

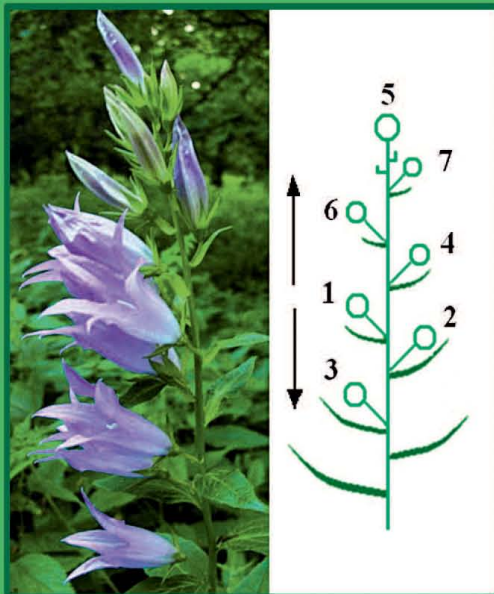


Московский  
педагогический  
государственный  
университет

В. П. Викторов

# МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие



Москва  
2015

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Московский педагогический государственный университет»



В. П. Викторов

## МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

*Учебное пособие*

МПГУ  
Москва • 2015

УДК 581.4  
ББК 26.06  
В436

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета  
Московского педагогического государственного университета

**Рецензенты:**

**А. И. Никишов**, кандидат педагогических наук, профессор кафедры естественно-научного образования и коммуникативных технологий МПГУ

**М. В. Костина**, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и биотехнологии МГГУ им. М. А. Шолохова

**Викторов, Владимир Павлович.**

В436 Морфология растений : Учебное пособие / В. П. Викторов. – Москва : МПГУ, 2015. – 96 с. : ил.

ISBN 978-5-4263-0238-9

В пособии рассмотрены вопросы, связанные со строением и разнообразием вегетативных и генеративных органов. Принят единый порядок изложения материала: определение, функции, особенности строения и их многообразие в виде классификации по конкретным признакам.

Пособие предназначено для бакалавров, обучающихся по направлению 44.03.01; 44.03.05 (050100.62) «Педагогическое образование», профиль «Биология» и 06.03.01 «Биология» в соответствии с действующими программами «Ботаника».

**УДК 581.4**  
**ББК 26.06**

ISBN 978-5-4263-0238-9

© МПГУ, 2015  
© Викторов В. П., 2015

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Введение</b> .....	4
<b>Глава 1. Вегетативные органы растений</b> .....	7
1.1. Корень и корневая система. ....	7
1.2. Побег и система побегов .....	13
1.3. Метаморфозы вегетативных органов .....	42
1.3.1. Метаморфозы корня .....	42
1.3.2. Метаморфозы побега .....	45
1.4. Соцветие .....	59
<b>Глава 2. Генеративные органы растений</b> .....	67
2.1. Цветок .....	67
2.2. Плод .....	72
2.3. Семя .....	81
2.4. Способы распространения плодов и семян .....	89
<b>Литература</b> .....	95



## ВВЕДЕНИЕ

Ботаника (от греческого слова «ботанэ» – зелень, трава, растение) – наука о растениях, которая изучает жизнь растений, включая особенности их строения, жизнедеятельности и условий обитания, а также происхождение и эволюционное развитие. Современная ботаника – многоотраслевая наука, подразделяющаяся на отдельные дисциплины. *Систематика* классифицирует растения на основе общности строения и происхождения. Очень близки к систематике *флористика* (изучает флору – совокупность видов, распространенных на определенной территории) и *ботаническая география* (изучает распространение растений по земному шару). *Фитоценология* исследует растительный покров Земли, его видовой состав, структуру, динамику связей со средой, закономерности распределения и развития растительных сообществ. *Физиология растений* – наука о процессах, протекающих в растениях (закономерностях роста, развития и жизненных процессах). *Анатомия растений* изучает внутреннее строение растений. Фундаментом всех перечисленных отдельных наук является морфология растений.

*Морфология растений* (*морфо* – форма, *логос* – наука) – наука о закономерностях внешнего строения растений. Внимание к особенностям строения растений человек проявлял с древнейших времен. Однако морфология растений как исходный раздел ботаники стала развиваться в то время, когда возникла необходимость различать и систематизировать растения. В это время особое внимание уделялось хозяйственно ценным, декоративным и лекарственным растениям. В XVII веке были выработаны основные морфологические термины, связанные, прежде всего, с описанием растений. Становление морфологии растений как самостоятельной науки связано с немецким поэтом и естествоиспытателем И. В. Гёте (1749–1832) (рис. 1), который и предложил термин «морфология». В 1790 г. он издал книгу «Опыт о метаморфозе растений», где были заложены теоретические основы морфологии растений. XIX век отмечен значительными достижениями *сравнительной морфологии*, которые привели к выделению эволюционной морфологии как самостоятельного раздела науки, изучающего основные закономерности возникновения и преобразования разных органов. Большие успехи морфологии растений в XX в. связаны с многогранными исследованиями растений с применением *комплексных* методов, в том числе статистических. Современная морфология растений имеет сложную

структуру. Среди основных разделов можно выделить следующие: описательная, сравнительная, онтогенетическая, эволюционная, теоретическая, экспериментальная, экологическая, популяционная, биоморфология, карпология и др. Все эти разделы к настоящему времени имеют статус самостоятельных отраслей структурной ботаники.



*Рис. 1. И. В. Гёте*

Морфология растений – фундамент всех наук, объектом изучения которых являются растения. В первую очередь это относится к систематике растений, в которой основным является географо-морфологический метод.

Особенности растений выражаются в их внешней форме и внутреннем строении, что является результатом исторического процесса развития организмов (филогенеза). Первые растения жили в водной среде и имели примитивное строение. С выходом растений на сушу и приспособлением их к разнообразным условиям наземного существования происходило усложнение организации, расчленение их тела на органы и ткани. Для каждого организма характерны изменения в строении его органов в процессе индивидуального развития (онтогенеза) в определенных условиях среды.

*Орган* – часть растения, выполняющая определенные функции. У низших растений тело – слоевище не расчленено на органы. Высшие (листочесбельные) растения характеризуются наличием побега. У многих высших растений образуется корень. В результате видоизменения органов, связанных с изменением или усилением отдельных функций, образовались разнообразные *метаморфозы* (луковицы, колючки, корневища и др.). Метаморфозы носят приспособительный характер и наследственно закреплены.

В зависимости от функций выделяют вегетативные и генеративные органы. *Вегетативные* органы выполняют функции, связанные с индивидуальной жизнью каждой особи. Они осуществляют процессы питания, дыхания, защиты, вегетативного размножения и др. Выделяют два основных вегетативных органа – *побег* и *корень*. *Генеративные* органы осуществляют функции, связанные с формированием особых клеток, участвующих в размножении растений. К ним относятся: *цветок*, *плод с семенами*. Они обеспечивают сохранность вида и его распространение на новые территории.

# ГЛАВА 1. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

## 1.1. Корень и корневая система

Корень – это основной вегетативный орган растения, располагающийся обычно в почве. Большинство корней имеют цилиндрическую форму и радиальную симметрию. Его верхушка вытянута на конус и направлена к центру Земли, т.е. он обладает положительным геотропизмом. Для корней характерен только верхушечный рост (в длину) и боковое ветвление. На меристематическом кончике корня находится чехлик, защищающий верхушечную меристему. Боковые корни закладываются эндогенно. Корни могут образовываться на стебле и листьях. У некоторых растений на корнях формируются почки, однако на корнях никогда не образуются листья и не формируются генеративные органы. Корень образуется из зародышевого корешка семени. При прорастании семени он обычно появляется первым.

Корни растений могут осуществлять разные функции. Выполняя опорную функцию, он закрепляет растение в почве. Корень поглощает из почвы воду с растворенными в ней минеральными солями и проводит их до побега. В клетках корней из солей, поглощенных из почвы, и органических веществ, поступивших в клетки корня из листьев, образуется ряд важных органических соединений (аминокислоты, гормоны, алкалоиды). Синтезированные в корнях вещества передвигаются в другие органы. Так, если привить побег табака на корневую систему томата, листья не будут содержать никотин, т.к. у табака никотин синтезируется в корне. Некоторые вещества в корнях откладываются в запас. У ряда многолетних растений корни способны к сокращению и втягиванию основания побега в почву. Благодаря этому почки на побегах у травянистых растений оказываются погруженными в верхние почвенные слои; там они защищены от зимних холодов и иссушающего летнего зноя. У некоторых растений (осины, облепихи, осота, малины и др.) на корнях закладываются придаточные почки. Из них формируются придаточные корнеотпрысковые побеги, которые могут служить для вегетативного размножения. Корни растений выделяют в почву различные органические вещества – витамины, сахара, органические кислоты, ферменты, гормоны, фенольные соединения.

Некоторые из них переводят трудно растворимые вещества в легко усвояемые. Благодаря корневым выделениям вокруг растений создается *ризосфера* – наиболее благоприятная зона для развития различных микроорганизмов, деятельность которых имеет большое значение в питании растений. Корневые выделения могут угнетающе воздействовать на рядом растущие растения. *Аллелопатия* – влияние совместно произрастающих растений друг на друга через изменение среды в результате выделения в нее продуктов жизнедеятельности.

В строении корня в соответствии с выполняемыми им функциями выделяют 4 зоны (рис. 2). Резких границ между ними нет, а наблюдается постепенный переход от одной зоны к другой.

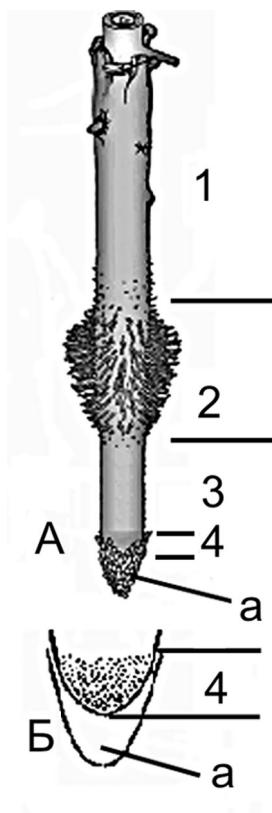
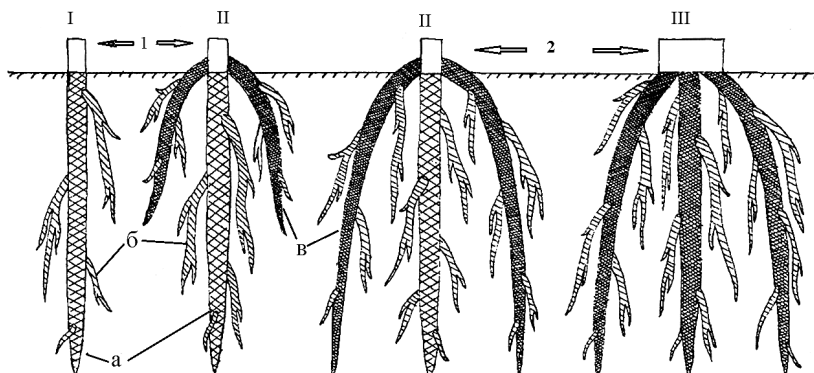


Рис. 2. А. Зоны корня: 1 – зона проведения (ветвления), 2 – зона всасывания, 3 – зона роста и растяжения (первичной дифференциации), 4 – зона деления. Б. Зона деления в разрезе. а – корневой чехлик

1. *Зона деления* расположена на верхушке корня (около 1 мм) и прикрыта корневым чехликом. Корневой чехлик защищают эту зону от повреждений. Самые периферические его клетки постепенно отмирают, отделяются от корня и образуют обильную слизь, которая снижает трение корня о частицы почвы и облегчает его продвижение.
2. *Зона роста и растяжения (первичной дифференциации)* характеризуется растяжением образовавшихся клеток, что обуславливает рост корня в длину. Протяженность этой зоны несколько миллиметров.
3. *Зона всасывания* четко заметна благодаря наличию корневых волосков, которые осуществляют поглощение из почвы воды и минеральных солей. Общее число, длина и поверхность корневых волосков достигают огромных величин (у однолетнего сеянца яблони общая длина их достигает 3000 м). Протяженность этой зоны несколько сантиметров.
4. *Зона проведения (ветвления)*. Ветвление корня – это процесс образования на нем новых корней. У всех семенных и многих высших споровых растений ветвление корня боковое, т.к. новые дочерние корни появляются сбоку на материнском.

У растения обычно имеется не один корень, а несколько и чаще – много. Все корни одного растения образуют корневую систему. Таким образом, *корневой системой* называют совокупность всех корней растения. Корневая система обеспечивает более надежное закрепление растения в почве. При множественности корней увеличивается всасывающая поверхность, через которую в растение поступает вода и минеральные соли, т.к. каждый отдельный корень близ верхушки имеет зону всасывания.

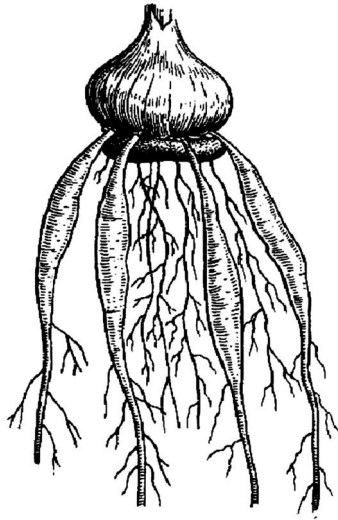
Корневая система может быть образована корнями разными по происхождению: *главным, боковыми и придаточными* (рис. 3). *Главный корень* у растения всегда один, его называют *корнем I порядка*. Начало ему дает корешок зародыша семени. При ветвлении главного корня (в зоне ветвления) образуются *боковые корни (корни II порядка)*. На них, в случае их ветвления, возникают боковые корни III порядка и т.д. Корни, образующиеся на побегах, называют *придаточными («стеблеродные»* придаточные корни). Ветвясь, они так же дают начало боковым корням. Придаточные корни могут образовываться и на более старых участках главного корня, их называют *«корнеродными»*.



**Рис. 3.** Типы корневых систем. По форме: 1 – мочковатая, 2 – стержневая.  
По происхождению: I – система главного корня, II – смешанная к. с. III – придаточная к. с.  
а – главный корень, б – боковые корни, в – придаточные корни

В состав корневой системы входят корни, отличающиеся по строению и функциям. Выделяют следующие функциональные типы корней:

1. *скелетные* – опорные, обладающие механической прочностью, одревесневающие многолетние корни;
2. *ростовые корни* – быстро нарастающие своими верхушками, постоянно удлиняющиеся, но мало ветвящиеся;
3. *сосущие корни* – тонкие интенсивно ветвящиеся, недолговечные корни;
4. *втягивающие* – корни сокращающиеся в длину (рис. 4);
5. *эфмерные* (временные) – тонкие, многочисленные недолговечные корни, появляющиеся во влажные периоды вегетативного сезона;
6. *запасные корни* – утолщенные, слабо ветвящиеся, накапливающие в своих тканях значительные запасы питательных веществ;
7. *корни, находящиеся в симбиозе с низшими растениями:*
  - а) микоризные корни (Микориза образуется на сосущих корнях в зоне поглощения. Грибной компонент облегчает корням получение воды и минеральных элементов из почвы; гриб получает от растения углеводы и другие питательные вещества);
  - б) образующие клубеньки с азотофиксирующими бактериями (На корнях бобовых возникают *клубеньки*, в которых поселяются бактерии рода *Rhizobium*. Они переводят атмосферный молекулярный азот, который частично усваивается растением, в связанное состояние. Бактерии, в свою очередь, используют вещества, находящиеся в корнях).



*Рис. 4.* Втягивающие корни шпакника

Существует несколько классификаций корневых систем: по форме, происхождению, глубине проникновения в почву, степени ветвления и охвата почвы.

1. **По форме** (рис. 3) корневые системы делят на стержневые и мочковатые. Стержневой называют корневую систему, у которой хорошо развит главный корень, а придаточные и боковые занимают подчиненное положение (одуванчик лекарственный, клевер горный, лопух большой). Если у растения преобладают придаточные корни, а главный развит слабо или вовсе отсутствует, корневую систему называют мочковатой. Она свойственна злакам, луку репчатому, подорожнику большому, лютику едкому. В процессе жизни растения возможна смена стержневой корневой системы на мочковатую. Иногда выделяют «вторично-стержневую» корневую систему. У растений может сформироваться корневая система, сходная со стержневой, где господствующее положение занимает единственный придаточный по происхождению корень – «вторичный стержневой корень». Нередко выделяют бахромчатую корневую систему. Она характерна для растений, образующих длинные корневища (вороний глаз четырехлистный, копытень



европейский, колокольчик персиколистный): от их узлов отходят небольшие «мочки» придаточных корней.

2. **По происхождению** (рис. 3) выделяют: *систему главного корня, смешанную и придаточную* корневые системы. Система главного корня образована хорошо развитым главным корнем и отходящими от него боковыми. Придаточная корневая система характеризуется наличием у растения только придаточных и боковых корней. Если в образовании корневой системы принимают участие все три типа корней (главный, боковые и придаточные), ее называют смешанной.
3. **По глубине проникновения корней в почву** выделяют три типа корневых систем: *поверхностные* (20–50 см), *глубинные* (2–10 и более метров) и *универсальные* (с корнями, глубоко уходящими в почву и поверхностными). В условиях сухого и жаркого климата у растений обычно развивается глубокоуходящая корневая система, нередко достигающая грунтовых вод (у верблюжьей колючки на глубину 18–20 м). Напротив, в условиях вечной мерзлоты в северных районах (в тундре, в лесотундре), где в течение короткого и холодного лета почва прогревается на небольшую глубину, у растений развивается поверхностная корневая система. Не проникают глубоко в почву корни растений, произрастающих на болоте, где грунт перенасыщен водой и растение испытывает недостаток в кислороде. Универсальные корневые системы используют в разное время влагу из разных горизонтов почвы (джузгун, саксаул и др.).

У одного и того же вида растений в зависимости от почвенно-грунтовых условий формируется разная корневая система. Сосна на болоте образует поверхностную корневую систему, а на умеренно влажных и не очень бедных почвах – более мощную, состоящую из глубоко проникающего в почву стержневого главного корня и длинных боковых.

4. **По степени ветвления и охвата почвы** различают: *экстенсивные* (маловетвистые, охватывающие большой объем почвы) и *интенсивные* (сильно разветвленные и небольшие по объему захвата почвы).

Изучение корневой системы растений имеет большое практическое значение. Изменяя условия выращивания растений, можно регулировать процесс формирования корневой системы. Так, при удалении (пикировке) верхушки главного корня развивается более мощная и разветвленная корневая система за счет боковых корней. Объем корневой системы можно увеличить при окучивании растений. В этом случае на

побегах будут образовываться придаточные корни. Эти приемы активно используются в сельском хозяйстве.

## 1.2. Побег и система побегов

*Побег* – вегетативный орган, состоящий из стебля, листьев и почек (побег – стебель с листьями и почками). Основная функция побега – «воздушное питание», т.е. образование органических веществ из неорганических. Эту функцию выполняют главным образом листья. Побег, кроме того, является органом, на котором формируются цветки, созревают плоды с семенами.

Осевой частью побега является *стебель* (рис. 5). Листья на нем занимают боковое положение. Угол, образованный листом и вышерасположенным участком стебля называют *пазухой листа*. В пазухе листа, над листом на стебле находится *боковая*, или *пазушная*, почка. На верхушке стебля расположена *верхушечная* почка. Участок стебля, от которого отходит лист и пазушная почка, называют *узлом*, а участок стебля между двумя соседними узлами – *междоузлием*.

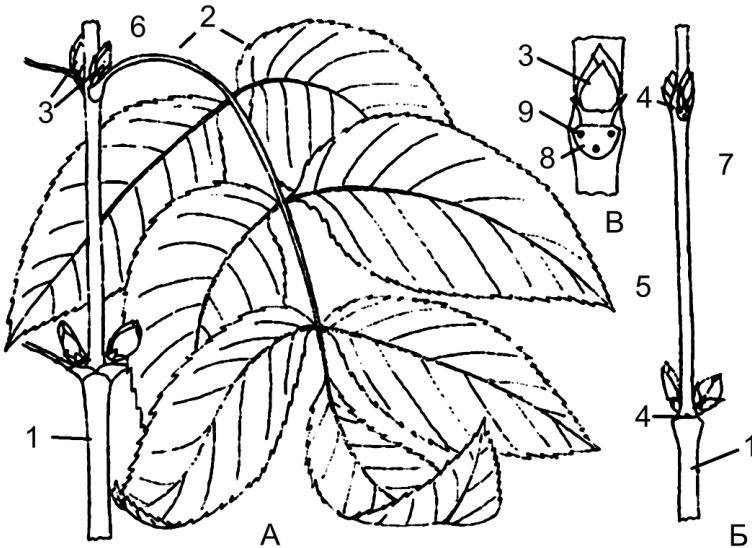


Рис. 5. Побег. А. Побег бузины в олистивном состоянии. Б. Побег бузины в безлистном состоянии. В. Фрагмент побега с листовым рубцом. 1 – стебель, 2 – лист, 3 – пазушная почка, 4 – узел, 5 – междоузлие, 6 – пазуха листа, 7 – метамер, 8 – листовый рубец, 9 – листовый след

В условиях сезонного климата, осенью листья большинства растений опадают, и побег состоит из стебля и почек. На наличие листьев указывают *листовые рубцы*, образовавшиеся после листопада. При рассмотрении листового рубца под лупой можно увидеть пучки листового следа. Таким образом, побег может находиться в двух состояниях: *олиственном* и *безлистном*.

Все структурные части побега, за исключением верхушечной почки закономерно повторяются. Эта характерная особенность побегов получила название метамерность. *Метамер* – узел с листом, пазушной почкой и ниже расположенным междоузлием.

**Почка** – зачаточный побег (еще не развернувшийся побег). В почке можно различить: конус нарастания, зачаточный стебель и зачаточные листья. В некоторых почках заложены зачатки цветков и почки следующего порядка. Периферические листовые образования выполняют защитную функцию и часто видоизменяются в почечные чешуи. Почки разных растений весьма разнообразны по строению и функциям. Их можно классифицировать, используя разные критерии (некоторые из них перечислены ниже).

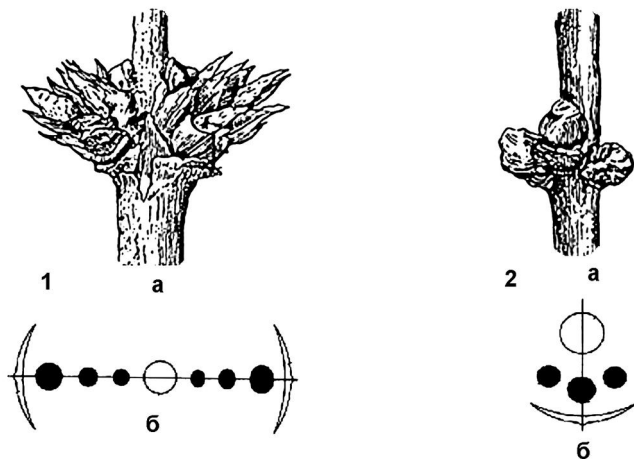


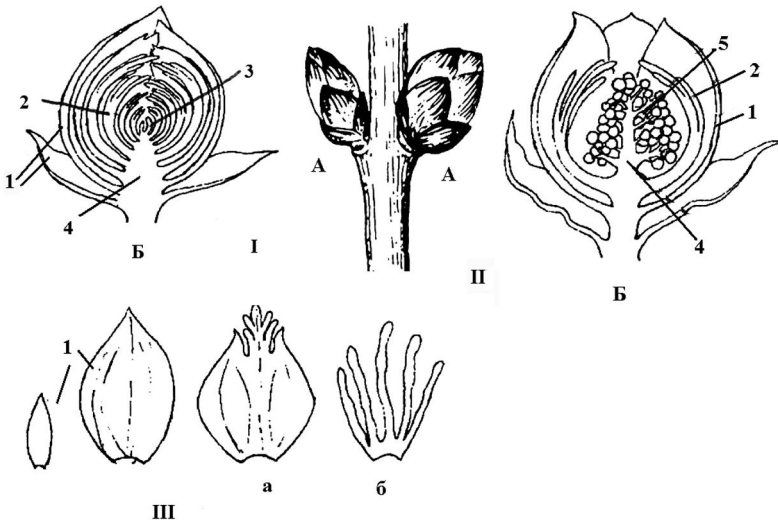
Рис. 6. 1. Сериальные почки жимолости. 2. Коллатеральные почки абрикоса. а – внешний вид, б – диаграмма

**По положению на побеге** различают верхушечную и боковые почки. Благодаря верхушечной почке происходит нарастание побега в длину. Боковые почки осуществляют ветвление побега. Боковые, или

пазушные, почки могут располагаться по одной или по несколько в пазухе одного листа. Почки, образующие вертикальный ряд, называют сериальными (*series* – ряд). У жимолости наблюдается восходящий ряд (размеры почек увеличиваются сверху вниз), а у грецкого ореха и ежевики – нисходящий (рис. 6). Если почки расположены рядом (сбоку друг от друга), обычно в пазухе листа с широким основанием, их называют коллатеральными (*кон* – вместе, *латерас* – боковой). Они характерны для чеснока, лука круглого и др.

Кроме верхушечной и пазушных почек у растений нередко образуются почки на других участках побега и на корнях – *придаточные* почки. Они возникают эндогенно, на уже дифференцированной части органа. Придаточные почки могут формироваться на листьях (бриофиллиум, сердечник луговой), на междоузлиях (мать-и-мачеха) или корнях (малина, ольха, тополь). Растения, на корнях которых формируются придаточные почки, называют *корнеотпрысковыми*.

**Строение почки.** По особенностям строения выделяют *вегетативные*, *вегетативно-генеративные* и *генеративные* почки (рис. 7).



**Рис. 7.** Почки. Строение почек бузины. I. Вегетативная. II. Смешанная. А – внешний вид, Б – продольный разрез. 1 – почечные чешуи, 2 – зачатки зеленых листьев, 3 – конус нарастания, 4 – зачаточный стебель, 5 – зачаточное соцветие. III. Серия листовых образований. а – листья переходной формации, б – листья срединной формации

У подавляющего большинства растений средней полосы России в зимний период листья опадают, а почки сохраняются благодаря наличию почечных чешуй (видоизмененных листьев) – плотных, нередко опушенных и пропитанных смолистыми веществами. Почечные чешуи выполняют защитную функцию, предохраняя почки от высыхания, промерзания, проникновения вовнутрь бактерий, грибов и других болезнетворных организмов. Выше почечных чешуй от зачаточного стебля почки отходят зачатки зеленых листьев. В пазухе последних нередко закладываются зачатки дочерних почек (почки следующего порядка). В верхней части почки расположен конус нарастания, покрытый зачатками зеленых листьев и почечными чешуями. Таким образом, у почки есть все части, свойственные взрослому побегу: стебель, листья и почки. Почки, имеющие такое строение, называют *вегетативными*. *Смешанные (вегетативно-генеративные)* почки имеют зачатки цветка или соцветия. Как правило, зачаточное соцветие или цветок расположен на верхушке почки, где у вегетативной почки расположен конус нарастания. Смешанные почки (у сирени, бузины, конского каштана) более округлые по сравнению с более вытянутыми вегетативными. У ряда растений (вишня, миндаль, вяз, бобовник) в почках отсутствуют зачатки вегетативных листьев, и под почечными чешуями расположены только зачатки соцветия; их называют *генеративными*. Частным случаем генеративной почки является бутон, у которого заложен только зачаток одного цветка (шиповник). Весной из вегетативной почки формируется вегетативный побег, а из генеративной и смешанной – генеративный побег. Нередко почки делят на две группы: вегетативные и генеративные (вегетативно-генеративные почки относят к генеративным).

