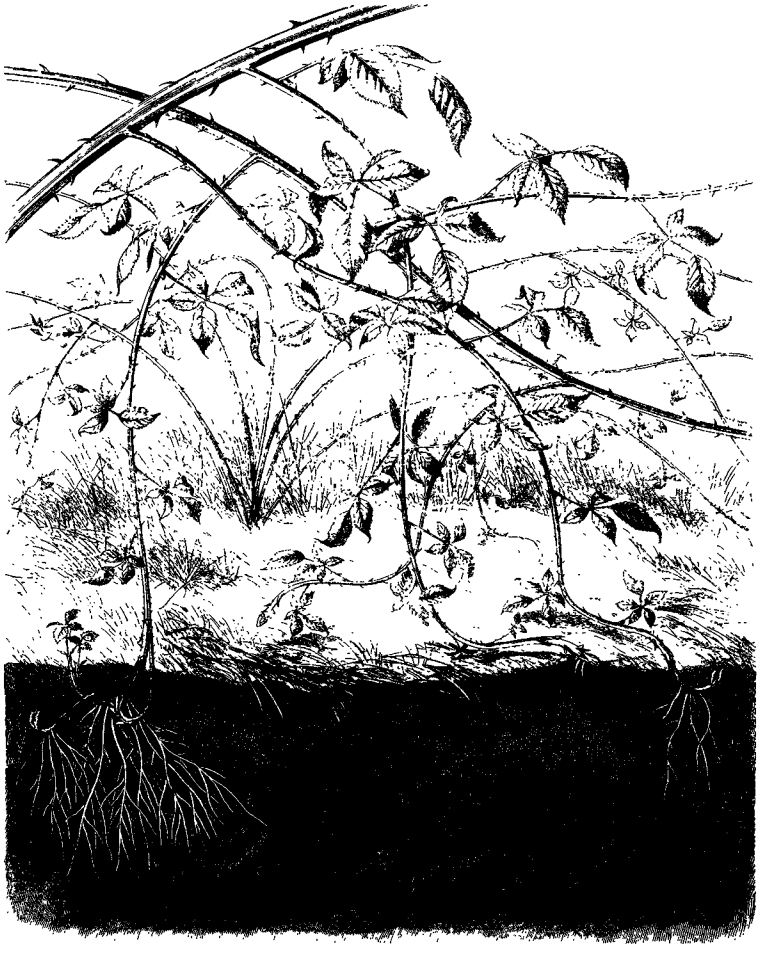


Рис. 257. Образование отводков в результате полегания и укоренения побегов ежевики (*Rubus caesius*) (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903)

зует придаточные корни, что позволяет ему в дальнейшем, после разрушения плагиотропной базальной части, существовать самостоятельно.

Последовательные процессы ветвления, укоренения ветвей и акропетального отмирания базальных участков корневищ обеспечивают вегетативное размножение корневищных растений. Ползучие корневища длиннокорневищных видов можно считать специализированными органами вегетативного размножения. Специализированный надземный побег вегетативного размножения — *плеть*, несущая листья того же типа, что и ортотропные фотоассимилирующие побеги, и *ус*, на котором листья мелкие или редуцированные до влагалищ (рис. 258). Если плетью или усом становится весь побег, то на нем развиваются пазушные ортотропные побеги и — на тех же узлах — узловые придаточные корни. Если в плеть или ус превращается только базальная часть побега, то боковые побеги на нем, как правило, не образуются, а ортотропной становится его дистальная часть, нередко розеточная. Придаточные корни в

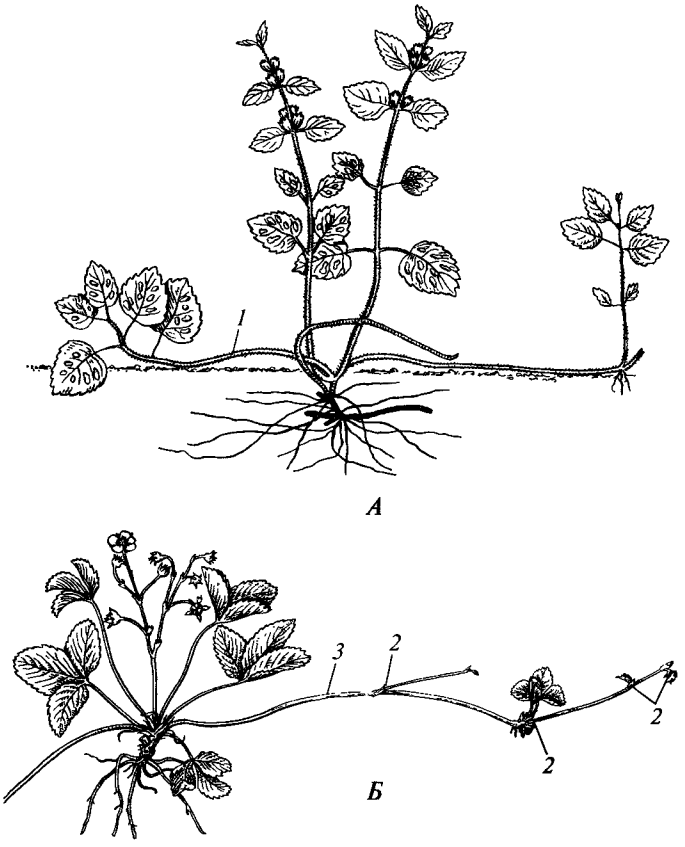



Рис. 258. Вегетативное размножение специализированными побегами (по А. Е. Васильеву и др., 1978, с изменениями):

*А* — плети у зеленчука (*Galeobdolon luteum*); *Б* — усы у земляники (*Fragaria vesca*); *1* — плеть; *2* — профилл; *3* — ус

этом случае развиваются только на узлах ортотропной дистальной части. Плети и усы односезонные, их разрушение приводит к фрагментации исходного организма на самостоятельные особи.

Вегетативное размножение *корневыми отпрысками* происходит в тех случаях, когда на корнях образуются придаточные побеги (рис. 259). Они могут использовать систему материнского корня или развивают собственную корневую систему. Корневой отпрыск становится самостоятельным растением после отмирания участка корня, соединявшего его с материнским растением.

У одноклеточных водорослей партикуляция осуществляется путем цитокинеза.

**Вегетативная диаспори́я.** Вегетативная диаспория наблюдается в тех случаях, когда полный набор вегетативных органов образуется у фрагмента тела растения после его отделения от материнского организма. Отделяемый фрагмент обладает пассивной подвижностью. Таким фрагментом у некоторых видов служат легко обламывающиеся обычные побеги или их части, регенериру-




Рис. 259. Корневые отпрыски щавелька (*Rumex acetosella*, *А*) и подъельника (*Monotropa hypopitis*, *Б*) (по И. Г. Серебрякову, 1952, 1964):

*1* — адвентивные побеги; *2* — корни

ющие корневую систему. Вегетативными диаспорами являются луковицы и клубнелуковицы. У одних видов они образуются в материнских луковицах или клубнелуковицах, из которых часто выносятся на более или менее длинных столонах. У других видов они возникают из пазушных почек надземного ассимилирующего побега. Вегетативное размножение столонами, оканчивающимися клубнем, или верхушкой побега, представленной крупной терминальной почкой — *турио́ном* (рис. 260), также следует относить к вегетативной диаспории, поскольку и клубень, и турион к моменту отделения от материнского растения еще не имеют корней.




Рис. 260. Турионы (*1*) у рдеста курчавого (*Potamogeton crispus*) (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1902)

Для многих мохообразных характерно вегетативное размножение с помощью особых *выводковых тел*. Они образуются в строго определенных местах тела растения и в большинстве случаев состоят из небольшого числа однотипных клеток (рис. 261). Некоторым водорослям присуща вегетативная диаспория в форме образования *митоспор*.

Весьма своеобразный способ вегетативного размножения представляет *ложная вивипари́я*, при которой на вегетативных органах, чаще всего на листьях, возникают очаги меристематической активности ткани. Из них формируются *эмбрио́иды* — молодые растения, очень сходные с растениями, развивающимися из зиготы. Эмбриоид прорастает на материнском растении (рис. 262) в маленькое новое растение с полным набором вегетативных органов, после

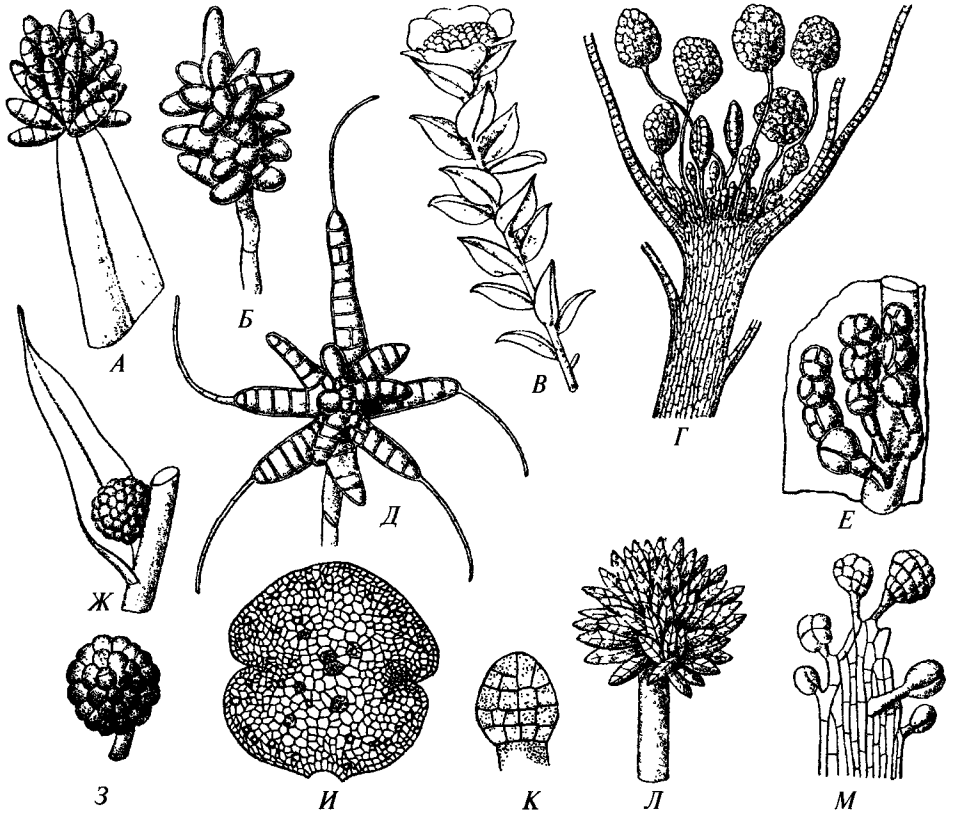



Рис. 261. Выводковые тела у печеночников и мхов (по С. И. Ростовцеву, 1913):

*А* — на листе у улоты (*Ulota phyllanta*); *Б*, *Д* — на вторичной протонеме у трихостомума (*Trichostomum warnstorfii*); *В*, *Г* — на верхушке побега у тетрафиса прозрачного (*Tetraphis pellucida*), внешний вид (*В*) и продольный разрез (*Г*); *Е* — на листе тортулы (*Tortula papilosa*); *Ж*, *З* — на листе бриума красноплодного (*Bryum erythrocarpum*); *И*, *К* — у маршанции многообразной (*Marchantia polymorpha*), формирующееся (*К*) и отделившееся от материнского растения (*И*); *Л* — на столоне у авлакомниума обоеполого (*Aulacomnium androgynum*); *М* — на листе гриммии Гартмана (*Grimmia hartmanii*)

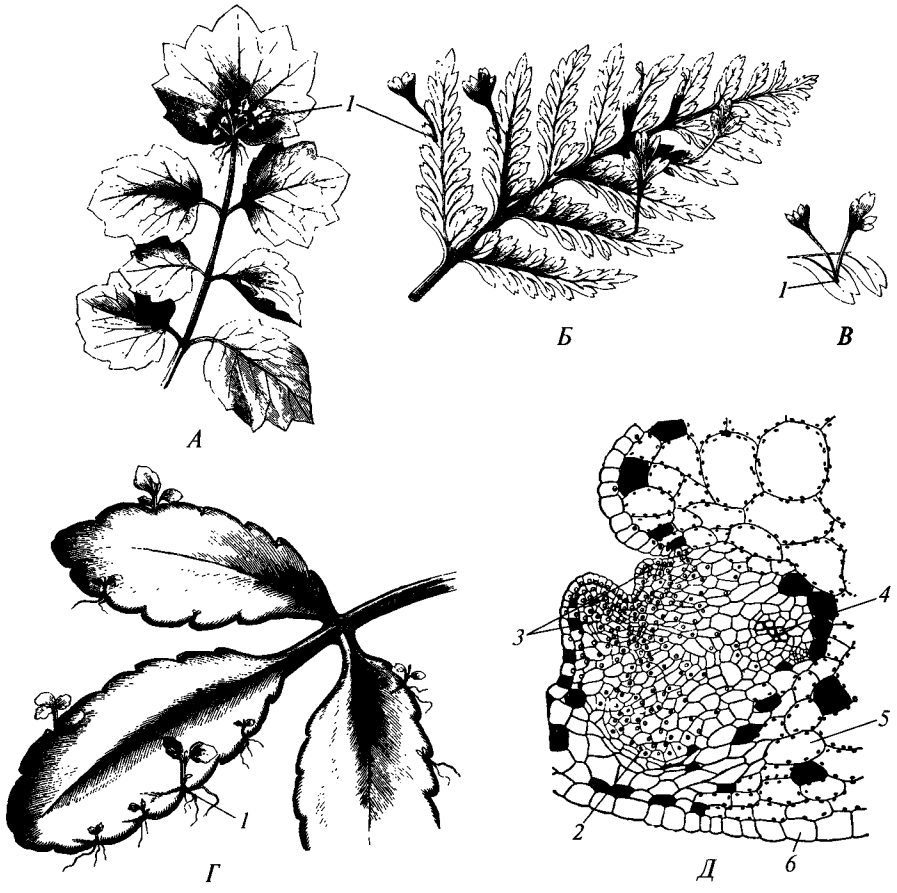



Рис. 262. Адвентивные почки на листьях
(по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903; Э. Синнотту, 1963)

*А* — у сердечника лугового (*Cardamine pratensis*); *Б*, *В* — у костенца луковиценосного (*Asplenium bulbiferum*) (*В* — деталь); *Г* — у каланхоэ чашечного (*Kalanchoë calycinum*); *Д* — поперечный срез края пластинки листа каланхоэ (*Kalanchoë* sp.) в области заложения адвентивной почки; *1* — адвентивный побег; *2* — зачаток корня; *3* — зачатки листьев; *4* — проводящий пучок; *5* — хлоренхима; *6* — эпидерма

чего оно опадает и переходит к самостоятельной жизни. По развитию всех вегетативных органов до отделения формирующейся особи от материнского организма этот способ вегетативного размножения соответствует партикуляции (сарментации). Однако он кардинально отличается от партикуляции стадией эмбриоида. Кроме того, отделяемые новые растения обладают пассивной подвижностью, что свойственно вегетативным диаспорам. Поэтому ложную вивипарию трудно безоговорочно отнести к тому или иному типу вегетативного размножения.

**Искусственное вегетативное размножение.** Способность фрагментов растительного тела регенерировать недостающие части позволяет *размножать* растения, *искусственно* разделяя их на части. Многие кустарники и травы можно размножить «*делением кустов*», т.е. разделяя их на фрагменты, обладающие

полным набором вегетативных органов. При *черенковании* от растения отделяют фрагменты, имеющие только часть вегетативных органов (рис. 263). В большинстве случаев черенок представляет целый побег или его часть, имеющую не менее одной почки. Побеговые черенки развивают придаточные корни всегда на своем базальном конце, в чем проявляется свойство *полярности* орга-

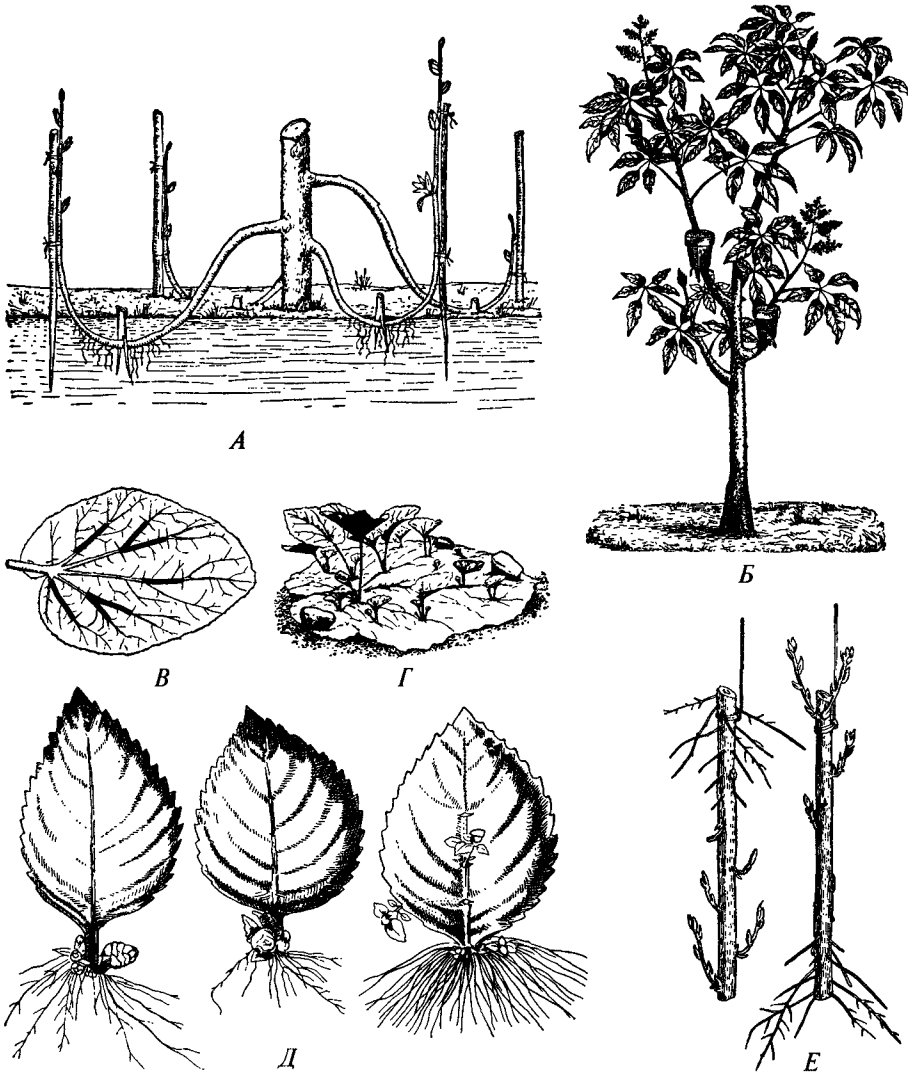



Рис. 263. Искусственное вегетативное размножение растений (по Л. И. Курсанову и М. И. Голенкину, 1937; Э. Синноту, 1963):

*А* — отводками, пригнутыми к земле; *Б* — отводками, пропущенными сквозь горшки с землей; *В*, *Г* — листовыми черенками, положенными на влажный песок, у которых предварительно были перерезаны крупные жилки (адвентивные почки закладываются в местах разрезов); *Д* — листовыми черенками, укорененными черешком; *Е* — побеговыми черенками, укорененными в воде в нормальном (справа) и перевернутом (слева) положении (адвентивные корни в обоих случаях развиваются на базальном конце черенка)

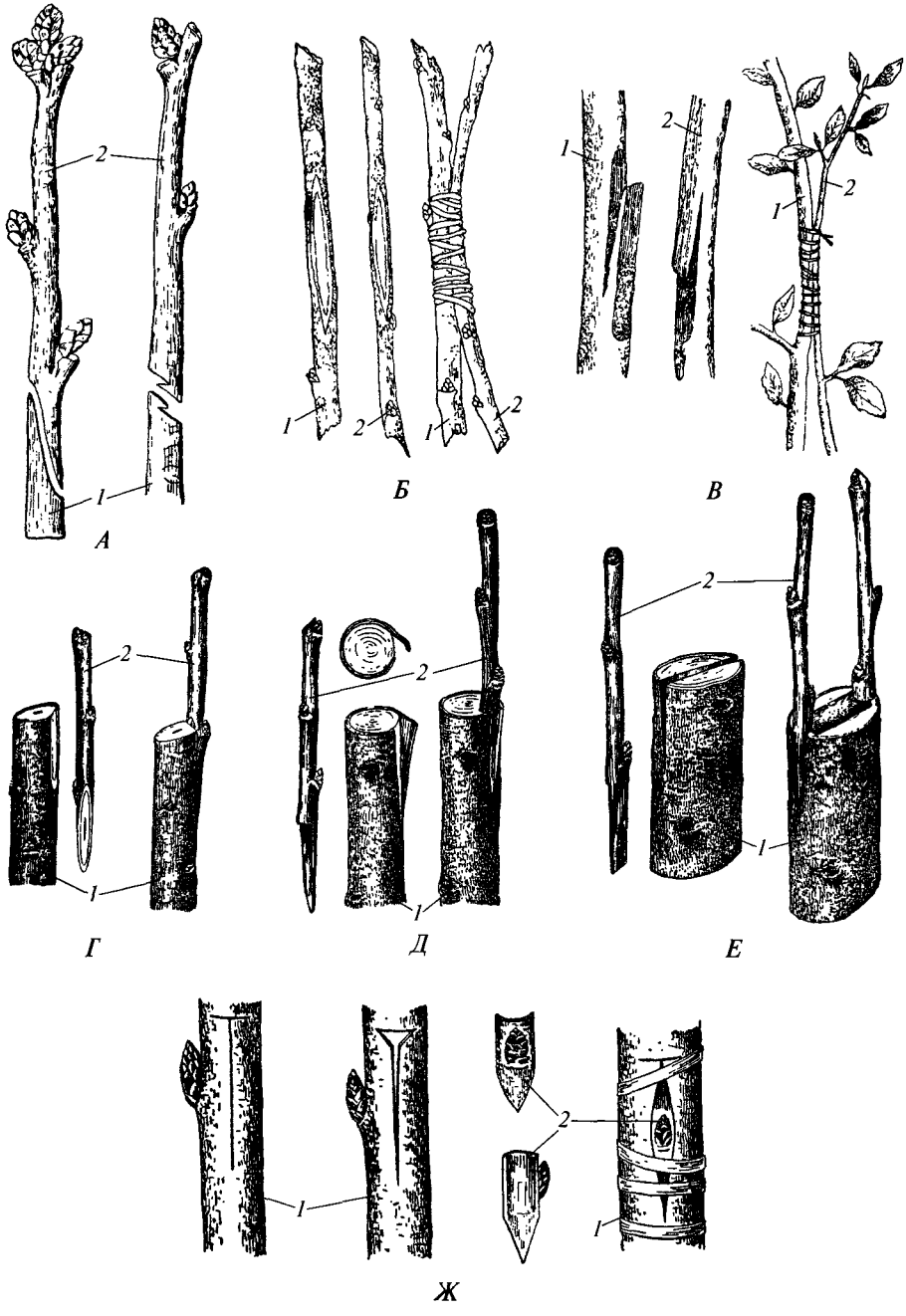



Рис. 264. Размножение прививками (по Л. И. Курсанову и М. И. Голенкину, 1937; П. М. Жуковскому, 1949; П. А. Генкелю и Л. В. Кудряшову, 1950):

*А* — копулировка на подвой той же толщины, что и привой; *Б* — прививка сближением вприкладку; *В* — прививка сближением «язычком»; *Г* — прививка черенком вприкладку; *Д* — прививка черенком за кору; *Е* — прививка черенком в расщеп; *Ж* — окулировка пазушной почкой с кусочком стебля в Т-образный разрез за кору; *1* — подвой; *2* — привой

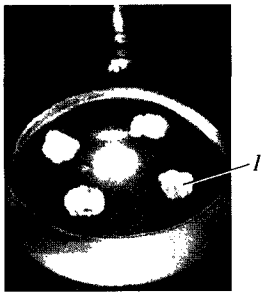



Рис. 265. Культура каллуса на питательном агаре в асептических условиях (по Э.Синноту, 1963):
*1* — каллус

низма растения. Некоторые виды удается размножать листовыми черенками, т.е. листьями, которые развивают не только придаточные корни, но и придаточные почки, отрастающие в побеги. Корнеотпрысковые растения возможно размножать фрагментами корней (корневыми черенками), на которых формируются придаточные почки и корни.

Близко к черенкованию размножение *искусственными отводками* (см. рис. 263), которые отделяют после их укоренения.

При *прививке* (рис. 264) черенок или пазушную почку с небольшим участком материнского побега — *привой* — плотно вставляют в надрез на побеге другого растения — *подвоя*. По границе привоя и подвоя образуется *изолирующий слой* из разрушенных клеток. В случае удачной прививки живые клетки обоих компонентов прорастают сквозь этот слой и совместно образуют *соединительный слой* меристематически активных клеток. В нем дифференцируются элементы постоянных тканей и камбий, благодаря чему привой и подвой становятся единым целым. В случае несовместимости тканей привоя и подвоя или их неплотного контакта под изолирующим слоем вместо соединительного слоя развивается раневая перидерма, и привой отторгается.

**Микроклональное размножение.** Микроклональное размножение включает культивирование кусочков тканей или даже отдельных клеток в искусственной асептической питательной среде. В культуре ткани образуется *каллус* — бесформенная масса делящихся паренхимных клеток (рис. 265). В зависимости от условий культивирования в каллусе начинается гистогенез или органогенез. При гистогенезе в нем дифференцируются беспорядочно расположенные проводящие и механические элементы нетипичного строения. Спустя некоторое время такие каллусы отмирают. При органогенезе в каллусе возникают зачатки апексов побегов или — реже — корней, которые могут регенерировать недостающие органы и стать самостоятельными растениями. Иногда в каллусе развиваются эмбриоиды, вырастающие в новые растения.

## 4.7.2. Бесполое размножение

Бесполое размножение всех высших растений осуществляется посредством *мейоспор* или обязательно включает стадию образования мейоспор. Спорогенез происходит в *спорангиях* (рис. 266), образующихся на разных органах *спорофита*. Спорангий развивается из единственной поверхностной клетки (*лептоспорангий*) или из небольшой группы поверхностных клеток (*эвспорангий*). Спорангии высших растений разнообразны, но всегда многоклеточны и имеют стерильную *стенку*, в зрелых спорангиях состоящую из одного или нескольких слоев клеток. У многих видов в стенке имеется участок из клеток специфической структуры, которые облегчают или обусловливают раскрывание спорангия и высвобождение зрелых спор. Наличие стерильной стенки у

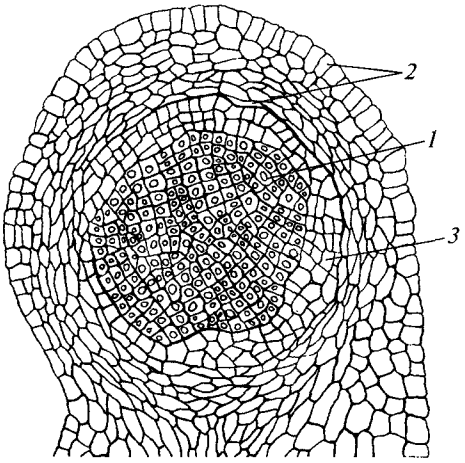



Рис. 266. Срез спорангия гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria*) на средней стадии развития (по К. Гёбелю, 1930):

*1* — археспорий; *2* — стенка спорангия; *3* — дифференцирующийся тапетум

спорангия, защищающей формирующиеся в нем споры от высыхания, — одна из важнейших адаптаций высших растений к наземному образу жизни.

Внутри спорангий выполнен *археспориальной тканью*, или *археспорием*. Его наружный слой дифференцируется в *тапе́тум*, который снабжает развивающиеся спороциты и споры питательными и биологически активными веществами (рис. 267). *Секреторный* тапетум сохраняет клеточную структуру и выстилает изнутри стенку спорангия. Его клетки соединены плазмодесмами с расположенными внутри клетками археспория. *Амебоидный* тапетум возникает из клеточного в результате растворения клеточных стенок. Массив голых протопластов внедряется в пространство между формирующимися спорами. *Периплазмодиальный* тапетум формируется путем слияния голых протопластов тапетальных клеток в ценоцит, который заполняет все пространство между развивающимися спорами. Тапетум секретирует вещества по эккриновому типу, а затем претерпевает автолиз и в зрелом спорангии не сохраняется.

