

УДК 582.52(075.8)  
ББК 28.592.71я73  
Ч-49

Рекомендовано ученым советом  
биологического факультета  
15 сентября 2010 г., протокол № 1

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор *Я. К. Куликов*;  
кандидат биологических наук, доцент *И. И. Смолич*

**Черник, В. В.**

Ч-49 Систематика высших растений. Покрытосеменные. Класс Однодольные : пособие для студентов биол. фак. спец. 1-31 01 01 «Биология (по направлениям)», 1-33 01 01 «Биоэкология» / В. В. Черник, М. А. Джус. — Минск : БГУ, 2012. — 192 с. : ил.  
ISBN 978-985-518-468-4.

В пособии приведены характерные особенности класса Однодольные, дан систематический обзор таксономических категорий (подклассов, порядков, семейств), в основном по системе А. Л. Тахтаджяна. Подробно рассмотрено строение вегетативных и репродуктивных органов.

Предназначено для студентов биологического факультета БГУ.

**УДК 582.52(075.8)**  
**ББК 28.592.71я73**

**ISBN 978-985-518-468-4**

© Черник В. В.,  
Джус М. А., 2012  
© БГУ, 2012

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Однодольные – важная группа покрытосеменных растений, к которой принадлежат такие жизненно необходимые для человечества растения, как злаки, пальмы, луковые, а также широко известные декоративные растения: орхидеи, лилейные, ирисовые, ароидные, амариллисовые, бромелиевые и многие другие. Немало среди них ценных кормовых, лекарственных и волокнистых растений.

Материал излагается по системе А. Л. Тахтаджяна (1997) с некоторыми исключениями, в основном в объеме учебной программы по дисциплине «Систематика высших растений». Система А. Л. Тахтаджяна является обобщающей, базирующейся на данных эмбриологии, палинологии, сравнительной анатомии, кариологии, фитохимии, молекулярно-генетических исследований, а также на данных кладистического анализа многих таксонов. В пособии рассмотрены подклассы, основные порядки, наиболее крупные семейства однодольных мировой флоры, важнейшие семейства флоры Беларуси. Приведены характерные особенности класса в целом. Описание таксонов включает сведения о морфолого-анатомических особенностях строения вегетативных и репродуктивных органов, распространении, экологии, химическом составе, значении в природных экосистемах и хозяйственной деятельности человека, эволюции, численности, классификации и охране растений. Отмечены пищевые, лекарственные, кормовые, декоративные и технические растения. Основное внимание уделяется характеристике семейств.

При подготовке пособия использованы материалы (сведения и графические иллюстрации) различных изданий (см. список литературы), Интернета и др.

Авторы благодарны сотрудникам отдела цветоводства и гербария Центрального ботанического сада НАН Беларуси, ботанического сада БГУ за помощь в определении видов и иллюстративный материал по сортам культивируемых декоративных растений. Остальные оригинальные цветные фотографии – авторов (более 60 % – доцента М. А. Джуса).

Работа по написанию пособия распределилась между авторами следующим образом: В. В. Черник – «Характерные особенности класса Однодольные, или Лилиопсида (*Monocotyledoneae*, или *Liliopsida*)», «Подклассы Лилииды (*Liliidae*)», «Подкласс Коммелиниды (*Commelinidae*)», «Подкласс Арециды (*Arecidae*)»; М. А. Джус – «Подкласс Алисматиды (*Alismatidae*)», «Подкласс Триуриды (*Triurididae*)», «Подкласс Ариды (*Aridae*)».

## ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛАССА ОДНОЛЬНЫЕ, ИЛИ ЛИЛИОПСИДА (*MONOCOTYLEDONEAE*, ИЛИ *LILIOPSIDA*)

Как показывает более раннее название этого класса — Однодольные, для представителей характерно наличие у зародыша семени одной семядоли.

Семядоли обычно с двумя главными проводящими пучками, прорастание семян в большинстве случаев подземное.

Зародышевый корешок рано отмирает, заменяясь системой придаточных корней, образующих мочковатую корневую систему. Чехлик и эпиблема корня имеют в онтогенезе разное происхождение.

Однодольные обычно травянистые растения, реже вторично-древовидные формы (пальмы, юкки, драцены). Первично-древесные формы отсутствуют.

Для однодольных характерна атактостела. Сосудисто-волокнистые пучки коллатеральные, закрытого типа. Они распределены по всему периметру стебля или формируют два или большее число колец. Кора и сердцевина обычно не ясно выражены. У травянистых однодольных в течение всей жизни сохраняется первичное анатомическое строение надземных и подземных органов. У древовидных растений происходит атипичное утолщение стебля за счет образования из паренхимы первичной коры дополнительных слоев камбия.

Листья обычно с параллельным или, реже, дуговидным жилкованием. Очень редко жилкование пальчатое или перистое (например, вороний глаз обыкновенный (*Paris quadrifolia*)). Жилкование обычно замкнутое (свободных концов жилок, как правило, не бывает). Листья обычно не расчленены на черешок и пластинку, преимущественно с влагалищным основанием, чаще без прилистников. Листья простые, с большим числом листовых следов. Листорасположение очередное.

Цветки круговые, редко полукруговые. Круговые цветки обычно 3-мерные (число частей цветка в одном круге кратно трем), иногда 4- или 2-мерные.

Микроспорогенез преимущественно сукцессивного типа.

Пыльцевые зерна обычно однобороздные или однопоровые.

Эндосперм гелобиальный или нуклеарный, очень редко целлюлярный.

Класс Однодольные включает свыше 63 тыс. видов, объединенных в более чем 3 тыс. родов, 133 семейства, 57 порядков и 6 подклассов. Во флоре Беларуси свыше 390 видов однодольных из 139 родов и 18 семейств. В Красную книгу Беларуси включено 57 видов однодольных, 35 видов нуждаются в профилактической охране.

## ПОДКЛАСС ЛИЛИИДЫ (*LILIIDAE*)

Крупнейший подкласс Однодольных, объединяющий более половины числа видов этого класса. В его составе самое крупное среди однодольных семейство — Орхидные, или Ятрышниковые (*Orchidaceae*). К лилиидам относится 18 порядков и 74 семейства. Лилииды преимущественно сухопутные растения, хотя иногда встречаются и обитатели влажных мест. В основной массе — травянистые многолетние и однолетние растения, редко более или менее древовидные, со своеобразным вторичным приростом, свойственным однодольным. Часто с хорошо развитыми подземными запасующими органами — корневищами, луковичами, клубнями. Листья в прикорневой розетке базальные и стеблевые или только базальные, влагалищные, с дуговидным и параллельным жилкованием. Сосуды, если имеются, — с лестничными или простыми перфорационными пластинками.

Цветки от очень мелких до довольно крупных в разнообразных соцветиях, реже одиночные. Обоеполые, редко однополые, актиноморфные и более или менее зигоморфные, с двойным или простым околоцветником. Энтомофильные или анемофильные растения. Тапетум обычно секреторный. Микроспорогенез по большей части сукцессивный. Пыльцевые зерна двуклеточные или трехклеточные, одноколюпчатные или различных производных типов. Гинецей апокарпный или синкарпный. Семязпочки обычно анатропные, чаще с двумя интегументами, чаще крассинуцеллятные. Женский гаметофит чаще *Polygonum*-типа. Эндосперм гелобиальный или нуклеарный. Семена обычно с более или менее обильным эндоспермом (отсутствующим у орхидных).

Среди лилиид имеются относительно примитивные таксоны (например, семейства Тофилдиевые (*Tofieldiaceae*), Мелантиевые (*Melanthiaceae*)). Для них характерна двуклеточная пыльца, гинецей нередко из свободных или в основании частично сросшихся плодолистиков. Многие семейства подкласса, включая Орхидные, достигли очень высокого уровня специализации.

## ПОРЯДОК ЛИЛИЕЦВЕТНЫЕ (*LILIALES*)

Лилиецветные – порядок, в котором наиболее характерно выражено типичное для однодольных строение вегетативных и репродуктивных органов. Большинство растений – многолетние травы с корневищами, луковичками; редко – древовидные, с вторичным приростом.

Цветки обоеполые, редко – однополые. Обоеполые цветки чаще всего из пяти 3-членных кругов. Околоцветник простой, у большинства венчиковидный. Цветки актиноморфные или изредка более или менее зигоморфные. Тычинок шесть, в двух кругах. Пыльники прикреплены к нити основанием, вскрываются продольно, экстрорзные или интрорзные. Тапетум обычно секреторный. Микроспорогенез сукцессивный или редко – симультанный. Гинецей из трех плодолистиков, синкарпный. Завязь трехгнездная, с центрально-угловой плацентацией. Семяпочки чаще многочисленные, анатропные, с двумя интегументами, чаще крассиноцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*- или *Fritillaria*-типа. Эндосперм гелобиаальный или нуклеарный. Цветки от мелких до довольно крупных, в разнообразных соцветиях, реже одиночные. Плоды у наиболее примитивных форм – многолистовки, чаще коробочки, реже ягоды. Семена с более или менее обильным эндоспермом, окружающим прямой или согнутый маленький зародыш.

### Семейство Лилейные (*Liliaceae s. l.*)

Большинство лилейных – многолетние травы с корневищами (ландыш (*Convallaria*), купена (*Polygonatum*), майник (*Maianthemum*), вороний глаз (*Paris*), аспарагус, или спаржа (*Asparagus*), чемерица (*Veratrum*)) или луковичками (лилия (*Lilium*), тюльпан (*Tulipa*), рябчик (*Fritillaria*), лук (*Allium*), гиацинт (*Hyacinthus*), гусиный лук (*Gagea*), пролеска (*Scilla*)). Подземные запасающие органы иногда также в виде клубней и клубнелуковиц (безвременник (*Colchicum*)). Это геофиты – многолетники, у которых почки возобновления находятся в почве (рис. 1; см. вкл., табл. I–IV). Многие – эфемероиды (тюльпан, рябчик, гусиный лук, пролеска, гиацинт, кандык, или эритрониум (*Erythronium*)). В природных условиях после плодоношения их надземные части отмирают с наступлением засушливого сезона.

Строение лукович лилейных весьма разнообразно. Луковичи многолетние, состоящие из чешуй нескольких годовых циклов, или однолетние, ежегодно возобновляющиеся. Многолетние и однолетние луковичи могут быть составлены одними листовыми (основания ассимилирующих листьев, разрастающиеся ко времени отмирания листовых пластинок) или одними низовыми чешуями (по происхождению – низовые листья, никогда не несущие листовых пластинок), или сочетанием тех и других.

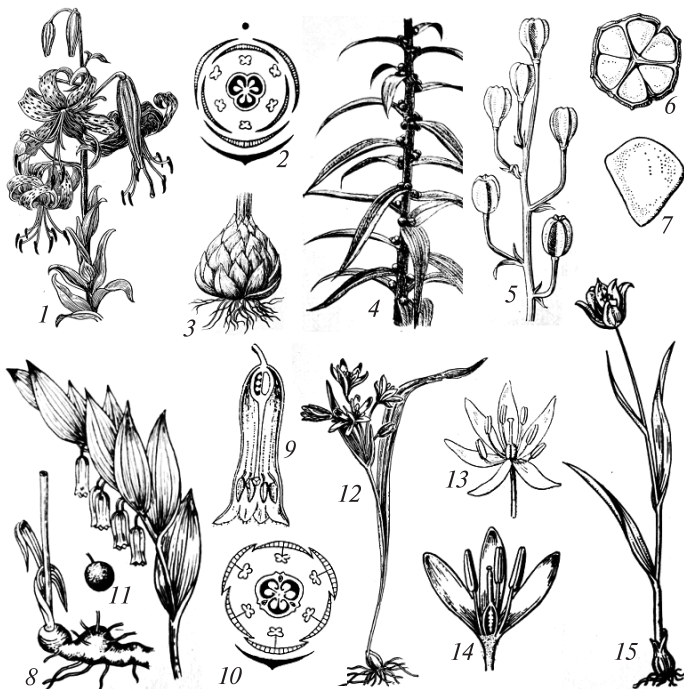


Рис. 1. Семейство Лилейные (*Liliaceae* s. l.):

лилия ланцетolistная, или тигровая (*Lilium lancifolium*):

1 – соцветие; 2 – диаграмма цветка; 3 – черепитчатая луковица;

лилия луковичноносная (*Lilium bulbiferum*): 4 – стеблевые пазушные луковички;

лилия кудреватая (*Lilium martagon*): 5 – плоды; 6 – поперечный разрез коробочки; 7 – семя;

купена душистая (*Polygonatum odoratum*): 8 – общий вид;

9 – продольный разрез цветка; 10 – диаграмма цветка; 11 – плод;

гусиный лук желтый (*Gagea lutea*): 12 – общий вид;

13 – цветок; 14 – продольный разрез цветка;

тюльпан лесной (*Tulipa sylvestris*): 15 – общий вид

Чешуи луковиц могут быть широкими, замкнутыми, со сросшимися краями: туникатные, или концентрические, луковицы у гусиного лука, лука репчатого (*Allium cepa*), чеснока (*Allium sativum*); широкими, не замкнутыми: полутуникатные – у пролески; иногда узкими: черепитчатые луковицы у лилии. Число чешуй в луковице варьирует от одной (чеснок) до многих (лук репчатый, лилии). Кроме сочных запасающих листовых и низовых чешуй, могут формироваться пленчатые влагалищные чешуи, которые чаще замкнутые. Их верхушка находится на поверхности и охватывает основание зеленых листьев. У однолетних луковиц (тюльпаны, некоторые луки) к концу сезона вегетации все чешуи отмирают. Вместо

отмершей (материнской) луковицы образуется новая замещающая луковица, заложившаяся ранее у основания цветоносного побега. Растения, у которых луковицы ежегодно отмирают, более правильно следует считать не многолетниками, а вегетативными малолетниками. У многолетних луковиц часть чешуй отмирает и в луковице накапливаются чешуи за несколько лет или годовых циклов. В годичном цикле разных видов имеется определенное соотношение разных видов чешуй. Наиболее древним типом являются крупные, почти наземные многочешуйчатые луковицы, образованные только листовыми чешуями; наиболее эволюционно продвинутыми, специализированными — малочешуйчатые, ежегодно возобновляющиеся и глубоко залегающие.

Луковица чеснока — сложная (под общей сухой чешуей располагается много луковичек). Луковицы представляют собой специализированные побеги двух типов ветвления: моноподиальное и симподиальное. Луковицы тюльпана гибридного (*Tulipa hybrida*), рябчика императорского (*Fritillaria imperialis*), лука репчатого — характерные примеры симподиальных луковиц. Цветонос формируется из верхушечной почки, а возобновление (образование дочерних луковиц) — из пазушных. У моноподиальной луковицы зачаток первого листа почки возобновления обращен к цветоносу брюшной стороной, а у симподиальной луковицы — спинной.

Корни обычно тонкие, нитевидные. Однако, помимо корневищ, луковиц и клубнелуковиц, вместилищами запасных веществ у лилейных могут служить и метаморфизированные запасующие придаточные корни. Они становятся мясистыми, нередко веретеновидно-, цилиндрически- и клубневидно-утолщенными. Подобные корни формируются у некоторых видов гемеорокаллиса (красоднева, лилейника (*Heimerocallis*)), эремуруса (*Eremurus*), асфоделуса (*Asphodelus*). От луковиц многих луков, лилий отходят контрактильные (втягивающие) корни с утолщенным основанием и поперечно-морщинистой поверхностью. Благодаря их сокращению в продольном направлении луковица заглубляется в почву на нужную, часто значительную, глубину, предохраняясь от неблагоприятных воздействий внешних факторов. У ювенильных (до первого цветения) растений многих тюльпанов ежегодно формирующиеся замещающиеся (а у некоторых видов и дочерние) луковицы выносятся за пределы материнской луковицы и заглубляются с помощью вертикальных полых столонов, внутри которых они находятся.

Редко среди лилейных встречаются древовидные формы, еще реже — эпифиты (мадагаскарский родокодон (*Rhodocodon*) и лилия древесная (*Lilium arboricola*) из Восточной Азии). Древовидные, кустарниковидные растения, лианы имеются среди алоэ (*Aloë*). Вьющиеся, лазающие, часто сильно колючие кустарниковидные формы преобладают в роде Смилакс, или Сассапариль (*Smilax*). Вечнозеленых своеобразных кустарниковидных



и полукустарниковидных растений, морфологически близких к травянистым, немало среди иглицевых (*Ruscusoideae*), полукустарниковидных — среди аспарагусов (*Asparagus*). В засушливых условиях побеги могут превращаться в уплощенные листоподобные образования — кладодии (характерен длительный рост) у иглицы (*Ruscus*), данаи (*Danae*), семелы (*Semele*) и филлокладии (их рост ограничен) у аспарагуса.

Стебли облиственные. Листья часто с влагалищем, очередные. Нередко листья только базальные (многие алоэ, гемерокаллис, гиацинт, пролеска, эремурус, безвременник). Листовые пластинки чаще всего удлиненные, ланцетовидные, линейные или яйцевидные, с параллельным или дуговидным жилкованием, цельнокрайние или зубчатые. Среди линейных немало листовых суккулентов (алоэ (*Aloë*), гастерия (*Gasteria*), хавортия (*Haworthia*)). Устьичные комплексы аномоцитные. У растений, образующих кладодии и филлокладии, листья мелкие, чешуевидные или пленчатые, рано опадающие.

Цветки актиноморфные, изредка более или менее зигоморфные (некоторые виды рябчика, которые в последнее время выделяют в самостоятельный род Ринопеталум (*Rhinopetalum*), мускари (*Muscari*)), яркие крупные (достигают 20 см в диаметре у некоторых тюльпанов, лилий) или мелкие и невзрачные (смилакс). Обоеполые или, редко, раздельнополые (некоторые спаржи, смилакс; растения двудомные), функционально однополые (иглица). Редко цветки одиночные, чаще собраны в кисти, колосья, метельчатые, зонтиковидные и другие соцветия.

Околоцветник из двух трехчленных кругов, раздельнолистный (тюльпан, лилия, пролеска, большинство луков, гусиный лук, чемерица) или сростнолистный (ландыш, купена, безвременник, гиацинт). Тычинок чаще шесть — по три в двух кругах. Тычиночные нити обычно свободные, редко они расширенные и сросшиеся у основания (некоторые гиацинтовые (*Hyacinthoideae*)). У иглицевых тычинки по всей длине срастаются в колонку, отходящую от основания цветка или отгиба околоцветника. Нередко тычинки у растений со сростнолистным околоцветником к нему прирастают (купена, отдельные гиацинтовые). Пыльники прикреплены к тычиночным нитям спинкой или основанием, вскрываются обычно продольной щелью.

У большинства видов пестик один, со столбиком. Гинецей состоит из трех сросшихся плодолистиков. Наиболее примитивные представители семейства (чемерица) характеризуются неполным срастанием плодолистиков. Завязь обычно верхняя, трехгнездная. Семяпочки многочисленные, чаще анатропные, с двумя интегументами. Плаценты центрально-угловые.

Примеры формул цветков:

тюльпан лесной (*Tulipa sylvestris*) —  $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ ;

ландыш майский (*Convallaria majalis*) —  $*P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(3)}$ .

От типичного общего 3-членного плана строения цветка лилейных имеются отклонения. Цветки иногда 4-членные. У майника листочков околоцветника и тычинок по 4, у вороньего глаза — чаще по 8. Пестик у майника из 2 плодолистиков. Четырехчленные цветки у аспидистры (*Aspidistra*), неприхотливого теневыносливого растения, используемого в комнатном цветоводстве.

Опыление у большинства происходит при помощи различных насекомых, у некоторых — птицами (американские заносные гемерокаллисы; рябчики, гастерия, книфофия (*Kniphofia*), большинство алоэ). Наблюдается выделение нектара на перегородках завязи, иногда образуются специальные нектарники на сегментах околоцветника, при основании плодолистиков, тычинок. Насекомых привлекает не только нектар, но и пыльца. Перекрестному опылению способствует протероандрия или, реже, протерогиния.

Плоды — чаще верхние синкарпные коробочки (лилия, кардиокринум (*Cardiocrinum*), лук, тюльпан, безвременник, гусиный лук, пролеска, рябчик, кандык, алоэ, гастерия, хавортия, хлорофитум (*Chlorophytum*): локулицидные (вскрывающиеся по гнездам) или септицидные (вскрывающиеся по перегородкам, в плоскости срастания плодолистиков). Иногда — шаровидные ягоды (красные у ландыша, аспарагуса, майника, купены, смилакса; синевато-черные у купены, вороньего глаза, смилакса). У наиболее примитивных форм плоды близкие к гемисинкарпной многолисточке (чемерица). Семена с эндоспермом, содержащим белки, жирные масла и редко — резервную целлюлозу. Зародыш маленький, прямой или согнутый.

По способу распространения семян лилейные чаще относятся к баллистам, у которых семена активно разбрасываются (кардиокринум, лилия, тюльпан, алоэ, гастерия). Непременным условием такого способа диссеминации является наличие прямостоячего, упругого к моменту плодоношения стебля, который обычно раскачивается от порывов ветра, иногда — от ударов животных. Для многих лилейных-баллистов характерны резкие изменения положения цветоножек к периоду плодоношения (так называемые карпологические изгибы, когда горизонтальные или загнутые вниз цветоножки изгибаются вверх, располагая плоды строго вертикально). Например, у лилий, независимо от расположения цветков, коробочки всегда направлены вверх. Это характерно для растений открытых пространств. Нередко семена баллистов с анемохорными приспособлениями. Они плоские, окружены крыловидной тонкой каймой и легко разносятся ветром. У некоторых лилейных наблюдается мирмекохория — семена растаскивают муравьи (эфемероидные виды пролески, некоторые виды гусиного лука, евроазиатские виды кандыка, гиацинт восточный (*Hyacinthus orientalis*), лук медвежий (*Allium ursinum*)). Семена этих растений имеют нежные и сочные придатки, содержащие жирные

масла — элайсомы. В отличие от баллистов, у которых стебли высыхают и деревенеют, стебли мирмекохоров при созревании плодов полегают. Для растений, имеющих сочные, окрашенные ягоды, характерна орнитохория.

Многие лилейные хорошо размножаются вегетативно: с помощью корневищ, дочерних луковиц, которые образуются в пазухах чешуй материнской луковицы, луковичных чешуй, замещающих луковиц, выводковых почек. У лилий ланцетолистной, или тигровой (*Lilium lancifolium*), луковиченосной (*L. bulbiferum*) образуются мелкие луковички, развивающиеся в надземной части цветоносного побега, в пазухах листьев, на узлах стебля и в его подземной части в зоне стеблевых корней. В соцветии луков (чеснока, дикорастущего лука огородного (*Allium oleraceum*)) образуются луковички при основании цветоножек. Они округлые, зеленые или коричневые, лишенные кожистых чешуй, сильно отличаются от подземных, которые также образуются у этих растений. У видов, формирующих луковички в соцветии, наблюдается в большей или меньшей степени выраженное подавление полового размножения. Помимо дочерних луковиц, на луковицах многих луков (круглого (*Allium rotundum*), виноградного (*A. ampeloprasum*)) развиваются очень мелкие, величиной с горошину луковички, также предназначенные для вегетативного размножения. Иногда луковички образуются не на луковицах, а на верхушках листьев (лук волшебный (*Allium magicum*)). У некоторых луков вегетативное размножение может осуществляться и с помощью горизонтального корневища, несущего луковицы (лук угловатый (*Allium angulosum*)).

Лилейные встречаются во всех флорах мира и входят в состав различных фитоценозов: лесных (купена, ландыш, вороний глаз, майник); равнинных (чемерица) и высокогорных лугов (лилии, пролески, гусиные луки, безвременники). Некоторые обитают только в тропиках (хлорофитум, гладиолус (*Gloriosa*)). Большинство лилейных приспособлено к жизни в сухих областях. Особенно велика их роль в формировании растительных сообществ субтропических регионов. Также они обильны в степных формациях, в том числе и в сухих степях, переходных к полупустынным и пустынным областям внетропических стран (многие луки, тюльпаны, алоэ). В процессе адаптивной эволюции выработались многочисленные приспособления к условиям существования: контрактильные корни, суккулентные листья, кладодии, филлокладии.

Семейство включает 3500—4000 видов, подразделяется на целую серию подсемейств.

Многие лилейные имеют практическое значение как овощные, лекарственные, декоративные и прядильные растения.

Многие луки являются пряно-овощными: однолетние (чеснок полевой (родом из Южной Азии)); двулетние (лук репчатый (родина — Средняя Азия и Афганистан), лук порей (*A. porrum*, родина — Средиземноморье)); многолетние — лук батун, или лук дудчатый, или лук татарка

(*A. fistulosum*, родина – Китай), лук скорода, или лук резанец, или шнитт-лук (*A. schoenoprasum*), лук-слизун (*A. nutans*) (рис. 2; см. вкл., табл. II, 1). Лук репчатый, чеснок выращивают главным образом ради луковиц, хотя молодая листва также употребляется в пищу. Многолетние луки возделывают преимущественно ради зеленых листьев, которые начинают отращивать очень рано и затем растут в течение всего вегетационного периода. Начало культуры лука репчатого относят к 4000 г. до н. э. Упоминания о нем находят в клинописи древних шумеров, египетских папирусах. Лук был очень популярным овощем у греков и римлян, египтяне считали его священным. От лука репчатого произошло огромное количество культиваров, отличающихся размерами, формой, окраской и ароматом. Структура луковицы чеснока посевного более сложная. Плотное бумажистое покрывало охватывает от нескольких до многих дочерних луковиц, или зубков. Их острый аромат ценится в кулинарии всего мира. Они также используются для профилактики и лечения инфекционных заболеваний.



Рис. 2. Луки (*Allium*):

1 – лук репчатый (*A. cepa*); 2 – лук порей (*A. porrum*);  
3 – лук скорода, или лук резанец, или шнитт-лук (*A. schoenoprasum*); 4 – чеснок (*A. sativum*)

Чеснок, посаженный рядом с розами, защищает их от тли. Листья лука порея широкие, вогнутые; их влагалищные основания образуют жесткий съедобный цилиндр. В пищу используют также листья, луковицы многих дикорастущих видов лука. Листья и луковицы богаты белками, сахарами, витамином С, каротином. Многие виды обладают характерным резким запахом и жгучим вкусом, так как содержат летучие эфирные масла с сернистыми соединениями. Род насчитывает свыше 700 видов луковичных и корневищных растений, распространенных в умеренных областях Северного полушария.

В Восточной Азии некоторые лилии, рябчики также выращивают как овощные культуры из-за съедобных луковиц. Ранее использовали в пищу и луковицы сибирских видов лилии. Как деликатесный овощ разводят особые разновидности спаржи лекарственной (*Asparagus officinalis*). В пищу употребляют молодые, сочные, этиолированные побеги. В национальной кулинарии некоторых стран применяют гемерокаллисы.

Некоторые центральноазиатские луки имеют кормовое значение. Они составляют основу так называемых луковых степей – прекрасных пастбищ. Из зеленой массы растений местные скотоводы готовят также очень питательные брикеты для зимней подкормки домашних животных. Многие дикие животные едят богатые сахарами и крахмалом луковицы тюльпанов, кандыков.

Большинство луков фитонцидоносны. Лечебные свойства лука отмечены в трудах Диоскорида, Авиценны. Главное назначение современных препаратов из лука – лечение инфекционных заболеваний. Они также усиливают двигательную и секреторную деятельность. Выделены продукты (маннит) для лечения диабетиков. Из надземных частей ландышей получают сердечные препараты. Сердечные гликозиды также обнаружены в луковицах лилии даурской (*Lilium dauricum*), корневищах купены душистой, или лекарственной (*Polygonatum odoratum*). Корневища купены применяют в народной медицине. После отмирания годичного побега на корневище остается круглый вдавленный рубец, напоминающий печать. Считается, что лечебные свойства купен, исцеляющих раны, первым обнаружил царь Соломон. Отсюда второе, народное, название рода: «Соломонова печать». Лечебны многие виды алоэ. Экстракты из суккулентных листьев алоэ древовидного (*Aloë arborescens*), известного комнатного растения под названием «столетник», используют при лечении воспалительных процессов, ожогов, гнойных ран, глазных и других заболеваний. Разнообразен химический состав спаржи лекарственной. В корневищах, корнях выявлены углеводы, аминокислота аспарагин, стероиды; в надземных частях – флавоноиды, фенолы и их производные. Семена богаты маслом. В плодах найдены стероидные сапонины, флавоноиды. Применение разнообразно: при болезнях почек, желудка, легких,

дизурии, сахарном диабете, подагре, наружно — при экземах. В народной медицине ряда стран используют рябчики, гемерокаллисы.

В семействе большое разнообразие декоративных растений. Наиболее широко культивируются лилии и тюльпаны. Древнейшая из культивируемых лилий — лилия белоснежная (*Lilium candidum*), известная также как «лилия Мадонны», «лилия Благовещения». В природных сообществах изредка встречается в Ливане, Палестине и Сирии. До сих пор ее выращивают из-за красивых и ароматных цветков, для получения эфирного масла и лекарственных препаратов. Первые изображения ее встречаются на критских вазах и фресках начиная с XVII в. до н. э., а затем у древних ассирийцев, египтян, греков и римлян. Древние римляне считали, что после розы нет цветка более прекрасного, чем лилия. Белизна ее цветков была символом правды, чистоты и непорочности, поэтому у ранних христиан цветки лилии белоснежной стали атрибутами Пречистой Девы Марии, Богоматери. С эпохи итальянского Возрождения и ранней фламандской живописи в картинах на библейский сюжет «Благовещение» изображался архангел Гавриил, приносящий мадонне белую лилию. В средние века лилия была символом мира. К. Линней, давший ей ботаническое название, следовал латинским поэтам, которые уже в I в. до н. э. называли ее белоснежной.

С XVI в. начали культивировать и другие виды лилий (кудреватую (*Lilium martagon*), халцедонскую (*L. chalcedonicum*), луковиценосную, шафранную (*L. croceum*), Генри (*L. henryi*), даурскую, тигровую, прекрасную (*L. speciosum*), великолепную (*L. superbum*), леопардовую (*L. pardalinum*). Сенсацию вызвала лилия золотая (*L. auratum*), появившаяся на выставке цветов в Лондоне в июле 1862 г. Это лилия с очень крупными, диаметром 20–25 см, чашевидными цветками, склоненными вниз или смотрящими вбок и обладающими приятным ароматом. Листочки околоцветника белые с золотистой, иногда красной продольной полосой в центре. Высота растения может достигать 3 м. Произрастает в Японии на о. Хонсю.

Работы по гибридизации лилий начались в конце XVIII в. С выявлением в Западном Китае в начале XX в. лилии царственной (*L. regale*) значительно увеличилось количество сортов лилий, достигшее в настоящее время более 2000.

Всего род насчитывает около 100 видов многолетних луковичных растений, распространенных преимущественно в предгорных и горных районах умеренного и субтропического поясов Северного полушария, от северной границы таежной зоны до тропиков.

Луковицы лилий состоят из сочных незамкнутых, перекрывающих друг друга чешуй. Цветки одиночные или собраны в разнообразные по форме кистевидные (цилиндрические, конические, зонтиковидные, щитковидные) и метельчатые соцветия. Лилии различны по форме роста,

способу размножения, форме, размеру и окраске цветков. Подавляющее большинство их цветет летом. Форма цветков, насчитывающих 6 листочков околоцветника, разнообразна — чашевидная, трубчатая, воронковидная, звездчатая, чалмовидная (с сильно отогнутыми наружу листочками). Многие лилии обладают приятным ароматом. Являясь ценными высокодекоративными растениями, они широко используются в декоративном садоводстве открытого и защищенного грунта. Разнообразие форм, окрасок, продолжительности цветения позволяют использовать их в самых различных видах цветочного оформления, а также на срез и для выгонки в зимнее время. Размножаются семенами, дочерними луковицами, мелкими почко-луковичками, чешуями луковиц и стеблевыми черенками. Наряду с ними, в экспериментальных работах все вегетативные части лилий могут быть использованы для вегетативного размножения: членики луковичных чешуй, листья.

С целью улучшения декоративных качеств лилий и повышения их устойчивости к вирусным и другим заболеваниям проводились также селекционные работы с использованием полиплоидии. Полученные тетраплоидные формы лилий отличаются от диплоидных форм более крупными и многочисленными цветками с плотными листочками околоцветника, часто с большей устойчивостью к вирусным и другим заболеваниям, способностью к формированию луковиц-деток в пазухах листьев, разными сроками и продолжительностью цветения. Путем скрещивания диплоидных форм с тетраплоидными получены триплоидные формы. Получены также гаплоидные формы, культивируя пыльцу на искусственных питательных средах. Экспериментальная полиплоидия позволяет получить новые формы у видов и сортов лилий, обеспечивает восстановление фертильности. Это значительно расширяет возможности дальнейшей селекционной работы.

Одно из самых продаваемых в мире растений — тюльпан. Название рода персидское, в переводе означает «тюрбан», «чалма» и дано по форме цветков, напоминающих чалму. Род насчитывает около 140 видов многолетних травянистых луковичных растений. Распространен от Средиземноморья до Дальнего Востока и Японии, от Скандинавии до Северной Африки; главным образом — в Центральной и Западной Азии, в областях с жарким и сухим летом и небольшим количеством осадков весной и осенью, в пустынях, полупустынях и степях, редко в лесах. Они произрастают на равнинах и во всех поясах гор, но редки вблизи ледников. Как весенние эфемероиды в период массового цветения покрывают открытые горные и степные склоны красными, желтыми, пестрыми коврами.

Тюльпаны широко используют в декоративном садоводстве открытого и защищенного грунта как красивые растения весеннего цветения для посадок и букетов. В культуре открытого грунта их применяют в оформ-

лении клумб, рабаток, бордюров, альпинариев, в групповых посадках на газонах в садах и парках. Появившись в культуре Европы в середине XVI в., тюльпаны сразу стали широко известны и сохранили свою популярность, радуя любителей новыми сортами и формами. Высота растений варьирует от 10 до 70 см. Великолепны одиночные цветки с простым венчиковидным околоцветником, состоящим из 6 листочков, которые могут иметь заостренную, округлую или загнутую форму. Цветки могут быть бронзовыми, коричневыми, черными, желтыми, белыми, красными, розовыми и пурпурными, розовато-лиловыми, сиреневыми, зелеными и синими. Некоторые виды и сорта обладают приятным ароматом. Все культивируемые тюльпаны объединены в 15 основных групп по длине стебля, форме цветков, времени цветения и другим признакам. Насчитывается свыше 3000 промышленных сортов. В их создании большая роль среднеазиатских видов: тюльпанов Кауфмана (*Tulipa kaufmanniana*), Фостера (*T. fosteriana*) и Грейга (*T. greigii*). О существовании очага видового разнообразия тюльпанов в Средней Азии стало известно в начале XIX в.

Так же как и тюльпаны, в садах турецких султанов в Константинополе в XVI в. европейцы впервые увидели культивируемые гиацинты. Название дано по имени мифического прекрасного юноши Гиацинта, сына царя Спарты и друга бога Аполлона. Гиацинт восточный является родоначальником всех культурных сортов. Если в природе в кисти гиацинта восточного не более 10 цветков, то у современных многоцветковых сортов – до 100. Выведены махровые сорта и сорта с различной окраской цветков. Особенно большого развития культура тюльпанов и гиацинтов, как и других луковичных, достигла в Нидерландах, где луковичные играют весьма важную роль в экономике страны.

Высокодекоративны многие рябчики, луки, гемерокаллисы, эремуры, кардиокриумы, номохарисы (*Nomocharis*), нотолирионы (*Notholirion*). Род Рябчик включает около 100 видов луковичных растений из умеренной зоны Северного полушария. Свыше трети видов используют в декоративном садоводстве открытого грунта в альпинариях, на газонах, высаживают группами около кустарников. Эти растения довольно трудно выращивать, но их появляющиеся цветки стоят этих трудов. Цветки одиночные или собраны в кистевидные и зонтиковидные соцветия; преобладают желтые, оранжевые, коричневые тона, но есть белые, фиолетовые, красноватые. Наиболее распространены в культуре рябчики шахматный (*Fritillaria meleagris*) с ярковыраженным шахматным рисунком листочков околоцветника, императорский, бледноцветковый (*F. pallidiflora*), желтый (*F. ophioglossifolia*), камчатский (*F. camschatcensis*), золотой (*F. aurea*).

Известными декоративными растениями являются многие луки. В цветоводстве используют около 130 видов. Мелкие розовые, фиолетовые, желтые, белые цветки собраны в зонтиковидные соцветия. Наиболее деко-



ративные виды происходят главным образом из Западной и Центральной Азии (луки афлатунский (*Allium aflatunense*), каратавский (*A. karataviense*), гигантский (*A. giganteum*), Христофа (*A. christophii*), голубой (*A. caeruleum*)), а также шнитт-лук. У многих луков выведены декоративные сорта. В культуре луки — светолюбивые растения, но выносят затенение. Предпочитают богатые известняковые почвы, достаточно увлажненные в период цветения. Пригодны для групповых посадок, альпинариев, на срезку.

Название рода Красоднев составлено из греческих слов, в переводе означающих «день» и «красота». Каждый цветок цветет обычно не более одного дня, но за счет постепенного равномерного раскрытия всех цветков цветение растения длится около 3 недель, а некоторых видов — с начала лета до осени. Род включает около 20 видов травянистых многолетних корневищных растений, распространенных в умеренно теплых районах Восточной Азии. Большинство видов — типичные обитатели негустых лесов, кустарниковых зарослей, полей и пойменных лугов. Они хорошо выносят затенения лесов и высокотравий, хорошо растут на открытых участках. Некоторые виды с незапамятных времен натурализовались в Европе, а затем и на других континентах и приобрели там вторую родину. Их выращивают ради красивых, часто душистых цветков разнообразных расцветок. Они широко распространились благодаря тому, что хорошо приспосабливаются к любым климатическим условиям, обладают высоким иммунитетом, легко культивируются и размножаются (вегетативно). В настоящее время число сортов превышает 10 тыс. Цветки разнообразны по величине — от миниатюрных (8 см диаметром) до гигантских (15 см и более). Высота растений от 60 см до 1 м. Растения высаживают в миксбордерах, между кустарниками, на травянистых участках.

Эремурусы — многолетние растения с густой приземной розеткой линейных листьев длиной 30–100 см и высоким (до 2 м у эремуруса мощного (*Eremurus robustus*)) центральным простым безлистным цветоносом, несущим крупную кисть из белых, розовых, желтых, зеленовато-желтых или оранжевых многочисленных цветков (в соцветии эремуруса Ольги (*Eremurus olgae*) свыше 500 цветков). Иногда кисти густые — султановидные. Род включает свыше 60 видов, распространенных на юго-востоке Европы и в Азии (от Ливана до Центральной Азии). Наибольшее число видов в Средней Азии, особенно в Памиро-Алае и Афганистане. Растут обычно по открытым солнечным склонам. Это одни из самых эффектных из цветущих ранним летом растений. Многие виды — прекрасные медоносы и перганосы, используются также как красильные растения.

Высокодекоративные кардиокринумы (род насчитывает 3–4 вида), произрастают в Гималаях, Китае, Японии. Их черешковые листья сердцевидные по форме, а слегка зигоморфные красивые цветки напоминают цветки лилии. Это высокие (1,5–4 м) монокарпические травянистые рас-

тения (отмирают после цветения и плодоношения). Луковица образована разросшимися основаниями черешков листьев, без покровных чешуй, находится на поверхности почвы и на свету становится темно-зеленой. Растущий мощный цветонос поглощает питательные вещества чешуй луковицы и она постепенно высыхает. У основания стебля остаются лишь дочерние луковички, образовавшиеся в пазухах чешуй материнской луковицы. Однако, имея луковицы разного возраста, можно любоваться цветением этих растений каждый год.

Многолетние луковичные травянистые номохарисы (7 видов) произрастают на высокогорных лугах, пастбищах и в лесах горных районов севера Индии, Тибета и запада Китая. Их блюдцевидные или колокольчатые белые, розовые или бледно-желтые цветки часто с хорошо заметным глазком и с пурпурными крапинками.

Монокарпическими растениями являются также нотолирионы (5 видов), обитающие на высокогорных лугах Восточной и Западной Азии. Трубочатые и колокольчатые, иногда слегка зигоморфные цветки имеют нектарную ямку в основании листочков венчиковидного околоцветника, как у видов рябчика.

Как неприхотливые декоративные растения следует отметить ландыши, купены, аспарагусы. Род Ландыш включает несколько видов травянистых корневищных многолетников, близких к основному виду (Ландыш майский) и рассматриваемых иногда как географические расы, разновидности и подвиды (в зависимости от взглядов разных авторов на структуру и объем вида) одного сборного вида. Распространены в умеренных и холодных областях Северного полушария. Произрастают на влажных почвах в хвойных и лиственных лесах, кустарниках, по лесным опушкам и на влажных лугах. У них формируется сложная система симподиальных горизонтальных и вертикальных корневищ. Вертикальные корневища с укороченными междоузлиями формируют надземные годичные побеги, листья ежегодно, а цветоносы — лишь периодически, с перерывами в 2–3 года. Трехгранные цветоносы на конце несут одностороннюю кисть из 6–20 маленьких белых поникших колокольчатых цветков на длинных изогнутых вниз цветоножках с пленчатыми прицветниками. Цветки с сильным ароматом и кажутся жемчужинами на фоне зеленой листвы. Введены в культуру с XVI в., неприхотливы. Хорошо растут среди кустарников, на полянах, в затененных местах. Существуют садовые формы с пестрыми (желто-зелеными) листьями, розовыми и махровыми цветками.

Существует около 50 видов рода Купена с симподиальными узловатыми корневищами, распространенных главным образом в умеренных районах Северного полушария. Наибольшее их разнообразие в Восточной Азии. В садоводстве около 20 видов, которые ценятся за изящную форму стеблей, большие зеленые листья, приятные белые или розовые цветки, а

позднее — крупные синевато-черные или красные ягоды. В цветоводстве известны махровые формы и с полосатыми листьями. Большинство цветет в конце весны — начале лета. Применяют для оформления парковых массивов и групповых, чаще всего опушечных, посадок.

В составе рода Аспарагус около 300 видов травянистых многолетних растений, одревесневающих лиан и кустарниковидных форм, распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях Старого Света. Используют в цветоводстве открытого и защищенного грунта. В открытом грунте для одиночных и групповых посадок, а также для срезки используют спаржу лекарственную. Ее нитевидные филлокладии собраны по 3–6 в пучки в пазухах редуцированных (до небольших пленчатых чешуй) листьев. Они отходят от стебля под острым углом, иногда почти прижаты. Цветоножки тонкие, согнутые, иногда сочленены по 2 около середины. Цветки нередко раздельнополые, пестичные вдвое короче тычиночных. Плоды — часто красные шаровидные ягоды. В культуре более 2000 лет.

Одними из самых распространенных комнатных растений являются спаржа густоцветная (*Asparagus densiflorus*), называемая часто в цветоводстве спаржей Шпренгера (*A. sprengeri*) и спаржа щетинистая (*A. setaceus*), часто известная в культуре под названием спаржи перистой (*A. plumosus*). Они выращиваются как декоративно-лиственные ампельные и вьющиеся растения, а также на срезку зелени для аранжировки. Тонкие филлокладии спаржи щетинистой собраны пучками по 3–12 и придают ажурный облик растению. Отдельные побеги ориентированы горизонтально, образуя подобие мелкоперистых листьев. Стебли с редкими, обращенными вниз шипами. Филлокладии спаржи густоцветной более крупные (напоминают игловидные листья пихты (*Abies*)), одиночные или собраны в пучки по 2–4. Побеги этих аспарагусов, прикрепленные к опоре, на светлых местах достигают значительных размеров. В культуре — многолетние травянистые растения, на родине — вьющиеся или лазающие полукустарниковидные растения. Происходят из Восточной и Южной Африки. Цветки мелкие, обоеполые, белые или светло-розовые, плоды ягодообразные ярко-красные и синевато-черные.

Ранневесенние цветущие — кандыки, гусиные луки, пролески, мускари, хионодоксы (*Chionodoxa*), пушкиния (*Puschkinia*). Род Кандык насчитывает 25 видов травянистых луковичных растений, обитающих в Северном полушарии. Это лесные горные растения и встречаются от предгорий до альпийских лугов в хвойных, смешанных и лиственных лесах, реже на высокогорных лугах. В культуре около 15 видов. Все они — первоклассные красиво цветущие и декоративно-лиственные растения. Весной формируется стебель с 2–3 часто пятнистыми листьями и обычно одним поникшим изящным звездчатым розовым, лиловым, белым или желтым цветком. Листочки околоцветника сближены в нижней части и образуют

трубку, а в верхней отогнута кверху (назад), как у цикламена (*Cyclamen*). В пасмурную погоду свободные части листочков опускаются, предохраняя пыльцу от намокания. Трубка обычно окрашена иначе, а на месте отгиба имеются различные метки в виде пятен, штрихов, крапинок. Растения можно использовать для оформления каменистых горков, ландшафтных садов, цветущих газонов. Один из наиболее популярных видов — Кандык европейский, или Кандык собачий клык (*Erythronium dens-canis*). Название дано по форме и цвету луковицы (продольно-яйцевидная, белая), напоминающей собачий зуб.

Род Гусиный лук насчитывает около 70 видов, распространенных в умеренных областях Евразии и Северной Африки (от лесотундры и ледников в горах до полупустынь). Их желтые звездчатые цветки весной покрывают горные луга, щебнистые склоны и трещины скал, встречаются в степи, иногда на засоленных почвах, известняках, отдельными куртинами в лиственных лесах и на газонах в парках. Помимо семенного размножения, они интенсивно размножаются вегетативно с помощью дочерних луковичек, которые образуются на донце материнской луковицы, в пазухах базальных или стеблевых листьев, иногда на месте бутонов. К гусиным лукам близок род Ллойдия (*Lloydia*), насчитывающий примерно 20 видов высокогорных растений Северного полушария.

Осенью радуют глаз безвременники. Теневыносливыми растениями являются хосты (*Hosta*), поэтому их часто выращивают под кронами отдельных деревьев или вдоль аллей. Выведены холодоустойчивые сорта, что позволяет выращивать в открытом грунте умеренного пояса африканские книфофии с их желтыми и желто-оранжевыми крупными кистевидными соцветиями.

В семействе много оранжерейных и комнатных декоративных растений. Помимо аспарагуса — иглица, аспидистра, хлорофитум, офопогон (*Ophiopogon*), агпантус (*Agapanthus*), алоэ, гастерия, хавортия, эвкомис (*Eucomis*). Наиболее декоративны — гладиолусы Ротшильда (*Gloriosa rothschildiana*) и великолепная (*G. superba*) с их крупными, оригинальными ярко окрашенными цветками. Наряду с аспарагусом среди лилейных много декоративно-лиственных (хоста — в открытом грунте; хлорофитум, алоэ, гастерия, хавортия — в закрытом).

Наружные чешуи лука репчатого часто используют для окрашивания пасхальных яиц.

Среди лилейных встречаются ядовитые растения (чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*), вороний глаз обыкновенный (*Paris quadrifolia*)). Ядовитые алкалоиды содержат также многие рябчики, некоторые луки, ландыш майский, купена лекарственная.

Согласно «Определителю высших растений Беларуси» (1999) во флоре Беларуси 24 вида многолетних травянистых растений, относящихся к

14 родам. Наиболее широко распространены ландыш майский (*Convallaria majalis*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), купена душистая (*Polygonatum odoratum*), вороний глаз обыкновенный, весенние эфемероиды — гусиные луки желтый (*Gagea lutea*) и малый (*G. minima*). Много редких растений. В Красной книге — гусиный лук покрывальцевый (*Gagea spathacea*), луки медвежий (*Allium ursinum*) и скорода (*A. schoenoprasum*), лилия кудреватая (*Lilium martagon*). Пять видов нуждаются в профилактической охране — безвременник осенний (*Colchicum autumnale*), тюльпан лесной (*Tulipa sylvestris*), чемерица Лобеля, венечник ветвистый (*Anthericum ramosum*), гусиный лук луговой (*Gagea pratensis*).

А. Л. Тахтаджян из состава семейства *Liliaceae* s. l. выделяет несколько десятков самостоятельных семейств. Четырнадцать родов лилейных флоры Беларуси в этом случае распределяются среди 9 семейств. При этом 6 семейств во флоре Беларуси представлены одним родом (из них 5 семейств — только одним видом). Поэтому для учебных целей в данном издании лилейные рассмотрены в широком смысле (*sensu lato*, или сокращенно s. l.), по системе немецкого ботаника А. Энглера. В узком смысле (*sensu stricto*, или s. str.) семейство *Liliaceae*, по системе российского ботаника А. Л. Тахтаджяна, включает только 10 родов мировой флоры (Гусиный лук, Ллойдия, Кардиокринум, Лилия, Нотолирион, Номохарис, Рябчик, Ринопеталум, Тюльпан, Кандык), в составе которых 470 видов, и подразделяется на три трибы.

## ПОРЯДОК ИРИСОЦВЕТНЫЕ (*IRIDALES*)

В составе порядка 3 семейства — Геосирисовые (*Geosiridaceae*), Ирисовые, или Касатиковые (*Iridaceae*), и Изофизисовые (*Isophysidaceae*). Наиболее крупное семейство — Ирисовые, остальные два — монотипные (первое эндемично для о. Мадагаскар, второе — для о. Тасмания).

### Семейство Ирисовые, или Касатиковые (*Iridaceae*)

Почти все ирисовые — многолетние травянистые растения, часто эфемероиды, с корневищами, клубнями, клубнелуковицами (в отличие от луковок формируются преимущественно за счет разрастания и уплощения стебля) и луковицами (рис. 3; см. вкл., табл. V, VI).

Маленькие однолетние растения в составе небольшого рода Феррария (*Ferraria*), девять видов которого — эндемики Южной Африки, один вид обитает в тропической Африке. Относительно морозостойкие однолетники имеются также среди видов довольно крупного рода Голубоглазка, или Сизиринхиум (*Sisyrinchium*), хотя преобладают в нем корневищные многолетники. Девяносто видов этого рода происходят из Южной и Северной Америки.

Клубнелуковицы шпажника черепитчатого (*Gladiolus imbricatus*), гладиолуса гибридного (*Gladiolus hybridus*), шафрана посевного (*Crocus sativus*) — однолетние. Эти растения являются вегетативными малолетниками.

Представители трех южноафриканских родов (Нивения (*Nivenia*), Витсения (*Witsenia*) и Клаттия (*Klattia*)) являются своеобразными вечнозелеными полукустарниками высотой до 0,5 м. Их разветвленные одревесневающие стебли обладают способностью к вторичному утолщению.

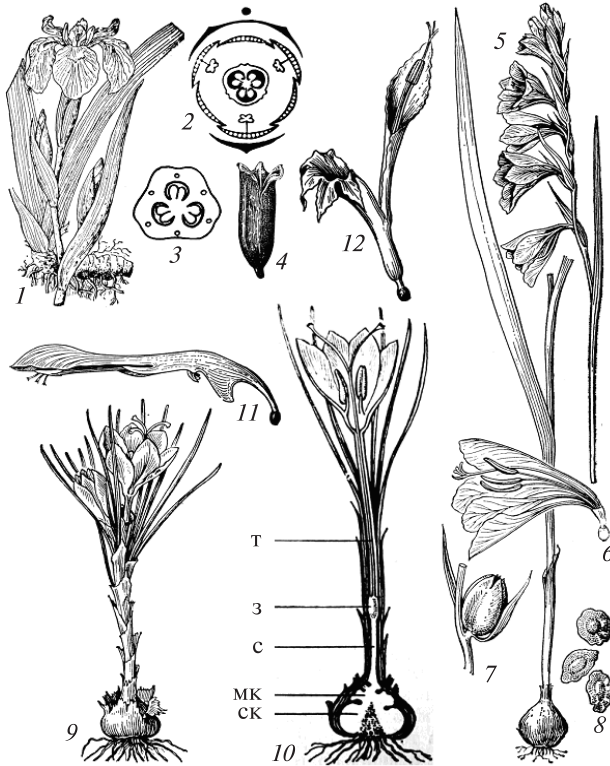


Рис. 3. Семейство Ирисовые, или Касатиковые (*Iridaceae*):  
 касатик желтый, или ложноаировидный (*Iris pseudacorus*): 1 — общий вид;  
 2 — диаграмма цветка; 3 — поперечный разрез завязи; 4 — плод;  
 шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus*): 5 — общий вид цветущего растения;  
 6 — продольный разрез цветка; 7 — плод; 8 — семена;  
 шафран посевной (*Crocus sativus*): 9 — общий вид;  
 10 — продольный разрез растения (ск — старая клубнелуковица,  
 МК — молодая клубнелуковица, с — стебель, з — завязь, т — трубка околоцветника);  
 зигоморфные цветки: 11 — кентросифон мешковатый (*Kentrosiphon saccatus*);  
 12 — бабиана раскрытая (*Babiana ringens*)

Наибольшая высота стебля (до 1,8 м) у отдельных травянистых растений из родов Ирис (*Iris*) и Ватсония (*Watsonia*).

Своеобразная жизненная форма геофита-эфемероида с редуцированным стеблем свойственна видам древнесредиземноморского рода Крокус, или Шафран (*Crocus*), и южноафриканских родов Галаксия (*Galaxia*) и Сириногодея (*Syringodea*). Стебель сильно редуцирован, очень короткий, несет всего один цветок и расположен вместе с завязью глубоко в земле во время цветения (рыльца в это время выносятся на поверхность длинным столбиком). Удлинение стебля происходит только при созревании плода, который раскрывается уже на поверхности земли.

Наименее специализированной жизненной формой в семействе считается многолетнее травянистое полурозеточное растение с мочковатой корневой системой без запасяющих подземных органов стеблевого или листового происхождения. Эта жизненная форма характерна для африканского рода Аристея (*Aristea*). Растение также примитивно и по другим признакам (лестничная перфорация сосудов, свободные части околоцветника одинакового строения, почти цельное рыльце и др.).

Среди ирисовых немало корневищных растений (ирис, обитающая по побережьям Тихого океана либертия (*Libertia*), неомарика (*Neomarica*), тримедия (*Trimezia*) и ортросантус (*Orthrosanthus*) из тропической Америки, африканские аристея, диэтес (*Dietes*); дипларрена (*Diplarrena*) с юго-востока Австралии и о. Тасмания). Корневище многолетних видов голубоглазки тонкое, обычно короткое и с небольшими запасами питательных веществ. Большинство ирисов формирует сложную систему толстых симподиальных корневищ. Такие корневища состоят из видоизмененных укороченных годичных побегов, покрытых рубцами от отмерших листьев. Часто они первоначально развиваются у поверхности почвы, а затем втягиваются в землю с помощью сокращающихся (контрактильных) корней. По величине годичного прироста корневища, как по годичным кольцам деревьев, можно не только определить возраст растения, но и насколько благоприятными были для него конкретные годы. Обычно корневища ирисов имеют возраст 8–13 лет. По особенностям побегообразования ирисы делятся на длиннокорневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые. Примером длиннокорневищного вида является ирис песчаный (*Iris arenaria*), произрастающий на песках приречных террас Юго-Восточной Европы. Растение с обычно удаленными друг от друга наземными побегами. Плотнокустовой ирис тонколистный (*I. tenuifolia*), обитающий в песчаных степях Казахстана, крайнего юга Сибири и Центральной Азии, нередко является эдификатором растительных группировок. Растение с очень узкими (шириной 1–2,5 мм) и жесткими листьями, образует крупные и плотные дерновины. Плотные дерновины образует и ирис сибирский (*I. sibirica*).

У клубневых геофитов (средиземноморский гермодактилус (*Hermodyctylus*)) клубни, как правило, образуются из нижних междоузлий стебля. Только у некоторых видов центрально- и южноамериканской тигридии (*Tigridia*) наблюдается образование клубневидно утолщенных корней.

Помимо шпажника, или гладиолуса (*Gladiolus*), крокуса, клубнелуковицы формируются у африканских морей (*Moraea*) и аноматеки (*Anomatheca*), южноафриканских крокосмии (*Crocoshmia*), или монтбреции (*Montbretia*), фрезии (*Freesia*), ацидантеры, или душистого гладиолуса (*Acidanthera*), иксии (*Ixia*), спараксиса (*Sparaxis*), бабианы (*Babiana*), гомерии (*Homeria*), ватсонии, капской антолизы (*Antholyza*), американской ципеллы (*Cypella*), многих видов тигридии. Они закладываются уже на стадии проростка, утолщается междоузлие над семядолей. На следующий год утолщается самое нижнее междоузлие цветущего побега, формируя новую клубнелуковицу, накапливающую питательные вещества для следующего года. У ее основания образуются контрактивные корни, постепенно втягивающие ее в землю. Клубни и клубнелуковицы нередко одеты отмершими низовыми листьями, которые позднее расщепляются на волокна, образуя сетчато-волоконистый чехол.

Луковицы имеются у некоторых близкородственных ирису родов Юнона (*Juno*), Ксифиум (*Xiphium*), Иридодиктиум (*Iridodictyum*) и Гинандририс (*Gynandriris*), а также у южноафриканской Тритонии (*Tritonia*). Луковицы состоят из более или менее утолщенного основания стебля — донца — и мясистых чешуй листового происхождения. У юноны и ксифиума стеблевая часть луковицы может быть слабо развита и основную ее часть составляют 3—5 (редко больше) мясистых чешуй. Основу небольшой луковицы иридодиктиума составляет всего лишь одна мясистая чешуя, сросшаяся своими боковыми сторонами. В процессе цветения и плодоношения она становится сухой и сетчато-волоконистой, замещаясь вновь развившейся молодой чешуей.

У полукустарниковых форм ирисовых сосуды имеются в корнях и стеблях, с лестничной перфорацией, у травянистых форм — только в корнях и обычно с простой перфорацией.

Листья обычно вечнозеленые или редко — опадающие (например, ирис оregonский (*Iris tenax*), некоторые виды южноафриканских родов Иксия и Ватсония), простые и почти всегда цельные, обычно сидячие, подразделяются на влагалищеобразное основание и пластинку с параллельным жилкованием. Листорасположение очередное, двухрядное. Строение листовой пластинки разнообразно. Наиболее распространена мечевидная форма, особенно характерная для корневищных растений (ирис, голубоглазка). Такие пластинки имеют две боковые поверхности, которые фактически являются сторонами разросшейся нижней поверхности листа. Реже встречаются листья с линейной и ланцетной пластинкой с разви-



тыми верхней и нижней поверхностями (например, юнона). У крокусов пластинка очень узкая, с завернутыми вниз боковыми сторонами. Южноафриканские тритонopsis (*Tritonopsis*) и анапалина (*Anapalina*) имеют очень жесткие, кожистые листья с выступающими главными жилками. Наиболее специализированное строение листовых пластинок у некоторых клубневых и луковичных эфемероидов — они цилиндрические или четырехгранные (например, у восточносредиземноморского иридодиктиума сетчатого (*Iridodictyum reticulatum*)).

Для большинства луковичных и клубнелуковичных характерно наличие низовых влагалищеобразных листьев, которые у некоторых крокусов в виде чехла окутывают весь побег до его выхода на поверхность почвы. У всех ирисовых имеются также верховые влагалищеобразные прицветники, образующие обертку для одного или нескольких цветков. У разных родов они сильно различаются по величине, форме и консистенции. У капского полукустарника клаттии они ярко окрашены и служат для привлечения насекомых-опылителей.

За исключением капского рода Микрантус (*Micranthus*), цветки ирисовых довольно крупные, разнообразной окраски и собраны в сложные соцветия разного строения (колосовидные, зонтиковидные, щитковидные, головчатые, кистевидные, метельчатые, веерообразные).

Цветки актиноморфные (ирис, крокус, голубоглазка, тигридия, моря, аристея, феррария, южноафриканские витсенция, иксия, лаперузия (*Lapeirousia*), восточноазиатская беламканда (*Belamcanda*), австралийская патерсония (*Patersonia*)) или зигоморфные (гладиолус, антолиза, южноафриканские бабиана, ватсония, хасманте (*Chasmanthe*), кентросифон (*Kentrosiphon*)).

Шесть листочков простого венчиковидного околоцветника расположены в два круга. Они редко до основания бывают свободными (аристея, отдельные виды голубоглазки). Чаще они образуют трубку, срастаясь на большем или меньшем протяжении (очень короткая у голубоглазки, более длинная у крокусов, лаперузии, фрезии, бабианы, ватсонии, кентросифона, патерсонии). Особенно длинные трубки околоцветника (часто выше 10 см) формируются у крокуса и близкой к нему сирингодеи, где она выполняет функцию вынесения окрашенных лопастей околоцветника над поверхностью почвы, поскольку стебель сильно редуцирован (завязь, расположенная на коротком редуцированном стебле, во время цветения находится довольно глубоко под поверхностью земли).

