

Раздел II

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ

Организмы, относящиеся к этому царству, характеризуются отсутствием ядра, окруженного мембраной. ДНК образует единственную нить, замкнутую в кольцо. Центриоли и митотическое веретено отсутствуют, деление клеток осуществляется путем перетяжки. У дробянок нет пластид и митохондрий. Основу клеточной стенки составляет гликопептид муренин (а не целлюлоза, как у растений). Жгутиков обычно нет или они имеют простое строение. Питание гетеротрофное или автотрофное. Половой процесс осуществляется в форме обмена генетическим материалом между особями.

ПОДЦАРСТВО БАКТЕРИИ

Сюда относят две крупные группы бактерий: эубактерии и архебактерии (от греч. «археос» — древний). Архебактерии резко отличаются от истинных бактерий (эубактерий) химическим составом и физиологическими свойствами, сравнительно немногочисленны (обнаружено немногим более 40 видов). Некоторые признаки сближают архебактерий с эукариотами, другие — отличают их как от истинных бактерий, так и от эукариот.

Рассмотрим строение и физиологию широко распространенных истинных бактерий, или эубактерий.

Это одноклеточные организмы. Как у всех прокариот, ядро у них отсутствует. Размер бактериальных клеток колеблется от 0,2 до 10 мкм, в редких случаях достигают в длину 30—100 мкм (например, некоторые серные пурпурные бактерии). По форме выделяют шаровидные кокки, палочковидные бациллы, изогнутые вибрионы, извитые в виде спирали спирохеты и спириллы (рис. 78). Многие бактерии неподвижны, другие имеют жгутики (от 1 до 50) и могут передвигаться. Снабжен-



Рис. 78. Основные формы бактериальных клеток

ные жгутиками бактерии двигаются довольно быстро: за секунду клетка может проходить расстояние, в 50 раз превышающее ее длину. Бактериальные клетки окружены плотной оболочкой — клеточной стенкой, благодаря которой сохраняют постоянную форму. Опорным каркасом клеточной стенки служит особый полимер — гликопептид муреин, покрывающий клетку одним или несколькими слоями. По составу и строению клеточной стенки бактерии существенно отличаются от растений и животных. Многие виды бактерий образуют слизистую капсулу. Наличие капсулы обеспечивает устойчивость бактерий к фагоцитозу и тем самым повышает их болезнетворную активность. Таким образом, капсула служит для бактерий защитным покровом и, кроме того, предохраняет клетку от высыхания.

Под капсулой и клеточной стенкой располагается цитоплазматическая мембрана, которая образует впячивания в цитоплазму и формирует мембранные комплексы, выполняющие функции, аналогичные функциям митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи (подробнее о строении прокариотической клетки см. с. 54). Путем впячивания наружной цитоплазматической мембраны образуются также мембранные структуры, на которых располагаются пигменты, участвующие в фотосинтезе. (Вспомните, что у фототрофных бактерий, использующих свет в качестве источника энергии, фотосинтез происходит в анаэробных условиях и не сопровождается выделением кислорода.) В цитоплазме бактериальных клеток имеются включения, содержащие запасные питательные вещества — крахмал, гликоген, жиры. Многие бактерии способны также запасать фосфор в виде гранул полифосфатов и элементарную серу.

Большинство бактерий гетеротрофы, т. е. используют для питания готовые органические соединения (мертвых тел или выделений других организмов) — сахара, аминокислоты, витамины. Их называют *сапротрофами* (от греч. «сапрос» — гнилой). Другие гетеротрофные бактерии живут за счет питательных веществ других организмов, в теле которых они обитают. Их называют *паразитами*. Паразитизм у бактерий распространен очень широко. Существуют бактерии, паразитирующие в теле бактерий других видов. К числу паразитических бактерий, вызывающих заболевания у человека, относятся возбудители чумы, холеры, туберкулеза, дизентерии, дифтерии, менингита и многие другие. Встречаются так называемые хищные бактерии, захватывающие мелкие живые организмы (рис. 79). *Гетеротрофные бактерии* получают энергию для биосинтеза путем окисления органических соединений (углеводов и др.). Этот процесс может происходить при участии кислорода (дыхание) или в анаэробных условиях (брожение).

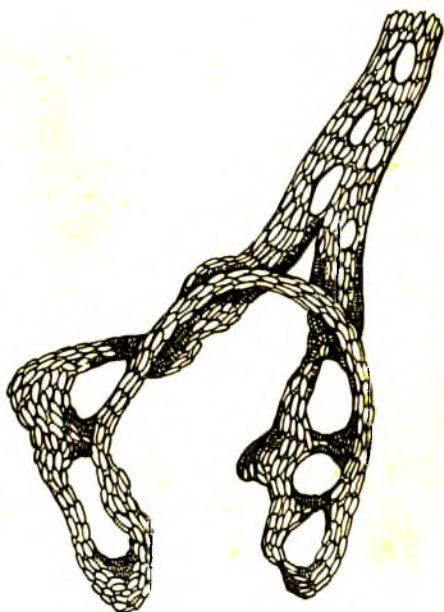
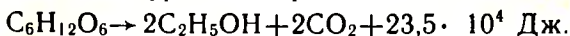


Рис. 79. Устройство ловчего приспособления колониальной хищной бактерии

В зависимости от конечного продукта различают несколько видов брожения. Так, спиртовое брожение заключается в расщеплении сахаров (глюкозы, фруктозы) до этилового спирта и CO_2 в присутствии фосфата. В суммарном виде уравнение реакции выглядит так:



Молочнокислые бактерии превращают сахара в молочную кислоту. Эти бактерии широко используют для квашения молока и овощей (например, приготовление кислой капусты — результат молочнокислого брожения, осуществляющегося в анаэробных условиях).

Маслянокислые бактерии сбраживают углеводы, в том числе высокомолекулярные — крахмал, гликоген, спирты, органические кислоты до масляной кислоты. В природных условиях маслянокислое брожение осуществляется в громадных размерах на дне болот, в заболоченных почвах, в илах, где ограничен доступ кислорода. Промежуточный продукт маслянокислого брожения — уксусная кислота, которая и включается в биологический круговорот веществ.

Необходимо отметить, что процессы брожения сопровождаются (помимо конечного) образованием побочных продуктов: ацетона, бутанола, изопропилового спирта, глицерина и др.

В природных условиях большое значение имеют *метанообразующие бактерии*, которые сбраживают спирты и органические кислоты в метан и CO_2 . Некоторые из них способны превращать в метан даже оксид углерода. Метанообразующие бактерии обитают в болотах, где они образуют «болотный газ» (метан). Метанообразующие бактерии замыкают любой цикл брожения. Сначала другие бактерии сбраживают углеводы до жирных кислот, спиртов, CO_2 и молекулярного водорода, а затем уже эти продукты перерабатываются метанообразующими бактериями.

Значительная часть бактерий синтезирует органические вещества своего тела путем усвоения углекислоты. Такие организмы называются *автотрофами*. Эту группу бактерий делят на фототрофов, для которых источником энергии служит солнечный свет, и хемотрофов, использующие для синтеза органических веществ собственного тела энергию химических реакций — окислительных или восстановительных.

Фототрофные бактерии (серные и несерные) — оби-

татели пресных и морских вод. Фотосинтез у них протекает в анаэробных условиях и не сопровождается выделением кислорода.

Хемотробы могут быть аэробными и анаэробными организмами. К ним относятся нитрифицирующие бактерии, переводящие аммиак в нитриты и далее в нитраты, железобактерии, переводящие закисное железо (Fe^{2+}) в окисное (Fe^{3+}), водородные бактерии, окисляющие молекулярный водород, и др.

Размножаются бактерии путем деления, которое наступает после удвоения бактериальной хромосомы — кольцевидной молекулы ДНК. Многие бактерии образуют споры путем формирования плотной оболочки вокруг молекулы ДНК с участком цитоплазмы. Споры обладают большой устойчивостью, сохраняя жизнеспособность в течение длительного времени.

Бактерии играют большую роль в разложении природных органических соединений. Вместе с другими деструкторами они разлагают целлюлозу либо выделяя в среду гидролитические ферменты, либо тесно прилегая к ее волокнам и поглощая продукты гидролиза. Целлюлоза подвергается также сбраживанию с выделением этилового спирта, уксусной и молочной кислот, CO_2 и других соединений. Бактерии разлагают целлюлозу также в рубце желудка жвачных животных. В результате их деятельности образуются значительные количества уксусной, масляной и других кислот, а также большое количество газов — H_2 , CO_2 , CH_4 (до 700 л в день).

ПОДЦАРСТВО СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Синезеленые водоросли, или цианеи, широко распространены во всех средах жизни и способны существовать практически в любых условиях: при температуре -83°C в Антарктиде и $+85-90^\circ\text{C}$ в горячих источниках.

Синезеленые водоросли относятся к прокариотам потому, что у них наследственный материал не ограничен от цитоплазмы и представлен единственной хромосомой. Цитоплазма и ее органоиды устроены просто и напоминают аналогичные структуры бактерий. У синезеленых водорослей хорошо развит фотосинтетический аппарат и найдено около 30 различных внутриклеточных пигментов. Разнообразным и своеобразным составом

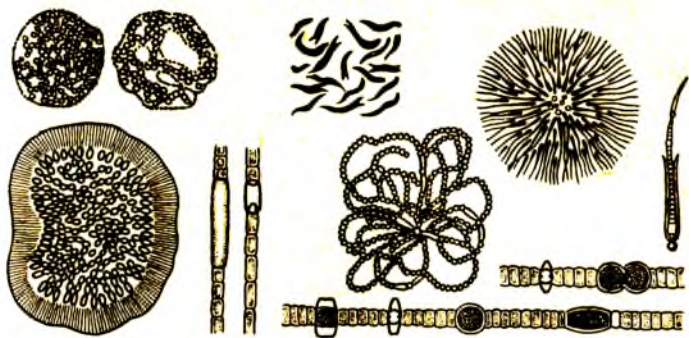


Рис. 80. Многообразие форм планктонных синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды

фотоассимилирующих пигментных систем объясняется устойчивость синезеленых водорослей к продолжительному затемнению и анаэробным условиям. Частично этим же объясняется их существование в крайних (экстремальных) условиях: в пещерах, богатых сероводородом слоях придонного ила, в минеральных источниках. Продуктом фотосинтеза в клетках синезеленых водорослей является гликопротеид, который отлагается в цитоплазме в виде зерен. Образуются также гранулы липопротеидов и протеинов. В цитоплазме обитателей серных водоемов находится сера. В клетках синезеленых водорослей часто встречаются газовые вакуоли. По форме клетки этих водорослей бывают двух видов: округлые или сильно вытянутые, уплощенные (рис. 80). Во всех случаях они имеют толстые многослойные стенки, часто одеты слизистым чехлом. Клетки живут отдельно или образуют нити и колонии (рис. 81).

Основной способ размножения — деление клеток надвое или образование спор. Споры, покрытые толстой оболочкой, помогают переносить неблагоприятные условия среды и длительное время сохраняют жизнеспособность.

Помимо способности к фотосинтезу многие виды синезеленых водорослей могут фиксировать атмосферный азот. Обусловленная этим пищевая независимость позволяет им заселить необитаемые (без следов почвы) скалы. Синезеленые водоросли первыми осваивают безжизненные местообитания — лавовые потоки, вулканические острова.

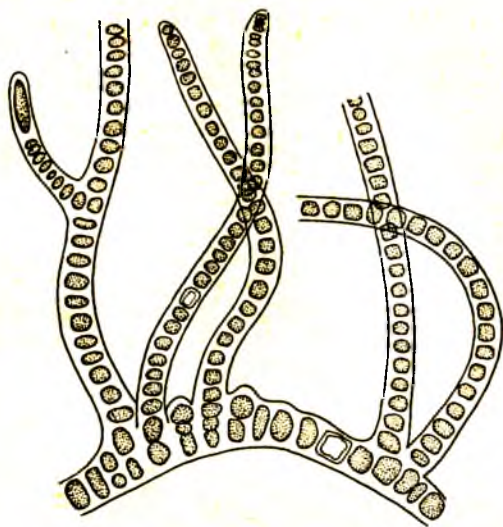


Рис. 81. Нитчатая структура у синезеленой водоросли

Отрицательная роль этих организмов заключается в вызываемом ими «цветении воды», так как вода в этом случае становится непригодной для употребления и ухудшает условия жизни других обитателей водоемов. Некоторые азотфиксирующие виды вносят на рисовые поля с целью обогащения их соединениями азота.

ЦАРСТВО ГРИБЫ

Эту своеобразную группу организмов долгое время рассматривали как часть мира растений. В настоящее время грибы, насчитывающие около 100 тыс. видов, выделяют в самостоятельное царство, поскольку по ряду существенных признаков они отличаются и от растений, и от животных.

Грибы лишены хлорофилла и требуют для питания готовое органическое вещество, т. е. по типу питания они гетеротрофны. Запасным питательным веществом у них служит гликоген, а не крахмал, характерный для большинства растений. Опорная структура клеточных стенок, как правило, представляет собой хитин. Целлюлозные клеточные стенки свойственны лишь

примитивным формам грибов и служат указанием на общность происхождения грибов и растений от общего предка. В обмене веществ грибов присутствует мочеви́на, что сближает их с животными. По способу питания — путем всасывания, а не заглатывания, по неограниченному росту они приближаются к растениям.

Строение грибов разнообразно — от одноклеточных форм (рис. 82) до сложно устроенных шляпочных грибов (рис. 83). Основой вегетативного тела гриба служит грибница, или мицелий, представляющий собой систему тонких ветвящихся нитей (гиф). Поверхность грибницы обычно очень велика и служит для поглоще-

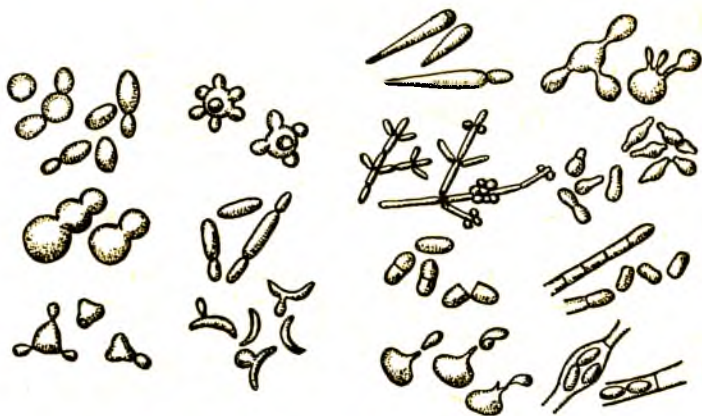


Рис. 82. Формы почкования у дрожжей



Рис. 83. Пластинчатые грибы: А — шампиньон; трубчатые грибы: Б — белый гриб

ния питательных веществ. Мицелий имеет разную продолжительность жизни: от нескольких дней (у плесени) до многих лет (шляпочные грибы). Различают субстратный мицелий, непосредственно контактирующий со средой, из которой извлекаются питательные вещества (например, почвой), и воздушный мицелий, располагающийся на поверхности. На воздушном мицелии образуются органы размножения. Таким образом, выступающие над поверхностью земли плодовые тела шляпочных грибов — это сплетение гиф воздушного мицелия.

Внутреннее строение мицелия служит основанием для условного деления грибов на низшие и высшие. У низших грибов мицелий представляет собой как бы одну гигантскую клетку с множеством ядер, поскольку гифы не имеют клеточных перегородок. К низшим грибам относятся мукор, развивающийся на овощах, ягодах, плодах в виде белого пушка, и фитофтора, вызывающая гниль клубней картофеля.

У высших грибов гифы многоклеточные, клетки содержат одно или несколько ядер. Параллельно растущие гифы образуют тяжи, достигающие иногда нескольких метров длины.

Грибы широко распространены и приспособились к различным условиям обитания (см. рис. 83). Многие виды заселили почву. Эти грибы участвуют в разложении (минерализации) органического вещества и образовании гумуса. Среди почвенных грибов многие виды образуют микоризу (см. с. 206) с высшими растениями. Некоторые виды грибов специализируются на разрушении лесной подстилки (листьев, хвои и т. д.) и древесины.

Существуют так называемые хищные грибы, строение которых приспособлено к захвату мелких круглых червей, обитающих в почве (рис. 84). К специализированным формам грибов относятся виды, поселяющиеся на навозных кучах, местах скопления помета животных или в местах, богатых роговым веществом (волосы, рога, копыта животных). Водные грибы представлены сапротрофами, обитающими на остатках растений, и паразитами водных растений и животных.

Примером грибов — паразитов растений — служит трутовик (рис. 85). Вначале он поселяется на живом дереве, а после его гибели продолжает питаться за счет мертвых тканей. Споры трутовика, попадая в растения

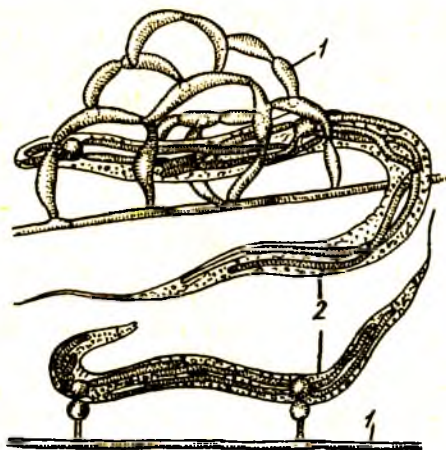


Рис. 84. Хищные грибы, захватывающие круглого червя:

1 — гриб, 2 — нематода



Рис. 85. Плоский трутовик

через раневую поверхность, прорастают, образуя грибницу, которая разрушает древесину. На коре дерева появляются плодовые тела, в которых формируются споры. Зараженные деревья в конце концов погибают.