Остальные клетки археспория после нескольких митозов превращаются в *спороциты*. Каждый спороцит в результате мейоза дает тетраду гаплоидных спор. У одних видов мейоз *сукцессивного* типа, т.е. после каждого кариокинеза следует цитокинез (см. рис. 267, *В*), а у других видов — *симультанного* типа, когда цитокинез наступает после образования 4 гаплоидных ядер и сразу приводит к появлению 4 спор. В зависимости от взаимного расположения спор различают тетраэдрические, изобилатеральные, крестообразные и линейные тетрады (рис. 268). Конец споры, обращенный в глубь тетрады, называют *проксимальным полюсом*, а противоположный ему конец, обращенный наружу, — *дистальным*. Между обоими полюсами располагается *экваториальная зона* споры.

Основные особенности строения спор высших растений сложились в силуре в ходе приспособления к репродукции в наземных условиях, для которых были характерны сильно изолированные биотопы, пригодные для жизни. Поэтому для успешной репродукции требовалось быстрое и дальнее перемещение спор, что гарантировало какой-то их доле преодоление обширных пространств, непригодных для жизни, и попадание в благоприятный биотоп. Такое перемещение могло быть только пассивным по воздуху. В связи с этим споры всех высших растений утратили кинетосомы (это апланоспоры) и приобрели мощную оболочку — *спородерму*, защищающую протопласт споры от иссушения во время полета. Спородерма имеет сложную внутреннюю структуру, в которой выделяют ряд слоев. К плазмалемме примыкает типичная для высших растений клеточная стенка, называемая *эндоспорием*. Поверх нее рас-

полагается *экзоспорий*, состоящий в основном из *спорополленина* — полиэфира, близкого по структуре и физико-химическим свойствам к кутину. У многих высших растений в экзоспории также можно различить несколько слоев. В развитии споры экзоспорий образуется раньше эндоспория. Поверхность экзоспория у многих видов скульптурирована. Поверх экзоспория откладываются вещества, секретируемые тапетумом. У некоторых видов их так много, что выделяют особый слой спородермы — *периспорий*.

Экзоспорий жесткий и благодаря этому фиксирует форму споры. Если он формируется до распадения тетрады спор, то споры сохраняют ту форму, которую они имели в тетраде. Такие споры классифицируют как *полярные*, поскольку у них легко различить проксимальный и дистальный «полюса». На проксимальном полюсе находится *тетрадный рубец* — след взаимного сдавливания спор в тетраде (см. рис. 268, правый ряд). Споры из тетраэдрических тетрад имеют тетрадный рубец в виде трехлучевой звезды, тетрадный рубец спор из изобилатеральных и крестообразных тетрад — линейный. Если тетрада

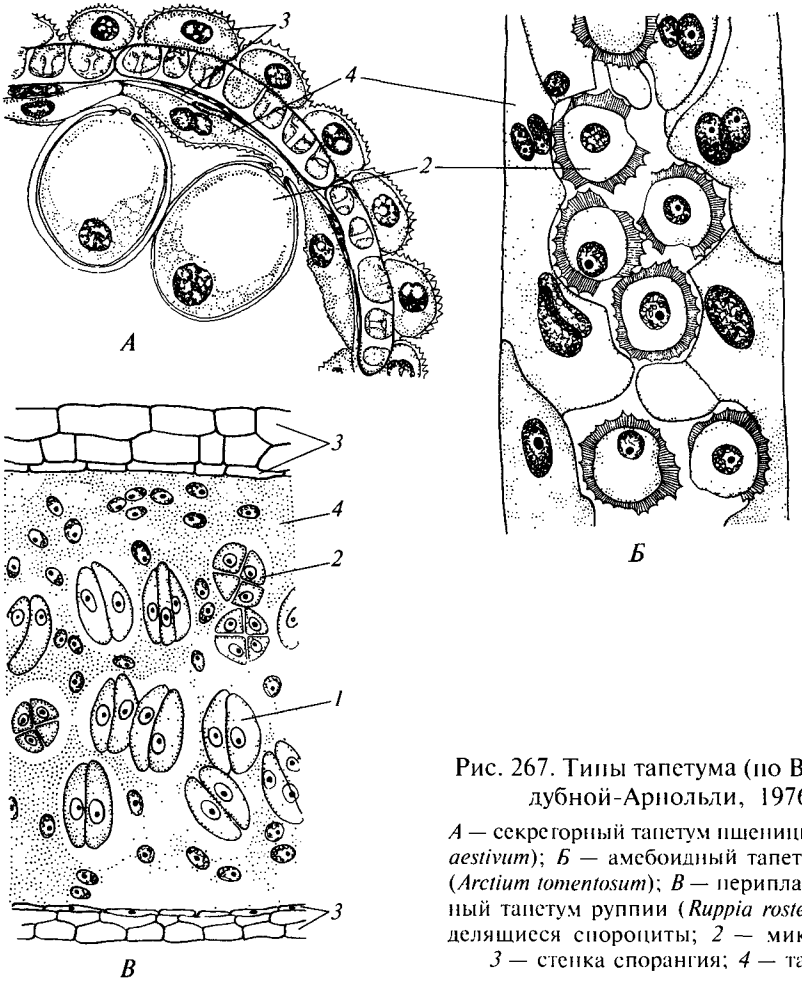



Рис. 267. Типы тапетума (по В.А. Поддубной-Арнольди, 1976):

*А* — секреторный тапетум пшеницы (*Triticum aestivum*); *Б* — амебоидный тапетум лопуха (*Arctium tomentosum*); *В* — периплазмодиальный тапетум руппии (*Ruppia rostelata*): *1* — делящиеся спороциты; *2* — микроспоры; *3* — стенка спорангия; *4* — тапетум

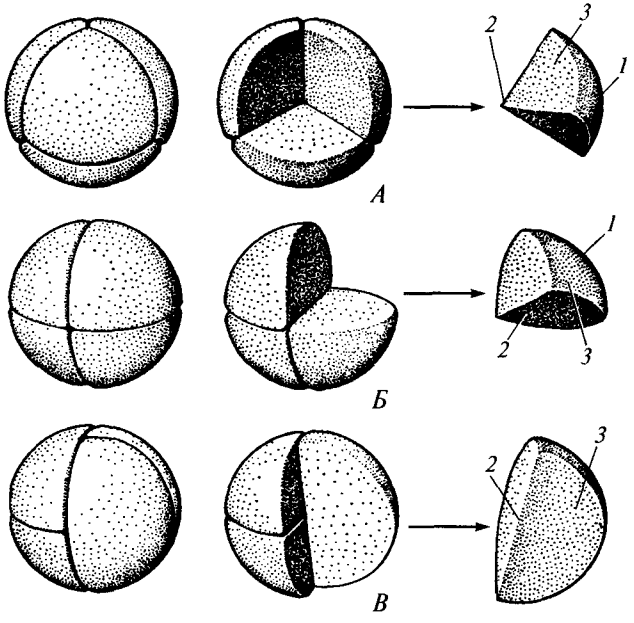



Рис. 268. Основные типы тетрад мейоспор высших растений (по кн. «Жизнь растений»: т. 4, 1978):

*А* — тетраэдрическая; *Б* — билатеральная; *В* — крестообразная; *1* — дистальный полюс; *2* — проксимальный полюс; *3* — экваториальная зона

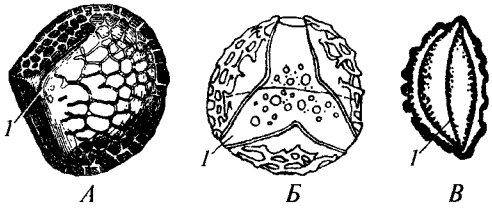
распадается на отдельные споры до завершения формирования экзоспория, то споры принимают сферическую форму, и распознать у них полюса не удается. Это *аполярные* споры.

Протопласт споры слабо вакуолизирован, содержит оптически плотную цитоплазму с полным набором органелл, включая крупное ядро и пропластиды, и богат запасными веществами, главным образом жирами.

Попав в благоприятные условия, спора прорастает. При этом ее протопласт сильно вакуолизируется, эндоспорий растягивается, а экзоспорий (и периспорий) разрывается. Экзоспорий полярных спор разрывается по *апертуре* — утонченным участкам, совпадающим с тетрадным рубцом (рис. 269). Проксимальную апертуру называют *щелью*, или *леток*. Соответственно различают трехлучевую щель (трилетная спора) и однолучевую (монолетная спора). У аполярных спор апертуры нет и место разрыва экзоспория, по-видимому, не фиксировано. Из споры вырастает гаплоидный *гаметофит*. На нем в определенное время образуются *гаметангии*, продуцирующие гаметы. Всем высшим

Рис. 269. Споры (по К. И. Мейеру, 1947, 1948; А. Л. Тахтаджяну, 1956):

*А*, *Б* — трилетные споры плауна (*Lycopodium* sp.): *А* — зрелая и *Б* — прорастающая с вскрывшимся по апертуре экзоспорием; *В* — зрелая монолетная микроспора шильника (*Isoëtes* sp.); *1* — апертура



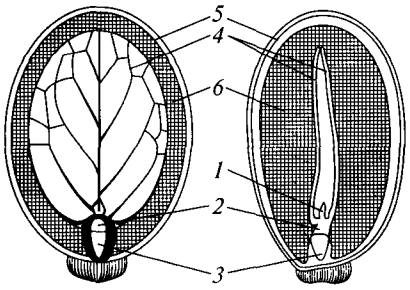



Рис. 270. Разрез семени клещевины (*Ricinus communis*) в плоскости семядолей и перпендикулярно к ней (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903):

*1* — апекс побега; *2* — гипокотиль; *3* — корень; *4* — семядоли; *5* — семенная кожура; *6* — эндосперм

растениям присуща *оогамия*. В результате оплодотворения возникает зигота, развивающаяся в зародыш спорофита. В отличие от животных и многих водорослей у высших растений половой процесс не приводит к размножению, так как спорофиты либо не способны к самостоятельной жизни и существуют за счет материнского гаметофита, либо гаметофит дает начало только одному самостоятельно существующему спорофиту.

У семенных высших растений (женский) гаметофит находится внутри спорангия, где происходят формирование яйцеклетки, половой процесс и развивается зародыш. Сам спорангий, который в этом случае называют *нуцéллусом*, имеет одну или две многоклеточные оболочки — *интегумéнты*. Комплекс нуцеллуса и интегументов составляет *семяпочку*, или *семязачаток*. По мере развития гаметофита и зародыша семяпочка постепенно преобразуется в *семя* (рис. 270). Строение семян весьма разнообразно, но в них всегда различимы *зародыш* спорофита и *семенная кожура*. Последняя представляет собой результат преобразования одного или обоих интегументов. Кроме того, в семенах многих растений находится запасающая ткань — *эндосперм*, который представляет собой либо (женский) гаметофит, либо его непосредственное производное. Нуцеллус, как правило, полностью разрушается и идет на питание развивающегося гаметофита и зародыша, но у некоторых растений он сохраняется в виде особой запасающей ткани — *перисперма*. Семя представляет собой универсальную диаспору *семенного* размножения. Многим семенным растениям свойственны более сложно устроенные диаспоры, в состав которых наряду с семенем входят и другие органы или их части. Некоторым видам присуща настоящая *вивипари́я*, проявляющаяся в том, что семя прорастает, еще находясь на материнском растении (рис. 271). При этом проросток выставляется через

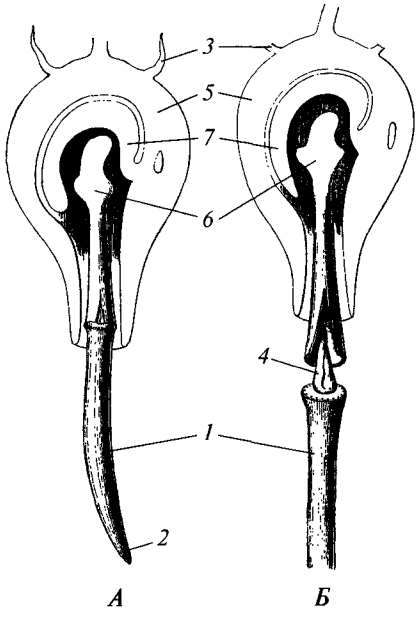



Рис. 271. Вивипария у ризофоры (*Rhizophora conjugata*) (по А. Кернеру фон-Марилауну, 1903):

*А* — проросшее на материнском растении семя; *Б* — проросток, выпадающий вследствие отделения семядолей; *1* — гипокотиль; *2* — корень; *3* — остаток околоцветника; *4* — терминальная почка главного побега проростка; *5* — стенка плода; *6* — семядоли; *7* — семенная кожура

вскрывшуюся семенную кожуру, внутри которой остаются только верхушки его семядолей. Затем семядоли отделяются от узла, и проросток пассивно выпадает из семени.

Семенное размножение более совершенно, чем споровое, так как многоклеточные зародыши значительно лучше защищены семенной кожурой, чем протопласты спор — спородермой. Кроме того, в семенах содержится запас питательных веществ, используемый зародышем при прорастании. Это повышает его независимость от условий среды и конкурентоспособность. Наконец, размножение семенами позволяет формировать очень разнообразные диаспоры, приспособленные к разным агентам распространения, благодаря чему резко возрастает эффективность размножения.

# ГЛАВА 5
# ХОРОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

## 5.1. АРЕАЛ

Условия внешней среды в разных местах на Земле сильно различаются. Поэтому нет ни одного вида, населяющего всю Землю. Особенности распространения на нашей планете растений разных видов составляют предмет особой дисциплины — хорологии, или географии растений.

Способность любого вида растений длительно существовать в определенном диапазоне условий внешней среды, в которых возможны нормальная жизнедеятельность и устойчивое воспроизведение этого вида, обозначают как его *толерантность*. Каждый вид растений встречается на Земле на ограниченной территории, где условия не выходят за пределы его толерантности. Территорию, заселенную особями конкретного вида, называют *ареалом вида*. Ареалы видов одного рода в совокупности составляют *ареал* этого *рода*. *Ареал высшего таксона* представляет собой совокупность ареалов всех входящих в него таксонов более низких рангов до видов включительно.

### 5.1.1. Барьеры расселению таксонов

Любое условие внешней среды, выходящее за пределы толерантности вида, становится *лимитирующим фактором* для распространения этого вида, предопределяя положение границ его ареала. Разные границы одного и того же ареала могут быть обусловлены разными лимитирующими факторами. Так, например, северо-восточная граница ареала европейского бука (*Fagus sylvatica*) обусловлена в основном низкими для этого вида зимними температурами (рис. 272), а южная — летними засухами. Все разнообразие лимитирующих факторов подразделяют на четыре группы, из которых три первые — абиотические факторы.

*Физико-географические барьеры* чаще всего возникают как выражение влияния рельефа на распространение растений. К ним относят береговые линии, разделяющие сушу и водоемы и служащие барьерами для соответственно водных и наземных растений. Для равнинных растений барьерами оказываются горные системы и нагорья, а для горных — равнины. Для гидрофитов и гидатофитов барьером часто становится определенная глубина дна. Кроме того, к физико-географическим барьерам следует относить границы водных масс и течений, определяющие границы ареалов планктонных водорослей.

Лишь для укореняющихся на дне гидрофитов с плавающими по поверхности воды листовыми пластинками рельеф (глубина дна) представляет непосредственный, или *прямой*, лимитирующий фактор. В остальных случаях физико-географические барьеры являются *косвенными* лимитирующими факторами. Так, горный барьер для равнинных растений создает не сама по себе высо-

та места над уровнем моря или крутизна склона, а связанные с ними температурный и влажностный режимы, иной физико-химический состав субстрата. Та же глубина дна для полностью погруженных донных гидрофитов имеет косвенное значение, опосредованное убывающей с глубиной интенсивностью света и изменением его спектрального состава. Даже граница между водой и сушей важна не сама по себе, а как место, где резко меняются многие свойства среды обитания.

*Климатические барьеры*, как правило, довольно четко проявляются на суше и значительно слабее выражены в водоемах вследствие высокой теплоемкости и подвижности воды. Ведущая характеристика климата — термический режим. При этом для одних растений основное значение имеет средняя температура самого холодного месяца года, а для других — годовая сумма положительных температур или продолжительность периода с определенными значениями температуры (рис. 272). Для наземных растений очень важен также режим осадков, причем распределение осадков по сезонам года и интенсивность испарения даже важнее, чем общее годовое количество осадков, поскольку от этих показателей зависит коэффициент влажности воздуха, предопределяющий водный баланс растений. Поскольку коэффициент влажности воздуха обратно пропорционален температуре, то в холодном климате высокая влажность воздуха возникает даже при малом абсолютном количестве осадков за год. Поэто-

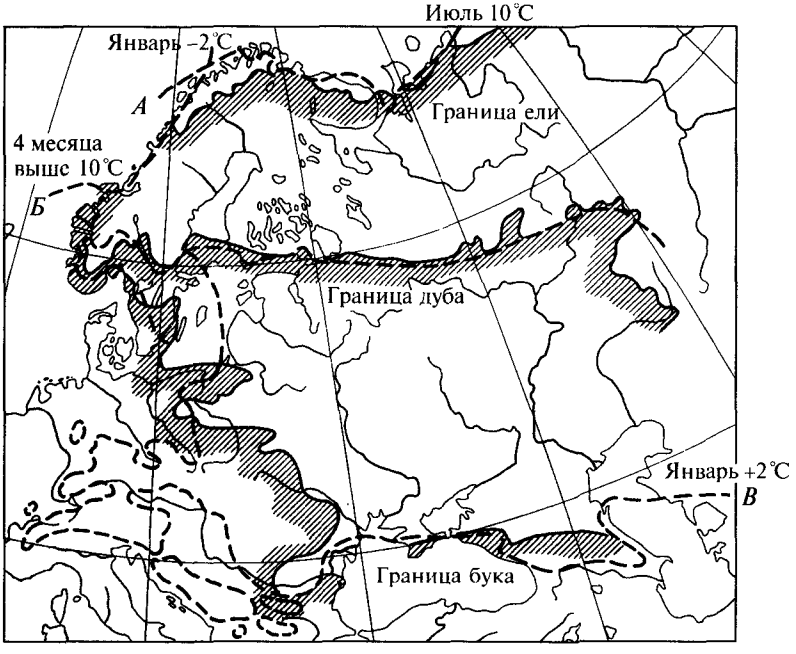
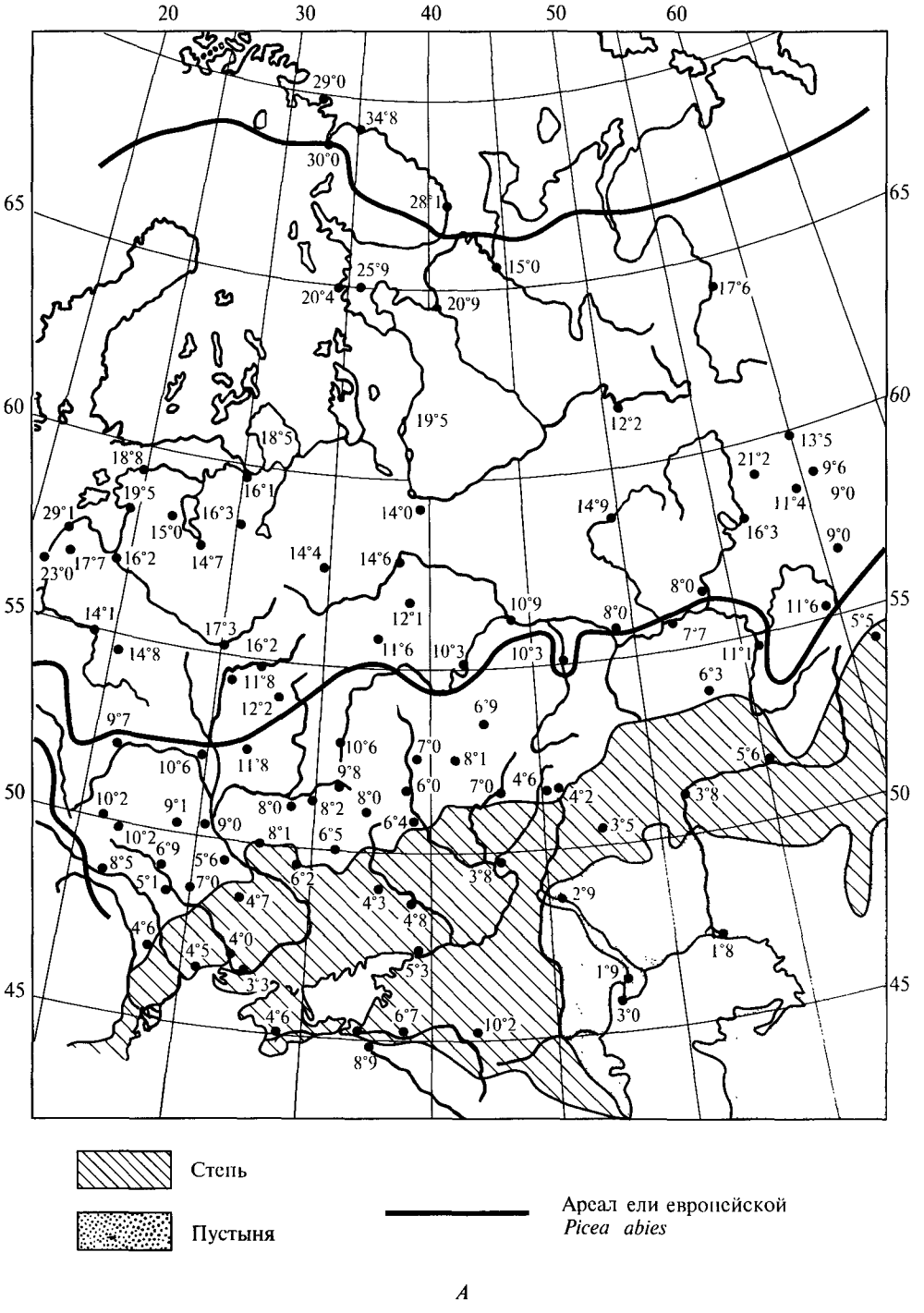



Рис. 272. Совпадение границ ареалов и клималиний (по Г. Вальтеру, 1982):

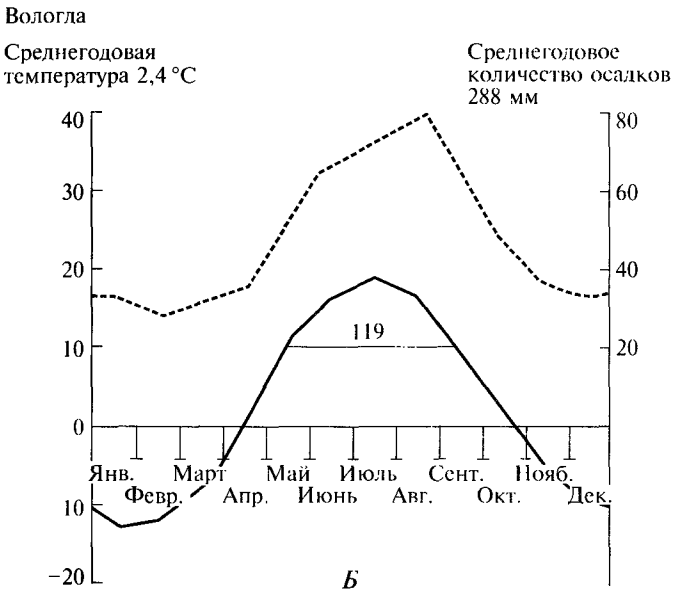
*А* — северная граница ареала ели европейской (*Picea abies*) совпадает с изотермой января –2 °С; *Б* — северная граница ареала дуба черешчатого (*Quercus robur*) совпадает с клималинией четырех месяцев, средняя температура которых выше +10 °С; *В* — северо-восточная граница ареала бука европейского (*Fagus sylvatica*) совпадает с изотермой января +2 °С



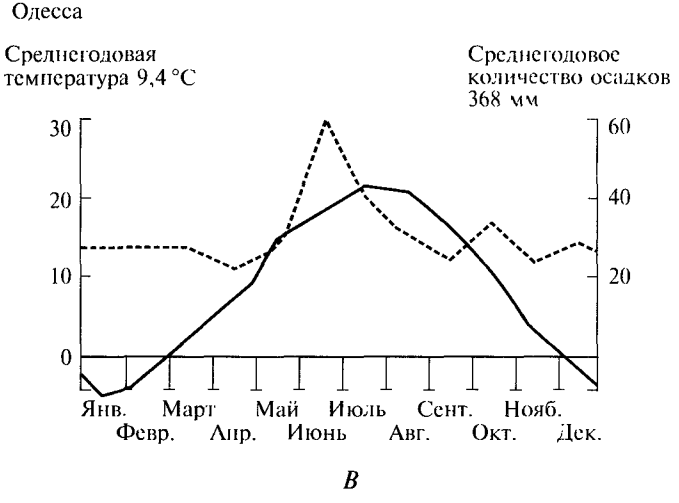

*А*

Рис. 273. Зависимость распространения европейской ели (*Picea abies*) от коэф
(по В. Шаферу, 1956:

Цифры — значения коэффициента влажности воздуха; пунктирная линия —




*Б*




*В*

фициента влажности воздуха (*А*) и климадиаграммы Вологды (*Б*) и Одессы (*В*) Ф. Фукарекуи др., 1982).

среднемесячное количество осадков; сплошная линия — среднемесячная температура

му климатические условия принято характеризовать обобщенными *климадиаграммами*, представляющими собой совмещенные графики распределения по месяцам года средних температур и среднего количества осадков (рис. 273). В периоды, когда кривая годового хода температуры располагается выше кривой значений осадков, испарение превосходит поступление воды с осадками, и большинство наземных растений испытывает устойчивый сезонный дефицит воды.

*Эдафические барьеры* проявляются в физических и химических свойствах субстрата. Химический состав субстрата действует на растения непосредственно. Особенно велико влияние анионов $Cl^-$ и $SO_4^{2-}$, повышенное содержание которых приводит к засолению и становится барьером для многих водных и большинства наземных растений-гликофитов. Наоборот, распространение галофитов лимитировано низким для них содержанием этих анионов. Так, К.Линнею удалось вырастить из семян селитрянку (*Nitraria schoberi*), лишь когда он начал использовать для полива подсоленную воду. Ряд растений чувствителен к высокому или низкому содержанию $Ca^{2+}$, $Mg^{2+}$ или pH почвы. Механический состав субстрата влияет на растения, как правило, опосредованно, через влагоемкость. Низкая влагоемкость скальных пород, щебнистых осыпей, мелового рухляка, мергелей и песка может приводить к тому, что обитающие там растения будут испытывать водный дефицит даже во влажном климате.

*Биотические барьеры* обусловлены специфическими взаимоотношениями между растениями и другими организмами. В некоторых случаях барьером ока-

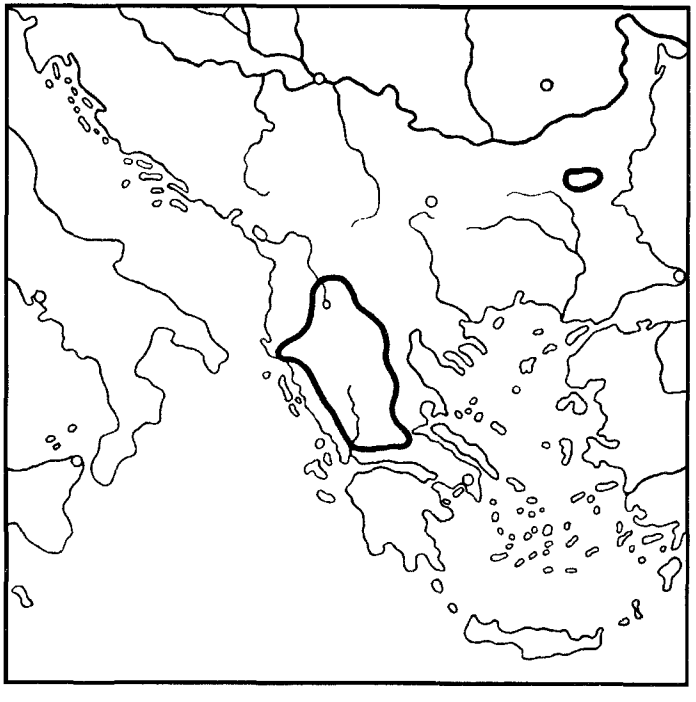


Рис. 274. Естественный ареал конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) (по В.Шаферу, 1956)

зывается либо отсутствие животных, осуществляющих опыление или распространение семян, либо пищевого растения (для растений-паразитов), либо, наоборот, присутствие фитофага или патогена. Однако ключевая роль принадлежит конкурентным отношениям.