**По наличию или отсутствию почечных чешуй.** У большинства растений сезонного климата нижние листовые зачатки, как было отмечено выше, видоизменяются в почечные чешуи. Их называют *закрытыми*. У крушины, калины гордовины из нижних листовых зачатков формируются зеленые ассимилирующие листья. Такие почки называют *открытыми*. Они характерны и для многих комнатных (фикус) и водных (элодея) растений.

**Длительность нахождения почки в состоянии покоя.** При формировании молодого побега поведение расположенных на нем почек может быть различным. Почки, развертывающиеся одновременно с ростом материнского по отношению к ним побега, называют почками *обогащения*. Формирующиеся из них *побеги обогащения* значительно увеличивают фотосинтезирующую способность. Такие почки харак-

терны для однолетних (фасоль, иван-да-марья, василек синий и др.) и многолетних (василек луговой, колокольчик раскидистый, вероника длиннолистная) травянистых растений. У деревьев и кустарников побеги обогащения, формирующиеся в тот же сезон, образуются очень редко (у березы, жимолости лесной). Нередко образование побегов обогащения у древесных растений происходит на вырубках.

Почки, впадающие на некоторое время в период покоя, а затем (на следующий год) образующие новые побеги, называются покоящимися или почками *регулярного возобновления*. Они обязательный признак любого многолетнего травянистого и древесного растения.

Некоторые почки не раскрываются и на следующий год и остаются еще некоторое время (иногда очень длительное) в состоянии покоя. Это *спящие* почки (некоторые почки вообще не формируют побегов). Они не отмирают, а нарастают на величину, равную годичному приросту стебля, на котором они располагаются. Конус нарастания спящей почки ежегодно производит некоторое количество новых метамеров (узлов с листовыми зачатками), а наружные чешуевидные листья постепенно опадают. Спящие почки – резерв растения. При обмерзании или обламывании побегов спящие почки пробуждаются и дают начало новым побегам. Развитие побегов из спящих почек нередко можно наблюдать после рубки деревьев. Образующиеся на пнях побеги нередко за год достигают больших размеров и имеют очень крупные листья. Интенсивный рост этих побегов обеспечивается обильным водоснабжением и подачей питательных веществ мощной корневой системой, которая в недалеком прошлом снабжала питательными веществами все дерево. Побеги с крупными листьями, развивающимися из спящих почек, нередко называют *водяными* побегами.

**Развертывание побега из почки и его развитие.** В жизни побега различают 2 этапа. Период формирования побега как зачаточного образования называют *внутрипочечным* или *эмбриональным*. При развертывании почки эмбриональный период в жизни побега сменяется *внепочечным*, или *постэмбриональным*, периодом. С наступлением весны почки трогаются в рост и отрастают новые побеги (стебли с листьями и почками). Пронаблюдать процесс развертывания побега можно еще до наступления весны, поставив в воду ветки деревьев или кустарников (особенно во второй половине зимы). Развертывание побега начинается с набухания почки, почечные чешуи раздвигаются, зачатки зеленых листьев увеличиваются в размерах. Вскоре после прорастания почки почечные чешуи опадают, а оставшиеся рубцы от опавших чешуй образуют на побеге почечное

кольцо. По длительно сохраняющимся почечным рубцам можно установить возраст ветви дерева или кустарника. Одновременно наблюдается удлинение междоузлий за счет активно делящихся клеток вставочной меристемы. В этот период происходит интенсивный рост листовых пластинок с морфологически верхней стороны, и лист отгибается от стебля. Благодаря вставочному росту между основанием листа и пластинкой формируется черешок. Закладка боковых побегов происходит как внутри материнской почки, так и в период внепочечного роста побега.

**Понятие о годичном и элементарном побеге.** *Годичный* побег – побег, рост и формирование которого во внепочечный период жизни заканчивается в течение одного года. В условиях сезонного климата это происходит за один вегетационный период. Интенсивность роста и развития отдельных метамеров различна. Часто у основания побега междоузлия короткие и узлы сближены, выше по побегу они становятся более длинными, а на верхушке снова наблюдается уменьшение длины междоузлий (максимальные размеры междоузлий, листьев, почек соответствуют срединным метамерам).

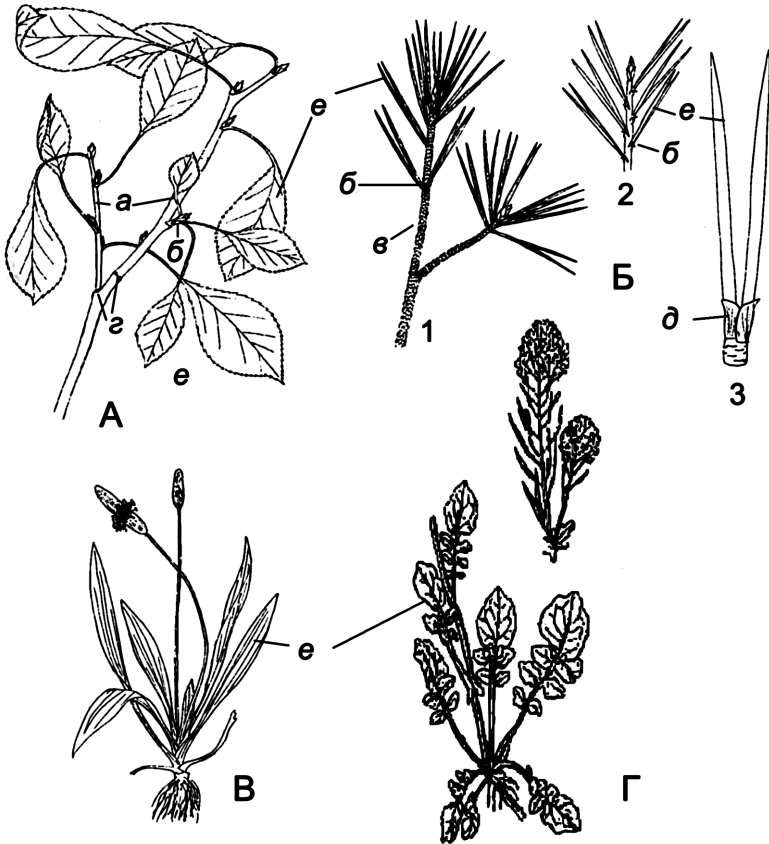
Развитие *элементарного* побега происходит по одновершинной кривой за один период видимого роста (один ростовой толчок). Не редко у дуба при исследовании годичного побега можно отметить, что он сформировался в результате двух периодов роста. Таким образом, следует говорить, что годичный побег состоит из двух элементарных побегов. Между двумя элементарными побегами отсутствуют чешуевидные листья, т.е. почечное кольцо не формируется. У растений бессезонного влажнотропического климата годичные побеги состоят, как правило, из нескольких элементарных побегов. Между несколькими (обычно 3–4) приростами (элементарными побегами) наблюдаются небольшие «периоды покоя».

### Морфологические типы побегов

1. **По длине междоузлий** (рис. 8). *Удлиненный* – побег, у которого четко выражены междоузлия и узлы находятся далеко друг от друга. *Укороченные* – побеги, у которых узлы сближены, и междоузлия практически не выражены или отсутствуют (подорожник). У одного и того же растения наряду с удлиненными побегами могут развиваться и укороченные (яблоня, береза, осока волосистая).

Обычно укороченные побеги характеризуются небольшим годичным приростом. У некоторых растений (сосна, плаун) годичные побеги обычно более 10 см длины, но имеют «сближенные» междоузлия. Такие побеги нередко называют *длинными* (рис. 8).

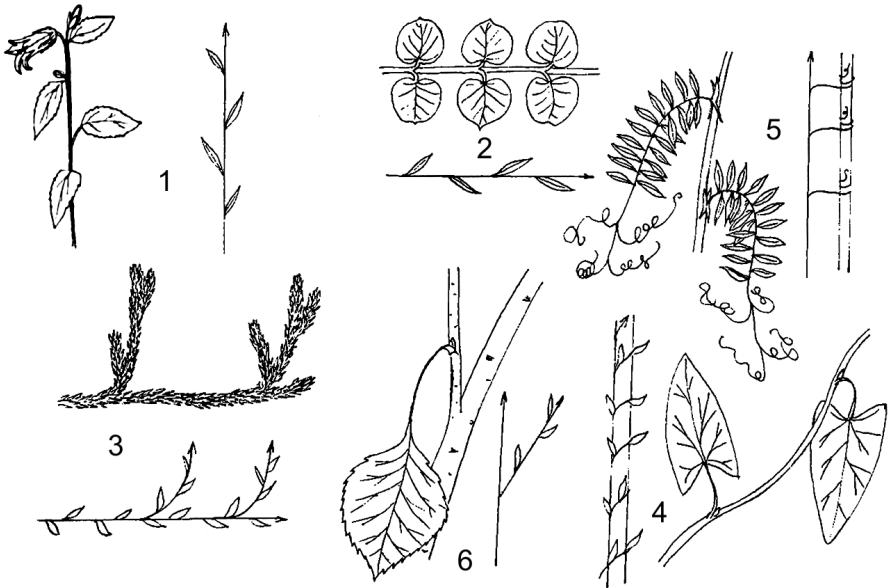
Укороченные побеги травянистых растений называют розеточными (примула, одуванчик, подорожник). *Полурозеточные* побеги (живучка ползучая, нивяник, василек луговой, колокольчик персиколистный) характеризуются сближенными узлами в базальной части побега и удлиненными междоузлиями в средней его части. В области соцветия междоузлия могут быть как удлиненными (колокольчик раскидистый), так и сближенными (колокольчик скупенный). У пастушьей сумки обыкновенной, редьки дикой и других по мере раскрытия цветков происходит удлинение междоузлий в соцветии.



**Рис. 8.** Укороченные и удлиненные побеги. А. Система побегов березы (2 года). Б. Система побегов сосны: 1 – внешний вид (2 года), 2 – схема, 3 – укороченный побег. В. Розеточный побег (подорожник). Г. Полурозеточный побег (дикая редька). а – удлиненный побег, б – укороченный побег, в – длинный, г – почечное кольцо, д – листья низовой формации, е – листья срединной формации



2. **По функциям.** У многих растений наблюдается специализация побегов. У древесных растений удлиненные побеги часто *вегетативные* (выполняют ростовую и трофическую функцию), а укороченные – *генеративные*. У вяза, бобовника, волчьего лыка полностью отсутствуют зеленые листья на генеративных побегах. У травянистых растений часто наблюдается обратная корреляция. Укороченные побеги – вегетативные, а удлиненные – генеративные (ландыш, подорожник).
3. **Положение побегов в пространстве.** Побеги могут быть прямо-стоячими (*ортотропные побеги*), горизонтальными, стелющимися (*плагиотропные побеги*), приподнимающимися (*анизотропные побеги*), наклонными, обвивающимися вокруг опоры, цепляющимися за опору (рис. 9). Разнообразие положения побегов разных растений в пространстве позволяет произрастать большему числу видов на той или иной территории.



**Рис. 9.** Типы побегов по расположению в пространстве: 1 – ортотропный (колокольчик рапунцелейвидный), 2 – плагиотропный (вербейник монетчатый), 3 – анизотропный (плаун булавовидный), 4 – вьющийся (вьюнок полевой), 5 – цепляющийся (горошек мышиный), 6 – наклонный (береза повислая)

Побеги могут менять положение в пространстве, что часто сопровождается изменением их морфологии. Подобные изменения можно наблюдать у живучки ползучей (рис. 9). Зимуют у живучки ортотропные укороченные побеги. В начале лета из верхушечной почки могут разворачиваться метамеры с укороченными или удлинненными междоузлиями. В первом случае в течение вегетационного сезона происходит увеличение размеров розеточного побега: во втором формируются метамеры с удлинненными междоузлиями, побег становится полурозеточным и переходит к цветению. Почти одновременно из боковых почек розеточной части побега формируются несколько плагитропных удлинненных недолговечных побегов (*столонов*), выполняющих функцию расселения. В конце лета или осенью верхушки плагитропных побегов приобретают вертикальное положение и образуются розетки листьев. В основании каждого розеточного побега формируется мочковатая корневая система.

Таким образом, побег живучки с момента его развития из боковой почки материнского побега до перехода к цветению изменил свое положение в пространстве от горизонтального до вертикального. Первый участок побега – горизонтальный удлинненный и однолетний; второй – укороченный вертикальный, многолетний. Из верхушечной почки последнего, развивается третий – удлинненный, несущий соцветие.

У звездчатки дубравной, как и у живучки, горизонтальная удлинненная стелющаяся часть побега однолетняя. К осени верхушечная почка побега, погружается в подстилку и в верхние слои почвы. Погруженная в почву часть побега продолжает нарастать и на ней формируются чешуевидные листья. После перезимовки из верхушечной почки отрастает орто- или анизотропный удлинненный, фотосинтезирующий побег. Часть прошлогодней горизонтальной части побега отмирает, а на сохранившейся части развиваются придаточные корни.

4. **По времени формирования побегов из почек.** Мы уже рассматривали (см. разнообразие почек) особенности формирования побегов обогащения (силлептические), побегов возобновления и водяных побегов.

**Образование системы побегов.** Формирование системы побегов происходит благодаря их ветвлению и нарастанию. Ветвление побега – процесс приводящий к формированию дочернего побега на материнском, т.е. на побеге одного порядка формируются побеги следующего порядка. Нарастание связано с удлинением оси (побега) за счет разворачивания побега из почки.

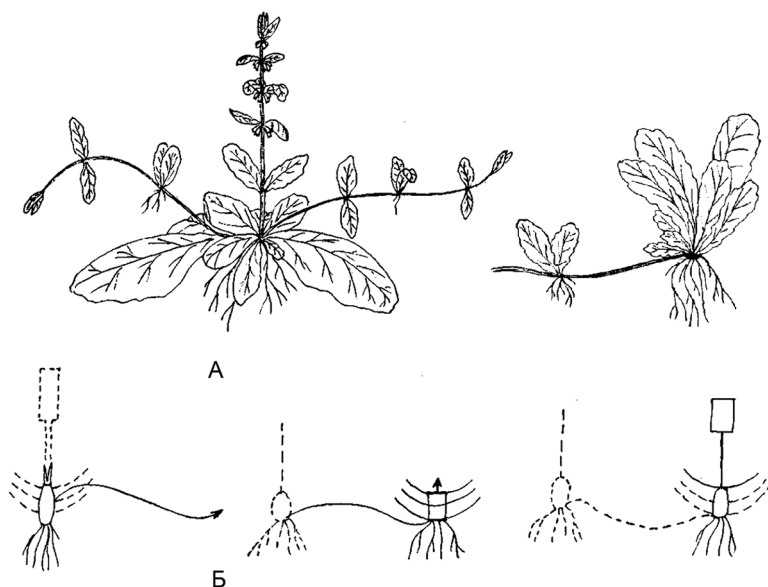


Рис. 10. А. Изменение направления роста побега в процессе морфогенеза (на примере живучки ползучей). Б. Схема

Выделяют 2 типа ветвления побегов: 1) верхушечное, 2) боковое. В процессе исторического развития растений характер ветвления изменялся. Верхушечное, или дихотомическое, ветвление характерно для плаунов (рис. 11) и папоротников. Выделяют равнодихотомическое (равновильчатое) ветвление – формирующиеся побеги одинаковые и нераводихотомическое (неравновильчатое) – один побег оказывается более мощным и является как бы продолжением материнского побега.

Для семенных растений характерно боковое ветвление. Начало новому побегу дают боковые почки. Образование боковых побегов увеличивает их общее число. Возрастает общая поверхность органов воздушного питания, что чрезвычайно важно для растений, ведущих «прикрепленный» образ жизни.

За счет верхушечной почки происходит нарастание побега в длину. В течение ряда лет в результате деятельности одной меристемы формируются многолетние оси одного порядка. Такой тип нарастания называется *моноподальным* (рис. 12). Так нарастает клен, ель, дуб, ясень

и др. Однако у ряда растений (сирень и др.) верхушечная меристема на определенном этапе формирует соцветие и дальнейшее моноподиальное нарастание становится невозможным.

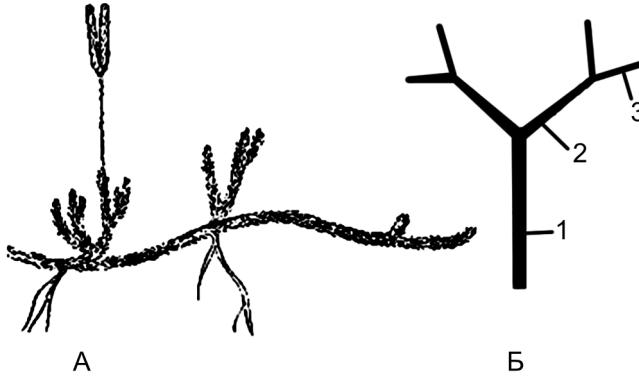


Рис. 11. Верхушечное ветвление. А. Побег плауна. Б. Схема (3 года). 1–3 – порядок ветвления

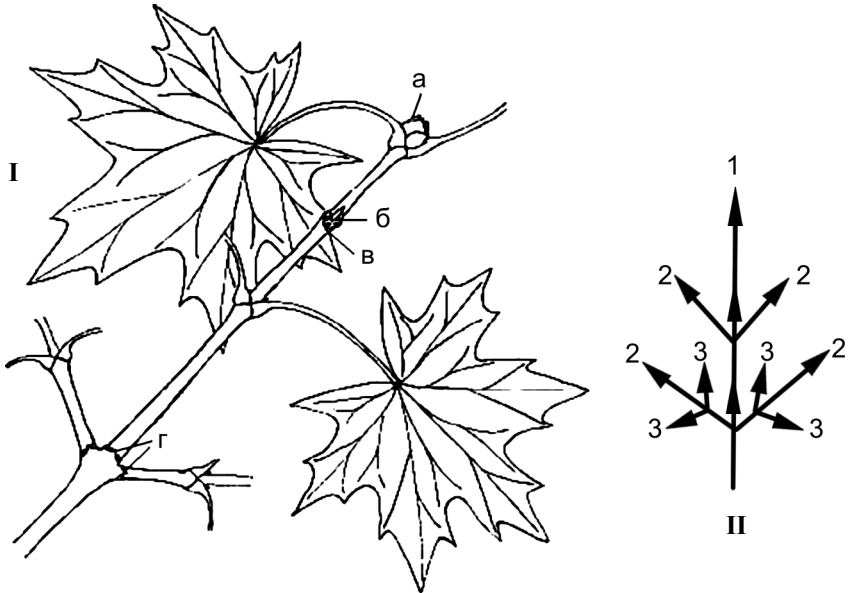
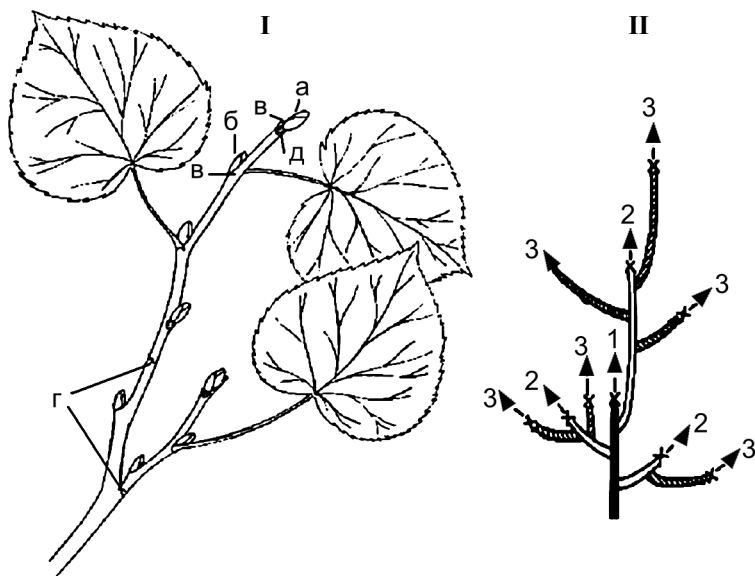


Рис. 12. Моноподиальное нарастание многолетних осей при боковом ветвлении. I. Ветка клена американского (2 года). II. Схема (3 года). 1–3 – порядок ветвления. а – верхушечная почка, б – боковая почка, в – листовый рубец, г – почечное кольцо

У некоторых видов (береза, ива, липа) ежегодно происходит отмирание верхушечной почки или даже части побега; нарастание растений в этом случае происходит из боковой почки. Осенью, после отмирания верхушечной почки и части побега, одна из боковых почек становится по положению верхушечной, но наличие рубца от отмершей верхушки побега (веточного рубца) свидетельствует, что данная почка является боковой. Такой тип нарастания называется *симподиальным* (рис. 13).



**Рис. 13.** Симподиальное нарастание многолетних осей при боковом ветвлении. I. Ветка липы (2 года). II. Схема (3 года). 1–3 – порядок ветвления. а, б – боковые почки (а – верхушечная по положению), в – листовый рубец, г – почечное кольцо, д – веточный рубец

Таким образом, для семенных растений характерно 2 способа формирования многолетних осей:

- 1) моноподиальное нарастание и боковое ветвление,
- 2) симподиальное нарастание и боковое ветвление.

**Главный и боковые побеги.** Главный побег формируется при прорастании семени из зародышевой почки. Из него в тот же год (или в последующие) формируется система побегов. Из верхушечной почки происходит нарастание главного побега (побега первого порядка). Из

боковых почек в результате бокового ветвления формируются боковые побеги (побеги второго порядка). Боковые побеги второго порядка также нарастают и ветвятся, образуя побеги третьего порядка, и т.д.

**Акротония, мезотония, базитония.** Эти три варианта ветвления побега различают в зависимости от расположения наиболее сильно развитых боковых побегов на материнском (рис. 14). При акротонном (греч. *акрос* – верхушка, *тонос* – сила, мощь) ветвлении наиболее мощные боковые побеги образуются на верхушке материнского побега, при мезотонном (греч. *мезос* – середина) – в середине, а при базитонном (греч. *базис* – основание) – в его основании. Частным случаем бокового ветвления является кущение побега. При этом боковые побеги формируются из почек, расположенных на укороченной части в основании побега.

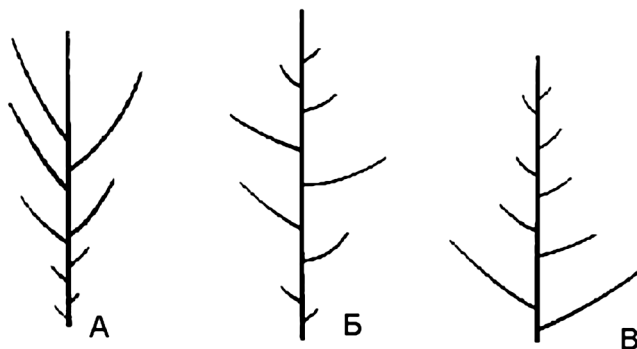


Рис. 14. Варианты ветвления побега: А – акротония, Б – мезотония, В – базитония

**Формирование ствола и кроны у деревьев.** Деревья характеризуются образованием единственного ствола; в его верхней части наблюдается интенсивное ветвление (акротонное), что приводит к формированию кроны. Нарастание ствола может быть как моноподиальным (клен, дуб, ясень), так и симподиальным (береза, ива, липа). В последнем случае ствол формируется в результате деятельности боковых по происхождению почек. Верхушечные почки, а чаще и небольшая верхняя часть побега развиты слабо и быстро отмирают. Формирование кроны происходит за счет пазушных почек и связано с разной интенсивностью ветвления. Угол наклона боковых ветвей относительно ствола также существенно влияет на своеобразии формы кроны. Обычно

первые боковые ветви более слабые и быстро отмирают. Так, у ели формирование полноценных ветвей кроны начинается только с 6–8-го года, а иногда и позднее. Часто форма кроны напрямую зависит от условий произрастания растения. В густом лесу деревья образуют высокий ствол и небольшую крону на самой верхушке. У одиноко стоящих деревьев формируется более мощная крона и небольшой ствол.

**Формирование кустарников.** Кустарники формируют несколько стволиков, которые сменяют друг друга по мере старения. Образование новых стволиков происходит за счет спящих почек, расположенных у основания материнского стволика. Они могут располагаться и приземно и подземно. Нарастание ствола происходит в течение нескольких лет. Ветвление происходит за счет пазушных почек. Степень ветвления различна у разных видов и часто зависит от фитоценоза. Если общая длительность жизни кустарника может достигать несколько сотен лет, то стволики живут около 20–40 лет. Однако эта величина колеблется в широких пределах: от 2 у малины до 60 у караганы.

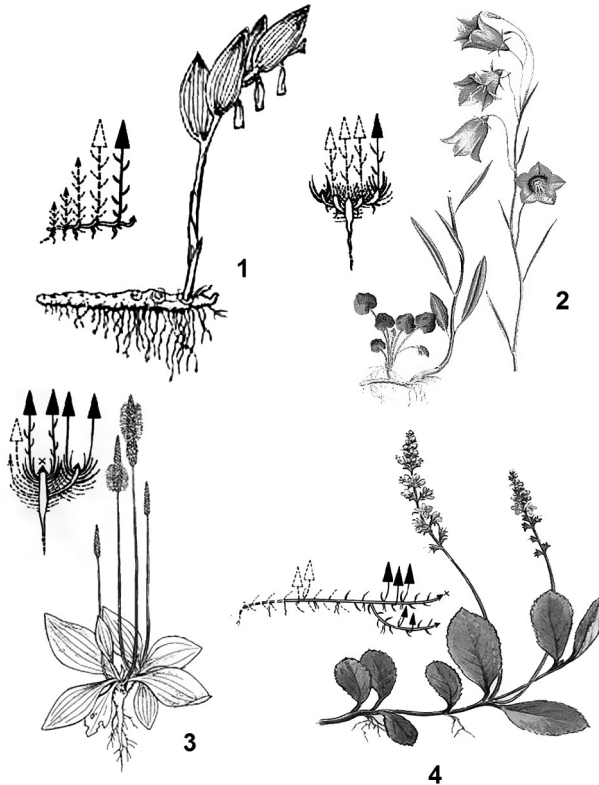
**Образование системы побегов у трав.** Травянистые растения характеризуются большим разнообразием побеговых систем, которые образуются в результате бокового ветвления и моноподиального или симподиального нарастания. Обычно большая часть годичного прироста трав отмирает в год формирования. Многолетние побеговые системы обычно расположены в почве или плотно к ней прижаты. Наибольшее значение при характеристике побеговых систем травянистых растений имеет тип нарастания и длина годичного прироста. На основании этих признаков выделены *модели побегообразования* (рис. 15) многолетних трав:

- 1) длиннопобегая симподиальная (вероника длиннолистная, купена лекарственная);
- 2) полурозеточная симподиальная (вереника колосистая, колокольчик персиколистный);
- 3) розеточная моноподиальная (подорожник большой, одуванчик лекарственный);
- 4) длиннопобеговая моноподиальная (вербейник монетчатый, вероника лекарственная).