Размножаются грибы вегетативно, бесполом или половым путем. Вегетативное размножение осуществляется частями мицелия или почкованием (у одноклеточных дрожжевых грибов). Бесполое размножение происходит при помощи специализированных клеток — спор. Споры развиваются в особых выростах мицелия или на концах специализированных гиф. Они образуются в больших количествах (например, у шампиньонов до

16 млрд.) и переносятся ветром на расстояния в сотни и даже 1000 км.

Половой процесс представлен разными формами и заключается в формировании мужских и женских гамет и последующем их слиянии. В жизненном цикле грибов выделяют гаплоидную и диплоидную фазы. Есть грибы, у которых клетки вегетативного тела гаплоидны (гапобионты), а диплоидна только зигота. При ее прорастании происходит редукционное деление и в дальнейшем мицелий растет за счет размножения гаплоидных клеток. Другие грибы на протяжении всей жизни диплоидны и только при образовании гамет происходит редукционное деление. Существует и промежуточная группа, у которой гаплоидная и диплоидная фазы равны по продолжительности. Перед образованием спор бесполого размножения диплоидные ядра редукционно делятся и образующиеся споры, таким образом, гаплоидны. Наконец, у несовершенных грибов (называемых так из-за отсутствия полового процесса в жизненном цикле) клетки мицелия всегда гаплоидны. К этой группе относятся такие распространенные плесневые грибы, как пеницилл и аспергилл.

Широкое разнообразие и повсеместное распространение грибов обуславливают их важную роль в природе и в жизни человека. Выше уже отмечалось участие грибов в разрушении остатков растений и животных и тем самым в образовании плодородного слоя почвы. Многие грибы поражают культурные растения или их плоды. Так, некоторые виды пенициллов вызывают гниение яблок, цитрусовых и др. Широко распространено обусловленное грибами увядание (вилт) или усыхание растений. Большой ущерб народному хозяйству приносит вилт хлопчатника, плодовых культур. Некоторые виды аспергилла, поселяясь в условиях высокой влажности на пищевых продуктах (арахис, семена льна и хлопка, рыба и т. д.), выделяют ядовитые вещества и могут быть причиной тяжелых отравлений. Известны грибы — возбудители болезней человека (стригущий лишай, парша и др.).

Вместе с тем грибы широко используются человеком. В СССР произрастает около 150 видов съедобных шляпочных грибов. Некоторые из них (шампиньоны) культивируются (см. рис. 83). Плесневые грибы рода пеницилл служат источником антибиотика, широко применяемого в медицине. Грибы находят применение в хлебопе-

карной промышленности (дрожжи), в изготовлении сыров, в виноделии и т. д.

Грибы — сборная группа организмов. Разные их классы имеют независимое происхождение от разных групп бесцветных жгутиковых и безжгутиковых амёбидных простейших.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ

Мир растений изучает наука ботаника (от греч. «ботанэ» — растения, травы). Она исследует их строение, жизнедеятельность, закономерности индивидуального и эволюционного развития, распространение и условия обитания. Значение растений в биосфере огромно. Растения запасают энергию Солнца в виде химических связей и служат, таким образом, продуцентами — создателями органического вещества. Они являются первым звеном в любой пищевой цепи и характер растительных сообществ определяющим образом сказывается на фауне любого биоценоза. Растения служат источником кислорода на Земле и оказывают значительное влияние на климат. Жизнь современного человека зависит от использования культурных растений, которых в настоящее время насчитывается около 1500 видов. Человек широко использует природные и культивируемые растения для изготовления лекарственных препаратов или в декоративных целях.

ОБЩИЕ СВОЙСТВА РАСТЕНИЙ

Размеры и строение растений колеблются в широких пределах — от 2—3 мкм у одноклеточных водорослей (например, хлорелла) до сложно устроенных покрытосеменных с высокодифференцированными тканями и органами (например, эвкалипты достигают 150 м высоты).

При всем разнообразии растений им свойственны общие черты.

1. Наличие в составе клеток растений твердой клеточной оболочки, или стенки. Стенка растительной клетки состоит из целлюлозы, не пропускает твердые частицы и обуславливает единственный способ питания — адсорбционный (всасывательный). Обеспеченность растительного организма питательными веществами за-

висит от размера поверхности соприкосновения растения с окружающей средой. Вследствие этого органы растения, обеспечивающие его питание — побеги и корни, достигают высокой степени расчлененности.

2. Прикрепление большинства растений к твердому субстрату обуславливает ограничение их подвижности. Хотя движение частей растений встречается часто (движения листьев при изменении освещенности, лепестков цветков в зависимости от времени суток, стеблей лиан в процессе роста и т. п.), в целом растения неподвижны.

3. Расселение растений осуществляется зачатками (спорами, семенами), находящимися в состоянии покоя. Вспомним, что для животных, напротив, характерно расселение в активной фазе онтогенеза — в личиночном или во взрослом состоянии.

4. По типу питания растения относятся к автотрофам. Свойственное некоторым растениям гетеротрофное питание (растения-паразиты, хищные растения) всегда вторичного происхождения. Запасным питательным веществом служит крахмал.

5. У растений наблюдается закономерное чередование поколений при половом размножении.

Растительный организм, на котором формируются гаметы, называется *гаметофитом*. Гаплоидные гаметы сливаются, образуя диплоидную зиготу, из которой развивается зародыш и вырастает взрослое растение — *спорофит*. При чередовании поколений гаметофит закономерно сменяется спорофитом, который затем вновь сменяется гаметофитом.

Гаметофит и спорофит могут быть одинаковыми как по строению, так и по продолжительности жизни. Но у наземных растений оба поколения различны. При этом оба поколения могут быть самостоятельными или одно развивается на другом. Так, у мхов спорофит (коробочка со спорами) — часть одного растения, тело которого является гаметофитом. У семенных растений сильно редуцированный, лишенный хлорофилла гаметофит представлен клетками зародышевого мешка (см. с. 294).

Таким образом, эволюция растений шла в направлении увеличения размеров бесполого поколения (спорофита) и редукции полового поколения — гаметофита (рис. 86).

Чередование поколений у растений связано со сме-

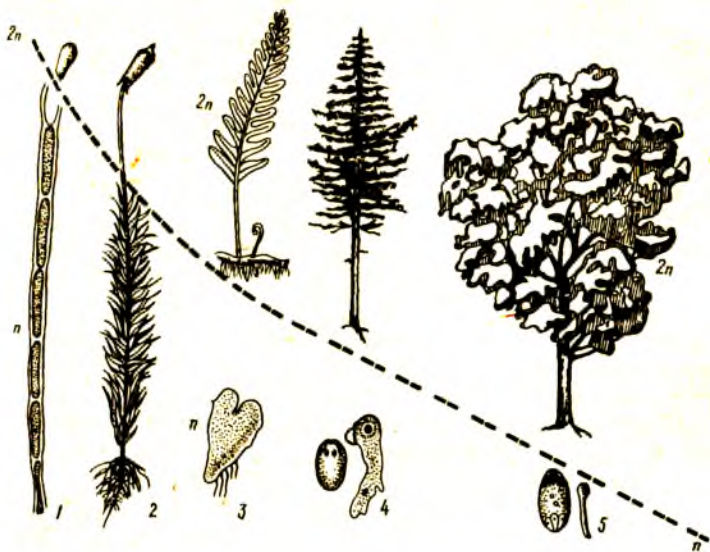


Рис. 86. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров бесполого поколения ($2n$) и редукции размеров полового поколения ($1n$):

1 — водоросли, 2 — мхи, 3 — папоротники, 4 — голосеменные, 5 — покрытосеменные

ной гаплоидной и диплоидной фаз развития. Диплоидный спорофит производит гаплоидные споры. Из них вырастает гаплоидный гаметофит, продуцирующий гаметы. При оплодотворении диплоидное число хромосом восстанавливается в зиготе, из которой вновь вырастает диплоидный спорофит¹.

Растения условно делят на низшие и высшие. У низших растений тело не расчленено на органы и ткани и называется слоевищем, или талломом. Сюда относятся красные водоросли (багрянки), настоящие водоросли и лишайники. У высших растений имеются органы (корень, стебель и лист), образованные сложно дифференцированными тканями. Зигота высших растений развивается в многоклеточный зародыш, с чем связано одно из их названий — зародышевые растения.

К высшим растениям относятся отделы Моховидные,

¹ У некоторых низших растений (вольвовковые, улотриковые и ряд других зеленых водорослей) спорофит может быть гаплоидным.

Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Покрытосеменные (Цветковые).

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

ГРУППА ОТДЕЛОВ ВОДОРΟΣЛИ

Настоящие водоросли — обширная группа растительных организмов, включающая несколько отделов и около 30 тыс. видов. Размеры водорослей зависят от уровня их организации. Их тело может быть представлено одной клеткой или колонией клеток, или многоклеточным слоевищем. Настоящих тканей нет. Вегетативные органы также отсутствуют. Размеры одноклеточных водорослей составляют от 0,25 до 30 мкм. Представители многоклеточных видов достигают 10—12 и даже 50 м (бурые водоросли).

Водоросли распространены в морских и пресных водах и во влажной среде на суше. В зависимости от экологических особенностей водоросли делят на планктонные, бентосные (донные), наземные, почвенные, водоросли горячих источников, водоросли снега и льда.

Планктонные и бентосные водоросли служат основными производителями органического вещества в водоемах. От их численности зависит численность различных растительоядных беспозвоночных и позвоночных животных (моллюсков, ракообразных, рыб и др.).

Биомасса водорослей в Мировом океане оценивается в 1,7 млрд. т, биомасса животных — в 32,5 млрд. т. Таким образом, биомасса животных почти в 20 раз превышает растительную. Возникает вопрос: как же обеспечивается пищей животное население морских вод? Ответ заключается в чрезвычайно высокой продуктивности фитопланктона, составляющей 550 млрд. т в год. Менее продуктивны бентосные растения, дающие 0,2 млрд. т в год. Непрерывное размножение водорослей создает кормовую базу для многочисленных морских животных, продукция которых составляет 56,2 млрд. т в год, т. е. в 10 раз меньше. (Эти цифры соответствуют правилу экологической пирамиды, отражающей потери энергии в цепях питания.)

Наземные водоросли поселяются на твердых субстратах, где есть постоянное или периодическое увлажнение: на коре деревьев, на мхах, валунах и скалах, на заборах, крышах и т. д. На протяжении своей жизни

они окружены воздухом, источником воды для них служат дождь и роса. Наземные местообитания заселяются одноклеточными, колониальными и нитчатыми водорослями. Они образуют порошкообразные слизистые налеты, войлокообразные пласты, мягкие или твердые корочки. При пересыхании или промерзании наземные водоросли находятся в состоянии анабиоза, в благоприятных условиях их рост возобновляется.

К условиям жизни в почве приспособились около 2000 видов различных водорослей. Основная их масса обнаруживается в поверхностном слое глубиной до 1 см. На глубине 10 см и более они встречаются в незначительных количествах. У почвенных водорослей широко распространены приспособления, позволяющие переносить засуху. Они заключаются в образовании слизистых чехлов, состоящих из полисахаридов и способных быстро поглощать и удерживать большое количество воды.

Водоросли играют большую роль в накоплении органического вещества в почвах. Биомасса водорослей на разных почвах составляет от 0,6 до 1,5 т на 1 га и неоднократно обновляется за вегетационный период. Органические вещества, выделяемые водорослями, живые тела и продукты распада клеток водорослей служат пищей многим почвенным организмам: бактериям, грибам, простейшим, червям и др.

Водоросли влияют также на структуру почвы. Так, нитчатые водоросли оплетают частицы почвы, склеивают слизью и тем самым закрепляют их.

Водоросли, обитающие в горячих источниках и на снегу, свидетельствуют о высокой приспособляемости этих организмов к жизни в самых различных, в том числе экстремальных, условиях.

В формировании осадочных пород большую роль играли и играют одноклеточные водоросли диатомей, строящие свой панцирь из кремнезема. Считают, что в Мировом океане эти водоросли извлекают в год от 70 до 150 · 10⁹ т кремнезема. Отмирая, водоросли опускаются на дно, где образуется осадок, состоящий из их панцирей.

Питание водорослей автотрофное. Некоторые одноклеточные водоросли, например почвенные, обитающие в глубоких горизонтах, могут переходить на гетеротрофное питание. Запасные питательные вещества откладываются в виде крахмала, реже — масла.

Водоросли размножаются бесполом и половым путем. Бесполое размножение осуществляется в двух формах. К вегетативному относится деление слоевища на части без каких-либо преобразований в клетках: деление клеток надвое у одноклеточных, распадение колоний, фрагментация у многоклеточных. Более специализированная форма бесполого размножения — спорообразование, при котором в специальных органах или внутри вегетативных клеток возникают неподвижные споры или подвижные, снабженные жгутиками зооспоры. Те и другие образуются в больших количествах и, прорастая, дают новую водоросль.

Половое размножение заключается в формировании специализированных половых клеток — мужских и женских гамет и их последующем слиянии с образованием зиготы. При половом размножении у разных видов водорослей гаметы бывают трех основных типов: половые клетки одинакового размера и формы (изогамия); не одинаковые по размерам и подвижности мужские и женские половые клетки (гетерогамия); крупная и неподвижная женская половая клетка и небольших размеров сперматозоид со жгутиками (оогамия). Мужские и женские гаметы могут развиваться на одном организме или на разных. После оплодотворения диплоидная зигота прорастает и образует новое слоевище. У гаплоидных видов первое деление зиготы редукционное. Все последующие клетки, возникающие в процессе роста, гаплоидны. Примером чередования поколений у водорослей может служить бурая водоросль ламинария.

Хозяйственное значение водорослей неуклонно возрастает.

Водоросли издавна употребляются в пищу, особенно широко в Японии и на Тихоокеанском побережье СССР. Наибольшей известностью пользуется морская капуста — бурая водоросль ламинария и близкие к ней виды. В пищу идут также некоторые красные и зеленые водоросли. Из водорослей получают клей, находящий применение в текстильной промышленности и в строительстве в качестве добавки к цементу. Из золы бурых водорослей извлекают иод.

Из всех отделов водорослей будут рассмотрены два: бурые, имеющие большое хозяйственное значение, и зеленые, включающие наиболее сложно организованные растения в группе водорослей и играющие важную эволюционную роль.

Отдел красные водоросли, или багрянки. Красные водоросли выделили из настоящих водорослей в самостоятельное подцарство растительного мира. Эта группа включает около 4 000 видов, из числа которых подавляющее большинство — обитатели дна морей и лишь немногие формы встречаются в пресных водах.

Своеобразие красных водорослей заключается прежде всего в наборе пигментов. Помимо обычных хлорофиллов и каротиноидов в пластидах багрянок содержатся так называемые фикобилины, встречающиеся еще лишь у синезеленых водорослей. Различные соотношения этих пигментов определяют разнообразие окраски — от ярко-красной до голубовато-зеленой и желтой. В результате фотосинтеза в цитоплазме клеток откладывается особый крахмал, который по составу близок к гликогену. Другая важная особенность — сложный половой процесс, отличающийся от полового размножения других водорослей. Гаметы и споры красных водорослей лишены жгутиков и неподвижны. Оплодотворение осуществляется при пассивном переносе мужских половых клеток к женскому половому органу.

Большинство багрянок имеют размеры от нескольких сантиметров до 1 м, хотя встречаются и одноклеточные организмы.

Внешнее строение красных водорослей очень разнообразно. Среди них есть формы нитевидные и пластинчатые, цилиндрические и корковидные, в виде шнуров или разветвленных кустиков. Они всегда прикреплены к камням, ракушкам и т. п. с помощью нитевидных выростов — ризоидов. Красные водоросли обитают на различных, в том числе больших, глубинах (до 200 м). У некоторых видов (так называемые каменные водоросли) в клетках откладывается большое количество карбоната кальция и магния. Такие багрянки наряду с кораллами участвуют в образовании рифов.

Красные водоросли играют значительную роль в жизни моря. Наряду с бурыми это самые распространенные растительные организмы в морских биоценозах. Они служат источником органического вещества в море и пищей морским животным. Человек использует некоторые виды в пищу. В промышленных масштабах из них добывают агар, находящий широкое применение в пищевых и медицинских целях.

Отдел бурые водоросли. Бурые водоросли — исключительно многоклеточные растения. В настоящее время

их насчитывается около 1500 видов. Общим внешним признаком служит желтовато-бурая окраска их слоевищ, обусловленная большим количеством желтых и бурых пигментов. Размеры их очень разнообразны: от десятых долей миллиметра и нескольких миллиметров до десятков метров. Столь же разнообразна и форма слоевища (рис. 87). Встречаются нитевидные, корковидные, шаровидные, пластинчатые, кустообразные растения. Слоевища многих видов содержат газовые пузыри, удерживающие водоросли в вертикальном положении.

У многих видов бурых водорослей слоевище состоит из нескольких рядов клеток, плотно соединенных между собой по всей длине и напоминающих паренхиму высших растений. В многорядных слоевищах можно различить кору из интенсивно окрашенных клеток, содержащих большое количество хлоропластов, и сердцевину, состоящую из бесцветных клеток. Сердцевина служит для транспортировки продуктов фотосинтеза и выполняет механическую функцию. Таким образом, у бурых водорослей намечается деление клеток слоевища на ткани.