*Конкуренция* представляет собой универсальный *прямой фактор*, лимитирующий распространение вида. Граница ареала располагается не там, где лимитирующий фактор абиотической среды выходит за пределы толерантности вида, а там, где конкурентоспособность вида снижается настолько, что он не может противостоять другим видам. Даже такой резкий барьер как урез воды не служит границей ареала, так как между областями обитания строго сухопутных растений и гидрофитов располагается зона гигро- и гелофитов. Она частично захватывает сушу, а частично — акваторию, из этой зоны гигро- и гелофиты вытесняют соответственно наземные и водные растения. Без конкуренции ареалы многих растений были бы значительно обширнее. Например, ареал конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) ограничен маленькими территориями на Балканском п-ве (рис. 274). Растения этого вида нормально развиваются во многих европейских городах и даже в Москве размножаются самосевом. Очевидно, абиотические условия среды позволяют этому виду существовать на обширных пространствах Европы, к тому же в этом регионе нет никаких физико-географических барьеров для его расселения. Однако он не может вселиться не только в леса Подмосковья, но и в значительно более южные леса Украины, Молдавии, Румынии и даже Словении. Именно конкурентные отношения с другими видами ограничивают естественный ареал конского каштана.

## 5.1.2. Структура ареала

Особи любого вида размещаются в ареале неравномерно. Их плотность зависит от мезорельефа местности, в отдельных элементах которого складываются такие локальные условия внешней среды, которые выходят за границы толерантности конкретного вида. Такие участки остаются незаселенными видом и представляют собой барьеры для его распространения. Например, депрессии рельефа, как правило, заняты водоемами, где не способны жить сухопутные растения. Напротив, гидро- и гигрофиты не могут заселить хорошо дренированные возвышенные участки. Кроме того, в ареале есть участки, временно не заселенные видом в силу разных причин. Если нанести на карту положение особей какого-либо вида в некоторый момент времени, то получится узор, напоминающий кружево. Этот узор не стабилен. С течением времени вид исчезает на некоторых участках вследствие разнообразных внешних воздействий (длительные разливы рек, оползни, ветровалы, пожары и т.п.) или естественной смертности особей и циклической смены видов, но занимает некоторые прежде незаселенные участки. Население вида кочует по ареалу, обходя некоторые элементы рельефа.

В разных частях ареала условия в неодинаковой мере благоприятны для существования вида. Наиболее благоприятны они в *зоне оптимума*, благодаря чему вид в ней наиболее прочно удерживает места обитания и быстро заселяет вновь освобождающиеся территории. Поэтому временно незаселенные видом

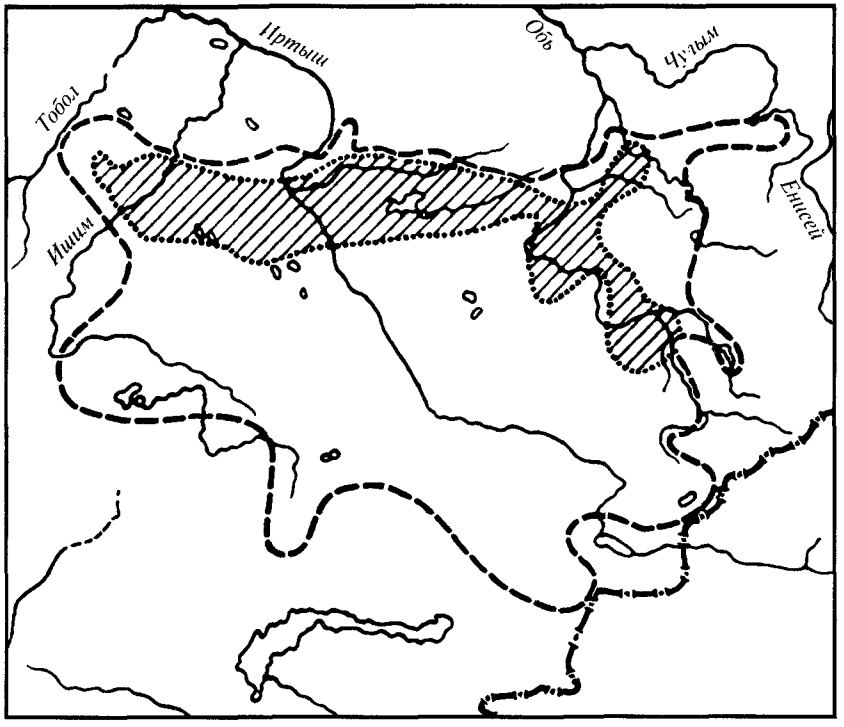



Рис. 275. Ареал горичника Морисона (*Peucedanum morisonii*) (по А. И. Толмачёву, 1974).

Пунктиром обозначена граница ареала, штриховкой — зона оптимума, или ценоареал

участки недолговечны и относительно невелики, а «кружево» ареала плотное и быстро перестраивающее свою топологию. При этом вид проявляет максимум *эвритопности*, т. е. заселяет максимальное число потенциально доступных ему биотопов, нередко встречается массово и может играть существенную роль в биоценозах. Зона оптимума в общем случае не совпадает с географически центральной областью ареала (рис. 275). Иногда зону оптимума называют также *ценоареалом*.

В окружающей зону оптимума *зоне пессимума* условия внешней среды по направлению к периферии ареала все более приближаются к пределам толерантности вида. Соответственно этому вид легче теряет места обитания, а для повторного заселения ему требуется все больше времени. Поэтому «кружево» ареала к его границам становится все более ажурным и, наконец, переходит в отдельные фрагменты, нерегулярно соединяющиеся друг с другом и с основной частью ареала. Эта зона временно существующих фрагментов с нерегулярно меняющейся топологией и представляет собой границу ареала.

От зоны оптимума к периферии ареала все меньшее число биотопов пригодно для существования вида, так что вид становится все более *стенотопным*. На самом краю ареала вид нередко приурочен только к одному какому-либо биотопу, причем такому, который он избегает в зоне оптимума. Например, береза карликовая (*Betula nana*) в зоне оптимума — кустарниковой тундре —

формирует практически сплошные заросли на разных формах рельефа, но избегает тундровых болот, а на южной окраине ареала населяет верховые болота. Смена биотопа на границе ареала может сочетаться с изменением жизненной формы. Так, липа сердцевидная (*Tilia cordata*) на северо-восточном пределе распространения существует в виде кустарника под пологом еловых и елово-мелколиственных лесов.

В зоне оптимума растения регулярно проходят полный жизненный цикл и производят существенно больше потомков, чем необходимо для сохранения численности. Это *область устойчивого воспроизведения*, из которой идет поток диаспор на периферию ареала. Бо́льшая часть зоны пессимума совпадает с *областью неустойчивого воспроизведения*, в которой коэффициент размножения время от времени становится ниже 1, что повышает вероятность вымирания отдельных локальных популяций вида. По границе ареала часто располагается *область стерильного выселения*, в которой растения вообще не оставляют потомства. Существование вида в этой области полностью зависит от привноса в нее диаспор.

Ареалы видов, входящих в один таксон более высокого ранга, могут отстоять друг от друга на большее или меньшее расстояние, граничить друг с другом или в разной степени перекрываться. Число входящих в высший таксон видов, совместно обитающих в какой-либо части его ареала, называют *видовой насыщенностью* ареала. Видовая насыщенность бывает одинаковой по всему ареалу, но значительно чаще она различается в разных его частях (рис. 276).

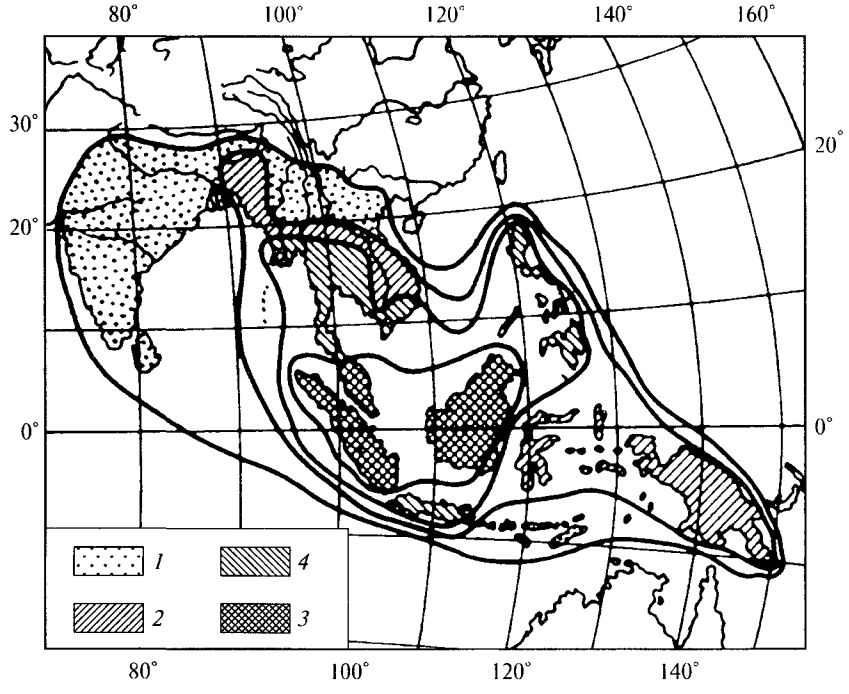



Рис. 276. Видовая насыщенность ареала манго (*Mangifera*) (по А. И. Толмачёву, 1974):
*1* — 1—2 вида; *2* — 3 - 5 видов; *3* - 6 -- 8 видов; *4* — 10 видов и более

Области ареала высшего таксона, наиболее насыщенные видами, называют *центрами видового разнообразия* этого таксона. Центров видового разнообразия может быть несколько. Если такой центр располагается в области возникновения соответствующего высшего таксона, то его называют *первичным центром разнообразия* этого таксона, а если он находится вне этой области, то говорят о *вторичном центре развития* таксона.

### 5.1.3. Типы ареалов

Ареалы таксонов уникальны, но все их многообразие можно свести к немногим основным типам, отражающим их структурные, размерные и динамические особенности.

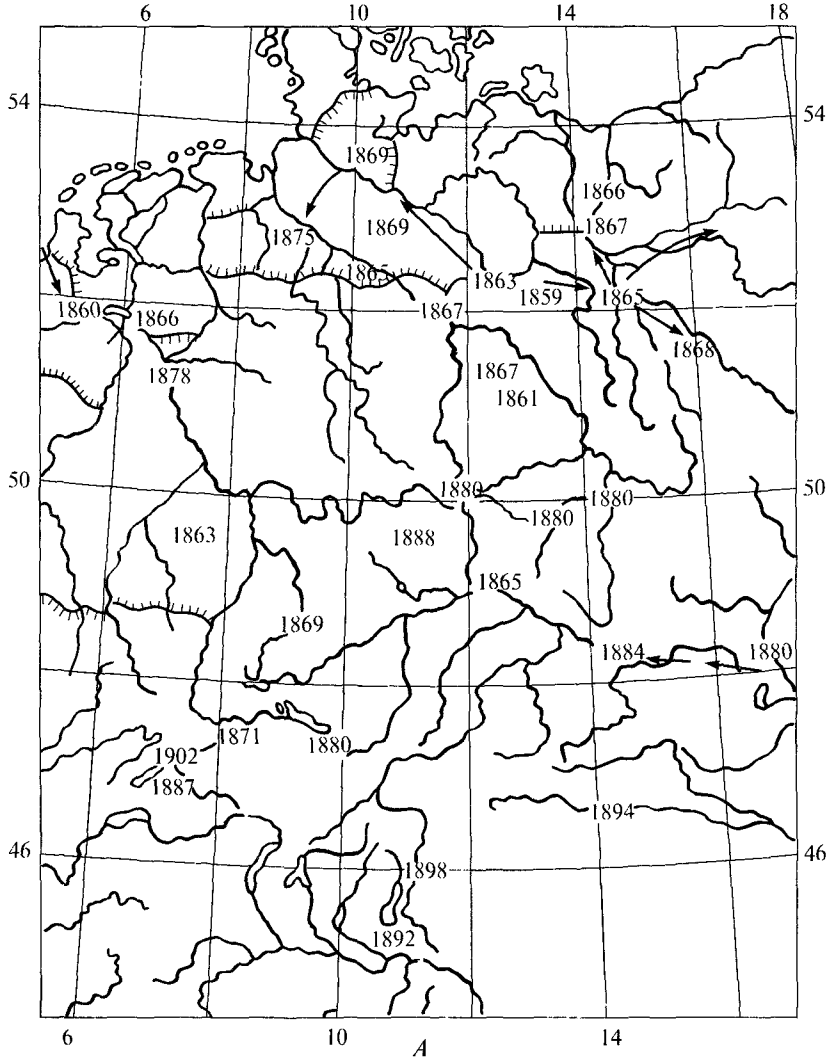
По динамике различают ригидные и мобильные ареалы. У *ригидных* ареалов положение границ непериодически флуктуирует в небольших пределах, так что в целом границы стационарны. Границы *мобильных* ареалов долговременно направленно смещаются (рис. 277). *Расширяющийся* мобильный ареал присущ таксонам, заселяющим новые территории. *Сокращающийся* ареал свойствен таксонам, у которых преобладает локальное вымирание. Если таксон вымирает на одних территориях, но при этом расселяется по другим, то его ареал становится мобильным *смещающимся*.

Ареал всегда в большей или меньшей степени фрагментирован (рис. 278), так как даже в зоне оптимума есть незаселенные участки («кружево ареала»). Если таксон может заселить такие участки либо преодолеть незаселенное пространство между заселенными участками за время жизни одного-двух поколений составляющих его растений или быстрее, то ареал считают *сплошным*. Фрагменты *дизъюнктивных* ареалов располагаются дальше друг от друга, чем расстояние, которое таксон может преодолеть за время жизни одного-двух поколений входящих в него растений. Дизъюнктивный ареал чаще всего возникает в результате локального вымирания таксона. В редких случаях он образуется вследствие *дальнего заноса*, когда диаспоры в силу случайных причин попадают в пригодные для обитания места, находящиеся на значительном расстоянии от границы ареала.

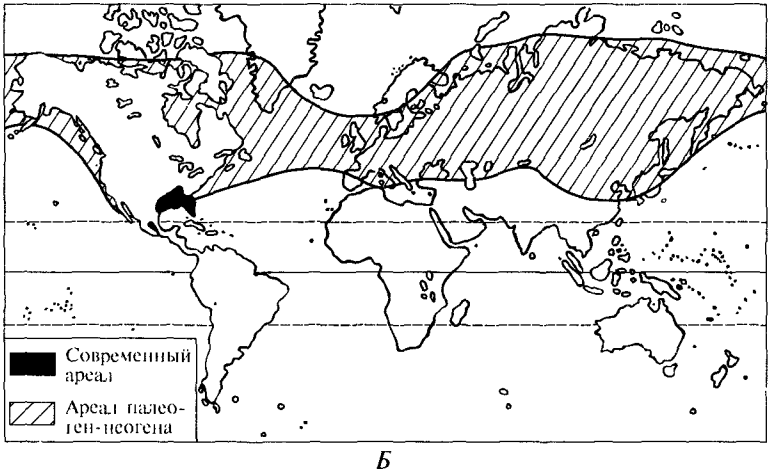
Если ареал занимает (полностью или частично) поверхность нескольких континентов, то его называют *космополитическим*, хотя бы за его пределами оставалась бóльшая часть этих континентов (рис. 279). Ареалы, занимающие относительно небольшие территории, не выходящие за пределы определенных регионов, относят к *эндемическим* (см. рис. 274). Один и тот же ареал может быть эндемическим по отношению к одному региону и неэндемическим по отношению к другому. Например, ареал ели обыкновенной (*Picea abies*) эндемический для Европы в целом, но неэндемический для Карпат.

Рис. 277. Мобильные ареалы
(по В. Шаферу, 1956; А. И. Толмачёву, 1974):

*А* — расширявшийся (XIX в.) ареал элодеи канадской (*Elodea canadensis*); *Б* — сократившийся ареал болотного кипариса двурядного (*Taxodium distichum*)

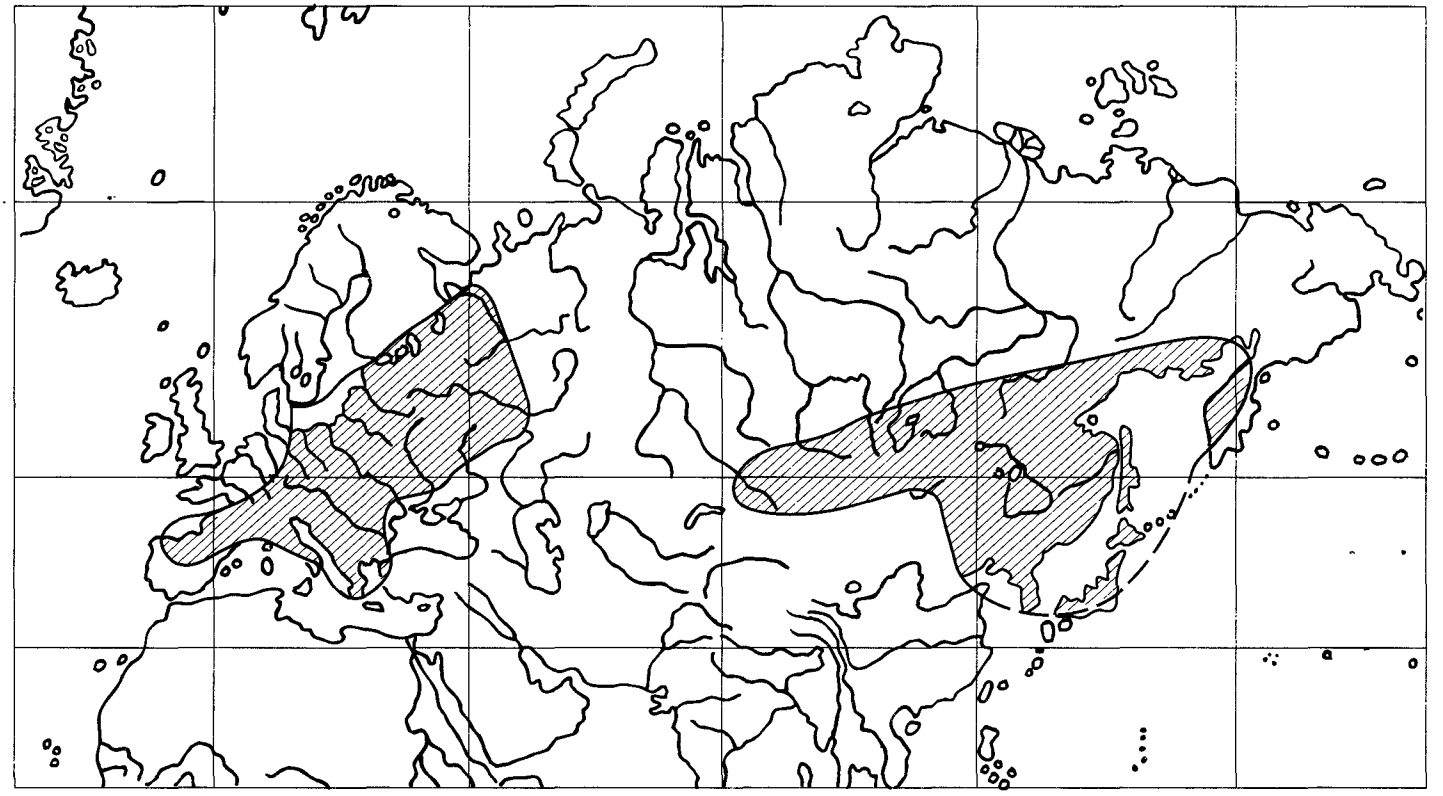

6
10
14
18
54
50
46
1869
1866
1867
1875
1869
1865
1863
1859
1865
1860
1866
1867
1868
1878
1867
1861
1880
1880
1880
1863
1888
1865
1869
1884
1880
1871
1880
1902
1887
1894
1898
1892

*А*


Современный ареал
Ареал палеоген-неогена

*Б*

60
50
40
30
120
100
80
60
40
20
180
160
140
120
100
80
60
40
20
0
20
40
60
50
40
A



*Б*

Рис. 278. Основные типы ареалов (по В. Шаферу, 1956; А. И. Толмачёву, 1974):

*А* — сплошной ареал линнеи северной (*Linnaea borealis*) в Евразии; *Б* — дизъюнктивный ареал василистника водосборолистного (*Thalictrum aquilegifolium*)

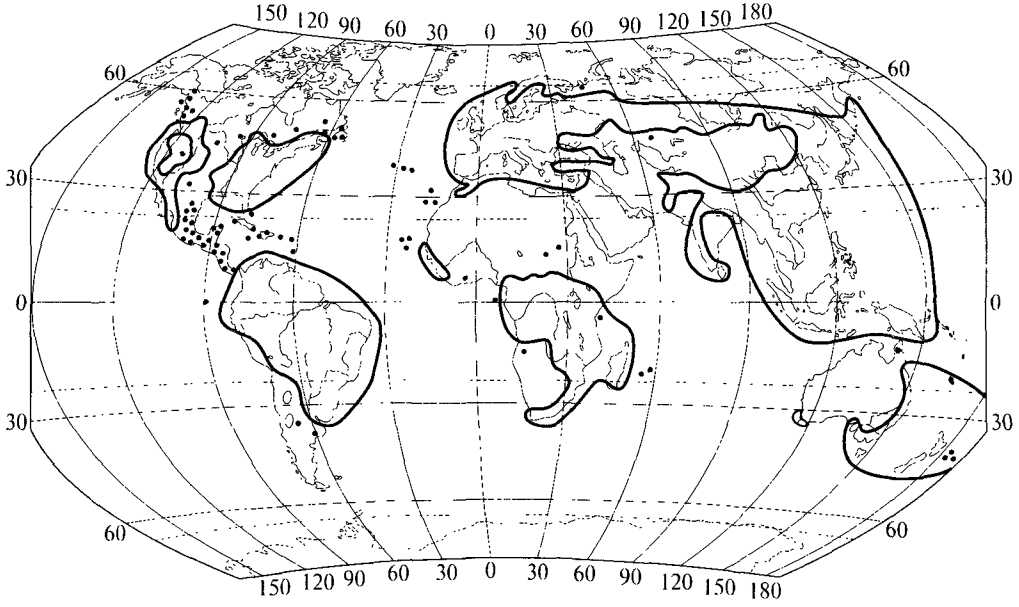



Рис. 279. Космополитический ареал орляка обыкновенного (*Pteridium aquilinum*) (по Ф. Фукареку и др., 1982).

Линиями показаны границы сплошного распространения, точками — островные местонахождения

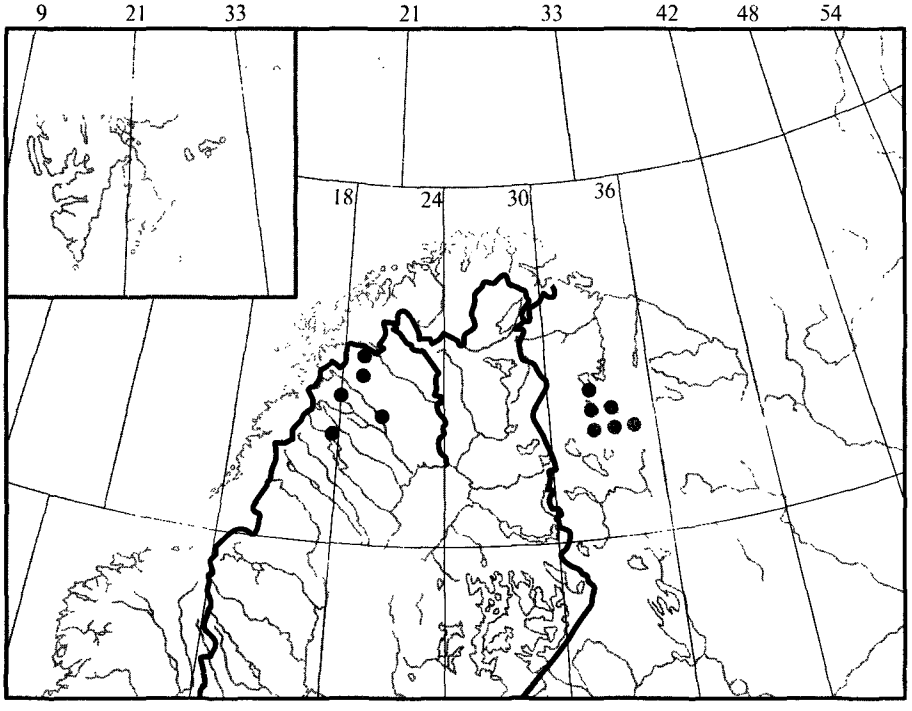



Рис. 280. Ареал неоэндемической лапчатки арктической (*Potentilla arctica*) в Скандинавии (по кн. «Atlas Florae Europaeae»: т. 17, 2005)

Явление эндемизма имеет разные причины. *Неоэндемизм* обусловлен молодостью таксона, вследствие которой он еще не успел широко расселиться по доступным ему территориям (рис. 280). *Палеоэндемизм* — результат произошедшего локального вымирания таксона, сохранившегося в небольших участках своего былого ареала — *рефугиумах* (см. рис. 277, *Б*).

## 5.2. ФЛОРА И ЕЕ СТРУКТУРА

*Флорой* называют списочный состав видов, встречающихся на какой-либо территории. Территория может представлять собой геоморфологическое образование (остров, плоскогорье, водоем и т.п.) или чисто произвольный выдел (территория государства, область, административный район и т.д.). Если территория не превышает 100—200 км$^2$, то ее флору называют *локальной*. Если на определенной территории учитывают виды только отдельных таксонов (например, виды сосудистых растений, виды диатомовых водорослей и т.д.) или отдельных экологических групп (например, виды древесных растений или бентосных водорослей, виды водных «макрофитов»), то получают *парциальную* флору этой территории.

Универсальной характеристикой флоры являются перечень и количественный состав слагающих ее *географических элементов*, под которыми понимают виды со сходно расположенными ареалами. При выделении географических элементов учитывают не полные ареалы видов, а их основные части и не принимают во внимание периферию ареала, где вид встречается редко. Географические элементы различают по зональности, «океаничности» и высотной поясности.

*Зональность* отражает приуроченность основной части ареала к области с определенным термическим режимом климата. Всю поверхность Земли подразделяют на 10 термических зон: арктическую, бореальную, северную умеренную, меридиональную, северную субтропическую, тропическую, южную субтропическую, южную умеренную, нотальную и антарктическую.

«*Океаничность*» характеризует влажность климата на основной части ареала. По этому показателю различают 6 типов географических элементов: сильно-океанический, океанический, условно-океанический, условно-континентальный, континентальный и резко-континентальный.

Поскольку климатические условия на равнине и в расположенных по соседству горах сильно различаются, при выделении географического элемента необходимо учесть высотную поясность, на которой располагается основная часть его ареала, т.е. его «*монтанность*». Выделяют 3 пояса: равнинный, (низко)горный и высокогорный (альпийский)[1]. Для характеристики узкорегиональных флор применяют и иные принципы выделения географических элементов, которые, однако, находят лишь региональное применение. При характе-

[1] С помощью этих признаков возможно единообразно и компактно описывать ареалы отдельных видов. Например, ареал бука европейского (*Fagus sylvatica*) — m/mo-temp oz EUR (т.е.: европейский, океанический, умеренный и меридиональный горный); ареал осоки горной (*Carex montana*) — sm/mo-temp suboz EUR + OAS (что означает: дизъюнктивный европейский и восточно-азиатский, условно океанический, умеренный и меридиональный низкогорный).

ристике флор больших регионов (континентов, материков, природно-климатических зон) могут иметь значение и такие показатели, как перечень семейств наиболее богатых видами на территории этой флоры, число видов разных жизненных форм и экологических групп, среднее число видов в роде и некоторые другие.