**Понятие о монокарпическом побеге.** *Монокарпический* (моно – один, *карпос* – плод) побег цветет и плодоносит один раз. Понятие «монокарпический побег» обычно используют при характеристике травя-

нистых растений. Судьба монокарпического побега у разных растений может складываться по-разному (рис. 16):

- 1) побег, переходящий к цветению в первый год своего развития, – *моноциклический* (купена многоцветковая, копытень европейский);
- 2) побег, пререходящий к цветению только на второй год жизни, – *дициклический* (медуница неясная, земляника лесная, лютик кашубский);
- 3) если побег переходит к цветению только на третий или в последующие годы – *полициклический* (грушанка круглолистная, овсяница овечья).



**Рис. 15.** Модели побегообразования многолетних трав: 1 – длиннопобеговая симподиальная (купена лекарственная); 2 – полурозеточная симподиальная (колокольчик круглолистный); 3 – розеточная моноподиальная (подорожник средний); 4 – длиннопобеговая моноподиальная (вероника лекарственная)





*Рис. 16.* Монокарпические побеги: 1 – моноциклический (чина весенняя);  
2 – дициклический (лютик кашубский); 3 – полициклический (грушанка круглолистная);  
4 – с неполным циклом развития (одуванчик лекарственный)

Кроме вышеназванных, существуют побеги, которые никогда не переходят к цветению; они получили название побегов с неполным циклом развития. Причины этого могут быть разными: 1) неблагоприятные условия; 2) возрастное состояние; 3) специализация побегов у одного растения. К последней группе растений можно отнести моноподиально нарастающие побеги у подорожника большого, одуванчика лекарственного и др.

**Стебель.** Центральной, осевой частью побега является стебель. Стебель выполняет опорную, транспортную и запасную функции; зеленые стебли также участвуют в воздушном питании растений. Стебель – опора для листьев, цветков, плодов, почек и развивающихся из них боковых побегов. По проводящим тканям стебля снизу вверх и сверху вниз осуществляется передача воды и растворенных в ней питательных веществ. В тканях стебля откладываются запасные вещества. Молодые зеленые стебли наряду с листьями участвуют в синтезе органических веществ из неорганических. У некоторых растений зеленые листья отсутствуют (саксаул, кактус, спаржа, иглица и др.) и стебель является основным органом воздушного питания.

На стебле выделяются узлы и междоузлия. Форму стебля обычно определяют по его поперечному срезу, сделанному на уровне междоузлия (рис. 17). У разных растений она не одинаковая, но постоянна для вида или даже рода, семейства. Это нередко имеет таксономическое значение. Чаще стебель округлый с ровным или ребристым краем. Он может быть четырехгранным (крапива, шалфей), трехгранным (осока), крылатым (чина лесная) и т.д. Стебель бывает гладким или опушенным, что определяется наличием различных волосков на эпидермисе.

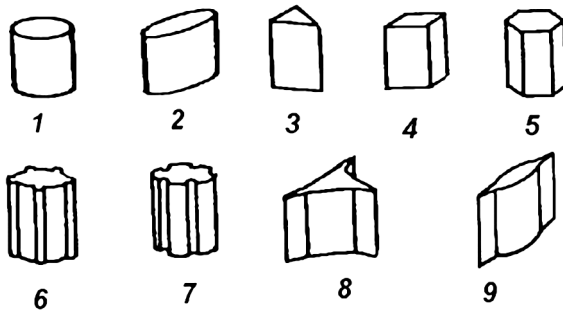


Рис. 17. Форма стебля на поперечном срезе: 1 – округлый; 2 – сплюснутый; 3 – трехгранный; 4 – четырехгранный; 5 – многогранный; 6 – ребристый; 7 – бороздчатый; 8, 9 – крылатые

**Листорасположение** – это порядок расположения листьев на стебле (рис. 18). У одних растений (березы, дуба, липы, лютика) от узла отходит один лист. Такое листорасположение называют *очередным*. Если на узле более одного листа – *мутовчатое*. Его частным случаем является *супротивное*, при котором в пределах узла расположены два листа, обычно

друг против друга (супротивно), как у клена, бузины, калины, вероники. У ряда видов (вороний глаз, ветреница, элодея, можжевельник) от узла отходят три или большее число листьев. Во всех случаях листья, отходящие от двух соседних узлов, никогда не располагаются друг над другом, а только под углом друг к другу. При таком листорасположении достигается минимальное затенение одного листа другим.

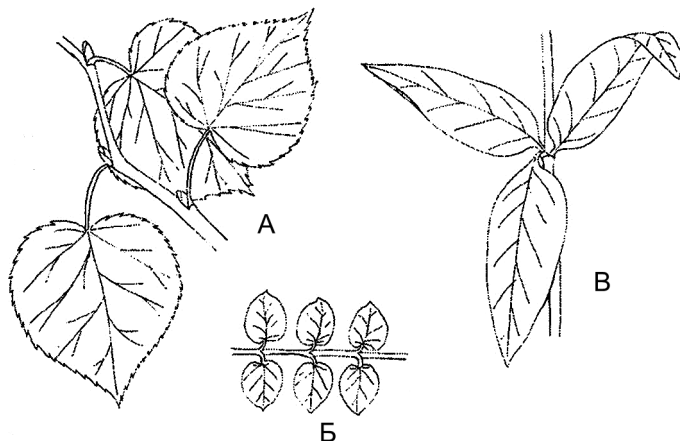


Рис. 18. Типы листорасположения: А – очередное (липа), Б – супротивное (верейник монетчатый), В – мутовчатое (верейник обыкновенный)

Закономерности листорасположения (*филлотаксиса*): 1) отражают симметрию побега; 2) внутренние факторы (генетические); 3) внешние (вторичные) факторы, обеспечивающие меньшее затенение листьев. Основные понятия, используемые при рассмотрении закономерностей листорасположения:

*Угол дивергенции* – угловое расстояние между медианами соседних листьев, выраженное в градусах или долях окружности ( $1/2$  или  $180$ ).

*Основная генетическая спираль* – условная линия, соединяющая соседние листья на побеге.

*Ортостиха* – условная вертикальная линия, соединяющая листья, сидящие друг над другом.

*Листовой цикл* – число листьев, последовательно расположенных на разных ортостихах (число листьев на стебле до нового узла на той же ортостихе).

*Правило эквидистантности* – правило равенства угловых расстояний между медианами соседних листьев.

*Формула листорасположения* – дробь, соответствующая значению угла дивергенции. Знаменатель определяет число ортогих и листьев в листовом цикле, а числитель – обороты спирали одного листового цикла. В природе встречаются растения с разными формами листорасположения:  $1/2$  (гладиолус, вика),  $1/3$  (осока, ольха),  $2/5$  (табак, шиповник),  $3/8$  (подорожник, капуста),  $5/13$  (молодило) и др.

*Диаграмма листорасположения* – условный чертеж, изображающий проекцию всех узлов побега с их листьями на горизонтальную плоскость (рис. 19). Пунктирной линией показана ось побега (основная генетическая спираль), а листья изображены фигурными скобками. Угол между ортогистами определяем путем деления 3600 на число ортогистов (знаменатель дроби). Если полученное число умножить на числитель дроби, получим значение угла дивергенции.

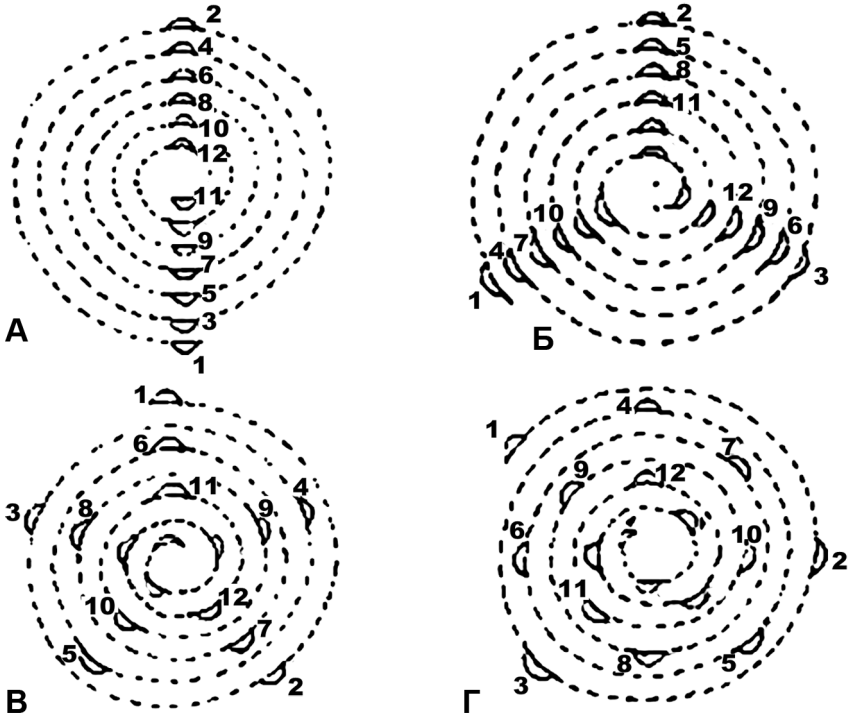


Рис. 19. Диаграммы спирального листорасположения. А –  $1/2$ ; Б –  $1/3$ ; В –  $2/5$ ; Г –  $3/8$

## Лист

Лист представляет собой боковой орган побега, расположенный на стебле. Функции листа: 1) фотосинтез, 2) транспирация, 3) газообмен.

Основными частями листа являются *пластинка*, *черешок*, *прилистники* и *основание* (рис. 20). Их строение соответствует тем функциям, которые они выполняют. У разных растений их форма и размеры неодинаковые.

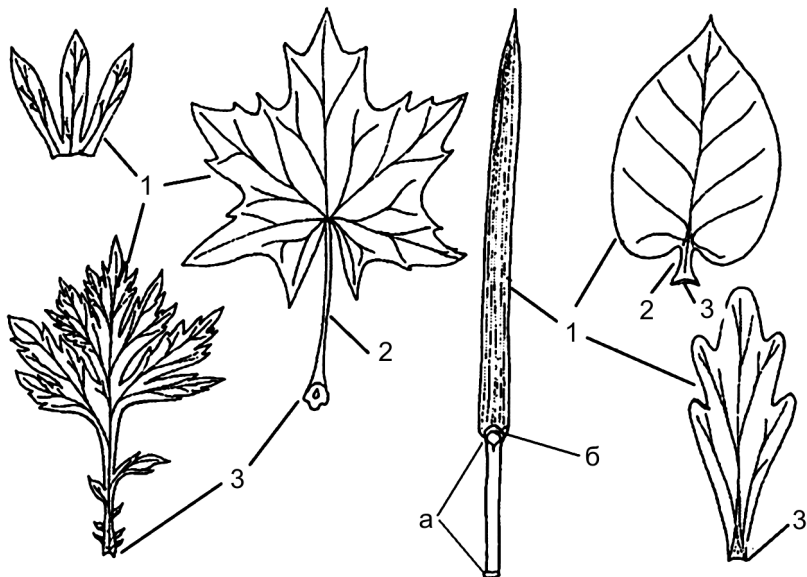


Рис. 20. Простые листья: 1 – листовая пластинка, 2 – черешок, 3 – основание, 4 – прилистники; а – влагалище, б – язычок

Пластинка – это расширенная, пластинчатая (плоская) часть листа. Именно эта часть листа выполняет перечисленные выше функции. При пластинчатой форме органа достигается максимальная его поверхность, и как следствие высокая фотосинтетическая активность. В основании пластинка переходит в стеблевидный черешок. Его длина может быть разной (выделяют длинночерешковые и короткочерешковые листья). Основная функция черешка – размещение листовой пластинки в наиболее выгодном для растения положении в пространстве, а также в обеспечении пружинистости листа, т.е. предотвращении повреждения листа при различных ударах, в том числе ветра. Он, в свою очередь, в нижней части переходит в основание листа, которое непосредственно

связано со стеблем. Основание – это *обязательная часть листа*. У некоторых растений (морковь, пшеница) она разрастается и охватывает стебель над узлом. Такое основание называют влагалищем.

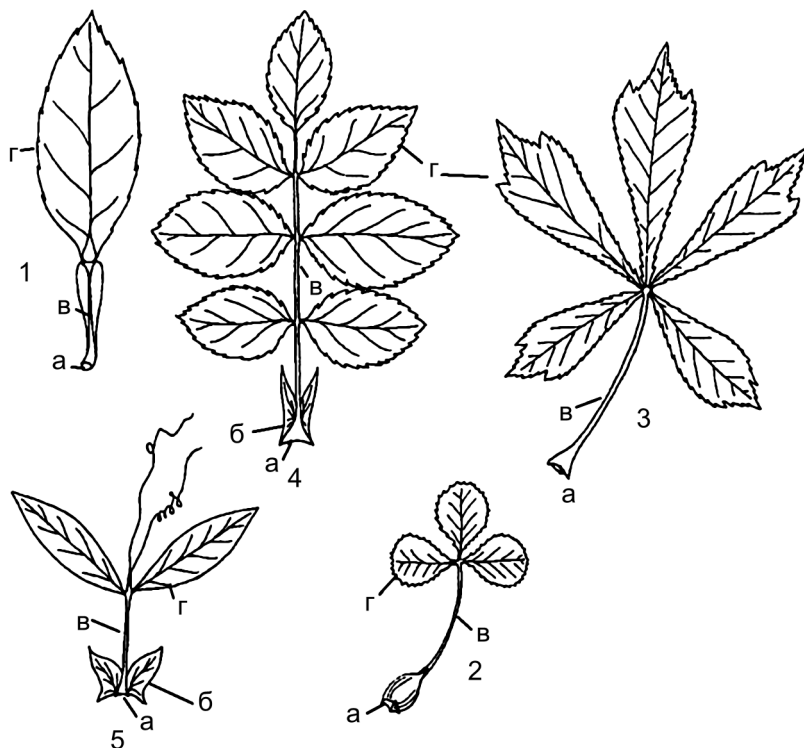
Прилистники – это выросты на основании листа. Их функция в основном связана с защитой листовой пластинки в период внутрипочечного развития. Однако у некоторых растений прилистники способны выполнять важные функции и во взрослом состоянии. Они могут значительно разрастаться, как у гороха, и напоминать пластинку, выполняя при этом фотосинтезирующую функцию. У желтой акации, крыжовника прилистники превращаются в колючки и служат как защитные образования.

Лист называют *полным*, если у него есть пластинка, черешок, основание, прилистники. Полный лист у рябины, розы, дуба, черемухи. У первых двух из указанных растений все части листа сохраняются в течение всей жизни. У дуба взрослые листья не имеют прилистников, т.к. они рано отмирают, выполнив функции по защите пластинки зачаточного листа почки. При разворачивании почки и формировании побега прилистники у дуба, березы, липы и ряда других растений опадают.

Лист называют *неполным*, если у него отсутствует хотя бы одна из его частей: черешок (лист сидячий), прилистники или пластинка. Сидячий лист у алоэ, колокольчика персиколистного, гвоздики Фишера. У этих растений также отсутствуют и прилистники. Последних нет и у сирени, капусты, картофеля. Редко, но может отсутствовать пластинка, тогда ее функции выполняют другие части: прилистники (чина безлисточковая), уплощенный черешок (у некоторых акаций).

**Простые и сложные листья.** Лист с одной пластинкой, не имеющий сочленения с черешком или основанием называют *простым* (рис. 20). Лист называют *сложным* (рис. 21), если у него одна или несколько пластинок, каждая из них имеет собственное сочленение с общим черешком – рахисом. Каждую листовую пластинку сложного листа называют листочком или пластиночкой.

Однолисточковый сложный лист – у лимона, мандарина; трехлисточковый сложный лист – у земляники, клевера; пальчатый сложный лист – у люпина, каштана конского; непарноперистый сложный лист – у рябины, ясеня (верхний листочек один, и только боковые листочки располагаются парами на общем черешке) и парноперистый – у соевика, гороха (все листочки занимают боковое положение на общем черешке и располагаются парами).



**Рис. 21.** Сложные листья: 1 – однолисточковый (лимон), 2 – тройчатосложный (клевер ползучий), 3 – пальчатый (каштан конский), 4 – парноперистый (чина луговая), 5 – непарноперистый (малина лесная); а – основание, б – прилистники, в – рахис, г – листочек

Сложные листья бывает трудно отличить от простых, имеющих глубоко рассеченную пластинку: тройчаторассеченную – у ветреницы, пальчоторассеченную – у лапчатки прямостоячей, непарноперисторассеченную – у лапчатки гусиной, лировидный лист – у картофеля (лист непарноперисторассеченный с наиболее крупным верхним сегментом). Каждую отдельную часть пластинки называют сегментом. Сегмент не имеет дополнительного сочленения с черешком (рис. 22, 23). Форма и размеры листьев – важный таксономический признак.



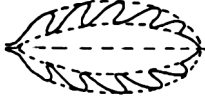


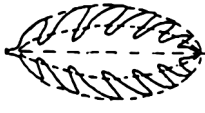





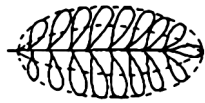
		тройчато-	пальчато-	перисто-
простые листья	разделен менее половины		с лопастями 	
	разделен более половины		с долями 	
	рассеченный до основания		с сегментами 	
сложные листья		с листочками 		

Рис. 22. Типы рассечения листа

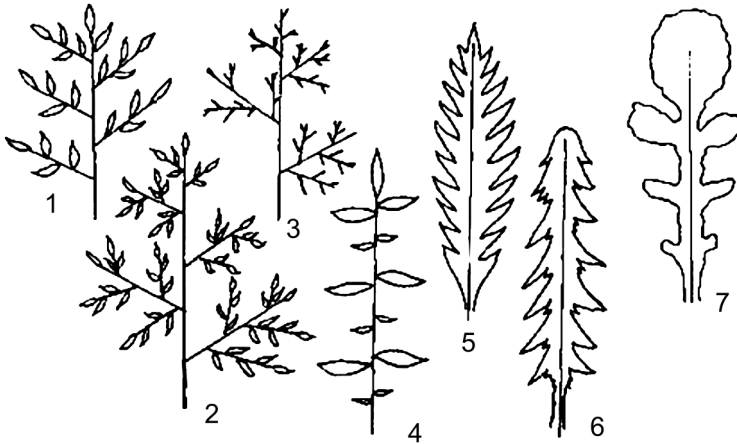


Рис. 23. Особенности формы рассечения листовой пластинки: 1 – двоякорасчлененный лист, 2 – тройкорасчлененный, 3 – многократнорасчлененный, 4 – прерывчатоперистый, 5 – гребневидный, 6 – струговидный, 7 – лировидный



**Разнообразие листовых пластинок.** Пластинки простых листьев и листочки сложных листьев очень разнообразны. При характеристике листовых пластинок простого листа и листочков сложного листа отмечают: форма (рис. 24, 25) и степень ее рассечения (рис. 22), форма верхушки, края и основания (рис. 26), а также характер жилкования (рис. 27). По общему очертанию выделяют округлые, овальные, яйцевидные, линейные и другие пластинки. При степени рассечения обращают внимание на глубину разреза.

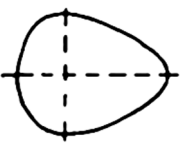
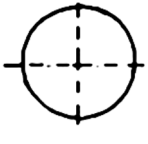
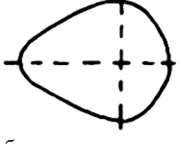






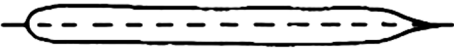
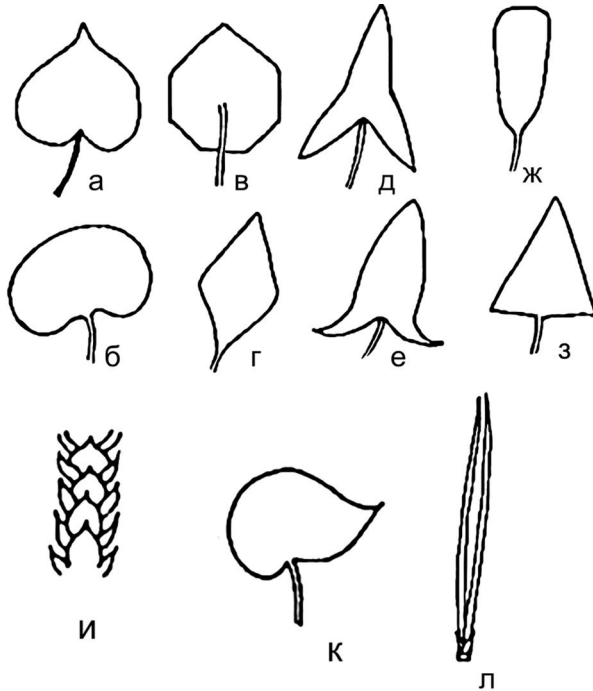
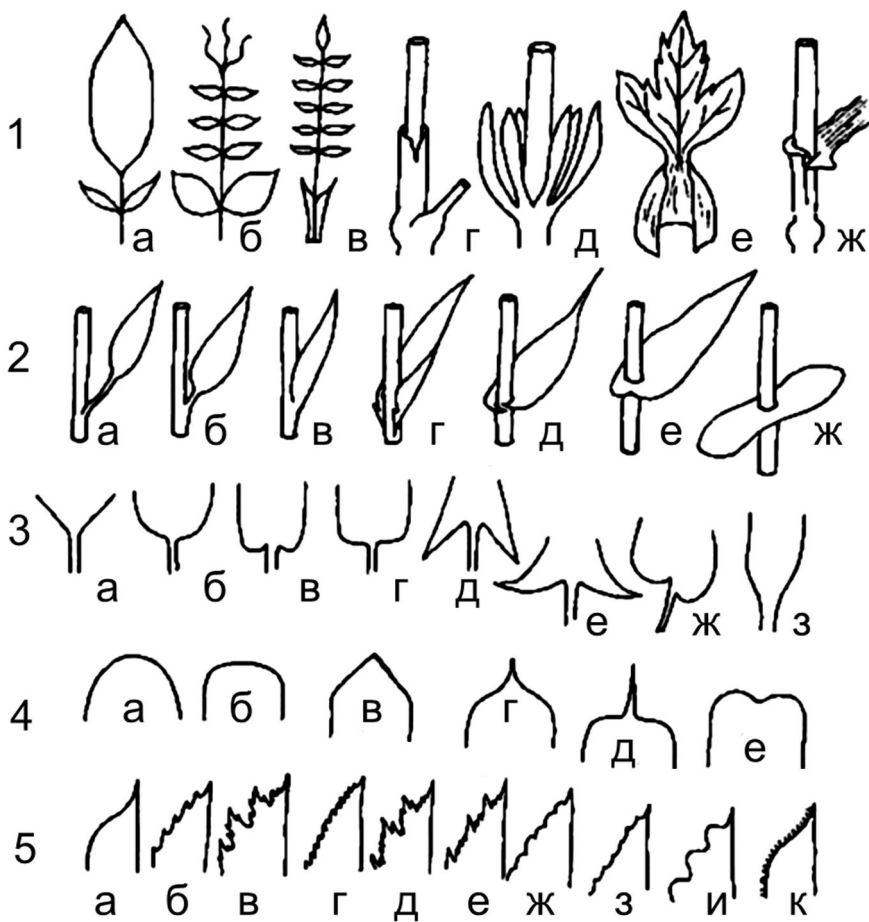
	наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	наибольшая ширина находится посередине листа	наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
длина почти равна ширине	 широкояйцевидный	 округлый	 обратно-широкояйцевидный
длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 яйцевидный	 эллиптический	 обратнояйцевидный
длина превышает ширину в 3–4 раза	 узкояйцевидный	 ланцетный	 обратно-узкояйцевидный
длина превышает ширину более чем в 5 раз	 линейный		

Рис. 24. Формы листовой пластинки



**Рис. 25.** Особые формы листьев: а – сердцевидный, б – почковидный, в – щитовидный, г – ромбовидный, д – стреловидный, е – копьевидный, ж – лопатчатый, з – треугольный, и – чешуевидный, к – неравнобокий, л – игольчатый

Многочисленные жилки пересекают пластинку в разных направлениях. На пластинке может быть одна мощная жилка, идущая по ее середине. Это главная жилка. От нее в стороны отходят более тонкие боковые, которые в свою очередь неоднократно ветвятся (береза, дуб). Такое жилкование пластинки называют *перистым* (или перисто-сетчатым). При наличии нескольких крупных, более или менее одинаковых жилок, сближенных в основании пластинки и расходящихся веером (герань, лютик), жилкование называют *пальчатым* (или пальчато-сетчатым). Если крупные жилки проходят вдоль пластинки параллельно друг другу, то жилкование называют параллельным (пшеница, овсяница). *Дуговидное* жилкование наблюдается у листьев (ландыш, подорожник), крупные жилки которых, помимо центральной, изогнуты подобно дуге (рис. 27).



**Рис. 26.** Особенности морфологии листа. 1. Части листа: а – полный лист, б – сложный лист с прилистниками, в – прилистники срослись с черешком, г – раструб, д – ложномутовчатое листорасположение (например, у подмаренников), е – вздутое влагалище, ж – трубчатое влагалище (например, у злаков). 2. Положение листа на стебле: а – длинночерешковый лист, б – короткочерешковый, в – сидячий, г – низбегающий, д – стеблеобъемлющий, е – пронзенный, ж – сросшиеся листья. 3. Форма основания листовой пластинки: а – клиновидное, б – округлое, в – сердцевидное, г – срезанное, д – стреловидное, е – копьевидное, ж – неравнобокое, з – суженное. 4. Форма верхушки листа: а – тупая, б – усеченная, в – острая, г – заостренная, д – остроконечная, е – выемчатая. 5. Форма края листа: а – цельнокрайний, б – зубчатый, в – двоякозубчатый, г – пильчатый, д – двоякопильчатый, е – неравнопильчатый, ж – городчатый, з – выемчатый, и – волнистый, к – реснитчатый

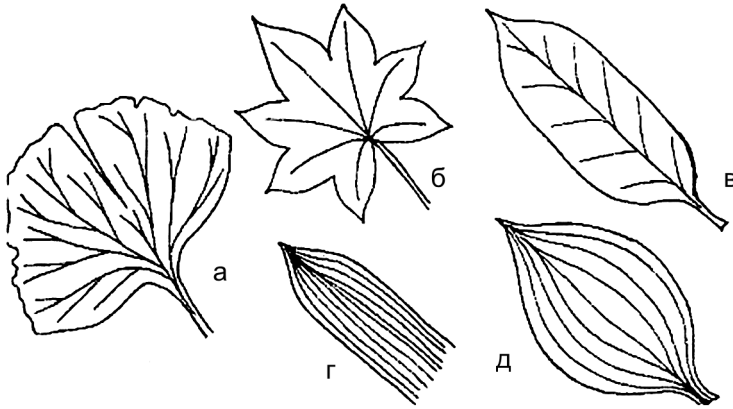


Рис. 27. Формы жилкования листа: а – дихотомическое, б – пальчатое, в – перистое, г – параллельное, д – дуговое

**Три формации листьев.** В основании годичного побега расположены листья *низовой формации* (почечные чешуи, чешуи луковиц), выполняющие защитную функцию (рис. 28). Обычно они чешуевидные или пленчатые, бурые, бледно-зеленые. Обычные зеленые листья образуют *срединную формацию*. Листья *верховой формации* расположены в области соцветия, являются кроющими листьями цветков и выполняют защитную функцию (для бутонов). У некоторых растений (марьяник дубравный) они окрашены в яркий цвет и служат для привлечения насекомых.