Клетки бурых водорослей имеют одно ядро, сильно ослизняющиеся стенки, состоящие из внутреннего целлюлозного слоя и наружного пектинового слоя. Запас-

ные питательные вещества — полисахарид ламинарин и шестиатомный спирт маннит.

Бурые водоросли всегда прикреплены к грунту или другим растениям. Прикрепление осуществляется с помощью выростов — ризоидов. Распространены они во всех водах — от тропических до приполярных. Наиболее часто их заросли встречаются на глубинах до 6—15 м, но известны случаи произрастания бурых водорослей на глубине 100 и даже 200 м.

У бурых водорослей встречаются все формы размножения. Вегетативное размножение происходит при случайном отделении частей слоевища,



Рис. 87. Бурые водоросли

только у некоторых видов для этого существуют специальные почки. Споровое размножение осуществляется путем образования гаплоидных спор, развивающихся в гаплоидные растения полового поколения — гаметофиты. Половой процесс представлен тремя формами: изогамной, гетерогамной и оогамной. Зигота прорастает в диплоидное растение — спорофит. Спорофит образует подвижные зооспоры. У ламинарий гаметофит существует недолго, в то время как спорофит — многолетний.

Бурые водоросли наиболее широко используются человеком по сравнению с другими представителями этой группы. Они — единственный источник такого ценного продукта, как альгинаты, широко используемые при приготовлении консервов, фруктовых соков, красящих и клеящих веществ. Применение альгинатов повышает качество печатания книг, делает натуральные ткани невыцветающими и непромокаемыми, повышает устойчивость лакокрасочных покрытий и строительных материалов. С их помощью получают высококачественные смазочные материалы для машин, мази и пасты для фармацевтической и парфюмерной промышленности.

Широко используется также извлекаемый из бурых водорослей шестиатомный спирт маннит. В медицине он применяется как кровезаменитель при хирургических операциях, в производстве синтетических смол, красок, взрывчатых веществ. В сельском хозяйстве бурые водоросли употребляются в качестве кормовой добавки. Не утратили своего значения бурые водоросли и как сырье для получения иода.

Отдел зеленые водоросли. Зеленые водоросли — самый многочисленный из всех отделов водорослей. Он насчитывает от 13 до 20 тыс. видов и включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы. Все они отличаются чистым зеленым цветом своих слоевищ, сходным с окраской высших растений и обусловленным преобладанием хлорофиллов над другими пигментами.

Вследствие разнообразия строения зеленые водоросли делят на пять классов, в том числе вольвоксовые (основная форма вегетативного тела — подвижные жгутиковые клетки и колонии таких клеток), протококковые (основная форма вегетативного тела — неподвижные клетки с плотной оболочкой и колонии таких клеток), улотриксковые (многоклеточные нитчатые и

пластинчатые формы). К зеленым водорослям примыкают наиболее сложно устроенные харовые водоросли, произошедшие от зеленых и выделяемые ныне в самостоятельный отдел.

К классу вольвоксовых относятся наиболее примитивные представители отдела, имеющие жгутики и сохраняющие подвижность в течение всей жизни. Большинство вольвоксовых — одноклеточные организмы, но некоторые виды представляют собой колонию (рис. 88). Клетки одноклеточных и колониальных форм содержат одно ядро. Размножение — бесполом и половым путем. При половом размножении в результате слияния гамет образуется диплоидная зигота. Зигота делится путем митоза. Последующие деления приводят к образованию шаровидного тела вольвокса, состоящего из гаплоидных клеток.

Вследствие широкого распространения и способности к быстрому размножению вольвоксовые играют существенную роль в круговороте веществ в природе. Они активно участвуют в очистке загрязненных и стоячих вод, в формировании озерного ила — сапропеля, служат источником пищи для многих видов мелких беспозвоночных животных.

Произошли вольвоксовые от примитивных амeboидных форм. Большое значение имеют два направления эволюции вольвоксовых. Первый — усложнение строения слоевища путем дифференциации клеток на вегетативные и репродуктивные. Это один из возможных путей возникновения многоклеточных организмов (см. с. 160).

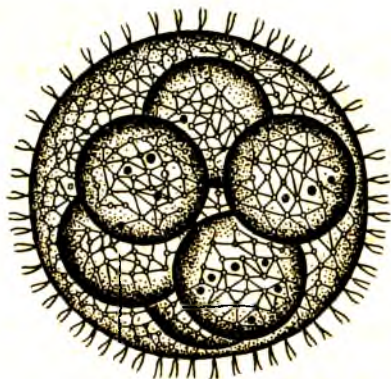


Рис. 88. Вольвокс

Второй — утрата подвижности в вегетативной фазе жизненного цикла. Эта линия эволюции привела к формированию протококковых водорослей, а от них — через нитчатые и пластинчатые многоклеточные водоросли — к наземным зеленым растениям.

Класс протококковые представлен как одноклеточными (хлорелла), так и многоклеточными видами. У всех представителей класса в вегетативной фазе жизненного цикла отсутствуют жгутики. В процессе эволюции этот класс считается переходным при формировании типично растительной структуры тела, характеризуется развитием слоевища из неподвижных клеток, одетых плотной оболочкой и в дальнейшем способных к функциональной и морфологической дифференциации. Протококковые широко распространены, предпочитают загрязненные водоемы и интенсивно очищают сточные воды. Некоторые виды прикрепляются преимущественно к ракообразным, покрывая их сплошным налетом. Вследствие нетребовательности к условиям обитания хлореллу выращивают промышленным путем как дополнительный источник белков на корм скоту.

Класс улотриковых объединяет большое количество разнообразных зеленых водорослей, общим признаком которых служит нитчатое или пластинчатое строение слоевища. Как и другие зеленые водоросли, размножаются половым и бесполом путем: отдельные клетки или участки нитей легко отрываются и переходят к самостоятельному росту. Наиболее известные представители класса: род улотрикс, обитающий в пресных водах, и род ульва, живущий в морских водах и известный под названием «морской салат». Ульвовые, в отличие от улотрикса, имеют паренхимное строение.

Эволюция зеленых водорослей в водной среде не привела к образованию сложно устроенных и крупных слоевищ с дифференциацией их на ткани. Это произошло при освоении зелеными водорослями суши и развитии высших наземных растений.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ

В царство растений лишайники традиционно включаются в ранге отдела. Эти своеобразные организмы в равной мере могут быть отнесены как к царству грибов, так и к царству растений. Компонентом многих лишай-

ников служат и синезеленые водоросли, относящиеся не к растениям — эукариотам, а к прокариотам.

Лишайники — симбиотические организмы, тело (слоевище) которых состоит из двух компонентов — автотрофного (синезеленые, зеленые, желтозеленые и бурые водоросли) и гетеротрофного (гриба). Симбионты образуют устойчивые морфологические типы и характеризуются особыми физиологическими и биохимическими процессами.

Строение, жизненные формы лишайников, возникающие при взаимодействии грибов и водорослей, не обнаруживаются у этих организмов по отдельности, т. е. их структура — результат длительного формообразующего процесса на основе симбиоза. Лишайники образуют также особые вещества, не встречающиеся в других группах организмов.

Начало образованию лишайников дают представители различных классов грибов. Вегетативное тело лишайников (слоевище) целиком состоит из переплетения грибных гиф, между которыми располагаются водоросли. У большинства лишайников плотные сплетения грибных нитей образуют верхний и нижний корковые слои. Под верхним корковым слоем располагается слой водорослей, где осуществляется фотосинтез и накапливаются органические вещества. Ниже находится сердцевина, состоящая из рыхло расположенных гиф и воздушных полостей. Функция сердцевины — проведение воздуха к клеткам водорослей.

Грибы, входящие в состав лишайников, полностью находятся в воздушной среде и имеют ряд особенностей. Стенки клеток гриба перфорированы, и клетки соединяются цитоплазматическими мостиками. Оболочки гиф утолщены, обеспечивая механическую устойчивость слоевища. У многих лишайников гифы могут ослизняться, что обычно не бывает у свободноживущих грибов. Лишайниковые грибы также имеют образования, не обнаруженные у свободноживущих, — жировые клетки (жировые гифы), располагающиеся в местах прикрепления к субстрату.

Большинство лишайниковых водорослей встречаются в свободноживущем состоянии, но некоторые известны лишь в лишайниках. Лишайнику, как целостному организму, присущи биологические свойства, которых нет у гриба и водоросли, взятых отдельно. Это выражается, в частности, в том, что лишайники могут обитать

там, где не способны самостоятельно жить ни грибы, ни водоросли. При этом гриб обеспечивает водоросли водой и минеральными солями, а сам пользуется органическими веществами, синтезируемыми водорослью.

Известно более 20 000 видов лишайников. В зависимости от строения слоевища выделяют накипные, листоватые и кустистые лишайники.

Слоевище накипных лишайников имеет вид корочки, плотно сросшейся с субстратом, толщиной от 1 до 5 мм. Они встречаются на коре деревьев и кустарников, на поверхности почвы. Накипные лишайники, поселяющиеся на поверхности горных пород, постепенно разрушают их благодаря выделению кислот.

Листоватые лишайники имеют округлую форму, часто с изрезанными краями или расчлененными на мелкие лопасти. Диаметр этих лишайников 10—20 см. Они прикрепляются к субстрату пучками грибных гиф — ризин, покрытых корковым слоем.

Листоватые лишайники — более организованные формы по сравнению с накипными, у них существует четкая дифференциация слоев.

Наиболее высоко организованы кустистые лишайники. Их слоевище представляет собой прямостоячий или повисающий кустик.

Некоторые из них имеют в высоту всего несколько миллиметров, другие — 30—50 см. Большими размерами отличаются эпифитные повисающие лишайники. Например, уснея длинная, поселяющаяся на ветках лиственниц и кедров в таежных лесах, достигает 7—8 м в длину.

Лишайники широко распространены. Наряду с синезелеными водорослями они являются пионерами в освоении безжизненных и скудных местообитаний: поверхности потоков лавы после извержения вулканов, скал и т. п. Разрушая и разрыхляя каменный грунт, обогащая его органическими веществами, лишайники создают условия для поселения высших растений. Лишайники заселили огромные пространства тундр, где представители рода кладония (олений мох, или ягель) служат основными источниками питания северных оленей (рис. 89).

Суровые условия обитания лишайников обуславливают их медленный рост. Например, прирост накипных лишайников составляет 0,25—0,5 мм в год, ягеля — 2—7 мм в год, а лишайников, поселяющихся на почве и



Рис. 89. Кустистый лишайник «олений мох» (ягель). А — общий вид; Б — разрез через слоевище:

1 — клетки водоросли, 2 — гифы гриба

мхах, — до 1—3 см в год. Но в целом скорость роста лишайников невелика, медленный рост обуславливает и высокую продолжительность их жизни — до 50—100 лет.

Размножаются лишайники спорами, которые образует гриб, либо вегетативно — отламыванием кусочков слоевищ, затем прорастающих на новом месте. Споры гриба могут быть одно- и многоклеточными. Попадая в благоприятные условия, они образуют первичный мицелий. Дальнейшее развитие этого мицелия и формирование слоевища зависят от того, встретят ли его гифы водоросль, соответствующую данному виду лишайника. Если на субстрате, где растет первичный мицелий, таких водорослей нет, первичный мицелий погибает, а если есть, то они оплетают ее и тогда начинается формирование слоевища.

Размножаются лишайники с помощью особых образований, возникающих под верхней корой слоевища и состоящих из клеток водоросли, окруженных гифами гриба. При разрывании коркового слоя они разносятся ветром и, попав в благоприятные условия, сразу начинают разрастаться в новое слоевище.

Лишайники играют важную роль в наземных биоценозах. Их масса может достигать 20—40 ц/га (в таежных лесах и тундре). Среди лишайников живут или питаются ими многие виды беспозвоночных и позвоночных животных (клещи, ногохвостки, сеноеды, северные олени и т. д.). Разлагаясь после отмирания, лишайники создают необходимые условия для образования почвенного гумуса.

Антибиотические свойства лишайников находят применение в парфюмерной промышленности.

Лишайники очень чувствительны к загрязнению воздуха, особенно соединениями серы, и степень их развития может служить индикатором экологической обстановки в городах.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — СПОРОВЫЕ

К высшим относятся растения, развитие которых сопровождается образованием зародыша, а тело расчленено на стебель, корень и лист. Это сложные многоклеточные организмы, клетки которых дифференцированы и образуют различные ткани, имеющие определенное функциональное значение. Характерная черта высших растений — наличие проводящей системы (трахеид и сосудов), обеспечивающей обмен веществами между полярными частями организма. Отсюда возникло еще одно название высших растений — сосудистые. К ним относятся следующие отделы: моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные.

Высшие растения — наземные организмы и особенности их строения обусловлены приспособлением к обитанию на суше. Основные особенности их следующие:

— возникновение и углубление различий между спорофитом и гаметофитом, преобладание спорофита над гаметофитом (за исключением моховидных);

— появление многоклеточных половых органов и слоя клеток, защищающих их от высыхания;

— увеличение размеров спорофита и, как следствие этого, — возрастающее расчленение тела, вызванное необходимостью увеличения поверхности: корня — для обеспечения потребностей растения в воде и минеральных солях, листьев — для поддержания необходимого уровня фотосинтеза;

— возникновение покровной ткани — эпидермы, покрытой защитной пленкой (кутикулой), предохраняющей растение от высыхания; в свою очередь, развитие кутикулы привело к образованию устьиц — высокоспециализированных образований, регулирующих газообмен и испарение воды растением¹;

¹ У водных растений, лишенных кутикулы, отсутствуют и устьица.

усиление механической устойчивости стебля путем утолщения клеточной стенки и пропитывание ее лигнином, придающим жесткость целлюлозному остову клеточной оболочки.

Высшие растения появились на суше в конце силурийского периода — около 415—430 млн. лет назад в виде небольших по размерам и примитивных по строению риниофитов (ранее называемых псилофитами). Предками первых наземных растений были зеленые водоросли, предположительно те из них, у которых диплоидная фаза жизненного цикла преобладала над гаплоидной (за исключением моховидных, см. ниже). Основное направление эволюции наземных растений заключалось в совершенствовании спорофита, в наземных условиях значительно более жизнеспособного, чем гаметофит. Окружающие нас растения — папоротники, злаки, разнотравье, хвойные и лиственные деревья — спорофиты. Основную часть биомассы на Земле — около 90 % — составляют наземные растения.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ

Моховидные, или мхи, представляют собой обособленную группу высших растений, развитие которой привело к эволюционному тупику. В отличие от всех других отделов высших растений, в жизненном цикле мхов гаплоидный гаметофит преобладает над спорофитом и осуществляет функции фотосинтеза, обеспечения водой и минеральным питанием. Это дает основание ученым выводить происхождение моховидных от каких-то зеленых водорослей. Но существуют аргументы и в пользу происхождения мхов от риниофитов. Вопрос этот окончательно не решен.

Моховидные существовали уже в каменноугольном периоде и в настоящее время их насчитывается около 25 000 видов. Это в основном многолетние растения, широко распространенные во влажных местообитаниях практически повсеместно — от арктической тундры, умеренных зон северного и южного полушарий до высокогорных лесов тропического пояса.

Обычно размеры мхов от 1 мм до нескольких сантиметров. Водные и эпифитные мхи имеют стебли до 60 см и более. По строению мхи представляют собой слоевище или же имеют стебель и листья. Характерный признак всех моховидных — отсутствие корней. К грунту они

крепляются одно- или многоклеточными ризоидами, представляющими собой выросты эпидермы. Другие органы выражены слабо.

Одна из особенностей моховидных заключается в том, что половое и бесполое поколения у них не разделены, а представляют одно растение. Гаметофит развивается из гаплоидной споры. У разных видов мхов гаметофит может быть однополым (двудомным) или двуполым (однодомным). Органы полового размножения (гаметиангии) образуют подвижные сперматозоиды и неподвижные яйцеклетки. Оплодотворяется яйцеклетка в присутствии капельно-жидкой влаги и осуществляется внутри женского полового органа. Из сформировавшейся зиготы медленно (в течение нескольких месяцев или лет) развивается диплоидный спорофит. Он представляет собой коробочку (спорангий), находящуюся на гаметофите и получающую от него питание. В коробочке путем мейоза образуются гаплоидные споры.

Помимо спорообразования мхам свойствен и другой вид бесполого размножения — вегетативный. Вегетативное размножение осуществляется с помощью выводковых почек, выводковых ветвей и многоклеточных выводковых тел.

Отдел моховидные включает три класса, из которых будет рассмотрен самый распространенный класс листостебельных, или настоящих, мхов.

Этот класс включает около 15 тыс. видов, распространен повсеместно и играет большую роль в растительных сообществах. К этому классу относятся широко распространенные кукушкин лен и сфагнум (рис. 90). Кукушкин лен — многолетнее растение высотой до 20 см. Широко распространен в еловых лесах, на болотах; вместе со сфагнумом принимает участие в образовании торфа. Гаметофиты кукушкиного льна раздельнополы (двудомны). На верхушке мужского и женского растений формируются органы полового размножения. После оплодотворения на женских растениях образуется диплоидный спорофит — коробочка, сидящая на длинной ножке. Коробочка имеет крышечку, которая при созревании спор отпадает и они высыпаются наружу. В благоприятных условиях споры прорастают и дают начало новому гаметофиту.