Особенно важный признак флоры — число и ранг эндемических таксонов, по которым выделяют *фитохории*, т.е. участки Земли со своеобразными флорами. Фитохориям, в которых встречаются единичные эндемические виды или весь эндемизм представлен таксонами подвидовых рангов, придают низший ранг округа. Фитохориям, содержащим невысокий процент эндемических видов и/или немногие монотипные или олиготипные эндемические роды, придают более высокий ранг провинций. Фитохории, включающие высокий процент эндемических видов и родов, считают областями. Высший ранг царства имеют фитохории, содержащие эндемические семейства, подсемейства и трибы, а также много эндемических родов и видов.

## 5.3. ОСНОВНЫЕ ФИТОХОРИИ ЗЕМЛИ

Различают 6 царств, 29—43 флористические области и 100—150 провинций (рис. 281).

**Голарктическое царство** (Holarctis) занимает более половины площади всей суши Земли: всю Европу, внетропическую Северную Африку от Сахеля до побережья Средиземного моря, внетропическую Азию и почти всю Северную Америку. На этой огромной территории встречается около 30 эндемических семейств, главным образом олиго- и монотипных, в том числе Гинкговые (Ginkgoaceae), Головчатотиссовые (Cephalotaxaceae), Троходендроновые (Trochodendraceae), Багрянниковые (Cercidiphyllaceae), Пионовые (Paeoniaceae). В голарктическом царстве находятся мощные центры разнообразия семейств Лавровые (Lauraceae), Магнолиевые (Magnoliaceae), Лютиковые (Ranun-

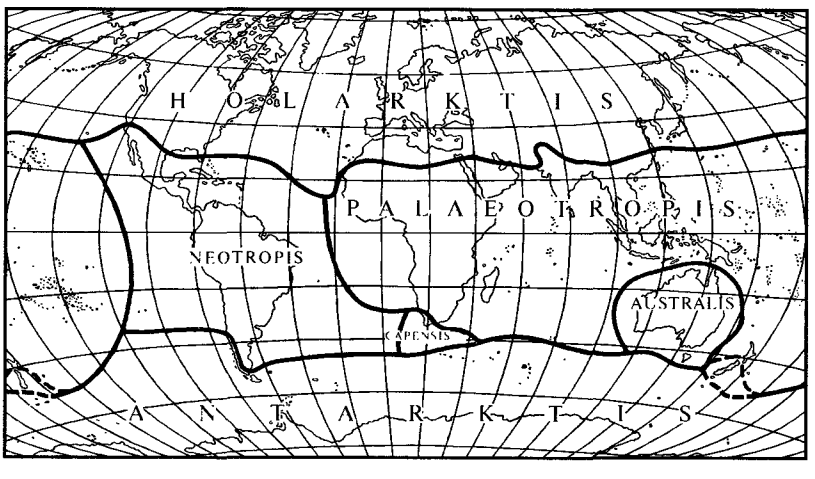



Рис. 281. Границы флористических царств (по И. Шмитхюзену, 1966)

culaceae), Буковые (Fagaceae), Березовые (Betulaceae), Гвоздичные (Caryophyllaceae), Губоцветные (Lamiaceae), Осоковые (Cyperaceae), Злаки (Poaceae), Сосновые (Pinaceae), Кипарисовые (Cupressaceae), Костенцовые (Aspleniaceae), Многоножковые (Polypodiaceae) и другие семейства, многие виды и роды которых эндемичны для этой флоры. Ни один из эндемических таксонов голарктического царства не распространен на всей его территории.

Это обширнейшее царство часто подразделяют на два или три подцарства. *Бореальное* подцарство включает флоры гумидных регионов от полярных пустынь на севере до умеренно-теплой и даже субтропической (в Китае) зон на юге. *Древнесредиземноморское* подцарство охватывает флоры засушливых областей умеренного и субтропического климатов средиземноморского типа. Американскую часть этого подцарства часто, но не всегда рассматривают как самостоятельное *сонорское* (*мадреанское*) подцарство.

**Палеотропическое царство** (Palaeotropis) располагается в тропической области Старого Света, исключая Австралию, и охватывает почти все тропические острова Тихого океана. Только этому царству свойственно около 40, как правило, небольших семейств: Дегенериевые (Degeneriaceae), Пандановые (Pandanaceae), Имбирные (Zingiberaceae), Банановые (Musaceae), Непентовые (Nepenthaceae), Матониевые (Matoniaceae) и другие и много эндемических родов из семейств Пальмы (Arecaceae), Орхидные (Orchidaceae), Бобовые (Fabaceae), Молочайные (Euphorbiaceae) и др.

Территории, занятые этим царством, сильно изолированы друг от друга. Вследствие этого флора его настолько неоднородна, что в нем выделяют Африканское, Мадагаскарское (включая Маскаренские, Коморские, Амирантские и Сейшельские о-ва), Индо-Малезийское (включая острова к востоку от Новой Гвинеи вплоть до Самоа), Полинезийское (Гавайские о-ва, о-ва Полинезии и Микронезии от Марианских и Каролинских на западе до Туамоту, Пасхи и Сала-Гомес на востоке) и Новокаледонское подцарства.

**Неотропическое царство** (Neotropis) занимает южную оконечность Флориды, Центральную Америку южнее оконечности п-ва Калифорния, о-ва Вест-Индии и бóльшую часть Южной Америки к северу от 30° ю. ш. Оно характеризуется 25 эндемическими семействами, среди которых Канновые (Cannaceae), Киновые (Quiinaceae), Циклантовые (Cyclanthaceae), Калицеровые (Calyceraceae), Биксовые (Bixaceae) и другие и сотнями эндемических родов. Разнообразие таких крупных семейств, как Кактусовые (Cactaceae) и Бромелиевые (Bromeliaceae) почти целиком приходится на это царство. В нем обитают также своеобразные эндемические представители семейств Перцевые (Piperaceae), Лавровые (Lauraceae), Баобабовые (Bombacaceae), Пальмы (Arecaceae), Орхидные (Orchidaceae), Бобовые (Fabaceae), Диллениевые (Dilleniaceae) и др.

**Австралийское царство** (Australis) располагается на территории Австралии, Тасмании и ближайших к побережью Австралии мелких островов. Для него характерно около 15 эндемических семейств, в том числе Филлоглоссовые (Phylloglossaceae), Австробэйлиевые (Austrobaileyaceae), Цефалотовые (Cephalotaceae), Бруниевые (Brunoniaceae). Здесь находятся центры разнообразия семейств Казуариновые (Casuarinaceae), Эвпоматиевые (Eupomatiaceae), Питтоспоровые (Pittosporaceae), Ксантореевые (Xanthorhoeaceae), Эпакрисовые (Epacridaceae) и некоторых других, а такие семейства, как Миртовые (Myrta-

ceae), Орхидные (Orchidaceae), Амарантовые (Amaranthaceae), Сложноцветные (Asteraceae), Протейные (Proteaceae), Бобовые (Fabaceae), Ногоплодниковые (Podocarpaceae s. lat.) богато представлены эндемическими родами и видами.

**Капское царство** (Capensis) — самое маленькое по площади, ограниченное южной оконечностью Африканского материка примерно южнее 35° ю.ш. В составе его флоры 7 небольших эндемических семейств: Грубиевые (Grubbiaceae), Роридуловые (Roridulaceae), Бруниевые (Bruniaceae), Пенэевые (Penaeaceae), Греевые (Greyiaceae), Гейссоломовые (Geissolomataceae) и Рециевые (Retziaceae) и множество своеобразных эндемических представителей семейств Аизоновых (Aizoaceae), Протейных (Proteaceae), Амариллисовых (Amaryllidaceae), Ирисовых (Iridaceae), Сложноцветных (Asteraceae), Вересковых (Ericaceae) и некоторых других.

**Голантарктическое царство** (Holantarctis) охватывает южную часть Южной Америки, Новую Зеландию, острова южнее 40° ю.ш. (кроме Тасмании) и отдельные участки побережья Антарктиды. Флора этого царства проявляет неожиданное для столь сильно фрагментированной территории единство. Поэтому в его пределах не выделяют подцарств в отличие от голарктического и палеотропического царств со значительно менее фрагментарными территориями. Специфику голантарктическому царству придают в первую очередь 10 моно- и олиготипных семейств: Лакторисовые (Lactoridaceae), Гекторелловые (Hectorellaceae), Франкоевые (Francoaceae), Галофитовые (Halophytaceae) и другие, а также значительный процент эндемических видов и родов из широко распространенных семейств Злаковые (Poaceae), Осоковые (Cyperaceae), Колокольчиковые (Campanulaceae), Сложноцветные (Asteraceae) и др. Для северных районов этого царства типичны разнообразные араукарии (*Araucaria*), антарктические буки (*Nothofagus*), лютики (*Ranunculus*), ситники (*Juncus*) и др.

# ГЛАВА 6
# ОСНОВЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

## 6.1. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША И ЖИЗНЕННАЯ СТРАТЕГИЯ

Любой вид может устойчиво существовать в условиях, не выходящих за пределы его толерантности. Все эти условия обозначают как факторы внешней среды, среди которых различают *ресурсы* (свет, питательные вещества) и *нересурсные факторы* (температура, опылители, распространители диаспор). Важное значение имеет также организация растения, в значительной мере предопределяющая доступность ресурсов. Так, растения не имеют ферментных систем для усвоения молекулярного азота. Поэтому он им недоступен, несмотря на высокое содержание в окружающей среде. Мелким растениям недоступны ресурсы глубоких слоев почвы и т.д. Диапазоны всех факторов среды в границах толерантности вида называют его *фундаментальной экологической нишей*. Объем фундаментальной экологической ниши предопределяет разнообразие биотопов, которые потенциально способны заселять особи конкретного вида.

В природе особи любого вида вынуждены делить биотоп с особями других видов, фундаментальные экологические ниши которых в той или иной степени перекрываются фундаментальной нишей этого вида. Перекрывание ниш вызывает конкуренцию между видами, которая приводит к ограничению фундаментальной экологической ниши, к сужению ее до *реализованной экологической ниши* (рис. 282). Вследствие этого вид не встречается в ряде потенциально доступных ему биотопов[1]. Именно этим обусловлено отсутствие в естественных местообитаниях множества растений, успешно культивируемых в тех же регионах в открытом грунте в ботанических садах и парках.

У всех современных растений, свободноживущие гаметофиты и спорофиты которых сильно различаются, а также у ряда семенных растений, особенно древесных, требования к среде (пределы толерантности) в ходе жизненного цикла резко меняются. Например, гаметофиты некоторых папоротникообразных, в отличие от их автотрофных спорофитов, подземные и микотрофные. В таких случаях правомерно говорить о смене экологической ниши. Нишу, которую занимают более эфемерное поколение или особи на ранних стадиях развития, называют *регенерационной нишей*.

Экологические ниши видов одного рода в совокупности составляют *адаптивную зону* этого рода. Аналогично можно выделять адаптивные зоны семейства, порядка, класса и т.д. В общем случае таксоны более высокого ранга имеют более широкие адаптивные зоны, чем таксоны низшего ранга, но менее четко отграниченные от адаптивных зон других таксонов того же ранга.

---

[1] Конкуренция возникает и между особями одного вида, но она приводит не к ограничению экологической ниши вида, а к микроэволюционным процессам.

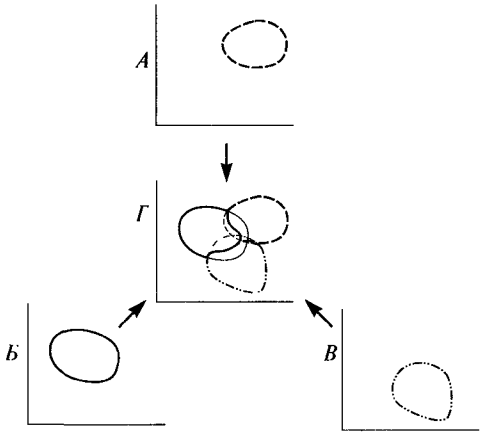



Рис. 282. Фундаментальные (*А — В*) и реализованные (*Г*) ниши трех видов (ориг.)

Сосуществование растений разных видов в разных реализованных нишах обусловлено спецификой использования ими ресурсов окружающей среды.

*Виоленты* приспособлены эксплуатировать стабильные биотопы с обильными ресурсами и благоприятными значениями нересурсных факторов. В таких условиях они проявляют высокую конкурентоспособность, потребляя основную часть ресурсов биотопа. Их реализованная ниша по объему близка к фундаментальной нише. В то же время бедность ресурсами, неблагоприятные значения нересурсных факторов внешней среды, частые и глубокие ее нарушения резко ослабляют жизнеспособность виолентов, и в таких условиях они не выживают.

*Патиенты* в условиях стресса проявляют высокую конкурентоспособность, но при его ослаблении легко сдают позиции виолентам. В то же время ослабление стресса в отсутствие виолентов благотворно сказывается на развитии и росте патиентов. Это означает, что их реализованная экологическая ниша у́же фундаментальной.

*Эксплеренты* сходны с виолентами в том, что могут существовать только в благоприятных условиях среды при хорошей обеспеченности ресурсами, но в отличие от виолентов они слабые конкуренты. Соответственно эксплеренты замещают виолентов после сильного нарушения местообитания и занимают его до тех пор, пока там не появится новое поколение виолента/ов. Из-за низкой конкурентоспособности реализованные ниши эксплерентов существенно у́же их фундаментальных ниш. Эксплеренты формировались под действием *r-отбора*, направленного на увеличение числа потомков при низкой выживаемости отдельных особей. Поэтому большинство эксплерентов — растения недолговечные, расходующие весьма значительную часть извлекаемых из среды ресурсов на производство большого числа диаспор, приспособленных к распространению на большие расстояния. Благодаря этому определенное число диаспор всегда попадает в места, временно свободные от виолентов. Кроме того, прорастание диаспор одной репродукции нередко растягивается на годы и десятки лет. Вследствие этого в почве возникает и поддерживается *банк* жизнеспособных, но покоящихся *диаспор* (семенной банк у семенных растений), который позволяет эксплерентам сохраниться во время господства в данном месте виолента до очередного нарушения местообитания, уничтожающего виолента.

Степень проявления той или иной первичной стратегии зависит не только от природы конкретного вида, но и от свойств сосуществующих с ним видов. В частности, кислица (*Oxalis acetosella*) ведет себя как типичный патиент под пологом елового леса, но ярко проявляет черты виолентности по отношению к обитающим там же напочвенным мхам.

## 6.2. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Благодаря разнообразию вторичных жизненных стратегий растения многих видов способны совместно существовать на определенных территориях. Однако долговременное существование одних только растений было бы невозможным, так как они совместными усилиями довольно быстро исчерпали бы необходимые им для жизни $CO_2$ и минеральные вещества и отравились бы выделяемым в ходе фотосинтеза $O_2$. Поэтому жизнь растительного мира в природе поддерживают *гетеротрофы*, которые, потребляя живые (*консументы*-фитофаги) или отмершие (*редуценты*-сапротрофы) растения либо их части, утилизируют создаваемую растениями органику, окисляя ее кислородом до низкомолекулярных веществ и регенерируя $CO_2$. Таким путем устанавливается круговорот важнейших для жизнедеятельности *биогенных* элементов, в котором опосредующую роль выполняют гидросфера, атмосфера и поверхностная часть литосферы Земли (биокосные тела). Достаточно полный круговорот биогенных элементов осуществляет биосфера в целом.

Неоднородность биосферы соответствует разнообразию условий в разных местах Земли и разнообразию населяющих их авто- и гетеротрофов. Поэтому в пределах биосферы выделяют разномасштабные экосистемы, в которых осуществляется специфически организованный в большей или меньшей степени замкнутый в цикл оборот биогенных элементов. В наземных экосистемах и на мелководьях пресноводных водоемов наиболее заметный компонент экосистем — высшие растения. Они не только почти целиком обеспечивают такие экосистемы органическим веществом и энергией, но и пространственно структурируют их. Вследствие этого совокупность высших растений, населяющих сушу и мелководья водоемов, часто анализируют отдельно от остальных компонентов экосистем. Эту совокупность обозначают как *растительность*, или растительный покров[1].

Хотя выделение растительного покрова как особого объекта изучения методически и дидактически оправдано (применительно к наземным и пресноводным экосистемам), никогда нельзя забывать, что это — лишь один из компонентов экосистемы. В силу этого многие особенности строения и функционирования растительности невозможно адекватно понять, если игнорировать другие компоненты экосистем.

### 6.2.1. Структура растительности

Различают вертикальную и горизонтальную структуру растительного покрова.

Вертикальная структура выражена в форме *ярусности* (рис. 283). Ярусность проявляется в том, что основная масса листвы у растений разных сосуществующих видов располагается на разной высоте. Этой хорошо заметной над-

[1] В морях также встречаются участки, заселенные крупными водорослями и местами единичными видами высших растений. Однако их вклад в обеспечение морских экосистем вещественно-энергетическими ресурсами существенно меньше, а структурирующая роль в целом незначительна. Поэтому практика изучения растительного покрова морей не получила развития.

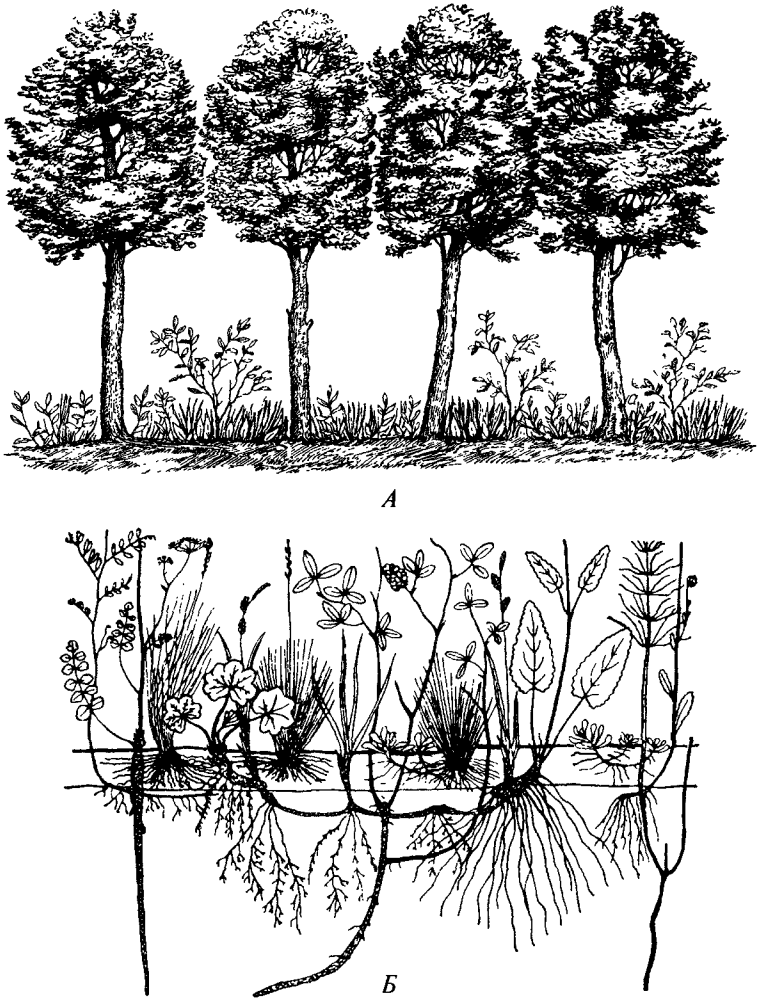



Рис. 283. Ярусность растительности (по П.Д.Ярошенко, 1953; В.В.Алехину, 1950): *А* — схема ярусов в лесу умеренной климатической зоны; *Б* – ярусность корневых систем на лугу

земной ярусности крон и побеговых систем соответствует скрытая в земле ярусность корневых систем. При этом наиболее высокие растения, как правило, имеют и наиболее глубоко проникающие корни, а чем ниже растение, тем более поверхностна его корневая система. Ярусность представляет собой один из способов дифференциации экологических ниш разных видов растений.

Горизонтальная структура растительности (рис. 284) проявляется в том, что на разных участках преобладают растения разных видов и/или отсутствуют растения каких-либо видов, встречающиеся по соседству. Причины горизонтальной неоднородности растительного покрова бывают разными. В том случае, если она вызвана исходными различиями абиотических факторов среды

(влажность, химический состав субстрата, термический режим и т.п.), говорят о *комплексности* растительности. Неоднородность растительности, обусловленную отмиранием крупных растений в силу разных причин, случайным разносом диаспор, вегетативной подвижностью/неподвижностью растений и т.п., называют *мозаичностью*. Масштаб мозаичности варьирует в широких пределах.

Несмотря на горизонтальную и вертикальную неоднородность растительности, в ней обычно различимы отдельные участки, имеющие специфический облик. Они кажутся довольно однородными на фоне других подобного рода участков. Такие выглядящие однородными участки растительности существенно различаются по своей природе.

В некоторых случаях однородный участок растительности представляет собой *заросль* растений одного вида высших растений (рис. 285). Такие одновиловые заросли образует виоленты, которые в определенных условиях оказываются настолько мощными конкурентами, что полностью подавляют другие высшие растения, перехватывая все доступные ресурсы. Примерами могут служить заросли тростника (*Fragmites australis*) в плавнях или ели обыкновенной (*Picea abies*) в лесной зоне (так называемые мертвопокровные ельники). Одновидовые заросли могут образовывать и патиенты, например, ризофора (*Rhizophora mangle*) в тропической мангро́ве (см. рис. 289) или виды

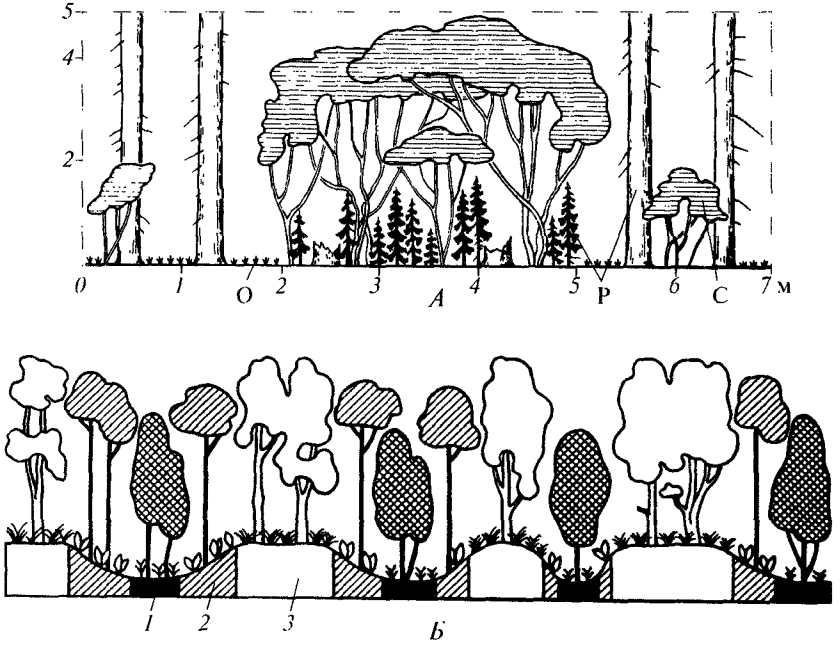



Рис. 284. Горизонтальная структура растительности (по С. М. Разумовскому, 1981):

*А* — мозаичность орешниково-елового диаспорического субклимакса; *Б* — комплексность дубово-ольхово-осинового леса; С — *Corylus avellana*: О — *Oxalis acetosella*: Р — *Picea abies*; *1* — ассоциации *Alnus incana*— *Stellaria holostea*, *2* — *Populus tremula*— *Convallaria majalis*, *3* — *Quercus robur*— *Carex pilosa*

солероса (*Salicornia*) на литоралях северных морей и по берегам внутриконтинентальных соленых водоемов. Причина появления таких зарослей состоит в том, что на соответствующей территории нет других видов, приспособленных к экстремальному значению определенного фактора внешней среды. Возможно встретить и одновидовые заросли эксплерентов. Так, на песчаных субстратах насыпей дорог, пустырей развиваются заросли щирицы белой (*Amaranthus albus*), мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*) или якорцев (*Tribulus terrestris*). Одновидовые заросли эксплерентов появляются потому, что на такие участки случайно попадают диаспоры только одного вида. В отличие от одновидовых зарослей виолентов и патиентов заросли эксплерентов недолговечны.

Общую черту любых зарослей составляет слабая пространственная структурированность. Хотя отдельные особи или надземные побеги длиннокорневищных растений располагаются неравномерно, выявить четкую мозаичность не удается. Заросли виолентов одновозрастны, причем размерные различия растений в них невелики и все они располагаются в одном ярусе. Заросли патиентов бывают как одновозрастными (*Salicornia*), так и разновозрастными (*Rhizophora*), особи в них заметно различаются высотой, но не составляют четких ярусов. Заросли эксплерентов практически одновозрастны, особи в них часто очень сильно различаются размерами в зависимости от обеспеченности ресурсами, но различить ярусы не удается и в этих зарослях.

Значительно более распространены относительно однородные участки растительности из особей нескольких видов. Они формируются в двух случаях.

Растения видов, у которых преобладают элементы S- и/или R-стратегий, слабо преобразуют среду. При совместном произрастании растений таких видов возникают растительные *группировки*. Между растениями группировки может возникнуть острая конкуренция, но она не приведет к дифференциации экологических ниш. Растения в группировке приспособлены не столько к сосуще-

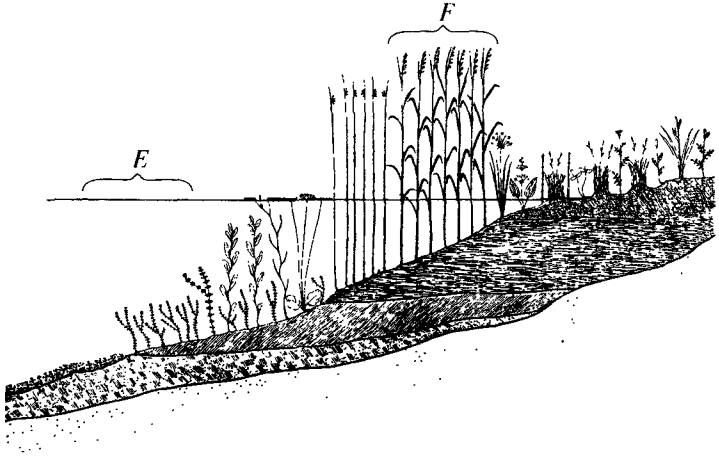



Рис. 285. Пояса пресноводной и околоводной растительности (по Г. Вальтеру, 1968):
*F* — заросль виолента тростника (*Fragmites australis*); *E* — заросль патиента элодеи канадской (*Elodea canadensis*)

ствованию друг с другом, сколько к особенностям биотопа. В группировке обычно какой-либо вид преобладает над другими по численности и/или биомассе особей. Такой вид называют *доминантом*. Какой вид и в какой степени будет доминировать в конкретном местообитании, зависит в основном от случайных причин и сильно варьирует от участка к участку группировки. Мозаичность группировок также случайным образом варьирует в широких пределах. Во многих группировках растения закономерно различаются по высоте побегов и глубине корневых систем, но ярусы часто размытые или вообще незаметны.

*Растительное сообщество*, или *фитоценоз*, отличается от группировки тем, что состоит из растений видов, коадаптированных к совместному существованию благодаря дифференциации своих экологических ниш. Среди таких видов особое значение имеет *эдификатор* — вид, в наибольшей степени преобразующий среду и тем самым определяющий условия жизни растений других видов сообщества. Степень коадаптации видов в сообществе различается. Эдификатор и наиболее тесно коадаптированные с ним виды — *ценофилы* — составляют основу сообщества и в ненарушенных сообществах всегда присутствуют в полном наборе. В сообществе доминируют ценофильные виды. Наряду с ними встречаются — главным образом в пограничной зоне между сообществами и в местах слабых нарушений сообщества — менее тесно связанные с ними сопутствующие виды, проявляющие определенную степень *ценофобности*. Их состав может варьировать в разных участках, занятых сообществом. Наименее ценофобные виды, закономерно встречаясь в сообществе, отражают специфику внешней среды сообщества (*виды-индикаторы*). Более ценофобные виды обитают в группировках и лишь случайно проникают в сообщества в связи с их нарушениями. Чем обильнее в сообществе растения ценофобных видов, тем сильнее нарушено это сообщество.

Растительным сообществам свойственна мозаичность, отражающая особенности жизненного цикла и возобновления доминантов, в первую очередь эдификатора. В большинстве сообществ хорошо заметны ярусы, причем в каждом ярусе имеется собственный доминант. Эдификатор, как правило, доминирует в верхнем ярусе.