Все различия листьев срединной формации у одного растения относят к *гетерофиллии* (рис. 29). Наиболее ярко она проявляется у стрелолиста, лютика кашубского, колокольчика круглолистного и обусловлена влиянием экологических условий. *Анизофиллия* (рис. 29) – разнолистность срединных листьев, расположенных на одном узле или соседних. Эти различия обусловлены, прежде всего, действием силы тяжести.

Нередко на одном побеге и даже системе побегов листья с неодинаковыми размерами черешков, формы и размеров листовых пластинок расположены в одной плоскости, при этом образуется «сплошной зеленый экран», воспринимающий падающие лучи Солнца. Такое расположение листьев по отношению к источнику света (часто в условиях затенения) называют *листовой мозаикой* (рис. 30).

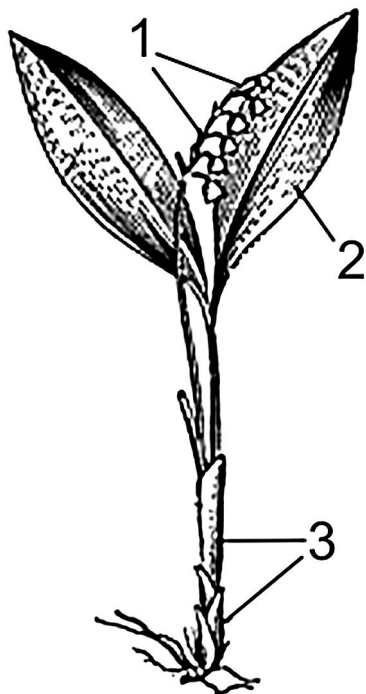


Рис. 28. Три формации листьев ландыша майского: 1 – листья верхней формации, 2 – листья срединной формации, 3 – листья нижней формации

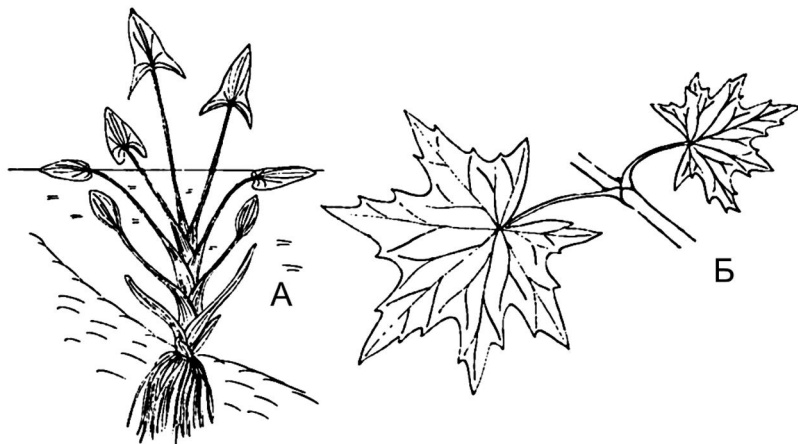


Рис. 29. А – гетерофилия на примере стрелолиста. Б – анизофилия на примере клена платановидного

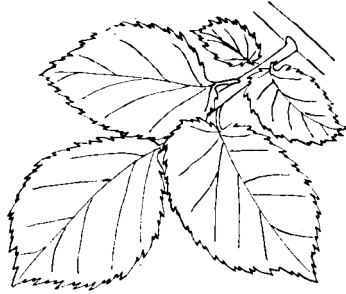


Рис. 30. Листовая мозаика на примере вяза гладкого

**Продолжительность жизни зеленых листьев** у разных растений неодинаковая и колеблется от нескольких недель до 20 и более лет (у ели Шренка – до 27 лет). У вельвичии удивительной два листа постоянно растут в течение всей жизни растения, свыше 1000 лет. Наиболее скоротечна жизнь листьев у эфемеров (однолетние) и эфемероидов (многолетние растения), которые вегетируют в течение короткого периода. Эфемеры завершают свое развитие уже весной в теплое и влажное время, а летом сохраняются только семена. У эфемероидов (тюльпаны, нарциссы, гиацинты, подснежники) после отмирания надземных побегов остаются подземные видоизмененные побеги. Листья подавляющего числа древесных и травянистых растений средней полосы России живут в течение одного вегетационного периода. Если ежегодно многолетнее растение в течение какого-то отрезка времени находится в безлистном состоянии его называют листопадным (дуб, береза, лиственница). Вечнозелеными называют растения, имеющие круглый год зеленые листья. Однако вечнозеленость не означает, что лист живет вечно. Благодаря формированию новых олиственных побегов до того, как опадут листья на старых, растения выглядят постоянно зелеными. У многих вечнозеленых растений листья живут больше одного астрономического года. В Подмоскowie у ели листья сохраняются 5–7 лет, у сосны – 3–4 года, у брусники – 2–4 года, у копытня – 14–16 месяцев.

*Листопад* – естественный процесс отделения листа от стебля. Вы наблюдали этот процесс осенью, когда деревья и кустарники сбрасывают осенний желто-оранжевый наряд. Изменение окраски листьев с зеленой на желто-золотистую и оранжевую – это результат разрушения хлорофилла и накопления каротина и ксантофилла в хромопластах и антоциана в вакуолях. Существенные изменения происходят в основании листа на клеточном уровне. Прежде всего, начинает закладываться пробка

(пробковый слой), которая покрывает тот участок, где появится рубец от отделившегося листа. Наружу от пробки формируется отделительный слой. Межклетное вещество, соединяющее клетки этого слоя, ослизняется, и клетки отделяются друг от друга. Иногда разрушению подвергаются и оболочки клеток. Обычно лист еще некоторое время сохраняется на стебле благодаря проводящим пучкам. При нарушении этой связи, особенно при порывах ветра, лист падает.

У растений умеренного климата листопад приурочен к осени (концу вегетационного периода) и имеет приспособительный характер. Идет подготовка растений к длительному периоду покоя во время зимы. Сбрасывая листья, растение освобождается от накопившихся в листьях конечных продуктов обмена, вредных для растения. Кроме того, если бы листья остались и продолжали испарять, растение погибло от иссушения, т.к. с похолоданием замедляется и практически прекращается подача воды из почвы. Также на олиственных ветвях задерживалось бы много снега, что привело к повреждению крон. У ели, сосны и других деревьев, остающихся зелеными на зимний период выработались свойства, обеспечивающие их сохранность зимой с листьями (игольчатые листья, упругие ветви, конусовидные кроны).

Одним из важнейших факторов, стимулирующих сбрасывание листьев, – уменьшение длины светового дня. Листопад наследственно закрепленное свойство растений. Он определяется внутренними факторами и ритмом развития растения.

### 1.3. Метаморфозы вегетативных органов

Под *метаморфозом* понимают видоизменения органов, возникающее в процессе эволюции в связи со сменой или усилением одной или нескольких функций и генетически закрепленное в потомстве.

#### 1.3.1. Метаморфозы корня

При усилении запасающей функции значительно увеличивается диаметр корня. У некоторых двулетних растений: моркови, репы, свеклы образуются *корнеплоды*. В их формировании наряду с основанием главного корня принимает участие основание главного побега. В образовании корнеплода (рис. 31) моркови большая часть принадлежит корню, в отличие от корнеплодов репы и свеклы, у которых небольшая часть принадлежит побегу.

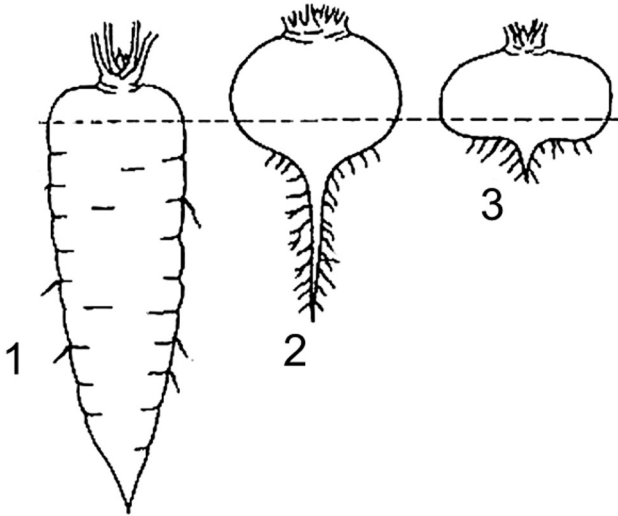


Рис. 31. Корнеплоды: 1 – морковь, 2 – свекла, 3 – редька

В образовании *корневых шишек* принимают участие придаточные корни. На корневых шишках могут образовываться придаточные почки. Корневые шишки (рис. 32) характерны для чистяка, ятрышника, аспарагуса.

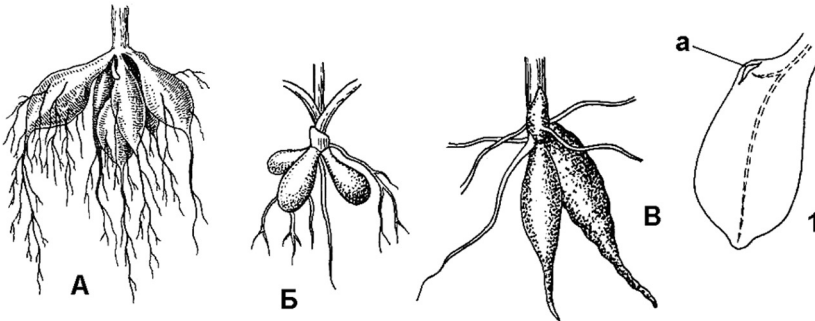


Рис. 32. Корневые шишки: А – георгины, Б – лобки, В – чистяка (1 – продольный разрез, а – придаточная почка)

У некоторых растений для поддержания побегов в воздушной среде образуются дополнительные корни (рис. 33). Они могут отходить от кроны и, достигнув поверхности почвы, интенсивно ветвятся



(например, у баньяна). Корни напоминают по форме столбы и называются *столбовидными*. У кукурузы от нижних участков стебля нередко отходит множество *ходульных* корней, что позволяет противостоять полеганию высоких и тяжелых побегов этого культурного растения. Ходульные корни характерны и для ризофоры, обеспечивающие ее устойчивость в мангровых зарослях. У фикуса каучуконосного образуются *досковидные* корни (сходны по внешнему виду с досками). Побеги плюща стремясь к солнцу обвивают различные деревья или прикрепляются к стенам. Удерживаться на поверхности им помогают *корни-прищепки* – небольшие придаточные корни, врастающие в небольшие неровности поверхности.

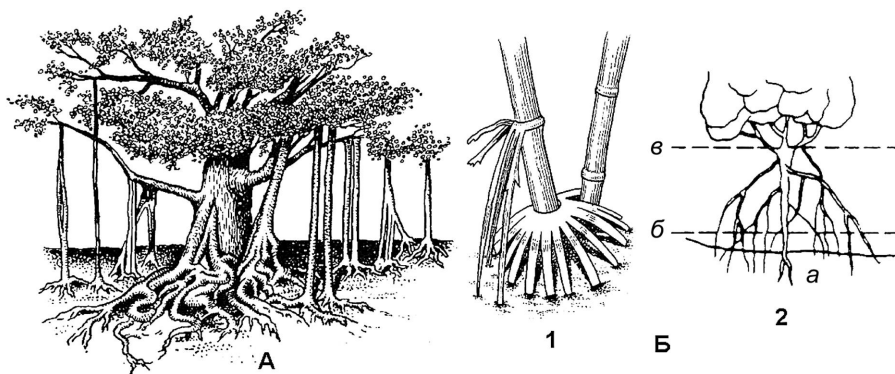


Рис. 33. Метаморфозы корня. А – столбовидные (баньян); Б – ходульные: 1 – кукуруза, 2 – ризофора (а – ил, б – зона отлива, в – зона прилива)

Многие тропические растения (например, мангровые – авиценция (рис. 34), произрастающие на пресноводных болотах и мелководьях океанических побережий, развивают специальные *дыхательные* корни – *пневматофоры*. Они появляются на подземных боковых корнях и растут вертикально вверх, поднимаясь над водой или почвой (имеют отрицательный геотропизм).

Условия произрастания растений нередко существенно влияют на особенности строения их корней. Так, есть целая группа растений, произрастающая в кронах деревьев (рис. 34); их *воздушные* корни свешиваются с ветвей и способны поглощать влагу и пылевидные частицы, взвешенные в воздухе (подобно губке или фильтровальной бумаге). Такие корни характерны *эпифитам*, обитающим во влажных тропических лесах (орхидные, папоротники).

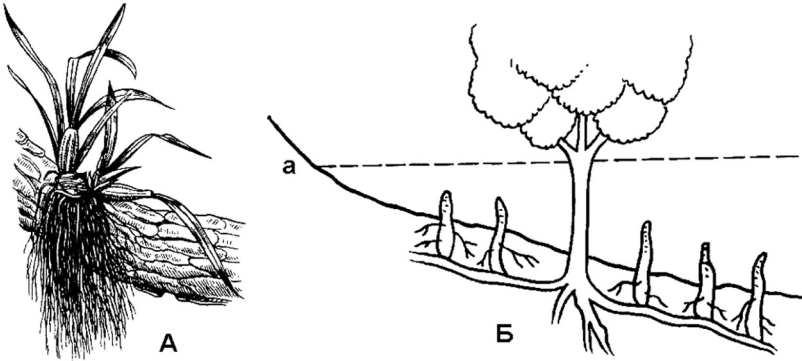


Рис. 34. Метаморфозы корня. А – воздушные корни орхидей, Б – дыхательные (аэриценция); а – зона отлива

У некоторых растений корни видоизменяются в присоски, внедряются в ткани растения-хозяина и поглощают из клеток воду с растворенными питательными веществами. Одна группа растений (иванда-марья, погребок, омела) имеют зеленую окраску и способны самостоятельно образовывать органические вещества. Им необходимы только вода и минеральные вещества. Такие растения относят к *полупаразитам*. Другие (повилика, заразиха) не имеют зеленой окраски, питаются готовыми органическими веществами, всасывая их из другого растения. Их относят к группе *паразитов*.

### 1.3.2. Метаморфозы побега

*Корневище* (греч. *rhizome* – корнеподобный) – многолетний подземный побег, выполняющий функции вегетативного размножения, возобновления, расселения и запасания веществ (рис. 35). Корневище обычно не несет зеленых листьев, а узлы выделяются по чешуевидным листьям, рубцам и пазушным почкам. От корневища отходят придаточные корни, расположенные главным образом в узлах мочками или поодиночке. В зависимости от степени развития междоузлий корневища делят на длинные, короткие и укороченные.

Существует два способа формирования корневищ. У копытня, манжетки, гравилата, земляники, медуницы и других первоначально весь побег надземный. Он несет и чешуевидные и зеленые листья. В дальнейшем листья отмирают, а стеблевая часть втягивается в почву, утолщается за счет отложения запасных веществ и превращается в корневище.

Таким образом, в структуре побега можно различить две фазы: надземную и подземную. Такие корневища называют *надземнообразующимися* или *эпигеогенными*. У пырея, вороньего глаза, купены, вероники длиннолистной корневище формируется из почки, находящейся под землей. Такие корневища, изначально подземного происхождения, называют *подземнообразующимися* или *гипогеогенными*. В этом случае корневища обычно тонкие и служат для вегетативного размножения.

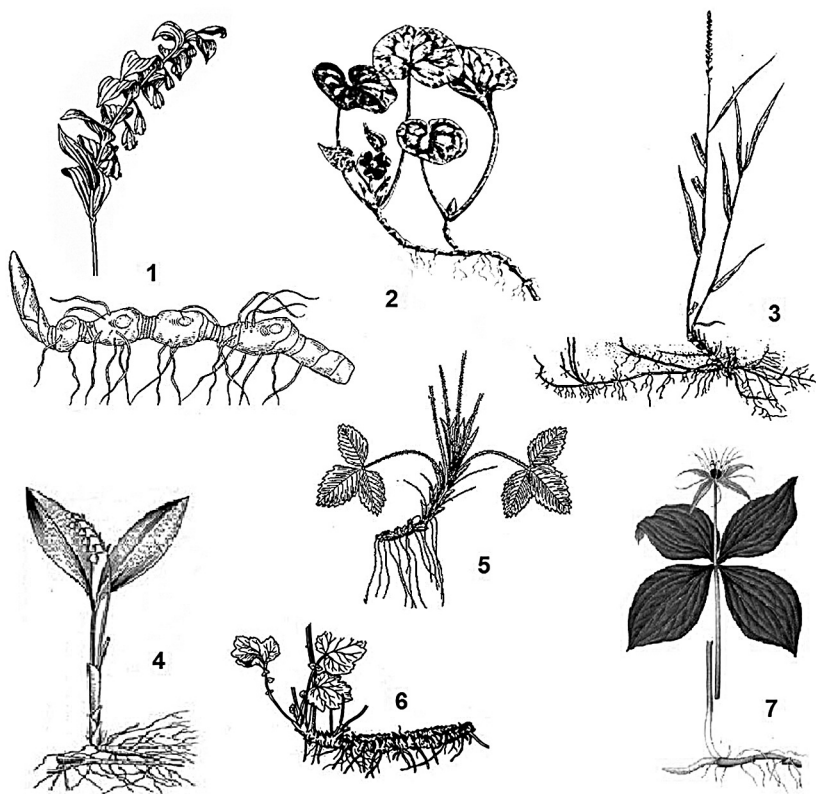


Рис. 35. Корневища: 1 – купена, 2 – копытень, 3 – пырей, 4 – ландыш, 5 – земляника, 6 – гравилат, 7 – вороний глаз

Корневища различают по типу нарастания. Симподиально нарастающие корневища характерны для сныти, горошка мышиноного, купены. Моноподиально нарастающие корневища образуются у вороньего глаза, кислицы обыкновенной. Кроме того, корневища различают по

толщине, направлению роста и другим признакам. При ветвлении корневища образуется куртина надземных побегов, которые фактически принадлежат одной особи. Нарастая верхушкой (дистальной частью), корневище постепенно отмирает в старой (проксимальной части), что часто приводит к вегетативному размножению.

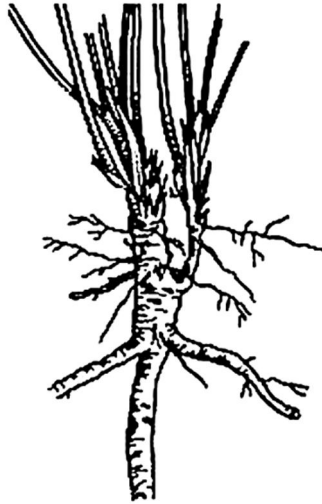


Рис. 36. Каудек клевера горного

**Каудекс** (лат. *caudex* – ствол, пень) развивается у многолетних трав и кустарников с хорошо развитым стержневым корнем (клевер горный, колокольчик скученный, люпин многолетний). Он представляет собой своеобразный многолетний орган побегового происхождения с обычно одревесневшими нижними участками побегов, переходящими в деревянистый стержневой корень (рис. 36). Побеговое происхождение каудекса можно установить по листовым рубцам и закономерному расположению почек. Каудекс несет многочисленные почки возобновления и обычно служит местом отложения запасных питательных веществ. От корневищ каудекс отличается и способом отмирания (от центра к периферии).

**Столоны** (лат. *stolonis* – корневой побег) – однолетние удлиненные горизонтальные побеги с ярко выраженной функцией вегетативного размножения и распространения (рис. 37). Недолговечность stolона обеспечивает быстрое отделение дочерних особей, начало которым

дают почки на верхушке столона. При ветвлении столона усиливается вегетативное размножение и образуется большое количество дочерних особей.

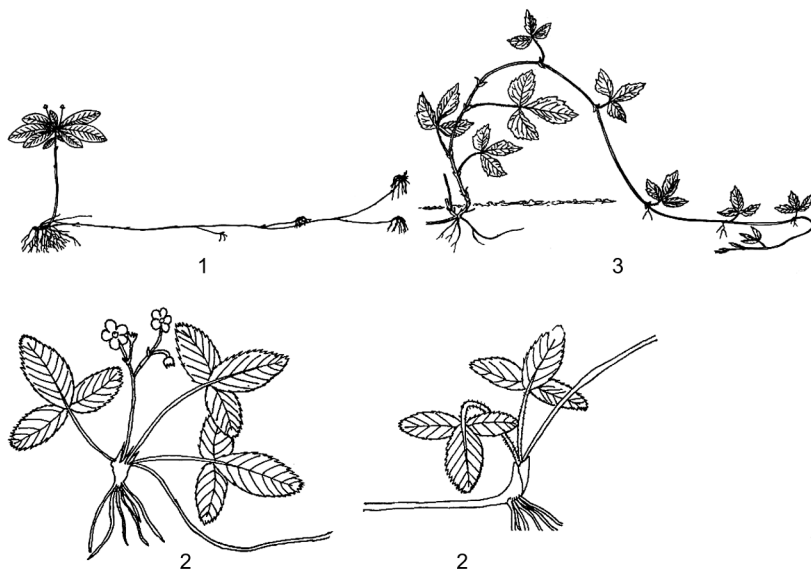
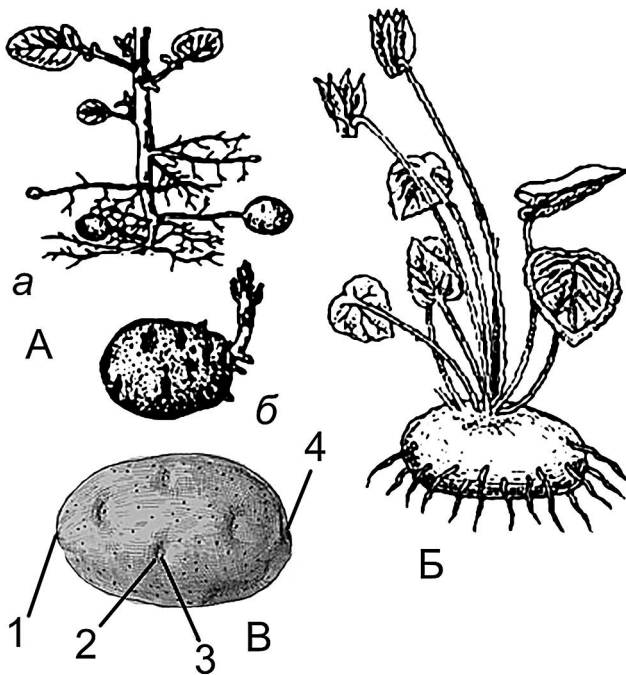


Рис. 37. Столоны: 1 – седмичник европейский, 2 – земляника лесная, 3 – костяника

По месту образования различают подземные и надземные столоны. У адоксы, седмичника, картофеля удлиненные побеги с чешуевидными листьями (низовой формации) формируются в почве. Верхушечные почки столонов сильно утолщаются и превращаются в клубень. Надземные столоны, имеющие зеленые листья, называют *плеть* (живучка ползучая, звездчатка дубравная) или чешуйчатые – *ус* (земляника). Плеть, таким образом, кроме захвата площади обитания и расселении дочерних особей, принимает участие в фотосинтезе. Верхушечная почка у усов и плетей занимает вертикальное положение и формирует розеточный побег. В результате укоренения последнего и отмирания столон образуется молодое растение. Столон земляники состоит из двух тонких длинных междоузлий и узла с двумя чешуевидными листьями. У одного растения за год в результате образования усов и их ветвления может образоваться до 5–6 и даже более дочерних особей.

**Клубень** – укороченный побег с утолщенным стеблем, в котором накапливаются запасные вещества, позволяющие переносить неблагоприятные условия.

гоприятный период и служить для возобновления. Клубни нередко служат и для вегетативного размножения. Выделяют подземные и надземные клубни. *Подземные клубни* (рис. 38) обычно возникают на столонах (картофель, топинамбур), реже формируются путем разрастания гипокотила (цикламен). Чешуевидные листья клубня картофеля быстро отмирают и остающиеся листовые рубцы получили название *бровки*. В пазухе каждой бровки сидят группы почек – *глазки*. Глазков больше на вершине клубня и меньше к его основанию. Расположение глазков на клубне спирально, аналогично их положению на стебле. Клубни цикламена лишены листьев.



**Рис. 38.** Подземные клубни. А – картофель (а – формирование клубней, б – прорастание верхушечной почки, строение клубня. 1 – остаток столона, 2 – листовый рубец (бровка), 3 – боковая почка (глазок), 4 – верхушечная почка). Б – цикламен

*Надземный клубень* (рис. 39) капусты кольраби представлен вздутым стеблем, несущим зеленые листья. Подобные клубни образуются в основании боковых побегов и у некоторых тропических эпифитных орхидей.

Мелкие клубни формируются в пазухах листьев (чистяк). У горца живородящего в области соцветия формируются небольшие клубни в виде выводковых почек. Тонколиственный сердечник образует своеобразные листовые клубни – видоизмененные листовые пластинки, сидящие на черешках корневищ.

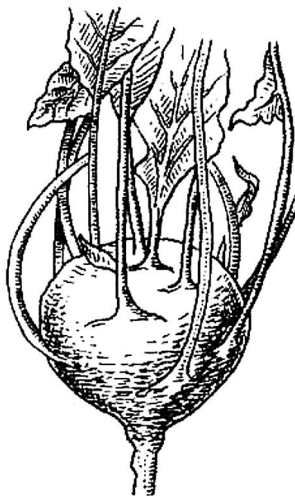
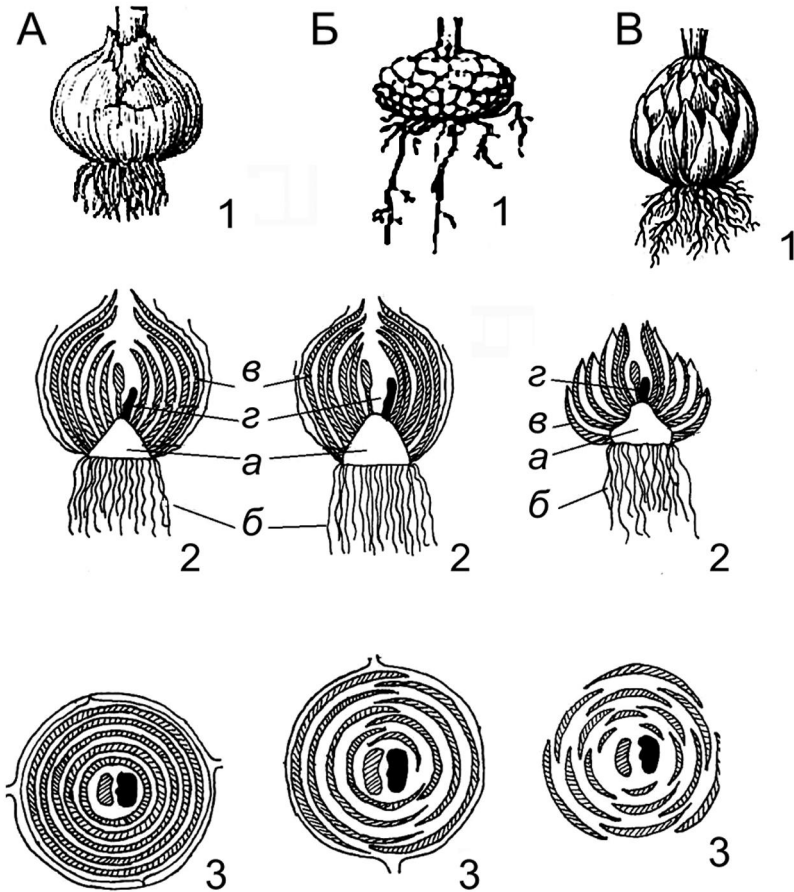


Рис. 39. Надземный клубень капусты кольраби

**Луковица** – укороченный побег с хорошо развитыми мясистыми чешуевидными листьями. Очень короткий стебель называют донцем. В листьях луковицы накапливаются вода и питательные вещества, обеспечивая переживание растением неблагоприятного периода года. Луковицы также выполняют функции вегетативного возобновления и размножения. Они характерны для эфемероидов (тюльпаны, луки, пролеска, подснежник).

Луковицы растений весьма разнообразны (рис. 40). Обычно луковицы образуются в почве, реже на воздушных побегах (зубянка луковичная). Сочные листья луковицы могут быть образованы чешуевидными запасными листьями (лилия кудреватая, рябчик русский) или утолщенными основаниями листьев срединной формации (гиацинтик беловатый). Луковицы лука репчатого, лука огородного, подснежника снегового сформированы основаниями зеленых листьев и листьями нижней формации.



**Рис. 40.** Луковицы: А – туникатная, Б – полутуникатная, В – черепитчатая (1 – внешний вид, 2 – продольный срез, 3 – поперечный срез); а – донце, б – придаточные корни, в – чешуи, г – почка

Луковицы могут быть однолетними (тюльпан, лук, кандык) и многолетними (нарцисс, амариллис). По способу нарастания луковицы делят на: моноподиальные (возобновление идет из верхушечной почки, а цветоносные побеги образуются из пазушных почек – нарцисс, подснежник) и симподиальные (цветоносный побег развивается из верхушечной почки,



а возобновление происходит из пазушной – тюльпан, рябчик, лук). У луковиц одних растений запасующие чешуи широкие и охватывают полностью или почти полностью выше расположенные чешуи (гиацинт, тюльпан). Луковицу такого типа называют пленчатой, туникатной или концентрической. У других растений чешуи узкие, черепитчато прикрывающие друг друга (лилия), соответственно, и луковицу называют черепитчатой. Между указанными типами чешуй имеются всевозможные переходы. В том случае, когда в рост трогаются две или несколько боковых почек, луковицы ветвятся и образуют луковицы-детки. При нарушении связи между материнской и дочерними луковицами наблюдается вегетативное размножение. Наиболее ярко вегетативное размножение проявляется у растений (у некоторых видов гусиного лука, пролески), дочерние луковицы которых образуются на верхушке столона, вырастающего из пазушной почки луковицы.

Весьма своеобразные луковицы образуются у чеснока. В пазухе сухих листьев расположены сочные коллатеральные почки – зубки.

**Клубнелуковица** гладиолуса (рис. 41) по внешнему виду похожа на луковицу. Однако на продольном срезе отчетливо видно, что запасующую функцию выполняет стебель, а листья сухие.

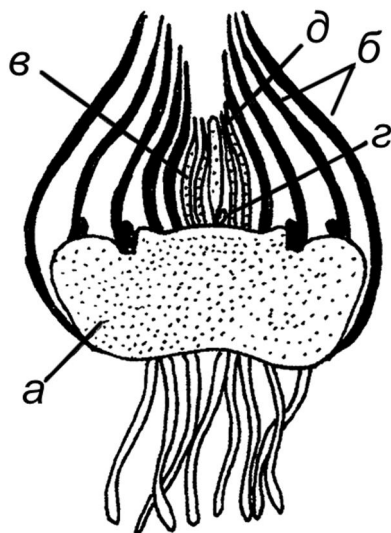


Рис. 41. Клубнелуковица гладиолуса: а – стеблевая часть, б – чешуи, в – листья, г – почки-детки, д – зачаточное соцветие

**Суккуленты** (лат. *sukkulentus* – сочный) – растения с сочными и утолщенными стеблями (кактусы, молочай) или листьями (агавы, алоэ), служащие своеобразными резервуарами запасаания влаги (рис. 42). Они встречаются главным образом в засушливых областях Африки и Америки.



Рис. 42. Суккуленты: А – кактус, Б – алоэ

Особенности строения дали возможность суккулентам, экономично расходуя воду, выдерживать длительные периоды засухи и зноя. Кактусы (греч. *kaktos* – колючий) – семейство цветковых растений с мясистыми стеблями, покрытыми колючками и шерстистыми волосками. В процессе приспособления к жизни в пустыне, кактусы «потеряли» листья (интенсивно испарявшие влагу) и приобрели своеобразный облик. Листья и неразвитые боковые побеги видоизменились в колючки, а стебли приняли шаровидную или цилиндрическую форму, позволяющую вместить наибольший объем воды при наименьшей испаряющей поверхности. На верхушке побега кактусов находится верхушечная почка. Боковые почки сосредоточены в так называемых ареолах, из которых вырастают колючки, цветки и побеги.

Водозапасающими органами могут быть не только листья и стебли, но и почки. *Кочан* – метаморфоз почки в суккулентный орган, образующийся у культурной капусты (двулетнее растение). К концу первого года верхушечная почка увеличивается в размерах (накапливает много

воды и растворимых запасных веществ), но не разворачивается и превращается в кочан. На второй год (после перезимовки в искусственных условиях) верхушечная почка кочана продолжает развитие и дает удлиненный цветоносный побег. У брюссельской капусты в первый год на стебле образуется до 20–30 кочанчиков величиной с грецкий орех. Кочанчики – метоморфизированные боковые почки.

**Колючки** – острые, твердые и одревесневающие образования (простые или разветвленные), выполняющие защитную функцию. Они различаются по происхождению (рис. 43).

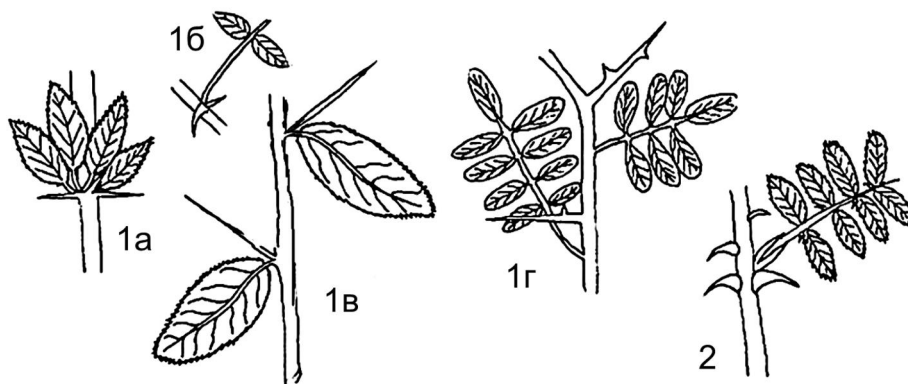


Рис. 43. 1. Колючки: а – барбариса (лист), б – караганы (часть листа), в – боярышника (побег), г – гледичии (побег). 2. Шипы шиповника

Колючки у боярышника, терна, гледичии – результат метаморфоза побега, у барбариса, кактусов – листа, а у акаций – прилистников листа. Происхождение колючки можно определить по ее положению на растении. Так, у боярышника колючка образуется в пазухе листа и представляет собой видоизмененный побег. У барбариса колючка располагается под почкой или боковым побегом. Колючки караганы по положению соответствуют прилистникам. У гледичии мощные разветвленные колючки образуются на стволах из спящих почек. Следует не путать колючки с «шипами» шиповника, которые являются выростами стебля.

**Усики** – нитевидные образования, обеспечивающие наиболее благоприятное положение растений в пространстве (рис. 44). Они характерны для многих лазящих растений (горох, чина, тыква и др.). Стебель у таких растений обычно тонкий и слабый, incapable сохранять вертикаль-

ное положение. Усики могут быть побегового (виноград, брionyя) или листового (горох, чина) происхождения. Все листочки чины безлисточковой видоизменились в усики, а фотосинтезирующую функцию взяли на себя крупные зеленые прилистники. У сассапарилы (смилакс) в усики превращаются прилистники, а у рябчика верхушка листа. Происхождение усика в одних случаях можно определить по их положению на побеге, в других – необходим анатомо-морфологический анализ.

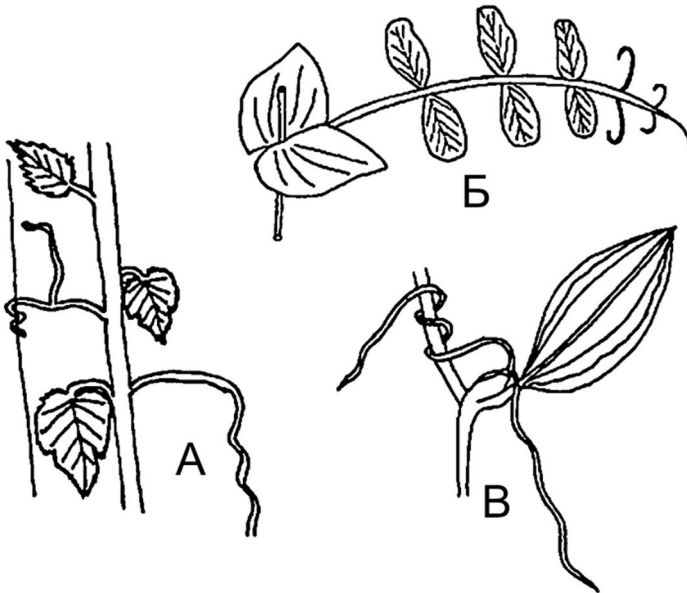


Рис. 44. Усики. А – виноград (побег), Б – горох (листочки сложного листа), В – смилакс (прилистники)

**Кладодии, филлокладии и филлодии** (греч. *филлон* – лист, *кладос* – ветвь) – листовидные видоизменения разного происхождения, выполняющие фотосинтезирующую функцию (рис. 45). Плоские зеленые стебли, способные к длительному нарастанию, называют *кладодиум* (филлокактусы). Стебли, обладающие ограниченным ростом и по внешнему виду напоминающие лист, называют *филлокладием* (иглица). На листовидных побегах иглицы развиваются чешуевидные листья и соцветия, чего никогда не бывает на обычных листьях. У филлодийных акаций черешки по форме напоминают лист. Подобные образования называют *филлодиями*.

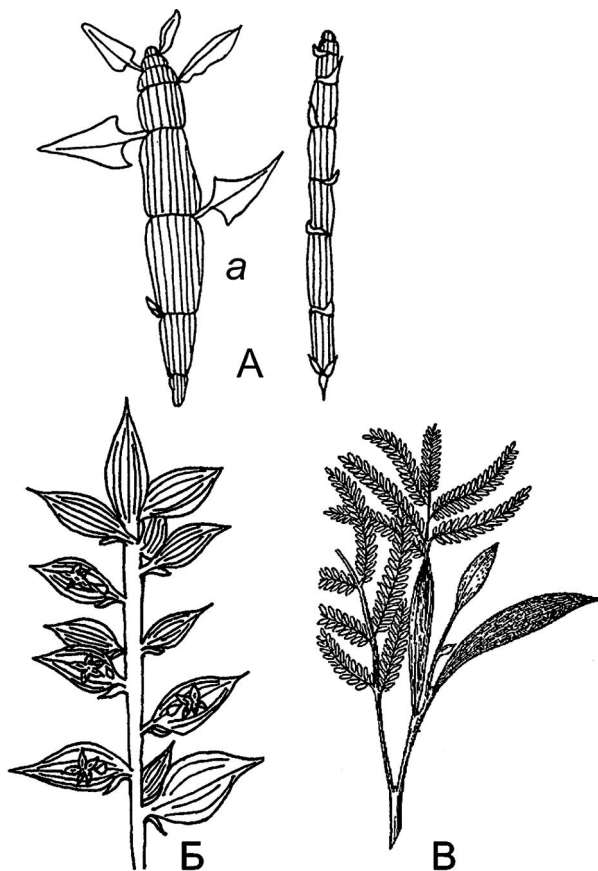


Рис. 45. А – кладодии миуленбекии (а – в условиях повышенной влажности),  
Б – филлоклады иглицы, В – филлодии филлодийной акации

**Листья насекомоядных растений** (около 500 видов) используют животную пищу, компенсируя недостаток минерального питания. Многие из них произрастают на бедных минеральными веществами почве. У растений выработались различные приспособления к добыванию насекомых: у одних (росянка) имеются специальные железки, выделяющие липкий сок; у других (венерина мухоловка) – листовые пластинки очень быстро складываются и насекомые оказываются захвачены растением.

На торфяных болотах России растет росянка (рис. 46). На листочках в любое время суток имеются прозрачные капельки, привлекающие мелких насекомых. Верхняя сторона листочка усажена еле заметными красны-

ми волосками, выделяющими густую, липкую слизь. Благодаря последней муха или комар прилипают к листу. Край листа медленно изгибается и покрывает жертву. Слизь содержит особые вещества переваривающие добычу. Через несколько дней лист постепенно раскрывается и ветер сдувает с него остатки насекомого. В стоячих водоемах часто можно встретить пузырчатку (рис. 46). У нее отдельные доли сильно рассеченного листа превращены в ловчие пузырьки. Благодаря клапану, закрывающему вход (открывается только в одну сторону), мельчайшие водные животные и водоросли, попав в пузырек, не могут выбраться из него. Жертва переваривается, и растение всасывает питательные вещества.

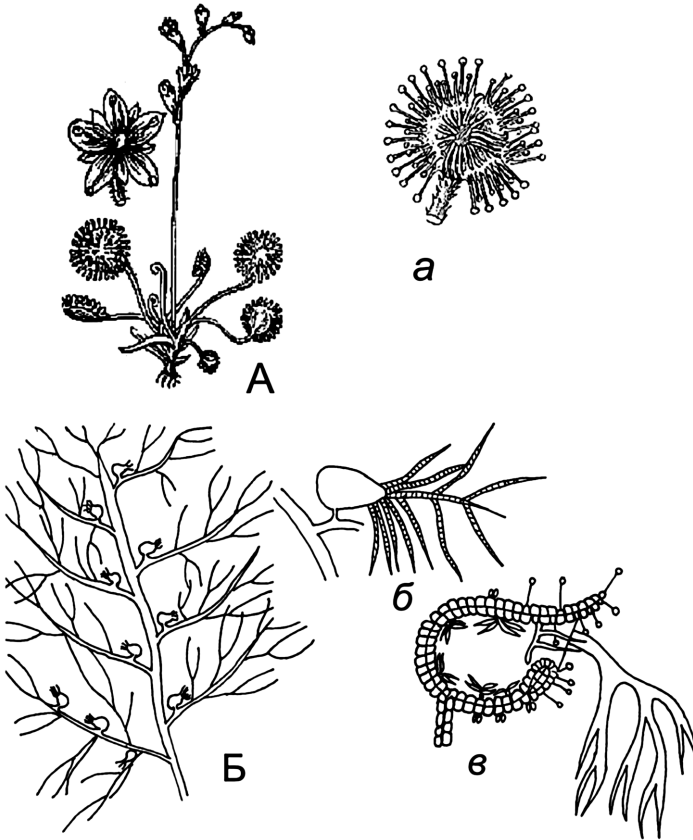


Рис. 46. Насекомоядные растения: А – росянка (а – лист при большом увеличении).  
 Б – пузырчатка (б, в – ловчие пузырьки при разных увеличениях)

В тропиках произрастает непентес – очень своеобразная лиана, длинные и тонкие стебли которой взбираются по стволам и ветвям соседних деревьев. Крупные листья непентеса разделены на три части: 1) широкая и зеленая (фотосинтезирует), 2) тоненький канатик с петлей (обвивает ветки деревьев), 3) кувшинчик с крышечкой (ловчий аппарат). Все перечисленные части листа – видоизменения черешка, за исключением крышечки, являющейся производным листовой пластинки (рис. 47). У разных видов непентеса кувшинчики различаются по размерам, форме и расцветке (красные, матово-белые, светло-зеленые). Верхний край кувшинчика несколько загнут внутрь и покрыт розовыми или лиловыми бороздками, между которыми течет сладкий душистый нектар. Такие кувшинчики привлекают к себе насекомых и мелких птиц. Попавшие в ловушку жертвы перевариваются, а питательные вещества всасываются в растение.

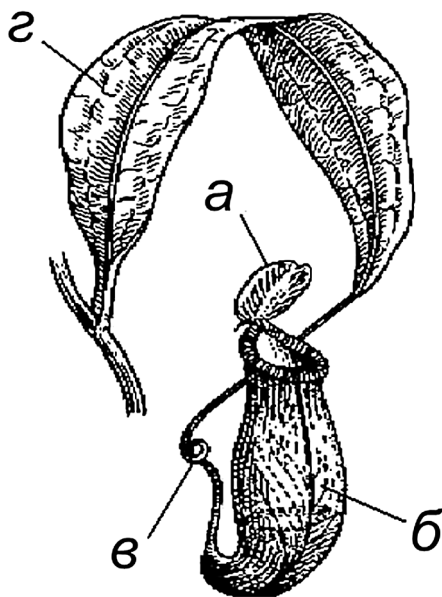


Рис. 47. Видоизменение листа непентеса: а – крышечка (листовая пластинка), б – кувшинчик, в – вытянутая часть с петлей, г – расширенная часть (черешок)

**Аналогичные органы** (греч. *аналогия* – соответствие) – это органы, выполняющие одинаковые функции и имеющие сходный внешний вид, но различные по своему происхождению. Например, колючки выполняют у растений функции защиты от уничтожения животными, а так-

же предохраняют от излишнего испарения, но у разных растений они имеют различное происхождение. Так, у гледичии, боярышника, дикой груши, дикого лимона колючки – это видоизмененные стебли, у барбариса – листья, а у белой акации – прилистники. Шипы – это выросты коры стебля (шиповник, малина, ежевика, крыжовник).

**Гомологичные органы** (греч. *гомология* – согласие, единодушие) – это органы, которые имеют одинаковое происхождение, но могут различаться по форме и выполняемой функции. Так, защитная кроющая почечная чешуя, колючка барбариса, усик у гороха, ловчий снаряд у мухоловки – органы, которые сильно различаются по внешнему виду и по выполняемым функциям, но все они представляют собой видоизмененный лист. Такие органы, как клубень картофеля, луковица тюльпана, корневище пырея, колючки гледичии – видоизмененный побег. Рассмотрим основные типы специализированных и метаморфизированных органов побегового происхождения.

#### 1.4. Соцветие

**Соцветие** представляет собой специализированный цветоносный побег (или систему побегов), ограниченный от вегетативной части растения. Биологическое значение соцветий заключается в большей вероятности опыления ветроопыляемых и насекомоопыляемых растений. Цветки обычно выходят из пазух листьев, которые называют прицветники. Соцветия варьируют по размеру: очень маленькие соцветия имеет болотница маленькая, наиболее крупные соцветия образуются у пальм, например корифы зонтоносной. Соцветия очень разнообразны (рис. 48, 49, 50). Используют несколько критериев для классификации соцветий:

##### 1. **Порядок ветвления:**

- а) *простое* – ветвление не превышает двух порядков, т.е. на «главной» оси располагаются одиночные цветки (ландыш, черемуха, первоцвет, подсолнечник);
- б) *сложное* – имеются оси третьего и более порядков, т.е. на главной оси располагаются ветвящиеся боковые побеги, часто несущие множество цветков (сирень, бузина).

##### 2. **Олиственность побегов:**

- а) *фрондозное* – прицветники практически не отличаются от листьев в вегетативной части побега (купена, фиалка трехцветная, вербейник монетчатый);



- б) *брактеозное* – прицветники представляют собой чешуевидные листья (брактей) верховой формации (ландыш, хохлатка, грушанка);
- в) *фрондулезное* – прицветники в нижней части обычные зеленые листья, в верхней – брактей, в средней – промежуточного строения (живучка ползучая, колокольчик крапиволистный);
- г) *эбрактозное* соцветие – прицветники отсутствуют (дикая редька, ярутка).

3. **Тип нарастания оси:**

- а) *моноподиальное* – ось соцветия длительное время нарастает верхушкой (донник, сирень);
- б) *симподиальное* – ось соцветия образована побегами разных порядков (медуница, звездчатка).

4. **Наличие верхушечного цветка:**

- а) *закрытое*, или *определенное*, – соцветие имеет верхушечный цветок (колокольчик раскидистый, таволга вязолистная);
- б) *открытое*, или *неопределенное*, – верхушечный цветок отсутствует (мята, яснотка).

В неопределенных соцветиях верхушечные меристемы иногда продолжают активную деятельность несформированных соцветий (крестоцветные). У других растений (ландыш, гиацинт) меристемы замирают, превращаясь в небольшой придаток. Наконец, у ряда растений от апикальной меристемы остается лишь крохотный бугорок, а соцветие заканчивается верхним пазушным цветком. При этом цветоножка сдвинута таким образом, что непосредственно продолжает главную ось соцветия (черемуха, живокость высокая). Такие пазушные цветки, заканчивающие моноподиальные оси соцветия, называются ложноверхушечными (псевдотерминальными), от настоящих верхушечных цветков, свойственных определенным соцветиям, их можно отличить, наблюдая за последовательностью распускания цветков. Настоящие верхние цветки в своем развитии опережают несколько нижележащих боковых, при этом соблюдается акропетальная последовательность.

5. **Порядок раскрытия цветков:**

- а) *акропетальный* (снизу вверх) – смородина;
- б) *базипетальный* (сверху вниз) – кровохлебка.

Выделяют также дивергентный (с середины) порядок, реже наблюдается раскрытие цветков с перескоком.

6. **Положение на побеге:**

- а) *терминальное* (заканчивают побег) – ландыш, одуванчик;
- б) *пазушное* (расположены на верхушке укороченных пазушных побегов или представляют собой облиственные пазушные побеги) – донник, яблоня;
- в) *интеркалярное* (цветки расположены посредине побега) – ананас.

При характеристике соцветий часто используют термины – **цимозные** и **рацимозные** соцветия. Однако эти понятия нередко неправильно используют как синонимы симподиальных и моноподиальных соцветий. Этот термин впервые предложил Рёпер, и кроме типа нарастания использовал еще ряд особенностей, в частности, перевершинивание осей, порядок распускания цветков и др. *Рацимозные* соцветия не имеют терминального цветка и базипетальный порядок зацветания, а *цимозные* – с терминальным цветком и базипетальным порядком распускания. Такое разделение было принято большинством ботаников. Однако скоро выяснилось, что признаки, употребляемые для разграничения цимозных и рацемозных соцветий, не всегда коррелируют, как предполагал автор, и существуют соцветия, промежуточные между этими двумя типами.

**Простые моноподиальные** соцветия (рис. 48):

- 1) *кисть* – на удлинённой оси соцветия поочередно расположены цветки на цветоножках (ландыш, ярутка, сочевичник);
- 2) *колос* – на удлинённой оси соцветия поочередно расположены сидячие цветки (ятрышник крапчатый, любка двулистная);
- 3) *початок* – на утолщённой удлинённой оси соцветия поочередно расположены сидячие цветки (белокрыльник, аронник);
- 4) *головка* – на оси соцветия поочередно расположены сидячие цветки. Ось может быть более или менее утолщена, но главное отличие заключается в сферической форме соцветия (клевер);
- 5) *корзинка* – на утолщённой, блюдцеобразно расширенной оси соцветия расположены сидячие цветки. Первыми закладываются и зацветают цветки по краю корзинки, позднее – в ее центре (одуванчик, ромашка);
- 6) *щиток* – на более менее удлинённой оси поочередно на цветоножках разной длины расположены цветки. Чем ниже располагается цветок, тем длиннее его цветоножка, поэтому цветки разных ярусов достигают почти одинакового уровня (груша, спирея);
- 7) *зонтик* – от оси соцветия со сближенными узлами отходят цветки с цветоножками одинаковой длины (примула, проломник).

Колос, початки, корзинки обычно бывают открытыми соцветиями; другие, из указанных выше, могут быть открытыми и закрытыми.

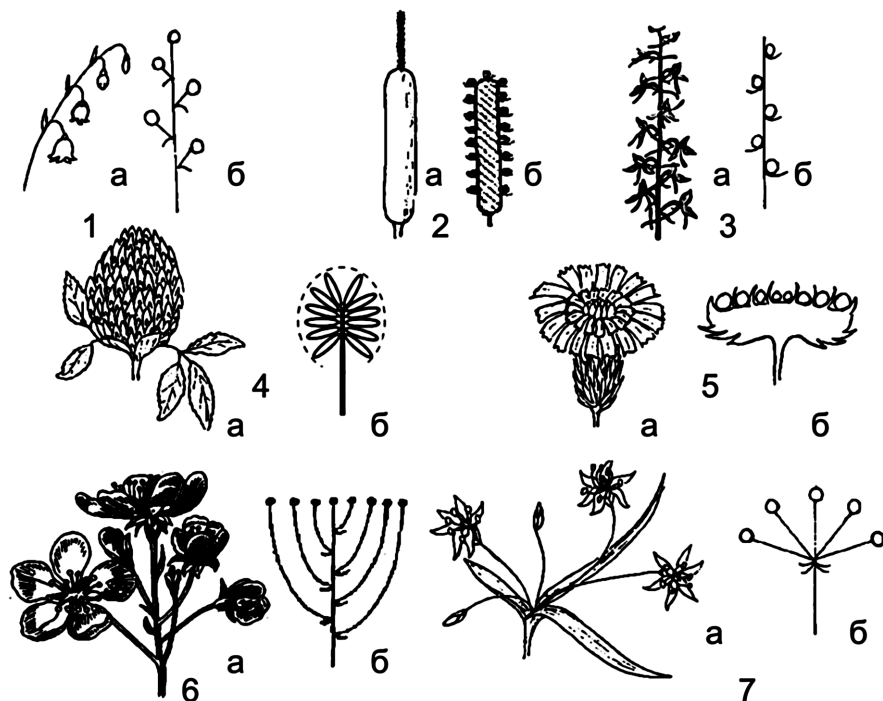
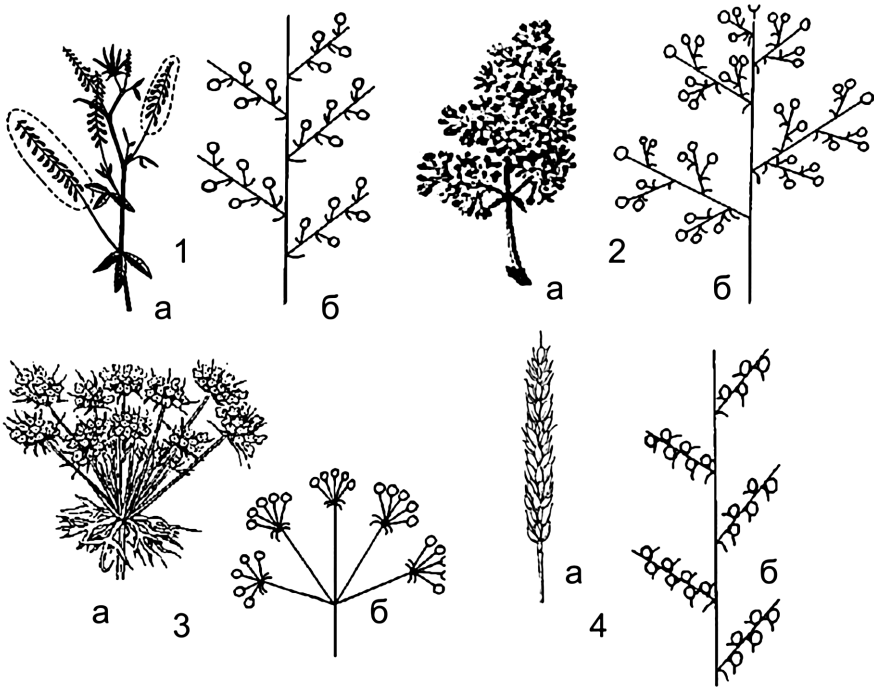


Рис. 48. Простые моноподиальные соцветия: 1 – ландыш (кисть), 2 – рогоз (початок), 3 – любка (колос), 4 – клевер (головка), 5 – мать-и-мачеха (корзинка), 6 – груша (щиток), 7 – сусак зонтичный (зонтик); а – внешний вид, б – схема

Сложные моноподиальные соцветия (рис. 49) формируются как комбинация простых соцветий:

- 1) *Двойная кисть* – на общей удлиненной оси поочередно расположены простые кисти (донник).
- 2) *Метелка* сходна с двойной кистью, но отличается тем, что нижние боковые оси разветвлены больше, чем верхние (сирень).
- 3) *Сложный колос* – на общей оси в очередном порядке (по типу колоса) располагаются простые колоски (пшеница, рожь). Простые колоски овса, трясунки средней собраны в метельчатые соцветия.
- 4) *Сложный зонтик* – от общей оси соцветия со сближенными узлами отходят простые зонтики (морковь, петрушка, тмин).



**Рис. 49.** Сложные моноподиальные соцветия: 1 – двойная кисть (донник), 2 – метелка (сирень), 3 – сложный зонтик (морковь), 4 – сложный колос (пшеница); а – внешний вид, б – схема

Симподиальные соцветия (рис. 50) характеризуются тем, что основные оси сложены базальными участками осей разных порядков. Ось первого порядка в симподиальном соцветии заканчивается верхушечным цветком, который зацветает первым. На этой оси закладывается боковая ось, на ней также формируется верхушечный цветок. На оси второго порядка закладывается ось третьего порядка и т.д. Среди симподиальных редко встречаются простые соцветия (ветвление до второго порядка); обычно эти соцветия сложные. Симподиальными соцветиями являются:

- 1) *Монохазий* – от оси каждого порядка, заканчивающейся цветком, отходит только одна ось, несущая верхушечный цветок (окопник, незабудка). Сложные монохазии делят на извилины и завитки. У *завитка* от главной оси с цветком отходит другая ось с цветком

и т.д., при этом все цветки направлены в одну сторону (медуница, окопник, незабудка). У *извилины* цветки возникают попеременно то справа, то слева (бурачник, петуния).

- 2) *Дихазий* – от оси каждого порядка отходят две оси, сформировавшиеся в пазухах супротивных листьев. Каждая ось заканчивается верхушечным цветком (звездчатка, ясколка).
- 3) *Плейохазий* – от оси, несущей верхушечный цветок, отходят несколько обычно сближенных осей следующего порядка, каждая из которых также заканчивается верхушечным цветком (бузина, молочай).

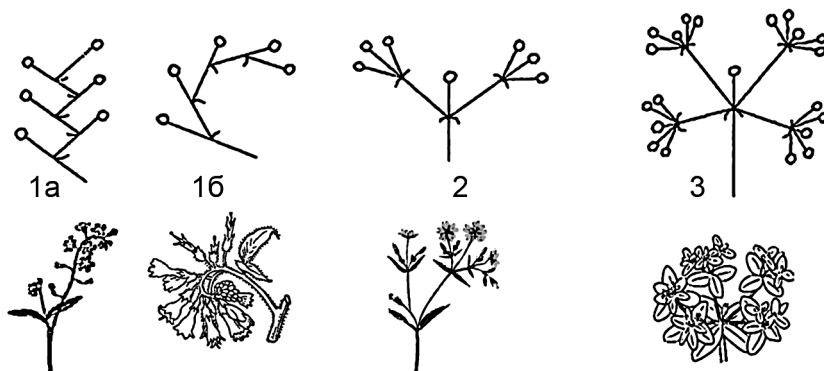


Рис. 50. Симподиальные соцветия. 1 – монохазий: а – завиток (незабудка), б – извилина (окопник); 2 – дихазий (звездчатка); 3 – плейохазий (молочай)

**Тирс** – сложное соцветие (рис. 51), у которого параклади несут парциальные симподиальные соцветия, при этом разветвленность паракладиев уменьшается по направлению к верхушке соцветия, придавая тирсу пирамидальную форму. Тирсы встречаются у многих представителей семейств Губоцветные, Норичниковые, Гвоздичные, Бурачниковые и др.

При анализе соцветий часто используют типологический подход, основателем которого считается В. Тролль. Совокупность всех цветоносных осей он назвал *синфлоресценцией* (объединенным соцветием). У некоторых растений главная ось соцветия (рис. 52) и все *паракладии* (боковые соцветия) заканчиваются цветками – такие соцветия называют *монотелическими*. У других растений главная ось соцветия, оставаясь открытой, несет на конце агрегацию боковых цветков, называемую *флоресценцией* (частное или парциальное); такими же флоресценциями заканчиваются и параклади (паракладии повторяют строение главной оси), соцветия подобного типа называют *полителическими*.

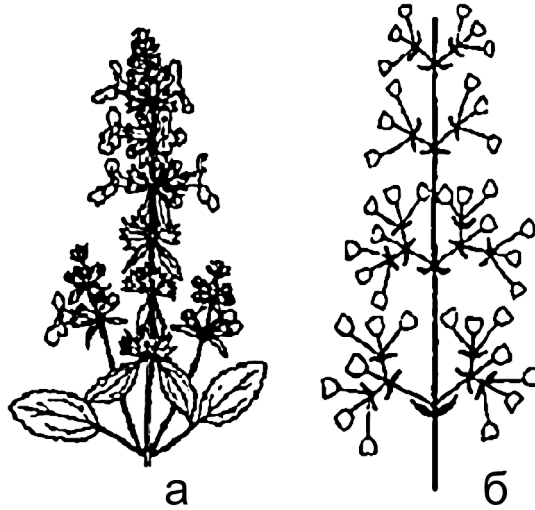


Рис. 51. Соцветие тирс: а – чистяк однолетний, б – схема

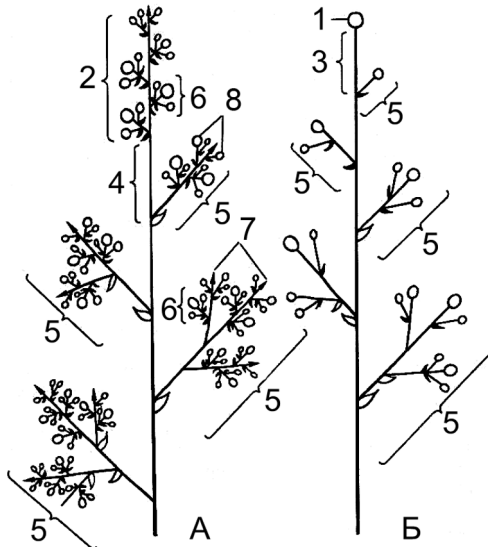


Рис. 52. Схемы полителических (А) и моноподиальных (Б) соцветий. 1 – конечный верхушечный цветок, 2 – главное соцветие, 3 – цветоножка верхушечного цветка (или конечное междоузлие), 4 – основное междоузлие, 5 – параклайдий, 6 – частное соцветие, 7 – вегетативный апекс, 8 – цветок

Зону соцветий (обоих типов), в которой развиваются параклади, Тролль назвал зоной обогащения. Междоузлие, расположенное под терминальным цветком у монотелических соцветий и под главным соцветием у полителических, он считал занимающим особое положение и назвал соответственно конечным междоузлием или основным междоузлием.

Ниже зоны обогащения находится обычно зона торможения, в которой в пазухах листьев располагаются спящие почки. Эта зона как бы ограничивает синфлоресценцию от вегетативной части растения.

## ГЛАВА 2. ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

### 2.1. Цветок

**Цветок** – укороченный, не ветвящийся побег с ограниченным ростом, на котором развиваются органы спороношения и органы полового размножения; в цветке происходит половой процесс. Цветок – это специализированный спороносный побег.

У некоторых растений образуются одиночные цветки, чаще цветки собраны в соцветия. Лист, в пазухе которого находится цветок, называют *кроющим* по отношению к цветку. Цветки обычно расположены на цветоножке, реже цветоножка практически не выражена, и такие цветки называют сидячими. На длинных цветоножках расположены один-два (редко больше) *прицветника*.

Осевая часть цветка – *цветоложе*, боковые образования: *околоцветник*: *чашелистики* (образуют *чашечку*), *лепестки* (*венчик*), *тычинки* (*андроцей*), *плодолистики* (*гинецей*).

Чашечка защищает другие части цветка (в период бутонизации). У некоторых растений чашелистики остаются при плодах (срастаясь с гинецеем) и формируют различные выросты. Венчик также защищает тычинки и плодолистики и часто служит для привлечения насекомых опылителей (окраска, нектарники).

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника, состоящего, в свою очередь, из двух частей, соединенных связником. В пыльниках тычинок продуцируется пыльца.

Плодолистики образуют один (при срастании) или несколько пестиков. Пестик состоит из завязи столбика и рыльца. На плодолистиках формируются семязачатки, из которых образуются семена (рис. 53).

Цветки весьма многообразны (рис. 54). Их разнообразие связано со строением его отдельных частей:

#### 1. **Тип симметрии:**

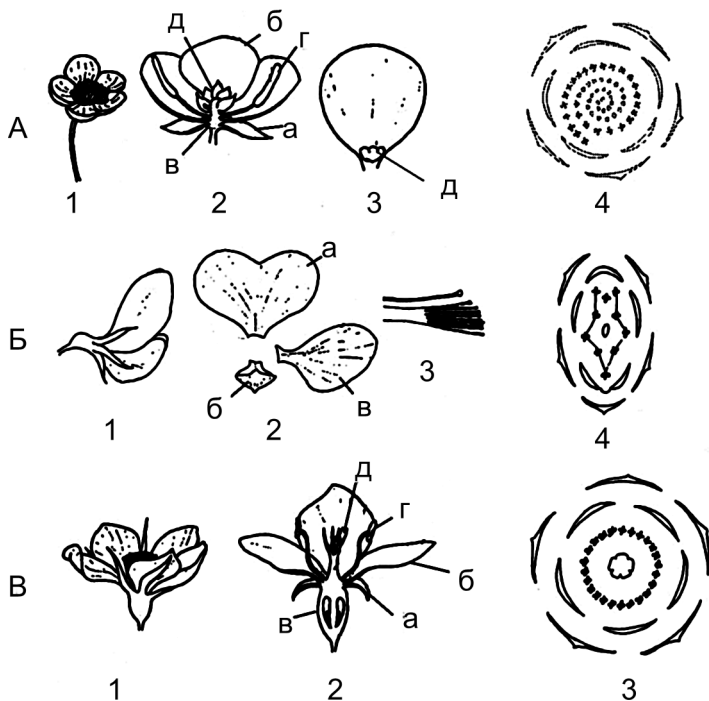
- а) *актиноморфный* (правильный) – несколько плоскостей симметрии (лютик, примула);
- б) *зигоморфный* (неправильный) – одна ось (горох, шалфей, живучка);
- в) *асимметричный* – нет плоскостей симметрии – (канна, вальерьяна).



2. **Расположение частей цветка на цветоложе:**

- а) *ациклический* – по спирали (купальница, калужница, горичвет весенний);
- б) *циклический* – по кругу (примула, горох);
- в) *гемциклический* – спирально-круговые (лютик).

Часто большое (неопределенное) число частей цветка характерно для спиральных, а постоянное (упорядоченное) для циклических цветков.



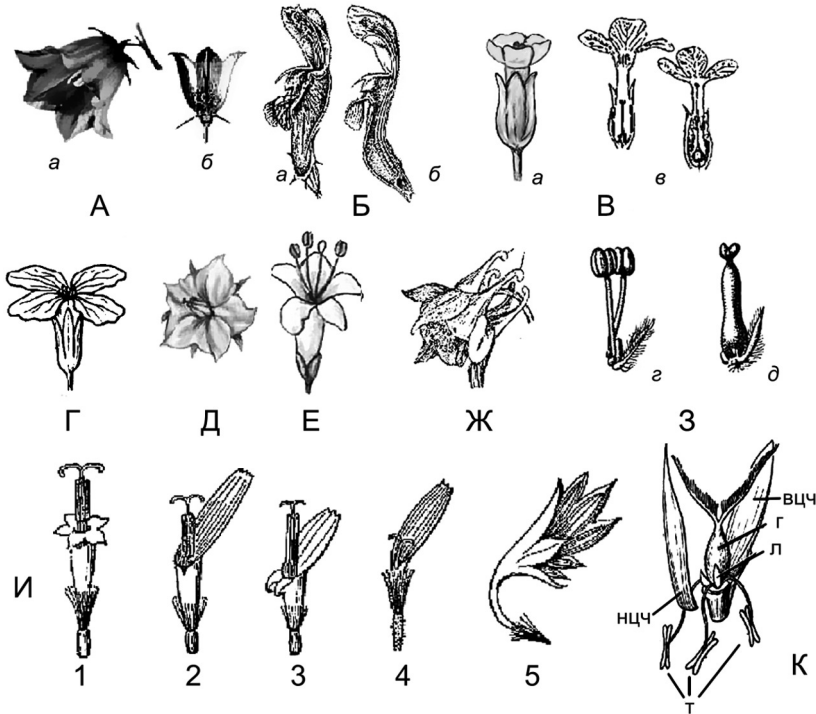
**Рис. 53.** Строение цветков. А – цветок лютика: 1 – общий вид, 2 – продольный срез (а – чашелистик, б – лепесток, в – цветоложе, г – тычинка, д – плодолистик), 3 – лепесток (д – нектарник), 4 – диаграмма. Б – цветок гороха: 1 – общий вид, 2 – части венчика (а – парус, б – лодочка, в – весло), 3 – тычиночная трубка, 4 – диаграмма. В – цветок яблони: 1 – общий вид, 2 – продольный разрез (а – чашелистик, б – лепесток, в – цветоложе, г – тычинка, д – нижняя завязь), 3 – диаграмма

3. **Строение околоцветника:**

- а) *двойной* – с венчиком и чашечкой (лютик, горох);
- б) *простой* – венчиковидный (тюльпан), чашечковидный (манжетка, вороний глаз).

У некоторых растений околоцветника нет (белокрыльник, ива).

4. **Характер цветоложа:** вытянутое; плоское, укороченное; вогнутое.



**Рис. 54.** Разнообразие цветков. А – колокольчик (а – внешний вид, б – продольный разрез), Б – шалфей (а – внешний вид, б – продольный разрез), В – примула (в – продольный разрез разных цветков – пример гетеростилии), Г – капуста, Д – картофель, Е – валерьяна, Ж – водосбор, З – ива (г – женский, д – мужской), И – цветки сложноцветных (1 – трубчатый, 2 – язычковый, 3 – двугубый, 4 – ложноязычковый, 5 – воронковидный), К – цветок злака (т – тычинки, г – гинецей, вцч – верхняя цветковая чешуя, нцч – нижняя цветковая чешуя, л – лодулки)

5. **Срастание отдельных частей цветка:**

- а) срастание чашечки: раздельнолистная (лютик); сростнолистная (примула);
- б) срастание венчика: раздельнолепестный (лютик); сростнолепестный (колокольчик);
- в) срастание тычинок: у гороха срастаются 9 тычинок: 5 наружного круга и 4 внешнего образуют тычиночную трубку, одна остается свободной; у зверобоя тычинки срастаются в пучки; у сложноцветных наблюдается склеивание пыльников;

- г) срастание плодолистиков: апокарпный гинецей; ценокарпный гинецей;
  - д) срастание разных частей цветка, например, у примулы сростаются тычиночные нити и лепестки;
  - е) срастание оснований всех частей цветка – формируется нижняя завязь (яблоня).
6. **Характер завязи:** нижняя завязь – срастание оснований всех частей цветка и завязи пестика (яблоня, черника); верхняя – все части цветка свободно отходят от цветоложа (лютик, горох); полунижняя – занимает промежуточное положение, околоцветник, тычинки и плодолистики отходят от середины завязи (бузина, камнеломка). У некоторых растений (шиповник) завязь погружена в бокаловидное углубленное цветоложе и не сростается с другими частями цветка и ее также относят к верхней завязи.
7. **Наличие тычинок и пестиков в одном цветке:**
- а) обоеполые;
  - б) однополые.

Если однополые цветки находятся на одном растении, их называют однодомными (кукуруза, береза, дуб), если на разных – двудомными (тополь, ива, крапива двудомная) растениями. На одном растении могут формироваться и обоеполые и однополые цветки (банан).

8. **Редукция и расчленение частей цветка рассматриваются как продвинутые признаки.** Например, у крестоцветных 6 тычинок. 4 из них возникли как результат расщепления.

**Принципы составления формул.** Для краткого условного выражения строения цветков применяют формулы. При их составлении учитывают все части цветка. Используют следующие обозначения: К – чашечка, С – венчик, А – андроцей, G – гинецей, P – простой околоцветник (P<sub>к</sub> – простой чашечковидный околоцветник, P<sub>с</sub> – простой венчикообразный околоцветник), N – нектарник, St – стаминодий, C<sub>N</sub> – лепесток-нектарник; \* – актиноморфный цветок, ↑ – зигоморфный цветок, ↗ – асимметричный цветок. В случае редукции или метаморфоза части цветка с правой стороны сверху от главного буквенного выражения ставят букву “r” или “m”, например K<sup>r</sup> – редуцированная чашечка, K<sup>m</sup> – метаморфизированная чашечка. Цифрами обозначают количество той или иной части цветка. Большое, часто неопределенное число частей традиционно обозначают знаком ∞. При неопределенном, но сравнительно небольшом числе органов можно указывать пределы варьирования, например,

околоцветник купальницы –  $Pc_{7-15}$ . Части цветка, находящиеся в одном круге, но отличающиеся друг от друга размером и формой, разделяют точкой, например, венчиковидный околоцветник аконита –  $Pc_{1,2,2}$ . Части, находящиеся в разных кругах, разделяются знаком +, расщепление –  $\times$ , например, тычинки в цветке березы –  $2 \times 2$ . Для обозначения срастания частей применяются скобки, например, двугубый венчик губоцветных – (2).(3). Верхняя, нижняя и полунижняя завязь традиционно обозначаются положением « $\rightarrow$ »: соответственно (3), (2), (5) — .

Примеры формул цветков:

- \*  $K_5 C_{n5} A_{\infty} G_{\infty}$  – лютик едкий,
- \*  $K_5 C_5 A_{\infty} G_{(3-5)}$  – яблоня домашняя,
- $\uparrow K_{(5)} C_{(2).2.1} A_{(5+4)1} G_1$  – горох посевной,
- \*  $K_{2+2} C_4 A_{2+4} G_{(2)}$  – дикая редька,
- $\uparrow K_{(5)} C_{(2.3)} A_4 G_{(2)}$  – яснотка белая,
- \*  $Pc_{7-15} St_{\infty} A_{\infty} G_{\infty}$  – купальница европейская,
- \*  $K_5 C_{n5} St_{10} G_5$  – водосбор обыкновенный,
- \*  $K^m C_{(5)} A_5 G_{(2)}$  – подсолнечник однолетний.

**Диаграммы цветков** (рис. 55) составляют по принципу вегетативных побегов. Диаграмма отражает взаимное расположение всех частей цветка.

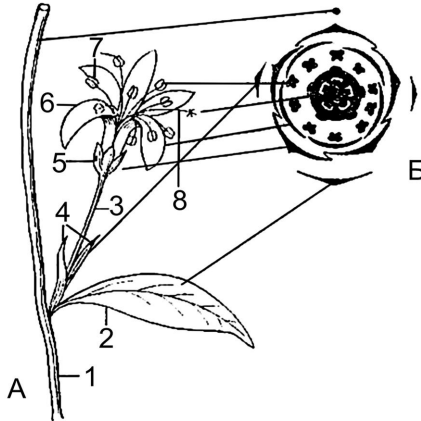


Рис. 55. Цветок на побеге (А) и его диаграмма (Б). Схема. 1 – стебель, 2 – кроющий лист, 3 – цветоножка, 4 – прицветники, 5 – чашечка, 6 – венчик, 7 – тычинки, 8 – пестик

## 2.2. Плод

**Плод** – это зрелый цветок. В его образовании наряду с завязью пестика часто принимают участие и другие части цветка. Основная функция плода заключается в защите семян и их распространении.

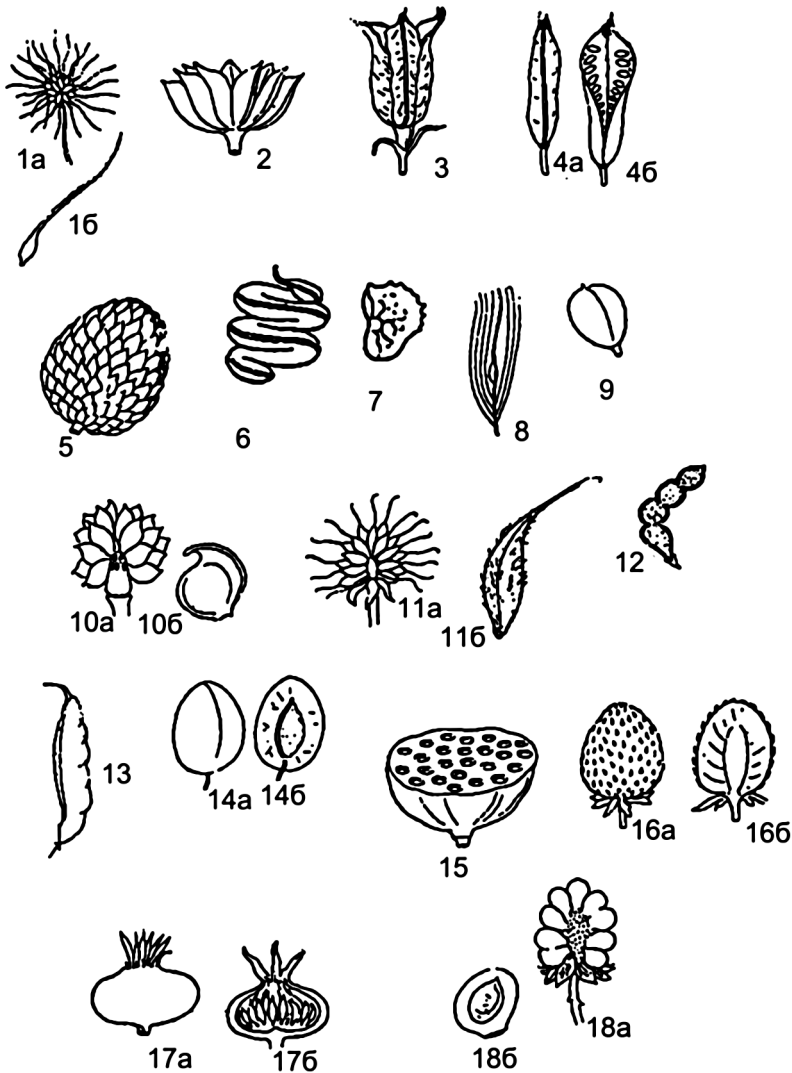
Плоды состоят из семян, окруженных околоплодником (перикарпием). Он может быть довольно мощным (апельсин, яблоня) или очень тонким (подсолнечник) и даже срастаться с семенной кожурой (пшеница). В плодах с хорошо развитым околоплодником (рис. 56) обычно четко выражены три слоя: наружный (экзокарпий), средний (мезокарпий) и внутренний (эндокарпий). Так, у костянки вишни эндокардий – деревянистый, представлен косточкой, мезокардий – сочный мясистый слой, экзокарпий – тонкая пленка, окружающая плод.

Плоды очень разнообразны по размерам, внешнему виду и строению. Существует несколько классификаций плодов:

- 1) **по типу гинецея:** *апокарпные, ценокарпные*. Апокарпные плоды по числу плодолистиков – *мономерные и полимерные*. Ценокарпные плоды по типу срастания плодолистиков – синкарпные, лизикарпные, паракарпные;
- 2) **по строению околоплодника:** *сухие, сочные*;
- 3) **по числу семян:** *односемянные, многосемянные*;
- 4) **по типу завязи:** *верхние, нижние, полунижние*;
- 5) **по способу вскрывания или распада:** *не вскрывающиеся* (сухие односемянные и сочные), *вскрывающиеся* (сухие многосемянные);
- 6) **по способу распространения:** *автохория* (самораспространяющиеся), *анемохория* (распространяемые ветром), *гидрохория* (распространяемые водой), *зоохория* (распространяемые животными), *антропхория* (распространяемые человеком).

В 1788 г. Гертнер предложил выделять истинные и ложные плоды. Так, в образовании истинных плодов принимает участие только «женская часть плода» – собственно гинецей; в образовании ложных плодов принимают участие и другие части цветка. Однако в настоящее время этот принцип не применяют, т.к. большинство плодов оказались бы ложными. Так, в 1966 г. Каден исследовал особенности плодов 2150 видов растений средней полосы и сделал вывод, что только 7% из них настоящие.

Выделяют разные группы апокарпных плодов (рис. 56): листовки (многолистовки), бобы, орешки (многоорешки), костянки (многокостянки).



**Рис. 56.** Апокарпные плоды: 1 – многоорешек ломоноса (а – внешний вид, б – отдельный орешек), 2 – сухая спиральная многолистковка калужницы, 3 – сухая циклическая многолистковка живокости, 4 – сухая однолистковка живокости полевой (а – внешний вид, б – раскрывшаяся по брюшному шву), 5 – сочная спиральная многолистковка анноны, 6 – боб люцерны, 7 – односемянный боб эспарцета, 8 – одноорешек рогоза, 9 – сочная однолистковка воронца, 10 – многоорешек лютика (а – внешний вид, б – отдельный орешек), 11 – многоорешек гравилата (отдельный орешек), 12 – членистый боб копеечника, 13 – боб гороха, 14 – однокостанка сливы (а – внешний вид, б – в разрезе), 15 – многоорешек лотоса, 16 – многоорешек земляники (б – в разрезе), 17 – многоорешек шиповника (а – внешний вид, б – в разрезе), 18 – многокостанка малины (а – внешний вид, б – в разрезе)

*Листовка* (живокость полевая) – многосемянный плод, образованный одним плодолистиком и вскрывающийся по брюшному шву. Многолисточки (купальница, калужница, магнолия) – полимерные плоды, состоящие из нескольких листовок, сходных по строению. Обычно листовки бывают сухими, однако встречаются и сочные (воронец колосистый, лимонник китайский).

*Боб* (горох, вика, чина) – сухой мономерный плод, обычно сухой и многосемянный, вскрывающийся по брюшному шву и спинной складке (двумя створками). Бобы могут быть членистыми (разламывающимися – копеечник), а также односемянными (клевер). У некоторых растений бобы сочные (гледичия, софора, рожковое дерево).

*Орешек* (рогоз, репешок, ежеголовник) – односемянный мономерный плод. *Многоорешек* (лютик, ломонос, гравилат, ветреница) образуется из нескольких плодолистиков. Часто в его образовании принимают участие другие части цветка, участвующие в последующем его распространении. Так у земляники происходит сукулентизация цветоложа (такой плод иногда называют земляничина). У шиповника многочисленные орешки формируются на внутренней поверхности мясистого кувшинчато- или чашевидного гипантия (такой плод называют цинародий).

*Костянка* (вишня, слива, персик) – сочный односемянный мономерный плод с резко выраженной дифференциацией околоплодника: экзокарпий – кожистый и обычно тонкий, мезокарпий – сочный или мясистый, эндокарпий – твердый, образующий «косточку». *Многокостянка* (малина, ежевика, морошка) состоит из нескольких костянок, сидящих на общем плодоложе.

Основные направления эволюции апокарпных плодов: 1) уменьшение и стабилизация числа плодолистиков, 2) уменьшение количества семян, 3) сукулентизация и склерофикация отдельных частей околоплодника, 4) появление специальных приспособлений к распространению семян. На рис. 57 приведена схема основных направлений эволюции апокарпных плодов.

В зависимости от типа гинецея выделяют синкарпные, паракарпные и лизикарпные плоды. Наиболее разнообразны синкарпные плоды (рис. 58). Среди них выделяют: синкарпную многолисточку, коробочки, ягоды, костянки, яблоко, ценобий, орех, желудь, крылатка и др. На рис. 59 приведена схема основных направлений эволюции синкарпных плодов.

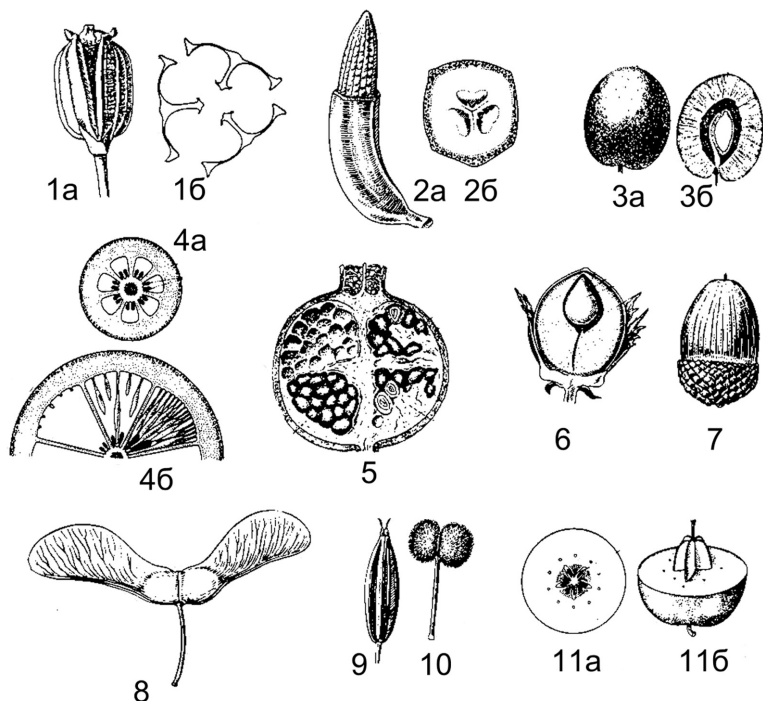


Рис. 57. Эволюционные преобразования плодов. Апокарпные плоды

*Синкарпная многолистовка* (чернушка, некоторые виды спиреи) образуется при полном срастании листовок боковыми стенками. Вскрывается она в области верхних свободных участков плодолистиков.

*Коробочка* (лен, герань, белена, касатик, сирень) – многосемянный, вскрывающийся, обычно сухой плод. По количеству гнезд можно определить число сросшихся плодолистиков (2–3–5). Коробочки делят на верхние (тюльпан, кислица, недотрога) и нижние (кипрей, кирказон). Коробочки разнообразны по способу вскрывания. Кроме того, они различаются по размерам, форме, наличию различных выростов и придатков.





**Рис. 58.** Синкарпные плоды: 1 – коробочка тюльпана (а – внешний вид, б – поперечный разрез), 2 – ягода банана (а – внешний вид, б – поперечный разрез), 3 – костянка маслины (а – внешний вид, б – поперечный разрез), 4 – гесперидий апельсина (а – поперечный разрез, б – сектор), 5 – продольный разрез плода граната, 6 – продольный разрез ореха лещины, 7 – желудь дуба, 8 – двукрылатка клена, 9 – вислоплодник клена, 10 – дробный плод подмаренника, 11 – яблоко яблони (а – поперечный разрез, б – продольный разрез с отпрепарированными плодолистиками)

Очень велика среди синкарпиев группа дробных плодов, распадающихся на доли (мерикарпии), которые соответствуют, как правило, плодолистикам. Например, плоды мальвы и хатмы распадаются на незамкнутые односемянные доли. У подмаренников и ясенников – плоды двусемянки, имеющие две шаровидные доли. У кленов формируется особый плод – *двукрылатка*, приспособленный к распространению с помощью ветра. Также на две доли распадается плод зонтичных – *вислоплодник*. Созревшие два мерикарпия остаются у него некоторое время висеть на двураздельном плодоносце (карпофоре). Высокоспециализированный дробный плод – *ценобий* характерен для бурачниковых и губоцветных. Главная его особенность состоит в образовании

ложной перегородки между плодолистиками. В результате ценобий распадается на число долей (*эремов*), вдвое превышающих количество плодолистиков.

*Ягода* (картофель, плющ, купена) – сочный многосемянный плод с тонким кожистым экзокарпием и сочным мезо- и эндокарпием. Ягоды, как и коробочки, делят на две группы: верхние (виноград, томат, вороний глаз) и нижние (брусника, банан).

*Яблоко* (яблоня, груша) – сочный многосемянный плод с кожистым экзокарпием, сочным мезокарпием и хрящевидным эндокарпием. Это нижний плод, в образовании которого принимает участие цветочная трубка. У боярышника, кизильника плодолистики образуют твердую одревесневшую косточку, внутри которой находится семя. Такой тип плода называют костянковидным яблоком.

*Гесперидий* (померанец) имеет плотный кожистый экзокарпий (обычно желтого цвета) с множеством эфиромасличных железок, белый губчатый мезокарпий и пленчатый эндокарпий, окружающий сочные «дольки». Мякоть плодов – разросшиеся волоски эпидермиса внутреннего слоя околоплодника.

*Гранатина* (гранат), в отличие от гесперидия, нижний плод. Околоплодник его сухой и кожистый, а внутри гнезда находятся семена с сочной кожурой.

*Синкарпная костянка*, в отличие от апокарпной, может быть как односемянной (маслина, кизил, калина), так и многосемянной (крушина, амурский бархат). Сухая односемянная костянка характерна для грецкого ореха (нижняя) и кокосовой пальмы (верхняя). Из трехгнездной завязи кокосовой пальмы развивается только одно семя и один семязачаток. Экзокарпий – тонкий, но очень плотный. Мезокарпий – сухой, мощно развитый, волокнистый. Эндокарпий – очень твердый, за счет множества каменистых клеток.

*Орех* (лещина, граб) – сухой, односемянный плод с сильно склерофицированным околоплодником и в разной степени развитой плюской, образованной прицветниками. Желудь (дуб, бук, каштан) отличается от ореха кожистым околоплодником. В образовании плюски, наряду с прицветниками, принимают участие укороченные оси соцветия.

*Крылатки* – сухие односемянные плоды с хорошо развитым крыловидным выростом различной формы. Они могут быть верхние (вяз, ясень) и нижние (береза, ольха).

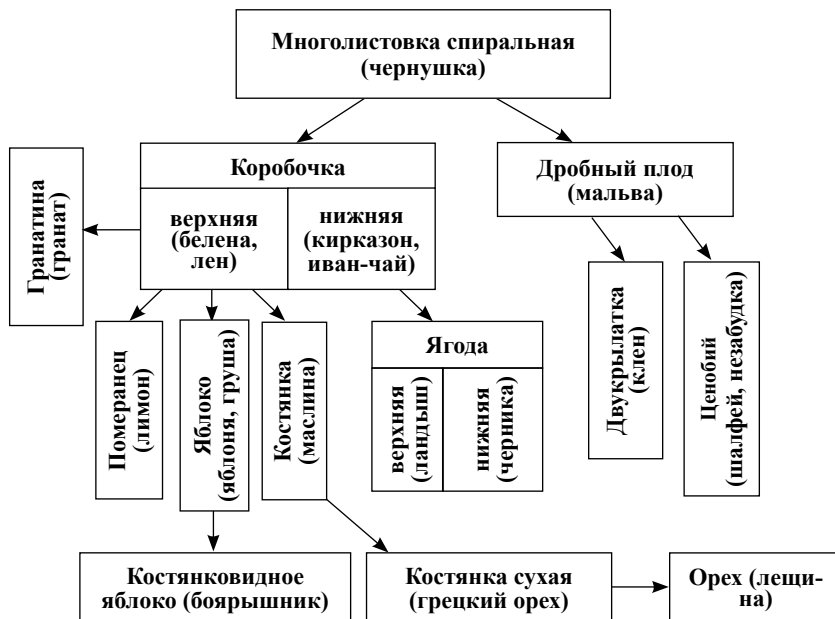


Рис. 59. Эволюционные преобразования плодов. Синкарпные плоды

**Паракарпные плоды** (рис. 60) образуются из паракарпного гинецея и могут быть как многосемянными (коробочка, стручок, стручочек, ягода, тыкваина), так и односемянными (семянка, зерновка, ореховидный стручочек).

*Паракарпные коробочки* одногнездные с разнообразным способом вскрывания. Они могут быть верхними (горечавка, фиалка, хохлатка, чистотел, мак) и нижними (селезеночник, орхидные, колокольчиковые).

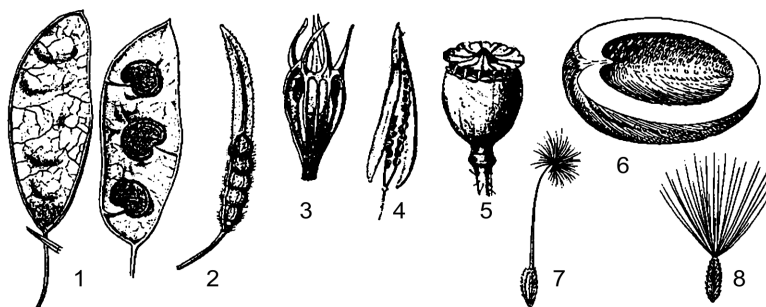


Рис. 60. Паракарпные плоды: 1 – стручок лунника, 2 – стручок горчицы, 3 – коробочка колокольчика, 4 – коробочка чистотела, 5 – коробочка мака, 6 – тыкваина дыни в разрезе, 7 – семянка одуванчика, 8 – семянка василька

*Стручок* (гулявник, сурепица) – сухой, многосемянный, удлиненный плод с тонкой пленчатой перегородкой. На ней остаются семена после опадения «створок». У некоторых крестоцветных (дикая редька) стручки членистые, распадающиеся на части по ложным перегородкам. Длина стручков (пастушья сумка, ярутка), в отличие от стручков, почти равна их ширине. У свербиги, вайды, дымянки образуются односемянные стручки, получившие название ореховидных.

Сочными паракарпными плодами являются ягода и тыква. *Паракарпная ягода* может быть верхней (белокрыльник) и нижней (смородина, крыжовник). *Тыква* (арбуз, тыква, огурец) – нижний плод, имеющий твердый, достаточно прочный экзокарпий. Мякоть плода состоит главным образом из разросшихся плацент. Тыквины очень разнообразны по форме.

*Семянка* – односемянный плод с тонким, но плотным кожистым околоплодником, легко отделяющимся от семени. Верхние паракарпные семянки характерны для конопли, крапивы, осок, а нижние – для сложноцветных и ворсянковых. Весьма разнообразны семянки сложноцветных, приспособившиеся к различным агентам распространения. *Зерновка* (злаки) – сухой, односемянный, верхний плод с пленчатым околоплодником, полностью или частично сросшимся с семенной кожурой.

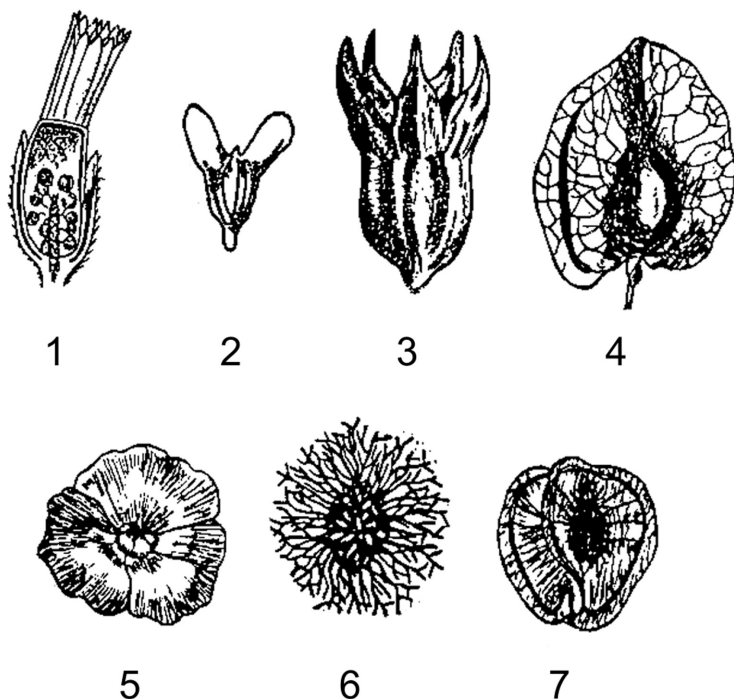
**Лизикарпные плоды** (рис. 61) отличаются наличием колончатой плаценты. Наиболее широко распространены лизикарпные верхние коробочки, открывающиеся зубчиками (гвоздика, ясколка, примула). Количество плодолистиков колеблется от двух до пяти (редко до семи). Нижние лизикарпные ягоды свойственны омеле.

Очень разнообразны односемянные лизикарпные плоды: семянка (гречишные), *семянковидный лизикарпий* (грыжник, дивала), *ореховидный лизикарпий* (ленец) и др.

О происхождении паракарпных и лизикарпных плодов от синкарпных свидетельствуют многочисленные примеры. Так, в основании коробочки смолевки и смолки многогнездные, а на остальном протяжении одногнездные с центральной плацентой. У золототысячника и подбельника в основании коробочек имеется перегородка, а в верхней части они одногнездные с постенной плацентацией.

**Соплодия.** Под *соплодием* обычно понимают группу тесно сближенных и сросшихся плодов (рис. 62). Однако иногда к соплодию относят совокупность зрелых плодов одного соцветия, четко обособленного

от вегетативной части побега. Такие соплодия характерны для платана, ежеголовника, хмеля, а также для многих сложноцветных. Соплодие ежеголовника легко спутать с многоорешком, а соплодие банксии с многолистовкой магнолии.



*Рис. 61.* Лизикарпные плоды: 1 – коробочка ясколки, 2 – семянковидный лизикарпий лебеды, 3 – лизикарпий дивалы, 4 – семянка шавеля, 5 – семянковидный лизикарпий солянки, 6 – семянка джугзуна, 7 – семянка ревеня

Весьма своеобразное соплодие характерно для инжира. Его соцветие образуется в результате срастания мясистых веточек, образующих полость с отверстием в верхней части. При созревании соцветия развивается сочное образование (до 5 см), окружающее мелкие сухие односемянные плоды.

Нередко к образованию соплодий приводит разрастание околоцветников (свекла, шпинат). Сочная ткань соплодий шелковицы также образована разросшимися околоцветниками.

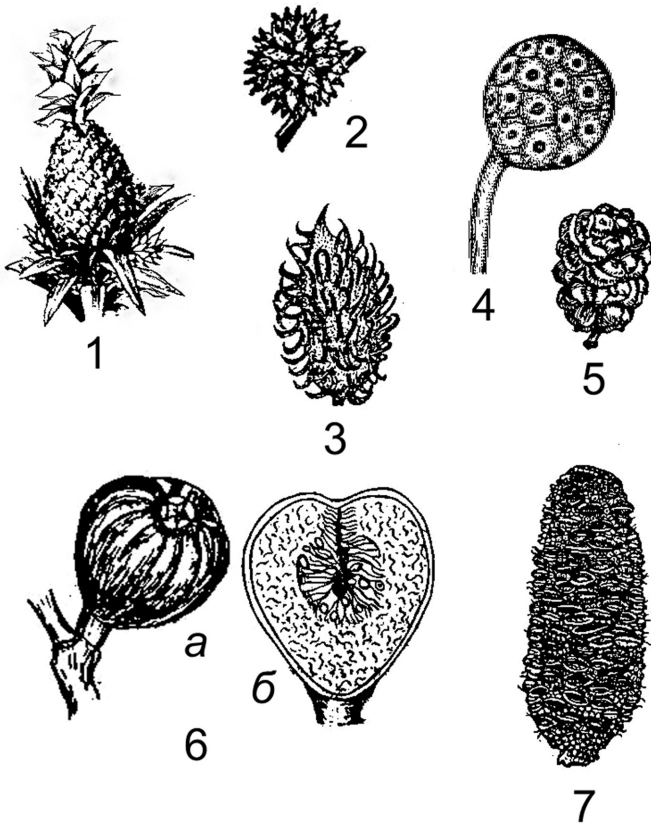


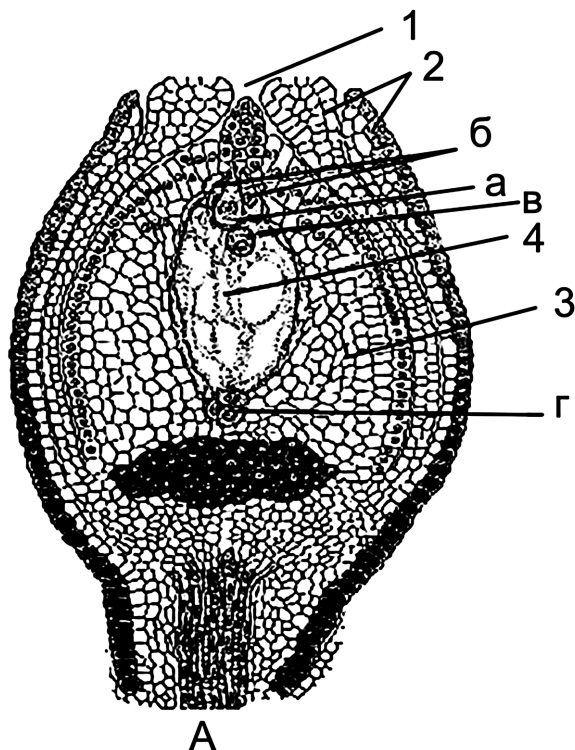
Рис. 62. Соплодия: 1 – ананас, 2 – ежеголовник, 3 – дуришник, 4 – кизил Коуса, 5 – шелковица, 6 – инжир (а – внешний вид, б – в разрезе), 7 – банкасия

У ананаса срастаются и суккулентизируются разросшаяся ось, цветки и кроющие листья. Снаружи соплодие покрыто жестким образованием из верхушек кроющих листьев.

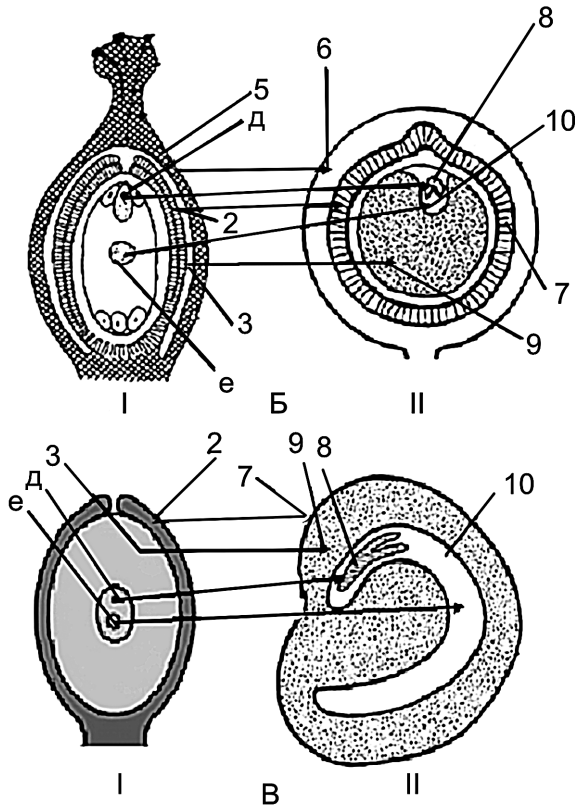
### 2.3. Семя

**Семя** – высокоспециализированный орган размножения и расселения растений. Как отмечалось ранее, из цветка развивается плод, внутри которого формируются семена. Семена образуются из семязачатков после оплодотворения. Семязачаток состоит из нуцеллуса, покрытого интегументами (рис. 63).

Снаружи семя покрыто *семенной кожурой* (рис. 63, 64), которая защищает зародыш от неблагоприятных воздействий внешней среды (в том числе, повреждений и проникновения микроорганизмов). У семян многих растений наблюдается повышенная стойкость к пищеварительным ферментам животных (пройдя через пищеварительный тракт, они сохраняют жизнеспособность). Особенности строения семенной кожуры определяют способ распространения семян (сочность, наличие придатков и выростов, клейкая и слизистая поверхность) и период их покоя (плотность и труднопроницаемость для воды). Семенная кожура образуется из интегументов семязачатка.



**Рис. 63.** А – строение семязачатка: 1 – микропиле, 2 – интегументы, 3 – нуцеллус, 4 – зародышевый мешок (а – яйцеклетка, б – синергиды, в – центральное ядро, г – антиподы)



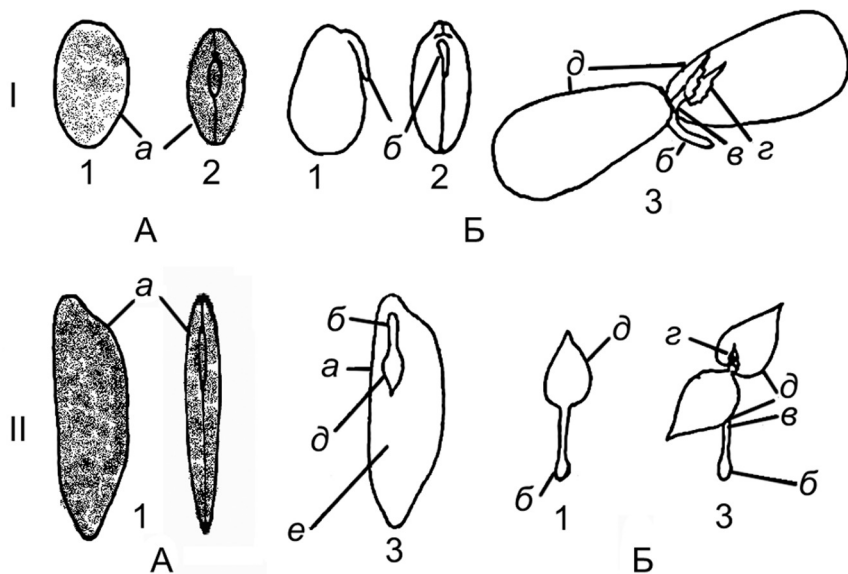
**Рис. 63.** Б – формирование плода: I – схема строения гинецея с семязачатком, II – схема строения плодика черного перца. В – формирование семени: I – схема строения семязачатка, II – схема строения незрелого семени свеклы.

2 – интегументы, 3 – нуцеллус, 4 – зародышевый мешок (д – зигота, е – трехплоидное ядро), 5 – стенка завязи, 6 – околоплодник, 7 – семенная кожура, 8 – зародыш, 9 – перисперм, 10 – эндосперм

Важнейшая часть семени – *зародыш* (образуется из зиготы, после слияния яйцеклетки и спермия), из которого в дальнейшем формируется новое растение. Зародыш обычно имеет зародышевый корень и зародышевый побег. Последний состоит из зародышевого стебля с отходящими от него семядолями (одна у растений класса однодольных и две – двудольных) и зародышевой почки (рис. 64, 65). Семядоли дополнительно защищают почку, в них могут накапливаться запасные вещества (дуб, фасоль, подсолнечник), или



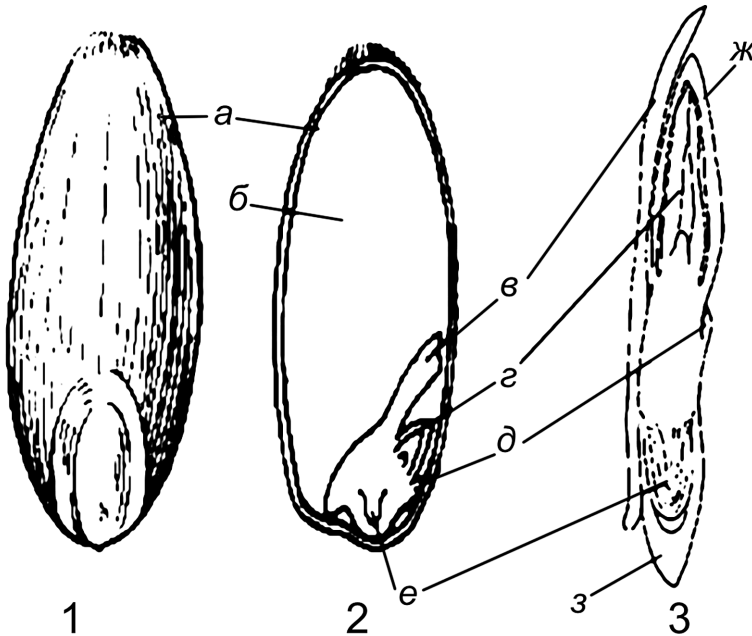
они выполняют роль всасывающей ткани (питательные вещества из запасующих тканей – у хурмы, лука). Семена ландыша, грушанки и других растений имеют слабо дифференцированный зародыш (предзародыш). Наоборот, семена арахиса характеризуются хорошо развитым зародышем, у которого уже заложены боковые почки в пазухе семядолей.



**Рис. 64.** Строение семян двудольных растений. I – фасоль; II – хурма. А – общий вид (1 – вид сбоку, 2 – со стороны рубчика, 3 – продольный разрез), Б – строение зародыша (1 – вид сбоку, 2 – со стороны рубчика, 3 – с «расправленными» семядолями). а – семенная кожура, б – корень, в – стебель, г – почка, д – семядоли, е – эндосперм

Специализированными запасующими тканями семени являются – *эндосперм* и *перисперм* (отличаются по происхождению). В запасующих тканях содержатся разные вещества, наибольший процент составляют углеводы, жиры и белки. В зависимости от их преобладания выделяют: *крахмалистые* (пшеница, рожь, дуб) и *масличные* (подсолнечник, лен, кокосовая пальма, клещевина) семена. Белков довольно много в маслянистых семенах; богаты углеводами многие представители бобовых растений (соя, люпин, фасоль, горох). *Эндосперм* покрытосеменных – *трехплоидный*, образуется после слияния центральной клетки зародышевого мешка и одного из

спермиев. Перисперм формируется из нуцеллуса. В зрелом семени эндосперм и перисперм могут отсутствовать. На рис. 63 показана схема формирования семени из семязачатка.



**Рис. 65.** Строение зерновки пшеницы: 1 – общий вид, 2 – продольный разрез, 3 – продольный разрез зародыша; а – покровы зерновки, б – эндосперм, в – щиток, г – почечка, д – эпибласт, е – корень, ж – coleoptиль, з – coleориза

Семена покрытосеменных растений разнообразны и отличаются степенью дифференциации зародыша и наличием специализированных запасющих тканей. Выделяют несколько типов семян. Строение семян можно выразить формулой и диаграммой (рис. 66). При составлении формул используют следующие обозначения: К – семенная кожура, П – перисперм, Э – эндосперм, З – зародыш; индекс означает число семядолей, р – редуцированный, недифференцированный зародыш. Выделяют 5 типов и 10 вариантов строения семян:

**I тип** – семена с периспермом и эндоспермом: 1) КЭПЗ<sub>1</sub> – имбирь; 2) КЭПЗ<sub>2</sub> – черный перец;

**II тип** – семена с эндоспермом: 3) КЭЗ<sub>1</sub> – ирис, лук, кокосовая пальма; 4) КЭЗ<sub>2</sub> – морковь, мак, клещевина;

**III тип** – семена с периспермом: 5) КПЗ<sub>1</sub> – канна; 6) КПЗ<sub>2</sub> – гвоздика, раффлезия;

**IV тип** – семена без перисперма и эндосперма: 7) КЗ<sub>1</sub> – частуха, рогоз; 8) КЗ<sub>2</sub> – фасоль, дуб, подсолнечник;

**V тип** – семена с недифференцированным зародышем: 9) КЭЗр – хохлатка, ландыш, чистяк; 10) КЗр – грушанка, ятрышник, петров крест.

### Прорастание семян

Для прорастания семян необходимо наличие воды, кислорода и благоприятной температуры. В зрелых семенах мало (до 15%) воды, что повышает стойкость семян к неблагоприятным воздействиям среды и приводит к замедлению обменных реакций и тем самым повышает длительность сохранения их всхожести. При попадании в семя достаточного количества воды активизируются разнообразные жизненные процессы и семя способно прорасти. Для активизации процесса обмена веществ необходим кислород, участвующий в дыхании. Семена могут прорасти при определенной температуре, обычно выше 0 °С. При низких положительных температурах произрастают клевер, рожь, горох, редис и др. (1–2 °С), при более высоких – растения южного происхождения (например, дыня – выше 15 °С). Свет не влияет на прорастание семян большинства растений.

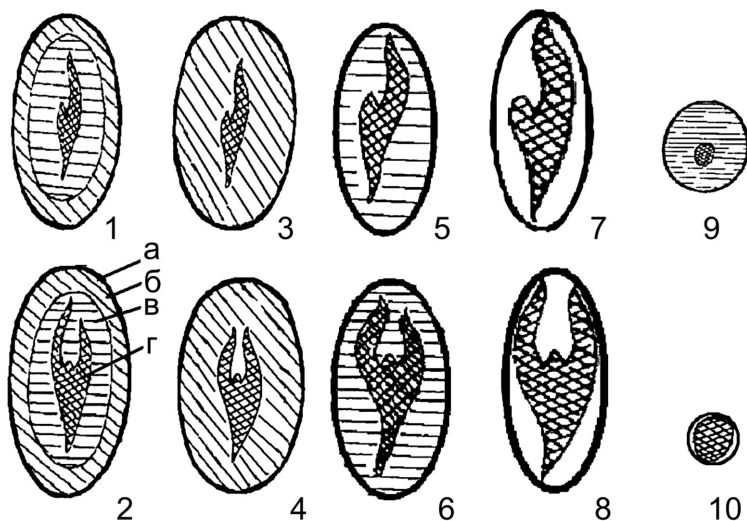


Рис. 66. Типы семян. Схема (обозначения в тексте). а – семенная кожура, б – перисперм, в – эндосперм, г – зародыш

Семена обычно прорастают не сразу после отделения от материнского растения, а находятся некоторое время в состоянии покоя. Он может быть вызван как особенностями строения разных частей семени (плотной семенной кожуры, неразвитого зародыша и др.), так и содержанием особых веществ в клетках (физиологический покой). Можно выделить несколько групп растений по периоду покоя их семян:

1. Растения, от которых отделяются не семена (плоды), а молодые растения – проростки («живородящие» растения). К этой группе относятся некоторые виды растений, произрастающих в полосе прилива и отлива в тропиках по океаническому побережью. Например, у ризофоры от материнского растения отделяются проростки длиной около полуметра. Это связано с тем, что семена могут быть легко смыты водой во время отлива, а проростки способны укрепиться в илистом субстрате.
2. Растения, семена которых быстро теряют всхожесть; если они не прорастают в течение 2–3 недель, то утратят жизнеспособность (ива, тополь, некоторые виды ветрениц, кислиц и др.).
3. Растения, семена которых способны к немедленному прорастанию, но могут сохранять всхожесть в течение ряда лет (многие культурные растения, некоторые сорняки и луговые виды и др.).
4. Растения, семена которых не смогут сразу прорасти вследствие особенностей строения семенной кожуры («твердокаменные» семена). К этой группе можно отнести семена многих дикорастущих растений из семейства бобовых, норичниковых и др. В растениеводстве применяют метод скарификации (наносит царапины, не повреждающие зародыш).
5. Растения, для семян которых характерен физиологический покой. Выделяют несколько видов физиологического покоя. В их клетках содержатся вещества, препятствующие прорастанию семян. К этой группе относятся представители разных семейств.
6. Растения с семенами с недифференцированным зародышем и запасом питательных веществ. Развитие недифференцированного зародыша происходит после отделения от материнского растения. У эфемероидов (чистяк, хохлатка и др.), семена которых созревают довольно рано, в течение лета происходит развитие зародыша. Уже следующей весной семена готовы к прорастанию. У семян ландыша, купены и других дифференциация зародыша происходит более длительное время.

7. Растения с семенами с недифференцированным зародышем и без запаса питательных веществ. В эту группу относят семена орхидных. Для развития предзародыша необходимо «заражение» гифами грибов, которые доставляют ему питательные вещества.

По длительности сохранения семенами жизнеспособности различают три группы видов:

- 1) *микробиотики* – семена, сохраняющие всхожесть не более трех лет;
- 2) *мезобиотики* – семена, сохраняющие всхожесть от 3 до 15 лет;
- 3) *макробиотики* – семена, сохраняющие всхожесть свыше 15 лет.

Прорастание начинается с набухания семян. Зародыш увеличивается в размерах за счет деления клеток. Первым прорывает обычно корень и закоривает растение в почве, снабжая его водой и питательными веществами. Выделяют 2 типа прорастания семян в зависимости от положения семядолей проростка. Если семядоли выносятся в воздушную среду (рис. 67), зеленеют и принимают участие в фотосинтезе, прорастание называют надземным (редис, огурцы, фасоль). У ряда растений (горох, дуб, пшеница) семядоли остаются в почве – подземное прорастание (рис. 68).

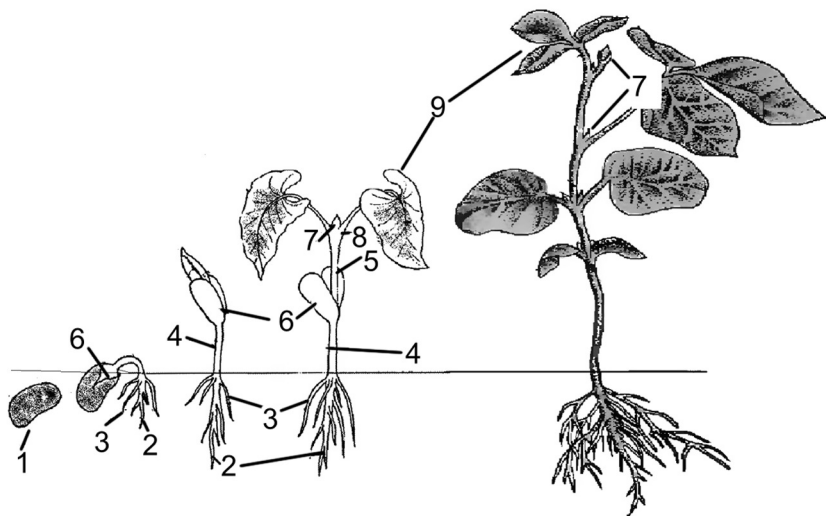


Рис. 67. Прорастание семени фасоли и формирование проростка: 1 – семя, 2 – главный корень, 3 – боковые корни, 4 – гипокотиль, 5 – эпикотиль, 6 – семядоля, 7 – почка, 8 – узел, 9 – листья срединной формации

При развитии зародышевого корешка семени образуется главный корень. Ветвление последнего приводит к образованию боковых корней и формированию стержневой корневой системы (рис. 67). У однодольных растений формируется мочковатая корневая система (рис. 68). Из зародышевой почки образуется главный побег. Участок стебля ниже семядольного узла называют *гипокотиль* или *подсемядольное колено*. Междуузлие между семядольным узлом и вышерасположенным узлом называют *эпикотиль* или *надсемядольное колено*. Иногда у растений семядоли отходят на разных уровнях и более или менее четко выделяется участок стебля между семядольными узлами – мезокотиль.

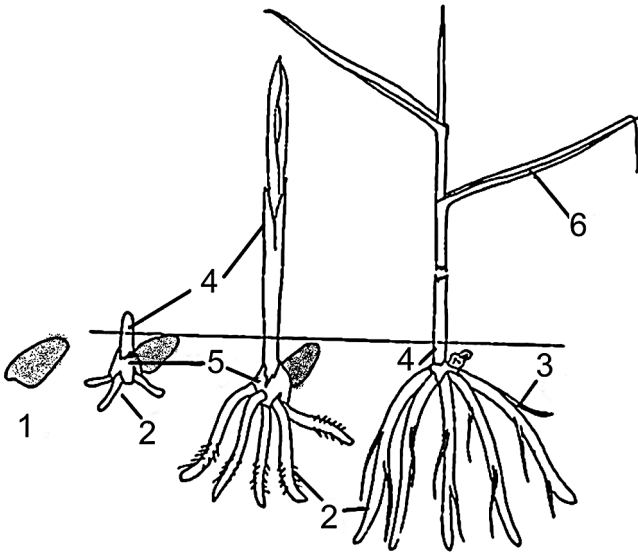


Рис. 68. Прорастание зерновки пшеницы: 1 – семя, 2 – придаточные корни, 3 – боковые корни, 4 – coleoptиль, 5 – coleориза, 6 – лист

#### 2.4. Способы распространения плодов и семян

В зависимости от способа распространения и агентов, принимающих в этом участие, плоды делят на: автохорные (самораспространяющиеся), анемохорные (распространяемые ветром), гидрохорные (распространяемые водой), зоохорные (распространяемые животными),

антропохорные (распространяемые человеком), а также группу растения-баллисты (распространяющие семена метанием). В свою очередь, каждая из этих групп делится на более мелкие в зависимости от особенностей того или иного способа распространения.

При *автохории* (рис. 69) зачатки распространяются на небольшие расстояния (2,5–6 м у гераней, 1–4,5 м у фиалок, в пределах 10–11 м у желтой акации). Выделяют два основных типа: автомеханохория и автобарохория. При автомеханохории (горох, карагана, герань, недотрога, бешеный огурец) активное разбрасывание семян осуществляется благодаря особому механизму вскрывания плода (при высыхании стенок плода создается напряжение в результате неравномерного сокращения различных слоев, в сочных плодах – набухание отдельных слоев клеток и резкое повышение в них осмотического давления). Автомеханохория часто сочетается с зоохорией (у фиалок, кислицы семена снабжены особыми придатками; благодаря этому они растаскиваются муравьями).

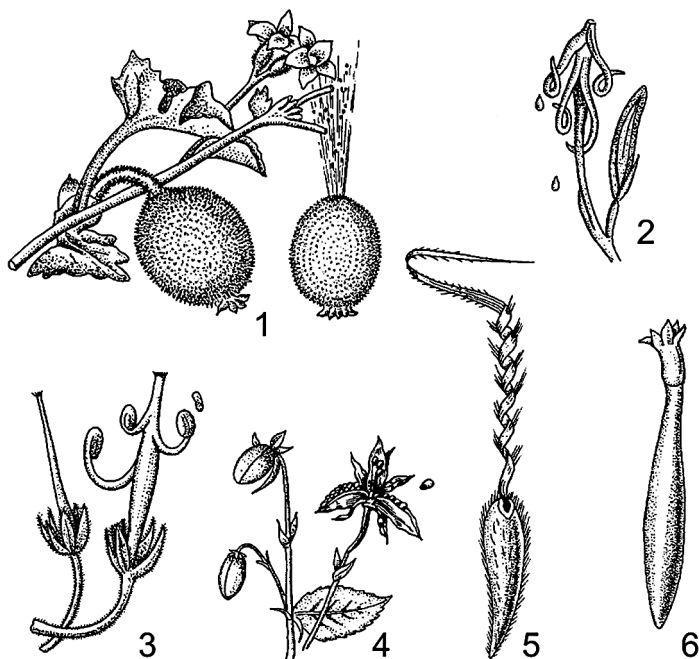


Рис. 69. Автохорные плоды: 1 – экбалиум пружинистый, или бешеный огурец, 2 – недотрога обыкновенная, 3 – герань болотная, 4 – фиалка трехцветная, 5 – журавельник цикутный, 6 – ризофора остроконечная

При барохории – самопроизвольное осыпание зачатков под влиянием силы тяжести. Автобарохория часто связана с особенностями местообитаний растений. Так, семена мангровых прорастают без периода покоя, когда плоды висят еще на материнском растении. У проростков очень сильно развиваются гипокотиль и корешок, достигающие 30–60 см длины при диаметре плода 1–2 см.

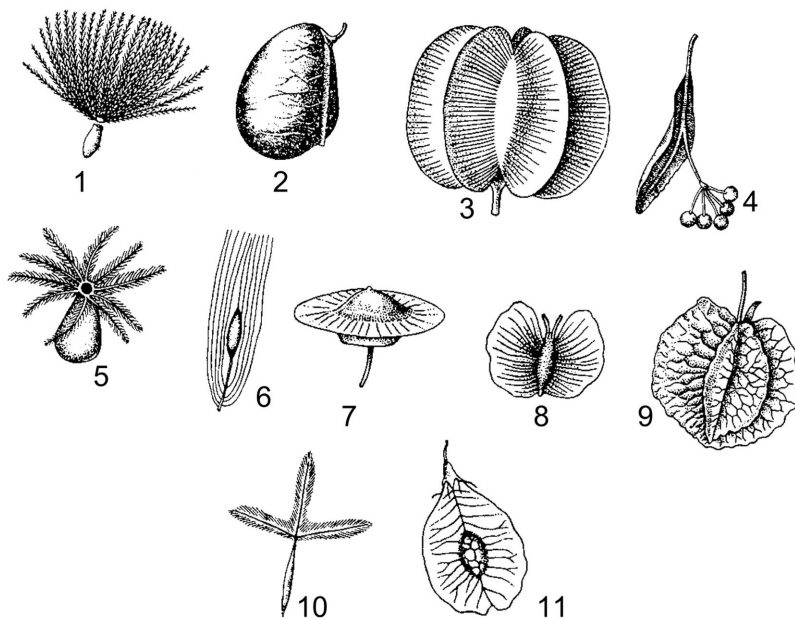
Особая форма автохории свойственна зерновкам ковылей (*Stipa*), овсов и овсецов (*Avena*, *Helictotrichon*), плодикам прострела (*Pulsatilla*), мекарпиям аистника (*Erodium*). Они способны к самозарыванию благодаря особым приспособлениям (веретенновидная форма, прочный заостренный нижний конец и винтообразно закрученная очень гигроскопичная ость). Попеременное раскручивание и скручивание остей при увлажнении и высыхании способствует продвижению зачатка в почву. Зерновики ковылей, обладающие наиболее эффективным механизмом зарывания, способны также распространяться ветром.

Некоторым, преимущественно однолетним, видам сухих и жарких областей свойственно не зарывание зрелых опавших плодов, а созревание плодов в почве. Чаше цветки закладываются надземно, а затем после оплодотворения завязи внедряются в почву и там созревают (арахис).

Среди анемохоров (рис. 70) выделяют эуанемохоры и гемианемохоры. Первые способны к полету, т.к. имеют низкий абсолютный вес (семена орхидных, заразиховых), а часто и особые приспособления – выросты (волоски у семян кипрея и ивы, парашютики семянки одуванчика и козлобородника, крыловидные придатки клена, ясени, березы). Анемогеохорные плоды способны перекатываться по поверхности почвы. У некоторых астроголов, пузырника (*Colutea arborescens*), осоки вздутой (*Carex physodes*) плоды сильно вздутые и легкие.

У гемианемохоров ветер незначительно удлиняет траекторию полета. У них либо вообще нет специальных приспособлений (злаки – *Poa*, *Agrostis*), либо они очень маленькие (вздутые чашечки язвенника (*Anthyllis polyphylla*), крыловидная кайма погремка (*Rhynanthus major*)), или сами плоды очень тяжелые (семянки наголоватки (*Jurinea*), плоды ворсянковых).





**Рис. 70.** Анемохорные плоды: 1 – бодяк полевой, 2 – смирновия туркестанская, 3 – каваниллезия платанолистная, 4 – липа сердцелистная, 5 – валериана лекарственная, 6 – пушица влагалищная, 7 – держи-дерево колючее, 8 – береза повислая, 9 – щавель длиннолистный, 10 – селена Карелина, 11 – вяз граболистный

Гидрохорными (рис. 71) являются виды, обитающие вдоль морских побережий, по долинам рек, болотные и водные растения. Плавательные приспособления плодов и семян достигаются уменьшением удельного веса зачатка и защищают их от намокания. Плоды осок и омежника (*Oenanthe aquatica*), плодики частухи (*Alisma*) и рдестов (*Potamogeton*) способны плавать в течение 2–10 дней, а плоды поручейника (*Sium*), ольхи клейкой, стрелолиста (*Sagittaria*) – до нескольких недель и даже месяцев. Для плодов некоторых растений характерны выросты – якоря, закрепляющие плоды в илистом грунте (роголистник, череда, водяной орех).

Строение гидрохорных диаспор разнообразно, но плавательные приспособления сводятся к воздухоносной паренхиме (часто пробкового типа) или крупным воздушным полостям. Их несмачиваемость связана главным образом с наличием воскового налета, густого короткого опушения и др. Наиболее ярко гидрохорные приспособления выражены у плодов прибрежных пальм, разносимых морем, особенно у кокосовой (*Cocos nucifera*).

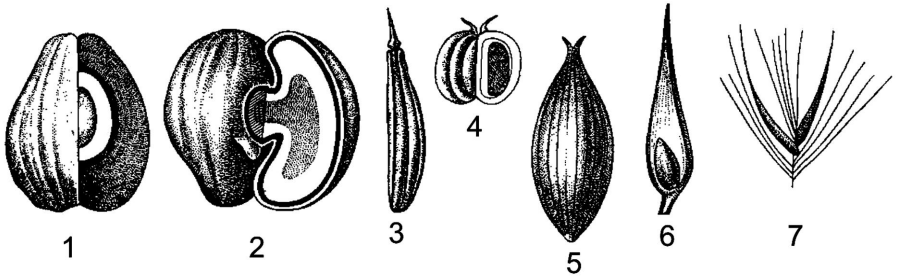


Рис. 71. Гидрохорные плоды: 1 – пальма кокосовая, 2 – сейшельская пальма, 3 – омежник водяной, 4 – вех ядовитый, 5 – осока береговая, 6 – осока ложносыть, 7 – тростник обыкновенный

Зоохория (рис. 72) может осуществляться также разными путями. При *эпизоохории* животные пассивно переносят плоды и семена, которые могут прицепиться к поверхности их тела с помощью разнообразных выростов (гравилат, череда, подмаренник цепкий, лопух) или прилипнуть благодаря клейким железкам (шалфей клейкий, линнея северная) и способности к ослизнению (подорожник).

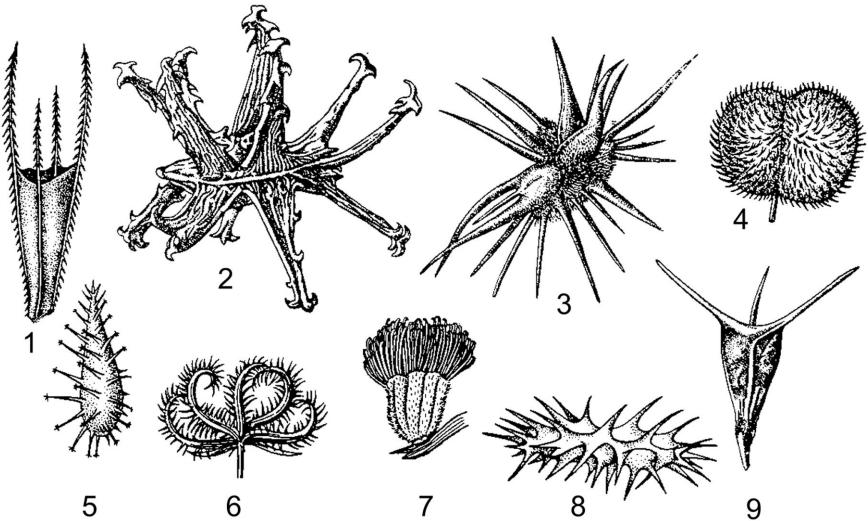


Рис. 72. Зоохорные плоды: 1 – череда четырехраздельная, 2 – гарпагофит лежачий, 3 – гораниновия улексовидная, 4 – подмаренник цепкий, 5 – липучка щетинистая, 6 – кольпиния линейная, 7 – репешок аптечный, 8 – орлайя морковная, 9 – рогач песчаный

*Эндозоохория* характеризуется тем, что плоды поедаются, а неповрежденные семена или косточки проходят пищеварительный канал и выбрасываются с экскрементами. Это характерно в основном для сочных плодов и семян (малина, брусника, шиповник, рябина).

Часто животные поедают зачатки не сразу, а утаскивают в свои гнезда или складывают в запас; часть их теряется в пути или запасы остаются неиспользованными. Такой способ называют синзоохорией. Активными разносчиками семян (фиалки, чистотела), плодиков и плодов (незабудки, осока горная) являются муравьи, которых привлекают особые придатки зачатков – элайосомы. Птицы и грызуны разносят в основном плоды и семена древесных (хвойные, дуб, каштан) и кустарников (лещина).

*Баллисты* – растения, рассеивающие зачатки при раскачивании стеблей и цветоножек. Самопроизвольно диаспоры не могут осыпаться благодаря вертикальному расположению плодов и специальным приспособлениям, удерживающим их. Агентами могут служить как ветер, так и животные, а также движущиеся машины. К этому способу относятся коробочки (гвоздичных, мака, колокольчика), многолистки многих лютиковых, бобы астроголов. Не позволяют самопроизвольно высыпаться зремы губоцветных благодаря разрастанию чашечки. У многих сложноцветных и ворсянковых эту функцию выполняют листочки обертки. Только при раскачивании отделяются мерикарпии от карпофора у большинства зонтичных.

*Антропохорией* называют формы диссеминации, осуществляемые при трудовой деятельности человека. Выделяют три вида антропохории: агестохория (распространение зачатков средствами транспорта; эргазиохория (рассеивание и распределение в почве зачатков сорных растений сельскохозяйственными орудиями и машинами); спейрохория (распространение зачатков культурных и сорных растений путем их посева).

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И.* Ботаника. Анатомия и морфология растений. – М.: Просвещение, 1999.
2. *Викторов В. П., Гуленкова М. А., Дорохина Л. Н.* Практикум по анатомии и морфологии растений. – М.: Академия, 2001.
3. *Воронин Н. С.* Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. – М.: Просвещение, 1981.
4. *Горышина Т. К.* Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979.
5. *Гуленкова М. А., Красникова А. А.* Летняя полевая практика по ботанике. – М.: Просвещение, 1964.
6. *Гуленкова М. А., Нехлюдова А. С.* и др. Учебно-полевая практика по ботанике. – М.: Просвещение, 1975.
7. Жизнь растений. Т. 1–6. – М.: Просвещение, 1974–1982.
8. Краткий словарь ботанических терминов / Под ред. проф. А. Г. Еленевского. – Саратов, 1993.
9. *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян. – М.: МГУ, 1957.
10. *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981.
11. *Михайловская И. С.* Строение растений в связи с условиями их жизни. – М.: Просвещение, 1977.
12. Практикум по анатомии растений / Под ред. Д. А. Транковского. – М.: Высшая школа, 1979.
13. *Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника. Т. 1–2. – М.: Мир, 1990.
14. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952.
15. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962.
16. *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971.
17. *Старостенкова М. М., Гуленкова М. А., Шафранова Л. М., Шорина Н. И.* Учебно-полевая практика по ботанике. – М.: Высшая школа, 1990.
18. *Фегри К., ван дер Пейл Л.* Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982.
19. *Шенников А. П.* Экология растений. – М.: Советская наука, 1950.

Викторов Владимир Павлович

# МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

*Учебное пособие*

Редактор *Дубовец В. В.*

Оформление обложки *Удовенко В. Г.*

Компьютерная верстка *Ковтун М. А., Дорожжина О. Н.*

Управление издательской деятельности  
и инновационного проектирования МПГУ  
119571, Москва, Вернадского пр-т, д. 88, оф. 446.  
Тел.: (499) 730-38-61  
E-mail: izdat@mpgu.edu

Подписано в печать 01.12.2015. Формат 60x90/16.  
Бум. офсетная. Печать цифровая. Объем 6 п. л.  
Тираж 500 экз. Заказ № 407.

ISBN 978-5-4263-0238-9



9 785426 302389