Сфагновые мхи — постоянные обитатели влажных местообитаний и болот умеренной зоны северного полушария. Многие виды беловато-зеленые (отсюда назва-



Рис. 90. Мхи. А — кукушкин лен;
Б — сфагнум

ние — белый мох), относительно крупных размеров. Стебли покрыты многочисленными листочками. Ризоиды отсутствуют. На стеблях, в местах прикрепления листьев к ветвям и в самих листьях расположены бесцветные клетки с порами в наружных стенках. Это так называемые водосборные клетки, способные поглощать большое количество воды.

Сфагновые мхи растут верхней частью побегов, нижние части отмирают. Накопление отмерших мхов во влажной и кислой среде при отсутствии кислорода создает условия для образования залежей торфа. Гнилостное разложение мертвых мхов тормозится благодаря кислой среде, неблагоприятной для развития бактерий и грибов, и выделению мхами особого антисептического вещества — сфагнола. Запасы торфа в СССР оцениваются в 160 млрд. т. Он широко используется в народном хозяйстве как источник топлива и как подстилка для скота, вносится на поля в целях улучшения структуры почвы.

Мхи, как правило, животными не поедаются. Им принадлежит важная роль в природе как накопителя влаги и регулирования водного баланса лесов и соседних территорий.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ

Плауновидные — древние растения, произошедшие от риниофитов, по-видимому, в середине девонского периода палеозойской эры и достигшие расцвета в каменноугольном периоде. В то время существовали гигантские формы плаунов. Например, лепидодендроны достигали 30 м в высоту и 1 м в диаметре, были покрыты длинными шиповидными листьями длиной до 1 м при ширине 1 см. Их корни длиной до 50 см не имели корневых волосков. Обитание в полупогруженном состоянии в болотистой почве и в условиях насыщенного водяными парами воздуха каменноугольного периода вызвало сильное развитие воздухоносной ткани, по межклетникам которой воздух проходил во все органы растений.

В конце палеозойской эры — в начале мезозойской большинство плауновидных вымерло, вместе с гигантскими хвощевидными образовав на Земле основные запасы каменного угля.

В настоящее время плауновидные представлены

примерно 1000 видами. Это травянистые, многолетние, обычно вечнозеленые растения. Они живут на земле или поселяются на стволах и ветвях деревьев. Плауны имеют прямостоячие, полегающие, свисающие или стелющиеся побеги. Длина прямостоячих побегов у наземных растений — до 1,0—1,5 м, у стелющихся гораздо больше — до 10 м.

У стелющихся, или ползучих видов (рис. 91, Б), от главного стебля отходят боковые, а также придаточные корни.

Верхушечные побеги заканчиваются спороносными колосками. Колосок состоит из стержня, покрытого мелкими и тонкими листочками. У основания листочков развиваются спорангии, в которых споры созревают в зависимости от вида в течение нескольких месяцев или лет. Зрелые споры, прорастая, образуют мелкие (от 1 до 5 мм) обоеполые гаметофиты, называемые также заростками. Мужские и женские половые органы созревают неодновременно, что повышает вероятность перекрестного оплодотворения. Из образовавшейся в результате оплодотворения зиготы развивается спорофит.

Помимо размножения спорами плаунам свойственно также вегетативное размножение — почками, побегами.

Плауны растут очень медленно. У некоторых видов

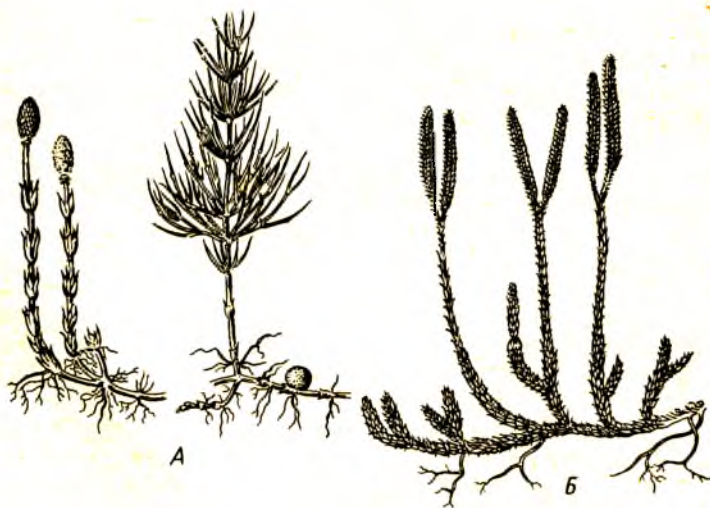


Рис. 91. Полевой хвощ (А) и плаун (Б)

развитие из споры гаметофита происходит на протяжении 6—15 лет. Продолжительность жизни спорофита может достигать нескольких десятилетий.

Некоторые виды плаунов содержат яд, по характеру действия напоминающий кураре. Плаун-баранец находит применение в медицине. Споры ряда видов использовали в качестве детской присыпки.

В связи с медленным ростом и истреблением плауны подлежат охране.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ

Хвощевидные — немногочисленная группа растений, насчитывающая около 20 видов. Гораздо шире они были представлены в позднем девонском и каменноугольном периодах, где их травянистые и особенно древовидные формы преобладали в лесах наряду с древними плаунами и папоротниками. Древовидные формы хвощевидных вымерли в конце карбона — начале пермского периодов.

В настоящее время хвощи представлены многолетними травянистыми растениями с хорошо развитым подземным стеблем — корневищем (см. рис. 91, А). От корневища отходят придаточные корни. Надземная часть стебля достигает у видов, обитающих в умеренной зоне, 0,5—1,0 м, у тропических видов стебли обычно более длинные.

Для хвощевидных характерно особое строение побегов, отличающее их от остальных высших споровых растений. Их побеги состоят из члеников (междоузлий) и узлов с мутовчато расположенными листьями. Листья представляют собой сильно измененные боковые веточки.

Другая особенность хвощей — накопление кремнезема в стенках клеток всего растения, а также на поверхности клеток эпидермы, образующего прочный слой с мелкими бугорками. Снаружи слой кремнезема покрыт кутикулой с восковым налетом. Кремнезем играет и механическую, и защитную роль: хвощи практически не повреждаются моллюсками и насекомыми, их избегают позвоночные животные.

Подземный стебель — корневище — хвощей располагается на разной глубине. Бывают два типа корневищ — горизонтальные и вертикальные. Горизонтальные корневища более толстые, с более длинными между-

узлиями, чем у вертикальных. На корневищах образуются клубни, которые представляют собой утолщенное и видоизмененное междоузлие ветви. Клетки клубней очень крупные и заполнены крахмальными зёрнами.

Хвощи довольно широко распространены в основном в северном полушарии. Они поселяются в местах с достаточным увлажнением.

Весной на корневищах вырастают побеги, на которых располагаются спороносные колоски. Колоски содержат спорангии, в которых путем митоза формируются гаплоидные споры. После раскрытия спорангия споры высыпаются и разносятся ветром на большие расстояния. Из спор развиваются гаметофиты (заростки) в виде пластинок диаметром от нескольких миллиметров до 3 см. На нижней стороне гаметофита возникают бесцветные ризоиды длиной до 1 см, с помощью которых он прикрепляется к почве и всасывает воду с растворенными в ней минеральными солями. У хвощей имеются три типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, при этом женские гаметофиты крупнее мужских.

Оплодотворение у хвощей осуществляется, как у всех споровых растений, в присутствии капельно-жидкой влаги на поверхности гаметофита. Сперматозоиды подплывают к женскому половому органу, один из них проникает в него и сливается с яйцеклеткой. Образующаяся зигота прорастает в спорофит.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ

Папоротниковидные, или папоротники, как и другие высшие споровые растения, произошли от риниофитов в девоне и достигли расцвета в каменноугольном периоде палеозойской эры. Если большинство плауновидных и хвощевидных вымерли и в настоящее время немногочисленные виды этих растений играют незначительную роль в биоценозах, то папоротники сумели приспособиться к изменившимся условиям и распространены сейчас очень широко. Они представлены разнообразными жизненными формами (в том числе тропическими древовидными, достигающими 25 м в высоту), имеют широкий диапазон размеров тела и встречаются в самых разных местообитаниях — в пустынях, болотах, озерах, солоноватых водах и особенно широко в лесах. Папоротников насчитывается около 10 тыс. видов. Это много-

летние растения, возраст отдельных особей оценивается в 300 лет и более.

Тело папоротников расчленено на корень, стебель и лист. Корни у папоротников придаточные. Это означает, что первичный корень (корень зародыша) отмирает и вместо него развиваются корни из стебля. Стебли папоротников относительно слабо развиты и листва по массе и размерам преобладает над стеблем. Так, у некоторых тропических папоротников при длине стебля 1 м листья достигают длины 5 м. Стебли содержат хорошо развитую проводящую ткань, между пучками которой располагаются клетки паренхимной ткани.

Листья у папоротников соответствуют ветвям их предков — риниофитов. Они уплощены и дифференцированы на черешок и пластинку. В большинстве случаев листья совмещают функции фотосинтеза и спороношения. На нижней поверхности листа развиваются спорангии, в которых образуются гаплоидные споры. У примитивных видов папоротников спорангии сосредоточены на краях листа, что соответствует верхушечному их расположению на веточках древнейших папоротников. При созревании спорангии раскрываются и споры высыпаются наружу.

Важно отметить, что в процессе эволюции число спор, образующихся в спорангиях, прогрессивно уменьшается. Так, у ужовниковых, происходящих от палеозойских папоротников (представитель — распространенный в сосняках гроздовник многораздельный), число спор от 1500 до 2000 (иногда до 15 000). У более продвинутых форм насчитывается 512, 256, 128 спор. У большинства современных видов число спор составляет 64.

Многие виды папоротников образуют споры, одинаковые по строению и физиологическим свойствам. Это равноспоровые папоротники. Из таких спор при прорастании развивается обоеполый гаметофит — заросток (рис. 92).

Среди современных папоротников (например, у обычной в аквариумах сальвинии) есть виды, спорангии которых образуют споры неравной величины: мелкие микроспоры и более крупные мегаспоры. Из микроспор развиваются мужские гаметофиты, продуцирующие сперматозоиды, из мегаспор — женские гаметофиты. Таким образом, у разноспоровых папоротников гаметофиты однополые. Следует отметить, что гаметофиты этих папоротников имеют очень небольшие разме-

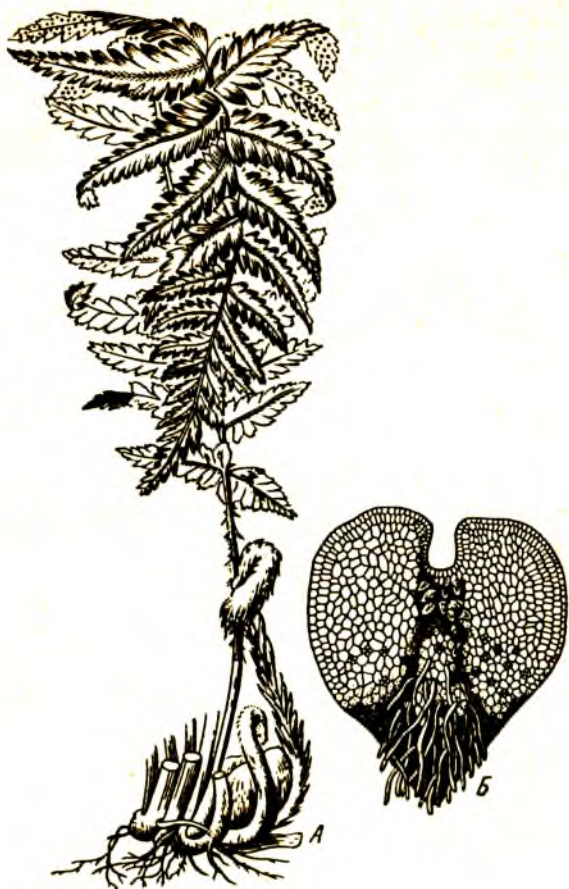


Рис. 92. Папоротник. А — общий вид; Б — заросток

ры по сравнению с равноспоровыми и более простое строение, т. е. редуцируются. Созревший половой орган женского гаметофита одевается слизью, содержащей вещества, привлекающие сперматозоиды. Оплодотворение происходит в присутствии воды, и из диплоидной зиготы развивается спорофит.

Споры неравной величины (разноспоровость) в эволюции высших споровых растений возникали неоднократно. Особенно большое значение это явление имеет для папоротников, поскольку оно послужило основой возникновения семенных растений. Биологические пре-

Преимущества разноспоровости заключаются в том, что гаметофит развивается внутри споры за счет накопленных в ней питательных веществ. Питательные вещества мегаспоры обеспечивают независимость спорофита от внешних источников питания. Благодаря этому развитие совершается быстрее, что дает возможность лучше переносить меняющиеся условия окружающей среды.

Высокая приспособленность папоротников обусловила большое разнообразие их жизненных форм. В лесах, на опушках, болотах и лугах поселяются многолетние травянистые формы (орляк, щитовник и др.). На болотах и в других стоячих водоемах обитают плавающие формы (сальвиния). Хотя большинство папоротников предпочитает влажные местообитания, среди них встречаются засухоустойчивые виды, произрастающие в пустынях и в расщелинах скал. В тропических лесах помимо разнообразных наземных форм распространены лиановые и эпифитные папоротники.

В сельском хозяйстве используют плавающий папоротник азоллу, живущий в симбиозе с азотфиксирующей синезеленой водорослью. Азоллу культивируют на рисовых полях как источник соединений азота. Молодые листья некоторых папоротников употребляют в пищу. В медицинских целях применяют корневище щитовника мужского, содержащего глистогонные вещества.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — СЕМЕННЫЕ

Все рассмотренные выше отделы наземных растений имеют два общих функциональных свойства:

1. Для осуществления полового процесса им необходима вода. Несмотря на различные приспособления к недостатку воды и заселение отдельными видами даже засушливых мест, в целом это ограничивает распространение споровых растений.

2. Образующиеся споры мелкие, содержат мало питательных веществ и часто имеют слабую жизнеспособность. В связи с этим для прорастания и последующего развития необходимо сочетание многих благоприятных условий. То же относится к развитию из зиготы зародыша споровых растений.

Указанные причины обуславливают, в частности, медленный рост и созревание как гаметофитов, так и

спорофитов, и относительно небольшой их удельный вес в общем объеме растительной биомассы.

Более прогрессивными с эволюционной точки зрения оказались группы растений, у которых женские споры увеличивались в размерах за счет накопления питательных веществ (мегаспоры). Прорастая, мегаспоры давали женский гаметофит, образующий крупные яйцеклетки. Такие яйцеклетки после оплодотворения обеспечивают развивающийся зародыш спорофита питанием. Разноспоровость в разных группах споровых растений возникла независимо и наибольшего выражения достигла у папоротниковидных. На основе разноспоровости еще в позднем девоне появились семенные папоротники, вымершие в меловом периоде и давшие начало голосеменным растениям.

К *голосеменным* относятся растения, размножающиеся семенами, но не образующие плодов. Растения, у которых семена заключены в плоды, называются *покрытосеменными*.

Семенные растения отличаются прежде всего тем, что главным зачатком для расселения вида служит качественно новое образование — *семя*. Семя представляет собой маленький спорофит с корешком, почечкой и зародышевыми листьями — семядолями. В нем содержится запас питательных веществ, необходимых для первоначального этапа развития, высвобождения из семенных оболочек (кожуры) и укоренения.

Семя образуется в мегаспорангии. Мегаспорангий вместе со своей оболочкой носит название *семязачатка*, или *семяпочки*. Оболочка не полностью обрастает мегаспорангий — ее края оставляют узкий канал, через который проникает микроспора. Таким образом, у семенных растений, в отличие от споровых, мегаспора постоянно находится внутри мегаспорангия. Здесь развивается женский гаметофит, образуется яйцеклетка и происходит оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки формируется зародыш, а сам семязачаток превращается в семя. Следовательно, процесс оплодотворения у семенных растений не нуждается в воде, и это громадное преимущество обусловило их повсеместное распространение и превратило в доминирующие группы во всех биоценозах. В связи с этим мужские гаметы, возникающие внутри микроспоры, утрачивают органеллы движения — жгутики, теряют подвижность и называются *спермиями*. Подвижные *сперматозоиды* сохра-

нились у некоторых примитивных голосеменных (саговниковые, гинкго), так же как и потребность в жидкой среде для осуществления процесса оплодотворения.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

В отделе голосеменных растений выделяют шесть классов: семенные папоротники, саговниковые, беннеттитовые, гнетовые, гинкговые, хвойные. Из них классы семенных папоротников и беннеттитовых полностью вымерли.

Наиболее широко голосеменные растения были распространены в конце палеозойской и в мезозойскую эру. К концу мезозоя многие группы голосеменных вымерли. Ныне живущих голосеменных насчитывается около 720 видов. Несмотря на относительно небольшое число видов, они широко распространены, особенно в северном полушарии, где образуют большие массивы хвойных лесов.

Голосеменные представлены кустарниками и деревьями. Поскольку из всех голосеменных наиболее распространены хвойные, то в умеренной зоне — это почти единственные представители отдела.

И в природе и в жизни человека хвойные занимают второе место после цветковых растений. Их насчитывается около 560 видов. Такие хорошо известные растения, как сосна, ель, пихта, лиственница, кедр,¹ кипарис, можжевельник, относятся к хвойным. Корень у хвойных обычно стержневой, от которого отходят боковые. Кроме длинных корней имеются короткие, сильно разветвленные корни. Они часто содержат микоризу. Стебель включает кору, древесину и слабо выраженную сердцевину. В старых стволах сердцевина едва различима. Древесина содержит очень мало паренхимы и на 90—95 % представлена проводящей тканью — трахеидами. Трахеиды — мертвые клетки с толстыми стенками длиной 1—4 мм, а шириной — десятые и сотые доли миллиметра. Фильтрация жидкости с помощью трахеид осуществляется через поры, наибольшее число которых сосредоточено на концах трахеид, в местах соединения клеток. Как в коре, так и древесине многих хвойных име-

¹ Широко распространенное у нас название сибирский кедр означает сосну сибирскую. Виды рода кедр обитают в странах Средиземноморья (в том числе ливанский кедр), один вид — в Гималаях.