Наряду с этими — типичными — растительными сообществами существуют и такие, в которых средообразующую роль играют животные. Например, своеобразными «эдификаторами» степей и прерий являются крупные зеленоядные грызуны, копытные и прямокрылые, а «эдификаторами» некоторых типов саванн — копытные и хоботные.

### 6.2.2. Классификация растительности

В единообразных по облику участках растительности возможно распознать устойчивые сочетания видов, которые встречаются во всех единообразных местообитаниях. Такие сочетания видов называют *ассоциациями*. Число видов в разных ассоциациях различно. Для обозначения ассоциаций разработан специальный кодекс номенклатуры, согласно которому название ассоциации составляют перечислением названий основных ее видов с заменой окончания родового названия последнего в перечне вида на -etum: Arrhenatheretum,

Quercetum pubescentis, Fagetum, Aegopodio podagrariae — Tilietum cordatae и т.д.

С основными видами ассоциации могут устойчиво сочетаться и другие виды, которые, однако, встречаются не на всей территории, занятой ассоциацией, а только на части территории с несколько отличающимися условиями. Такие виды как раз и указывают на особые условия. По этим *дифференцирующим* видам ассоциации подразделяют на субассоциации, а те, в свою очередь, на варианты. Для обозначения субассоциации к названию ассоциации добавляют название дифференцирующего вида с заменой окончания его родового названия на -etosum, например, Aegopodio podagrariae — Tilietum cordatae pulmonarietosum dacicae. В названии варианта используют родовое название дифференцирующего вида или добавляют к названию ассоциации слово typica: Arrhenatherietum brizetosum typica или Salvia-тип Arrhenatherietum brizetosum.

По наличию сходных основных видов ассоциации объединяют в союз, номенклатурным признаком которого служит замена окончания родового названия общего вида на -ion — Aconito septentrionalis — Tilion cordatae, Arrhenatherion и т.п. Союзы объединяют в порядки, а порядки — в классы, заменяя окончания родовых названий соответственно на -etalia (порядки Arrhenatheretalia, Fagetalia sylvaticae и др.) и -etea (классы Molinio — Arrhenatheretea, Querco — Fagetea и др.).

**Типовые окончания названий синтаксонов**

| **Ранг** | **Окончание** |
|---|---|
| Вариант | typica или ***-тип |
| Субассоциация | -etosum |
| Ассоциация | -etum |
| Союз | -ion |
| Порядок | -etalia |
| Класс | -etea |

Описанные классификационные единицы растительного покрова называют *синтаксонами* (*эколого-*)*флористической классификации* растительности. Эта классификация универсальна, так как одинаково пригодна и для классифицирования растительных сообществ, и для классифицирования растительных группировок. Следует, однако, помнить, что устойчивость флористического состава группировок обусловлена внешней по отношению к растительности причиной, тогда как постоянство видового состава сообществ поддерживают их эдификаторы. Поэтому ассоциации и синтаксоны других рангов, выделяемые в растительных сообществах и группировках, строго говоря, не сопоставимы (подобно тому, как не сопоставимы семейства моллюсков и цветковых растений).

В *доминантной классификации* растительности ассоциации выделяют по доминантам, а остальные виды не учитывают, несмотря на их постоянную встречаемость в ассоциации. В этой классификации нет четко разработанных правил номенклатуры, и ассоциации обычно называют простым перечислением доминантов ярусов, начиная с верхнего, например, Pinus sylvestris — Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi. Ассоциации, в которых доминан-

ты верхнего яруса представлены одним и тем же видом, объединяют в *группу ассоциаций*. Ассоциации и группы ассоциаций, доминанты верхних ярусов которых представлены видами одного рода, относят к одной формации. Так, леса из ели обыкновенной (*Picea abies*) в Европе и из ели аянской (*Picea jezoensis*) в Приохотье относят к формации ельников. По габитуальному сходству доминантов верхних ярусов выделяют группы формаций. Например, все ельники, пихтарники и леса из тсуги, эдификаторы которых — хвойные деревья, сильно затеняющие нижние ярусы, объединяют в группу формаций «темнохвойные леса». Группы формаций, доминанты верхних ярусов которых имеют одинаковые жизненные формы, относят к одному типу растительности, или *биому*.

Доминантная классификация растительности в сущности не применима к растительным группировкам и с большой долей условности приложима к сообществам, обусловленным деятельностью фитофагов вследствие непостоянства доминирования растений слагающих их видов. Однако она позволяет отразить глубокое сходство структуры и динамики групп формаций и биомов, полностью скрываемую флористической классификацией. Так, сходство по многим признакам амазонских, конголезских и новогвинейских лесов отражено в их принадлежности к одному биому дождевых тропических лесов, тогда как трудно даже заподозрить какое бы то ни было сходство между ними, если руководствоваться флористической классификацией.

Ассоциации, как бы их ни выделяли, в природе представлены *парцеллами*, занимающими определенную территорию. Размер парцелл соответствует площади действия фактора, определяющего состав ассоциации. Размеры парцелл группировок, обусловленные абиотическими факторами, варьируют от квадратных метров до многих тысяч квадратных метров, а их границы бывают как достаточно резкими, так и весьма размытыми в зависимости от того, насколько резко изменяются значения этих факторов. Например, парцелла зарастающего оползня достаточно резко отграничена от окружающих парцелл, а парцеллы ассоциаций галофитов отграничены друг от друга и от парцелл гликофитов очень нерезко соответственно плавному градиенту концентрации солей в субстрате. Парцеллы ассоциаций, обусловленные деятельностью фитофагов, особенно крупными позвоночными, также велики и нерезко отграничены от соседних парцелл других ассоциаций. В обоих случаях замечаемая неоднородность растительности представляет собой чаще всего внутрипарцеллярную мозаичность.

Размеры парцелл ассоциаций, организованных влиянием эдификатора, соответствуют площади его средообразующего влияния. В гумидных

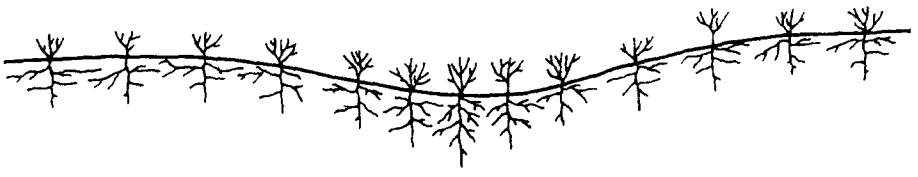


Рис. 286. Сомкнутость растительного сообщества пустыни (по Г. Вальтеру, 1962).
Сообщество не сомкнуто в области побеговых систем, но сомкнуто в области корневых систем

биотопах, где проекции крон и корневых систем близки по размерам, эта площадь примерно равна или незначительно превышает площадь проекции кроны растения-эдификатора. В аридных биотопах размер парцелл соответствует площади, занятой корневой системой эдификатора и может существенно превышать площадь проекции его кроны (рис. 286). Однако во всех случаях площадь парцелл не превышают 10—30 м$^2$ и имеет довольно четкие границы. Воспринимаемая нами пространственная неоднородность растительности, организованная эдификаторами, — это мозаика парцелл разных ассоциаций.

Границы парцелл, даже самые четкие, всегда представляют собой не линии, а переходные зоны. Это обусловлено значительно меньшей целостностью ассоциаций, чем организмов, четко отграниченных от окружающей их среды, в том числе и друг от друга.

### 6.2.3. Динамика растительности

Во временной динамике растительности выделяют легкообратимые *флуктуации* и необратимые изменения, включающие сукцессии, экзогенные изменения и эволюцию сообществ.

Наиболее краткосрочны *сезонные флуктуации*, обусловленные тем, что растения разных видов развиваются в разные периоды вегетационного сезона. Например, эфемероиды широколиственных лесов начинают вегетировать в самом начале сезона и практически заканчивают активную жизнедеятельность ко времени вступления в вегетацию остальных лесных растений. Сезонные флуктуации — это один из способов дифференциации экологических ниш растений разных видов, позволяющий сосуществовать в одном сообществе большему числу видов и более полно использовать ресурсы среды обитания.

*Разногодичные флуктуации* проявляются в изменении доминирования видов в растительных группировках и сообществах, обусловленных деятельностью фитофагов. Эти изменения вызываются колебаниями условий абиотической среды, прежде всего погоды, и колебаниями пресса фитофагов на отдельные виды сообщества. В ходе таких флуктуаций облик растительности порой меняется весьма сильно, но ее состав и структура по существу постоянны.

*Сукцессии* растительности имеют *эндогенную* природу, отражая степень несбалансированности круговорота биогенных элементов в экосистеме. Вследствие дисбаланса местообитание со временем становится непригодным для населяющей его ассоциации, которую закономерно сменяет другая (в ее парцеллах дисбаланс биогенных элементов уменьшен). В дальнейшем ее сменит следующая ассоциация, обеспечивающая еще бóльшую сбалансированность круговорота биогенных элементов.

Последовательность ассоциаций, закономерно сменяющих друг друга под действием эндогенной причины, называют *серией*, или сукцессионным рядом. В отсутствие помех серия завершается *климаксным сообществом* (климаксом), которое соответствует максимально полному балансу биогенных элементов, возможному в данном регионе Земли при данном климате.

В климаксном сообществе более нет причин для эндогенной смены растительности. Однако это не означает ее постоянства по достижении климакса. Изменения продолжаются под действием *экзогенных* причин. Даже в самых благоприятных условиях наступает предел жизни эдификатора. Отмирание каждого эдификатора приводит к появлению лакуны, или *окна*, в соответствующем ярусе, что нарушает условия существования растений других ярусов. Еще бóльшие нарушения могут вызвать погодные катаклизмы, пожары, эпифитотии. При небольших нарушениях растительность восстанавливается без глубоких изменений структуры, и процесс напоминает разногодичные флуктуации, только более растянутые во времени. Более глубокие нарушения запускают сукцессию.

Почва под растительным сообществом играет огромную роль в круговороте биогенных элементов, являясь мощным буфером. Если в ходе нарушения почва сохраняется, то сукцессия проходит по типу *демутации* и сравнительно быстро — за несколько десятилетий — восстанавливает климаксное сообщество. При разрушении почвы сукцессия идет по типу *экогенеза* и растягивается на сотни лет. Демутации и экогенез включают разные специфические серии ассоциаций. В ходе сукцессий исходные различия между местообитаниями сглаживаются, вследствие чего разные серии приводят к одному и тому же климаксному сообществу.

Таким образом, растительности свойственна *динамическая устойчивость*, которая проявляется не в ее мощном противодействии экзогенным нарушениям, а в закономерном восстановлении после нарушения. Восстановление растительности возможно потому, что в ходе эволюции в каждом регионе возникает определенный набор сериальных ассоциаций, соответствующий характерным для него типам нарушений и в совокупности составляющий *сукцессионную систему* региона. Пространственное размещение ассоциаций сукцессионной системы постоянно меняется соответственно динамике нарушений и ходу восстановительных сукцессий.

Ассоциации сукцессионной системы сложены наиболее тесно коадаптированными ценофильными видами, составляющими меньшую часть флоры региона. Остальные — ценофобные — виды приурочены к границам между парцеллами разных ассоциаций сукцессионной системы или к участкам глубоких нарушений растительности, где они формируют пионерные растительные группировки.

Один и тот же ценофильный вид может быть компонентом разных ассоциаций одной серии или ассоциаций разных серий. Например, ель европейская (*Picea abies*) в Московском геоботаническом районе входит в состав ассоциаций Picea abies — Carex digitata, Picea abies — Oxalis acetosella и Picea abies — Carex pilosa демутационной серии климакса, а также ассоциации Picea abies — Majanthemum bifolium мезотрофной гидросерии и ассоциации Picea abies — Hylocomium splendens олиготрофной гидросерии. Более того, одно растение ценофильного вида обычно сменяет ассоциации, так как начинает жизнь в одной, предшествующей ассоциации, а завершает в другой, последующей за той, компонентом которой этот вид является. Например, в Московском районе в одной из демутационных серий евтрофной гидросерии береза пушистая (*Betula pubescens*) поселяется в парцеллах ассоциации Populus tremula — Convallaria majalis, а завершает жизнь в ассоциации Picea abies — Majanthemum

bifolium. Ценофильные растения ассоциаций поздних стадий сукцессии, как правило, долговечнее растений ранних ее стадий[1]. Поэтому скорость сукцессионной смены ассоциаций в типе снижается по мере приближения к климаксному сообществу.

Вхождение одного вида в разные ассоциации сукцессионной системы и смена отдельными растениями ассоциаций в течение своей жизни показывают, что выявлять ассоциации следует не по совместному нахождению растений разных видов, а по особенностям изменения видового состава растительности в ходе сукцессии.

Эффект разных экзогенных воздействий, вызывающих изменения растительности, во всех случаях одинаков: они нарушают ход сукцессии, возвращая ее к более ранней стадии. Регулярно повторяющиеся нарушения, возвращая сукцессию к определенной стадии, превращают эту стадию в терминальную для сукцессионной системы, хотя в ней и не достигнут баланс биогенных элементов. Такие экзогенно стабилизированные сообщества называют *субклимаксными*.

*Эдафический субклимакс* обусловлен тем, что на территорию, занятую сообществом, устойчиво поступает избыточное количество биогенных элементов или, наоборот, с этой территории происходит стабильный их вынос. Пример такого сообщества — тростниковые (*Fragmites australis*) плавни в устьях рек, представляющие пионерную стадию евтрофной гидросерии. Их стабильность обусловлена непрерывным выносом органического материала рекой.

*Пирогенный субклимакс* обусловлен регулярно повторяющимися пожарами. В этих сообществах растения производят значительно больше органики, чем могут утилизировать фитофаги и сапротрофы. В результате накапливается ветошь, периодически выгорающая. Во время пожара выгорает и растительность, после чего начинается восстановительная сукцессия. Многие типичные растения таких пирогенных сообществ (в частности, австралийские виды протейных — Proteaceae и миртовых — Myrtaceae) возобновляются только на пожарищах, избавленные огнем от конкуренции с другими растениями. Их специфическая адаптация проявляется в том, что плоды вскрываются только под действием высокой температуры, высвобождая легкие семена, подхватываемые и разносимые мощными конвекционными потоками воздуха, всегда возникающими при пожарах. Другие растения пирогенных сообществ переживают пожары благодаря скрытым под землей почкам возобновления, характер-

---

[1] Интересное исключение представляют некоторые деревья дождевых тропических лесов, в частности, сейба (*Ceiba* sp.). Эти деревья быстро заселяют прогалины, возникающие в лесу и, соответственно, представляют собой компонент ассоциации ранней стадии сукцессии. В то же время это деревья долговечные, вырастающие в характерные для этого биома «megatrees», высоко выносящие свои кроны над пологом леса. Если учитывать только расположение растения на площади, то эти деревья следовало бы признать компонентом многих ассоциаций, вплоть до ассоциаций самых поздних стадий сукцессии. Однако, вынеся крону далеко за пределы древесного яруса, такое дерево оставляет в области активной жизнедеятельности лесных растений только ствол и основания скелетных корней — минимально метаболически активные части своего тела. Наиболее активные процессы жизнедеятельности дерева сосредоточены фактически за пределами лесного сообщества, т.е. растение по существу покидает лес по мере развития сукцессии, оставшись на месте, и лишь формально может быть причислено к какой-либо ассоциации.

ным не только для трав, но и для древесных форм. Очень многие растения пирогенных сообществ вырабатывают большое количество легко воспламеняющихся эфирных масел, что способствует быстрому распространению пожара и эффективно останавливает сукцессию на стадии, благоприятной для возобновления этих растений.

Особый тип субклимаксных сообществ представляют *диаспорические субклимаксы*, возникающие в результате отсутствия диаспор эдификатора/ов ассоциаций поздних стадий сукцессионной системы. Например, в некоторых районах верховьев Днепра на обширных территориях нет дуба черешчатого (*Quercus robur*) и осоки волосистой (*Carex pilosa*), представляющих собой соответственно эдификатор и доминант травяного яруса. Поэтому вместо типовой демутационной серии Picea abies — Oxalis acetosella → Picea abies — Corylus avellana — Carex pilosa → Quercus robur — Corylus avellana — Carex pilosa после отмирания ели возникает лещиновый лес (ассоциация Corylus avellana — Oxalis acetosella), под пологом которого вновь возобновляется ель (см. рис. 284, *А*). Когда ель перерастет лещину, последняя отмирает, и ельник восстанавливается.

Любая сукцессионная система функционирует в определенных, типичных для нее пределах значений факторов внешней среды и частоты и глубины нарушений. При выходе условий за эти пределы изменяется значительная часть межвидовых взаимодействий, что приводит к разрушению сукцессионной системы. Наиболее специализированные ценофилы вымирают, остальные становятся ценофобами и вместе с прежними ценофобами и иммигрантами формируют растительные группировки неустойчивого состава. При этом нередко активизируются гибридизационные процессы, что вместе с ослаблением ценотического контроля провоцирует микроэволюционные события и видообразование. Затем на этой весьма хаотичной основе начинает формироваться новая сукцессионная система, в ходе чего часть видов приобретает свойства ценофилов. Формирующиеся серии могут быть сходными с сериями прежней сукцессионной системы, в том числе включать те же виды, но они никогда не будут строго тождественны прежним. В результате через разрушение сукцессионной системы и появление новой произойдет *эволюционная перестройка* растительности.

## 6.3. ОСНОВНЫЕ БИОМЫ ЗЕМЛИ

Большинство биомов приурочено к определенной климатической зоне. Они составляют *зональную растительность* (рис. 287). Особенности климата могут быть модифицированы макро- и мезорельефом. В таких местах растительность отличается от зональной. Так, долины крупных рек, скальные стенки, крупные песчаные дюны, как правило, отличаются от прилегающих плакоров по температурному и влажностному режимам. В этих элементах рельефа нередко развиваются формации соседней климатической зоны, которые применительно к этим участкам называют *экстразональной растительностью*. Кроме того, есть еще растительные формации, не проявляющие четкой приуроченности к определенной климатической зоне и существующие в специфичных место-

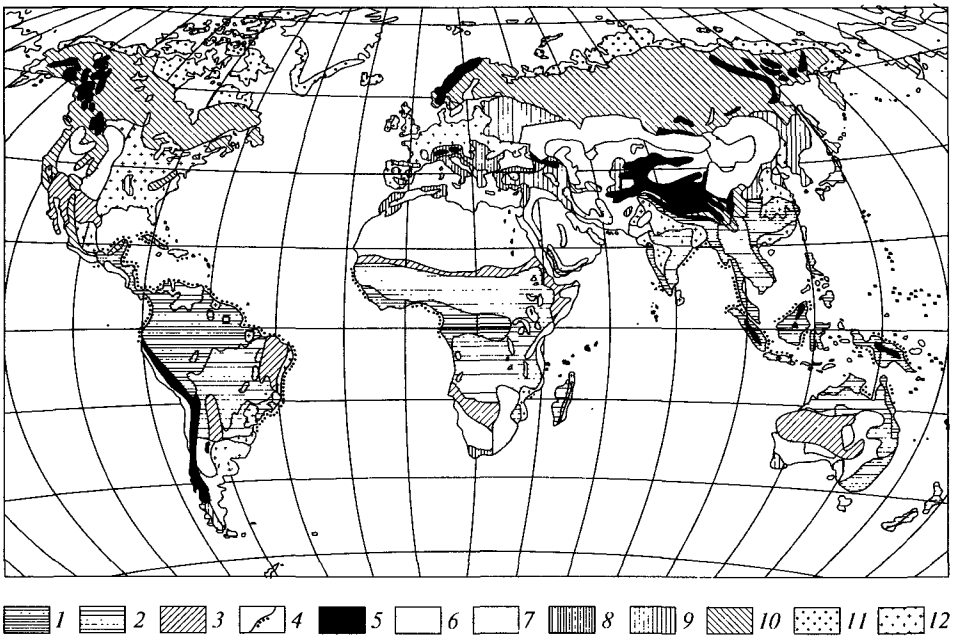



Рис. 287. Основные биомы Земли (по И. Шмитхюзену, 1966):

*1* — дождевые тропические леса; *2* — листопадные тропические леса и саванны; *3* — колючее редколесье и колючекустарниковые саванны; *4* — мангрова; *5* — высокогорные формации; *6* — полупустыни и пустыни; *7* — степи; *8* — склерофилльные леса; *9* — леса теплого умеренного пояса; *10* — борсальные хвойные леса; *11* — тундры; *12* — территории с практически полностью антропогенно измененной растительностью

обитаниях нескольких или даже многих зон. Такие формации классифицируют как азональную или *интразональную растительность.*

## 6.3.1. Дождевые тропические леса

Дождевые тропические леса почти целиком находятся в зоне экваториального климата и только небольшие их участки на наветренных склонах гор Антильских островов и Восточной Африки, а также по восточным побережьям Мексики, Бразилии, Мадагаскара и Австралии оказываются в зоне тропического климата, которая располагается примерно между 10° с.ш. и 10° ю.ш. Для нее характерны очень выровненные условия. Среднесуточные температуры находятся в пределах 24—28 °С при (ночных) минимумах около 20 °С и абсолютных (дневных) максимумах в 33—36 °С, что существенно превышает сезонные различия среднемесячных температур, достигающие всего 1—4 °С. Годовое количество осадков в среднем составляет 2 000—4 000 мм, но в некоторых районах в год выпадает 8 000—10 000 и даже 12 000 мм осадков. Осадки выпадают преимущественно в виде ежедневных мощных, но кратковременных послеполуденных ливней. При общей равномерности выпадения дождей характерны два их пика, каждый в течение 1—2 месяцев после стояния солнца в зените (зенитальные дожди). Практически ежедневные дожди на большей

части этой зоны обусловливают равномерно высокую влажность в течение всего года. В некоторых периферийных районах экваториальной зоны выражен сухой сезон, продолжающийся не более двух месяцев.

В разных регионах дождевые тропические леса сильно различаются флористически, но весьма однообразны по структуре. Всем им свойственно высокое видовое разнообразие, причем число видов древесных растений существенно превышает число видов трав. На 1 га леса можно встретить до 100 деревьев разных видов, причем в этом разнообразии, как правило, невозможно выделить доминирующую древесную породу. Поэтому дождевые тропические леса обычно описывают как *полидоминантные* (рис. 288). Исключение составляют лишь диптерокарповые леса Юго-Восточной Азии, где доминируют немногие виды семейства Dipterocarpaceae.

Кроны деревьев дождевого тропического леса располагаются на разной высоте. Часто таким лесам приписывают 4—5 ярусов древостоя, но правильнее говорить о едином древесном пологе в интервале высот от 6 до 40 м. Над этим пологом на 20—30 м возвышаются отдельные деревья, получившие очень точное английское название «megatrees». Хотя солнце круглый год высоко стоит над горизонтом, мощный полог крон деревьев создает столь густое затенение, что в ненарушенном лесу практически отсутствуют ярусы кустарников и трав. Растения этих жизненных форм обильно представлены на опушках, где они вместе с многочисленными лианами создают труднопроходимую полосу шириной в несколько метров. Лианы, хотя и не столь многочисленные, про-




Рис. 288. Профиль полидоминантного дождевого тропического леса в Нигерии (по Г. Вальтеру, 1962):

*Ab* — *Pausinystalia* sp.; *Ak* — неопределенный вид; *Eb* — *Casearia bridelioides*; *Ek* — *Lophira procera*; *Ep* — *Rinorea* cf. *dentata*; *Er* — *Picralima umbellata*; *Es* — *Diospyros confertifolia*; *Ip* — *Strombosia* sp.; *It* — *Strombosia pustulata*; *Od* — *Scottelia kamerunensis*; *Om* — *Rinorea* cf. *oblongifolia*; *Op* — *Xylopia quintasii*; *Os* — *Diospyros insculpta*; *Te* — *Casiaria* sp.; *Y* — *Parinarium* cf. *excelsa*

израстают и в глубине леса. Постоянно высокие температура и влажность позволяют развиваться множеству эпифитов из мохообразных и сосудистых растений, в том числе и очень своеобразным мхам, поселяющимся на листьях деревьев.

Полидоминантность большинства дождевых тропических лесов и слабо выраженная их ярусность обусловлены тем, что ключевую средообразующую роль в них играют не эдификаторы, а растительноядные муравьи и термиты.

Деревья дождевого тропического леса вечнозеленые, в большинстве случаев с крупными лопастными рассеченными или сложными листьями. У деревьев верхних ярусов листья часто толстые, кожистые, блестящие, т.е. проявляющие явные черты ксероморфной организации. К тому же листья многих растений дождевых тропических лесов крайне трудно отдают воду при их высушивании. Все эти особенности позволяют растениям переживать резкие суточные дефициты воды, обусловленные сильным разогревом листьев почти отвесно падающими солнечными лучами. Деревьям всех ярусов свойственно слабое ветвление (до 3—4 порядков), а некоторые и вообще не ветвятся, развивая огромные листья, функционально вполне заменяющие ветви.

Растения дождевого тропического леса вегетируют круглый год, однако и им свойственна периодичность роста и цветения, не совпадающая у разных видов. Как правило, у растений в году бывают 2—3 периода активного роста, между которыми рост останавливается, но растения не впадают в анабиоз и не формируют защитные почечные чешуи. Периоды цветения сильно растянуты, вследствие чего даже у растений одного вида цветение может приходиться на разные календарные сроки. Характерная черта дождевого тропического леса — преобладание зоофилии над анемофилией у растений всех ярусов, причем очень широко распространена орнитофилия. Встречается здесь и хироптерофилия (опыление летучими мышами). Среди более низких деревьев обычна каулифлория (развитие соцветий на стволе и крупных ветвях первого порядка).

Наряду с типичными дождевыми лесами на плакорах в специфических местообитаниях развиваются их особые варианты. Так, *периодически затопляемые* и *заболоченные* леса в долинах рек по флористическому составу отличаются от соседних лесов на плакоре: в них меньше доминирующих видов (среди которых выше доля пальм и гигантских бамбуков), тоньше полог древесных крон, меньше лиан, двудольные деревья часто имеют досковидные корни (см. рис. 83).

В мелководных морских лагунах и бухтах развивается *мангрова* — низкорослый лес из солеустойчивых видов, выдерживающих регулярные затопления морской водой во время приливов. Такой лес одноярусный, олиго- или монодоминантный, причем доминирующие виды различаются в зависимости от длительности и уровня погружения местообитания под воду (рис. 289). Деревья мангровы имеют мелкие сильно ксероморфные листья с железками, выделяющими соль, а многие их виды — ходульные корни, обеспечивающие надводное положение ветвей и листьев во время приливов (см. рис. 83). Некоторым деревьям мангровы свойственно прорастание семян в плодах, еще находящихся на материнском растении (см. рис. 271). Проростки развивают мощный тяжелый гипокотиль и, опадая с растения, втыкаются в ил, что предохраняет их от вымывания во время приливов и отливов и позволяет укорениться.

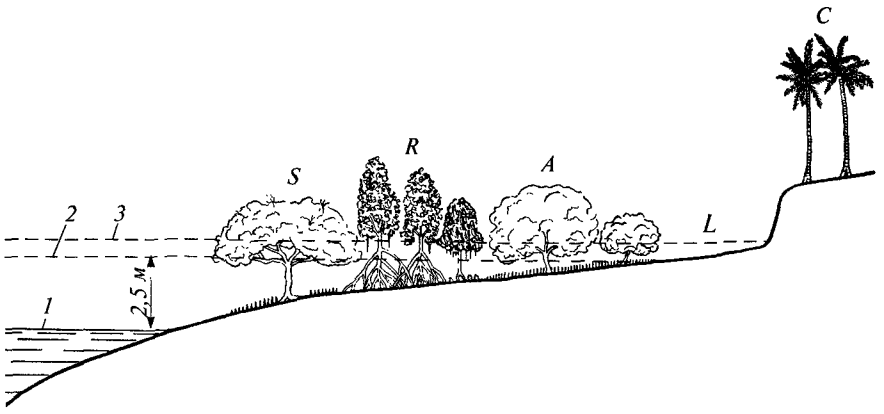



Рис. 289. Профиль мангровы (по Г. Вальтеру, 1962):

*L* — лишенная высших растений лагуна, заливаемая дважды в год; *A* — авиценния (*Avicennia* sp.); *C* — заросль кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*); *R* — ризофора (*Rhizophora* sp.); *S* — соннерация (*Sonneratia* sp.); *1* — уровень самого низкого отлива; *2* — уровень обычных приливов; *3* — уровень самых высоких приливов

Дождевые тропические леса развиты также в нижнем горном поясе до высоты 1 000—1 200 м над уровнем моря, где предел их распространению кладут низкие температуры. Эти *горные тропические* леса содержат меньшее число видов, чем равнинные, деревья значительно ниже (20 м и менее), толщина полога крон деревьев меньше, гигантские деревья (megatrees) совершенно отсутствуют, но появляются ярусы подлеска, в которых обильны бамбуки и древовидные папоротники, а также травяной ярус с разнообразными папоротникообразными. Лиан меньше, чем в равнинных лесах, зато чрезвычайно обильны и разнообразны эпифиты.

