

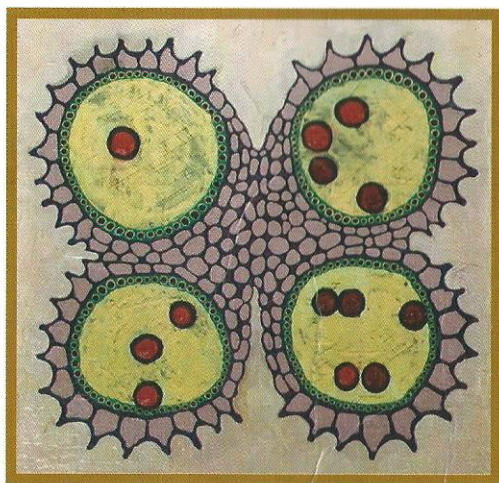
E56

П-21

БОТАНИКА

А. А. Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ



E56
П-21

БОТАНИКА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

А. А. Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

УЧЕБНИК



ББК 28.56

П21

Рецензенты: д-р биол. наук, проф. Н. П. Битюцкий (С.-Петерб. гос. ун-т), канд. биол. наук О. В. Яковлева (Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН)

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
биолого-почвенного факультета
С.-Петербургского государственного университета

Паутов А. А.

П21 Размножение растений: учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2013. — 164 с.
ISBN 978-5-288-05467-9

Предлагаемая вниманию читателей книга представляет собой заключительную часть учебника «Морфология и анатомия вегетативных органов растений» и содержит сведения о способах размножения сосудистых растений. Значительное место в ней отведено структурно-функциональной организации репродуктивных органов, основным тенденциям их преобразования в ходе эволюции, путям специализации при освоении различных условий жизни. Обсуждаются разные уровни организации репродуктивных структур — клеточный, тканевый, отдельных органов.

В основу учебника положен общий курс лекций, читаемый автором для студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета.

Учебник предназначен студентам и аспирантам биологических факультетов университетов, педагогических и сельскохозяйственных вузов, научным работникам ботанических и агрономических специальностей.

ББК 28.56

14-298/54

© А. А. Паутов, 2013
© С.-Петербургский
государственный
университет, 2013

ISBN 978-5-288-05467-9

Памяти заведующего кафедрой ботаники Ленинградского государственного университета (1978–1990), профессора Владимира Михайловича Шмидта

ВВЕДЕНИЕ

Предлагаемая вниманию читателей книга является продолжением учебника «Морфология и анатомия вегетативных органов растений» и содержит материалы второй части курса «Разнообразие живого: высшие растения», который читается автором для студентов бакалавриата биологического факультета СПбГУ. В этой части учебника рассмотрено размножение сосудистых растений. Данная группа включает в себя высшие споровые (риниевидные, псилозовидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные) и семенные (голосеменные, покрытосеменные) растения. Под размножением мы будем понимать образование представителями вида новых особей, сохраняющих видоспецифичные черты структурно-функциональной организации. Благодаря размножению происходит увеличение числа особей вида и их расселение.

Всем сосудистым растениям свойствен одинаковый жизненный цикл, или цикл воспроизведения, в котором чередуются две фазы — гаплоидная (гаплофаза) и диплоидная (диплофаза) (рисунок). Переход из дипло- в гаплофазу происходит при образовании в результате мейоза гаплоидных спор (от. греч. *spora* — сеяние, посев, семя), или мейо-



Цикл воспроизведения сосудистых растений.

Гаплофаза обозначена на схеме одинарным, диплофаза — двойным подчёркиванием.

спор; переход из гапло- в диплофазу сопровождается слиянием гамет с образованием диплоидной зиготы. В ходе жизненного цикла из споры развивается гаплоидный *гаметофит* (от греч. *gametē* — жена, *gametēs* — муж и *phyton* — растение). Он продуцирует половые клетки — гаметы, поэтому гаметофит часто называют половым поколением. Из зиготы, в свою очередь, развивается диплоидный *спорофит*. Он не имеет половых органов и продуцирует не гаметы, а споры. Соответственно спорофит получил название бесполого поколения.

У всех сосудистых растений спорофит доминирует в жизненном цикле. Он структурно сложнее гаметофита и крупнее его. Спорофиты — это окружающие нас привычные растения — деревья, кустарники, травы. Тем не менее гаметофиты высших споровых растений также являются свободноживущими организмами. Увеличение их числа в природе напрямую зависит от количества производимых спорофитами спор. По окончании полового процесса на гаметофитах и первоначально за их счёт начинают развиваться новые спорофиты. Соответственно расселение и численность не только гаметофитов, но и спорофитов коррелирует со спороношением.

В отличие от высших споровых, гаметофиты семенных растений сильно редуцированы. Возникшие в результате мейоза споры и развивающиеся из них женские гаметофиты не покидают тела материнского спорофита, где протекает вся гаплофаза и начальные этапы диплофазы — формирование зародышей дочерних спорофитов. В результате этих процессов развиваются семена. Семя — структурное образование, содержащее зачаток спорофита и часто специализированную запасную ткань, которые заключены в защищающую их семенную кожуру. От семенной продуктивности растений зависит количество новых спорофитов.

Развитие дочерних особей может происходить также из фрагментов, отделившихся от вегетативного тела как спорофитов, так и свободно живущих гаметофитов.

Итак, в процессах размножения и расселения сосудистых растений могут участвовать споры, семена, части вегетативного тела, из которых развиваются новые организмы. В соответствии с этим различают следующие способы размножения: спорами, семенами, вегетативное.

Перейдём к их рассмотрению.

ГЛАВА 1

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ СПОРАМИ

Размножение спорами, или бесполое размножение свойственно высшим споровым растениям. Когда-то их относили к тайнобрачным, или тайноцветковым растениям и полагали, что они обладают цветками и семенами, которые, однако, не видимы для глаза. Так, за цветки некоторые авторы принимали сорусы, за плоды — спорангии, а за семена — споры. Пластинчатые гаметофиты папоротников считали семядолями развивающихся из таких семян проростков. Ситуация начала меняться в первой половине XIX века, а к середине века был описан цикл воспроизведения папоротников и доказано наличие у них оплодотворения на фазе гаметофита.

1.1. СПОРАНГИЙ

Споры образуются в многоклеточных органах спорофитов — спорангиях. Спорангии разных видов растений различаются по типу производимых спор, характеру развития и строению, положению на теле растения. Спорангии, развивающиеся из группы клеток, — *эвспорангии* обычно имеют многослойную стенку (рис. 1.1, и–м). Спорангии, развивающиеся из одной клетки, — *лептоспорангии* имеют однослойную стенку (рис. 1.1, а–з). Эвспорангии свойственны псилотовидным, хвощевидным, плауновидным и части папоротниковидных; лептоспорангии — остальным папоротниковидным. Стенка спорангия защищает его содержимое от внешних воздействий, в частности иссушения. Внутреннюю часть развивающегося спорангия занимает *образовательная ткань*, или *археспорий* (от греч. *arche* — начало и спора). Наружные клетки археспория, подстилающие стенку спорангия, дифференцируются в *тапетум* (от греч. *tapes* — ковёр, покрывало); глубже лежащие клетки претерпевают митотические деления, приводящие к образованию материнских клеток спор — *спороцитов*. Каждый спороцит производит в результате мейоза тетраду гаплоидных спор. Питание развивающихся спороцитов и спор осуществляет тапетум. Вокруг находя-

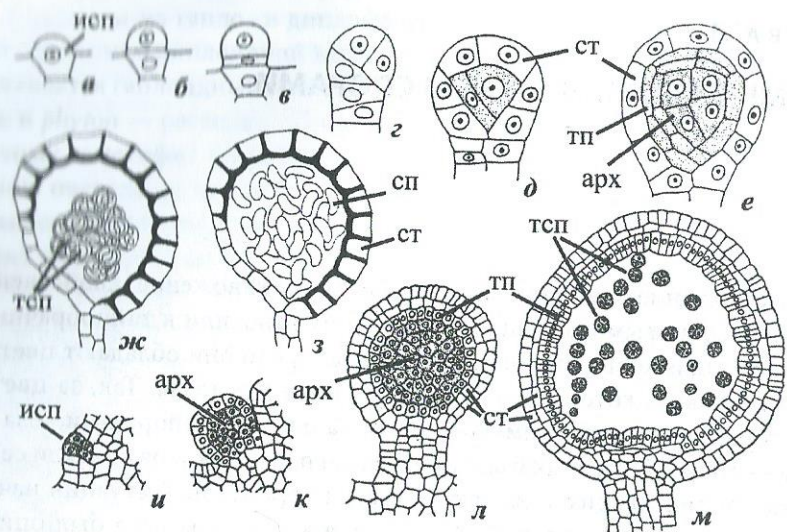


Рис. 1.1. Стадии развития лепто- (а-з) и эвспorangия (и-м).

исп — инициалы спорангиев, ст — стенки спорангиев, тп — тапетум, арх — археоспорий, тсп — тетрады спор, сп — споры.

щихся в спорангии спор формируется оболочка — *спородерма* (от греч. *spora* и *derma* — кожа). Она имеет сложное строение и состоит из внутреннего слоя — *эндоспория*, гомологичного оболочке клеток высших растений, и наружного слоя — *экзоспория*, содержащего главным образом спорополленин. *Спорополленин* — чрезвычайно стойкое высокомолекулярное вещество, способное обеспечить, в частности, сохранность спор в геологических отложениях в течение многих тысячелетий, является продуктом окислительной полимеризации каротиноидов и их эфиров. Поверхность экзоспория у разных видов часто скульптурирована. Нередко имеется ещё одна более или менее выраженная дополнительная оболочка — *периспорий*. Он образуется в результате отложения на экзоспории периплазмодимальной массы, возникшей из клеток тапетума. У хвощей периспорий дифференцируется на длинные расширенные на концах ленты — *элатеры* (от греч. *elater* — приводить в движение, погонщик) (рис. 1.2, а-в). Сначала элатеры туго закручены вокруг спор. Они очень гигроскопичны и по мере подсыхания раскручиваются. В результате усиливается давление споровой массы на стенку спорангия, что способствует его вскрыванию. Элатеры участвуют также в распространении спор.

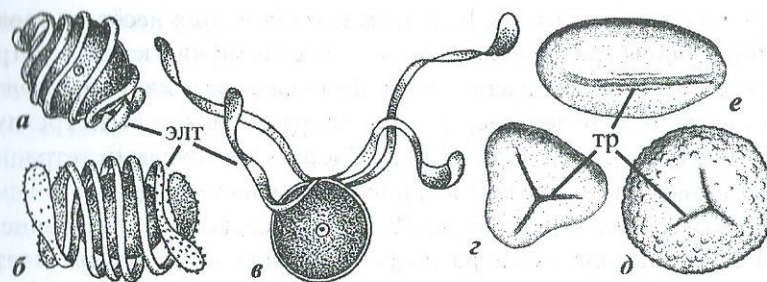


Рис. 1.2. Разнообразие спор.

Споры: а-в — с элатерами; г, д — трилетные (трёхлучевые); е — монолетная (однолучевая).

элт — элатеры, тр — тетрадные рубцы.

Споры разных растений различаются формой, размерами, деталями строения. Их форма в значительной степени зависит от расположения плоскостей деления при образовании в ходе мейоза тетрад (рис. 1.3). У каждой споры можно выделить проксимальный (от лат. *proximus* — ближайший), обращённый внутрь тетрады полюс и противоположный ему, находящийся на внешней стороне споры, дистальный полюс (от лат. *distalis* — дальше отстоящий). Благодаря жёсткости экзоспория распавшиеся споры нередко в той или иной мере сохраняют ту же фор-

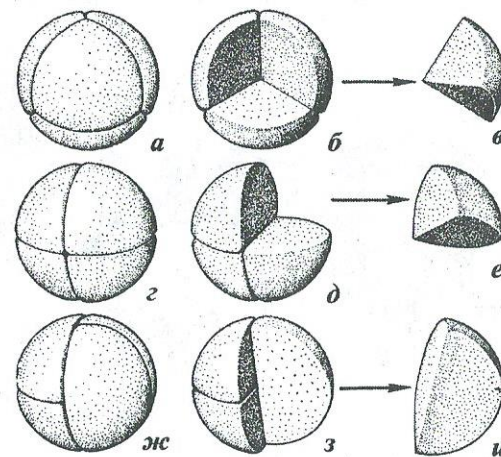


Рис. 1.3. Основные типы тетрад спор (а, г, ж) и расположение в них трилетних (б, в) и монолетных (д, е, з, и) спор.

му, что и в составе тетрады. При этом каждая из них несёт на проксимальной стороне след прежней связи с соседними клетками — тетрадный рубец, на котором расположена щель разверзания, или *апертура* (от лат. *aperture* — отверстие). Тетрадный рубец может быть трёхлучевым и однолучевым (см. рис. 1.2, *г-е*). Споры с трёхлучевым тетрадным рубцом называют *трёхлучевыми*, или *трилетными*, с однолучевым — *однолучевыми*, или *монологными*. В том случае, когда образование экзоспория происходит после распада тетрады на отдельные клетки, споры приобретают более или менее выраженную сферическую форму. Тип спор обычно видоспецифичен, но у некоторых видов даже в одном спорангии обнаруживаются различные споры.

В процессе эволюции в отдельных группах несеменных растений возникли те или иные структурные особенности, способствующие вскрыванию спорангиев. Наиболее показательны в этом отношении многочисленные папоротники, в стенке спорангия которых имеется *кольцо механических клеток*. Оно может располагаться по-разному, но чаще занимает вертикальное (продольное) положение. Такое кольцо имеется, в частности, у видов щитовника. Стенка их спорангия сложена одним слоем клеток. По гребню спорангия, от ножки до ножки, проходит кольцо механических клеток. На треть оно состоит из клеток с относительно тонкими оболочками, образующими так называемое *устье*, или *стомий* (от греч. *stoma* — рот), на 2/3 — из клеток с неравномерно утолщёнными оболочками (рис. 1.4, *а, б*). У последних утолщены вну-

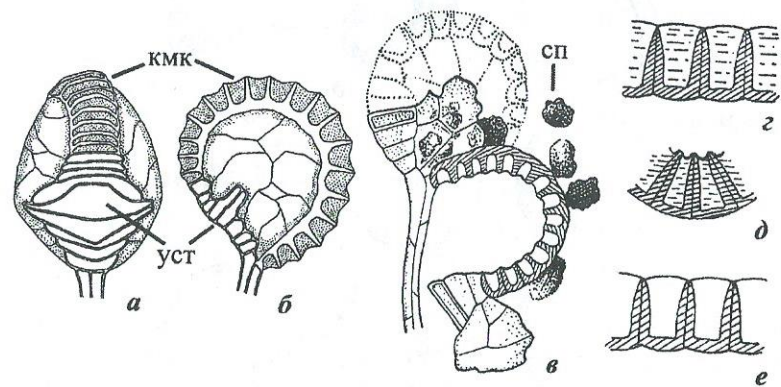


Рис. 1.4. Спорангий щитовника мужского.
а-в — внешний вид спорангия до (*а, б*) и после (*в*) вскрывания; *г-е* — клетка кольца до (*г*), во время (*д*) и после (*е*) вскрывания спорангия.
КМК — кольцо механических клеток, уст — устье, сп — спора.

тренные тангентальные и две радиальные стенки. Остальные стенки, в том числе наружные тангентальные, остаются тонкими. По мере созревания спорангия клетки кольца теряют воду и уменьшаются в объёме. При этом тонкие наружные стенки прогибаются внутрь кольца, а концы утолщённых радиальных стенок стягиваются (рис. 1.4, *г, д*). В результате уменьшается длина внешней окружности кольца, создаётся большое натяжение в области его устья, происходит разрыв клеток. После этого кольцо выворачивается наружу, а затем быстро выпрямляется, выбрасывая споры из спорангия (рис. 1.4, *в, е*).

Спорангии могут: размещаться по одному (рис. 1.5, *а*); быть собранными в группы — *сорусы* (от греч. *sorus* — куча), в которых остаются свободными; срастаться друг с другом, образуя *синангии* (от греч. *syn* — вместе и *angeion* — вместилище, сосуд).

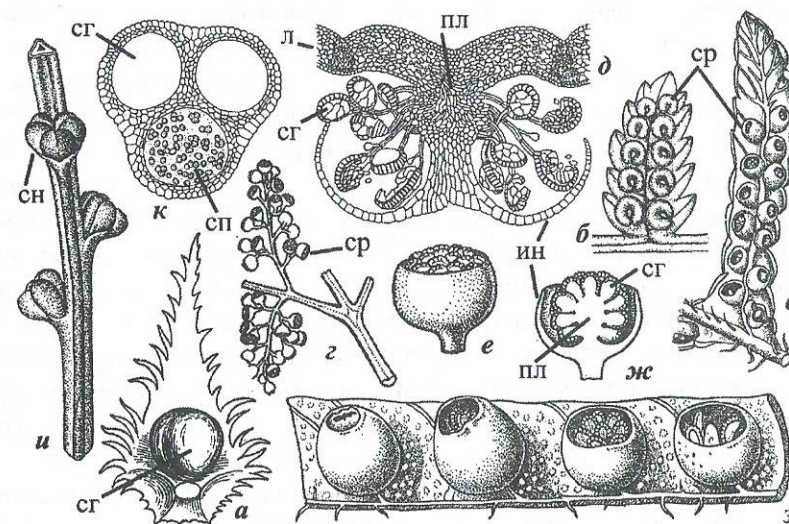


Рис. 1.5. Различные варианты размещения спорангиев у споровых растений.

а — одиночный спорангий на спорофилле плауна поникшего; *б-г* — сорусы папоротников на нижней стороне сегментов споротрофофиллов у щитовника (*б*), циатеи (*в*) и на спороносном сегменте листа у тирсостериса (*г*); *д* — продольный срез соруса щитовника; *е, ж* — внешний вид (*е*) и продольный срез (*ж*) соруса тирсостериса; *з* — сорусы циатеи на разных стадиях развития; *и* — внешний вид синангиев псилоды; *к* — поперечный срез синангия.

сн — синангий, сг — спорангий, сп — споры, л — листовая пластинка, пл — плацента, ин — индузий, ср — сорусы.

Сорусы свойственны большому числу папоротников. У хорошо известного лесного папоротника щитовника мужского они размещаются на нижней стороне листьев (рис. 1.5, б). Каждый сорус состоит из *плаценты* — выроста листовой пластинки, на котором находятся сидящие на ножках спорангии (рис. 1.5, д). В своей верхней части плацента разрастается в *покрывальце*, или *индузий* (от лат. *indusium* — женская верхняя туника), который выполняет защитную функцию. Существуют и иные варианты строения сорусов (рис. 1.5, в, г, е-з). Индузии, как правило, характерны для сорусов, спорангии которых созревают не одновременно. При этом повышается вероятность того, что при высыпании из спорангиев хотя бы часть спор окажется в благоприятных для распространения и развития условиях. Однако такое развитие длится дольше и, соответственно, сорус нуждается в лучшей защите, чем при более быстром одновременном развитии спорангиев.

В качестве примера растений с синангиями назовём роды псилотоидных — тмезиптерис и псилот. У видов первого рода синангии образованы двумя сросшимися между собой спорангиями, у второго — тремя (рис. 1.5, и, к). Они свойственны также некоторым папоротникам.

Спорангии и их собрания занимают разное положение на растениях. У риниевидных они находились на верхушках теломов. Для ныне живущих высших споровых растений характерно их расположение в пазухе листа, на верхней (рис. 1.5, а) или нижней (рис. 1.5, б, в) стороне пластинки, по её краю. Листья, на которых развиваются спорангии, были названы *спорофиллами* (рис. 1.6, а), не несущие их и выполняющие ассимиляционную функцию — *трофофиллами* (от греч. *trophe* — пища, питание и *phyllon* — лист) (рис. 1.6, б). В случаях выраженной специализации эти типы листьев резко различаются размерами и формой. Возможны, однако, и иные варианты. Так, у одних папоротников листья разделены на вегетативные и спороносные сегменты (рис. 1.6, в), у других спорангии размещаются на обычных фотосинтезирующих листьях (рис. 1.6, г). Совмещающие ассимиляционную и спороносную функцию листья иногда называют *споротрофофиллами*.

Спорофиллы могут быть собраны в *колоски* или *стробилы* (от греч. *strobilos* — сосновая или еловая шишка). Последние свойственны, в частности, видам рода плаун. Их стробилы состоят из оси с сидящими на ней чешуевидными листьями, несущими на верхней стороне или в пазухе одиночные спорангии (рис. 1.6, д; 1.5, а). Иначе устроены стробилы у хвощей (рис. 1.6, е-и). Их спорофиллы, так называемые *спорангиофоры* (от греч. *spora* —, *angeion* — сосуд и *phoros* — несущий), имеют

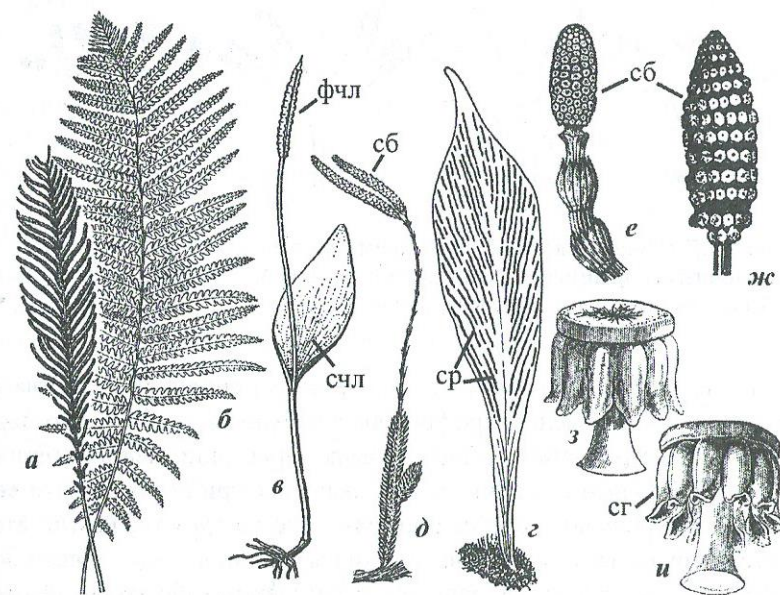


Рис. 1.6. Спороносные листья.

а, б — споро- (а) и трофофилл (б) страусника обыкновенного; в, г — споротрофофиллы уховника обыкновенного (в) и антрофиума подорожникового (г); д-ж — стробилы плауна (д) и хвоща (е, ж); з, и — спорангиофоры.

Части листа: фчл — фертильная, счл — стерильная; сб — стробил; сп — сорусы; сг — спорангий.

вид сидящих на ножках обычно шестиугольных щитков, несущих на внутренней, обращённой к оси стробила стороне спорангии (рис. 1.6, з, и). Первоначально щитки плотно сомкнуты (рис. 1.6, е). Это обеспечивает защиту формирующимся спорангиям. При созревании спор ось стробила вытягивается и щитки раздвигаются (рис. 1.6, ж). Необходимо отметить, что вопрос о природе спорангиофоров остаётся открытым.

Существуют разные взгляды на происхождение спорангиев у высших растений. Согласно одной из гипотез предки высших растений несли многочисленные одноклеточные спорангии, продуцировавшие тетрады спор. В процессе становления вегетативного тела риниевидных спорогенные клетки аккумулировались на верхушках теломов, располагаясь в их коре под защитой эпидермы (рис. 1.7).

Всё разнообразие в расположении спорангиев у высших сосудистых растений можно вывести, по мнению значительного числа исследовате-

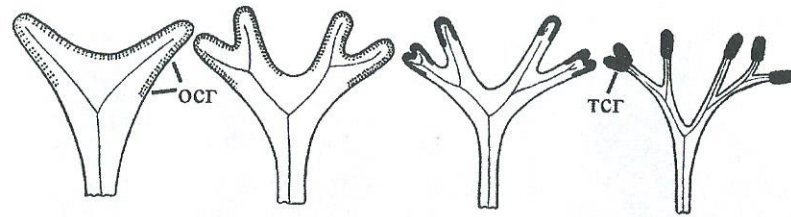
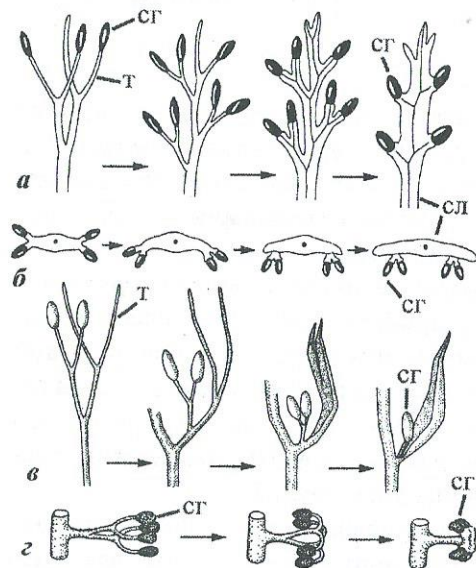


Рис. 1.7. Происхождение терминальных спорангиев из дискретных одноклеточных спорангиев предков высших растений.
Спорангии: осг — одноклеточные, тсг — терминальные.

лей, из их терминального положения на телах риниевидных. Согласно теломной теории появлению трофофиллов у большей части, а возможно и всех сосудистых растений, предшествовало перевершинивание стерильных теломов. Каждый раз один из возникающих при верхушечном ветвлении теломов получал более мощное развитие, чем другой. Результатом этого стало образование морфологически выраженной лидирующей оси, на которой располагались верхушечно разветвлённые «боковые» теломы. Считается, что теломные листья возникли из таких боковых групп теломов в результате планации — расположения теломов каждой из них в одной плоскости, их последующего уплощения и срастания. В результате



перечисленных, а также ряда других, сходных с ними процессов из фертильных теломов возникли и спорофиллы с разным положением спорангиев (рис. 1.8).

Рис. 1.8. Ряды переходных форм от терминального к иным вариантам расположения спорангиев у споровых растений.

Стадии: а — возникновения спорофилла с краевыми спорангиями, б — перемещения спорангиев на нижнюю сторону спорофилла, в — становления пазушного и эпифильного расположения спорангиев, г — возникновения спорангиофора.

сг — спорангии, т — теломы, сл — спорофиллы.

Различают *равно-* и *разноспоровые* растения. Первым из них свойственна *изоспория* (от греч. *isos* — равный, одинаковый, подобный и *spora*), или равноспоровость. В этом случае все споры, образуемые растением, одинаковы (*изоспоры*). Для вторых характерна *гетероспория* (от греч. *heteros* — иной, другой и *spora*), или разноспоровость — образование растением двух видов спор: *макро-*, или *мегаспор* (от греч. *makros, megas* — большой) и *микроспор* (от греч. *mikros* — маленький). Из числа ныне живущих споровых сосудистых растений разноспоровыми являются водные папоротники — марсилеевые, сальвиниевые и азолловые, а также селлагинелловые и полушниковые из плауновидных; равноспоровыми — все остальные растения.

1.2. РАВНОСПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Количество спор, производимых равноспоровым растением, очень велико. Единственная особь щитовника или кочедыжника — папоротников, растущих в умеренной зоне, может продуцировать от 750 тыс. до 750 млн. спор; древовидный тропический папоротник циатея — от 600 млн. до 6 млрд. спор. В отдельно взятом спорангии насчитываются десятки, сотни и тысячи спор, у некоторых уховниковых — до 15000 спор.

Споры равноспоровых растений высыпаются из спорангия обычно в одноклеточном состоянии. Реже формирование гаметофита начинается ещё в спорангии. Последнее свойственно, например, ряду папоротников, в спорах которых содержатся дифференцированные хлоропласты. Высыпавшиеся споры разносятся ветром. Их жизнеспособность у разных видов не одинакова. Нередко способность к прорастанию утрачивается в течение нескольких недель или даже дней. У части видов высыпавшиеся споры, напротив, переживают состояние покоя. Так, у ряда плаунов они прорастают под землей через 3–8 лет после высыпания. За это время споры постепенно погружаются в почву с дождевой и талой водой, в результате деятельности живущих в почве беспозвоночных животных и др. Вообще же жизнеспособность спор некоторых растений может сохраняться десятилетиями. Например, из папоротников у одного из видов пеллеи описано прорастание спор через 50 лет хранения в гербарии, асплениума — 48 лет, лигодиума — через 27 лет.

Прорастание спор происходит при благоприятных условиях. Ему предшествует их набухание за счёт абсорбированной воды. Поскольку экзоспорий не эластичен, он разрывается в зоне апертурных борозд.

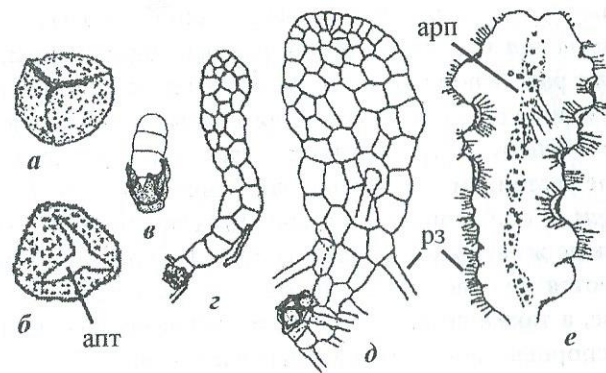


Рис. 1.9. Разные стадии развития гаметофита папоротника рипидоптериса щитовидного.

а, б — споры до (а) и после (б) разрыва экзоспории; в–д — гаметофит на разных стадиях формирования; е — завершивший развитие гаметофит.

апт — апертюра, арп — архегониальная подушка, рз — ризоиды.

Из спор развиваются гаметофиты, или *заростки*, или иначе *проталлии* (от греч. *pro* — перед, раньше и *thallos* — отпрыск, ветвь) (рис. 1.9). Это самостоятельные организмы, которые различаются внешним обликом, способом питания, продолжительностью жизни и др. Общим для них является наличие половых органов — *гаметангиев* (от греч. *gametē* и *angeion* — сосуд), в которых в результате митотических делений образуются гаметы: сперматозоиды и яйцеклетки. Мужские половые органы — *антеридии* (от греч. *anthēros* — цветущий) представляют собой мешковидные образования сферической формы. Антеридий состоит из однослойной стенки и расположенных под ней *сперматогенных* клеток, из которых формируются *сперматозоиды* (рис. 1.10, а, б).

Женский половой орган — *архегоний* (от греч. *archē* — начало и *gonē* — рождение, материнская утроба) имеет колбовидную форму и состоит из расширенного брюшка и узкой шейки (рис. 1.10, г, д). Стенка архегония однослойная. В брюшке располагается крупная *яйцеклетка*, в шейке — *брюшная* и *шейковые канальцевые* клетки. Яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка образуются при делении общей для них материнской клетки, т.е. имеют общее происхождение.

Согласно наиболее распространенной версии гаметангии высших растений возникли из многоклеточных половых органов водорослей.

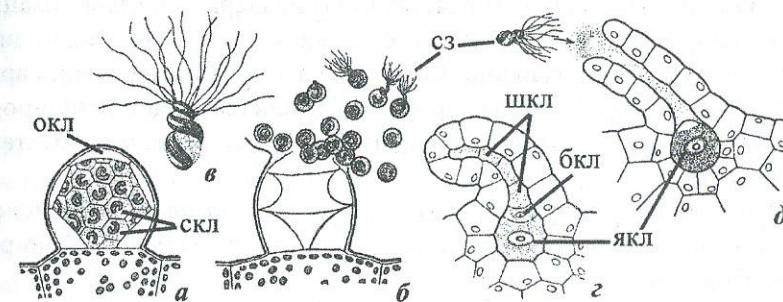


Рис. 1.10. Гаметангии папоротника щитовника мужского.

а, б — антеридий до (а) и после (б) вскрытия; в — сперматозоид; г, д — архегоний до (г) и после (д) вскрытия.

Клетки: окл — оперкулярная, якл — яйцеклетка, шкл — шейковые канальцевые, бкл — брюшная канальцевая, скл — сперматогенные; сз — сперматозоиды.

У тех, как полагают, фертильными были все клетки. В ходе освоения растениями суши произошла стерилизация наружного слоя — образование стенки, защищающей образующиеся гаметы от высыхания (рис. 1.11). Считается также, что у водорослевого предка высших растений мужские и женские гаметы мало отличались друг от друга и были снабжены жгутиками. Усиление половой дифференциации привело к резкому диморфизму гамет. Возник антеридий с мелкими сперматозоидами. Малые размеры обеспечивали увеличение числа половых клеток и облегчали их движение в тонкой плёнке воды, что повышало вероятность достижения ими яйцеклеток. Количество же женских гамет в гаметангии, напротив, уменьшалось. В частности, брюшная и шейковые каналь-

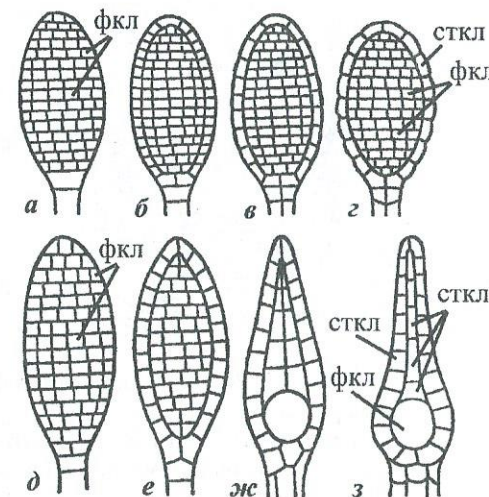


Рис. 1.11. Происхождение антеридиев (а–г) и архегониев (д–з) растений из многоклеточных гаметангиев водорослей.

Клетки: фкл — фертильные, сткл — стерильные.

цевые клетки были когда-то гаметами, но подверглись стерилизации. Фертильной в архегонии осталась одна клетка, которая, лишившись жгутиков и утратив подвижность, оказалась под защитой стенки архегонии. На фоне редукционных процессов в женском гаметангии происходило увеличение яйцеклетки, накопление в ней запасных питательных веществ.

Итак, всем высшим растениям свойственна *оогамия* — тип полового процесса, при котором сливающиеся гаметы резко отличаются по размерам, форме и поведению.

Гаметофиты древнейших сосудистых были небольшими растениями, высота которых, видимо, не превышала 2 см. Они, как и спорофиты, обладали теломным строением. Существуют разные реконструкции их внешнего облика. Согласно одной из них у части видов гаметофиты представляли собой небольшие кустики (рис. 1.12, а). Верхушки слагавших их теломов завершались блюдцевидными *гаметангиофорами* — участками гаметофита, несущими половые органы. В центре гаметангиофоров располагались архегонии, по периферии — антеридии. Наряду с обоеполыми существовали виды с раздельнополыми гаметофитами. Из спор некоторых из них развивались небольшие клубневидные образования — *протокормы* (от греч. *protos* — первичный, первый, *cormos* — ствол, побег, клубень). От них отрастали теломы, завершавшиеся либо антеридиофорами, либо архегониофорами. В те-

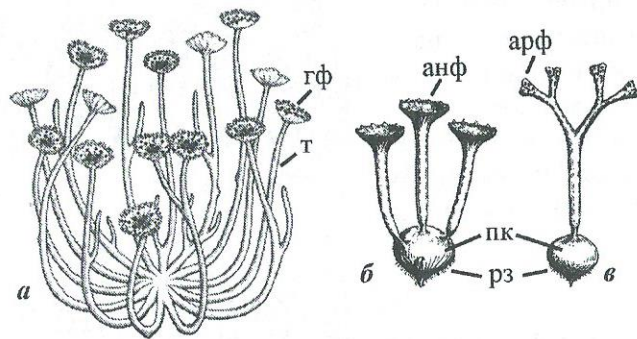


Рис. 1.12. Реконструкции гаметофитов древнейших сосудистых растений.

Гаметофиты: обоеполый (а), мужской (б), женский (в).

т — телом, гф — гаметангиофор, анф — антеридиофор, арф — архегониофор, пак — протокорм, рз — ризоиды.

ломах описана гаплостела, ксилема которой была сложена трахеидами, в эпидерме — устьица.

Гаметофиты современных равноспоровых растений резко отличаются своим обликом от спорофитов. Их можно разделить на две большие группы. Первая включает в себя гаметофиты, полностью перешедшие на микотрофное питание (рис. 1.13). Они ведут подземный образ жизни и могут быть нитчатыми, цилиндрическими (червеобразными), клубнеобразными, дисковидными и др. Тела всех гаметофитов сильно паренхиматизированы и всегда содержат гифы грибов (рис. 1.13, ж-и). Так,

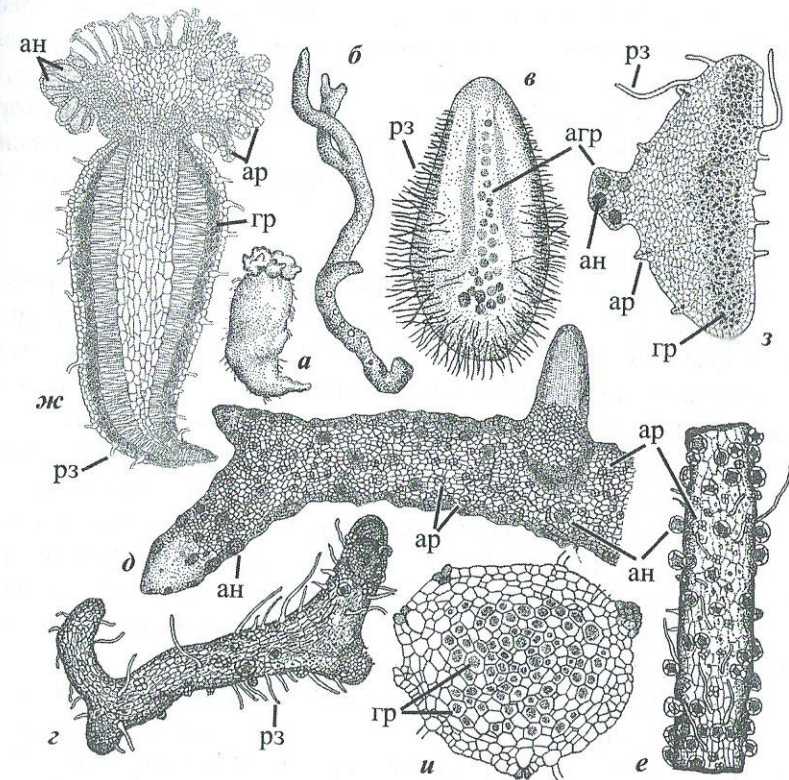


Рис. 1.13. Подземные гаметофиты споровых растений.

а-г — внешний вид гаметофитов; д, е — их фрагменты; ж — продольный и з, и — поперечные срезы гаметофитов у плауна сплюснутого (а, ж), псилопта голого (з, и, е), папоротников уховника обыкновенного (б, д) и гроздовника вирджинского (в, з).

ан — антеридии, ар — архегонии, гр — паренхима с гифами грибов, рз — ризоиды, агр — антеридиальный гребень.

у псилоитовидных они цилиндрические, обычно одиножды или дважды верхушечно разветвлённые, до 18 мм в длину и 1,25 мм в диаметре, покрытые многочисленными ризоидами (рис. 1.13, *г, е*). Антеридии и архегонии рассеяны по всей поверхности их тела. Цилиндрические, слабо ветвящиеся гаметофиты, нарастающие в результате деятельности верхушечных меристем, свойственны также ряду уховниковых (рис. 1.13, *б, д*). Их длина достигает 6 см, диаметр — 1 мм. В этой группе папоротников встречаются гаметофиты и иной формы. У гроздовника вирджинского они яйцевидные, уплощённо-клубневидные или дисковидные, длиной до 20 мм (рис. 1.13, *в, з*). Антеридии располагаются на вершине их гребня — выроста на спинной стороне гаметофита, архегонии — по бокам гребня или на брюшной стороне. У плаунов подземные гаметофиты клубневидные, цилиндрические или в форме корнеплода моркови (рис. 1.13, *а, ж*). Антеридии и архегонии развиваются в его верхней части. У некоторых папоротников гаметофиты многорядные нитчатые, ведущие подземный образ жизни. Подземные микотрофные гаметофиты часто долговечны. Например, у плауна они живут до 15 и более лет. Возраст червеобразных гаметофитов может превышать 20 лет.

Вторую группу составляют наземные гаметофиты. Эти автотрофные организмы бывают пластинчатой, нитевидной, короткоцилиндрической, яйцевидной и подобной им формы. При наземном прорастании спор плауна развиваются полупогружённые в почву мелкие гаметофиты диаметром 1–5 мм (рис. 1.14, *а*). Их надземная часть несёт многочисленные зелёные лентовидные выросты, погружённое основание — ризоиды. У хвощей гаметофиты обычно состоят из подушковидного тела, представляющего собой стелющуюся по земле многослойную пластинку диаметром от 0,1 до 1, реже — 3 см. На её верхней стороне развиваются зелёные пластины длиной 1–4 мм, на нижней — ризоиды (рис. 1.14, *б*). Антеридии находятся на лопастях, архегонии — на стелющейся пластинке.

Гаметофиты многих равноспоровых папоротников имеют вид пластинок разной формы, чаще — сердцевидной (рис. 1.14, *в*). Сердцевидные гаметофиты демонстрируют дорзовентральное строение. Их тело дифференцировано на многослойную утолщённую центральную часть — архегониальную подушку и широкие, образованные одним слоем клеток крылья. В выемке между лопастями находится апикальная меристема. Генеративные органы и ризоиды обычно расположены на архегониальной подушке с нижней стороны пластинки. У части папоротников гаметофиты лентовидной формы. Их рост осу-

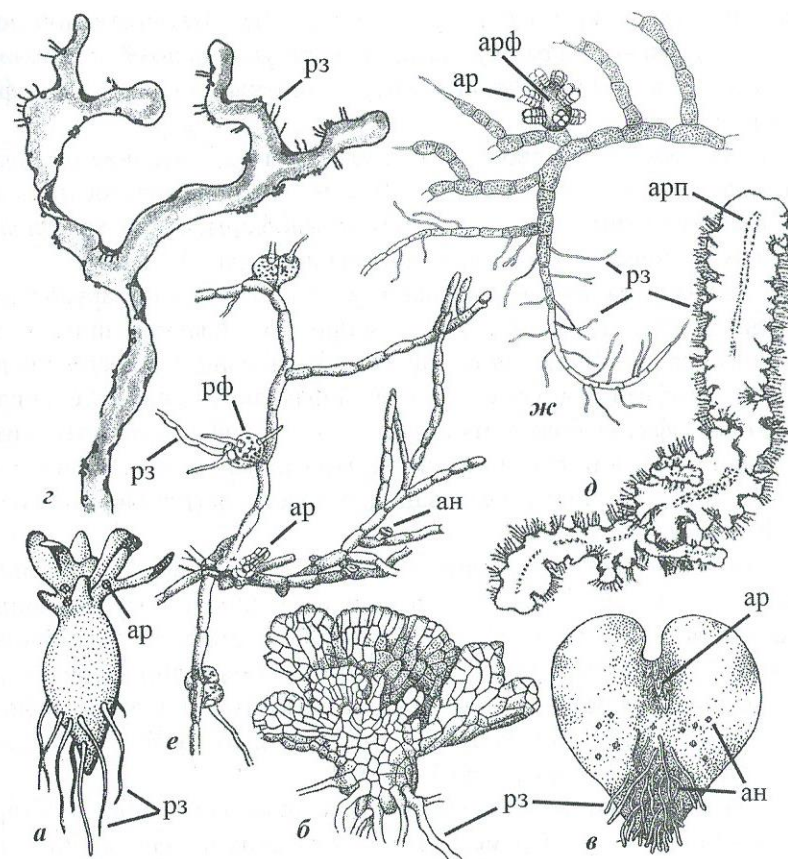


Рис. 1.14. Наземные гаметофиты споровых растений.

Гаметофиты: *а* — плауна заливаемого; *б* — хвоща большого; *в-ж* — папоротников: *в* — сердцевидный щитовника мужского, *г* — лентовидный гименофилла Курца, *д* — лентовидный рипидоптериса щитовидного; *е-ж* — нитевидные схизеи маленькой (*е*) и трихоманеса двугубого (*ж*).

рз — ризоиды, ар — архегонии, арф — архегониофор, арп — архегониальная подушка, ан — антеридии, рф — ризоидофор.

ществляется в результате деления клеток узкой меристематической зоны, расположенной на конце пластинки (рис. 1.14, *д*). Зрелые гаметофиты этого типа часто разветвлены (рис. 1.14, *г*). В их средней части выделяется архегониальная подушка, которая может быть дискретной. Крылья у одних видов однослойные (лентовидные гаметофиты), у других насчитывают несколько слоёв клеток (ремневидные гаметофиты).

Архегонии в типичном случае расположены на архегониальной подушке, антеридии — по краям пластинки, нерегулярно по её поверхности или рядом с подушкой. Ризоиды сосредоточены на краях гаметофита или возле подушки.

Ряду папоротников свойственны гаметофиты, имеющие вид однорядных ветвящихся зелёных нитей. Помимо обычных клеток нити в их состав могут входить антеридио- и архегониофоры, а также *ризоидофоры* — клубневидные клетки, несущие ризоиды (рис. 1.14, е, ж).

В теле значительного числа наземных гаметофитов обнаружены эндوفитные грибы. В одних случаях, например у плаунов, присутствие симбионта рассматривается в качестве обязательного условия для развития гаметофита; в других — является факультативным, т. е. образование гаметофитов может происходить без эндوفита. Это относится, в частности, к папоротникам из семейства граммитисовые. Однако, как показали лабораторные исследования, без участия грибов развитие гаметофита идёт медленнее.

Продолжительность жизни наземных гаметофитов варьирует в очень широких пределах. У многих папоротников, плаунов, хвощей они односезонные. Так, жизнь сердцевидных гаметофитов у папоротников обычно ограничивается 4–8 месяцами. В этой группе, однако, есть и долгоживущие представители. Например, у нитевидных гаметофитов генеративные органы появляются в 2–4-летнем возрасте. Лентовидные гаметофиты зачастую живут до 5–7 лет.

Для осуществления полового процесса необходима вода, в которой сперматозоиды могут перемещаться от мужских к женским половым органам. Сперматозоиды представляют собой клетки разной формы с двумя или множеством жгутиков, которые обеспечивают их подвижность (см. рис. 1.10, в). Они высвобождаются из антеридиев в результате вскрывания стенок последних. Происходит это путём разрушения или отторжения одной из клеток стенки, получившей название *оперкулярной* (от лат. *operculum* — крышка) (см. рис. 1.10, б). В свою очередь, в зрелых архегониях канальцевые клетки ослизняются и разрушаются. Образующаяся слизь набухает, клетки стенки шейки расходятся и архегоний вскрывается. В ряде случаев дистальные клетки шейки отпадают. Направление движения сперматозоидов в сторону архегониев задаётся хемотаксисом, вызванным химическими стимуляторами, которые выделяют женские половые органы. В качестве таких стимуляторов может выступать малат. В пользу этого говорит следующее наблюдение, сделанное на папоротниках: если опустить в воду стеклянную пипетку

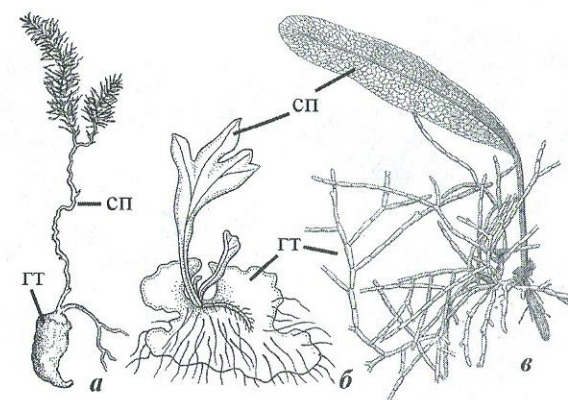


Рис. 1.15. Молодые спорофиты на гаметофитах. а — плаун сплюснутый; б, в — папоротники: давалля мелкозубчатая (б), трихоманес (в). сп — спорофиты, гт — гаметофиты.

с агаром, приготовленным на 1%-ном растворе яблочнокислого натрия, то сперматозоиды начинают двигаться в сторону пипетки и заплывать в неё.

Поскольку яйцеклетка неподвижна, оплодотворение происходит внутри архегония. Как следствие, образование зиготы и ранние стадии развития зародыша нового спорофита протекают под защитой его стенок. Защита тем более значима, так как брюшко архегония погружено в ткани гаметофита. На одном гаметофите может возникнуть несколько зародышей, но в дальнейшем развивается обычно только один из них (рис. 1.15). Первоначально развитие зародыша осуществляется за счёт веществ, поступающих от гаметофита. Гаусториальную функцию выполняет специализированная зародышевая структура — *ножка* (рис. 1.16, б, в). Через неё питательные вещества всасываются в спорофит.

В ряде случаев связь между спорофитом и гаметофитом сохраняется очень долго. Так, у плаунов с подземными гаметофитами первый побег спорофита растёт в почве до выхода на поверхность иногда несколько лет. Проросток получает питательные вещества из гаметофита, который продолжает увеличиваться в объёме, питаясь микотрофно. В ходе деления зиготы у этих растений возникает несколько групп клеток, из которых развиваются: стебель, завершающийся апикальной меристемой, зародышевый лист, подвесок, или суспензор, быстро прекра-

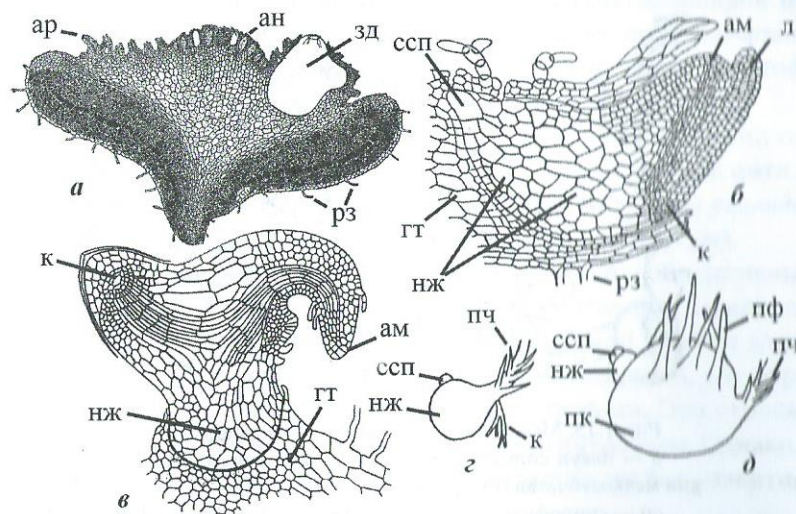


Рис. 1.16. Зародыши равноспоровых растений.