ются смоляные ходы (каналы). Они состоят из удлиненных межклеточных пространств, заполненных эфирными маслами, смолой, выделяемыми выстилающими канал клетками.

У большинства хвойных в стволе имеются кольца прироста древесины, обусловленные сезонной периодичностью активности камбия. По числу колец на распиле дерева можно определить его возраст.

Листья хвойных очень своеобразны. У листопадных видов (лиственница и некоторые другие) листья мягкие, плоские, располагаются спирально или пучками. У большинства хвойных листья вечнозеленые, жесткие, игольчатые по форме и очень разной длины. Так, у североамериканской сосны болотной они достигают 45 см в длину. Они покрыты слоем кутикулы, клетки эпидермы имеют сильно утолщенные стенки. Под эпидермой лежат 1—3 слоя толстостенных клеток, играющих роль своеобразного наружного скелета. Устьица глубоко погружены в ткань листа, что уменьшает испарение воды.

Размножение хвойных рассмотрим на примере сосны (рис. 93).

Сосна — обоеполое (однодомное) растение. Весной у основания ее молодых побегов образуются пучки мужских шишек. Каждая шишка состоит из оси, одетой многочисленными чешуйками. На нижней стороне чешуек располагаются два микроспорангия (пыльцевых мешка). В них в результате митотических делений возникают гаплоидные микроспоры, где развивается сильно редуцированный гаметофит, состоящий из нескольких клеток. В результате последовательных делений формируется пыльцевое зерно. Оно состоит из оболочек, из вегетативной клетки, образующей пыльцевую трубку, и генеративной клетки (из нее формируется спермий).

Женские шишки также состоят из оси, на которой расположены семенные чешуйки. Женские шишки возникают на концах побегов текущего года. Чешуи состоят из двух частей: наружной — кроющей и внутренней — семенной. На семенных чешуях формируются по два семязачатка. Семязачаток включает мегаспорангий, который одет оболочкой и имеет канал для проникновения пыльцевой трубки. В мегаспорангии возникает крупная мегаспора, которая путем ряда клеточных делений превращается в женский гаметофит. В гаметофите образуется яйцеклетка, а сам он превращается в гаплоидный эндосперм.

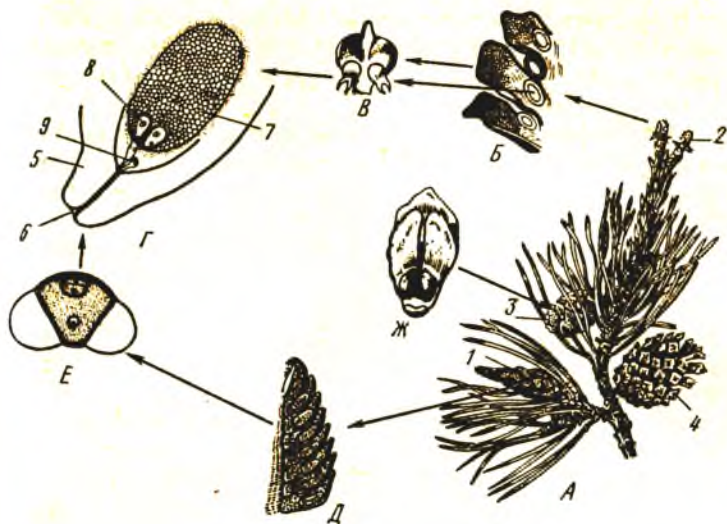


Рис. 93. Схема опыления у сосны: А — ветка с шишками; Б — женская шишка в разрезе; В — семенная чешуя с семязачатками; Г — семязачаток в разрезе; Д — мужская шишка в разрезе; Е — пыльца; Ж — семенная чешуя с семенами:

1 — мужская шишка, 2 — молодая женская шишка, 3 — шишка с семенами, 4 — шишка после выпадения семян, 5 — покров, 6 — семязход, 7 — эндосперм, 8 — яйцеклетка, 9 — пыльцевая трубка со спермиями

Опыление у сосны происходит в конце весны или начале лета. Семенные чешуйки женской шишки раздвигаются. Пыльца, разносимая ветром, попадает в щели между семенными чешуйками. Через канал мегаспорангия выделяется так называемая «опылительная жидкость», выступающая на верхушке семязачатка в виде капли. Пыльцевые зерна погружаются в нее, после чего семенные чешуи сближаются и остаются сомкнутыми до созревания семян. Оплодотворение у сосны происходит только на следующий год — через 12—14 мес. после опыления. Пыльца прорастает, пыльцевая трубка проникает через канал мегаспорангия и достигает яйцеклетки. Один из двух спермиев сливается с яйцеклеткой, другой погибает. Из зиготы развивается зародыш. Из покрова семязачатка образуется кожура семени. После созревания семян чешуйки шишки расходятся и семена выпадают.

Хвойные широко используются в хозяйственной дея-

тельности человека, прежде всего как строительный материал и сырье для целлюлозно-бумажной промышленности. При этом наибольшую площадь таежных лесов занимает лиственница, затем сосна и ель. Особой прочностью и долговечностью отличается древесина лиственницы, которая устойчива к гниению. Очень прочна и красива древесина тисса, не содержащая смоляных ходов, и кипариса. К кипарисовым относится секвойя, или мамонтово дерево, отличающаяся исключительной долговечностью. Некоторые деревья достигают высоты 80—100 м, их возраст насчитывает 3—4 тыс. лет. Секвойя обладает самой ценной древесиной («красное дерево») и употребляется как строительный и столярный материал.

Представители класса саговниковых издавна использовались человеком в пищу. Название «хлебное дерево» отражает употребление сердцевины саговниковых как источника крахмала для приготовления особого продукта — саго. Употребляются в пищу и семена саговниковых.

ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ЦВЕТКОВЫЕ) РАСТЕНИЯ

Покрытосеменные растения — эволюционно наиболее молодая и самая многочисленная группа растительного мира. Отдел включает около 250 тыс. видов, которые произрастают во всех климатических зонах и составляют основную массу растительного вещества биосферы. Широкое распространение и разнообразие строения цветковых обусловлены приобретением ими в процессе эволюции ряда прогрессивных черт. К ним относятся:

1. Формирование цветка — органа, совмещающего функции полового и бесполого размножения.

2. Образование в составе цветка завязи, заключающей в себе семязачатки (семяпочки) и предохраняющей их от действия неблагоприятных условий среды (высыхание, колебания температуры и т. п.). Наличие завязи послужило основанием для названия этой группы растений покрытосеменными.

3. Двойное оплодотворение, в результате которого образуется триплоидный (а не гаплоидный, как у голосеменных) эндосперм.

4. Запасаящая (питательная) ткань.

5. Редукция гаметофита (мужской гаметофит —

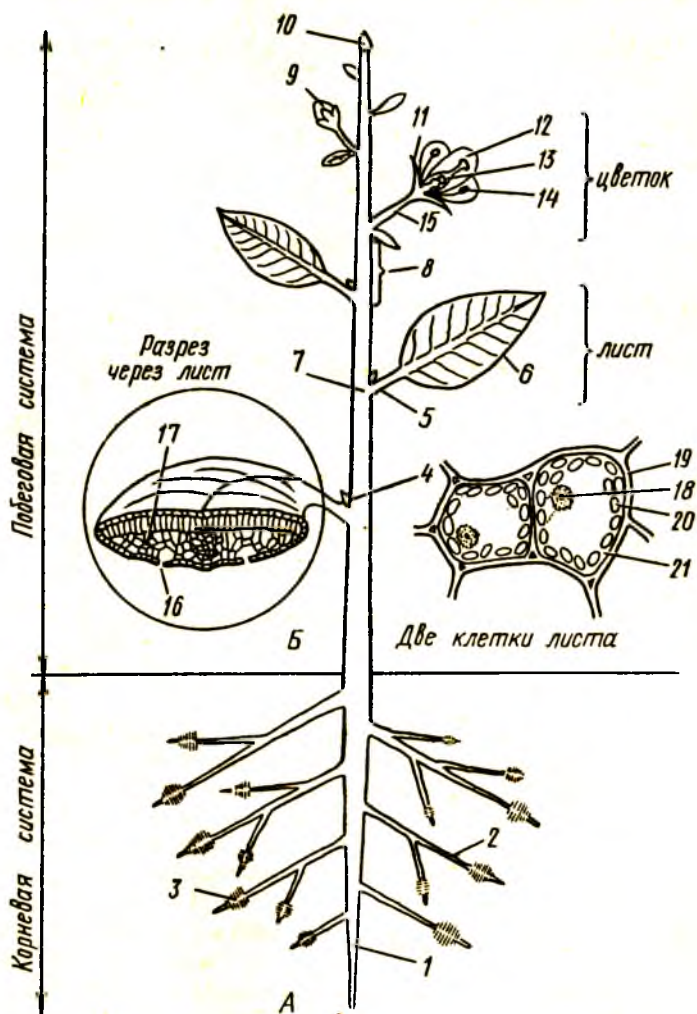


Рис. 94. Основные системы растительного организма: А — корневая; Б — побеговая:

А: 1 — главный корень, 2 — боковой корень, 3 — корневые волоски; Б: 4 — пазушная почка, 5 — черешок, 6 — листовая пластинка, 7 — узел, 8 — междоузлие, 9 — цветочная почка, 10 — верхушечная почка, 11 — чашелистик, 12 — лепесток, 13 — пестик, 14 — тычинка, 15 — цветоножка, 16 — устьице, 17 — ассимиляционная ткань, 18 — ядро, 19 — клеточная стенка, 20 — хлоропласты, 21 — цитоплазма

пыльцевое зерно — состоит из двух клеток: вегетативной и генеративной; генеративная делится, образуя два спермия. Женский гаметофит состоит из восьми клеток зародышевого мешка, см. рис. 109).

6. Усложнение и высокая степень дифференциации вегетативных органов и тканей (рис. 94). В частности, покрытосеменные имеют наиболее совершенную проводящую систему, обеспечивающую быстрый ток воды и минеральных солей от корней к листьям и цветкам и быстрый отток органических веществ от листьев к стеблю и корням.

У покрытосеменных растений наблюдается наибольшее разнообразие их жизненных форм, которые сводятся к двум основным типам — древесному (деревья и кустарники) и травянистому. Травы составляют большую часть видов покрытосеменных растений и приспособлены к обитанию в условиях, характеризующихся резкими колебаниями условий внешней среды.

В результате возникновения разнообразных жизненных форм (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, многолетние травы, однолетние травы и др.) цветковые оказались единственной группой растений, образующей сложные многоярусные сообщества.

ТКАНИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В процессе эволюции сформировались различные группы растений, стоящие на разном уровне организации. У одноклеточных (хламидомонады, диатомовые водоросли) все процессы жизнедеятельности осуществляются одной клеткой. У низших многоклеточных растений (например, у нитчатой водоросли спирогиры) все клетки выполняют одинаковые жизненные функции, а потому имеют сходное строение. У высших растений совершенствование организации сопровождалось усложнением внутреннего строения — появлением органов и тканей. *Ткань* — это совокупность клеток, сходных по морфологическим и физиологическим признакам и выполняющих определенные функции. Орган состоит обычно из нескольких тканей. В процессе эволюции наиболее совершенные ткани сформировались у цветковых растений (рис. 95).

Различают образовательные, покровные, проводящие, механические, основные и выделительные (секреторные) ткани. Тело растений формируется и растет в ре-

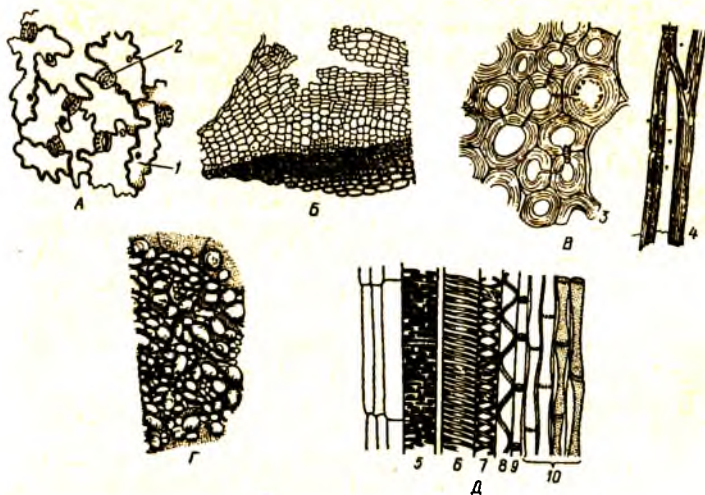


Рис. 95. Ткани семенных растений: *А* — покровная ткань — кожа листа; *Б* — покровная ткань — пробка; *В* — механическая ткань; *Г* — запасаящая ткань клубня картофеля; *Д* — проводящая ткань: *1* — клетки кожицы, *2* — устьице, *3* — поперечный разрез, *4* — продольный разрез, *5*—*9* — сосуды, *10* — ситовидные трубки

зультате деятельности *образовательной ткани (камбия)*. Клетки этой ткани долго сохраняют способность к делению. Образовательная ткань входит в состав кончика корня и конуса нарастания стеблей, что делает возможным их нарастание в длину. В толщину корень и стебель растут за счет деления клеток камбия, который тоже представляет собой образовательную ткань.

Клетки прочих тканей к делению неспособны, и их число увеличивается за счет деятельности образовательной ткани: размножения ее клеток и последующей дифференцировки.

Кроме верхушечной почки стебля и концевых отделов корня эта ткань располагается параллельно боковым поверхностям осевых органов, образуя цилиндры, на срезах имеющие вид колец. Образовательная ткань сохраняется в виде отдельных участков в зонах активного роста (у оснований междоузлий, в основаниях черешков листьев).

Покровные ткани растений находятся на границе с внешней средой и защищают их от высыхания, механического повреждения, действия высоких и низких темпе-

ратур, чрезмерного испарения воды, проникновения микроорганизмов. Они состоят из плотно сомкнутых живых или, реже, мертвых клеток. В ряде случаев покровные ткани принимают участие и в регуляции газообмена.

Покровные ткани — эволюционно очень древние образования, они возникли при выходе растений из водной среды на сушу. К покровным тканям относятся эпидерма (кожица), пробка и корка. Эпидерма в виде одноклеточного слоя клеток покрывает листья и молодые зеленые побеги. Наружная поверхность клеток этой ткани часто одета кутикулой или восковым налетом, особенно развитых у растений засушливых местообитаний.

Основные функции эпидермы — защитная и регуляция газообмена и испарения воды (через устьица).

Под эпидермой стеблей и корней располагается пробка. Она возникает из мертвых клеток основной паренхимы и постепенно сменяет эпидерму, вследствие чего к осени зеленый цвет побегов переходит в бурый. Клетки пробки пропитаны жироподобным веществом, непроницаемым для воды и газов. Многослойная пробка образует вокруг стебля своеобразный чехол, предохраняющий живые ткани от иссушения, резких температурных колебаний, проникновения микроорганизмов, спор грибов. На некоторых деревьях (пробковый дуб) слой пробки достигает нескольких сантиметров в толщину.

В то же время живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Эту функцию выполняют разрывы в пробке, заполненные рыхло расположенными клетками — так называемые чечевички (рис. 95, Б). Их много на дыхательных корнях тропических деревьев, растущих на болотах.

Пробка вместе со слоями отмерших клеток других тканей входит в состав корки. Толстая корка предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур и т. п. Корка ежегодно наращивается за счет клеток находящегося под ней камбия. Проводящие ткани служат для распространения по всему растению веществ, всасываемых корнями, и веществ, образующихся в листьях и молодых стеблях. Различают дальний, или осевой, транспорт веществ (от листьев к корням и от корней к листьям) и ближний, или радиальный.

Проводящая система растений состоит из двух частей. Одна часть (ксилема, или древесина) обеспечива-

ет восходящий ток воды и минеральных солей, другая, располагающаяся кнаружи от древесины (флоэма), служит для проведения (нисходящий ток) продуктов фотосинтеза к местам их использования или отложения в запас (подземные органы, созревающие плоды и семена и др.) и входит в состав луба.

Дальний, или осевой, восходящий ток осуществляется по трахеидам и сосудам. *Трахеиды* — мертвые вытянутые клетки, лишенные цитоплазмы, имеющие одревесневшие стенки, в которых находятся поры — углубления, затянутые поровой мембраной. Через поровую мембрану происходит фильтрация растворов. Ток жидкости по трахеидам медленный, так как поровая мембрана препятствует движению воды. Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных служат единственными проводящими элементами ксилемы.

Из трахеид возникла более современная проводящая система — сосудистая, наибольшего развития достигшая у покрытосеменных. *Сосуды* представляют собой полые трубки, состоящие из отдельных члеников, расположенных друг над другом. В члениках имеются сквозные отверстия — перфорации, благодаря которым быстрота тока растворов многократно увеличивается. Наиболее совершенный тип членика сосуда тот, у которого поперечные стенки клеток разрушены. Оболочки сосудов пропитываются лигнином и придают стеблю дополнительную прочность.