Дождевой тропический лес — очень тонко сбалансированная экосистема. Избыток влаги при постоянно высоких температурах обусловливает интенсивное химическое выветривание коренных пород, местами на глубину до 20 м, и развитие очень мощных латеритовых почв. Такие почвы формируются при промывном гидрологическом режиме, исключающем накопление в них легкорастворимых веществ. Поэтому для них характерно почти полное отсутствие биогенных элементов и гумуса. Биогенные элементы сохраняются в сообществе исключительно в телах живых существ, прежде всего в стволах деревьев. Для предотвращения выхода биогенных элементов в абиотическую среду в процессе эволюции сформировался очень эффективный механизм стремительной утилизации отмерших организмов, в первую очередь растений (так называемой *мортмассы*) многочисленными термитами, растительноядными муравьями и грибами. Вследствие этого в дождевом тропическом лесу не только не развиты почвенные горизонты, но и отсутствует подстилка.

Столь хорошо сбалансированный круговорот биогенных элементов обеспечивает высокую продуктивность дождевого тропического леса — одного из самых продуктивных сообществ Земли (до 200 т/га в год органического вещества), но одновременно и обусловливает его высокую уязвимость. Сведéние леса под сельскохозяйственные плантации, сплошные рубки или выжигание полностью нарушают механизм круговорота биогенных элементов. В результа-

те почва стремительно истощается, и на месте сведенных естественных влажных тропических лесов может появиться своеобразная пустыня, полностью лишенная высшей растительности и покрытая спекшейся почвенной коркой, сравнимой по прочности с застывшим цементом. В наиболее благоприятном случае развиваются *вторичные* леса из быстрорастущих видов деревьев, под пологом которых находятся густые заросли кустарников, переплетенных многочисленными, часто колючими лианами. В такие джунгли очень медленно вселяются растения девственного влажного леса, но пока ученые не знают, возможно ли полное восстановление естественного влажного тропического леса на месте джунглей.

## 6.3.2. Листопадные тропические леса

Эти леса развиты в зонах тропического климата, в наиболее типичном случае располагающиеся двумя поясами к северу и югу от экваториальной зоны, доходя до 25° северной и южной широты, но в Центральной и Восточной Африке ее северный и южный пояса соединяются, а экваториальная климатическая зона отсутствует. В областях этой зоны, примыкающих к зоне экваториального климата, средние температуры высоки и мало меняются в течение года (25—30 °С). По мере удаления от экваториальной зоны все более заметным становится различие среднесуточных температур холодного и жаркого сезонов, доходящее до крайних значений почти в 30 °С (соответственно 14—15 °С зимой и 40—43 °С летом). Во многих областях раз в несколько десятков лет температура опускается до 0 °С и даже случаются заморозки.

Годовое количество осадков, выпадающих в виде дождей, в большинстве районов составляет 700—1 200 мм, но может быть как значительно ниже (300—500 мм), так и выше (2 000—2 500 мм). В любом случае осадки выпадают в течение года неравномерно: сезон дождей, приносимых летним муссоном, сменяется сезоном зимней засухи, продолжающейся от 2 до 8 месяцев, причем в некоторых местах дожди совершенно не выпадают в течение 1—2 месяцев.

Сезон дождей приходится на время высокого стояния солнца над горизонтом, но обычно он не является самым теплым временем года. Как максимальные, так и минимальные температуры приходятся на разные сроки сухого сезона.

Биом листопадных тропических лесов включает 3 основные группы формаций.

*Муссоновые* леса развиты в той части зоны тропического климата, где сухой сезон не превышает 5 месяцев в году: Индокитай, Малакка, Ява и ряд островов Зондского архипелага, Западные и Восточные Гаты в Индии, тихоокеанское побережье Центральной Америки, Венесуэла и Колумбия, Северная и Северо-Восточная Австралия, Центральная Бразилия, юг Судана, Восточная Нигерия, Камерун, Гана, отдельные области Эфиопии, Танзании, Мозамбика, внутренние районы Мадагаскара.

В наиболее влажной части этой зоны развиты полувечнозеленые леса, в которых деревья верхнего яруса сбрасывают листья в сухой летний сезон, а более низкие деревья и кустарники сохраняют листву в течение всего года.

В более сухих местах деревья всех ярусов в сухой сезон листья сбрасывают. Муссоновые леса олиго- или монодоминантные, флористически сильно отличаются от влажных тропических лесов, но по структуре леса обоих типов довольно сходны. В муссоновых лесах также существует слабо дифференцированный на ярусы полог крон на высоте от 8 до 35 м, однако гигантских деревьев (megatrees) нет. Периодический листопад приводит к значительному осветлению под пологом леса, вследствие чего в муссоновых лесах хорошо развит кустарниковый ярус и травяной покров, в сложении которого основную роль играют злаки. В сухой сезон надземные органы большинства трав отмирают. Лианы довольно обычны, но все же менее обильны и разнообразны, чем в дождевых лесах, многие из них сбрасывают листья в сухой сезон. Эпифиты также менее разнообразны и обильны.

Четкая периодичность сухих и влажных сезонов обусловливает синхронность периодов вегетации растений разных видов. Деревьям муссоновых лесов свойственны закрытые почки, что предохраняет меристемы побегов от повреждения во время сухого сезона. Цветение большинства видов приурочено к началу периода дождей, хотя есть виды, цветущие именно в разгар сухого сезона. Большинство видов зоофильны.

Из-за длительных засушливых периодов муссоновые леса менее продуктивны, чем влажные тропические — всего около 30 т/га в год органического вещества. Однако почвы под ними более плодородны вследствие того, что в период засухи в них преобладают восходящие токи почвенных растворов, поднимающие к поверхности растворимые вещества, в том числе и биогенные. Благодаря этому в почвах накапливается небольшое количество гумуса, придающего им серый или желтоватый цвет.

*Ксерофильные*, или *саванновые*, леса (рис. 290) приурочены главным образом к районам тропического климата с сухим сезоном, продолжающимся 5—8 месяцев. Они наиболее развиты в Африке от Сенегала до Судана и на юг до Мозамбика, Анголы, Зимбабве и Намибии, в Западном Мадагаскаре, Северной Венесуэле, Юго-Восточной Бразилии и на юг до Северо-Восточной Аргентины, в Индостане и Бирме, во внутренних районах Северной Территории и в Западном и Среднем Квинсленде в Австралии.

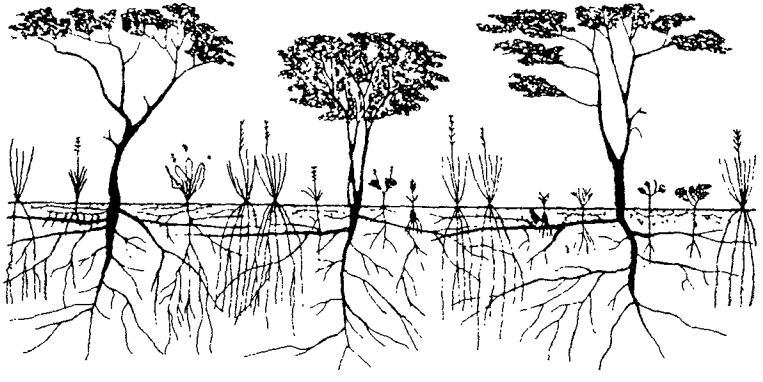


Рис. 290. Профиль саваннового леса (по Г. Вальтеру, 1962)

Это низкорослые (5—20 м), как правило, монодоминантные леса с единственным древесным ярусом. Подлесок развит только в некоторых типах саванновых лесов и состоит из листопадных и вечнозеленых колючих склерофильных и суккулентных кустарников. Во всех типах этих лесов имеется травяной ярус из злаков, среди которых растут отдельные крупнорозеточные исключительно жестколистные растения, главным образом из класса Однодольные. В сухой сезон надземные побеги злаков отмирают, а розеточные травы остаются зелеными. Лианы очень редки. Встречаются эпифиты.

Интересную особенность биологии большинства деревьев и кустарников этих лесов составляет то, что распускание листьев и цветение у них происходят в конце сухого сезона, еще до наступления периода дождей. В сухие сезоны ветошь трав и высохший опад деревьев время от времени выгорают. Развитие толстой пробки на стволах деревьев, а также специализированных клубнеобразных туберидиев с подземными почками возобновления у многих кустарников позволяют им переживать пожары. У трав почки возобновления также располагаются в почве (геофиты), что облегчает им выживание в сухие сезоны и во время пожаров.

*Колючее редколесье* представлено в областях с еще более континентальным климатом и сухим сезоном длительностью 7—10 месяцев: в Судане и некоторых областях Восточной Африки, в Восточном Перу, в Бразилии (штаты Мату-Гросу, Баия, Минас-Жераис), на подветренных склонах гор Антильских островов и Центральной Америки. Это очень разреженные низкорослые (до 10 м) заросли корявых обильно ветвящихся (до 6—8 порядков) деревьев и кустарников с некрупными, в большинстве случаев сильно колючими листьями. Некоторые варианты редколесий внешне напоминают фруктовые сады. Характерен довольно густой травяной покров, главный компонент которого — высокие (до 2 м) злаки. По-видимому, такие формации представляют собой пирогенные сообщества, длительно существующие благодаря частым пожарам.

Длительный сухой период и пожары препятствуют накоплению в почве гумуса, но интенсивные восходящие токи почвенной влаги в сухой сезон способствуют сохранению в верхних горизонтах почвы растворимых минеральных солей, причем в некоторых формациях на поверхности почвы образуются известковые и железосодержащие корки.

Сравнение динамики растительности в разных районах зоны тропического климата дает основания думать, что зональным типом здесь является муссоновый лес, а другие варианты сухих листопадных лесов представляют собой, вероятно, разные стадии регрессии зональной растительности, обусловленные пожарами, в значительной мере вызываемыми человеком, и чрезмерным прессом травоядных позвоночных. Саванновые леса и колючее редколесье постепенно переходят в саванны.

### 6.3.3. Саванны

Саванны приурочены к экваториальной и тропической климатическим зонам. В зависимости от особенностей увлажнения саванны сильно различаются флористически и в меньшей мере — обликом. Общую черту саванн составляют отдельно стоящие деревья, часто с зонтиковидной кроной, и мощно разви-

тый травяной покров, в котором безраздельно доминируют высокие злаки (рис. 291); в некоторых саваннах многочисленны колючие кустарники.

*Влажные саванны* развиваются в зоне дождевых тропических лесов, главным образом в регулярно затопляемых местах. Поэтому их обычно называют затопляемыми саваннами, хотя они есть и на незатопляемых территориях. Значительно шире распространены влажные саванны в зоне муссонного климата. Для влажных саванн характерны высокие (до 5 м) широколистные злаки, а деревья представлены видами тех же родов, что свойственны и муссоновым и саванновым лесам. Исключение составляют лишь влажные саванны Кубы, в которых древесный компонент представлен тропическими соснами (*Pinus*) и дубами (*Quercus*). Влажные саванны могут быть естественным типом растительности (возможно, одной из стадий сукцессионной системы), но большая их часть, несомненно, возникла вследствие деятельности человека, систематически раскорчевывавшего и выжигавшего леса для хозяйственных нужд.

*Сухие* саванны располагаются среди сухих листопадных тропических лесов, причем разграничить те и другие не всегда легко из-за того, что все различия сводятся по существу к большей, чем в лесу, разреженности древостоя при практически одинаковом флористическом составе этих растительных сообществ. Доминирующие злаки сухой саванны относительно низкорослы (0,5—1,5 м) и более узколистны, чем злаки влажной саванны.

Еще труднее разграничить сухие колючие редколесья и самые сухие саванны — *колючекустарниковые*, которым свойственна достаточно богатая флора колючих склерофитов и суккулентов, формирующих густые заросли высотой 1,5—4 м.

Хотя саванны представляют собой одну из самых распространенных и хорошо знакомых групп растительных формаций, их взаимоотношения с тропическими лесами разных типов еще не вполне ясны. Главный фактор, обусловливающий слабую облесенность саванн, скорее всего, не недостаток влаги как таковой, а обилие легко воспламеняющейся ветоши (мортмассы), создающее предпосылки для выгорания саванн в сухие сезоны. Дефицит влаги лишь замедляет процесс естественного восстановления растительности. Пожары в саваннах происходят и по естественным причинам, но очень часто это следствие сознательных или случайных действий людей. Кроме того, травоядные животные избирательно объедают молодой подрост деревьев, затрудняя их возобновление, а слоны к тому же валят взрослые деревья, чтобы добраться до их листвы. Пресс травоядных животных на растительный покров саванн

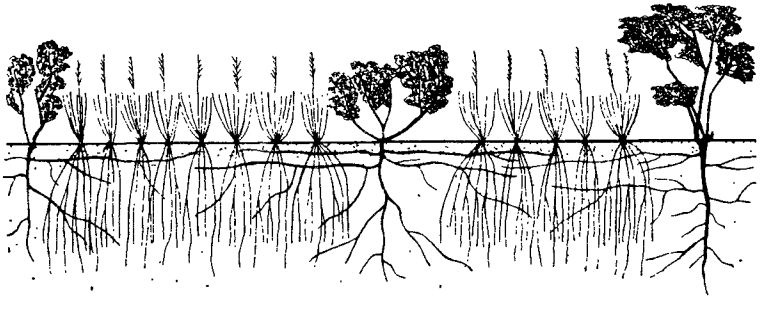


Рис. 291. Профиль саванны (по Г. Вальтеру, 1962)

усилен многовековой деятельностью человека, который активно использовал их для отгонного скотоводства и при этом оттеснял виды дикой фауны с мест выпаса скота, что привело к концентрации диких травоядных животных на небольших территориях и усилению их разрушительного воздействия на древесную растительность. Вероятно, очень многие (если не большинство) саванны — это антропогенно стабилизированные сообщества, возникшие в результате деградации тропических лесов.

## 6.3.4. Тропические и субтропические пустыни и полупустыни

Эти трудно различимые биомы находятся в наиболее сухих областях зоны тропического климата и в зоне *субтропического засушливого* климата, или зоне пассатов. Зона пассатов прилегает к Северному и Южному тропикам, простираясь приблизительно между 25° и 30° широты. Среднегодовые температуры в этой зоне высокие (25—30 °С), но характерны очень резкие суточные перепады температуры в 40—50 °С, которые заметно превышают различия между зимними и летними среднесуточными температурами (10—20 °С); возможны ночные заморозки. Осадки в виде дождя, инея, росы или туманов скудные: менее 300 мм/год, а во многих районах — менее 100 мм/год. Они выпадают более или менее равномерно в течение года или приурочены к «влажному» сезону, приходящемуся либо на зиму, либо на лето. В некоторых местах «влажных» сезонов два, а в некоторых бывают годы вообще без осадков.

Зона тропических и субтропических пустынь и полупустынь наиболее обширна в Северном полушарии Старого Света, где она тянется от восточных Канарских островов через всю Северную Африку (Сахара), Южную Эритрею, Сомали, Аравийский п-ов, Южный Иран и Пакистан до Северо-Западной Индии; в Новом Свете она представлена в Северной и Центральной Мексике, Аризоне и Калифорнии. В Южном полушарии тропические и субтропические пустыни и полупустыни ограничены западными побережьями Южной Америки между 4° и 24° ю.ш. и Южной Африки между 18° и 28° ю.ш., а также Центральной Австралией, где они на северо-западе и юге местами выходят к побережью.

Растительность пустынь варьирует от относительно густых зарослей низкорослых кустарников (рис. 292) до территорий, совершенно лишенных высших растений (север Чили, отдельные участки Ливийской пустыни). На флору и структуру пустынных сообществ большое влияние оказывает не только количество осадков, но и особенности субстрата. Из-за скудости осадков и низкой продукции мортмассы разреженной растительностью почвообразование в пустынях идет крайне медленно. В то же время несомкнутость растительного по-




Рис. 292. Профиль тропической кустарниковой пустыни (по Г. Вальтеру, 1962)

крова создает условия для сильной ветровой эрозии субстрата. Следствием обоих процессов оказывается то, что свойства почв почти нацело определяются гранулометрическим составом коренной породы. Именно свойства геологических пород и характер их физического выветривания определяют тип пустыни.

Наименее благоприятны для жизни высших растений *каменистые* и *гравийные* пустыни, в которых интенсивная ветровая эрозия привела к удалению тонкозернистого компонента субстрата. Поэтому поверхность таких пустынь представлена сплошными слоями камней типа булыжника или гравия. Поверхность камней практически не удерживает влагу, которая по крупным трещинам легко просачивается, становясь недоступной для использования растениями. Поэтому такие пустыни либо вообще лишены высшей растительности, либо очень редкие высшие растения обитают в трещинах и расселинах скал.

*Песчаные* пустыни в целом более благоприятны для обитания растений, так как пески хорошо удерживают воду в доступном для растений горизонте грунта. Эти пустыни сильно различаются в зависимости от подвижности субстрата. На сильно подвижных песках растительность полностью отсутствует. Слабоподвижные пески заселяют немногие кустарниковые и многолетние травянистые виды, приспособленные переносить как засыпание песком, так и оголение корневой системы при выдувании песка из-под растения. Наиболее богата растительность на неподвижных песках. Здесь обитают растения, развивающие очень глубокую корневую систему, благодаря чему могут извлекать воду из постоянно влажных горизонтов грунта, а также суккуленты с поверхностной корневой системой, приспособленные быстро поглощать воду редких дождей и длительно удерживать ее в своем теле. В некоторых типах песчаных пустынь разнообразны эфемероиды и эфемеры.

Выдуваемый и вымываемый из грунта тонкозернистый материал накапливается в пониженных местах рельефа, что приводит к появлению там *глинистой* пустыни. Такие места получают больше влаги, поступающей с током воды по временным поверхностным водотокам и по капиллярной системе грунта. При хорошем дренаже в глинистой пустыне особенно хорошо развиваются эфемеры, использующие короткие периоды повышенной влажности грунта после редких дождей. Если же оттока воды нет, то влага почвенных растворов испаряется, а приносимые ими соли накапливаются в грунте. В результате развивается засоление, крайне угнетающе действующее на большинство наземных растений (рис. 293). Только некоторые высшие растения-галофиты способны обитать на засоленных грунтах. Очень сильно засоленные участки, где на поверхности грунта выступает соляная корка, обычно лишены высших растений.

Тропические и субтропические пустыни флористически сильно различаются, так как расположены на территориях разных флористических царств, но типы их формаций сходны. Кустарниковые и кустарничковые формации состоят из группировок склероморфных и обычно колючих растений с мелкими цельными опадающими листьями или с сильно редуцированными до мелких чешуй листьями и фотосинтезирующими стеблями. На время особенно продолжительных засух такие кустарники впадают в анабиоз, в котором некоторые виды могут без вреда оставаться в течение нескольких лет. При этом они сильно высыхают, некоторые даже до воздушно-сухого состояния, а после дождя в течение нескольких дней восстанавливают нормальную вегетацию,

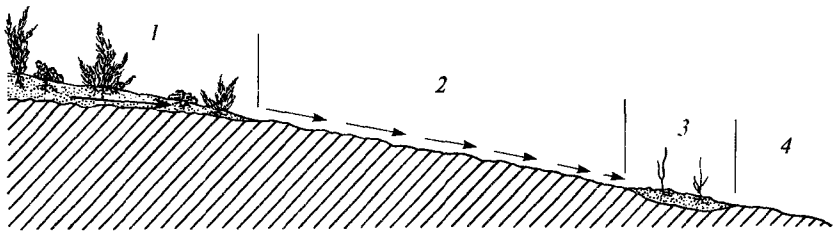



Рис. 293. Профиль пустынной растительности в депрессии рельефа (по Г. Вальтеру, 1962):

*1* — песчаная пустыня с парнолистником (*Zygophyllum* sp.) и тамариском (*Tamarix* sp.); *2* — область проявления засоления; *3* — засоленная глинистая пустыня с тамариском (*Tamarix* sp.); *4* — корковый солончак без высших растений

процветают и за 2—3 недели формируют зрелые семена. Травяной ярус состоит из разных эфемероидов и эфемеров. Эфемеры могут составлять и самостоятельные формации без участия кустарников. Для некоторых пустынь характерны формации многолетних трав, в которых главную роль играют узко- и жестколистные злаки, в разных фитохориях принадлежащие к разным родам.

В американских и африканских пустынях встречаются особые формации суккулентов, которые трудно сопоставлять с привычными типами формаций других регионов из-за своеобразия жизненных форм слагающих их растений. Стеблевые суккуленты варьируют по размерам от крупных древовидных форм до мелких растений, которые можно уподобить дерновинным травам. В Новом Свете все это разнообразие представлено разными видами и родами семейства Кактусы (Cactaceae), а в Африке — удивительно похожими на них кактусовидными молочаями (*Euphorbia*) и разнообразными представителями семейства Ластовневые (Asclepiadaceae). Заметный компонент суккулентных формаций — крупные розеточные листовые суккуленты: агавы (*Agave*) в Америке и розеточные алоэ (*Aloë*) и Аизооновые (Aizoaceae) в Африке.

Чрезвычайно своеобразный тип пустынь представляют *прибрежные туманные* пустыни (Чилийско-Перуанская и Намиб), протягивающиеся узкой полосой до 100 км в ширину вдоль западных побережий соответственно Южной Америки и Южной Африки. В этих пустынях почти не бывает дождей, но очень часты туманы, на самом побережье — еженощные. Именно влага туманов, конденсирующаяся на грунте и растениях, становится главным источником влаги для обитающих там растений и животных. Некоторые растения прибрежных туманных пустынь научились поглощать конденсирующуюся на их побегах влагу непосредственно листьями и стеблями. Ряд видов американских тилландсий (*Tillandsia*) делают это так успешно, что вообще обходятся без корней.

## 6.3.5. Жестколистная субтропическая растительность

Жестколистная субтропическая растительность (рис. 294) характерна для зон со средиземноморским типом климата, или зон этезиев, которые располагаются в обоих полушариях между 25—30° и 37—38° широты (местами поднимаясь до 44° широты в Северном полушарии). Для этих зон характерны по-

ложительные среднегодовые температуры, но лишь в очень немногих районах не бывает зимних заморозков. Среднесуточные температуры зимой близки к 10 °С, летом — к 20 °С. Годовое количество осадков неодинаково в разных районах (от 450 до 1 500 мм), но везде они почти целиком выпадают в виде зимних дождей, а летом их количество резко снижается, причем в некоторых местах в наиболее жаркие летние месяцы осадки вообще не выпадают.

Жестколистная субтропическая растительность занимает западные окраины материков обоих полушарий. В Средиземноморье она проникает далеко в глубь материка до Ближнего Востока и западного черноморского побережья Турции. В Северной Америке эта растительность ограничена Калифорнией и Южным Орегоном между 35° и 38° с.ш. В Южном полушарии наибольшие территории жестколистной растительности находятся в Австралии, в двух изолированных районах: на юго-востоке континента южнее Аделаиды и на его юго-западе, в окрестностях Перта к югу от 30° ю.ш. В Африке и Южной Америке жестколистные формации находятся между 30° и 35° ю.ш. соответственно в Капской области и средних областях Чили.

Своим названием этот биом обязан тому, что большинство составляющих его растений имеют мелкие цельные толстые кожистые листья с матовой поверхностью. Толстая кутикула и у многих видов густое опушение защищают листья от перегрева на солнце. Листья располагаются под острым углом к падающему свету. У некоторых видов листья сильно редуцированы или быстро опадают, и фотосинтез осуществляют зеленые стебли молодых побегов. Многие растения имеют колючки или колючие зубцы на листьях. Сообщества этой зоны сильно различаются флористически соответственно положению на территории разных флористических царств, но среди них легко распознать одни и те же типы формаций.

*Склерофиллыные*, или *жестколистные*, *леса* монодоминантные и, как правило, низкорослые (10—15 м высотой). Исключение составляют австралийские леса карри из эвкалипта разноцветного (*Eucalyptus diversicolor*), достигающие 85-метровой высоты. Леса имеют один древесный ярус. Вследствие мелколистности основных лесообразующих пород и расположения их листьев под острым углом к падающему солнечному свету жестколистные леса светлые.




Рис. 294. Профиль жестколистной субтропической растительности на градиенте деградации (по Г. Вальтеру, 1968):

*1* — склерофилльный лес; *2* — группировка жестколистных кустарников; *3* — фригана

Это обусловливает развитие в них подлеска из разных вечнозеленых склероморфных кустарников. Хорошо развит также травяной покров, в котором разнообразны клубневые и луковичные геофиты. Лианы редки и представлены всего 1—3 видами. Эпифитные сосудистые растения отсутствуют.

Для деревьев и кустарников таких лесов характерен летний покой, вызванный острым дефицитом воды в сухие летние месяцы. Однако он не проявляется во внешнем облике растений, которые сохраняют свою листву. Почки древесных и кустарниковых растений жестколистных лесов довольно слабо защищены почечными чешуями, а у некоторых видов они вообще голые. Многие травы в сухой сезон отмирают до уровня почвы. Специфическую группу трав жестколистных лесов составляют так называемые безвременники, начинающие вегетацию и цветущие осенью, с наступлением дождливого сезона, а весной впадающие в покой.

На обширных территориях этой зоны развиты формации *вечнозеленых жестколистных кустарников*, известные под разными названиями: маквис в Средиземноморье, чапараль в Америке, финбош в Южной Африке, скрэб в Австралии. Большинство кустарников этих формаций те же, что составляют подлесок жестколистных лесов или представлены в этих лесах близкородственными видами (например, средиземноморские филирея узколистная — *Phillyrea angustifolia* в маквисе и филирея широколистная — *Phillyrea latifotia* в подлеске лесов из дуба каменного — *Quercus ilex*). Кустарники образуют очень густые заросли, вследствие чего травяной покров в этих формациях практически не развит.

Разреженные кустарниковые заросли (*гарúга*) составляют переход к *фригáне* — сообществу трав и низких подушечных кустарников и полукустарников, многие из которых сильно колючи.

Сообщества жестколистных формаций часто выгорают, а некоторые их типы с полным правом можно относить к пирогенным сообществам, виды которых не только приспособились к выживанию в пожарах, но и возобновляются лишь по гарям.

Естественными климаксными сообществами зоны субтропической жестколистной растительности являются леса, а все варианты кустарниковых формаций и фриганы представляют собой результат деградации растительного покрова под антропогенным влиянием либо ранние стадии сукцессии, искусственно стабилизированные интенсивной многовековой человеческой деятельностью.

### 6.3.6. Лавролистные леса

Лавролистные леса располагаются в области более влажного субтропического климата с летними дождями и местами очень редкими слабыми заморозками: среднегорный пояс южного макросклона Гималаев (2 000—4 000 м над уровнем моря), Восточный Китай между Юньнанью и Янцзы, южные острова Японии, южная часть Кореи; Флорида и прилегающие территории северного побережья Мексиканского залива; в Южной Америке примерно от тропика Козерога до южного Уругвая и северной оконечности Аргентины; Новый Южный Уэльс к югу от 25° ю.ш. и прибрежная юго-западная часть

Австралии; Северный остров Новой Зеландии; восточные склоны гор между 24° и 32° ю.ш. в Африке. Кроме того, небольшие участки лавролистных лесов есть на южных склонах Капских гор в ущельях в районе Столовой горы и в горном поясе туманов Канарских и Азорских островов, на северном подножье Понтийских гор.

Лавролистным лесам в целом свойственна олигодоминантность при богатстве видами деревьев и кустарников и хорошо развитая ярусная структура (рис. 295) с двумя древесными и одним-двумя кустарниковыми ярусами. В напочвенном покрове разнообразны мхи и папоротники, некоторые из них заселяют также нижние части стволов и крупных ветвей деревьев, но типичных эпифитных сосудистых растений мало или нет совсем; слабо представлены и лианы.