а-в — продольные срезы: гаметофита плауна булавовидного (а), зародышей плауна булавовидного (б) и папоротника птериса (в); г, д — внешний вид зародышей, развивающихся на подземных (г) и наземных (д) гаметофитах плаунов.

ар — архегонии, ан — антеридии, зд — зародыш, рз — ризоиды, ссп — супензор (подвесок), гт — гаметофит, нж — ножка, ам — апикальная меристема побега, л — лист, к — корень, пф — профилл, пч — почка, ПК — протокорм.

щающий рост (см. с. 27), и, наконец, ножка (рис. 1.16, б). Со временем у основания зародышевого листа закладывается придаточный корень.

У плаунов с наземными гаметофитами развивающийся зародыш выглядит иначе (рис. 1.16, г, д). Подвесок и ножка остаются недоразвитыми, а стеблевая часть разрастается в шаровидное образование — протокорм. На нижней стороне протокорма образуются ризоиды, на верхней — цилиндрические листья (профиллы). На протокорме закладывается также почка, из которой вырастает олистевенный побег с придаточными корнями. Протокорм содержит гифы гриба и рассматривается в качестве структурного образования, играющего важную роль в микотрофном питании спорофита, которую при подземном прорастании выполняет материнский гаметофит.

Для равноспоровых растений характерны обоеполые гаметофиты. Необходимо, однако, отметить, что в процессе эволюции складывались механизмы, способствующие перекрёстному оплодотворению. Так, у значительного числа растений антеридии и архегонии созревают

в разное время. Промежуток времени между их созреванием может измеряться месяцами.

У хвощей описаны как обоеполые, так и раздельнополые гаметофиты. При этом раздельнополые гаметофиты ряда видов со временем меняют пол, иногда неоднократно. Отчасти характер развития гаметофита зависит у них от состояния внешней среды. По некоторым наблюдениям при благоприятных для роста гаметофитов условиях формируется больше женских гаметофитов, при неблагоприятных — больше мужских. Такая зависимость пола от состояния среды отмечается и для ряда папоротников. Экспериментальная проверка природных наблюдений показала, что в зависимости от условий культуры у папоротников развиваются мужские, женские или обоеполые гаметофиты.

Наличие в популяции гаметофитов разного пола может зависеть от их взаимодействия друг с другом. Как было отмечено выше, у некоторых папоротников происходит смена пола гаметофитов. Сначала они проходят мужскую стадию, затем — женскую. Установлено, что при переходе в женскую стадию гаметофиты некоторых видов выделяют во внешнюю среду антеридиоген, который задерживает окружающие гаметофиты на мужской стадии.

У папоротника платизома мелколистная пол гаметофитов определяется уже на стадии спор. В одних спорангиях этого растения содержится 16 относительно крупных спор, в других — 32 более мелких (рис. 1.17).

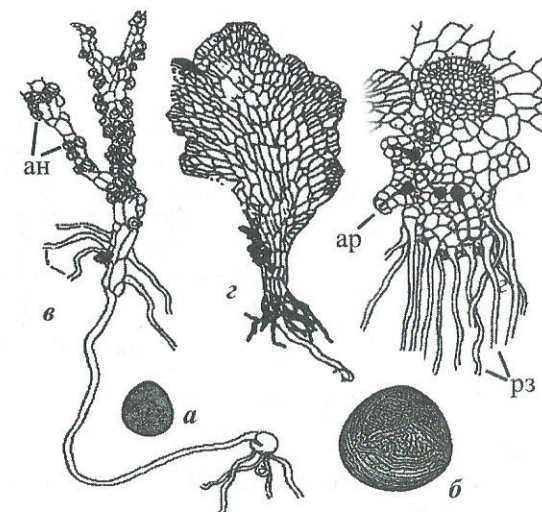


Рис. 1.17. «Разноспоровость» папоротника платизома мелколистная.

а, в — мелкая спора (а) и развивающийся из неё мужской гаметофит (в); б, г — крупная спора (б) и развивающийся из неё меняющий пол гаметофит (г); д — фрагмент меняющего пол гаметофита.

ан — антеридии, ар — архегонии, рз — ризоиды.

Из мелких спор развиваются мужские гаметофиты, из крупных — гаметофиты, на которых сначала развиваются архегонии, потом — антеридии. Отмечены случаи прорастания спор в спорангиях. Такие черты, как формирование разных спор, образование из них раздельнополых гаметофитов, начало развития последних под защитой каких-либо структур, в ещё большей мере выражены у разнospоровых растений.

1.3. РАЗНОСПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Разнospоровость свойственна, как уже отмечалось, сравнительно небольшому числу споровых сосудистых растений. Их спорофит образует споры разных размеров (гетероспоры), из которых развиваются сильно редуцированные раздельнополые гаметофиты.

Рассмотрим в качестве примера род селлагинелла. Он насчитывает порядка 700 видов. Их представители — многолетние травянистые растения, стебли которых покрыты мелкими листьями и несут придаточные корни (рис. 1.18). Побеги демонстрируют верхушечное ветвление, анизо-, реже, изодихопоидальное нарастание. Большинство видов обитает в напочвенном покрове дождевых тропических лесов.

Спорофиллы селлагинелл обычно собраны в терминальные стробилы (рис. 1.18, б), реже, образуют на побегах фертильные зоны. Как правило, в одном стробиле формируется два типа спорангиев: микро- и мегаспорангии (рис. 1.18, в). В первых образуются многочисленные



Рис. 1.18. Селлагинеллы.

а, б — внешний вид селлагинеллы Крауса (а) и селлагинеллы (б); в — стробил.

ПК — придаточный корень, сб — стробил, мкс — микроспорангий, мгс — мегаспорангий.

трилетные микроспоры, во вторых — по одной тетраде трилетних мегаспор. У некоторых видов в спорангии завершает развитие лишь одна мегаспора, а остальные три abortируются. Диаметр микроспор варьирует у разных видов от 20 до 100 мкм, диаметр мегаспор — от 100 мкм до 1,5 мм. Образование гаметофитов у многих видов селлагинелл начинается ещё в спорангии. При высypании из него они разносятся воздушными потоками и водой.

Мужской гаметофит развивается внутри микроспоры, под защитой её оболочки. Он состоит из одной вегетативной, или проталлиальной клетки, соответствующей вегетативному телу гаметофита равноспоровых растений (см. рис. 1.13, 1.14), а также антеридия. Стенка антеридия сложена восемью клетками, а внутри него находятся две или четыре первичные сперматогенные клетки, из которых возникнут впоследствии 256 сперматид — материнских клеток сперматозоидов (рис. 1.19).

При созревании антеридия происходит разрушение оболочек клеток его стенок, а также оболочки проталлиальной клетки, и сперматиды оказываются в образовавшейся слизи. Содержимое микроспоры, заключённое в оболочку, постепенно увеличивается в объёме. Процесс завершается вскрыванием оболочки в области апертурных борозд и вытеканием содержимого, а с ним и возникших из сперматид дву-жгутиковых сперматозоидов, которые плывут к архегониям.

Образование женского гаметофита осуществляется за счёт накопленных в мегаспоре питательных веществ и протекает под защитой её

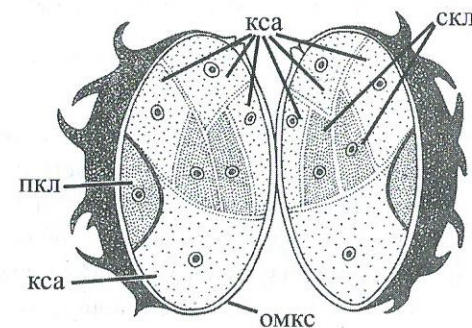


Рис. 1.19. Мужской гаметофит селлагинеллы Крауса (продольный разрез).

Клетки: ПКЛ — проталлиальная, кса — стенка антеридия, скл — первичные сперматогенные; омкс — оболочка микроспоры.

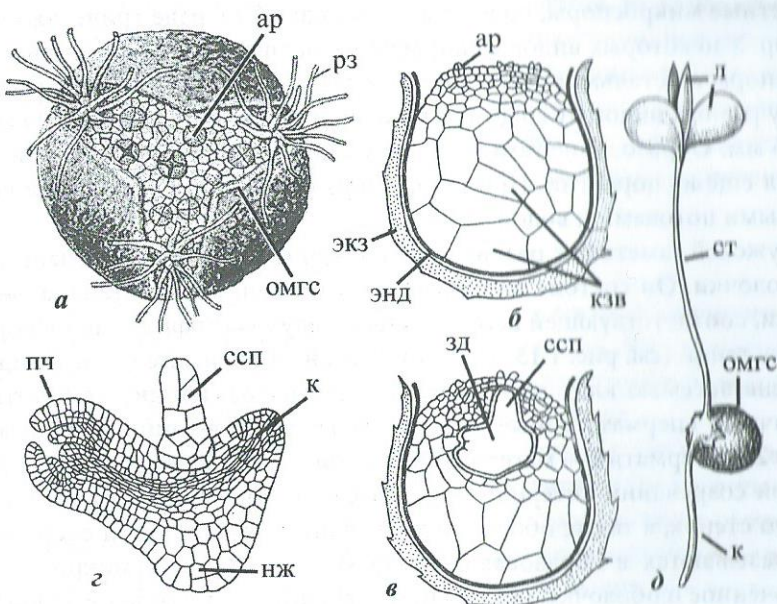


Рис. 1.20. Женский гаметофит и молодые спорофиты селлагинеллы Крауса.

а, б — внешний вид гаметофита (а) и его срез (б); в — зародыш внутри гаметофита; г — продольный срез зародыша; д — молодой спорофит на гаметофите.

ар — архегонии; рз — ризоиды; экз — экзоспорий; энд — эндоспорий; кзв — клетки, накапливающие запасные вещества; л — листья; ст — стебель; омгс — оболочка мегаспоры; к — корень; ссп — суспензор; зл — зародыш; нж — ножка; пч — почка.

оболочки. Оно начинается с многочисленных кариокинезов, приводящих к возникновению ценоцитной структуры. Последующие цитокинезы завершаются возникновением многоклеточного гаметофита. По мере его увеличения оболочка споры вскрывается в области тетрадного рубца (рис. 1.20, а, б). Через эти разрывы гаметофит приходит в соприкосновение с внешней средой. Открывшаяся поверхность гаметофита несёт архегонии и пучки ризоидов, закрепляющие его на субстрате. После оплодотворения на гаметофите развивается только один зародыш нового спорофита. Первоначально зародыш состоит из двух зародышевых листков, расположенной между ними апикальной меристемы побега, первичного корня, ножки, выполняющей гаусториальную

функцию, и суспензора, проталкивающего зародыш вглубь ткани гаметофита, где он лучше защищён и где отложены необходимые для его развития питательные вещества (рис. 1.20, в, г). При прорастании спорофит некоторое время сохраняет связь с гаметофитом (рис. 1.20, д).

Другой пример подобного рода демонстрируют виды сальвинии — мелкие водные папоротники, распространённые главным образом в пресноводных водоёмах тропических и субтропических зон. Растениям свойственно мутовчатое листорасположение. Два цельных листа мутовки плавают на поверхности воды; третий, разделённый на нитевидные, покрытые жёсткими волосками доли, погружён в воду (рис. 1.21, а, б). Вопрос о природе третьего листа носит дискуссионный характер. Ряд авторов полагает, что это видоизменённый побег. Корни отсутствуют.

Спорангии сальвиний собраны в расположенные на подводных листьях сорусы двух типов: микро- и мегасорусы, в которых развиваются, соответственно, микро- и мегаспорангии. Каждый сорус заключён в двуслойное покрывальце, или индузий, с широкой воздухоносной полостью между слоями (рис. 1.21, б, в).

В микроспорангии образуется 64 микроспоры. Стенки клеток тапетума разрушаются, и возникающий в результате слияния их протопластов периплазмодий проникает между спорами. Его насыщенная

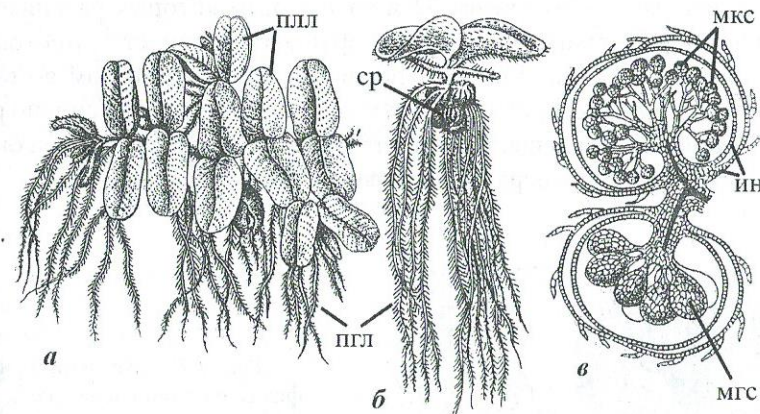


Рис. 1.21. Сорусы сальвинии плавающей.

а, б — внешний вид растений; в — продольный срез через микро- и мегасорусы.

плл — плавающие листья, пгл — погружённые листья, ср — сорус, мкс — микроспорангии, мгс — мегаспорангии, ин — индузий.

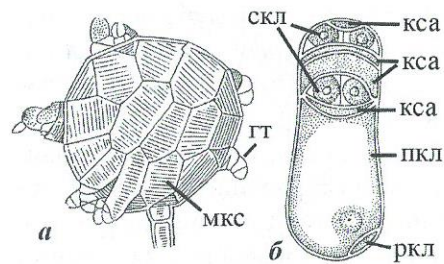


Рис. 1.22. Мужские гаметофиты сальвинии плавающей.

а — микроспорангий с выступающими из него мужскими гаметофитами, б — мужской гаметофит.

Клетки: скл — сперматогенные, кса — стенки антеридия, пкл — проталлиальная, ркл — ризоидальная; гт — гаметофит, мкс — микроспорангий.

воздухом пенистая масса, так называемая *массула*, в которую погружены микроспоры, затвердевает. Зрелые сорусы отделяются от растения и погружаются на дно водоёма. К началу следующего вегетационного сезона индузий сгнивает и спорангии всплывают. Микроспоры прорастают внутри них. Растущие гаметофиты пробивают массу и стенку микроспорангия (рис. 1.22, а). Гаметофиты сильно редуцированы. Вегетативное тело каждого из них состоит из двух клеток: более мелкой ризоидальной и крупной проталлиальной, благодаря увеличению которой гаметофит прорастает через стенку спорангия. Кроме них в его состав входят четыре клетки стенки антеридия и две сперматогенные клетки, образующие по четыре сперматиды, превращающиеся в многожгутиковые сперматозоиды (рис. 1.23, б).

В мегаспорангии возникает 32 мегаспоры, из которых развивается только одна. Остальные мегаспоры разрушаются и вместе с протопластами клеток тапетума образуют периплазмодий, в котором во взвешенном состоянии находится единственная мегаспора. Она сильно разрастается, используя вещества периплазмодия. Зрелая мегаспора окружена мелкопенистым твёрдым покровом и стенкой спорангия.

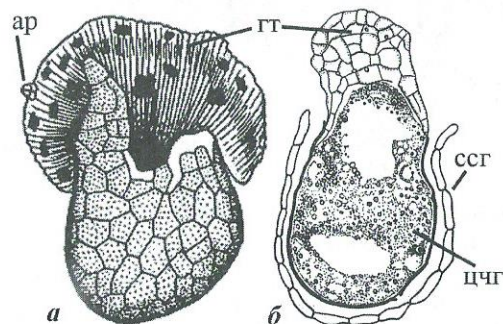


Рис. 1.23. Женский гаметофит сальвинии плавающей.

а, б — внешний вид (а) и продольный срез (б) гаметофита.

ар — архегоний, гт — гаметофит, ссг — стенка мегаспорангия, цчг — ценоцитная часть гаметофита.

Созревшие мегасорусы опускаются на дно водоёма. С наступлением нового вегетационного сезона мегаспорангии всплывают. Этому предшествует разрушение индузии. В результате первого деления мегаспоры образуются существенно отличающиеся друг от друга клетки. Одна из них, лежащая под тетрадным рубцом, мелкая, линзовидной формы. Вторая, базальная — крупная, богата питательными веществами. В крупной клетке происходят многократные деления ядер и возникает ценоцитная структура. Из мелкой клетки развивается многоклеточный веерообразный вырост, прорывающий оболочку споры по тетрадному рубцу и стенку мегаспорангия (рис. 1.23). Он зелёного цвета и несёт глубоко погружённые в ткани гаметофита архегонии с едва выступающими короткими шейками. Архегонии вскрываются в результате расхождения терминальных клеток шейки.

В ходе деления зиготы возникает несколько групп клеток, из которых развиваются ножка, первый лист и апикальная меристема побега. Корень обычно не образуется. В ряде случаев, однако, на очень ранней стадии развития зародыша отмечается наличие рудимента корня, который вскоре сливается с ножкой.

Итак, у разнospоровых растений образуются раздельнополюе гаметофиты. Как результат, возрастает вероятность участия в половом процессе особей с разным генотипом, что влечёт за собой повышение уровня гетерозиготности. Сами гаметофиты настолько сильно редуцированы, что их развитие протекает под оболочками спор, а иногда и стенок спорангия, предохраняющих их от высыхания и негативных внешних воздействий. Под защитой оболочек мегаспор у значительного числа видов происходит и формирование зародышей спорофитов. При этом как на их формирование, так и на дальнейшее прорастание используются отложенные в женском гаметофите запасные питательные вещества. Несмотря на значительную редукцию, гаметофиты остаются обособленными особями, участвующими в половом процессе, для которого по-прежнему необходима вода.

Следует заметить, что в ходе эволюции иногда возникали дополнительные средства защиты для женского гаметофита и зародыша спорофита. У части представителей ныне вымершего рода лепидокарпон из плауновидных, живших в карбоне, края мегаспорофилла были завернуты на адаксиальную сторону и прикрывали мегаспорангий с единственной мегаспорой внутри него (рис. 1.24, а, в). Развитие женского гаметофита, а затем и зародыша спорофита проходило внутри вскрывшегося мегаспорангия под защитой спорофилла, с которым они

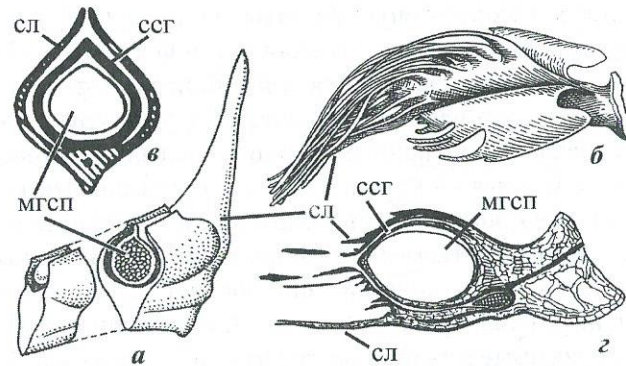


Рис. 1.24. Мегаспорофиллы ископаемых плауновидных.
а, б — реконструкция внешнего облика мегаспорофиллов;
в, г — поперечный (в) и продольный (г) срезы мегаспорофиллов.
сл — мегаспорофилл, ссг — стенка мегаспорангия, мгсп — мегаспора.

составляли единое целое. У миадесмии, также известной из отложений карбона, свёрнутый вокруг мегаспорангия с развивающимся в нём женским гаметофитом мегаспорофилл был рассечён на выступающие узкие лопасти, возможно служившие для улавливания мужских гаметофитов (рис. 1.24, б, г). В приведённых примерах прослеживаются тенденции на развитие женского гаметофита, а затем и возникающего в нём зародыша дочернего спорофита на материнском спорофите под защитой стенки спорангия и спорофилла, а также на возникновение новой, по сравнению со спорами, *диаспоры* (от греч. *diaspora* — рассеивание, разбрасывание), включающей в себя защищённый зародыш спорофита. Данная тенденция получила развитие у семенных растений.

ГЛАВА 2

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ СЕМЕНАМИ

Семенное размножение свойственно голосеменным и покрытосеменным растениям. Все они относятся к эвспорангиатным разноспоровым растениям и производят мужские микроспоры и женские мегаспоры. Важнейшее эволюционное приобретение, отличающее семенные растения от споровых, — это наличие у них семезачатков, или семяпочек, из которых развиваются семена. *Семезачаток* состоит из мегаспорангия, или *нуцеллуса* (от лат. *nucella* — орешек) и покрывающего его *интегумента* (от лат. *integumentum* — покрывало, покров) (рис. 2.1). Относительно происхождения интегумента высказывались различные суждения. Согласно синангиальной теории, или теории стерилизации семезачаток гомологичен мегасинангию, в котором фертильным остался только центральный мегаспорангий. Окружавшие же его у предков мегаспорангии подверглись стерилизации и срослись между собой, образовав покров — интегумент. В настоящее время более распространена точка зрения, по которой интегумент возник в результате срастания теломов вокруг спорангия, завершавшего один из них (рис. 2.2). Такой интегумент, сначала лопастной, со временем стал цельным. На верхушке семезачатка, между краями интегумента, сохранилось отверстие —

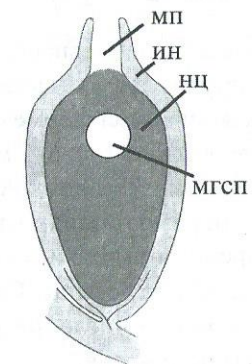


Рис. 2.1. Схема строения семезачатка.
мп — микропиле, ин — интегумент, нц — нуцеллус, мгсп — мегаспора.

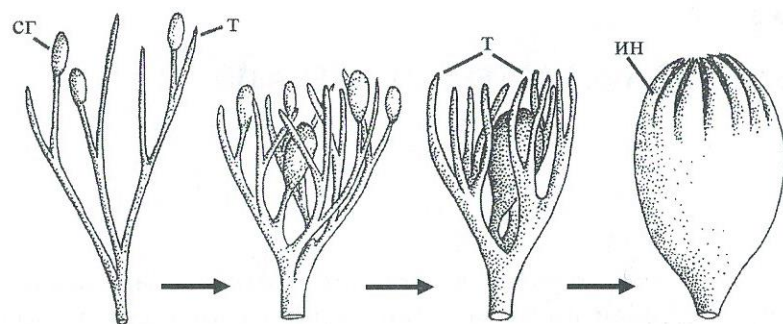


Рис. 2.2. Гипотетическая схема возникновения семезачатка.
сг — спорангий, т — телом, ин — интегумент.

микропиле (от греч. *mikros* — малый, маленький и *pyle* — вход, отверстие), или *пыльцевход*. У современных семенных растений он представляет собой узкий канал. В нуцеллусе завершает развитие только одна мегаспора. Она остаётся внутри него, образуя женский гаметофит. Здесь же происходит оплодотворение и формируется зародыш нового спорофита. В дальнейшем элементы семезачатка и расположенный внутри него зародыш образуют различные части семени.

2.1. ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Рассмотрим репродуктивную сферу разной эволюционной продвинутости у представителей голосеменных.

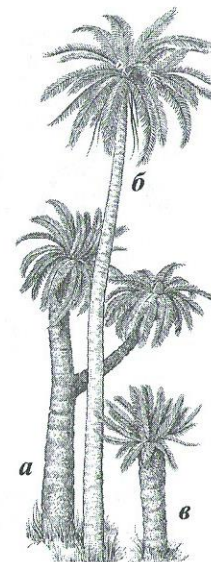
2.1.1. САГОВНИКОВЫЕ

Саговниковые — небольшая группа тропических и субтропических растений. Значительная их часть напоминает своим обликом пальмы и относится к жизненной форме «розеточное дерево» (рис. 2.3). Высота растений колеблется от 1 до 6–7 метров и более.

Все современные саговниковые — двудомные растения, т.е. одни их особи образуют микроспорангии, другие — мегаспорангии. Микроспорофиллы обычно имеют вид более или менее плоских чешуй, которые собраны в стробилы. Спорангии, объединённые в сорусы по 2–3, реже, в большем числе, располагаются на абаксиальной стороне спорофиллов (рис. 2.4, а–в).

Рис. 2.3. Внешний вид саговниковых.

а — энцефалартос поперечно-жильный, б — микроцикас красивоцветущий, в — саговник поникающий.



Спорангий дифференцирован на короткую массивную ножку и головку (рис. 2.4, з). Строение его стенки весьма архаично. Она несёт устьица и вскрывается благодаря клеткам эпидермы, напоминающим клетки механического кольца папоротников (рис. 2.4, з; см. рис. 1.4). Образование мужского гаметофита начинается внутри спорангия. При этом гаметофит заключён в оболочку споры. *Пыльцевые зёрна* — микроспоры семенных растений, в которых произошли клеточные деления, высыпаются из спорангиев в трёхклеточном состоянии. Вегетативное тело гаметофита редуцировано в них до одной проталлиальной клетки. Возникшая одновременно с проталлиальной в результате первого деления антеридиальная клетка, разделившись, даёт генеративную клетку и сифоногенную клетку, или клетку-гаусторию (клетку пыльцевой трубки) (рис. 2.5, а, б).

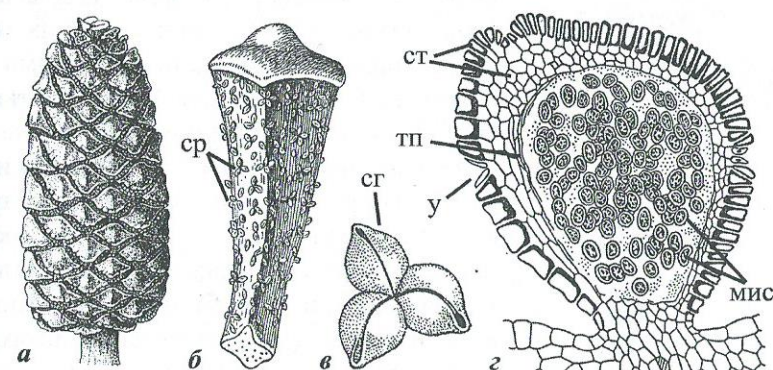


Рис. 2.4. Микростробилы саговниковых.

а — микростробил энцефалартоса, б — микроспорофилл саговника, в — сорус замии, г — продольный срез микроспорангия замии.

ср — сорусы, сг — спорангий, ст — стенка спорангия, тп — тапетум, у — устьице, мис — микроспоры.

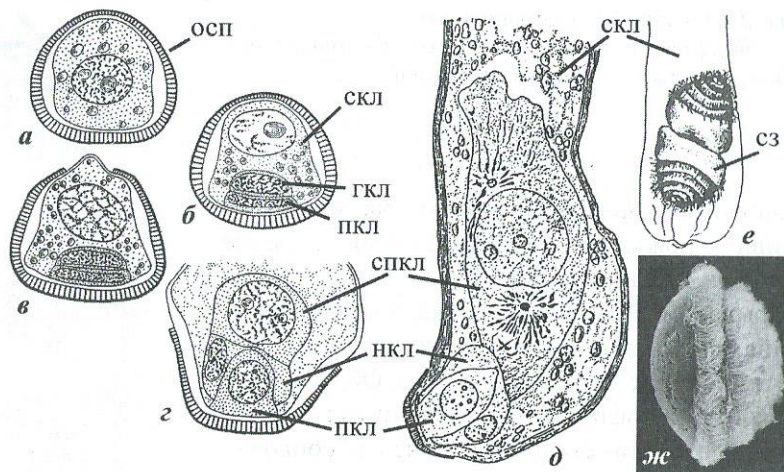


Рис. 2.5. Мужской гаметофит сфагновых.

а — микроспора; б–е — стадии развития мужского гаметофита; ж — сперматозоид.

Клетки: скл — сифоногенная (клетка-густория), гкл — генеративная, пкл — проталлиальная, спкл — сперматогенная, нкл — клетка-ножка; осп — оболочка споры; сз — сперматозоид.

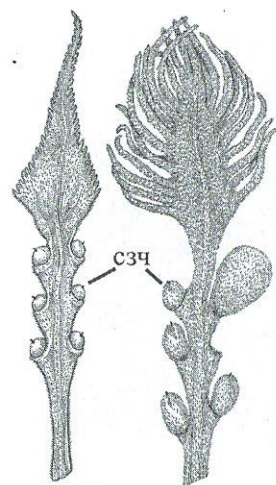


Рис. 2.6. Мегаспорофиллы сфагновых.
сзч — семезачатки.

Мегастробилы большинства сфагновых состоят из оси с сидящими на ней чешуевидными мегаспорофиллами. Исключение представляют виды сфагника. У них мегаспорофиллы располагаются группами на одном стебле с вегетативными листьями. Они похожи на последние, но мельче их. Мегаспорофиллы сфагников в той или иной мере дифференцированы на черешок и глубоко-перистораздельную или зубчатую по краю пластинку, которая сильно опушена и лишена хлорофилла (рис. 2.6). Семезачатки возникают в виде боковых выростов на черешках.

Развитие семезачатка начинается с заложения небольшого бугорка — будущего нуцеллуса. По мере роста последнего в его основании появляется имеющий вид кольцеобразного валика зачаток интегумента,

который постепенно обрастает нуцеллус (рис. 2.7, а–д). Интегумент срастается с нуцеллусом, отходя от него лишь на верхушке семезачатка, под микропиле, где образуется полость — пыльцевая камера. В дальнейшем в интегументе дифференцируются три слоя: мясистые наружный и внутренний, твердый — средний.

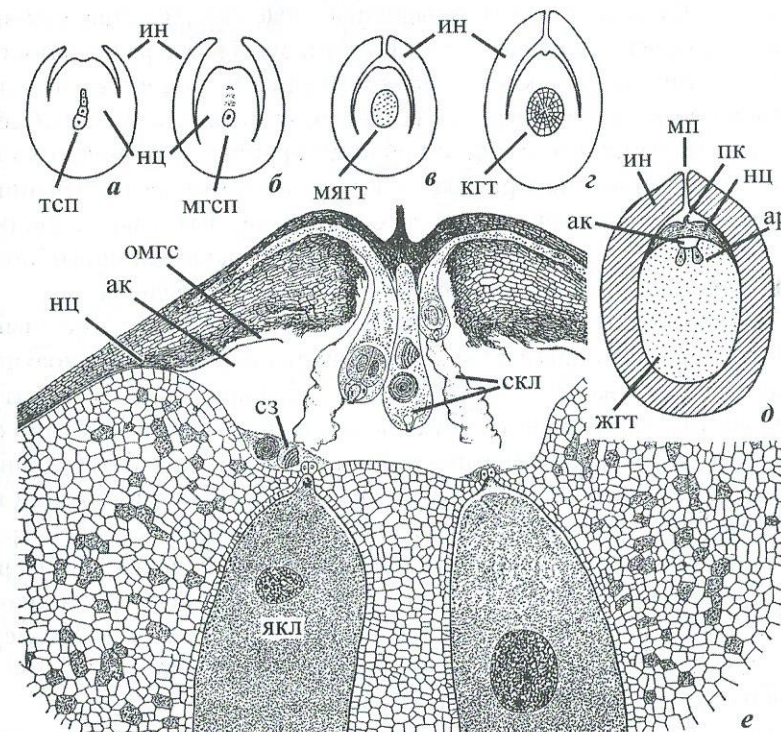


Рис. 2.7. Семезачаток сфагновых.

а, б — стадии образования мегаспоры в нуцеллусе (мегаспорогенез); в, г — стадии развития женского гаметофита; д — схема строения семезачатка, содержащего зрелый гаметофит; е — продольный срез верхушки женского гаметофита в период оплодотворения.

тсп — линейная тетрада мегаспор; нц — нуцеллус; мгсп — мегаспора; ин — интегумент; мягт — многоядерный гаметофит (ценоцитная клетка); кгт — многоклеточный развивающийся гаметофит; мп — микропиле; пак — пыльцевая камера; ак — архегонияльная камера; ар — архегоний; жгт — сформированный женский гаметофит; скл — сифоногенные клетки, часть из которых вскрылась; якл — яйцеклетка, сз — сперматозоид; омгс — оболочка мегаспоры.

В самом нуцеллусе обособляется археспориальная клетка, которая становится материнской клеткой мегаспор, или мегаспороцитом. В результате мейоза из неё возникает линейная тетрада спор. Развитие получает только одна из них (рис. 2.7, а, б). При образовании женского гаметофита сначала происходят многочисленные деления ядер (рис. 2.7, в), которые сменяются цитокинезами (рис. 2.7, г). Формирующийся гаметофит постепенно поглощает нуцеллус, за счёт которого он развивается, а затем и значительную часть внутреннего слоя интегумента (рис. 2.7, д). В его клетках откладываются запасные вещества, главным образом крахмал, в меньшей степени липиды. Гаметофит полностью утратил способность к самостоятельному существованию. Тем не менее у саговниковых он очень велик, настолько, что сопоставим по объёму и числу слагающих его клеток с наиболее крупными свободно живущими гаметофитами папоротников. Кроме того, будучи извлечённым из семезачатка, гаметофит зеленеет, т. е. в его клетках, как и в клетках наземных гаметофитов споровых растений, сохраняется способность к дифференциации хлоропластов, образованию хлорофилла.

В верхней части гаметофита, обращённой к микропиле, закладывается большое число архегониев, но окончательное развитие получает только несколько из них (рис. 2.7, д). Архегоний состоит из короткой шейки, состоящей обычно из двух клеток, подстилающего их рано отмирающего ядра брюшной канальцевой клетки (рудимент брюшной канальцевой клетки) и крупного брюшка — яйцеклетки. Шейковых канальцевых клеток нет (рис. 2.7, е). Разрастание частей гаметофита, расположенных вокруг его архегониальной области, приводит к тому, что архегонии оказываются на дне небольшого углубления — архегониальной камеры (рис. 2.7, д). Позднее пыльцевая и архегониальная камеры соединяются. Происходит это в результате разрушения между ними клеток нуцеллуса и разрыва оболочки мегаспоры.

Высеявшиеся из микроспорангиев трёхклеточные пыльцевые зёрна разносятся ветром (ветроопыление). Они мелкие и лёгкие. Растения производят их в очень большом количестве. Так, из микроспорангия энцефалартоса высыпается порядка 26 тыс., а из его микростробила — около 7 млрд. пыльцевых зёрен. Некоторым видам свойственно насекомопыление, прежде всего жуками (кантарофилия). Насекомых привлекают пахучие вещества, выделяемые микростробилами, а также используемые ими в пищу пыльца и ткани микроспорофиллов и, предположительно, повышенная температура внутри созревших микростробиллов, вызванная активным дыханием их тканей. Аналогичные ат-

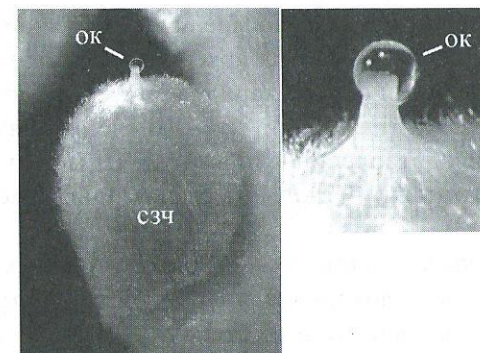


Рис. 2.8. Опылительная капля (ок) на вершухе семезачатка (сзч).

трактанты выделяют и мегастробилы. Если мегаспорофиллы собраны в стробилы, то к моменту созревания спор оси стробиллов удлиняются и спорофиллы раздвигаются, что способствует опылению.

Улавливание пыльцы осуществляется благодаря опылительной жидкости. Она образуется нуцеллусом и выдавливается через микропиле в виде капли (рис. 2.8). Позднее жидкость, подсыхая, втягивается вместе с прилипшими к ней пыльцевыми зёрнами через микропиле в пыльцевую камеру. Само же микропиле запечатывается высохшими остатками опылительной жидкости. Раздвинувшиеся перед опылением мегаспорофиллы вновь плотно смыкаются.

После опыления, ещё до оплодотворения, семезачатки разрастаются до размеров зрелого семени. Попадая в пыльцевую камеру, зерно прорастает. Через разрыв в экзине появляется клетка-гаустория, или сифоногенная клетка (см. рис. 2.5, в). Она внедряется в нуцеллус и поглощает из него необходимые для дальнейшего развития вещества. В ходе этого развития генеративная клетка делится на клетку-ножку и сперматогенную клетку (рис. 2.5, г). Последняя разрастается и вновь делится, образуя два сперматозоида (рис. 2.5, д-ж). Гаусториальная клетка прорастает в область бывшей архегониальной камеры, где вскрывается, а её содержимое вместе со сперматозоидами выливается на архегонии (рис. 2.7, е). Сперматозоиды кубаревидной формы с многочисленными жгутиками (рис. 2.5, ж). Гаметы саговниковых очень крупные. Длина сперматозоидов может превышать 300 мкм, длина яйцеклетки иногда достигает 6 мм. Для перемещения сперматозоидов необходима, как у споровых растений, жидкость, только в этом случае её источником яв-

ляется не внешняя среда, а содержимое гаусториальной клетки. По некоторым данным шейковые клетки архегония теряют тургор из-за повышенной концентрации олигосахаридов в гаусториальной жидкости. Это приводит к раскрытию шейки, проникновению внутрь архегония сперматозоида, оплодотворению яйцеклетки. От момента опыления до оплодотворения проходит несколько месяцев, у ряда растений — более полугода.

Развитие зародыша начинается с многочисленных делений ядер в зиготе, приводящих к возникновению ценоцитной структуры. Затем начинается образование клеточных стенок. На ранних этапах развития зародыша часть клеток у его основания вытягивается, образуя подвесок, проталкивающий зародыш внутрь гаметофита.

Семена, как правило, довольно крупные (рис. 2.9). Их обычная длина 3–4 см, толщина 2–3 см. Семя покрыто семенной кожурой, разрывающейся из интегумента. Наружный слой, *саркотека* (от греч. *sarcos* — мясо, плоть и *thēkē* — ящик, хранилище, вместилище), мясистый и сочный, нередко окрашенный в яркий цвет. Он используется в пищу обезьянами, пекари и другими животными, которые и распространяют семена. Второй слой, *склеротеста* (от греч. *sklēros* — твёрдый, жёсткий и лат. *testa* — скорлупа), напротив, твёрдый, сложенный каменистыми клетками. Он обеспечивает защиту содержимого семени: первичного эндосперма — запасавшей ткани, образовавшейся из женского гаметофита, а также зародыша, состоящего из зародышевого корешка, семядолей, чаще, двух, и заключённой между ними зародышевой почки, завершающей зародышевый стебелёк. Семядоли срастаются своими основаниями в короткое трубчатое образование, прикрывающее почку.

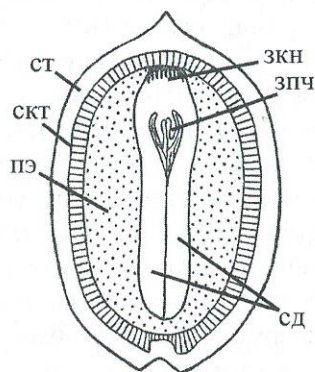


Рис. 2.9. Схема продольного среза семени диона.

пэ — первичный эндосperm, скт — склеротеста, ст — саркотека, зкн — зародышевый корешок, зпч — зародышевая почка, сд — семядоли.

В отделившемся от материнского растения семени зародыш первоначально развит крайне слабо. Более того, есть указания на возможность оплодотворения после опадения формирующихся семян с растения, что расценивается как примитивная черта. Его доразвитие происходит за счёт веществ, запасённых в эндосперме. Семена не имеют периода глубокого покоя. Семядоли остаются при прорастании в семени, поглощая и передавая в проросток запасные вещества эндосперма.

2.1.2. ХВОЙНЫЕ

Хвойные растения — наиболее многочисленная и широко распространённая группа ныне живущих голосеменных растений. В качестве примера рассмотрим семенное размножение у сосен. Это второй по величине после подокарпа род хвойных. Он насчитывает более 100 видов, которые слагают леса в самых разных областях северного полушария. Представители рода, за исключением небольшого числа кустарников и стлаников, вечнозелёные растения, достигающие в высоту 50 м и более. Наибольшую площадь, по сравнению с другими видами сосны, занимает ареал сосны обыкновенной.

Все сосны однодомные растения — на одной особи формируются и микро-, и мегаспорангии.

Микроспорофиллы имеют вид плёчатых чешуй, которые собраны в микростробилы — мужские шишки (рис. 2.10, а, в; 2.11, а, б). Микроспорангии располагаются парами на нижней стороне спорофиллов. В процессе развития каждого из них археспорий производит подстилающий стенку спорангия тапетум и глубже лежащие спорогенные клетки. Как и у несеманных растений, споры хвойных образуются в результате мейоза из материнских клеток спор, или спороцитов.

Развитие мужских гаметофитов начинается в спорангии (рис. 2.11, а, б). При этом формирующийся гаметофит заключён в оболочку микроспоры. В результате первых делений возникают две мелкие проталиальные клетки, которые у большинства хвойных быстро разрушаются, и антеридиальная клетка. Последняя делится, образуя генеративную клетку и сифоногенную, или клетку пыльцевой трубки (рис. 2.11, в–е). На данной стадии развития мужских гаметофитов пыльца высыпается из спорангиев.

Женская шишка состоит из оси, на которой сидят кроющие чешуи, а в их пазухах — семенные чешуи, несущие семезачатки (рис. 2.12, а–в).

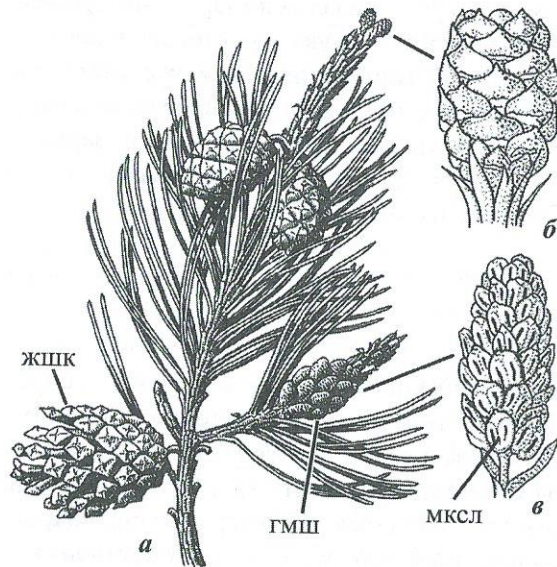


Рис. 2.10. Стробилы сосны.

а — ветка с мужскими и разновозрастными женскими шишками; б, в — женская (б) и мужская (в) шишки в период опыления.

жшк — женская шишка с раздвинутыми для высвобождения семян семенными чешуями, гмш — группа мужских шишек, мксл — микроспорофилл.

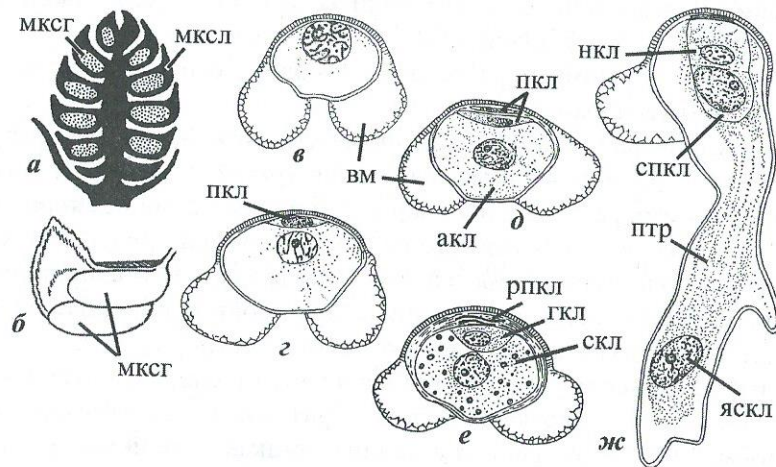


Рис. 2.11. Мужской гаметофит сосны.

а — схема строения мужской шишки; б — микроспорофилл, в — микроспора; г-е — пыльцевые зёрна; ж — проросшее пыльцевое зерно.

Клетки: пкл — проталлиальные, акл — антеридиальная, рпкл — разрушенные проталлиальные, гкл — генеративная, скл — сифоногенная, нкл — клетка-ножка, спкл — сперматогенная; мксг — микроспорофилл; мксл — микроспорофилл, птр — пыльцевая трубка, яскл — ядро сифоногенной клетки, вл — воздушные мешки.

В эволюции семенная чешуя возникла из пазушного побега, на котором развивались семена. При этом части такого побега срослись между собой в единое структурное образование. Эта версия появилась после обнаружения у ряда хвойных аномальных «шишек», на которых вместо кроющих чешуй развивались вегетативные листья, а вместо семенных чешуй — короткие побеги. В её пользу свидетельствуют и палеоботанические материалы, демонстрирующие разную степень трансформации пазушного комплекса древних голосеменных растений в семенную чешую (рис. 2.12, г-и).

Семезачатки, их два, развиваются на верхней стороне семенной чешуи (рис. 2.12, а, в; 2.13, е, ж). В мегаспорангии, или нуцеллусе каждого из них обычно возникает одна археспориальная клетка, которая становится материнской клеткой мегаспора. В результате мейоза из материнской клетки образуются четыре мегаспоры, но только одна из них развивается в гаметофит (рис. 2.13, а, б). Формирующийся женский гаметофит сначала проходит ценоцитную стадию. Затем, после образования клеточных стенок, он сложен однойдерными клетками. На верхушке

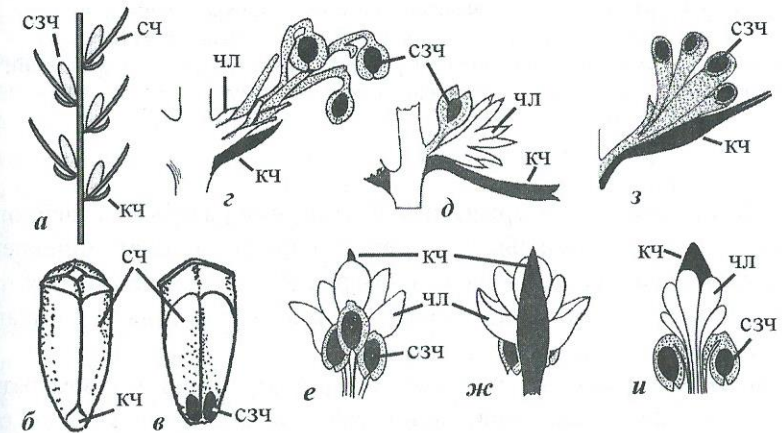


Рис. 2.12. Структурное разнообразие пазушных семенных побегов у ныне живущих (а-в) и древних (г-и) хвойных растений.

а — схема строения женской шишки; б, в — чешуи женской шишки сосны; г-и — пазушные комплексы кордаита (г), лебахии (д), псевдотсуги (е, ж), ернестиодендрона (з) и глиптолеписа (и).

Чешуи: кч — кроющая, сч — семенная; сзч — семезачатки; чс — чешуевидные листья.

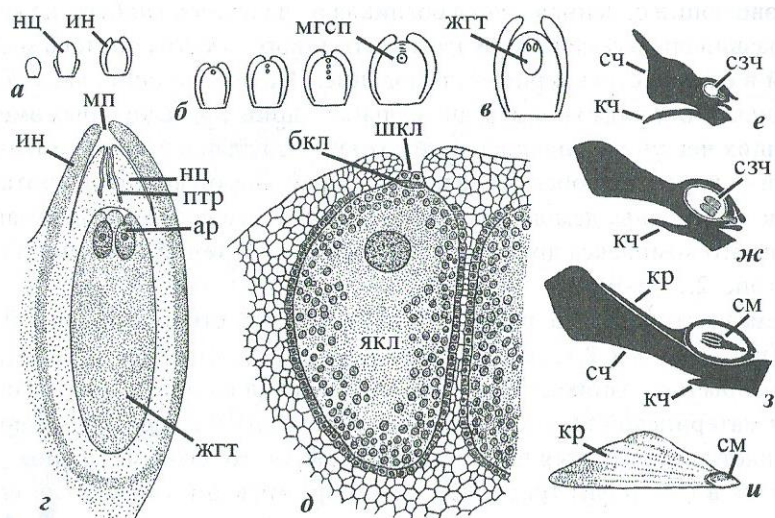


Рис. 2.13. Семезачаток сосны.

Схемы: а — развития нуцеллуса и интегумента, б — мегаспорогенеза, в — строения сформированного семезачатка; г — продольный срез семезачатка; д — участок нуцеллуса с архегонием; е-ж — семезачаток (е, ж) и зрелое семя (з) на семенной чешуе; и — семя.

сзч — семезачаток; сч — семенная чешуя; кч — кроющая чешуя; нц — нуцеллус; ин — интегумент; мгсп — мегаспора; жгт — женский гаметофит; кр — крыло; см — семя; мп — микропиле; птр — пыльцевая трубка; ар — архегоний; клетки: шкл — шейковые, бкл — брюшная, якл — яйцеклетка.