Нисходящий ток органических веществ осуществляется по ситовидным трубкам, входящим в состав проводящей ткани — флоэмы (луба). Помимо ситовидных трубок, флоэма содержит элементы механической ткани, паренхимные клетки и др. Ситовидные трубки состоят из члеников, поперечные перегородки которых пронизаны мелкими отверстиями, образующими как бы сито. Клетки ситовидных трубок лишены ядер, но содержат живую цитоплазму, посредством выростов составляющую единое целое с цитоплазмой соседних клеток. Скорость движения по ситовидным трубкам меньше, чем скорость движения по сосудам. Ситовидные трубки функционируют 3—4 года, затем отмирают и замещаются новыми живыми клетками — производными камбия.

Элементы проводящей системы вместе с волокнами механической ткани образуют *пучки*. Сосудисто-волокнистые пучки хорошо видны в листьях в виде жилок, они

распространены в стебле, корнях, плодах и объединяют растение в единое целое.

Механические ткани обеспечивают прочность органов растения. Благодаря им растения способны сопротивляться нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Прочность и упругость клеток механических тканей достигается утолщением и одревеснением их оболочек. В молодых участках растущих органов механических тканей нет. Это объясняется тем, что живые клетки, находясь в состоянии тургора, благодаря плотным клеточным стенкам приобретают упругость.

Механические ткани наиболее развиты в стебле, где они представлены лубяными и древесными волокнами (эволюционно древесные волокна сформировались из трахеид). В корнях механическая ткань сосредоточена в центре органа. У многих растений волокна механической ткани окружают проводящие пучки снаружи. Прочность стебля растений обеспечивается также одревесневшими стенками клеток проводящей ткани.

Основная ткань, или паренхима, состоит из живых, как правило, тонкостенных клеток, располагающихся между другими постоянными тканями. В зависимости от функции основная ткань подразделяется на несколько групп: ассимиляционную, запасующую, водоносную и воздухоносную.

Клетки ассимиляционной ткани содержат хлоропласты, в них осуществляется фотосинтез. Они располагаются под прозрачной эпидермой. Основная масса ассимиляционной ткани сосредоточена в листьях, меньшая часть — в молодых зеленых стеблях.

В запасующих тканях откладываются белки, жиры, углеводы и другие вещества. К ним относятся эндосперм и зародыши семян, клубни, луковицы и т. п. Клетки запасующей ткани имеются в стеблях, корнях и корневищах. Местом хранения резервных веществ может быть и цитоплазма проводящих (живых) тканей.

Часть клеток основной ткани служит для запасаания воды. Водоносная паренхима содержится в стеблях и листьях растений пустынных местообитаний (кактусы, агавы, алоэ) и солончаков. Клетки, основной функцией которых служит запасаение воды, есть и у других растений (злаки). Удержанию воды в этих клетках способствуют находящиеся в них слизистые вещества.

Многие растения (особенно водные и болотные) нуждаются в дополнительном снабжении своих органов

кислородом. Этой цели служит рыхлая паренхима с развитыми межклеточными пространствами (межклетниками), в которые проникает воздух.

Во всех органах растений имеются клетки или группы клеток, которые образуют секрет — особые продукты метаболизма, используемые растением для регуляции физиологических функций или выделяемые наружу. Такие клетки (или группы клеток) объединяются под названием *выделительные (секреторные) ткани*. Сюда относятся смоляные и эфирномасляные ходы, железы, железистые волоски, нектарники, а также образования, выделяющие капельно-жидкую воду.

Капельно-жидкая вода выделяется в основном у обитателей влажных мест особыми водяными устьицами.

Секреты, образуемые выделительными тканями, выполняют разнообразные функции. Это может быть защитная функция: при ранении стебля возникающий дефект ткани восполняет смола или бальзам. Функцию, способствующую опылению, выполняют выделяющиеся в цветках ароматические и сахаристые вещества, привлекающие насекомых-опылителей. Некоторые типы секреторных клеток служат для накопления ядовитых или нерастворимых продуктов обмена веществ, исключаемых из метаболизма (например, оксалата кальция, см. рис. 53). Такие вещества удаляются из растения при опадении листьев, слущивании корки и т. п.

К выделительным тканям относятся млечники, или млечные сосуды, клетки которых образуют млечный сок (латекс). Млечный сок имеет обычно молочно-белый цвет (иногда окрашен) и содержит различные биологически активные вещества, в том числе алкалоиды, жирные масла, белки и др. В млечном соке некоторых растений (гевея бразильская) содержится значительное количество каучука, в связи с чем их выращивают для промышленных целей.

ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Органом называется часть организма, имеющая свойственную лишь ему форму и строение, состоящая из нескольких тканей, занимающая определенное положение в организме и выполняющая специфическую функцию. Выделяют две группы органов растений: вегетативные (поддерживающие жизнь организма) и репродуктивные (органы размножения).

К вегетативным органам высших растений относят корень, стебель и лист. Исторически органы растений возникли позднее, чем ткани. Если ткани явились результатом приспособления растений к жизни на суше, т. е. в двух средах — воздушной и почвенной, то органы сформировались вследствие дифференциации тела растения в зависимости от выполняемой функции. Наиболее древний орган — побег (у псилофитов), выполнявший все функции вегетативных органов. Корень возник позднее и произошел от корнеподобных веточек, с помощью которых псилофиты укреплялись в почве (см. рис. 60).

Листья образовались в результате уплощения концевых отделов разветвлений побега древних растений.

Корень

Функции корня заключаются в закреплении растения в почве, поглощении из почвы воды и минеральных веществ, запасании питательных веществ, синтезе физиологически активных веществ (гормонов и др.).

Совокупность корней одного растения составляет *корневую систему* (рис. 96). В состав корневой системы входят главный корень, боковые и придаточные корни. *Главный корень* происходит от зародышевого корешка. От него, в свою очередь, отходят *боковые корни*, которые могут ветвиться. Корни могут происходить также от надземных частей растения — листьев или стебля. Такие корни называются *придаточными*. На способности растений образовывать придаточные корни основано размножение их черенками.

Известны два типа корневых систем — стержневая и мочковатая. У стержневой корневой системы, свойственной большинству двудольных растений, главный корень хорошо выражен. Если зародышевый корешок быстро отмирает, вместо него у основания побега образуются придаточные корни, приблизительно сходные по размерам. От них отходят боковые корни. Так формируется мочковатая корневая система, свойственная однодольным растениям и многим травянистым двудольным.

Корень обладает неограниченным ростом. Растет он верхушкой, где сосредоточена образовательная ткань. Верхушка корня защищена корневым чехликом. Кроме

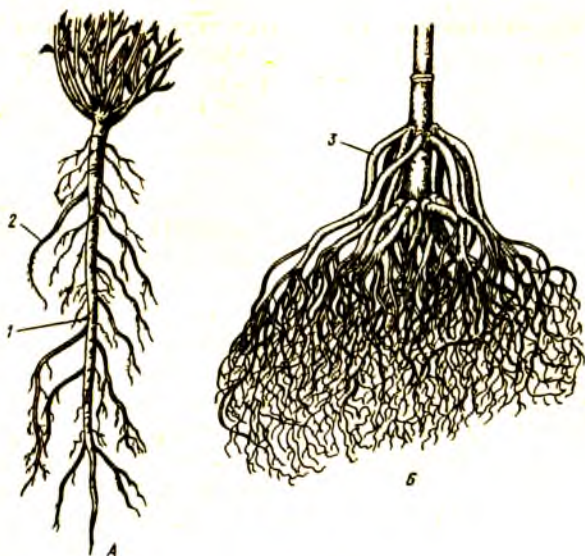


Рис. 96. Типы корневой системы: А — стержневая, Б — мочковатая:

1 — главный корень, 2 — боковые корни, 3 — придаточные корни

защитной функции корневой чехлик выполняет и другую, не менее важную — функцию определения направленности роста корня. Клетки чехлика способны реагировать на влияние силы тяжести и обуславливают положительный геотропизм корня.

На продольном разрезе растущего корня можно видеть несколько зон: зону деления клеток, зону роста, зону всасывания и зону проведения (рис. 97).

В зоне деления клетки интенсивно размножаются, тем самым обуславливая рост корня в длину. Клетки, переставшие делиться, вытягиваются вдоль оси корня и увеличиваются в размерах (зона роста или растяжения). На расстоянии 1—3 мм от кончика корня начинается зона всасывания длиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. В этой зоне покровные клетки корня образуют выросты — *корневые волоски*, поглощающие воду и минеральные соли. Поверхность корневого волоска покрыта слизью, которая контактирует с коллоидными растворами почвы. Этим объясняется эффективное всасывание. Корневые волоски быст-

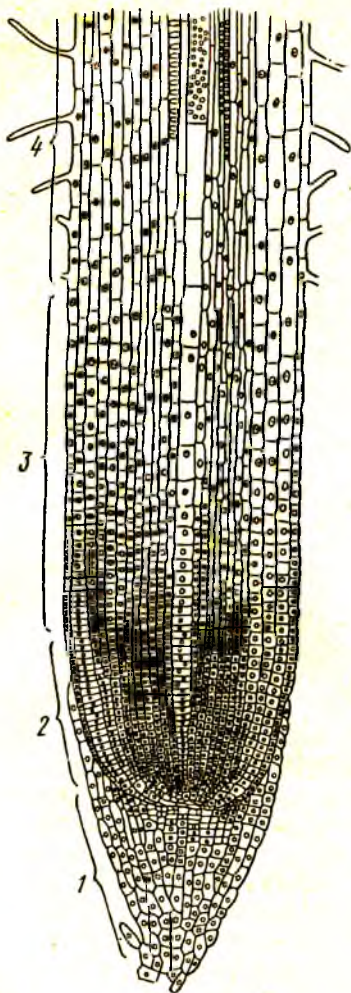


Рис. 97. Схема строения кончика корня (продольный разрез):

1 — корневой чехлик, 2 — зона деления, 3 — зона растяжения клеток, 4 — зона корневых волосков

ро отмирают, продолжительность их жизни составляет обычно 10—20 дн. Выше зоны всасывания начинается зона проведения, которая обеспечивает транспорт всасываемых веществ к другим органам растения.

В процессе приспособления растений к условиям существования корни приобрели помимо основных (удержание растения в почве и всасывание растворов) некоторые дополнительные функции. К ним относится накопление запасных питательных веществ, особенно у дву- и многолетних травянистых растений, ежегодно теряющих надземные побеги. Утолщенные в результате откладывания питательных веществ главные корни называются *корнеплодами* (свекла, брюква, репа, морковь, турнепс, петрушка). Утол-

щения придаточных корней (ятрышник, георгин) называются *корневыми клубнями*¹. У многих растений с видоизменениями стебля (корневищные, луковичные и др.) помимо обычных корней развиваются *сократительные*, или *втягивающиеся*, корни. Например, у видов крокуса (шафрана) из семейства ирисовых в период

¹ Не путать с клубнями, происходящими из побегов, как у картофеля.

цветения самое нижнее междоузлие побега преобразуется в клубень, который одевается затем измененными листьями (клубнелуковица).

У некоторых тропических древесных растений, обитающих на бедных кислородом болотистых почвах, развиваются *дыхательные корни*. Это отростки боковых корней, растущие вертикально вверх и возвышающиеся над водой или почвой. Они богаты воздухоносной тканью — аэренхимой — с крупными межклеточными пространствами, через которые атмосферный воздух поступает в подземные части корней.

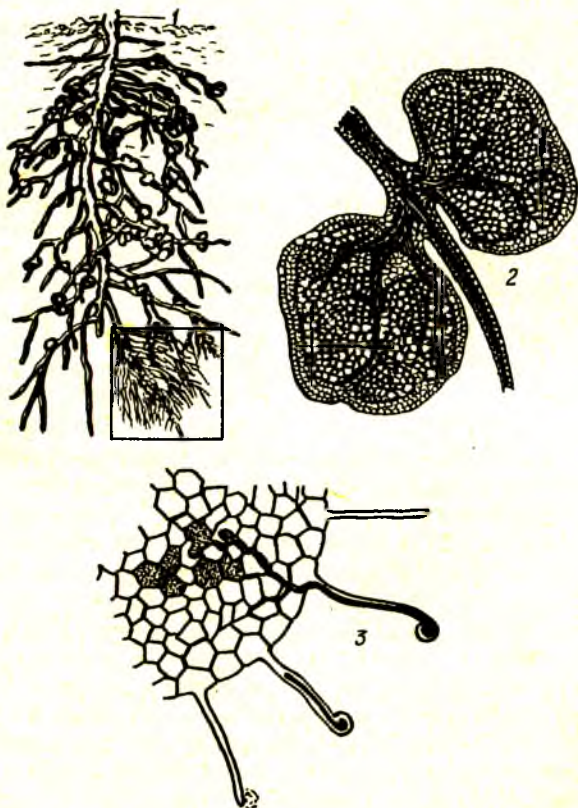


Рис. 98. Симбиотическая фиксация азота в корневых клубеньках бобовых растений:

1 — корень гороха с клубеньками, 2 — клубеньки в разрезе, 3 — внедрение бактерий через кончики корневых волосков

Корни водных растений, укореняющихся в грунте, лишены корневых волосков. У растений-паразитов (повилика, омела) корни преобразуются в сосущие органы (см. рис. 57).

У большинства видов цветковых растений молодые корни срастаются с гифами грибов, образуя *микоризу* (*грибокорень*). Растение и гриб извлекают из такого симбиоза обоюдную пользу. Некоторые виды (например, орхидные) даже не могут развиваться без заражения микоризным грибом. Другие (многие деревья, кустарники) растут и без микоризы, но при контакте с грибом развиваются значительно лучше.

В клетках корней некоторых растений (бобовые, а также березовые, лоховые, крушиновые и др.) поселяются почвенные бактерии, вызывая разрастание паренхимы и формирование так называемых клубеньков (рис. 98). Клубеньковые бактерии-нитрификаторы фиксируют атмосферный азот в виде соединений, которые могут усваиваться растением. Часть связанного азота используется растением, а часть остается в почве. Такие бобовые, как клевер и люцерна, накапливают в клубеньках азота от 150 до 300 кг/га. Посевы бобовых применяют в сельском хозяйстве для обогащения почвы азотом.

Стебель

Надземная часть растений представляет собой систему ветвящихся побегов. Побег — один из основных органов растения, состоящий из стебля, листьев и почек. Таким образом, стебель — часть побега, его функции — установление связи между корнями и листьями. Одна из главных черт, свойственных побегу, — его олиственность. Участок стебля, от которого отходит лист (или листья), называют *узлом*, а расстояние между соседними узлами — *междоузлием*. Первый (главный) побег растения образуется из зародышевого побега. Побеги второго, третьего и т. д. порядков развиваются из боковых почек, что можно наблюдать весной при распускании почек многолетних растений. *Почкой* называют зачаточный, еще не развившийся побег. Она состоит из укороченного стебля с зачаточными листьями и окружена почечными чешуями, выполняющими защитную функцию. Чешуи представляют собой видоизмененные листья.

Различают верхушечные и боковые почки. *Верхушечная почка* — это верхушка стебля, которая включает состоящий из камбиальных клеток конус нарастания. Размножение клеток конуса нарастания обеспечивает рост стебля в длину, формирование листьев и боковых почек. Следовательно, из верхушечной почки вырастает главный побег, а из боковых почек — боковые побеги (побеги второго порядка). Верхушечная почка регулирует рост боковых почек. Она выделяет гормон, который тормозит рост и развитие боковых почек. При повреждении и отмирании верхушечной почки в рост трогаются *боковые, или спящие, почки*. Таким образом, рост растения продолжается.

Помимо верхушечных и боковых почек растения способны образовывать почки на любой части стебля, на корнях и на листьях. Такие почки называют *придаточными*, они обеспечивают вегетативное размножение растений.

Кроме верхушечных, боковых и придаточных почек выделяют еще *цветочные почки*, из которых образуются цветки.

Расположение почек на побегах служит очень устойчивым признаком той или иной группы растений. Боковые почки возникают в пазухе листа (или его зачатка) и располагаются определенным образом (рис. 99).