Листочки обоих кругов околоцветника часто отличаются друг от друга по величине, форме и функционально, что можно наблюдать у многих ирисов. Три наружных листочка отогнуты книзу, три внутренних приподняты вверх и загнуты к центру цветка. Их пространственное расположение делает цветок ириса необычным, эффектным и более заметным

для насекомых. Наружные листочки служат посадочной площадкой для насекомых. Внутренние — выполняют в основном сигнальную функцию. Их явно подчиненная роль в цветке привела к тому, что у некоторых видов (ирисов желтого (*Iris pseudacorus*) и щетинистого (*I. setosa*)), африканских морей неопавония (*Moraea neopavonia*), гигантской (*M. gigandra*) и остистой (*M. aristata*), американских хербертии (*Herbertia*), тигридии, австралийской патерсонии) они значительно редуцируются, становятся небольшими и нередко очень узкими. Редко наблюдается обратное соотношение, когда наружные листочки становятся очень мелкими, как бы образующими чашечку (либертия, обитающая по побережьям Тихого океана). Отсутствие дифференциации листочков околоцветника, свойственное аристее, голубоглазке, рассматривается в семействе как одна из примитивных черт. Наоборот, у ириса и близких к нему родов не только сегменты разных кругов различаются, но и каждый сегмент дифференцирован на ноготок (суженная нижняя часть) и пластинку (расширенная верхняя). Пластинки сегментов разных видов разнообразны по величине, форме, окраске. Еще более сильная дифференциация листочков околоцветника, их срастание наблюдается у резко зигоморфных цветков (антолиза, кентросифон), околоцветник которых по строению похож на венчик некоторых губоцветных (*Labiatae*), норичниковых (*Scrophulariaceae*).

У ирисовых нормально развиты три тычинки наружного круга. Они супротивны внешним листочкам околоцветника. Внутренний круг тычинок редуцирован, появляясь лишь в аномальных цветках. У многих родов с актиноморфными цветками (голубоглазка, тигридия) нити тычинок более или менее срастаются между собой в трубку, окружающую завязь.

В зигоморфных цветках (гладиолус, антолиза) тычинки обычно тесно сближены и располагаются под верхним листочком околоцветника, выполняющим роль верхней губы. Исключением являются цветки дипларрены, которые содержат только 2 развитые тычинки, а третья видоизменена в стаминодий. Как правило, тычиночные нити отделены одна от другой и прикреплены к основанию сегмента околоцветника. В цветках, околоцветник которых формирует сравнительно длинную трубку, тычинки прикрепляются к сегментам у основания отгиба, где обычно располагаются и небольшие нектарные ямки.

Пыльники прикрепляются к тычиночной нити основанием, экстрорзные, вскрываются продольно. Тапетум секреторный. Микроспорогенез чаще симультанный. Зрелые пыльцевые зерна у большинства ирисовых двуклеточные и только у немногих родов трехклеточные, разнообразного строения, чаще всего однобороздные, сетчато скульптурированы.

Гинецей синкарпный и образован тремя сросшимися плодолистиками. Завязь нижняя, трехгнездная, с многочисленными (очень редко с одной или немногими) семяпочками. Исключением является средиземномор-

ский гермодактилус с одногнездной завязью (по строению других частей цветка он близок к ирису). Семяпочки анатропные, с двумя интегументами, крассинуцеллятные. Плацентация центрально-угловая.

Столбик один, обычно с тремя ветвями и рыльцами. У Ириса и близких ему родов (Иридодиктиум, Ксифиум), а также у Ципеллы, Неомарики, Тримеции, Мореи, Диэтес, Гермодактилуса ветви столбика лепестковидные. Своеобразное строение столбика у многих южноафриканских ирисовых. У фрезии, ватсении ветви столбика двураздельные, у лаперузии они единожды, а у феррарии — многократно перисто ветвятся; у аристеи, витсении, нивении столбик заканчивается почти цельным рыльцем. Крупные бахромчатые ветви столбика австралийской патерсонии как бы замещают редуцированный внутренний круг околоцветника. Многократно ветвятся также ветви столбика и у некоторых видов крокуса.

Примеры формул цветков:

касатик желтый (*Iris pseudacorus*) —  $*P_{(3+3)}A_{3+0}G_{\bar{3}}$ ;

шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus*) —  $\uparrow P_{(3+3)}A_{3+0}G_{\bar{3}}$ .

Цветки значительного большинства ирисовых (голубоглазка, ирис и близкие к нему роды, гладиолус, аристея, крокус) опыляются насекомыми (со свободными частями околоцветника или с короткой трубкой опыляются различными короткохоботковыми насекомыми, длиннотрубчатые — длиннохоботковыми бабочками). Трубку околоцветника средней величины обычно имеют виды, опыляемые крупными перепончатокрылыми и длиннохоботковыми мухами. В тропиках в опылении цветков некоторых видов ватсонии, бабианы, кентросифона, хасманте участвуют птицы (нектарницы).

Опылителей привлекает главным образом нектар, который вырабатывается специальными нектарниками на завязи в местах срастания краев плодolistиков. Нектар заполняет нижнюю часть трубки околоцветника, но чаще находится в специальных вместилищах на внутренней стороне листочков или лопастей околоцветника близ места прикрепления к ним тычиночных нитей. Дополнительным средством привлечения опылителей служит яркая окраска цветков, иногда и окрашенных листочков обертки, а также запах, свойственный цветкам многих видов. Довольно сильным приятным запахом обладают виды, опыляемые длиннохоботковыми ночными бабочками, особенно бражниками (например, лаперузия ароматнейшая (*Lapeirousia odoratissima*) с длинной трубкой околоцветника). Иногда цветки, опыляемые ночными бабочками, открываются только вечером и закрываются днем. Напротив, открытые цветки южноафриканской феррарии волнистой (*Ferraria undulata*) обладают неприятным запахом падали и опыляются короткохоботковыми мухами. Нередко виды одного и того же рода приспособлены к опылению разными опылителями. Например, южноафриканские бабиана складчатая (*Babiana plicata*),

имеющая короткую трубку околоцветника, опыляется перепончатокрылыми и мухами, бабиана трубкоцветковая (*B. tubiflora*), с длинной трубкой, — длиннохоботковыми бабочками, а бабиана раскрытая (*B. ringens*), со своеобразным двугубым околоцветником, — птицами-нектарницами.

У большинства родов самоопылению препятствует протероандрия. У некоторых видов гладиолуса отмечена гетеростилия. Если перекрестное опыление не состоялось, у шпажника, крокуса в конце цветения становится возможным самоопыление.

Плоды — локулицидные синкарпные коробочки, вскрывающиеся по гнездам (по спинным пучкам каждого из трех плодолистиков). Нередко створки коробочки расходятся лишь в верхней части. У некоторых ирисов, напротив, створки у верхушки коробочки остаются спаянными.

Семена разнообразной формы, что чаще определяется способом распространения (в частности, они могут иметь крыловидную кайму, мясистый ариллусоподобный придаток). Как и у многих однодольных, семена с обильным маслянистым эндоспермом и чаще с маленьким прямым зародышем. Эндосперм нуклеарный. У некоторых касатиковых обнаружены алкалоиды, проантоцианиды, флавоноиды. Основное число хромосом обычно  $x = 7$  и  $10$ .

У многих ирисовых нет специальных приспособлений для распространения семян. Они постепенно выпадают из наклонно расположенных раскрывшихся коробочек (створки которых расходятся в стороны) под влиянием силы тяжести (бархотия). При наличии ветра, относительно высоких стеблей и анемохорных приспособлений они могут распространяться на значительные расстояния. Выпавшие семена нередко переносятся водными потоками или вместе с почвой на ногах животных и человека. Семена болотных и прибрежных ирисов обычно распространяются водой (гидрохория), особенно во время весеннего паводка. В семенной коже развивается слой пористой ткани, а эпидермис несмачивающийся. Многим свойственна анемохория. В разной степени крылатые семена формируются у некоторых ирисов, гладиолусов, ватсоний. Наличие мясистых ариллусоподобных придатков у семян ряда видов ириса, гермодактилуса — явный признак мирмекохории.

Помимо семенного размножения, ирисовые размножаются вегетативно с помощью видоизмененных подземных побегов (корневищ, клубней, клубнелуковиц, луковиц). Многие виды могут образовывать горизонтальные подземные ползучие побеги — столоны, дающие начало новым особям. Часто образуются придаточные клубеньки и луковички у основания клубня или луковицы под их наружными покровами. Культурные ирисы легко размножаются с помощью небольших отрезков корневищ. Каждая часть корневища должна иметь один или два годичных прироста с корнями и пучком листьев (листья подрезают наполовину).

Касатиковые широко распространены в тропических, субтропических и умеренных регионах, но особенно многочисленны в Африке (южнее Сахары), Восточном Средиземноморье, Западной и Восточной Азии, Центральной и Южной Америке. Особенно много эндемиков в Южной Африке (в частности, в Капском флористическом царстве). Дальше всего на север (до южных районов Арктики) проникают виды ириса и голубоглазки. Ирисовые — растения преимущественно открытых пространств от открытых берегов водоемов, травянистых болот до степей и полупустынь. Отсутствуют настоящие лесные виды, только некоторые, обычно обитающие на лесных полянах и опушках, могут расти среди разреженных участков леса (ирис безлистный (*Iris aphylla*)). На болотах и по берегам водоемов произрастает широко распространенный в Евразии ирис желтый, виды голубоглазки, южноафриканской ватсонии, капской витсеннии и др. Многие виды приурочены к равнинным и высокогорным лугам различных типов (корневищные ирисы, голубоглазки, клубнелуковичные гладиолусы). Однако доминантами или эдификаторами здесь они обычно не являются. В Андах некоторые виды голубоглазки поднимаются до высоты 5000 м. Более многочисленны ирисовые в травянистых и кустарниковых сообществах ксерофитной растительности низкогорий. Среди них много клубневых, клубнелуковичных и луковичных эфемероидов, особенно в районах Южной Африки с засушливым летним периодом и зимними осадками, а также в Восточном Средиземноморье, Западной Азии.

Хозяйственное значение ирисовых, прежде всего, связано с их высокой декоративностью. Ирисы, гладиолусы, крокусы широко культивируются почти во всех внетропических странах. Реже они используются как пищевые и лекарственные растения.

Как декоративные растения ирисы заслуживают пристального внимания. Их крупные, изящные, часто ароматные цветки отличаются большим разнообразием форм и богатой гаммой красок. Сочная ярко-зеленая красивая листва сохраняет декоративность до заморозков. Большинство видов и сортов морозостойки, сравнительно неприхотливы, легко размножаются, отличаются длительностью пребывания на одном месте без потери декоративности (5–10 лет). Наличие среди видов мезофитов, ксерофитов и гигрофитов обеспечивает широкий диапазон применения ирисов в озеленении. Их декоративными достоинствами человек заинтересовался с давних пор. Об этом свидетельствуют фрески, найденные среди развалин Кносского дворца на острове Крит, которым более 4000 лет.

Как исторический факт следует отметить, что именно цветок ириса был эмблемой французского королевского двора, его «геральдической лилией». На голубом флаге короля были изображены три золотых цветка ириса, символизирующих святую троицу.

В переводе с древнегреческого *iris* означает «радуга». По разнообразию и богатству окрасок цветков этого растения олицетворяет красивейшее явление природы — радугу. В составе рода более 250 видов травянистых корневищных многолетников, распространенных в умеренных и субтропических областях Северного полушария. Наибольшее число видов обитает в Средиземноморье, Юго-Западной и Средней Азии, где встречаются также близкородственные луковичные и клубнелуковичные иридодиктиум, ксифиум, юнона, гинандририс и др. Большинство видов — обитатели открытых, солнечных участков, немногие растут в тенистых и заболоченных местах. Листья двухрядные, широко- или узко-мечевидные, реже линейные, чаще всего собраны в веерообразный пучок на конце подземных видоизмененных побегов (корневищ). Заморозки повреждают крайние листья веерообразного пучка, срединные листья под снегом остаются зелеными и весной могут вегетировать до появления молодой розетки. Длина листьев колеблется от 5–15 см (ирис карликовый (*Iris pumila*)) до 120–200 см (ирис желтый). Ирисы также сильно различаются по высоте стебля и плотности дерновин. Цветки могут быть от одиночных на очень коротком (высотой до 5 см) стебле (ирис карликовый) до многочисленных на стеблях до 150 см. Яркоокрашенный венчиковидный околоцветник ирисов представлен обычно шестью листочками, которые, срастаясь при основании, образуют трубку. Трубка околоцветника варьирует от почти отсутствующей (ирис щетинистый) до очень длинной (ирис карликовый). Андроец представлен тремя тычинками, нити которых у основания срослись с трубкой околоцветника. Для ирисов характерна протероандрия. Пыльники вскрываются, опережая в отдельных случаях созревание рыльца на целые сутки. Завязь трехгнездная, столбик с трехлопастным рыльцем. Снизу цветки окружены покрывалом из травянистых или пленчатых прицветников.

Ирисы относятся к группе ведущих декоративных многолетников. Наиболее известны в культуре желтоцветковый ирис желтый, ирис сибирский с синими цветками и довольно узкими листьями, лесостепной ирис безлистный, ирис иберийский, или грузинский (*Iris iberica*), с очень крупным одиночным цветком, степной ирис карликовый, ирис тонколистный с очень узкими листьями и густой дерновиной, ирис вильчатый (*I. dichotoma*) с вильчато-разветвленным соцветием. Устойчивостью отличаются также ирисы щетинистый и молочнокветный (*I. lactea*). Некоторые широко культивируемые ирисы, возможно, имеют гибридное происхождение — германский (*I. germanica*), пестрый (*I. variegata*), бледный (*I. pallida*), флорентийский (*I. florentiana*), мечевидный, или Кемпфера (*I. ensata*), бузинный (*I. sambucina*). В последние годы гибридизационные работы с ирисами во многих странах приняли поистине массовый характер. Число разновидностей, форм, сортов необыкновенно велико и продолжает

расти. Существуют общества любителей ирисов, издаются специальные журналы. В настоящее время зарегистрировано свыше 30 000 сортов. По количеству сортов ирисы вышли на одно из первых мест среди декоративных многолетников. Их высаживают на открытых солнечных местах, защищенных от сильных ветров, они используются для срезки, выгонки, бордюрных и групповых посадок, на альпийских горках, для оформления водоемов. Ярко-зеленая крупная листва, золотистые цветки ириса желтого способны сделать живописным любой водоем. Прекрасно сочетаются с водной гладью и красиво отражаются в воде пунцово-синие цветки ириса гладкого (*Iris laevigata*), изящные цветки на тонких высоких цветоносах ириса сибирского. Сорта ирисов размножают вегетативно — делением дернин или частями корневищ с корнями, листьями и почками, виды — вегетативно и семенами. Кроме основного использования в цветоводстве, они находят применение в медицине и парфюмерии, пищевой и других отраслях промышленности.

Род Гладиолус включает около 200 видов, обитающих в Южной и Северной Африке, Южной и Средней Европе, Западной Азии. Центром видового разнообразия считается Капская провинция ЮАР, где произрастает более половины видов. Эти клубнелуковичные многолетники приурочены к различным экологическим условиям. Но большинство видов нуждается в достаточном увлажнении грунта в период цветения (без застоя воды), солнечном местоположении, рыхлой плодородной почве. Эти факторы ведущие и при выращивании культурных форм гладиолусов. Дикорастущие виды достаточно декоративны и представляют богатый источник для создания культурных сортов. В культуре около 40 видов. С конца XVI в. в садах Европы начали культивировать немногие евроазиатские виды с розовыми и розовато-фиолетовыми цветками (шпажники обыкновенный (*Gladiolus communis*), черепитчатый и византийский (*G. byzantinus*)). С начала XIX в. их стали вытеснять еще более эффектные, красиво цветущие южноафриканские виды (шпажники пурпурный (*G. cardinalis*), печальный (*G. tristis*), нежный (*G. blandus*), обильноцветущий (*G. floribundus*), большой (*G. grandis*), попугайный (*G. psittacinus*), супротивноцветковый (*G. oppositiflorus*), первоцветный (*G. primulinus*)). Культурные сорта гладиолусов — результат сложной межвидовой гибридизации, в которой использовались в основном южно- и центральноафриканские виды. В современной мировой цветоводческой практике известно свыше 10 000 сортов. Эти растения очень разнообразны — от небольших и ароматных до крупных с красочными колосовидными многоцветковыми соцветиями. Гладиолусы — одна из главнейших культур летне-осеннего периода, дающая прекрасный срезочный материал в течение 3—4 мес. Низкорослые крупно- и мелкоцветковые сорта с успехом применяются в озеленении — для обсадки, групповых и одиночных посадок, в миксбор-

дерах. Гладиолусы также используют как выгоночную культуру. Листья этого растения весьма богаты витамином С. Многие сорта по содержанию аскорбиновой кислоты не уступают плодам шиповника.

Слово *gladius* в переводе с латинского означает «меч». Предполагают, что названия «гладиолус», «шпажник» растение получило за сходство листьев с лезвием меча и шпаги. Именно из-за этого гладиолус привлек к себе внимание и первоначально был принят за символ победы. Его специально выращивали как растение, помогающее одерживать победу над врагом, а клубнелуковицы использовали в качестве амулетов, предохраняющих воинов во время сражения от ранений.

Род Крокус объединяет около 80 видов клубнелуковичных травянистых многолетников, произрастающих в субтропических и умеренных регионах Средиземноморья, Средней и Восточной Европы, Кавказа, Средней и Передней Азии. Все виды – высокодекоративные. Невысокие растения. Клубнелуковица окружена пленчатыми или волокнистыми оболочками. Стебель сильно редуцирован, и цветки кажутся выходящими из клубнелуковиц. Цветки чашевидные или воронковидные, сужающиеся в основании в длинную трубку; диаметром 2–6 см; лиловые, фиолетовые, оранжевые, золотисто-желтые, белые. Одни виды цветут весной, цветки появляются вместе с листьями или раньше их (крокусы весенний (*Crocus vernus*), желтый (*C. flavus*), золотистоцветковый (*C. chrysanthus*), сетчатый (*C. reticulatus*)). Другие характеризуются осенним цветением при полном развитии листьев (крокусы посевной, прекрасный (*C. speciosus*)). В цветоводстве используют около 40 видов. Существует большое количество садовых форм и гибридов. Крокусы – незаменимые растения для весенних цветников. Используются в альпинариях, на рабатках, клумбах, для бордюров, групповых посадок на газонах. Весенне-цветущие виды подходят для зимней выгонки.

Все шире используют в озеленении и другие красиво цветущие растения из родов Тигридия, Фрезия, Крокосмия, или Монтбреция, Беламканда, Иксия, Морея, Ватсония, Лаперузия, Ромулея и др. В составе рода Тигридия 35 видов клубневых многолетников из Центральной и Южной Америки, большая часть которых является мексиканскими эндемиками. Название дано по пестрой окраске цветков и происходит от слова «тигр». Восхитительные крупные цветки разнообразной окраски с чашевидным или колокольчатым околоцветником, с пятнистым центром, образованным тремя внутренними листочками околоцветника. Наиболее известна культивируемая с начала XVI в. тигридия павлинья (*Tigridia pavonia*), околоцветник которой достигает 12–15 см в поперечнике. Но эти экзотические цветки недолговечны и каждый обычно цветет один день. Это компенсируется последовательным распусканием цветков в течение нескольких летних недель. В настоящее время известны многочисленные культурные формы и сорта.



Фрезии выращивают из-за ярких кубковидных цветков с изысканным ароматом. У дикорастущих видов цветки желтых, розовых или пурпурных тонов, но расцветка гибридов охватывает почти весь спектр, а также чисто белый цвет. В роде около 20 преимущественно южноафриканских клубнелуковичных многолетников. Наибольшей популярностью пользуется фрезия переломанная (*Freesia refracta*), названная так за круто изогнутый под соцветием стебель. Она введена в культуру с конца XIX в., однако уже имеются многочисленные садовые гибриды и сорта. Особенно выделяются так называемые «суперфрезии» со стеблем высотой до 1 м и цветками диаметром свыше 5 см. Фрезии — прекрасные растения для срезки, а в садах и парках они лучше всего выглядят в массовых композициях.

Свыше 40 видов луковичных многолетников в составе южноафриканского рода Тритония. Большинство видов обитает на лугах Капской провинции, где период повышенной влажности сменяется засушливым. Листья жесткие, мечевидные, различной длины. Соцветия раскидистой формы, возвышающиеся в центре листы, и состоят из нескольких цветоносов, каждый из которых несет по 6 чередующихся цветков. В культуре 6 видов. Наиболее часто выращивают тритонию шафранную (*Tritonia crocata*), гибридные формы. Их используют для посадки в цветниках, на срезку.

Все 7 видов крокосмий — выходцы из Южной Африки. Клубневые многолетники с узкими листьями, которые отходят веером от основания стебля подобно листьям гладиолуса. Яркоокрашенные трубчатые цветки собраны в разветвленные соцветия. Для срезки на букеты используют крокосмии золотую (*Crocasmia aurea*) и Мэйсона (*C. masonorum*). В последнее время выведены крупноцветковые гибриды разнообразной окраски. Второе название — «монтбреция» — производное от имени ботаника Монтбре, сопровождавшего Наполеона в его походе в Египет.

Два вида многолетних корневищных растений из рода Беламканда происходят из Южной и Восточной Азии. В культуре беламканда китайская (*Belamcanda chinensis*) с цветками, окрашенными в желтый, абрикосовый или оранжево-красный цвет, обычно листочки околоцветника с более темными пятнами. Растения популярны в сухих букетах.

Род Иксия насчитывает до 50 клубнелуковичных многолетников, обитающих в засушливых регионах с зимними дождями в Южной Африке. Их великолепные, похожие на звездочки цветки появляются на тонких цветоносах. Они закрываются вечером и в пасмурную погоду. Чаще культивируют иксии пятнистую (*Ixia maculata*), метельчатую (*I. paniculata*), зеленоцветковую (*I. viridiflora*).

Крупный род Морея включает 120 видов многолетних клубнелуковичных африканских растений. Большинство видов приурочено к Южной Африке. Длинные линейные листья часто гофрированы. Цветки с тремя развитыми листочками наружного круга. Цветки часто недолговечны

и живут лишь пару дней, а то и несколько часов. Однако цветение растений продолжается за счет новых бутонов, расположенных на концах грациозных цветоносов. Цветки очень разнообразны по размерам, форме, времени цветения и расцветке. Иногда форма и расцветка их настолько необычна, что цветки напоминают бабочек, которые раскрыли свои разноцветные крылья, чтобы погреться на солнце. Морея остистая (*Moraea aristata*) считается одним из самых красивых представителей царства растений. Листочки внутреннего круга околоцветника на верхушке расчленены, средняя лопасть узкая и вытянутая (по форме напоминает ость). Чаще культивируют морей лопатчатую (*Moraea spathulata*) и неопавония. У последней листочки наружного круга белые или оранжевые с удивительным рисунком, напоминающим перо павлина (у каждого листочка около центра цветка располагается «павлиний глаз» в черном контуре). Название *Morea* было дано роду в честь английского ботаника Роберта Мора. Однако Карл Линней в 1772 г. включил этот род в свою классификацию в написании *Moraea*, безусловно, чтобы прославить своего тестя Йохана Мораеуса, шведского врача.

Род Ватсония включает около 70 видов клубнелуковичных многолетников, родственных гладиолусу. Происходят из Южной Африки и Мадагаскара. Их колосовидные соцветия из ароматных трубчатых оранжевых, розовых, красных или белых цветков напоминают соцветия дикорастущих гладиолусов. Однако трубка околоцветника у ватсонии более длинная, а цветки почти актиноморфные.

Южноафриканский род Лаперузия включает 30 видов, многие являются красиво цветущими декоративными растениями, из которых лаперузия ароматнейшая из Анголы имеет белые, сильно душистые цветки с очень длинной трубкой околоцветника.

Род Ромулея насчитывает около 90 клубнелуковичных многолетников, распространенных в Средиземноморье, в горных районах тропической Африки и в Южной Африке. Название дано в честь Ромула, легендарного основателя Рима. Звездчатые цветки с блестящими шелковистыми волосками, раскрывающиеся только в солнечные дни. Листочки околоцветника чаще очень ярко окрашены, но могут быть и белые. Изящные небольшие растения этого рода – прекрасный выбор для альпинариев.

Мир декоративных ирисовых огромен и разнообразен. Красиво цветущие растения известны также в следующих родах, обитающих в Африке (Аноматеха, Аристезя, Бабиана, Диерама (*Dierama*), Гейссориза (*Geissorhiza*), Хасманте, Гомерия, Спараксис, Гомоглоссум – *Homoglossum*), тропической Америке (Ципелла, Диэтес, Схизостилис (*Schizostylis*), Неомарика, Тримеция), Средиземноморье (Гермодактилус), Австралии (Дипларрена).

Высушенные рыльца шафрана посевного (*Crocus sativus*) очень ароматны, имеют сладковатый вкус и с глубокой древности используются как пряность и пищевой краситель, а также в парфюмерии и медицине. В качестве составной части шафран входит в состав рецептов лекарств древних медиков. В настоящее время во многих странах рыльца шафрана посевного применяются как антиспазмическое и стимулирующее средство. Однако в больших дозах (свыше 4,5 г) он вызывает тяжелое отравление. Шафран посевной принадлежит к числу древнейших культивируемых растений. Клубни, луковицы, клубнелуковицы многих ирисовых (тигридии, шафрана, тритонии, ромулеи, бабианы) местное население использует в пищу главным образом в печеном виде.

Очищенные от коры и высушенные корневища ирисов германского, бледного и флорентийского используют в Средней и Южной Европе как лекарственное и антисептическое средство под названием «фиалковый корень» (из-за приятного запаха, напоминающего запах фиалки). В Северной Италии эти виды культивируются более 250 лет.

В составе семейства около 80 родов и 1800 видов. Подразделяется на 3 подсемейства: Нивениевые (*Nivenioideae*), собственно Ирисовые (*Iridoideae*) и Иксиевые (*Ixiodeae*).

Семейство Ирисовые во флоре Беларуси представлено 6 видами дикорастущих многолетних растений из 2 родов – Ирис и Шпажник. Нередко по заболоченным лугам, берегам водоемов, в черноольшаниках встречается касатик желтый (*Iris pseudacorus*). Все остальные виды являются редкими и занесены в Красную книгу: касатики безлистный (*I. aphylla*) и сибирский (*I. sibirica*), шпажник черепитчатый (*Gladiolus imbricatus*). Шпажник болотный (*G. palustris*), вероятно, исчез с территории Беларуси. В последние десятилетия не отмечался. Голубоглазка горная (*Sisyrinchium montanum*) – заносный североамериканский вид, появился сравнительно недавно.

## ПОРЯДОК ЯТРЫШНИКОЦВЕТНЫЕ (ORCHIDALES)

Включает одно семейство – Орхидные, или Ятрышниковые (*Orchidaceae*).

### Семейство Орхидные, или Ятрышниковые (*Orchidaceae*)

Мир орхидных – совершенно особый мир экзотических растений, не имеющий себе подобных среди цветковых. Все многообразие орхидных можно отнести к двум основным экологическим типам: эпифитам и наземным растениям. Эпифиты – растения тропиков, в умеренной зоне – наземные. Немало эпилитных растений (обитающих на скалах).

Почти все орхидные — многолетние травянистые вечнозеленые растения разнообразного облика и разных размеров — от нескольких сантиметров до нескольких метров (травянистые лазающие лианы до 30–40 м, например, ваниль (*Vanilla*)), с симподиальным и реже моноподиальным типами ветвления (рис. 4; см. вкл., табл. VII, VIII). У наиболее примитивных орхидных (неувидия (*Neuwiedia*), апостасия (*Apostasia*)) из подсемейства Апостасиевые (*Apostasioideae*) стебли одревесневают в основании.

Разнообразен также облик эпифитов: от крошечных, едва различимых на ветвях деревьев растений с невзрачными цветками до пышных крупнолистных и крупноцветковых представителей американского рода Онцидиум (*Oncidium*) со свисающими соцветиями длиной несколько метров. Мимо одних можно пройти равнодушно или не заметив, другие заставляют остановиться в изумлении. Немецкий ботаник В. Паух говорил



Рис. 4. Типы ветвления и туберидии орхидных (схемы):

1 — моноподиальное ветвление; 2 — симподиальное ветвление с конечным соцветием;

3 — симподиальное ветвление с боковыми соцветиями;

одиночные туберидии: 4 — целогина гребенчатая (*Coelogyne cristata*);

5 — целогина повислая (*Coelogyne flaccida*);

многочленные туберидии: 6 — дендробиум Кинга (*Dendrobium kingianum*)

о мадагаскарском эпифите ангрекуме полторафутовом (*Angraecum sesquipedale*), что едва ли возможно вообразить нечто более прекрасное, чем дерево в девственном лесу, покрытое множеством великолепных белых длинношпорцевых цветков, от которых к вечеру исходит сильный аромат ванили.

Очень часто побеги орхидных с укороченными междоузлиями клубнеобразно утолщаются. Утолщенные части стебля нередко имеют форму клубней и называются туберидиями. В туберидий превращается одно или несколько междоузлий (одночленные туберидии) или вся ортотропная часть побега (многочленные туберидии) (см. рис. 4).

Корни придаточные. Туберидий, развивающийся в основании стебля наземных орхидей, иногда погружается в почву, теряя хлорофилл. Он срастается с основаниями придаточных корней, благодаря накоплению полисахаридов клубневидно утолщается и образует клубнекорень, нередко упрощенно называемый «корневой шишкой» (рис. 5). Клубнекорни могут быть округлыми (ятрышник (*Orchis*)), продолговатыми (любка (*Platanthera*)) или пальчато-раздельными (пальчатокоренник (*Dactylorhiza*), кокушник (*Gymnadenia*)). В прошлом они использовались в медицине под названием «клубней салапа».

Наземные орхидные умеренных поясов обычно имеют два клубнекорня, из которых один — прошлогодний (отмирает к концу второго вегетационного периода, расходуя запасные вещества на развитие стебля с листьями и соцветием) и второй — молодой, который будет питать растение на следующий год (к окончанию сезона он также отмирает), но будет заложен новый молодой клубнекорень.

Подземная часть часто представлена разросшимся корневищем, удлиненным (венерин башмачок (*Cypripedium*)) или укороченным (пыльцеголовник (*Cephalanthera*), дремлик (*Epipactis*), тайник (*Listera*), гнездовка (*Neottia*)), коралловидно-разветвленным (ладьян (*Corallorhiza*)). У некоторых растений кроме корневища имеется луковичеобразно утолщенная подземная часть стебля (хаммарбия (*Hammarbya*), мякотница (*Malaxis*)).

Все эпифитные орхидеи развивают воздушные корни, одетые веламеном — толстым слоем гигроскопической ткани из мертвых клеток, заполненных воздухом и способных впитывать не только дождевую воду, но и утреннюю росу, влагу из атмосферы. В веламене иногда поселяются цианобактерии, фиксирующие азот. Иногда часть воздушных корней в массе свисают с деревьев или образуют густые сплетения, в которых накапливается гумус. В корнях развита механическая ткань, они устойчивы к разрыву. Более мощные и толстые из них могут достигать почвы и функционировать как обычные корни. У некоторых видов корни плоские лентовидные, зеленые, ассимилирующие. Для перенесения неблагоприятных условий одни эпифиты частично или полностью сбрасывают листья, а другие запасают воду в сочных листьях и стеблях. Но главными запасую-

щими органами у них служат туберидии. По величине они варьируют от крошечных (величиной с булавочную головку) до шаровидных (с голову ребенка). Сосуды главным образом в корнях, реже в стеблях и очень редко в листьях, обычно с лестничными перфорационными пластинками.

Большинство наземных и эпифитных орхидей являются автотрофами с зелеными листьями (рис. 6). У некоторых эпифитов фотосинтезируют также зеленые стебли, цветки и нередко воздушные корни. У определенных орхидей (например, у отдельных видов прекрасной орхидеи азиатских

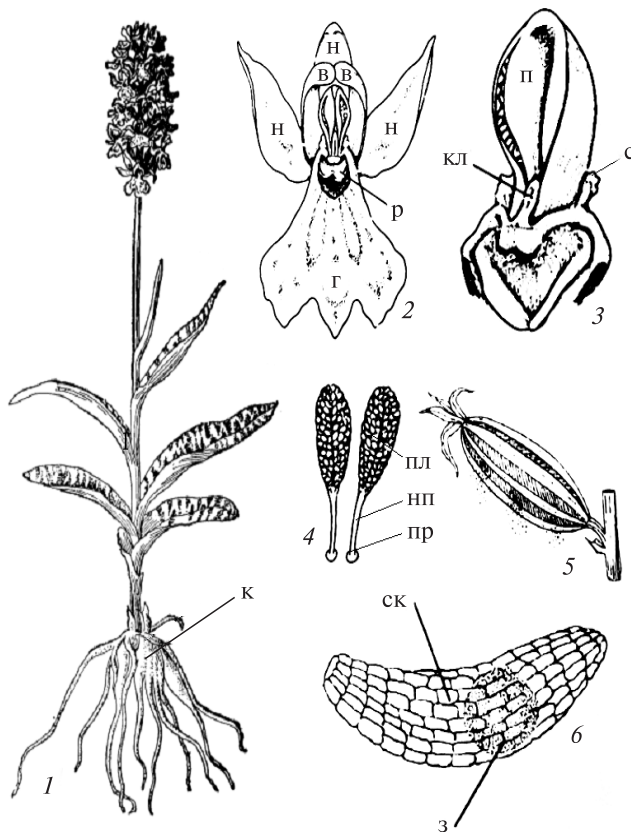


Рис. 5. Пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*):

- 1 – общий вид (к – пальчато-раздельный клубнекорень);  
 2 – цветок (г – губа (лабеллум), в – листочки внутреннего круга околоцветника, н – наружный круг околоцветника, р – рыльце); 3 – колонка, или гиностемий (кл – клювик (ростеллум), п – пыльник, с – стаминодий); 4 – поллинии (нп – ножка поллиния, пл – поллиний, пр – прилипальце);  
 5 – раскрывшаяся коробочка; 6 – семя (з – зародыш, ск – семенная кожа)

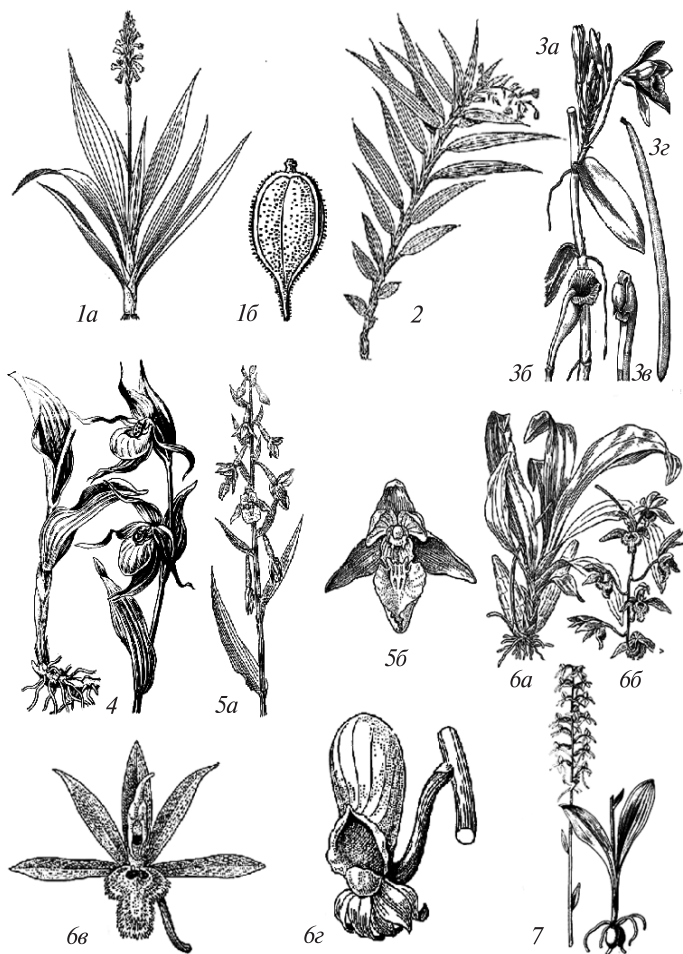


Рис. 6. Автотрофные представители семейства Орхидные,  
или Ятрышниковые (*Orchidaceae*):

1а, 1б – неувидия чемерицелистная (*Neuwiedia veratrifolia*): 1а – общий вид, 1б – плод;

2 – апостасия душистая (*Apostasia odorata*);

3а–3г – ваниль плосколистная (*Vanilla planifolia*): 3а – часть побега с соцветием,

3б – губа, 3в – колонка (гиностемий), 3г – плод;

4 – венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus*);

5а, 5б – дремлик болотный (*Epipactis palustris*):

5а – верхняя часть растения, 5б – обоеполый цветок;

6а–6г – катасетум мешковидный (*Cattasetum saccatum*): 6а – общий вид,

6б – соцветие из мужских цветков, 6в – мужской цветок, 6г – женский цветок;

7 – любка двулистная (*Platanthera bifolia*)

тропиков фаленопсиса (*Phalenopsis*), безлистных орхидей) корни плоские, зеленые, стелющиеся по субстрату и являются главными фотосинтезирующими органами. Однако среди наземных и эпифитных орхидей немало видов, полностью утративших способность к фотосинтезу (бесхлорофильные) и ставших микотрофными с хорошо развитой микоризой (гнездовка, надбородник (*Epipogium*), ладьян) (рис. 7). Гифы грибов проникают в живые клетки корней и корневищ и частично перевариваются растениями, которые усваивают содержащиеся в них питательные вещества.

Листья тонкие или мясистые, простые, линейные, ланцетные или яйцевидные, часто с хорошо развитыми влагалищами, обычно очередные, располагающиеся чаще двухрядно. Иногда зеленый лист лишь один. Устьичные комплексы паразитные, реже аномоцитные, иногда тетрацитные.

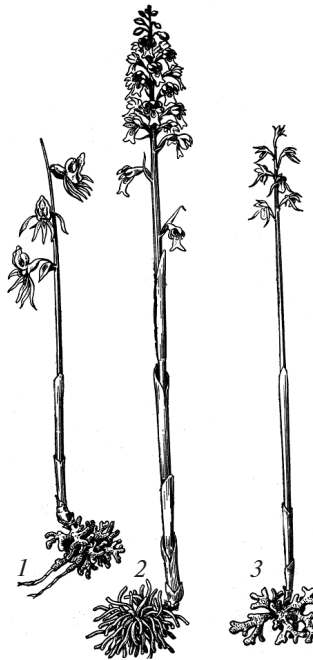


Рис. 7. Бесхлорофильные представители семейства Орхидные, или Ятрышниковые (*Orchidaceae*), редкие растения Беларуси:

1 – надбородник безлистный (*Epipogium aphyllum*) с разветвленным корневищем и подземными столонами; 2 – гнездовка настоящая (*Neottia nidus-avis*) с подземным корневищем и многочисленными толстыми придаточными корнями; 3 – ладьян трехнадрезный (*Corallorhiza trifida*) с коралловидным корневищем



У бесхлорофильных растений зеленые листья отсутствуют, влагалище листа заканчивается белыми редуцированными чешуевидными образованиями.

Цветок — наиболее характерная часть орхидей, позволяющая легко определить их систематическое положение. По внешнему облику цветки орхидных необычайно разнообразны, но почти всегда имеют единый тип строения (см. рис. 5–8). Цветки обычно обоеполые, резко зигоморфные, часто повернутые на  $180^\circ$  вокруг своей оси. У представителей американского рода *Катасетум* (*Catasetum*) цветки однополые, причем мужские и женские резко различаются по внешнему облику. Размеры и окраска цветков варьируют в широких пределах, нередко встречаются полосатые и пятнистые расцветки. Синие околоцветники в природе, по-видимому, не встречаются. Цветки диаметром от 0,2 до 25 см.

В основе строения цветка орхидных лежит трехмерный лилейный тип, претерпевший редукцию числа частей и значительные изменения в их структуре. Околоцветник чаще простой, венчиковидный, прикреплен к верхушке завязи. Шесть листочков располагаются в два круга. Они обычно свободные, у представителей подсемейства Циприпедиевые (*Cypripedioideae*) два, иногда все три листочка наружного круга срастаются между собой. Наружные листочки часто менее яркие и более или менее одинаковые, иногда напоминают чашечку, особенно у наиболее примитивных орхидных (неувидия, апостасия). Внутренние — яркоокрашенные и различаются по величине и форме. Задний (адаксиальный, верхний) листочек внутреннего круга обычно резко отличается от остальных по размерам, форме и окраске и преобразован в губу, или лабеллум (часто это самый заметный элемент околоцветника). Реально, однако, она часто занимает нижнее положение, что достигается разными способами. У эпифитных орхидей цветоносы или соцветия часто поникают и цветки оказываются перевернутыми (пафиопедилум (*Paphiopedilum*), стангопея (*Stanhopea*)). У многих наземных форм происходит скручивание (ресупинация) нижней завязи или цветоножки в процессе развития цветка. К концу бутонизации цветок поворачивается на  $180^\circ$  так, что губа, занимавшая в бутоне верхнее положение, оказывается расположенной внизу и снаружи в удобном для насекомых положении. При формировании плода завязь раскручивается в обратном направлении.

Губа обычно функционирует как посадочная площадка для насекомого-опылителя, нередко имеет нектарник в виде шпорца или ямки. Иногда шпорец очень длинный, во много раз превышает диаметр самого цветка. Губа, которая обычно крупнее других частей околоцветника, часто имеет сложное строение и дифференцирована на верхнюю, среднюю и нижнюю части. У видов рода *Офрис* (*Ophrys*) она сильно выпуклая, имеет яркую поперечно-полосатую окраску, напоминает самок отдельных

перепончатокрылых, что привлекает самцов. Она может быть цельной или 3-лопастной с наиболее крупной средней лопастью. Поверхность губы может быть гладкой или снабженной разнообразными по форме выростами — пластинками, гребнями, сосочками.

Наблюдается редукция тычинок. У немногих наиболее примитивных орхидных еще сохраняются три тычинки, из них одна тычинка внешнего круга и две тычинки внутреннего круга (малезийский род Неувидия), или только две передние фертильные тычинки внутреннего круга, третья — стерилизовалась и превратилась в мясистый стаминодий (Пафиопедилум и близкие к нему роды). У всех остальных функционирует только одна тычинка внешнего круга. У орхидных тычинки конгенитально сростаются со столбиком в единое образование, называемое колонкой или гиностемием. У более примитивных родов (Неувидия, Апостасия) тычинки и столбик сростаются еще не полностью и наверху имеются отчетливо выраженные свободные участки (см. рис. 8). У двухтычинковых орхидей 2 пыльника располагаются по обе стороны от верхней части колонки и также имеются свободные участки. Но они более короткие, а над рыльцем нависает мясистый стаминодий. У одготычинковых орхидей тычинка полностью объединена со столбиком и рыльцем в единую структуру. Пыльники 4-гнездные, вскрываются продольно, интрорзно. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный.

Колонка — характернейший диагностический признак орхидей. Строение колонки одготычинковых орхидей, которые в семействе преобладают, удивительно разнообразно. Например, пыльник может располагаться как на вершине колонки (прямо или наклонно), так и на ее дорсальной или вентральной стороне. Рыльце только у некоторых родов недифференцированное и полностью фертильное. У большинства одготычинковых орхидей оно лопастное, его верхняя медианная лопасть вся или частично стерильна и превращена в особый орган — клювик (или ростеллум), отделяющий пыльник от полости фертильной части рыльца (чаще углубленной в колонку), препятствуя самоопылению.

Другим важнейшим признаком является строение пыльцы. У видов с двумя тычинками пыльца сыпучая. У подавляющего большинства одготычинковых орхидей тетрады пыльцевых зерен объединены в более или менее плотные массы — поллинии, которые бывают мучнистой, восковой, хрящевидной или совершенно твердой роговой консистенции. Число поллиниев в каждом пыльнике варьирует от 2 до 4, 6 и 8 и является систематическим признаком. Каждый поллиний содержит сотни тысяч пыльцевых зерен. Пыльцевые зерна двуклеточные, 1–2-кольчатые, 1-поровые или безапертурные, редко 3-поровые (ваниль), с разными типами орнаментации на поверхности.

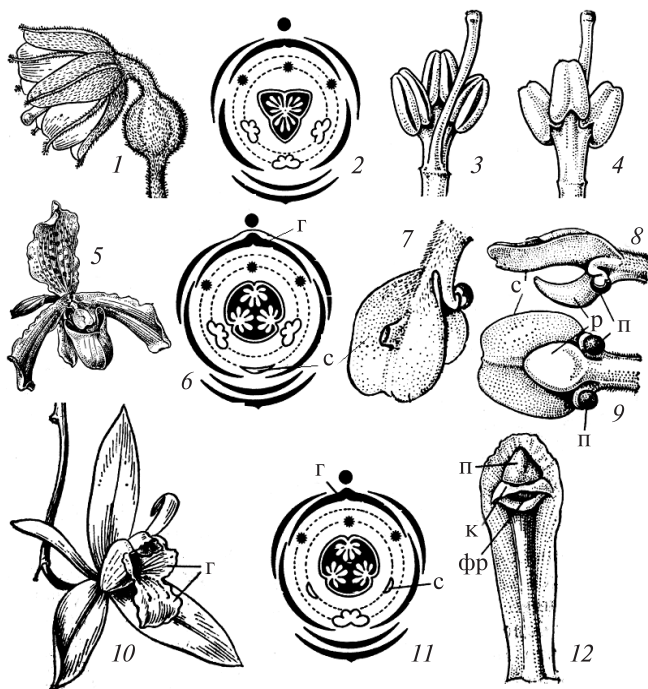


Рис. 8. Строение цветков орхидных:

трехтычинковый цветок неувидии Ины (*Neuwiedia inae*):

1 – общий вид; 2 – диаграмма цветка; 3, 4 – колонка (гиностемий) с двух сторон;  
двухтычинковый цветок пафиопедилума замечательного (*Paphiopedilum insigne*):

5 – общий вид; 6 – диаграмма цветка; 7–9 – колонка в разных положениях;

однотычинковый цветок целогины повислой (*Coelogyne flaccida*):

10 – общий вид; 11 – диаграмма цветка; 12 – колонка (гиностемий);

г – губа, к – клювик рыльца (ростеллум), п – пыльник, р – рыльце,  
с – стаминодий, фр – фертильная часть рыльца

Часть клювика, чаще краевая, ослизняется и при малейшем прикосновении выделяет липкое вещество, служащее (вместе с кусочком ткани клювика) для приклеивания поллиниев к опылителю. Этот липкий кусочек ткани клювика, разнообразный по форме, обычно называют прилипальцем или висцидием. У более высокоорганизованных орхидных прилипалец соединяется с поллинием еще через промежуточную нелипкую лентовидную полоску ткани, называемую ножкой, также отделяющуюся от клювика. Вся эта сложная структура, состоящая из поллиния и прилипальца или поллиния, ножки и прилипальца, называется поллинарием.

Гинецей паракарпный, реже синкарпный, из трех сросшихся плодolistиков. Завязь нижняя, у однотычинковых 1-гнездная с постенной плацентацией. У орхидных с синкарпным типом гинецея завязь 3-гнездная с центрально-угловой плацентацией. Часто плаценты ветвятся. Семяпочки многочисленные (до 2 млн в завязи), анатропные, обычно с двумя интегументами, реже – с одним, тенуинуцеллярные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа или (большой частью у циприпедиевых) *Allium*-типа, очень редко тетраспорический. Образование эндосперма у большинства орхидных подавлено, первичное ядро эндосперма довольно быстро дегенерирует. Если эндосперм развивается, то развитие протекает по нуклеарному типу.

Пример формулы цветка:

пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata*) –  $\uparrow P_{3+2,1} A_1 G_{(3)}$ .

Располагаясь в пазухах прицветников, цветки орхидных чаще собраны в колосья, похожие на кисти, поскольку нижняя завязь узкая, иногда длинная, напоминает цветоножку. Нередко формируются простые и ветвистые кисти с очень короткой цветоножкой. Колосья и кисти могут достигать в длину 2 и даже 5 м. В результате укорачивания оси возникают зонтиковидные и головчатые соцветия. Число цветков в соцветии от 2–5 до сотни и более. У редуцированных соцветий иногда развивается только одна ветвь с одиночным цветком.

Орхидные – часто облигатные перекрестноопыляемые растения, обычно энтомофильные. Пыльца у большинства представителей находится в связанном состоянии и не может переноситься ветром. Рыльца не приспособлены для улавливания пыльцы из воздуха.

Процесс опыления сложен и узкоспециализирован (иногда – только одним видом насекомых), особенно у однотычинковых цветков (рис. 9). Совершенные, иногда почти фантастические приспособления к специфическим опылителям заставляют удивляться и поражаться. Словно изобретательный художник-конструктор забавлялся, когда адаптивная эволюция создавала все новые и разнообразные, часто очень сложные механизмы опыления, ярко и красочно исполненные и точно подогнанные к потребностям насекомых. Растения часто используют в опылении их пищевые инстинкты. Насекомых привлекает нектар, скапливающийся в шпорце, продольной бороздке губы или ямке (тайник, кокушник, фаленопсис). Иногда насекомые отгрызают волоски и разнообразные выросты на губе. Когда насекомое извлекает голову из цветка, оно вытаскивает крепко приклеившиеся к ней прилипальцами поллинии. Первоначально они располагаются вертикально. Во время полета насекомого, примерно через 30 с, ножки поллиниев из затвердевшей слизи в результате неравномерного подсыхания сильно изгибаются по направлению вперед. При посещении следующего цветка изогнувшиеся поллинии попадают на липкое рыльце пестика, приклеиваются и остаются на нем.

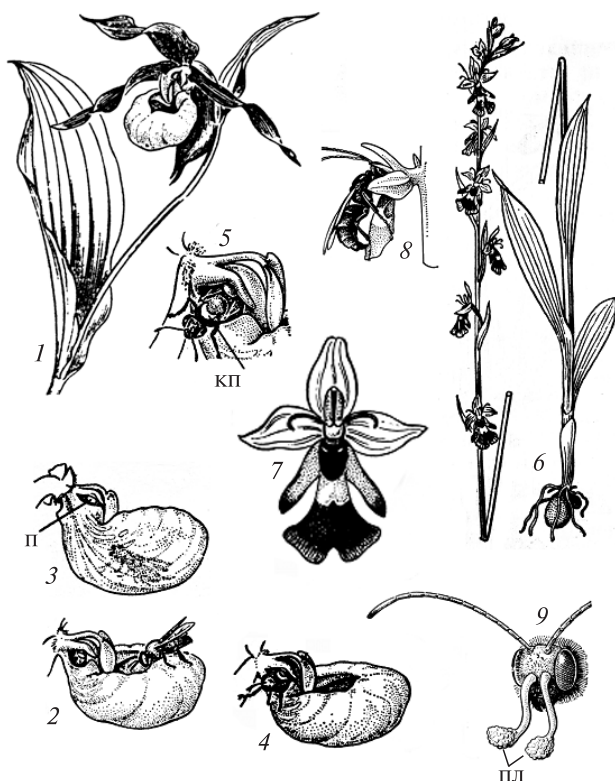


Рис. 9. Опыление орхидных:

- венерин башмачок настоящий (Cypripedium calceolus)*: 1 – верхняя часть побега;  
 2 – насекомое на краю губы и дальше соскальзывающее внутрь ее;  
 3 – насекомое внутри губы (п – пыльник);  
 4 – голова опылителя показывается из отверстия, расположенного возле пыльника;  
 5 – насекомое, вылетающее из цветка с комком липкой пыльцы (кп);  
*офрис насекомоносный (Ophrys insectifera)*:  
 6 – общий вид растения; 7 – цветок; 8 – оса в процессе псевдокопуляции;  
 9 – голова осы с прикрепившимися поллиниями (пл)

Помимо пищевых инстинктов, орхидные часто используют в опылении сексуальные, защитные инстинкты насекомых – самцов пчел, ос. Это своеобразное приспособление орхидных связано с тем, что они начали эволюционировать, когда уже было множество растений, снабжавших опылителей пищей (нектаром, пыльцой). Для обеспечения опыления орхидеи пошли другим путем. Нередко по пути изощренного обмана – еще одного и весьма эффективного способа привлечения насекомых к опылению этой группы растений. Остроумные приспособления к опылению за-

ставляют некоторых исследователей говорить о «цветковой дипломатии», «сообразительности» и «безнравственности» орхидей. Шпорцы многих ятрышников, пальчатокоренников оказываются пустыми, а яркий стаминодий служит для них указателем несуществующего нектара. Похожие на наполненные пыльцой пыльники — желтые пятна или бесполезные выросты на губе, заманчивые резервуары с ароматной жидкостью (пахучие окрашенные губы венерина башмачка) — хитроумные ловушки, выбраться из которых можно только после выполнения «принудительной» работы по опылению. Нектар дремлика обладает наркотическим действием, во время цветения он неудержимо влечет к цветкам различных насекомых (ос, шмелей, муравьев).

Цветки красивых и редких офрисов, растущих в Европе, Западной Азии и Северной Африке, часто напоминают насекомых (мух, пчел, шмелей) или пауков. От этого сходства и происходят их видовые названия — офрисы насекомоносный (*Ophrys insectifera*), пчелоносный (*O. apifera*), шмелецветковый (*O. bombylifera*), пауковидный (*O. sphegodes*) и др. У цветка офриса насекомоносного губа похожа на тело самки со сложенными крыльями, боковые листочки имеют вид антенн, расположенные в основании губы ложные нектарники напоминают глаза насекомого (см. рис. 9, 7). Блеск крыльев имитируют серо-голубые полосы на губе. Растения не выделяют питательных веществ, а только летучие вещества из группы феромонов, набор которых специфичен для каждого вида или группы видов. Некоторые из этих соединений идентичны секрету желез насекомых, стимулирующих комплекс поведенческих реакций, характерных для спаривания. Внешний облик губы действует как визуальный стимул для самцов. После перезимовки они появляются раньше самок и, побуждаемые половым инстинктом, садятся на цветки офрисов и ведут себя как при копуляции с самками. В результате их импульсивных движений поллинии прикрепляются к голове или к брюшку. Сексуальный инстинкт на одном цветке не удовлетворяется, и в результате нескольких посещений насекомые осуществляют перекрестное опыление. Привлечение опылителей запахами, воздействующими на сексуальные инстинкты, характерно для ряда других орхидных, в частности для австралийских видов спиккулеи (*Spiculaea*), дракеи (*Drakaea*), криптостилиса (*Cryptostylis*), хотя губа этих растений, с точки зрения человека, не всегда имеет сходство с самкой насекомого. Однако самцы пытаются спариваться с ней и уносят поллинии на рыльца других цветков.

Особенно многочисленные фантастические приспособления к строению и поведению опыляющих насекомых выработались у тропических орхидей: формирование подвижной, качающейся губы (бульбофиллум (*Bulbophyllum*), дракея, спиккулея) и цветков (цирропеталум (*Cirrhopetalum*)), остроумных ловушек, выделение разнообразных ве-

шесть. Вещества с сильным мускусным запахом выделяют цветки катасету, наркотического действия на пчел — цветки южноамериканской стангопеи, мормодес (*Mormodes*), цикнохеса (*Cycnoches*). При прикосновении насекомым происходит резкое выбрасывание поллиналириев видов катасету, мормодес и цикнохеса, растения отличаются деталями строения спускового механизма и способами прикрепления поллиналириев. Дрожание цветков онцидиума рассчитано на использование сложных защитных инстинктов насекомых. Самцы некоторых перепончатокрылых покидают гнезда и, охраняя территорию, сидят в засаде. Когда желто-коричневые пятнистые цветки онцидиумов начинают дрожать при порывах ветра, насекомые принимают их за вторгшихся пришельцев, внезапно атакуют с целью изгнания соперников со своей территории и производят опыление.

Успеху перекрестного опыления способствует бесконечное разнообразие форм и окраски околоцветника. Красные тона растения предлагают птицам, все оттенки окраски — пчелам, коричнево-красные или грязно-фиолетовые — мухам, белоснежные — ночным бабочкам. Запахи цветков варьируют от запаха гниющего мяса до тончайшего аромата духов, исходящего часто от некрупных и невзрачных бледных цветков.

Среди многочисленных приспособлений к перекрестному опылению у орхидных имеется одно, универсальное для семейства, — длительность цветения. У большинства видов, особенно тропических, в ожидании опыления цветки не увядают неделями и месяцами (до 2–3 мес у юговосточноазиатской ванды (*Vanda*), американских одонтоглоссума (*Odontoglossum*) и онцидиума). Часто цветки в соцветии распускаются неодновременно, и оно имеет свежий вид еще более длительный срок. Нередко цветение соцветия растягивается на весь вегетационный период, а новые ветви могут образовываться и на следующий год. Женские цветки катасету испускают сильный запах до тех пор, пока не будут опылены, иногда в течение месяца. Но через несколько часов после опыления запах исчезает. Соцветия орхидных обычно выносятся в открытые пространства, чтобы они были хорошо видны и удобны для посещения летающими насекомыми. Иногда, наоборот, оси соцветия и цветоносы сильно укорачиваются, соцветия прижимаются к субстрату, чтобы опыление могли осуществлять ползающие насекомые.

Бесчисленные вариации колонки, иногда губы (фаленописис, американский кориантес (*Coryanthes*) и шпорца (азиатский эридес (*Aerides*), африканские ангрекум (*Angraecum*) и эрангис (*Aerangis*)) определяют специфичность агентов опыления и наличие сложных механизмов его осуществления. Примером строгой приспособленности к единственному опылителю могут служить цветки ангрекума полуторафутового, впервые обнаруженного Чарльзом Дарвином в 1850 г. в лесах Мадагаскара,

длина шпорца которых достигает 40 см. На дне его скапливается нектар. Дарвин предположил возможность существования в мадагаскарских лесах насекомого — ночного опылителя (поскольку цветки пахнут только ночью) с длиной хоботка 40 см. Поскольку трудно было представить, что существует хоботок подобной длины, ученый стал настоящим пошмещем в глазах энтомологов своего времени. Лишь спустя пятьдесят лет на острове действительно была открыта ночная бабочка ксантопан Моргана-предсказанная (*Xanthopan morgani-predicta*), на передней части головы которой располагается странная спираль. При посещении цветков она разворачивается и превращается в хоботок 40-сантиметровой длины. Сейчас уже известно, что у каждого из 200 видов этого рода существует своя собственная бабочка-опылитель. Длина ее хоботка в точности соответствует длине шпорца орхидей — удивительный пример симбиотического сожительства, эволюционной коадаптации.

Наличие сложных и специализированных способов опыления сочетается у орхидных с отсутствием строгих физиологических механизмов, препятствующих прорастанию на рыльце чужеродной пыльцы. Чужеродная пыльца попадает на рыльце только в результате стечения необычных обстоятельств и нередко прорастает. Поэтому у орхидных чаще, чем в других группах покрытосеменных, встречаются не только межвидовые, но и межродовые гибриды.

Немало среди орхидных самоопыляющихся и самостерильных растений (гнездовка). У гнездовки под землей или в моховом покрове развиваются и клейстогамные цветки, образующие типичные семена.

Сверхсовершенство приспособлений к опылению часто оборачивается отрицательной стороной. Именно в силу очень узкой специализации цветки часто остаются неопыленными. Однако это компенсируется невероятно большим количеством семян, образующихся в плодах. Орхидные — одно из двух крупнейших семейств покрытосеменных, освоивших почти все экологические ниши на суше.

Пыльца как пищевой фактор не имеет значения в опылении орхидных. Она экономично упакована в поллинии и у большинства видов вся попадает на рыльце, что способствует оплодотворению сотен тысяч семян. Пыльцевые зерна каждого цветка, из которых часто развивается почти такое же количество семян.

Плоды — коробочки, разнообразные по величине: от мясистой длинной, стручковидной (ваниль) до маленьких сухих (у большинства других родов). Обычно коробочки раскрываются тремя или шестью продольными щелями, створки при этом остаются соединенными наверху или расходятся. У некоторых видов коробочки раскрываются только двумя или даже одной щелью, а иногда семена освобождаются при сгнивании стенки коробочки.



Семенам орхидных свойственны многие характерные особенности. Для их созревания необходимо от 2 до 18 мес. Они необычайно мелкие, без эндосперма, с недифференцированным зародышем. Масса одного семени составляет от десятых до тысячных долей миллиграмма. У большинства родов семена снабжены сетчатой рыхлой, заполненной воздухом (на 76–96 %) прозрачной оболочкой, но у ванили и близких родов она плотная, жесткая, прилегает к зародышу. Словно тончайшая пыль, многочисленные семена уносятся даже слабыми воздушными течениями на большие расстояния. Этому способствуют гигроскопические длинные волоски в коробочках многих видов. Сплетенные как войлок, при малейшем изменении влажности они скручиваются и извиваются. Когда в сухую погоду коробочки открываются, волоски начинают свое интенсивное движение, перемещая семена ближе к поверхности, откуда их подхватывает ветер. Коробочки также гигроскопичны и при увлажнении воздуха немедленно закрываются. Семена отдельных видов распространяют животные. Млекопитающие и птицы поедают сочные стручковидные коробочки ванили, ягодovidные коробочки некоторых видов из подсемейства Апостасиевые. Их семена имеют плотную семенную кожуру. Семена эпифитных видов, содержащие капельки масла в семенной кожуре, растаскивают муравьи. Семена болотных орхидных могут распространяться водой. Большинство их гибнет, не находя благоприятных условий для прорастания.

Обычно семена прорастают лишь после симбиоза с мицелием грибов, от которых они получают питательные вещества. Первоначально формируется своеобразный клубневидный орган (предпобег – протокорм), на котором образуются побеги и корни. Развиваются растения медленно, зацветая только через 5–20 лет после прорастания семян.

Орхидные продуцируют флавоны, С-гликозиды и флавонолы, которые содержатся чаще в листьях. У многих обнаружены алкалоиды необычного строения, фенолоксилоты, таннины, кумарины и терпеноиды. Основное число хромосом  $x = 6–29$ .

Многие орхидные размножаются вегетативно с помощью корневищ. У европейской хаммарбии болотной (*Hammarbya paludosa*) по краю листа формируются крошечные округлые выводковые почки. Отломанные туберидии, куски корневищ разносятся потоками пресных и соленых вод на новые территории.

Орхидеи – космополиты. Они произрастают почти во всех пригодных для обитания растений зонах земли, за исключением полярных и безводных пустынь. Однако около 90 % их видового состава сосредоточено в тропических широтах, особенно в тропической Америке (8300 видов) и тропической Азии (6800 видов). Тропическая Америка – родина многих широко известных в культуре орхидей: каттлеи (*Cattleya*), эпидендрума (*Epidendrum*), одонтоглоссума, онцидиума, стангопеи, мильтонии

(*Miltonia*), лелии (*Laelia*), софронитиса (*Sophronitis*). К Азии приурочено большинство видов дендробиума (*Dendrobium*), целогини (*Coelogyne*), фаленопсиса, ванды, пафиопедилума, цимбидиума. В Африке и на Мадагаскаре произрастают ангрекум, эрангис, диса (*Disa*). В регионах с коротким сухим сезоном и высоким уровнем осадков они находятся в наиболее благоприятных условиях.

Орхидные встречаются в широком спектре биотопов: от равнинных лесов до склонов высоких гор, от болот и водоемов до сухих степей и пустынных оазисов. Наибольшее разнообразие видов – во влажных горных лесах, особенно в лесах пояса облаков и туманов, где преобладают эпифиты, немало эпилитов.

Семейство отличается обилием хозяйственно полезных растений. В подземных органах пальчатокоренника, ятрышника, кокушника, любки накапливаются полисахариды, в прошлом они использовались в медицине в качестве общеукрепляющего и обволакивающего средства. Мясистые плоды центральноамериканской лианы – ванили плосколистной (*Vanilla planifolia*) – содержат ароматическое вещество фенольной природы – ванилин. Ее высушенные и ферментированные плоды используют как пряность для ароматизации пищевых продуктов (шоколада, напитков, выпечки).

Орхидеи – своеобразные «аристократы» среди растений благодаря оригинальности форм цветков, которые напоминают очертания различных животных (орхидеи-бабочки, -птицы, -медузы, -пауки, -лебеди и др.), разнообразию необычайных расцветок и удивительных запахов, изумляющих людей с древнейших времен и до наших дней. Поэты посвящали орхидеям стихи, художники изображали их на своих полотнах, ботаники называли их именами богинь и красавиц. Подобно шедеврам искусства, они обогащают духовный мир человека. Прекрасные и уникальные местные орхидеи являются национальными символами во многих странах. Орхидея-голубь, или «святой дух» (перистерия высокая (*Peristeria elata*)), – в Панаме, виды каттлеи – в Коста-Рике и Венесуэле, ликаста (*Lycaste*) – в Гватемале.

Если раньше использовались природные виды, то сейчас их хищническое истребление сократилось и цивилизованное население использует возделываемые орхидеи. Культура их трудна, однако во многих странах красиво цветущие виды дендробиума, каттлеи, целогини, цимбидиума (*Cymbidium*), ванды, фаленопсиса, одонтоглоссума и других выращиваются на промышленной основе и высоко ценятся любителями. Еще в начале XX в. была открыта возможность выращивания из семян, применяя экстракты тканей материнского растения с мицелием гриба-симбионта. В настоящее время широко используются приемы размножения орхидей с помощью культуры тканей.

Одновременно с освоением семенного и новых способов вегетативно-го размножения начались исследования по гибридизации орхидей. Выведено множество не только межвидовых, но и межродовых гибридов (даже между 3–4 родами) — например Брассолелиокаттлея ( $\times$  *Brassolaeliocattleya*) как результат скрещивания особей из родов Брассавола (*Brassavola*), Лелия и Каттлея. Сейчас в некоторых родах искусственных гибридов насчитывается больше, чем природных видов. Целеустремленная и терпеливая многолетняя работа селекционеров-орхидологов вознаграждается созданием еще более оригинальных и эффектных форм. Способность к межвидовой и межродовой гибридизации наблюдается у орхидных и в природе.

Промышленное выращивание орхидных стало одним из ведущих направлений цветоводства многих стран. Многочисленные любители и специалисты объединяются в общества, издаются специальные журналы, проводятся конференции, организуются выставки. Существуют общества даже по отдельным родам орхидных. Сформировалась специальная наука орхидология, начало которой восходит к временам Древней Греции (труды Теофраста).

Орхидеи — очень уязвимые растения. Массовое использование природных орхидей привело к резкому уменьшению их численности. Свыше трети видов орхидных — шедевров природы — находятся под угрозой вымирания. Этому способствуют нарушения их естественных местообитаний (вырубка лесов, хозяйственное использование луговых, болотных и других фитоценозов с участием орхидных, промышленное загрязнение). Узкая специализация к опылению часто оборачивается низкой завязываемостью семян, особенно из-за недостатка опылителей. У них также длительный и сложный путь от семени до первого цветения. Для ограничения сбора и экспорта природных видов во многих странах приняты специальные законодательства, международные конвенции, запрещающие торговлю ими. Организуются охраняемые природные территории (заповедники, национальные парки, заказники), проводятся работы по вегетативному размножению редких видов и восстановлению их природных популяций.

Орхидные — самое крупное семейство среди однодольных, включающее около 750 родов и до 25 000 видов (по некоторым данным — до 800 родов и 35 000 видов). Наиболее крупные роды хозяйственно полезных растений: 100 видов и более — Целогина, Ваниль, юговосточно-азиатский Дендрохилум (*Dendrochilum*), палеотропическая Каланта (*Calanthe*); 200 видов и более — Ангрекум, Одонтоглоссум. От 250 до 700 видов в составе американского тропического рода Максиллярия (*Maxillaria*), насчитывается более 450 видов онцидиума. Наиболее крупные роды — Эпидендрум (около 1000 видов) и Дендробиум (1200 видов). Семейство подразделяют на 6 подсемейств: Апостасиевые (*Apostasioideae*), Ванильные (*Vanilloideae*), Циприпедиевые (*Cypripedioideae*), Неоттиевые (*Neottioideae*), Эпидендровые (*Epidendroideae*) и Ятрышниковые (*Orchidoideae*).

Наиболее примитивное подсемейство — Апостасиевые, включающее только 2 рода — Неувидия и Апостасия. Это наземные лесные, иногда корневищные (апостасия) травы с очередными цельными влагалищными листьями и воздушными корнями. Устьичные комплексы паразитные или тетрацитные. Стебли одревесневают в основании. Сосуды преимущественно с простыми перфорациями. Цветки почти актиноморфные, на коротких цветоножках, собраны в верхушечные кисти. Околоцветник явно двойной (наружные и внутренние листочки заметно различаются). В строении андроеца намечается зигоморфия. У неувидии развиваются 3 тычинки, из них одна — медианная внешнего круга и две — латеральные внутреннего, или имеются только 2 фертильные латеральные тычинки (апостасия). Медианная тычинка у апостасии превращается в стаминодий или редуцируется. Колонка образована неполным слиянием со столбиком 3 тычиночных нитей (неувидия), 2 тычинок (апостасия) или 2 тычинок и стаминодия (апостасия). Пыльца в отдельных зернах, 1-кольчатые. Столбик с 2- или 3-дольчатым рыльцем. Доли рыльца ровные, схожие. Завязь 3-гнездная, у апостасии нересупинирована, а у неувидии ресупинация вызвана пониканием цветonoса. Плоды — тонкостенные или мясистые коробочки. Семена яйцевидные или эллиптические, темно-коричневые, часто липкие, их поверхность — от ячеистой до сетчатой. Иногда семена с длинным фуникулярным придатком или с выступающим придатком на обоих концах. Основное число хромосом  $x = 24$ . Ареал апостасиевых охватывает преимущественно Юго-Восточную Азию (в целом, от Гималаев до северного Квинсленда Австралии).

Сосуды симподиальных и моноподиальных растений подсемейства Ванильные с лестничной перфорацией и обычно супротивной поровостью боковых стенок. Устьица тетрацитные. Стаминодиев два. Пыльники располагаются на вершине колонки. Пыльцевые зерна в тетрадах. Семена веретенообразные с твердой поверхностью. Основное число хромосом  $x = 9, 10, 12, 14-16, 18$ . В составе подсемейства полтора десятка родов, в том числе Ваниль.

Наземные или, реже, эпифитные травы подсемейства Циприпедиевые, объединяющие пять родов, распространенных в Евразии и Америке. Корни мясистые или волокнистые на коротких корневищах. Сосуды в корнях или, редко, в стеблях с простой или лестничной перфорацией. Устьичные комплексы аномоцитные или паразитные. Цветки строго зигоморфные с мешковидной губой и двумя фертильными латеральными тычинками внутреннего круга. Одна тычинка внешнего круга, превратившаяся в характерный щитоподобный стаминодий. Два боковых листочка наружного круга околоцветника сросшиеся. Латеральные листочки внутреннего круга часто значительно удлинены. Нити тычинок не полностью срослись со столбиком, формируя массивную колонку. Пыльники почти сферические, латрорзные. Пыльцевые зерна 1-кольчатые или поровые, с разного типа орнаментацией. Пыльца более или менее клейкая в тетра-

дах, а у фрагмипедиума (*Phragmipedium*) в поллиниях. Рыльце крупное и куполоподобное. Завязь скрученная у большинства родов, 1-гнездная у циприпедиума и пафиопедиума и 3-гнездная у остальных родов. Плоды – коробочки. Семена полусферические с более твердой или мембранной кожурой. Основное число хромосом  $x = 9$  или больше.

К подсемейству Неоттиевые относят пыльцеголовник, дремлик, тайник, гудайера (*Goodyera*) и др. Это обычно наземные травы без туберидий, часто факультативные геофиты. Фертильная тычинка одна или редко две. Пыльник терминальный или дорсальный, прямой или наклонный. Пыльцевые гнезда сближены между собой, так как отсутствует выраженный связник. Часто выступающий вперед клювик образует свод над рыльцевой ямкой и содержит внутри липкую жидкость, которая с силой выталкивается даже при легком прикосновении и прикрепляет к опылителю свободно лежащие поллинии (например, тайник). У Пыльцеголовника и близких ему родов (Дремлик и др.) строение колонки более примитивное (клювик отсутствует). Рассыпающаяся пыльца в бутоне попадает на рыльце, а в раскрывшихся цветках прикрепляется к опылителю, когда он испачкается рыльцевой жидкостью.

Большинство представителей подсемейства Эпидендровые – факультативные эпифиты. Характерно образование туберидий. Фертильная тычинка всегда одна. Пыльники опадающие или качающиеся благодаря подвижному прикреплению к колонке. Поллинии восковой или хрящевидной, редко мучнистой консистенции. Прилипальце имеется у немногих родов, у большинства оно редуцировано, и прикрепление к опылителю происходит с помощью клейкого эластичного вещества поллиния или липкого вещества клювика, имеющего разнообразную форму. В составе подсемейства: каланта, надбородник, целогина, лосняк (*Liparis*), мякотница, хаммарбия, эпидендрум, лелия, каттлея, дендробиум, цимбидиум, стангопея, онцидиум, одонтоглоссум, мильтония, ладьян, ликаста, максиллария, фаленопсис, ванда, ангрекум.

Обычно наземные травы в составе подсемейства Ятрышниковые (ятрышник, пальчатокоренник, офрис, любка, кокушник, диза (*Disa*)). Сосуды в корнях с лестничной перфорацией. Чаше с корневыми шишками. Имеется одна медианная фертильная тычинка внешнего круга. Пыльник широким основанием крепко прикрепляется к колонке, не опадающий. Гнезда отделены друг от друга широким связником. Поллинии довольно мягкой консистенции.

Во флоре Беларуси семейство Орхидные представлено 33 видами многолетних травянистых растений из 17 родов. Все они занесены в Красную книгу Республики Беларусь (21 вид включен в основной список, 12 нуждаются в профилактической охране). На грани исчезновения (I категория уязвимости) находятся: бровник одноclubневый (*Herminium monorchis*),

ятрышники обожженный (*Orchis ustulata*) и шлемоносный (*O. militaris*). Основные факторы угрозы – хозяйственное использование земель, улучшение лугов и болот, рекреационные нагрузки. Численность орхидных в регионах с интенсивной антропогенной нагрузкой неуклонно сокращается. Охраняются также венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus*), дремлик темно-красный (*Epipactis atrorubens*), кокушник длиннорогий (*Gymnadenia conopsea*), ладьян трехнадрезный (*Corallorhiza trifida*), любка зеленоцветковая (*Platanthera chlorantha*), пальчатокоренник майский (*Dactylorhiza majalis*), пололепестник зеленый (*Coeloglossum viride*), пыльцеголовники длиннолистный (*Cephalanthera longifolia*) и красный (*C. rubra*), хаммарбия болотная (*Hammarbya paludosa*), тайники сердцевидный (*Listera cordata*) и яйцевидный (*L. ovata*), ятрышники клопоносный (*Orchis coriophora*), мужской (*O. mascula*) и дремлик (*O. morio*). В настоящее время в некоторых регионах более широко распространены только четыре вида – любка двулистная (*Platanthera bifolia*), гудайера ползучая (*Goodyera repens*), пальчатокоренники Фукса (*Dactylorhiza fuchsii*) и мясо-красный (*D. incarnata*). Они нуждаются в профилактической охране.

Летом 2009 г. на одном из болот Березинского биосферного заповедника был обнаружен один из самых интересных представителей европейских орхидей, редкий и уникальный вид – Офрис насекомоносный (*Ophrys insectifera*). Охраняется практически во всех странах, где произрастает. В частности, занесен в Красные книги России, Украины, ряда прибалтийских стран.

## ПОРЯДОК АМАРИЛЛИСОЦВЕТНЫЕ (AMARYLLIDALES)

В составе порядка большая группа декоративных многолетних травянистых растений. Многие из них в составе семейства Амариллисовые (*Amaryllidaceae*).

### Семейство Амариллисовые (*Amaryllidaceae*)

Семейство объединяет многолетние травянистые растения высотой от нескольких сантиметров до двух метров (рис. 10; см. вкл., табл. IX, X). За редким исключением, это луковичные растения (амариллис (*Amaryllis*), подснежник (*Galanthus*), белоцветник (*Leucojum*), нарцисс (*Narcissus*), кризантид (*Crinum*), гемантус (*Haemanthus*), гиппеаструм (*Hippeastrum*), циртантус (*Cyrtanthus*), эухарис (*Eucharis*), гименокаллис (*Hymenocallis*), ликорис (*Lycoris*), нерина (*Nerine*), панкратиум (*Pancratium*), спрекелия (*Sprekelia*), зефирантес (*Zephyranthes*), унгерния (*Ungernia*)). У кливии (*Clivia*) формируется массивное короткое, напоминающее луковичу корневище с толстыми, хрупкими корнями. Многим видам присущи (и в разной степени выражены) признаки эфемероидности.



Рис. 10. Семейство Амариллисовые (*Amaryllidaceae*):  
*нарцисс поэтический* (*Narcissus poeticus*): 1 – общий вид;  
 2 – схема продольного разреза цветка (п – привенчик);  
*подснежник белоснежный* (*Galanthus nivalis*): 3 – общий вид; 4 – диаграмма цветка;  
*покрывало цветков*: 5 – гиппеаструм дворцовый  
 (*Hippeastrum aulicum*) с покрывалом из двух свободных прицветников;  
 6 – циртантус желто-белый (*Cyrtanthus ochroleucus*)  
 с покрывалом из нескольких свободных прицветников;  
 7 – подснежник Воронова (*Galanthus woronowii*)  
 с покрывалом из двух сросшихся прицветников;  
*гименокаллис корзинковый* (*Hymenocallis calathina*):  
 8 – цветок с узкими сегментами околоцветника (со)  
 и бокаловидной короной (бк) с отогнутым краем; 9 – семя;  
*парамонгайя Вебербауэра* (*Paramongaia weberbaueri*):  
 10 – цветок с широкими сегментами околоцветника (со) и воронковидной короной (вк);  
 11 – поперечный разрез завязи;  
*скадоксус Катарины* (*Scadoxus katharinae*):  
 12 – продольный разрез цветка (н – уровень нектара в трубке околоцветника);  
*унгерния Северцова* (*Ungernia severtzowii*): 13 – плоды; 14 – семя

Луковицы амариллисовых весьма разнообразны по форме, размеру, окраске чешуй, внутреннему строению. Форма луковиц чаще варьирует от яйцевидной, продолговато-яйцевидной до почти цилиндрической. Их размер — от нескольких до десятков сантиметров. Наиболее крупные луковицы (диаметром более 30 см) формируются у брунsvигии Жозефины (*Brunsvigia josephinae*) из Северной Африки. Как и у многих обитателей тропической зоны, основная часть луковицы находится на поверхности почвы. У представителей умеренных широт (нарцисс, подснежник, белоцветник) они подземные. Нередко в верхней части луковиц формируется шейка различной длины (кринум, федранасса (*Phaedranassa*)). Наиболее длинная она у южнобразильской ворслеи благородной (*Worsleya rayneri*) и поднимается над поверхностью почвы. С началом вегетации из шейки выходят листья, появляется цветонос.

По происхождению чешуи луковиц — это или основания ассимилирующих листьев, разрастающиеся ко времени отмирания листовых пластинок (мясистые запасающие чешуи), или низовые листья, не несущие листовых пластинок (сухие кроющиеся чешуи). Каждый прирост молодой луковицы несет более или менее определенное число листьев. В дальнейшем формируется зачаточный цветонос с цветками (луковица становится взрослой). Каждый прирост взрослой луковицы имеет серию листьев и цветонос. У разных родов и даже видов листовая серия может состоять только из ассимилирующих листьев (например, гиппеаструм) или помимо них формируются низовые листья (подснежник). Количество тех и других для каждого рода и даже вида является более или менее постоянным и хорошо различимым признаком. Луковицы амариллисовых могут быть концентрическими (замкнутыми, или туникатными), когда мясистые чешуи срастаются своими краями и как бы вкладываются одна в другую, а также полутуникатными (амариллис) и чешуйчатыми.

Амариллисовым свойственны два типа ветвления видоизмененных многолетних побегов (луковиц, корневищ) — моноподиальное (чаще встречается у растений умеренных широт) и симподиальное (у субтропических и тропических). У моноподиальных луковиц умеренных широт (подснежник белоснежный (*Galanthus nivalis*), нарцисс гибридный (*Narcissus hybridus*)) в течение вегетационного периода закладывается одна листовая серия с цветоносом, которая развивается во время следующей вегетации растений. Возобновление идет из верхушечной почки, а цветоносы формируются из пазушных. У субтропических и тропических растений заложение листовых серий идет непрерывно (во взрослой луковице имеется до 6—8 листовых серий с цветоносами), из которых ежегодно реализуются только 2—3, а остальные продолжают медленно развиваться.

Корни амариллисовых контрактильные. Сосуды имеются только в корнях, с лестничными перфорационными пластинками.



Листья собраны в приземной розетке, обычно сидячие. У некоторых видов они с хорошо выраженным черешком (гемантус, эухарис). У многих видов листья плоские, иногда желобчатые либо складчатые, постепенно продолговато-ланцетные, линейные, ремневидные, иногда нитевидные или с волнистыми краями, постепенно суженные на верхушке. Редко встречаются сердцевидные или овальные (австралийские проифисы (*Proiphys*)) и вальковатые листья (сочные цилиндрической формы), возникающие в результате срастания краев, завернутых кверху. Об этом свидетельствует кольцевое расположение проводящих пучков с ксилемой, обращенной внутрь кольца, а флоэмой – наружу. Жилкование дуговидное. Центральный проводящий пучок часто образует хорошо выраженный киль на нижней поверхности листа. Листья обычно плотные, кожистые, часто блестящие, с хорошо развитой кутикулой и устьицами, расположенными на верхней и нижней поверхностях. Устьичные комплексы аномоцитные. Между проводящими пучками в листьях многих амариллисовых образуются полости, в большом количестве содержащие слизи, свободно вытекающие при повреждении листа. Полости возникают в результате облитерации паренхимных клеток. В слизи много рафид. Размеры листьев колеблются от нескольких сантиметров до метра и более. Наиболее крупные листья у кливии стебельной (*Clivia caulescens*), их длина может превышать 1,8 м. Растение родом из Южной Африки, где часто растет как эпифит. Листорасположение очередное, обычно двухрядное. Иногда удлинённые замкнутые листовые влагалища образуют небольшой ложный стебель (нерина, кливия).

У большинства амариллисовых высота растения определяется длиной стебля-цветоноса, нередко полого внутри (гиппеаструм, циртантус) или выполненного паренхимной тканью (амариллис). По форме цветонос бывает округлым или сплюснутым, суженным к обоим концам. На его верхушке располагаются два прицветника, охватывающие основание цветоножки. Цветоножка, расположенная в пазухе каждой пары прицветников, бывает разного размера – толстой или тонкой, короткой или длинной.

Цветки обычно крупные, яркие, 3-мерные, обоеполые, прямостоячие, изогнутые или поникающие. В редких случаях вследствие недоразвития гинецея или андроея – однополые (кливия благородная (*Clivia nobilis*)). Обычно актиноморфные, нередко со слегка выраженными признаками зигоморфии. Очень редко цветки строго зигоморфные – у спрекелии прекрасной (*Sprekelia formosissima*), обитающей в горах Мексики и Гватемалы, околоцветник типично двугубый. Листочков (или лопастей, долей, сегментов) простого венчиковидного околоцветника амариллисовых – шесть. Они расположены в двух, как правило, схожих кругах, свободные (подснежник, белоцветник, кливия) или более или менее сросшиеся. Трубка околоцветника длиной от нескольких миллиметров

до 10 см, узкая (цилиндрическая) или расширенная к зеву (воронковидная). Короткая у гиппеаструма, спрекелии, панкратиума, ликорис, штернбергии (*Sternbergia*). У многих она более длинная (зефирантес, нарцисс, гемантус, скадоксус (*Scadoxus*), эухарис, циртантус, унгерния, хлидантус (*Chlidanthus*), федранасса, эустефия (*Eustephia*), проифис).

Тычинок обычно шесть, расположенных чаще в двух кругах. Нередко тычинки наружного круга короче. Длина тычиночных нитей варьирует от нескольких миллиметров до 10 см. Они короткие у подснежника, белоцветника и длинные у гемантусов, скадоксуса, спрекелии, ликориса, гименокаллиса, отдельных кринумов. Они бывают прямыми или изогнутыми, нитевидными или утолщенными, расширенными или, редко, даже крылатыми. Пыльники четырехгнездные, чаще продолговатые, но бывают и копьевидные (подснежник, лапиедра (*Lapiedra*)) или шаровидные (гессея (*Hessea*), карполиза (*Carpolyza*)). Они по-разному прикрепляются к тычиночной нити: основанием (неподвижные), вблизи основания (слегка подвижные), серединой спинки (качающиеся – от легкого движения воздуха сильно раскачиваются, высыпая пыльцу). Раскрываются пыльники продольными щелями от верхушки до основания или короткими поробразными щелями (апикальными порами), как у белоцветника, подснежника. Щели обращены к гинецею и открываются внутрь цветков. Тапетум секреторный или амебoidalный (у видов подснежника). Пыльцевые зерна двуклеточные, одно- или, реже, двухбороздные. Экзина сетчатая или шиповатая.

Для цветка многих амариллисовых характерны особые выросты, обычно в виде от очень короткой до длинной трубки, возвышающейся над зевом венчиковидного околоцветника. Это чаще привенчик и корона, имеющие разное происхождение и возникшие в процессе приспособления к опылителям. Привенчик образуется из выростов частей околоцветника, которые могут срастаться между собой, формируя трубку разной формы и размеров, особенно у видов, сортов нарцисса трубчатых и крупнокорончатых классов. Нередко привенчик представлен в виде небольших чешуевидных зубчиков (спрекелия прекраснейшая, ликорис золотистый (*Lycoris aurea*)) и т. д. Корона формируется из разросшихся оснований тычиночных нитей, которые чаще срастаются между собой (гименокаллис, парамонгайя (*Paramongaia*), памиант (*Pamianthe*), австралийская калостемма (*Calostemma*), большинство видов панкратиума, эухарис) или остаются свободными, нередко в виде зубцов. Привенчик и корона придают цветкам особую нарядность и привлекательность, являются хорошими диагностическими признаками, поскольку у разных таксонов различаются размерами, окраской и формой, с более или менее ровными, а чаще гофрированными или разделенными на лопасти, чешуйки краями.

Гинецей образован тремя сросшимися плодолистиками, синкарпный. Завязь нижняя, трехгнездная, от нескольких до многих семян в каждом гнезде. Плацентация центрально-угловая. Столбик тонкий, у некоторых видов у основания треугольный, угловатый или крылатый с точечным, головчатым, трехлопастным или трехраздельным рыльцем.

Примеры формул цветков:

подснежник белоснежный (*Galanthus nivalis*) —  $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(\bar{3})}$ ;

гиппеаструм садовый (*Hippeastrum x hortorum*) —  $*P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(\bar{3})}$ .

Цветки обычно собраны в цимозные, часто более или менее ясно выраженные зонтиковидные соцветия, иногда завитки, как у белоцветника летнего (*Leucojum aestivum*), снабженные покрывалом из двух или больше (редко 1) обычно пленчатых прицветников. Они свободные (кринум, гиппеаструм, циртантус, унгерния, гемантус, эукрозия (*Eucrosia*), урцеолина (*Urceolina*)) или со сросшимися краями (преимущественно одноцветковые представители: нарцисс, подснежник, белоцветник, зефирантес, парамонгай). У многоцветковых представителей прицветники первого цветка соцветия хорошо развиты, тесно соприкасаются краями, закрывая все развивающееся соцветие. Часто у основания они срастаются в трубку. Прицветники выполняют защитную функцию, поэтому их называют покрывалом. Перед цветением формирующийся цветок (бутон) или соцветие раздвигают сближенные или разрывают (с одной стороны) сросшиеся прицветники, которые остаются на цветоносе до полного созревания плодов и отмирают вместе с цветоносом. У некоторых гемантусов, скардкусусов прицветники не пленчатые и окрашенные.

В семействе прослеживается ясно выраженная эволюционная тенденция к редукции цимозного соцветия до одиночного цветка. В культуре у некоторых видов (например, гиппеаструма) при хорошем уходе вместо 3–4 цветков в соцветии образуется до 8, а при плохих условиях — только 2, а иногда и 1 цветок. Подобные явления наблюдаются в природе, когда особи произрастают в местообитаниях с разным плодородием почв, с различными условиями влагообеспечения, светового режима, других экологических факторов.

Семяпочки анатропные или гемитропные, с двумя или, редко, одним интегументом (амариллис, нерина). У кринума — без покровов (семяпочка голая). Семяпочки чаще крассинуцеллятные, редко тенуинуцеллятные (кринум, нарцисс, зефирантес). Женский гаметофит *Polygonum*-типа, редко *Adoxa*-типа. Эндосперм чаще гелобиальный, реже нуклеарный.

У многих видов наблюдается протероандрия, но некоторые — протерогиничны. Встречается гетеростилия; длинностолбчатые и короткостолбчатые формы выявлены у нарцисса, подснежника. Преобладают перекрестноопыляемые растения, но иногда у них происходит и само-

опыление, например когда вследствие неравномерного роста тычиночных нитей пыльники многократно соприкасаются с рыльцем, опыляя его. При посещении цветков опылители иногда стряхивают пыльцу из пыльников на рыльце, и тогда также происходит самоопыление.

Опылителями являются бабочки, пчелы, шмели, мухи, птицы. Для их привлечения имеется ряд приспособлений — часто яркая и нередко контрастная окраска различных частей цветка (околоцветника, привенчика, короны), пятна и полосы на сегментах околоцветника, сильный запах, наличие нектарников или нектароносной ткани. Для цветков амариллисовых характерно обильное выделение нектара. У многих представителей трубка околоцветника заполняется нектаром до половины и более (гемантус, нарцисс, кливия), а у панкратиума, спрекелии, гименокаллиса — доверху, и он часто вытекает из нее. Нектарники и нектароносная ткань обычно приурочены к нижней части столбика, основаниям сегментов околоцветника, верхушке завязи (в том числе и возвышениям перегородок завязи). В зависимости от длины короны или привенчика цветки опыляются короткохоботковыми или длиннохоботковыми насекомыми. Обильно выделяющийся нектар привлекает также птиц. Орнитофильными являются спрекелия, кливия, кринум, гемантус, гименокаллис, эухарис, циртантус, эукрозия. Нередко опылители посещают цветки не только из-за нектара, но и ради пыльцы, которую они поедают (нарцисс, подснежник).

Большую роль для привлечения опылителей у многих амариллисовых играют запахи цветков. Душистые цветки посещаются преимущественно в утренние и вечерние часы, когда их запах особенно интенсивен. Иногда запах усиливается ночью. Особенно сильным запахом обладают пятна и полосы на сегментах околоцветника, которые служат прекрасными опознавательными и сенсорными знаками для опылителей. Зеленые пятна имеются на листочках околоцветника подснежника, белоцветника; каемка — на привенчике некоторых нарциссов.

Плод — локулицидная коробочка, иногда мясистая (белоцветник, подснежник, штернбергия) или сочная ягодообразная (кливия, буфона (*Boophone*), некоторые гемантусы). Семена разнообразных размеров, формы и окраски, гладкие, обычно блестящие. Они бывают округлые, угловатые, нередко с небольшим пленчатым крылом, окаймляющим семя. Семенная кожура состоит из нескольких слоев клеток, обычно ее внешние слои инкрустированы фитомеланином. Нередко покровы семян уплотняются в тонкую пленку. Иногда они имеют мясистый, сочный придаток — элайосому, который поедают муравьи, распространяющие семена (подснежник, белоцветник, штернбергия, некоторые нарциссы). Зрелые семена с обильным, маслянистым эндоспермом, который занимает 2/3 их объема. Он содержит много крахмала, липидов, иногда гемицеллюлозу, которая отлагается в стенках клеток. Редко эндосперм с костевидным

алейроновым слоем. Зародыш прямой или слегка согнутый, с хорошо выраженной почечкой, расположенной сбоку. Как правило, он занимает более половины длины окружающего его эндосперма.

Для амариллисовых характерны такие разнообразные специфические алкалоиды (главным образом в луковицах), как хелидоновая кислота и норбелладониновые алкалоиды. Основное число хромосом  $x = 5-15, 23, 27, 29$ , обычно 11.

Разнообразны способы распространения плодов и семян. Сухие коробочки многих видов вскрываются по гнездам, и легкие уплотненные семена рассеиваются при малейшем дуновении ветра (унгерния, гиппеаструм, валлота). Крылатые семена нередко переносятся на значительные расстояния. У кринума, амариллиса тонкий, пленчатый, сухой околоплодник разрывается увеличивающимися в объеме семенами. Зрелые мясистые коробочки лежат на почву, поскольку цветонос теряет тургор. Плодовая оболочка высыхает, скручивается, и семена рассыпаются (подснежник, белоцветник). Нередко мясистый перикарпий разрывают прорастающие в коробочке семена. Попадая на почву, они укореняются и продолжают развиваться (кливия киноварная (*Clivia miniata*), панкрациум карибский (*Pancreatium caribaeum*)). Сочные ягдовидные коробочки гемантуса, буффоны, опадающие на почву вместе с семенами, поедаются животными, распространяющими их. Сочные придатки семян охотно поедают муравьи, растаскивая их по наземным и подземным ходам, способствуя распространению растений.

Также амариллисовые хорошо размножаются вегетативно с помощью дочерних луковиц.

Амариллисовые обитают на всех континентах, кроме Антарктиды. Большинство произрастает в тропических и субтропических регионах. Наибольшее их разнообразие наблюдается в Центральной и Южной Америке, тропической и Южной Африке, Средиземноморье. Особенно богата видовым разнообразием Южная Африка. Некоторые виды встречаются в умеренно теплых зонах — подснежники белоснежный и складчатый (*Galanthus plicatus*), белоснежники весенний (*Leucojum vernum*) и летний, нарциссы узколистный (*Narcissus angustifolius*), поэтический, или белый (*N. poeticus*), ложный, или желтый (*N. pseudonarcissus*). Подснежник белоснежный встречается в самой северной точке ареала семейства, на юго-западе Беларуси.

Места обитания разнообразны — по низменностям (влажным лугам, сырым и болотистым лесам, болотам, кустарникам), приморским пескам, равнинам, сухим лугам, в степях, по каменистым склонам холмов. Большинство видов приурочено к горным местам, от подножий гор до высоты 4000–5000 м. Иногда они играют заметную роль в сложении растительного покрова.

Большинство амариллисовых – излюбленные красиво цветущие растения. Разнообразие формы и окраски цветков, размер и аромат придают им особую привлекательность и ценность. Сладким ароматом обладают цветки хлидантуса, эухариса, некоторых кринумов. Приятный запах также у цветков брунsvигии, циртантуса, некоторых подснежников и гименокаллисов. Все амариллисовые легко гибридизируют. Насчитываются сотни сортов и садовых форм, и их количество с каждым годом возрастает. Наибольший интерес представляют межродовые гибриды, имеющие совершенно новые декоративные признаки, не свойственные природным родам семейства. Как и среди других групп декоративных растений, межродовая гибридизация открывает широкие перспективы увеличения разнообразия ассортимента декоративных амариллисовых.

Одни из древнейших в культуре декоративных многолетних растений – нарциссы. Их знали и высоко ценили греки и римляне. Они используются как в открытом грунте, так и для выгонки, для содержания в горшках и на срез. В пределах семейства отличным материалом для срезки являются также цветки хлидантуса, соцветия циртантуса, эухариса.

В цветоводстве используется около 25 видов нарцисса. Хорошо известен южноевропейский нарцисс поэтический с одиночным поникающим белым цветком на двугранном цветоносе, с короткой трубкой привенчика, по краю окрашенной в красный цвет. Довольно часто выращивают средиземноморско-кавказский нарцисс ложный, или желтый с желтыми цветками, колокольчатым крупным, неравно надрезанным волнистым краем, желтым привенчиком. У нарцисса букетного, или тацетта (*Narcissus tazetta*), обитающего по побережьям Средиземного моря, цветки собраны по 3–15 в зимозное зонтиковидное соцветие. Зеленоватая трубка околоцветника переходит в более короткие горизонтальные доли отгиба белого цвета, привенчик золотисто-желтый, бокаловидной формы.

Названные нарциссы, а также близкие к ним нарциссы двухцветный (*Narcissus bicolor*), благороднейший (*N. nobilis*), беловатый (*N. albescens*), мускусный (*N. moschatus*), испанский (*N. hispanicus*) и другие широко использовались в селекции для получения культурных форм, сортов и гибридов. Получены своеобразные махровые сорта. Мировой ассортимент нарциссов насчитывает свыше 12 тыс. сортов, сгруппированных в 12 классов. Окраска долей отгиба околоцветника имеет все оттенки от белых до желтых, нередко цветки с белым, желтым, красным, оранжевым и розовым привенчиком, имеющим форму трубки, коронки или чаши в зеве околоцветника. Доли отгиба и привенчик зачастую различаются по окраске. Благодаря высокой биологической пластичности нарциссы возделываются в самых различных природно-климатических условиях. Название рода дано по имени мифического гордого и самовлюбленного юноши Нарцисса, превращенного богами в цветок.

В Европе издавна культивируют подснежники белоснежный, складчатый и Элвиса (*Galanthus elwesii*). Они зацветают очень рано, в конце зимы, и знаменуют приход весны (в марте, а в лесах Черноморского побережья Кавказа — даже в январе). Цветки появляются буквально из-под снега. Им не страшны резкие похолодания и весенние заморозки. Это небольшие растения, достигающие в высоту 30 см, чаще с одиночным изящным поникающим цветком молочно-белого цвета, с приятным, но слабым запахом. Листочки внутреннего круга околоцветника наполовину короче наружных, клиновидные, часто с выемкой на верхушке, окаймленной зеленым пятном. В культуре неприхотливы, пересаживают их через 5—6 лет. Легко размножаются дочерними луковицами, свежими зелеными семенами и делением многолетних куртин сразу после цветения, пока сохраняются листья. Применяют для посадок большими группами, на рабатках, альпийских горках.

Подснежники — первое дыхание весны. Они первыми оживают в садах после зимы. И это верный признак — весна совсем близко! После длительного зимнего покоя растения в состоянии стремительно расцвести в первый же подходящий момент. О подснежниках сложено немало легенд. Одна из них гласит, что когда Бог изгнал Адама и Еву из Рая, на земле была зима и шел снег. Ева замерзла и стала плакать. Она с грустью вспоминала о теплых райских садах. Чтобы утешить ее, Бог превратил несколько снежинок в цветки подснежника.

В групповых и опушечных посадках, на рабатках и в цветочном оформлении берегов водоемов используют также белоцветники весенний, летний и осенний (*Leucojum autumnale*). Как и у подснежников, околоцветник у них также чисто-белый, однако листочки одинаковой формы и размера, отмеченные снаружи у суженной верхушки зеленым или желтым пятном. Тычинки с белыми нитями и ярко-желтыми конусовидными пыльниками. Цветки несколько крупнее, округлой формы, ширококолокольчатые, расположены на тонком цветоносе по 1 или собраны в малоцветковые соцветия. Имеются ранневесенние, а также цветущие летом и осенью виды. Для весеннего цветения на открытых участках в парках и альпинариях можно использовать виды штернбергии, которые также очень декоративны.

Велико разнообразие красиво цветущих амариллисовых в регионах с теплым и жарким климатом, которые у нас выращивают в оранжереях, служебных помещениях и комнатах. Излюбленными комнатными растениями являются виды кливии, гемантуса, кринума, нерины. Соцветия кливий включают до 60 цветков. Многочисленные сорта создают пастельную гамму расцветок околоцветника от лимонно-желтой до красновато-оранжевой. Цветки гемантусов трубчатые, часто собраны в густое соцветие, окруженное в основании крупными прицветниками. Иногда в соцветии более сотни цветков. Околоцветник может редуцироваться, и соцветие

имеет вид пушистого шара из-за множества изящных тычиночных нитей с желтыми пыльниками на концах (гемантус белоцветковый, или «тещин язык» (*Haemanthus albeflos*)). Эффектны крупные белые, бледно-розовые или зеленоватые цветки кринумов, похожие на цветки лилии, нередко обладающие тонким ароматом и расположенные на довольно высоком и крепком цветоносе. Особую прелесть цветкам нерины придают ярко окрашенные тычинки и гофрированные края узких завернутых листочков околоцветника.

Особенно впечатляющи цветки с короной. Она образована расширенными и сросшимися основаниями тычиночных нитей (панкратиум, эухарис, парамонгайя, гименокаллис, эустефия). Цветки обитателей морских побережий — панкратиумов — почти всегда белые, отличаются изяществом формы и очень приятным запахом, у отдельных видов напоминающим запах ванили.

Как тропические нарциссы выглядят эухарисы с большими белоснежными цветками с бледно-зеленым оттенком. За красоту и приятный запах цветков растение заслуженно получило название «эухарис», что в переводе с греческого означает «элегантный». При соблюдении требований агротехники они цветут несколько раз в году. Приспособившись к обитанию под пологом дождевых тропических лесов, хорошо растут даже в густой тени. Подобно нарциссам с крупным привенчиком выглядят эффектные, крупные, актиноморфные или слегка зигоморфные цветки парамонгайи, ярко-лимонной окраски, с крупной тычиночной короной.

Эталонами изящества служат цветки гименокаллисов. Крупные белые, длиннотрубчатые, правильные или слегка зигоморфные цветки с длинными узкими линейными или ланцетными листочками, обрамляющими широковоронковидную крупную (длиной до 7 см у некоторых видов) тычиночную корону. Тычиночные нити у гименокаллиса карибского (*Hymenocallis caribaea*), обитающего по морским побережьям Антильских островов, до половины длины соединены перепончатой мембраной. Название рода происходит от греческих слов *hymen* — пленка и *callos* — красота.

Межродовые гибриды имеются у зефирантеса, амариллиса, гиппеаструма, циртантуса. Широко распространенным очаровательным комнатным растением является зефирантес, или «выскачка». Род включает около 40 видов, распространенных в субтропических и тропических областях Америки. Имеются виды с белыми, желтыми и розовыми цветками. Зефирантусы с розовыми цветками (крупноцветковый (*Zephyranthes grandiflora*) и розовый (*Z. rosea*)) наиболее часто культивируются в северных широтах. Их цветки актиноморфные, с воронковидным околоцветником, образуются по одному на невысоких цветоносах. Своеобразное русское название «выскачка» связано с тем, что цветоносы растут очень быстро, как бы выскакивают из почвы и через 1–2 дня уже зацветают.



Как и кливия, амариллис, многие циртантусы, отдельные нерины, гемантусы, валлота прекрасная (*Vallota speciosa*) происходит из Капской провинции ЮАР. Длинный полый безлистный цветонос этого обитателя влажных субтропиков несет до 10 крупных багряно-красных прямостоячих цветков. Луковицы формируют цветоносы один за другим, и растение характеризуется продолжительным периодом цветения. По молекулярно-генетическим данным валлоту прекрасную относят к роду Циртантус, и ее современное название — Циртантус высокий (*Cyrtanthus elatus*).

Монотипный род Амариллис представлен одним видом — Амариллис прекрасный (*Amaryllis bella-donna*), обитающим в лесных предгорьях юго-запада Капской провинции. Выдающееся растение — мечта садовников субтропиков — умеренно морозостойкое и легкое в культуре. На вершине цветоноса образуется великолепное соцветие из розовых ароматных цветков длиной около 10 см, похожих на цветки лилии. Название *bella-donna* в переводе с латинского означает «прекрасная дама». Ярко-зеленые листья, собранные в розетку, появляются после длительного периода цветения или одновременно с цветками. Имеется много садовых форм. Иногда выращивают межродовые гибриды, полученные в результате скрещивания амариллиса с видами некоторых родственных родов. Самыми известными из них являются × *Amarcrinum* (гибрид с видами кринум (*Crinum*)) и × *Amarygia* (гибрид с видами брунsvигии (*Brunsvigia*)).

Широко распространенными комнатными растениями являются гиппеаструмы (которые также часто называют амариллисами). И те и другие имеют крупные цветки, расположенные на высоком крепком цветоносе. У многих гиппеаструмов они также обладают нежным ароматом. Околоцветник от белой до темно-вишневой окраски. Однако у амариллиса цветки мельче, но соцветия с большим количеством цветков (до 12). Цветонос неполый. Коробочка сочная. Семена амариллиса более крупные, луковичевидные. Цветет он один раз в году, обычно осенью. Гиппеаструмы, в отличие от амариллиса, дочерние луковицы образуют нерегулярно. Название рода происходит от греческих слов *hippeos* — кавалер и *astron* — звезда и относится к красивым крупным воронковидным цветкам. Они достигают диаметра 18–20 см и обычно украшены полосками, точками и пятнами другого оттенка. Род включает около 75 видов, распространенных в тропических, реже субтропических районах Южной Америки. Гиппеаструмы легко гибридизируют. Имеется множество гибридных форм, объединяемых под названием Гиппеаструм садовый (*Hippeastrum* × *hortorum*). Цветки их могут достигать диаметра 30 см.

Род Спрекелия происходит из горных районов Мексики и Гватемалы. Представлен одним видом — *Sprekelia formosissima*. Видовой эпитет на русском языке приводится по-разному, словно цветоводы-исследователи не находят подходящих слов, чтобы выразить красоту цветка этого растения и

свое восхищение им — «великолепная», «красивейшая», «прекраснейшая». Он похож на цветки некоторых орхидей: крупный, длиной 8—10 см, ярких красных тонов, почти двугубый. Три верхних листочка околоцветника с отогнутой назад верхушкой, три нижних образуют открытый зев, охватывают пестик и 6 тычинок с золотистыми пыльниками.

В южных регионах культивируют малоизвестные у нас красиво цветущие виды габрантуса (*Habranthus*), ликориса, циртантуса, федранассы, родофиалы (*Rhodophiala*), скадоксуса, буфоны, проифиса. Цветки африканского габрантуса похожи на цветки шафрана (*Crocus*) из семейства Ирисовые (*Iridaceae*), но на довольно длинных цветоносах, непрерывно распускающиеся с середины лета до поздней осени, обычно после дождя. Трубочатые цветки ликорисов с узкими сильно закрученными листочками, волнистыми по краям и длинными изогнутыми тычинками и столбиком, придающими им вид паука. Растения подобны представителям более известного рода Нерина, но отличаются от них гораздо большей устойчивостью к внешней среде.

Обычно трубочатые, слегка изогнутые, пахучие, часто яркоокрашенные цветки циртантусов, произрастающих в тропической и Южной Африке. Листья напоминают листья злаков. Культивируемые растения часто используются как срезочный, ароматный, долго не увядающий материал. Род включает около 50 видов.

Поникающие трубочатые цветки федранассы с расходящимися долями сросшихся листочков околоцветника напоминают цветки некоторых видов фуксий (*Fuchsia*) из семейства Кипрейные (*Onagraceae*). Окраска цветков обычно состоит из комбинации красных трубочек с зелеными долями и наоборот. Род включает 6 видов, происходящих из районов Северных Анд Южной Америки.

Род Родофиала, включающий 35 видов, происходит из Южной Америки. Близкие родственники гиппеаструма. Скадоксусы представлены 9 видами, обитающими в Африке и на Аравийском полуострове, родственными гемантусам. Род Буфона объединяет 6 видов из Южной и Восточной Африки. На конце цветоноса формируется зонтиковидное соцветие из мелких цветков с узкими листочками околоцветника всех оттенков розового, сиреневого или красного и длинными цветоножками. У австралийских проифисов (3 вида) глянцевые, почти вечнозеленые сердцевидные листья так же декоративны, как и белые цветки, собранные в соцветия.

Некоторые амариллисовые находят применение в медицинской практике. Главным образом в мясистых чешуях луковиц, а также в слизях листьев, цветоносах многих амариллисовых содержатся различные специфические, нередко ядовитые, алкалоиды. Галантамины — в луковицах белоцветника летнего, подснежника Воронова (*Galanthus woronowii*). Подснежник используется в гомеопатии. Галантамин, ликорин и другие алкалоиды содержатся также во всех частях унгернии Виктора (*Ungernia victoris*). Для получения препарата галантамина гидробрамид, применяе-

мого для лечения остаточных явлений полиомиелита, в качестве лекарственного сырья используются листья. Алкалоиды других видов унгернии также имеют практическое значение в медицине. Для получения медицинских препаратов применяют алкалоидоносные виды нарцисса. Нарциссы применяли в лечебных целях еще в древней медицине.

Семейство включает свыше 60 родов и 850 видов, подразделяется на 15 триб. Более примитивными признаются трибы, представители которых имеют цветки без привенчика и короны (возникшие в процессе более поздних приспособлений к опылителям), многочешуйчатые луковицы, включающие многие листовые циклы; цветоносы со свободными прицветниками.

В 2007 г. в Беларуси обнаружена единственная популяция подснежника белоснежного на юго-востоке Малоритского района Брестской области, насчитывающая свыше 360 особей на площади 500 м<sup>2</sup>, из которых около 300 — генеративные, произрастающие как куртинами (включающие более 30 растений), так и единичными экземплярами.

В открытом грунте широко культивируют нарциссы. Как первые весенние цветы они незаменимы в озеленении. Их можно выращивать большими группами на полянах, между деревьями и кустарниками в садах и парках, использовать для многолетних рабаток и бордюров. Они также прекрасны в композициях с другими цветочными культурами. Большинство сортов морозоустойчивы, однако требуют ежегодного укрытия на зиму, поскольку в малоснежные зимы при низких температурах многие сорта вымерзают. Нарциссы дают прекрасный материал для срезки. В зимних условиях являются замечательной выгоночной культурой.

Реже в открытом грунте в Беларуси выращивают подснежники белоснежный, кавказский (*Galanthus caucasicus*) и Элвиса, белоцветники весенний и летний. Как ранневесенние растения они также хороши в сочетании с другими видами, цветущими в это время: иридодиктиумом сетчатым (*Iridodictium reticulatum*), примулами (*Primula*), печеночницами (*Hepatica*), что позволяет создать в этот бедный цветами период красочные композиции на открытых полянах, среди кустарников, вдоль дорожек. Привлекательны они на газонах, которым в настоящее время отводится большая роль в озеленении. Подснежник также пригоден для альпинариев. Для достижения большей декоративности его следует высаживать более или менее обширными группами. Белоцветники предъявляют определенные требования к почве — она должна быть умеренно влажной, богата листовным перегноем, содержать немного глины.

В оранжереях, служебных и жилых помещениях выращивают кливию киноварную, эухарис крупноцветковый, или «амазонскую лилию» (*Eucharis × grandiflora*), спрекелию великолепную, зефирантес крупноцветковый, валлоту прекрасную, гемантус белоцветковый и скадоксус Катарины (*Scadoxus katharinae*), виды кринума, нерины, сорта гиппеаструма, амариллиса, гименокаллиса.

## ПОДКЛАСС КОММЕЛИНИДЫ (*COMMELINIDAE*)

Крупный подкласс, объединяющий 30 семейств из 21 порядка. Гинеей ценокарпный. Семена с крахмалистым эндоспермом. Пыльцевые зерна трехклеточные, реже двуклеточные. Преобладают наземные травянистые растения с сосудами во всех органах.

Подкласс довольно естественно распадается на две группы. В порядках Бромелиецветные (*Bromeliales*), Бананоцветные (*Musales*), Имбирноцветные (*Zingiberales*), Канноцветные (*Cannales*), Коммелиноцветные (*Commelinales*) цветки часто с хорошо развитым двойным околоцветником с различно окрашенными и разной консистенции чашечкой и венчиком. Преобладают энтомофильные и орнитофильные растения. Основу второй группы составляют порядки Ситникоцветные (*Juncales*), Осокоцветные (*Cyperales*), Рестиецветные (*Restionales*) и Мятликоцветные (*Poales*), имеющие простой брактеоидный околоцветник или цветки без околоцветника. Господствуют анемофильные растения.

### ПОРЯДОК БРОМЕЛИЕЦВЕТНЫЕ (*BROMELIALES*)

Включает одно семейство Бромелиевые (*Bromeliaceae*).

#### Семейство Бромелиевые (*Bromeliaceae*)

Это одно из крупнейших семейств однодольных. По количеству видов оно занимает пятое место после Орхидных, или Ятрышниковых (*Orchidaceae*), Арековых, или Пальм (*Areaceae*), Злаков, или Мятликовых (*Gramineae*, или *Poaceae*), и Осоковых (*Cyperaceae*). В составе семейства около 60 родов и более 2700 видов. Его подразделяют на три подсемейства – Питкерниевые (*Pitcairnioideae*), Тилландсиевые (*Tillandsioideae*), собственно Бромелиевые (*Bromelioideae*).

Почти все бромелиевые – многолетние травянистые растения (рис. 11, 12; см. вкл., табл. XI, XII). Очень редко – кустарниковидные (аргентинская девтерохния (*Deuterochnia*)). Большая группа наземных растений (ананас (*Ananas*), псевдананас (*Pseudananas*), пуйя (*Puya*), девтерохния, криптантус (*Cryptanthus*), диккия (*Dyckia*), гехтия (*Hechtia*), ортофитум (*Orthophytum*), фостерелла (*Fosterella*), абромейтиелла (*Abromeitiella*), портея (*Portea*), большинство видов бромелии (*Bromelia*), питкернии (*Pitcairnia*) и навии (*Navia*)). Значительно больше половины всех бромелиевых являются облигатными и факультативными эпифитами (вриезия (*Vriesea*), катопсис (*Catopsis*), большинство видов тилландсии (*Tillandsia*), эхмеи (*Aechmea*), бильбергии (*Billbergia*), гузмании (*Guzmania*), неорегелии (*Neoregelia*), ни-дулариума (*Nidularium*), каниструма (*Canistrum*)).



Рис. 11. Семейство Бромелиевые (*Bromeliaceae*):

- бильбергия поникающая* (*Billbergia nitans*): 1 – общий вид; 2 – цветок; 3 – тычинка; 4 – продольный разрез цветка; 5 – верхняя часть столбика со скрученными рыльцами; 6 – нижняя часть лепестка и тычинки с нектарниками (н);
- бильбергия прекрасная* (*Billbergia ataxana*): 7 – диаграмма цветка (пл – придатки лепестков);
- вриезия широколистчатая* (*Vriesea platynema*): 8 – всасывающая пельтатная чешуя листа сверху и 9 – ее продольный разрез; 10 – семя;
- тилландсия синяя* (*Tillandsia suanaea*): 11 – часть цветущего растения; 12 – цветок; 13 – тычинка; 14 – верхняя часть пестика;
- тилландсия уснеевидная, или «луизианский мох»* (*Tillandsia usneoides*): 15, 16 – общий вид; 17 – пельтатная чешуя; 18 – цветок; 19 – коробочка; 20 – семя;
- пуя Бертеро* (*Puya berteroniana*): 21 – общий вид; 22 – цветок; 23 – поперечный разрез завязи

Главный корень у бромелиевых отмирает очень рано, но развиваются придаточные корни, которые выполняют различные функции и имеют разное строение. У многих наземных растений корни выполняют обычные для них функции — прикрепление к субстрату, поглощение воды и питательных веществ через корневые волоски. У большинства эпифитов корни утратили большую часть функции поглощения и служат лишь для прикрепления к субстрату. У некоторых видов тилландсии, включая тилландсию уснеевидную, или «луизианский мох» (*Tillandsia usneoides*), широко распространенной в штате Луизиана, США, корни утратили даже якорную функцию и атрофировались. У многих видов (бромелия, ананас, псевдананас, броккиния (*Brocchinia*)) часть корней не имеют контакта с почвой и располагаются в пазухах листьев.

Травы обычно с сильно укороченным стеблем, за исключением многих тилландсий, некоторых видов питкернии, навии и пуйи. Многие тилландсии имеют удлиненный стебель. Стебель некоторых питкерний вьющийся. Благодаря хорошо развитому стеблю и вытянутым листьям некоторые навии достигают в высоту 4–5 м. У пуйи стебель нередко более или менее деревянистый, у пуйи Раймонда (*Puya raimondii*) достигает в высоту 9,5 м при толщине более 1 м.

Листья очерченные, обычно многорядные, но у некоторых видов тилландсии и у нескольких видов подсемейства Бромелиевые — двухрядные. В основном расположены в базальных розетках, реже стеблевые. Они простые, сильно вытянутые, цельные, цельнокрайние или по краям колючепильчатые, с параллельным жилкованием. Обычно листья яркие, часто пестрые, очень твердые, более или менее ксероморфные, с толстой кутикулой и хорошо развитой водозапасающей паренхимой между эпидермой и хлоренхимой. В основании они более или менее расширенные во влагище. У многих видов подсемейства Питкерниевые и у длинностебельных тилландсий влагища листьев не сильно расширены и тесно налегают друг на друга. У большинства представителей подсемейства Бромелиевые листовые влагища расширены, краями плотно охватывают друг друга, образуя воронковидную розетку, открытую кверху. Благодаря желобчатой форме листьев вода легко стекает в воронку и полностью обеспечивает растение влагой и питательными веществами. Воронка у растения может быть одна общая, образованная всеми листьями (многие виды бильбергии, вриезии, гузмании, криптантуса, неорегелии, нидулариума, эхмеи), или чаще небольшая воронка образуется у основания каждого листа (бромелия, ананас, псевдананас).

У одних бромелиевых сосуды имеются во всех органах, у других — только в корнях и стеблях или только в корнях. Перфорации сосудов лестничные или, реже, простые. Устьичные комплексы тетрацитные или иногда с шестью побочными клетками.

Для листьев также очень характерны особые пельтатные (щитковидные) чешуи, состоящие из ножки и однослойного щитка. Клетки щитка часто отмирают, но клетки ножки могут оставаться живыми в течение всей жизни листа. У разных видов чешуи характеризуются различной степенью специализации и выполняют различные функции. У наземных растений, поглощающих воду и питательные вещества с помощью корней, они служат для уменьшения транспирации. У видов, формирующих воронки (резервуары воды), чешуйки абсорбируют воду (у одних видов наряду с корнями и в небольших количествах, у других — только самостоятельно) и сосредоточены преимущественно на влагалищах листьев. В условиях дефицита влаги они поглощают воду из атмосферы через живые клетки ножек и осмотически передают ее внутрь листа. При высыхании чешуи сморщиваются, что не мешает газовому обмену через устьица, испарение с поверхности листа уменьшается, и растение способно пережить сухое время года.

Вегетативные органы имеют и целый ряд других приспособлений. У некоторых тилландсий листья образуют крючки, с помощью которых они прикрепляются к ветвям поддерживающего растения и превращаются в усики у других видов, которые обвиваются вокруг опоры. Многие наземные образуют ветвистые столоны.

В воронках бромелиевых могут накапливаться значительные объемы воды (у вриезии гигантской (*Vriesea gigantea*) иногда более 5 л, а у гломеропиткернии (*Glomeropitcairnia*) даже около 20 л). С образованием этих водных резервуаров связано возникновение очень своеобразных биологических связей, неизвестных у других однодольных, формирование необычных многокомпонентных биоценозов. Здесь постоянно обитают многие бактерии, цианобактерии, водоросли, высшие растения, особенно много представителей животного мира. Из высших растений — некоторые мхи, пузырчатки (*Utricularia*). Встречаются различные простейшие, черви, моллюски, членистоногие, большое число разнообразных насекомых (особенно мух) и даже позвоночные. Саламандры, древесные лягушки (особенно квакши), змеи и иногда ящерицы устраивают на бромелиевых постоянные местообитания или временные убежища. Ящерицы проникают сюда в поисках пищи (насекомых, лягушек, саламандр), имеется даже краб, обитающий исключительно в водном резервуаре бромелиевых. Растения поят также редко спускающихся на землю птиц и обезьян.

В воронки попадают и в итоге разлагаются и растворяются довольно значительные количества органического вещества в виде микроорганизмов, отмерших листьев и других частей растений, мертвых животных (особенно насекомых), выделений живых водных личинок. Поглощению азота способствуют гнилостные бактерии, переводящие органические вещества в растворимую форму (аминокислоты, амиды, мочевины). Вода вместе с растворенными в ней питательными веществами поглощается придаточными

корнями или пельтатными чешуями. Придаточные корни развиваются между основаниями листьев, чешуи — на внутренней стороне листовых оснований.

Разнообразие строения вегетативных органов бромелиевых тесно связано с характером минерального питания и водного режима. На этой основе исследователи выделяют четыре биологических типа бромелиевых. К первому (почвенно-корневому) типу относятся наземные растения с хорошо развитой корневой системой, с помощью которой они добывают воду и минеральные вещества непосредственно из почвы. Они не имеют резервуаров с водой. Чешуи их листьев служат лишь для уменьшения транспирации и не обладают абсорбирующей способностью. К этому типу относятся большинство представителей подсемейства Питкерниевые (питкерния, гехтия, фостерелла), ряд представителей подсемейства Бромелиевые.

Второй биологический тип бромелиевых (воронково-корневой), в отличие от первого, характеризуется в первую очередь умеренно расширенными основаниями листьев, образующих небольшие воронки. У некоторых растений этого типа корни растут вверх по направлению к основаниям листьев и внедряются в воронки, поглощая воду и минеральные вещества. Чешуи на листьях могут лишь в небольших количествах поглощать воду и питательные вещества. Этот тип характерен для многих родов подсемейства Бромелиевые (бромелия, ананас, псевдананас), для очень немногих Петкерниевых (броккиния, произрастающая на торфяных болотах Гайанского нагорья (северо-восток Южной Америки)).

Третий тип (воронково-бескорневой) характеризуется наличием хорошо развитых воронок, влага и минеральные вещества которых питают растения в течение всей жизни, за исключением только ранних стадий развития. Функцию всасывания выполняют щитковидные чешуи, а не придаточные корни. Многие являются облигатными эпифитами, но много и факультативных эпифитов. Этот тип характерен для ряда представителей подсемейства Бромелиевые, многих Тилландсиевых.

К четвертому типу относятся так называемые «атмосферные» бромелиевые, поскольку все необходимое они получают из атмосферы. Это суккулентные ксерофиты, к которым относится несколько сот тилландсий и несколько видов очень близкого рода Вриезия. Они поселяются на деревьях, скалах и даже на сухом песке. Корневая система у них чаще рудиментарная или иногда (за исключением проростков) полностью отсутствует. Если же корни имеются, то они выполняют функцию своеобразных крючков, прикрепляющих растения к субстрату. Листья не имеют расширенных оснований. Они густо покрыты высокоспециализированными абсорбирующими чешуями, служащими для поглощения влаги непосредственно из воздуха. Минеральное питание они получают из воздушной пыли и дождевой воды. Одним из наиболее типичных видов этой группы является перуанская тилландсия пурпурная (*Tillandsia purpurea*). Она довольствуется



минеральными веществами из приносимой ветром пыли. Влагу доставляют густые туманы, регулярно приходящие со стороны Тихого океана. Она благополучно обитает в жаркой пустыне. Не имея корней, лежит на сухом песке под палящими лучами тропического солнца.

Цветки обоеполые, реже наряду с обоеполыми – функционально однополое (некоторые виды гехтии, катопсиса). Почти всегда трехмерные. Обычно актиноморфные, но у некоторых однобоких соцветий, особенно свисающих, наблюдается тенденция к зигоморфности (питкерния и др.).

Околоцветник двойной, из двух 3-членных кругов. В почкосложении развивающиеся чашелистики скручены налево, а лепестки – направо. Чашелистики зеленые и травянистые или более или менее лепестковидные, свободные или сросшиеся у основания, нередко остающиеся при плодах. Лепестки почти всегда одинаковые (от линейных до яйцевидных), свободные или сросшиеся в короткую трубку, часто яркоокрашенные (чаще всего голубые, синие, желтые, реже белые, розовые, красные, как исключение – зеленые и коричневые). Как правило, у основания на внутренней стороне лепестки снабжены парой язычковидных придатков, различающихся по форме и размерам у разных родов.

Тычинок 6, в двух кругах, свободные или в цветках со сrostнолепестным венчиком нити тычинок более или менее срастаются с лепестками. Нити тычинок чаще узколанцетовидные. Пыльники часто вытянутые и линейные, 4-гнездные, прикрепленные к нити основанием или со спинной стороны (неподвижные или подвижные), вскрываются продольной щелью, интрорзно. Тапетум амебодный. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльцевые зерна обычно двуклеточные, однобороздные, безапертурные или двух-многопоровые.

Гинецей из трех сросшихся плодолистиков, синкарпный. Столбик чаще длинный, тонкий, на верхушке более или менее 3-лопастный. Лопастии часто скрученные. Завязь от верхней до нижней, 3-гнездная, обычно с более или менее многочисленными семяпочками в каждом гнезде. Характерно наличие септальных нектарников, приуроченных к перегородкам, разделяющим соседние плодолистики. Нектар выделяется через отверстия в основании столбика и задерживается чешуйками у основания лепестков. Строение этих чешуек – очень важный таксономический признак для видов из подсемейств Бромелиевые и Тилландсиевые. Семяпочки анатропные или редко кампилотропные, очень редко ортотропные (хохенбергия (*Hohenbergia*)), с двумя интегументами, обычно красинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм гелобиаальный, особого подтипа.

Пример формулы цветка:

бильбергия поникающая (*Billbergia nutans*) –  $*K_3C_{(3)}A_{3+3}G_{(\bar{3})}$ .

Цветки бромелиевых собраны в простые или сложные соцветия (кисти, колосья, головки, метелки). Иногда соцветие редуцировано до одиночного цветка. Цветки обычно с хорошо развитыми прицветниками, которые почти всегда окрашены более ярко, чем цветки. Нередко в основании со-

цветия выделяются яркоокрашенные кроющие листья. У некоторых видов цветоносный побег сильно укорочен и соцветие располагается в центре розетки базальных листьев. Иногда он сохраняется в течение нескольких лет, одревесневает и каждый сезон формирует новое соцветие.

Преобладает перекрестное опыление. Характерна протероандрия. Когда пыльца освобождается из пыльников, рыльца еще спирально закручены и не воспринимают ее. Переносчиками пыльцы являются колибри, летучие мыши, различные насекомые (особенно пчелы, шмели, мотыльки, бабочки), иногда ветер. Многие бромелиевые опыляют колибри, особенно виды с красными цветками. Летучие мыши опыляют виды вриезии, текофиллума (*Thecophyllum*), вероятно, питкернии, цветки которых раскрываются ночью и имеют специфический запах. Опылителей привлекает обильный нектар, выделяемый типичными для зоофильных однодольных септалными нектарниками. Как количество, так и качество (особенно содержание сахаров) у разных представителей очень сильно варьирует. Для птиц, летучих мышей обильный нектар цветков многих видов является не только пищей, но и важным источником воды в сухое время года (обильный нектар видов пуйи со сравнительно слабым содержанием сахара). Немало видов бромелиевых перешло частично или даже полностью к самоопылению. Цветки некоторых видов гузмании – клейстогамные и не раскрываются.

Фрукты – септицидные коробочки (у родов с верхней и полунижней завязью, подсемейства Питкерниевые: пуйя, питкерния, диккия, гехтия и Тилландсиевые: гузмания, вриезия, тилландсия) или ягоды (у родов с нижней завязью, подсемейство Бромелиевые: бильбергия, эхмея, акантостахис). У ананаса и близкого к нему псевдананаса отдельные ягоды срастаются в сочное соплодие. Семена мелкие, с обильным мучнистым эндоспермом, состоящим из крупных клеток, содержащих простые или сложные крахмалистые зерна. Периферический слой эндосперма образован более мелкими клетками, содержащими белок. Зародыш чаще маленький, цилиндрический, обычно латеральный (большую часть зародыша составляет терминальная семядоля, почечка занимает боковое положение). У отдельных видов зародыш довольно крупный. Семена, развивающиеся в коробочках, обычно крылатые или с хохлоковидным пучком волосков, как у тилландсий, формирующимся в результате расщепления удлинённого наружного интегумента и верхушки семяножки.

Бромелиевые характеризуются наличием флавонолов. Основное число хромосом чаще  $x = 12$ , редко 16, 17, 21, 24, 27, 36. Хромосомы очень мелкие.

Почти все бромелиевые – поликарпики. После цветения и плодоношения материнская розетка обычно отмирает, а у ее основания образуются боковые дочерние побеги. Лишь некоторые тилландсиевые и виды пуйи – монокарпики. В частности, типичным монокарпиком является гигантская пуйя Раймонда.

Семена раскрывающихся коробочек обычно распространяются ветром. У некоторых растений, обитающих вдоль рек или в глубине дождевых лесов, они могут распространяться водой. Семена съедобных сочных плодов разносят птицы, иногда летучие мыши.

Многие бромелиевые размножаются главным образом вегетативно. У наземных растений образуются ветвистые столоны, благодаря которым они часто размножаются настолько интенсивно, что редко цветут и еще реже плодоносят (например, криптантусы). Длинные стебли некоторых тилландсий вытягиваются, ветвятся и распадаются на отдельные фрагменты, дающие начало новым особям, что особенно хорошо выражено у тилландсии уснеевидной. Многие виды (в том числе и обитающая в прибрежных пустынях Перу тилландсия широколистная — *Tillandsia latifolia*) являются живородящими. Вместо цветков у них образуются маленькие молодые растения.

Почти все бромелиевые распространены в Америке. Лишь один вид — питкертния плодоносная (*Pitcairnia feliciana*) совершенно изолирована от основного ареала семейства и встречается в тропической Западной Африке. Приурочены главным образом к тропическим и частично субтропическим регионам, особенно к бассейну Амазонки, где находится центр их разнообразия. Лишь немногие виды выходят за пределы тропиков и субтропиков, но и они ограничены тепло-умеренными регионами Северной и Южной Америки. Дальше всех на север распространилась тилландсия уснеевидная, достигнув вдоль Атлантического побережья Северной Америки восточной Виргинии (до 38° с. ш.). В Южной Америке несколько видов распространились до островов Хуан Фернандес, Патагонии и Патагонских Анд (южная часть Аргентины, Чили), до 44° ю. ш.

Места обитания разнообразны — от дождевых вечнозеленых тропических лесов до пустынь и от морских побережий до высокогорий. Одни растения обитают на плодородной почве, другие — на песках, скалах, засоленном субстрате, на регулярно затапливаемых берегах рек. Эпифиты поселяются на стволах и ветвях деревьев (от нижнего влажного до верхнего сухого полога). Некоторые виды тилландсий в качестве эпифитов произрастают на кактусах. Иные прикрепляются даже на телефонных проводах, куда их семена попадают вместе с птичьим пометом. В антропогенных ландшафтах бромелиевые численно господствуют над другими эпифитными группами — орхидеями и папоротниками. На окраинах городов и поселков, да и в городских парках крупные ветви некоторых деревьев буквально усеяны бромелиевыми.

Большинство наземных бромелиевых растений сухих местообитаний — ксерофиты. Суккулентные гехтии произрастают на сухих почвах Южного Техаса и Мексики, некоторые бромелии — на песках вдоль побережий востока Южной Америки. Прибрежные перуанские пустыни нередко густо покрыты тилландсиями при почти полном отсутствии других высших растений. Многие виды — наскальные растения. Большие участки гранитных утесов юго-восточной Бразилии покрыты тилландсиями и вриезиями. Под

палящим солнцем обычно растут на голых скалах в Бразилии также виды диккии, энхолириума (*Encholirium*), в Аргентине — виды девтерохнии и абромитиеллы (*Abromitiella*). Вслед за лишайниками и мхами в Чили тилландсии одними из первых заселяют обнаженные скалы. Если одни растения, обитая в условиях высокой влажности и тепла, нуждаются в слабой освещенности (лесное растение фостерелла), то растущие на высокогорных открытых склонах Анд получают максимальную освещенность и легко переносят резкие суточные колебания температуры. В пределах отдельных родов (питкерния, тилландсия) можно наблюдать весь спектр приспособлений видов к самым разнообразным местообитаниям (начиная от дождевых вечнозеленых тропических лесов и заканчивая пустынями). Немало бромелиевых, приспособленных к условиям, отличающимся дефицитом азотного питания.

Наиболее примитивное подсемейство Питкерниевые. Почти всегда это наземные (обычно травы, редко кустарниковидные растения — девтерохния). Чаще с корнями, большей частью функционирующими. Листья почти всегда спинно-зубчатые, по краям колочепильчатые. Завязь от верхней (или почти верхней у большинства родов) до, редко, нижней или полунижней (питкерния, навия). Плоды — обычно септицидные коробочки или, редко, нераскрывающиеся. Семена мелкие и легкие, почти всегда с цельными придатками. Важнейшие роды — Пуйя, Питкерния, Навия и Диккия (рис. 12).

Подсемейство Тилландсиевые включает травянистые, преимущественно эпифитные растения. Корни часто служат только для прикрепления к субстрату, иногда отсутствуют. Листья в розетках, пучках или же расположены вдоль стебля, цельнокрайние. Завязь верхняя, почти верхняя, редко полунижняя (гломеропиткерния). Плод — септицидная коробочка. Семена с хохолковидным пучком волосков. Главные роды — Тилландсия, Вриезия, Гузмания.

Подсемейство Бромелиевые самое крупное в семействе и включает половину видов. Это главным образом эпифитные травы, обычно почти бесстебельные. Корни в основном предназначены для прикрепления к субстрату. Листья в розетках или в пучках, чаще по краю колочепильчатые или мелкозубчатые. Завязь нижняя или почти нижняя. Плоды годоводичные, но часто сухие. Семена обычно без придатков. Центром разнообразия подсемейства является восточная Бразилия. Важнейшие роды — Криптантус, Бильбергия, Бромелия, Ананас, Эхмея, Нидулариум, Неорегелия.

В семействе много хозяйственно полезных растений — пищевых, лекарственных, декоративных. Главнейшим пищевым растением является ананас. Род Ананас включает 8 видов, распространенных в Бразилии, Парагвае, Венесуэле, Колумбии. Это наземные травы с коротким стеблем. Растения образуют крупные розетки суккулентных, узких жестких листьев, длиной до 90 см, с острыми зубцами или шипами по краям. Цветки обоеполые, красновато-фиолетовые, располагаются в пазухах

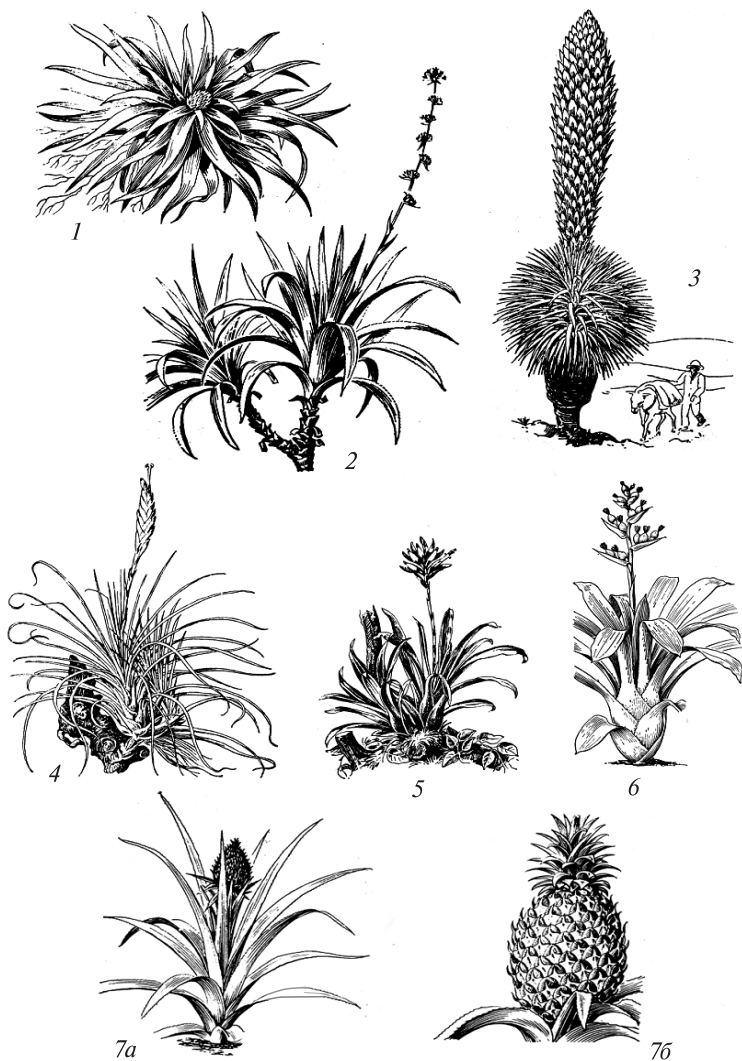


Рис. 12. Представители семейства Бромелиевые (*Bromeliaceae*):

подсемейство Путкерниевые (*Pitcairnioideae*):

1 – навия бесстебельная (*Navia ascaulis*); 2 – навия стебельная (*Navia caulescens*);

3 – пуйя Раймонда (*Puya raimondii*);

подсемейство Тилландсиевые (*Tillandsioideae*):

4 – тилландсия трехцветная (*Tillandsia tricolor*); 5 – вриезия килеватая (*Vriesea carinata*);

подсемейство Бромелиевые (*Bromelioideae*): 6 – эхмея Вальбаха (*Aechmea weilbachii*);

7a, 7б – ананас посевной (*Ananas sativus*): 7a – растение с соцветием, 7б – соплодие

заостренных чешуевидных прицветников и образуют головчатое соцветие на верхушке короткого крепкого цветоноса. После окончания цветения соцветие превращается в компактное соплодие, состоящее из сросшихся между собой сочных ароматных плодов (ягод), мясистых оснований прицветников и утолщенных осей соцветия. Почти у всех видов главная ось соплодия продолжает нарастать и на верхушке соплодия образует розетку листьев (корону). У основания короны часто развиваются отпрыски, способствующие вегетативному размножению. Срезанную облиственную верхушку соплодия можно укоренить в почве или воде. Многочисленные отпрыски, предназначенные для вегетативного размножения, образуются в основании материнской розетки.

Культивируемый ананас (ананас посевной (*Ananas sativus*)) произошел от ананаса крупнохолодного (*Ananas comosus*), естественно произрастающего в кампосах центральной части Бразилии. Происхождение этой культуры связано с древними земледельческими цивилизациями Южной Америки, где в результате длительной селекции были получены многие ценные сорта. Сочные и душистые золотисто-желтые соплодия культурных сортов ананаса характеризуются высокими вкусовыми качествами. Промышленная культура ананаса началась к концу XIX в. Однако лишь в XX в. он вошел в число важнейших плодовых растений земного шара. Сейчас его возделывают практически во всех странах тропической зоны. Ареал культуры ананаса находится в основном между 25° с. ш. и 25° ю. ш., но в ряде стран (ЮАР, Китай, Австралия, США – штат Флорида) выходит за пределы этих границ. Оптимальная температура для ананаса – от +21 до +27 °С с небольшими колебаниями в течение года. Оптимальная годовая сумма осадков – 1000–1500 мм. В связи с отсутствием естественного периода покоя оптимальным считается равномерное распределение осадков в течение года. Большинство коммерческих сортов самостерильны, но при скрещивании с некоторыми другими сортами семена нормально развиваются. Однако они снижают потребительскую ценность соплодий, поэтому разные сорта не высаживают на близком расстоянии. Поскольку ананас – многолетнее растение, в странах Юго-Восточной Азии и Африки встречаются плантации в возрасте нескольких десятков лет. Однако это возможно только при экстенсивном ведении хозяйства. Современные коммерческие плантации ананаса возделывают 4–6 лет, после получения 2–3 урожаев плантацию ликвидируют, поскольку применяемые интенсивные методы рассчитаны на получение высокого урожая (более 50 т/га) и требуют коротких ротаций. В качестве предшественника под новую посадку плантации высевают зерновые бобовые культуры на зеленое удобрение.

Масса соплодий доходит до 3–4 кг. Мякоть зрелых соплодий, вместе с прекрасным вкусом и ароматом, обладает высокой питательной ценностью, содержит белки, жиры, углеводы с преобладанием сахарозы, органические кислоты с преобладанием лимонной, витамины (С, каро-

тин, тиамин, рибофлавин), многие минеральные компоненты: Са, Сl, J, Fe, Mn, Mg, P, K, Si, Na, S, Al, Cu, В. Соплодия ананаса содержат свыше 80 ароматических веществ, в связи с чем их аромат нельзя сравнить с другими плодами. Ананас употребляют в пищу как в сыром, так и в консервированном виде (в собственном соку). Из него получают очень приятный на вкус ароматный сок, готовят компоты, джемы, варенье. Соплодия также замораживают, а их кусочки и ломтики засахаривают и сушат.

Кроме ананаса посевного, в семействе имеются и другие пищевые растения, но меньшего значения. Соплодия псевдананаса, ананаса прицветникового (*Ananas bracteatus*) также съедобны, но они с семенами. Съедобны ягодообразные плоды акантостахиса шишковидного (*Acanthostachys strobilacea*), бромелий голой (*Bromelia nidus-puellae*) и Балансы (*B. balansae*). Местное население употребляет в пищу плоды некоторых видов бромелии, в Колумбии индейцы едят сердцевину и молодые листья пуйи, в Боливии и Аргентине как овощи употребляют молодые побеги некоторых тилландсий, в Пуэрто-Рико – молодые цветоносы бромелии пингвин (*Bromelia pinguin*). Из ее плодов готовят прохладительные напитки. Для приготовления сладкого напитка используют также мягкие основания листьев и верхушки стеблей пуйи крючковой (*Puya hamata*) из парамоса (высокогорная вечзеленая растительность приэкваториальных Анд) южного Эквадора.

Некоторые виды (бромелия пингвин и др.) – лекарственные растения. Важное медицинское значение имеет комплекс протеолитических ферментов высокой активности – бромелин, или бромелайн, добываемый из плодов ананаса и некоторых других видов. Бромелин содержится не только в соплодиях ананаса, но и в других частях растений. Его высокое содержание в соплодиях обусловлено тем, что оно эволюционно возникло как химическая защита против личинок насекомых, которые перевариваются до созревания семян. Благодаря бромелину улучшается усвоение организмом белковых соединений. Он находит также применение в производстве пищевых продуктов для размягчения жестких мышечных тканей мяса и мясопродуктов, для осветления пива путем осаждения белковых взвешенных веществ и в фармацевтической промышленности. При нагревании бромелин разрушается, в связи с чем его активность падает в консервированных ананасах или ананасном соке.

В листьях ананаса имеются многочисленные волокна, обеспечивающие их прочность и эластичность. Поэтому индейцы даже использовали ананас как прядильную культуру для изготовления одежды и снастей. С этой же целью местное население использовало листья эхмеи Магдалены (*Aechmea magdalenae*) в Мексике и Колумбии и неоглазиовии пестрой (*Neoglaziovia variegata*) в Бразилии.

Цветки и соцветия некоторых бромелиевых являют собой совершенство красоты. Многие из них выращивают в открытом грунте в теплых

странах, а в регионах с умеренным или холодным климатом — в оранжереях, служебных и жилых помещениях как декоративные растения. У многих видов декоративны листья, особенно у пестролистных, ярко- или темно-окрашенных форм некоторых видов ананаса, бильбергии, нидулариума, ортофитума, эхмеи, вриезии. У многих видов неприхотливой неорегии (особенно у наиболее широко культивируемой неорегии Каролины — *Neoregelia carolinae*) с приближением цветения центр листовых розеток становится ярко-розовым, фиолетовым или красным. За многоцветность окраски листьев, небольшие размеры высоко ценятся криптантусы, особенно поперечно-полосатый (*Cryptanthus zonatus*), Форстера (*C. forsterianus*), бромелиевидный (*C. bromelioides*) и др. У разных сортов криптантуса поперечно-полосатого они окрашены от оливково-зеленого до шоколадно-коричневого и украшены контрастными полосами различных оттенков, состоящих из мельчайших щитковидных чешуек. Для сохранения окраски пестролистные формы нуждаются в хорошем освещении, но их следует также защищать и от длительного воздействия прямых солнечных лучей.

Современные сорта красиво цветущих видов радуют более яркой окраской долго сохраняющихся крупных кроющих листьев и прицветников (эхмеи полосатая (*Aechmea fasciata*), сверкающая (*Ae. fulgens*) и королевы Марии (*Ae. mariae-reginae*), гузмании язычковая (*Guzmania lingulata*), малая (*G. minor*) и Цана (*G. zahni*), вриезии килеватая (*Vriesea carinata*), попугаевидная (*V. psittacina*) и пестрая (*V. variegata*), питкернии огненно-красная (*Pitcairnia flammaea*) и раскрытая (*P. ringens*), виттрокия пышная (*Wittrockia superba*), одно из красивейших чилийских растений фасцикулярия двухцветная (*Fascicularia bicolor*). Гузмании и вриезии одни из наиболее теплолюбивых бромелиевых, однако они порадуют продолжительным цветением (до нескольких месяцев, с учетом наличия окрашенных прицветников и кроющих листьев). За яркое колосовидное соцветие, достигающее в длину 40 см, вриезию блестящую (*Vriesea splendens*) часто называют «пламенеющим мечом» (из-за ярких красных, перекрывающих друг друга прицветников). Каскад яркоокрашенных (розовых, красных) кроющих листьев и прицветников особенно эффектен у удлиненных поникающих колосовидных и метельчатых соцветий современных сортов бильбергии великолепной (*Billbergia magnifica*), поникающей (*B. nutans*), зебровой (*B. zebrina*), Винда (*B. × windii*) при выращивании в подвесных корзинах или горшках. Простота культивирования делает неприхотливые бильбергии идеальными комнатными растениями.

Очень немногие красиво цветущие бромелиевые, помимо ярких кроющих листьев и прицветников, имеют довольно крупные, иногда похожие на «анютины глазки» темно-голубые, синие, пурпурно-синие цветки (тилландсии Линдена (*Tillandsia lindenii*), синяя (*T. cyanea*), воздушная (*T. aeranthos*) и Бергера (*T. bergeri*)). Как ампельное (подвесное) растение



в оранжереях выращивают также тилландсию уснеевидную («луизианский мох»), которая свисает красивыми гирляндами. На очень тонких, густо разветвленных, беловато-опушенных свисающих стеблях располагаются короткие, узкие, линейные, закрученные листья, покрытые серебристо-белыми чешуйками. Междоузлия удлинённые. Цветки очень мелкие, неприметные, одиночные. Во влажных тропических лесах Америки длина ветвистых побегов этого эпифита нередко может достигать 8 м, и растение напоминает известный лишайник уснею (*Usnea*). Оригинальным приемом озеленения крупных помещений является создание композиций эпифитных растений на спилённых стволах и крупных ветвях лиственных пород. Основными компонентами этих композиций являются бромелиевые — различные тилландсии, в том числе и «луизианский мох», неорегелии, гехтии, вриезии, бильбергии, акантостахис. Для этих целей можно использовать и криптантусы, хотя на родине они — наземные растения. Как экзотические растения в ботанических садах субтропиков культивируют различные виды пуйи, размещая их вдали от дорожек, потому что листья вдоль краёв вооружены острыми колючками.

Следует также отметить, что бромелиевые приносят человеку не только пользу. В некоторых сухих тропиках вода в воронках эпифитных и наземных видов является местом размножения малярийных комаров из рода *Anopheles*, что затрудняет борьбу с малярией.

## **ПОРЯДОК КОММЕЛИНОЦВЕТНЫЕ (*COMMELINALES*)**

Включает одно семейство Коммелиновые (*Commelinaceae*).

### **Семейство Коммелиновые (*Commelinaceae*)**

Семейство насчитывает 650 видов, распространённых в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Отдельные представители обитают в умеренно теплых регионах Восточной Азии и США. Особенно богато представлены коммелиновые в тропиках и субтропиках Америки и Африки, где сосредоточено подавляющее большинство родов. В Европе встречаются лишь несколько одичавших видов. Многие произрастают во влажных низинных и горных лесах. Здесь они обычны по берегам рек и потоков, в глубоких ущельях и на склонах холмов. Некоторые приспособились к жизни и в более влажных условиях на болотах, в заболоченных лесах и на затапливаемых равнинах, в неглубокой воде в прибрежной части водоемов, заброшенных рисовых полей. Немногие виды произрастают на открытых, сухих местах — на песчаных морских побережьях, приурочены к холмам, сложенным преимущественно известняками, и открытым каме-

нистым горным склонам (в Мексике виды гибасиса (*Gibasis*) произрастают среди зарослей колючих кустарников и кактусов). Традесканции также часты и в американских сосновых и дубовых лесах. В светлых акациевых лесах Эфиопии среди многочисленных травянистых лиан встречается коммелина огненно-реснитчатая (*Commelina pyrroblepharis*). Некоторые виды произрастают как в сухих, так и во влажных, в затененных и солнечных участках. Так, коммелина африканская (*Commelina africana*) в Западной Африке встречается по опушкам тропических лесов, нередко она и на открытых просторах саванн, выживая после ежегодных пожаров.

Это многолетние, редко однолетние обычно наземные травянистые растения (рис. 13; см. вкл., табл. XIII). Во влажных тропических лесах среди них встречаются травянистые лианы и эпифиты. Эпифиты развивают длинные воздушные корни, свисающие вниз. С их помощью улавливается влага из воздуха. У наземных коммелиновых корни иногда сильно утолщенные и клубневидные. Стебли, как и листья, более или менее мясистые; узловатые, прямостоячие или, чаще, полегающие, стелющиеся. Часто образуют большие куртины. Лишь некоторые виды американских тропических родов Дихоризандра (*Dichorisandra*) и Кампелия (*Campelia*), австралийской Картонемы (*Cartonema*) – высокие травы с крепкими прямостоячими, лазающими и цепляющимися стеблями. Ветвление моноподиальное и симподиальное. Редко встречаются бесстебельные суккуленты.

Листья простые, яйцевидные или ланцетные, всегда цельные, цельнокрайние, с параллельным жилкованием, плоские или желобчатые. У основания они обычно расширены в пленчатые, часто замкнутые в трубку влагалища. Встречаются черешковые листья. Листья коммелиновых средних размеров, у отдельных эпифитов они могут достигать метровой длины. Пластинка листа часто с водозапасающей тканью. Листья большинства видов опушены маленькими трехклеточными железистыми волосками. Устьичные комплексы тетрацитные, гексацидные, иногда парацитные. Листорасположение очередное, нередко двухрядное. Иногда листья собраны в розетку. Характерно содержание в клетках стеблей и листьев рафид (тонких игольчатых, заостренных на обоих концах, кристаллов оксалата кальция, собранных в пачки, окруженные слизистым чехлом). Крахмал, если имеется в вегетативных органах, состоит из простых эксцентрических зерен. Сосуды обычно во всех органах, чаще с простыми перфорациями.

Цветки небольшие, как правило, обоеполые, из пяти или четырех 3-членных (реже 2-членных) кругов, правильные, реже более или менее зигоморфные, собраны в верхушечные или пазушные цимозные соцветия, состоящие из более или менее редуцированных одиночных (большинство родов Старого Света) или двойных завитков (представители Нового Света). Иногда завитки сгруппированы в пирамидально-метельчатые соцветия, редуцированы до нескольких или одиночного цветка. Отдельные

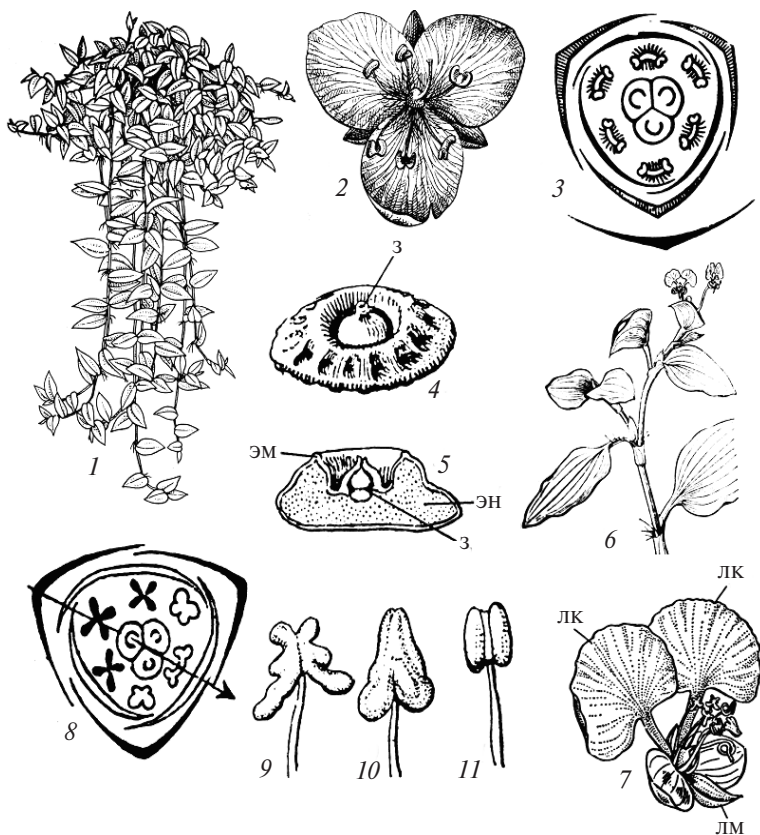


Рис. 13. Семейство Коммелиновые (*Commelinaceae*):  
*традесканция приречная* (*Tradescantia fluminensis*),  
 или *традесканция белоцветковая* (*Tradescantia albiflora*): 1 – общий вид;  
*традесканция Андерсона* (*Tradescantia × andersoniana*): 2 – цветок;  
 3 – диаграмма цветка; 4 – семя (з – зародыш); 5 – продольный разрез семени  
 (з – зародыш, эм – эмбриотега, эн – эндосперм);  
*коммелина обыкновенная* (*Commelina communis*):  
 6 – верхняя часть цветущего растения;  
 7 – цветок с двумя крупными (лк) и одним маленьким (лм) лепестками;  
*коммелина небесно-голубая* (*Commelina coelestis*): 8 – диаграмма цветка  
 (андроцей с тычинками и стаминодиями);  
*коммелина бенгальская* (*Commelina benghalensis*): 9 – стаминодии;  
 10 – срединные; 11 – боковые тычинки

одноцветковые завитки австралийской картонемы формируют колосовидную кисть. Соцветия коммелин образованы 1–2 завитками и более или менее завернуты в покрываловидный прицветник. Пазушные соцветия, в отличие от верхушечных, нередко прорывают листовые влагалища (виды

американской дихоризандры, африканской полиспаты (*Polyspatha*). Не-обычно выглядят американские вельдени (*Weldenia*), цветки и листья которых собраны в плотную розетку. Среди коммелиновых встречаются полигамные растения с обоеполыми и однополыми цветками (индоки-тайский род Спатолирион (*Spatholirion*)).

Околоцветник двойной. Чашечка обычно трехлистная, венчик трех-лепестной. Чашелистики чаще зеленые, но иногда лепестковидные и окрашенные (как у рода Дихоризандра), обычно свободные, одинакового строения. Редко они срастаются в узкую трубку (колеотрипа (*Coleotrype*), палеотропический цианотис (*Cyanotis*), неотропическая зебрина (*Zebrina*)). Лепестки яркоокрашенные – фиолетовые, синие, голубые, розовые, бе-лые, реже желтые; свободные или изредка слегка сросшиеся в основании. Иногда лепестки с ноготками (коммелина (*Commelina*)), редко один из них более или менее редуцирован, из-за чего род *Commelina* назван К. Линнеем в честь трех братьев-ботаников – Коммелинов, два из которых оставили гораздо больший след в науке, чем третий. Лепестки эфемерные. При отцветании у многих видов они превращаются в желеобразную массу.

Андроцей коммелиновых отличается большим разнообразием, иногда даже в пределах рода. Он двухкруговой, но из 6 тычинок нередко фер-тильны только две или три. Один из кругов может состоять из стерильных тычинок (они превращены в стаминодии) или тычинки недоразвиты. Иногда нормально развита только одна тычинка. Полностью развиты все 6 тычинок у немногих видов, например из родов Колеотрипа, Цианотис. Нити тычинок часто свободные или крайне редко частично сросшиеся. У некоторых растений они густо опушены длинными яркоокрашенными волосками, что делает цветки более заметными и привлекает насекомых. Пыльники в одном и том же цветке часто различны по форме и размерам (гетероантерия). К тому же, не всегда легко различить тычинки и стамино-дии. Пыльники прикреплены к нити основанием или спинкой, от интрорз-ных до экстрорзных, при созревании раскрываются чаще продольными щелями или реже апикальными порами (дихоризандра). Связник обычно расширен. Тапетум амебOIDный. Пыльцевые зерна обычно двуклеточные, в основном 1-кольчатые, редко с двумя дополнительными аперттурами.

Гинецей синкарпный. Три сросшихся плодоложника образуют 3-гнезд-ную верхнюю завязь (одно гнездо может недоразвиваться или даже реду-цироваться). Столбик один с головчатым или трехлопастным рыльцем. За-вязь сидячая или на короткой ножке. В каждом гнезде завязи развивается от 1 до 20 семян. Семяпочки анатропные, гемитропные, ортотропные или, редко, кампилотропные, от крассинуцеллятных до тенуинуцеллят-ных. Женский гаметофит *Polygonum*-типа или редко *Allium*-типа.

Пример формулы цветка:

традесканция Андерсона (*Tradescantia × andersoniana*) –  $*K_3C_3A_{3+3}G_{(3)}$ .

Большинство видов опыляются насекомыми (пчелами, реже шмелями). Их небольшие, но яркоокрашенные цветки в соцветиях хорошо заметны на расстоянии. Цветки лишены нектарников и привлекают насекомых яркоокрашенными лепестками и стаминодиями. Перекрестному опылению нередко способствует дихогамия (коммелина). Протероандричны цветки большинства американских традесканций (*Tradescantia*). У некоторых видов, помимо обычных хазмогамных, формируются клейстогамные цветки с сильно редуцированными лепестками. Плоды развиваются под землей или на ее поверхности.

Плод – обычно тонкостенная локулицидная коробочка, реже сухие нераскрывающиеся плоды, иногда сочные. Нередко плод окружен сильно разросшимися (буфоррестия (*Buforrestia*)) или сочными чашелистиками (кампелия). Семена с обильным, крахмалистым эндоспермом и маленьким зародышем (прямым, расположенным периферически, чаще хорошо дифференцированным на органы). Зародыш чаще покрыт особым диско-видным или колпачковидным образованием – эмбриотегой. По характеру развития эндосперм коммелиновых нуклеарный. Семена обычно мелкие, твердые, разнообразной формы и скульптурирования поверхности – сетчатые, колючие и ребристые, редко крылатые или, редко, формируется ариллус (дихоризандра). Чаще они распространяются различными травоядными животными, которые поедают их сочные побеги. Попавшие в желудок вместе с зеленой массой семена не повреждаются. Снабженные двумя воздушными мешками семена коммелины африканской переносятся, вероятно, водой или ветром. Хорошо заметные на расстоянии черные семена дихоризандры, окруженные мясистым кораллово-красным ариллусом, распространяют птицы.

В тканях коммелиновых присутствуют 6-гидроксифлавоноиды. Основное число хромосом  $x =$  от 4 до 29.

Семейство подразделяется на 2 подсемейства: Картонемовые (*Cartonematoidae*), включающее только 2 рода из 40, и собственно Коммелиновые (*Commelinoideae*).

Многие коммелиновые имеют практическое значение. Виды родов Рео (*Rhoeo*), Зебрина, Цианотис, Сеткрезия (*Setcreasea*), Коммелина, Традесканция, Сидерасис (*Siderasis*), Каллизия (*Callisia*), Кампелия, Палисота (*Palisota*), Дихоризандра декоративны и широко культивируются в оранжереях или открытом грунте.

Многие многолетние вечнозеленые виды с ползучими укореняющимися побегами и мясистыми привлекательными листьями используются как декоративные почвопокровные растения или выращиваются как ампельные – в контейнерах, подвесных корзинах, особенно в притененных местах. Эти быстрорастущие растения позволяют получить зеленый ковер в относительно короткое время. Разрастаясь с помощью длинных на-

земных укореняющихся побегов, они образуют многочисленные густые розетки зеленых листьев разнообразных оттенков. При излишнем разрастании необходимо прореживать стебли. Почвопокровные и ампельные растения исключительно неприхотливы, легко размножаются делением при пересадке или побеговыми черенками весной, летом или осенью, некоторые виды – круглый год, реже семенами. Особенно нарядны пестролистные формы. Однако рисунок их листвы лучше сохраняется при выращивании на хорошо освещенных участках. Чтобы избежать пересыхания почвы, в этих случаях растения следует чаще поливать.

Значительное количество почвопокровных и ампельных растений в американских родах Традесканция и Каллизия. К самым выносливым и широко распространенным в культуре ампельным растениям относится традесканция приречная (*Tradescantia fluminensis*), или традесканция белоцветковая (*T. albiflora*) из тропической Южной Америки. Побеги достигают длины 1 м, с продолговато-заостренными, цельнокрайними, светло-зелеными листьями. У садовых форм листья с продольными белыми, желтоватыми или кремовыми полосами. Хорошо развивается как в прохладных, так и теплых оранжереях, требовательна к световому режиму. Традесканция восковидная (*Tradescantia cerinthoides*), или традесканция Блоссфельда (*T. blossfeldiana*) из юго-восточной Бразилии с темно-зелеными блестящими листьями длиной до 15 см, опушенными снизу. Сильно опушенные с обеих сторон овальные листья у традесканции бархатистой (*Tradescantia sillamontana*).

Каллизия душистая (*Callisia fragrans*) из Южной Мексики отличается наличием душистых цветков с приятным гиацинтовым ароматом. Маленькие овальные ладьевидно сложенные посередине суккулентные листья каллизии ладьевидной (*Callisia navicularis*) собраны в два налегающих друг на друга ряда. Снизу они килеватые и густо усеяны лиловыми пятнами, по краям – реснитчатые. Родина – Мексика, Перу.

Листья зебрины висячей (*Zebrina pendula*) сверху с двумя широкими серебристо-беловатыми продольными полосами, снизу – пурпурно-красные. Обитает в тропических влажных лесах по берегам рек и на открытых каменистых склонах гор в Мексике, Центральной Америке.

Пурпурно-лиловые побеги восточно-мексиканской сеткрезии пурпурной (*Setcreasea purpurea*) первоначально растут вертикально, а в дальнейшем – ниспадающие, с верхушками, направленными вверх. Растение хорошо развивается в прохладных и умеренно теплых, влажных и светлых помещениях. При недостатке освещения листья теряют свою декоративность, у побегов вытягиваются междоузлия.

Помимо декоративной листвы почвопокровные и ампельные коммелиновые порадуют также мелкими цветками разнообразных оттенков лепестков (белые, розовато-лиловые, розовые, пурпурные), которые распускаются с весны до осени. Растения используются при создании зимних

садов, применяются для декорирования стен. Ампельные эффектно выглядят в подвесных горшках, кашпо, изящных корзинках, керамических вазах, контейнерах, декорированных деревянными планками или бамбуковыми палочками, а также в горшках на различных подставках и полках. Традесканцию приречную и зебрину висячую можно использовать для озеленения северных окон и слабоосвещенных помещений.

Немало среди коммелиновых красиво цветущих растений. Широко распространен в тропических и субтропических регионах земного шара род Коммелина, включающий около 230 видов многолетних растений. Цветки некоторых видов могут достигать 25 мм в поперечнике и собраны в соцветия, окруженные асимметричными ладьевидными прицветниками. Яркие лепестки от синих и голубых до пурпурных у коммелины синей (*Commelina cyanea*). На Дальнем Востоке заросли красивого голубого цвета образует коммелина обыкновенная (*Commelina communis*). В открытом грунте также выращивают традесканцию Андерсона из Северной Америки. Листовая пластинка сложена вдоль средней жилки. Во время цветения растение образует прямые ветвистые стебли до 60 см высотой, на концах которых распускаются яркие цветки с 3 сине-фиолетовыми лепестками и 6 ярко-желтыми тычинками. Существует множество гибридов с белыми, розовато-лиловыми, розовыми, красными и пурпурными цветками.

Красивыми растениями для подвесных корзинок являются некоторые цианотисы, маленькие розовые, голубоватые или пурпурные цветки которых собраны в густые, плотные верхушечные или пазушные завитки с прицветниками. Чаще выращивают цианотис кьюсский (*Cyanotis kewensis*) — вечнозеленый многолетник с ползучими стеблями из Южной Индии, сидячие завитки фиолетово-синих цветков которого появляются среди групп листовидных прицветников круглый год с небольшими перерывами. Некоторые виды культивируются как комнатные растения и входят в состав коллекций суккулентов.

Род Дихоризандра происходит из Центральной и Южной Америки и включает около 25 видов. Листья этих многолетних растений могут быть глянцевато-зелеными или полосатыми (полосы кремового цвета). Цветки, собранные в густые верхушечные метелки, сменяются сочными оранжевыми плодами. Чаще культивируют дихоризандры королевскую (*Dichorisantra reginae*) и пирамидально-метельчатую (*D. thyrsiflora*). У первой листья длиной до 8 см и часто с серебристыми крапинками, расположены двухрядно. Метелки короткие. Чашелистики голубоватые, лепестки ярко-синие, у основания — белые. Тычинки с белыми нитями и синими пыльниками. Второй вид достигает 2,4 м высоты, с глянцевыми, темно-зелеными листьями, длиной до 30 см, расположенными спирально. Цветки одни из самых крупных в семействе — 2–2,5 см диаметром, яркие, фиолетово-синие, в завитках, собранных в пирамидальные метелки, длиной 15–18 см, расположенные на верхушках побегов. Тычинки золотисто-желтые.

Своеобразным вечнозеленым кустистым растением является рео покрывальчатое (*Rhoeo spathaceae*), или рео пестрое (*Rh. discolor*). Единственный представитель монотипного рода, распространенный в Центральной Америке. Корневищное растение с коротким толстым прямостоячим стеблем, густо усаженным линейно-ланцетными плотными листьями до 30 см длиной. Сверху они темно-зеленые, блестящие, снизу – темно-пурпурные. По мере роста стебля нижние листья опадают и на стволе нередко развиваются боковые побеги. Мелкие белые цветки собраны в компактные соцветия, почти скрытые внутри крупного ладьевидного покрывала, образованного 2–3 супротивными, охватывающими друг друга зеленовато-фиолетовыми прицветниками. Нити всех 6 тычинок в нижней части опушены длинными белыми волосками. Цветет в течение всего года. Цветки быстро отцветают, в то время как прицветники сохраняются месяцами. Широко культивируется в тропиках обоих полушарий как декоративно-лиственное растение. Известна садовая форма с продольными желтыми полосами на листьях.

Корни некоторых коммелин (клубневой (*Commelina tuberosa*), голубой и обыкновенной) содержат питательные вещества и употребляются в пищу. Некоторые коммелиновые находят применение в народной медицине.

Коммелину обыкновенную ранее специально возделывали на Дальнем Востоке с целью получения из лепестков голубого пигмента для окрашивания рыбьих кож.

Некоторые виды традесканции на родине считаются сорняками. Опасный сорняк – коммелина обыкновенная. Может встречаться не только среди посевов, но и на старых паровых полях, залежах, где образует сплошные заросли красивого голубого цвета.

## ПОРЯДОК СИТНИКОЦВЕТНЫЕ (*JUNCALES*)

Включает два близких семейства – Ситниковые (*Juncaceae*) и Турниевые (*Thurniaceae*). Семейство Турниевые представлено только одним родом Турния (*Thurnia*) с 3 видами крупных (высотой до 1 м) многолетних корневищных трав, произрастающих на севере Южной Америки.

### Семейство Ситниковые (*Juncaceae*)

Семейство объединяет многолетние корневищные или однолетние травы (ситники головчатый (*Juncus capitatus*), жабий (*J. bufonius*), лягушачий (*J. ranarius*)), редко кустарниковидные, подушковидные растения (рис. 14; см. вкл., табл. XIV). Монотипный род Приониум (*Prionium*) представлен довольно крупными (высотой 1–2 м) кустарниковидными формами, некоторые со вторичным приростом.



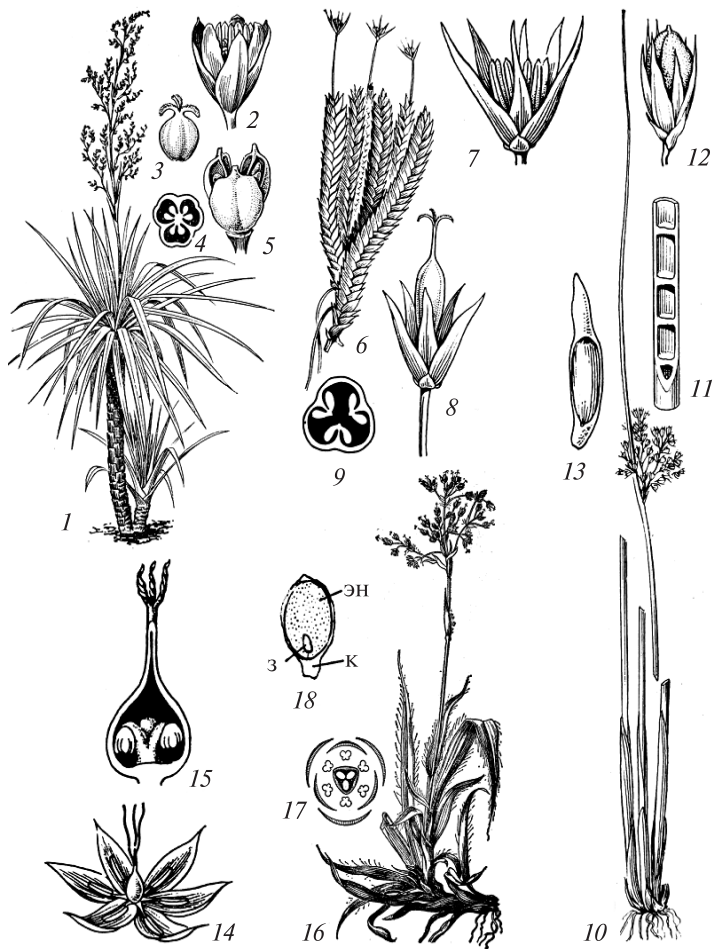


Рис. 14. Семейство Ситниковые (*Juncaceae*):  
*приониум пильчатый* (*Prionium serratum*): 1 – общий вид; 2 – цветок;  
 3 – гинецей; 4 – поперечный разрез завязи; 5 – плод (коробочка);  
*дистихия толименская* (*Distichia tolimensis*): 6 – общий вид мужской особи;  
 7 – мужской цветок; 8 – женский цветок; 9 – поперечный разрез завязи;  
*ситник искривленный* (*Juncus inflexus*): 10 – общий вид;  
 11 – продольный разрез стебля; 12 – плод с околоцветником и прицветничками;  
*ситник трехчешуйчатый* (*Juncus triglumis*): 13 – семя с придатками;  
*ожика беловатая* (*Luzula luzuloides*): 14 – цветок; 15 – продольный разрез завязи;  
*ожика волосистая* (*Luzula pilosa*): 16 – общий вид; 17 – диаграмма цветка;  
 18 – продольный разрез семени (з – зародыш, к – карнукула, эн – эндосперм)

Корневища короткие, восходящие или более длинные, горизонтальные. Стебли большей частью полые или иногда выполненные, чаще цилиндрические, с узлами, обычно сближенными при основании. Ветвление видоизмененных побегов (корневищ) многих видов ситника (*Juncus*), ожики (*Luzula*) симподиальное.

Листья простые цельные, с хорошо развитым открытым или замкнутым влагалищем. Листовые пластинки тонкие, плоские, желобчатые или узкоцилиндрические, похожие на стебли (редко полуцилиндрические или сплюснутые с боков). По форме они удлинённые, линейные или нитевидные, с параллельным жилкованием. Иногда самые нижние листья на стебле или все редуцированы до влагалища (зеленого или чешуевидного). В последнем случае ассимилирующую функцию выполняют стебли. Устьичные комплексы паразитные. Сосуды обычно во всех вегетативных органах, с лестничной или иногда простой перфорацией. Листорасположение очередное, чаще трехрядное.

Цветки ситниковых актиноморфные, обычно мелкие, невзрачные, обоеполые, редко однополые, и растения двудомные (южноамериканские дистихия (*Distichia*), оксихлоэ (*Oxychloë*), отдельные ситники). У некоторых видов оксихлоэ в мужских цветках имеется рудиментарный гинецей.

Околоцветник из 6 свободных листочков, остающихся при плодах. Листочки расположены в двух 3-членных кругах (иногда развит только один круг). Они обычно мелкие, ланцетные, равные или неравные (наружные обычно длиннее внутренних), пленчатые, кожистые, тонкокожистые, чешуевидные, коричневые или черные. У некоторых видов листочки околоцветника почти лепестковидные — белые, желтоватые или пурпурные.

Тычинок чаще всего 6, также в двух кругах, часто расположены против листочков околоцветника. Иногда тычинок 3 вследствие редукции внутреннего круга. Реже число тычинок варьирует от 3 до 6. Обычно они короче листочков околоцветника, а их нити часто короче пыльников. Пыльники чаще линейные, прикрепляются к нити основанием (базификсные), вскрываются продольно, интрорзно или латрорзно. Тапетум секреторный. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльца обычно двуклеточная, с зернистой экзиной, в нераскрывающихся тетрадах, покрытых единой оболочкой.

Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков. У рода Приониум стилодии свободные или едва сросшиеся при основании. Чаще они сростаются в короткий или линейный столбик с 3 более или менее длинными нитевидными линейными или ланцетными рыльцевыми ветвями.

Завязь верхняя, 3-гнездная, неполностью 3-гнездная или 1-гнездная, обычно с многочисленными семязпочками, расположенными чаще в 2 ряда на каждой центрально-угловой или парietальной плаценте. У ожики их только 3, расположенных базально в одногнездной завязи. Семязпочки анатропные, с двумя интегументами, краcсинуцеллятные. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по *Polygonum*-типу.

Пример формулы цветка:

ситник развесистый (*Juncus effusus*) — \*P<sub>3+3</sub>A<sub>3+3</sub>G<sub>(3)</sub>.

Иногда цветки одиночные и расположены на верхушках стеблей или пазушных цветоносов (южноамериканские патосия (*Patosia*), дистихия, антарктические ростковия (*Rostkovia*), марсиппоспермум (*Marsippospermum*)). Чаще они собраны в разнообразные верхцветные соцветия — зонтиковидные, метельчатые, головчатые, щитковидные или колошовидные. Цветки обычно по одному расположены на веточках соцветия (иногда сильно редуцированных) и снабжены при основании двумя маленькими плечатыми прицветничками. У некоторых ситников соцветия состоят из 1—4 цветков. Нередко у представителей этого рода соцветия выглядят как боковые (ситники скученный (*Juncus conglomeratus*), искривленный (*J. inflexus*), нитевидный (*J. filiformis*), развесистый (*J. effusus*), сплюснутый (*J. compressus*)). Это связано с тем, что нижний кроющий лист хорошо развит, направлен прямо вверх и является как бы продолжением стебля.

Ситниковые анемофильные, иногда автогамные и очень редко — вторично-энтомофильные растения. У многих видов ситника, ожики цветки протерогиничные (созревание рылец у них предшествует вскрытию пыльников).

Плоды — почти всегда локулицидные коробочки, с тремя и более семяпочками, очень редко — нераскрывающиеся. Часто семена на обоих концах снабжены небольшими удлинёнными придатками (ситник, марсиппоспермум) или элайосомой (присемянником) у ожики. Эндосперм развивается по гелобияльному типу. Зародыш сформированного семени маленький, прямой, однако дифференцирован на семядолю, почечку, зародышевый корень с корневым чехликом и погружен в обильный крахмалистый эндосперм. Большую часть зародыша составляет терминальная семядоля, почечка занимает латеральное положение.

В тканях ситниковых имеются свободные флавонолы (кверцетин). Основное число хромосом  $x = 3-42$ , обычно 6, 12, 18, 24.

Легкие семена многих ситниковых высыпаются из коробочек при раскачивании растений ветром и, подхватываемые им, падают неподалеку от материнского растения. У многих видов придатки семени и семенная кожура набухают, ослизняются во влажную погоду, прилипают к оперению птиц, другим животным, человеку, транспорту и разносятся ими на значительные расстояния (марсиппоспермум, ситник). Семена, снабженные элайосомой (ожика), распространяются муравьями.

Многие ситниковые размножаются вегетативно, посредством корневищ.

В составе семейства 8 родов и более 440 видов. Шесть монотипных (Приониум) или олиготипных родов (Патосия, Дистихия, Ростковия, Марсиппоспермум, Оксихлоэ) — обитатели Южного полушария. Два

довольно крупных рода (Ситник и Ожика) широко распространены главным образом в Северном полушарии, особенно в умеренных, холодных и отчасти в субтропических областях. В тропической зоне они встречаются редко, преимущественно высоко в горах.

Наиболее оригинальным и примитивным является эндемичный для Южной Африки род Приониум, включающий только один вид — Приониум пильчатый (*Pronium serratum*), прямой неветвистый ствол которого покрыт черными сетчато-волокнистыми остатками отмерших влагалищ листьев. На верхушках стволов располагаются густые розетки широколинейных, очень жестких пильчатых листьев, что придает растению пальмовидный облик. Из пазухи верхнего листа развивается цветоносный побег с крупным сильноветвистым метельчатым соцветием, мелкие цветки которого собраны в пучки, сидящие в пазухах чешуевидных кроющих листьев. Растение образует большие заросли в воде и по берегам рек. Размножается главным образом вегетативно, благодаря толстым ползучим корневищам.

Виды олиготипных южноамериканских родов Дистихия, Патосия и Оксихлоэ — подушковидные растения, обитатели альпийского пояса Анд (2800—5000 м над уровнем моря), часто вблизи вечных снегов. Плотные подушки наиболее распространенных оксихлоэ андийского (*Oxychloë andina*) и дистихии моховидной (*Distichia muscoides*) создают своеобразный ландшафт на пустынных высокогорных плато. Стебли их низкие, высотой 3—10 см, ветвистые, с черепитчато расположенными листьями.

Антарктические ростковия магелланская (*Rostkovia magellanica*), марсиппоспермум крупноцветковый (*Marsippospermum grandiflorum*) образуют густые дерновины во влажных понижениях рельефа, на сырых каменистых склонах.

Самый крупный род семейства — Ситник, включающий свыше 250 видов, часто широко распространенных в холодных и умеренных, а также субтропических областях преимущественно Северного полушария. Местобитания на равнинах и в горах открытые, часто избыточно увлажненные (низинные травяные, иногда засоленные болота, заболоченные луга, берега рек, озер, отмели, морские побережья, сырые песчаные и каменистые субстраты). Многие виды встречаются в нарушенных вторичных местообитаниях — по обочинам канав, дорог, карьерам, у жилья. Буроватые и зеленоватые цветки собраны в цимозные соцветия. Цветение отдельного цветка обычно продолжается менее суток. Плоды — многосемянные коробочки.

Подобно ситникам, распространены около 80 видов рода Ожика. Однако экологически они обычно встречаются по умеренно увлажненным местообитаниям от уровня моря до альпийского пояса гор (по опушкам, полянам, вырубкам в лесах, по лугам, реже по берегам водоемов, сы-

рым каменистым склонам). Отдельные виды могут достигать высоты 90–110 см. Бурые и зеленоватые цветки собраны в колосовидные, зонтиковидные, головчатые или метельчатые соцветия. Плод — одногнездная трехсеменная коробочка. Семена распространяются муравьями.

Некоторые ситники (трехраздельный (*Juncus trifidus*), нитевидный) в тундре являются весенним кормом для оленей. Из прочных стеблей отдельных видов (ситник развесистый и др.) делали корзины, сидения для стульев. В странах Средиземноморья прочные волокна ситника приморского (*J. maritimus*) применяли в переплетном деле. В древние времена из стеблей ситников делали циновки. Выполненные крепкие цилиндрические листья и стебли некоторых видов, особенно ситника арабского (*J. arabicus*), в Древнем Египте в течение нескольких тысячелетий использовали в качестве инструмента для письма. Из растений нарезали палочки и на одном конце делали косой срез. При письме плоскостью среза проводили толстые линии, а его краем — тонкие. Семена отдельных видов использовались в медицине.

Жесткие волокнистые остатки листьев приониума местное население применяет для изготовления циновок. Некоторые виды ситника (развесистый, искривленный, тонкий (*Juncus tenuis*)) и ожики (волосистая (*Luzula pilosa*), беловатая (*L. luzuloides*), лесная (*L. sylvatica*), белоснежная (*L. nivea*)) иногда используют как декоративные растения в ландшафтном садоводстве. Если контролировать рост, ситники можно выращивать по берегам прудов и озер. Они хорошо растут на влажных и сырых участках с тяжелой глинистой почвой. Размножаются делением корневищ. Выведены пестролистные и со спирально закрученными стеблями декоративные формы. Пестролистные формы выделены также среди ожик, с длинным опушением по краям. Тонкие цветоносы современных садовых разновидностей и форм ожик возвышаются над листвой и несут соцветия из мелких, от бледно-серых до золотисто-коричневых цветков, иногда с розовым оттенком. Они холодостойкие, предпочитают среднеувлажненные участки, неприхотливы к почве и солнечному освещению, за исключением полной тени. Размножают их семенами или делением растений.

Во флоре Беларуси 16 аборигенных видов ситника, 2 вида — заносные. Наиболее широко распространены многолетние ситники членистый (*Juncus articulatus*), развесистый (*J. effusus*), нитевидный (*J. filiformis*), среди однолетников — ситник жабий (*J. bufonius*). Редкие «пограничные» виды — ситники головчатый (*J. capitatus*), луковичный (*J. bulbosus*) и мелководный (*J. tenageia*) нуждаются в профилактической охране. Род Ожика представлен 5 видами. Наиболее часто встречаются ожики многоцветковая (*Luzula multiflora*), бледноватая (*L. pallescens*) и волосистая (*L. pilosa*).

## ПОРЯДОК ОСОКОЦВЕТНЫЕ (CYPERALES)

Порядок включает одно обширное семейство Сытевые, или Осоковые (*Cyperaceae*), которое широко распространено, особенно в умеренных и холодных областях.

### Семейство Сытевые, или Осоковые (*Cyperaceae*)

Осоковые — это обычно многолетние (рис. 15; см. вкл., табл. XV, XVI) корневищные, иногда плотнoderновинные травы, нередко достигающие высоты 1,5–5 м (папирус (*Cyperus papyrus*)). Немногие представители семейства являются однолетниками (отдельные виды камыша (*Scirpus*), сыты (*Cyperus*), очеретника (*Rhynchospora*)). Встречаются также лазающие лианы (некоторые склерии (*Scleria*)), кустарничковидные и древовидные формы (микродракоидес чешуйчатый (*Microdracoides squamosa*)). Корневища подземные, симподиальные, длинные или укороченные, редко клубневидные, содержащие крахмал.

Стебли обычно трехгранные (например, осока (*Carex*)), более или менее цилиндрические или почти плоские, без вздутых узлов, не полые, часто безлистные. В основании стебля узлы нередко сближены.

Листья часто прикорневые (базальные) и кроющие, реже стеблевые; сидячие, всегда с влагалищем. Влагалище длинное, обычно замкнутое, плотно охватывает стебель. Листовая пластинка узкая, удлинённая, линейная, реже ланцетная, с параллельным жилкованием; иногда очень широкая (до 6 см) или вовсе редуцирована. Язычка у большинства нет, или он слабо развит в виде узкой пленчатой каймы или ресничек (осока и др.). У большинства видов края листовых пластинок сильно шероховатые, остро режущие из-за наличия очень мелких, крепких, обращенных вниз зубчиков. Такие зубчики имеются и на стеблях. Нередко нижние базальные или все листья редуцированы до чешуевидных влагалищ. Характерной особенностью осоковых является наличие в эпидермальных клетках стеблей и листьев кремниевых телец. Устьичные комплексы парацичные или иногда тетрацитные. Сосуды во всех вегетативных органах, с лестничной или простой перфорацией. Листорасположение очередное, чаще трехрядное.

Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые. Обоеполые цветки характерны для камыша, меч-травы (*Cladium*), пушицы (*Eriophorum*), схеноплектуса (*Schoenoplectus*), болотницы, или ситняга (*Eleocharis*), пухоноса (*Baeoethryon*), очеретника. Однополые цветки свойственны осокам и другим близким родам (Кобрезия (*Kobresia*), Унциния (*Uncinia*)); представителям склериевых (*Sclerioideae*). Растения с однополыми цветками, однодомные или очень редко двудомные (микродракоидес

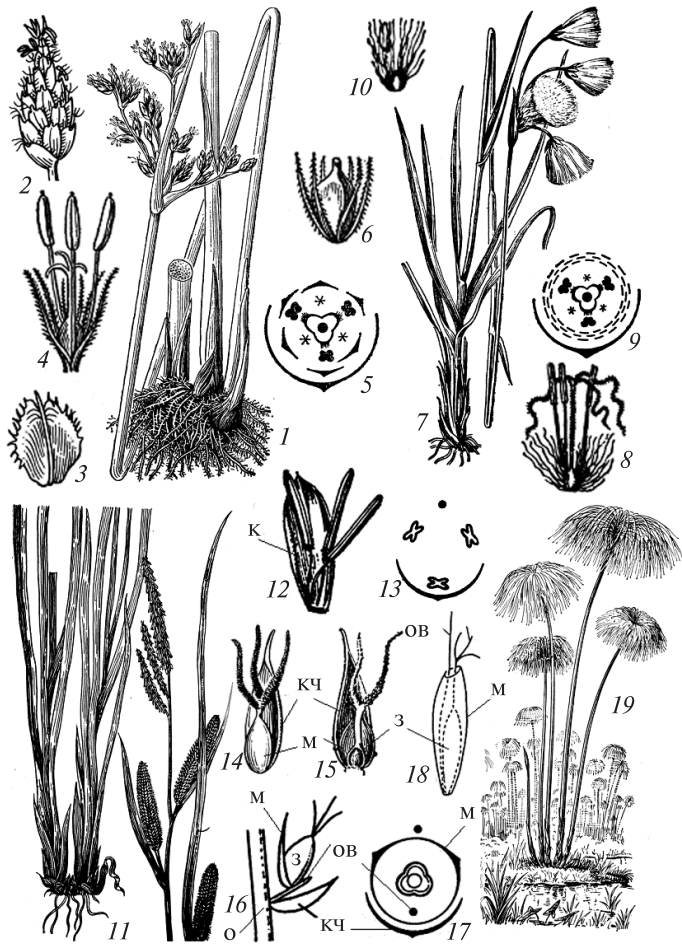


Рис. 15. Семейство Сытевые, или Осоковые (Cyperaceae):

- схеноплектус озерный (Schoenoplectus lacustris)*: 1 – общий вид; 2 – отдельный колосок; 3 – кроющая чешуя; 4 – цветок; 5 – диаграмма цветка; 6 – плод;
- пушица влагалищная (Eriophorum vaginatum)*: 7 – общий вид растения с плодами; 8 – цветок; 9 – диаграмма цветка; 10 – плод;
- осока вздутая (Carex rostrata)*: 11 – общий вид с мужскими (вверху) и женскими (внизу) колосками; 12 – тычиночный цветок; 13 – диаграмма тычиночного цветка; 14 – пестичный цветок; 15 – продольный разрез пестичного цветка; 16 – схема строения пестичного цветка; 17 – диаграмма пестичного цветка;
- осока микрокрючочковая (Carex microglochis)*: 18 – схема строения пестичного цветка;
- папирус (Cyperus papyrus)*: 19 – общий вид (з – завязь, к – кроющая чешуя, кч – кроющая чешуя редуцированного одноцветкового соцветия, м – мешочек (видоизмененный кроющий лист цветка), о – ось общего соцветия, ов – ось редуцированного побега второго порядка)

чешуйчатый, осоки двудомная (*Carex dioica*), Дэвелла (*C. davalliana*). Довольно часто у обоеполюх цветков, а иногда и у женских, имеется пленчатый околоцветник. У примитивного рода Ореоболус (*Oreobolus*) он состоит из 6 листочков, расположенных в двух кругах, редко из 3. Но чаще всего околоцветник сильно редуцирован и представлен тремя и более щетинками или волосками (иногда разрастающимися при плодах) или редуцирован полностью. Однополые цветки (иногда за исключением женских) — без околоцветника.

В цветках осоковых обычно 3 тычинки, поскольку один круг их редуцирован, или меньше (1–2); очень редко тычинок больше — 6 (каустис (*Caustis*)), 12 (эвандра (*Evandra*)), до 22. Тычиночные нити длинные, поникающие. Пыльники 4-гнездные, линейные, вскрываются продольно (интрорзно или латрорзно), к нитям прикрепляются основанием. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна 3-клеточные, особого типа (*Cyperaceae*-тип). Лишь одна микроспора не распадающейся после образования тетрады дает начало полноценному мужскому гаметофиту. Формируется криптотетрада, в которой под единой оболочкой материнской клетки (микроспороцита) находится мужской гаметофит и остатки трех дегенерировавших микроспор.

Гинецей ценокарпный из 3, реже 2 (редко 4) сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, с одним базальным анатропным, крассиуцеллярным семязачатком с двумя интегументами. Столбик с нитевидными рыльцами. Число рылец соответствует числу сросшихся плодолистиков. Зародышевый мешок развивается по *Polygonum*-типу. Эндосперм нуклеарный.

Цветки собраны в разнообразные колоски (иногда колоски одноцветковые). Цветки в них располагаются по одному в пазухах кроющих чешуй (прицветников). Простые колоски часто образуют головчатые, зонтиковидные, кистевидные, метельчатые или колосовидные сложные соцветия. Ветви сложных соцветий различных порядков обычно располагаются в пазухах более или менее видоизмененных кроющих листьев. Редко соцветия могут редуцироваться до простого колоска.

Эволюционно наиболее высокоорганизованным является древний, давно и широко расселившийся род Осока, являющийся одним из наиболее крупных родов покрытосеменных растений. По мнению разных авторов, имеется от 1500 до 2500 видов осок.

Однополые цветки осок часто формируют тычиночные, пестичные или, реже, смешанные (обоеполюе) колоски. В последнем случае развиваются соцветия двух типов: у одних видов колоски андрогинные — тычиночные цветки располагаются в верхней части соцветия, а пестичные — в нижней (осоки лисья (*Carex vulpina*), соседняя (*C. contigua*), сближенная (*C. appropinquata*)). У других видов колоски гинандрические — женские цветки расположены в верхней части соцветия, а мужские — внизу (осоки



удлиненная (*C. elongata*), сероватая (*C. cinerea*), заячья (*C. ovalis*). Осоки с однополыми соцветиями редко двудомные: Дэвелла, двудомная.

Большинство же осок с однополыми соцветиями однодомны (причем на стебле тычиночные колоски располагаются выше пестичных) — осоки острая (*C. acuta*), вздутая (*C. rostrata*), коротковолосистая (*C. hirta*), бледноватая (*C. pallescens*), пузырчатая (*C. vesicaria*).

Тычиночные колоски осок простые. На оси соцветия в пазухе кроющей чешуи располагается мужской цветок, состоящий из 2 (у немногих видов) или 3 тычинок. Пестичные соцветия всегда сложные и состоят из простых одноцветковых соцветий. На оси сложного пестичного соцветия (ось первого порядка) в пазухе кроющей чешуйки находится редуцированная боковая ветвь (редуцированный побег второго порядка), несущий единственный цветок, заключенный обычно в зеленый мешочек, листового происхождения (точнее, хорошо развито лишь трубчатое влагалище, а пластинка отсутствует). Верхняя часть мешочка сужается в носик, из которого выходит часть столбика и ветви рыльца. Мешочек окружает женский цветок, а в дальнейшем — плод. У некоторых осок ось одноцветкового простого женского колоска (ось второго порядка) продолжается внутри мешочка и иногда даже выступает из него. В системе всего сложного колосовидного соцветия женский цветок представляет ось третьего порядка. Он состоит только из одного пестика, чаще из 3 или 2 сросшихся плодолистиков. Женские цветки созревают раньше мужских — для осок характерна протерогиния.

Мешочки осок являются высокоспециализированными структурами и имеют важное биологическое значение. Они защищают завязи и развивающиеся плоды от неблагоприятных воздействий. Признаки мешочков чрезвычайно разнообразны и широко используются в систематике. Скорее всего, именно благодаря возникновению в процессе эволюции мешочка как важного анемо-, гидро- и зоохорного приспособления, род Осока оказался широко распространенным и самым многочисленным в семействе.

Примеры формул цветков:

схеноплектус озерный (*Schoenoplectus lacustris*) —  $*P_6A_3G_{(3)}$ ,  
осока пузырчатая (*Carex vesicaria*): мужской —  $\overset{\circ}{\sigma}P_0A_3G_0$ ; женский —  
 $\overset{\circ}{\rho}P_0A_0G_{(3)}$  (по происхождению завязь верхняя).

Цветки осоковых обычно анемофильные. Редко обоеполые цветки вторично-энтомофильные. Функцию привлечения насекомых, вместо редуцированного околоцветника, выполняют окрашенные (белые) кроющей листья. Другие виды могут иметь белые колоски. Энтомофильными являются некоторые виды наиболее рано цветущих осок — верещатниковой (*Carex ericetorum*) и гвоздичной (*C. caryophyllea*). Для сбора пыльцы их регулярно посещают медоносные пчелы, осуществляя, вероятно, при этом и перекрестное опыление.

Плоды псевдомонокарпные, в основном орешковидные, редко костянковидные, нераскрывающиеся, односемянные, обычно трехгранные или слегка двояковыпуклые, иногда шаровидные; чаще с более или менее твердым околоплодником, у осок заключенные в мешочек. В зрелом семени зародыш занимает 1/5 часть его объема и окружен обильным крахмалистым или маслянистым эндоспермом.

В тканях некоторых представителей присутствуют алкалоиды и проантоцианиды (цианидин и дельфинидин), флавонолы (кверцетин). Имеются также сведения о наличии у ряда осоковых эфирных масел, таннидов. Основное число хромосом  $x = 5$  и более.

Плоды распространяются различными способами — с помощью ветра, воды, животных, чему способствуют различные приспособления. У анемохорных растений (пушица, пухonos) околоцветник из длинных белых волосков, остающихся при плодах. Благодаря гигроскопичности волоски служат также для фиксации семян на влажном субстрате. У анемохорных осок замкнутый мешочек при созревании плодов сильно вздувается. Особенно это характерно для растений, обитающих в песчаных пустынях. Они очень легкие и даже при слабом ветре далеко перекатываются по поверхности песка (осока раздутая (*Carex physodes*)). Приспособления к гидрохории также связаны с разрастанием мешочка, который нередко значительно превышает размеры плода и является хорошим плавательным приспособлением — осоки пузырчатая, ложносытевая (*C. pseudocyperus*), прямоколосовая (*C. atherodes*). Сухие костянковидные плоды прибрежных и водных осоковых с губчатым экзокарпием или мезокарпием также обладают плавучестью (мапания (*Mapania*), сцирподендрон (*Scirpodendron*)).

Разнообразны способы распространения плодов животными. У мирмекохорных видов базальная часть мешочка становится сочной и функционирует как элайосома, привлекающая муравьев. Мирмекохорными являются многие лесные осоки — пальчатая (*Carex digitata*), горная (*C. montana*), лесная (*C. sylvatica*), верещатниковая, а также некоторые луговые и степные виды — осоки птиценожковая (*C. ornithopoda*), ранняя (*C. praecox*). Эпизоохорно (с грязью на лапках) распространяют плоды схеноплектуса озерного (*Schoenoplectus lacustris*) и других водных и прибрежных осоковых водоплавающие птицы. Мешочки некоторых осок могут прицепляться к перьям птиц, шерсти животных. Немаловажное значение имеет эндозоохорное распространение плодов при заглатывании их водоплавающими птицами. Иногда эндозоохорные плоды не имеют наружных съедобных тканей, но яркой окраской околоплодника, мешочков они привлекают птиц, которые принимают их за съедобные плоды других растений (например, яркоокрашенные мешочки тропической осоки ягодной (*Carex baccans*)). Всхожими остаются семена некоторых осок, обнаруженные в помете северного и европейского оленей.

Осоковые размножаются преимущественно семенами, однако у видов с удлинненными корневищами заметно преобладает вегетативное размножение.

Осоковые характеризуются космополитным распространением, они встречаются от высокоширотных областей обоих полушарий до экватора. Наиболее массового развития осоки, пушицы достигают в умеренных и холодных областях; большинство видов сыти, склерии, мапаний приурочено к тропикам и субтропикам. Произрастают в различных местообитаниях, но многие виды тяготеют к избыточно увлажненным биотопам во всех климатических поясах (прибрежные зоны, травяные болота, влажные луга, заболоченные леса, тундры), где часто образуют заросли. Имеются плавающие растения (некоторые виды болотницы). Немало видов обитает и в условиях недостатка влаги (высокогорные сообщества, саванновые леса, саванны, открытые сухие каменистые и песчаные местообитания, верещатники, вулканические субстраты вблизи кратеров вулканов – виды ганий (*Gahnia*)), где они являются пионерными растениями.

Осоковые имеют большое значение в природе. Чрезвычайно велика их биоценотическая роль. Многие виды являются эдификаторами (доминирующие виды, создающие биосреду в экосистеме) разнообразных растительных сообществ (включая степные и даже полупустынные и пустынные), в первую очередь – крайне увлажненных ценозов. Низинные болота, где осоковые часто преобладают, широко распространены по земному шару и выполняют роль аккумуляторов пресной воды. Многие осоки, пушицы, схеноплектус озерный – основные торфообразователи на низинных и переходных болотах. Болота, мелководья, берега водоемов с зарослями осоковых являются местами обитания, убежищами и кормовыми угодьями для многих птиц, местами отдыха для перелетных. Некоторые виды осок, пушиц служат ценным кормом для оленей, лосей, особенно ранней весной. Схеноплектус озерный вместе с другими обитающими в водоемах растениями выполняет важную функцию биологической очистки воды.

Немало полезных растений. В кормовом отношении осоковые намного уступают злакам, особенно грубые и жесткие крупнотравные виды. Однако в районах оленеводства, в степной зоне, песчаных и предгорных пустынях, на горных лугах обитают небольшие растения – ценный пастбищный корм. Реже осоковые используют на сено и сенаж.

Отдельные осоковые имеют пищевое значение. Клубневидные образования корневищ сыти съедобной, «чуфы», или «земляного миндаля» (*Cyperus esculentus*), богаты жирами, крахмалом, сахарами, протеинами, витаминами и находят разнообразное пищевое применение в сыром, жареном и вареном виде, для приготовления кондитерских изделий, получения пищевого масла. Она с давних времен культивируется в странах с теплым климатом (в Средиземноморье, Центральной Азии, Закавказье).

Сходное применение имеют и некоторые другие виды сыти. Также могут использоваться в пищу корневища камышей, корневища и нижняя часть молодых стеблей папируса, клубневидные образования болотницы, клубнекамышья (*Bolboschoenus*). Питательны также плоды некоторых видов, в том числе и клубнекамышья.

Надземные органы, а также корневища, клубни отдельных видов сыти, осоки, содержащих алкалоиды, сердечные гликозиды, флавоноиды, дубильные вещества, эфирные масла, антибиотики, применяют в медицине. Лечебное значение имеют также семена «чуфы». Корневища сыти длинной (*Cyperus longus*), содержащие эфирные масла с запахом фиалки, используются в парфюмерии и косметике. Из сердцевин свежих стеблей папируса древние египтяне делали писчий материал (папирус). Стебли камышей, схеноплектусов, сытей, очеретников идут на изготовление различных плетеных изделий (циновок, ширм, обуви, корзин), в качестве строительного и упаковочного материала. В странах с теплым климатом в садах и парках выращивают папирус как декоративное растение. Для художественной завершенности садовых композиций современные ландшафтные дизайнеры нередко используют многие осоки, пушицы, камыши и их декоративные формы. В комнатах и оранжереях часто выращивают сыть очереднолистную, или циперус зонтичный (*Cyperus alternifolius*), камыши, в крупных оранжереях — папирус. Длиннокорневищные осоки пригодны для закрепления песков.

Существует и негативное влияние осоковых на окружающую среду. Разрастаясь на лугах и образуя плотные дернины, осоки вызывают избыточное накопление влаги, что приводит к заболачиванию лугов, изменению видового состава и как следствие этого — к ухудшению качества сена. Некоторые виды сыти и других осоковых являются сорняками в посевах риса, хлопчатника и других поливных культур. Папирус вместе с некоторыми злаками вызывает зарастание водоемов, что создает препятствия для навигации и рыболовства.

Семейство включает 108 родов и 5300 видов, его подразделяют на 4 подсемейства — Мланиевые (*Mapanioideae*), Сытевые (*Cyperoideae*), Склериевые (*Sclerioideae*) и собственно Осоковые (*Caricoideae*). Во флоре Беларуси оно представлено 15 родами и 92 видами. Род *Carex* самый крупный и насчитывает 67 видов. В Красную книгу занесено 15 видов — меч-трава обыкновенная (*Cladium mariscum*), осоки болотолубивая (*Carex heleonastes*), Дэвелла (*C. davalliana*), приземистая (*C. supina*), войлочная (*C. tomentosa*), теневая (*C. umbrosa*), птиценожковая (*C. ornithopoda*), Буксбаума (*C. buxbaumii*), волосовидная (*C. capillaris*), заливная (*C. paupercula*), корневищная (*C. rhizina*), малоцветковая (*C. pauciflora*), Хоста (*C. hostiana*), пухонос альпийский (*Baeothryon alpinum*), пушица стройная (*Eriophorum gracile*). В списке растений, нуждающихся в профилактической охране, — 6 видов.

## ПОРЯДОК МЯТЛИКОЦВЕТНЫЕ (POALES)

Порядок включает одно обширное семейство Злаки, или Мятликовые (*Gramineae*, или *Poaceae*), распространенное по всему земному шару.

### Семейство Злаки, или Мятликовые (*Gramineae*, или *Poaceae*)

Среди всех покрытосеменных растений злаки занимают особое положение. По количеству видов семейство занимает среди них четвертое место, велика их роль в природе, особенно в хозяйственной деятельности.

Жизненные формы довольно разнообразны (см. вкл., табл. XVII, XVIII). Преобладают многолетние травянистые растения, много однолетников и двулетников (виды бекманнии (*Beckmannia*), лисохвоста (*Alopecurus*), двулетние формы мятлика однолетнего (*Poa annua*)). Однолетниками являются виды неравноцветника (*Anisantha*), костра (*Bromus*), метлицы (*Apera*), плевела (*Lolium*), полевички (*Eragrostis*), щетинника (*Setaria*), росички (*Digitaria*), ежовника (*Echinochloa*), культивируемых зерновых злаков.

Злаки-однолетники могут быть как яровыми, так и озимыми. У яровых семена начинают прорастать весной, у озимых – осенью. Молодые растения перезимовывают и в следующем году зацветают и образуют плоды и семена.

Среди однолетних выделяются две группы эфемеров. Весенние эфемеры заканчивают жизненный цикл в течение весны – начала лета. Они характерны для эфемеровых растительных сообществ засушливых и ползасушливых регионов Евразии, Африки и Северной Америки. Древне-средиземноморские эфемеры – родоначальники многих ценнейших продовольственных и кормовых культур – пшеницы (*Triticum*), ржи (*Secale*), ячменя (*Hordeum*) и овса (*Avena*).

Другую группу эфемеров составляют преимущественно тропические виды. Они относительно теплолюбивые и поздноразвивающиеся. Зацветают чаще во второй половине лета – начале осени. Хорошо переносят засушливое время года. Среди них также немало хозяйственно полезных растений (просо (*Panicum*), сорго (*Sorghum*), щетинник итальянский, или просо итальянское (*Setaria italica*)) и злостных сорняков различных культур.

Многочисленны древовидные растения с более или менее одревесневающим стеблем, но без вторичного прироста (бамбуковые (*Bambusoideae*)). Среди них имеются также лазающие, вьющиеся, иногда колючие лиановидные формы.

Как у большинства однодольных растений, корневая система злаков мочковатая. Она формируется в результате недоразвития главного корня и ранней замены его придаточными корнями (вторичная гоморизия).

У злаков с высокими и прямостоячими стеблями (кукуруза (*Zea*) и др.) придаточные корни образуются на узлах, расположенных над поверхностью почвы, и выполняют функцию опорных корней.

Стебли с хорошо развитыми вздутыми узлами. Они обычно полые в междоузлиях, но с перегородками в узлах (соломина). Многим видам тропического происхождения свойственны выполненные стебли (кукуруза, сахарный тростник (*Saccharum*)). Стебли обычно цилиндрические, однако имеются виды с сильно сплюснутыми стеблями (мятлик сплюснутый (*Poa compressa*)). Нередко нижние укороченные междоузлия стебля могут накапливать питательные вещества или воду, в результате чего образуются клубневидные утолщения.

У большинства видов ветвление побегов наблюдается лишь у основания (под землей или над ее поверхностью), где располагается зона кушения, состоящая из тесно сближенных узлов. В пазухах листьев, отходящих от узлов зоны кушения, образуются почки, формирующие подземные и надземные боковые побеги, которые образуют свои зоны кушения. В зависимости от строения зоны кушения, длины образующихся побегов и направления их роста различают длиннокорневищные и дерновинные морфологические формы злаков (рис. 16). Нередко выделяют промежуточные формы. Наиболее четко они выражены у многолетников.

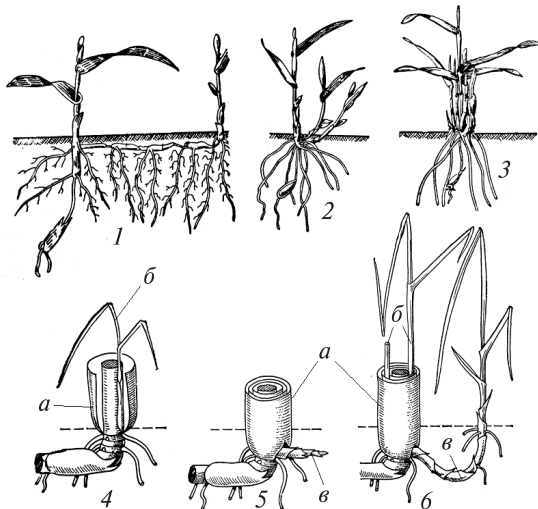


Рис. 16. Основные типы кушения (1–3) и побегообразования (4–6) у злаков:

- 1 – корневищное; 2 – рыхлокустовое; 3 – плотнокустовое;
- 4 – внутривлагалищное; 5 – вневлагалищное; 6 – смешанное;
- а – материнский побег, б – внутривлагалищный побег,
- в – вневлагалищный побег

У длиннокорневищных злаков из боковых почек зоны кушения материнского побега развиваются горизонтально растущие подземные корневища с чешуевидными листьями и придаточными корнями по узлам. Достигнув определенной длины, корневища начинают расти вертикально и выходят на поверхность почвы, развиваясь в надземные побеги. Подземные корневища формируют новые зоны кушения. В результате из одного побега образуется разбросанная в разные стороны система парциальных растений, объединенных подземными корневищами длиной до нескольких десятков сантиметров (рис. 17). Длиннокорневищные злаки приурочены преимущественно к рыхлым, хорошо аэрируемым, достаточно увлажненным почвам. Наличие длинных ползучих корневищ рассматривается как признак более высокой специализации. Они обеспечивают эффективное вегетативное размножение. Длиннокорневищные – пырей ползучий

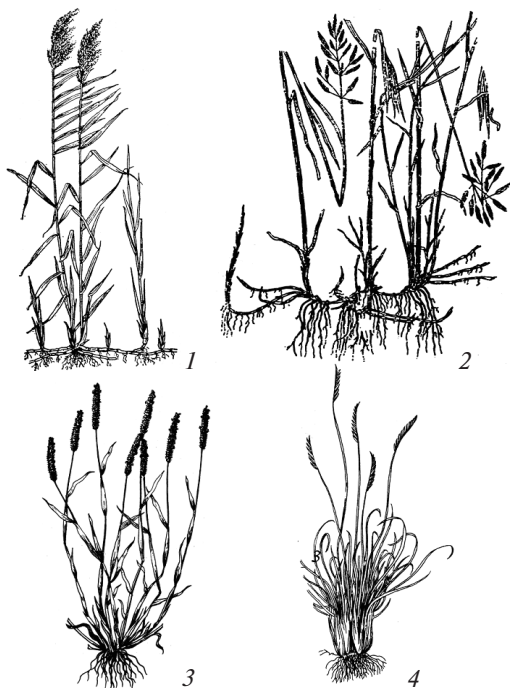


Рис. 17. Основные морфологические типы многолетних злаков:  
 1 – длиннокорневищный (тростник обыкновенный (*Phragmites australis*));  
 2 – корневищно-кустовой (кострец безостый (*Bromopsis inermis*));  
 3 – рыхлокустовой (лисохвост коленчатый (*Alopecurus geniculatus*));  
 4 – плотнокустовой (белоус торчащий (*Nardus stricta*))

(*Elytrigia repens*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*). Корневищно-кустовые – кострец безостый (*Bromopsis inermis*).

У дерновинных злаков все разновозрастные побеги сближены и формируют дерновину. Длинные горизонтально растущие подземные корни ризомы не образуются. Вегетативно дерновинные злаки обычно не размножаются, характерно семенное размножение. Почки возобновления у них могут располагаться ниже уровня почвы, на ее поверхности (дернина с возрастом разрастается по периферии в ширину) или над уровнем почвы. В последнем случае дернина разрастается вверх и называется кочкой. Плотность дерновины зависит от характера кушения, различают рыхлодерновинные (рыхлокустовые) и плотнодерновинные (плотнокустовые) растения.

У рыхлокустовых боковые побеги растут наклонно по отношению к материнскому, формируя рыхлую дерновину. Эти растения менее требовательны к аэрации почвы, чем длиннокорневищные. Рыхлокустовые – мятлик обыкновенный (*Poa trivialis*), душистый колосок обыкновенный (*Anthoxanthum odoratum*), полевица тонкая (*Agrostis tenuis*), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), перловник поникший (*Melica nutans*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), трясунка средняя (*Briza media*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), многие культивируемые злаки.

У плотнокустовых злаков боковые побеги растут вертикально вверх, почти параллельно материнскому побегу. Все они прижаты друг к другу, формируя плотную дерновину. Многие плотнокустовые растения произрастают на плохо аэрируемых, уплотненных и переувлажненных почвах. Плотнокустовые – почти все виды ковыля (*Stipa*), луговик дернистый (*Deschampsia cespitosa*), белоус торчащий (*Nardus stricta*), молиния голубая (*Molinia caerulea*), овсяница овечья (*Festuca ovina*).

Дочерние пазушные побеги, развивающиеся в зонах кушения материнского побега, по направлению роста делятся на внутривлагалищные (интравагинальные) и вневагалищные (экстравагинальные) (см. рис. 16). Внутривлагалищный побег растет вертикально вверх внутри влагалища кроющего листа, рядом и параллельно стеблю материнского побега. При таком способе побегообразования обычно формируются более или менее плотные дерновины, как, например, у многих видов ковыля, щучки, молинии голубой, овсяницы овечьей. Интравагинальный рост побегов чаще встречается у ксероморфных растений в условиях недостатка влаги.

Вневагалищный побег растет горизонтально (перпендикулярно оси стебля материнского побега) и выходит наружу, прорывая верхушкой влагалище кроющего листа. Свой дальнейший рост они продолжают снаружи от него. Экстравагинальные побеги характерны для пырея ползучего, тростника, большинства других корневищных видов злаков. Эти рас-



тения произрастают на рыхлых, хорошо увлажненных почвах. Иногда вневагалищные побеги, быстро изменяя первоначальное направление роста на вертикальное, формируют дерновины не менее плотные, чем при внутривагалищном способе побегообразования (белоус торчащий).

У некоторых видов (мятлик луговой (*Poa pratensis*), ежа сборная, овсяница красная (*Festuca rubra*), манник большой) наблюдается смешанное побегообразование, когда образуются побеги обоих типов (интравагинальные и экстравагинальные), с преобладанием того или иного.

Сходные длиннокорневишные и дерновинные морфологические формы и способы побегообразования встречаются у осок.

Ветвление злаков не всегда концентрируется только в зонах кушения. В редких случаях у тропических бамбуковых с высоким стеблем наблюдается его ветвление в средней и верхней частях.

Злаки чрезвычайно разнообразны по высоте. Стебли древовидных бамбуков (*Bambusa*) достигают высоты 35 м и диаметра 20 см. Южноамериканский дендрокаламус гигантский (*Dendrocalamus giganteus*), стебель которого вырастает до 40 м, не уступает по высоте многим деревьям из двудольных. Среди травянистых наиболее высокие стебли до 5 м и больше встречаются у многолетних тропических растений — сахарный тростник благородный (*Saccharum officinarum*), арундо тростниковый (*Arundo donax*), кортадерия, или пампасская трава (*Cortaderia*), а также тростник обыкновенный.

Листья злаков дифференцированы на длинное влагалище (разросшееся основание листа) и листовую пластинку (см. рис. 20, 4б). Влагалище охватывает стебель и служит защитой для растущего междоузлия, в основании которого располагается интеркалярная меристема, обеспечивающая вставочный (интеркалярный) рост. Влагалище злаков, в отличие от осок, чаще незамкнутое, т. е. расщепленное, обычно до основания. Замкнутое влагалище со сросшимися краями характерно для ковыля, чия (*Achnatherum*), перловника (*Melica*), манника (*Glyceria*). У некоторых видов степей и полупустынь влагалища листьев вегетативных побегов выполняют функцию органа запаса (например, у мятлика курчавого, или луковичного (*Poa crispa*)). У многих — отмершие влагалища нижних листьев защищают основания побегов от чрезмерного испарения и перегрева.

В месте перехода влагалища в листовую пластинку у злаков обычно располагается язычок (*ligula*). Это перепончатый или тонкокожистый вырост (иногда прозрачный), направленный вертикально вверх. Язычок препятствует проникновению воды, а с ней бактерий, спор грибков внутрь влагалища. Особенно он хорошо развит у мезофильных и гидрофильных злаков. У многих ксерофильных видов язычок видоизменен и представлен рядом волосков или едва заметным гребнем. Редко он отсутствует полностью, и нет ясно выраженной границы между влагалищем и пластинкой (большинство

видов ежовника). У единичных видов язычки, напротив, очень крупные, достигают 2–4 см длины. У некоторых злаков (особенно у бамбуковых, отдельных овсяниц (*Festuca*)) по бокам от язычка имеются два ланцетных, часто серповидно изогнутых выроста — ушки. Они также препятствуют затеканию воды во влагалище и имеют таксономическое значение.

Листовая пластинка обычно длинная и узкая (линейная или линейно-ланцетная).

При общем плане морфологического строения листья злаков характеризуются некоторым разнообразием. У большинства они сидячие, но у многих бамбуковых листовая пластинка у основания сужается в более или менее развитый черешок, достигающий длины 25 см у бразильского аномохлоа (*Anomochloa*). Листовые пластинки не только линейные, они могут быть сердцевидными (аномохлоа), ланцетно-яйцевидными (артраксон — *Arthraxon*), иногда даже со стреловидным основанием (африканский филлорахис (*Phyllorachis*)). Если у большинства листовые пластинки плоские, то у многих видов ковылей, овсяниц и других, обычно ксерофильных, они сложенные вдоль или свернутые в трубку. Различаются злаки и по величине листовых пластинок. Наиболее крупные листья формируются у южноамериканского тропического невролеписа высокого (*Neurolepis elata*), из бамбуковых. Они достигают 5 м в длину и 0,6 м в ширину. Наиболее мелкие листья редко превышают в длину 1 см. Преобладает параллельное жилкование, однако у американского рода Фарус (*Pharus*) боковые пучки расположены перисто и также формируются длинные черешки.

Листорасположение у злаков очередное и, в отличие от осоковых, почти всегда двухрядное.

Устьичные комплексы злаков парацитного типа. Замыкающие клетки устьиц узкие, в средней части с сильно утолщенными стенками. По концам они, наоборот, расширенные с тонкими стенками. За счет этих участков и происходит регуляция ширины устьичной щели.

Анатомическое строение стеблей, листьев, корней, осей и ветвей соцветий, сосудисто-волокнистых пучков злаков весьма разнообразно, что имеет большое систематическое значение. Сосуды встречаются во всех вегетативных органах, с простыми или иногда лестничными перфорациями. Характерно наличие кремниевых телец в клетках эпидермы.

Цветки злаков сильно редуцированы, мелкие, с простым пленчатым чашечковидным околоцветником, обычно обоеполые, зигоморфные. Они собраны в очень характерные элементарные соцветия (рис. 18) — простые колоски, образующие сложные соцветия различного типа — сложные колосья (рожь, пшеница, ячмень, плевел, пырей (*Elytrigia*)), кистевидные (перловник поникший), метельчатые (зубровка (*Hierochloë*), луговик (*Deschampsia*), манник, овес, мятлик (*Poa*), костер, кострец (*Bromopsis*), мужские соцветия кукурузы), пальчатые (свинойрой (*Cynodon*), росичка), головчатые

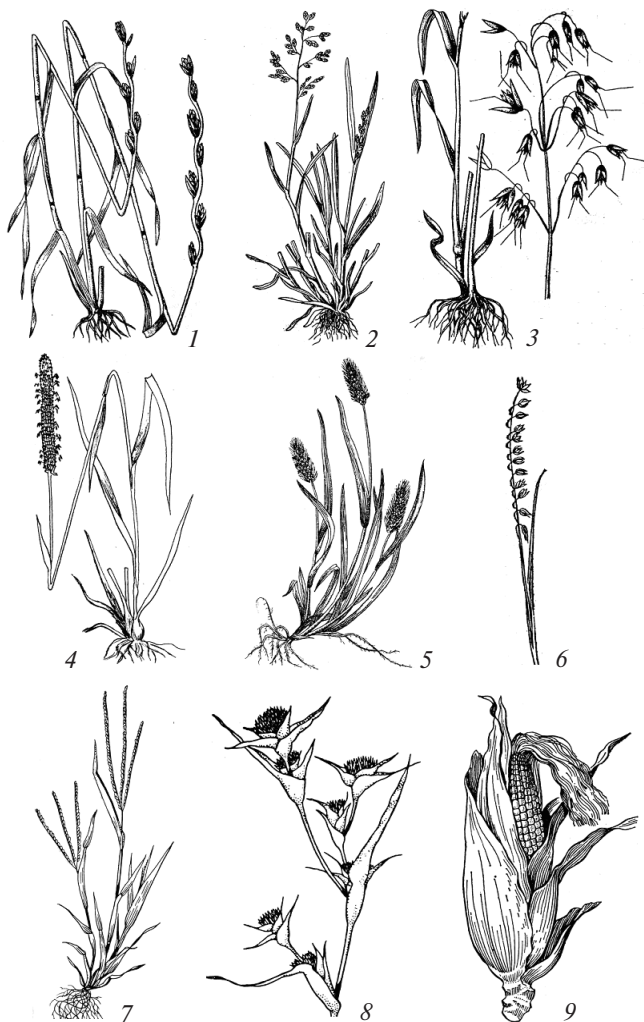


Рис. 18. Соцветия злаков:

- 1 – сложный колос плевела расставленного (*Lolium remotum*);  
 2 – раскидистые метелки мятлика однолетнего (*Poa annua*)  
 и 3 – овса пустого, или овсюга (*Avena fatua*);  
 4 – густые многоцветковые цилиндрические метелки (султаны)  
 тимopheвки луговой (*Phleum pratense*) и 5 – щетинника сизого (*Setaria glauca*);  
 6 – односторонняя кистевидная поникающая метелка перловника поникающего  
 (*Melica nutans*); 7 – пальчатое соцветие из сложных колосков росички обыкновенной  
 (*Digitaria ischaemum*); 8 – головчатая метелка скрытницы колючей (*Crypsis aculeata*);  
 9 – початковидное соцветие из женских колосков кукурузы (*Zea mays*)

(скрытница (*Crypsis*)) и початковидные соцветия (женские соцветия кукурузы), султаны (тимофеевка (*Phleum*), лисохвост).

Рассмотрим строение сложного колоса у ржи посевной (*Secale cereale*) (рис. 19). На коленчато-изогнутой оси располагаются многочисленные простые колоски, состоящие из двух плодущих цветков и зачатка третьего. На оси простого колоса располагаются две колосковые чешуи: нижняя и верхняя (обычно более крупная); они стерильны (не несут в пазухах цветков). Выше располагается плотная чешуя с цветком в пазухе — нижняя цветковая чешуя. Она несет придаток в виде ости.

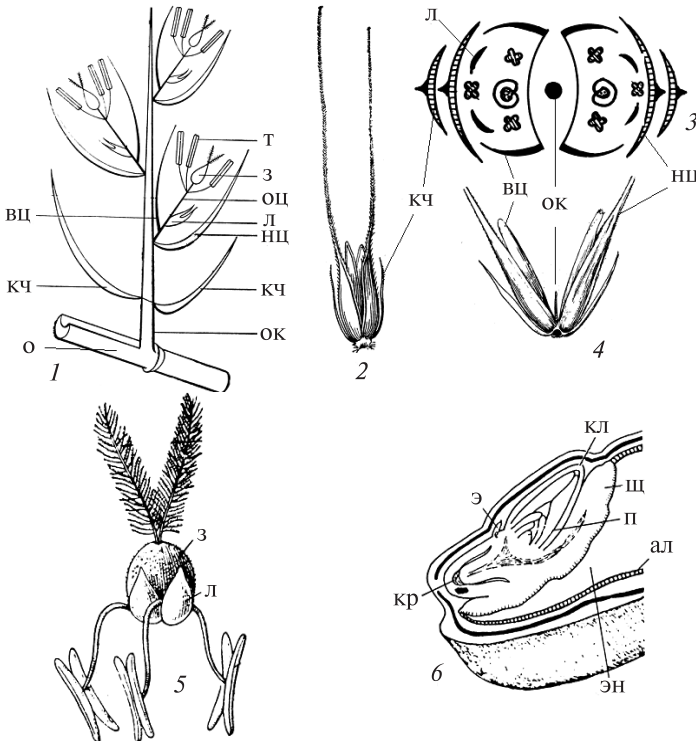


Рис. 19. Строение колоска, цветка и зерновки злаков:

- 1 — схема строения трехцветкового колоска;
- 2, 4 — двухцветковый колосок ржи посевной (*Secale cereale*);
- 3 — диаграмма колоска; 5 — цветок пшеницы (*Triticum*) после удаления чешуи;
- 6 — фрагмент продольного разреза зерновки;
- ал — алейроновый слой; вц — верхняя цветковая чешуя; з — завязь;
- кл — колеоптиль; кр — колеориза; кч — колосковая чешуя; л — лодичкула;
- нц — нижняя цветковая чешуя; о — ось сложного колоса; ок — ось колоска;
- оц — ось бокового побега, несущего цветок; п — почечка; т — тычинка;
- щ — щиток; э — эпибласт, эн — эндосперм

Выше, уже на оси цветка, располагается более мелкая, тонкая и мягкая верхняя цветковая чешуя. Она имеет два киля (в которых расположены два самых крупных проводящих пучка) и выемчатая на верхушке. Еще выше располагаются две маленькие бесцветные чешуйки (лодикулы (*lodiculae*)). В цветках ржи — 3 свободные тычинки с крупными пыльниками, прикрепленными к длинным тычиночным нитям в середине связника (качающиеся пыльники).

В центре цветка имеется пестик с двумя перистыми рыльцами, что свидетельствует об участии двух сросшихся плодолистиков в формировании гинецея. Как и у всех злаков, завязь у ржи верхняя, одногнездная, с одним семязачатком, прикрепленным к ее стенке.

Однако строение генеративных органов, характерное для ржи, не абсолютно для злаков. Помимо сложных соцветий, на верхушке стебля может располагаться лишь один крупный простой колосок (мелкие экземпляры двуколоски (*Trachynia*), виды костра и некоторых других злаков). Простые колоски могут быть собраны в группы и скучены пучками на концах боковых веточек (ежа (*Dactylis*)). Колосковая чешуя может быть только одна или вообще отсутствовать (белоус (*Nardus*)). Кроме самого верхнего, у всех колосков плевела одна колосковая чешуя редуцируется. У некоторых бамбуковых их более двух, а у филлостахиса, или листоколосника (*Phyllostachys*), они часто несут листовые пластинки. Колосковые чешуи листового происхождения. Помимо трех цветков у ржи, колоски часто могут быть одноцветковыми (вейник (*Calamagrostis*), лисохвост), двух- и многоцветковыми (например, до 30 у двуколоски).

Нижняя цветковая чешуя является кроющим листом бокового побега, несущего 1 цветок (очень редко 2–3 цветка). Нижних цветковых чешуй в 1-цветковом колоске бывает 2, например у многих просовых (*Panicoideae*). В последнее время нижнюю цветковую чешую чаще стали рассматривать как прицветник. Нижние цветковые, реже колосковые чешуи могут иметь ости. Ость представляет собой проводящий пучок с окружающими тканями. Ости нижних цветковых чешуй могут отходить от ее верхушки или спинки, быть длинными или короткими, прямыми или согнутыми, гладкими, зазубренными или опушенными. Колосковые и нижние цветковые чешуи примитивных бамбуковых имеют большое и неопределенное число жилок, подобно листовым влагалищам. В ходе эволюции количество пучков уменьшилось до 5, 3 или даже до 1.

Верхняя цветковая чешуя у некоторых злаков может полностью редуцироваться (лисохвост). У одного американского вида из травянистых бамбуковых рода Стрептохета (*Streptochaeta*) она расщеплена почти до основания. Двухкилевое строение верхней цветковой чешуи большинства злаков свидетельствует о том, что она возникла в результате срастания двух листочков 3-членного наружного круга околоцветника предковых форм, третий — редуцировался (одна из гипотез).

У большинства злаков, как и у ржи, лодикулы две. Однако у примитивных бамбуковых лодикул может быть три. У некоторых бамбуковых (арундинария (*Arundinaria*)) они хорошо развиты и относительно крупные, явно представляют собой листочки внутреннего круга околоцветника предкового типа. Редко лодикула одна или они даже отсутствуют. Ко времени цветения они набухают и вызывают расхождение цветковых чешуй, что позволяет выставить наружу тычинки и рыльца. Предполагается, что у некоторых видов они регулируют водный режим цветка, накапливают питательные вещества для развития завязи.

Наиболее примитивным злакам (бамбуковым и рисовым (*Oryzoideae*)), свойственно наличие 6 тычинок, расположенных в двух кругах. Как отмечено, у ржи (как и у большинства) — 3, реже у других злаков их может быть 2, 1, 4. У некоторых бамбуковых в результате расщепления андроцей полимерный и число тычинок может увеличиваться до 50–170. Иногда тычинки срастаются в довольно длинную трубку, окружающую завязь, что является чертой узкой специализации андроцея.

Тычиночные нити длинные, тонкие. Пыльники злаков тетраспorangиатные, удлинённые, легко раскачиваются при малейшем движении воздуха, вскрываются продольно. Тапетум злаков секреторный. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльцевые зерна 3-клеточные, однопоратные.

Гинецей псевдомономерный, у более примитивных злаков (бамбуковых), в отличие от ржи, может состоять не из 2, а из 3 плодолистиков. У некоторых видов рыльца могут быть почти по всей длине или целиком сросшимися, например у кукурузы рыльца очень длинные, но свободными являются только их верхние части. У белоуса рыльце цельное, нитевидное, в отличие от других злаков покрытое не волосками, а короткими сосочками. Особенности строения общих и элементарных соцветий, цветков и их частей (чешуй, их остей, андроцея, гинецея) очень важны в систематике злаков и часто являются ценными диагностическими признаками.

Семязачатки злаков от анатропных до ортотропных, чаще красинуцеллятные, обычно с двумя, редко с одним интегументом. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм нуклеарный.

Наибольшее разнообразие мнений наблюдается по трактовке строения околоцветника злаков. Согласно классическим представлениям верхняя цветковая чешуя по наличию двух боковых пучков рассматривается как возникшая в результате срастания двух листочков наружного круга околоцветника. Лодикулы представляют внутренний круг околоцветника. Наличие 3 лодикул, 6 тычинок и 3 рылец у некоторых примитивных видов позволяет рассматривать цветок злаков как производный от типичного 3-членного 5-кругового цветка, характерного для однодольных. У большинства злаков произошла редукция одной лодикулы, одного круга ты-

чинок и одного плодолистика. Поэтому цветок злаков рассматривают как вторично упрощенный вследствие специализации к анемофилии.

Пример формулы обоеполого цветка:

рожь посевная (*Secale cereale*) –  $\uparrow P_{(2)+2} A_3 G_{(2)}$ .

Однополые цветки у злаков встречаются не так уж редко, но преимущественно у тропических видов. Они могут располагаться в одном колоске вместе с обоеполыми цветками. В колоске зубровки из трех цветков верхний – обоеполый, а два нижних – мужские. Чаше однополые цветки формируются в разных колосках. Колоски с мужскими и колоски с женскими цветками могут развиваться в пределах одного соцветия (некоторые виды сорго, цицания (*Zizania*)). У кукурузы эти колоски располагаются в разных соцветиях одного растения. Колоски с тычиночными цветками формируют верхушечное метельчатое соцветие. Пестичные цветки располагаются продольными рядами на сильно утолщенных осях початковидных соцветий, образующихся в пазухах срединных стеблевых листьев. Соцветия окутаны влагилищеобразными листьями. Кукуруза – однодомное растение. Двудомными злаками являются кортадерия из степей (пампасов) Южной Америки, трава бизонов (*Buchloë dactyloides*) из степей (прерий) Северной Америки.

У некоторых злаков, помимо колосков с обычными хазмогамными цветками, образуются колоски с клейстогамными цветками, которые не раскрываются в период цветения и опыляются при сомкнутых чешуях. Они чаще образуются при неблагоприятных погодных условиях или в случаях чрезмерного повреждения растений травоядными животными. Так, у многих ковылей Евразии в засушливые годы формируются только клейстогамные цветки. В более прохладные и влажные годы все или почти все цветки хазмогамные. В арктических регионах многие злаки также являются клейстогамными (клеистогамные цветки обычно образуются на основных побегах, расположенных при основании дернины или на верхушках ползучих подземных побегов под поверхностью почвы). Благодаря наличию клейстогамных цветков некоторые злаки могут размножаться даже в условиях усиленного стравливания пастбищ, когда травоядные животные обкусывают дерновины почти до основания.

Большинство злаков цветут ежегодно. Однако бамбуковые являются облигатными или факультативными монокарпиками. Они зацветают один раз в 30–120 лет и затем обычно погибают.

Для злаков характерна высокая специализация цветков к опылению с помощью ветра: отсутствие яркоокрашенных частей цветка и редукция околоцветника в целом; отсутствие нектарников; тычинки с длинными гибкими нитями и повисающими на них качающимися пыльниками; большое количество мелкой неклеякой пыльцы с гладкой и сухой поверхностью; длинные перистоволосистые рыльца, увеличивающие их по-

верхность. Нити тычинок во время цветения способны быстро удлиниться, а пыльники вскрываться. Например, у риса они удлиняются на 2,5 мм в минуту. Однако у некоторых травянистых бамбуковых, обитающих под пологом деревьев дождевых тропических лесов, где движение воздуха крайне незначительно, опыление обычно осуществляют насекомые, чаще мухи и жуки. Это вторичный переход к энтомофилии. Не следует исключать и случайный перенос пыльцы насекомыми у внутропических злаков.

Для злаков как группы высокоспециализированных анемофильных растений особое значение имеет суточная ритмика цветения и опыления. Только немногие виды цветут значительную часть суток, большинство — в течение очень короткого периода, продолжительность которого у разных видов различна. Среди внутропических злаков выделяют несколько групп видов, различающихся по времени цветения — с одноразовым утренним цветением (наиболее многочисленная группа), с одноразовым полуденным или послеполуденным цветением, с двухразовым (утренним и вечерним) цветением (вечернее более слабое), с круглосуточным или ночным цветением. Полуденное и послеполуденное цветение происходит в самое жаркое время суток. Пыльца в это время относительно быстро сморщивается и погибает, поэтому для таких видов характерно так называемое взрывчатое цветение, когда массовое и одновременное раскрытие цветков наблюдается за очень короткий период (3—5 мин). Явления взрывчатого цветения могут наблюдаться несколько раз в течение дня (порционное цветение). Ночное цветение встречается у немногих внутропических видов. В жарких и сухих областях тропиков оно наблюдается у многих злаков и позволяет избежать перегрева и быстрой гибели пыльцы в период высоких температур.

Точное совпадение цветения особей в течение короткого периода суток заметно повышает вероятность перекрестного опыления пыльцой того же вида. Нередко даже очень близкие виды при совместном обитании могут со временем изолироваться друг от друга благодаря цветению в разное время суток.

Обычно многолетние злаки опыляются перекрестно. Самоопылению чаще препятствует полная или частичная самостерильность. Однако среди однолетних злаков (у которых формируются клейстогамные цветки) очень много факультативно самоопыляющихся видов. Это гарантирует возможность семенного размножения при неблагоприятных условиях (засушливые годы, особенно холодные погодные условия, усиленное стравливание пастбищ и т. д.).

Плод злаков — псевдомонокарпий: зерновка. Обычно это сухой, не вскрывающийся, односемянный плод с тонким пленчатым или кожистым околоплодником, который плотно прилегает к семени (типичная зерновка); реже семя располагается свободно внутри околоплодника (меш-



ковидная зерновка у споробола (*Sporobolus*). У некоторых бамбуковых плод ягодообразный с мясистым перикарпием и сильно редуцированной семенной кожурой или ореховидный. Форма зерновок варьирует от почти шаровидной (просо) до узкоцилиндрической (у многих ковылей). Большую часть зрелой зерновки занимает обильный эндосперм. Соотношение в размерах эндосперма и зародыша имеет важное систематическое значение.

Эндосперм зрелых зерновок характеризуется высоким содержанием крахмала, обычно твердый по консистенции; в зависимости от содержания белков может быть более рыхлым (мучнистым) — когда в нем мало белков, или более плотным (стекловидным) — при относительно большом их содержании. В зерновках некоторых злаков (овес, тонконог, или келерия (*Koeleria*)) эндосперм особенно богат маслами и имеет в период полной зрелости желеобразную консистенцию, что способствует длительному сохранению жизнеспособности семян. Такой эндосперм отличается высокой устойчивостью к высушиванию. Зерновки сохраняли желеобразную консистенцию даже после 50-летнего хранения в гербариях. У отдельных бамбуковых семена без эндосперма, который полностью усваивается развивающимся зародышем.

Зародыш семени злаков прямой, хорошо дифференцирован на органы, периферический, прилегает сбоку к эндосперму, сильно отличается по строению от зародышей других однодольных (см. рис. 19, б). На стороне, прилегающей к эндосперму, имеется щиток, окружающий остальную часть зародыша. Напротив щитка с противоположной стороны у многих злаков имеется небольшой вырост — эпибласт. Зародышевый корешок одет корневым влагалищем, или колеоризой. Зародышевая почка имеет зачатки нескольких листьев, покрытых влагалищеобразным листом — колеоптилем. Природа частей зародыша злаков является предметом дискуссий. Особенности анатомо-морфологического строения зародыша, семени и плода в целом, как и вегетативных органов, имеют большое значение в систематике злаков.

Зерновки дикорастущих злаков обычно заключены в цветковые чешуи. Среди культурных злаков различают пленчатые и голозерные сорта. В качестве зерновых растений гораздо удобнее использовать голозерные злаки (у которых зерновки легко отделяются от чешуй), чем пленчатые (у которых зерновки заключены в чешуи). Распадение оси колоска или сложного колоса на членики затрудняет механизированную уборку урожая. Поэтому голозерные формы культурных злаков с неломкой осью соцветия исторически сменили пленчатые. В ряде стран широко культивировалась пленчатая пшеница — полба (*Triticum dicoccum*), на смену которой сейчас пришли более молодые голозерные виды — пшеницы твердая (*T. durum*) и особенно мягкая (*T. aestivum*). Дикорастущие голозерные пшеницы не известны.

Помимо крахмала, накапливающегося в зерновках, у злаков обнаружены сапонины, цианогенные гликозиды, фенолокислоты, кумарины, флавоноиды и терпеноиды, изредка встречаются алкалоиды. Основное число хромосом  $x = 2-23$ .

Злаки являются анемо-, гидро-, зоо- (орнито-) и антропохорными растениями. Ости цветковых чешуй иногда перистые и очень длинные, что способствует распространению плодов ветром, или они могут быть крепкими и острыми, цепляющимися за шерсть животных и одежду. Зерновки могут выпадать из цветковых чешуй и также разноситься ветром, водой. Иногда зерновки при смачивании набухают, лопаются, и семена, окруженные клейкой слизью, прилипают к шерсти животных и перьям птиц. Не имеющие периода покоя зерновки могут прорасти на материнском растении и при попадании на влажную почву быстро развиваются. Зерновки могут также распространяться с помощью поедающих их птиц и млекопитающих.

Иногда распространение злаков происходит с помощью фрагментов или целых сложных соцветий. Колосовидные метелки вместе с фрагментами стебля щетинника мутовчатого (*Setaria verticillata*) часто цепляются к шерсти животных или одежде человека из-за наличия на окружающих колоски щетинках направленных назад шипиков. Легко запутываются в шерсти животных колоски многих видов эгилопса (*Aegilops*). Они также могут переноситься на большие расстояния ветром, поскольку имеют крупные, оттопыренные в сторону ости.

Таким образом, злаки могут иметь несколько способов диссеминации, которая чаще всего осуществляется с помощью ветра и животных. Анализ типов распространения плодов показывает, что во многих группах злаков в процессе эволюции наблюдался постепенный переход от преимущественно зоохорного к преимущественно анемохорному способу распространения.

У анемохорных злаков прослеживается увеличение парусности за счет формирования длинных волосков на различных структурах (по бокам и на удлинённом каллусе нижней цветковой чешуи, на членике оси колоска, на сильно удлинённых остях). Нередко образуются «парашютные устройства» в форме поперечных длинных волосков и остей благодаря увеличению и сильному расширению перепончатых нижних цветковых чешуй, а также путем формирования крылатых колосковых чешуй или за счет их мешковидного вздутия.

Не менее разнообразны у злаков приспособления к зоохории. Образуются согнутые шероховатые ости, жесткие волоски, щетинки, крючковые шипы и шипики, легко прикрепляющиеся к шерсти животных. Для привлечения птиц колосковые чешуи тропических злаков могут утолщаться, накапливая масла. Иногда из недоразвитых цветковых чешуй верхнего стерильного цветка на верхушке оси колоска формируются сочные придатки (перловник), которые поедаются муравьями.

Гидрохории водных и прибрежных видов способствует высокая плаучесть диаспор (манник, цицания). Они легко разносятся водными потоками.

Встречаются также злаки-автохоры, способные к самостоятельному распространению диаспор за счет гигроскопического скручивания и раскручивания остей.

Злаки-антропохоры сознательно или бессознательно распространяются человеком. В XX в. особенно сильно возросла роль человека в распространении злаков. Значительно расширились площади культивируемых видов (нередко вместе со специфическими для них сорняками). Многие хозяйственно полезные виды (кормовые, декоративные, пищевые и т. д.) других континентов вводятся в культуру, а затем дичают. Усиление транспортных перевозок (автомобильных, железнодорожных, водных и отчасти авиационных) привело к интенсивному случайному заносу на территорию Беларуси многих злаков, естественно обитающих в различных, нередко дальних регионах планеты (на юге Восточно-Европейской равнины, странах Средиземноморья, Средней Азии и др.).

Довольно разнообразны и широко представлены способы вегетативного размножения с помощью ползучих корневищ (тростник обыкновенный, пырей ползучий и др.), стелющихся и укореняющихся в узлах наземных побегов. Некоторые злаки имеют луковичеобразно утолщенные основания побегов (мятлик курчавый). Особенно в засушливое время «луковички» разносятся ветром или на ногах животных по пастбищу.

У злаков часто встречается ложная вивипария (мнимое живорождение). В крайних условиях обитания (арктические и засушливые области, высокогорья) в соцветиях вместо цветков (или колосков) образуются небольшие видоизмененные вегетативные побеги наподобие луковичкообразных выводковых почек, из которых развиваются молодые растения (мятлик курчавый, мятлик альпийский (*Poa alpina*)). Полное или почти полное преобразование всех колосков соцветия в такие луковички наблюдается у многих арктических видов мятлика, овсяницы, луговика. Ложную вивипарию злаков следует рассматривать как приспособление к суровым условиям существования.

Еще более часты случаи апомиксиса. Во внетропических областях много апомиктических и полуапомиктических видов среди мятликов и вейников. Частные случаи апомиксиса — агамоспермии (развитие молодого растения из семян, образующихся без оплодотворения) часто встречаются, особенно у тропических просовых.

Злаки распространены необычайно широко. Встречаются на всех континентах земного шара, кроме территорий, покрытых многолетними льдами. Луговик, мятлик, овсяница, лисохвост и некоторые другие доходят в Арктике до северного, а в Антарктике до южного пределов распростра-

нения покрытосеменных. Даже на Антарктическом полуострове обитает луговик антарктический (*Deschampsia antarctica*), один из двух найденных здесь видов высших растений. В горах злаки достигают почти предельных для высших растений высот. Злаки характеризуются относительно равномерным распределением. Растительные зоны тропиков и территорий с умеренным и холодным климатом примерно одинаково богаты видами, а в районах Арктики злаки преобладают по количеству видов среди других семейств. Благодаря анатомо-морфологическим особенностям они являются чрезвычайно пластичными и способны адаптироваться к самым разнообразным экологическим условиям.

Они характерны для громадного большинства растительных группировок, особенно для лугов, степей, памп, прерий и саванн различных типов. На равнинных и горных лугах Евразии особенно часто встречаются многие виды мятлика, овсяницы, тимофеевки, полевицы (*Agrostis*), вейника, костреца, трясунки (*Briza*), лисохвоста, луговика, ежи. В степной зоне Евразии широко распространены ковыль, келерия, овсяница валлиская, или типчак (*Festuca valesiaca*), житняк (*Agropyron*). Для прерий Северной Америки характерны трава бизонов, виды бутелуа (*Bouteloua*), бородача (*Andropogon*), ковыля, келерии, пырея. В пампасах Южной Америки обильны виды кортадерии, образующие гигантские дерновины. В саваннах Африки ярус трав образован тропическими видами многолетних злаков. Они высокие, твердостебельные и жестколистные, но чаще не образуют крупных дерновин (перистошестинник (*Pennisetum*), просо, щетинник, триостренница (*Aristida*), хлорис (*Chloris*)). В саваннах Азии на больших пространствах господствует императа цилиндрическая (*Imperata cylindrica*), характерен также сахарный тростник дикий (*Saccharum spontaneum*), обычны виды мискантуса (*Miscanthus*) и др.

В лесах роль злаков заметно снижается, однако и здесь они многочисленны, а некоторые виды могут доминировать в напочвенном покрове. В Евразии нередко в изобилии встречается вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea*), мятлик дубравный (*Poa nemoralis*), овсяница гигантская (*Festuca gigantea*). Лесными злаками являются также перловник поникающий, ячменеволоснец европейский (*Hordelymus europaeus*), зубровка южная (*Hierochloë australis*), кострец Бенекена (*Bromopsis benekenii*). В отличие от степных, которые обычно плотнoderновинные и имеют очень узкие, жесткие, сложенные вдоль листовые пластинки, лесные злаки с менее плотными дерновинами, более широкими, плоскими, менее жесткими листовыми пластинками. Образование плотных дерновин свойственно злакам, обитающим в условиях засушливого климата, поэтому в степях и пустынных растительных сообществах много дерновинных злаков (многие ковыли, чий блестящий (*Achnatherum splendens*) и др.).

Во влажных тропических и субтропических лесах довольно велика роль бамбуковых. Вечнозеленые древовидные виды обычно образуют большие заросли по берегам водоемов, на опушках и вырубках, вдоль спускающихся с гор водотоков, травянистые бамбуковые часто растут под пологом тропических лесов, вынося значительную затененность. Многие тропические и субтропические злаки имеют лежачие и лазающие густооблиственные побеги с широкой листовой пластинкой.

Растениями болотных, прибрежных и водных местообитаний Евразии являются тростник обыкновенный, двукисточник тростниковый, лисохвост коленчатый (*Alopecurus geniculatus*), мятлик болотный (*Poa palustris*), манники и др. Гидрофильными злаками являются также представители рисовых.

Довольно широкая экологическая амплитуда свойственна не только злакам в целом, но и отдельным видам, например тростник обыкновенный широко распространен почти на всех континентах, как в тропиках, так и в умеренной зоне. Как влаголюбивое растение, он часто образует большие и почти чистые заросли по берегам водоемов, а нередко заходит в воду. Может также расти на низинных болотах, в болотистых лесах, на заболоченных лугах, на горных склонах с подтоком и неглубоким залеганием грунтовых вод и на солончаках. В крайних условиях обитания образует только стелющиеся по земле вегетативные побеги.

Значение злаков в жизни человека огромно и разнообразно. В первую очередь это ценнейшие пищевые зерновые (рис. 20). В эндосперме семян в большом количестве содержатся крахмал, белки, жиры, минеральные соли и витамины, необходимые в питании. Основные компоненты: крахмал и белки — находятся в благоприятном соотношении. Зерно компактное, сухое, удобное для хранения, транспортировки и посева. Затраты на его производство значительно меньше, чем на многие другие сельскохозяйственные культуры. Злаки имеют очень широкую экологическую амплитуду и пластичность, поэтому могут возделываться в различных климатических и почвенных условиях. Они хорошо отзываются на улучшение условий выращивания, в том числе на интенсивные приемы агротехники (внесение удобрений, орошение, механическая обработка почв и сбор урожая, контроль над болезнями, вредителями и сорняками). Хлебные злаки имеют наиболее высокий коэффициент размножения (отношение убранных семян к посеянным). У некоторых зерновых культур продолжительное побегообразование дает возможность использовать посева как для выпаса домашних животных, так и на зерно. В общем объеме пашни доля зерновых культур составляет более 50 %, или 700 млн га. Это обеспечивает ежегодное производство от 1,6 до 2,0 млрд т зерна.

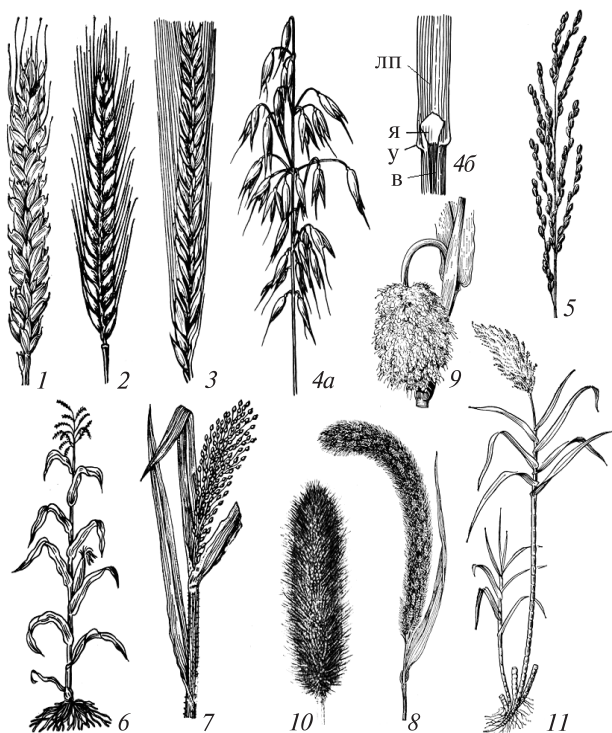


Рис. 20. Пищевые злаки:

- 1 – пшеница мягкая (*Triticum aestivum*); 2 – рожь посевная (*Secale cereale*);  
 3 – ячмень двухрядный (*Hordeum distichon*); 4а, 4б – овес посевной (*Avena sativa*):  
 4а – соцветие; 4б – фрагмент листа: в – влагалище, лп – листовая пластинка,  
 у – ушки, я – язычок; 5 – рис посевной (*Oryza sativa*); 6 – кукуруза (*Zea mays*);  
 7 – просо посевное (*Panicum miliaceum*); 8 – щетинник итальянский,  
 или итальянское просо (*Setaria italica*); 9 – сорго поникшее (*Sorghum cernuum*);  
 10 – перистощетинник колосистый, или африканское просо (*Pennisetum spicatum*);  
 11 – сахарный тростник благородный (*Saccharum officinarum*)

Наибольшее значение имеют следующие хлебные и крупяные культуры – пшеница, рис, кукуруза, ячмень, овес, рожь, сорго, просо. За многие тысячелетия до нашей эры они использовались в пищу, специально культивировались. В результате многовековой селекции сформировались культурные злаки, резко отличающиеся от своих диких сородичей. Пшеница, рис и кукуруза являются основными пищевыми растениями человечества. Древним очагам человеческой культуры соответствовали свои хлебные злаки. Для народов Юго-Восточной Азии таким растением является рис, в Малой и Центральной Азии – пшеница, в Центральной и Южной Америке – кукуруза.

Экологические особенности определяют основные зоны распространения зерновых культур. Пшеницу, рожь, ячмень, овес выращивают преимущественно в условиях умеренного климата. Рис, кукуруза, сорго, просо более приспособлены к условиям тропиков и субтропиков, где они и занимают основные площади.

По площади возделывания среди всех культурных растений первое место занимает пшеница. Она дает почти 30 % мирового производства зерна и снабжает продовольствием более половины населения земного шара. Она – основа питания жителей умеренного и субтропического типов климата. Это объясняется разнообразным использованием ценного по качеству зерна. Оно идет, прежде всего, на производство муки, из которой почти повсеместно готовят хлеб и многие другие продукты питания (макаронные изделия, манная крупа). Пшеничный крахмал применяется в присыпках и мазах, как обволакивающее, в хирургии – для неподвижных повязок из крахмальных бинтов. Зерном, его отходами при уборке (мякина, солома) и отрубями кормят домашних животных. Из соломы производят бумагу, циновки, предметы домашнего обихода, передвижные стенки в домах в условиях теплого климата.

К роду Пшеница относят около 30 видов однолетних трав. По времени высева различают озимые и яровые сорта. Для выведения сортов часто используют гибридизацию, в том числе и межродовую (пшенично-пырейные гибриды). Особенно ценятся сорта, районированные в засушливых регионах.

Пшеница – одна из основных культур, позволившая Н. И. Вавилону создать учение о центрах происхождения и расселения культурных растений, открыть «закон гомологических рядов» и явление параллелизма признаков по результатам выяснения огромного исходного генетического полиморфизма.

Наиболее древними и возможно родительскими для остальных видов пшениц являются дикорастущие диплоидные ( $2n = 14$ ) пшеницы-однозернянки, распространенные в Юго-Западной Азии (в том числе на юге Закавказья), в Крыму и на Балканском полуострове. Сложные колосья их легко распадались на одноколосковые членики, содержащие по одной зерновке, плотно заключенной в цветковые чешуи. Пленчатые виды найдены в раскопках жилища человека на территории современных Ирака, Турции, Иордании. Возраст раскопок составляет 8,5–9 тыс. лет.

Древние формы пшеницы мягкой (*Triticum aestivum*) были обнаружены на территории Ирана, где возделывались еще в V тысячелетии до н. э. В настоящее время это самый распространенный вид культурных пшениц, насчитывающий более 400 разновидностей и несколько тысяч сортов. Этот голозерный гексаплоидный ( $2n = 42$ ) вид является своего рода вершиной эволюции пшениц, наиболее урожайный и культивируется почти по всему земному шару.

Мука из пшеницы мягкой широко используется в хлебопечении. Хлеб отличается высокими вкусовыми качествами, питательной ценностью и хорошей перевариваемостью. Хлебопекарские достоинства пшеничной муки зависят от содержания в зерне белка и клейковины. Выделяют «твердые» и «мягкие» сорта. «Твердые» сорта содержат не менее 14 % белка, клейковины — 28 %. Из муки твердых сортов мягкой пшеницы выпекают белый хлеб.

Пшеница мягкая — необычайно пластичный вид, ее озимые и яровые формы приспособлены к различным климатическим условиям, типам почв, рельефу местности. Их выращивают в низинах и на высотах до 4000 м над уровнем моря, в самых жарких регионах и за полярным кругом.

От других широко культивируемых в Беларуси злаков пшеница мягкая отличается следующими морфологическими особенностями — стебель голый, колоски сложного колоса 4—5-цветковые, из них 3 нижних плодущие, верхние обычно бесплодные. Колосковые чешуи яйцевидные, на верхушке прямо обрубленные, с тремя или многими жилками, неравнобокие: киль смещен в сторону и заканчивается зубцом (иногда на чешуе 2 килья и 2 зубца). Нижние цветковые чешуи похожи на колосковые. Чаше они лишены остей (безостые формы) или ости намного короче, чем у ржи и ячменя.

Второй по распространению вид — пшеница твердая (*Triticum durum*). Предполагают, что она произошла из Средиземноморья, где обнаружено исключительное разнообразие ее разновидностей и сортов. Обычно представлена яровыми формами. Их возделывают в более жарких и сухих регионах по сравнению с пшеницей мягкой, в том числе в тропиках Эфиопии, Индии, Аргентины. Если зерновка у мягкой пшеницы на изломе мучнистая, то у твердой — стекловидная. Это связано с тем, что в условиях более сухого континентального климата при небольшой влажности почвы зерно пшеницы твердой содержит больше белков (15—20 %) и меньше крахмала. Поэтому ее мука более высоко ценится. Используется в хлебопечении (нередко в качестве улучшителя муки мягкой пшеницы); чаще — для изготовления лучших сортов манной крупы, макарон, лапши, вермишели.

Предполагают также, что, подобно пшенице твердой, из стран Средиземноморья происходят такие важнейшие хлебные и крупяные культуры, как рожь, ячмень и овес.

В Беларуси, как и в других регионах, где культура пшеницы имеет меньшее распространение, основным хлебным злаком является рожь посевная. По площади возделывания она занимает шестое место в мировом земледелии. Около половины ее площадей приходится на страны СНГ. Она также широко культивируется в других регионах Евразии, Северной и Южной Африке, Северной Америке, на юге Южной Америки и в Австралии.



Рожь уступает пшенице по содержанию белков, их усвояемости, по разнообразию применения и во многих регионах постепенно вытесняется ею. Известна в культуре с конца бронзового века (начала культивироваться более чем за 1000 лет до н. э.). Предполагают, что она была введена в культуру в результате своеобразного естественного отбора. Возникла из сорного вида ржи, встречавшегося в посевах пшеницы. При продвижении культуры пшеницы к северу и в более высокогорные районы она выпадала из посевов и замещалась более выносливым холодостойким сорняком — рожью, подвергавшейся селекции и окультуриванию. Земледельцы были вынуждены собирать зерновки ломкоколосой ржи, в случаях гибели посевов пшеницы в неблагоприятные годы. В результате отбора сформировалась рожь посевная с нераспадающимися колосьями. Полагают, что таким же образом вошел в культуру овес посевной (*Avena sativa*), в посевах которого как сорняк встречается его ближайший родич овсюг (*Avena fatua*).

Рожь насчитывает около десятка дикорастущих видов. Озимые сорта ржи посевной являются наиболее урожайными, раньше созревают и поэтому меньше подвергаются влиянию засухи. Яровые сорта возделывают в районах, где из-за суровых зим (например, в Восточной Сибири) озимые сорта не выживают. Получены устойчивые гибриды между рожью и пшеницей — Тритикале (*Triticale*).

Диагностические признаки ржи посевной следующие. В отличие от пшеницы мягкой, стебли ржи опушены под соцветием. Колоски сложного колоса с двумя плодущими цветками. Колосковые чешуи ланцетно-шиловидные, равнобокие (киль расположен посередине чешуи), часто с 1 или 3 жилками. Нижняя цветковая чешуя заканчивается очень длинной остью и резко отличается от колосковых. Ость покрыта острыми, направленными вниз шипиками.

В Беларуси рожь посевная является традиционной хлебной культурой. Особыми и превосходными вкусовыми качествами обладает «черный» хлеб, выпекаемый из ржаной муки. Рожь иногда используется на фураж, а в других регионах — в качестве кормового растения, дающего прекрасное сено. В гомеопатии применяют эссенцию из свежих цветущих колосьев.

Очень древней зерновой и крупяной культурой является ячмень, появившийся примерно в VII тысячелетии до н. э. Об этом свидетельствуют археологические находки зерновок древнейшего возраста ячменя дикого (*Hordeum spontaneum*) на территориях Иордании и Ирана. Он является ближайшим родичем и вероятным предком культурных ячменей. Обитает на каменистых и мелкоземистых склонах стран Восточного Средиземноморья и Западной Азии. В этих же районах встречается и в качестве сорняка в посевах культивируемых ячменей. Колосья с плодами ячменя дикорастущего распадаются на членики. В результате хозяйственного отбора позже начинают встречаться формы с частично распадающимися

колосьями, а затем зерновки возникшего в культуре ячменя двурядного (*Hordeum distichon*) с нераспадающимися колосьями. Позже путем мутации в условиях относительно более влажного климата, по-видимому, из ячменя двурядного произошел ячмень обыкновенный, или многорядный (*Hordeum vulgare*). В хозяйственном отношении он является наиболее ценным, был первым завезен в Европу.

В настоящее время известно свыше 200 разновидностей яровых и озимых форм культивируемых ячменей. В мировом земледелии культура ячменей занимает четвертое место. Большая часть посевов (около 80 %) — в Евразии, свыше 30 % — в странах СНГ. Ячмень отличается высокой продуктивностью, скороспелостью, засухоустойчивостью, сравнительной холодостойкостью яровых форм и малой требовательностью к теплу и механическому составу почв. Эти особенности обусловили широкий ареал его распространения в культуре. Посевы ячменя встречаются от 70° с. ш. до пустыни Сахара, в горных районах Китая, Непала и Индии поднимаются до 4500–5000 м над уровнем моря.

Ячмень — самая скороспелая из всех зерновых культур. Яровые формы созревают через 60–120 дней после посева, поэтому нередко в высокогорных районах Евразии это единственный хлебный злак.

Как и другие злаки, ячмень — культура многопланового использования. Зерно идет на продовольственные, кормовые и технические цели. При продовольственном использовании зерно перерабатывается в перловую и ячневую крупы, для изготовления «кофейного напитка» и в муку, из которой в некоторых тропических и субтропических странах выпекают хлеб, ячменные лепешки. Однако ячменный хлеб крошится и быстро черствеет, что связано с низким качеством и малым количеством клейковины в зерне. Во многих странах ячмень широко используют для заводского и домашнего приготовления пива. В пивоварении чаще употребляют зерно ячменя двурядного. Оно выровненное, имеет низкую пленчатость, мягкий, мучнистый эндосперм и высокое содержание углеводов, т. е. наиболее подходит для приготовления пивоваренного сырья — солода. Для получения солода выведены специальные сорта ячменя с высоким содержанием крахмала.

С лечебной целью в народной медицине издавна употребляли ячмень обыкновенный. Солодовый экстракт применяется при бронхитах и для подкармливания детей младшего возраста. Его пьют при нарушениях обмена веществ, выражающихся в появлении кожных сыпей, фурункулов и т. п. Зрелые зерновки имеют значение в китайской и азиатской медицине. Их назначают при диспепсиях в форме отвара.

Ячмень — важнейшее кормовое растение. Зерно — ценный корм для домашних животных. В качестве корма используется и зеленая масса.

Как у пшеницы и ржи, у ячменей формируется сложный колос. Однако у ячменей колоски одноцветковые, собраны в группы по три на оси колоса. У ячменя обыкновенного все 3 колоска группы с обоеполыми плодущими цветками. Колос шестирядный. Нижние цветковые чешуи всех цветков с длинными острошероховатыми остями. У ячменя двурядного только средний колосок хорошо развит (с обоеполым плодущим цветком и длинной остью), а боковые — недоразвитые, без остей. Колос сплюснутый, двурядный. Цветковые чешуи зерновых ячменей срastaются, плотно закрывая зерновку. Колосковые чешуи узколанцетные или шиловидные, постепенно переходят в короткую ость. В составе рода также около 30 дикорастущих видов.

Овес посевной по посевным площадям в мировом земледелии занимает пятое место (после пшеницы, риса, кукурузы и ячменя). Широко выращивается в Евразии (на севере почти до 70° с. ш.) и Северной Америке. Хозяйственное использование овса во многом сходное с ячменем. Из зерна получают такие ценные диетические продукты, как овсяная крупа, овсяные хлопья, толокно. Овес — лекарственное растение и используется в гомеопатии для лечения нервной системы, а в народной медицине — при диабете, используя невымолоченный овес, поскольку лечебное действие имеют его цветковые чешуи. В народной медицине применяют также отвар из крупы (часто с медом) как укрепляющее средство при истощении. Ванны из свежей соломы используют для лечения заболеваний суставов.

Особенно в северных районах земледелия овес ценится преимущественно как кормовая культура. Он дает лучший концентрированный корм для домашних животных. Как и ячмень, часто высевается в смеси с бобовыми для получения очень ценной в кормовом отношении зеленой массы.

Овес посевной хорошо отличается от других рассмотренных зерновых культур. Соцветие — раскидистая сложная метелка. Простые колоски содержат чаще 2—3 цветка, из которых один может быть недоразвит. Колосковые чешуи широкие со многими жилками, на спинке закругленные, без кия и остей. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с зубцами. Иногда только нижний цветок колоска на спинке нижней цветковой чешуи может иметь недлинную прямую ость. У сорняка овсюга ость коленчатая-согнутая и более развита. Ось колоска с сочленением под каждым цветком и распадается на отдельные членики, в отличие от овса посевного.

Рис посевной (*Oryza sativa*) — однолетнее растение, главная продовольственная культура в тропиках и субтропиках с муссонным климатом, где огромные территории надолго заполняются водой и становятся непригодными для выращивания других сельскохозяйственных растений. В переводе с санскрита «рис» означает «основа питания человека». Современная статистика подтверждает это. Возделывается на площадях, в совокупности приближающихся к 1,5 млн га, с преимущественным раз-

мещением в Азии (до 90 %). Рис — основной источник питания для более половины населения Земли. Основные площади в Восточной, Юго-Восточной и Южной Азии. Рис полностью определяет культурные ландшафты во многих провинциях Китая, Вьетнама и Индии. За счет риса население здесь получает половину или значительно больше общего количества калорий. Калорийность его зерна наиболее высокая среди других зерновых (360 кал/100 г). Белок риса по сравнению с другими зерновыми культурами содержит повышенное количество таких незаменимых аминокислот, как лизин, валин, метионин, благодаря чему он лучше переваривается и усваивается организмом человека.

Происходит рис посевной из Юго-Восточной Азии и имеет очень древнюю историю возделывания. Известен здесь с каменного века. Раскопки в Таиланде показали, что рис возделывался с VII тысячелетия до н. э., а в V тысячелетии до н. э. выращивался и в Китае. В древних письменных источниках Китая упоминается, что уже в 2800 г. до н. э. рис широко культивировался и входил в число пяти священных растений наряду с просом, пшеницей, ячменем и соей. Ему уделяется много места в легендах, обычаях, поговорках и пословицах, распространенных в поселениях рисосеющей зоны. Его обожествляют и воспевают, называют аристократом среди злаков, сыном воды и солнца, пищей богов.

Рис является представителем гидрофильной группы злаков. Возделывается на полях, периодически покрываемых во время весенней вегетации водой, но имеются менее урожайные суходольные сорта. Всего известно несколько тысяч сортов риса. Затопляемый рис распространен в тех регионах тропиков и субтропиков, где годовая сумма осадков выше 2000 мм, именно за счет них и создается слой воды на полях. Его выращивают как в долинах, так и на холмах и даже в горах на высотах до 2000—2500 м над уровнем моря. Высокогорный рис размещают на специально насыпанных горных террасах, ограниченных прочными валами, не пропускающими воду. Плодородную землю в основном приносят из долин. Накапливать почву способствуют горные ручьи, которые несут плодородный ил с расположенных выше склонов и служат дополнительным источником орошения.

Предками риса посевного были дикие виды с опадающими по сочлениям зрелыми колосками. Рис дикий (*Oryza rufipogon*) является злостным сорняком посевов культурного риса. Род включает около 20 дикорастущих видов.

Подвиды, разновидности и сорта риса посевного различаются формой, окраской, размерами зерен и другими особенностями. Имеются различия и в их использовании. На мировом рынке продается как неочищенный (зерно), так и очищенный, или белый, рис (крупа). Последний более дорогой и пользуется большим спросом. Однако в процессе изготовления крупы с зерна, кроме оболочек, нередко удаляется зародыш и алейроновый (белковый) слой, богатый витаминами и минеральными

веществами. Крупа риса используется для приготовления большого количества различных пищевых блюд и деликатесов. Из муки готовят кондитерские изделия, детское питание. Рис дает также сырье для производства крахмала, пива, рисового масла и других продуктов. Рисовый крахмал используется не только как пищевое, но и как лечебное и диетические средство, применяется в парфюмерии. Солома идет на корм животным, строительство, изготовление бумаги (особенно папиросной) и различных предметов домашнего обихода (шляп, циновок), различных поделок.

Благодаря выведению новых скороспелых сортов, в последние десятилетия рисовые плантации появились на Северном Кавказе, в Украине, в дельте Волги, на юге Дальнего Востока.

Кукуруза, или маис, имеет мировое значение наряду с пшеницей и рисом. Посевы кукурузы имеются почти во всех тропических, субтропических и умеренно теплых областях обоих полушарий. В противоположность всем другим культивируемым злакам кукуруза американского происхождения. Это древняя традиционная хлебная культура народов Южной и Центральной Америки, южных районов Северной Америки. Наиболее древние находки возделываемой кукурузы Мексики и прилегающих к ней стран относятся к 5200 г. до н. э. Початки того времени были небольшими (часто длиной 5–7 см), зерновки также были мелкими и одетыми хорошо развитыми пленчатыми чешуями. С тех пор она прошла длительный путь отбора в направлении увеличения урожайности. К приходу испанцев в Мексику ее культура достигла высокого уровня и она возделывалась разными индейскими племенами. У северного племени майя она являлась одним из предметов культа. Крупносемянные, скороспелые и холодостойкие формы, найденные на месте бывшей империи инков в Перу, свидетельствуют о долголетней селекции и высокой культуре земледелия. Народной селекцией было создано очень много сортов с различными вкусовыми качествами, разным цветом зерновок — красным, синим, желтым, белым, разных размеров и консистенции. Имеются сорта с очень крупными зерновками. Перуанцы не пекли хлеб, а отваривали или жарили их, как небольшие лепешки. Дикие предки кукурузы не известны.

На другие континенты кукуруза попала в XVI в., после открытия Америки европейцами. К этому времени в Новом Свете уже были все подвиды единственного культурного ее вида — *Zea mays*. Она интенсивно возделывается в странах СНГ (в Беларуси, Молдове, Средней Азии, Украине, на Кавказе, Дальнем Востоке). Является очень рентабельной культурой, высокой производительности и широкого многостороннего использования. В относительно теплых регионах ее возделывают главным образом для получения продовольственного зерна. Не вполне зрелые зерновки и целые початки используются в пищу непосредственно, в отваренном виде или в виде консервов. Из крупы, хлопьев и муки готовят разнообразные пище-

вые продукты, в том числе оригинальные национальные блюда. Большое количество кукурузного зерна перерабатывается на крахмал, спирт, пиво, масло, глюкозу, сахар, витамины и многие другие виды продукции. Они нередко служат сырьем для различных отраслей промышленности. Бумагу, вискозу, линолеум, пластмассу, активированный уголь получают после переработки сухих стеблей, листьев, стержней и оберток початков.

Кормовое направление – одно из важнейших в кукурузной индустрии. На корм используется зерно, продукты его очистки и переработки, зеленая масса в свежем, сухом и заsilосованном виде. В более северных регионах ее специально выращивают для использования на силос. В качестве лекарственного сырья используют кукурузные рыльца в виде настоя, отвара, жидкого экстракта как желчегонное средство при холециститах, холангитах, гепатитах; реже применяют как мочегонное и кровоостанавливающее средство. Столбики с рыльцами используют в гомеопатии. В медицинской практике применяется кукурузный крахмал, а также масло для профилактики и лечения атеросклероза.

Большой известностью пользуется также просо посевное (*Panicum miliaceum*) – древняя засухоустойчивая культура, происходящая, вероятно, из внутриконтинентальных районов Азии. Здесь преимущественно распространен и сорный его подвид с опадающими по сочленению зрелыми колосками. Этот подвид, по-видимому, – непосредственный предок культивируемого просо. Наиболее крупные посевные площади под просо размещены в Индии, Китае, Нигерии. Издавна возделывается в Казахстане, Украине, на юге европейской части России.

В пищу просо используется чаще в виде крупы, известной под названием «пшено», – это очищенные от цветковых чешуй зерна. Зерна, крупа являются также отличным концентрированным кормом. Крупный род Просо включает около 500 видов.

К большому роду Сорго принадлежит свыше 30 культивируемых видов важного экономического значения, выращиваемых во многих странах как пищевые или кормовые. Для питания используется крупа, зерно – ценный концентрированный корм. Согласно хозяйственной классификации культивируемые виды сорго делят на 5 групп: зерновые, сахарные, пастбищные, технические и специальные (для получения крахмала). Стебли сорго кормового, или сахарного (*Sorghum saccharatum*), содержат 14–15 % сахара. Из него получают сладкий сироп для кондитерской промышленности и выгонки спирта. Из соцветий сорго технического (*S. technicum*) изготавливают щетки, метелки.

Виды сорго особенно распространены в Африке, Южной и Восточной Азии. На небольших площадях сорго выращивают и в регионах СНГ – на юге европейской части России, в Средней Азии, на Дальнем Востоке. Родина сорго – экваториальная Африка, а вторичные центры – Индия

и Китай. Тропические виды и сорта — часто очень высокие растения (до 7 м). Сорго отличается теплолюбивостью и засухоустойчивостью. Хорошо переносит повышенную концентрацию солей в почве.

В состав семейства входят и такие важные продовольственные и кормовые культуры, как щетинник итальянский, или итальянское просо (*Setaria italica*), перистощетинник колосистый, или африканское просо (*Pennisetum spicatum*), каракан, или дагусса (*Eleusine caracana*), теф (*Eragrostis tef*), некоторые виды ежевника, росички, паспалюма (*Paspalum*) и др. Скорее всего, в пищу пригодны зерновки и многих других злаков, путем селекции из которых можно создать новые хозяйственно полезные культуры.

Пищевым растением является сахарный тростник благородный (*Saccharum officinarum*). В питании используются мощные стебли (высотой в среднем 4—6 м и диаметром до 5 см), накапливающие в сочной сердцевине нередко до 20 % сахарозы, а также глюкозу. Промышленное производство сахара основано на возделывании сахарного тростника и сахарной свеклы (*Beta vulgaris*). По химическому составу сахара этих культур тождественны. Однако производство сахара из тростника остается экономически более выгодным: по сравнению со свеклой, с 1 га оно почти в два раза больше (до 20 т). Сахарный тростник дает более половины мирового производства сахара. Во многих странах его товарные стебли — основное сырье для получения этого продукта. Он относится к тропическим влаголюбивым растениям с  $C_4$ -циклом фотосинтеза. Это растение короткого дня и светолюбивое. При продвижении культуры в северные широты растения не зацветают, удлиняется период их вегетации и меняется характер накопления сахара. Интенсивность освещения является определяющим фактором в получении максимального урожая сахара. В пасмурную погоду накопление его в стеблях снижается.

Родина вида — вероятнее всего, Юго-Восточная Азия, где находятся его основные плантации. Но культура широко распространилась по разным странам — Бразилии, Аргентине и др. Однако настоящей страной сахарного тростника можно назвать Кубу, где эта культура преобладает над другими. Куба занимает первое место по экспорту сахара.

Сахарный тростник благородный — один из 15 видов рода. Современная культура представляет собой полигибридную группу. Первоначально возделывавшийся вид потерял устойчивость к болезням и был подвергнут искусственным межвидовым скрещиваниям. Другие виды сахарного тростника не имеют большой производственной ценности, но используются в селекции для получения новых сортов. В промышленной культуре сахарный тростник размножают стеблевыми черенками.

При рациональном использовании он практически не дает отходов. Сахар-сырец, сахар-рафинад, сок, патока и продукты, приготовленные

на сахаре, спиртные и прохладительные напитки находят широкий спрос. Готовят различные виды сахара-рафинада: прессованный, колотый, быстрорастворимый, песок, «сахарная голова», дорожный, фигурный и др. Сахар-сырец имеет желтый или кремовый оттенок, поскольку на кристаллах сахарозы остается часть патоки, на вкус он более сладкий, чем рафинад. Помимо непосредственного использования в пищу, сахар применяется в кондитерском, плодоконсервном, макаронном и других производствах. В медицине сахароза используется как наполнитель порошков и таблеток, для получения глюкозы.

Большое значение в жизни населения тропических и субтропических стран Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии играют бамбуковые (роды Бамбук, Дендрокаламус (*Dendrocalamus*), Саза (*Sasa*), Филлостахис) и др. Они находят разностороннее применение. Из стволов строят дома, мосты, плоты, используют в качестве водопроводных труб, делают изгороди, мебель, музыкальные инструменты, луки, шляпы, посуду, ведра, циновки, сосуды для жидкостей и сыпучих материалов, подошвы для обуви и десятки других предметов. Высаживаемые около домов бамбуки быстро развиваются. Улицы в деревнях нередко напоминают коридоры между зелеными зарослями бамбуков. Листья и побеги бамбука тростникового (*Bambusa arundinacea*) находят применение в медицине. В Индии и ряде других стран быстрорастущие бамбуковые возделываются и как заменители древесины для целлюлозно-бумажной промышленности. Некоторые виды культивируются как декоративные в садах и парках европейских субтропиков, выращиваются в оранжереях. В Западном Закавказье имеются небольшие плантации листоколосника, стебли которого используются при изготовлении лыжных палок и удилиц. Существенное пищевое значение имеют молодые побеги многих бамбуков, которые используются как овощи. В пищу идут семена бамбуковых. В качестве овоща могут использоваться также молодые побеги цицаний, тростника обыкновенного и некоторых других злаков.

Некоторые злаки содержат ароматические вещества, используемые в пищевой промышленности, медицине и парфюмерии. Благодаря содержанию кумарина наиболее известны виды зубровки, душистого колоска (*Anthoxanthum*). Употребляются для ароматизации пищи, напитков, находят применение в ликероводочной промышленности. В парфюмерии используют эфирные масла тропических видов. Они также применяются в медицине как антисептическое средство. В медицинской практике используются корневища пырея ползучего, как отмечено раньше – свежие колосья ржи, крупа и солома овса, рыльца и масло кукурузы; в народной медицине – трава зубровки душистой, трясушки средней.

Многие злаки – превосходные кормовые травы и являются основными компонентами естественных сенокосов и пастбищ, особенно саванн,



лугов, степей различных типов (пампасов, прерий). Эти огромные пространства суши обладают своеобразным животным миром и используются в хозяйственной деятельности. Очень часто это области интенсивного животноводства и основное значение злаков здесь кормовое. К хорошо поедаемым растениям лугов относятся: овсяница луговая, тимофеевка луговая, мятлик луговой, кострец безостый, пырей ползучий, лисохвост луговой, ежа сборная, полевица гигантская, райграсс высокий (*Arrhenatherum elatius*), плевел многолетний (*Lolium perenne*) и др.

Особенно велика их роль в сложении растительных группировок степей (80–90 %). Это виды ковыля, житняка, келерии, типчака, мятлика, овсеца (*Helictotrichon*). Среди кормовых злаков природных сообществ тропических и субтропических стран преобладают виды кортадерии, травы бизонов, бутелуа, просо, росички, щетинника, перистощетинника, сорго, бородача, императы (*Imperata*) и др.

Поскольку злаки отличаются высокими кормовыми достоинствами, многие дикорастущие виды не только введены в культуру, но и созданы их сорта. Культивирование кормовых злаковых трав особенно необходимо при недостатке или отсутствии естественных сенокосов и пастбищ для создания устойчивой кормовой базы. Агротехническое значение кормовых трав тесно связано с их благоприятным воздействием на почву, улучшением ее физико-химических свойств, повышением ее плодородия и урожайности последующих за травами сельскохозяйственных культур. Они имеют значение и как средство предотвращения ветровой и водной эрозии.

Неприхотливые длиннокорневищные злаки используются для закрепления насыпей, подвижных песков – пырей ползучий, кострец безостый, вейник наземный, песколюбка (*Ammophila*), колосняк (*Leymus*), свинойрой и др.

Многие из перечисленных кормовых злаков используются в декоративном садоводстве как газонные растения (ежа сборная, виды мятлика, плевела, овсяницы, полевицы, райграсса (*Arrhenatherum*), житняка). Крупные густодерновинные злаки (кортадерия Селло (*Cortaderia selloana*), мискантусы, чий блестящий, перистоостые ковыли, а также колосняки) высаживают в одиночных посадках в парках, садах, скверах, иногда у дорог. Верхняя часть остей многих ковылей покрыта белыми серебристыми волосками. Благодаря этим особенностям в момент колошения они создают в южных степях впечатление серебристо-белых волн, катящихся по ветру до горизонта, – зрелище необыкновенно красивое и эффектное. Декоративна во время колошения также императа цилиндрическая, перистощетинники. Влаголюбивые злаки (тростники (*Phragmites*), манники, цицаний) используются для посадки по берегам водоемов.

Многие из декоративных злаков имеют пестролистные разновидности и сорта (часто листья с более светлыми продольными и поперечными полосами) — двукисточник тростниковый, арундо тростниковый, рай-грас высокий, мискантус китайский. Выведены формы с благородной голубовато-зеленой окраской листьев — овсяница валлиская, а также краснолистные (мискантус, просо). Для составления сухих букетов и композиций часто используют плодоносящие побеги ячменя гривастого (*Hordeum jubatum*), мискантуса китайского, кортадерии, зайцехвостника яйцевидного (*Lagurus ovatus*), трясунки большой (*Briza maxima*), ковылей, зубровки. Часто в эти композиции добавляются побеги пестролистных злаков.

Разнообразно техническое применение злаков, о чем можно судить на примерах рассмотренных хлебных и крупяных культур, сахарного тростника, бамбуковых. Стебли тростников, некоторых ковылей также можно использовать для производства бумаги.

Наряду с полезными, некоторые злаки имеют отрицательное значение. Среди них много сорняков посевов различных культур (пырей ползучий, метлица обыкновенная (*Apera spica-venti*), щетинники, ежовник обыкновенный (*Echinochloa crusgalli*), мятлик однолетний) и др. Метлица отличается высокой плодовитостью, образуя до 12 тыс. зерновок на одном растении. В субтропических и тропических областях число злаков-сорняков значительно увеличивается. Почти не имея покоя, семена некоторых видов быстро прорастают, образуется несколько поколений в год.

Нежелательными на лугах умеренной зоны являются плотнокустовые злаки, малоценные в кормовом отношении — луговик дернистый, белоус торчащий. В зерновках сорняка плевела опьяняющего (*Lolium temulentum*) постоянно присутствует особый грибок, вырабатывающий ядовитое вещество темулин.

Обширное семейство Злаки включает около 900 родов и свыше 11 тыс. видов. В различных филогенетических системах подразделяется на ряд подсемейств. А. Л. Тахтаджян выделяет 13 подсемейств — Аномохлоевые (*Anomochloideae*), Бамбуковые, Рисовые, Мятликовые (*Pooideae*), Дантониевые (*Danthonioideae*), Тростниковые (*Arundoideae*), Микрайриевые (*Micrairoideae*), Хлорисовые (*Chlorisoideae*), Центотековые (*Centothechoideae*), Просовые и др. Наиболее примитивное подсемейство Аномохлоевые, включающее 2 рода — Стрептохета (*Streptochaeta*) и Аномохлоа (*Anomochloa*), распространенных в тропиках Америки. Колоски их колосовидных соцветий состоят из одного обоеполого цветка, у аномохлоа они располагаются в пазухах очень крупных прицветников. Его листья с длинными (до 25 см) черешками и сердцевидными у основания пластинками, а не менее оригинальные цветки — с 4 тычинками и лишены лодикул. У стрептохеты верхняя цветковая чешуя почти до основания

расщеплена. Цветок с 3 очень крупными лодичками, 6 тычинками и 3 рыльцевыми ветвями. Наиболее высокоспециализированное подсемейство Просовые, со сложным (вторично упрощенным) строением как колосков, так и общих соцветий.

Белорусская флора включает свыше 160 местных и заносных видов злаков, относящихся к 66 родам. По числу видов это второе семейство во флоре Беларуси после Сложноцветных. Наиболее крупные роды — Овсяница, Мятлик, Манник, Костер, Полевица, Плевел, Щетинник.

В Красную книгу Беларуси занесено 6 видов — кострец Бенекена (*Bromopsis benekenii*), Овсяница высокая (*Festuca altissima*), Сеслерия голубая (*Sesleria caerulea*), Трищетинник сибирский (*Trisetum sibiricum*), Цинна широколистная (*Cinna latifolia*), Ячменеволоснец европейский (*Hordelymus europaeus*). В списке растений, нуждающихся в профилактической охране, 5 видов, в том числе Зубровка южная (*Hierochloë australis*), Манник литовский (*Glyceria lithuanica*), Овсяница валисская, или Типчак (*Festuca valesiaca*), и др.

## **ПОДКЛАСС АРЕЦИДЫ (ARECIDAE)**

Включает один порядок Арекоцветные (*Arecales*).

## **ПОРЯДОК АРЕКОЦВЕТНЫЕ (ARECALES)**

Включает одно семейство Пальмы, или Арековые (*Palmae*, или *Arecaceae*).

### **Семейство Пальмы, или Арековые (*Palmae*, или *Arecaceae*)**

Представление о тропиках справедливо связано с пальмами. Они обладают самыми длинными побегам, самыми крупными листовыми пластинками, соцветиями, плодами и семенами среди дикорастущих растений.

Чаще вторично-древовидные растения (рис. 21, 26), нередко с прямым колонovidным древеснеющим стволом (королевская пальма, или роистонея (*Roystonea*), корифа (*Corypha*), вашингтония (*Washingtonia*)), изредка — бутылевидно или бочонковидно вздутым (гиофорба бутылочная (*Hyophorbe lagenicaulis*), знаменитая барригона (*Colpothrinax wrightii*), псевдофеникс винный (*Pseudophoenix vinifera*), пальма делеб, или борассус эфиопский (*Borassus aethiopus*)). Иногда кустарниковидные растения (виды хамедореи (*Chamaedorea*), хризалидокарпуса (*Chrysalidocarpus*), ацелорафы (*Acaelorrhaphis*)) с тонкими стеблями и лазающие лианы (ротанговые пальмы из родов Каламус (*Calamus*) и Демоноропс (*Daemonorops*)). Имеются и почти бесстебельные формы (сабаль кустарниковый (*Sabal*

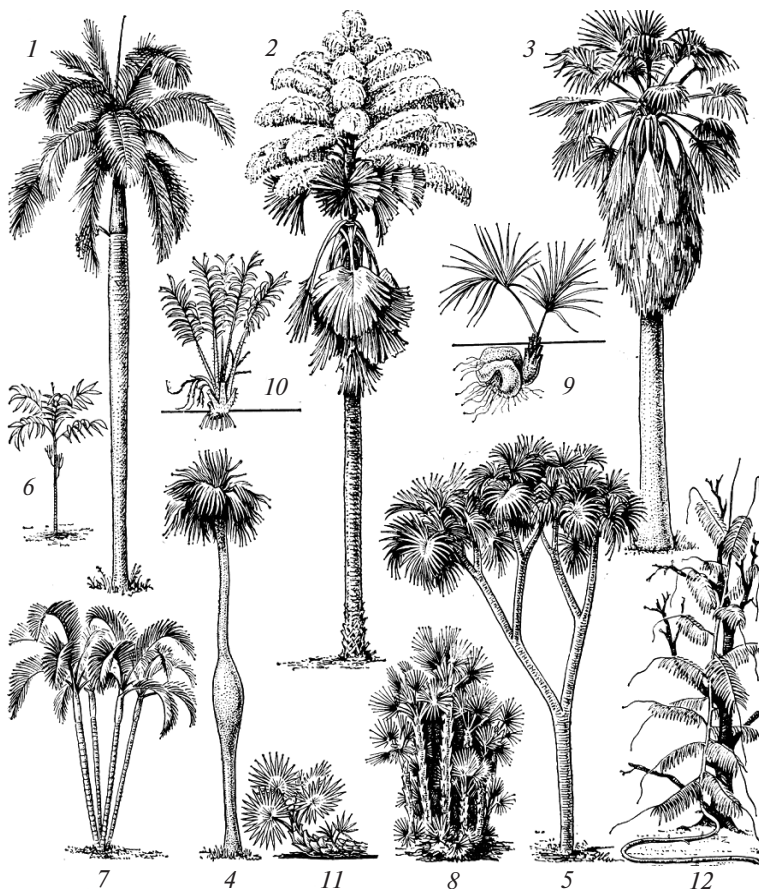


Рис. 21. Жизненные формы пальм:

- древовидные: 1 – королевская пальма кубинская (*Roystonea regia*);  
 2 – корифа зонтоносная (*Corypha umbraculifera*); 3 – вашингтония нитеносная  
 (*Washingtonia filifera*); 4 – барригона (*Colpothrinax wrightii*);  
 5 – хифе фивийская (*Hurphaea thebaica*);  
 кустарниковидные: 6 – хамедорея ланцетовидная (*Chamaedorea lanceolata*);  
 7 – хризалидокарпус желтоватый (*Chrysalidocarpus lutescens*);  
 8 – аселорафа Райта (*Acoelorrhaphe wrightii*);  
 «бесстебельные»: 9 – сабаль кустарниковый (*Sabal elonia*);  
 10 – салакка Валлиха (*Salacca wallichiana*); 11 – сереноа ползучая (*Serenoa repens*);  
 лианы: 12 – каламус (*Calamus* sp.)

*elonia*), салакка Валлиха (*Salacca wallichiana*), сереноа ползучая (*Serenoa repens*), атталея скудная (*Attalea exigua*)), у которых надземный стебель

сильно укорочен или отсутствует. Над землей возвышаются только листья. Редко травы с ползущим корневищем и розетками прикорневых листьев (например, нипа кустистая, или мангровая пальма (*Nypa fruticans*)).

Стебли пальм обычно не ветвятся. Свойственная видам хифене (*Hyphaene*), нипы дихотомия, очевидно, вторична. Слабое ветвление стебля наблюдается у видов сереноа (*Serenoa*), нанноропса (*Nannorrhops*). У многих кустарниковидных форм образуется несколько побегов из почек у основания формирующегося стебля или из почек корневищ.

Пальмы сильно различаются по размерам. Один из наиболее низкорослых — сиягрус карликовый (*Syagrus lilliputiana*), не превышающий 10 см и напоминающий травянистые растения. Немало других карликовых пальм не более полуметровой высоты (пинанга (*Pinanga*)), внешним обликом похожих на тонкостебельные бамбуковые. Побегги отдельных видов лазающих лиан из рода Каламус могут достигать длины 150–200 и даже 300 м. Это максимальная длина побега в растительном мире. Они поднимаются до вершин деревьев дождевых тропических лесов, перебрасываясь с одного дерева-опоры на другое, прочно закрепляясь с помощью видоизмененных листьев (или их частей), иногда соцветий.

Преобладающие древовидные формы поражают своим величественным обликом и исключительной правильностью пропорций. Карл Линней называл их величественными «принцами растительного мира». Их неветвящиеся стволы часто достигают 20–30 м высоты, у отдельных видов церкосилона, или восковой пальмы (*Ceroxylon*), — до 60 м, а диаметра — почти 1 м, как у юбеи чилийской (*Jubaea chilensis*), которую из-за крупных размеров называют также слоновой. Они гладкие, с кольцевыми рубцами от опавших листьев (роистонея, часто корифа, сабаль (*Sabal*), арека (*Areca*), аттаlea (*Attalea*), кокос (*Cocos*), ховея (*Howea*), юбея (*Jubaea*), пальмира (*Borassus flabellifer*), неодипсис (*Neodypsis*), гиофорба (*Hyophorbe*), хризалидокарпус (*Chrysalidocarpus*), сократея (*Socratea*), хифене) или покрыты остатками листовых влагалищ и черешков (финик (*Phoenix*), тритринакс (*Trithrinax*), элейс (*Elaeis*), аренга (*Arenga*), хамеропс (*Chamaerops*), ливистона (*Livistona*), трахикарпус (*Trachycarpus*), коперниция (*Copernicia*)). Стебли многих пальм (часто и черешки листьев) сильно колючие, что защищает от поедания животными.

Стебли пальм всегда одревесневающие и многолетние. Многолетние стволы не способны к активному вторичному утолщению и образованию новых проводящих тканей. Апикальная меристема по мере развития увеличивается в объеме, формируя в результате первичного роста все более мощный стебель. Поэтому основание стебля нередко обратноконусовидное. Когда апикальная меристема достигает постоянного размера, стебель приобретает форму правильного цилиндра. Он состоит из наружного слоя

(коры) и основной паренхимы, содержащей многочисленные сосудисто-волокнистые проводящие пучки (иногда до 50 тыс. на поперечном срезе). Волокна жесткие и твердые, часто содержат кремнезем. Проводящие пучки рассеяны по всему стеблю, однако сильнее скучены к периферии, формируя более плотные ткани по сравнению с центральной частью. Подобное распределение тканей обеспечивает максимальную прочность и устойчивость стебля. Благодаря делению и растяжению клеток основной паренхимы и утолщению волокон, окружающих проводящие пучки, стебли пальм нередко утолщаются. Из-за отсутствия камбия у пальм нет вторичного утолщения, приводящего к образованию настоящей вторичной древесины хвойных и древесных двудольных. Снаружи стволы покрываются перидермой, или слоистой пробкой, образующейся в результате многократного периклиналиного деления и последующей суберинизации глубоко расположенных паренхимных клеток. Своеобразное первичное утолщение может прогрессировать, а затем вновь затухать. Нередко это приводит к вздутию ствола (бочонковидные и бутылевидные формы стволов).

Первичный корень рано отмирает и замещается придаточными корнями, возникающими на нижних междоузлиях стебля, нередко в течение всей жизни растения. У некоторых пальм имеется микориза (кокос, бактрис (*Bactris*)). Многочисленные придаточные корни отходят от расширенного основания ствола многих древовидных видов, служащего прочным фундаментом для высокой и мощной «колонны». Они часто лишены корневых волосков. Придаточные корни многих пальм (бактрис, маурития (*Mauritia*), сократея) часто превращаются в прямые или изогнутые стеблевые колючки и шипы (корневой чехлик твердеет и заостряется). Ходульные корни (высотой до 2,5 м) формируются на нижних междоузлиях стебля у обитателей болот, затапливаемых низин, заболоченных лесов. Они обеспечивают устойчивость растениям; нередко покрыты многочисленными колючими шипами — видоизмененными боковыми корнями. У растений этих местообитаний формируются также дыхательные корни — пневматофоры (рафия (*Raphia*)).

Листья пальм обычно крупные, жесткие, с ясно разграниченными влагалищем, черешком и пластинкой. Жесткие черешки нередко очень короткие (или даже отсутствуют), могут достигать 1 м или быть очень длинными (до 5 м). Основания их обычно расширенные и в разной степени охватывают стебель. Листовые пластинки исключительно разнообразны по форме (рис. 22, 26; см. вкл., табл. XIX), характеру расчленения, размерам. Чаще они вторично сложные, всегда складчатые, перистые (кокос, королевская пальма, каламус, нипа (*Nypa*), бутия (*Butia*), хамедорея, геонма (*Geonoma*), хризалидокарпус, ховея, юбея) или веерные (вашингтония, ливистона, сабаль, маурития, сереноа, рапис (*Rhapis*), трахикарпус, хамеропс). Перистые листья парно- (птихосперма (*Ptychosperma*)), не-

парно- (финик, сахарная пальма (*Arenga saccharifera*)) и дваждыперистые (кариота (*Caryota*)) с сильно развитым срединным стержнем (рахисом), являющимся продолжением черешка. У веерных листьев рахис сильно укорочен. Пластинки расчленены на разную глубину, иногда почти до основания. Встречаются также цельные (с перистым или пальчатым жилкованием) и двухлопастные на верхушке листья.

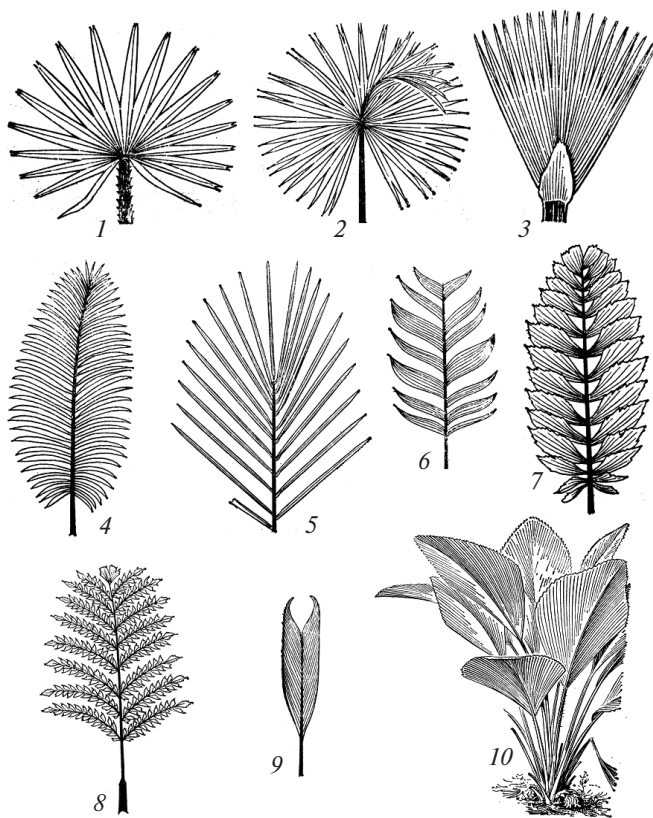


Рис. 22. Листья пальм:

веерные: 1 – сереноа ползучая (*Serenoa repens*); 2 – сабаль кустарниковый (*Sabal elonia*);  
3 – коперниция жесткая (*Copernicia rigida*);  
перистые: 4 – нипа кустистая, или мангровая пальма (*Nypa fruticans*);  
5 – финик Робелена (*Phoenix roebelenii*); 6 – хамедорея Шиде (*Chamaedorea schiedeana*); 7 – сократея Салазара (*Socratea salazarii*);  
дваждыперистые: 8 – кариота нежная (*Caryota mitis*);  
двухлопастные: 9 – астерогина Мартиуса (*Asterogyne martiana*);  
цельные: 10 – йоханнестейсмания высоколистная (*Johannesteijsmannia altifrons*)

Листья пальм закладываются как простые цельные многократно складчатые. Во время роста пластинка продольно расщепляется на отдельные боковые сегменты. Края сегментов либо направлены вверх, либо обращены вниз. В первом случае образуются  $\vee$ -образные в сечении сегменты листа, во втором — они  $\wedge$ -образные. Складчатость лучше заметна у основания сегмента. Исходным является перистый лист. Веерный лист в филогенетическом отношении вторичен. Возник в результате затормаживания роста рахиса.

Размеры листовых пластинок варьируют от нескольких сантиметров (у гватемальской хамедореи) до самых крупных в растительном мире. У африканской рафии королевской (*Raphia regalis*) длина перистого листа составляет свыше 25 м. Веерный лист корифы зонтоносной, или талипотовой, пальмы (*Corypha umbraculifera*) длиной до 7–8 м (черешок — 2–3 м и диаметр пластинки — 5–6 м). Он настолько велик, что может укрыть от дождя 15–20 человек.

На поверхность листьев нередко выделяется толстый слой воска или они покрыты мощной кутикулой, опушены волосками или чешуйками. Листовая пластинка чаще гладкая, однако у некоторых колючих пальм на рахисе и сегментах имеются шипы. Устьичные комплексы тетрацитные, с двумя латеральными и двумя добавочными терминальными побочными клетками. Сосуды обычно встречаются во всех органах. Как правило, в корнях они с простыми перфорационными пластинками, а в листьях и стеблях — чаще с лестничными (у нипы, например, перфорационные пластинки всегда лестничные).

Листорасположение очередное. У древовидных форм листья образуют крону на вершине ствола, но у лиан и некоторых кустарниковидных форм они разбросаны вдоль стебля, имеющего длинные междоузлия. Замечено, что в кроне пальм строго определенное число листьев, характерное для каждого вида.

Многочисленные цветки всегда собраны в более или менее разветвленные рацемозные соцветия (рис. 23, 26). Чаще они представляют собой сложные кисти, с простыми колосовидными, сережковидными или початковидными ветвями. Оси их нередко утолщены и ярко окрашены. Редко соцветия простые неразветвленные, колосовидные (отдельные виды ликуалы (*Licuala*), геонумы, кариота одноколосая (*Caryota monostachya*)). У фителефаса крупноплодного (*Phytelephas macrocarpa*), нипы кустистой женские цветки образуют простые головчатые соцветия. У подавляющего большинства пальм соцветия пазушные и развиваются среди листьев в кроне (кокосовая пальма, сабаль) или ниже кроны (королевская пальма). У каламуса и близких родов соцветие прирастает к влагалищу вышерасположенного листа. Иногда соцветия верхушечные (корифа, кариота, рифия, почти все виды метроксилон (*Metroxylon*), некоторые валлихии





Рис. 23. Пазушные (1–5), верхушечное (6) соцветия, ветви соцветий (7–13) пальм:

- 1 – кариота жгучая, или винная пальма (*Caryota urens*); 2 – сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*); 3 – йоханнстейсмания высоколистная (*Johannesteijsmannia altifrons*); 4 – нипа кустистая (*Nypa fruticans*); 5, 8, 9 – финик пальчатый, или финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*); 6 – саговая пальма (*Metroxylon sagu*); 7 – метроксилон фиджийский (*Metroxylon vitiense*); 10 – максимилиана марипа (*Maximiliana maripa*); 11 – плектокомия ассамская (*Plectocomia assamica*); 12, 13 – элейс гвинейский, или африканская масляная пальма (*Elaeis guineensis*)

(*Wallichia*). Соцветия обычно имеют крупные кроющие листья (общие покрывала) и от одного до нескольких небольших покрывал. Молодые соцветия частично или полностью окружены покрывалами, раскрывающимися продольно в период цветения. После цветения они чаще опадают либо еще долго остаются после образования плодов. Прицветники отдельных цветков малозаметные или отсутствуют.

Большинство пальм цветут многократно и в течение многих лет образуют пазушные соцветия в восходящей последовательности, т. е. являются поликарпиками. Виды с верхушечными соцветиями — монокарпики. После длительного периода вегетативного роста лишь один раз в жизни на верхушке стебля развивается соцветие. С завершением плодоношения растение постепенно отмирает. Известно лишь 16 родов (из 235 — в семействе) монокарпических пальм. Все они обитают в тропиках и субтропиках Старого Света и перед цветением накапливают большое количество крахмала в паренхиме ствола. До 400 кг крахмала накапливает 25-летний ствол саговой пальмы (*Metroxylon sagu*).

Соцветия многих видов крупные (нередко до 1,5 м и более), иногда достигают колоссальных размеров. Гигантское верхушечное соцветие корифы зонтоносной высотой 6–9 (14) м и до 12 м шириной и включает до полумиллиона цветков. Это самое крупное соцветие в растительном мире. Растение зацветает единственный раз на 40–70-м году жизни. В течение многих лет в центральной части ствола накапливаются питательные вещества, необходимые для единственного в жизни пальмы репродуктивного взрыва.

Соцветия многих лазающих каламусов могут стерилизоваться, становясь хлыстовидными с когтевидными шипами, и наряду с видоизмененными листьями служат для закрепления за опоры (окружающие деревья или кустарники).

Цветки мелкие и невзрачные, редко крупные (7–10 см длиной), как, например, женские цветки лодоицеи мальдивской, или сейшельской пальмы (*Lodoicea maldivica*). Они сидячие и часто даже погружены в ось соцветия или, редко, на коротких цветоножках. Цветки пальм обычно актиноморфные, реже слабозигоморфные, трехчленные (рис. 24, 26). У более примитивных видов — обоеполые (вашингтония, нанноропс, тринакс (*Thrinax*), тритринакс, хелиокарпус (*Chelyocarpus*), псевдофиник (*Pseudophoenix*), сабаль). У более продвинутых видов — функционально женские (хамеропс приземистый, или европейская веерная пальма (*Chamaerops humilis*), финик пальчатый, или финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*)), чаще однополые. Мужские и женские цветки сходные или заметно диморфные (борассус (*Borassus*), геонма, фителефас крупноплодный). Растения обычно однодомные (арека, арекаструм (*Arecastrum*), аренга, бутия, кариота, кокос, гетероспата (*Heterospatha*), гиофорба, метроксилон, рафия, элейс, нипа). Однополые цветки этих пальм чаще располагаются на осях одного соцветия, как у кокосовой пальмы, или кокоса орехоносного (*Cocos nucifera*), финиковой пальмы, максимилианы марипа (*Maximiliana maripa*), или собраны в самостоятельные мужские и женские соцветия (иногда мужские и обоеполые) на одном растении. Реже встречаются двудомные пальмы (борассус, каламус, хифене, лодоицея (*Lodoicea*), финик, салакка (*Salacca*), цератолобус (*Ceratolobus*),

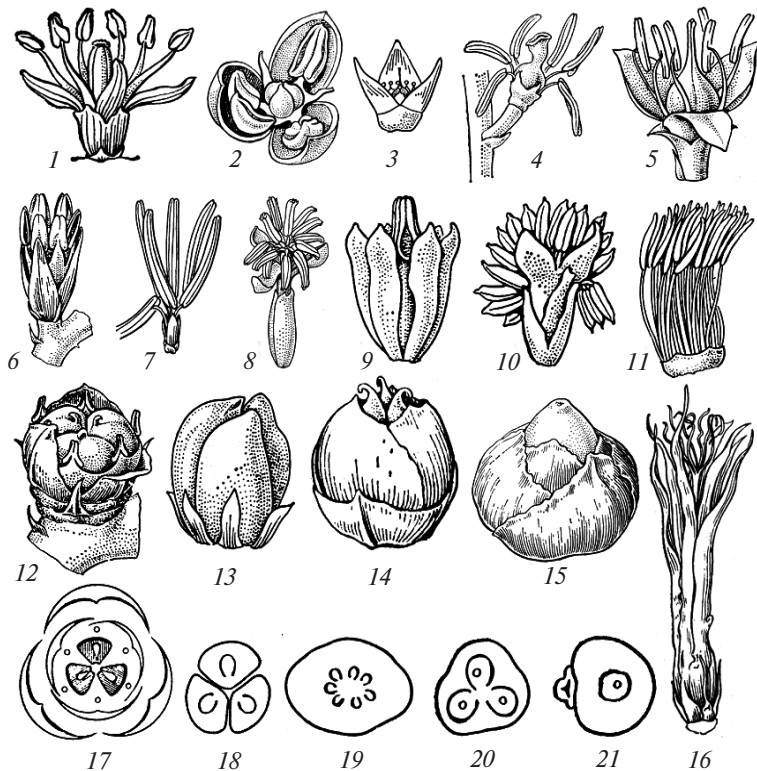


Рис. 24. Обоеполые (1–5), мужские (6–11), функционально женские (12), женские (13–16) цветки, диаграмма цветка (17), поперечные разрезы завязи (18–21) пальм:

- 1, 20 – сабаль пальметто (*Sabal palmetto*); 2 – псевдофеникс Саржента (*Pseudophoenix sargentii*); 3 – йоханнстейсмания высоколистная (*Johannesteijsmannia altifrons*); 4 – тринакс лучистый (*Thrinax radiata*); 5 – нанноропс Ритчи (*Nannorrhops ritchiana*); 6, 12, 17 – хамеропс приземистый (*Chamaerops humilis*); 7 – максимилиана марипа (*Maximiliana maripa*); 8, 15 – сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*); 9, 13 – нипа кустистая (*Nypa fruticans*); 10 – велфия Георга (*Welfia georgii*); 11, 16, 19 – фителефас крупноплодный (*Phytelphas macrocarpa*); 14, 18 – финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*); 21 – веттиния пятерная (*Wettinia quinaria*)

маурития, лепидокариум (*Lepidocaryum*). Редко растения полигамные (сочетание обоеполых и мужских цветков на разных растениях) – нанноропс, хамеропс, саговая пальма.

Околоцветник обычно простой, из 6 или, редко, 4 листочков в двух кругах. Листочки свободные или частично сросшиеся, кожистые или

мясистые; белые, желтые, оранжевые или красные. Чаще они в разной степени дифференцированы по размерам (листочки наружного круга обычно мельче внутреннего), иногда и по форме. Срастание листочков околоцветника обычно происходит в каждом круге отдельно (реже срастаются все листочки, как в женских цветках фителефаса). Редко околоцветник спиральный, однородный или рудиментарный, иногда совсем отсутствует (в мужских цветках фителефаса (*Phytelephas*)).

Тычинок обычно 6, в двух кругах. Иногда один круг тычинок отсутствует (нипа, валлихия трехтычинковая (*Wallichia triandra*), арека трехтычинковая (*Areca triandra*)) или, наоборот, число тычинок увеличивается, хотя и остается кратным трем. У некоторых специализированных видов, например у паландры (*Palandra*), их от 120 до 960. Это наибольшее число тычинок у пальм; развитие их центробежное, у других — центростремительное. Полиандрия (многотычинковость) возникла независимо в разных группах пальм. Тычиночные нити (от довольно тонких до массивных, расширенных), свободные или более или менее сросшиеся при основании между собой в единую трубку или (и) приросшие к основанию листочков внутреннего круга. Пыльники прикреплены к нитям основанием или спинкой, латрорзные, обычно вскрываются продольно или редко апикальными порами (некоторые виды ареки). В женских цветках часто имеются стаминодии разнообразной формы, свободные или иногда сросшиеся в чашу или трубку, иногда приросшие к лепесткам. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный или иногда сукцессивный. Пыльцевые зерна 2-клеточные, чаще дистально-однобороздные или с 3-лучевой дистальной апертурой, реже других типов.

Гинецей у наиболее примитивных видов — апокарпный, чаще из 3 (1–4) свободных плодолистиков (финик, тритринакс, хамеропс, трахикарпус и некоторые другие корифовые, нипа). Но у большинства — синкарпный (кокосовая пальма), обычно из 3 (иногда до 10) частично или полностью сросшихся плодолистиков. Встречается псевдомономерный гинецей (два плодолистика редуцируются) с одним фертильным гнездом (арека и многие родственные ей роды — веттиния (*Wettinia*), генома). Стилодии свободные или сросшиеся. Рыльца сидячие или почти сидячие. Завязь верхняя, у синкарпного гинецея обычно 3-гнездная (иногда многогнездная — по числу сросшихся плодолистиков). Часто имеются септальные нектарники, расположенные на перегородках и других частях завязи и плодолистиков. В каждом гнезде завязи (за редким исключением — нипа) — по одной семяпочке. Семяпочки разных типов, но чаще анатропные, крассинуцеллятные с двумя интегументами. Плацентация

центрально-угловая. Женский гаметофит *Polygonum*- или реже *Allium*-типа. Эндосперм нуклеарный.

Примеры формул цветков:

кокосовая пальма (*Cocos nucifera*): мужской — ♂\*P<sub>3+3</sub>A<sub>3+3</sub>G<sub>0</sub>; женский — ♀\*P<sub>3+3</sub>A<sub>0</sub>G<sub>(3)</sub>.

Арековые — перекрестноопыляемые растения. Выработались различные приспособления, препятствующие самоопылению. Некоторые пальмы — двудомные. У однодомных наблюдается одновременное формирование мужских и женских цветков. Широко распространена дихогамия, которая проявляется в форме как протероандрии, так иногда — протерогинии (нипа, сабаль кустарниковый, а также у некоторых видов, опыляемых жуками). Характерно насекомо- и ветроопыление. Однако, несмотря на преобладание мелких и невзрачных цветков, большинство видов опыляются насекомыми (например, хамедорея душистая (*Chamaedorea fragrans*), акрокомия (*Acrocomia*), многие виды бактриса, цератолобуса). Окрашенные листочки околоцветника и оси крупных соцветий заметно выделяют их на фоне темно-зеленой листвы. Многие пальмы с ароматными цветками. Разнообразные насекомые (пчелы, мухи, журчалки, плодовые мушки, жуки, трипсы, моли, муравьи) посещают их ради нектара, пыльцы, сочных тканей. Нередко насекомые используют цветки как место для размножения, яйцекладки и развития личинок, и не все они являются эффективными опылителями. Немало ветроопыляемых растений (например, финик, тринакс). У некоторых видов ветроопыление сочетается с насекомоопылением (кокос, бетелевая пальма (*Areca catechu*), элейс гвинейский, или африканская масляная пальма (*Elaeis guineensis*), виды бутии). Цветки кососовой пальмы посещают также птицы — нектарницы, попугаи, питающиеся пыльцой. У отдельных видов выявлено также самоопыление (корифа высокая (*Corypha elata*)). Искусственное опыление финиковой пальмы впервые применили древние ассирийцы, и этот прием сохранился до настоящего времени.

Плоды пальм необычайно разнообразны (рис. 25, 26). После оплодотворения в завязи обычно развивается одно семя. Редко в плоде развивается несколько семян (2–3) или много, когда синкарпный гинецей образован многими плодолистиками (до 10) и формируется многогнездный плод с одним семенем в каждом гнезде (многие представители трибы Кокосовые (*Cocoseae*) и подсемейства Цероксилловые (*Ceroxyloideae*)). Плоды обычно нераскрывающиеся, ягодовидные и костянковидные. В отличие от типичных ягод ягодовидные плоды пальм могут формироваться из апокарпного гинецея и иметь лишь одно семя (например, финиковая пальма), весь околоплодник сочный. Костянковидные плоды пальм в отличие от типичных костянок формируются из ценокарпного гинецея. Их современное название — пиренарии. Костянковидные плоды сухие — мезокарпий образован губчатой массой волокон (кокосовая, сейшельская, бетелевая пальмы, фителефантовые) и сочные (сахарная и персиковая (*Bactris gasipaes*) пальмы,

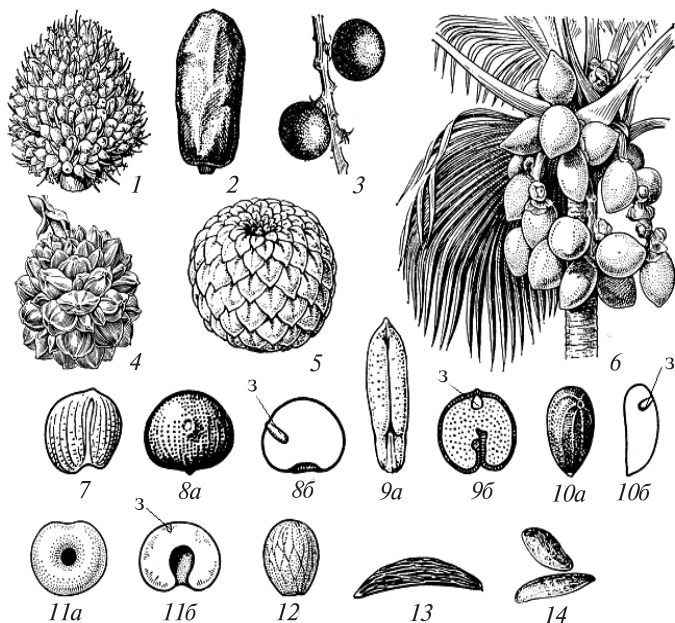


Рис. 25. Плоды (1–6) и семена (7–14) пальм:

- 1 – элейс гвинейский (*Elaeis guineensis*); 2, 9a, 9б – финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*); 3, 8a, 8б – сабаль пальметто (*Sabal palmetto*); 4, 7 – нипа кустистая (*Nypa fruticans*); 5 – саговая пальма (*Metroxylon sagu*); 6 – сейшельская пальма (*Lodoicea maldivica*); 10a, 10б – сахарная пальма (*Arenga saccharifera*); 11a, 11б – метроксилон фиджийский (*Metroxylon vitiense*); 12 – сократея обнаженнокорневая (*Socratea exorrhiza*); 13 – подококкус Бартера (*Podococcus barteri*); 14 – орбиния Барбосы (*Orbignya barbosiana*); а – общий вид, б – разрез семени, з – зародыш

бутия, элейс). Мезокарпий сочных плодов часто маслянистый, иногда с обильными кристаллами оксалата кальция, сахарами, белками и витаминами. Эндокарпий – тонкий, хрящеватый, перепончатый, а также толстый, роговидный или очень твердый каменистый и часто с проростковыми порами (кокос, максимилиана (*Maximiliana*), орбиния (*Orbinya*), десмонкус (*Desmoncus*), астрокариум (*Astrocaryum*), элейс). Проростковых пор в большинстве случаев 3, реже больше, что соответствует числу плодолистиков, а их расположению – положению микропиле семяпочек. В односемянных плодах функционирует лишь одна из пор (служит для выхода прорастающего зародыша), остальные зарастают. Эндокарпий прирастает к семени или свободен. Иногда он снабжен продольными ребрами, у сейшельской пальмы – глубоко-, чаще двухлопастный.

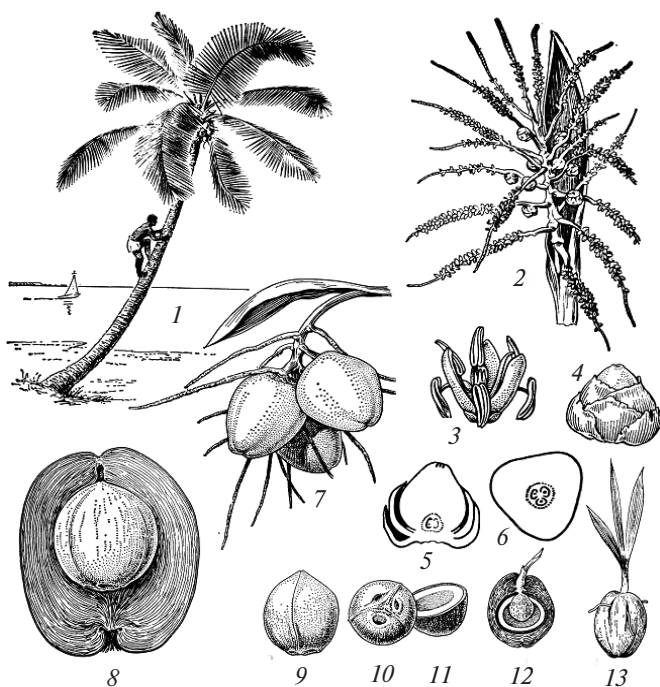


Рис. 26. Кокосовая пальма, или кокос орехоносный (*Cocos nucifera*):

- 1 – общий вид; 2 – соцветие; 3 – мужской цветок; 4 – женский цветок;  
 5 – продольный разрез женского цветка; 6 – поперечный разрез завязи;  
 7 – плоды (сухие костянки); 8 – продольный разрез плода; 9 – эндокарпий;  
 10 – проростковые поры; 11 – поперечный разрез эндокарпия и семени;  
 12 – продольный разрез плода с прорастающим семенем, видна гаустория;  
 13 – проросший плод

Зрелые плоды отличаются разнообразием окраски (желтые, оранжевые, красные, зеленые, от красновато-коричневых до почти черных), формы и размеров. По форме – округлые, овальные, трехгранные, плоские, почковидные и др. Плоды каламовых (*Calamoideae*) легко отличаются, поскольку покрыты черепитчатыми чешуями (метроксилон, рафия, корталсия (*Korthalsia*), плектокомия (*Plectocomia*), каламус). У подавляющего большинства видов плоды нераскрывающиеся, у основания часто окружены разрастающимся и одревесневшим околоцветником, иногда собраны в крупные компактные головки (нипа, масличная пальма, фителефас). Варьируют размеры плодов: от нескольких миллиметров (не больше семени винограда) до полуметра у сейшельской пальмы. Отдельные плоды ее содержат 2 или иногда 3 семени и достигают массы свыше

45 кг (односемянные — 13–18 кг). Они являются самыми крупными среди дикорастущих растений.

Как и у плодов, аналогичные колебания размеров характерны для семян. Семена сейшельской пальмы достигают длины 30–45 см — самые крупные в растительном мире. Семенная кожура часто тонкая, гладкая или мясистая (как у салакки), твердая и содержит каменистые клетки (как у финиковой пальмы), свободная или сросшаяся с эндоспермом. Эндосперм обильный, гомогенный или руминированный (с неровной поверхностью, имеющий более или менее глубокие борозды и складки — синехантус (*Synechanthus*), бетелевая пальма и другие арековые (*Arecoideae*)). У незрелых семян эндосперм часто жидкий или желеобразный, затем становится твердым, а у некоторых видов — роговидным (источник «растительной слоновой кости» — фителефас крупноплодный, хифене вздутая (*Hyphaene ventricosa*) и др.). В эндосперме в качестве запасных веществ часто в большом количестве содержатся жиры, масла, белки или гемицеллюлоза. Зародыш, наоборот, маленький, цилиндрической или конической формы, погруженный в обильный эндосперм. У некоторых видов отмечена полиэмбриония.

Плоды и семена содержат жиры, масла, белки, каротиноиды, сахара (фруктозу, глюкозу и др.), гемицеллюлозу, различные алкалоиды, дубильные вещества, стебли — крахмал. Основное число хромосом  $x = 8-10, 12-19$ , чаще 14, 16, 18.

Семена не имеют периода покоя. Их прорастание может начаться, когда плоды еще прикреплены к растению. Зародыш растет непрерывно и не прекращает роста даже во время распространения семян, получая воду и питательные вещества из эндосперма. Однако при хранении семена большинства видов теряют всхожесть. Семядоля зародыша никогда не раскрывается как зеленый фотосинтезирующий орган, поскольку ее верхняя часть остается погруженной в эндосперм и видоизменяется в гаусторию (см. рис. 26, 12). Она растворяет и поглощает питательные вещества эндосперма до образования листьев молодым растением. У многих видов нижняя часть семядоли при выходе из семени удлиняется в виде трубки и зарывает проросток в почву на некоторую глубину (финик, трахикарпус, корифа, сабаль, вашингтония, юбея).

Сочные и яркоокрашенные плоды пальм поедают различные животные, которые часто и являются их главными распространителями. В первую очередь это птицы, многие млекопитающие (грызуны, копытные, обезьяны, рукокрылые). Ароматная мякоть плодов привлекает слонов, варанов, черепах, крабов, рыб, а также жуков и других насекомых. Несмотря на обильное плодоношение, плоды и семена пальм часто хищнически уничтожаются. Известный краб «пальмовый вор» не только разрушает опавшие незрелые костянки кокоса, но, залезая на растения, срывает их. Реки, ручьи, ливневые потоки играют большую роль в распространении



плодов и семян пальм, обитающих на их берегах, а также обитателей болот, заболоченных лесов. Плавающие плоды кокоса, нипы, сабаля кустарникового переносят морские течения. Плоды кокоса не теряют всхожести даже после 110-дневного плавания в морской воде. За это время они могут быть перенесены океаническими течениями на расстояние до 4800 км. Большую роль в распространении пальм, особенно жизненно важных для него (кокосовой, масличной, финиковой, сахарной, бетелевой и др.), сыграл человек.

Помимо семенного, для многих пальм характерно вегетативное размножение с помощью корневых отпрысков (кариота, хамеропс, хамедорея, финик).

Широко распространены в тропиках (между 20° широты к северу и югу от экватора). Особенно богато представлены в Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америке, Океании. Максимальное видовое разнообразие пальм свойственно двум крупным регионам земного шара — бассейну Амазонки в Бразилии и группе островов Малайского архипелага, где наблюдаются оптимальные условия их произрастания. В субтропиках обитают немногие виды. Дальше всех на север (почти до 44° с. ш.) заходит хамеропс приземистый, единственная современная природная пальма субтропиков Европы. Самый северный вид Восточной Азии — трахикарпус Форчуна (*Trachycarpus fortunei*), юго-востока США — сабаль малый (*Sabal minor*), в оазисах пустынь тихоокеанского побережья обитает вашигтония нитеносная (*Washingtonia filifera*). В Восточном полушарии почти северных и южных пределов обитания пальм достигают виды рода Ливистона: от юга Японии до 37° ю. ш. в восточной Австралии. Всего в Америке известно 1140 видов из более 90 родов, в Австралийско-Азиатском регионе — 1150 видов из почти 170 родов (многообразие родов объясняется высоким родовым эндемизмом отдельных островов). Африка бедна пальмами — всего 50 видов из 15 родов.

Деревянистые остатки пальм известны уже с мелового периода. В доледниковые периоды их более богатый видовой состав наблюдался в Европе, ареал доходил до Гренландии.

В современном тропическом поясе пальмы — характерные компоненты многих биосистем. От морских побережий (кокос, сабаль, псевдофиник, хифене дихотомическая (*Hypphaene dichotoma*), тринакс) и внутренней зоны мангров, эстуариев, прибрежных (финик мангровый (*Phoenix paludosa*), нипа кустарниковая) и внутриконтинентальных болот (сабаль, нипа, финиковая и саговая пальмы, рафия) до горных дождевых и даже нижних участков листопадных лесов тропиков. Трахикарпус такильский (*Trachycarpus takie*) в Западных Гималаях произрастает в горах на высоте почти 2400 м над уровнем моря, где снег покрывает землю с ноября по апрель. В Сиккиме (Индия) пальмы поднимаются в горы до высоты

3000 м над уровнем моря, где растут вместе с бамбуком. На американском континенте до почти такой же высоты (вплоть до границы вечных снегов) поднимаются виды цераксилона, или восковой пальмы, в Колумбии. Пальмы морских побережий устойчивы к ураганным ветрам, соленым морским брызгам, затоплению морской водой.

Однако большинство видов произрастает во влажных местообитаниях тропиков — вдоль рек и ручьев, у выходов подземных вод, в низинах, периодически затапливаемых после обильных дождей или заливаемых водами приливов, в болотах, а в горах — на небольших и средних высотах.

Гораздо меньше видов в саваннах и засушливых областях. В пальмовых саваннах Африки преобладают виды борассуса, хифены; в Америке — сабаля, коперниции. Палящий зной и ветры настолько сильно иссушают почву, что выживают лишь немногие растения. Вашингтония, медемия (*Medemia*), финиковая пальма приурочены к крайне засушливым областям, где имеются источники воды (родники, ручьи, неглубоко залегающие водоносные слои).

Пальмы — экономически очень важная группа растений. По значению в жизни человека они уступают лишь злакам, отчасти бобовым и пасленовым, а по разнообразию использования занимают первое место среди всех семейств покрытосеменных растений. Особенно важны они для многочисленного населения тропических, некоторых субтропических областей Азии, Южной и Центральной Америки, бесчисленных островов Океании. Кокосовая пальма (см. рис. 26), самая полезная в семействе, названа в числе 10 важнейших «деревьев» мира. К числу важнейших экономических растений тропиков относятся также масличная, финиковая, сахарная, саговая, винная, или кариота жгучая (*Caryota urens*), персиковая пальмы, пальмира. Все они культивируются в тропиках с древнейших времен. Местное население они обеспечивают почти всем необходимым, часто все надземные части растений находят применение в быту.

Плоды многих видов имеют первостепенное пищевое значение. Часто их употребляют как фрукты. Общеизвестны плоды финиковой пальмы (содержат до 72 % углеводов, белки, жиры, витамины), которые для местного населения являются одним из основных продуктов каждодневного питания, а в странах импорта — лакомством. Арабское население обширных территорий Северной Африки и Юго-Западной Азии готовит из них десятки разнообразных блюд, использует при выпечке хлеба. Благодаря первостепенной важности изображения финиковой пальмы встречаются на монетах, печатях, древних ассирийских барельефах. Съедобны плоды хифены фивийской (*Hypbaene thebaica*), медемии аргун (*Medemia argun*), которые, как и финики, часто находят в гробницах фараонов. Желтоватая кисло-сладкая мякоть колючих плодов салакки съедобной (*Salacca*

*edulis*) по вкусу напоминает яблоко, растение культивируется в Индонезии. Плоды мауритии извилистой (*Mauritia flexuosa*) с маслянистой мякотью — основная пища индейцев Амазонки. Они также употребляют плоды персиковой пальмы, по окраске напоминающие персики. Мякоть сваренных в соленой воде плодов высокопитательная.

Съедобен мезокарпий молодых плодов кокосовой пальмы. Жидкий эндосперм их в возрасте 6—7 месяцев («вода молодых орехов») содержит сахара, многие органические кислоты, соли кальция и широко используется как освежающий напиток. В дальнейшем, по мере созревания плодов, с появлением капель масла, эндосперм становится эмульсией белого цвета («кокосовое молоко»), затем он густеет и уплотняется, превращаясь в белую мякоть. Внутренняя часть эндосперма долгое время остается жидкой. Съедобен эндосперм нипы, а желеобразный эндосперм сейшельской пальмы считается лакомством. Употребляют в пищу плоды и незрелые семена пальмиры.

Плоды кокосовой и масличной пальм — главные источники пальмового масла. Высушенный эндосперм зрелых костянок кокоса (копра) содержит 60—74 % масла, широко используемого в кулинарии, кондитерской промышленности, производстве маргарина, косметики, свечей. Из плодов масличной пальмы получают два сорта масел. Масло мякоти — техническое, богато каротиноидами, и его используют в производстве мыла, свечей, как смазочное и для получения каротина. Масло семян — пищевое, сходное с кокосовым и относится к лучшим растительным маслам. Пальмовое масло — главный продукт экспорта западноафриканской торговли. Пищевое масло получают также из мякоти плодов мауритии извилистой, эндосперма семян орбинии Барбосы (*Orbignya barbosiana*).

Пальмовый сахар получают из сладкого сока стеблей сахарной пальмы, выделяемого после срезания молодых соцветий. Для этих же целей используют сахаристый сок финиковой пальмы, финика лесного (*Phoenix sylvestris*), пальмиры, нипы, винной и кокосовой пальм. Из сока готовят также пальмовое вино, иногда получают спирт и уксус. Прохладительные напитки готовят из сока свежих плодов финика, а из мякоти плодов мауритии извилистой — напитки, варенье.

Население Новой Гвинеи, Малайского архипелага в питании часто использует крахмал, извлекаемый из сердцевины саговой пальмы. Он пригоден для производства саго, приготовления муки, из которой выпекают хлебные изделия. Крахмал и саго получают также из сердцевины стволов сахарной и винной пальм, корифы высокой.

Из-за съедобных листовых почек, которые местное население употребляет в пищу в качестве овощей, сабаль пальметто (*Sabal palmetto*) называют капустной пальмой. С этой же целью используют проростки пальмиры.

Особое применение имеют семена бетелевой пальмы. Они содержат танины и алкалоиды. Мелко нарезанные ломтики семян, листья одного из видов черного перца и известь входят в состав наркотического и стимулирующего жевательного состава — «бетеля». Алкалоиды сильно возбуждают центральную нервную систему и затормаживают деятельность сердца. Эта жвачка находит широкое применение в странах тропической Азии и Африки, поскольку обладает антигельминтными свойствами (против ленточных глистов, широко здесь распространенных). При жевании полость рта, обильно выделяющаяся слюна окрашиваются в кроваво-красный цвет.

Плоды хифены фивийской, «вода» незрелых плодов кокоса обладают лечебными свойствами. В официальной медицине используется масло масличной, также и в ветеринарии — семена бетелевой пальмы. Корни мауритии извилистой, фителефаса крупноплодного, корни и сок стеблей сахарной пальмы находят применение в народной медицине.

Крахмал из сердцевины стеблей саговой пальмы, жмых, остающийся после выжимания масла из копры плодов кокоса — ценные корма для домашних животных. На корм верблюдам используют размолотые семена финиковой пальмы.

Стволы многих пальм (финиковой, кокосовой, сахарной, саговой, винной, рафии, пальмиры) используют как строительный материал. Древесину дают также стволы некоторых видов ареки, тринакса, крупных экземпляров фителефаса крупноплодного. Древесина сабаля пальметто служит прочным и негниющим строительным материалом для подводных сооружений. Устойчива к морской воде древесина пальмиры. При постройке перегородок, изгородей часто используют черешки листьев сахарной и саговой пальм, рафии. Листья нередко применяются как ценный кровельный материал.

Во многих областях стебли и черешки листьев финиковой пальмы, нипы, эндокарпий кокоса служат как топливо. Древесина стволов идет также на изготовление мебели. Для производства гнутой и плетеной мебели, тростей часто используют гибкие и прочные стебли каламуса и демоноропса, известных как «ротанговый тростник». Из древесины персиковой пальмы, бактриса большого (*Bactris major*), астрокариума южноамериканские индейцы изготавливают охотничьи и ритуальные ножи, стрелы, дротики. Шипы колючих пальм используют для нанесения татуировки.

Из твердого эндокарпия кокоса, сейшельской пальмы изготавливают домашнюю посуду, кухонную утварь, музыкальные инструменты, украшения, браслеты, пуговицы, гребни. Твердый эндосперм семян хифены вздутой, фителефаса крупноплодного — источник «растительной слоновой кости», идущей на изготовление украшений, игральные кости, шахматных фигур, пуговиц, игрушек, различных поделок.

Прочные волокна получают из стволов, листьев, околоплодника сахарной, кокосовой и винной пальм, пальмиры, нипы, рафий, фителефаса крупноплодного. Из них плетут канаты, веревки, сети, изготавливают грубую одежду, шляпы, циновки, ковры, щетки, корзины и другие хозяйственные принадлежности. Для изготовления плетеных изделий, веревок, зонтов используют также сегменты листьев финиковой, кокосовой и сейшельской пальм, нипы, пальмиры. Стебли ротангов применяют для изготовления веревочных лесниц, висячих мостов.

Бразильская восконосная пальма, или карнауба (*Copernicia prunifera*), — источник ценного растительного воска, который покрывает ее листья с обеих сторон. Воском покрыты также стволы цероксилон, обитающего на крутых, обрывистых склонах Анд тропиков Южной Америки.

Некоторые виды демоноропса (особенно демоноропс драконов (*Daemonorops draco*)) — источники темно-красной смолы («драконова кровь»), которая выделяется между чешуями плодов. Их применяют при изготовлении лаков. Семена бетелевой пальмы используются для окрашивания тканей.

Многие пальмы культивируются в парках и садах, в оранжереях и жилых помещениях как превосходные декоративно-лиственные растения. Стройные ряды королевской пальмы кубинской украшают бульвары и проспекты тропических городов. На бульварах и набережных субтропических городов выращивают наиболее холодостойкие виды. В странах СНГ пальмы естественно не произрастают, однако около 20 видов культивируются в открытом грунте как декоративные растения на Черноморском побережье Кавказа, Южном берегу Крыма, в Восточном Закавказье и Средней Азии: хамеропс приземистый, трахикарпус Форчуна, бутия головчатая (*Butia capitata*), многие виды финика. Особенно грандиозен финик канарский (*Phoenix canariensis*). Его ствол может достигать 12–20 м и нести пышную крону из 150–200 крупных распростертых перистых листьев. В оранжереях и жилых помещениях часто культивируют финики, хамедореи, кариоты, особенно хамедорею изящную (*Chamaedorea elegans*), кариоту нежную (*Caryota mitis*). Одними из самых популярных являются многие корифовые (*Coryphoideae*) — хамеропс, трахикарпус, сабаль, ливистона, Вашингтония, рапис, ликуала. Рапис высокий, или бамбуковая пальма (*Rhapis excelsa*), — излюбленное горшочное комнатное растение, образующее компактные пучки тонких тростниковидных невысоких стеблей.

Многие виды — украшение природных ландшафтов (корифа зонтоносная, королевская пальма кубинская). Пальмира, хифене дихотомическая украшают морские побережья Индии. Рощи кокосовой пальмы составляют характерную черту приморской растительности тропиков. Финиковую пальму называют «королевой пустыни». Благодаря ей стало возможным оазисное земледелие (в ее тени выращивают другие фруктовые культуры).

В некоторых странах местные пальмы – национальные символы. Кори́фа зонтоносная избрана национальной эмблемой Шри-Ланки. Королевская пальма кубинская украшает герб Кубы. Самая высокая пальма, достигающая 60 м, цероксилон андийский (*Ceroxylon andicola*) – национальная эмблема Колумбии. С древнейших времен пальмы прочно вошли в повседневную жизнь людей, их культуру, религиозные верования и священные обряды.

Крупное пантропическое семейство включает 235 родов и около 3400 видов. Подразделяется на 5 подсемейств: Каламовые (*Calamoideae*), Ниповые (*Nypoideae*), Корифовые (*Coryphoideae*), Цероксилловые (*Ceroxyloideae*) и Арековые (*Arecoideae*).

К подсемейству Каламовые относят рафию, лепидокариум, мауритию, салакку, метроксилон, каламус, демоноропс, цератолобус. Это прямостоячие или восходящие, часто покрытые шипами растения. Листья пальчатые, чаще перистые. Цветки обоеполые и раздельнополые, растения полигамные, однодомные или двудомные, с синкарпным гинецеем. Плоды 1–3-семянные, с тонким или толстым, мясистым или твердым мезокарпием, покрыты черепитчатыми чешуями.

Монотипное подсемейство Ниповые с одним родом Нипа. Мангровая пальма с дихотомически разветвленным подземным ползучим стеблем. Листья перистые. Цветки однополые, растения однодомные. Андроецй образован только тремя тычинками. Гинецей апокарпный, плодолистики крупные, асимметричные, со своеобразной васкулярной системой. Плоды с волокнистым мезокарпием.

К подсемейству Корифовые относят сабаль, тритринакс, тринакс, хелиокарпус, финик, хамеропс, трахикарпус, рапис, ливистону, ликуалу, ацелорафу, коперницию, сереноа, вашингтонию, нанноропс, кариоту, аренгу, валлихию, корифу, хифене, медемию, лодоицею, борассус. Растения разнообразного облика: от карликовых стелющихся до крупных веерных пальм с одиночными или многочисленными стволами. Листья пальчатые, редко цельные или перистые. Цветки одиночные или в завитках, обоеполые или раздельнополые, с апокарпным или синкарпным гинецеем. Часто имеются септальные нектарники, расположенные на перегородках синкарпного гинецея. Плоды обычно с мясистым мезокарпием.

Растения от небольших до высоких в составе подсемейства Цероксилловые: псевдофеникс, цероксилон, фителефас и др. Листья перистые или цельные. Цветки однополые (растения однодомные или двудомные) или редко обоеполые, с синкарпным гинецеем.

Самое крупное подсемейство пальм Арековые включает в свой состав роды Сократея, Веттиния, Гиофорба, Хамедорея, Роистонея, Атталей, Бутия, Кокос, Юбея, Сиагрус, Элейс, Бактрис, Геонома, Пинанга, Арека, Ховея, Гетероспата и др. Большое разнообразие по высоте: от крошечных

и небольших (часто обильных в подлеске низинных и горных лесов) до высоких. Листья перистые или цельные, опадают целиком, оставляя на гладком стволе лишь кольцевые рубцы. Соцветия располагаются в кроне или ниже, обычно с 1–2 (реже больше) кроющими листьями. Цветки раздельнополые (растения однодомные или двудомные) или редко обополые, с синкарпным, часто псевдомономерным гинецеом.

## **ПОДКЛАСС АЛИСМАТИДЫ (*ALISMATIDAE*)**

В подкласс входят преимущественно водные, околотовные и болотные пресноводные и морские травянистые растения. По признакам анатомо-морфологического строения представители алисматид являются весьма гетеробатмичными. Листорасположение обычно очередное, реже супротивное. Листья часто с влагалищным основанием. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Цветки обополые и однополые, актиноморфные и зигоморфные, одиночные и собранные в различные соцветия. Пыльцевые зерна обычно 3-клеточные. Гинецей апокарпный, реже паракарпный, синкарпный или псевдомономерный. Эндосперм глобиальный или, реже, нуклеарный. Плоды различных типов. Семена обычно без эндосперма. Для алисматид характерен ряд признаков, сближающих их с примитивными двудольными растениями (тип гинецея, наличие трахеид, черешчатые листья и др.).

Алисматиды – одна из наиболее архаичных групп однодольных растений, сильно специализированных в связи с водным образом жизни. Представители этого подкласса очень близки к предковым формам однодольных растений. Вместе с тем, по мнению А. Л. Тахтаджяна, они представляют собой скорее боковую слепую ветвь древних однодольных, а не их предковую группу.

## **ПОРЯДОК СУСАКОЦВЕТНЫЕ (*BUTOMALES*)**

Включает одно семейство Сусаковые (*Butomaceae*).

### **Семейство Сусаковые (*Butomaceae*)**

В составе семейства единственный представитель – сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*). Естественно произрастает в умеренных областях Евразии, натурализовался на северо-востоке Северной Америки. Встречается по всей территории Беларуси. Сусак зонтичный – довольно крупное (высотой до 1,5 м) многолетнее околотовное травянистое растение (рис. 27; см. вкл., табл. XX) с длинным и толстым горизонтальным моноподиаль-



Рис. 27. Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*):  
1 – общий вид; 2 – соцветие; 3 – цветок; 4 – плод

ным дорсовентральным корневищем. На его нижней стороне образуются многочисленные корни, а на верхней расположены листья. Стебель отсутствует. Корневище с рассеянными таниноносными клетками, содержащими проантоцианины.

Листья простые, сидячие, линейные, трехгранные, цельные и цельнокрайние, с расширенным влагалищным основанием, без прилистников. Жилкование параллельное. Устьица обычно паразитные. Листорасположение очередное, двухрядное. Сосуды только в корнях, с простыми перфорациями.

Цветки собраны в цимозные зонтиковидные соцветия из 3 завитков, у основания окружены оберткой из трех кроющих брактеев; актиноморфные, циклические, 3-членные, обоеполые. Околоцветник двойной, но чашелистики слабо отличаются от лепестков. Чашечка из 3 зеленоватых чашелистиков, свободная, остающаяся при плодах. Венчик 3-членный, раздельнолепестный, розоватый.



Тычинок 9 в двух кругах, наружный круг тычинок расщеплен. Тычиночные нити удлинённые, прямые, плоские, к верхушке суженные. Пыльники 4-гнездные, вскрываются продольно, латерально, к тычиночным нитям прикреплены основанием. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльцевые зёрна трехклеточные, однобороздные.

Гинецей апокарпный, чаще из 6 плодолистиков, в одном или двух плохо различимых кругах. Плодолистики примитивного строения – кондупликатные, не полностью замкнутые. На нижних боковых сторонах плодолистиков имеются септальные нектарники. Пестики с короткими стилодиями и низбегающими рыльцами. Близ основания они срстаются. Завязь верхняя. Плацентация примитивная – ламинальная. В каждой завязи семязачатки многочисленные. Они анатропные, с двумя интегументами, крассиуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм гелобиаальный.

Формула цветка:

сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*) –  $*K_3C_3A_{3 \times 2+3}G_{3+3}$ .

Цветки энтомофильные и опыляются мелкими перепончатокрылыми, мухами, жуками и другими насекомыми. Их привлекает обильный нектар, выделяемый нектарниками. Сахар содержится также в соке, выделяемом рыльцами. Самоопылению препятствует протероандрия.

Плоды – многолистовки. Семена многочисленные, мелкие, короткоцилиндрические, с продольными ребрами. Зародыш зрелого семени прямой, дифференцирован на органы, занимает весь объем семени, содержит крахмал. Зародыш окружен остатками эндосперма в виде тонкого слоя толстостенных облитерированных клеток. Основное число хромосом  $x = 8, 10-13$ .

Семена выпадают из листовок при раскачивании плодоносящих соцветий ветром. Попадая в воду, они довольно быстро тонут. Однако водные потоки распространяют их на небольшие расстояния.

Сусак легко размножается вегетативно пазушными почками корневища, которые после отделения от материнского растения могут переноситься водой на большие расстояния.

Хозяйственное значение невелико. Пищевое, лекарственное, кормовое, техническое (используется для плетения), декоративное. Богатые крахмалом толстые корневища сусака используют в пищу жареными, вареными и печеными. Из них получают крахмал, крупу и муку, по питательным свойствам близкую к ржаной, а по вкусу – к пшеничной. Из муки и крупы варят каши, используют как суррогат кофе при приготовлении кофейных напитков. Из его листьев можно делать маты, циновки и другие плетеные изделия. Семена и корневища в Западной Европе применяют в качестве народного лекарственного средства. Сусак выращивают для озеленения водоемов.

## ПОРЯДОК ЧАСТУХОЦВЕТНЫЕ (*ALISMATALES*)

Преимущественно многолетние, реже однолетние околотовные, болотные или водные травянистые растения. Характерны секреторные каналы схизогенного происхождения. Сосуды имеются только в корнях. Листья очередные, часто собраны в прикорневую розетку, у многих видов дифференцированы на черешок и листовую пластинку, часто с расширенным влагалищным основанием. Жилкование дуговое или параллельное. Цветки одиночные или собраны в различного типа соцветия, обоеполые или однополые, актиноморфные, циклические или гемициклические, 3-членные. Околоцветник часто двойной. Гинецей апокарпный, или плодолистики, образующие пестики, сростаются лишь у основания. Плацентация часто ламинальная. Плоды обычно многолистовки или многоорешки. Зародыш крупный, эндосперм обычно зеленый, гелобильный. Включает 2 семейства и около 100–110 видов. Представители порядка сочетают в своем строении как примитивные особенности, касающиеся преимущественно строения гинецея, так и признаки высокой специализации.

Согласно молекулярно-генетическим данным, порядок включает более 10 семейств, среди них такие, как Ароидные (*Araceae*), Рдестовые (*Potamogetonaceae*), Водокрасовые (*Hydrocharitaceae*), Тофельдиевые (*Tofieldiaceae*) и др.

### Семейство Частуховые (*Alismataceae*)

Представители семейства Частуховые (*Alismataceae*) распространены главным образом в умеренных, субтропических и тропических областях Северного полушария (особенно в Северной Америке). Наиболее широким, почти космополитным распространением характеризуются роды Стрелолист (*Sagittaria*) и Частуха (*Alisma*) (рис. 28, 29; см. вкл., табл. XX).

Многолетние или, реже, однолетние водно-болотные, укореняющиеся травянистые растения с листьями, часто дифференцированными на длинные черешки и различной формы листовые пластинки. Листья очередные, простые, цельные или расчлененные, цельнокрайние, без прилистников, часто с влагалищным основанием, обычно собраны в прикорневую розетку. Жилкование дуговидное или параллельное. Для некоторых, особенно прибрежно-водных представителей, характерна гетерофилия. Как и у других растений, вероятно, ведущим фактором, влияющим на формирование листьев различной формы и размеров, является освещенность. Устьица обычно парацитные, реже тетрацитные. В вегетативных органах надземных частей растений имеются схизогенные секреторные ходы,



Рис. 28. Частуха подорожниковая  
(*Alisma plantago-aquatica*):

1 – общий вид; 2 – цветок; 3 – плод; 4 – диаграмма цветка

выстланные эпителием. Хорошо развита аэренхима. Сосуды имеются лишь в корнях. Членики сосудов с простой или лестничной перфорацией.

Цветки актиноморфные, 3-членные, 4–5-круговые, с двойным околоцветником, редко безлепестные, гемициклические или циклические, обоеполые или, редко, однополые. Растения однодомные, двудомные или полигамные. Цветки обычно собраны в мутовчатые, обычно брактеозные соцветия – кистевидные или метелковидные. Чашелистиков 3, свободных, зеленых, остающихся при плодах. Венчик раздельнолепестный, из 3 опадающих лепестков.

Тычинок чаще 6–9 или больше (до 30), в 3-членных кругах или, реже, расположенных по спирали. Тычинки наружного круга часто расщепленные, а внутреннего – редуцированы; пыльники вскрываются продольно. Тапетум амебоидный. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльцевые зерна 3-клеточные. Пыльца 2–29-поровая.

Гинецей апокарпный, из 3, 6, 9 или большого количества свободных пестиков. Реже плодолистики срастаются у основания. Плодолистики расположены спирально или мутовчато; стилодий терминальный или

базальный, иногда гинобазический; в каждом пестике по 1 или, реже, по несколько семязачатков. Плацентация базальная, почти базальная или ламинально-дисперсная (если семязачатков много). Завязь верхняя.

Семязачатки анатропные или амфитропные, битегмальные, тenuityцелятные. Развитие женского гаметофита происходит по *Allium*-типу. Растения обычно энтомофильные. Плоды – многоорешки, реже многолистовки. Редко (у рода Кальдезия (*Caldesia*)) – костянки. Плоды и семена многих видов способны длительное время плавать на поверхности воды. Также в распространении плодов принимают участие водные и околководные животные. Семена с подковообразным зародышем, без эндосперма или с сильно редуцированным эндоспермом. Хромосомные числа варьируют от  $2n = 10$  до  $2n = 42$ . Основное число хромосом чаще  $x = 7-11$ .

Семейство насчитывает 12–13 родов и 80–100 видов. В Беларуси встречаются 3 рода и 6 видов. Наиболее распространены представители родов Частуха и Стрелолист.

Род Частуха насчитывает около 10 видов, распространенных преимущественно во внетропических странах Северного полушария, некоторые виды являются почти космополитными (что характерно для многих околководных растений, в распространении которых принимают участие птицы). В Беларуси 3 вида. Наиболее обычна частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*). Это довольно крупное растение (почти до 1 м высотой) с розеткой длинночерешковых листьев и пирамидально-метельчатым соцветием, боковые веточки которого расположены мутовками на главном цветоносе. Цветки мелкие, обоеполые, циклические. Околоцветник двойной. Чашелистиков и лепестков по 3, свободные. Тычинок 6, расположенных тремя парами (за счет расщепления трех тычинок наружного круга). Пестиков много, расположены по кругу кольцом. Завязь верхняя.

Формула цветка:

частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica*) –  $*K_3C_3A_{3 \times 2}G_{\infty}$ .

Плод – многоорешек. Растет частуха подорожниковая по берегам озер, рек, окраинам болот, заболоченным лугам. Многие представители этого рода формируют наземные и водные формы, отличающиеся по размерам, внешнему виду, форме листьев (гетерофиллия). У взрослых растений частухи подорожниковой воздушные листья формируются на глубине до 30 см, плавающие – 70 см, подводные – 150–200 см. Подводные и ювенильные листья – лентовидные. Частуха злаковидная (*Alisma gramineum*) – наиболее редкий представитель этого рода в Беларуси, включена в список растений, нуждающихся в профилактической охране. Этот вид чаще других образует подводную форму, развиваясь на мелководьях озер. Цветки у таких форм – клейстогамные.

Род Стрелолист включает около 20–30 околководных видов, распространенных преимущественно в Северной Америке и Евразии. У стрелоли-

ста обыкновенного, или стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia*) (см. рис. 29; см. вкл., табл. XX), широко распространенного и в Беларуси, цветки чаще всего раздельнополые, расположены обычно в трехчленных мутовках на оси кистевидного или кистевидно-метельчатого соцветия. В 1–2 нижних мутовках находятся пестичные цветки, в верхних – тычиночные. Околоцветник двойной. Чашечка из трех свободных зеленоватых чашелистиков, остающихся при плодах, лепестки также свободные, белые с розоватым основанием. Цветки гемициклические. Многочисленные тычинки в мужских цветках с фиолетовыми пыльниками. Многочисленные пестики в женских цветках расположены по спирали на выпуклом цветоложе.

Формула цветка:

стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*): мужской –  $\♂ * K_3 C_3 A_\infty G_0$ ; женский –  $\♀ * K_3 C_3 A_0 G_\infty$ .

Для стрелолиста характерна гетерофилия. При этом надводные листья стреловидные, длинночерешковые, плавающие – лопатчатые или ремневидные, а погруженные – лентовидные, нерасчлененные. Формирование листьев различных типов зависит от возраста и условий, в которых происходит их развитие. Так, у растений, произрастающих на большой



Рис. 29. Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*):

1 – общий вид; 2 – плод

глубине или на быстром течении, развиваются только подводные и плавающие листья (*f. natans*) или только подводные (*f. stratioides*, *f. vallisnerifolia*). Интересно, что растение зацветает только после образования надводных листьев. Плод — многоорешек, распадающийся при созревании на односемянные плодики. Надземная часть растения на зиму отмирает, перезимовывают клубни. С помощью столонов и формирующихся на них клубней, располагающихся на разной глубине, стрелолист активно размножается вегетативно. Стрелолист характеризуется широкой экологической амплитудой и относится к группе аэрогидрофитов, или гидрогигрофитов (воздушно-водных растений), которые могут развиваться как в водной среде, так и над поверхностью воды. Встречается стрелолист обыкновенный чаще всего по берегам и мелководьям рек, озер, прудов, водохранилищ с медленно текущей и стоячей водой на глубине до 1,5 м.

Кальдезия белозоролистная (*Caldesia parnassifolia*) в последний раз была собрана на территории республики в 1892 г. и включена в список растений, вероятно, исчезнувших с территории Беларуси. Еще один вид и род — Бальделлия лютиковидная (*Baldellia ranunculoides*) — для флоры Беларуси указывался ошибочно.

Частуховые довольно редко образуют чистые заросли. Однако в благоприятных условиях они могут выступать как временные или сезонные доминанты и содоминанты в водных растительных сообществах. В этом случае они имеют также важное фитомелиоративное (противоэрозионное) значение. Развиваясь в большом количестве при зарастании канав и прудов, оказывают отрицательное воздействие, способствуя их заилению. Некоторые представители семейства являются биологическими индикаторами условий их произрастания. Так, например, стрелолист обыкновенный и частуха подорожниковая являются индикаторами эвтрофных пресноводных водоемов с аллювиальными отложениями и часто илистым дном. Таким образом, эти и другие виды могут быть использованы при оценке качества воды в экологических и санитарно-гидробиологических исследованиях. Как и многие другие водные растения, частуховые характеризуются высокой степенью поглощения растворенных в воде веществ и используются для очистки загрязненных вод. Представители рода Стрелолист выращиваются в странах Южной и Восточной Азии в пищевых и кормовых целях. Утолщенные клубни питательны, богаты крахмалистыми веществами и могут быть использованы в пищу как овощное растение, а также на корм скоту. Клубни стрелолиста обыкновенного, содержащего до 55 % крахмала, могут быть использованы в пищу после термической обработки и по вкусу, в зависимости от способа приготовления, напоминают орехи, каштаны или картофель. Высушенные и измельченные клубни используются также в качестве добавки к муке, для выпечки хлеба, приготовления желе, кремов, киселей, полу-

чения крахмала. Частуховые входят в пищевой рацион многих водных и околоводных животных (моллюсков, насекомых, рыб, водоплавающих птиц, млекопитающих). Некоторые виды с этой целью даже рекомендуют выращивать в качестве кормовых растений в озерах и прудах охотничье-промысловых хозяйств. Частуховые используются в научной и народной медицине при кожных и желудочно-кишечных заболеваниях, опухолях, как диуретическое, вяжущее и ранозаживляющее средство. Все более популярными становятся декоративные представители семейства, выращиваемые для озеленения водоемов, создания палюдариев — декоративных и модельных участков болотных экосистем, для украшения бассейнов, прудов и других парковых и садовых водоемов. С этой целью могут выращиваться виды родов Частуха (*Alisma*), Стрелолист (*Sagittaria*), Лурониум (*Luronium*), Бальделия (*Baldellia*) и др. Многие тропические представители семейства являются популярными и широко распространенными аквариумными растениями. Наиболее часто выращиваются эхинодорус амазонский, или амазонка (*Echinodorus amazonicus*), эхинодорус Блезера, или тысячелистник (*E. bleheri*), эхинодорус промежуточный, или карликовая амазонка (*E. intermedius*), стрелолист широколистный (*Sagittaria platyphylla*) и стрелолист шиловидный (*S. subulata*).

## ПОРЯДОК ВОДОКРАСОЦВЕТНЫЕ (HYDROCHARITALES)

К порядку относятся преимущественно многолетние полностью или частично погруженные в воду морские и пресноводные травянистые растения. Листья простые, цельные, очередные, супротивные или мутовчатые. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Цветки в цимозных соцветиях или одиночные, снабженные покрывалом, однополые или, реже, обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные, обычно 3-членные. Околоцветник обычно двойной (редко совсем отсутствует). Чашечка и венчик обычно из 3 свободных чашелистиков и лепестков. Тычинок 2—3 и более. Гинецей ценокарпный, из различного числа сростшихся плодолистиков, но обычно их 3—6. Завязь нижняя. Плоды, как правило, ягодообразные.

В порядок Водокрасоцветные входят 3 семейства и около 110—130 видов. Наиболее крупным и широко распространенным является семейство Водокрасовые (*Hydrocharitaceae*). Два других семейства Талассиевые (*Thalassiaceae*) и Галофиловые (*Halophilaceae*) включают лишь по 1 роду и от 2 до 9 видов.

Порядок Водокрасоцветные, вероятно, имеет общее происхождение с порядком Сусакоцветные (*Butomales*). По сравнению с частухоцветными (*Alismales*) представители порядка значительно более специализированы.

## Семейство Водокрасовые (*Hydrocharitaceae*)

Семейство Водокрасовые (самое крупное в порядке) включает 15–18 родов и около 100 видов преимущественно пресноводных травянистых растений, широко распространенных, но чаще встречающихся в тропических и субтропических регионах. Некоторые синантропные виды характеризуются почти космополитным распространением. Представители семейства — целиком или частично погруженные в воду чаще многолетние растения, свободноплавающие или укореняющиеся в субстрате. По внешнему облику водокрасовые очень разнообразны и при поверхностном исследовании легко могут быть отнесены к различным семействам.

Листья голые, простые, цельные, прикорневые или стеблевые, очередные, супротивные или мутовчатые, сидячие или черешчатые, часто с интравагинальными чешуями и гидропотами. Характерна гетерофиллия, имеются воздушные, плавающие на поверхности и погруженные в воду листья (у разных родов различные варианты и их комбинации). У некоторых представителей (например, у водокраса обыкновенного) листья дифференцированы на черешок и пластинку. Листья различные по форме и размерам, с перистым, дуговидным или параллельным жилкованием (иногда жилка одна), цельнокрайние или зубчатые (у некоторых видов валлиснерии (*Vallisneria*), энгалюса (*Enhalus*)) или остропильчатые, как у телореза (*Stratiotes*) и оттели (*Ottelia*). Устьица имеются (парацитные) или отсутствуют. Особенностью листьев водокрасовых является длительно функционирующая базальная меристема, посредством которой они способны к длительному нарастанию в длину. Сосуды отсутствуют во всех частях растений.

Цветки довольно крупные (водокрас, телорез) или мелкие и невзрачные (элодея), одиночные или собранные в цимозные зонтиковидные соцветия, снабженные покрывалом, состоящим обычно из 2 (реже одного) сросшихся супротивных прицветников, однополые (растения двудомные), реже обоеполые (оттелия, бликса), актиноморфные или слегка зигоморфные (валлиснерия), обычно 3-членные и циклические. В однополых цветках иногда имеются редуцированные элементы цветков противоположного пола.

Околоцветник обычно двойной, элементов 6, редко 3 или 2, обычно свободных, в двух кругах. Иногда имеется цветочная трубка (гипантий). Чашелистиков 3 (редко 2), они свободные, обычно зеленые и створчатые. Венчик свободнолепестный из 3 лепестков. Лепестки черепитчатые или свернутые. У некоторых представителей околоцветник редуцирован или отсутствует.

Тычинки многочисленные (до 100) или редуцированы до 2–3, расположены обычно в 3-членных кругах. При этом часто происходит расще-



пление тычинок наружного круга. Самые внутренние или самые наружные тычинки иногда стерильные, представлены стаминодиями или в виде нектарников. Пыльники обычно экстрорзные, их вскрывание происходит короткой продольной щелью. Тапетум амебоидный. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльца обычно безапертурная. Пыльцевые зерна 2–3-клеточные.

Гинецей из (2) 3–6 (до 15–20) плодолистиков, обычно паракарпный, со стилодиями, сросшимися в столбик. Завязь нижняя. Паракарпий примитивного типа (завязь с неполными перегородками, на которых ламинально-латерально расположены семязачатки). Семязачатки многочисленные, от атропных до анатропных, прямые или висячие, битегмальные, красинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм гелобиаальный. Опыление происходит над водой или на поверхности воды. У более примитивных по строению цветка представителей семейства (виды телореза, водокраса (*Hydrocharis*), лимнобиума (*Limnobium*) и др.) цветки довольно крупные, ярко окрашены, энтомофильные. Другая группа водокрасовых имеет способ опыления переходный к гидрофилии, когда опыление происходит с помощью ветра, волн или водных течений на поверхности воды. При этом женские и мужские цветки выносятся за счет роста цветоножек на поверхность воды или мужские цветки в фазе бутонов отрываются от материнского растения, вскрываются и плавают на поверхности воды, высыпая пыльцу. Такой способ опыления характерен для видов родов Элодея (*Elodea*), Валлиснерия (*Vallisneria*), Гидрилла (*Hydrilla*), Энгальс (*Enhalus*), Майдения (*Maidenia*) и др.

Плоды сухие или сочные, вскрывающиеся или невскрывающиеся (сгнивающие), коробочковидные или ягодообразные, остающиеся под водой. Семена с прямым зародышем. Распространение семян и плодов происходит преимущественно гидрохорно (с помощью водных течений). У некоторых видов отмечена экзозоохория (бликса колючесемянная (*Blyxa echinosperma*)). При этом семена имеют шипообразные выросты, с помощью которых они могут прикрепляться к телу околводных птиц или млекопитающих и распространяться. В целом семенное размножение у большинства видов водокрасовых ослаблено. Это обусловлено водным образом жизни и двудомностью многих представителей. Причем у двудомных растений особи различного пола распространены очень неравномерно как в различных популяциях, так и в разных частях ареала. Так, долгое время элодея канадская в Европе была представлена исключительно женскими особями. В северной части ареала (например, в Великобритании) в популяциях телореза почти или полностью отсутствуют мужские растения. В Канаде соотношение женских и мужских особей у водокраса обыкновенного в различных популяциях варьирует от 1 : 8,5 до 1 : 100 и более. Другими факторами, ограничивающими генеративное размноже-

ние, являются ограниченное число специализированных опылителей, низкая семенная продуктивность и жизнеспособность семян. В связи с этим большинство водокрасовых размножается преимущественно вегетативно, с помощью фрагментов ветвящихся и легко разделяющихся побегов или корневищ, столонов с развивающимися на их концах молодыми растениями, а также особых зимующих почек (турионов, или гибернакул).

Различные представители семейства характеризуются разными типами фотосинтеза. Помимо обычного  $C_3$ -типа отмечены также виды, имеющие  $C_4$ -тип фотосинтеза и САМ-метаболизм. Число хромосом варьирует от  $2n = 14$  до  $2n = 100$ . Основное число хромосом  $x = 7-12$ .

В Беларуси встречаются 4 рода и 5 видов водокрасовых. Одним из наиболее распространенных во флоре республики является представитель монотипного рода телорез обыкновенный (*Stratiotes aloides*) (рис. 30; см. вкл., табл. XXI). Это полностью погруженный неукореняющийся гидрофит с

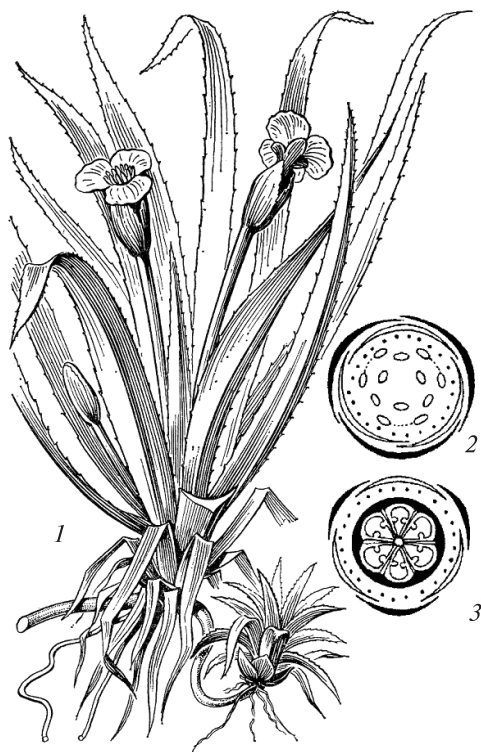


Рис. 30. Телорез обыкновенный (*Stratiotes aloides*):

1 – общий вид; 2 – диаграмма мужского цветка; 3 – диаграмма женского цветка

укороченным стеблем, листья собраны в прикорневые розетки, сидячие, до 40 см длиной и 3 см шириной, по краю с колючими зубчиками. Ко времени цветения побеги всплывают на поверхность воды, а после цветения снова погружаются под воду. Цветки актиноморфные, циклические, однополые (растения двудомные). Очень редко встречаются растения и с обоеполыми цветками. Околоцветник двойной, 3-членный. Мужские цветки обычно с 12 тычинками и 15–30 стаминодиями. Наружный круг тычинок расщеплен. Пестичные цветки с одним пестиком, состоящим из 6 плодолистиков. Гинецей паракарпный.

Примеры формул цветков:

телорез обыкновенный (*Stratiotes aloides*): мужской –  $\text{♂} * \text{K}_3 \text{C}_3 \text{A}_{3 \times 2 + 3} \text{G}_0$ ;  
женский –  $\text{♀} * \text{K}_3 \text{C}_3 \text{A}_0 \text{G}_{\overline{(3+3)}}$ .

Плод ягодообразный. Размножается преимущественно вегетативно, за счет почек, формирующихся на концах столонов. Быстро разрастаясь, телорез часто полностью занимает поверхность прогреваемых замкнутых стоячих или малопроточных водоемов, иногда располагаясь в нескольких ярусах. Это одно из самых высокоурожайных и ценных в кормовом отношении водных растений. Выход биомассы до 6 кг/м<sup>2</sup>, в некоторых местах урожайность достигает 15–20 кг/м<sup>2</sup>. Животными хорошо поедается как в свежем виде, так и в сене, силосе, а также в виде травяной муки. По содержанию протеина, витаминов и минеральных веществ в свежем виде превосходит некоторые традиционные культуры (турнепс, кормовую морковь и др.). По своему составу сено из телореза значительно богаче, чем сено из клевера, а кормовая мука превосходит травяную с луговых сенокосов. Ценным достоинством этого вида является его способность к зимней вегетации и устойчивость к низким значениям pH, что делает его ценным объектом культивирования.

Род Водокрас (*Hydrocharis*), насчитывает от 4 до 6 видов свободно-плавающих водных растений. Во флоре Беларуси широко распространен один вид – Водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*) (рис. 31; см. вкл., табл. XXI). Это розеточное растение с округло-почковидными, черешчатыми, цельнокрайними листьями, плавающими на поверхности воды.

По строению цветков водокрас сходен с телорезом. Андроец в тычиночных цветках обычно 9-членный. Внутренний круг тычинок обычно редуцирован и представлен стаминодиями. В пестичных цветках 6 плодолистиков. Имеются стаминодии, расположенные в 2 круга. Гинецей паракарпный. Завязь нижняя. После опыления цветоножка изгибается и цветок быстро (иногда в течение дня) погружается в толщу воды.

Примеры формул цветков:

водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*): мужской –  $\text{♂} * \text{K}_3 \text{C}_3 \text{A}_{3 \times 2 + 3} \text{G}_0$ ; женский –  $\text{♀} * \text{K}_3 \text{C}_3 \text{A}_0 \text{G}_{\overline{(3+3)}}$ .

В естественных условиях водокрас цветет крайне нерегулярно (основными факторами, влияющими на этот процесс, являются фотопериод и

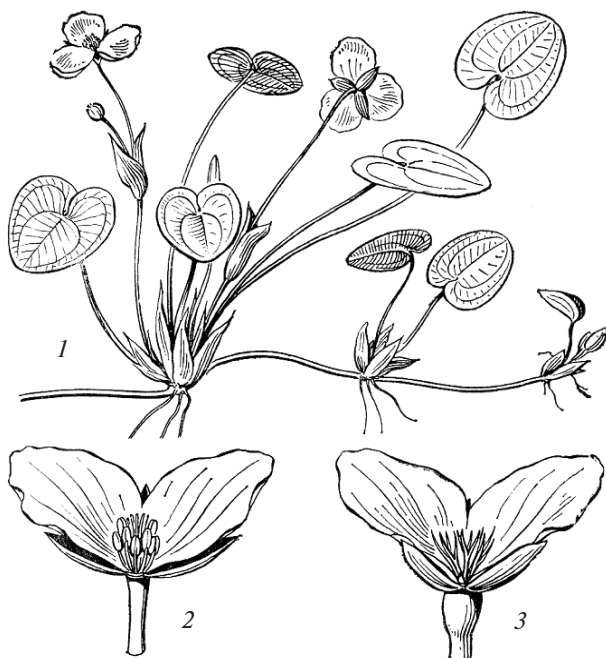


Рис. 31. Водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae*):

1 — общий вид; 2 — продольный разрез мужского цветка;

3 — продольный разрез женского цветка

температура). Размножается преимущественно вегетативно, с помощью сезонно-диморфных почек, образующихся на столонах. Весной и летом почки около 5 мм длиной. Из них образуются розеточные побеги с плавающими на поверхности воды листовыми пластинками. Зимующие почки (турионы) — более крупные, до 1 см длиной, после отмирания столонов и материнских растений опускаются на дно и переживают зиму. Из них на следующий год в начале лета развиваются новые растения. Водокрас довольно декоративное растение, что послужило основанием для его русского, а также латинского названия, которое происходит от греческих слов «*hydor*» (вода) и «*charia*» (украшение).

Наиболее известным видом водокрасовых, без сомнения, является Элодея канадская (*Elodea canadensis*) (рис. 32; см. вкл., табл. XXI). Род Элодея насчитывает около 10 видов, распространенных в странах Южной и Северной Америки, некоторые из них широко распространились за пределы своих природных ареалов и встречаются в Европе, Азии, Африке и Австралии. Элодея канадская — один из самых известных и наиболее агрессивных



Рис. 32. Элодея канадская (*Elodea canadensis*):  
 1 – общий вид цветущего растения; 2 – зимующая почка;  
 3 – мужской цветок с покрывалом; 4 – женский цветок

заносных видов, часто называемый «водной заразой» или «водяной чумой». В отличие от большинства других инвазионных видов растений его расселение в Европе достаточно хорошо документировано. Проникнув в 30-е гг. XIX в. (первое указание относится к 1836 г.) на острова Великобритании (как предполагается, со строевым лесом), элодея к настоящему времени распространилась по всей Европе, а также в Африке, Азии и Австралии. В умеренных широтах Евразии восточная граница ее вторичного ареала проходит по Западной Сибири. В Восточной Сибири распространение элодеи носит очаговый характер. В Беларуси элодея канадская известна с 1901 г., где этот вид впервые был собран в окрестностях г. Мозыря. Сейчас это обычное растение для всей территории республики. Во многие места первичного заноса элодеи проникла при акклиматизации рыб или с помощью аквариумистов. Последующее распространение произошло в основном уже без всякого содействия со стороны человека.

Элодея канадская представляет собой очень яркий пример агрессивного поведения вида-вселенца с выраженными эдификаторными свой-

ствами в новых местах обитания. Ее широкое распространение зачастую сопровождается крайне негативными для приемных водоемов последствиями: происходят структурные перестройки биоценозов, снижается общая и рыбная продуктивность, отмечаются даже случаи нарушения судоходства. Расселение элодеи, ее численность и обилие определяются комплексом факторов (наличие мягких грунтов, температура, прозрачность воды и др.). Цветение наблюдается только в хорошо прогреваемых, защищенных от ветра местообитаниях. Цветки однополые (растения двудомные), одиночные, мелкие, на длинных цветоножках. Околоцветник двойной, 3-членный. Гинецей из 3 плодолистиков. В пестичных цветках имеются также 3 стаминодия. В Беларуси и в большинстве европейских стран отмечены только женские растения, не образующие семян. Элодея интенсивно размножается вегетативно: боковыми побегами, фрагментами стебля, турионами. Максимальное развитие растение получает в проточных и замкнутых водоемах глубиной до 1,5 м с илистыми донными отложениями.

Элодея канадская – ценное кормовое растение (особенно для птиц), биомасса которого является самой высокой по сравнению с биомассой других погруженных и плавающих водных видов растений. В год посадки урожай фитомассы может составлять до 10 т/га. Рост растений продолжается и в зимнее время. Элодея характеризуется высоким содержанием минеральных элементов (железа, магния, кобальта, меди, марганца и других), которое в 2–3 раза превышает их содержание в клевере. Элодея содержит большое количество незаменимых аминокислот – аргинина, гистидина, лизина. Высокое содержание белка, крахмала, клетчатки позволяет использовать это растение в кормопроизводстве. Заросли элодеи являются хорошим местом для нереста и нагула молоди рыб, она используется также как удобрение, для получения сапропеля, снижает количество взвешенных частиц и бактерий в воде. В то же время густые заросли могут приводить к дефициту кислорода, оказывают значительное влияние на динамику содержания углекислого газа, pH среды, скорость течения воды, процессы декальцификации воды. Наиболее эффективным способом регулирования зарослей элодеи является зимнее и летнее осушение водоемов.

Любопытно, что спустя 100 лет после обнаружения элодеи канадской в Беларуси в 2001 г. был найден еще один заносный вид этого рода – Элодея Нутталла (*Elodea nuttallii*). Как и во многих странах Европы, этот вид, произрастая совместно с элодеей канадской, нередко вытесняет ее из различных водоемов и водотоков.

Наиболее редким видом семейства в Беларуси является Гидрилла мутноватая (*Hydrilla verticillata*), которая занесена в Красную книгу Беларуси и встречается исключительно в северной части республики – в Поозерье. Этот вид также размножается почти исключительно вегетативно и

характеризуется очень широким общим распространением (встречается в Евразии, Африке и Австралии). Интересно, что в некоторых странах (например, в США) гидрилла является злостным инвазионным видом, на борьбу с которым ежегодно тратятся миллионы долларов.

В качестве заносного вида в Беларуси может встретиться представитель рода Эгерия (*Egeria*) – Эгерия густая (*Egeria densa*), близкого к родам Элодея и Гидрилла. Этот южноамериканский вид является популярным аквариумным и оранжерейным растением и уже достаточно давно натурализовался в Северной Америке, Африке, Австралии, многих западноевропейских странах, а также в России, Украине и Польше. Обитатель теплых водоемов, в северных широтах этот вид встречается обычно в водоемах – охладителях промышленных предприятий, в которых вода даже в зимнее время не замерзает и остается теплой. В сходных местообитаниях в Беларуси может также встретиться и валлиснерия спиральная (*Vallisneria spiralis*).

Многие водокрасовые имеют довольно важное практическое значение. Как было указано выше, для многих представителей характерно активное вегетативное размножение, при этом некоторые виды (например, элодеи или телореза) могут образовать чистые и даже многоярусные заросли, формируя значительную фитомассу. Монодоминантные сообщества водокрасовых при обильном разрастании угнетают представителей других плавающих гидрофитов, способствуют образованию сплавин, зарастанию и обмелению заток и водоемов, затрудняют судоходство, лов рыбы и препятствуют обычному течению воды. Они могут быть использованы как зеленое удобрение для полей и огородов. Как уже говорилось, довольно велико значение водокрасовых как кормовых растений – для откорма крупного рогатого скота, свиней, водоплавающих птиц, кур. Также они являются ценными кормовыми растениями для подкормки бобров, ондатр, нутрий и других околоводных животных. С этой целью их даже специально культивируют в охотничьих и рыбных хозяйствах. Молодые листья валлиснерии могут использоваться в пищу человеком. Некоторые виды водокрасовых являются удобными индикаторами состояния водных объектов: эвтрофных водоемов, богатых органическими веществами (водокрас обыкновенный), соединениями кальция и калия (элодея канадская), заболачивающихся водоемов (телорез). Водокрас обыкновенный, элодея канадская, телорез и некоторые другие обладают способностью накапливать радиоизотопы. С этой целью их можно использовать в качестве биофильтров. Элодея пригодна для очистки фенолсодержащих сточных вод. Некоторые водокрасовые применяются в качестве удобных экспериментальных объектов при изучении различных физиологических реакций. Например, элодея или валлиснерия часто используются для наблюдения движения цитоплазмы (циклоза) в клетках листьев.

Представители семейства имеют лекарственное значение. Листья водокраса используются в качестве противовоспалительного и седатив-

ного средства, элодея проявляет бактерицидные свойства в отношении сапрофитных бактерий.

К водокрасовым относятся многие популярные аквариумные растения — лагаросифон моховидный (*Lagarosiphon muscoides*), валлиснерия спиральная и скрученнолистная (*Vallisneria spiralis*), элодея канадская, эгерия густая, бликса колючесемянная, оттелия частуховидная (*Ottelia alismoides*), лимнобиум побегоносный (*Limnobium stoloniferum*) и др. В открытых водоемах выращиваются телорез и водокрас обыкновенный.

Согласно молекулярно-генетическим исследованиям к водокрасовым в последнее время относят также семейство Наядовые (*Najadaceae*).

Роды Талассия (*Thalassia*) и Галофила (*Halophila*), представленные морскими травами, иногда рассматривают в составе водокрасовых, но в последнее время их часто выделяют в самостоятельные семейства.

## ПОРЯДОК РДЕСТОЦВЕТНЫЕ (*POTAMOGETONALES*)

Представлен преимущественно многолетними водными травянистыми растениями, укореняющимися в субстрате. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Листья очередные, реже мутовчатые, погруженные или у некоторых представителей погруженные и плавающие на поверхности воды. Цветки мелкие, обоеполые, актиноморфные, 2-, 3-, чаще 4-членные, собраны в колосовидные, эбрактеозные (без прицветников) соцветия. Околоцветник простой, из 4 свободных, мелких, чешуевидных листочков или отсутствует. Тычинок 4 или 2, противостоящих листочкам околоцветника. Гинецей чаще из 4 пестиков, свободных или сросшихся у основания. Завязь верхняя. Плоды чаще орешки или костянки. Включает 2 семейства и около 100 видов.

### Семейство Рдестовые (*Potamogetonaceae*)

Семейство Рдестовые (*Potamogetonaceae*) включает 2–3 очень близких рода и около 100 полиморфных видов, широко распространенных в пресных или слабосоленых водоемах и водотоках обоих полушарий (рис. 33; см. вкл., табл. XXI). Согласно классификации водных растений, рдестовые относят к группе укореняющихся настоящих водных растений-гидрофитов, постоянно растущих в воде. Некоторые виды рдестовых могут развиваться также при пересыхании водоемов, образуя особые, низкорослые наземные формы, обычно вегетирующие непродолжительное время.

Рдестовые — это преимущественно многолетние (иногда малолетние или однолетние) травы с ползучими симподиальными корневищами, столонами и длинными облиственными стеблями.





Рис. 33. Рдестовые:  
*рдест блестящий (Potamogeton lucens)*:  
 1 – общий вид; 2 – плод; 3 – диаграмма цветка;  
*рдест пронзеннолистный (Potamogeton perfoliatus)*:  
 4 – общий вид; 5 – цветок; 6 – плод

Листья простые, цельные, обычно цельнокрайние, очередные или, редко, супротивные, погруженные или, реже, плавающие на поверхности воды, сидячие или черешчатые, у основания часто с трубчатым влагалищем и пазушными прилистниками (довольно редкий тип прилистников у цветковых растений). Листья обычно линейные, продолговатые или эллиптические с дуговидным или параллельным жилкованием. Для некоторых видов характерна гетерофиллия. При этом плавающие на поверхности воды верхние листья значительно отличаются от нижних, подводных, некоторые из которых могут быть превращены в филлодии. Значительное влияние на размер и форму листьев оказывают условия обитания (уровень воды, проточность и т. п.). Устьица парацитные, часто имеются лишь на верхних листьях. Сосуды есть только в корнях, примитивного типа с лестничными перфорациями. Проводящие пучки коллатеральные, закрытые.

Цветки мелкие, циклические, обоеполые, актиноморфные, 4-членные, обычно 3-круговые, в пазушных или терминальных колосовидных соцветиях, без прицветников, обычно возвышающихся над поверхностью воды. Околоцветник простой, состоит из 4 свободных коротконоготковых листочков (некоторые исследователи считают их выростами связников тычинок, в этом случае цветки считаются голыми). Завязь верхняя.

Тычинок 4, они противостоят листочками околоцветника и прикреплены к их ноготам, расположены в 1 или 2 круга. Пыльники почти сидячие, экстрорзные. Тапетум амебодный. Микроспорогенез сукцессивный. Оболочка пыльцы безапертурная, экзина тонкая, сетчатая. Пыльцевые зерна 3-клеточные.

Гинецей апокарпный, обычно состоит из 4 свободных пестиков, чередующихся с тычинками, рыльца терминальные, на стилодиях или сидячие. Каждый плодолистик с 1 висячим семязачатком, прикрепленным к брюшному шву плодолистика (плацентация краевая). Семязачатки до оплодотворения ортотропные, после оплодотворения амфитропные, битегмальные, красинуцеллатные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Полярные ядра сливаются перед оплодотворением. Опыление у рдестовых обычно анемофильное, реже гидрофильное (при этом перенос пыльцы на рыльца пестиков происходит на поверхности воды). Семена без эндосперма.

Формула цветка:

рдест блестящий (*Potamogeton lucens*):  $*P_4A_4G_4$ .

Плод из 4 или меньшего числа (некоторые часто не вызревают) орешков или костянок. Плоды распространяются гидрохорно или зоохорно (с помощью водных и околводных животных). Для плодов некоторых видов установлено положительное влияние механического воздействия и пищеварительного сока животных, повышающих их всхожесть.  $2n = 26, 28, 30, 42, 52, 66, 78$ , около 88 ( $x = 13-15$ ).

Как и у многих других водных растений, большое значение имеет вегетативное размножение с помощью участков плавающих побегов, корневищ, турионов, столонов и клубней, формирующихся на них.

Монотипный род Гренландия (*Groenlandia*) распространен в Евразии и Северной Африке, отличается супротивными или мутовчатыми, погруженными листьями без влагалищ, немногочетковым соцветием при плодах, отгибающихся книзу. Гренландия — однолетнее растение. Основное видовое разнообразие семейства принадлежит к субкосмополитному роду Рдест (*Potamogeton*). Из этого рода иногда в качестве самостоятельного выделяют род Штукения (*Stuckenia*), причем обоснованность этого подтверждается и молекулярными данными. Для рода Штукения характерны листья с длинным влагалищем, плотно охватывающим стебель, прерванные соцветия с расставленными малоцветковыми мутовками, цветение обычно происходит на поверхности воды.

Полиморфизм многих видов рдестовых связан с условиями их обитания и способностью произрастать в водоемах и водотоках различного типа (разной освещенности, глубины, проточности и т. д.), где они могут образовывать несколько форм. Многие виды рдестов легко скрещиваются между собой (особенно в условиях высокой антропогенной нагрузки), образуя как стерильные, так и вполне плодовые гибриды.

В Беларуси встречается около 20 видов рдестов. Редкими, недостаточно изученными видами, нуждающимися в профилактической охране, являются рдест волосовидный (*Potamogeton trichoides*) и рдест узловатый (*P. nodosus*).

Некоторые виды рдестовых имеют важное практическое значение. Так, виды рдестов иногда являются доминантами и содоминантами водных растительных сообществ, где их проективное покрытие может достигать 60–80 % и более. Развиваясь в больших количествах, они играют важную роль в организации и функционировании водных экосистем. Значительное их развитие иногда препятствует судоходству и лову рыбы, оказывает влияние на скорость течения воды в мелиоративных системах и искусственных водотоках, препятствует развитию в их зарослях других видов водных растений, при заполнении всей толщи воды мелких водоемов может привести к гибели молоди рыб.

Клубни некоторых видов (рдест плавающий (*Potamogeton natans*), курчавый (*P. crispus*)), содержащие большое количество крахмала, можно употреблять в пищу в сыром и печеном виде. Побеги, клубни и плоды рдестовых характеризуются высокими кормовыми качествами и являются важным компонентом рациона водных и околоводных животных (рыб, млекопитающих и птиц). Ценными кормовыми растениями для откорма свиней, подкормки бобров, ондатр, нутрий и других околоводных животных считаются рдесты плавающий, курчавый, сжатый (*Potamogeton compressus*), пронзеннолистный (*P. perfoliatus*) и др. С этой целью они иногда даже специально культивируются в охотничьих и рыбоводческих хозяйствах. Кроме того, заросли рдестовых служат местом нереста и нагула молоди рыб. Побеги некоторых видов могут быть использованы для изготовления мочалок.

Различные виды рдестов характеризуются разными экологическими требованиями к среде обитания (физико-химическим особенностям грунта и воды, режиму освещения, прогреваемости, содержанию кислорода и др.) и поэтому применяются в качестве биологических индикаторов экологического состояния водоемов. Так, например, индикатором эвтрофикации водоемов является наличие в них рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus*), нитевидного (*P. filiformis*), курчавого, сжатого и некоторых других. Узкая экологическая амплитуда некоторых видов рдестов позволяет использовать их в качестве характерных и диагностических видов при выделении некоторых растительных сообществ.

Высокая сорбирующая способность и накопление большого количества биогенных веществ может быть направлена на борьбу с процессами антропогенного эвтрофирования и загрязнения водоемов, их очистку от опасных органических соединений. Сходным образом эта группа растений способна служить биофильтрами для избирательного поглощения из водных растворов тяжелых металлов, радиоизотопов и микроэлементов. Благодаря значительному накоплению в тканях карбоната кальция ( $\text{CaCO}_3$ ) некоторые рдесты могут применяться в качестве сидератных растений – зеленого удобрения в сельском хозяйстве. Некоторые виды рдестовых являются декоративными и могут быть использованы при культивировании в аквариумах или водоемах садово-парковых комплексов. Возможность использования

рдестовых в качестве лекарственных растений изучена еще недостаточно. Известно, что некоторые виды используются при дерматозах, абсцессах, при лечении желудочно-кишечных заболеваний. Экстракты листьев и стеблей проявляют антибактериальную и антифунгальную активность.

Рдестовые представляют собой сильно специализированную группу гидрофильных растений. По многим признакам строения и образу жизни они близки к семействам *Взморниковые (Zosteraceae)*, *Цимодоцеевые (Cymodoceaceae)*, *Цанникеллиевые (Zannichelliaceae)*, *Наядовые (Najadaceae)*, *Руппиевые (Ruppiceae)*, некоторые из которых включали ранее и включают в настоящее время состав рдестовых. Наиболее обоснованным, по данным молекулярно-генетических исследований, это представляется в отношении семейства *Цанникеллиевые*.

## **ПОДКЛАСС ТРИУРИДИДЫ (*TRIURIDIDAE*)**

Подкласс включает 1 или 2 очень небольших порядка сильно специализированных, микотрофных травянистых растений, распространенных в тропических регионах Америки, Африки и Азии. Проводящая система развита слабо. Сосуды с лестничными перфорациями, обычно имеются лишь в корнях. Листья редуцированы до чешуй, листорасположение спиральное. Цветки мелкие, обоеполые или однополые, актиноморфные, обычно 3-членные. Околоцветник простой. Гинецей апокарпный. Эндосперм нуклеарный. Завязь верхняя. Плоды – многолистовки или многоорешки. Семена с мелким недифференцированным зародышем и обильным эндоспермом.

Для триуририд характерны многие примитивные особенности строения. Ранее одними исследователями они сближались с различными порядками подкласса *Алисматиды*, а другими – с порядками подкласса *Лилииды*, так как имеют общие признаки строения с обоими подклассами. По мнению А. Л. Тахтаджяна, триуририды имеют общее происхождение с лилиидами.

## **ПОРЯДОК ТРИУРИСОЦВЕТНЫЕ (*TRIURIDALES*)**

Порядок включает одно семейство, характеристика которого представлена ниже.

### **Семейство Триурисовые (*Triuridaceae*)**

Небольшое семейство Триурисовых насчитывает 7–9 родов и около 65–80 видов, распространенных в тропических и субтропических регионах

Центральной и Южной Америки, Западной Африки, Австралии и Азии. Это небольшие (обычно до 20 см высотой), лишенные хлорофилла микотрофные корневищные травы, растущие на гниющих стволах деревьев или на богатой перегноем почве дождевых лесов. Стебли простые, тонкие, обычно бледноватые или розовато окрашенные. Корни образуют микоризу. В периферических слоях паренхимных клеток корня содержатся многочисленные гифы грибов. Проводящая система очень сильно редуцирована, с проводящими пучками, расположенными в один круг. Сосуды часто отсутствуют или имеются лишь в корнях, с лестничными утолщениями.

Листья редуцированы до немногочисленных чешуй, простые, цельные, с одной жилкой, не содержат хлорофилла, устьица обычно отсутствуют. Листорасположение спиральное.

Цветки мелкие, в верхушечных кистях или, редко (триурис (*Triuris*)), в цимозных соцветиях, с мелкими чешуевидными брактеем (рис. 34). Цветки обычно однополые (растения однодомные или двудомные), редко обоеполые (некоторые виды сциафилы (*Sciaphila*)), с коническим или полушаровидным цветоложем, актиноморфные, циклические.

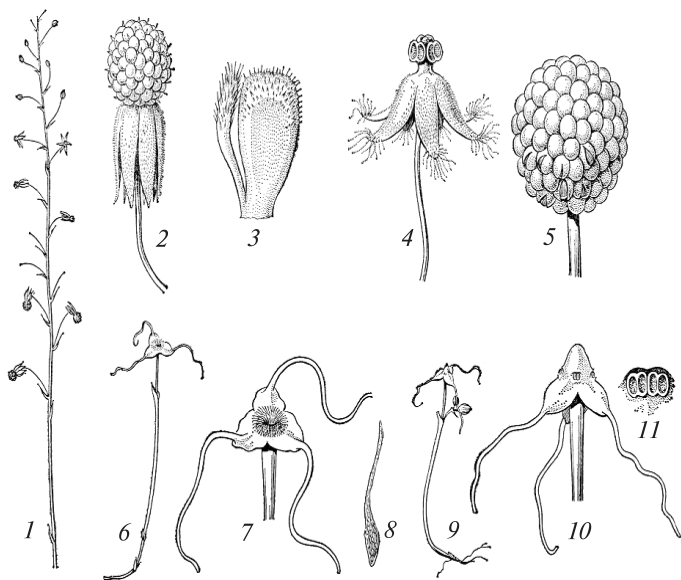


Рис. 34. Триурисовые:

*сциафила пурпурная (Sciaphila purpurea)*: 1 – соцветие; 2 – женский цветок; 3 – пестик с гинобазическим стилодием; 4 – мужской цветок; 5 – плод;  
*триурис прозрачный (Triuris hyalina)*: 6 – женское растение; 7 – женский цветок; 8 – пестик; 9 – мужское растение; 10 – мужской цветок; 11 – пыльники

У однодомных видов растений мужские цветки расположены в верхней части соцветия, а женские — в нижней. Тычиночные и пестичные цветки часто различаются размерами. Околоцветник простой, венчиковидный, чаще из 6 (реже 3–10) более или менее сросшихся у основания листочков, расположенных в 1 или 2 круга. Сегменты околоцветника часто отогнуты, иногда на их концах имеются головчатые или хвостовидные придатки. Окраска листочков околоцветника обычно беловатая или красноватая.

Тычинок обычно 3, реже от 2 до 6 (иногда некоторые тычинки в виде стаминодиев), свободных или приросших к основанию околоцветника. Тычиночные нити очень короткие или пыльники сидячие, иногда частично погруженные в цветоложе (триурис). Пыльники вскрываются поперечными щелями или, реже, продольно, иногда (андрурис (*Andruris*) и сейхеллария (*Seychellaria*)) с длинным тонким надсвязником, экстрорзные, чаще тетраспорангиатные. Микроспорогенез сукцессивный. Тапетум амебоидный или секреторный. Пыльцевые зерна 3-клеточные, у сциафилы 1-кольчатые, у остальных родов безапертурные.

Гинецей из 6–50 свободных или сросшихся лишь у основания пестиков, апокарпный, каждый плодолистик с почти апикальным или, чаще, более или менее латеральным или гинобазическим стилодием. В каждой карпелле обычно по 1 базальному прямому семязачатку. Завязь верхняя. Семязачатки анатропные, битегмальные, тенуинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*- или *Fritillaria*-типа (триурис). Эндосперм нуклеарный. Опыление энтомофильное.

Плоды состоят из листовок или, реже (соридиум (*Soridium*)), из орешков. Семена мелкие, прямые или слабоизогнутые, с мелким недифференцированным шаровидным зародышем, обильным эндоспермом, содержащим белки и жиры.  $2n = 24, 28, 48$ . Основное число хромосом  $x = 11, 12, 14$ .

Наиболее крупным родом семейства является род Сциафила, который включает более 50 видов. Большинство представителей рода сосредоточено в странах Азии, где встречается около 40 видов. В роде Андрурис, также распространенном преимущественно в Юго-Восточной Азии, насчитывается 16–17 видов. Остальные роды являются олиготипными или монотипными и содержат от 1 до 3 видов.

Практического значения триурисовые не имеют. Они представляют собой сильно специализированную группу растений. Согласно молекулярно-генетическим данным семейство входит в состав порядка Панданоцветные (*Pandanales*).

## ПОДКЛАСС АРИДЫ (*ARIDAE*)

Преимущественно травянистые растения и лианы. Сосуды с лестничными перфорациями, обычно имеются лишь в корнях. Часто присутствуют членистые млечники и смоляные каналы. Листья цельные или расчлененные, часто прикорневые. Листорасположение спиральное. Цветки мелкие, обоеполые или однополые, собраны в початок, у основания которого обычно имеется крупный кроющий лист (покрывало). Прицветники отсутствуют. Гинецей как правило из 3 плодолистиков, ценокарпный. Эндосперм целлюлярный. Завязь верхняя. Плоды чаще ягодообразные. Семена обычно с крупным зародышем и эндоспермом.

Ариды, ранее относимые к подклассу Арециды, в настоящее время сближаются с алисматидами. На это указывает ряд общих черт их строения (наличие покрывала, сходных типов соцветий, млечников, амебидный тапетум, присутствие цианогенного соединения триглохинина и др.), а также молекулярно-генетические данные. В то же время ариды отличаются от алисматид целлюлярным типом эндосперма и синкарпным гинецеом.

## ПОРЯДОК АРОИДНОЦВЕТНЫЕ (*ARALES*)

Травянистые растения, часто очень крупные<sup>1</sup> или даже древовидные, обычно наземные, редко водные. Цветки очень мелкие, невзрачные, без околоцветника или с редуцированным околоцветником, обоеполые или однополые, собранные в початки, обычно прикрытые кроющим листом, или покрывалом, которое иногда окрашено и производит впечатление яркого околоцветника. Гинецей ценокарпный. Завязь преимущественно верхняя. Семязачатки с двойным интегументом. Семена обычно с обильным эндоспермом. Эндосперм целлюлярный. Включает 2–3 семейства и до 3500 видов.

### Семейство Ароидные, или Аронниковые (*Araceae*)

Из входящих в порядок Ароидноцветные семейств основным и более примитивным является обширное семейство Ароидные (*Araceae*) (около 110 родов и до 2500–3500 видов), распространенное главным образом

---

<sup>1</sup> К ароидноцветным относятся и самые мелкие среди цветковых растения. Это представители семейства Рясковые (*Lemnaceae*) – род Вольфия (*Wolffia*).

в тропических и субтропических странах (рис. 35–37; см. вкл., табл. XXII, XXIII). В умеренных широтах Северного полушария встречается лишь около 10 родов. Большинство представителей семейства наземные или болотные травы с клубнями или удлиненными корневищами, часто достигающие гигантских размеров и нередко с более или менее одревесневающим стеблем, иногда лианы и эпифиты, очень редко водные растения. У эпифитов и лиан часто развиваются придаточные воздушные корни, которые способны к поглощению влаги с помощью специализированной ткани – веламена. Ветвление стеблей обычно симподиальное.

Листья прикорневые или стеблевые, очередные, простые, в большинстве случаев с черешками и влагалищным основанием. Черешки листьев у некоторых видов могут менять свое положение в зависимости от освещения, поворачивая при этом листовую пластинку. Листья некоторых ароидных, например ксантосомы розовой, или слоновьего уха (*Xanthosoma roseum*), – одни из наиболее крупных среди цветковых растений. Листовые пластинки цельные или более или менее расчлененные. Расчлененные листья всегда закладываются как цельные, но затем ткань на определенных местах отмирает и пластинка или разделяется на различные



Рис. 35. Белокрыльник болотный (*Calla palustris*):

1 – внешний вид растения; 2 – цветок



участки, или на ней появляются отверстия различной формы и размеров. У некоторых ароидных (например, у монстеры (*Monstera*)) размеры, форма и степень расчлененности зависят от возраста и условий развития листьев. Жилкование различное, но чаще перистое. У различных родов семейства имеются членистые млечники и смоляные каналы, а в межклетниках — особые спикулярные клетки. Кроме того, в тканях обычно содержатся кристаллы, друзы и рафиды оксалата кальция. Их наличие часто делает ядовитыми или несъедобными в сыром виде части растений (только после полного созревания или термической обработки они могут использоваться в пищу). Устьица обычно тетрацитные или гексацитные. Сосуды имеются только в корнях. Членики сосудов с лестничной перфорацией. Ситовидные трубки со сложными ситовидными пластинками.

Цветки мелкие, многочисленными, собраны в соцветие початок, без брактеев, 3–2-членные, обоеполые (у более примитивных групп) или, чаще, однополые. Растения обычно однодомные (мужские цветки находятся в верхней части соцветия, а женские — в нижней), редко двудомные (аризема (*Arisaema*)). Початок обычно имеет хорошо заметный, ярко-окрашенный кроющий лист (покрывало), но у наиболее примитивных представителей он мало отличается от обыкновенных вегетативных листьев и в некоторых случаях кажется отсутствующим. Соцветия-початки некоторых ароидных имеют гигантские размеры. У представителей рода аморфофаллус (*Amorphophallus*) они достигают высоты 2,5 м и являются самыми крупными среди цветковых растений неветвящимися соцветиями. Околоцветник в обоеполых цветках развит, состоит из 6 или 4 свободных или сросшихся листочков, расположенных в 2 кругах. В однополых цветках околоцветник в большинстве случаев отсутствует.

Тычинок 6 или 4, расположенных в 2 кругах, или тычинок меньше 1–3, редко 8. Тычинки расположены супротивно листочкам околоцветника (если он имеется), свободные или, в результате срастания тычиночных нитей, соединенные в синандрии, которые иногда бывают сближены друг с другом (ариопсис (*Ariopsis*)). Пыльники раскрываются порами или щелями, экстрорзные. Тапетум амебоидный. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльца различных типов: 1-бороздная, с 2–4 бороздами, 3-поровая, 4-поровая, безапертурная и др. Наиболее примитивна 1-бороздная пыльца с сетчатой экзиной (потос (*Pothos*), лизихитон (*Lysichiton*) и др.). Пыльцевые зерна 2–3-клеточные.

Гинецей синкарпный, обычно из 3 сросшихся плодолистиков, иногда псевдомономерный, с коротким столбиком, иногда без столбика (рыльце сидячее). Завязь верхняя, нередко погружена в ось соцветия. В женских цветках иногда имеются стаминодии. Завязь 1–3-гнездная, с 1 или несколькими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные,

ортотропные или гемитропные, с двойным интегументом, крассинуцеллятные или, редко (пистия (*Pistia*)), тенуинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*- или *Allium*-типа. Эндосперм целлюлярный.

Примеры формул цветков:

аир обыкновенный (*Acorus calamus*) —  $*P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$ ;

белокрыльник болотный (*Calla palustris*) —  $*P_0 A_{3+3} G_{(3)}$ ;

аронник пятнистый (*Acorus maculatus*): мужской —  $\sigma^* P_0 A_3 G_0$ ;

женский —  $\text{♀} * P_0 A_0 G_1$ .

Опыление преимущественно энтомофильное, у многих ароидных сильно специализировано. Для привлечения насекомых растения часто выделяют запах — сладкий, цветочный или гнилостный, в зависимости от группы опыляющих насекомых. Для усиления запаха служат особые придатки соцветия — осмофоры. Некоторые виды являются термогенными, у них во время цветения температура соцветия достигает  $45^\circ\text{C}$  и выше (например, у симплокарпуса (*Symplocarpus*), аморфофаллуса, сауроматума (*Saurumatum*), геликодицероса (*Helicodiceros*) и др.). Покрывало соцветия часто выполняет роль ловушки для насекомых-опылителей, которые не могут его покинуть, пока не раскроются мужские цветки и не завянут преграждающие путь волоски ловушки. Кроме запаха, многие ароидные для привлечения опылителей выделяют сахаристые капельки жидкости.

Плоды обычно ягодообразные, часто яркоокрашенные, иногда кожистые и раскрывающиеся, одно-, многосемянные. Семена обычно с эндоспермом. Числа хромосом варьируют от  $2n = 16$  до  $2n = 128$ . Основное число хромосом  $x = 7-9, 11-17, 22$ .

В умеренных широтах ароидные представлены небольшим числом видов. Во флоре Беларуси лишь один аборигенный представитель семейства — белокрыльник болотный (*Calla palustris*), с сердцевидными черешчатыми прикорневыми листьями и соцветием с белым покрывалом. Цветки без околоцветника, обоеполые. Андроей состоит из 6 тычинок, синкарпный гинецей — из 3 плодолистиков. Зрелые плоды — красные ягоды, которые распространяются птицами. Семена плавучие и легко разносятся водой. Белокрыльник широко распространен на низинных и переходных открытых и лесных болотах. Вместе с другими растениями он участвует в зарастании и заболачивании озер, формируя сплавины, наплывающие на поверхность воды. Белокрыльник — довольно декоративное растение, используется в медицине в качестве отхаркивающего, противолихорадочного и диуретического средства, а также при лечении злокачественных новообразований, ревматизма и других заболеваний. Все части растения в свежем виде ядовиты, однако в высушенном виде измельченное корневище иногда используется в качестве добавки к муке при выпечке хлеба.

Среди ароидных много декоративных растений. В аквариумах выращиваются криптокорины (*Cryptocoryne*), анубиасы (*Anubias*), пистия, лагенандра яйцевидная (*Lagenandra ovata*) и другие представители семейства. Обычными комнатными растениями являются монстера деликатесная (*Monstera deliciosa*), филодендроны (*Philodendron*), диффенбахии (*Diffenbachia*), спатифиллюмы (*Spathiphyllum*), сингониум ножколистный (*Syngonium podophyllum*). Садовая форма *Aureum* эпипремнума перистого (*Epipremnum pinnatum*) — одна из самых распространенных в культуре лиан, более известная под прежним видовым названием Сциндапус золотистый (*Scindapsus aureus*). Это неприхотливое быстрорастущее теневыносливое растение, однако может терять золотистый узор листьев от недостатка освещения. В культуре обычно используются ювенильные формы, с цельными сердцевидными (продолговато-сердцевидными) листьями, словно расписанными под мрамор в золотистый, белый или кремовый тона у разных сортов. Растения легко черенкуются. Для вегетативного размножения используют не только верхушки побегов, но и стеблевые черенки.

Все более популярными в комнатном цветоводстве становятся виды родов Аморфофаллус, Аглаонема (*Aglaonema*), Антуриум (*Anthurium*), Колоказия (*Colocasia*), Алоказия (*Alocasia*), а также замиокулькас замиелистный (*Zamioculcas zamiifolia*), сауроматум капельный (*Sauromatum guttatum*). Ароидные декоративны благодаря своим листьям и соцветиям с яркоокрашенным покрывалом. В срезке особенно популярны антуриумы и «каллы» (*Zantedeschia*). Большинство культивируемых тропических видов нуждаются в высокой влажности воздуха. В открытом грунте в умеренных широтах культивируется небольшое количество видов — это представители родов Аронник (*Arum*) (см. рис. 36), Аризема, Аир, Лизихитон, Белокрыльник, Оронтиум (*Orontium*), Симплокарпус и некоторые другие, используемые преимущественно для озеленения водоемов и болотистых участков.

Среди ароидных имеются ценные пищевые растения. К ним относятся, например, таро, в клубнях которого содержится до 30 % крахмала. В различных регионах в сельскохозяйственной культуре возделываются несколько видов, относящихся к родам Калоказия и Ксантосома (*Xanthosoma*) (чаще других калоказия съедобная (*Calocasia esculenta*)). Основные посевы таро сосредоточены в Африке (Нигерия, Гана), а также в Азии (Индия, Индонезия, Китай) и Америке (Куба, Бразилия, Эквадор, США). Это многолетние травянистые растения, выращиваемые как однолетние культуры. В пищу их используют только после варки или поджаривания, так как сырые клубни вызывают раздражение слизистой оболочки рта. Из клубней также получают муку, спирт и используют на корм животным. Пищевое значение имеют также плоды монстеры деликатесной, которую иногда называют «мексиканским хлебным деревом».

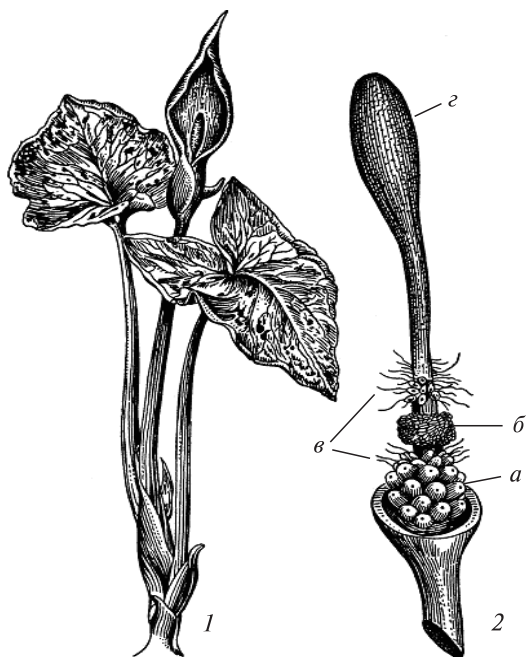


Рис. 36. Аронник пятнистый (*Arum maculatum*):

1 – внешний вид растения; 2 – строение соцветия (покрывало удалено):  
 а – пестичные цветки, б – тычиночные цветки, в – стерильные цветки,  
 з – придаток початка

Зрелые плоды монстеры имеют вкус ананаса и банана. В незрелом виде они могут вызвать сильное раздражение гортани (за счет содержащихся рафид оксалата кальция). Съедобны также корневища и клубни ароидных из родов Циртосперма (*Cyrtosperma*), Аморфофаллус, Алоказия, Каладиум (*Caladium*), Аронник, Аризема.

Ароидные делят на 8–11 подсемейств, в зависимости от различных мнений о самостоятельности таких подсемейств, как Аирные (*Acoroideae*), Оронтиевые (*Orontioideae*), Филодендровые (*Philodendroideae*), Калоказиевые (*Calocasioideae*), Пистиевые (*Pistioideae*), Рясковые (*Lemnoideae*).

Одним из наиболее специализированных подсемейств ароидных являются Пистиевые, которые включают лишь один вид – Пистия телорезовидная, или Водный салат (*Pistia stratioides*). По ряду признаков оно занимает изолированное положение и иногда выделяется в качестве самостоятельного семейства Пистиевые (*Pistiaceae*). Пистиевые отличаются от остальных ароидных водным образом жизни, отсутствием млечников, ано-

могучим строением устьичных аппаратов, строением пыльцевых зерен, наличием перисперма в семенах. Пистия — очень популярное и широко культивируемое аквариумное растение, плавающее на поверхности воды и размножающееся преимущественно вегетативно с помощью столонов, образующихся в пазухах нижних листьев. В тропических и субтропических водоемах Африки, Азии и Южной Америки пистия часто является злостным сорняком, образуя большие заросли, способствуя заболачиванию, препятствуя судоходству и засоряя посевы риса и других культурных растений.

Наиболее изолированное положение среди ароидных занимает подсемейство Аирные. В настоящее время его очень часто рассматривают в качестве самостоятельного семейства и даже порядка. От других представителей ароидных аирные отличаются отсутствием покрывала соцветия. Молекулярно-генетические данные свидетельствуют о значительной изолированности аирных, которые, возможно, представляют собой одну из наиболее примитивных и древних ныне живущих групп однодольных растений. Аирные включают 1 род Аир (*Acorus*) и от 3 до 6 видов. Представители рода очень широко распространены преимущественно в умеренных широтах Северного полушария.

В пределах наиболее распространенного и известного вида Аир обыкновенный (*Acorus calamus*) (см. рис. 37) выделяют три цитотипа (цитологических расы), которым придают различный таксономический ранг.

Диплоидный ( $2n = 24$ ), фертильный цитотип дико произрастает в северной части Северной Америки (Канаде, США), а также в умеренных регионах Азии. Тетраплоидный ( $2n = 48$ ), также фертильный цитотип встречается в Восточной Азии. Наиболее распространен триплоидный ( $2n = 36$ ), стерильный цитотип этого вида, который, вероятно, произошел в результате гибридизации диплоидных и тетраплоидных форм. Триплоид широко культивируется, дичает и натурализуется во многих странах Европы, Америки, Азии и Африки, на островах Индийского и Тихого океана, размножаясь вегетативно. В Европу, как полагают, аир был занесен в XIII в. Все части растения, но особенно корневище («аирный корень»), еще с древности очень широко применяются в медицине, парфюмерии, кондитерском и водочном производстве. Аир включен в фармакопеи различных стран. В научной и практической медицине используется в виде отвара в составе различных препаратов (викалин, викар и др.) и сборов в качестве средства для лечения болезней желудочно-кишечного тракта, сердечно-сосудистых и гинекологических заболеваний, при ревматизме, пневмонии, бронхитах, как ранозаживляющее, спазмолитическое, противохолерное средство. Содержащиеся в растении эфирные масла входят в качестве ароматизатора в рецептуру ликероводочных изделий, фруктовых эссенций, пищевых концентратов, табачной и парфюмерной (туалетное мыло, помада, пудра, шампуни, зубные пасты и др.)

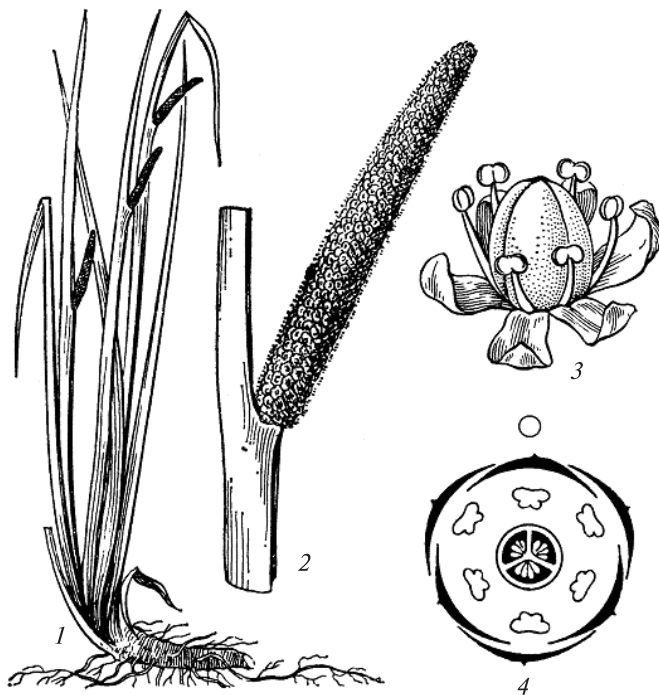


Рис. 37. Аир обыкновенный (*Acorus calamus*):  
 1 – внешний вид растения; 2 – фрагмент побега с соцветием;  
 3 – цветок; 4 – диаграмма цветка

продукции. Молодые побеги употребляют в пищу как салат, для приготовления варенья, цукатов. Корневища и побеги в свежем и сухом виде используют для ароматизации хлебобулочных и кондитерских изделий, компотов, пива, кваса, рыбной продукции, как заменитель корицы, имбиря, мускатного ореха в консервной и концентратной промышленности. Эфирный экстракт аира обладает эффективными инсектицидными и репеллентными свойствами. Пестролистные формы аира обыкновенного, а также аира злакового (*Acorus gramineus*) иногда выращиваются в открытом грунте в качестве декоративных растений по берегам водоемов.

В состав подсемейства Айрные иногда включают также монотипный австралийский род Гимностахис (*Gymnostachys*).

К ароидным в ранге отдельного подсемейства иногда причисляют также Рясковые (см. вкл., табл. XXIV). К ним относятся около 6 родов и 30 видов мелких водных травянистых растений, с сильно редуцированным соцветием, состоящим из 1 женского и 1–2 мужских цветков. Близость

рясковых к ароидным подтверждается значительным сходством многих анатомо-морфологических и эмбриологических признаков, а также молекулярно-генетическими исследованиями.

## ПОРЯДОК РОГОЗОЦВЕТНЫЕ (*TYPHALES*)

Многолетние и однолетние околотовдные и водные травянистые растения. Листья очередные, 2-рядные с линейными пластинками и влагалищным основанием. Сосуды имеются. Цветки однополые, собранные в початки или шаровидные головки. Растения однодомные. Околоцветник сильно редуцирован, представлен пленчатыми чешуйками или тонкими щетинковидными волосками. Тычинок чаще 3. Гинецей псевдомономерный или мономерный. Завязь верхняя с 1 семязачатком. Порядок включает 2 очень близких семейства Рогозовые (*Typhaceae*) и Ежеголовниковые (*Sparganiaceae*) и насчитывает около 30 видов.

### Семейство Рогозовые (*Typhaceae*)

В семействе 1 род – Рогоз (*Typha*) и около 15 видов, широко распространенных по земному шару, но преимущественно в Евразии и Северной Америке, в умеренных, субтропических и тропических регионах. Рогозы – довольно крупные (до 5–7 м высотой) длиннокорневищные многолетние травянистые растения, произрастающие на болотах в сырых заболоченных местах, по топким берегам рек, каналов, озер и прудов (рис. 38; см. вкл., табл. XXIV). Стебли прямостоячие, простые. От основания вертикального побега и от симподиально ветвящегося корневища отходят многочисленные придаточные корни. У некоторых видов на корнях отмечено образование корневых клубней. Во всех частях растений имеются сосуды с лестничными перфорациями.

Листья простые, продолговато-линейные, нерасчлененные, цельнокрайние, очередные, двурядно расположенные, отходят большей частью от нижней части стебля. Пластинка листа крупная, до 3 м и более длиной (рогоз слоновый (*Typha elephantina*)). Основание листа в виде незамкнутого влагалища, плотно охватывающего стебель. Эпидермис внутренней стороны влагалища выделяет слизь, которая, вероятно, выступает в качестве смазки, предохраняющей листья и стебли от трения при ветре. Устойчивость к ветру достигается также винтообразной скрученностью листьев (на 2–3 оборота). Листья при порывах ветра немного вытягиваются, ток воздуха благодаря спиральям идет по нескольким направлениям и теряет



Рис. 38. Рогоз широколистный (*Typha latifolia*):

- 1 – нижняя облиственная часть побега;  
 2 – верхняя часть побега с соцветием;  
 3 – корневище

силу. Жилкование параллельное. Язычка в месте перехода влагалища в листовую пластинку нет. Прилистники отсутствуют. Устьица парацитные. Мезофилл листа часто содержит кристаллы оксалата кальция.

Цветки однополые (растения однодомные), почти сидячие, мелкие, очень многочисленные (до 2000–3000 шт. и более на одном побеге), собраны в цилиндрические початки (иногда соцветие рассматривается как один многоярусный початок, разделенный на мужскую и женскую части). Мужской початок расположен в верхней части побега, женский – в нижней. Размеры мужского и женского початков, наличие стерильного промежутка между ними и его величина служат важными диагностическими признаками. Уровень воды (глубина водоема) – существенный фактор, влияющий на зацветание рогозов и долю генеративных растений в популяции.



Цветки окружены различным числом (1–10) тонких простых или ветвящихся, свободных или сросшихся у основания членистых щетинок, иногда рассматриваемых как сильно редуцированный околоцветник. Их природа окончательно не установлена.

В мужских цветках тычинок большей частью 3 (1–5) (см. рис. 39). Тычиночные нити свободные, иногда более или менее сросшиеся; пыльники с широким связником. Вскоре после цветения пыльники вместе с тычиночными нитями опадают. По всей оси мужского соцветия и в основании тычиночной нити у многих видов расположено несколько уплощенных, простых или разветвленных нитевидных придатков («волосков»). Тапетум железистый. Микроспорогенез сукцессивный. Пыльцевые зерна двуклеточные, 1-поратные, одиночные, реже в тетрадах. Пыльники экстрорзные, вскрываются продольной щелью.

Гинецей мономерный. Он возник, по всей вероятности, из псевдомономерного гинецея в результате полного исчезновения стерильного абаксиального плодolistика. В женских соцветиях цветки у рогозовых могут быть четырех различных типов: плодущие, стерильные, карподии (пистиллодии) и рудиментарные в виде пучка волосков (см. рис. 40). У основания цветков имеются многочисленные волоски околоцветника в виде нитевидных листочков, иногда с утолщенными окончаниями. У всех типов цветков, за исключением рудиментарных, часто имеется прицветник. У плодущих цветков стилодий длинный, с однобоким лопатовидным или линейным рыльцем. Завязь веретеновидная, верхняя, на ножке, с 1 висячим семязачатком. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинучелятные.

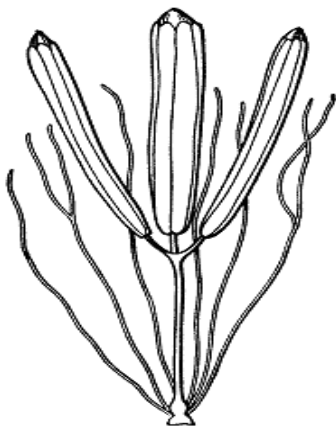


Рис. 39. Мужской цветок  
рогоза узколистного (*Typha angustifolia*)



Рис. 40. Женские цветки и плод рогозов:  
 1 – плодущий цветок рогоза широколистного;  
 2 – плодущий цветок рогоза узколистного; 3 – стерильный цветок;  
 4 – прицветники; 5 – карподии; 6 – плод

Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм гелобиальный. После оплодотворения ножка завязи вытягивается, образуя гинофор. Стерильные женские цветки встречаются нечасто и отличаются от плодущих длиной прицветников, которая превосходит длину рыльца. Карподии (иногда неверно называемые стерильными цветками) многочисленные, булабовидные, беловатые или коричневатые, по длине равны околоцветным волоскам и расположены обычно на верхних участках женских соцветий. Опыление анемофильное.

Плод маленький, сухой, с остающимся стилодием. У видов рогозов плоды морфологически различных типов. В одном случае с семенной кожурой срастается только эндокарпий, а экзокарпий вскрывается (в этом случае плод имеет черты зерновки или листовки). В другом — околоплодник полностью срастается с семенной кожурой и плод не вскрывается, орешковидный. Распространение плодов преимущественно анемохорное, они разносятся ветром за счет легких волосков околоцветника. В ряде случаев плоды могут распространяться также гидрохорно и зоохорно. Семя с

прямым зародышем, окруженным обильным мучнистым эндоспермом и слабо развитым периспермом.  $2n = 30$ . Основное число хромосом  $x = 15$ .

Биохимический состав рогозовых изучен недостаточно. У некоторых видов обнаружены флавоноиды, фенольные соединения, дубильные вещества, стероиды, витамины, органические кислоты.

Представители различных видов рогозов довольно легко гибридизируют друг с другом. Степень плодовитости гибридов в некоторых случаях зависит от варианта скрещивания между родительскими видами. Экспериментально показана интрогрессия некоторых гибридов первого поколения.

Таксономический состав и распространение рогозов в Беларуси изучены недостаточно. Наиболее часто встречаются 2 вида – рогоз узколистный (*Typha angustifolia*) и широколистный (*T. latifolia*). Редкими видами являются рогоз Шуттлеворта (*Typha schuttleworthii*), рогоз высокий (*T. elata*) и заносный рогоз Лаксмана (*T. laxmannii*). Еще менее изучены в республике межвидовые гибриды рода.

Некоторые виды рогозов (узколистный и широколистный) являются доминантами прибрежно-водных сообществ, формируя чистые моновидовые заросли. Рогозовые часто выступают в качестве пионеров зарастания отмелей рек, озер и водохранилищ и при сохранении более-менее постоянного уровня воды и окружающих условий обычно не вытесняются в последующем другими видами-гидрофитами. При этом они в некоторых регионах создают значительные проблемы при орошении полей, поскольку способствуют быстрому зарастанию оросительных систем и сооружений.

Молодые побеги рогозов являются важным источником пищи для многих водных и околоводных животных, некоторые из которых имеют промысловое значение (бобр, выхухоль, ондатра, нутрия и др.). Заросли рогозов являются местом укрытия для многих видов околоводных животных, местом гнездования и кормления водно-болотных видов птиц.

Надземная и подземная части рогозов используются в медицине и гомеопатии в качестве средства при лечении стоматита, дизентерии, абсцессов, опухолей, психических заболеваний, как ранозаживляющее, вяжущее, противовоспалительное, антисептическое и гемостатическое средство. Богатые крахмалом корневища в высушенном и измельченном виде используются в приготовлении киселей, кваса, в качестве добавки к ржаной и пшеничной муке для выпечки хлеба. В печеном и маринованном виде корневища могут употребляться как овощ, в поджаренном – как суррогат кофе. В пищу можно употреблять также молодые свежие, вареные, маринованные или соленые побеги. Их используют в салатах, как приправу к мясным, овощным и грибным блюдам.

Корневища могут быть использованы как сырье для производства спирта, в гидролизной промышленности для получения кормового сахара. Стебли пригодны в качестве топлива. Надземную часть можно исполь-

зовать в целлюлозно-бумажной промышленности для получения низкосортной бумаги, картона, грубых технических и упаковочных тканей, веревок, шпагата, канатов, для плетения корзин, циновок, как строительный материал, для изготовления мебели, как кровельный материал. Листья применяются в бондарном деле. Ими прокладывают выемочные дорожки бочек и кадок, чтобы дно не давало течи.

Стебли, листья и корневища пригодны на корм скоту в свежем виде, а также для приготовления силоса. Урожайность надземной сырой фитомассы может достигать 50 т/га, подземной — 70–80 т/га.

Пух (нитевидные придатки соцветий) используется как заменитель ваты, как набивочный материал, для производства рогозита — заменителя термоизоляционного материала в холодильной промышленности. Известно его применение для изготовления искусственного шелка, производства спасательных поясов, жилетов, в качестве перевязочного средства, утеплителя, изготовления фетра.

Рогозы, производя большое количество пыльцы, являются хорошими перганосами. Их пыльца имеет лекарственное значение как антисклеротическое средство, а также входит в состав сборов против циститов и уретритов.

Эффективны рогозы как биофильтры для очистки бытовых и промышленных стоков, нефтяных загрязнений. Они выполняют важную берегозащитную функцию, участвуют в формировании сплави́н и зарастании водоемов. Различные виды могут использоваться в качестве растительных индикаторов. Так, например, присутствие рогоза узколистного свидетельствует о процессах эвтрофикации водоемов, незначительном и непродолжительном колебании уровня воды. Рогоз Шуттлеворта является индикатором участков с грунтовым и поверхностным подтоплением. Надземные и подземные части рогозов способны к избирательному поглощению и аккумуляции соединений натрия, хлора, калия, кальция, магния, цинка и других элементов. Некоторые виды рогозов достаточно декоративны (например, Рогоз малый (*Typha minima*) или пестролистная форма Рогоза широколистного) и используются для обсадки берегов водоемов. Незрелые соцветия используются для аранжировки и зимних букетов.

В обиходе рогозы часто ошибочно называют камышами (как известно, представители рода Камыш (*Scirpus*) относятся к семейству Осоковые (*Cyperaceae*)).

Рогозовые по своим анатомо-морфологическим признакам строения и биологическим особенностям очень близки к ежеголовниковым (*Sparganiaceae*) и часто объединяются с ними в одно семейство.

Согласно данным молекулярно-генетического и кладистического анализа рогозовые совместно с семействами Мятликовые (*Poaceae*), Осоковые (*Cyperaceae*), Ситниковые (*Juncaceae*) и другими относятся к порядку Мятликоцветные (*Poales*) и к группе коммелинид.

## ЛИТЕРАТУРА

*Антонов, А. С.* Основы геносистематики высших растений / А. С. Антонов. М., 2000.

*Еленевский, А. Г.* Ботаника / А. Г. Еленевский, М. Л. Соловьева, В. Н. Тихомиров. М., 2004.

Жизнь растений : в 6 т. / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1982. Т. 6 : Цветковые растения (Однодольные).

*Комарницкий, К. А.* Ботаника (Систематика растений) / К. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшев, А. А. Уранов. М., 1975.

*Красилов, В. А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений / В. А. Красилов. М., 1989.

Красная книга Республики Беларусь : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / гл. редкол. : Л. И. Хоружик (предс.) [и др.]. Минск, 2005.

*Мейен, С. В.* Основы палеоботаники / С. В. Мейен. М., 1987.

*Парфенов, В. И.* Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. Минск, 1985.

*Рейвн, П.* Современная ботаника : в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. М., 1990. Т. 1.

*Сапегин, Л. М.* Ботаника. Систематика высших растений / Л. М. Сапегин. Минск, 2004.

*Сергиевская, Е. В.* Систематика высших растений : Практический курс / Е. В. Сергиевская. СПб., 2002.

*Тахтаджян, А. Л.* Высшие растения : в 2 т. / А. Л. Тахтаджян. М. ; Л., 1956. Т. 1 : От псилофитовых до хвойных.

*Тахтаджян, А. Л.* Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. М. ; Л., 1966.

*Тахтаджян, А. Л.* Система Магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. М., 1987.

*Яковлев, Г. П.* Ботаника / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитко. СПб., 2001.

*Takhtajan, A.* Diversity and Classification of Flowering Plants / A. Takhtajan. N. Y., 1997.

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
------------------	---

### ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛАССА ОДНОЛЬНЫЕ, ИЛИ ЛИЛИОПСИДА (*MONOCOTYLEDONEAE*, ИЛИ *LILIOPSIDA*)

<b>Подкласс Лилииды (<i>Liliidae</i>)</b> .....	6
Порядок Лилиецветные ( <i>Liliales</i> ).....	7
Семейство Лилейные ( <i>Liliaceae</i> s. l.) .....	7
Порядок Ирисоцветные ( <i>Iridales</i> ).....	22
Семейство Ирисовые, или Касатиковые ( <i>Iridaceae</i> ).....	22
Порядок Ятрышниковоцветные ( <i>Orchidales</i> ) .....	36
Семейство Орхидные, или Ятрышниковые ( <i>Orchidaceae</i> ) .....	36
Порядок Амариллисоцветные ( <i>Amaryllidales</i> ) .....	55
Семейство Амариллисовые ( <i>Amaryllidaceae</i> ) .....	55
<b>Подкласс Коммелиниды (<i>Commelinidae</i>)</b> .....	69
Порядок Бромелиецветные ( <i>Bromeliales</i> ) .....	69
Семейство Бромелиевые ( <i>Bromeliaceae</i> ) .....	69
Порядок Коммелиноцветные ( <i>Commelinales</i> ).....	82
Семейство Коммелиновые ( <i>Commelinaceae</i> ).....	82
Порядок Ситникоцветные ( <i>Juncales</i> ).....	89
Семейство Ситниковые ( <i>Juncaceae</i> ) .....	89
Порядок Осокоцветные ( <i>Cyperales</i> ) .....	95
Семейство Сытевые, или Осоковые ( <i>Cyperaceae</i> ) .....	95
Порядок Мятликоцветные ( <i>Poales</i> ) .....	102
Семейство Злаки, или Мятликовые ( <i>Gramineae</i> , или <i>Poaceae</i> ) .....	102
<b>Подкласс Арециды (<i>Arecidae</i>)</b> .....	132
Порядок Арекоцветные ( <i>Arecales</i> ).....	132
Семейство Пальмы, или Арековые ( <i>Palmae</i> , или <i>Arecaceae</i> ).....	132
<b>Подкласс Алисматиды (<i>Alismatidae</i>)</b> .....	152
Порядок Сусакоцветные ( <i>Butomales</i> ).....	152
Семейство Сусаковые ( <i>Butomaceae</i> ).....	152
Порядок Частухоцветные ( <i>Alismatales</i> ) .....	155
Семейство Частуховые ( <i>Alismataceae</i> ) .....	155

Порядок Водокрасоцветные ( <i>Hydrocharitales</i> ).....	160
Семейство Водокрасовые ( <i>Hydrocharitaceae</i> ).....	161
Порядок Рдестоцветные ( <i>Potamogetonales</i> ) .....	169
Семейство Рдестовые ( <i>Potamogetonaceae</i> ) .....	169
<b>Подкласс Триуриды (<i>Triurididae</i>).....</b>	<b>173</b>
Порядок Триурисоцветные ( <i>Triuridales</i> ) .....	173
Семейство Триурисовые ( <i>Triuridaceae</i> ) .....	173
<b>Подкласс Ариды (<i>Aridae</i>).....</b>	<b>176</b>
Порядок Ароидноцветные ( <i>Arales</i> ) .....	176
Семейство Ароидные, или Аронниковые ( <i>Araceae</i> ).....	176
Порядок Рогозоцветные ( <i>Typhales</i> ).....	184
Семейство Рогозовые ( <i>Typhaceae</i> ) .....	184
<b>ЛИТЕРАТУРА.....</b>	<b>190</b>

Учебное издание

**Черник Владимир Владимирович**  
**Джус Максим Анатольевич**

**СИСТЕМАТИКА**  
**ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**  
**ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ**

**Класс Однодольные**

**Пособие для студентов**  
**биологического факультета специальностей**  
**1-31 01 01 «Биология (по направлениям)»,**  
**1-33 01 01 «Биоэкология»**

Ответственный за выпуск *А. Г. Терехова*  
Редакторы *О. Н. Зорина, Е. Д. Кукор*  
Художник обложки *Т. Ю. Таран*  
Технический редактор *Т. К. Раманович*  
Компьютерная верстка *О. Н. Сырель*  
Корректоры *А. Г. Терехова,*  
*О. В. Леченкова*

Подписано в печать 27.12.2011.

Формат 60×84/16.

Бумага офсетная.

Печать офсетная.

Усл. печ. л. 11,16 + вкл. 1,39.

Уч.-изд. л. 11,81 + вкл. 1,35.

Тираж 250 экз. Заказ 685.

Белорусский

государственный университет.

ЛИ № 02330/0494425 от 08.04.2009.

Пр. Независимости, 4,

220030, Минск.

Республиканское

унитарное предприятие

«Издательский центр Белорусского  
государственного университета».

ЛП № 02330/0494178 от 03.04.2009.

Ул. Красноармейская, 6,

220030, Минск.