Деревья и кустарники относятся к вечнозеленым видам с листьями средних размеров, простыми, цельными, кожистыми, голыми, чаще всего блестящими ярко- и светло-зелеными, внешне сходными с листьями лавра благородного (*Laurus nobilis*). Листья ориентированы перпендикулярно падающему свету. Широкие листья, а не хвою, имеют хвойные агатисы (*Agathis*) и чилийская араукария (*Araucaria araucana*) — важные компоненты первого яруса лавролистных лесов Южного полушария. У деревьев почки закрыты почечными чешуями, а у кустарников подлеска они бывают как закрытыми, так и открытыми.

Некоторые виды подлеска лавролистных лесов и даже сам лавр благородный (*Laurus nobilis*) встречаются и в жестколистных лесах как элементы нижнего яруса. По-видимому, формации обоих типов принадлежат к одной и той же сукцессионной системе, представляя разные ее стадии. Жестколистные формации, вероятнее всего, представляют собой субклимаксные сообщества лав-

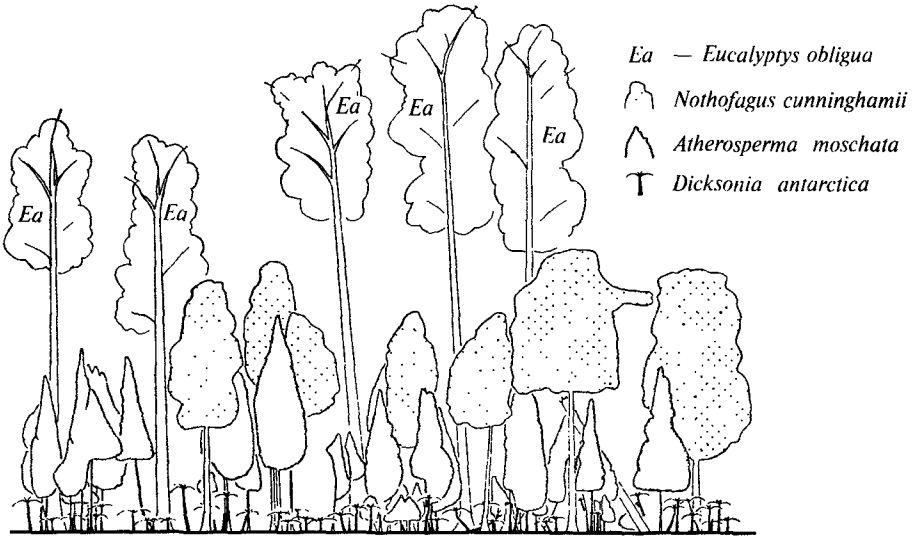



Рис. 295. Профиль австралийского влажного субтропического эвкалиптового леса (по Г. Вальтеру, 1962)

ролистного леса, смена которых климаксным сообществом затруднена из-за повторяющихся антропогенных воздействий.

В Северном полушарии лавролистные леса на севере постепенно переходят в дождевые леса умеренного климата. Особенно плавный переход свойствен восточным окраинам Евразии и Северной Америки.

### 6.3.7. Леса умеренно теплого климата

Зона умеренно теплого климата простирается от зоны субтропиков к полюсам на 10—15° широты. Она слабо представлена на материках и островах Южного полушария, а в Северном полушарии выклинивается во внутренних, удаленных от океана частях Евразии и Северной Америки. Для зоны умеренно теплого климата характерно постоянно высокое значение коэффициента влажности вследствие довольно равномерного в течение всего года выпадения обильных осадков, которые приносят циклоны, в любой сезон регулярно проходящие по этой зоне.

Режимы температур и осадков закономерно изменяются в зависимости от положения территории относительно географической широты и океанического побережья. Приморским территориям свойственны большое годовое количество осадков (1 500—2 000 мм), выпадающих в виде дождей, и выравненные положительные средние температуры в течение года: от 6—8 °С в самый холодный месяц года до 16—18 °С в самый теплый. В глубь материка годовое количество осадков снижается до 450—500 мм, в их поступлении становится все более отчетливым летний максимум осадков. Параллельно увеличивается разница температур летних и зимних месяцев, достигая крайних значений соответственно в 26 °С и –6 °С, причем в течение 3—4 месяцев держатся устойчивые отрицательные температуры, препятствующие вегетации растений.

**Умеренные вечнозеленые дождевые леса.** Умеренные вечнозеленые дождевые леса ограничены областями с сильно океаническим климатом и наиболее развиты в Южном полушарии: Западная Патагония, Чили южнее 40° ю. ш., горы Юго-Восточной Австралии в штате Виктория, Тасмания, Южный остров Новой Зеландии. В Северном полушарии такие леса встречаются на небольших площадях Тихоокеанского побережья США от штата Орегон до Калифорнии, на хребте Сьерра-Невада, в Юго-Западной Ирландии, Колхиде, на южном побережье Каспийского моря.

Это высокие леса с хорошо развитой ярусной структурой (рис. 296). Первый древесный ярус в притихоокеанских лесах США монодоминантный из секвойи вечнозеленой (*Sequoia sempervirens*) или секвойядендрона гигантского (*Sequoiadendron giganteum*), в других областях в первом ярусе обычно представлено несколько видов главным образом двудольных растений с участием широколистных хвойных из порядков Ногоплодниковые (Podocarpales) и Араукариевые (Araucariales). Второй ярус сложен видами цветковых растений, и только в секвойядендроновых лесах он состоит из хвойных пород: сосны Ламберта (*Pinus lambertiana*) и пихты одноцветной (*Abies concolor*). В Южном полушарии во второй древесный ярус умеренных вечнозеленых дождевых лесов входят древовидные папоротники, что придает им сходство с горными дождевыми тропическими лесами. В лесах Колхиды и южного Каспийского побе-

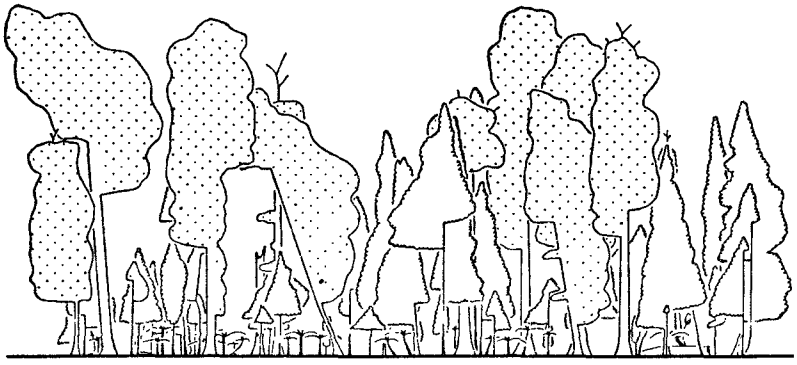


Рис. 296. Профиль умеренного вечнозеленого дождевого леса Тасмании (по Г. Вальтеру, 1962)

режья среди деревьев 1 и 2 ярусов велика доля листопадных видов. Кустарниковый ярус представлен многими видами вечнозеленых растений, которые обычно встречаются и в умеренных листопадных лесах, произрастающих в наиболее мягком климате. В дождевых вечнозеленых лесах встречаются эпифитные мхи как чехлом покрывающие стволы и ветви деревьев.

На юге Южной Америки умеренный вечнозеленый дождевой лес переходит в низкорослое криволесье, при этом значительно снижается его видовое богатство.

**Летнезеленые умеренные леса.** Зона этих лесов лучше всего развита в Северном полушарии, занимая обширные территории с океаническим и океанически-континентальным климатом. Она охватывает бо́льшую часть Западной Европы к северу от 43—44° с.ш., Центральную Европу, Южную Скандинавию и выклинивается в Восточной Европе к Южному Уралу, довольно узкой полосой протягивается в широтном направлении по югу Западной Сибири и после перерыва — широкой (до 1 000 км) меридиональной полосой вдоль побережья Восточной Азии от Янцзы до 54° с.ш.; изолированные участки летнезеленых лесов есть на Кавказе и Южной Камчатке. В Северной Америке летнезеленые леса развиты по восточному побережью, где они полосой до 1 000 км шириной тянутся от северной Флориды до 50° с.ш. В Южном полушарии умеренные летнезеленые леса встречаются в южной части среднего Чили и на Огненной Земле.

Флористическое богатство и структура умеренных летнезеленых лесов зависят от широты и удаленности от океана. Состав европейско-сибирских лесов значительно обеднен вследствие развивавшихся на этой территории в четвертичное время покровных оледенений. Летнезеленые умеренные леса обычно подразделяют на *широколиственные*, в которых деревья верхнего яруса представлены породами с крупными и средней величины листьями, и *мелколиственные*, в которых доминирующая древесная порода имеет небольшие листовые пластинки.

Леса этого типа высокие, 25—40 м; в целом им свойственна развитая ярусная структура (рис. 297) с двумя древесными ярусами, ярусом кустарников и травяным покровом, в котором при желании также можно выделить 2—3 подъяруса по высоте трав. Характерная черта умеренных летнезеленых лесов — преоб-



Рис. 297. Профиль восточноевропейского летнезеленого умеренного леса (по Г. Вальтеру, 1968)

ладание числа видов трав над числом видов деревьев и кустарников. Деревья сильно ветвятся (до 6—8 порядков), вследствие чего у них формируется хорошо развитая крона. У большинства деревьев этих лесов листья простые, пластинки лопастные или зубчатые по краю; реже встречаются деревья со сложными листьями. Листовые пластинки тонкие, явно мезоморфной структуры, не приспособленные к перенесению ни сильных засух, ни морозов. Деревья первого яруса во всех типах леса на зиму сбрасывают листья.

В наиболее теплых районах (приатлантическая Западная Европа, Восточный Китай, южные Аппалачи) во втором древесном и кустарниковом ярусах встречаются вечнозеленые виды, а среди трав обычны облигатно и факультативно вечнозеленые виды. Среди трав много раноцветущих видов, в том числе и эфемероидов, использующих для репродукции короткий весенний световой максимум под пологом еще не распустивших листья деревьев и кустарников. Лианы представлены немногими листопадными видами главным образом из семейств Бобовые (Fabaceae), Жимолостные (Caprifoliaceae), Виноградовые (Vitaceae), Древогубцевые (Celastraceae) и некоторых других. Они встречаются в лесах наиболее мягких по климатическим условиям регионов, тогда как в восточноевропейских, сибирских, камчатских и огненноземельских лесах деревянистых лиан нет совсем. Сосудистые эпифиты в умеренных летнезеленых лесах также отсутствуют.

Леса Северной Америки, Чили и Восточной Азии полидоминантные, а в Европе, Сибири, на Камчатке и Огненной Земле они монодоминантные. Широколиственные буковые и мелколиственные леса разных типов обычно имеют всего один древесный ярус и слаборазвитый ярус кустарников, которые могут и отсутствовать.

Зона летнезеленых умеренных лесов — одна из наиболее давно и полно обжитых территорий нашей планеты, а значит, и одна из наиболее пострадавших от антропогенного воздействия. В настоящее время в зарубежной Европе, Китае и Северной Америке естественная растительность этой зоны почти повсеместно уничтожена и заменена искусственными насаждениями и вторичными сообществами. На месте сведенных лесов развиваются луга из злаков разных жизненных форм и так называемого разнотравья, представленного разнообразными видами двудольных растений. В прибрежных районах Западной и Центральной Европы наряду с лугами развиваются вересковые пустоши.

## 6.3.8. Степи и пустыни умеренного климата

Эти биомы занимают зону *умеренного аридного* климата, которая располагается примерно в пределах 35—55° широты в глубине северных материков и в так называемой дождевой тени гор на материках Южного полушария. На боль-

шей части территории этой зоны зима холодная со средними температурами от –6 до –15 °С, местами обычны эпизодические морозы до –30 °С; лето жаркое со среднемесячными температурами от 20 до 28—30 °С. Годовое количество осадков 500 мм и менее, максимум их приходится на теплое время года. Однако для обитающих в этой зоне растений более важны зимние осадки в виде снега, так как при его таянии почва пропитывается водой, а летняя дождевая вода очень быстро испаряется, не успевая пропитать почву. В Центральной Азии, в Гоби, дождевая влага порой полностью испаряется, вообще не достигая земной поверхности.

Степи замещают умеренные летнезеленые леса в глубине северных материков, где климат континентален и засушлив (менее 100 мм осадков в год). В Евразии степь простирается в широтном направлении от устья Дуная до Даурии в среднем течении Амура. В Северной Америке зона степи (прерия) ориентирована меридионально между Скалистыми горами на западе и зоной летнезеленых лесов на востоке; ее северные пределы лежат в южных провинциях Канады, достигая 60° с.ш., а южные находятся в Техасе около 30° с.ш.

Основу травостоя степей составляют разные виды злаков, наряду с которыми присутствуют травянистые виды других семейств, главным образом двудольных растений, называемых обычно *разнотравьем.* В зависимости от климата развиваются разные формации степной растительности, которые можно объединить в два типа. В более мягких условиях располагается *высокотравная* степь (прерия), в которой густой травостой высотой до 80—120 см сложен крупными корневищными или рыхлокустовыми злаками часто со значитель-

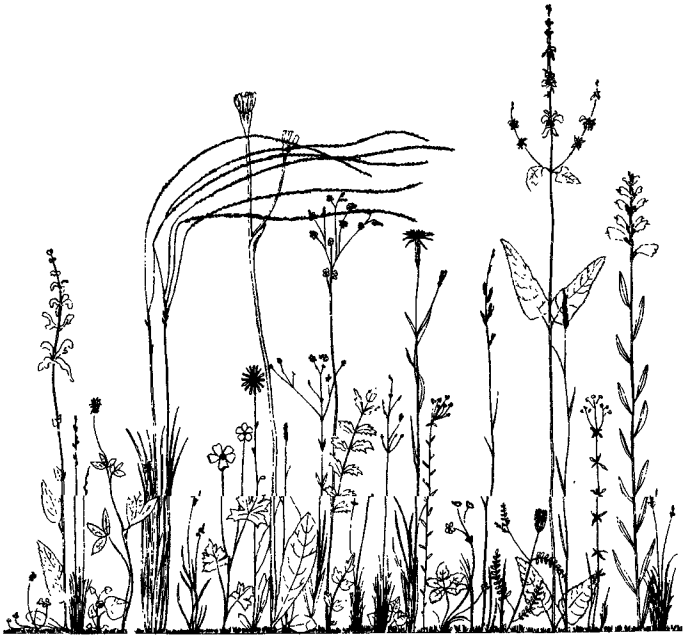


Рис. 298. Профиль восточноевропейской высокотравной степи (по Г. Вальтеру и В. В. Алехину, 1936)

ным участием разнотравья (рис. 298). В более суровых условиях формируется *низкотравная* степь (прерия) с преобладанием низких (до 30—40 см) плотнокустовых злаков и значительно более бедным набором видов двудольных (рис. 299), среди которых заметную роль играют многолетние травянистые и полукустарниковые полыни (*Artemisia*). В Южном полушарии подобие высокотравной степи представляет пампа, расположенная в Восточной Аргентине между 35° и 50° ю. ш. В ней господствуют крупные плотнокустовые злаки, между которыми произрастают значительно более низкорослые виды разнотравья.

Стабильно безлесным состоянием все степи исходно обязаны воздействию очень мощного экосистемного блока крупных млекопитающих-фитофагов, представленных многочисленными популяциями копытных, крупных зеленоядных грызунов и прямокрылых. После их истребления безлесное состояние степей поддерживало отгонное скотоводство, регулярные пожары, частью естественные, а по большей части устроенные человеком, и в меньшей мере — косьба. В настоящее время зона степей как таковая уничтожена в обоих полушариях, так как ее природные условия оказались наиболее пригодными для интенсивного зернового хозяйства и отгонного животноводства. Мощное антропогенное воздействие на степи привело к опустыниванию значительных территорий.

Зона *пустынь умеренного климата* распространена в Северном полушарии. Хотя американские ботаники склонны называть пустынями разные формации ксерофитной растительности, настоящие пустыни умеренного климата находятся только в глубине Евразии, в Средней и Центральной Азии. Как и в пустынях субтропиков и тропиков, в пустынях умеренного климата на структуру растительных сообществ большое влияние оказывает характер грунта. Для этих пустынь характерен разреженный растительный покров из кустарников (местами и невысоких деревьев), полукустарников, немногих многолетних длительно вегетирующих трав, более разнообразных эфемеров и эфемероидов; на засоленных участках присутствуют разнообразные галофиты. Однако сукку-

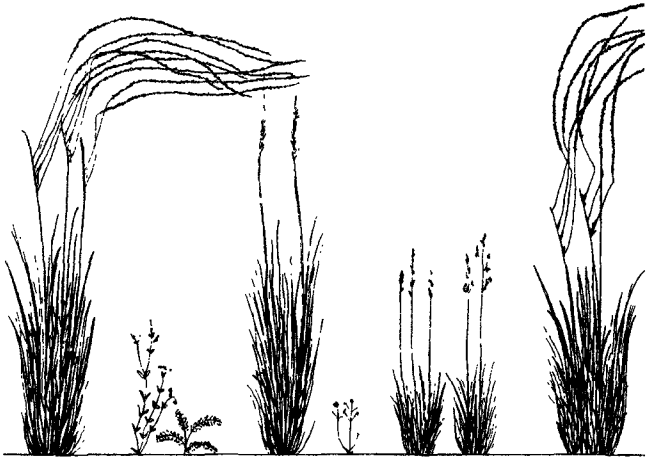


Рис. 299. Профиль восточноевропейской низкотравной степи (по Г. Вальтеру и В. В. Алехину, 1936)



Рис. 300. Профиль эфемеровой пустыни в период максимального увлажнения (по В.В.Алехину, 1950)

лентов, столь характерных для тропических и субтропических пустынь, здесь нет, что принято объяснять сильными морозами в зимнее время.

Преобладающий тип формаций — низкие моно- или олигодоминантные ассоциации *полукустарников* и *кустарничков*, видовой состав которых зависит от особенностей субстрата. Наибольшую эвритопность проявляет полынь белоземельная (*Artemisia terrae-albae*) и близкие к ней виды, входя в качестве эдификатора в пустынные сообщества разных типов. В *каменистых* пустынях она формирует однообразные сообщества с кустарничковыми солянками древовидной (*Salsola arbuscula*) и кустарниковой (*S. laricina*) из семейства Амарантовые (Amaranthaceae). В *северных глинистых* пустынях она растет совместно с другими кустарничками из амарантовых: биюргуном (*Anabasis salsa*) или кокпеком (*Atriplex cana*) — в сообществах низкорослых кустарничков и полукустарников или в нижнем ярусе низкого *редколесья*, образованного саксаулом черным (*Haloxylon aphyllum*).

В *южных глинистых* пустынях растительность представлена сообществами эфемеров и эфемероидов, в которых главную роль играют осока толстостолбиковая (*Carex pachystylis*) и мятлик луковичный (*Poa bulbosa*). Травяной покров *эфемеровой* глинистой пустыни (рис. 300) развивается в короткий период весеннего максимума увлажнения и имеет мезофильный характер, напоминая сообщества лугов. С наступлением лета эфемеры отмирают и выгорают, оставляя практически голый грунт.

Растительность *солянковой* пустыни представлена невысокими кустарниками-галосуккулентами (сарсазан — *Halocnemum strobilaceum*, галостахис — *Halostachys* sp., поташник — *Kalidium* sp., и некоторые другие) и галосуккулентными травами (солерос — *Salicornia* spp., сведа — *Suaeda* spp., петросимония — *Petrosimonia* spp. и др.). В более влажных местах к ним присоединяются кустарники из порядка Тамарисковых (Tamaricales).

В наименее нарушенных местах *песчаных* пустынь развиваются редкостойные монодоминантные белосаксауловые леса, единственный древесный ярус которых сложен невысокими деревьями *Haloxylon persicum*. Кустарниковый ярус в таком лесу не развит, а травяной покров сложен главным образом осокой вздутой (*Carex physodes*) и довольно плотным ковром мха тортулы пустынной (*Tortula desertorum*). В более нарушенных местах находятся разреженные кустарниковые заросли из белого саксаула, разных видов песчаной акации (*Ammodendron*), джузгуна (*Calligonum*) и некоторых других родов двудольных растений.

## 6.3.9. Бореальные хвойные леса

Бореальные хвойные леса, или тайга, развиваются в зоне холодного умеренного климата, которая представлена только в Северном полушарии. Ее южная граница проходит по 50—55° с.ш., а северная — по 63—65°, местами поднимаясь до 70° с.ш. На всей территории зоны четко выражен зимний морозный период со средними январскими температурами от –10 °С в наиболее теплых районах до –50 °С в более холодных; среднеголовые температуры близки к 0 °С или даже отрицательны (до –16 °С в Якутии). Тем не менее лето в этой зоне теплое (средняя июльская температура от 10 до 20 °С), но короткое — всего 3—5 месяцев. Годовое количество осадков невелико — 250—750 мм, но из-за низких в целом температур испаряемость также низкая, и засухи для этой зоны не характерны.

Северная граница лесов в среднем проходит вдоль 65° с.ш.; в глубине материков она поднимается к 72° с.ш. в устье Хатанги в Восточной Сибири и к 69° с.ш. у мыса Батерст на южном берегу моря Бофорта в Северной Америке, а на восточных окраинах материков опускается до 59° 30' с.ш. на Камчатке и до 53° 30' с.ш. на восточном побережье Лабрадора. Протяженность зоны с севера на юг в среднем составляет 1000—1200 км, а в междуречье Енисея и Лены она расширяется до 2500 км. Более $^2/_3$ площади этой зоны находятся в области вечной мерзлоты, южная граница которой располагается под 52° с.ш. южнее Гудзонова залива в Америке и под 48° с.ш. в Монголии.

Бореальные хвойные леса высокие (40—60 м), густые, и только к северной границе зоны они становятся низкорослыми и разреженными. В них господствуют голосеменные деревья. Все лесообразующие породы принадлежат одному семейству Сосновые (Pinaceae) и имеют ксероморфные игольчатые листья (хвою). В зависимости от плотности листвы различают *темнохвойную* тайгу, под полог которой проникает мало света, и *светлохвойную*, в которой кроны деревьев пропускают к нижним ярусам довольно много света. Все виды лиственниц (*Larix*), формирующие разные варианты лиственничной светлохвойной тайги, листопадные; остальные таежные лесообразующие породы вечнозеленые. В Евразии бореальные хвойные леса чаще всего монодоминантны и имеют единственный древесный ярус (рис. 301). Кустарниковый ярус выражен в одних типах тайги и отсутствует в других. Травяно-кустарничковый ярус состоит из растений немногих видов, причем среди кустарничков встречают-

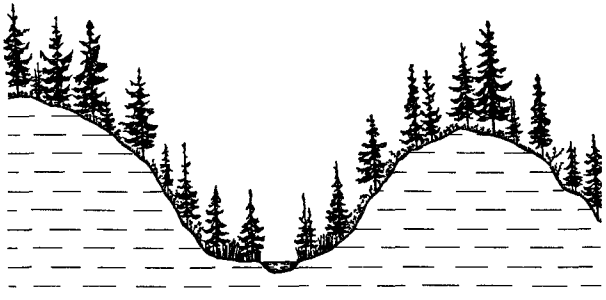


Рис. 301. Профиль бореального хвойного леса (по В.В.Алехину, 1950)

ся как листопадные, так и вечнозеленые виды. Во многих типах леса большую роль в напочвенном покрове играют зеленые или сфагновые мхи. Некоторые участки темнохвойной тайги с особенно густым древесным пологом вообще лишены нижних ярусов. В них голая почва покрыта толстым слоем неразложившейся хвои. Такие участки леса относят к варианту так называемых мертвопокровных хвойных лесов.

Североамериканские леса богаче видами и обычно имеют более развитую ярусную структуру, возможно, вследствие менее глубокого воздействия на них ледников в ледниковые периоды. Первый ярус этих лесов нередко сложен 3—4 породами; наряду с ним имеется второй древесный ярус из 2—4 пород, также относящихся к семейству Сосновые (Pinaceae). В лесах развивается обильный подлесок из вечнозеленых лиственных кустарников и папоротников. К северу видовой состав таких лесов обедняется, а их ярусная структура упрощается.

## 6.3.10. Тундра и полярные пустыни

Эти биомы находятся в зоне полярного климата. Она располагается в Северном полушарии в целом севернее 63° с.ш., а в Южном ограничена свободными ото льда участками побережья Антарктиды и прилежащих островов. Среднегодовые температуры в этой зоне отрицательные, а летние среднемесячные температуры даже в самых теплых районах не превышают 10 °С; заморозки возможны в течение всего вегетационного сезона, продолжительность которого не превышает 3 месяцев. Годовое количество осадков очень мало: 150—200 мм (редко до 300 мм), но из-за слабой испаряемости в условиях низких температур наблюдается избыток влаги. На большей части территории полярной зоны летом стоит полярный день.

Тундра располагается севернее зоны бореальных хвойных лесов и занимает северные окраины материков Евразия и Северная Америка и острова Северного Ледовитого океана. По горам Восточной Сибири и Кордильерам она в форме горных тундр проникает далеко на юг, до 50° с.ш.

Низкорослая растительность тундры сложена небольшим числом видов, приспособленных к длительному периоду зимнего покоя с очень низкими температурами и к частым переходам температуры через 0 °С в течение всего короткого вегетационного сезона. Для тундр характерны медленно растущие приземистые кустарники и кустарнички (рис. 302), многие из которых вечнозеленые, травы с почками возобновления, располагающимися в ветоши над уровнем сильно промерзающей почвы, мхи и лишайники. Характерные для более южных зон травы-геофиты, укрывающие свои почки возобновления в почве, в тундре отсутствуют из-за позднего и неглубокого оттаивания многолетнемерзлой почвы. Нет в тундре и однолетников, так как нестабильные погодные условия в сезон вегетации не обеспечивают их регулярное ежегодное семенное воспроизведение.

Низкие и нестабильные температуры ограничивают распространение и активность насекомых, специализированных на опылении растений, а малая высота растительного покрова наряду со свойственными тундре сильными ветрами крайне затрудняет опыление ветром. Поэтому очень многие тундро-

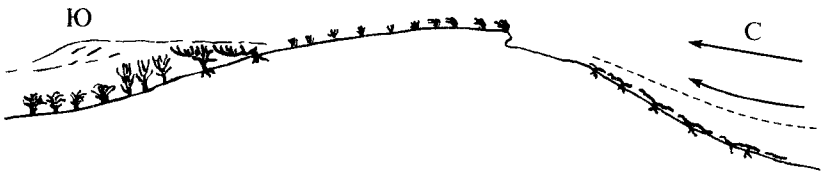



Рис. 302. Профиль кустарничковой тундры (по Г. Вальтеру, 1968)

вые растения, сохранив все характерные признаки зоофилов, перешли к самоопылению, а некоторые и вовсе стали «живородящими», полностью или частично заменив цветки специальными структурами вегетативного размножения. Из-за суровых погодных условий растения не всегда успевают за сезон вегетации получить сумму температур, необходимую для вызревания семян. Поэтому тундровые растения выработали способность в случае необходимости впадать в зимний покой с недозрелыми семенами и возобновлять их развитие в следующем вегетационном сезоне. В результате полноценные семена формируются за два вегетационных сезона.

В зависимости от широты местности, особенностей рельефа и субстрата развиваются разные тундровые растительные сообщества: одни по облику напоминают кустарниковые заросли (южные кустарниковые тундры) или луга (луговинные тундры) более южных регионов, а другие трудно отличимы от болот (моховые тундры). На севере растительный покров становится все более приземистым и разреженным, в нем появляются оголенные участки грунта (полигональные тундры), и постепенно тундра переходит в *полярную пустыню*, где немногие растения, способные существовать в тех условиях, приурочены лишь к отдельным «оазисам» с особенно благоприятным микроклиматом.

## 6.3.11. Субполярная растительность Южного полушария

Эта зона охватывает небольшие острова Южного океана и отдельные свободные от покровного оледенения участки побережья Антарктиды. Ее северная граница проходит в Тихом океане в целом по 53 параллели ю. ш., опускается до 50° ю. ш. у южной оконечности Южной Америки, охватывает Фолклендские острова, в Атлантике примерно совпадает с 40 параллелью ю. ш., а в Индийском океане даже опускается до 38° ю. ш. между островами Сен-Поль и Амстердам.