Ветвление стебля. Ветвление у растений необходимо для увеличения площади соприкосновения со средой — водной, воздушной или почвенной. Оно возникло в процессе эволюции до появления органов. Различают два типа ветвления — верхушечное и боковое. Верхушечное, наиболее простое и древнее, встречается у раз-



Рис. 99. Расположение почек на побегах:

1 — верхушечное и боковое супротивное у конского каштана, 2, 3,— очередное у ивы и вяза, 4 — супротивное у клена остролистного, 5 — сериальное у аморфы

ных групп растений — от водорослей до плаунов. Оно заключается в том, что верхушка главной оси растения вильчато (или дихотомически, от греч. «диха» — врозь) ветвится и дает начало двум осям следующего порядка (рис. 100, А, Б). Чаше встречается боковой тип ветвления, при котором от главной оси растения отходят боковые оси. Выделяют два типа бокового ветвления: *моноподиальное* и *симподиальное*. При моноподиальном ветвлении верхушечная почка активна на протяжении всей жизни растения и главная ось имеет неограниченный верхушечный рост. От главной оси отходят боковые оси второго порядка, от которых, в свою очередь, отрастают оси третьего порядка, и т. д. (рис. 100, В, Г). Моноподиальное ветвление характерно для многих голосеменных — сосны, ели, пихты, а также для части травянистых покрытосеменных. Большинству покрытосеменных свойствен симподиальный тип ветвления

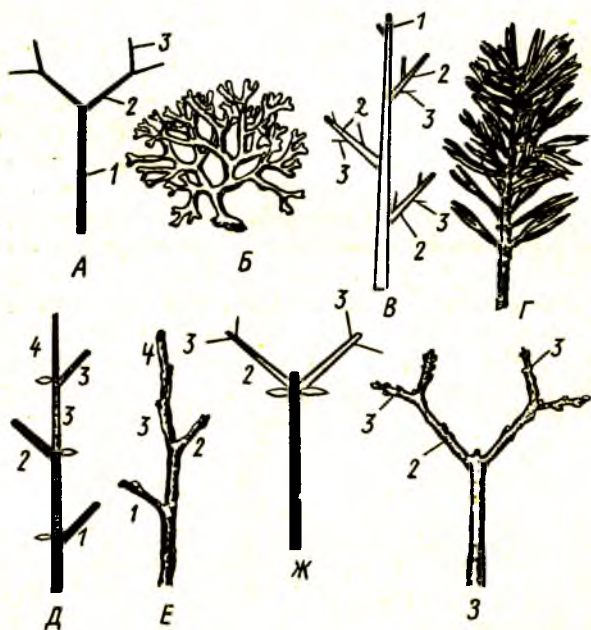


Рис. 100. Типы ветвления. Дихотомическое: А — схема; Б — водоросль диктиота. Моноподиальное: В — схема; Г — ветка сосны. Симподиальное: Д, Ж — схема, Е, З — ветви черемухи и сирени:

1—4 — оси первого и последующих порядков

(рис. 100, Д, Е). В этом случае верхушечная почка отмирает или прекращает рост, в то время как боковые побеги усиленно развиваются. В результате симподиального ветвления формируются наземная часть кустарников, у которых ветвление начинается от самой земли (сирень, малина), и крона деревьев (груша, липа и др.).

Формы побегов. Формы побегов очень разнообразны. Они различаются по направлению роста, очертаниям поперечного разреза, степени одревеснения и другим особенностям.

По направлению роста побеги делятся на прямо стоячие, вьющиеся, лазающие, ползучие. *Прямостоячие* стебли имеют хорошо развитую механическую ткань. *Вьющиеся* побеги (например, лианы), поднимаясь вверх, обвивают стволы деревьев. *Лазающие* побеги цепляются за опору усиками (виноградная лоза) или придаточными корнями, отрастающими от стебля. *Ползучие* стебли стелются по земле (земляника, ежевика).

По степени одревеснения покрытосеменные растения делятся на две резко различающиеся группы: *одревесневшие* (деревья и кустарники) и *травянистые* (травы). Травянистые формы произошли от древесных путем ослабления или прекращения деятельности камбия. Травы лучше приспособлены к самым разнообразным условиям среды и встречаются в воде, на деревьях (эпифиты), в очень засушливых или холодных местобитаниях.

Строение стебля древесного растения. На поперечном разрезе стебля можно различить несколько слоев (рис. 101). Наружный слой — это *кора*. Под корой располагается плотный широкий слой *древесины*. В центре стебля находится *сердцевина*. Молодые (однолетние) стебли снаружи покрыты кожицей, которая затем замещается пробкой. В состав коры входят *лубяные волокна*, придающие стеблям гибкость и прочность, и *ситовидные трубки*, по которым от листьев к тканям стебля и корня передвигаются органические вещества.

Между корой и древесиной находится слой образовательной ткани — *камбий*. Размножение клеток камбия обеспечивает формирование проводящей системы — ситовидных трубок луба и сосудов древесины, а также рост стебля в толщину. Деление клеток камбия начинается весной и прекращается осенью. На спиле ствола отчетливо видна граница между осенними клет-

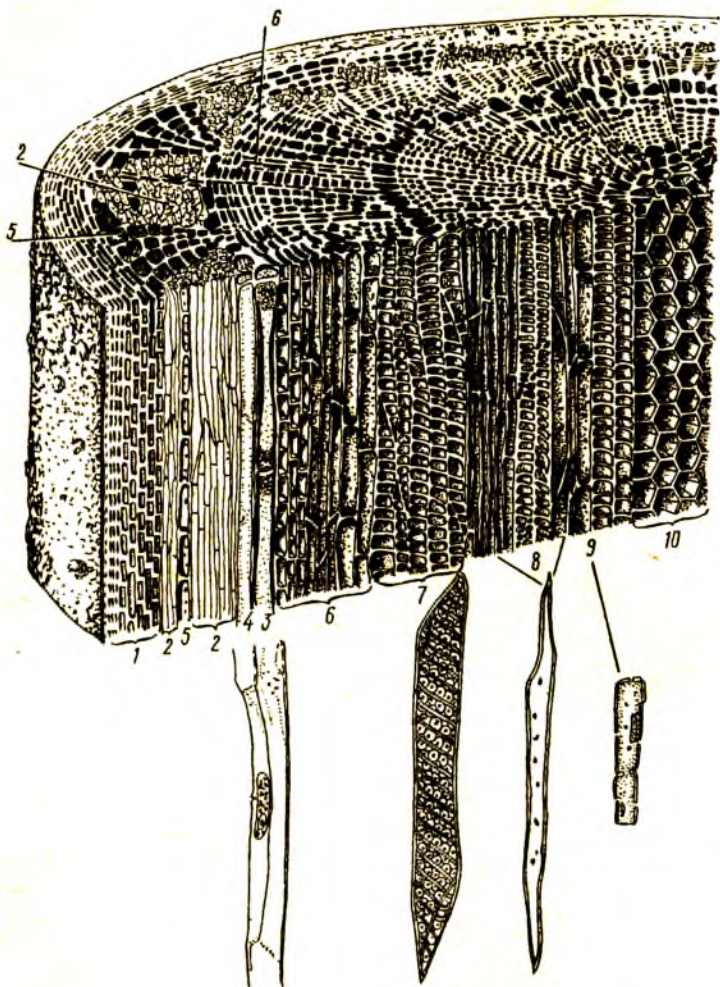


Рис. 101. Строение стебля липы. Продольный и поперечный срезы:
 1 — покровные ткани (снаружи внутрь: один слой эпидермиса, пробка, первичная кора); 2—5 — луб: 2 — лубяные волокна, 3 — ситовидные трубки, 4 — клетки-спутники (3 и 4 — вынесены вниз, где изображены более крупно), 5 — клетки лубяной паренхимы; 6 — клетки камбия; 7—9 — клетки древесины: 7 — клетки сосудов, 8 — древесинные волокна, 9 — клетки древесинной паренхимы; 10 — клетки сердцевины

ками механической ткани древесины и крупными весенними клетками, образующими сосуды. Подсчитав число годичных колец, можно определить возраст дерева. Древесина составляет основную часть стебля. Сердцевина образована паренхимными клетками, в которых накапливаются питательные вещества.

Главное отличие стебля травянистых растений от стебля древесных и кустарниковых заключается в сильном развитии у последних механических тканей и одревеснении клеток. В стеблях трав хорошо развиты паренхимные ткани.

Кроме основных функций — *транспортной* и *опорной* — стебель часто выполняет функции запасаания питательных веществ, вегетативного размножения растений и защиты их от поедания. При этом он видоизменяется, образуя клубни, луковицы, корневища, колючки и др. *Клубни* (например, у картофеля) — это сильно измененные подземные стебли с почками. Они служат для запасаания питательных веществ и вегетативного размножения. *Корневище* (у пырея, ириса, ландыша) — это сильно измененный подземный побег, напоминающий корень. Он несет недоразвитые чешуевидные листья и почки. От узлов корневища часто отходят придаточные корни. В корневищах также откладываются в запас углеводы. *Луковица* представляет собой укороченный стебель — донце, окруженный сочными листьями, накапливающими воду и сахара.

Стеблевое происхождение имеют *колючки* у многих видов (дикая яблоня, боярышник, гледичия).

Лист

В процессе эволюции листья возникли в результате уплощения боковых веточек древних растений типа риниофитов. Превращение веточек в плоские органы резко увеличило поверхность надземной части растений, привело к интенсификации фотосинтеза и испарения воды и послужило важным шагом на пути прогрессивной эволюции растений.

Лист осуществляет три основные функции — *фотосинтез*, *газообмен* и *испарение воды* (транспирацию). Строение листа в полной мере обеспечивает выполнение этих функций. Лист включает две основные части — *листовую пластинку* и *черешок*. Листья, не имеющие че-



Рис. 102. Форма листьев: А — простые листья; Б — сложные листья:

1 — нелопастной (цельный), 2 — перистолопастной, 3 — пальчатолопастной, 4 — тройчатолопастной, 5 — перистосложный, 6 — пальчатосложный

решка, называются *сидячими*. У некоторых видов при основании черешка развиваются *прилистники*.

По форме листья бывают округлыми, ланцетовидными, стреловидными и т. д. Листья подразделяют на *простые* и *сложные*. Простой лист состоит из листовой пластинки и черешка, сложный имеет несколько листовых пластинок, расположенных на одном черешке (рис. 102). Простые листья могут быть цельными и лопастными. Цельные листья свойственны многим деревьям — березе, тополю, липе, груше, вишне и др. У лопастных листьев пластинка рассечена, в результате чего возникают лопасти (листья клена, дуба). У сложных листьев несколько листовых пластинок могут прикрепляться в одной точке (пальчатосложные листья у каштана, люпина). Различают также перистосложные листья, у которых листовые пластинки прикрепляются по всей длине черешка. Перистосложные листья бывают двух видов: парноперистые и непарноперистые. Парноперистые заканчиваются парой листовых пластинок (например, у гороха), непарноперистые — одним листком (рябина).

Листовые пластинки пронизаны *жилками* (рис. 103), которые представляют собой *проводящие пучки*. Помимо проведения растворов жилки придают листьям прочность. Жилкование может быть перистым или сетчатым (у двудольных растений), параллельным или



Рис. 103. Жилкование листьев: А — параллельное; Б, В — дуговое; Г, Д — сетчатое

дуговым (у однодольных). Край листовой пластинки может быть ровным или изрезанным.

Листья располагаются на стеблях в определенном порядке. Если они сидят на стебле по одному, чередуясь друг с другом, такое расположение называется *очередным* (береза, яблоня, роза). При *супротивном* расположении листья находятся по два друг против друга, при *мутовчатом* — прикрепляются к стеблю пучками — мутовками.

Характер расположения листьев на стебле и их неодинаковые размеры обеспечивают примерно одинаковую освещенность всех листьев.

Строение листа. Сверху и снизу лист покрыт *эпидермисом* — клетками кожицы, защищающей лист от высыхания, механических и других повреждений, от проникновения микроорганизмов в ткань листа. Между верхним и нижним эпидермисом находится хлорофиллоносная паренхима. Ее клетки различны по строению (рис. 104). Клетки, примыкающие к верхнему эпидермису, образуют *столбчатую* ткань. Они располагаются перпендикулярно поверхности листа и плотно примыкают друг к другу. У большинства растений столбчатая ткань однослойная, иногда двухслойная. Ее клетки содержат множество хлоропластов, осуществляющих фотосинтез.

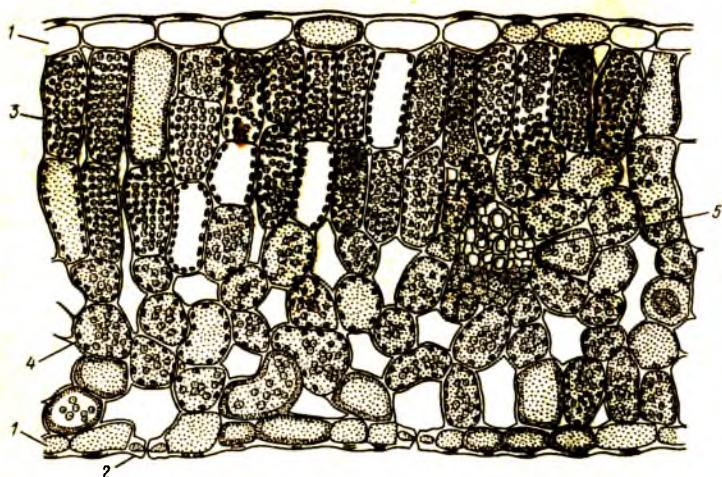


Рис. 104. Внутреннее строение листа:

1 — кожа, 2 — устьице, 3 — столбчатая паренхима, 4 — губчатая паренхима, 5 — жилка (сосудисто-волокнистый пучок)

К нижнему эпидермису примыкает *губчатая* ткань, состоящая из клеток неправильной формы с пространствами между ними — *межклетниками*. Хлоропластов в клетках губчатой ткани меньше; помимо фотосинтетической функции эта ткань осуществляет функцию газообмена.

Газообмен и испарение воды осуществляются через специальные образования — *устьица* (рис. 105). Устьице состоит из двух клеток эпидермиса, которые называются замыкающими. Между замыкающими клетками

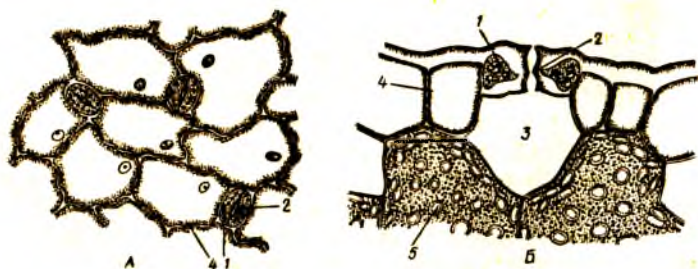


Рис. 105. Строение устьица. А — вид сверху; Б — поперечный разрез:
1 — замыкающая клетка, 2 — устьичная щель, 3 — воздушная полость,
4 — клетка кожицы, 5 — хлоропласты

имеется щель, которая открывается или закрывается в зависимости от величины тургорного давления в них. Щель ведет в воздушную полость, края которой составляют паренхимные клетки. На 1 мм^2 поверхности листа располагается от 40 до 300 устьиц. При этом у наземных растений устьица находятся на нижней стороне листа, у водных — на верхней. Через устьица в межклетники фотосинтезирующей паренхимы поступает CO_2 и выходят O_2 и H_2O .

Процесс испарения воды листьями имеет большое значение в жизни растения. Испарение способствует передвижению воды и растворенных в ней веществ от корней к листьям, охлаждению растения и служит защитой от перегрева. У видов, интенсивно испаряющих воду, разница между температурой воздуха и температурой листа может достигать 15°C . Интенсивность испарения регулируется при помощи устьиц. Освещение листа приводит к открыванию устьиц, в темноте они закрыты. Устьица закрываются также днем, в сильную жару. Происходит это следующим образом. Замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты. При освещении листа в них начинается фотосинтез, образуются сахара и осмотическое давление в клетках возрастает. Вследствие усиленного притока воды тургор замыкающих клеток увеличивается, их стенки растягиваются и устьичная щель раскрывается. При отсутствии фотосинтеза (в темноте) и при усиленном испарении воды в жаркий день тургор замыкающих клеток ослабевает и устьица закрываются.

В состав листа входит и *механическая* ткань, наряду с жилками обеспечивающая его упругость и эластичность. Механическая прочность листа у ряда растений увеличивается благодаря восковидному налету, покрывающему эпидермис.

Влияние экологических факторов на строение листа. Строение листьев в большой мере зависит от условий обитания растений. Например, у водных растений листья тонкие, механическая ткань и сосудисто-волокнистые пучки слабо развиты. Слабое развитие проводящих пучков обусловлено тем, что водные растения поглощают CO_2 и минеральные соли непосредственно из воды через клетки эпидермиса, а почти полное отсутствие механических тканей — тем, что листья поддерживаются водой. В тканях водных растений хорошо развиты межклетники, воздушные полости, что улучшает

газообмен и повышает их плавучесть. У плавающих листьев устьица расположены только на верхней стороне листа, у погруженных листьев устьиц нет. Особенностью водных растений является и нахождение хлоропластов в клетках эпидермиса. У наземных растений в эпидермисе хлоропластов нет, за исключением замыкающих клеток устьиц.

В засушливых местообитаниях листья могут служить для запасаания воды (алоэ), которую они очень медленно расходуют. У таких растений воды испаряется очень мало благодаря малому числу устьиц и сильному развитию кутикулы. Приспособлениями к существованию в засушливых местах служат также утолщения стенок эпидермиса и образование покровными клетками воскового налета, густое опушение листьев. У некоторых растений устьица находятся в углублениях листа, что также уменьшает испарение. Листья многих злаков в жаркое время дня свертываются в трубку. Устьица оказываются на внутренней поверхности трубки и изолируются от окружающего сухого воздуха. В полости трубки концентрация водяных паров повышается, что приводит к ослаблению транспирации.

Видоизменения листьев. В процессе приспособления к условиям окружающей среды листья помимо основных приобретают дополнительные функции. Защитную и влагосберегающую роль играет преобразование листьев в колючки у барбариса и кактуса. У гороха видоизменением листьев являются усики, с помощью которых растение цепляется за опору. У репчатого лука листья превратились в сочные чешуи, запасующие питательные вещества. Тонкие наружные чешуи играют защитную роль.

Обитание растений на почвах, бедных азотистыми веществами, привело к формированию из листьев ловчих аппаратов, служащих для захвата и переваривания насекомых (росянки, некоторые лианы).

ОРГАНЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Цветок

Цветок — орган семенного размножения растений. Он представляет собой видоизмененный, укороченный и ограниченный в росте побег, служащий для полового



Рис. 106. Схема строения цветка покрытосеменного растения. А — общий вид сверху; Б — продольный разрез:

1 — чашелистики, 2 — лепестки, 3 — тычинки, 4 — пестики, 5 — цветоножка, 6 — цветоложе

размножения (рис. 106). Цветок заканчивает собой стебель, главный или боковые. Часть стебля под цветком, лишенная листьев, называется *цветоножкой*. Нередко цветоножка сильно укорочена или отсутствует. Такие цветки называются *сидячими*. Цветоножка продолжается в *цветоложе*, на котором располагаются все части цветка. В центре цветка находится *пестик* — женская часть цветка. Пестик образует видоизмененные листочки — *плодолистики*. Он состоит из рыльца, столбика и завязи. *Завязь* защищает семяпочку, которая в ней находится, от неблагоприятных факторов среды. Закрытое расположение семяпочки в завязи отличает покрытосеменные растения от голосеменных, у которых семяпочки лежат открыто. Пестик окружен *тычинками*, в которых различают тычиночную нить и пыльник. Пыльник состоит из двух половинок, каждая из которых, в свою очередь, включает два микроспорангия (пыльцевых мешка). Таким образом, каждая тычинка несет четыре микроспорангия. Тычинки и пестики окружены *венчиком*, который состоит из лепестков. Вокруг лепестков, в свою очередь, расположены чашелистики. Лепестки и чашелистики образуют *околоцветник*. Чашелистики происходят от листьев и выполняют защитную функцию. Полагают, что у ряда растений лепестки произошли от тычинок, у других — от листьев, так же как и чашелистики. Функция лепестков — привлечение насекомых-опылителей.

Цветки, которые несут и тычинки и пестики, называются *обоеполыми*. Цветки, у которых имеются только тычинки или только пестики, носят название *однополых*. Разделение полов биологически целесообразно, так как опыление цветка пыльцой с другого растения увеличивает комбинативную наследственную изменчивость ор-

ганизмов. Растение, на котором образуются тычиночные (мужские) и пестичные (женские) цветки, называются *однодомными (обоеполыми)*. Если мужские цветки располагаются на одном растении, а женские — на другом, то такие растения носят название *двудомных (однополых)*. Число частей околоцветника, количество тычинок и пестиков у каждого вида, как правило, постоянно. В состав цветка входят особые железы — *нектарники*, образующие сахаристую жидкость — нектар. Его собирают насекомые-опылители, которые переносят пыльцу с одного цветка на другой. Многие растения опыляются птицами, использующими в пищу нектар (колибри, цветочницы, нектарницы и др.). Образующаяся в пыльниках пыльца обычно недолговечна. Например, у ячменя и кукурузы пыльца сохраняет жизнеспособность не более двух дней, у цитрусовых — 4—6 дн, у ржи — 12 ч.

Соцветия

Иногда растение образует лишь один цветок (тюльпан). Но обычно цветки собраны в соцветия. *Соцветие* — это группа из нескольких цветков, расположенных на одном цветочном стебле, или цветоножке. Различают несколько типов соцветий (рис. 107). Соцветие, в котором от верхушки стебля отходят короткие цветоножки, называется *простым зонтиком* (вишня, яблоня). Несколько простых зонтиков могут образовывать *сложный зонтик* (морковь, укроп, петрушка). Соцветие из цветков, располагающихся на цветоносном стебле и не имеющие цветоножек, называется *простым колосом*. Если соцветие состоит из нескольких колосков, его называют *сложным колосом* (пшеница, рожь, ячмень). Другая группа соцветий возникает из боковых цветоносных побегов. Наиболее простое соцветие этого типа — кисть с цветками на ножках, выходящих из пазух листьев (черемуха, ландыш, капуста). Отдельные цветки у этих растений расположены на боковых цветоножках, отходящих от одной общей. Из кисти в результате ветвления боковых осей возникает *метёлка* (овес, сирень). У одуванчика, подсолнечника мелкие цветки расположены на утолщенной части стебля — цветоложе и образуют *корзинку*. Существуют и другие формы соцветий. Строение одиночных цветков и соцветий имеет при-



Рис. 107. Соцветия:

1 — кисть, 2 — метелка, 3 — колос, 4 — зонтик, 5 — сложный зонтик,
6 — корзинка, 7 — головка

способительный характер и обусловлено различными способами опыления растений.

Половое размножение цветковых растений

Опыление. Опылением называют перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Известны два типа опыления: самоопыление и перекрестное опыление. *Самоопыление* в пределах одного цветка всегда происходит у растений, образующих нераскрывающиеся цветки (некоторые виды фиалок, арахиса, ячменя и др.), но наблюдается и у некоторых раскрывающихся обоеполых цветков, когда на одном растении образуются и мужские и женские цветки.

Если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то в этом случае опыление называют *перекрестным*. Этот тип опыления у цветковых растений является основным. Перекрестное опыление осуществляется разными способами: с помощью насеко-

мых, птиц, летучих мышей, а также агентов неживой природы — ветра и воды (у водных растений).

В процессе естественного отбора у растений выработались различные приспособления, облегчающие опыление. Так, у *растений, опыляемых насекомыми*, лепестки цветков ярко окрашены, хорошо заметны. Дополнительным средством привлечения опылителей служит сильный запах, исходящий цветками, особенно для тех, которые распускаются ночью. *Растения, опыляемые ветром*, имеют невзрачные цветки, околоцветник у них плохо развит или отсутствует. Ветроопыляемые растения растут большими массивами, что облегчает опыление легкой пылью, переносимой ветром на десятки и сотни метров (орешник, береза, крапива, рожь, кукуруза). У *водных растений* пыльца распространяется либо в толще воды (роголистник, болотник и др.), либо на ее поверхности (валлиснерия, элодея).

Биологическая целесообразность перекрестного опыления, увеличивающего генетическое разнообразие внутри вида, обусловила появление различных приспособлений, предотвращающих самоопыление. Наиболее эффективна двудомность (однополость) растений, при которой самоопыление исключено. Таковы ивы, тополя, осина, облепиха, конопля и многие другие. У однодомных (обоеполюх) растений, к которым относятся огурцы, тыква, кукуруза, дуб, береза и др., вероятность самоопыления (с помощью ветра или насекомых) повышается. К механизмам, предотвращающим самоопыление, относятся: самонесовместимость, когда пыльца, попадающая на рыльце пестика того же растения, не прорастает или же развитие пыльцевой трубки быстро прекращается; неодновременное созревание пыльников и пестиков; недоразвитие или дегенерация мужской либо женской части цветка, при этом цветок функционирует как однополый.

Однако самоопыление служит резервным способом опыления в тех случаях, когда из-за неблагоприятных условий перекрестное опыление не произошло.

В целом самоопыление, как вынужденное, так и постоянное, чаще наблюдается у однолетних растений, чем у многолетних. Это связано с сильными колебаниями численности однолетних растений в разные годы. Самоопыление позволяет образовать семена небольшому числу растений и сохранить таким путем популяцию.

Оплодотворение. Половое размножение у цветковых можно рассматривать как итог длительной эволюции полового процесса в направлении редукции гаплофазы в жизненном цикле растений (см. рис. 86).

Оплодотворению предшествует формирование мужского и женского гаметофитов. Мужской гаметофит образуется следующим образом. В микроспорангиях пыльников тычинок путем мейоза формируются гаплоидные микроспоры. После окончания мейоза микроспоры одеваются оболочками, в которых имеются специальные отверстия, служащие для выхода пыльцевой трубки. Развитие мужского гаметофита происходит в результате всего лишь двух митотических делений. Первое митотическое деление ядра микроспоры приводит к образованию двух клеток — вегетативной (клетка пыльцевой трубки) и генеративной. С этого момента микроспора носит название пыльцевого зерна. Следовательно, *пыльца — это мужской гаметофит*. Второе деление совершает только генеративная клетка, образуя два спермия. Таким образом, мужской гаметофит состоит из трех клеток — одной вегетативной и двух спермиев.

После попадания пыльцевого зерна на рыльце пестика оно прорастает (рис. 108). Из вегетативной клет-

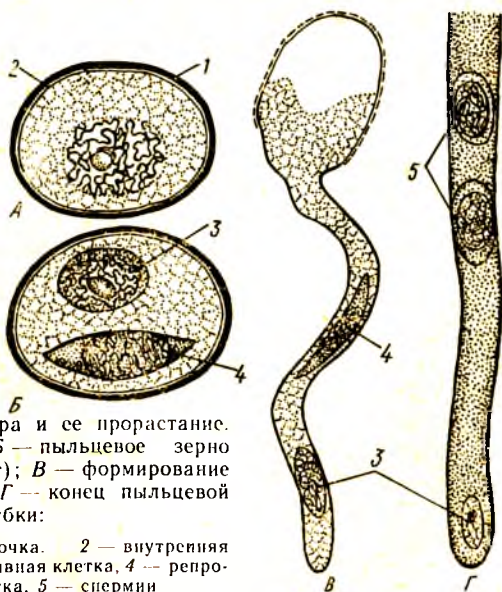


Рис. 108. Микроспора и ее прорастание. А — микроспора; Б — пыльцевое зерно (мужской гаметофит); В — формирование пыльцевой трубки; Г — конец пыльцевой трубки:

1 — наружная оболочка, 2 — внутренняя оболочка, 3 — вегетативная клетка, 4 — репродуктивная клетка, 5 — спермии

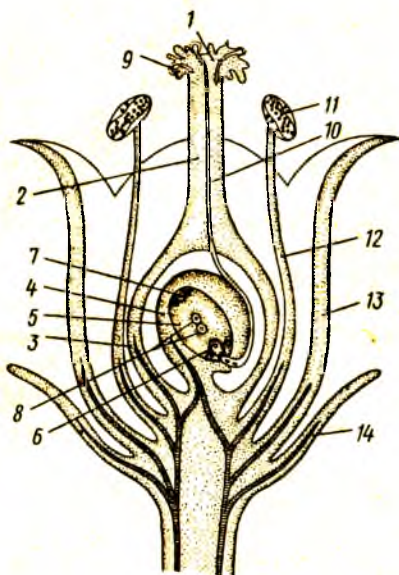


Рис. 109. Двойное оплодотворение у цветковых растений:

1 — рыльце пестика, 2 — столбик, 3 — завязь, 4 — семязпочка, 5 — зародышевый мешок (женский гаметофит), 6 — яйцеклетка (в центре) и две сопутствующие клетки, 7 — полярные ядра, 8 — два ядра перед слиянием и образованием центрального диплоидного ядра, 9 — прорастающее пыльцевое зерно, 10 — пыльцевая трубка, на конце которой видны два спермия, 11 — пыльник, 12 — тычиночная нить, 13 — венчик, 14 — чашечка

ки развивается пыльцевая трубка, которая растет по направлению к зародышевому мешку. Спермии перемещаются вслед за кончиком пыльцевой трубки.

Зародышевый мешок — это женский гаметофит. Возникает он в результате трех последовательных митотических делений одной из клеток (мегаспор), образующихся в мегаспорангии. Мегаспорангием у покрытосеменных является *семязпочка*. В результате делений мегаспоры в зрелом женском гаметофите возникает гамета — яйцеклетка, ряд дополнительных клеток и центральная клетка зародышевого мешка, которая является диплоидной (рис. 109, 8). Когда пыльцевая трубка прорастает в зародышевый мешок и туда проникают два спермия, один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку. Образуется диплоидная зигота, из которой развивается *зародыш*. Другой спермий сливается с центральным (диплоидным) ядром, в результате чего возникает триплоидная клетка. Из нее развивается питательная ткань — *эндосперм*. Такой способ оплодотворения был открыт у растений русским цитологом и эмбриологом С. Г. Навашиным и назван *двойным оплодотворением*.

Семя и плод

Строение семени и его состав. После оплодотворения в результате деления яйцеклетки формируется тело зародыша, которое состоит из корешка, стебелька, семядолей и почечки (рис. 110). Стебелек переходит в корешок, представляющий собой зачаток главного корня. Вверху стебелька находятся семядоли, или зародышевые листья. В семенах бобов и фасоли в семядолях откладываются запасные питательные вещества. Из центральной клетки образуется эндосперм.

Процессы, развивающиеся после двойного оплодотворения, завершаются формированием из семяпочки семени. Ткань, покрывающая зародышевый мешок снаружи, превращается в кожуру семени. Запасные вещества, накапливающиеся в семядолях и эндосперме, у растений разных видов разнообразны. Например, в пшеничных зернах много крахмала, значительно меньше белка и мало жиров. В семенах бобовых (фасоль, горох, бобы) много белков, но мало крахмала. В семенах масличных растений (масличная пальма, олива, подсолнечник, лен и др.) содержится от 25 до 80 % растительных жиров (масел). Семена разных растений сильно различаются по массе. Так, тысячи мелких семян орхидеи весят доли грамма, а семена некоторых пальм достигают массы 8—15 кг.

Прорастание семян. Семена характеризуются важной особенностью: в условиях, неблагоприятных для прорастания, они могут долгое время пребывать в состоянии покоя. Это создает запас семян в почве. С наступлением благоприятных условий — определенной температуры и влажности — семена всасывают воду и начинают прорастать.

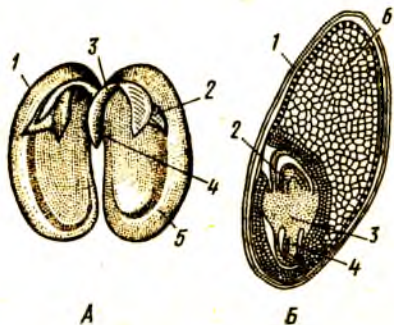


Рис. 110. Строение семени. А — у двудольных, Б — у однодольных растений. А — семя фасоли; Б — семя (зерновка) пшеницы:

1 — кожура, 2 — почечка зародыша, 3 — стебелек, 4 — корешок, 5 — семядоля, 6 — эндосперм

У многих растений, обитающих в тропиках, и у ряда видов умеренной зоны (ива, серебристый клен) семена созревают быстро и способны прорасти сразу после попадания в почву. У большинства же растений, обитающих в областях с сезонными колебаниями температуры и влажности, семена должны пройти стадию покоя, даже находясь в благоприятных для прорастания условиях. Это свойство выработалось как приспособление к переживанию неблагоприятных для роста сезонов года. Прорастание семян сопровождается сложными биохимическими и физиологическими процессами. Многие семена *светочувствительны*: для их прорастания нужен свет. Семена других видов (например, чернушка, виды лютиковых) на свету не прорастают.

В практике сельского и лесного хозяйства используют различные способы преодоления покоя семян: выдерживают их при низкой температуре, замачивают в растворе стимуляторов роста и др.

Плод. После того как началось образование зародыша, цветок вступает в новую фазу развития, которая завершается образованием плода. Функция плода — защита и распространение семян. Разнообразие плодов очень велико. Классификация их в значительной мере искусственна и основана на следующих признаках: 1) консистенция околоплодника (сухой или сочный плод); 2) количество семян (одно или много); 3) нераскрывающийся (замкнутый) плод или раскрывающийся и др. У плодов *коробочковидных* семян много и они свободно высыпаются при растрескивании созревшего плода. К многосеменным сухим плодам относят боб, стручок, коробочку. *Боб* состоит из двух створок, внутри которых находятся семена (горох, фасоль, акация). *Стручок*, как и боб, имеет две створки, но семена располагаются не на самих створках, а на перегородках внутри плода (капуста, пастушья сумка). Плод *коробочка* образуется у льна, мака, белены, гвоздики, дурмана и др. Внутри коробочки созревают семена, которые высыпаются через дырочки (у мака), открыванием крышечки (у белены), раскрыванием створок (у дурмана) и т. д. К *ореховидным* (плод односеменной, при созревании не растрескивается, семена не высеиваются) относятся *орех* с жестким деревянистым околоплодником (лещина, гречиха); *семянка* (семя не срастается с околоплодником) — подсолнечник; *крылатка* — семянка, околоплодник которой имеет крыловидный вырост,

как у вяза; *зерновка* — околоплодник срастается с семенной кожурой (пшеница, рожь).

Плоды с сочным околоплодником могут быть: *ягодovidными* — томат, картофель, яблоко, арбуз, тыква, лимон; *костянковидными* (плод с деревянистым внутриплодником, чаще односеменной) — вишня, боярышник, слива, абрикос.

КЛАССЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Отдел покрытосеменных, или цветковых, растений делится на два класса: *двудольные* и *однодольные*. Однодольные растения произошли от двудольных и поэтому между ними много общих черт.

Для двудольных характерны следующие признаки: зародыш несет две семядоли (редко больше), которые обычно прорастают надземно; листья имеют сетчатое жилкование, черешок обычно ясно выражен; в стебле хорошо различаются кора и сердцевина; корень у подавляющего числа видов стержневой (у многих травянистых мочковатый); цветки преимущественно пятичленные.

У однодольных зародыш с одной семядолей, которая прорастает, как правило, подземно; листья с параллельным и дуговым жилкованием, не расчленены на черешок и пластинку; корневая система мочковатая; цветки трехчленные; в стебле нет ясно дифференцированных коры и сердцевины. Однодольные представлены травами, иногда вторично древовидными формами (пальмы, бамбук).

Число видов у однодольных значительно меньше, чем у двудольных.

Основные семейства класса двудольных — сложноцветные, крестоцветные, бобовые, пасленовые, розоцветные; класса однодольных — злаковые, лилейные.

Из всех групп растений цветковые наиболее широко используются человеком. Почти все важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки, овощи, плодовые деревья и кустарники, относятся к цветковым. Они служат сырьем для строительной промышленности (древесина), для изготовления бумаги, одежды (хлопчатник, лен), для получения различных масел. Многие растения используются в медицине (наперстянка, красавка, анис, облепиха, горицвет, ромашка аптечная, женьшень и многие другие).