гаметофита развиваются архегонии. В архегонии различимы шейковые клетки и брюшная канальцевая клетка, а также крупная яйцеклетка (рис. 2.13, д). Вокруг последней дифференцируется слой специализированных клеток гаметофита, через которые осуществляется питание яйцеклетки.

Опыление, т. е. перенос пыльцы с микроспорангиев на семезачатки, происходит у сосны обыкновенной в мае — начале июня. Пыльца разносится воздушными потоками, чему способствуют имеющиеся у неё *воздушные мешки* (см. рис. 2.11). Они возникают в результате отслаивания наружного слоя оболочки — *эскины* — от внутреннего слоя — *интины*. Мешки свойственны пыльце большинства хвойных. Исключение составляют шарообразные безмешковые пыльцевые зёрна лиственницы и псевдотсуги. В период опыления семенные чешуи женских шишек

раздвигаются. Внутри семезачатка пыльца попадает вместе с опылительной жидкостью. После опыления каналы микропиле закрываются, чешуи шишек плотно смыкаются и склеиваются смолой. Всё это обеспечивает защиту содержимого семезачатков. Оплодотворения у сосны сразу после опыления не происходит, так как ни мужские, ни женские гаметы ещё не образованы. Более того, в нуцеллусе сформировалась лишь мегаспора, которая ещё не развилась в женский гаметофит. Из попавшей внутрь семезачатка пыльцы вырастает пыльцевая трубка, которая внедряется в нуцеллус. Дальнейшее развитие приостанавливается на зимний период.

Во время опыления длина женских шишек измеряется несколькими миллиметрами (см. рис. 2.10, б), а сами они имеют красноватую окраску. К концу первого вегетационного сезона шишки сильно разрастаются, становятся зелёными, а их плотно сомкнутые чешуи одревесневают. С наступлением следующего вегетационного сезона происходит дозревание женского гаметофита, завершающееся образованием готовых к оплодотворению яйцеклеток.

Перед оплодотворением генеративная клетка мужского гаметофита делится, образуя клетку-ножку и сперматогенную клетку, которые оказываются в пыльцевой трубке (рис. 2.11, ж). Сперматогенная клетка перемещается к концу трубки, возобновившей рост, где делится, производя два *спермия* — безжгутиковые мужские половые клетки. Пыльцевая трубка достигает архегония, проникает в него и вскрывается (рис. 2.13, г). Один из спермиев оплодотворяет яйцеклетку, второй погибает. От момента опыления до оплодотворения проходит около года или более. Следует заметить, что у многих хвойных эти процессы осуществляются в течение одного вегетационного сезона.

Развивающийся зародыш проходит ценоцитную стадию. В результате деления и растяжения образовавшихся из ценоцита одноядерных клеток формируется длинный суспензор с расположенной на его конце группой клеток, которую он проталкивает вглубь женского гаметофита и из которой развиваются все органы зародыша (рис. 2.14, а).

Зрелое семя покрыто плотной кожистой семенной кожурой, формирующейся из интегумента (рис. 2.14, б). Оно содержит остатки нуцеллуса и окружённый первичным эндоспермом зародыш. Эндосперм накапливает запасные питательные вещества, прежде всего липиды. В ходе своего развития женский гаметофит, будущий первичный эндосперм, почти полностью замещает нуцеллус, от которого остаётся тонкая плёнка. Зародыш состоит из оси, на одном конце которой находится зароды-

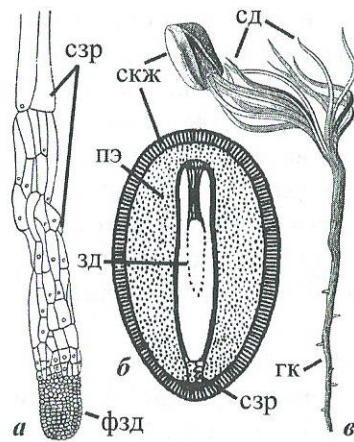


Рис. 2.14. Молодой спорофит сосны.
а — формирующийся зародыш, б — продольный срез семени, в — проросток.
сзр — суспензор, пэ — первичный эндосперм, скж — семенная кожура, сд — семядоли, фзд — формирующийся зародыш, зд — зародыш, гк — главный корень.

шевый корешок, на другом — окружённая пятью–восемью семядолями верхушечная почка. Семя сосны, как и значительной части других хвойных, снабжено крылом (рис. 2.13, и). Оно возникает в результате отслоения от семенной чешуи её поверхностных слоёв (рис. 2.13, з). Крыло способствует распространению семян ветром. Опадающие с материнского растения семена содержат полностью сформированные зародыши. Прораствание семян происходит после периода покоя.

Отметим эволюционные приобретения, возникшие в ходе становления голосеменных растений. Во-первых, у голосеменных растений произошёл переход от оплодотворения подвижными сперматозоидами к сифоногамии, при которой спермии доставляются к яйцеклеткам в пыльцевых трубках. Как результат, они избавились от существующей у споровых растений зависимости полового процесса от наличия воды. Во-вторых, гаметофиты и формирующиеся зародыши спорофитов у голосеменных растений лучше защищены, чем у споровых. В-третьих, их развитие осуществляется за счёт пластических веществ, поступающих из спорофита, на котором они находятся. В-четвёртых, у голосеменных растений возник новый тип диаспоры — семя. Оно содержит защищённый семенной кожурой зародыш и необходимые для его прораствания запасные питательные вещества.

Рассмотренной группе растений, однако, свойственна *голосемянность* — их семезачатки и развивающиеся из них семена лежат открыто на мегаспорофиллах или аналогичных им образованиях. При этом в эволюции голосеменных неоднократно возникали различные вариан-

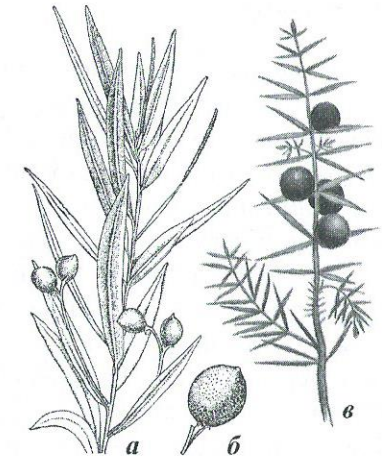


Рис. 2.15. Мегастробилы подокарпа горького (а, б) и можжевельника обыкновенного (в).
а, в — ветви с мегастробилами; б — отдельный мегастробил.

ты их дополнительной защиты, в частности плотное смыкание семенных чешуй и их склеивание смолой. У подокарповых семезачатков окружён видоизменённой семенной чешуёй (эпиматием), которая срастается с интегументом. У некоторых видов сформированный эпиматий мясистый и сочный, окрашен в красный или синий цвет, а интегумент представляет собой твёрдый каменистый покров семени. Такие мегастробилы очень похожи на плод костянку покрытосеменных растений (рис. 2.15, а, б). У других подокарповых эпиматий кожистый, а интегумент деревянистый. Чешуи шишек можжевельников становятся мясистыми и срастаются между собой, формируя ягодоподобное образование — «шишкоягоду», или «можжевельниковую ягоду», в которой у разных видов заключено различное число твёрдых семян (рис. 2.15, в).

Тенденция на усиление защиты семезачатков и развивающихся из них семян получила дальнейшее развитие у цветковых растений.

2.2. ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

У покрытосеменных растений, в отличие от голосеменных, семезачатки заключены в особые структурные образования — плодолистики, являющиеся структурными элементами цветка. Отличает их и ряд других особенностей репродуктивной сферы, которые будут рассмотрены ниже.

2.2.1. ЦВЕТОК

Цветок завершает стебель главного или бокового побега. Заложению его частей предшествует преобразование вегетативной апикальной меристемы в репродуктивную. Оно сопровождается рядом достаточно типичных изменений, которые происходят у разных видов. В меристеме активизируются клеточные деления. Постепенно высокая частота митозов обнаруживается во всех её участках (рис. 2.16), а слагающие их клетки демонстрируют сходные ультраструктурные характеристики. В результате исчезает цитологическая зональность, свойственная вегетативному апексу. Апикальная меристема, увеличиваясь в размерах, приобретает более куполообразную, чем у вегетативной меристемы, форму. В меристеме устанавливается новый тип зональности: её центральную часть занимает *корпус*, сложенный паренхимными клетками, корпус покрывает *мантия* — однородная зона, состоящая из нескольких слоёв меристематических клеток. С перестройками, происходящими в апексе, связывают изменение формы листьев на побеге, т. е. гетерофиллию. При этом верхние, предшествующие цветку листья имеют обычно более простую форму.

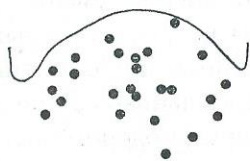


Рис. 2.16. Делящиеся клетки в переходящей в репродуктивное состояние апикальной меристеме побега горчицы белой.

По своей структурной организации *цветок* — неветвящийся побег ограниченного роста, в котором происходит спорогенез, развитие мужского и женского гаметофитов, гаметогенез, оплодотворение, эмбриональное развитие дочернего спорофита. Необходимо отметить, что структурное разнообразие цветков очень велико и далеко не всегда все перечисленные выше процессы происходят в одном и том же цветке. Впрочем, нередко дело обстоит именно так.

В типичном случае цветок состоит из стеблевой части — *цветоложа*, на котором располагаются элементы околоцветника, тычинки и плодолистики (рис. 2.17).

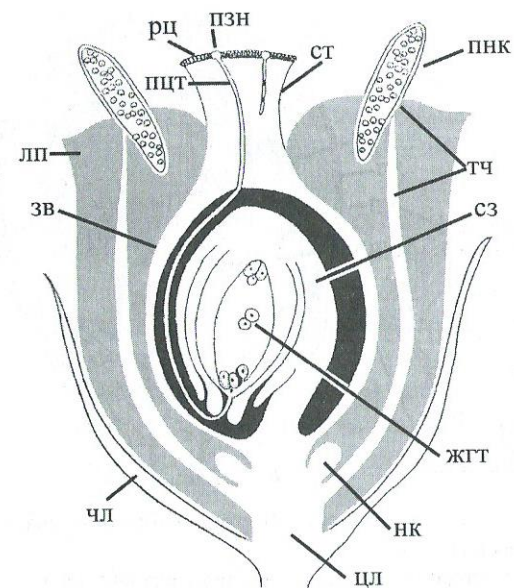


Рис. 2.17. Схема строения цветка.

пцт — пыльцевая трубка, рц — рыльце, пзн — пыльцевое зерно, ст — столбик, пнк — пыльник, тч — тычинка, сз — семязачаток, жгт — женский гаметофит (зародышевый мешок), нк — нектарник, цл — цветоложе, чл — чашелистик, зв — завязь, лп — лепесток.

Элементы *околоцветника* — это листочки чашечки и лепестки венчика. Околоцветник может быть двойным, включающим чашечку и венчик, и простым, чашечко- или венчиковидным. Листочки чашечки, или *чашелистики* составляют внешнюю (нижнюю) часть околоцветника. Они свободные или срастаются между собой, образуя сростнолистную чашечку. Чашелистики защищают развивающиеся внутри бутона тычинки и плодолистики (рис. 2.18). Окрашенные в зелёный цвет чашелистики продуцируют пластические вещества для формирующихся элементов цветка. Реже они окрашены ярко и способны участвовать в привлечении к цветку насекомых-опылителей. Чашечка иногда сохраняется при плодах, способствуя их распространению и защите семян.

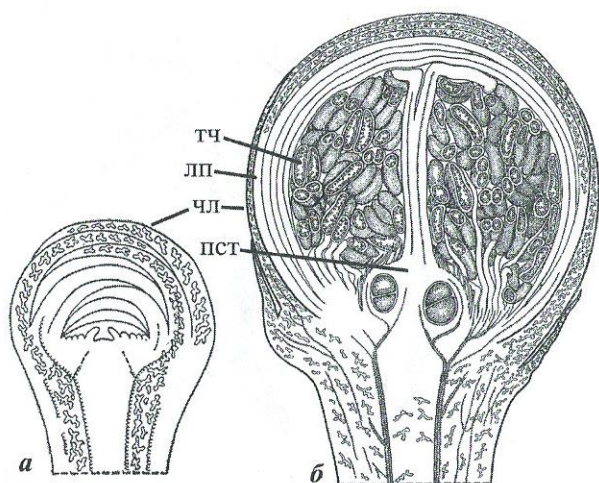


Рис. 2.18. Продольные срезы бутона чайного дерева на разных стадиях развития.

а — примордий на стадии заложения спорофиллов, б — бутон перед распусканием.

тч — тычинки, лп — лепестки, чл — чашелистики, пст — пестик.

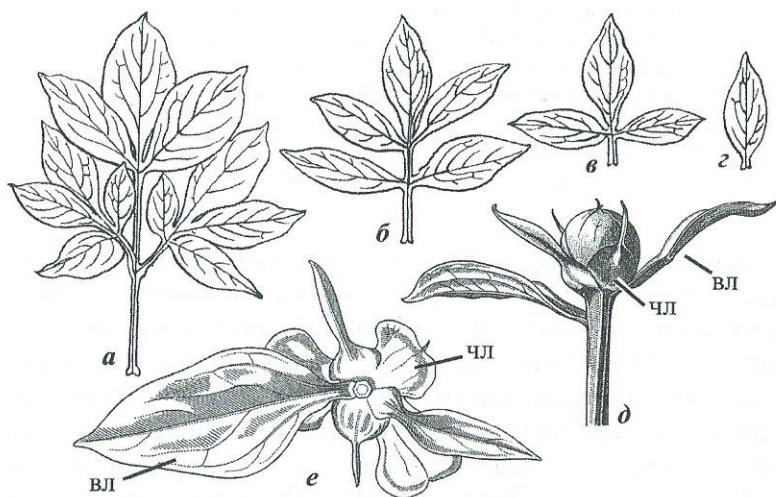


Рис. 2.19. Гетерофиллия у пиона.

а-г — серия переходных форм от листьев срединной формации к верховым листьям; д, е — верхушка стебля, завершающаяся бутонем: вид сбоку (д) и снизу (е).

чл — чашелистик, вл — верховой лист.

В процессе эволюции чашелистики могли возникать из верховых вегетативных листьев. В пользу этого свидетельствует ряд фактов. Так, чашелистики и листья срединной формации нередко располагаются на одной генетической спирали и имеют одинаковое число пучков листового следа. Кроме этого, чашелистики и обычные листья могут быть связаны серией переходных форм в пределах одного растения. Например, у пиона рассечённые листья срединной формации располагаются вдоль генетической спирали, которая сохраняется в области цветка. Однако здесь её витки не растянуты, а у сильно сближенных листьев редуцируются пластинки и, напротив, разрастаются основания, которые покрывают бутон (рис. 2.19).

Лепестки венчика имеют более яркую, чем чашелистики, окраску, призванную привлечь опылителей. Наряду с чашелистиками они защищают развивающиеся в бутоне тычинки и плодолистики от механических повреждений (рис. 2.18). Кроме этого, благодаря покрову из чашелистиков и лепестков, внутри бутона создаётся влажная камера. Формирующиеся в ней элементы цветка относительно независимы от «сухости» воздуха. Венчик может быть раздельно- или спайнолепестным.

В ходе эволюции лепестки, по всей видимости, неоднократно возникали в разных группах растений из тычинок. Стерильные тычинки, *стаминодии*, приобрели при этом листовидную форму и окраску. В пользу такой версии свидетельствует отмечаемый у лепестков и тычинок части видов однопучковый листовый след, отличный от листового следа чашелистиков и листьев срединной формации. В пределах

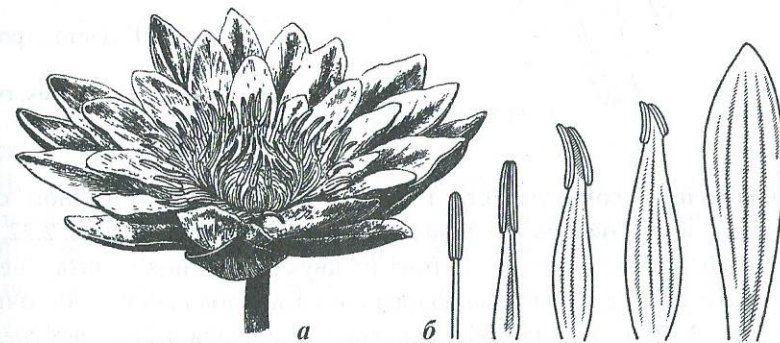


Рис. 2.20. Внешний вид цветка (а) и ряд переходных форм от тычинки к лепестку (б) у кувшинки.

цветка у ряда растений, например кувшинок и викторий, имеются переходные формы между типичными тычинками и лепестками (рис. 2.20). Махровость цветков, в частности, у роз, обычно является результатом превращения тычинок в лепестки. Нередко возникновение лепестка из тычинки рассматривается как следствие гомеозиса — явления, при котором какая-либо часть организма в результате проявления в ходе её развития факторов, отвечающих за формирование признаков другой части, становится подобной последней. В качестве примера обычно приводится сангинария из маковых. У большого числа представителей этого семейства цветков имеет четыре лепестка. У видов же сангинарии их восемь. Оказалось, что на ранних этапах развития дополнительные лепестки не отличаются от примордиев тычинок по форме, типу симметрии, положению в цветке.

Не исключается возможность возникновения в некоторых группах растений лепестков околоцветника из чашелистиков.

У части видов околоцветник отсутствует (рис. 2.21).

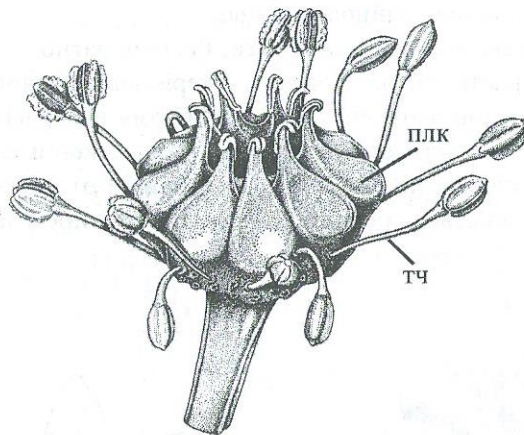


Рис. 2.21. Цветок троходендрона.
плк — плодолистик, тч — тычинка.

Андроцей — совокупность тычинок в цветке. В типичном случае тычинка состоит из *тычиночной нити* и *пыльника* (рис. 2.22, а). Последний, в свою очередь, состоит из двух половинок — *тек*, соединённых *связником*, представляющим собой продолжение тычиночной нити (рис. 2.22, б). Каждая тека включает в себя два *пыльцевых гнезда*, являющихся микроспорангиями. Тычиночные нити могут срастаться (зверобойные, бобовые и др.).

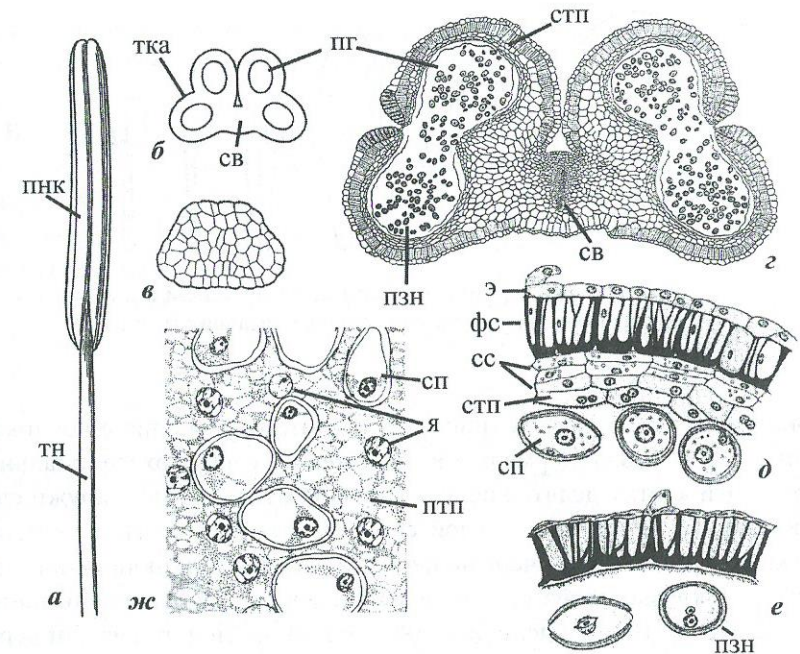


Рис. 2.22. Строение тычинки.

а — внешний вид тычинки; б — схема поперечного среза пыльника; в, г — поперечные срезы пыльника в начале (в) и на завершающих этапах (г) развития; д, е — фрагменты стенки пыльника с секреторным тапетумом в период образования микроспор и пыльцевых зёрен у каликантуса; ж — периплазмодальный тапетум в гнезде пыльника у жимолости.

тн — тычиночная нить, пнк — пыльник, тка — тека, св — связник, пг — пыльцевое гнездо, стп — стенка пыльника, пзн — пыльцевые зёрна, э — эпидерма, фс — фиброзный слой, сс — средние слои, стп — секреторный тапетум, сп — спора, птп — периплазмодальный тапетум, я — ядра тапетума.

Согласно широко распространённой точке зрения на морфологическую природу частей цветка, тычинка гомологична микроспорофиллу. Используя данные сравнительной морфологии, можно построить ряд переходных форм тычинок — от листовидной к типичной (рис. 2.23). Листовидные тычинки свойственны, в частности, дегенерии из архаичного порядка магнолиевых. На нижней стороне они несут по две пары микроспорангиев.

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита происходят внутри пыльника. В начале своего развития он состоит из однородных

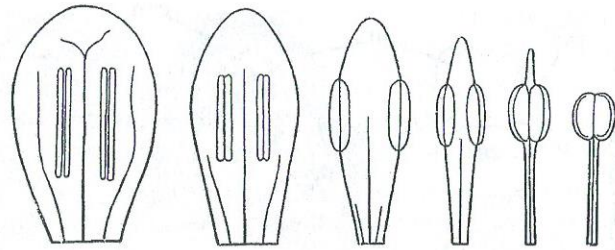


Рис. 2.23. Ряд переходных форм от листовидной к дифференцированной на тычиночную нить и пыльник тычинке.

меристематических клеток (рис. 2.22, в). Затем в пыльнике возникает занимающий субэпидермальное положение слой археспориальных клеток. Эти клетки делятся периклинально, откладывая кнаружи слой парietальных, коvнутри — слой спорогенных клеток. Parietalные клетки, делясь, в свою очередь, периклинально и антиклинально, образуют несколько слоёв клеток, входящих в состав стенки пыльника (рис. 2.22, г, д). Их дальнейшая судьба различна. Подстилает эпидерму эндотеций — слой клеток, оболочки которых в типичном случае несут откладывающиеся в виде лент или обручей вторичные утолщения. Эндотеций, клетки которого имеют такие утолщения, называют также фиброзным слоем (рис. 2.22, д, е). Он обеспечивает вскрывание пыльников. По мере их созревания фиброзный слой теряет воду. Деформация его клеток, направление которой задаётся утолщением оболочек, приводит к возникновению продольной трещины между пыльниками, где располагаются наиболее тонкостенные клетки.

Эндотеций подстилают 1–3 средних слоя клеток. В стенке зрелого пыльника они обычно отсутствуют, поскольку в ходе её формирования разрушаются и поглощаются соседними клетками.

Внутренний слой стенки пыльника — тапетум, или выстилающий слой. Его основная функция, как у споровых и голосеменных растений, — снабжение микроспор питательными веществами. Различают секреторный и периплазмодиальный тапетум. Чаще встречается первый из них. В его клетках значительное развитие получает эндоплазматический ретикулум и активные диктиосомы, о чём свидетельствует большое число отчленившихся от них секреторных пузырьков. Клетки секреторного тапетума сохраняют свою целостность и положение в стенке пыльника до возникновения микроспор. В дальнейшем они также

могут оставаться в составе стенки, постепенно разрушаясь (рис. 2.22, д, е). В ряде случаев остатки их протопласта оседают на пыльцевых зёрнах.

В периплазмодиальном тапетуме разрушение оболочек клеток происходит ещё до образования микроспор. Высвобождающиеся протопласты сливаются в многоядерный периплазмодий. У части видов он внедряется между материнскими клетками микроспор и в дальнейшем откладывается на поверхности микроспор (рис. 2.22, ж).

Располагающиеся под тапетумом спорогенные клетки претерпевают митотические деления. Их производные становятся материнскими клетками микроспор, или микроспороцитами. В результате мейоза из микроспороцитов возникают тетрады микроспор.

Мужской гаметофит покрытосеменных сильно редуцирован. Его образование происходит в пыльнике и сводится к одному делению микроспоры (рис. 2.24, а–г). Он состоит из маленькой генеративной

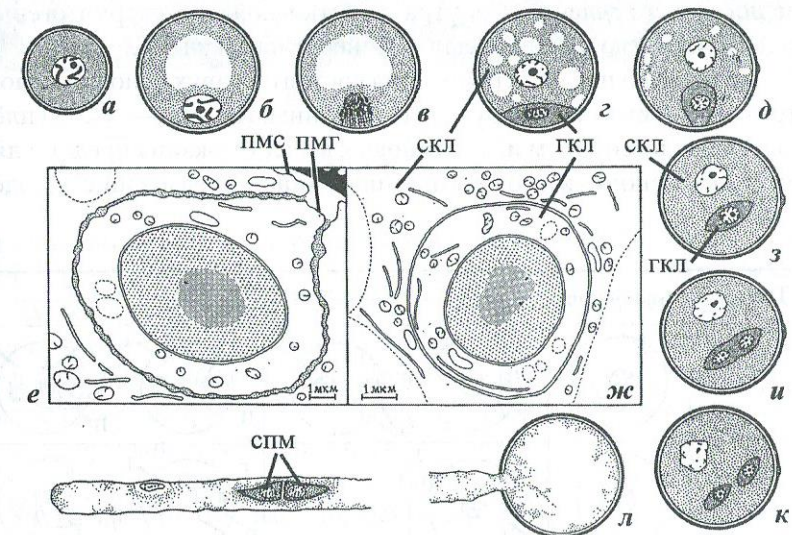


Рис. 2.24. Развитие мужского гаметофита и гаметогенез.

а — только что образовавшаяся микроспора; б — сформированная микроспора; в — деление ядра микроспоры; г — мужской гаметофит; д–з — этапы перемещения генеративной клетки внутрь сифонгенной клетки; и–л — деление генеративной клетки, заключённой в оболочку микроспоры (и, к), л — в пыльцевой трубке.

Клетки: скл — сифонгенная, гкл — генеративная, спм — спермии. Плазмалемма: пмг — генеративной клетки, пмс — сифонгенной клетки.

клетки и крупной клетки пыльцевой трубки, или сифоногенной клетки. Первоначально генеративная клетка имеет линзовидную форму и плотно прилегает к оболочке пыльцевого зерна (рис. 2.24, з). Затем она округляется, вдаваясь в сифоногенную клетку (рис. 2.24, д), плазмалемма которой охватывает её всё больше и больше (рис. 2.24, е). В итоге генеративная клетка, ограниченная двумя плазмалеммами, оказывается внутри сифоногенной клетки (рис. 2.24, ж–з).

Генеративная клетка в результате деления даёт два спермия. У части видов это происходит в ещё невскрывшемся пыльнике (рис. 2.24, и–к), у остальных — при прорастании пыльцевого зерна на рыльце (рис. 2.24, л).

Полагают, что мужской гаметофит покрытосеменных растений произошёл из гаметофитов голосеменных в результате выпадения как начальных, так и конечной стадий развития (рис. 2.25). Согласно такой точке зрения выпадение первых делений привело к потере в гаметофите покрытосеменных проталлиальных и антеридиальной клеток; выпадение последнего деления — к утрате клетки-ножки и сперматогенной клетки, функции которой перешли к генеративной клетке.

Оболочка пыльцы, или спородерма состоит из двух основных слоёв: внутреннего — интины и наружного — экзины. Интина — тонкая плёнка, состоящая в основном из пектиновых веществ, экзина представляет собой более мощное и сложно организованное образование и содер-

Типы	Микроспоры	Стадии развития			
		1	2	3	4
Тип Pinus					
Тип Cycas			×		
Тип Angiospermae		×	×		×

Рис. 2.25. Стадии развития мужского гаметофита у семенных растений.

Клетки: п — проталлиальные, а — антеридиальная, т — пыльцевой трубки (сифоногенная), г — генеративная, с — сперматогенная, н — ножки.

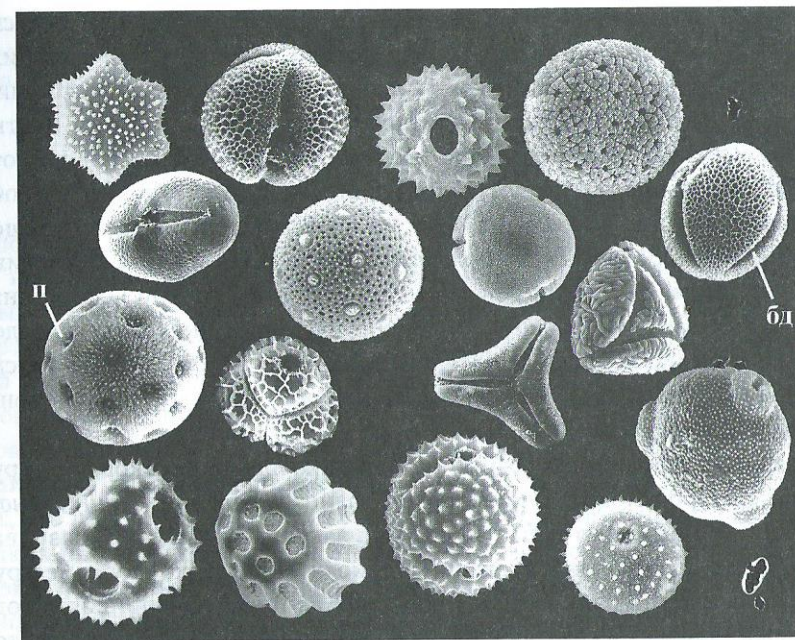


Рис. 2.26. Разнообразие пыльцевых зёрен.
п — пора, бд — борозда.

жит спорополленин. В спородерме имеются *апертуры* — утончённые участки или сквозные отверстия в экзине. Через них выходят пыльцевые трубки при прорастании пыльцы. По форме апертуры делятся на *борозды* и *поры* (рис. 2.26). Наиболее архаичными считаются однобороздные пыльцевые зёрна, встречающиеся главным образом у многоплодниковых, например у магнолии, к эволюционно-продвинутым относят многоапертурные пыльцевые зёрна. Для двудольных типична трёхбороздная пыльца, для однодольных — однопоровая. Особый тип составляют безапертурные пыльцевые зёрна, отличающиеся слабо развитой экзиной. Они свойственны большому числу водных растений.

Пыльцевые зёрна разнообразны по форме и размерам (рис. 2.26). Среди них есть шаровидные, эллипсоидальные, нитевидные и др., а их диаметр колеблется от нескольких микрометров (часть бурачниковых) до ~ 1/4 миллиметра (некоторые мальвовые). Полагают, что, по крайней мере отчасти, размер зёрен скоррелирован с длиной столбика, т.е. тем расстоянием, которое должна преодолеть растущая пыльцевая трубка.

Гинецей — совокупность в цветке плодolistиков, или карпелл (см. рис. 2.21). Гинецей, состоящий из одного или нескольких не сросшихся между собой плодolistиков, называют *апокарным*, состоящий из сросшихся плодolistиков — *ценокарным*. При описании цветка широко используется также понятие *пестик*. Им обозначают как отдельный плодolistик в апокарпном гинецее, так и структурное образование, внешне похожее на него, но в действительности состоящее из нескольких сросшихся плодolistиков. В типичном случае в пестике различают нижнюю расширенную часть — *завязь*, внутри которой находятся семязачатки, *столбик* (в пестике, образованном одним плодolistиком, он называется *стилодием*) и верхнюю часть — *рыльце* (см. рис. 2.17). Плодolistик может иметь выраженную черешковую зону, или ножку.

Для цветка характерно срастание не только плодolistиков, но и других частей. Происходить оно может по-разному. При *постгенитальном* срастании объединяются части, сначала закладывающиеся и развивающиеся как свободные. Затем они приходят в соприкосновение друг с другом и срастаются в местах контакта. Как и в случае привоя и подвоя, между клетками срастающихся структур описано образование вторичных плазмодесм. При *конгенитальном* срастании объединившиеся части закладываются как единое целое.

Широко распространена точка зрения, согласно которой плодolistик гомологичен мегаспорофиллу. На основе материалов сравнительной морфологии предложен ряд переходных форм, отражающий возможную эволюцию плодolistика (рис. 2.27). В начале ряда стоит сложенный по средней жилке листовидный плодolistик, у которого ещё нет стилодия и рыльцевая поверхность находится на его свободных не соприкасающихся краях. Такой незамкнутый плодolistик свойствен

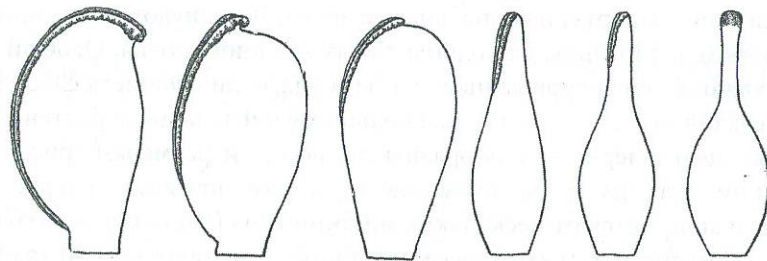
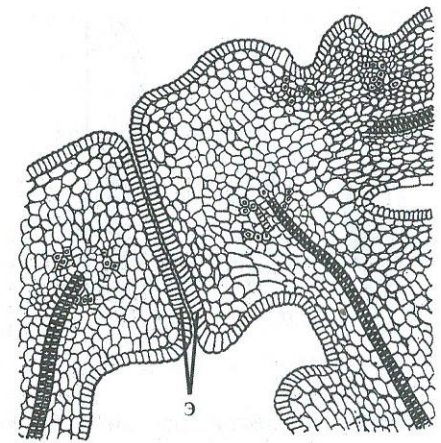


Рис. 2.27. Ряд переходных форм от примитивного к эволюционно продвинутому плодolistику.

Рис. 2.28. Фрагмент поперечного среза плодolistика в месте смыкания его краёв у пиона.
э — эпидерма.



упоминавшейся выше дегенерии. У неё замкнут лишь его базальный участок. У ряда растений края плодolistика могут плотно смыкаться, слипаться с помощью секретлируемых веществ, срастаться частично. При этом эпидерма на смыкающихся краях, а в ряде случаев и кутикула на ней, сохраняется (рис. 2.28). Вдоль таких плодolistиков обычно проходят три проводящих пучка: спинной (дорзальный) и два брюшных (вентральных) (рис. 2.29, а). Наряду с ними могут дифференцироваться и другие проводящие пучки. В ходе дальнейших эволюционных преобразований происходило полное срастание краёв плодolistика, сопровождавшееся, как полагают, объединением вентральных пучков в один (рис. 2.29, б–г).

Различия обнаруживаются не только в строении сформированных плодolistиков, но и в характере их развития. Выделяют *кондупликатные* и *асцидиатные*, или *пельтатные* (щитовидные) плодolistики. Закладающийся примордий кондупликатного плодolistика приобретает форму подковообразного валика и развивается в листовидное образование со сложенной пластинкой. На следующем этапе морфогенеза происходит смыкание и постепенное срастание краёв пло-

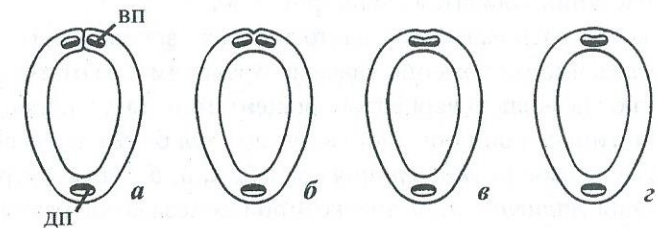


Рис. 2.29. Стадии срастания краёв плодolistика.
Проводящие пучки: вп — вентральный, дп — дорзальный.

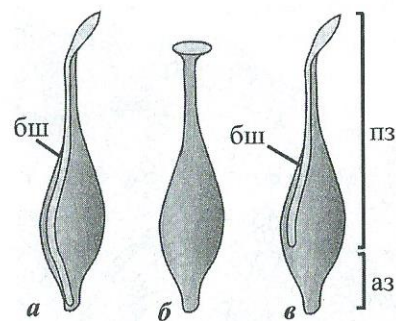


Рис. 2.30. Разнообразие плодolistиков.

Плодolistики: а — кондупликатный, б — асцидиатный, в — с асцидиатной и пликтатной зонами.

бш — брюшной шов; зоны: аз — асцидиатная, пз — пликтатная.

листика. По месту срастания проходит шов, называемый брюшным (рис. 2.30, а). В кондупликатных плодolistиках обычно имеется спинной и пара брюшных пучков (рис. 2.29, а).

Края асцидиатного плодolistика срастаются конгенитально. Его примордий приобретает форму кольцеобразного валика. По мнению некоторых авторов, он напоминает на ранних стадиях формирования щитовидный лист, сидящий на коротком черешке. По мере развития плодolistик (пестик) становится кувшинковидным. В нём нет брюшного шва (рис. 2.30, б). В таком плодolistике часто выделяется спинной и только один брюшной проводящий пучок (рис. 2.29, г).

Формирование плодolistика может носить комбинированный характер. В этом случае его примордий принимает форму кольцеобразного валика со скошенными краями. Он ниже на брюшной стороне, выше на спинной — в области будущей главной жилки. В результате более интенсивного роста спинной стороны края плодolistика со временем принимают вертикальное положение и затем срастаются. В таком плодolistике формируется базальная асцидиатная зона с конгенитально сросшимися краями и верхняя, возникающая в результате постгенитального срастания, пликтатная зона (рис. 2.30, в).

Семезачатки располагаются на плацентах, занимающих обычно строго определённое положение в завязи. В зависимости от их размещения различают несколько вариантов плацентации. Так, в плодolistике апокарпного гинецея они обычно располагаются ближе к его внутренним краям — *краевая плацентация* (рис. 2.31, а, б). Реже встречается *поверхностная плацентация*, при которой семезачатки размещаются либо по всей внутренней поверхности плодolistика, либо в определённых его участках, но не на краях.

В эволюции происходило сокращение числа плодolistиков в цветке и их срастание между собой, т.е. образование ценокарпного гинецея. Согласно широко распространённому взгляду существует прямая связь между степенью примитивности семейства и числом его представителей, обладающих апокарпным гинецеом. Он характерен для магнолиевых, винтеровых, лютиковых, пионовых и др.

В зависимости от способа срастания плодolistиков различают несколько типов ценокарпного гинецея: синкарпный, паракарпный и лизикарпный.

Синкарпный гинецей — ценокарпный многогнездный гинецей с *центрально-уголковой плацентацией* (рис. 2.31, в). Полагают, что он возник

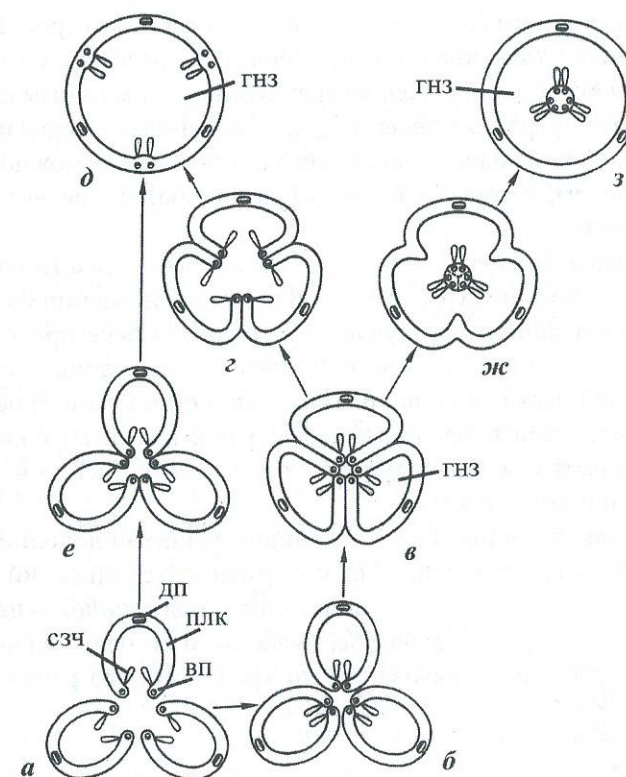


Рис. 2.31. Схема эволюции основных типов гинецея.

Гинецеи: а, б — апокарпный; в — синкарпный; д — паракарпный; з — лизикарпный; г, е, ж — переходные формы.

сзч — семезачаток, дп — дорзальный пучок, плк — плодolistик, вп — вентральный пучок, гнз — гнездо завязи.

в процессе эволюции из апокарпного гинецея в результате бокового срастания замкнутых плодолистиков, имеющих краевую плацентацию. В пределах ряда семейств можно наблюдать все промежуточные формы между апо- и синкарпным гинецеем (магнолиевые, лаконосовые, кунониевые, толстянковые и др.). При далеко зашедшем срастании плодолистиков гистологически выраженные ранее границы между ними исчезают. В этих случаях вентральные пучки соседних плодолистиков, реже одного и того же плодолистика, сливаются между собой подобно тому, как это изображено на рис. 2.29, в, г.

Паракарпный гинецей — ценокарпный одногнёздный гинецей с *постенной* плацентацией. Считается, что он неоднократно конвергентно и параллельно возникал в различных линиях покрытосеменных растений из апокарпного (рис. 2.31, а, е, д) и синкарпного (рис. 2.31, в–д) гинецея. Данный тип гинецея чаще прочих встречается у цветковых растений. Он более экономичен по сравнению с синкарпным гинецеем. Исчезновение внутренних перегородок синкарпного гинецея и относительное увеличение полости завязи создают больше возможностей для развития плацент, которые здесь часто разрастаются и ветвятся, а также семезачатков.

Лизикарпный гинецей — ценокарпный одногнёздный гинецей с *колончатой* плацентацией (рис. 2.31, з). В процессе эволюции он мог возникнуть из синкарпного в результате разрушения перегородок, разделявших его гнёзда (рис. 2.31, в, ж, з). В таком случае колонка гомологична центральной части синкарпного гинецея и образована сросшимися краевыми участками плодолистиков, несущих плаценты с сидящими на них семезачатками. Лизикарпный гинецей свойствен, в частности, гвоздичным и первоцветным.

В ходе эволюции в цветке у части видов возникли дополнительные способы защиты семезачатков. К их числу относится *гипантий* (от греч. *hypó* — внизу, снизу, под и *anthos* — цветок) — трубчатое, бокало- или блюдцевидное образование, по краю которого располагаются

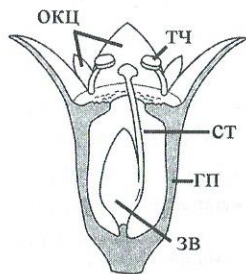


Рис. 2.32. Цветок с гипантием у манжетки сверкающей.
окц — околоцветник, тч — тычинка, ст — столбик, гп — гипантий, зв — завязь.

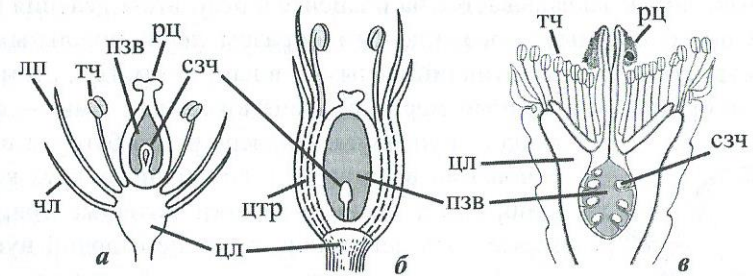


Рис. 2.33. Положение завязи в цветке.

Завязи: а — верхняя; б, в — нижние.

чл — чашелистик, лп — лепесток, тч — тычинка, пзв — полость завязи, рц — рыльце, сзч — семезачаток, цтр — цветочная трубка, цл — цветоложе.

части околоцветника. Он охватывает плодолистик (плодолистики), не срастаясь с ним (рис. 2.32). Изучение проводящей системы гипантия даёт основание считать, что он может иметь разную морфологическую природу: представлять собой разросшееся цветоложе; быть *цветочной трубкой*, т. е. продуктом срастания оснований элементов околоцветника и тычинок; иметь комбинированное происхождение.

Кроме этого, в различных группах растений «менялось» положение завязи в цветке. Различают верхнюю, полунижнюю и нижнюю завязь. *Верхняя завязь* располагается свободно на цветоложе. Её стенки не срастаются с остальными частями цветка. Тычинки, лепестки и чашелистики прикрепляются в таком цветке к цветоложу ниже завязи, из-за чего он получил название *подпестичного* (рис. 2.33, а).

Нижняя завязь располагается под тычинками и элементами околоцветника, которые отходят от её верхней части. Имеющий её цветок называется *надпестичным*. При наличии в цветке полунижней завязи околоцветник и лепестки отходят от её средней части.

Возможны разные варианты возникновения полунижней и нижней завязи, в частности в результате срастания стенок завязи с цветочной трубкой (рис. 2.33, б), а также инвагинации цветоложа и погружения в него завязи (рис. 2.33, в). Чаще встречается первый из указанных вариантов (букоцветные, орхидные, сложноцветные и др.), реже — второй (санталовые, кактусовые, лорантовые и др.). В эволюции растений верхняя завязь предшествовала нижней, в которой семезачатки защищены не только стенкой завязи, но и дополнительными покровами.

Семезачаток закладывается на плаценте в результате деления клеток её поверхностных слоёв, главным образом периклинальных во втором–третьем слое и антиклинальных — в наружном. При этом образуется бугорок, сложенный меристематическими клетками — примордий нуцеллуса.

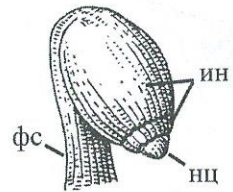


Рис. 2.34. Развивающийся семезачаток.

фс — фуникулус, ин — интегументы, нц — нуцеллус.

Сформированный зачаток состоит из нуцеллуса; покрывающих его одного или, чаще, двух интегументов, между свободными краями которых проходит канал — микропиле; семеножки, или фуникулуса (от лат. *funiculus* — канатик), с помощью которого семезачаток прикрепляется к плаценте (рис. 2.35, а, б). Базальная часть семезачатка, в которой сливаются основание нуцеллуса, интегументы и фуникулус, называется *халазой* (от греч. *chalaza* — узелок). Форма семезачатков разнообразна. Они могут быть

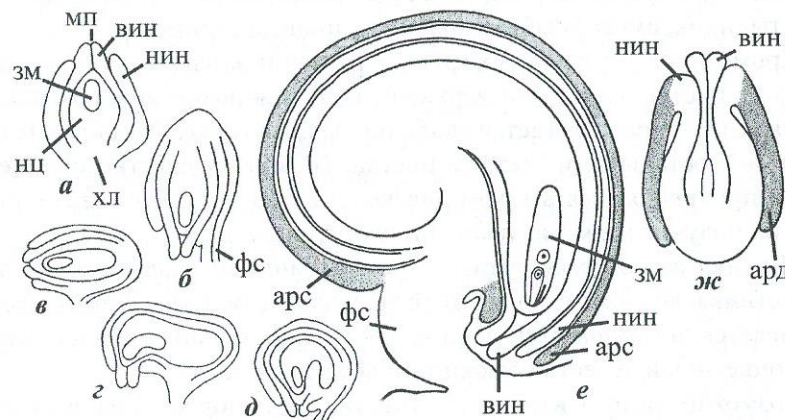


Рис. 2.35. Разнообразие семезачатков.

а–д — семезачатки: а — прямой (ортотропный), б — обращённый (анатропный), в — полуповёрнутый (гемитропный), г — односторонне изогнутый (кампилатропный), д — двусторонне изогнутый (амфитропный); е — семезачаток с ариллусом; ж — семезачаток с ариллоидом.

Интегументы: вин — внутренний, нин — наружный; зм — зародышевый мешок; мп — микропиле; ард — ариллоид; арс — ариллус; фс — фуникулус; хл — халаза; нц — нуцеллус.

прямыми, полуповёрнутыми, обращёнными и др. (рис. 2.35, а–д). В составе семезачатков нередко присутствуют и иные структуры: ариллусы, ариллоиды и др. **Ариллус** (от лат. *arillus* — мантия), или кровелька (присемянник) — придаток, развивающийся в виде выроста на фуникулусе и обрастающий формирующееся семя (рис. 2.35, е). Ариллус нередко считают третьим интегументом. **Ариллоиды**, или ложные ариллусы развиваются как выросты интегумента (рис. 2.35, ж). Степень их развития варьирует в широких пределах — от небольших выростов до развитых покровов.

В субэпидермальном слое терминальной части нуцеллуса дифференцируется одна, реже, несколько археспориальных клеток. Они обычно отличаются от остальных клеток нуцеллуса большими размерами, крупным ядром, плотным протопластом. Археспориальная клетка либо непосредственно становится материнской клеткой мегаспора, либо перед этим один раз делится, образуя материнскую и париетальную клетки. Последнее более свойственно примитивным семействам, представители которых обладают массивным нуцеллусом. В дальнейшем париетальная клетка может делиться, способствуя тем самым увеличению объёма нуцеллуса. Материнская клетка мегаспоры, или мегаспороцит в результате мейоза производит тетраду мегаспор (рис. 2.36, а–д). Дальнейшее развитие получает лишь одна из них. Остальные мегаспоры отмирают и разрушаются (рис. 2.36, е).

Из мегаспоры развивается женский гаметофит, получивший у покрытосеменных растений название **зародышевый мешок**. У 80% видов он *Polygonum*-типа. Своё название тип получил от вида *Polygonum*

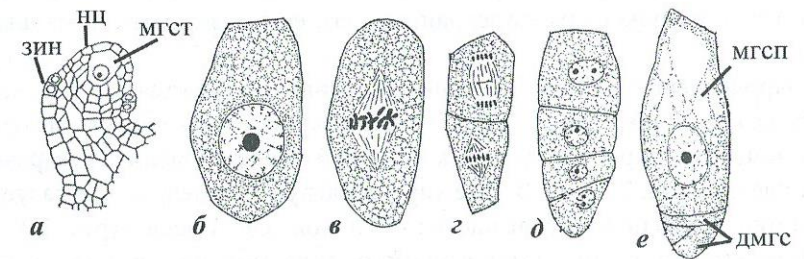


Рис. 2.36. Стадии мегаспорогенеза у паслёна.

а — продольный срез формирующегося семезачатка; б — мегаспороцит; в, г — делящиеся клетки; д, е — тетрады мегаспор.

зин — зачаток интегумента, нц — нуцеллус, мгст — мегаспороцит, мгсп — мегаспора, дмгс — дегенерировавшие мегаспоры.

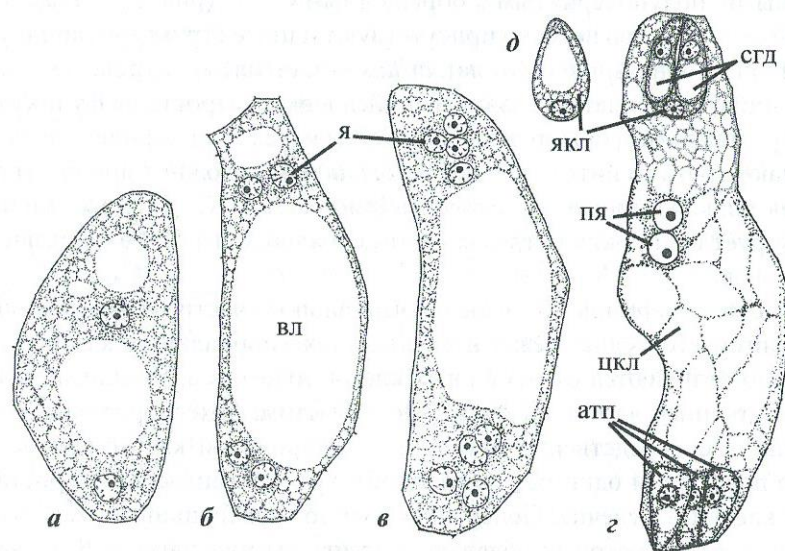


Рис. 2.37. Стадии развития женского гаметофита у паслёна.

а–в — развивающиеся зародышевые мешки: а — с двумя, б — четырьмя, в — восемью ядрами; г — сформированный семиклеточный зародышевый мешок; д — яйцеклетка.

я — ядра, якл — яйцеклетка, атп — антиподы, пя — полярные ядра, цкл — центральная клетка, сгд — синергиды.

divaricatum (горец растопыренный), на примере которого он был описан. Из-за широкого распространения его ещё называют нормальным типом.

Зародышевый мешок нормального типа образуется в результате трёх делений ядер (рис. 2.37, а–в). Возникшие после первого деления два дочерних ядра расходятся к полюсам увеличивающейся в размерах клетки (рис. 2.37, а). В ходе двух последующих делений образуется восьмиядерная ценоцитная клетка — зародышевый мешок (рис. 2.37, в). Четыре его ядра располагаются на микропиларном, четыре на халазальном конце. Затем по одному ядру от каждого полюса мигрирует в центральную часть клетки — это *полярные ядра*. В дальнейшем они сливаются, давая диплоидное *центральное*, или *вторичное ядро*. Слияние ядер может произойти до, во время или после оплодотворения.

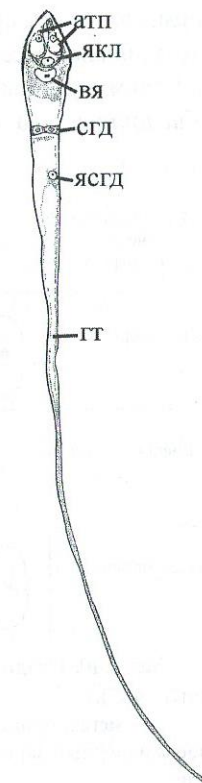
Цитокинез приводит к превращению восьмиядерной клетки в семиклеточный зародышевый мешок (рис. 2.37, г). На его микропиларном полюсе располагается *яйцевой аппарат*, в состав которого входит *яйцеклетка* и две *синергиды* (от греч. *syn* — вместе и *ergon* — работа); содержащая полярные ядра *центральная клетка*, получившая своё название по местоположению в зародышевом мешке; три *антиподы* (от греч. *anti* — против и *pous* — нога).

Основную функцию антипод ряд авторов видит в поглощении питательных веществ, поступающих в семезачаток по проходящему внутри семеножки проводящему пучку. С выполнением антиподами данной функции связывают тот факт, что они, как правило, первыми дифференцируются в зародышевом мешке. Они могут также выполнять запасную функцию, накапливая белки и липиды, которые потребляются структурами гаметофита после оплодотворения. Этим клеткам свойственно наличие активных ядрышек, многочисленных рибосом, развитого гранулярного эндоплазматического ретикулума, ассоциированного с вакуолями, — ультраструктурных особенностей, связанных с синтезом и отложением белков.

Поглощение питательных веществ из нуцеллуса осуществляют и другие клетки зародышевого мешка. При этом стенки антипод, центральной клетки и синергид, обращённые к нуцеллусу, могут образовывать лабиринт оболочек. Благодаря ему существенно увеличивается поверхность плазмалеммы, что, как известно, свойственно клеткам, обеспечивающим у растений поглощение и выведение веществ. Его формирование крайне важно, поскольку между клетками спорофита и гаметофита отсутствуют симпластические связи. У отдельных видов антиподы и синергиды образуют активные гаустории (рис. 2.38).

Рис. 2.38. Зародышевый мешок пупурии калабрийской.

атп — антиподы; якл — яйцеклетка; вя — вторичное ядро; сгд — синергиды; ясгд — ядро синергиды, образовавшей гаусторию; гт — гаустория.



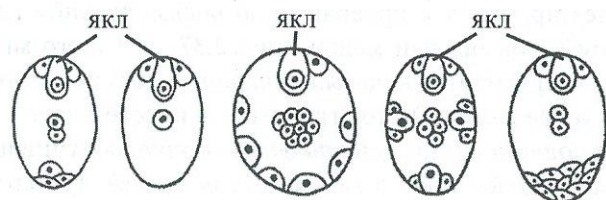


Рис. 2.39. Структурное разнообразие сформированных зародышевых мешков.
якл — яйцеклетки.

Различают ~15 типов развития зародышевого мешка. Значительное разнообразие они демонстрируют и в зрелом состоянии (рис. 2.39). Общим для всех них является сильная редукция по сравнению с гаметофитом голосеменных растений. Тенденция на ускорение его развития наглядно видна в тех случаях, когда мегаспорогенез включается в формирование зародышевого мешка. Выше было рассмотрено развитие *моноспорического* женского гаметофита (см. рис. 2.40, верхний ряд). Восьмиядерный мешок может, однако, развиваться и иначе. В случае *биспорического* мешка цитокенез происходит только после перво-

Типы развития женского гаметофита	Мегаспорогенез			Мегагаметогенез (развитие женского гаметофита)			
	1	2	3	4	5	6	7
Моноспорический							
Биспорический				×			
Тетраспорический				×	×		

Рис. 2.40. Стадии мегаспорогенеза (1–3) и развития женского гаметофита (4–7).

1 — мегаспороцит; 3 — мегаспора; 2, 4, 5 — промежуточные стадии; 6 — восьмиядерный зародышевый мешок; 7 — сформированный зародышевый мешок.

го деления мейоза материнской клетки мегаспор (рис. 2.40, средний ряд). Вслед за вторым делением ядер клеточные стенки не образуются. Возникают две двухядерные клетки, одна из которых погибает, вторая производит женский гаметофит. При образовании тетраспорического женского гаметофита мегаспорогенез вообще не сопровождается цитокенезами (рис. 2.40, нижний ряд). По сути, возникает ценоцитная мегаспора, содержащая четыре гаплоидных ядра. После одного деления каждого из них, возникает восьмиядерный зародышевый мешок. И так, образование из мегаспоры моноспорического женского гаметофита происходит в результате трёх делений, биспорического — двух, тетраспорического — в результате одного деления.

2.2.2. ОПЫЛЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Опыление — перенос пыльцы с пыльников на рыльце пестика. Различают *автогамию* (от греч. *autos* — сам, *gamos* — брак), или самоопыление, когда пыльца переносится в пределах одного цветка, и *аллогамию* (от греч. *allos* — другой и *gamos*), или чуждоопыление — опыление пестика пыльцой другого цветка. Возможны два типа аллогамии — *гейтеногамия* и *ксеногамия*. *Гейтеногамия* (от греч. *geiton* — сосед и *gamos*), или соседственное опыление — перенос пыльцы с цветка на цветок одного растения. *Ксеногамия* (от греч. *xenos* — чужой), или перекрёстное опыление — перенос пыльцы с пыльников цветка одного растения на рыльце пестика другого растения.

Каждый способ опыления имеет биологическую ценность. Перекрёстное опыление обуславливает обмен генами и интеграцию мутаций, поддерживает высокую гетерозиготность популяций. Определение генетической изменчивости методом гель-электрофореза, позволяющим оценить в скольких формах представлен тот или иной белок у данного вида и с какой частотой встречается каждая из этих форм, наглядно свидетельствует о существенно более высоком её уровне у перекрёстноопыляемых растений (рис. 2.41).

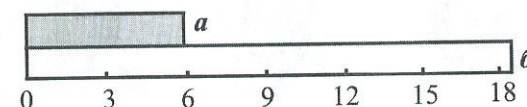


Рис. 2.41. Доля гетерозиготных локусов в геноме особи, %.
а — самоопыляющиеся, б — перекрёстноопыляемые растения.

В ходе эволюции возникли различные способы, ограничивающие или предотвращающие самоопыление. К их числу относят, в частности, половой полиморфизм (от греч. *polymorphos* — многообразный) — наличие в пределах вида особей разного пола. Цветки на них могут быть обоеполыми, мужскими (тычиночными), женскими (пестичными) и стерильными, утратившими половую функцию и привлекающими опылителей к соцветиям, содержащим фертильные цветки (например, у калины обыкновенной). У *двудомных* растений мужские и женские цветки находятся на разных растениях (конопля); при *гинодиэции* одни особи формируют женские, другие — обоеполые цветки; при *андродиэции* на разных особях образуются мужские и обоеполые цветки; при *триэции* есть особи с мужскими, женскими и обоеполыми цветками.

Самоопылению препятствует также *дихогамия* (от греч. *diche* — раздельный и *gamos* — брак) — функциональная раздельнополость цветка, обусловленная разновременным созреванием пыльников его тычинок и рыльца пестика. Выделяют две её формы — протандрию и протогинию. При *протандрии* раньше созревает пыльца и пыльники вскрываются, когда рыльце ещё не готово к её восприятию. При *протогинии*, напротив, раньше созревает рыльце. Например, у смолёвки вильчатой первые пять тычинок распускаются вечером и завядают утром (рис. 2.42, а). В следующий вечер распускаются следующие пять тычинок, завядающие утром второго дня (рис. 2.42, б). Рыльце выдвигается только на третью ночь (рис. 2.42, в). Протандрия очень действенна. Она может охватывать одновременно цветки всех распускившихся соцветий

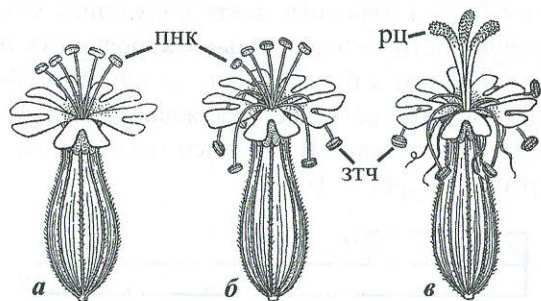


Рис. 2.42. Протандрия у смолёвки вильчатой.

Фазы цветения: а — пыльниковая первой ночи, б — пыльниковая второй ночи, в — рыльцевая.

пнк — пыльники, зтч — завядшие тычинки, рц — рыльце.

тий растения (зонтичные). В результате оно предстаёт то в рыльцевой, то в тычиночной фазе.

Ещё один способ предотвращения самоопыления — самонесовместимость. *Самонесовместимость* — неспособность обоеполого цветка с нормально развитыми мужскими и женскими гаметам образовывать после самоопыления семена. Проявляется в отсутствии прилипания пыльцевых зёрен к рыльцу, непрорастании зёрен на рыльце своего цветка, остановке роста пыльцевых трубок и др. Различают гомоморфную и гетероморфную самонесовместимость. В случае *гомоморфной* самонесовместимости все цветки вида внешне идентичны. При *гетероморфной* самонесовместимости цветки различаются по морфологии. Им свойственна *гетеростилия* или разностолбчатость — наличие у вида двух или трёх форм цветков, которые находятся на разных особях и различаются по длине столбиков и тычиночных нитей, а также ряду других признаков. Например, у дербенника иволистного развиваются три формы цветков: с длинными, средней длины и короткими столбиками (рис. 2.43). В первых из них тычиночные нити средней длины и короткие, во вторых — длинные и короткие, в третьих — средней длины и длинные. Оплодотворение наиболее эффективно при опылении рыльца пылью тычинок соответствующей столбику длины, а такие тычинки находятся в других цветках.

Способы *переноса пыльцы* при перекрёстном опылении делятся на биотические и абиотические. В случаях *биотического* опыления переносчиками пыльцы являются разные животные. Различают первичные

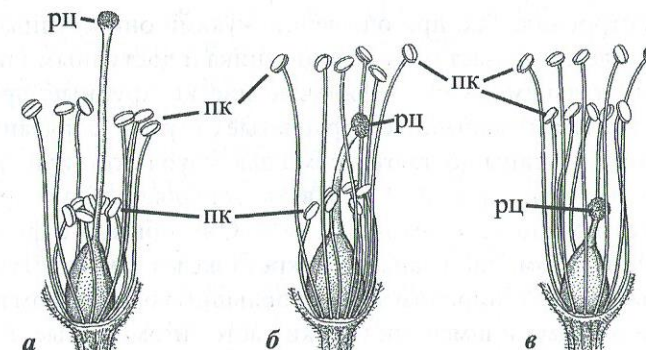


Рис. 2.43. Гетеростилия у дербенника иволистного.

Формы цветков: а — длинностолбчатая, б — среднестолбчатая, в — короткостолбчатая. Околоцветник удалён.

рц — рыльце, пнк — пыльники.

аттрактанты, ради которых опылители посещают цветки, и вторичные, обеспечивающие их привлечение. В качестве первых выступают источники пищи, прежде всего пыльца и нектар. Пыльца, содержащая белки, липиды, углеводы, микроэлементы и др., представляет собой высокоценный питательный продукт. Нектар — водный раствор сахаров (фруктозы, глюкозы, сахарозы и др.). Их концентрация обычно колеблется в пределах 30–50%, но может достигать и больших значений, например, у душицы обыкновенной — 60%, липы — 72%, конского каштана — 74,5%. В состав нектара могут входить аминокислоты, белки, органические кислоты, алкалоиды. Их образование происходит в нектарниках. Секреторную функцию выполняют железы разного строения, железистые трихомы, а также железистый эпидермис на поверхности тех или иных частей цветка, например плодолистиков. Важнейшими вторичными аттрактантами, указывающими опылителям на наличие первичных, являются запах, форма, окраска цветков и соцветий. Пыльца биотически опыляемых растений имеет ряд приспособлений, обеспечивающих её удержание на теле опылителей, — шиповидные выросты экины, пыльцевой клей, висциновые нити.

Наиболее распространено опыление насекомыми (*энтомофилия*) — жуками, пчёлами, шмелями, осами, бабочками, мухами и др. В качестве опылителей нередко выступают птицы (*орнитофилия*), прежде всего колибри и цветочницы в Новом Свете, нектарницы и медоносы в Старом; рукокрылые (*хироптерофилия*) — длинноязычные крыланы и вампиры; нелетающие позвоночные — грызуны, обезьяны и др. Цветки, опыляемые разными группами организмов, имеют специфические черты строения. Так, при опылении жуками они крупные, блюдцевидные, с плоскими частями околоцветника и доступными пыльцой и пищевыми тельцами. Орнитофильные цветки крупные, яркоокрашенные, без запаха, бокальчатые и трубчатые с глубоко спрятанным нектаром, который птицы достают с помощью трубчатого или снабжённого папиллами языка (рис. 2.44, в). Цветки, опыляемые рукокрылыми, распускаются поздно вечером или ночью. Они обычно с фруктовым или винным запахом, либо запахом секрета желез самих летучих мышей; бокальчатые — с широким зевом и большим количеством нектара. Опыляемые пчёлами и шмелями цветки часто зигоморфные, т. е. через них, в отличие от актиноморфных цветков, можно провести только одну плоскость симметрии; с посадочной площадкой для опылителя.

Нередко имеются дополнительные структурные приспособления, способствующие переносу пыльцы с цветка на цветок. Так, у шалфея

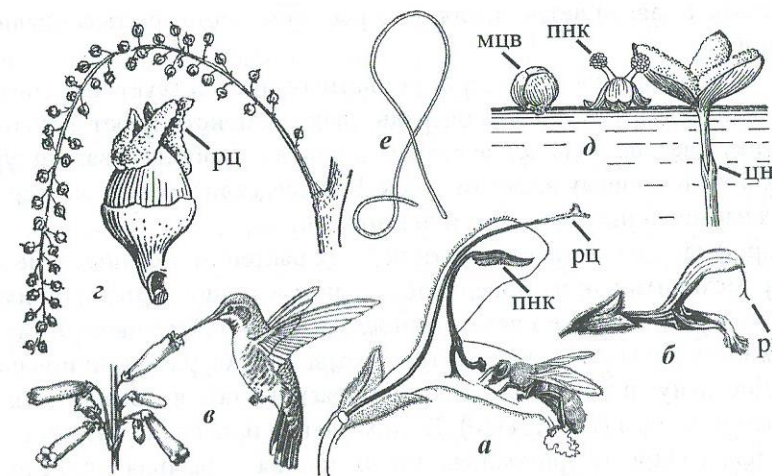


Рис. 2.44. Структурные приспособления к разным способам опыления. а — продольный разрез цветка шалфея в пыльниковой фазе с насекомым-опылителем, б — цветок шалфея в рыльцевой фазе, в — орнитофилия, г — соцветие и отдельный женский цветок тополя, д — цветки валлиснерии, е — пыльцевое зерно взморника.

рц — рыльце, цн — цветоножка с женским цветком, пнк — пыльники, мцв — мужской цветок.

клеякого коромысловидно разрастаются связники тычинок и редуцируется часть пыльцевых гнёзд (рис. 2.44, а). Проникая внутрь находящегося в пыльниковой фазе цветка, к нектару, насекомое надавливает на нижнюю часть связника, приводя его в движение. Расположенная наверху связника фертильная часть пыльника ударяет опылителя по спине, высыпая на неё пыльцу. Посещая цветки, находящиеся в женской фазе цветения, насекомое оставляет на их опущенных вниз рыльцах принесённую пыльцу (рис. 2.44, б).

Абиотическое опыление происходит с помощью ветра (*анемофилия*) и воды (*гидрофилия*). Ветроопыление свойственно большому числу растений (берёзовые, осоковые, буковые, ситниковые, злаки и др.) Их цветки мелкие, невзрачные, с сильно редуцированным околоцветником или без него. Они собраны в соцветия (рис. 2.44, г). Ветроопыляемые растения производят большое количество пыльцы. Она, как правило, мелкая, сухая, сыпучая, с гладкой поверхностью. Значительное её количество теряется, не достигая рылец. Последние относительно долговечны и имеют большую улавливающую поверхность. Количество се-

мезачатков в завязи ветроопыляемых растений может быть сокращено до одного.

Успешности опыления у серёжкоцветных способствует цветение до распускания листьев. В свою очередь, злаки демонстрируют суточную динамику цветения. Пыление разных видов в их сообществах приурочено к определённому времени суток. Как следствие, в каждый период воздух насыщен пылью того или иного вида.

Гидрофилия свойственна части водных растений. Их опыление может происходить как на поверхности, так и в толще воды. Например, у валлиснерии женские цветки выносятся на длинных цветоносах на поверхность воды. Мужские цветки отрываются от растений и всплывают. Достигнув поверхности воды, они раскрываются и разносятся течениями и ветром (рис. 2.44, д). Если мужские и женские цветки сталкиваются, то при соприкосновении пыльника и рыльца происходит опыление. Валлиснерия не исключение. В период опыления отрываются и плавают также мужские цветки элодеи и других растений.

У таких растений, как взморник, роголистник, болотник, опыление происходит под водой. К числу их характерных черт относится отсутствие фиброзных утолщений в эндотеции; сокращение числа семязачатков в завязи вплоть до одного; структурные особенности, способствующие медленному опусканию пыльца в воде, благодаря чему она может быть разнесена течениями на большие расстояния. У одних водных растений пыльцевые зёрна нитевидные, длиной до 0,5 мм (рис. 2.44, е); у других сферические зёрна соединены студенистой массой в цепочковидные образования; у третьих они прорастают в пыльцевую трубку сразу после вскрытия пыльника. Экзина сильно редуцирована. В ней практически нет спорополленина.

Рассмотрим опыление в толще воды на примере роголистника — типичного гидатофита. Цветки у этого растения мелкие, однополые. Созревшие тычинки отрываются от цветка и всплывают, чему способствует содержащий аэренхиму крупный связник. Пыльники вскрываются и высыпавшаяся из них пыльца медленно оседает и может попасть на рыльце пестика.

Автогамия рассматривается как вторичное явление. Она возникла на базе ксеногамии при нарушении таких её механизмов, как дихогамия и самонесовместимость. Самоопыление осуществляется в результате соприкосновения рыльца и пыльников или оседания на рыльце под действием силы тяжести высыпавшейся из пыльников пыли, а также с помощью мелких насекомых, обитающих в цветке, и др.

Автогамия имеет иное, чем ксеногамия, биологическое значение. Происходя у ряда видов на завершающих этапах цветения, самоопыление выполняет страховочную функцию в тех цветках, где не осуществилось перекрёстное опыление. У части видов автогамия — основной способ опыления. Она более свойственна однолетним растениям, чем многолетникам. Численность популяций однолетников подвержена значительным колебаниям в разные годы. Автогамия обеспечивает восстановление популяции при сохранении очень небольшого числа растений, даже одной особи. Кроме этого, однолетники обычно растут в специфических местах обитания. Автогамия способствует устойчивости выработанных по отношению к таким условиям структурно-функциональных адаптаций.

Во всех рассмотренных выше примерах опыление происходило в открытых, или *хазмогамных* цветках (от греч. *hasma* — отверстие, щель и *gamos* — брак) (рис. 2.45, а). У части видов опыление осуществляется в закрытых, или *клеистогамных* цветках (от греч. *kleistos* — закрытый

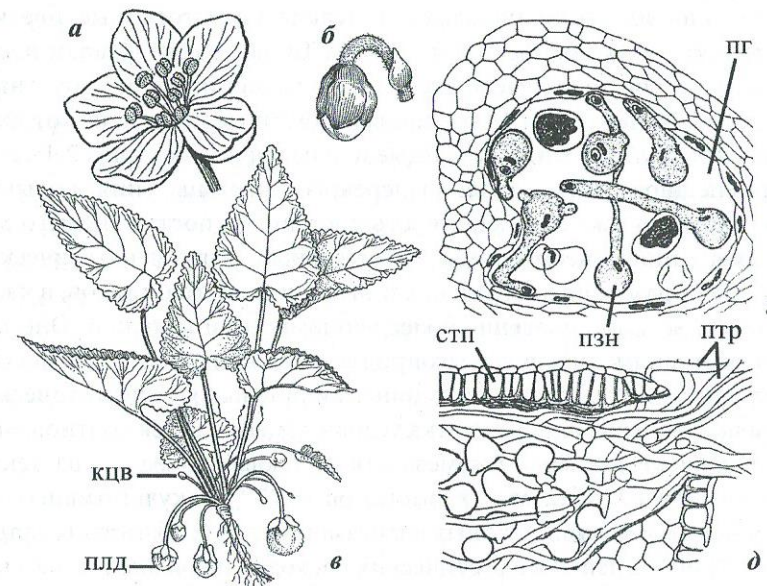


Рис. 2.45. Клеистогамия у кислицы обыкновенной (а, б) и фиалки (в-д). а, б — типы цветков: а — хазмогамный, б — клеистогамный; в — внешний вид растения; г, д — фрагменты срезов пыльника.

пг — гнездо пыльника, пзн — проросшее пыльцевое зерно, птр — пыльцевые трубки, стп — стенка пыльника, плд — плод, кцв — клеистогамный цветок.

и *gamos*) (рис. 2.45, б). Различают факультативную и облигатную клейстогамию. Первая из них вызывается у ряда хазмогамных растений неблагоприятными внешними условиями — почвенной засухой или пониженной температурой в период цветения у ковылей, недостатком влаги и высокими температурами у пустынных маревых и др.

При облигатной клейстогамии у вида постоянно образуются клейстогамные цветки. В типичном случае они не выделяют нектара и отличаются от хазмогамных мелкими размерами, редукцией венчика, сокращением числа плодолистиков и тычинок, уменьшением пыльников, меньшим количеством содержащейся в них пыльцы, слабо развитым эндотецием и др. Пыльцевые зёрна не высыпаются на рыльце пестика, а прорастают через стенки пыльников или разрывы в них и растут в сторону рыльца (рис. 2.45, г, д).

Облигатные клейстогамы на одной и той же особи формируют и хазмогамные и клейстогамные цветки. Например, у кислицы обыкновенной весной распускаются крупные бледно-розовые хазмогамные цветки (рис. 2.45, а). Лишь небольшая их часть даёт плоды. К моменту созревания их семян появляются мелкие клейстогамные цветки, скрытые в моховом покрове (рис. 2.45, б). Точно так же фиалки несут крупные, но по большей части стерильные хазмогамные и крохотные, находящиеся на поверхности земли клейстогамные цветки, из которых развиваются крупные многосемянные плоды коробочки (рис. 2.45, в).

Для успешного осуществления перекрёстного опыления, повышающего генотипическую изменчивость растений и поставляющего материал для отбора, необходимы значительные затраты пластических веществ на образование первичных и вторичных аттрактантов, в частности пыльцы. Самоопыление более экономично и надёжно. Оно позволяет растениям жить в неблагоприятных для опылителей условиях, закреплять адаптивно ценные комбинации признаков. Энергетические затраты на опыление одного цветка условно оцениваются соотношением числа пыльцевых зёрен и семязачатков. У клейстогамных растений оно составляет 4,7; облигатных автогамов — 27,7; факультативных автогамов — 168,5; факультативных аллогамов — 796,6; облигатных аллогамов — 5859,2. Оценка энергетических расходов на опыление, рассчитанная в калориях, подтверждает отмеченную выше закономерность. Например, расходы на образование семян в клейстогамных цветках недотроги капской составили 65 кал., в хазмогамных цветках — 135 кал.

Оплодотворение может произойти через разное время после попадания пыльцы на рыльце пестика. У части видов она прорастает прак-

тически немедленно (сахарный тростник, сорго). У других это происходит через несколько часов (резеда) и даже дней (гаррия эллиптическая). Обычно пыльцевое зерно набухает в результате поглощения жидкости с влажной поверхности рыльца, и через его апертуру выходит пыльцевая трубка, представляющая собой вырост сифоногенной клетки.

Трубка проникает внутрь столбика. Различают открытые (полые), закрытые (сплошные) и полузакрытые столбики. Внутри открытого столбика проходит полый канал. Он выстлан секреторным эпидермисом. Обращённые в полость канала стенки могут иметь лабиринт оболочки или папиллы. Полость канала заполнена слизевыми продуктами секреции, в которых и растёт трубка.

Закрытые столбики содержат тяжёлой так называемой *проводниковой* ткани, погружённые в основную ткань столбика. Клетки проводниковой ткани имеют вытянутую форму. В зрелом состоянии они окружены слизевым матриксом пектиновой природы. Матрикс образуется в результате разрушения срединных пластинок, соединявших клетки, и синтетической активности самих клеток. Клетки содержат много митохондрий, гранулярный эндоплазматический ретикулум, множество активных диктиосом и везикул, амилопласты. Пыльцевые трубки растут по этому слизистому межклеточному пространству.

В полузакрытых столбиках имеется и канал и проводниковая ткань. Так, у некоторых бобовых пыльцевые трубки в верхней части столбика растут в межклеточном матриксе проводниковой ткани (закрытая часть столбика), в нижней — по каналу (открытая часть столбика).

Промежуток времени, за который пыльцевая трубка достигает зародышевого мешка, составляет у большинства растений 24–48 ч. Он может быть, однако, как короче, так и значительно длиннее. Например, у латука посевного данный период занимает 3 ч, ячменя двурядного — менее часа, кок-сагыза — 15–45 мин. С другой стороны, у некоторых видов дуба он достигает 12–14 месяцев. У гамамелиса вирджинского опыление происходит поздней осенью. После того, как к началу зимы пыльцевые трубки достигают оснований фуникулов, их рост останавливается. Возобновляется он весной. Оплодотворение происходит в мае — через 5–7 месяцев после опыления.

Рост пыльцевой трубки сосредоточен на её верхушке. В субапикальной зоне имеются митохондрии, гранулярный эндоплазматический ретикулум, активные диктиосомы, отчлняющие многочисленные везикулы. Содержимое везикул идёт на строительство оболочки трубки, а их мембраны сливаются с плазматической мембраной, становясь её

частью. Первоначально рост осуществляется за счёт пластических веществ пыльцевого зерна. Позднее происходит утилизация веществ проводниковой ткани и канала. Скорость роста пыльцевой трубки составляет в среднем несколько миллиметров в час. Например, у ириса разноцветного она равняется ~ 4 мм/ч, кукурузы ~ 6,25 мм/ч, скерды волосовидной ~ 15 мм/ч, кок-сагыза ~ 35 мм/ч.

Пыльцевая трубка проникает в семезачаток обычно через микропиле, реже, в районе халазы или сбоку через интегумент, и растёт к зародышевому мешку (см. рис. 2.17). После прободения оболочки зародышевого мешка пыльцевая трубка внедряется в одну из синергид, разрушая её. Содержимое трубки изливается в пространство между подлежащими оплодотворению клетками (рис. 2.46, а, б). Один из спермиев проникает в яйцеклетку, где сливается с её ядром, образуя диплоидную зиготу, другой — в центральную клетку, сливаясь там с полярными или вторичным ядрами. Ядро сифоногенной клетки попадает вместе со спермиями в промежуток между яйцеклеткой и центральной клеткой и там остаётся.

Процесс слияния одного спермия с яйцеклеткой, а другого с центральной клеткой получил название *двойного оплодотворения*. В дальнейшем из зиготы развивается диплоидный зародыш, из центральной клетки — вторичный эндосперм. В зависимости от типа зародышевого

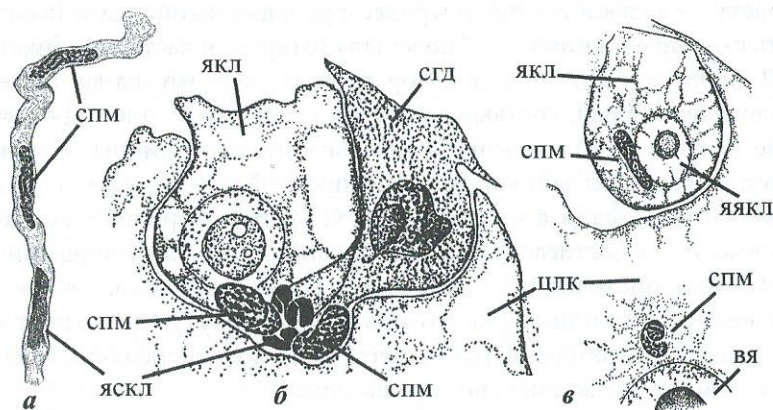


Рис. 2.46. Фрагменты пыльцевой трубки (а) и верхней части зародышевого мешка (б, в) в период двойного оплодотворения.

спм — спермий, якл — яйцеклетки, сгд — синергида, яякл — ядро яйцеклетки, вя — вторичное ядро, цкл — центральная клетка, яякл — ядро сифоногенной клетки.

мешка (рис. 2.39), число хромосомных наборов в ядрах клеток эндосперма может составлять $2n$, $3n$, $5n$, $9n$ и даже (у пеперомии волосистой) $15n$. В зародышевых мешках нормального типа (рис. 2.37, г) образуется триплоидный эндосперм.

2.2.3. СЕМЯ И ПЛОД

Семя развивается из семезачатка. Оно состоит из зародыша, специализированной запасющей ткани (перисперма, эндосперма), семенной кожуры и может включать дополнительные структурные образования (ариллус, ариллоид и др.).

Зародыш покрытосеменных не проходит в ходе развития ценоцитной стадии. Исключение составляют представители семейства пионовых, имеющих своеобразный эмбриогенез. У покрытосеменных выделяют несколько его типов, различающихся расположением стенок между делящимися клетками и судьбой производных от этих делений. В ходе эмбриогенеза возникает расположенный на суспензоре, или подвеске шаровидный *проэмбрио* (от греч. *pro*- пред, пред и *embryon*- зародыш), или предзародыш — не дифференцированный на органы зародыш, находящийся на ранних стадиях развития (рис. 2.47). Суспензор способ-

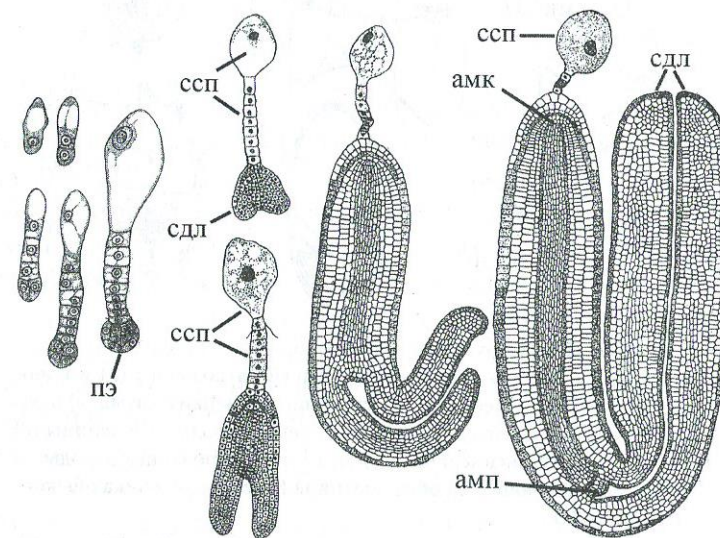


Рис. 2.47. Стадии развития зародыша пастушьей сумки.

ссп — суспензор, амк — апикальная меристема корня, сдл — семядоли, амп — апикальная меристема побега, пэ — проэмбрио.

ствуется продвижению зародыша вглубь эндосперма, а также поступлению в него из нуцеллуса питательных веществ. Верхняя клетка подвеска разрастается в пузыревидное образование, играющее, как полагают, роль гаустории. У представителей ряда таксонов описано образование подвеском гаустриальных выростов, внедряющихся в эндосперм, интегументы, ткани завязи. При этом все клетки суспензора связаны между собой многочисленными плазмодесмами. У части растений он одноклеточный. В дальнейшем из обращенной к суспензору части проэмбрио дифференцируется главный корень; на противоположной стороне — семядоли и апикальная меристема побега (рис. 2.47). Сформированный зародыш двудольного растения обладает в типичном случае двумя семядолями (рис. 2.48, а), однодольного растения — одной (рис. 2.48, б).

Семядоли, согласно наиболее распространенной точке зрения, — специализированные листья, которые закладываются в апикальной

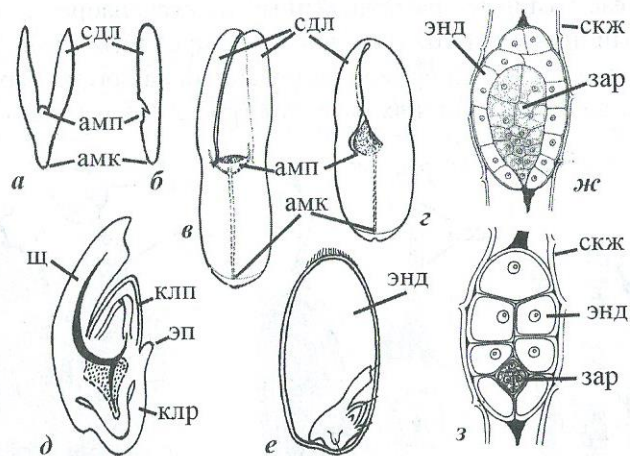


Рис. 2.48. Структурные разнообразия зародышей.

а, б — схемы строения зародышей двудольного (а) и однодольного (б) растений; в, г — зародыши жирянки с двумя (в) и одной (г) семядолей; д, е — схемы строения зародыша пшеницы (д) и его положения в зерновке (е); ж, з — редуцированные зародыши в семенах одноцветки обыкновенной (ж) и подбельника обыкновенного (з).

сдл — семядоли, энд — эндосперм, скж — семенная кожура, зар — зародыш, клр — колеориза, эп — эпибласт, клп — колеоптиль, щ — щиток, амк — апикальная меристема корня, амп — апикальная меристема побега.

части предзародыша (рис. 2.47). К числу выполняемых ими функций относятся: защита апикальной меристемы побега, гаусториальная, отложения запасных веществ, фотосинтез и др. Большинство исследователей считает, что односемядольность вторична. Она могла возникнуть, согласно разным теориям, в результате недоразвития одной из семядолей двусемядольного предка, срастания двух семядолей, разделения функций между семядолями с превращением одной из них в специализированный гаусториальный орган, а второй — в дефинитивный лист и др.

Необходимо отметить, что одно- и двудольные растения, два класса покрытосеменных, строго не разграничены по рассматриваемому признаку. Описано образование двух семядолей у однодольных (агапантус зонтичный, циртантус оттянутый) и одной — у двудольных растений. Известно 17 родов зонтичных, лютиковых, первоцветных и других семейств, в которых один или несколько видов обладают в норме единственной семядолей. Наличие большого числа таких растений часто служит аргументом в поддержку точки зрения о происхождении односемядольного зародыша из двусемядольного. Разные типы зародышей могут образовываться даже в одном плоде (рис. 2.48, в, г). Зародыши некоторых растений имеют более двух семядолей (дегенерия фиджийская, идиоспермум австралийский).

У части видов зародыши редуцированы до шаровидной или эллипсоидальной клеточной массы (рис. 2.48, ж, з). Малоклеточные, не расчлененные на органы зародыши описаны у фитопаразитов (заразиховые), облигатных микоризников (грушанковые, бурманниевые, орхидные) и др.

Иногда в состав зародыша входят структурные образования, вопрос о морфологической природе которых носит дискуссионный характер. Примером может служить зародыш злаков (рис. 2.48, д). Его семядоля получила название *щитка*. Он обеспечивает мобилизацию веществ, накопленных в эндосперме (рис. 2.48, е). Клетки эпидермы щитка, обращенные к эндосперму, в период прорастания зерновки удлиняются и глубоко внедряются в запасную ткань, увеличивая свою всасывающую поверхность. В самих клетках значительное развитие получают митохондрии, гранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи, происходит активный синтез гидролаз и их секреция в эндосперм. Секреции предшествует выделение ионов H^+ , подкисляющих среду и делающих её оптимальной для работы гидролитических ферментов. Продукты гидролиза запасных веществ поглощаются

клетками эпидермы щитка и транспортируются дальше в зародыш. По завершении всасывания, ткани щитка дегенерируют.

Почка зародыша злаков прикрыта колпачковидным листом — *колеоптилем* (от греч. *koleos* — ножны, футляр и *ptilon* — перо) (рис. 2.48, д). Он имеет форму полого конуса с отверстием на верхушке. В период прорастания зерновки колеоптиль растёт, прикрывая развивающийся в его полости побег и защищая его апикальную меристему и зачатки листьев (см. рис. 2.74). Одни авторы считают колеоптиль первым листом зародышевой почки, другие — выростом щитка, его влагалищем.

Корень зародыша прикрыт многослойным чехлом — *колеоризой* (рис. 2.48, д). При прорастании она набухает и развивает на поверхности всасывающие волоски. В дальнейшем растущий корень пробивает прикрывающий его чехол. Под колеоризой может находиться не один, а несколько корешков. Согласно одной из точек зрения колеориза — остановившийся в развитии главный корень, а пробивающий его при прорастании корень (корни) является придаточным. Некоторые авторы полагают, что колеориза — наружная часть корневого чехлика. Они обращают внимание на тот факт, что чехлик и колеориза первоначально возникают как единое целое. Их разъединение происходит на заключительных этапах эмбриогенеза. Функции колеоризы — защита зародышевого корня, поглощение водных растворов из почвы.

У части злаков напротив щитка, на противоположной стороне оси зародыша, располагается *эпибласт* (от греч. *epi* — на, при и *blastos* — росток, зародыш, побег) — чешуевидный вырост, не содержащий проводящих тканей (рис. 2.48, д). По одной из версий — это рудимент второй семядоли, по другой — складка ткани, возникновение которой обусловлено изгибом оси зародыша, и др. Полагают, что эпибласт способен поглощать почвенную влагу.

Перисперм (от греч. *peri* — вокруг, около и *sperma* — семя) — запасная ткань, развивающаяся из нуцеллуса. Наиболее часто в клетках нуцеллуса откладывается крахмал. Ткань встречается в зрелых семенах как двудольных, так и однодольных растений (нимфейные, перцевые, имбирные). Она более свойственна группам покрытосеменных, расположенных в основании филогенетической системы. В остальных случаях нуцеллус расходуется в процессе формирования семени.

Вторичный эндосперм (от греч. *endon* — внутри и *sperma*) — запасная ткань, возникающая в результате слияния одного из спермиев с ядром центральной клетки. У большинства видов развивающийся эндосперм проходит ценоцитную стадию, в ходе которой деления ядер не

сопровождаются образованием клеточных стенок. Реже, развитие эндосперма с самого начала идёт путём деления клеток. Возможно также сочетание двух способов развития.

Развивающийся эндосперм ряда растений способен формировать гаустории. У большинства видов они относительно короткие. В отдельных случаях, прежде всего у молочайных и тыквенных, образуются гаустории, длина которых измеряется миллиметрами.

В ходе развития эндосперма его ядра могут сохранять исходную пloidность, возникшую при слиянии спермия с центральной клеткой. Чаще же происходит повышение пloidности. У ряда видов в ядрах эндосперма обнаружены гигантские (политенные) хромосомы.

Эндосперм обычно рассматривается в качестве ткани, накапливающей в сформированном семени запасные вещества (крахмал, белки, липиды), а также обеспечивающей питание развивающегося зародыша, выполняющей роль посредника в передаче зародышу пластических веществ от окружающих клеток материнского спорофита (нуцеллуса). Нередко эндосперм частично или целиком поглощается во время развития зародыша (бобовые, тыквенные, геранецветные). У части покрытосеменных эндосперм развит крайне слабо. У отдельных их представителей не происходит слияния спермия с ядром (ядрами) центральной клетки и эндосперм не образуется (некоторые виды орхидей, взморник морской, водяной орех астраханский).

Семенная кожура развивается из интегументов. В её формировании могут принимать участие и другие структуры, в частности нуцеллус. Её строение многообразно. В состав семенной кожуры могут входить в разной степени развитые слои клеток, отличающиеся по строению и функциям, — сочные и мясистые, призванные привлечь распространяющих семена животных (саркотеста); сложенные склерофицированными клетками, образующими твёрдую капсулу вокруг семени (склеротеста); составленные паренхимными клетками (паренхотеста) или клетками, синтезирующими полисахаридную слизь, которая способствует закреплению семян в почве, а также, благодаря гидрофильности, притягивает воду к прорастающим семенам, и др. (миксотеста) (рис. 2.49).

Ариллусы и *ариллоиды* зачастую представляют собой мясистые образования, содержащие питательные вещества, привлекающие распространяющих их животных. У водных растений ариллусы могут играть роль поплавков, обеспечивающих плавучесть семян и их распространение течениями.

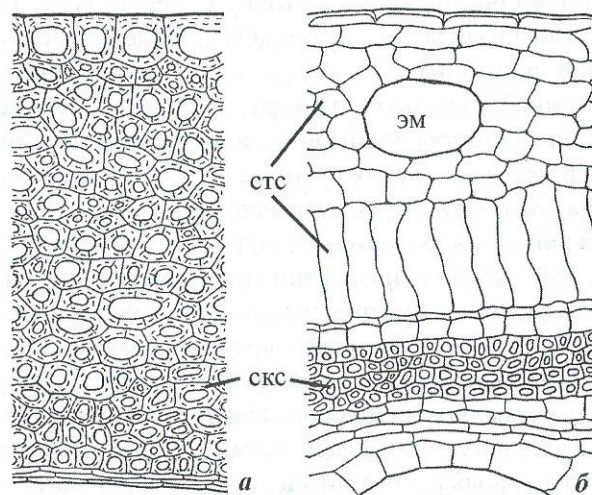


Рис. 2.49. Фрагменты семенной кожуры гамамелиса вирджинского (а) и эвпоматии лавровой (б).

эм — эфирномасляный канал, стс — саркотеста, скс — склеротеста.

Различные части семени могут быть развиты в разной степени. В зависимости от места отложения запасных веществ в зрелых семенах выделяют несколько их типов: эндоспермальные — запасные вещества в эндосперме (пшеница, клеверина обыкновенная), периспермальные — в перисперме (свёкла), эндопериспермальные — в эндо- и перисперме (кубышка жёлтая), эмбриональные — в семядолях (горох посевной) и проэмбриональные семена (рис. 2.50). Последний тип семян отличается крайне мелкими размерами, редуцированным эндоспермом и недифференцированным мелкоклеточным зародышем (рис. 2.48, ж, з). При таком строении семян требуются дополнительные источники питания для развития из них проростков, в частности установление симбиоза с грибами. Уменьшение размеров семян коррелирует с увеличением семенной продуктивности. В одном плоде орхидных может насчитываться до 4 млн. семян. Рассеивание большого числа семян повышает вероятность встречи партнёров по симбиозу. Пылевидность семян эпифитов способствует их переносу в верхних ярусах тропического леса даже слабыми токами воздуха.

Возникновение нового индивидуума при размножении семенами не всегда происходит в результате полового процесса, или *амфимиксиса*

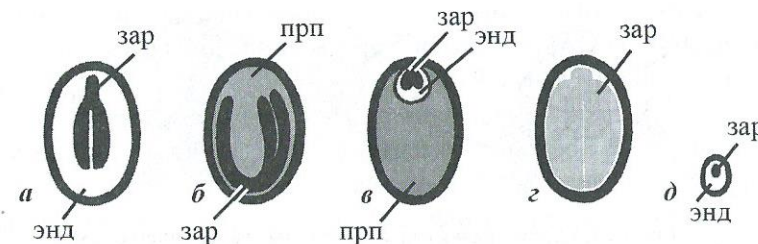


Рис. 2.50. Типы семян.

Семена: а — эндоспермальное, б — периспермальное, в — эндопериспермальное, г — эмбриональное, д — проэмбриональное.

зар — зародыш, прп — перисперм, энд — эндосперм.

(от греч. *amphi* — оба, двойной и *mixis* — смешение) — объединения женской и мужской гамет. Большому числу растений свойствен *апомиксис* (от греч. *apo* — без и *mixis*) — образование зародыша без слияния гамет. Различают несколько его основных типов: нерегулярный и регулярный апомиксис, адвентивная эмбриония.

В результате *нерегулярного* апомиксиса по обычной схеме происходит мегаспорогенез и формируется гаплоидный зародышевый мешок (см. рис. 2.36, 2.37). Зародыш развивается из яйцеклетки или других клеток мешка (антипод, синергид). Возникающие таким путём растения содержат только один набор хромосом и обычно стерильны. Процесс апомиксиса в следующих поколениях не повторяется. Известно довольно много родов, в которых обнаружены гаплоидные растения (дурман, лилия, паслён, ятрышник и др.).

При *регулярном* апомиксисе зародышевый мешок развивается из археспориальной клетки или из соматической клетки нуцеллуса. Так как в этих случаях редукции числа хромосом не происходит, все ядра женского гаметофита диплоидны. Зародыш может возникнуть из яйцеклетки или других его клеток. Среди родов, представителям которых свойствен данный тип апомиксиса, — одуванчик, ястребинка, манжетка, ольха, мятлик, лук.

Адвентивная эмбриония отличается тем, что зародыши развиваются из клеток не гаметофита, а нуцеллуса или интегумента. В результате их делений образуются скопления клеток, которые врастают в зародышевый мешок, где развиваются в типичные зародыши (рис. 2.51). Одновременно с ними часто развивается и зародыш, возникший половым путём.

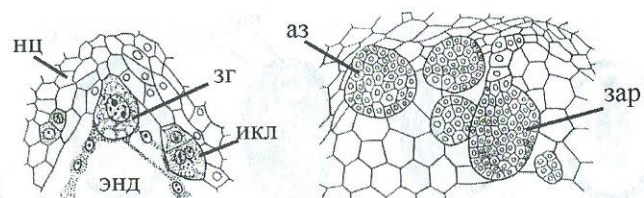


Рис. 2.51. Стадии развития адвентивных зародышей в семечке цитруса.

нц — нуцеллус; зг — зигота; икл — инициальные клетки, в результате деления которых образуются адвентивные зародыши; энд — эндосперм; аз — адвентивный зародыш; зар — зародыш, развивающийся из зиготы.

У ряда видов для осуществления апомиксиса опыления не требуется. У других, напротив, необходимо стимулирующее воздействие опыления, прорастания пыльцы, слияния одного из спермиев с центральной клеткой, завершающегося развитием эндосперма. Однако в клетку, из которой будет развиваться зародыш, генетический материал со стороны не поступает. Возможны исключения. Так, описаны случаи развития яйцеклетки, в которую проникает спермий, но погибает собственное ядро.

Апомиксису отводится важная роль в сохранении форм с нестабильной генетической конституцией. Об этом свидетельствует широкое распространение апомиксиса у растений с высокими полиплоидными числами хромосом, а также нечётных полиплоидов, анеуплоидов и гибридов. Апомиксис обеспечивает их семенное размножение. Он может быть облигатным, но чаще имеет факультативный характер. Сочетание у вида амфи- и апомиксиса способствует, с одной стороны, поддержанию внутривидовой изменчивости, с другой — воспроизведению в специфических условиях копий ценных адаптивных форм. Определённое значение может иметь, как полагают, и нерегулярный апомиксис. Он может выступать в качестве механизма деполплоидизации полиплоидов. Этим обеспечивается преодоление барьеров нескрещиваемости, возникающих при сочетании форм с разным уровнем плоидности.

Оценка географического распространения апомиксиса показала, что адвентивная эмбриония чаще встречается у тропических и субтропических растений, регулярный апомиксис — у растений северных регионов, характеризующихся более холодным климатом.

Плод — видоизменённый после оплодотворения или апомиксиса гинецей с сохраняющимися при нём другими элементами цветка и внецветковыми структурами. При плоде могут сохраняться завязь, лепестки венчика, чашелистики, прицветники, кроющие листья и др. Например, сочная часть яблока представляет собой разросшуюся цветочную трубку (рис. 2.52, а). Видоизменённый гинецей, составленный пятью плодолистиками, находится в центре яблока. В свою очередь, сочная часть плода земляники — разросшееся цветоложе (рис. 2.52, б, в). Плоды осок заключены в замкнутые мешочки, каждый из которых образован кроющим листом (рис. 2.52, г). Ряд других примеров будет приведён при характеристике отдельных плодов.

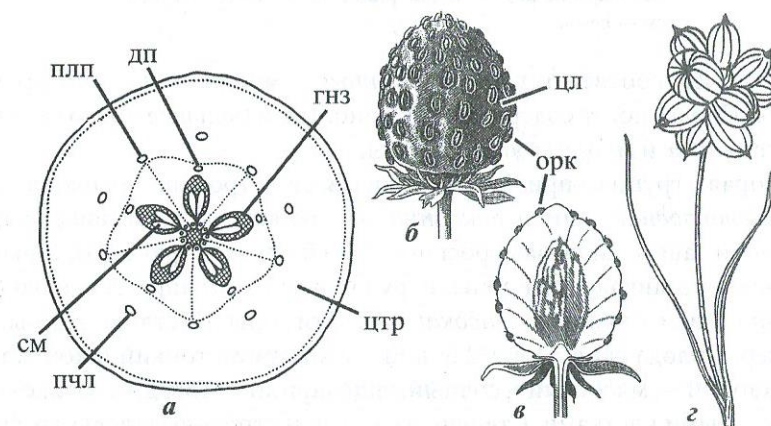


Рис. 2.52. Плоды с сохраняющимися при них цветочной трубкой (а), разросшей завязью (б, в) и кроющим листом (г).

а — яблоко (поперечный срез); б, в — многоорешек земляники: б — внешний вид и в — продольный срез плода; г — соплодие осоки вздутой.

Проводящие пучки: пчл — чашелистиков, плп — лепестков, дп — дорзальный плодoлистик; гнз — гнездо завязи; цл — цветоложе; орк — орешки; цтр — цветочная трубка; см — семя.

В морфологической классификации плодов обычно используют две группы признаков. Первая отражает особенности структурной организации гинецея, из которого развивается плод. Все плоды по этому признаку можно разбить на две группы: *апокарпные*, развивающиеся из апокарпного гинецея, и *ценокарпные*, развивающиеся из ценокарпного гинецея. Апокарпный гинецей, как было отмечено выше, образован одним или несколькими несросшимися между собой плодoли-

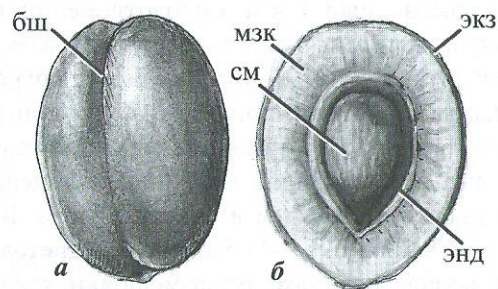


Рис. 2.53. Костянка сливы.

а — внешний вид плода, б — его продольный срез.

Слои околоплодника: экз — экзокарпий, мзк — мезокарпий, энд — эндокарпий; бш — брюшной шов; см — семя.

стиками. Им соответствуют *одночленные* и *многочленные* апокарпные плоды. Плоды могут содержать как одно, так и большее число семян — *односемянные* и *многосемянные* плоды.

Вторая группа признаков описывает строение околоплодника. *Околоплодник*, или *перикарпий* — стенка плода, развивающаяся из стенки завязи, включая сросшиеся с ней другие структуры. В околоплоднике различают три зоны: наружную (*экзокарпий*), среднюю (*мезокарпий*) и внутреннюю (*эндокарпий*). Эти зоны отчетливо видны, например, у плода сливы (рис. 2.53). Его экзокарпий тонкий и кожистый, мезокарпий — мясистый и сочный, эндокарпий — твердый, сложенный каменистыми клетками. Степень развития и строение отдельных слоёв околоплодника варьируют в широких пределах. По консистенции околоплодника различают *сухие* и *сочные* плоды.

У части растений стенки плодов после их созревания сохраняют свою целостность — *невскрывающиеся* плоды (плоды вишни, чёрной смородины). У других происходит вскрывание плода — гистологически обусловленные разрывы околоплодника, способствующие высвобождению семян. Это *вскрывающиеся* плоды (мак, водосбор). Чаще всего плоды вскрываются продольными щелями. У апокарпных плодов разрывы проходят по брюшному шву или (и) спинной жилке (рис. 2.54, а–в), у ценокарпных плодов — в тех же участках, что и у апокарпных, а также по местам срастания плодолистиков (рис. 2.54, г–и; см. рис. 2.31). Возможны и иные варианты вскрывания плодов, в том числе не продольными разрывами. Так, для белены характерно поперечно-кольцевое вскрывание, завершающееся образованием отпадающей крышечки.

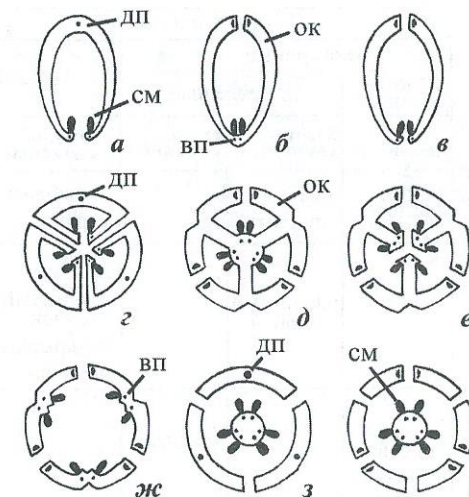


Рис. 2.54. Некоторые способы вскрывания плодов.

Плоды: а–в — апокарпные; г–и — ценокарпные: г–е — синкарпные; ж — парикарпный; з, и — лизикарпные.

дп — дорзальные пучки (спинные жилки), см — семя, ок — околоплодник, вп — вентральные пучки (брюшные жилки).

Наконец, есть растения, у которых плоды распадаются на части, так называемые *мерикарпии* — односемянные замкнутые фрагменты плода. *Распадающиеся* плоды отличаются от вскрывающихся тем, что их семена не высвобождаются из-под околоплодника, который продолжает выполнять защитную функцию. По способу распадаения различают *дробные* и *членистые* плоды. *Дробные* плоды распадаются на мерикарпии по плоскости срастания плодолистиков. Так происходит, например, у клёна (рис. 2.55, а). Его плод разделяется на две половинки. Играющие с ними дети часто прилепляют крылатки на нос, но для этого им надо вскрыть околоплод-

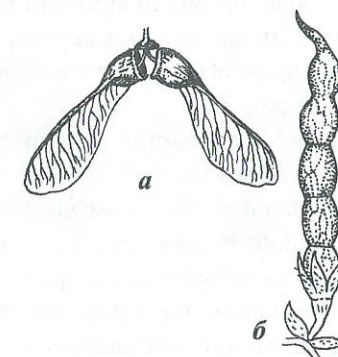


Рис. 2.55. Распадающиеся плоды.

Плоды: а — дробный (двукрылатка клёна), б — членистый (членистый боб сераделлы).

			По строению гинецея				
			Апокарпные			Ценокарпные	
			Много- членные	Одночленные			
			Много- семянные	Много- семянные	Одно- семянные	Много- семянные	Одно- семянные
По строению околоплодника	Сухие	Вскрыва- ющиеся	много- листочка	боб листочка		коробочка стручок	
		Распада- ющиеся		членистый боб		висло- плодник членистый стручок двукрылатка ценобий	
		Невскры- вающиеся	много- орешек		орешек		орех семянка зерновка жёлудь
	Сочные	Невскры- вающиеся	сочная много- листочка много- костянка	сочная листочка сочный боб	костянка финик	ягода гесперидий (померанец) яблоко тыквина	

Рис. 2.56. Типы плодов.

ники и достать семя. Членистый плод распадается на мерикарпии по плоскостям, перпендикулярным его продольной оси (рис. 2.55, б). Возникающие мерикарпии остаются замкнутыми благодаря формированию в плоде ложных перегородок.

Рассмотрим некоторые из плодов, характеристика которых приведена на рис. 2.56.

К числу апокарпных одночленных многосемянных плодов принадлежат: листовка, боб, членистый боб, сочный боб, сочная листовка. Листовка и боб — сухие вскрывающиеся плоды: листовка вскрывается по брюшному шву (рис. 2.57, а), боб — двумя «створками» по брюшному шву и спинной жилке (рис. 2.57, б). Членистый боб — сухой распадающийся членистый плод (рис. 2.55, б). Сочный боб — невскрывающийся плод, имеющий, как следует из его названия, сочный околоплодник. Он свойствен: гледичии обыкновенной, имеющей слегка мясистый и сладковатый эндокарпий; рожковому дереву с его мясистыми мезо- и эндокарпием; софоре японской, весь околоплодник которой становится мясистым и напоминает по консистенции изюм. По форме сочные бобы

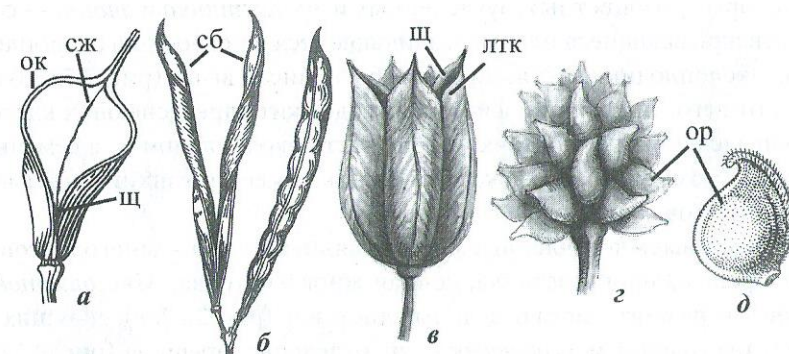


Рис. 2.57. Апокарпные сухие многосемянные плоды.

а — листовка сойки полевой; б — бобы чины; в — многолисточка водосбора обыкновенного; г, д — многоорешек лютика едкого: г — внешний вид и д — отдельный плодик (орешек) плода.

ок — околоплодник; сж — спинная жилка; щ — щель, образовавшаяся при разрыве околоплодника по брюшному шву; лтк — листовка; сб — «створки» боба, вскрывшегося по брюшному шву и спинной жилке; ор — орешки.

сходны с сухими и имеют относительно слабо развитые сочные ткани. Сочная листовка образуется, в частности, у видов воронца (рис. 2.58, а). Её околоплодник имеет сочную консистенцию и окрашен в чёрный или красный цвет. По его поверхности проходит заметный брюшной шов.

Апокарпные одночленные односемянные плоды — орешек, костянка, финик. Орешек — сухой невскрывающийся плод. Он встречается

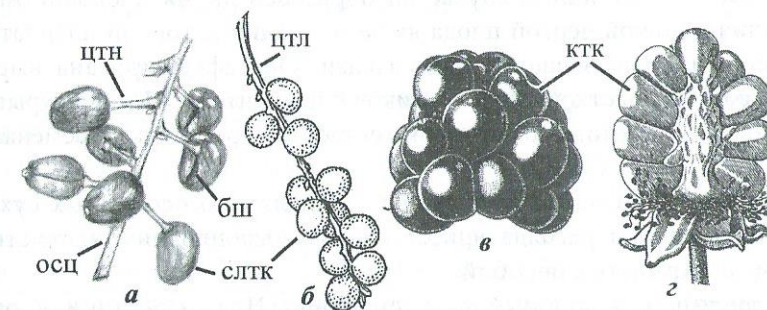


Рис. 2.58. Апокарпные сочные многосемянные плоды.

а — сочные листовки воронца колосовидного; б — сочная многолисточка лимонника; в, г — многокостянка малины: в — внешний вид и г — продольный срез плода.

осц — ось соцветия, цтн — цветоножка, цтл — цветоложе, слтк — сочная листовка, бш — брюшной шов, ктк — костянка.

у некоторых розоцветных, эуптелийных и др. *Костянка* и *финик* — сочные невоскрывающиеся плоды, различающиеся по строению околоплодника. Околоплодник костянки сливы был описан выше (рис. 2.53). В отличие от него, эндокарпий финика не содержит одревесневших клеток. Имеющаяся в плоде «косточка» — не часть околоплодника, а семенная кожура. Кроме этого, в экзокарпии финика имеется тонкий слой каменистых клеток.

Апокарпные многочленные многосемянные плоды — многолистовка, многоорешек, многокостянка, сочная многолистовка. *Многолистовка* состоит из разного числа отдельных листовок (рис. 2.57, в), сидящих на общем цветоносе; *многоорешек* — из отдельных орешков (рис. 2.57, г, д); *многокостянка* — из костянок (рис. 2.58, в, г); *сочная многолистовка* — из сочных листовок. Последний тип плода свойствен, в частности, лимоннику. К моменту созревания плода цветоносу этого растения вытягивается и сочные листовки сидят на некотором удалении друг от друга (рис. 2.58, б). Характеристика отдельных плодиков этих плодов (листовки, орешка и др.) была приведена выше.

Вторую большую группу плодов составляют ценокарпные плоды. Как и апокарпные, они могут быть много- и односемянными (рис. 2.56). Рассмотрим первые из них.

Коробочка — ценокарпный многосемянный сухой вскрывающийся плод (рис. 2.59, а–в). Разнообразие коробочек проявляется в размерах, форме, способе вскрывания и других признаках. Близок по строению к коробочке, особенно к некоторым её вариантам, *стручок* (рис. 2.59, г). В типичном случае он образован двумя плодолистиками. Отличительной чертой плода является наличие тонкой плёнчатой перегородки, разделяющей гнездо завязи. Она сформирована выростами краевых участков плодолистиков с плацентами. После вскрывания плода и опадения его «створок» остаётся перегородка с семенами (рис. 2.59, з).

Следующую большую группу ценокарпных многосемянных сухих плодов составляют распадающиеся плоды: вислоплодник, членистый стручок, двукрылатка, ценобий.

Вислоплодник — дробный плод зонтичных. При созревании он распадается в плоскости срастания плодолистиков на два мерикарпия (рис. 2.59, д). Мерикарпии некоторое время висят на цельном или двураздельном плодоносце, или карпофоре, который образован сутуральными участками двух соседних плодолистиков. Эта особенность дала название плоду. *Двукрылатка* — ещё один дробный плод (рис. 2.55, а).

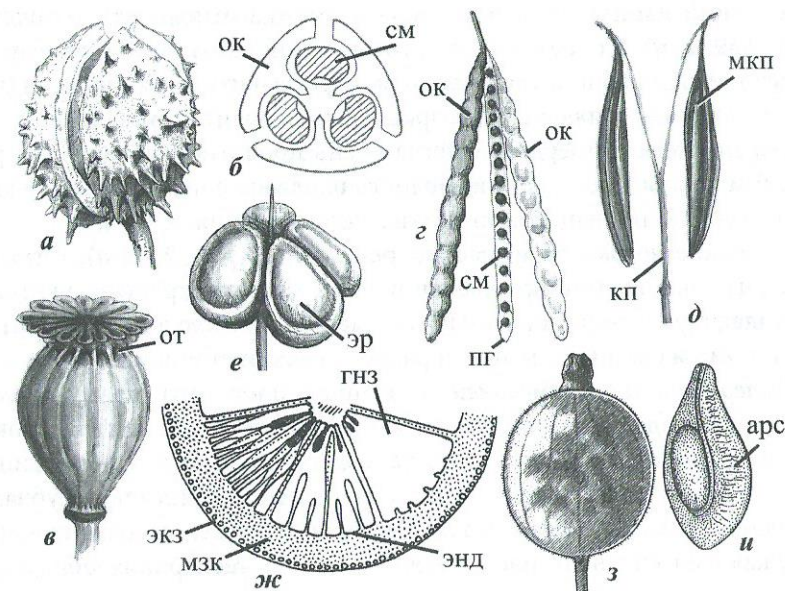


Рис. 2.59. Ценокарпные многосемянные плоды.

а, б — коробочка конского каштана: а — внешний вид вскрывшейся коробочки, б — схема её поперечного среза; в — коробочка мака; г — стручок капусты огородной; д — вислоплодник миррис душистой; е — ценобий чернокорня; ж — гесперидий; з, и — ягода крыжовника (з) и семя из неё (и).

ок — околоплодник; см — семя; пг — перегородка; мкп — мерикарпий; кп — карпофор; арс — ариллус; эр — эрем; гнз — гнездо завязи; экз — экзокарпий, содержащий эфирномасляные вместилища; мзк — мезокарпий; энд — эндокарпий; от — отверстие в стенке околоплодника.

Он характерен для клёнов, но встречается и в других, кроме клёновых, семействах. Крыло — вырост околоплодника

Ценобий (от греч. *koinobios* — совместная жизнь) развивается из гинецея, образованного двумя плодолистиками. Созревающий плод разделяется продольно-кольцевыми разрывами на четыре замкнутых односемянных фрагмента — эрема (от лат. *eremus* — келья), которые отделяются поперечно-кольцевыми разрывами у их основания (рис. 2.59, е). Ценобий типичен для губоцветных и бурачниковых.

Хорошо известны в быту ценокарпные многосемянные сочные не-
вскрывающиеся плоды — ягода, тыква, гесперидий, яблоко.

Ягода относится к числу наиболее разнообразных плодов. Так, например, внешне плод банана и смородины мало похожи друг на друга.

Экзокарпий данного плода кожистый, иногда относительно толстый (рис. 2.59, з, и). Сочная мякоть ягоды в типичном случае образуется из мезо- и эндокарпия. Также возможно её развитие из ариллусов (чёрная смородина, крыжовник), разросшихся плацент (томат) и др.

Тыква имеет твёрдый, иногда очень прочный экзокарпий и развитый мясистый мезокарпий. Полость плода заполнена разросшимися и часто сочными плацентами (тыква, кабачок, дыня, арбуз).

Строение *яблока* было рассмотрено выше (рис. 2.52, а). Отметим лишь, что эндокарпий превращён в нём в жёсткую хрящеватую ткань, выстилающую гнёзда плода. Наружные участки плодолистиков стали мясистыми и слились с тканями разросшейся цветочной трубки.

Гесперидий, или *померанец* — сочный плод цитрусовых (лимон, апельсин, мандарин и др.). Его покрывает плотный кожистый экзокарпий жёлтого или оранжевого цвета, содержащий множество лизигенных эфирномасляных вместилищ. Экзокарпий подстилает губчатый мезокарпий белого цвета. Эндокарпий представлен тонкой кожицей, окружающей «дольки» плода. Сочная мякоть гесперидия образована разрастающимися и содержащими сок выростами клеток внутренней эпидермы плодолистиков, которые заполняют всю полость завязи (рис. 2.59, ж).

Следующую группу составляют ценокарпные односемянные сухие нескрывающиеся плоды: семянка, орех, жёлудь, зерновка. У *семянки* околоплодник плотный кожистый, отделяющийся от семени (подсолнечник) (рис. 2.60, б). У *ореха* он сильно склерифицирован и несёт *плюску*, образованную прицветниками, сохраняющими листовидный облик (рис. 2.60, а). Околоплодник *жёлудя* кожистый, недревесневаю-

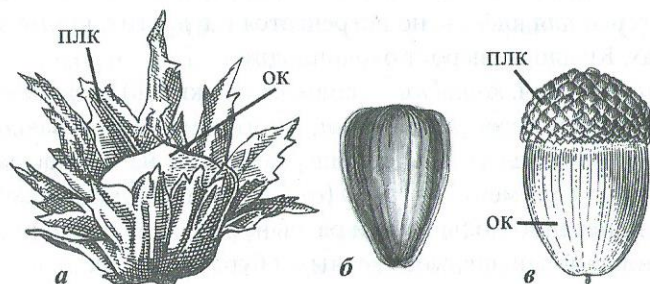


Рис. 2.60. Ценокарпные односемянные плоды.

а — орех лещины, б — семянка подсолнечника, в — жёлудь дуба.

плк — плюска, ок — околоплодник.

щий, с плюской, возникшей в результате срастания укороченных осей редуцированного соцветия с многочисленными чешуйчатыми прицветниками (рис. 2.60, в). Перикарпий *зерновки* тонкий, плотно прижатый к семени и, в отличие от перикарпиев семянки, ореха и жёлудя, неотделимый от него (см. рис. 2.48, е). У большинства злаков зерновка опадает вместе с окружающими её цветковыми, а иногда и колосковыми чешуями, которые защищают семя.

Приведённые примеры лишь отчасти отражают многообразие плодов. Тем не менее их достаточно, чтобы отметить наличие конвергентного сходства у плодов разных типов. Так, в эволюции неоднократно возникали на основе многосемянных плодов односемянные диаспóры, в которых семя защищено околоплодником. Например, многоорешек произошёл из многолистовки в результате сокращения числа семезачатков в каждом плодике до одного и утраты механизма вскрывания. Точно так же в разных таксонах бобовых возник односемянный боб, который в большинстве случаев не вскрывается и сходен с орешком (донник, люцерна хмелевая).

И среди ценокарпных плодов появились односемянные нескрывающиеся сухие плоды. Полагают, что все они — производные многосемянных плодов. Их становление сопровождалось сокращением числа фертильных плодолистиков и семезачатков. Так, жёлудь развивается из гинецея, образованного тремя плодолистиками. В каждом из них закладываются два семезачатка, но развитие получает только один из них. Семянка развивается из гинецея, составленного двумя плодолистиками. При сохранении более одного плодолистика такие плоды получили название псевдомономерных. Возможно полное исчезновение рудиментов стерильных плодолистиков и возникновение вторичномономерных плодов. К их числу относится зерновка.

Всё это показывает, кроме прочего, что одно из основных направлений эволюции плодов — *олигомеризация*, т. е. уменьшение числа равноценных гомологичных образований. Чаще всего она достигается редукцией части структур (плодолистиков, семезачатков) и их слиянием (срастание плодолистиков). В один ряд с этими изменениями можно поставить и появление *соплодий* — собраний плодов соцветия (рис. 2.52, г). Они могут срастаться друг с другом. Так, у пандануса кровельного женские цветки срастаются по нескольку в так называемые фаланги. Зрелые фаланги состоят из сросшихся костянок и собраны в головчатые соплодия (рис. 2.61). Ткани объединённых в соплодие элементов соцветия иногда сильно разрастаются, образуя съедобную мякоть разной

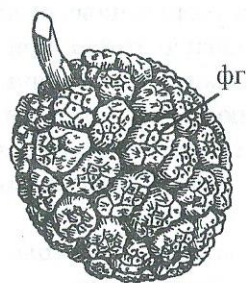


Рис. 2.61. Соплодие пандануса кровельного. фг — фаланга.

консистенции. Например, у хлебного дерева она мучнистая, а у ананаса — мясистая и сочная.

Ряд сходных черт в строении плодов связан с одинаковыми способами распространения, или диссеминации диаспор — семян, плодов, их частей, соплодий.

Зоохория — распространение диаспор животными. При эндозоохории диаспоры проходят через пищевой тракт, а затем выбрасываются с погачкой или с помётом. Для распространяемых таким образом диаспор типично наличие съедобной ткани и надёжная защита семян в виде специализированных эндокарпия или семенной кожуры (рис. 2.53; 2.58; 2.59, ж-и). Так, семена, прошедшие через кишечник дроздов и других воробьиных, сохраняют всхожесть на 80–88%.

При синзоохории диаспоры активно растаскиваются по гнёздам и кладовкам. Часть из них теряется или оказывается невостребованной. Так распространяются ореховидные диаспоры — орехи лещины, жёлуди дуба, плоды липы и др. (рис. 2.60). Среди наиболее активных разносчиков плодов — сойки, белки, бурундуки, мышевидные грызуны. Иначе выглядят диаспоры, распространяемые муравьями. Они защищены прочными покровами и содержат придаток с питательными веществами — *элайосом*, который к тому же привлекает муравьёв своим запахом (рис. 2.62, а, б). В качестве придатков могут выступать ариллусы, ариллоиды, сочные участки перикарпия и др. Муравьи поедает только придатки. К числу мирмекохоров принадлежат фиалки, марьянники, хохлатки и др.

Эпизоохория — перенос диаспор на теле животных. Они либо цепляются за шерсть, перья, одежду людей всевозможными выростами околоплодника и других сохраняющихся при плоде или соплодии частей цветка или соцветия (гравилат, лопух) (рис. 2.62, в), либо прилипают благодаря клейкому секрету, продуцируемому желёзками и ослизняющимися клетками (пизония). Кроме этого, диаспоры нередко разносятся, прилипнув к конечностям животных и обуви людей вместе с почвой и илом.

Анемохория — расселение диаспор ветром. В ходе эволюции возникло несколько типов анемохорных диаспор. Пылевидные и снабжённые волосковидными придатками разной морфологической природы

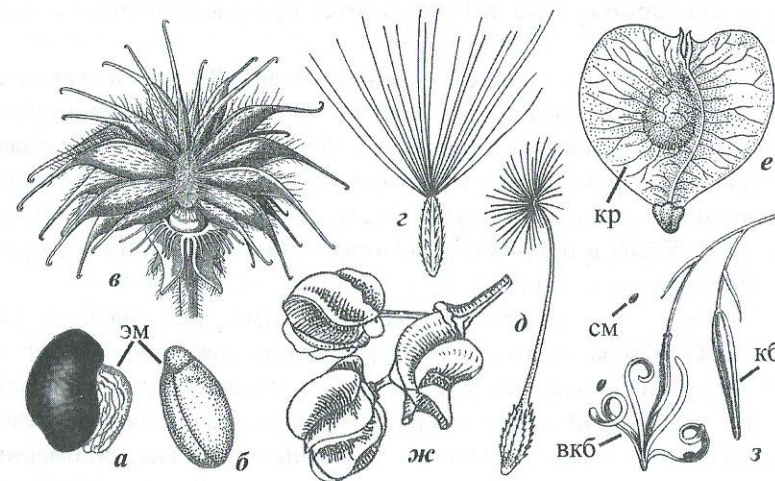


Рис. 2.62. Разнообразие плодов, отражающее разные способы диссеминации.

а, б — семена чистотела (а) и фиалки полевой (б); в — многоорешек гравилата; г, д — семянки сунепицы (г) и одувачика (д); е — крылатая семянка вяза; ж — ореховидные плоды джугуна безлистного; з — коробочки недотроги.

эм — элайосомы, кр — крыло, кб — коробочка, вкб — вскрывшаяся коробочка, см — семя.

диаспоры длительное время парят в восходящих потоках воздуха, не опускаясь на землю (рис. 2.50, д; 2.62, г, д). В отличие от них планирующие диаспоры почти сразу же снижаются под действием силы тяжести. Дальность их полёта может увеличиваться благодаря крыловидным придаткам, задерживающим падение (рис. 2.55, а; 2.62, е). Они свойственны преимущественно высокоствольным деревьям и лианам.

Диаспоры перемещаются под воздействием ветра не только по воздуху, но и по поверхности почвы. В последнем случае они имеют форму шара (рис. 2.52, г) либо несут крыловидные выросты, расположенные таким образом, что при любом положении плода воздушный поток подхватит его (рис. 2.62, ж), и др.

Баллистохория — разбрасывание диаспор растениями, раскачиваемыми под воздействием ветра или животных. Их отличают упругие и пружинистые стебли, цветоносы и цветоножки. К баллистам относится, в частности мак. Его коробочки занимают вертикальное положение на верхушке растения. Они вскрываются небольшими отверсти-

ями, через которые семена выбрасываются при раскачивании стеблей (рис. 2.59, в).

Гидрохория — распространение диаспор водой. К числу их характерных особенностей относятся различные способы защиты семян от намокания и высокая плавучесть. Защита обеспечивается низкой смачиваемостью диаспор благодаря восковому налёту, водонепроницаемому эндокарпию или семенной кожуре. Плавучесть обеспечивается образованием аэренхимы в покровах диаспоры у многих растений, воздушных мешочков у осок и др.

Автохория — распространение семян самими растениями, без посредников. Оно может происходить в результате опадения диаспор под воздействием силы тяжести, а также путём активного разбрасывания семян. Разбрасывание сухих плодов происходит в результате резких движений вскрывающегося околоплодника, вызванных неравномерным сокращением его различных слоёв при высыхании. Так, например, при вскрывании типичного боба внезапное скручивание створок приводит к разбрасыванию семян (рис. 2.57, б). У некоторых древесных бобовых они разлетаются на расстояние до 15 м. Вскрывание сочных плодов с такими же последствиями может происходить в результате значительного нарастания в отдельных участках околоплодника механических напряжений, вызванных повышением осмотического давления. Оно достигает, например, у недотроги, 25 атм. Малейшее прикосновение к её коробочке приводит к разрыву околоплодника на пять створок, которые скручиваются, разбрасывая семена на расстояние до 2 м (рис. 2.62, з).

Антропохория — распространение диаспор человеком в результате хозяйственной деятельности. Люди вольно или невольно переносят диаспоры на большие расстояния. Так, целый ряд растений был перемещён через океаны с материка на материк. Это происходило прежде всего при перевозках зерна, хлопка, шерсти. Подобным образом из Европы в Америку были завезены бодяк и овсюг, а в Европу — агрессивный сорняк амброзия. Важную роль в расселении заносных растений на континентах играет железнодорожный транспорт. Об этом свидетельствуют их многочисленные находки на железнодорожных насыпях. Диаспоры ряда растений трудно отличимы от диаспор той или иной культуры (овсюга и овса, щетинника сизого и проса и др.). Такие виды регулярно засоряют посевы. Наконец, множество используемых человеком растений выращивается вдали от их исторической родины.

Строение плодов отличается значительным постоянством в пределах вида. Вместе с тем примерно в 30 семействах обнаружены виды,

которым свойственна *гетерокарпия* — образование особью различных плодов. Различия могут касаться размеров, массы, формы, способов диссеминации, глубины покоя, жизнеспособности семян и др. Так, виды диморфотеки производят клиновидные и снабжённые крыловидными выростами семянки (рис. 2.63). Первые опадают возле материнского растения. Вторые разносятся ветром. Проращивание семян некоторых гетерокарпных растений показало, что опадающие семена могут отличаться от разносимых более длительным глубоким покоем. Как результат, одни из них участвуют в расселении вида, другие пополняют почвенный банк семян возле материнских особей.

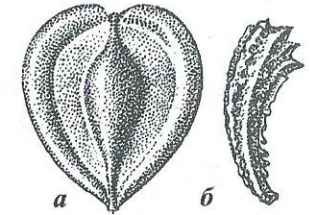


Рис. 2.63. Крылатая (а) и клиновидная (б) семянки диморфотеки.

2.2.5. СОЦВЕТИЯ

У большинства растений цветки собраны в соцветия. *Соцветие* — система побегов, несущих цветки. Соцветия многообразны. Существуют разные подходы для их описания и классификации. Среди наиболее часто используемых для этих целей признаков: тип нарастания осей соцветия, степень его разветвлённости, строение главной оси, наличие или отсутствие цветоножек, морфология кроющих листьев и др.

В зависимости от степени разветвлённости различают простые и сложные соцветия. *Простые* составлены осями двух порядков, *сложные* — осями трёх и большего числа порядков. Соответственно в простом соцветии главная ось несёт отдельные цветки, а в сложном — боковые, или парциальные соцветия (соцветие) (рис. 2.64, 2.65).

По характеру нарастания осей соцветия делятся на моноподиальные, симподиальные и смешанные.

У *моноподиальных* соцветий, называемых также *рацемозными* (от лат. *racetus* — кисть, гроздь) и *ботрическими* (от греч. *botris* — кисть), каждая ось нарастает в результате деятельности одной апикальной меристемы (моноподиально). Цветки в них распускаются акропетально: первым на оси соцветия распускается самый нижний цветок, последним — самый верхний (рис. 2.64, нижний ряд). Если ось соцветия сильно укорочена и уплощена, как у сложноцветных, распускание цветков происходит центростремительно, от периферии к центру. К числу моноподиальных простых соцветий относятся: кисть, щиток, колос,

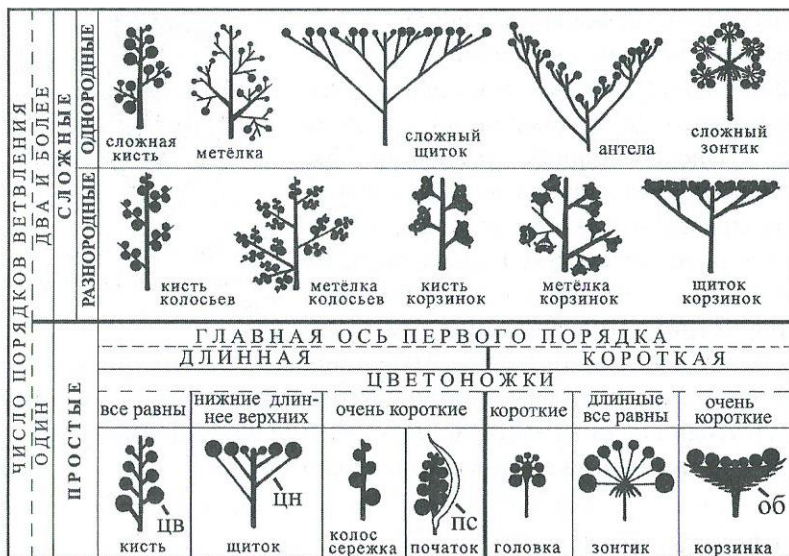


Рис. 2.64. Моноподиальные соцветия.

цв — цветок, цн — цветоножка, пл — подсоцветный лист, об — листочки обёртки.

сережка, початок, головка, зонтик, корзинка. Они различаются прежде всего по строению главной оси соцветия и степени развития цветоножек (рис. 2.64, нижний ряд). Основываясь на этих признаках, можно дать, например, следующее определение *кисти* — это моноподиальное простое соцветие с удлинённой главной осью, на которой располагаются цветки, имеющие хорошо развитые цветоножки приблизительно одинаковой длины (иван-чай); или *головке* — моноподиальное простое соцветие, с укороченной главной осью, на которой располагаются цветки, имеющие короткие цветоножки (клевер). В некоторых случаях используются дополнительные признаки. Так, у *сережки* (тополь), в отличие от *колоса* (подорожник), ось соцветия повисающая; у *корзинки* — уплощённая блюдцеобразная или конусовидная, с обёрткой, составленной прицветными листьями верховой формации (одуванчик, василёк); у *початка* — удлинённая и утолщённая, обычно с крупным и нередко ярко окрашенным подсоцветным листом, или покрывалом (аронниковые).

Сложное соцветие, главное и парциальные соцветия которого относятся к одному типу простых соцветий, называется *однородным*

(рис. 2.64, верхний ряд). Среди моноподиальных соцветий таковы *сложная кисть* (кисть кистей) — сложное однородное соцветие, в котором простым соцветием является кисть (спирея иволистная); *сложный щиток* образован щитками (рябина); *сложный зонтик* составлен зонтиками (зонтичные); *метёлка* — соцветие, представляющее собой производное сложной кисти, имеющее по сравнению с ней более обильное ветвление парциальных соцветий, интенсивность которого снижается в акропетальном направлении (рябинник рябиннолистный). К данной группе соцветий относится также *антела*, отличающаяся от щитка воронковидной формой, обусловленной тем, что оси нижних парциальных соцветий обгоняют в своем росте оси верхних соцветий, а те — главную ось (лабазник обыкновенный).

Сложное соцветие, главное и парциальные соцветия которого относятся к разным типам простых соцветий, называется *разнородным*. Примерами разнородных моноподиальных соцветий могут служить кисть колосьев, метёлка колосьев, кисть корзинок, метёлка корзинок, щиток корзинок (рис. 2.64, средний ряд).

У *симподиальных*, или *цимозных* (от греч. *кита* — волна) соцветий оси нарастают симподиально и являются составными, возникающими в результате деятельности сменяющих друг друга апикальных меристем. Цветки в них распускаются базипетально. Различают три ос-

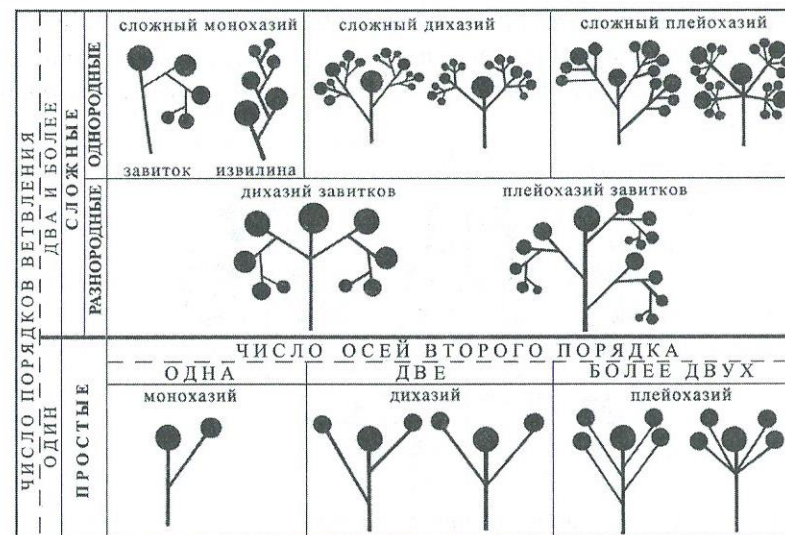


Рис. 2.65. Симподиальные соцветия.

новных типа симподиальных простых соцветий: монохазий, дихазий, плейохазий (рис. 2.65, нижний ряд). *Монохазий* (от греч. *monos* — один и *chasis* — разделение) — двухцветковое соцветие, в котором один цветок завершает главную ось, второй — боковую (купальница европейская). *Дихазий* состоит из трёх цветков — одного терминального и двух боковых (гравилат). При этом боковые цветки могут располагаться как по одиночке, так и супротивно. В плейохазии (от греч. *pleion* — более многочисленный, *bólyshiy* и *chasis*) под цветком, завершающим главную ось соцветия, располагаются три и более боковых цветков (герань зональная, сусак).

Наряду с простыми, как и в случае моноподиальных соцветий, выделяют сложные однородные и разнородные симподиальные соцветия. Однородные соцветия: сложный монохазий (завиток, извилиная), сложный дихазий и сложный плейохазий (рис. 2.65, верхний ряд). В *завитке* оси возрастающих порядков ветвления направлены в одну сторону (незабудка), в *извилине* — попеременно меняют направление (гладиолус). В *сложном дихазии* парциальными соцветиями являются дихазии (звездчатка), в *сложном плейохазии* — плейохазии (некоторые розоцветные и лютиковые). Примерами симподиальных сложных разнородных соцветий служат дихазий завитков и плейохазий завитков (рис. 2.65, средний ряд).

В *смешанных* соцветиях сочетаются разные способы нарастания главной и боковых осей (рис. 2.66). Подобным образом устроена, например, серёжка дихазиев берёзы. Смешанные сложные соцветия, в которых главная ось нарастает моноподиально, а оси парциальных

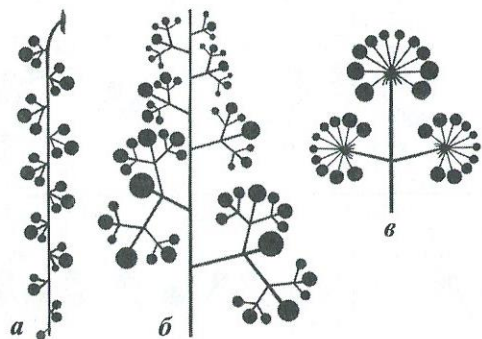


Рис. 2.66. Смешанные соцветия.

а — серёжка дихазиев, б — кисть сложных дихазиев, в — дихазий зонтиков.

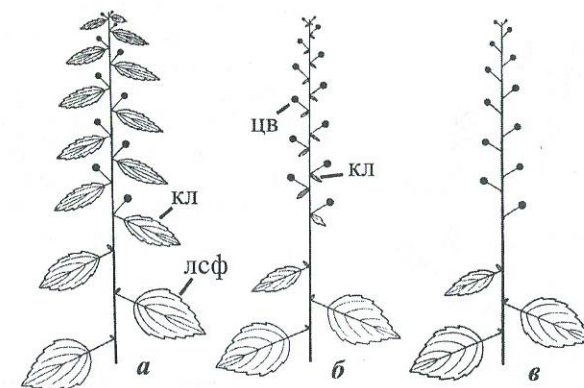


Рис. 2.67. Фрондозное (а), брактеозное (б) и эбрактеозное (в) соцветия.

Листья: кл — кроющие, лсф — срединной формации; цв — цветок.

соцветий симподиально, объединены под общим названием *тирсы* (тирсоидные соцветия) (рис. 2.66, а, б). Возможна и иная ситуация, при которой главная ось нарастает симподиально, а боковые — моноподиально, в частности монохазий, дихазий и плейохазий зонтиков (элеутерококк, виды плюща) (рис. 2.66, в).

При характеристике соцветий используются, как отмечалось выше, и другие признаки, детализирующие их описание. Так, в зависимости от наличия и строения кроющих, или прицветных листьев различают фрондозные, брактеозные и эбрактеозные соцветия (рис. 2.67). Во фрондозных соцветиях кроющие листья сходны с типичными листьями срединной формации. В брактеозных соцветиях они представляют собой чешуевидные листья верховой формации, называемые брактейми. В случае эбрактеозных соцветий кроющие листья полностью редуцированы. Кисть, например, может быть фрондозной (купена лекарственная), брактеозной (ландыш) и эбрактеозной (пастушья сумка).

Соцветия — элементы побеговой системы растения. Более того, то, что оценивается как отдельное соцветие, в действительности нередко бывает частью разветвлённого годичного побега (рис. 2.68). В пределах такого побега выделяется несколько зон. Рассмотрим общие принципы его структурной организации на примере многолетнего травянистого растения. Базальные метамеры побега составляют зону возобновления.

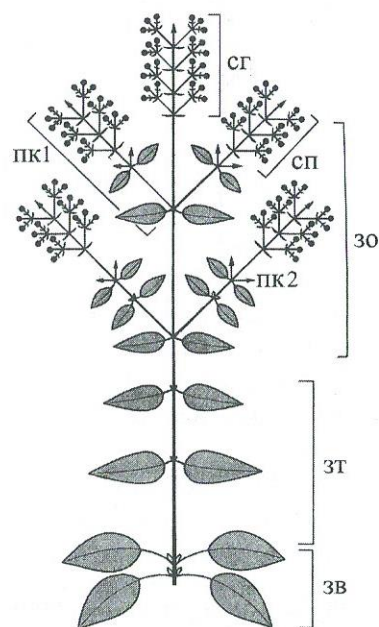


Рис. 2.68. Схема строения объединённого соцветия на побеге возобновления многолетнего травянистого растения.

Зоны побега: зв — возобновления, зт — торможения, зо — обогащения. Соцветия: сг — главной оси, сп — паракладия. Паракладии: пк1 — первого порядка, пк2 — второго порядка.

Их отличительной чертой является наличие полноценных пазушных почек, которые после завершения своего формирования находятся в состоянии покоя. Выше располагается зона *торможения*. Пазушные почки её метамеров не развиты и не образуют боковых побегов. Далее следует зона *обогащения*, характерная особенностью

которой состоит в наличии силлептически развивающихся боковых побегов — *паракладиев*, или *побегов повторения*. Они также могут ветвиться, образуя паракладии более высоких порядков. Имея зоны торможения и обогащения, паракладии в той или иной мере повторяют структурную организацию главного побега. Оси главного побега и паракладиев завершаются соцветиями, или флоральными единицами. Совокупность соцветий разветвлённого побега получила название *синфлоресценции*, или *объединённого соцветия*.

Зона торможения — это условная граница между вегетативной и цветonoсной частями разветвлённого побега. К концу вегетационного сезона, после цветения и плодоношения, его цветonoсная часть отмирает. Сохраняется базальная зона возобновления, которая становится многолетней. Из её пазушных почек в следующий вегетационный сезон вырастут новые разветвлённые годичные побеги, стебли которых будут заканчиваться соцветиями.

Структурное разнообразие годичных цветonoстых побегов основывается на степени развития отдельных зон, варьировании числа паракладиев и порядков их ветвления, строении флоральных единиц. Так,

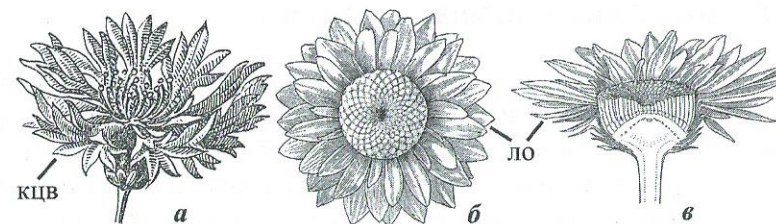


Рис. 2.69. Антодии василька синего (а) и гелиптерума розового (б, в). а, б — внешний вид корзинок; в — продольный срез соцветия. кцв — краевой цветок, ло — листочки обёртки.

например, у однолетних травянистых растений, в отличие от только что рассмотренного многолетнего, отсутствуют зоны возобновления; флоральные единицы могут быть представлены разными типами соцветий или даже одиночными цветками и др.

Успешность опыления и диссеминации у значительного числа растений напрямую связана с тем, что их цветки, а затем и плоды собраны в более или менее компактные группы. Они часто вынесены на периферию растений, где более заметны для опылителей, которые, садясь на них, неизбежно посещают за одно и то же время большее число цветков, чем если бы те были расположены по одиночке; на вынесенные или распускающиеся до появления листьев соцветия анемофильных растений без помех попадает принесённая ветром пыльца и т.д. Объединение цветков в группы создало предпосылки к их дифференциации по строению и функциям, способствовало появлению гетерокарпии. Например, в соцветиях ряда энтомофильных растений цветки дифференцированы на мало приметные фертильные и нередко стерильные краевые, привлекающие опылителей (калина обыкновенная, васильки, нивяник обыкновенный) (рис. 2.69, а). Такие соцветия, напоминающие внешне отдельные цветки, получили название *антодиев* (от греч. *anthos* — цветок). Они могут насчитывать десятки и сотни фертильных цветков. Функции венчика в антодиях нередко выполняют и другие структуры, в частности листочки обёртки (рис. 2.69, б, в). В соцветии возможна также дифференциация цветков по производимым плодам. Например, упомянутые выше клиновидные семянки диморфотеки образуются в ложноязычковых краевых цветках соцветия, а крылатые — в его срединных трубчатых. Польза от объединения плодов состоит в том, что они более заметны для питающихся ими животных, их проще собирать, особенно при мелких размерах плодов и т.д.

2.2.6. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

Онтогенез — индивидуальное развитие особи, вся совокупность её преобразований от зарождения до конца жизни. В ходе онтогенеза растение проходит несколько возрастных периодов: эмбриональный, латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный. Некоторые периоды, в свою очередь, также состоят из этапов — возрастных состояний. Каждый из них характеризуется специфическим набором морфолого-анатомических, а также физиологических характеристик и отражает биологический возраст особи. Последний, как известно, далеко не всегда совпадает с абсолютным (календарным) возрастом. Так, например, растения, посаженные в одно и то же время, могут резко различаться по срокам наступления первого цветения, последнего плодоношения, отмирания. Эта неодновременность зависит как от их генетических различий, так и от влияния внешних условий. Несмотря на неё, все особи проходят одни и те же возрастные периоды и состояния.

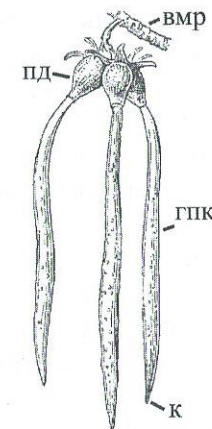
Эмбриональный период длится от момента возникновения зиготы до завершения формирования зародыша (см. с. 76–80).

Латентный период (от лат. *latens* — скрытый, невидимый) — период покоя семян. Продолжительность покоя варьирует у покрытосеменных растений в широких пределах. У части видов семена прорастают сразу после попадания в подходящие условия и без них быстро теряют всхожесть. Такие семена свойственны, в частности, тополям. Представители этого рода обладают способностью заселять вновь образующиеся субстраты. Значительное число его видов произрастает на речном аллювии, где они становятся пионерами облесения пойм. Успешное прорастание семян происходит на влажном, хорошо освещённом субстрате после спада паводковых вод. В связи с этим у тополей выработались различные приспособления для сохранения полноценных семян к концу паводка. Отмечается растянутость сроков их созревания, а также наличие на поверхности воды плавающих проросших семян, которые укореняются, попав на отмели. В ряде случаев обнаруживается корреляция между временем созревания семян и спадом паводка, обнажением пригодных для заселения субстратов. Семена прорастают обычно в первые сутки после попадания на субстрат.

Ещё «раньше» прорастают семена у живородящих растений мангровы — видов авиценнии и ризофоры (рис. 2.70). *Живорождение* — прорастание семян в ещё незрелых плодах, находящихся на материнском растении. Зародыш пробивает при этом стенку плода. У ризофоры

Рис. 2.70. Плоды ризофоры с развивающимися из них проростками.

пд — плод, ввр — ветка материнского растения, гпк — гипокотиль, к — корень.



проростки остаются на дереве 30–39 недель и могут достигать в длину по разным данным до 50–70 см и даже 1 м. Обрываясь, они втыкаются корнем в грунт, благодаря чему не уносятся отливом. Если же такое происходит, проростки способны сохранять жизнеспособность в течение года, что даёт им шанс закрепиться в каком-то ином месте.

Представители названных родов являются пионерными растениями и активно участвуют в увеличении площади суши, способствуя сохранению песка, ила и других отложений, задерживая их своими корнями. По мере поднятия уровня почвы растения мангровы всё дальше продвигаются в сторону моря.

В целом быстрое прорастание семян в большей мере свойственно представителям флоры влажных тропиков, а в умеренном климате — растениям, цветущим ранней весной. Из созревающих в начале лета семян последних к осени успевают развиваться способные к перезимовке особи.

У подавляющего же числа растений, прежде всего обитателей стран сезонного климата, созревшие семена проходят состояние покоя. К этому моменту они уже существенно обезвожены, объём потерянной при этом воды может достигать 90%. Различают *вынужденный* и *физиологический* покой. Первый обусловлен отсутствием необходимых для их прорастания условий внешней среды, в частности определённых влажности и температуры. Второй определяется физиологическим состоянием зародыша, а также особенностями семенной кожуры: наличием в ней ингибиторов роста, её твёрдостью, непроницаемостью для воды и газов. Прорастания таких семян не происходит даже при их попадании в благоприятные условия. Ему обязательно предшествует вымывание из кожуры ингибиторов, нарушение её целостности в результате внешних воздействий, в частности резких перепадов температуры, перегнивания и др. В ряде случаев покой обусловлен недоразвитием зародыша в зрелом семени. Способность к прорастанию достигается после

доразвития зародыша за счёт запасных веществ эндосперма (лимонник китайский, женьшень, борщевик).

Наличие покоя позволяет зародышам спорофитов пережить неблагоприятный для вегетации период. Кроме этого, в почве накапливается запас семян. Нередко они сохраняют свою жизнеспособность в течение десятилетий, обеспечивая семенное возобновление вида даже после периодов, когда взрослые растения по тем или иным причинам погибли или не происходило их цветения и плодоношения.

Долговечность семян, как свидетельствуют некоторые данные литературы, может быть чрезвычайно большой. Так, удалось вырастить цветущие растения из семян лотоса, пролежавших в торфяном болоте близ Токио на глубине 5,5 м приблизительно 2000 лет (данные радиоизотопного анализа). В отложениях ила позднего плейстоцена на территории Юкона были обнаружены ходы грызунов с собранными ими семенами люпина арктического, которые находились там порядка 15 тыс. лет. Из них развились нормальные растения. Указываемый максимальный период сохранения семенами жизнеспособности — 50 тыс. лет. Это были семена лотоса, обнаруженные в плейстоценовых отложениях пустыни Гоби.

Прегенеративный (от лат. *prae* — до, перед и *genero* — рождаю, произвожу), или **виргинильный** (от лат. *virginitas* — девственность) период онтогенеза длится от прорастания семени до первого цветения. В нём выделяют следующие возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное.

Проросток — возрастное состояние, продолжающееся от начала прорастания до образования первого настоящего листа. Растения в этом состоянии имеют семядоли (рис. 2.71, а). Им свойствен смешанный тип питания — за счёт запасных веществ семени и фотосинтеза.

При прорастании семян происходит их набухание, обусловленное поглощением воды; возрастает метаболическая активность и мобилизуются запасные вещества, которые переводятся в подвижную и легко усваиваемую форму, используемую зародышем на рост и развитие. В случае отложения запасных веществ вне зародыша основную гаустриальную функцию выполняют семядоли. Первым через разрывы в семенной коже или микропиларное отверстие из семени обычно появляется зародышевый корешок, закрепляющий растение в почве и поглощающий из неё воду и растворённые в ней минеральные вещества.

Различают надземный и подземный типы прорастания. Первый из них свойствен прежде всего семенам, запасные вещества в которых от-

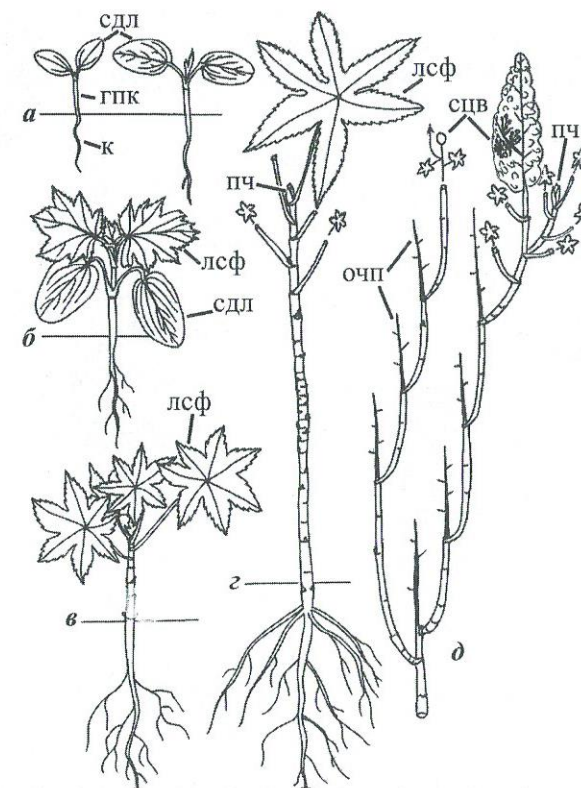


Рис. 2.71. Разновозрастные растения клеверины обыкновенной.

а — проростки; б–д — ювенильное (б), имматурное (в), виргинильное (г), генеративное (д) растения.

к — корень, гпк — гипокотиль, сдл — семядоли, лсф — листья срединной формации, сцв — соцветия, пч — почки, очп — отмершие после цветения и плодоношения части побегов.

кладываются вне семядолей (рис. 2.72, а). Клетки последних сохраняют меристематическую активность и при прорастании активно делятся. Происходит рост семядолей, который скоррелирован с удлинением *гипокотилия* (от греч. *huro* — под, вниз и *kotyle* — доля), или *подсемядольного колена* — участка стебля между узлом семядолей и зоной перехода стебля в корешок, так называемой *корневой шейкой*. В результате семядоли выносятся на поверхность почвы, зеленеют и становятся первыми

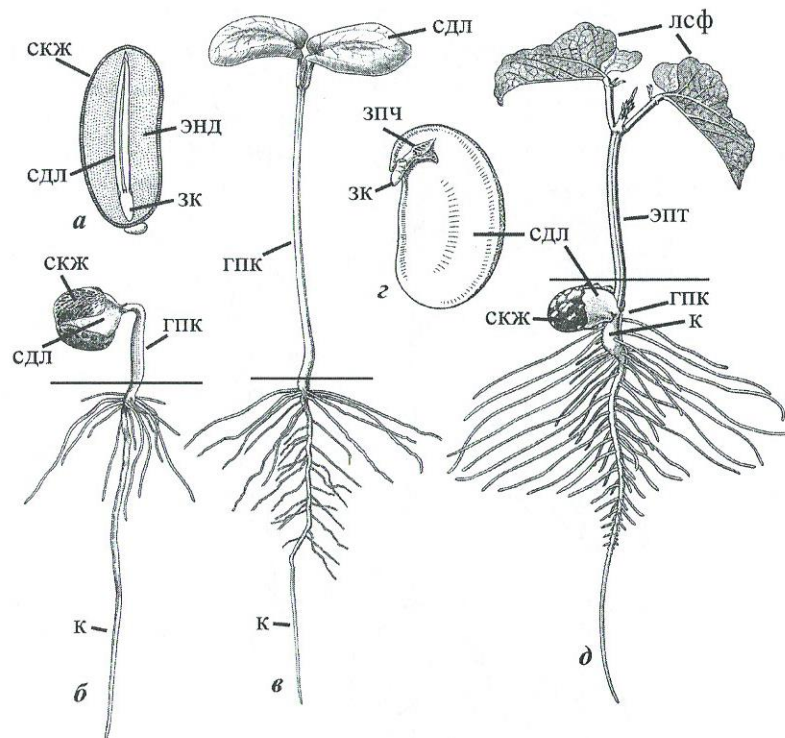


Рис. 2.72. Надземное (а-в) и подземное (г-д) прорастание двудольных растений.

а-в — клевер обыкновенный; г, д — фасоль многоцветковая.

скж — семенная кожура, сдл — семядоли, лсф — листья срединной формации, эпт — эпикотиль, гпк — гипокотиль, к — корень, зк — зародышевый корешок, зпч — зародышевая почка, энд — эндосперм.

фотосинтезирующими органами проростка (рис. 2.72, б, в). Существует положительная связь между продолжительностью роста семядолей и удлинением гипокотилия. Так, он очень длинный у гречихи, семядоли которой растут в течение месяца.

Подземное прорастание типично для семян, запасные вещества которых накапливаются в массивных семядолях (рис. 2.72, г). Специализация на запасание приводит к утрате их клетками меристематичности, способности этих органов к росту. Поскольку удлинение гипокотилия скоррелировано прежде всего с ростом семядолей, он остаётся коротким и семядоли не выносятся из почвы. Зато, в отличие от

семян с надземным прорастанием, этим семенам зачастую свойственна более сформированная зародышевая почка (рис. 2.72, а, г). Первый лист развивающегося из неё побега в типичном случае выносится на поверхность в результате удлинения эпикотилия (от греч. *epi* — на, над, сверх и *kotyle*), или надсемядольного колена — междоузлия первого листа (рис. 2.72, д). Нередко при прорастании происходит растяжение междоузлий нескольких метамеров.

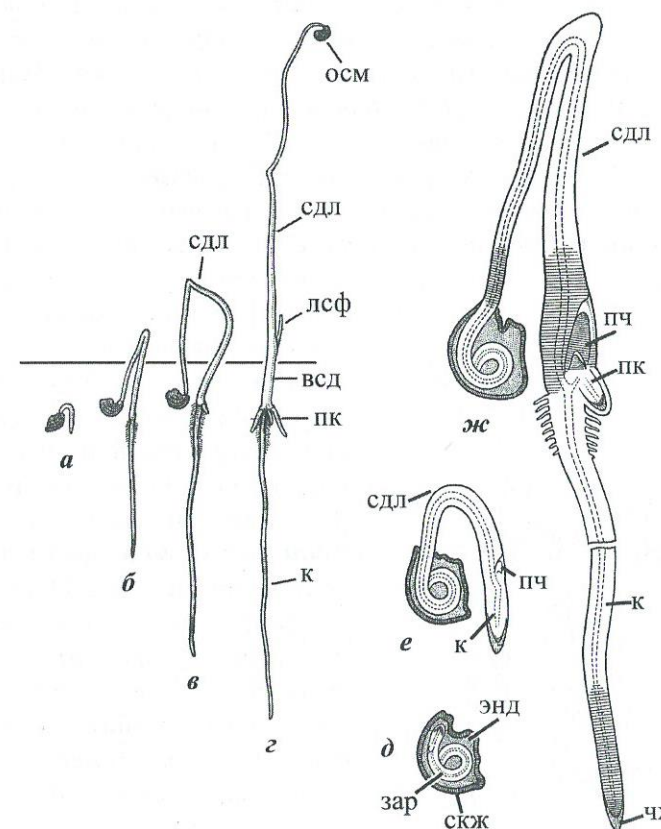


Рис. 2.73. Надземное прорастание лука репчатого.

а-г — стадии прорастания; д-ж — продольные срезы семени (д) и развивающегося из него проростка (е, ж).

сдл — семядоли, осм — остатки семенной кожуры и эндосперма, пч — почка, пк — придаточные корни, к — корень, чх — корневого чехлик, скж — семенная кожура, зар — зародыш, энд — эндосперм, всд — влагалищные семядоли, лсф — лист срединной формации.

Оба типа прорастания встречаются как у двудольных, так и у однодольных растений, но происходят они в этих группах растений по-разному. Важную роль в процессах прорастания семян большого числа однодольных растений играет интеркалярный рост семядолей и листьев. Так, у лука репчатого, для которого характерен надземный тип прорастания, семядоля выносятся из почвы в результате её интеркалярного роста, а не удлинения гипокотилия (рис. 2.73, а-г). При этом кончик семядоли долгое время остаётся внутри эндосперма, получая из него необходимые для развития проростка питательные вещества (рис. 2.73, д-ж). Остатки семенной кожуры и эндосперма сбрасываются после выхода семядоли из почвы. В свою очередь, у злаков, обладающих подземным прорастанием, семядоля (щиток) специализирована на выполнение гаустриальной функции и остаётся над землёй (см. с. 79–80). Интеркалярный рост у их проростков претерпевает coleoptиль и находящиеся под его защитой листья. После появления coleoptиля из почвы листья прорастают через отверстие на его верхушке (рис. 2.74).

Ювенильным особям (от лат. *juvenilis* — юный, молодой) свойственна простота организации, в частности у них нередко отсутствует ветвление. Листья ювенильных растений отличаются от листьев более взрослых растений размерами (они мельче) и формой. Кроме этого, у них часто сохраняются семядоли (рис. 2.71, б).

Имматурные особи (от лат. *immaturus* — незрелый) демонстрируют переходные от ювенильных к взрослым растениям черты строения. У них, к примеру, меняется форма листьев (рис. 2.71, в).

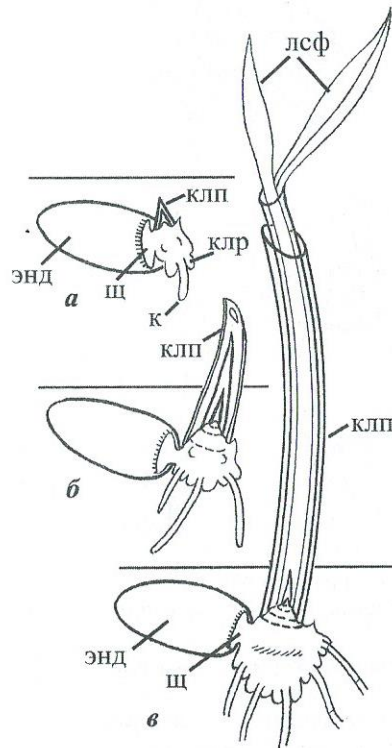


Рис. 2.74. Подземное прорастание злака.

а-в — стадии прорастания.
энд — эндосперм, щ — щиток, клп — coleoptиль, клр — coleoptиль, к — корень, лсф — листья срединной формации.

Виргинильные, или *взрословегетативные* особи обладают основными признаками взрослых растений. Они имеют сходный с последними облик, такие же вегетативные побеги, листья, корневую систему. Отличает их отсутствие генеративных органов (рис. 2.71, г).

Генеративный период продолжается от первого до последнего цветения (рис. 2.71, д). Находящиеся в нём растения проходят три возрастных состояния.

Молодые генеративные, или *раннегенеративные* особи выделяются преобладанием процессов новообразования (нарастания побегов и корней, дифференциации новых тканей) над процессами отмирания, обусловленными отмиранием отплодоносивших генеративных побегов, а также старовозрастных частей растений.

Зрелые, или *средневозрастные генеративные* особи обладают максимальной семенной продуктивностью. Процессы отмирания и нарастания у них уравновешены.

Старые генеративные, или *позднегенеративные* особи характеризуются снижением активности побего- и корнеобразования, ослаблением генеративной функции. Процессы отмирания преобладают у них над процессами новообразования.

Сенильный (от лат. *senilis* — старческий), или *старческий*, *постгенеративный* период продолжается от потери особью способности к цветению (последнего цветения) до её отмирания.

Части развивающегося растения связаны между собой разнообразными корреляциями (от лат. *correlatio* — соотношение, связь). Они осуществляются путём гормональной индукции, распределения пластических веществ и клеточного материала, механических взаимодействий. В ряде случаев корреляции помогают понять причины происходящих возрастных изменений. Наиболее полно онтогенетические корреляции были изучены у однолетних травянистых двудольных растений. Некоторых из них мы уже коснулись. Приведём ещё несколько примеров.

Согласованный интенсивный рост семядолей, гипокотилия и главного корня коррелирует при надземном прорастании с медленным органогенезом терминальной почки проростка. В свою очередь, переход почки к активному органогенезу сопровождается интенсивным заложением и ростом боковых и придаточных корней. При такой последовательности событий снижается конкуренция между семядолями и листьями срединной формации за пластические вещества эндосперма; обеспечивается одновременное увеличение ассимиляционной поверх-

ности листьев проростка и всасывающей поверхности его корневой системы.

Возрастные изменения листьев — увеличение их размеров и усложнение формы при переходе растений из ювенильного в имматурное и виргинильное возрастное состояние в значительной мере определяются корреляциями между величиной апикальной меристемы и закладывающихся в ней листовых бугорков. Чем меньше меристема, тем меньше клеточного материала расходуется на образование листового зачатка, он мельче, медленнее растёт и не достигает, вырастая, обычных размеров. Минимальный объём и слабая дифференциация зон свойственны апикальной меристеме проростков, которые имеют наиболее мелкие и «простые» листья. У имматурных и виргинильных растений происходит увеличение апекса и становление его типичной зональности, образование более крупных листьев.

Отток пластических веществ к формирующимся плодам и изменение баланса фитогормонов коррелируют с подавлением роста и отмиранием пазушных почек. При изучении разных видов однолетников было обнаружено, что отмирать могут все вегетативные почки растения. Показательны результаты опытов с многолетниками, в которых удаление цветочных почек стимулировало образование пазушных побегов.

Ведущая индуктивная роль при образовании проводящих тканей и камбия, а также в стимуляции его активности принадлежит закладывающимся и растущим листьям, от которых в зоны гистогенеза поступает ауксин. Во время плодоношения, когда вегетативный рост подавлен, гистологические изменения носят совершенно иной характер. Они выражаются в затухании работы камбия и его исчезновении, прекращении функционирования значительной части флоэмы, которая не возобновляется и др. Отмирание побегов идёт в направлении от генеративной сферы к их основаниям. Наиболее быстрое завершение онтогенеза свойственно видам, у которых из-за образования одиночного терминального цветка полностью прекращается вегетативный органогенез верхушки, отсутствуют жизнеспособные вегетативные пазушные почки и развивающиеся из них побеги, а рост листьев сравнительно не продолжителен.

Корреляции отражают целостность растительного организма. Они обеспечивают взаимосвязь его частей, оптимальное сочетание различных морфогенетических процессов. Одни из этих процессов синхронизированы, другие, напротив, разнесены во времени. К первым относится, в частности, развитие структур, совместно участвующих

в выполнении какой-либо функции, ко вторым — развитие структур, конкурирующих при своём образовании за пластические вещества.

Заключая раздел о семенном размножении покрытосеменных растений, отметим наиболее характерные черты репродуктивной сферы, отличающие их от голосеменных.

Во-первых, семезачатки покрытосеменных помещены в более или менее замкнутую полость — завязь, возникновение которой имело важное адаптивное значение. Завязь представляет собой влажную камеру, что в значительной степени снижает зависимость семезачатков и развивающихся из них семян от «сухости» воздуха. Кроме этого, стенка завязи предохраняет семезачатки от повреждения опылителями. Её появление способствовало экономии строительного материала, расходуемого на защиту отдельно взятого семезачатка и могло создать предпосылки к уменьшению размеров семезачатков и увеличению их числа в завязи. Наконец, из завязи развивается плод, сыгравший важную роль в становлении разных способов диссеминации. Наличие завязи дало название этим растениям — «покрытосеменные», Angiospermae (от греч. *angeion* — сосуд, вместилище, *sperma* — семя). Оно введено в обращение Дж. Линдли в 1830 г.

Во вторых, пыльца попадает при опылении не на микропиле, а на рыльце пестика. Возникновение специализированной рыльцевой поверхности имело большое значение для эволюции механизмов опыления, в частности становления самонесовместимости.

В третьих, гаметофиты покрытосеменных растений максимально редуцированы и лишены гаметангиев. Они развиваются в результате очень небольшого числа митотических делений с максимальной экономией пластических веществ и обычно за короткий промежуток времени.

В четвёртых, у покрытосеменных растений имеет место двойное оплодотворение. Его результатом является возникновение зиготы и имеющего, как правило, повышенную пloidность клеток вторичного эндосперма, представляющего собой специализированную запасную ткань, которая используется развивающимся зародышем. В типичном случае эндосперм образуется вслед за оплодотворением. Последнее имеет важное биологическое значение, поскольку исключает напрасное расходование пластических веществ на образование запасной ткани.

Использовать термин *цветок* исключительно в отношении покрытосеменных предложили А. Арбер и Дж. Паркин в 1907 г. Тем не менее

цветком нередко называют стробилы голосеменных. Некоторые авторы писали о цветке у несеманных растений. Разнотения в использовании данного термина в значительной мере связаны с его разной трактовкой. Так, под цветком понимали побег с укороченным стеблем, несущим спорофиллы, что вполне приложимо к споровым растениям, например, их стробилам (см. рис. 1.6, д, ж). У ряда папоротников фертильные вайи, занимающие верхнюю часть побега, прикрыты ниже расположенными стерильными вайями. Такие группировки вай также называли цветками. Однако в собраниях спорофиллов споровых растений происходят только процессы спорогенеза (см. с. 46), что отличает их от семенных. В свою очередь, от стробилос голосеменных растений цветок отличается прежде всего наличием гинецея, плодolistики (плодolistик) которого образуют полуку завязь и рыльце, речь о которых шла выше.

Цветок относится к числу основных органов покрытосеменного растения. Его становление сочетало преобразование спорофиллов и появление отчасти на их основе, отчасти на основе вегетативных листьев околоцветника. Эволюция частей цветка носила сопряжённый характер и была тесно связана с его специализацией к тому или иному способу опыления.

Глава 3

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Характерной чертой растений является способность к *регенерации* — восстановлению утраченных или повреждённых органов и тканей, а также целого растения из отдельной части. Она обеспечивает устойчивость этих организмов, ведущих прикреплённый образ жизни, к разного рода повреждениям людьми, животными, болезнетворными микроорганизмами и грибами, абиотическими факторами; способствует сохранению популяций в критических условиях. Растения обладают рядом структурных особенностей, обеспечивающих регенерацию. Так, побеговые системы семенных растений несут многочисленные почки регулярного возобновления и спящие почки. Их накоплению благоприятствует заложение у ряда видов растений сериальных и коллатеральных почек. Во-вторых, у сосудистых растений на стеблях, корнях и листьях могут образовываться придаточные почки и корни. Перечень тканей и клеточных комплексов, в которых они закладываются, очень широк: перикцикл, камбий, межпучковая паренхима, радиальные лучи, эпидерма и др. (рис. 3.1). Способность к образованию придаточных почек и корней неразрывно связана с тем, что дифференциация растительных клеток, как правило, не ведёт к утрате их генетических потенций. Они остаются *тотипотентными*, т.е. способными реализовать генетическую информацию, обеспечивающую их иную дифференциацию, а также развитие до целого организма.

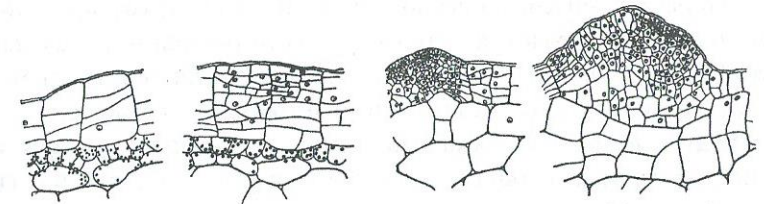


Рис. 3.1. Стадии развития придаточной почки из клеток эпидермы листа сенполии.

Кроме того, у растений сложилась система корреляций, регулирующих их регенерацию. Показательно в этом отношении изменение роста клеточных культур в зависимости от соотношения в них ауксина и цитокинина. Сдвиг соотношения концентраций фитогормонов в культуре тканей в сторону ауксина приводит к образованию корней, сдвиг в сторону цитокинина — к образованию побегов. Необходимо учесть, что преимущественный синтез ауксинов происходит в верхушках побегов и растущих листьях, а синтез цитокининов — в верхушках корней. Поэтому недостаток в системе ауксинов стимулирует образование побегов, недостаток цитокининов — образование корней. Регенерации благоприятствует также сохранение в эволюции относительно слабой интеграции растительного организма в целом.

Итак, восстановление утраченных органов контролируется балансом фитогормонов и приводит в результате активизации меристематической активности к образованию замещающих органов, восстановлению исходного целого. О надёжности регенерации свидетельствуют трудности, с которыми приходится сталкиваться при избавлении от сорняков.

Структурные основы регенерации создали предпосылки для становления вегетативного размножения, возникновения его специализированных форм. Под *вегетативным размножением* понимают разделение растительного организма на жизнеспособные части или отделение от него частей, развивающихся в самостоятельные растения. Осуществляется вегетативное размножение может в результате разных процессов.

Партикуляция (от лат. *particula* — частица, доля) — продольное разделение растения на части (партикулы) в результате расщепления его стебля (каудекса, корневища) и корневой системы (рис. 3.2, а–г). Партикуляция свойственна прежде всего стержнекорневым многолетним травянистым растениям и полукустарничкам, обладающим каудексом (терескен, пижма, виды полыни и др.). **Каудекс** (от лат. *caudex* — ствол, пень) — многолетняя стеблевая часть растения, образованная короткими базальными участками отмирающих удлинённых цветонных побегов или укороченных осей розеточных побегов (рис. 3.2, а). Он, наряду с главным корнем, выполняет запасную функцию и несёт многочисленные почки возобновления, часть из которых находится в спящем состоянии.

Партикуляция особенно характерна для старых растений. Отмирание их ветвей вызывает в стебле и корне некроз тканей. По этим

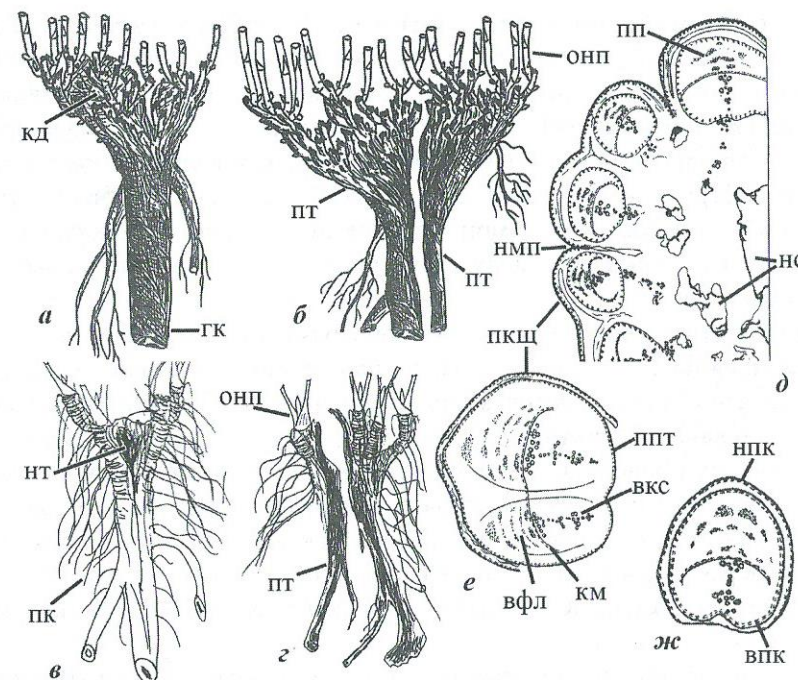


Рис. 3.2. Партикуляция.

а, б — копеечник альпийский; в, г — шлемник байкальский; д, е — аконит восточный; ж — аконит высокий.

а–г — растения до (а, в) и после (б, г) завершения партикуляции; д–ж — схемы поперечных срезов партикулирующего корневища (д), корневищной (е) и корневой (ж) партикул.

кд — каудекс; пт — партикула; онп — основания надземных побегов; пп — проводящий пучок; некротические участки: нс — в сердцевине, нмп — в межпучковой паренхиме; перидерма: пкш — корневища, ппт — корневищной партикулы, нпк — наружная корневой партикулы, впк — внутренняя корневой партикулы; вкк — вторичная ксилема; вфл — вторичная флоэма; км — камбий; пк — придаточные корни; нт — некроз тканей в каудексе и главном корне; гк — главный корень.

участкам мёртвых тканей и происходит разъединение партикул. Возникающие растения остаются в том же возрастном состоянии, что и материнская особь, т. е. старыми, утрачивающими жизнеспособность. По этой причине многие авторы не рассматривают такую партикуляцию, называя её сенильной (от лат. *senilis* — старческий), в качестве способа вегетативного размножения.

Реже партикуляция наблюдается у более молодых растений. Так, у ряда лютиковых, в частности у аконита восточного и аконита высокого, она начинается ещё до перехода растений в генеративное состояние. Названные акониты представляют собой многолетние стержнекорневые растения с укороченным эпигеогенным корневищем, имеющим пучковое строение проводящей системы (рис. 3.2, д). Осевые части этих растений покрыты перидермой с трёхлетнего возраста. В корневище она закладывается субэпидермально, в корне имеет перициклическое происхождение.

При партикуляции корневища происходит отмирание и лизис клеток сердцевин, межпучковой паренхимы и, наконец, расположенных напротив последней клеток коровой паренхимы. При его расщеплении возникают партикулы, каждая из которых включает в себя от одного до трёх проводящих пучков, сохраняющих работающий камбий (рис. 3.2, е). Все партикулы покрыты перидермой, возникшей ещё до их обособления. Её феллоген закладывался в межпучковой паренхиме, а также в расположенных по периферии пучков клетках лубяной и древесинной паренхимы. Кроме неё на партикулах сохраняется перидерма корневища (рис. 3.2, е).

Партикуляция распространяется и на базальные участки главного корня. Корневые партикулы содержат проводящие пучки и покрыты двумя слоями перидермы (рис. 3.2, ж). Феллоген внутреннего слоя закладывается в перицикле, межпучковой и расположенной по периферии ксилемы древесинной паренхиме. Наружный слой частично состоит из перидермы, покрывавшей до партикуляции главный корень, а также из смыкающейся с ней перидермы, феллоген которой закладывается в лежащих на поверхности обособляющихся партикул паренхимных клетках.

Партикуляция сопровождается постепенным отмиранием главного корня, функции которого берут на себя придаточные корни партикул.

Возникающие в результате партикуляции особи вполне жизнеспособны. Более того, у аконита восточного, растущего в условиях подвижного горного субстрата, происходит их разъединение.

Сарментация (от лат. *sarmentum* — ветка, отпрыск, ус, плеть) — разделение вегетативного тела материнского организма на укоренившиеся части или отделение от него таких частей (дочерних растений) в результате разрушения прежде связывающих их стеблей и корней.

Вегетативное размножение путём разделения материнской особи на дочерние свойственно корневищным растениям. Ветвление и нараста-

ние корневищ сопровождается отмиранием и разрушением их старых участков. Когда разрушение достигает мест ветвления, число особей увеличивается (рис. 3.3, а).

Отделение от материнского растения отдельных жизнеспособных частей происходит при размножении *отводками*. Оно наблюдается, в частности, у ряда кустарников, например чёрной смородины. Некоторые ветви таких растений полегают и укореняются благодаря

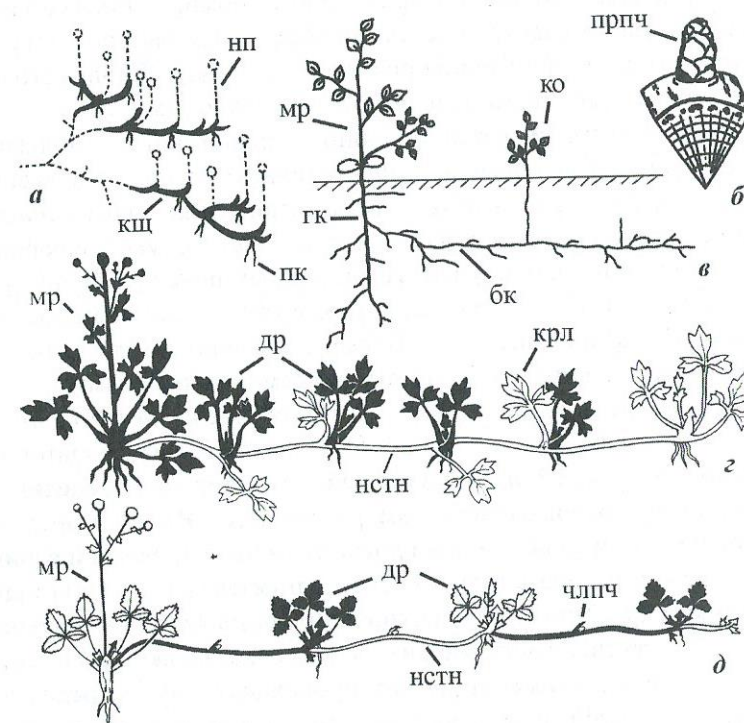


Рис. 3.3. Сарментация.

а — схема распадающегося корневища, отмёршие части которого обозначены пунктирной линией; б, в — придаточная почка на корне (б) и корневой отпрыск (в) у вишни кустарниковой; надземные столоны: г — лютика ползучего, д — земляники лесной.

нп — надземный побег; кш — корневище; корни: пак — придаточные, гк — главный, бк — боковой; мр — материнские растения; ко — корневой отпрыск; прпч — придаточная почка; крл — кроющий лист; др — дочерние растения; члпч — чешуевидный кроющий лист с пазушной почкой; нстн — надземные столоны.

образованию придаточных корней. Со временем укоренившиеся части становятся самостоятельными растениями.

У большого числа растений образуются *столоны* — видоизменённые недолговечные одно(двух)летние побеги с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными, реже, типичными зелёными листьями. Различают надземные и подземные столоны. Надземные столоны с типичными ассимилирующими листьями нередко называют *плетьми*, а с чешуевидными листьями — *усами*. Так, у лютика ползучего из пазушных почек собранных в розетку листьев развиваются удлинённые, стелющиеся по земле побеги, которые несут сформированные ассимилирующие листья. В пазухах последних образуются быстро растущие и рано укореняющиеся дочерние розетки (рис. 3.3, з). Кончик столона со временем либо даёт терминальную розетку, либо отмирает.

Усы земляники развиваются, подобно столонам лютика, из пазушных почек, но несут не обычные, а чешуевидные листья, из пазушных почек которых без периода покоя могут развиваться новые столоны. Верхушечные почки столонов дают розетки листьев, укореняющиеся с помощью придаточных корней. Из пазушных почек дочерних растений развиваются новые столоны, которые тоже заканчиваются вегетативными розетками (рис. 3.3, д). После укоренения розеток столоны разрушаются, а дочерние особи становятся самостоятельными.

Ещё один вариант сарментации — размножение *корневыми отпрысками*. В этом случае надземные побеги развиваются из придаточных почек на корнях (рис. 3.3, б, в). Со временем участок корня, соединяющий материнскую особь с отпрыском, разрушается. Размножение корневыми отпрысками свойственно и древесным (осина, белый и чёрный тополь, ольха серая, бересклет и др.), и травянистым растениям (бодяк, осот, льнянка и др.). При этом дочерние особи развиваются на материнском организме за счёт поступающих из него пластических веществ.

Вегетативное размножение может происходить путём отделения от материнской особи не молодых растений типичного для вида облика, а метаморфизированных вегетативных органов (клубней, лукович, выводковых почек и др.), содержащих зачатки новых растений. Характерной особенностью этих структур является отложение в их тканях запасных питательных веществ, которые используются на развитие новых растений.

Клубень — видоизменённый побег, стебель которого, включающий одно или несколько междоузлий, сильно утолщается в результате паренхиматизации и накапливает запасные вещества. У части видов клуб-

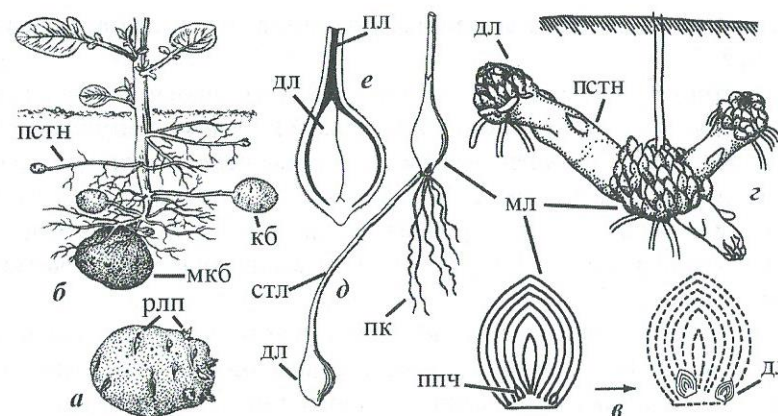


Рис. 3.4. Клубни и луковичы.

а, б — клубень (а) и нижняя часть (б) растения картофеля; в — схема образования у лука репчатого дочерних лукович из пазушных почек материнской, отмирающие части которой обозначены пунктирной линией; г — столон у лилии канадской; д, е — «столон» (д) и продольный срез его верхушки (е) у тюльпана европейского.

пстн — подземные столоны; кб — клубень на столоне; мкб — материнский клубень; пл — полость внутри столоновидного образования; луковичы: дл — дочерние, мл — материнские; ппч — пазушная почка; пк — придаточные корни; стл — столоновидное образование листовой природы; рлп — редуцированные листья и их пазушные почки (бровки и глазки).

ни формируются в результате утолщения верхушек подземных столонов, по которым в них поступают из материнской особи питательные вещества и которые обеспечивают расселение растений (картофель, седмичник) (рис. 3.4, а, б).

Луковица — видоизменённый побег с коротким уплощённым стеблем-донцем, несущим мясистые, сближенные чешуевидные листья, запасующие воду и пластические вещества. Луковичы широко распространены среди однодольных растений. При вегетативном размножении дочерние луковичы (детки) развиваются из пазушных почек и после распада материнского донца становятся самостоятельными растениями (рис. 3.4, в). Такие луковичные растения вегетативно малоподвижны. Однако в процессе эволюции у части видов выработалась способность к образованию столонов, обеспечивающих расселение дочерних лукович и захват новых территорий. Например, у лилии канадской, лилии великолепной и лилии Мишо междоузлия трёх-пяти первых чешуй пазушных почек заметно разрастаются и образуют тол-

стые столоны, выносящие дочерние луковицы за пределы материнской (рис. 3.4, *г*).

У некоторых тюльпанов расселение дочерних луковиц осуществляется с помощью столоновидных образований иного, чем типичные столоны, строения. Их развитие начинается со смещения пазушной почки на основание кроющего листа. После этого основание образует выпячивание, вытягивающееся в трубковидный вырост, внутри которого, на самой его верхушке, находится почка, развивающаяся в дочернюю луковицу (рис. 3.4, *д, е*).

Вегетативное размножение нередко происходит путём опадения диаспор с материнских особей. В качестве диаспор могут выступать как обычные побеги, так и их зачатки — выводковые почки.

Опадение сформированных побегов наблюдается у некоторых прибрежных древесных растений, например у ивы ломкой, имеющей легко обламывающиеся побеги. Опадая, они разносятся водой и, попав на берег, укореняются.

Выводковые почки — специализированные почки разного строения, опадающие с материнской особи и дающие начало новым растениям. В зависимости от их строения различают, в частности, луковички, клубеньки стеблевого и корневого происхождения (рис. 3.5).

Луковичка — метаморфизированная почка, состоящая из сидящих на короткой оси нескольких низовых запасящих листьев (рис. 3.5, *б*).

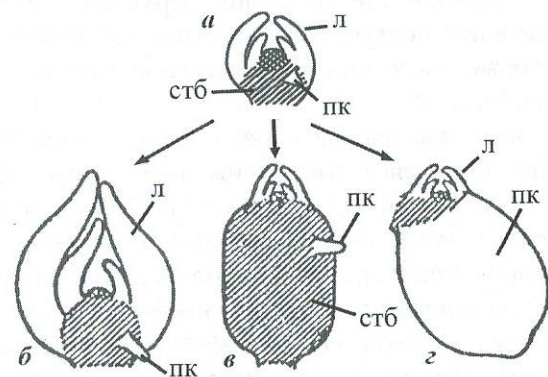


Рис. 3.5. Типы выводковых почек.

а — неметаморфизированная почка с придаточным корнем; *б* — выводковая луковичка; *в, г* — клубеньки стеблевого (*в*) и корневого (*г*) происхождения.

стб — стебель, л — листья, ПК — придаточные корни.

Луковички образуются, например, на цветоносных побегах некоторых видов лилий и тюльпанов, где могут располагаться как в пазухах надземных зелёных, так и подземных чешуевидных листьев (рис. 3.6, *г, д*).

У большинства лилий цветоносный побег растёт ортотропно и появляется из земли непосредственно над луковицей. Однако у некоторых видов он какое-то время растёт в горизонтальном направлении, прежде чем выйти на поверхность (рис. 3.6, *г*). Подземная часть побега может достигать 30–50 см в длину и нести многочисленные луковички. Наличие горизонтальной части цветоносного побега обеспечивает их расселение.

У части злаков, например щучки альпийской, овсяницы живородящей, мятлика альпийского, луковички образуются в области соцветий (рис. 3.6, *е, ж*). Изучение их морфогенеза у мятлика луковичного показало, что уже на начальных стадиях формирования видоизменяющиеся

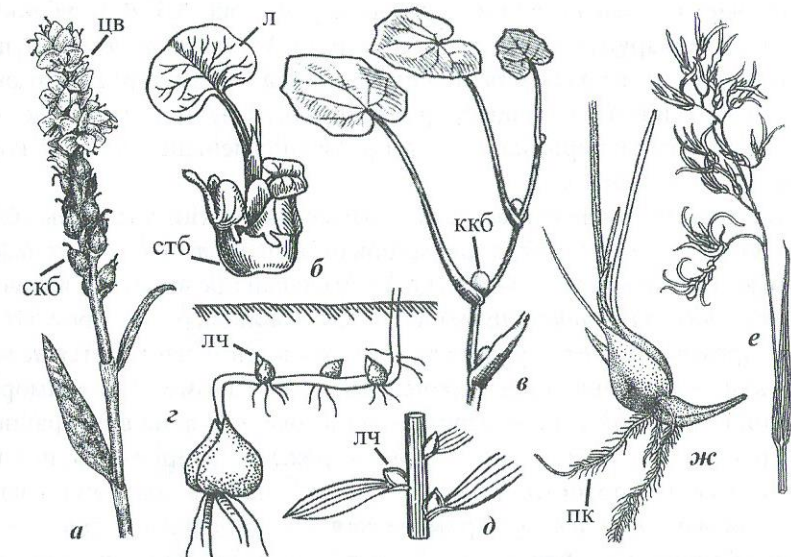


Рис. 3.6. Расположение выводковых почек на растениях.

а, б — соцветие со стеблевыми клубеньками (*а*) и отдельный клубень с распускающимися листьями (*б*) у горца живородящего; *в* — корневые клубеньки в пазухах листьев чистяка весеннего; *г, д* — луковички на подземной части цветоносного побега лилии ложнотигровой (*г*) и на надземной части побега лилии тигровой (*д*); *е, ж* — соцветие с луковичками (*е*) и отдельная луковичка (*ж*) мятлика луковичного.

скб — стеблевой клубень, цв — цветок, л — лист, стб — стебель, ккб — корневой клубень, ПК — придаточный корень, лч — луковичка.

в луковички колоски подобны по своему строению зачаткам вегетативных побегов. Образование луковичек вместо цветков наблюдается также в соцветиях видов лука.

Клубеньки стеблевого происхождения — метаморфизированные почки с утолщённой стеблевой частью, в которой откладываются запасные вещества (рис. 3.5, в). У горца живородящего, например, в пазухах кроющих листьев нижней части соцветия формируются не цветки, а клубеньки (рис. 3.6, а, б). Каждый из них образован утолщённым базальным междоузлием, в меньшей степени — междоузлиями выше расположенных метамеров. Терминальная, а за ней и пазушные почки начинают распускаться у клубенька, находящегося на материнском растении. В результате образуются розетки из 2–3 зелёных листьев, длина которых иногда достигает 10–12 мм. В таком состоянии клубеньки опадают на почву, закрепляются в ней и развиваются в новые растения.

В клубеньках *корневого происхождения* гипертрофированное развитие получает не стебель, а придаточный корень (рис. 3.5, г). Клубеньки этого типа обнаруживаются у чистяка (рис. 3.6, в). В основании пазушных почек этого растения возникают придаточные корни, которые быстро разрастаются в толщину, формируя клубеньки. Сами же почки сохраняют свои размеры, которые существенно меньше размеров корневой части клубеньков.

Приведённые выше примеры показывают, что одни диаспоры проходят по завершении своего формирования период покоя, например клубни и луковицы, другие — нет. Особый случай представляет явление *живорождения*, или *вивипарии* (от лат. *vivus* — живой, *pario* — рожать), при котором развитие проростка дочернего растения начинается на материнской особи. Оно может происходить по-разному. При геммориогенной вивипарии (от лат. *gemma* — «глазок», почка на виноградной лозе, греч. *rhiza* — корень и лат. *geno* — рожать, (по)рождать, производить на свет) проросток развивается, проходя стадию выводковых почек, как мы это видели на примере горца живородящего (рис. 3.6, а, б). Другой пример — образование молодых растений из прорастающих выводковых почек придаточного происхождения на листьях многочисленных папоротников (рис. 3.7, а). При эмбриоидогенной вивипарии (от греч. *embryon* — зародыш и *geno*) закладывается соматический, или адвентивный зародыш (эмбрионид), который развивается в отделяющийся от материнского растения проросток. Примечательно, что развивающийся эмбрионид проходит основные стадии, присущие зародышу, образуемому из зиготы (рис. 3.8). Данный тип вивипарии свой-

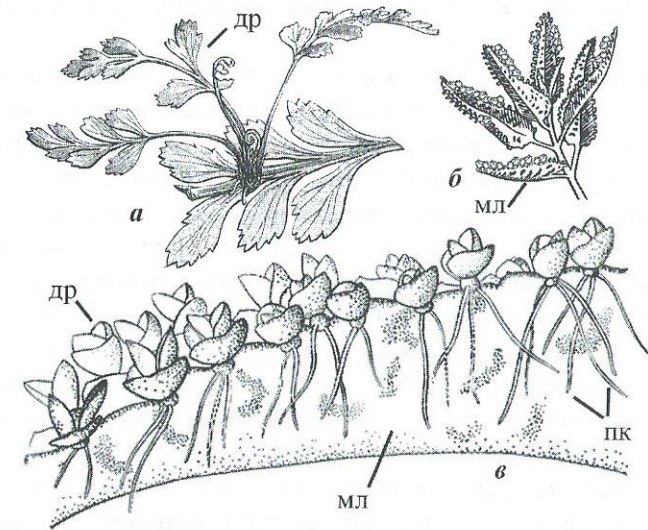


Рис. 3.7. Дочерние особи на листьях материнских растений у асплениума (а) и бриофиллума (б, в).

др — дочерние растения, мл — материнские листья, ПК — придаточные корни.

ствен, в частности, разным видам бриофиллума и каланхоэ, у которых эмбриониды закладываются на листьях (рис. 3.7, б, в). У лютика ядовитого они наблюдались на стеблях полученных в культуре молодых растений, где развивались из клеток эпидермы (рис. 3.8). Различия между геммориогенной и эмбриоидогенной вивипарией хорошо видны при

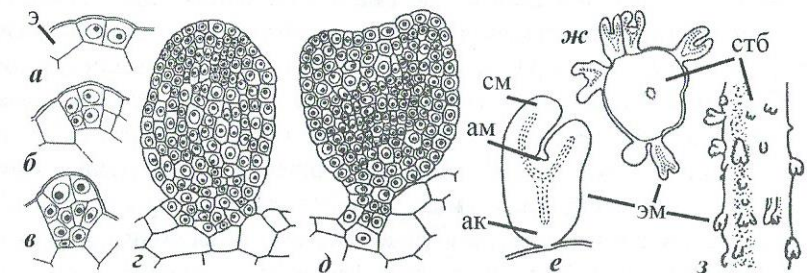


Рис. 3.8. Эмбриониды на стебле лютика ядовитого.

а–е — стадии развития эмбрионид; ж, з — сформированные эмбриониды на поперечном срезе стебля (ж) и на его поверхности (з).

э — эпидерма; см — семядоля; ам — побега; ак — апикальная меристема; эм — эмбрионид; стб — стебель.

сравнении формирования придаточной почки (см. рис. 3.1) и эмбриоида (рис. 3.8).

Вивипарию, происходящую при вегетативном размножении, часто называют ложной, или псевдовивипарией. Настоящей же вивипарией считают свойственное ряду растений прорастание семян внутри плодов, находящихся на материнском растении (см. рис. 2.70).

Потомство, возникающее в результате вегетативного размножения, составляет клон (от греч. *klon* — отпрыск, веточка) — совокупность особей, генетически близких друг другу и материнскому организму.

Диаспоры, образующиеся при вегетативном размножении, различаются по способу формирования и строению, способности обеспечивать расселение дочерних растений и степени их омоложения. Различают *неспециализированное* и *специализированное* вегетативное размножение. Под последним понимают, в частности, отделение от материнского растения развитых дочерних особей (проростки при вивипарии, корневые отпрыски, особи на надземных столонах и гипогеегенных удлинённых корневищах) или их зачатков, в том числе в составе метаморфизированных органов (выводковые почки, клубни, луковички). Возникающие в ходе специализированного вегетативного размножения растения, как правило, претерпевают резкое омоложение. По его глубине такое размножение в большинстве случаев приближается к семенному. Особи, образующиеся при неспециализированном размножении (партикуляция, отводки у кустарников, опадение сформированных побегов, разделение эпигеогенных корневищ при сарментации и др.), того же возраста, что и материнские растения.

Благодаря омоложению представители значительного числа видов способны вегетативно размножаться на протяжении сотен и тысяч лет без существенного понижения жизнеспособности. К примеру, осина в природе, как правило, размножается корневыми отпрысками. Клоны осины канадской могут насчитывать десятки тысяч особей и занимать площади в десятки гектаров. Их возраст достигает 8000 лет. На территории США обнаружены клоны не образующего желудей дуба, возникшего в результате гибридизации дуба горного и дуба виргинского. Они встречаются, в частности, на севере Юты, где ареалы родительских видов могли пересекаться в период от 7500 до 4000 лет до нашей эры, когда климат был теплее и суше. Некоторые виды размножаются преимущественно вегетативно (элодея, ряска, ландыш, сныть и др.).

Вегетативное размножение крайне важно для растений, которые не могут размножаться семенами, или такая возможность ограниче-

на специфическими внешними условиями или внутриорганизменными факторами. В качестве таких ограничительных внешних условий может выступать слишком короткий вегетационный период, недостаточный для того, чтобы растения могли оставить семенное потомство; отсутствие опылителей; негативное влияние климата на полноценное развитие генеративных структур и др. Так, у ряда растений, произрастающих в полярных, высокогорных и пустынных районах, в соцветиях формируются не цветки, а выводковые почки. Например, некоторые виды овсяниц размножаются в высоких широтах исключительно луковичками, в южных участках ареалов — ещё и семенами. Подобно им, часть луков представлена на севере своих ареалов исключительно стерильными особями, образующими в области соцветий луковички, на юге ареалов — фертильными растениями, производящими только семена. Горец живородящий — вид, распространённый от умеренной до арктических зон. На протяжении обширного ареала у этого растения меняется соотношение числа клубеньков, стерильных и фертильных цветков. В неблагоприятных условиях соцветие может как состоять целиком из клубеньков, так и включать цветки, которые, правда, не производят жизнеспособных семян. Зато они образуются в благоприятных условиях. О том, насколько значимо вегетативное размножение, свидетельствуют материалы, полученные при изучении скандинавских флор. Около 80% входящих в их состав видов покрытосеменных демонстрируют тот или иной способ вегетативного размножения, при этом примерно у половины многолетних растений оно обеспечивает ещё и быстрое расселение.

К внутренним факторам, делающим невозможным семенное размножение, относится, в частности, хромосомная стерильность гибридов, при которой нарушается нормальное течение мейоза. Примечательно, что, по мнению многих исследователей, гибридизации принадлежит важная роль в эволюции растений, которая, как они полагают, носила сетчатый характер. Вегетативное размножение обеспечивает сохранение и размножение гибридных генотипов, является важным условием существования в природе стерильных гибридов. Их клоны, как показывают приведённые выше примеры, могут существовать очень долго, что крайне важно, поскольку увеличивает вероятность возникновения на их основе плодоносящих растений. Стерильность может быть преодолена в результате увеличения числа хромосомных наборов. У бесплодного гибрида обычно происходит удвоение числа хромосом, в результате чего он становится фертильным. В связи с этим отмечается,

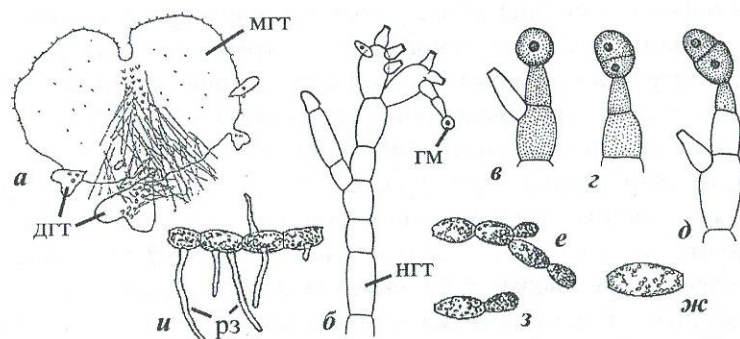


Рис. 3.9. Вегетативное размножение гаметофитов папоротников.

а — дочерние гаметофиты на материнском гаметофите флелодиума;
б-д — стадии развития геммы на нитевидном гаметофите трихоманеса;
е-з — сформированные геммы ктеноптериса; и — гемма ктеноптериса, образовавшая ризоиды.

Гаметофиты: дгт — дочерние, мgt — материнский, нgt — нитевидный;
гм — гемма; рз — ризоиды.

что значительное число видов высших растений являются полиплоидными, часто — аллополиплоидными.

Вегетативно размножаются не только спорофиты, но и гаметофиты. Происходить это может по-разному. Так, у папоротников отмечена их регенерация из фрагментов, отделившихся от тела повреждённого материнского гаметофита. Новые гаметофиты могут развиваться на крыльях и подушке старого, если на нём не произошло образования спорофита (рис. 3.9, а). Сохраняя с таким гаметофитом связь, они нередко формируют колонии, насчитывающие по нескольку особей.

Более специализированным способом вегетативного размножения у гаметофитов является формирование ими выводковых почек — *гемм*. Последние состоят из различного числа клеток, содержащих многочисленные хлоропласты. Геммы отламываются, разносятся водой или ветром и развиваются в новые гаметофиты (рис. 3.9, б-и).

Насколько значимым для гаметофитов может быть вегетативное размножение свидетельствует следующий факт. У папоротников описано явление, при котором гаметофиты перестают формировать гаметангии. Популяции так называемых «независимых гаметофитов» существуют вне ареалов спорофитов одноимённых видов и поддерживаются исключительно благодаря вегетативному размножению. Более того, у некоторых видов папоротников известен только гаметофит.

В заключение отметим, что у большинства многолетних растений вегетативное размножение существует наряду с половым. Их сочетание обеспечивает, с одной стороны, накопление в популяции потомков с разными генотипами, с другой — сохранение и широкое распространение в специфических условиях ценных в адаптивном отношении комбинаций генов.

ГЛАВА 4

ЭВОЛЮЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ:
НЕРЕШЁННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
(ВМЕСТО ЗАКЛЮЧЕНИЯ)

В предыдущих главах были рассмотрены способы размножения и их эволюция у растений, затронуты вопросы развития спорофитов. Структурные преобразования, происходящие как в онто-, так и в филогенезе, иллюстрируют морфогенетические ряды (от греч. *morphe* — вид, форма и *genesis* — происхождение, возникновение). В случае индивидуального развития их составляют разновозрастные особи, находящиеся на разных стадиях развития (см. рис. 2.47, 2.71). При исторических реконструкциях используется другая временная шкала, а материалом для них служат данные палеоботаники, сравнительной морфологии, анатомии и эмбриологии, молекулярной биологии. Возникающие при этом сложности обусловлены неполнотой палеоботанической летописи; осуществлением некоторых эволюционных преобразований в результате *сальтаций* (от лат. *salto* — скачу, прыгаю) — внезапных, скачкообразных отклонений от обычного хода индивидуального развития; явлениями конвергенции и параллелизма; невозможностью привлечения для молекулярной систематики давно исчезнувших растений и др. Как следствие существуют самые разные интерпретации одних и тех же материалов. Остановимся на нескольких примерах.

Мы видели, что в ходе эволюции происходила редукция гаметофита. У семенных растений женский гаметофит потерял самостоятельность и уподобился части спорофита. Половое поколение множества растений даже полностью утратило половые органы — архегонии. Их нет, согласно наиболее широко распространённому взгляду, у покрытосеменных, а из голосеменных — у части оболочкосеменных (вельвичия, гнетум). Определённым шагом на пути редукции гаметофита, как полагает ряд авторов, стал широко распространённый среди покрытосеменных апомиксис — образование зародыша без слияния гамет. Высказана гипотеза, разделяемая, правда, немногими исследователя-

ми, о том, что со временем апомиктичные виды вытеснят половые. На прогрессивность апомиксиса указывает, по мнению сторонников этого взгляда, его широкая представленность у покрытосеменных, характерность для молодых и прогрессивных систематических групп, широкие ареалы, большая численность и высокая семенная продуктивность апомиктичных видов, сильно выраженный внутривидовой полиморфизм и др.

Для покрытосеменных, как мы знаем, наиболее типичен восьмиядерный зародышевый мешок нормального типа (см. рис. 2.37, г). Возможна разная гомологизация его структурных элементов. По одной из версий такой гаметофит — продукт неотенического преобразования гаметофита голосеменных, характеризующийся более ранним половым созреванием. Действительно, у голосеменных прослеживается прямая связь между уменьшением числа свободнойядерных делений и, как следствие, уменьшением числа ядер на ценоцитной стадии развития гаметофита (от нескольких тысяч до сотен) (см. рис. 2.7, в), онтогенетически более ранним образованием архегониев, сокращением их количества (от сотен до единиц).

Часть авторов выделяет в типичном зародышевом мешке три зоны: половую, трофическую и гаусториальную. Первая включает яйцеклетку и выполняющие транзиторные функции синергиды, вторая — накапливающую запасные питательные вещества центральную клетку, третья — антиподы. Гаметы, производные архегониев, замещены в нём одной из клеток данной ювенильной формы. Центральная клетка эволюционно связана с эндоспермом голосеменных. В то же время эндоспермы семян голосеменных и покрытосеменных не гомологичны, так как вторичный эндосperm, в отличие от первичного, образуется после слияния одного из спермиев с центральной клеткой.

Существует и совершенно иная точка зрения на гомологию частей женского гаметофита нормального типа. Придерживающиеся её авторы обращают внимание на сходство четырёхклеточного гаметофита *Oenothera*-типа цветковых растений (рис. 4.1, б; см. с. 66) с просто устроенным архегонием голосеменных, состоящим из двух клеток шейки и двух сестринских клеток — яйцеклетки и брюшной канальцевой клетки (рис. 4.1, а; см. рис. 2.13, д). Зародышевый мешок *Oenothera*-типа встречается у растений разного уровня филогенетической продвинутиости, в том числе у архаичных лимонниковых, кувшинковых, кабомбовых. В ходе его развития ядро мегаспоры претерпевает два деления. Далее следует клеткообразование, завершающееся возникновением

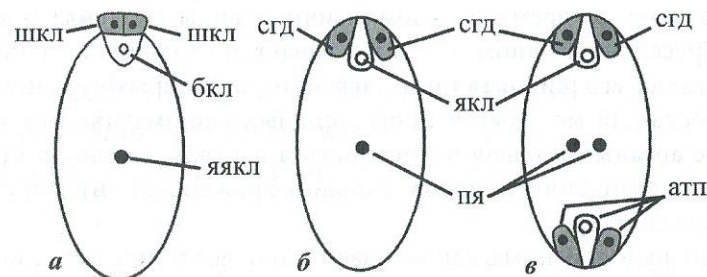


Рис. 4.1. Гомологизация частей архегония голосеменных растений и женских гаметофитов цветковых растений.

а — архегоний; б, в — гаметофиты типов *Oenothera* (б) и *Polygonum* (в).

Клетки: шкл — шейковые, бкл — брюшная канальцевая, сгд — синергиды, якл — яйцеклетки, атп — антиподы. Ядра: яякл — яйцеклетки, пя — полярные. Гомологичные части выделены одинаковым образом.

двух синергид, яйцеклетки и центральной клетки, которые гомологизируют с клетками архегония (рис. 4.1, а, б). Предполагается, что зародышевый мешок нормального типа возник из четырёхклеточного в результате дублирования программы развития. Дублирование произошло при первом делении ядра мегаспоры, после которого дочерние ядра не остались по соседству друг с другом, а разошлись к полюсам (см. рис. 2.37, а). Там каждое из них, поделившись дважды, произвело по четыре ядра (см. рис. 2.37, б, в). Любая из этих ядерных групп соответствует, как полагают, четырём ядрам в зародышевом мешке *Oenothera*-типа.

С изложенных позиций женский гаметофит нормального типа состоит из двух редуцированных архегониев. Каждое из его полярных ядер гомологично ядру яйцеклетки голосеменных; яйцеклетка и одна из антипод — брюшным канальцевым клеткам; две оставшиеся антиподы и синергиды — клеткам шейки архегония.

По разному трактуется двойное оплодотворение, точнее — слияние второго спермия с центральной клеткой. Часть авторов полагает, что ему принадлежит информационная (триггерная) функция: слияние стимулирует к развитию трофическую ткань — вторичный эндосперм. Этим цветковые существенно отличаются от голосеменных. У тех, как известно, основной этап роста и развития женского гаметофита в типичном случае происходит до оплодотворения. После завершения роста в нём активно накапливаются запасные вещества, расходуемые в дальнейшем на развитие зародыша и проростка. Однако у голосемен-

ных растений значительная часть семян нередко остаётся стерильной, особенно часто это происходит там, где нет больших массивов растений того или иного вида. В отличие от первичного эндосперма голосеменных трофическая ткань семян покрытосеменных, вторичный эндосперм, развивается после оплодотворения. Это предотвращает напрасное расходование пластических веществ на образование запасющей ткани в неоплодотворённых семезачатках. В связи с изложенным, вторичный эндосперм рассматривается в ряде работ как «запаздывающая» в своём развитии ткань женского гаметофита.

В то же время есть исследования, в которых слияние спермия с центральной клеткой рассматривается как акт настоящего оплодотворения. Оно приводит в конечном счёте, к образованию видоизменённого зародыша, накапливающего питательные вещества, используемые вторым зародышем, развивающимся из оплодотворённой яйцеклетки. Идея о близнецовых зародышах находит наглядное выражение при двойном оплодотворении, происходящем в зародышевом мешке *Oenothera*-типа. В нём участвуют, с одной стороны, два спермия из одной пыльцевой трубки, с другой — яйцеклетка и центральная клетка с ядром, сестринским ядру яйцеклетки.

Высказывались различные суждения о происхождении цветка. Особенно широкое распространение получили псевдантовая и эвантовая теории.

Согласно псевдантовой теории Р. Веттштейна (от греч. *pseudos* — ложный и *anthos* — цветок) наиболее примитивными являются мелкие, лишённые околоцветника или имеющие редуцированный простой околоцветник раздельнополые и, как правило, ветроопыляемые цветки однопокровных — ивовых, буковых, берёзовых, вязовых, казуариновых и др. (см. рис. 2.44, з). Ветроопыление и однополость цветков, свойственные также стробилам голосеменных, рассматриваются в этой теории в качестве первичных признаков для цветковых растений. Последние выводятся из оболочкосеменных — крайне своеобразной группы голосеменных, представленной ныне тремя родами (эфедра, гнетум, вельвичия).

Своеобразие оболочкосеменных заключается в наличии у них сосудов; листа, крайне похожего на лист цветковых растений (гнетум); двойного оплодотворения (гнетум, эфедра); отсутствию в женском гаметофите архегониев (вельвичия, гнетум) и др. Хотя в отношении оплодотворения у оболочкосеменных используется термин «двойное оплодотворение», оно отличается по своим последствиям от такового у покрытосеменных. Остановимся на этом вопросе более подробно.

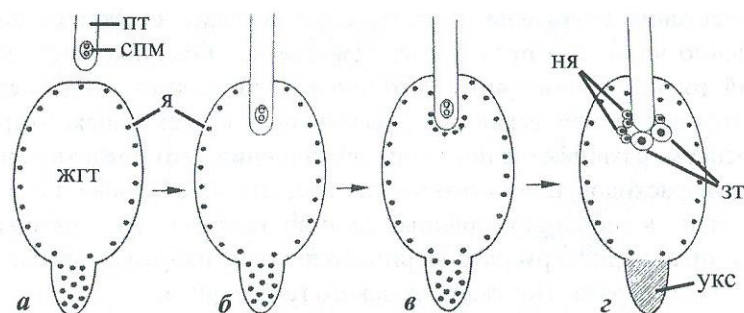


Рис. 4.2. Схема двойного оплодотворения у гнетума.

пт — пыльцевая трубка; сп — двухядерный спермий; жгт — женский гаметофит; я — ядра; ня — клетки с неоплодотворёнными ядрами; зт — зиготы; укс — участок гаметофита, имеющий клеточное строение.

У голосеменных растений в типичном случае второй спермий не участвует в оплодотворении и дегенерирует. Лишь изредка у некоторых голосеменных (пихта, туя и др.) кроме яйцеклетки оплодотворяется брюшная канальцевая клетка, производя продукт, напоминающий вторичный эндосперм покрытосеменных. Кроме этого, у гинкго и каллитриса наблюдали проникновение спермиев одной пыльцевой трубки в соседние архегонии одного и того же гаметофита. У эфедры и гнетума в пыльцевой трубке образуется двухядерный спермий, оба ядра которого участвуют в оплодотворении. Так, у видов гнетума формируются многоядерные ценоцитные женские гаметофиты (рис. 4.2, а). При проникновении пыльцевой трубки в женский гаметофит свободные ядра последнего группируются вокруг её окончания (рис. 4.2, б, в). Все они являются потенциальными женскими гаметами. Из пыльцевой трубки высвобождается спермий. Каждое из его ядер сливается с одним из ядер гаметофита, после чего начинается клеткообразование. В результате двойного оплодотворения возникают две жизнеспособные зиготы (рис. 4.2, г). Клеткообразование распространяется и на соседние гаплоидные ядра. Возникающие при этом клетки отличаются от диплоидных зигот. В один женский гаметофит могут проникнуть несколько пыльцевых трубок, следствием чего станет образование нескольких, иногда многих зародышей, которые конкурируют друг с другом. В конечном счёте завершает развитие только один из них. По одним данным до, по другим — после опыления, в женском гаметофите, начиная с его халазного конца, происходят цитокинезы, сопровождаемые слия-

нием ядер (рис. 4.2, г). При этом образуется ткань, сложенная клетками разной ploidy. Их слияние напоминает слияние полярных ядер у цветковых растений, хотя и не имеет столь упорядоченного, как у тех, характера.

В случае двойного оплодотворения у эфедры, имеющей архегонии, ядра спермия сливаются с ядрами яйцеклетки и брюшной канальцевой клетки, находящимися в одной, не претерпевшей цитокинеза клетке. Возникшие диплоидные ядра делятся митотически, а производные этих делений становятся ядрами нескольких зигот. Из них формируются конкурирующие зародыши. Завершает развитие только один из них.

Цветки однопокровных были выведены из собрания стробилов, сходных со стробилами эфедры. Собрание её микростробилов состоит из короткой оси, несущей супротивно расположенные чешуевидные кроющие листья с сидящими в их пазухах одиночными стробилами (рис. 4.3, а, б; 4.4, а). Отдельный микростробил включает покров из двух сросшихся основаниями чешуевидных листьев, *антерофор* — колонку с сидящими на её верхушке 2–8 обычно двугнёздными микросинангиями. Антерофор может быть раздвоен или разделён до основания. Некоторые данные свидетельствуют о возможности его происхождения в результате срастания двух микроспорофиллов.

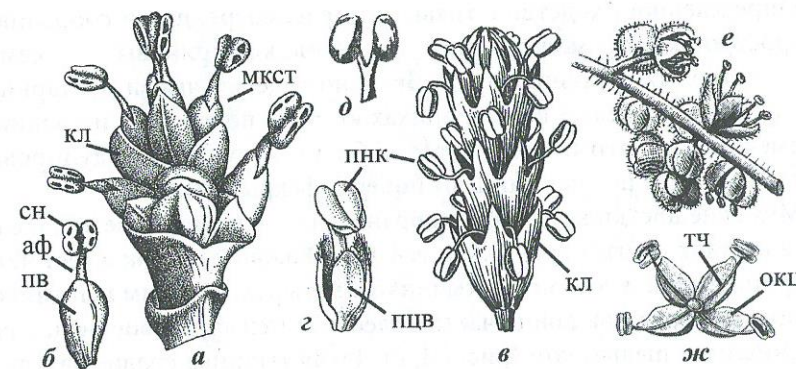


Рис. 4.3. Мужские репродуктивные органы эфедры (а, б), казуарины (в-д) и крапивы двудомной (е, ж).

а — собрание микростробилов; б — микростробил; в, е — соцветия; г, ж — отдельные цветки; д — раздвоенная тычинка.

кл — кроющий лист, мкст — микростробил, тч — тычинка, окц — листочек околоцветника, пцв — прицветник, пнк — пыльники, пв — покров из чешуевидных листьев, аф — антерофор, сн — микросинангий.

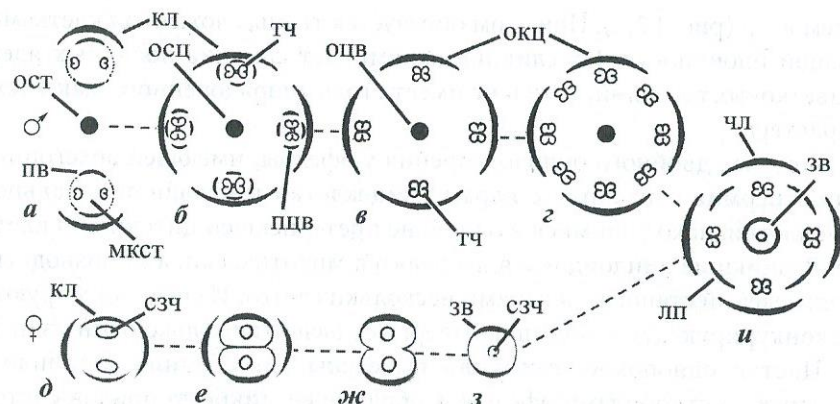


Рис. 4.4. Схема, иллюстрирующая псевдантовую теорию происхождения цветка.

Диаграммы: а — мутовки собрания микростробилов эфедры; б — мутовки соцветия казуарины (показано меньшее число членов мутовки, чем на рис. 4.3, в); в, г — мужских цветков; д — мутовки собрания мегастробилов; е-з — женских цветков; и — обоеполого цветка.

ост — ось собрания микростробилов, кл — кроющие листья, осц — ось соцветия, тч — тычинка, оцв — ось цветка, окц — листочки околоцветника, чл — чашелистик, зв — завязь, лп — лепесток, сзч — семезачаток в завязи (з) и в мегастробиле (д).

Определённое сходство с только что рассмотренными собраниями микростробилов демонстрируют соцветия казуариновых — семейства цветковых растений, представленного деревьями и кустарниками, произрастающими в субтропиках южного полушария и тропиках. Примечательно, что их членистые побеги с мутовками редуцированных листьев внешне напоминают побеги эфедры.

Мужские цветки казуарины собраны в головчатые соцветия, где сидят в пазухах листьев (рис. 4.3, в, г; 4.4, б). Каждый цветок имеет четыре прицветника и состоит из тычинки с четырёхгнездным пыльником. Тычиночная нить на конце часто более или менее раздвоенная, с раздвоенным же пыльником (рис. 4.3, д). Такая тычинка сравнима с антерифором эфедры, несущим два двугнёздных микросинангия.

Переход от соцветия казуарины к тычиночному цветку однопокровных предположительно был связан с сокращением числа мутовок до одной и редукцией прицветников (рис. 4.4, б, в; 4.3, е, ж). Таким образом, околоцветник цветка соответствует кругу кроющих листьев соцветия. Положение тычинок напротив листочков околоцветника (рис. 4.3, ж;

4.4, в) объясняется их происхождением из отдельных цветков, находящихся у предковой формы в пазухах кроющих листьев (рис. 4.4, б).

В дальнейшем происходило увеличение числа тычинок в цветке, наблюдаемое у многих однопокровных при сохранении общих принципов его строения (рис. 4.4, г). На следующем этапе эволюции часть тычинок превратилась в лепестки. В результате появились мужские цветки с двойным околоцветником. Чашелистиками в нём стали листочки простого околоцветника, произошедшего из кроющих листьев.

Аналогичный ряд был построен и для женской репродуктивной сферы.

Собрание мегастробилов эфедры включает короткую пазушную ось, несущую несколько пар чешуевидных листьев и обычно один, реже, 2–3 мегастробила (рис. 4.5, а). Одиночный мегастробил кажется верхушечным, но в действительности сидит в пазухе одного из чешуевидных листьев. Мегастробил состоит из одного семезачатка, окружённого толстым и мясистым мешкообразным покровом (рис. 4.5, б). Покров закладывается в виде двух бугорков, которые полностью срастаются краями. Он соответствует покрову микростробила (рис. 4.3, б). Женские цветки казуарины занимают пазушное положение и собраны в головчатые соцветия. Каждый

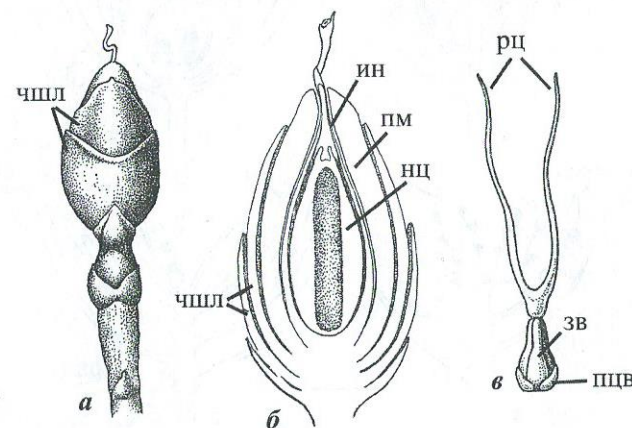


Рис. 4.5. Женские репродуктивные органы эфедры (а, б) и казуарины (в).

а — собрание мегастробилов, б — продольный срез мегастробила, в — женский цветок.

чшл — чешуевидные листья; ин — интегумент, вытянутый в микропилярную трубку; пм — покров мегастробила; нц — нуцеллус; рц — рыльце; зв — завязь; пцв — прицветник.

цветок снабжён двумя прицветниками (рис. 4.5, в). Его гинецей образован двумя плодолистиками. Завязь первоначально двугнёздная, но развитие получает только одно гнездо. Такой цветок мог возникнуть на основе двух мегастробиллов с их кроющими листьями. Стенка его завязи гомологична кроющему листу (рис. 4.4, д–ж) либо, по другой версии, покрову мегастробила (рис. 4.5, б). В первом случае покров мегастробила гомологизируется со вторым интегументом семезачатка цветковых.

Обоеполюй цветок возник как тератологическая форма мужского цветка, в центральной части которого развился пестик (простой женский цветок) (рис. 4.4, з, 3, и). Морфогенетически его появлению способствовало то, что сам мужской цветок сформировался в эволюции на основе соцветия, т.е. собрания цветков. Обоеполость была поддержана отбором. Такие цветки привлекали насекомых-опылителей своим венчиком и продуцируемой пылью, что способствовало перекрёстному опылению, дававшему материал для отбора, благоприятствовало появлению новых форм.

Изредка у эфедры встречаются собрания стробиллов, несущие в своей верхней части мега-, в нижней — микростробилы. Схема такого со-

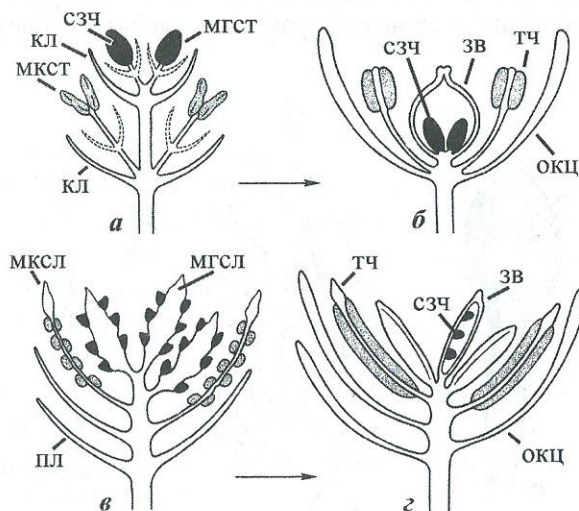


Рис. 4.6. Схемы, иллюстрирующие происхождение цветка согласно псевдантовой (а, б) и эвантовой (в, з) теориям.

а — собрание стробиллов; в — обоеполюй стробил; б, з — цветки.

мкст — микростробил, кл — кроющие листья, сзч — семезачаток, мгст — мегастробил, тч — тычинка, зв — завязь, окц — околоцветник, мсл — мегаспорофилл, мкл — микроспорофилл, пл — покроволистик.

брана стробиллов может служить хорошей иллюстрацией псевдантовой теории происхождения цветка (рис. 4.6, а, б).

Согласно *стробилирной*, или *эвантовой* теории Н. Арбера и Дж. Паркина (от греч. *eu* — хороший, настоящий и *anthos* — цветок) цветок возник из обоеполого стробила голосеменного растения (рис. 4.6, в, з). Его цветоложе гомологично оси стробила, тычинки — микроспорофиллам, плодолистики — мегаспорофиллам. Цветок — особый тип стробила, *антостробил*.

Обоеполюе стробилы, не свойственные голосеменным, имелись у беннетитовых — мезозойских растений, внешне очень похожих на саговниковые (рис. 4.7, а). В типичном случае стробил беннетитовых обладал конической осью (рис. 4.7, б, в). В её нижней части прикреплялись стерильные перистые или чешуевидные листья — *покроволистик*, соответствующие околоцветнику. Выше сидели мутовки простых или пе-

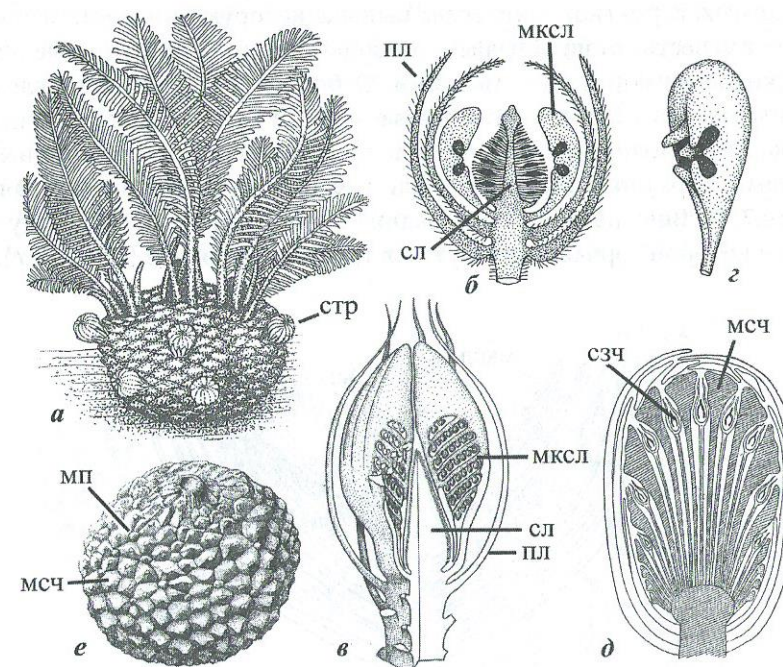


Рис. 4.7. Репродуктивные органы беннетитовых.

а — внешний вид цикадеоидеи; б–е — реконструкции стробиллов (б, в), микроспорофилла (г) и семязложа (д, е); д — поперечный срез, е — вид с поверхности.

стр — стробил, сл — семязложа, пл — покроволистик, мкл — микроспорофилл, мсч — межсеменная чешуя, сзч — семезачаток, мп — микропилярная трубка.

ристых микроспорофиллов, по краю или на адаксиальной стороне которых располагались синангии микроспорангиев (рис. 4.7, з). Далее на отрезке оси, получившем название *семяложе*, размещались вперемешку со стерильными межсеменными чешуями семезачатки (рис. 4.7, д).

Итак, семезачатки у этих растений сидели не на спорофиллах, а на оси стробила. Таким образом, у беннетитовых не было листовидных мегаспорофиллов, в результате складывания которых могли бы возникнуть кондупликатные плодолистики. Существует несколько вариантов решения данной проблемы. По одной из версий стробил беннетитовых и цветок берут начало от проантостробила, на оси которого спирально располагалось неопределённое число покроволистиков, микроспорофиллов, а также мегаспорофиллов с лежащими на их краях семезачатками (рис. 4.8). Важную роль в дальнейшей эволюции стробилов сыграло насекомопыление обладавших проантостробилами растений. Обоеполость стробилов создала условия для перекрёстного опыления. Насекомых, вероятно, привлекала пыльца, которую они могли использовать в качестве пищи. Открыто лежащие сочные и питательные семезачатки также могли поедаться ими. Отбор поддерживал становление различных способов защиты семезачатков. В цветке они защищены стенками плодолистиков; в стробиле беннетитовых — межсеменными чешуями. Верхушки последних были расширены и смыкались краями (рис. 4.7, д). Внешне такое образование напоминало шишку, между чешуями которой торчали вытянутые в трубки микропиле (рис. 4.7, е).

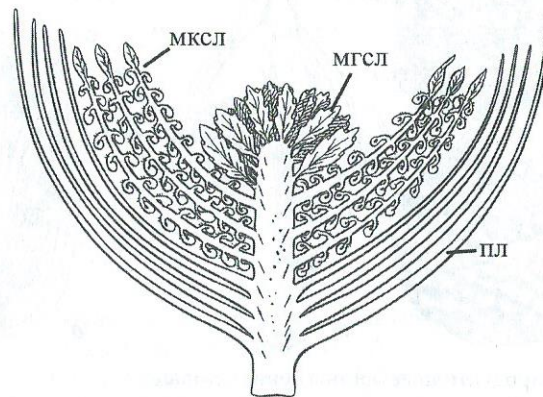


Рис. 4.8. Проантостробил.
мксл — микроспорофилл, мгсл — мегаспорофилл,
пл — покроволистик.

Проантостробилы не были обнаружены, что заставило искать другое решение проблемы. По мнению С. В. Мейена, появлению цветка предшествовала скачкообразная перестройка морфогенеза стробила беннетитовых, заключающаяся в совмещении программ развития мужской и женской сфер. Выражалось это в том, что в верхней части оси стробила стали развиваться подобные микроспорофиллам листья, которые несли не микроспорангии, а семезачатки. Важным моментом здесь стало то, что, заняв места микроспорангиев, семезачатки оказались на адаксиальной стороне спорофиллов. Именно там они находятся на плодолистиках. Существенным могло оказаться и то, что микроспорофиллы многих беннетитовых встречаются только в сложенном состоянии. Это могло стать важным шагом на пути к возникновению кондупликатного плодолистика. В свою очередь, А. Л. Тахтаджян предположил, что цветок возник в результате фиксации ранних стадий развития стробила. Как известно, листовые зачатки значительного числа растений находятся в начале своего развития в сложенном состоянии. Данная стадия, которую проходили в своем развитии мегаспорофиллы, и была зафиксирована в процессе эволюции.

С позиций эвантовой теории примитивными признаны крупные обоеполые цветки, имеющие удлинённое цветоложе, на котором спирально располагается неопределённое число других элементов цветка, в том числе не сросшихся между собой плодолистиков. Из ныне живущих растений наиболее близки к такому варианту строения цветка магнолиевые, лютиковые, кувшинковые (рис. 4.9; см. рис. 2.20).

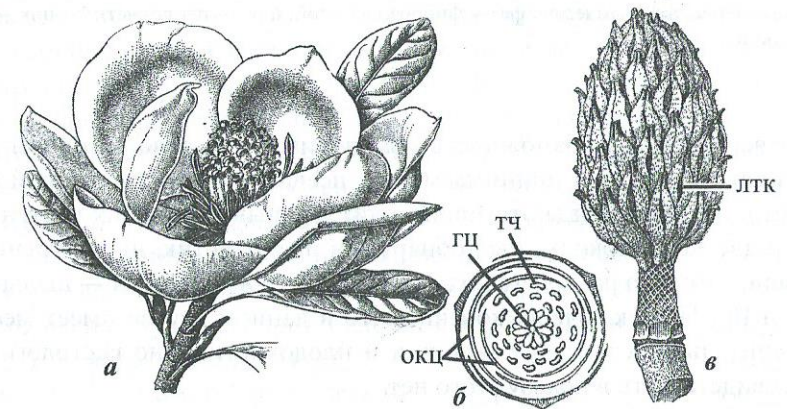


Рис. 4.9. Репродуктивные органы магнолии.
а, б — цветок (а) и его диаграмма (б); в — плод (листоножка).
ооц — ооцедей, тч — тычинка, гц — гинецей, лтк — листочек.

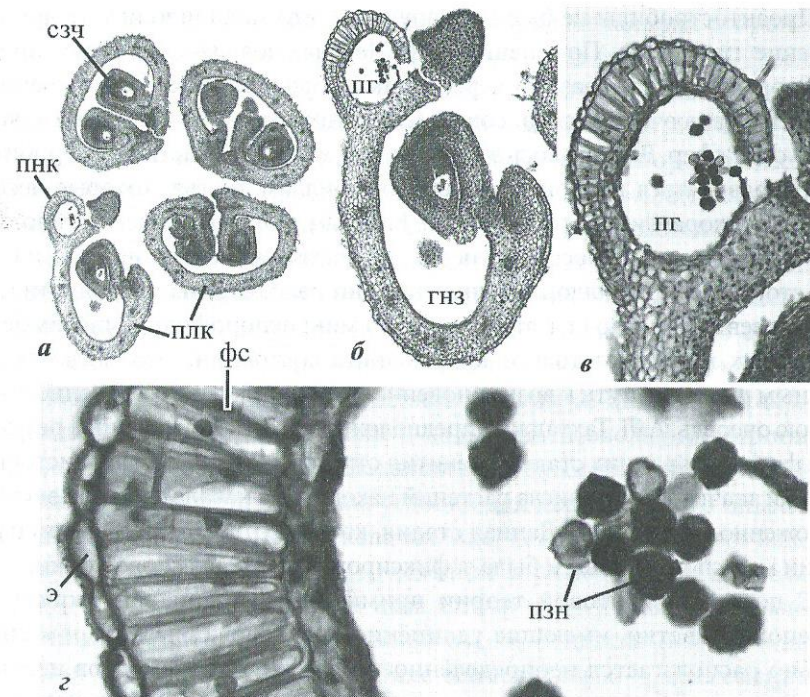


Рис. 4.10. Аномальный гинецей живокости.

Поперечные срезы: а — гинецея; б — отдельного плодolistика; в, г — фрагментов плодolistика.

сзч — семезачаток, пг — пыльцевое гнездо, гнз — гнездо завязи, пзн — пыльцевые зёрна, э — эпидерма, фс — фиброзный слой, плк — плодolistики, пнк — пыльник.

Отвергать саму возможность изменения места заложения репродуктивных структур, принимаемую и псевдантовой и эвантовой теориями, нельзя. Иногда это происходит и у ныне живущих растений. Так, в цветке живокости был обнаружен плодolistик, на внутренней стороне которого располагались семезачатки, а на внешней — пыльник (рис. 4.10). Не исключено, конечно, что в данном случае имеет место конгенитальное срастание тычинки и плодolistика, но гистологических свидетельств в пользу этого нет.

Не менее любопытны случаи образования в пыльниках лилейных, камнеломковых, санталовых и злаков зародышевых мешков разного типа, в том числе Polygonum-типа. Они могут развиваться, в частно-

сти, из микроспор. Более того, ряд авторов полагает, что зародышевые мешки обладают нормальной женской потенцией. В пользу этого приводится следующее наблюдение. В культуре *in-vitro*, содержащей такие зародышевые мешки и прорастающие пыльцевые зёрна, отмечено проникновение в зародышевые мешки пыльцевых трубок и слияние полярных ядер с ядрами спермиев. За ним следовало деление возникших ядер, которое трактуется как образование ядер эндосперма. Осталось невыясненным, образуются при этом зиготы или нет.

Впрочем, обнаружение отдельных терат, которые можно истолковать в пользу той или иной концепции, не объясняет массового преобразования организмов в ходе эволюции.

Высказывались и другие гипотезы относительно происхождения цветка и цветковых растений. Общепринятой теории, однако, так и не появилось. В частности, данные молекулярной систематики заставили отказаться от бытовавшей убеждённости части исследователей в ближайшем родстве оболочкосеменных и цветковых растений, происхождении вторых от первых. Убеждённость основывалась на уже упомянутых выше чертах сходства между ними. Оно, как оказалось, носит конвергентный характер. В самых разных, в том числе неродственных группах растений, обнаруживаются сходные черты эволюции репродуктивных структур, что позволяет говорить о её направленном характере. Ещё один пример. Плауновидные очень рано отделились в эволюции от остальных сосудистых растений и, соответственно, не связаны прямым родством с семенными растениями. Вместе с этим у целого ряда их представителей, объединённых под названием *Lepidospermae*, возникло структурное образование, называемое некоторыми авторами семенем. Развитие женского гаметофита, оплодотворение, формирование зародыша спорофита происходило в нём под защитой стенки мегаспорангия и обёрнутого вокруг него мегаспорофилла (см. рис. 1.24). Данное образование не гомологично семени голосеменных (*Gymnospermae*) и цветковых растений (*Angiospermae*), но имеет много общего с ним. Если бы не появились привычные нам цветковые, то, скорее всего, свойственный им комплекс признаков так или иначе возник бы и получил распространение в другой группе растений.

Рассмотренные примеры показывают, что к настоящему времени накоплен огромный фактический материал, касающийся репродуктивных органов растений, но его систематизация и интерпретация, в том числе по ключевым вопросам, далеки от завершения.

Я благодарен всем кто помог мне в создании этого учебника: Е. Г. Крыловой, выполнившей техническую подготовку иллюстраций и набравшую текст рукописи, сотрудникам Санкт-Петербургского университета и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Баранову М. П., Жуку А. В., Иваненко Ю. А., Крупкиной Л. И., Романовой М. А., Румянцевой Е. Е., Сапач Ю. О., Титовой Г. Е., Шамрову И. И., Яковлевой О. В. и многим другим за обсуждение ряда вопросов.

Особую благодарность автор выражает редактору Т. Н. Песковой за помощь в подготовке рукописи к изданию; художнице Бриджет Мэй, давшей согласие на воспроизведение её картин на обложке учебника (с её картинами можно познакомиться на сайте <http://bridgetmay.com/home.html>).

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Жизнь растений*. Т. 4. М.: Просвещение, 1978. 448 с.; Т. (1), 1980. 430 с.; Т. 5 (2), 1981. 511 с.; Т. 6, 1982. 543 с.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Изд-во Химико-фармацевтического ин-та, 1992. 126 с.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.
- Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М.: Изд-во иностранной литературы. 1954. 440 с.
- Паутов А. А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2009. 219 с.
- Паутов А. А. Морфология и анатомия вегетативных органов растений. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2012. 336 с.
- Паутов А. А., Романова М. А. Практикум по морфологии и анатомии растений. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2013. 111 с.
- Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с.
- Эмбриология цветковых растений. Т. 1. СПб.: Изд-во Мир и семья, 1994. 508 с.; Т. 2, 1997. 823 с.; Т. 3, 2000. 639 с.

ИСТОЧНИКИ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

- Рис. Сергиевская Е. В., 1998.
- Рис. 1.1. *а-в* — Тимонин А. К., Филин В. Р., 2009; *г, д, е* — по: Engler A., Prantl K., 1902; *ж, з* — Зитте П. и др., 2007; *и-м* — Мейер К. И., 1947.
- Рис. 1.2. *а, в* — по: Dodel-Port A., 1878–1893; *б* — по: Goebel K., 1882; *г-е* — предоставлено Кузнецовой Е. С.
- Рис. 1.3. Тахтаджян А. Л., 1978.
- Рис. 1.4. *а, б* — Зитте П. и др., 2007; *в-е* — из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 1.5. *а, и* — Engler A., Prantl K., 1900; *б* — из: Зитте П. и др.; *в* — по: Luerssen Ch., 1879; *г, е, ж* — Engler A., Prantl K., 1902; *д* — по: Кну Л. 1874–1911; *з* — Тахтаджян А. Л., 1956; *к* — Ветштейн Р., 1905.
- Рис. 1.6. *а, б, г* — Гладкова В. И., 1978; *в, д* — Филин В. Р., Тахтаджян А. Л., 1978; *е* — <http://900igr.net/kartinki/biologija/Osnovnye-napravlenija-evoljutsii/035-ZHivye-iskopaemye-mechekhvost-ginkgo-neopilina-nautilus-lingula.html>; *ж* — Мейер К. И., 1947; *з, и* — <http://pl.wikipedia.org/wiki/Sporangiofor>
- Рис. 1.7. Тахтаджян А. Л., 1954.
- Рис. 1.8. *а-в* — из: Strasburger E. et al., 1971; *г* — по: Smith G. M., 1955.
- Рис. 1.9. *а-е* — из: Арнаутова Е. М., 2008.
- Рис. 1.10. из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 1.11. из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 1.12. *а* — Taylor T. N., Taylor E. L., 1993; *б, в* — из: Тимонин А. К., Филин В. Р., 2009.
- Рис. 1.13. *а* — из: Cambell D. H., 1910; *б* — из: Мейер К. И., 1947; *в, з* — Jeffrey E. C., 1898; *г* — из: Wettstein R., 1924; *д* — из: Wettstein R., 1924; *е* — из: Тахтаджян А. Л., 1956; *ж* — Goebel K., 1898–1901; *и* — Holloway J. E., 1917.
- Рис. 1.14. *а* — Goebel K., 1898–1901; *б* — из: Тахтаджян А. Л., 1956; *в* — Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., 1988; *г, ж* — Smith, G. M., 1955; *д* — из: Raghavan V., 1989; *е* — Britton E. G., Taylor A., 1901.
- Рис. 1.15. *а* — Engler A., Prantl K., 1900; *б* — из: Сурова Т. Д., 1978; *в* — Engler A., Prantl K., 1902.
- Рис. 1.16. *а* — из: Engler A., Prantl K., 1900; *б* — из: Мейер К. И., 1947; *в* — Hofmeister W., 1862; *г, д* — из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 1.17. *а-г* — из: Арнаутова Е. М., 2008.
- Рис. 1.18. *а* — Мейер К. И., 1947; *б* — http://commons.wikimedia.org/wiki/File:BB-0116_Selaginella_selaginoides.png; *в* — Васильев А. Е. и др., 1988.
- Рис. 1.19. из: Филин В. Р., 1978.
- Рис. 1.20. *а* — из: Strasburger E. et al., 1923; *б, в, д* — из: Филин В. Р., 1978; *г* — из: Luerssen 1879.
- Рис. 1.21. *а, б* — Bischoff G. W., 1828; *в* — Luerssen Ch., 1879.
- Рис. 1.22. *а* — Pringsheim N., 1863; *б* — Беляев Вл., 1890.
- Рис. 1.23. *а* — Pringsheim N., 1863; *б* — из: Тахтаджян 1956.
- Рис. 1.24. *а* — Филин В. Р., 1978; *б* — Benson M., 1908; *в* — из: Тимонин А. К., Филин В. Р., 2009; *г* — Скотт Д., 1927.
- Рис. 2.1. по: Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С., 1990.
- Рис. 2.2. из: Шамров И. И., 2008.
- Рис. 2.3. Грушвицкий И. В., Чавчавадзе Е. С., 1978.
- Рис. 2.4. *а* — из: Strasburger E. et al., 1971; *б, в* — Richard, L. Cl., 1826; *г* — из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 2.5. *а, б* — Chamberlain Ch. J., 1919; *в-д* — Chamberlain, Ch. J., 1909; *е* — Webber H. J., 1901; *ж* — <http://iriomote.image.coocan.jp/research/Cycas/fertilization/fertilizationEnglish.html>
- Рис. 2.6. из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 2.7. *а-д* — Грушвицкий И. В., Чавчавадзе Е. С., 1978; *е* — по: Chamberlain Ch. J., 1910.
- Рис. 2.8. <http://iriomote.image.coocan.jp/research/Cycas/pollination/pollinationEnglish.html>
- Рис. 2.9. из: Тахтаджян А. Л., 1956.
- Рис. 2.10. из: Strasburger E. et al., 1971.
- Рис. 2.11. *а* — из: Strasburger E. et al., 1971; *б* — по: Васильев А. Е. и др., 1988; *в-ж* — Coulter J. M., Chamberlain Ch. J., 1928.
- Рис. 2.12. *а* — предоставлено Крыловой Е. Г.; *б, в* — из: Лотова Л. И., 2001; *г* — из: Strasburger E. et al., 1971; *д-ж* — по: Мейен С. В., 1971; *з, и* — по: Florin R., 1954.
- Рис. 2.13. *а-в* — по: Васильев А. Е. и др., 1988; *г, д* — из: Тахтаджян А. Л., 1956; *е-и* — из: Strasburger E. et al., 1971.
- Рис. 2.14. *а* — Buchholz J. T., 1918; *б* — Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., 1988; *в* — Goebel K., 1882.
- Рис. 2.15. *а, б* — Муравьева О. А., Борхвардт В. С., 1978; *в* — Юдин В. С., 1978.
- Рис. 2.16. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р., 1985.
- Рис. 2.17. по: Шамров И. И., 2010.
- Рис. 2.18. Первухина Н. В., 1965.
- Рис. 2.19. Troll W., 1957
- Рис. 2.20. *а* — из: Strasburger E. et al., 1898; *б* — Troll W., 1957.
- Рис. 2.21. из: Первухина Н. В., 1970.
- Рис. 2.22. *а, б* — Troll W., 1957; *в* — Goebel K., 1923; *г* — Wettstein R., 1924; *е, д* — из: Шамров И. И., 2010; *ж* — Maheshwari P., 1950.
- Рис. 2.23. Тахтаджян А. Л., 1964.
- Рис. 2.24. *а-д, з-л* — из: Maheshwari P., 1950; *е, ж* — из: Эзау К., 1980.
- Рис. 2.25. Тахтаджян А. Л., 1964.
- Рис. 2.26. Звягина Н., 2011; <http://fotki.yandex.ru/users/lulukadeva/album/65761/?p=1>
- Рис. 2.27. Тахтаджян А. Л., 1954.

- Рис. 2.28. Тахтаджян А. Л., 1948.
 Рис. 2.29. из: Тахтаджян А. Л., 1948.
 Рис. 2.30. по: Тимонин А. К., 2009.
 Рис. 2.31. Тахтаджян А. Л., 1964.
 Рис. 2.32. по: Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б., 2009.
 Рис. 2.33. а — по: Strasburger E. et al., 1908; б — по: Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. и др., 1950; в — по: Eames A. J., 1961.
 Рис. 2.34. из: Wettstein R., 1924.
 Рис. 2.35. а-д — из: Савченко М. И., 1973; е — Bhargava H. R., 1935; ж — из: Maheshwari P., 1950.
 Рис. 2.36. Эзау К., 1980.
 Рис. 2.37. Эзау К., 1980.
 Рис. 2.38. по: Maheshwari P., 1950.
 Рис. 2.39. по: Maheshwari P., 1950.
 Рис. 2.40. по: Тахтаджян А. Л., 1964.
 Рис. 2.41. Стеббинс Дж. Л., Айала Ф. Х., 1985.
 Рис. 2.42. Пономарёв А. Н., Демьянова Е. И., 1980.
 Рис. 2.43. по: Пономарёв А. Н., Демьянова Е. И., Грушвицкий И. В., 1980.
 Рис. 2.44. б — Кернер А., 1901; в — по: Stebbins G. L., 1980; г — по: Веттштейн Р., 1912, Скворцов А. К., 1981; д — из: Пономарёв А. Н., Демьянова Е. И., 1980; е — из: Зитте П. и др., 2007.
 Рис. 2.45. а, б — Пономарев А. Н., Демьянова Е. И., 1980; в — Velenovsky J., 1910; г, д — из: Шамров И. И., 2010.
 Рис. 2.46. Герасимова-Навашина Е. Н., Батыгина Т. Б., 1997.
 Рис. 2.47. из: Foster A. S., Gifford E. M., 1959; Schaffner M., 1906.
 Рис. 2.48. а, б, д, е — из: Васильев А. Е. и др., 1988; в, г — Пушкарёва Л. С., Титова Г. Е., 2013; ж, з — Терёхин Э. С., 1997.
 Рис. 2.49. Меликян А. П., Николаева М. Г., Комар Г. А., 1980.
 Рис. 2.50. по: Смирнова Е. С., 1965.
 Рис. 2.51. из: Maheshwari P., 1950.
 Рис. 2.52. а — Эзау К., 1980; б, в — Troll W., 1957; г — Кречетович В. И., 1935.
 Рис. 2.53. из архива кафедры.
 Рис. 2.54. из: Левина Р. Е., 1987.
 Рис. 2.55. а, б — из: Strasburger E. et al., 1971.
 Рис. 2.56. из архива кафедры.
 Рис. 2.57. а — по: Левина Р. Е., 1957; б — по: Кернер А., 1901; в, г — из архива кафедры; д — Troll W., 1957.
 Рис. 2.58. а — предоставлено Рычковой О. Л.; б — по: Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б., 2009; в, г — Troll W., 1957.
 Рис. 2.59. а — Maout E., 1846; б, ж-и — Troll W., 1957; в-е — из архива кафедры.
 Рис. 2.60. а, в — Troll W., 1957; б — из архива кафедры.
 Рис. 2.61. Грушвицкий И. В., 1982.
 Рис. 2.62. а, б, г, д, ж — по: Левина Р. Е., 1987; в — Troll W., 1957; е — Грудзинская И. А., 1980; з — Кернер А., 1901.
 Рис. 2.63. Левина Р. Е., 1987

- Рис. 2.64. из архива кафедры.
 Рис. 2.65. из архива кафедры.
 Рис. 2.66. из архива кафедры.
 Рис. 2.67. Troll W., 1957.
 Рис. 2.68. по: Васильев А. Е. и др., 1988.
 Рис. 2.69. а — Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А., 1962; б, в — Troll W., 1957.
 Рис. 2.70. Морщихина С. С., 1981.
 Рис. 2.71. по: Нухимовский Е. Л., 1997.
 Рис. 2.72. Troll W., 1937.
 Рис. 2.73. а, в, г, ж — Troll W., 1937; б, д, е — Sachs J., 1865.
 Рис. 2.74. по: Васильев А. Е. и др., 1988.
 Рис. 3.1. из: Синнот Э., 1963.
 Рис. 3.2. а-г — по: Нухимовский Е. Л., 1997; д-ж — по: Барыкина Р. П., Гуланян Т. А., Чубатова Н. В., 1976.
 Рис. 3.3. а — по: Васильев А. Е. и др., 1988; б, в — из: Жмылев П. Ю. и др., 2005; г, д — по: Серебрякова Т. И., 1981.
 Рис. 3.4. а, б — по: Васильев А. Е. и др., 1988; в — из: Жмылев П. Ю. и др., 2005; г — Баранова М. В., 1981; д, е — Raunkiaer C., 1937.
 Рис. 3.5. из: Strasburger E. et al., 1971.
 Рис. 3.6. а — <http://gobotany.newenglandwild.org/species/bistorta/vivipara/>; б — Серебряков И. Г., 1952; в — из: Troll W., 1937; г — Баранова М. В., 1981; д — Gray A., 1879; е — из: Strasburger E. et al., 1971; ж — из: Батыгина Т. Б., 2000.
 Рис. 3.7. а — Strasburger E. et al., 1898; б — <http://cvetovodstvo.su/cveti/item/f00/s00/e0000099/index.shtml>; в — предоставлено Кузнецовой Е. С.
 Рис. 3.8. Батыгина Т. Б., Васильева В. Е., 2002.
 Рис. 3.9. а — Chion W.-L., Farrar D. R., 1997; б-д — из: Гладкова В. Н., 1978; е-и — из: Арнаутова Е. М., 2008.
 Рис. 4.1. по: Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б., 2009.
 Рис. 4.2. по: Carmichael J., Friedman W., 1996.
 Рис. 4.3. а, б — из: Wettstein R., 1924; в, г — Жилин С. Г., 1980; д — из: Кузнецов Н. И., 1914; е, ж — <http://www.quagga-illustrations.de/index.php/de/Urticaceae-Brennnesselgewaechse-Botanische-Systematik/c-IM000316>.
 Рис. 4.4. по: Wettstein R., 1924
 Рис. 4.5. а, б — Wettstein R., 1924; в — из: Кузнецов Н. И., 1914.
 Рис. 4.6. из: Зитте П. и др., 2007.
 Рис. 4.7. а, б, г — из: Зитте П. и др., 2007; в — Самылина В. А., 1978; д — из: Скотт Д., 1927; е — Delevorgas T., Gould R. E., 1973.
 Рис. 4.8. из: Васильев А. Е. и др., 1988.
 Рис. 4.9. Гордеева Т. Н., Крубберг Ю. К., Письякуова В. В., 1953.
 Рис. 4.10. Препарат из коллекции Баранова М. П.

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

Авиценния, *Avicennia* L. — 104
 Агапантус зонтичный, *Agapanthus umbellatus* L. — 79
 Азолловые, *Azollaceae* Wettst. — 13
 Акони́т восточный, *Aconitum orientale* Mill. — 117, 118
 — высокий, *A. septentrionale* Koelle — 117, 118
 Амброзия, *Ambrosia* L. — 96
 Ананас, *Ananas* Mill. — 94
 Антрофиум подорожниковый, *Antrophyum plantagineum* (Cav.) Kaulf. — 11
 Апельсин, *Citrus sinensis* (L.) Osbeck — 92
 Арбуз, *Citrullus* Schrad. — 92
 Аронниковые, *Araceae* Juss. — 98
 Асплениум, *Asplenium* L. — 13, 125

 Банан, *Musa* L. — 91
 Бересклет, *Euonymus* L. — 120
 Берёза, *Betula* L. — 100
 Берёзовые, *Betulaceae* S. F. Gray — 71, 133
 Бобовые, *Fabaceae* Lindl. — 50, 75, 81, 93, 96
 Бодяк, *Cirsium* Mill. — 96, 120
 Болотник, *Callitriche* L. — 72
 Борщевик, *Heracleum* L. — 106
 Бриофиллум, *Bryophyllum* Salisb. — 125
 Буковые, *Fagaceae* Dumort. — 71, 133
 Букоцветные, *Fagales* Engl. — 61
 Бурачниковые, *Boraginaceae* Juss. — 55, 91
 Бурманниевые, *Burmanniaceae* Blume — 79

 Валлиснерия, *Vallisneria* L. — 71, 72
 Василёк, *Centaurea* L. — 98, 103
 — синий, *Centaurea cyanus* L. — 103
 Вельвичия, *Welwitschia* Hook. f. — 130, 133
 Взморник, *Zostera* L. — 71, 72
 — морской, *Zostera marina* L. — 81
 Виктория, *Victoria* Lindl. — 50

Винтеровые, *Winteraceae* R. Br. ex Lindl. — 59
 Вишня, *Cerasus* Mill. — 86
 — кустарниковая, *Cerasus fruticosa* Pall. — 119
 Водосбор, *Aquilegia* L. — 86
 — обыкновенный, *Aquilegia vulgaris* L. — 89
 Водяной орех астраханский, *Trapa astrachanica* N. Wint. — 81
 Воронец, *Actaea* L. — 89
 — колосовидный, *Actaea spicata* L. — 89
 Вяз, *Ulmus* L. — 95
 Вязовые, *Ulmaceae* Mirb. — 133

 Гамамелис вирджинский, *Hamamelis virginiana* L. — 75, 82
 Гаррия, *Garrya* Douglas ex Lindl. — 75
 Гвоздичные, *Caryophyllaceae* Juss. — 60
 Гелиптерум розовый, *Acroclinium roseum* Hook. — 103
 Гераниецветные, *Geraniales* Juss. ex Bercht. & J. Presl — 81
 Гименофилл Курца, *Hymenophyllum kurzii* Prantl — 19
 Гладиолус, *Gladiolus* L. — 100
 Гледичия обыкновенная, *Gleditsia triacanthos* L. — 88
 Гнетум, *Gnetum* L. — 130, 133, 134
 Голосеменные, *Pinophyta*, или *Gymnospermae* — 3, 31, 32, 39, 41, 44, 52, 54, 66, 113, 114, 130–134, 139, 143
 Горец живородящий, *Polygonum viviparum* L. — 123, 124, 127
 — растопыренный, *P. divaricatum* L. — 64
 Горох посевной, *Pisum sativum* L. — 82
 Горчица белая, *Sinapis alba* L. — 46
 Гравилат, *Geum* L. — 94, 95, 100
 Граммитисовые, *Grammitidaceae* Newman — 20
 Гроздовник вирджинский, *Botrychium virginianum* (L.) Sw. — 17, 18

Грушанковые, *Pyrolaceae* Lindl. — 79
 Губоцветные, *Lamiaceae* Lindl. — 91

Даваллия мелкозубчатая, *Davallia denticulata* (Burm. f.) Mett. ex Kuhn — 21
 Двудольные, *Magnoliopsida*, или *Dicotyledones* — 55, 78–80, 108, 110, 111
 Дегенерия, *Degeneria* I. W. Bailey & A. C. Sm. — 51, 57
 — фиджийская, *Degeneria vitiensis* I. W. Bailey & A. C. Sm. — 79
 Дербенник иволлистный, *Lythrum salicaria* L. — 69
 Джугун безлистный, *Calligonum aphyllum* (Pall.) Gürke — 95
 Диморфотека, *Dimorphotheca* Moench — 79, 103
 Дион, *Dioon* Lindl. — 38
 Донник, *Melilotus* Hill — 93
 Дуб, *Quercus* L. — 75, 92, 94, 126,
 — вирджинский, *Quercus virginiana* Mill. — 126
 — горный, *Q. gambelii* Nutt. — 126
 Дурман, *Datura* L. — 83
 Душица обыкновенная, *Origanum vulgare* L. — 70
 Дыня, *Cucumis melo* L. — 92

Ернестодиендрон, *Ernestiodendron Florin* — 41

Женьшень, *Panax ginseng* C. A. Mey. — 106
 Живокость, *Delphinium* L. — 142
 Жимолость, *Lonicera* L. — 51
 Жирянка, *Pinguicula* L. — 78

Замия, *Zamia* L. — 33
 Заразиховые, *Orobanchaceae* Vent. — 79
 Звездчатка, *Stellaria* L. — 100
 Зверобойные, *Hypericaceae* Juss. — 50
 Земляника, *Fragaria* L. — 85, 90
 — лесная, *Fragaria vesca* L. — 119, 120
 Злаки, *Poaceae* Barnhart — 71, 72, 79, 80, 93, 110, 123, 142

Зонтичные, *Apiaceae* Lindl. — 69, 79, 90, 99

Ива ломкая, *Salix fragilis* L. — 122
 Иван-чай, *Chamaenerion* (Raf.) Raf. ex Holub — 98
 Ивовые, *Salicaceae* Mirb. — 133
 Идиоспермум австралийский, *Idiospermum australiense* (Diels) S. T. Blake — 79
 Имбирные, *Zingiberaceae* Martinov — 80
 Ирис разноцветный, *Iris versicolor* L. — 76

Кабачок, *Cucurbita pepo* L. subsp. *pepo* — 92
 Кабомбовые, *Cabombaceae* Rich. ex A. Rich. — 131
 Казуарина, *Casuarina* L. — 135, 136, 137
 Казуариновые, *Casuarinaceae* R. Br. — 133, 136,
 Кактусовые, *Cactaceae* Juss. — 61
 Каланхоэ, *Kalanchoe* Adans. — 125
 Каликантус, *Calycanthus* L. — 51
 Калина обыкновенная, *Viburnum opulus* L. — 68, 103
 Камнеломковые, *Saxifragaceae* Juss. — 142
 Капуста огородная, *Brassica oleracea* L. — 91
 Картофель, *Solanum tuberosum* L. — 121
 Кислица обыкновенная, *Oxalis acetosella* L. — 73, 74
 Клевер, *Trifolium* L. — 98
 Клещевина обыкновенная, *Ricinus communis* L. — 82, 107, 108
 Клён, *Acer* L. — 87, 91
 Клёновые, *Aceraceae* Juss. — 91
 Кок-сагыз, *Taraxacum kok-saghyz* L. E. Rodin — 75, 76
 Конопля, *Cannabis* L. — 68
 Конский каштан обыкновенный, *Aesculus hippocastanum* L. — 70, 91
 Копеечник альпийский, *Hedysarum alpinum* L. — 117

- Кочедыжник, *Athyrium* Roth — 13
 Крапива двудомная, *Urtica dioica* L. — 135
 Крыжовник, *Ribes uva-crispa* L. — 91, 92
 Ктеноптерис, *Ctenopteris* Blume ex Kunze — 98
 Кубышка жёлтая, *Nuphar lutea* (L.) Smith — 82
 Кувшинка, *Nymphaea* L. — 49, 50
 Кувшинковые, *Nymphaeaceae* Salisb. — 131, 141
 Кукуруза, *Zea mays* L. — 76
 Кунониевые, *Cunoniaceae* R. Br. — 60
 Купальница европейская, *Trollius europaeus* L. — 100
 Купена лекарственная, *Polygonatum officinale* All. — 101
 Лабазник обыкновенный, *Filipendula vulgaris* Moench — 99
 Лаконосовые, *Phytolaccaceae* R. Br. — 60
 Ландыш, *Convallaria majalis* L. — 101, 126
 Латук посевной, *Lactuca sativa* L. — 75
 Лещина, *Corylus avellana* L. — 92, 94
 Лигодиум, *Lygodium* Sw. — 13
 Лилейные, *Liliaceae* Juss. — 142
 Лилия, *Lilium* L. — 83, 123
 — великолепная, *Lilium superbum* L. — 121
 — канадская, *L. canadense* L. — 121
 — ложнотигровая, *L. pseudotigrinum* Carrière — 123
 — Мишо, *L. michauxii* Poir. — 121
 — тигровая, *L. tigrinum* Ker Gawl. — 123
 Лимон, *Citrus × limon* (L.) Osbeck — 92
 Лимонник, *Schisandra* Michx. — 89, 90
 — китайский, *Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill. — 106
 Лимонниковые, *Schisandraceae* Blume — 131
 Липа, *Tilia* L. — 70, 94
 Лиственница, *Larix* Mill. — 42
 Лопух, *Arctium* L. — 94
 Лорантовые, *Loranthaceae* Juss. — 61
 Лотос, *Nelumbo* Adans. — 106
 Лук, *Allium* L. — 83, 124, 127
 — репчатый, *Allium cepa* L. — 109, 110, 121
 Льнянка, *Linaria* Mill. — 120
 Лютик едкий, *Ranunculus acris* L. — 89,
 — ползучий, *R. repens* L. — 119, 120
 — ядовитый, *R. sceleratus* L. — 125
 Лютиковые, *Ranunculaceae* Juss. — 59,
 79, 100, 118, 120, 141
 Люцерна хмелевая, *Medicago lupulina* L. — 93
 Магнолиевые, *Magnoliaceae* Juss. — 51,
 59, 60, 141
 Магнолия, *Magnolia* L. — 55, 141
 Мак, *Papaver* L. — 86, 91, 95
 Маковые, *Papaveraceae* Juss. — 50
 Малина, *Rubus idaeus* L. — 89
 Мальвовые, *Malvaceae* Juss. — 55
 Мандарин, *Citrus reticulata* Blanco — 92
 Манжетка, *Alchemilla* L. — 83
 — сверкающая, *Alchemilla micans* Buser — 60
 Марсилесовые, *Marsileaceae* Mirb. — 13
 Марьянник, *Melampyrum* L. — 94
 Микроцикас красивокронный, *Microcycas calocoma* (Miq.) A. DC. — 33
 Миррис душистая, *Myrrhis odorata* (L.) Scop. — 91
 Можжевельник, *Juniperus* L. — 45
 — обыкновенный, *Juniperus communis* L. — 45
 Мятлик, *Poa* L. — 83
 — альпийский, *Poa alpina* L. — 123
 — луковичный, *Poa bulbosa* L. — 123
 Недотрога, *Impatiens* L. — 95, 96
 Незабудка, *Myosotis* L. — 100
 Нивяник обыкновенный, *Leucanthemum vulgare* Lam. — 103
 Нимфейные, *Nymphaeaceae* Salisb. — 80
 Оболочкосеменные, или Гнетовые, *Gnetopsida* — 130, 133, 143
 Овёс, *Avena* L. — 96

- Овсяг, *Avena fatua* L. — 96
 Овсяница, *Festuca* L. — 127
 — живородящая, *Festuca vivipara* (L.) Sm. — 123
 Однодольные, *Liliopsida*, или *Monocotyledones* — 55, 78, 79, 80, 110, 121
 Одноцветка обыкновенная, *Moneses uniflora* (L.) A. Gray — 78
 Одуванчик, *Taraxacum* F. H. Wigg. — 83, 95, 98
 Ольха, *Alnus* Mill. — 83
 — серая, *Alnus incana* (L.) Moench — 120
 Орхидные, *Orchidaceae* Juss. — 61, 79, 81, 82
 Осина, *Populus tremula* L. — 120, 126
 — канадская, *P. tremuloides* Michx. — 126
 Осока, *Carex* L. — 85, 96
 — вздутая, *Carex physodes* M. Bieb. — 85
 Осоковые, *Cyperaceae* Juss. — 71
 Осот, *Sonchus* L. — 120
 Панданус кровельный, *Pandanus tectorius* Parkinson — 93, 94
 Папоротниковидные, *Polypodiophyta* — 3, 5, 8–10, 13–15, 17, 18, 20–23, 27, 36, 114, 124, 128
 Паслён, *Solanum* L. — 63, 64, 83
 Пастушья сумка, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. — 77, 101
 Пеперомия волосистая, *Peperomia pilosa* Ruiz & Pav. — 77
 Первоцветные, *Primulaceae* Batsch ex Borkh. — 60, 79
 Перцевые, *Piperaceae* Giseke — 80
 Пижма, *Tanacetum* L. — 116
 Пизония, *Pisonia* L. — 94
 Пион, *Paeonia* L. — 48, 49, 57
 Пионовые, *Paeoniaceae* Raf. — 59, 77
 Пихта, *Abies* Mill. — 134
 Платизома мелколистная, *Platyzoma microphyllum* R. Br. — 23
 Плаун, *Lycopodium* L. — 10, 11, 13, 18, 20–22
 — булавовидный, *Lycopodium clavatum* L. — 22
 — заливаемый, *L. inundatum* L. (*Lycopodiella inundata* (L.) Holub) — 19
 — поникший, *L. cernuum* L. — 9
 — сплюснутый, *L. complanatum* (*Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub) — 17, 21
 Плауновидные, *Lycopodiophyta* — 3, 5, 13, 29, 30, 143
 Плющ, *Hedera* L. — 101
 Подокarp, *Podocarpus* L'Hér. ex Pers. — 39
 — горький, *Podocarpus amarus* Blume — 45
 Подокarpовые, *Podocarpaceae* Endl. — 45
 Подорожник, *Plantago* L. — 98
 Подсолнечник, *Helianthus* L. — 92
 Подъельник обыкновенный, *Monotropa hypopitys* L. — 78
 Покрытосеменные, *Magnoliophyta*, или *Angiospermae* — 3, 31, 45, 53, 54, 60, 77, 79, 80, 104, 113, 114, 127, 130, 131, 134, 143
 Полушниковые, *Isoëtales* Prantl — 13
 Полынь, *Artemisia* L. — 116
 Просо, *Panicum* L. — 96
 Псевдотсуга, *Pseudotsuga* Carrière — 42
 Псилот, *Psilotum* Sw. — 9, 10
 — голый, *Psilotum nudum* (L.) P. Beauv. — 17
 Псилотовидные, *Psilotophyta* — 3, 5, 10, 18
 Птерис, *Pteris* L. — 22
 Путория калабрийская, *Putoria calabrica* DC. — 65
 Пшеница, *Triticum* L. — 78, 82
 Резеда, *Reseda* L. — 75
 Ризофора, *Rhizophora* L. — 104, 105
 Риниевидные, *Rhyniophyta* — 3, 10, 11, 12
 Рипидоптерис щитовидный, *Ripidopteris peltata* Schott. — 14, 19
 Роголистник, *Ceratophyllum* L. — 72
 Рожковое дерево, *Ceratonia siliqua* L. — 88
 Роза, *Rosa* L. — 50
 Розовые, *Rosaceae* Juss. — 90, 100
 Рябина, *Sorbus* L. — 99

Рябинник рябинолистный, *Sorbaria bifolia* (L.) A. Braun — 99
 Ряска, *Lemna* L. — 126
 Саговник, *Cycas* L. — 33, 34
 — поникающий, *Cycas revoluta* Thunb. — 33
 Саговниковые, *Cycadophyta* Bessey — 32–37
 Сальвиниевые, *Salviniaceae* Martinov — 13
 Сальвиния, *Salvinia* Ség. — 27
 — плавающая, *Salvinia natans* (L.) All. — 27, 28
 Сангинария, *Sanguinaria* L. — 50
 Санталовые, *Santalaceae* R. Br. — 61, 142
 Сахарный тростник обыкновенный, *Saccharum officinarum* L. — 75
 Свёкла, *Beta* L. — 82
 Седмичник, *Trientalis* L. — 121
 Селагинелла, *Selaginella* P. Beauv. — 24, 25
 — Крауса, *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun — 24, 25, 26
 — селоговидная, *S. selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Mart. & Schrank — 24
 Селагинелловые, *Selaginellaceae* Willk. — 13
 Сенполия, *Saintpaulia* H. Wendl. — 115
 Сераделла, *Ornithopus* L. — 87
 Ситниковые, *Juncaceae* Juss. — 71
 Скерда волосовидная, *Crepis capillaris* (L.) Wallr. — 76
 Слива, *Prunus* L. — 86, 90
 Сложноцветные, *Asteraceae* Bercht. & J. Presl — 61, 97
 Смолёвка вильчатая, *Silene dichotoma* Ehrh. — 68
 Смородина, *Ribes* L. — 91
 — чёрная, *Ribes nigrum* L. — 86, 92, 119
 Сныть, *Aegopodium podagraria* L. — 126
 Сокирка полевая, *Consolida regalis* Gray — 89
 Сорго, *Sorghum* Moench — 75
 Сосна, *Pinus* L. — 39–44
 — обыкновенная, *Pinus silvestris* L. — 39, 42

Софора японская, *Styphnolobium japonicum* (L.) Schott — 88
 Спирея иволистная, *Spiraea salicifolia* L. — 99
 Страусник обыкновенный, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. — 11
 Сусак, *Butomus* L. — 100
 Сушеница, *Gnaphalium* L. — 95
 Схизея маленькая, *Schizaea pusilla* Pursh — 19
 Терескен, *Krascheninnikovia* Gueldenst. — 116
 Тирсоптерис, *Thyrsopteris* Kunze — 9
 Толстянковые, *Crassulaceae* J. St.-Hil. — 60
 Томат, *Lycopersicum* Mill. — 92
 Тополь, *Populus* L. — 71, 98, 104
 — белый, *Populus alba* L. — 120
 — чёрный, *P. nigra* L. — 120
 Трихоманес, *Trichomanes* L. — 21, 128
 — двугубый, *Trichomanes bilabiatum* Nees & Blume — 19
 Троходендрон, *Trochodendron* Siebold & Zucc. — 50
 Туя, *Thuja* L. — 134
 Тыква, *Cucurbita* L. — 92
 Тыквенные, *Cucurbitaceae* Juss. — 81
 Тюльпан, *Tulipa* L. — 121, 122, 123
 Ужовник обыкновенный, *Ophioglossum vulgatum* L. — 11, 17
 Ужовниковые, *Ophioglossaceae* Martinov — 13, 18
 Фасоль многоцветковая, *Phaseolus multiflorus* Willd. — 108
 Фиалка, *Viola* L. — 73, 74, 94
 — полевая, *Viola arvensis* Murray — 95
 Флебодиум, *Phlebodium* (R. Br.) J. Sm. — 128
 Хвойные, *Pinophyta* — 39, 41, 42, 43, 44
 Хвощ, *Equisetum* L. — 6, 10, 11, 18, 20, 23
 — большой, *Equisetum telmateia* Ehrh. — 19
 Хвощевидные, *Equisetophyta* D. H. Scott — 3, 5

Хлебное дерево, *Artocarpus altilis* (Parkinson) Fosberg — 94,
 Хохлатка, *Corydalis* DC. — 94
 Циатея, *Cyathea* Sm. — 9, 13
 Циртантус оттянутый, *Cyrtanthus attenuatus* R. A. Dyer — 79
 Цитрус, *Citrus* L. — 84
 Цитрусовые, *Citrinae* Engl. — 92
 Чайное дерево, *Thea sinensis* L. — 48
 Чернокорень, *Cynoglossum* L. — 91
 Чина, *Lathyrus* L. — 89
 Чистотел, *Chelidonium* L. — 95
 Чистяк, *Ficaria* Guett. — 124
 — весенний, *Ficaria verna* Huds. — 123
 Шалфей, *Salvia* L. — 70, 71
 — клейкий, *Salvia glutinosa* L. — 71
 Шлемник байкальский, *Scutellaria baicalensis* Georgi — 117

Щетинник сизый, *Setaria glauca* (L.) P. Beauv. — 96
 Щитовник, *Dryopteris* Adans. — 8, 9, 13
 — мужской, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott — 8, 10, 15, 19
 Щучка альпийская, *Deschampsia alpina* (L.) Roem. Et Schult. — 123
 Эвпоматия лавровая, *Eupomatia laurina* R. Br. — 82
 Элеутерококк, *Eleutherococcus* Maxim. — 101
 Элодея, *Elodea* Michx. — 72, 126
 Энцефалартос, *Encephalartos* Lehm. — 33, 36
 — поперечно-жильный, *Encephalartos transvenosus* Stapf & Burtt Davy — 33
 Эфедра, *Ephedra* L. — 133–138
 Ястребинка, *Hieracium* L. — 83
 Ятрышник, *Orchis* L. — 83
 Ячмень двурядный, *Hordeum distichon* L. — 75

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ*

- Автогамия 67, 72–74
 Автохория 96
 Адвентивная эмбриония, см. апомиксис
 Аллогамия 67, 74
 Амфимиксис 82–84
 Андроидизация 68
 Андроей 50–54
 Анемофилия 36, 37, 42, 71
 Анемохория 94, 95
 Антела 98, 99
 Антеридиальный гребень 17, 18
 Антеридий 14–22, 25, 28
 Антеридиоген 23
 Антеридиофор 16, 20
 Антерофор 135
 Антиподы 64, 65, 131, 132
 Антодий 103
 Антостробил 139
 Антропохория 96
 Апертура 8, 14, 25, 55, 75
 Апомиксис 83, 84, 130, 131
 — адвентивная эмбриония 83, 84
 — нерегулярный 83, 84
 — регулярный 83, 84
 Ариллоид 62, 63, 77, 81
 Ариллус 62, 63, 77, 81, 91, 92
 — ложный, см. ариллоид
 Археогонимальная подушка 14, 18, 19
 Архегоний 14
 — голосеменных 35–38, 42, 43
 — покрытосеменных 130–132
 — споровых растений
 — — равноспоровых 14–22
 — — разноспоровых 26, 28, 29
 Архегониофор 16, 19, 20
 Археспорий 5, 39
 Баллистохория 95
 Борозда 13, 25, 55
 Брактеи 101
 Вегетативное размножение 115, 116–129
 — неспециализированное 126
 — специализированное 126, 128
 Венчик 47, 49, 50, 85
 Ветроопыление, см. анемофилия
 Вивипария, см. живорождение
 Воздушные мешки 40, 42
 Возрастные состояния 104, 106–111
 Выводковые почки 122–124, 127
 Гаметангий 14–16, 113
 Гаметангиофор 16
 Гаметофит 3, 4
 — древнейших сосудистых 16
 — семенных растений 32, 54
 — — голосеменных
 — — — женский 35, 36, 41–43, 131
 — — — мужской 33, 34, 39, 40, 54
 — — — оболочкосеменных 130, 133, 134
 — — — покрытосеменных
 — — — женский, см. зародышевый мешок
 — — — мужской 46, 51, 53, 54
 — споровых растений
 — — равноспоровых 14
 — — — наземный 18–22
 — — — подземный 17, 18, 21
 — — — разноспоровых 25–30
 — — — женский 25–30, 143
 — — — мужской 25, 28, 30
 Гаустория 21, 26, 37, 65, 78–81, 106, 131
 Гейтеногамия 67
 Гемма 128
 Гетерокарпия 97, 103
 Гетероспория (гетероспоры) 13, 24
 Гетеростилия 69
 Гетерофиллия 46, 48
 Гидрофилия 71, 72
 Гидрохория 96

- Гинецей 56–60, 85, 114
 — апокарпный 56, 59
 — лизикарпный 60
 — паракарпный 60
 — синкарпный 59
 — ценокарпный 56
 Гинодизия 68
 Гипантий 60, 61
 Гипокотиль 107, 108, 111
 Голосемянность 44
 Гомеозис 50
 Диаспоры 30, 44, 94–96, 122, 126
 Диссеминация 94, 95, 113
 Дихогамия 68, 72
 Живорождение 104, 105, 124–126
 Жизненный цикл 3, 4
 Завязь 47, 56–61, 85, 86, 113, 114, 138
 — верхняя 61
 — нижняя 61
 — полунижняя 61
 Зародыш
 — семенных растений 32
 — — голосеменных 38, 39, 43, 44
 — — — оболочкосеменных 134, 135
 — — — покрытосеменных 77–83, 106, 133
 — споровых растений
 — — равноспоровых 21, 22
 — — разноспоровых 26, 27, 29, 30
 Зародышевый мешок 47, 63, 64, 83, 142, 143
 — гомологизация частей 131, 132
 — типы 66, 67
 — — Oenothera-тип 131–133
 — — Polygonum-тип (нормальный тип) 63–65
 — — биспорический 66, 67
 — — моноспорический 66, 67
 — — тетраспорический 67
 Заросток, см. гаметофит
 Зигота 4, 21, 38, 76, 104, 134, 135
 Зона
 — асцидиатная 58

- возобновления 101–103
 — обогащения 102
 — пликатная 58
 — торможения 102
 Зоохория 94
 Изоспория (изоспоры) 13
 Индузий 9, 10, 27–29
 Интегумент 31, 32, 138
 — голосеменных 34, 35, 38, 42, 43, 45
 — покрытосеменных 62, 63, 81
 Интина 42, 54
 Камера
 — архегонимальная 35, 36
 — пыльцевая 35–37
 Кантарофилия 36
 Карпелла, см. плодолистик
 Карпофор 90, 91
 Каудекс 116, 117
 Клейстогамия 73, 74
 Клетки
 — антеридиальная 33, 39, 40, 54
 — археспориальная 36, 41, 52, 63, 83
 — брюшная канальцевая 14, 15, 36, 42, 132, 134, 135
 — генеративная 33, 34, 37, 39, 40, 43, 53, 54
 — каменистые 38, 86
 — клетка-гаустория, см. сифоногенная
 — клетка-ножка 34, 37, 40, 43, 54
 — материнская мегаспор 36, 41, 63, 66, 67
 — — микроспор 53
 — — спор 5
 — оперкулярная 15, 20
 — паритетальная 52, 63
 — проталлиальная (вегетативная) 25, 28, 33, 34, 39, 40, 54
 — пыльцевой трубки, см. сифоногенная
 — ризоидальная 28
 — сифоногенная 33–35, 37–40, 53, 54
 — сперматогенная 14, 15, 25, 28, 34, 37, 40, 43, 54
 — спорогенная 11, 39, 52, 53

* Жирным шрифтом указаны номера страниц, на которых даны определения терминов или раскрыто их содержание, курсивом — номера страниц с иллюстрациями.

- стенки антеридия 25, 28
- ценоцитная 26, 28, 29, 35, 38, 41, 43, 64, 67, 80, 134
- центральная 64, 65, 76, 131–133
- шейковые 38, 42, 131, 132
- шейковая канальцевая 14, 15, 36
- Клон 126, 127
- Клубень, см. выводковые почки
- Клубень 120, 121, 126
- Колеоптиль 80, 110
- Колеориза 78, 80
- Кольцо механических клеток 8
- Корневая шейка 107
- Корневище 116–119, 126
- Корневой отпрыск 119, 120, 126
- Корреляции 55, 82, 107, 111–113, 116
- Кровелька, см. ариллус
- Крыло 18, 19, 42, 44, 91, 95
- Ксеногамия 67, 72
- Лептоспорангий 5, 6
- Луковица 121, 122, 124, 126
- Луковичка, см. выводковые почки
- Макроспора, см. мегаспора
- Массула 28
- Мегасинангий 31
- Мегасорус 27, 29
- Мегаспора 13
- семенных растений 31, 32
- — голосеменных 35, 36, 41, 42
- — покрытосеменных 63, 66, 67
- споровых растений 25, 26, 28–30
- Мегаспорангий 24, 27–31, 41
- Мегаспорогенез 35, 42, 63, 66, 67
- Мегаспорофилл 29, 30, 34, 44, 56, 138–141
- Мегаспороцит, см. клетка материнская мегаспор
- Мезокарпий, см. околоплодник
- Мерикарпий 87, 88, 90, 91
- Микропиле (пыльцевход) 31, 32, 35, 37, 42, 43, 62, 113
- Микросинангий 135, 136
- Микросорус 27
- Микроспора 13
- семенных растений 31
- — голосеменных 33, 34, 39, 40
- — покрытосеменных 51, 53, 143
- споровых растений 25, 27, 28
- Микроспорангий 24, 27, 28, 33, 36, 39, 40, 50
- Микроспорогенез 51–53
- Микроспорофилл 32, 39, 40, 51, 138–141
- Микроспороцит, см. клетка материнская микроспор
- Миксотеста 81
- Надсемядольное колено, см. эпикотиль
- Насекомоопыление, см. энтомофилия
- Нектар 70
- Нектарник 47, 70
- Ножка 21, 22, 26, 29
- Нуцеллус 31, 32
- голосеменных 34–37, 41, 42
- покрытосеменных 62, 63, 80, 81, 83
- Околоплодник 86–88
- Околоцветник 47, 50, 61, 71, 136, 137, 139, 141
- Онтогенез 104–113
- периоды 104–111
- — генеративный 111
- — латентный 104–106
- — прегенеративный 106–111
- — сенильный 111
- — эмбриональный 104
- Оогамия 16
- Оплодотворение
- двойное 76, 113, 132–135
- семенных растений 32
- — оболочкосеменных 133–135
- — покрытосеменных 46, 74–77, 113
- — саговниковых 35, 37, 38
- — хвойных 43, 44
- споровых растений 21, 26, 143
- Опыление 42, 67–74
- абиотическое 69, 71
- биотическое 69–71
- перекрёстное, см. ксеногамия

- соседственное, см. гейтеногамия
- Опылительная жидкость 37, 43
- капля 37
- Орнитофилия 70, 71
- Особи
- виргинильные 111
- зрелые генеративные 111
- имматурные 110
- молодые генеративные 111
- старые генеративные 111
- ювенильные 110
- Отводки 119, 126
- Паракладий 102
- Паренхотеста 81
- Партикуляция 116–118, 126
- Перикарпий, см. околоплодник
- Периплазмодий 6, 27, 28, 51–53
- Перисперм 80, 82, 83
- Периспорий 6
- Пестик 48, 56, 58, 67
- Плацента 9, 10, 58, 60, 62, 92
- Плацентация 58–60
- колончатая 60
- краевая 58
- поверхностная 58
- постенная 60
- центрально-уголковая 59
- Плеть 120
- Плоды 85–97, 103, 113
- принципы классификации 85–88
- распространение 94–97
- типы 88–93
- — боб 88, 89
- — — сочный 88, 89
- — — членистый 87, 88
- — вислоплодник 90, 91
- — гесперидий, или померанец 91, 92
- — двукрылатка 87, 90, 91
- — зерновка 93
- — жёлудь 92
- — коробочка 90, 91, 95
- — костянка 86, 89, 90
- — листовка 88, 89
- — — сочная 89
- — — многокостянка 89, 90
- — — многолистовка 90, 89, 141
- — — сочная 89, 90
- — многоорешек 85, 89, 90, 93, 95
- — орех 92
- — орешек 89
- — семянка 92, 95, 97
- — стручок 90, 91
- — — членистый 90
- — тыква 92
- — финик 90
- — ценобий 91
- — яблоко 85, 91, 92
- — ягода 91, 92
- Плодолистик 45, 50, 56–60, 114, 139, 141
- асцидиатный 57, 58
- кондупликатный 57, 58
- пельтатный, см. асцидиатный
- щитовидный, см. асцидиатный
- Плодоносец, см. карпофор
- Плюска 92, 93
- Подвесок (суспензор)
- семенных 38, 43, 44, 77, 78
- споровых 21, 22, 26, 27
- Покой семян 39, 44, 97, 104–106
- вынужденный 105
- физиологический 105
- Поклонение
- бесполое, см. спорофит
- половое, см. гаметофит
- Покроволистик 139, 140
- Покрывальце, см. индузий
- Пора 55
- Предзародыш, см. проэмбрио
- Присемянник, см. ариллус
- Проангостробил 140
- Проводниковая ткань 75, 76
- Прорастание семян 39, 44, 106–110
- надземное 106–108, 110
- подземное 108–110
- Проросток 21, 22, 44, 106–110
- Проталлий, см. гаметофит
- Протандрия, см. дихогамия
- Протогиния, см. дихогамия
- Протокарм 16, 22

Проэмбрио 77, 78
 Псевдовивипария, см. живорождение
 Пыльник 47, 50–54, 68
 Пыльца, см. пыльцевое зерно
 Пыльцевая трубка
 — голосеменных 40, 42, 43, 44
 — оболочкосеменных 134
 — покрытосеменных 47, 53, 55, 75, 76
 — скорость роста 75, 76
 Пыльцевое зерно 33
 — голосеменных 33, 36, 37, 40, 42, 43
 — покрытосеменных 47, 51, 53–55, 67, 113
 Пыльцевход, см. микропиле
 Равноспоровость, см. изоспория
 Разноспоровость, см. гетероспория
 Разностолбчатость, см. гетеростилия
 Регенерация 115, 116, 128
 Ризоидофор 19, 20
 Ризоиды 17–20, 26
 Рыльце 47, 56, 67–69, 113
 Сальтации 130
 Самонесовместимость 69
 — гетероморфная 69
 — гомоморфная 69
 Самоопыление, см. автогамия
 Саркотека 38
 Саркотеста 81, 82
 Сарментация 118–120, 126
 Связник 50, 51, 71, 72
 Семезачаток 31
 — беннетитовых 139, 140
 — оболочкосеменных 137
 — покрытосеменных 47, 56, 62, 63, 113
 — происхождение 31, 32
 — саговниковых 34, 35, 37
 — хвойных 39, 41–45
 Семенная кожура 4, 38, 43, 44, 81, 82, 105
 Семеножка, см. фуникулус
 Семя 4
 — голосеменных 38, 42–44
 — покрытосеменных 77–83
 — типы семян 82, 83

— — — периспермальное 82, 83
 — — — проэмбриональное 82, 83
 — — — эмбриональное 82, 83
 — — — эндопериспермальное 82, 83
 — — — эндоспермальное 82, 83
 Семядоли 38, 39, 44, 78, 79, 106–111
 Семяложе 139, 140
 Семяпочка, см. семезачаток
 Синангий 9, 10, 31
 Синергиды 64, 65, 76, 132
 Синзоохория 94
 Синфлоресценция, см. соцветие обьединённое
 Сифоногамия 44
 Склеротеста 38, 81, 82
 Соплодие 85, 93, 94
 Сорус 9, 10, 27, 32, 33
 Соцветие 97–103
 — ботрическое, см. моноподиальное
 — брактеозное 101
 — моноподиальное 97–99
 — головка 98
 — зонтик 98
 — кисть 97, 98
 — колос 97, 98
 — корзинка 98
 — метёлка 99
 — початок 98
 — серёжка 98
 — сложная кисть 99
 — сложный зонтик 99
 — сложный щиток 99
 — щиток 97, 98
 — объединённое 102
 — однородное 98, 99
 — принципы классификации 97
 — разнородное 99
 — рацемозное, см. моноподиальное
 — симподиальное 99, 100
 — — — дихазий 99, 100
 — — — монохазий 99, 100
 — — — плейохазий 99, 100
 — — — сложный дихазий 99, 100
 — — — сложный монохазий 99, 100
 — — — завиток 99, 100

— — — извилина 99, 100
 — — — сложный плейохазий 99, 100
 — смешанное 100, 101
 — фрондозное 101
 — цимозное, см. симподиальное
 — эбрактеозное 101
 Сперматозоид
 — голосеменных 34, 35, 37, 38
 — споровых 14, 15, 20, 25, 28
 Спермий
 — голосеменных 43, 44
 — — оболочкосеменных 134, 135
 — покрытосеменных 53, 54, 76
 Спорангий 5–13, 33
 Спорангиофор 10–12
 Спородерма 6, 54, 55
 Спорополленин 6, 55, 72
 Споротрофофилл 9, 10, 11
 Спорофилл 9, 10–12, 32, 114
 Спорофит 3, 4
 Спороцит, см. клетка материнская спор
 Споры 3–8, 13
 Срастание
 — конгенитальное 56, 58
 — плодов 93
 — плодолистиков 56–60
 — постгенитальное 56
 — семядолей 38, 79
 — спорангиев 9, 31
 — теломов 12, 31, 32
 — тычинок 50, 61
 — чешуй 43
 — элементов околоцветника 47, 61
 Стаминодий 49
 Стилодий 56
 Столбик 47, 56, 69
 — закрытый, или сплошной 75
 — открытый, или полый 75
 — полузакрытый 75
 Столоны 119, 120–122, 126
 Стомий 8, 9
 Стробилы 10
 — беннетитовых 139–141
 — покрытосеменных 139
 — саговников 32–34, 36, 37

— споровых растений 10, 11, 24
 — хвойных 39–41, 45
 — эфедры 135–138
 Суспензор, см. подвесок
 Тапетум 5
 — голосеменных 33, 39
 — покрытосеменных 51–53
 — споровых 5, 6, 27, 28
 Тека 50, 51
 Телом 10–12, 16, 31, 32
 Теории
 — псевдантовая 133–139
 — синангиальная, или стерилизации 31
 — теломная 12, 31
 — эвантовая, или стробиллярная 139–141
 Тирс 101
 Тотипотентность 115
 Триэция 68
 Трофофилл 10–12
 Тычинка 49, 50–52, 61, 68, 136, 139
 — стерильная, см. стаминодий
 Тычиночная нить 50, 51, 69
 Устье, см. стомий
 Усы 120
 Фаланга 93, 94
 Феллоген 118
 Фиброзный слой, см. эндотеций
 Фуникулус 62, 63
 Халаза 62
 Хироптерофилия 70
 Цветок 46, 47, 114, 133
 — клейстогамный 73, 74
 — махровый 50
 — надпестичный, см. завязь нижняя
 — подпестичный, см. завязь верхняя
 — хазмогамный 73
 Цветоложе 46, 61, 85, 139, 141
 Цветочная трубка 61, 85
 Цикл воспроизведения, см. жизненный цикл

Чашечка 47–50, 85	Эмбрионид 124, 125
Чешуи	Эндозоохория 94
— колосковые 93	Эндокарпий, см. околоплодник
— кроющие 39, 41, 42	Эндосперм
— межсеменные 139, 140	— вторичный 76, 80, 81, 113, 131
— семенные 39, 41–45	— первичный 38, 39, 43, 131
— цветковые 93	Эндоспорий 6, 26
Чужоопыление, см. аллогамия	Эндотений 51, 52, 72, 74
Шишка, см. стробилы	Энтомофилия 36, 70, 140
«Шишковаягода» 45	Эпибласт 78, 80
Щиток 78, 79, 110	Эпизоохория 94
Эвспорангий 5, 6, 31	Эпикотиль 108, 109
Экзина 42, 54, 55, 70	Эпиматий 45
Экзокарпий, см. околоплодник	Эрем 91
Экзоспорий 6, 7, 13, 26	Яйцеклетка
Элайсом 94, 95	— голосеменных 35–38, 42, 43
Элатеры 6, 7	— — оболочкосеменных 134, 135
	— покрытосеменных 64–66, 76, 132
	— споровых 14–16, 21

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Размножение растений спорами	5
1.1. Спорангий	—
1.2. Равноспоровые растения	13
1.3. Разноспоровые растения	24
Глава 2. Размножение растений семенами	31
2.1. Голосеменные растения	32
2.1.1. Саговниковые	—
2.1.2. Хвойные	39
2.2. Покрытосеменные, или цветковые растения	45
2.2.1. Цветок	46
2.2.2. Опыление и оплодотворение	67
2.2.3. Семя и плод	77
2.2.5. Соцветия	97
2.2.6. Периодизация онтогенеза растений	104
Глава 3. Вегетативное размножение	115
Глава 4. Эволюция размножения растений: нерешённые проблемы (Вместо заключения)	130
Рекомендуемая литература	145
Источник иллюстраций	146
Указатель названий растений	150
Предметный указатель	156

Учебное издание

Анатолий Александрович Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Учебник

Редактор *Т. Н. Пескова*

Компьютерная верстка *А. М. Вейшторп*

Подписано в печать 22.10.2013. Формат 60 × 90¹/₁₆.

Печать офсетная. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 10,25. Тираж 400 экз. Заказ № 208

Издательство Санкт-Петербургского университета.

199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, 11/21.

Тел./факс (812)328-44-22

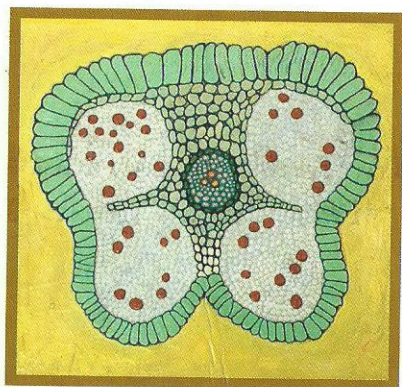
E-mail: editor@unipress.ru

www.unipress.ru

Типография Издательства СПбГУ.

199061, С.-Петербург, Средний пр., 41.

А. А. Паутов

РАЗМНОЖЕНИЕ
РАСТЕНИЙ

”...Казалось, непреодолимая бездна, подобная пропасти, отделявшей позвоночных от беспозвоночных, отделяет явнотрачные, или цветковые растения, от тайнотрачных, или растений без цветка... Нужно было во что бы то ни стало найти у тайнотрачных тычинки и пестики с семезачатками... Где же все это найти в цветке лютика: все эти микроспоры, антеридии, антерозоиды, женские проталлии или архегонии?

Гастон Боннье, 1909

На первой стороне обложки — Бриджет Мэй. Пыльник гаультерии. 2009. На четвертой стороне обложки — Бриджет Мэй. Пыльник смородины. 2009

”...К настоящему времени накоплен огромный фактический материал, касающийся репродуктивных органов растений, но его систематизация и интерпретация, в том числе по ключевым вопросам, далеки от завершения [с. 143].

”...Учебник отличает не только четкое изложение фактического материала о способах размножения, основных тенденциях и многообразии путей его эволюции у растений, но и увлекательный экскурс в мир дискуссий относительно природы их репродуктивных структур.

Профессор Н. П. Битюцкий,
СПбГУ