Растительность этой зоны существует в условиях очень сурового океанического климата: почти постоянно низкие температуры с частыми переходами через 0 °С, сырость и очень сильные почти непрерывные ветры, сдувающие снеговой покров и механически повреждающие растения. Растительные сообщества представлены на наветренных участках жесткими подушковидными кустарничками до полуметра высотой, а на подветренных участках — полукустарниковыми пустошами; в понижениях рельефа развиты подушковидные злаки, перемежающиеся с разнотравьем из крупнолистных, часто густо опушенных двудольных растений и папоротников. Иногда все эти формации причисляют к антарктической тундре, но помимо чисто физиономических разли-

чий они отличаются от тундр слабым участием мхов и лишайников в сложении растительных сообществ.

Свободные от вечных льдов участки Антарктиды заняты *полярной пустыней* с двумя видами цветковых растений (злак щучка антарктическая — *Deschampsia antarctica* и гвоздичное колобант толстолистный — *Colobanthus crassifolius*), проникающих на юг местами до 68° ю. ш. До 83° ю. ш. на оголенных скалах встречаются мхи и лишайники.

## 6.3.12. Растительность высокогорий

Горный рельеф сильно изменяет свойства зонального климата. В целом с подъемом в горы климат становится холоднее, так как с увеличением высоты на каждые 100 м средняя температура снижается на 0,5—0,6 °С. Это понижение температуры обусловливает сокращение продолжительности вегетационного сезона и появление на вершинах гор круглогодичного снегового покрова («вечных снегов»). Положение нижней границы «вечных снегов» закономерно повышается от приполярных областей к тропикам. Так, на горах Шпицбергена она находится в среднем на высоте 460 м над уровнем моря, в Альпах — на высоте 2 600—3 300 м над уровнем моря, а в горах экваториальной Африки и Америки — до 5 000 м над уровнем моря.

С подъемом в горы параллельно с похолоданием климата увеличивается температурный контраст между склонами разной экспозиции, между днем и ночью, а также между почвой и растениями и прилегающим к ним воздухом. Например, на высотах около 3 000 м над уровнем моря на полном солнечном свету температуры твердых тел (включая органы растений) на склонах южной и северной экспозиций могут различаться более чем на 50 °С. В дневные часы растения на южных склонах могут нагреваться на 20—22 °С выше, чем окружающий их воздух. При этом нередки случаи, когда прогревание почвы и растений в дневные часы до 15—18 °С сочетается с ночным заморозком.

Тяжелый холодный воздух стекает в понижения рельефа. Поэтому ущелья, долины и цирки оказываются своеобразными холодильниками, в которых условия сильно отличаются от таковых на их склонах. В таких элементах рельефа постоянные снежники могут лежать на высотах значительно ниже нижней границы «вечных снегов». Сильные ветры в горах сдувают снег с наветренных склонов в понижения рельефа. В результате на бесснежных склонах растения испытывают резкое иссушающее воздействие ветра, а скопившиеся в лощинах массы снега долго тают, оказывая охлаждающий эффект на растительность весной и в начале лета.

Увеличение высоты местности коррелирует с увеличением годового количества осадков, в среднем на 50—70 мм на каждые 100 м подъема из-за того, что горы задерживают облака. Однако высокогорья, находящиеся выше облаков, могут быть очень сухими. Обычно сухими оказываются и окруженные горами высокогорные равнины и центральные районы горных систем, так как осадки выпадают на их периферии.

Перечисленные особенности горного климата предопределяют отличие горной растительности от зональной растительности равнин, которое усиливается как с подъемом в горы, так и с продвижением к экватору.

В суровых условиях *зоны полярных пустынь* граница «вечных снегов» расположена так низко, а адаптированные к полярному климату виды столь малочисленны, что о дифференциации особой горной растительности говорить не приходится. На всем высотном протяжении доступной для растительной жизни территории встречается однообразный набор видов немногих цветковых растений, мхов и лишайников. При этом горные склоны южной экспозиции оказываются даже более благоприятными для жизни растений, чем выстуженные низменности.

В *тундровой зоне* уже заметно различие между равнинными и *горными* тундрами, где обитают те же виды кустарничков и трав, что и на равнине, но очень низкий травяно-кустарничковый ярус сильно разрежен, так как сосудистые растения населяют отдельные участки, в которых скапливается мелкозем. В растительном покрове горных тундр господствуют накипные и листоватые лишайники, а типичные для равнинных тундр кустистые лишайники редки. Кроме того, в горных тундрах широко представлены немногие виды наскальных мхов. Почти повсеместно встречаются голые камни и щебень. Непокрытые растительностью субстраты и общая скудость растительного покрова горных тундр отражены в названии занимаемого ими высотного пояса — *гольцовый* пояс.

Гольцовый пояс представлен и в горах *таежной зоны*, где он начинается от 600—800 м над уровнем моря на севере до 2 000 м над уровнем моря на юге зоны. Однако между горной тундрой и зональной тайгой располагается сообщество листопадных и вечнозеленых кустарников и стлаников, образующих густые труднопроходимые заросли высотой от 2—2,5 м в нижней части до 0,8—1 м в верхней части особого *подгольцового* пояса.

В зоне *умеренно теплого* влажного климата зональные летнезеленые леса в среднегорном, или *ореальном*, поясе сменяются влажными хвойными лесами, структура которых сходна со структурой равнинных таежных лесов. Определенное своеобразие горным хвойным лесам придает мощная подстилка из слаборазложившейся хвои, сильно закисляющей почву. В таких условиях в подлеске и травяном ярусе уживаются немногие виды главным образом из семейства Вересковые (Ericaceae). В засушливых областях предгорные и горные степи и пустыни при подъеме в горы сменяются лиственными или сухими хвойными лесами, выше которых располагается пояс влажных хвойных лесов.

Над ореальным поясом находится *субальпийский* пояс, для которого характерны три группы формаций. Кустарниковые формации представлены олиго- или монодоминантными ассоциациями высоких (2—15 м) листопадных или вечнозеленых рододендронов (*Rhododendron* spp.) или кустарниковых видов ольхи (*Alnus*), а во многих регионах Евразии — и густыми зарослями стланиковой сосны горной (*Pinus mugo*) высотой 1,5—2,5 м. В состав кустарниковых формаций входят также более низкие листопадные и вечнозеленые кустарники из вересковых, из которых многие обитают и под пологом леса в ореальном поясе, и обычно низкорослое разнотравье. Злаки для кустарниковых формаций субальпийского пояса не характерны. На влажных богатых почвах субальпийского пояса развивается высокотравье из гигантских, достигающих 2—2,5 м высоты многолетних двудольных трав с огромными листьями, принадлежащих главным образом к семействам Лютиковые (Ranunculaceae), Сложноцветные (Asteraceae) и Зонтичные (Apiaceae). Пологие склоны заняты

лугами из более низкорослых растений, в которых наряду с многочисленными видами разнотравья значительно участие злаков.

Вышерасположенный *альпийский* пояс совершенно лишен кустарниковых формаций, а травяные сообщества сложены низкорослыми многолетниками, частью вечнозелеными, среди которых встречаются подушечные формы и много розеточных видов. Многие виды альпийских лугов демонстрируют ксероморфную организацию, которая, вероятно, помогает им переживать периоды острого суточного дефицита воды, вызванные сильным разогревом поверхности растений в дневные часы (свыше +50 °С). В то же время ночные температуры даже летом могут опускаться ниже 0 °С, что вызывает промерзание венчиков цветков, которое, однако, не приводит к их отмиранию: утром они оттаивают, и цветки продолжают цвести.

Существует два основных типа альпийских лугов: луга с господством злаков и Осоковых (Cyperaceae), в которых разнотравье играет подчиненную роль, и «ковры», где, наоборот, ведущее значение имеет двудольное разнотравье. В альпийском поясе Анд преобладают подушковидные растения.

В высокогорьях центральных областей материков, характеризующихся засушливыми условиями, вместо субальпийского высокотравья и влажных альпийских лугов развиваются травяные сообщества, сходные с низкотравными степями.

В самом верхнем доступном растениям поясе — *нивальном* — преобладают накипные лишайники, а немногие виды цветковых растений представлены одиночными экземплярами, ютящимися по расселинам скал и между камней.

В *тропиках* примерно до высоты 1 000 м над уровнем моря растительный покров слабо или совсем не отличается от растительного покрова равнин. Лишь с высоты 1 000—1 200 м над уровнем моря температуры снижаются настолько, что это приводит к изменениям растительности. На этих же высотах находится и нижняя граница облачного слоя (верхняя его граница располагается примерно на высоте 3 000 м). Облака задерживаются на горах в виде тумана, поэтому в этом поясе воздух почти всегда насыщен влагой, а температуры не очень высоки, но почти не меняются в течение суток и по сезонам года. В таких условиях развиваются особые вечнозеленые *облачные* леса (рис. 303). От расположенных ниже горных дождевых тропических лесов они отличаются меньшей высотой древостоя при большем участии бамбуков и древовидных папо-

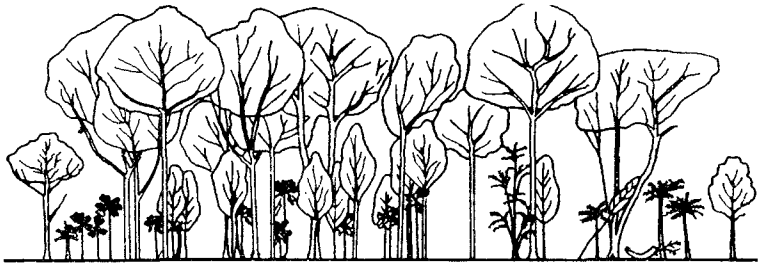


Рис. 303. Профиль тропического горного облачного леса (по И. Шмитхюзену, 1966)

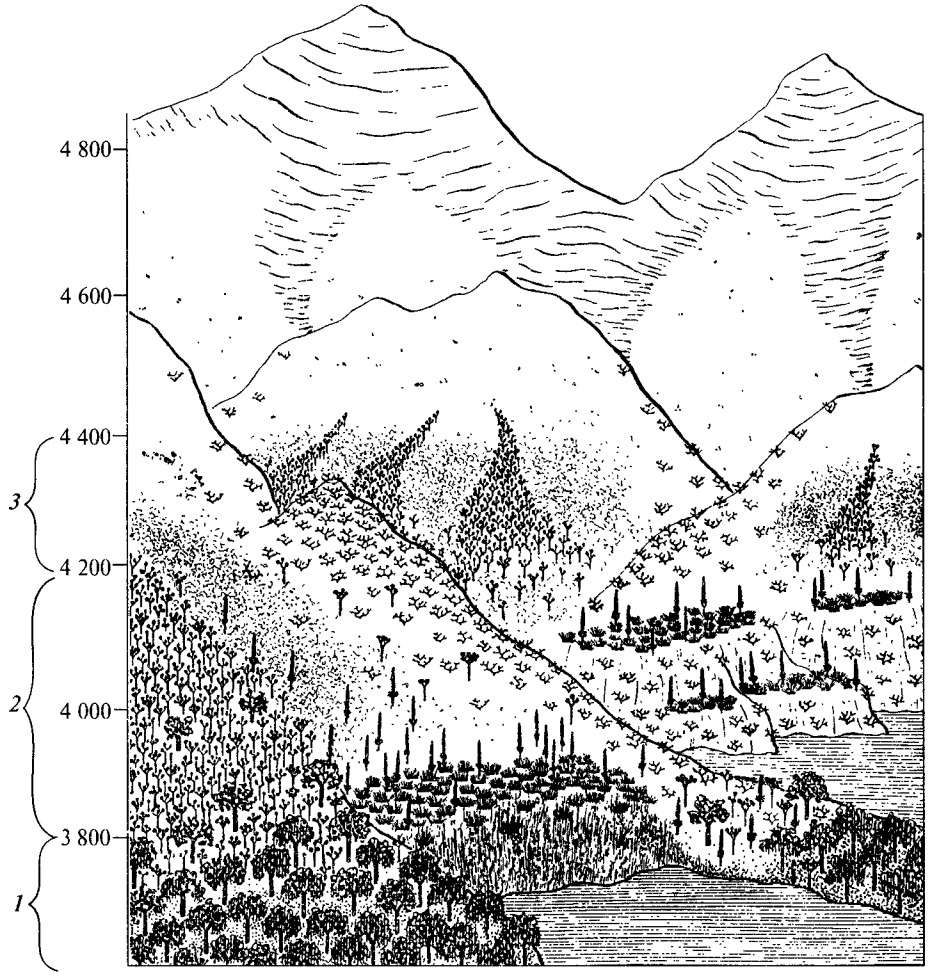



Рис. 304. Пояса высокогорной тропической растительности в Восточной Африке (по Г. Вальтеру, 1962):

*1* — пояс жестколистных вечнозеленых кустарников; *2* — пояс парамо; *3* — пояс низкорослых трав

ротников в древостое и подлеске. Вследствие постоянно высокой влажности на деревьях обильно развиваются эпифитные сосудистые растения, мхи и лишайники. Особенно характерны для пояса облачных горных лесов эпифитные папоротники из семейства Гименофилловые (Hymenophyllaceae), имеющие чрезвычайно тонкие, у некоторых видов однослойные листовые пластинки. Такие папоротники могут существовать только при полном насыщении воздуха водяными парами. В отличие от зонального влажного тропического леса в горном облачном лесу хорошо развит напочвенный покров из кустистых лишайников, селагинелл (*Selaginella*) и мхов, среди которых преобладают сфагнумы (*Sphagnum*). Предел лесной растительности в тропических высокогорьях лежит на высотах 2 000—2 500 м над уровнем моря.

Выше лесного пояса распространены *жестколистные вечнозеленые* низкоствольные (5—15 м) *криволесья* и *кустарники* (рис. 304), представленные вида-

ми из семейства Вересковые (Ericaceae), а в Южной Америке и Африке — из рода ногоплодник (*Podocarpus*) из хвойных.

Выше 3 500—3 600 м над уровнем моря климат становится слишком холодным для произрастания древесно-кустарниковых формаций. Поэтому во влажных районах выше криволесий развиваются травяные сообщества *па́рамо*, в которых господствуют высокие плотнокустовые злаки. Между их куртинами обитают низкие виды разнотравья. Характерный компонент парамо — редко стоящие розеточные деревья, представленные разными видами эспелеции (*Espeletia*), крестовника (*Senecio*) и лобелий (*Lobelia*). Все они имеют толстые неветвящиеся или одно- или двукратно ветвящиеся стволы до 5 м высотой, увенчанные на концах розеткой крупных широколинейных листьев. Некоторое сходство с ними имеют растущие также поодиночке «растения-свечи» — крупные розеточные травы, развивающие плотные узкоцилиндрические соцветия длиной в несколько метров. Выше парамо находится пояс растительности, в которой преобладают подушковидные растения из разных семейств двудольных растений и корневищные розеточные травы. Эти сообщества распространены до нижней границы «вечных снегов».

В сухих местах на высокогорьях развиваются ксерофильные формации *пу́ны*, напоминающие сообщества пустыни. Для этих мест характерны не только ясно выраженные засушливые сезоны, но и резкие суточные колебания температуры, достигающие 50 °С. В пуне доминируют плотнокустовые жестколистные злаки, между разреженными кочками которых обитают многолетние розеточные травы и подушковидные растения, а также «растения-свечи». Особый вариант представляет пуна с участием разреженных невысоких вечнозеленых кустарников с редуцированными чешуевидными или игольчатыми листьями. В Андах в пуне обитают разнообразные шаровидные кактусы, некоторые виды которых произрастают плотными дернинками, подобными подушковидным растениям.

## 6.3.13. Интразональная растительность

Зональная растительность всегда сочетается с сообществами, не проявляющими узкой приуроченности к определенной зоне и встречающимися в нескольких зонах, причем местами они достигают значительного развития и в существенной мере определяют облик растительности обширных территорий.

К такого рода сообществам относятся разного типа ***болота***, встречающиеся в определенных формах рельефа по всем зонам, но особенно развитые в тундровой и таежной зонах. Болота распространены в местах избыточного увлажнения, сочетающегося с аноксическими условиями в субстрате. Различают *низинные* болота, получающие водное питание из грунта, и *верховые*, поверхность которых настолько удалена от зеркала грунтовых вод, что единственным источником влаги служат атмосферные осадки. Низинные болота *эвтрофные*, т.е. богаты элементами минерального питания. На них могут развиваться особого типа лесные сообщества (лесные болота) или сообщества трав (травяные болота), среди которых основную роль играют представители Осоковых (Cyperaceae). Многие травы образуют кочки — густо базитонно разветвленные побеговые системы, многолетние части которых возвышаются над субстратом

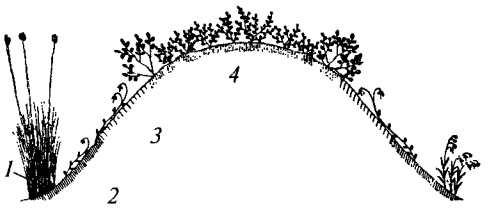



Рис. 305. Профиль болота (по Г. Вальтеру, 1968):
*1* — кочка; *2* — низинное болото; *3* — переходное болото; *4* — верховое болото

на высоту до 1 м (рис. 305). Между кочками нередко располагаются участки, залитые водой (мочажины), в которых обитают водоросли и некоторые мхи. Верховые болота олиготрофные, очень бедные минеральными веществами. Эдификаторами растительных сообществ верховых болот являются разные виды сфагнумов (*Sphagnum*), образующие сплошной ковер. Наряду с ними поселяются сосудистые растения-оксилофиты, представленные невысокими кустарниками и кустарничками. На многих верховых болотах встречаются хищные растения.

Столь же широко распространены ***луга***, представляющие собой группировки многолетних трав-мезофитов. Различают регулярно заливаемые паводками *поемные* и незаливаемые *суходольные* луга. Поемные луга по крупным рекам, по-видимому, способны существовать неопределенно долго, поддерживаемые мощными разливами реки, нарушающими ход сукцессии. Суходольные луга лесной зоны достаточно эфемерны и представляют собой типичные вторичные сообщества, в естественном состоянии быстро зарастающие лесом. Однако в тундровой и степной зонах суходольные луга, вероятно, существуют неопределенно долго вследствие непригодности занимаемых ими биотопов как для зональных степей и тундр, так и для лесных сообществ.

***Водная растительность*** также зависит не столько от климата местности, сколько от характера водоема, его проточности, степени загрязненности, строения дна.

Хозяйственная деятельность человека привела к серьезным изменениям растительности во многих регионах. При этом не только были разрушены естественные зональные и интразональные растительные сообщества, но и сложились группировки видов, для которых разрушительная деятельность человека оказалась благоприятной. В результате в настоящее время огромные площади на Земле заселены *группировками рудеральных растений*, активно занимающих любые участки с нарушенным растительным покровом. Состав этих группировок в значительной мере унифицирован на разных континентах и в разных климатических зонах.

## 6.4. ЗОНАЛЬНОСТЬ СУКЦЕССИОННЫХ СИСТЕМ

Реально на территории климатической зоны существует не одно зональное растительное сообщество, а целая серия сообществ, закономерно сменяющих друг друга во времени и в совокупности составляющих сукцессионную систему территории. Эти закономерные смены сообществ в конце концов и приводят к реставрации нарушенной растительности, наиболее полно гармонирующей с климатом, т.е. зонального, или климаксного сообщества. Разные расти-

тельные сообщества одной и той же серии и сообщества разных серий одной сукцессионной системы, как правило, резко различаются по облику и, следовательно, принадлежат к разным группам формаций. Например, в Московской области сообщество, предшествующее климаксному в демутационной серии, состоит из ели обыкновенной (*Picea abies*) и осоки волосистой (*Carex pilosa*) с незначительной примесью растений других видов, не играющих сколько-нибудь заметной фитоценотической роли. По облику это вполне типичный представитель формаций бореальных хвойных лесов. Климаксное сообщество на той же территории сложено дубом черешчатым (*Quercus robur*) в древесном ярусе, лещиной (*Coryllus avellana*) в кустарниковом и осокой волосистой в травяном ярусе. Оно представляет собой формацию летнезеленых (широколиственных) лесов умеренного климата.

Климаксные сообщества, как и любые другие ассоциации сукцессионной системы, занимают в разных участках климатической зоны разные удельные площади. Это обусловлено особенностями макро- и мезорельефа и климатическими различиями в разных местах зоны, что влияет на вид сукцессионных серий и скорости сукцессионного становления и восстановления растительности. Так, в прибрежных районах преобладают разные сообщества гидросерии, а сообщества ксеросерии встречаются крайне редко и приурочены к особым формам рельефа (вершинам песчаных дюн, верхним частям крутых склонов южной экспозиции, дорожным насыпям и т.п.). В глубине материка, наоборот, обширнейшие территории заняты сообществами ксеросерии, сукцессия в которой к тому же идет очень медленно и легко возвращается к начальному этапу под внешними воздействиями. Сообщества гидросерии в этих местах оттеснены в долины и поймы рек, где они производят впечатление азональных сообществ. Поэтому прибрежные и внутриматериковые части климатической зоны резко различаются по облику господствующих по площади растительных сообществ, и их при обычном физиономическом подходе относят к разным зонам (например, зона летнезеленых лесов и зона пустынь умеренного климата). Однако при всех различиях облика растительности динамические взаимоотношения между фитоценозами остаются одинаковыми, что и позволяет говорить о единой зоне растительности, выделяемой по общности сукцессионных систем на всей ее территории.

Существуют четыре зоны сукцессионных систем, опоясывающие Земную сушу сплошными поясами и проявляющие четкую климатическую приуроченность.

1. Зона тропических лесов, где эдификаторами климаксных сообществ являются разные виды вечнозеленых перистолистных деревьев с почками без почечных чешуй из семейства Бобовые (Leguminosae).

2. Зона субтропических (лавролистных) лесов, эдификаторы климаксных сообществ которой представлены вечнозелеными широколистными деревьями из семейства Лавровые (Lauraceae) с почками, защищенными почечными чешуями.

3. Зона летнезеленых лесов, в климаксных сообществах которой эдификаторы из семейства Буковые (Fagaceae) представлены летнезелеными широколистными деревьями с почками, имеющими почечные чешуи.

4. Зона темнохвойных лесов, где эдификаторами климаксных фитоценозов являются виды вечнозеленых деревьев из семейства Сосновые

(Pinaceae) с игольчатыми листьями ксероморфной структуры и с почками, защищенными почечными чешуями.

Зоны арктических и антарктических безлесных формаций представляют собой *псевдозоны*, где безраздельно господствуют ассоциации самых ранних стадий гидросерий, вполне сходные с таковыми зоны темнохвойных лесов. Господство ранних безлесных стадий гидросерий в Арктике и Антарктике обусловлено относительно недавним освобождением этих территорий из-под ледника и заселением их начальными сообществами сукцессионной системы, а также избыточной влажностью местообитаний и удаленностью от источников диаспор видов, слагающих сообщества более поздних стадий сукцессии, что сильно замедляет течение гидросерии.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие ..... 3
Введение ..... 5

ЧАСТЬ I
**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА**

Глава 1. **Морфология вегетативных органов** ..... 8

1.1. Талломная организация ..... 8
1.2. Побег ..... 15
1.2.1. Биологическое значение побеговой организации ..... 15
1.2.2. Строение побега ..... 16
1.2.3. Возникновение листьев и побеговой организации ..... 24
1.2.4. Морфология листьев ..... 26
1.2.5. Разнообразие листьев на побеге ..... 40
1.2.6. Органогенез в апексе побега ..... 43
1.2.7. Органогенез листа ..... 45
1.2.8. Почка ..... 47
1.2.9. Ветвление побега ..... 50
1.3. Органы закрепления растения и поглощения растворов ..... 53
1.4. Конструктивные элементы тела растения ..... 59
1.5. Метаморфозы вегетативных органов ..... 62

Глава 2. **Гистология** ..... 80

2.1. Строение «типичной» растительной клетки ..... 80
2.2. Надклеточная организация тела зеленых растений ..... 86
2.3. Ткани ..... 90
2.3.1. Меристема ..... 91
2.3.2. Постоянные ткани ..... 94
2.3.2.1. Покровные ткани ..... 95
2.3.2.2. Фотосинтезирующая ткань ..... 105
2.3.2.3. Механические ткани ..... 107
2.3.2.4. Ткани, поглощающие растворы ..... 110
2.3.2.5. Проводящие ткани ..... 112
2.3.2.6. Аэренхима ..... 130
2.3.2.7. Запасающие ткани ..... 131
2.3.2.8. Секреторные ткани ..... 134
2.3.2.9. Основная паренхима ..... 141

Глава 3. **Анатомия вегетативных органов** ..... 142

3.1. Корень ..... 142
3.1.1. Формирование первичной структуры корня ..... 142
3.1.2. Вторичная структура корня ..... 154
3.1.3. Ветвление корня ..... 158
3.1.4. Анатомия метаморфизированных корней ..... 162
3.2. Анатомическое строение стебля ..... 169
3.2.1. Структура апекса побега ..... 169
3.2.2. Первичная структура стебля ..... 173
3.2.3. Связь проводящих систем стебля и корня ..... 188
3.2.4. Увеличение проводимости стелы ..... 190
3.2.5. Механическая система стебля ..... 203
3.2.6. Анатомия метаморфизированных стеблей ..... 207
3.3. Лист ..... 210
3.3.1. Листовая пластинка ..... 210
3.3.2. Черешок, прилистники, листовое основание ..... 219
3.3.3. Метаморфозы листа ..... 221

ЧАСТЬ II

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БОТАНИКА**

Глава 4. **Аутэкология растений** ..... 224

4.1. Экологические группы растений ..... 224
4.1.1. Экологические группы видов по отношению к температурному фактору ..... 224
4.1.2. Экологические группы видов по отношению к влажности ..... 225
4.1.3. Экологические группы видов по отношению к свету ..... 236
4.1.4. Экологические группы растений по отношению к субстрату ..... 238
4.1.5. Экологические группы гетеротрофных высших растений ..... 244
4.2. Жизненные стратегии видов ..... 252
4.3. Жизненные формы высших растений ..... 254
4.3.1. Классификация жизненных форм по физиономическим признакам ..... 254
4.3.2. Система жизненных форм К. Раункиера ..... 262
4.4. Возрастные состояния растения ..... 263
4.5. Архитектурные модели древесных растений ..... 264
4.6. Модели побегообразования трав ..... 270
4.7. Размножение и воспроизведение растений ..... 271
4.7.1. Вегетативное размножение ..... 271
4.7.2. Бесполое размножение ..... 280

Глава 5. **Хорология растений** ..... 286

5.1. Ареал ..... 286
5.1.1. Барьеры расселению таксонов ..... 286
5.1.2. Структура ареала ..... 291
5.1.3. Типы ареалов ..... 294
5.2. Флора и ее структура ..... 299
5.3. Основные фитохории Земли ..... 300

Глава 6. **Основы фитоценологии** ..... 303

6.1. Экологическая ниша и жизненная стратегия ..... 303
6.2. Растительность ..... 305
6.2.1. Структура растительности ..... 305
6.2.2. Классификация растительности ..... 309
6.2.3. Динамика растительности ..... 312
6.3. Основные биомы Земли ..... 315
6.3.1. Дождевые тропические леса ..... 316
6.3.2. Листопадные тропические леса ..... 320
6.3.3. Саванны ..... 322
6.3.4. Тропические и субтропические пустыни и полупустыни ..... 324
6.3.5. Жестколистная субтропическая растительность ..... 326
6.3.6. Лавролистные леса ..... 328
6.3.7. Леса умеренно теплого климата ..... 330
6.3.8. Степи и пустыни умеренного климата ..... 332
6.3.9. Бореальные хвойные леса ..... 336
6.3.10. Тундра и полярные пустыни ..... 337
6.3.11. Субполярная растительность Южного полушария ..... 338
6.3.12. Растительность высокогорий ..... 339
6.3.13. Интразональная растительность ..... 343
6.4. Зональность сукцессионных систем ..... 344

*Учебное издание*

**Тимонин Александр Константинович**

# БОТАНИКА

## В 4 ТОМАХ

### ТОМ 3

## Высшие растения

### Учебник

Редактор *И. А. Соколова*
Технический редактор *Е. Ф. Коржуева*
Компьютерная верстка: *Л. А. Смирнова*
Корректоры *В. А. Жилкина*, *Г. Н. Петрова*

Изд. № 101110264. Подписано в печать 24.11.2006. Формат 70×100/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 28,6.
Тираж 3000 экз. Заказ № 6180.

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.
ОАО "Тверской полиграфический комбинат", 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс: (4822) 44-42-15
Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru