

П. РЕЙВН, Р. ЭВЕРТ, С. АЙКХОРН

С О В Р Е М Е Н Н А Я
БОТАНИКА

В 2-х томах

Том 2

Перевод с английского
канд. биол. наук В. Н. ГЛАДКОВОЙ,
проф. М. Ф. ДАНИЛОВОЙ,
д-ра биол. наук И. М. КИСЛЮК,
канд. биол. наук Н. С. МАМУШИНОЙ

под редакцией
акад. А. Л. ТАХТАДЖЯНА



Москва «Мир» 1990

ББК 28.5
P35
УДК 58

P35 **Рейва П., Эверт Р., Айкхорн С.**

Современная ботаника: В 2-х т. Т. 2.: Пер. с англ. — М.: Мир, 1990. — 344 с., ил.

ISBN 5-03-000297-9

В книге известных ботаников США живо, ясно и наглядно изложены важнейшие проблемы современной ботаники. Достоинство книги — в использовании эволюционно-экологического подхода в изложении и энциклопедически полном охвате материала. На русском языке выходит в 2-х томах. В т. 2 описаны анатомия и физиология покрытосеменных, эволюция и экология растений. Приводится словарь терминов.

Для специалистов-биологов, студентов-биологов, преподавателей биологии в школе, всех интересующихся вопросами биологии.

190600000—126
P—108-90
041(01)—90

ББК 28.5

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-000297-9 (русск.)
ISBN 5-03-000295-2
ISBN 0-87901-315-X (англ.)

© 1971, 1976, 1981, 1986 by Worth Publishers, Inc.

© перевод на русский язык, коллектив переводчиков, 1990

Глава 19

Ранние стадии развития растений

В предыдущем разделе был прослежен долгий путь эволюционного развития покрытосеменных от их предполагаемого предка (относительно сложной, многоклеточной зеленой водоросли) через ряд ранних сосудистых растений, разветвленные оси которых были предшественниками листьев и корней большинства современных форм.

В этом разделе рассматривается прежде всего результат этой эволюции — цветковое растение. Эта глава начинается с того, чем заканчивается в разделе 4 обсуждение жизненного цикла покрытосеменных, т. е. с семени, состоящего из семенной кожуры, запаса питательных веществ и зародыша. Мы проследим за развитием последнего, поскольку именно в ходе этого процесса, называемого эмбриогенезом, закладываются вегетативные части растения — корень, стебель и лист — со свойственной им организацией тканей.

ЗРЕЛЫЙ ЗАРОДЫШ И СЕМЯ

Зрелый зародыш цветковых состоит из стеблеподобной оси, несущей одну или две семядоли (рис. 19-2 и 19-3), являющиеся первыми листьями молодого спорофита. Как следует из названий классов покрытосеменных, у зародыша *двудольных* их две, а у зародыша *однодольных* — одна.

На противоположных концах зародышевой оси расположены апикальные меристемы побега и корня. Как уже упоминалось выше (см. гл. 1), такие меристемы находятся на верхушках всех побегов и корней. Они состоят из физиологически молодых, способных к делению клеток. В зародыше апикальная меристема побега находится на конце *эпикотила*, стеблеподобной надсемядольной оси (epi- по-гречески «над»). В некоторых случаях эпикотиль представлен практически только этой меристемой (рис. 19-2, Б и 19-3, Б), в других он несет один или большее число молодых листьев (рис. 19-2, А и 19-3, А). Вместе с этими листьями его называют *почечкой*.

Стеблеподобная подсемядольная ось называется *гипокотилем* (от греческого huro- — «под»). Нижний конец гипокотила может переходить в зародышевый *корешок* с хорошо выраженными признаками корня (рис. 19-4). Однако у многих растений этот конец почти целиком состоит из апикальной меристемы, покрытой корневым чехликом. Если *коре-*

шок в зародыше трудно различим, часть зародыша ниже семядолей можно назвать *гипокотиль-корневой осью*.

При обсуждении развития семени цветковых в гл. 18 было отмечено, что у многих двудольных большая часть эндосперма или весь он с периспермом (когда тот имеется) поглощается развивающимся зародышем, который в результате образует мясистые семядоли с запасом питательных веществ, занимающие основной объем семени. Именно такие они у большинства представителей этого класса, например у подсолнечника, грецкого ореха, бобов, гороха (рис. 19-2, А, В). У двудольных с обильным эндоспермом (например, у клещевины) семядоли тонкие и пленчатые (рис. 19-2, Б); они служат для поглощения питательных веществ из эндосперма.

У однодольных единственная семядоля, хотя и несколько мясистая, обычно выполняет поглощающую, а не запасную функцию (рис. 19-3). Погруженная в эндосперм, она абсорбирует питательные вещества, предварительно расщепленные ферментами, которые затем перемещаются из семядоли к растущим зонам зародыша. К наиболее высокодифференцированным среди однодольных принадлежит зародыш злаков (рис. 19-3, А и 19-4). В полностью сформированном виде он обладает массивной семядолью (*щитком*), прилегающей к эндосперму. Щиток, как и семядоли большинства однодольных, абсорбирует запасные вещества из эндосперма. Он прикреплен к одной стороне зародышевой оси, на нижнем конце которой находится корешок, а на верхнем — почечка, окруженные влагаллищеподобными защитными структурами, называемыми соответственно *колеоризой* и *колеоптилем* (рис. 19-3, А и 19-4, Б).

Все семена покрыты *семенной кожурой*, которая развивается из интегументов семязачатка и обеспечивает защиту зародыша. Обычно она гораздо тоньше исходных интегументов. Тонкая сухая семенная кожура может иметь бумагоподобную текстуру, но у многих видов она очень твердая и слабопроницаемая для воды. Микропиле (канал в интегументах) часто сохраняется на семенной кожуре в виде небольшого отверстия. Обычно оно соседствует с *рубчиком* (*гилумом*), остающимся на семенной кожуре после отделения семени от семяножки, или *фуникулуса* (см. семя слева на рис. 19-2, А, В).

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАРОДЫША

Ранние стадии развития зародыша у двудольных и однодольных очень сходны (рис. 19-5 и 19-6). Оно начинается с деления оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) в зародышевом мешке семязачатка. У большинства цветковых плоскость первого деления проходит поперек (или почти поперек) ее продольной оси (рис. 19-5, А и 19-6, А). При этом устанавливается полярность зародыша: верхний (халазальный) полюс — его главная ростовая зона, а нижний (микропилярный) образует своеобразную ножку — *подвесок*, или *суспензор*, заякоривающий зародыш у микропиле.

После нескольких делений происходит окончательная дифференцировка на почти сферический собственно зародыш и суспензор (рис. 19-5, Б—Г и 19-6, Б—Г). До этой стадии развивающийся зародыш часто называют *предзародышем* (*проэмбрио*).

Суспензоры упоминались в гл. 17 и 18 при описании эмбриогенеза плауна, слагающей сосны как структуры, просто продвигающийся развивающийся зародыш в питательные ткани. До недавнего времени полагали, что и у покрытосеменных они играют только эту ограниченную роль. Однако теперь выяснилось, что подвески цветковых активно участвуют в поглощении питательных веществ из эндосперма. Кроме того, в некоторых случаях белковые вещества, синтезированные в суспензоре, используются собственно зародышем в период его быстрого роста.

Только что сформированный собственно зародыш состоит из массы относительно недифференцированных клеток. Однако вскоре изменения его внутренней структуры приводят к началу развития систем растительных тканей. Будущая эпидерма (*протодерма*) формируется в ходе периклиналильных делений наружных клеток собственно зародыша (рис. 19-5, Г и 19-6, Г) (периклиналильными называют деления, при которых клеточные пластинки между двумя дочерними клетками параллельны поверхности той части растения, где происходят деления). В дальнейшем различия в степени вакуолизации и плотности клеток зародыша приводят к обособлению *прокамбия* и *основной меристемы*. Последняя, сильнее вакуолизованная и менее плотная, дает начало *основной ткани*, окружающей менее вакуолизованный и более плотный *прокамбий*, предшественник проводящих тканей — ксилемы и флоэмы. Протодерма, основная меристема и прокамбий (так называемые *первичные меристемы*), не прерываясь, переходят из семядолей в ось зародыша (рис. 19-5, Е, Ж и 16-6, Д, Е).

Формирование семядолей может начинаться либо в процессе, либо после закладки первичных меристем (стадия развития зародыша до появления семядолей часто называется *глобулярной*). При этом глобулярный зародыш двудольных постепенно принимает двуплодную форму (эту стадию его развития часто называют *сердцевидной*, рис. 19-5, Д). Поскольку зародыш однодольных образует только одну семядолю, он не имеет *сердцевидной* стадии (рис. 19-6, Д).

Рис. 19-1. Прорастающие на лесной подстилке желуди, т. е. плоды дуба (Quercus). Первым появляется корень, который закрепит в почве молодое растение и начнет поглощать воду, необходимую для развития проростка

Затем семядоли и ось зародыша удлиняются (так называемая стадия *торпеды*) и первичные меристемы распределяются вдоль них (рис. 19-5, Е и 19-6, Е). Вытягиваясь, зародыш остается прямым или искривляется. Единственная семядоля однодольных часто так сильно разрастается, что оказывается самой крупной зародышевой структурой (рис. 19-3, Б). По мере дальнейшего роста зародыша клетки суспензора постепенно разрушаются.

На ранних стадиях эмбриогенеза клеточные деления происходят по всей массе молодого спорофита. Однако в ходе формирования зародыша появление новых клеток постепенно ограничивается апикальными меристемами побега и корня. У двудольных первая из них закладывается между двумя семядолями (рис. 19-5, Ж), а у однодольных с одной стороны семядоли и полностью окружена влагалитцеподобным выростом ее основания (рис. 19-6, Е). Апикальные меристемы имеют большое значение, так как являются в конечном итоге источником всех новых клеток, обеспечивающих развитие из зародыша проростка и взрослого растения.

В течение всего периода формирования зародыша питательные вещества непрерывно перетекают от родительского растения к тканям семязачатка, в результате чего значительный их запас накапливается в эндосперме, перисперме или в семядолях развивающегося семени. В конце концов семязачаток отделяется от семяножки, связывающей его со стенкой завязи, и становится закрытой в отношении питания системой. В конце концов семя высыхает, отдавая воду в окружающую среду, а семенная кожура отвердевает, как бы окружая зародыш и запас питательных веществ «защитным панцирем».

УСЛОВИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЕНИ

В период созревания и распространения семян рост зародыша обычно прекращается. Его возобновление, или *прорастание* семени, зависит от многих как внешних, так и внутренних факторов. Среди внешних (экологических) важнейшими являются три: вода, кислород и температура. Кроме того, для прорастания мелких семян, например у латука (*Lactuca sativa*) и многих сорняков, обычно требуется воздействие света (см. с. 123).

Зрелые семена в большинстве случаев крайне сухие (их влажность обычно 5—20%), вследствие чего прорастание невозможно до тех пор, пока они не впитают определенное количество воды, необходимое для метаболической активности. При этом активизируются уже присутствующие в семенах и синтезируются новые ферменты, участвующие в расщеплении и использовании питательных веществ, накопленных в период формирования зародыша. Клетки, синтезировавшие раньше огромные количества запасных соединений, теперь полностью обращают свои метаболические процессы. В зародыше возобновляются деление и растяжение клеток, идущие в соответствии с особенностями того или иного вида. Для дальнейшего роста необходимо непрерывное поступление воды и питательных веществ. Когда семя пропитывается водой, оно набухает и внутри него может развиваться значительное давление (см. приложение к гл. 4).

На ранних стадиях прорастания дыхание может быть полностью анаэробным, но как только семенная кожура лопается, оно становится аэробным и требует кислорода. Если почва пересыщена водой, доступное семени количество O_2

Рис. 19-2. Семена и стадии прорастания некоторых двудольных. А. Фасоль (*Phaseolus vulgaris*); семя показано вскрытым и со стороны ребра. Б. Клеверина (*Ricinus communis*); семя вскрыто, чтобы показать зародыш в семядольной и перпендикулярной ей плоскостях. В. Горох (*Pisum sativum*); внешний вид семени. Прорастание семян фасоли и клеверины эпигейное, т. е. в ходе него семядоли поднимаются над поверхностью почвы удлиняющимся гипокотилем. У проростков этих растений вытягивающийся гипокотиль изгибается, образуя петельку, а затем распрямляется, вытаскивая семядоли и почечку из земли. В противоположность этому прорастание семени гороха (В) гипогейное, т. е. семядоли остаются под землей. У проростков гороха петельку образует эпикотиль, который затем, распрямляясь, поднимает над землей почечку

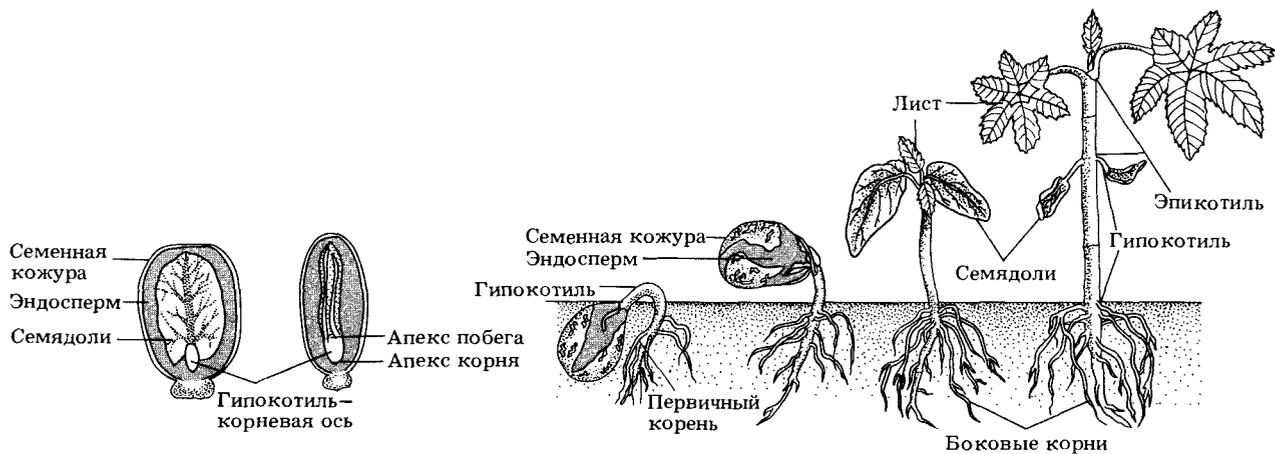
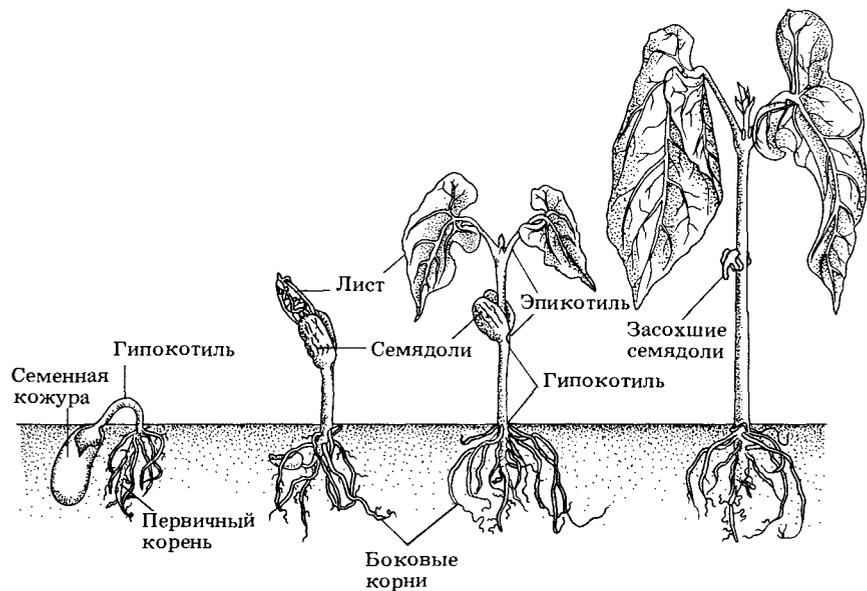
может оказаться недостаточным для такого дыхания и прорастание станет невозможным.

Хотя многие семена прорастают в довольно широком диапазоне температур, обычно для этого существуют верхний и нижний пределы, специфичные для вида. Минимум для многих растений соответствует 0—5°C, максимум — 45—48°C, а оптимум — 25—30°C.

Некоторые семена не прорастают даже при благоприятных внешних условиях. Их называют *покоящимися*. Наиболее распространенными причинами такого покоя являются физиологическая незрелость зародыша и непроницаемость семенной кожуры для воды, а иногда и для кислорода. Некоторые физиологически незрелые семена, чтобы прорасти, должны претерпеть ряд сложных ферментативных и биохимических изменений, в целом называемых *дозреванием*. В



А



Б

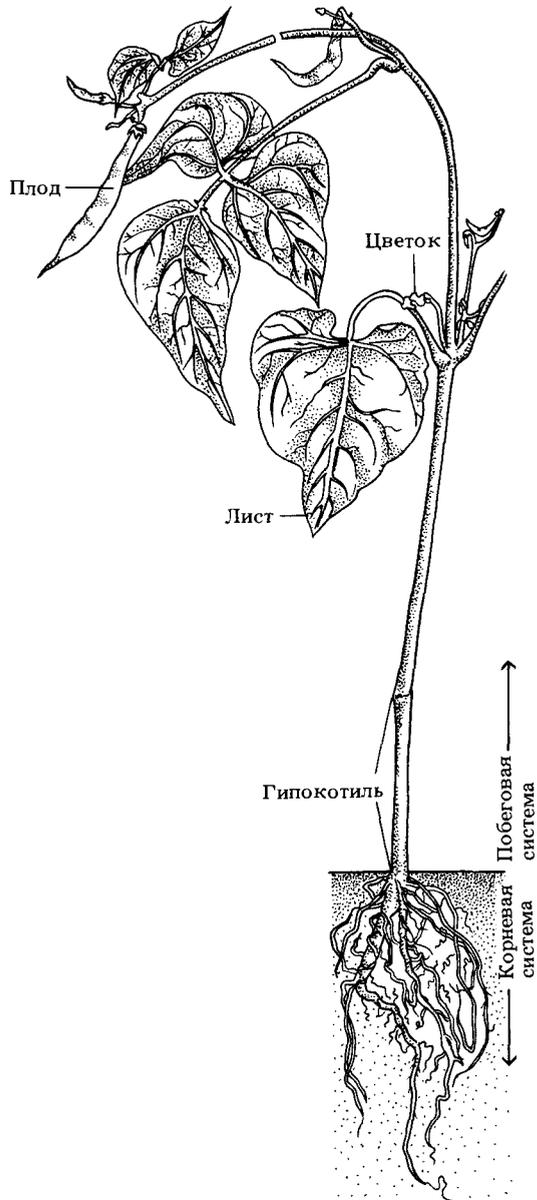
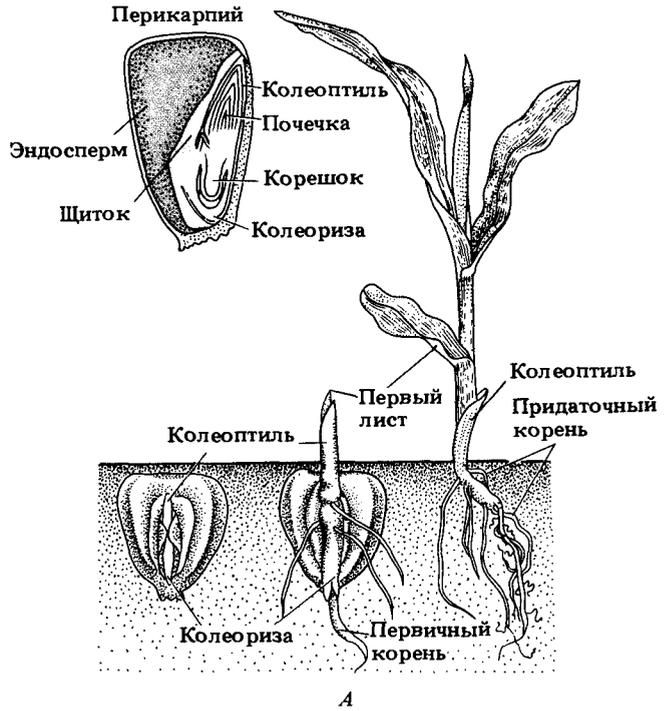
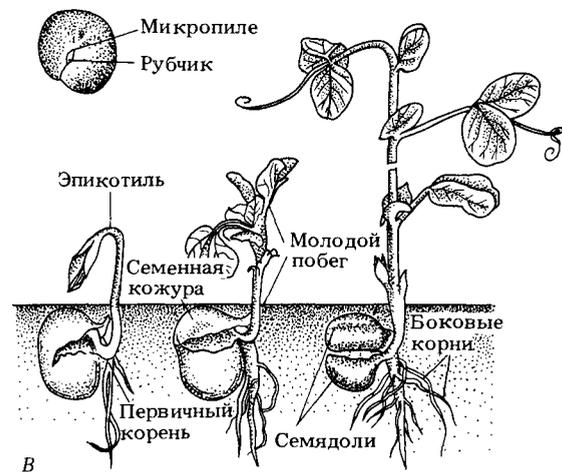


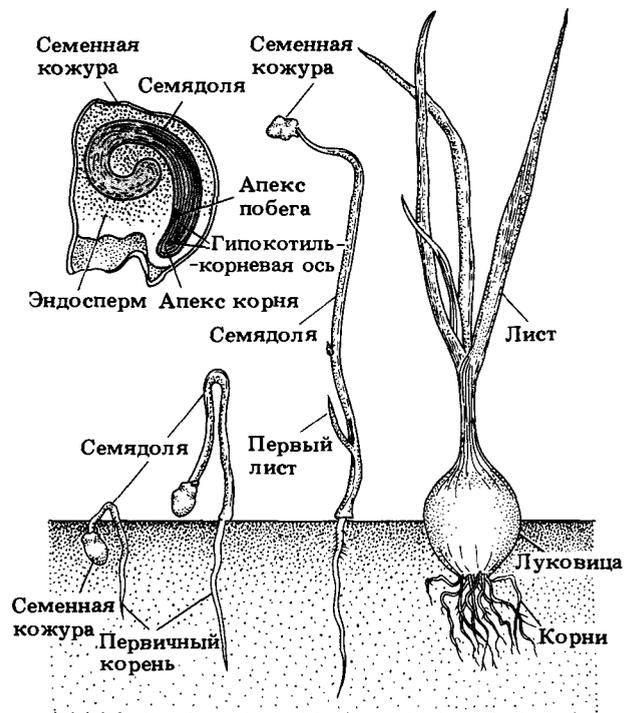
Рис. 19-3. Семена и стадии прорастания некоторых однодольных: А — кукуруза (*Zea mays*); Б — лук (*Allium cepa*). Оба семени показаны в продольном разрезе



А



В



Б

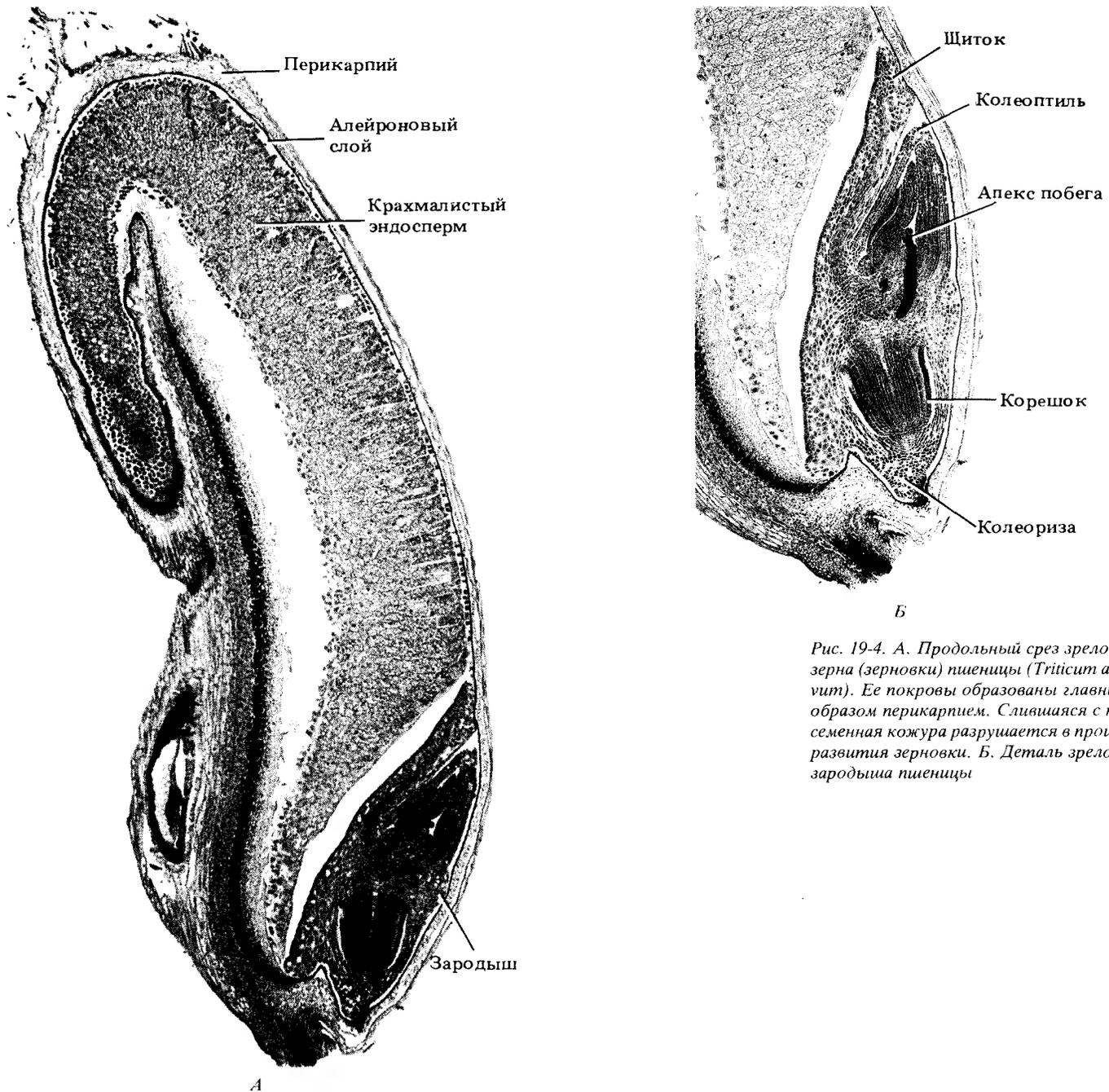


Рис. 19-4. А. Продольный срез зрелого зерна (зерновки) пшеницы (*Triticum aestivum*). Ее покровы образованы главным образом перикарпием. Слившаяся с ним семенная кожура разрушается в процессе развития зерновки. Б. Деталь зрелого зародыша пшеницы

умеренных зонах оно стимулируется низкими зимними температурами. Таким образом, необходимость в дозревании помогает предотвратить прорастание в холодное время, когда выживание проростка практически невозможно.

Период покоя очень важен для выживания растений. Как видно на примере дозревания, он является механизмом, обеспечивающим прорастание только в условиях, благоприятных для дальнейшего развития. Некоторые семена должны пройти перед этим через пищеварительный тракт птиц или млекопитающих, что способствует более широкому расселению видов. У ряда пустынных растений семя прорастает только после вымывания дождем ингибиторов, содержащихся в его покровах; эта адаптация гарантирует развитие всходов в редкие периоды наличия достаточного количества

воды для произрастания. Семенная кожура может нарушаться механически, например при перекачивании семян текучей водой по каменистому руслу. Иногда период покоя протекает в шишках или плодах до тех пор, пока они не высвободят семена под действием высокой температуры. Например, у некоторых сосен это происходит, когда тепло растапливает смолу, склеивающую чешуи шишки, что обеспечивает сохранение породы в районах, часто страдающих от пожаров (рис. 19-7). Наконец, прорастание семян видов лесных окон¹⁾ зависит от гибели пологовых деревьев или каких-

¹⁾ Окнами называются «просветы» в древостое, возникающие при вывале крупных деревьев, например под действием ветра. — Прим. ред.

то других нарушений, устраняющих затенение кронами. Таким образом, стратегия прорастания тесно связана с экологическими особенностями характерных для тех или иных растений местообитаний (см. также гл. 25, с. 128).

ОТ ЗАРОДЫША К ВЗРОСЛОМУ РАСТЕНИЮ

У большинства семян при прорастании первым появляется корешок, т. е. зародышевый корень (см. рис. 19-1); это дает возможность развивающемуся проростку закрепиться в почве и начать поглощать воду. В процессе роста корешок превращается в так называемый *первичный корень*, образующий ответвления — *боковые корни*, которые в свою очередь могут дать боковые корни следующих порядков. Так возникает обильно ветвящаяся корневая система. У однодольных первичный корень, как правило, недолговечен, и корневая система взрослого растения развивается из *придаточных корней*, закладывающихся в узлах (участки прикрепления листьев на стебле) и затем образующих боковые корни.

Побег по-разному выходит из семени при прорастании разных видов. Например, у фасоли (*Phaseolus vulgaris*) после появления корня гипокотиль удлиняется и петлеобразно сгибается (см. рис. 19-2, А). В результате нежная верхушка побега не проталкивается через почву, а вытягивается из нее, избегая повреждений. Когда изогнутый гипокотиль, или петелька, как его принято называть, достигает поверхности почвы, он выпрямляется и выносит из нее семядоли и почечку. Такой тип прорастания, при котором семядоли оказываются на воздухе, называют *эпигейным* (надземным).

В ходе прорастания и последующего развития питательные вещества, накопленные в семядолях, переводятся в растворимую форму и транспортируются в растущие части проростка. Семядоли при этом постепенно уменьшаются, вянут и в конце концов опадают. К тому времени проросток укореняется и его питание перестает зависеть от запасных веществ семени. Он становится фотосинтезирующим автотрофным организмом.

Прорастание семян клещевины (*Ricinus communis*, см. рис. 19-2, Б) очень сходно с описанным для фасоли, за исключением того, что запасные питательные вещества здесь находятся в эндосперме. Как только петелька, образованная гипокотилем, выпрямляется, эндосперм, а часто и семенная кожура выносятся на поверхность вместе с семядолями и почечкой. В этот период расщепленные питательные вещества эндосперма абсорбируются семядолями и переносятся в растущие части проростка. Как и у фасоли, семядоли клещевины зеленеют на свету, но не так важны для фотосинтеза.

У гороха (*Pisum sativum*) удлиняется, образуя петельку, не гипокотиль, а эпикотиль. Как только он выпрямляется, почечка поднимается над поверхностью почвы (см. рис. 19-2, В), а семядоли остаются в ней, где со временем и разрушаются. Такой тип прорастания, без выноса семядолей на воздух, называется *гипогейным* (подземным).

У подавляющего большинства семян однодольных запасные вещества находятся в эндосперме. У относительно простых семян, например у лука (*Allium cepa*), из семени, образуя петельку, выходит единственная трубчатая семядоля (см. рис. 19-3, Б). Выпрямляясь, она выносит наверх семенную кожуру с заключенным в ней эндоспермом. На протяжении всего этого периода и какое-то время после него зародыш в

значительной мере питается за счет эндосперма через семядолю. Более того, зеленая семядоля лука функционирует как фотосинтезирующий лист, существенно пополняя пищевые ресурсы развивающегося проростка. Вскресе почечка, вначале защищенная влагищеподобным основанием семядоли, вытягиваясь, выходит из него наружу.

Последний пример — развитие проростка кукурузы (*Zea mays*), однодольного растения с высокодифференцированным зародышем (рис. 19-8). И корешок, и почечка защищены здесь влагищеподобными структурами — соответственно колеоризой и колеоптилем. Колеориза первой пробивается через перикарпий (стенку зрелой завязи) при прорастании зерновки (у кукурузы интегументы разрушаются в процессе развития семени и плода, поэтому перикарпий функционирует как «семенная кожура»). За колеоризой следует корешок, или первичный корень, который, очень быстро удлиняясь, вскоре из нее выходит. После появления первичного корня колеоптиль выталкивается из зерновки за счет удлинения *мезокотилля* (т. е. первого „междоузлия“, участка стебля между „узлами“ щитка и колеоптиля). Когда основание колеоптиля достигает поверхности почвы, его края расходятся на верхушке и из земли начинают подниматься первые листья почечки. В дополнение к первичному корню через перикарпий прорастают и затем изгибаются вниз два или более придаточных, закладывающихся в семядольном узле.

Независимо от того, как именно побег появляется из семени, активность его апикальной меристемы приводит к образованию упорядоченной последовательности листьев, узлов и междоузлий. Апикальные меристемы, развивающиеся в пазухах листьев (верхние углы между листьями и стеблями), дают пазушные побеги, а те в свою очередь могут формировать пазушные побеги следующих порядков.

Период от прорастания до превращения проростка в самостоятельный организм является самым критическим в онтогенезе растения. В это время оно наиболее чувствительно к повреждению насекомыми-вредителями и паразитическими грибами, а недостаток влаги может очень быстро привести к его гибели.

Описанный тип роста корней и побегов называется вегетативным. Со временем одна или более апикальных меристем побега превращаются в репродуктивную апикальную меристему, образующую цветок или соцветие. Когда цветки сформированы, растение готово для полового размножения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Семена цветковых состоят из зародыша, семенной кожуры и запасных питательных веществ. Полностью сформированный зародыш образован в основном гипокотиль-корневой осью, несущей одну или две семядоли и апикальные меристемы побега и корня. Семядоли большинства двудольных мясистые и содержат запасные вещества семени. В других случаях, как и у большинства однодольных, эти запасы откладываются в эндосперме и семядоли поглощают из него предварительно расщепленные питательные вещества, которые затем транспортируются к растущим частям зародыша.

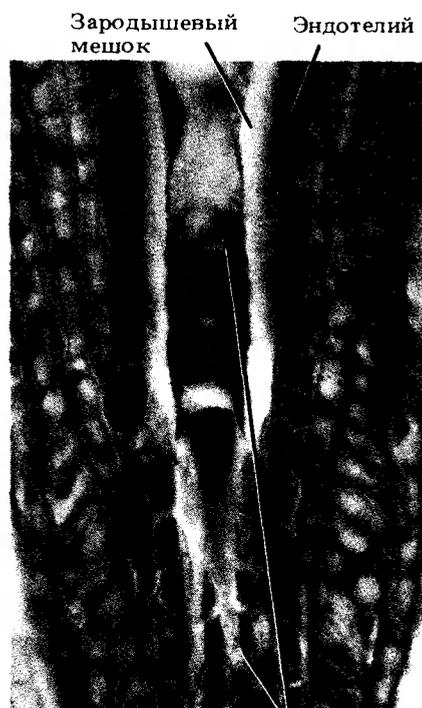
В эмбриогенезе побег и корень закладываются как единая структура, развивающаяся из зиготы. В результате упорядоченных делений зародыш дифференцируется на суспензор и собственно зародыш, в котором образуются так называемые первичные меристемы, предшественники эпидермы, основной и проводящей тканей. Развитие семядолей может

Рис. 19-5. Стадии развития зародыша пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*) из двудольных. А. Двуклеточная стадия, возникшая в результате поперечного деления зиготы. Б. Трехклеточный предзародыш. В. Шестиклеточный предзародыш. Суспензор уже отличается от двух терминальных клеток, развивающихся в собственно зародыш. Г. Глобулярный собственно зародыш с протодермой. У его основания крупная базальная клетка суспензора. Д. Зародыш на сердцевидной стадии (начало развития семядолей). Е. Зародыш на стадии торпеды. У этого вида он изогнутый. Ж. Зрелый зародыш. Темный слой выстилающих зародышевый мешок клеток (см. А—Е) — эндотелий, т. е. внутренний слой интегумента



Двуклеточный предзародыш

А



Трехклеточный предзародыш

Б



Подвесок с крупной базальной клеткой

Г



Эндосперм Прокамбий

Д



Кончик корня Базальная клетка Нуклеарная ткань

Е

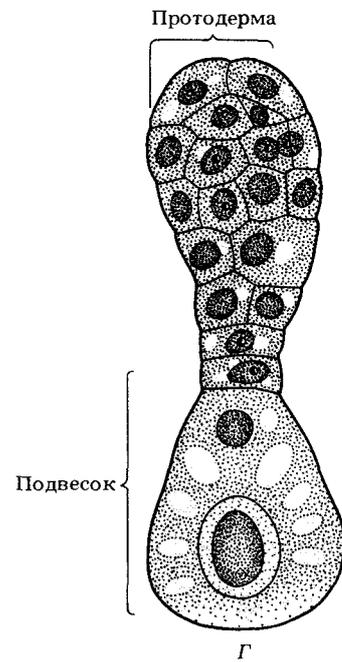
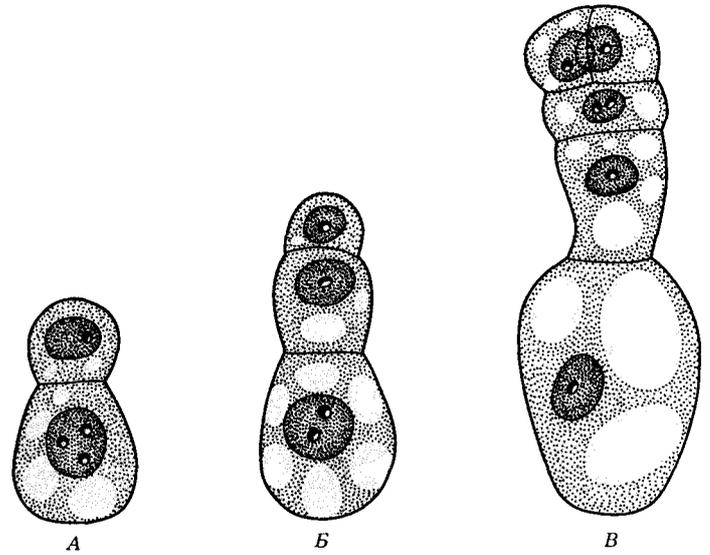
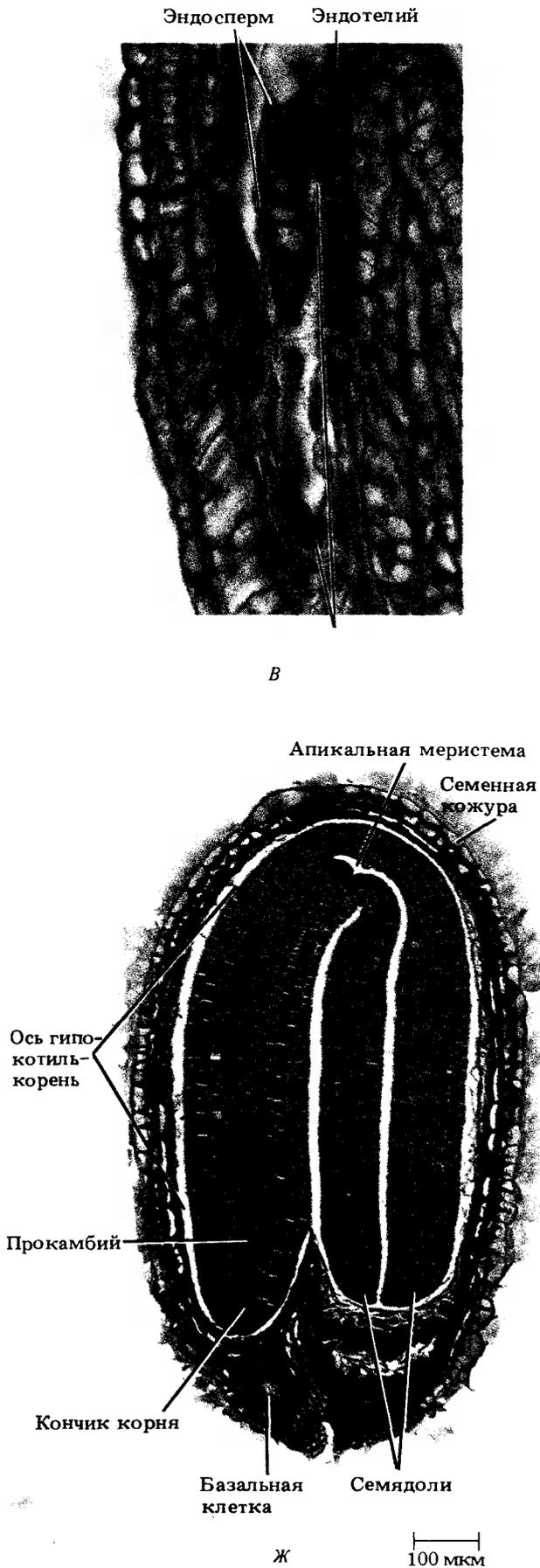


Рис. 19-6. Некоторые стадии развития зародыша стрелолиста (*Sagittaria*) из однодольных. А—Г — ранние стадии. А. Двуклеточная стадия — результат поперечного деления зиготы. Б. Трехклеточный предзародыш. В. Если не учитывать крупную базальную клетку, предзародыш теперь на четырехклеточной стадии. Все четыре клетки после серии делений участвуют в образовании собственно зародыша. Г. Терминально в собственно зародыше закладывается протодерма. На этой стадии суспензор состоит только из двух клеток, одна из которых крупная базальная (продолжение см. с. 14).

Рис. 19-6. Д, Е — поздние стадии эмбриогенеза. Д. У основания закладываемойся семядоли образуется углубление (место будущего апекса побега). Е. Изогнутая семядоля; зародыш приближается к зрелому состоянию.

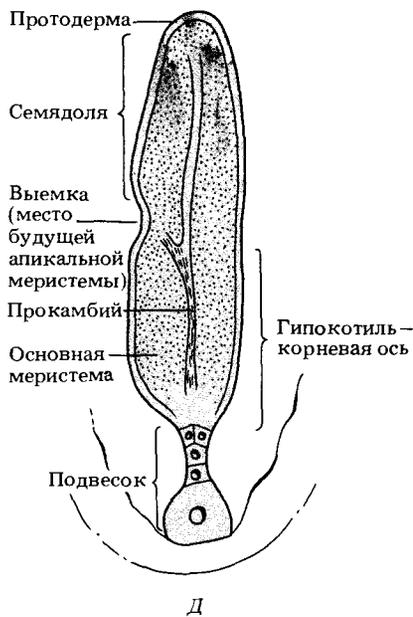
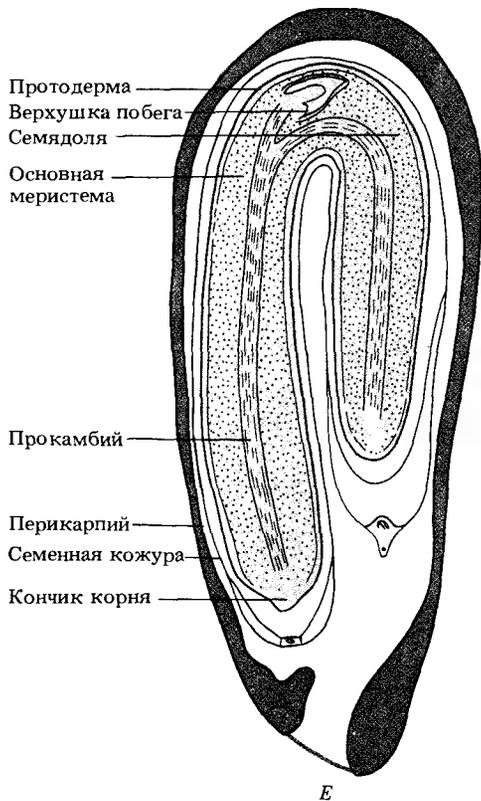
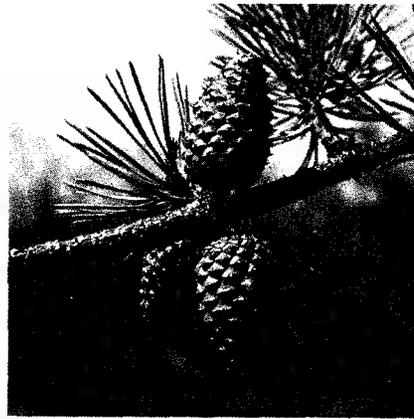


Рис. 19-7. Запечатанные смолой шишки сосны жесткой (*Pinus rigida*) до (А) и после (Б) воздействия огня. Они, не раскрываясь, остаются на дереве после созревания семян. Непосредственной причиной этого является, по-видимому, контролируемая генетически высокая температура плавления смолы, склеива-



ющей чешуи. Огонь плавит ее, вскрывая шишку, высеивающую семена на опустошенные пожаром участки. Этот же вид с нормально вскрывающимися шишками предпочитает местообитания, где растительность изреживается в основном не огнем, а другими факторами

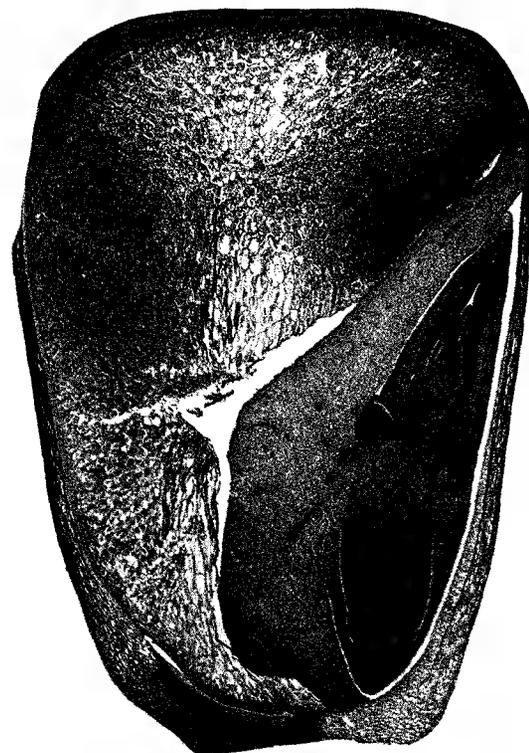


Рис. 19-8. Продольный срез зрелой зерновки кукурузы (*Zea mays*). Сравнивая этот снимок со схемой на рис. 19-3, А и микрофотографией зерна и зародыша пшеницы на рис. 19-4, можно различить перикарпий, эндосперм и различные

части зародыша. У злаков он обычно включает два или более придаточных корешка, которые сначала направлены вверх, а в дальнейшем изгибаются и растут вниз

начаться либо в ходе, либо после закладки первичных меристем.

По мере развития зародыша появление новых клеток постепенно ограничивается зонами апикальных меристем. Прорастание семени, т. е. возобновление роста зародыша, зависит от факторов окружающей среды, включая воду, кислород и температуру. Многие семена способны прорасти только после периода покоя.

Вслед за периодом вегетативного роста одна или более апикальных меристем побега превращаются в репродуктивные апикальные меристемы, развивающиеся в цветки или соцветия.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПШЕНИЦА

Как и все злаки, пшеница мягкая (*Triticum aestivum*) — однодольное растение с односемянным плодом зерновкой. Покровные слои пшеничного зерна состоят из перикарпия и остатков семенной кожуры. Под ними находятся эндосперм и зародыш. Более 80% объема зерна занимает эндосперм. Его наружный слой, называемый алейроновым, содержащий запасные белки и липиды, окружает крахмалистый эндосперм и зародыш.

Пшеничная мука получается из эндосперма. Отруби, т. е. остатки покровов и алейроновый слой, удаляются во время помола. Они составляют около 14% массы всего зерна и несколько уменьшают его пищевую ценность, поскольку образованы главным образом целлюлозой, не могут перевариваться в желудке человека и способствуют ускоренному



прохождению пищи через пищеварительный тракт, снижая тем самым ее всасывание. Зародыш (около 3% массы зерна) также удаляется — из-за высокого содержания в нем масла, сокращающего срок хранения муки. Однако и отруби, и зародыши, содержащие большую часть витаминов пшеницы, сейчас все шире применяются в пищеварительном рационе человека и в кормах для скота.

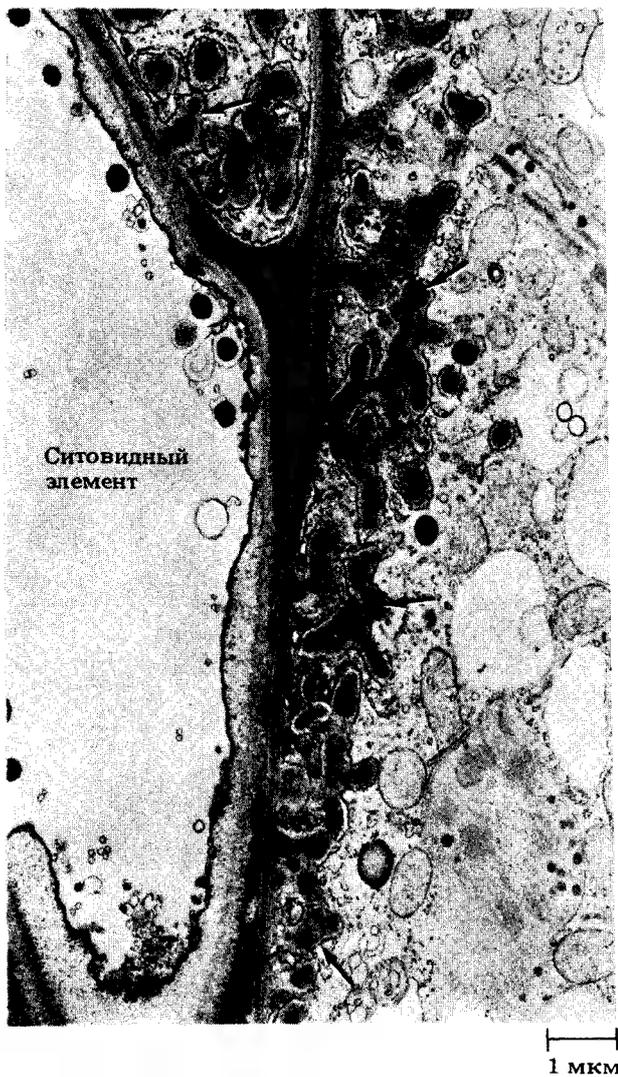


Рис. 20-1. Поперечный срез флоэмы папоротника *Platysagittium bifurcatum* с участками двух передаточных клеток, оболочка которых имеет многочисленные впячивания (см. стрелки). Эти клетки примыкают к более светлому на снимке ситовидному элементу, клетке, проводящей питательные вещества

По мере развития зародыша образование новых клеток, тканей и органов почти полностью ограничивается меристемами, сохраняющими физиологическую молодость тканями, которые имеют основное значение для роста. Как отмечалось в гл. 1, существуют два их главных типа — апикальные и латеральные. Апикальные меристемы обеспечивают главным образом нарастание в длину. Они располагаются на концах (апексах) побегов и корней. Рост, в процессе которого формируются первичные ткани, называют *первичным*. Говорят, что часть растения, состоящая из этих тканей, — это его первичное тело.

Латеральные меристемы — *сосудистый*¹⁾ и *пробковый камбий* — дают вторичные ткани, образующие вторичное тело растения. Камбий дает вторичные ксилему и флоэму, а пробковый камбий главным образом пробку.

И в апикальных, и в латеральных меристемах некоторые клетки непрерывно делятся. После каждого деления одна из сестринских клеток остается в меристеме, а другая включается в неделящиеся ткани. Первые клетки, продолжающие делиться, называют *инициалами*, а вторые — *производными*. Важно отметить, что производные обычно делятся один или более раз, прежде чем начинают дифференцироваться в специализированные типы клеток. Следовательно, меристема включает инициали и их непосредственные производные.

Клеточные деления происходят не только в апикальных и латеральных меристемах. Например, протодерму, прокамбий и основную меристему, представляющие собой частично дифференцированные ткани, называют первичными меристемами, так как (1) они дают начало первичным тканям и (2) многие их клетки остаются некоторое время меристематическими и лишь затем дифференцируются. Первичные меристемы, за исключением возникающих в процессе эмбриогенеза в собственно зародыше, образуются из апикальных.

Рост растения — результат деления и растяжения клеток. С возрастом меристематических тканей общий размер их клеток увеличивается; в конце дифференцировки главным способом роста молодых участков корня, стебля или листа становится растяжение клеток.

Дифференцировка — процесс приобретения клетками с

¹⁾ Сосудистый камбий обычно называют просто камбием. — Прим. ред.

одинаковым генотипом индивидуальных отличий, в том числе и от меристематической клетки, давшей им начало. Часто он начинается еще во время их растяжения. Созрев, т. е. завершив дифференцировку, некоторые клетки остаются живыми, а другие отмирают. Среди тех и других различают множество типов. Вопрос о том, каким образом клетки с одинаковым происхождением становятся такими разными, — один из актуальнейших в современной биологии. Некоторые факторы, участвующие в управлении клеточной дифференцировкой, обсуждаются в последних разделах гл. 8 и в гл. 24 (с. 101).

Основной порядок размещения тканей устанавливается на ранних этапах меристематической деятельности. Их организация и форма растения определяются как делением, так и растяжением клеток. Приобретение свойственной тому или другому виду формы называется *морфогенезом* (от *morphé* — форма и *genesis* — создавать).

СИСТЕМЫ ТКАНЕЙ

Ботаники уже давно выяснили, что важнейшие ткани сосудистого растения объединены в более крупные комплексы. Они называются *системами тканей*, и их присутствие в корне, стебле и листе отражает фундаментальное сходство этих органов и единство тела растения. Таких систем по меньшей мере три: (1) *система основных тканей*, (2) *система проводящих тканей*, (3) *система покровных тканей*. Как отмечалось в гл. 19, они закладываются в процессе эмбриогенеза и представлены на этом этапе первичными меристемами — соответственно основной меристемой, прокамбием и протодермой.

Система основных тканей состоит из паренхимы (наиболее распространенная ткань), колленхимы и склеренхимы. Система проводящих тканей представлена ксилемой и флоэмой. Эпидерма, наружная кожа первичного тела растения, и перидерма, сменяющая ее вторичная покровная ткань, составляют систему покровных тканей.

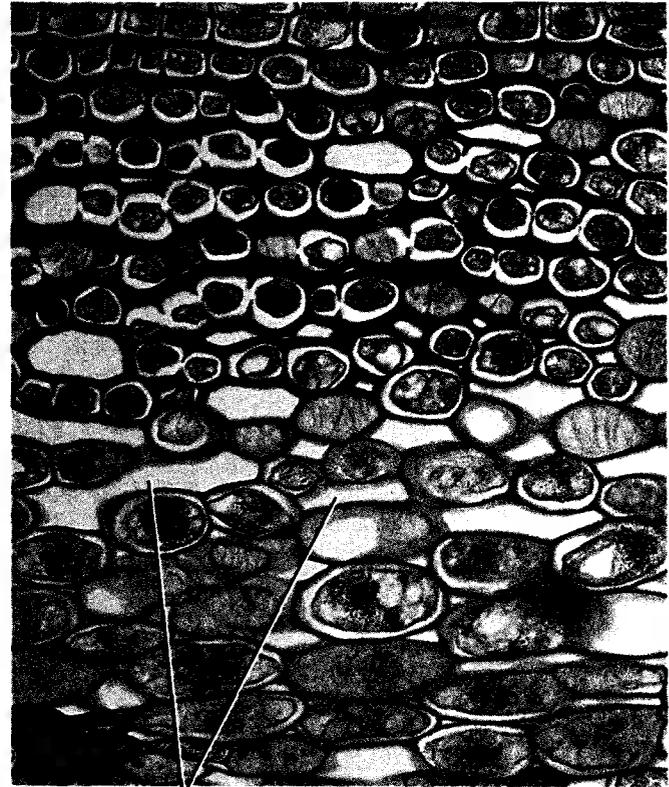
ТКАНИ И ИХ КЛЕТКИ

Ткани можно определить как структурно и (или) функционально обособленные группы клеток. Если они состоят только из одного типа клеток, их называют *простыми*, а если включают два или более их типа — *сложными*. Паренхима, колленхима и склеренхима — простые ткани; ксилема, флоэма и эпидерма — сложные.

Паренхима

Паренхима, предшественница всех других тканей, состоит из *паренхимных клеток*. В первичном теле растения они обычно встречаются в виде сплошных масс в коре стеблей (рис. 20-2) и корней, сердцевине стеблей, мезофилле листьев (см. рис. 20-23) и мякоти плодов. Кроме того, эти клетки образуют вертикальные тяжи в первичной и вторичной проводящих тканях и горизонтальные тяжи (*лучи*) во вторичных проводящих тканях (см. гл. 23).

Обычно живые в зрелом состоянии, паренхимные клетки способны к делению, и хотя обычно сохраняют первичные оболочки, иногда приобретают и вторичные. Благодаря способности к делению паренхимные клетки с первичными оболочками играют важную роль в регенерации и заживлении ран. Именно они дают начало придаточным корням на стеб-



Межклетники

25 мкм

Рис. 20-2. Поперечный срез коры стебля бузины канадской (*Sambucus canadensis*). Видны клетки колленхимы с неравномерно утолщенными оболочками (вверху) и паренхимные клетки (внизу). Светлые пространства между ними — межклетники. У некоторых паренхимных клеток на фронтальных клеточных стенках видна сетчатая структура. Ее светлые (тонкие) участки — первичные поровые поля

левых черенках. Эти клетки участвуют в фотосинтезе, запасании веществ и секреции, т. е. процессах, протекающих с участием живой протоплазмы. Кроме того, они могут играть определенную роль в передвижении воды и транспорте питательных веществ в растении.

Передаточные клетки

В течение последних лет значительное внимание привлечен особый тип паренхимных клеток с характерными впячиваниями клеточных оболочек, часто сильно увеличивающими поверхность плазматической мембраны (см. рис. 20-1). Предполагают, что такие клетки, названные *передаточными*, играют важную роль в переносе растворенных веществ на короткие расстояния. Хотя о существовании их в различных органах знали давно, лишь недавно выяснилось, что они широко распространены по всему растению и, вероятно, повсюду выполняют сходные функции. Передаточные клетки связаны с ксилемой и флоэмой мелких жилок семядолей и листьев многих травянистых двудольных, а также с флоэмой и ксилемой листовых следов в узлах двудольных и

однодольных; кроме того, их находят в различных тканях репродуктивных (плацента, зародышевый мешок, эндосперм) и железистых (нектарники, солевые железки, железки плотоядных растений) структур. Каждая из этих зон является потенциальным местом интенсивного транспорта растворенных веществ на короткие расстояния.

Колленхима

Колленхима состоит из колленхимных клеток, которые, как и паренхимные, остаются живыми в зрелом состоянии (рис. 20-2 — 20-5). Обычно она располагается отдельными тяжами или непрерывным цилиндром под эпидермой стебля и черешков листьев, а также окаймляет жилки в листьях двудольных (из нее почти целиком состоят выступы на наружной поверхности черешков и жилок листа сельдерея). В типичном случае вытянутые колленхимные клетки (рис. 20-3) имеют неравномерно утолщенные нелигнифицированные первичные оболочки, делающие их особенно хорошо приспособленными для укрепления молодых растущих органов (см. описание первичной оболочки в гл. 2). Само название колленхима происходит от греческого слова colla — «клей» и возникло в связи с этими характерно утолщенными, блестящими в свежих тканях оболочками (рис. 20-5). Будучи первичными, они легко растяжимы и практически не мешают удлинению той части растения, в которой находятся. Кроме того, поскольку зрелые колленхимные клетки остаются живыми, у них может продолжаться образование толстых гибких оболочек параллельно росту органа в длину.

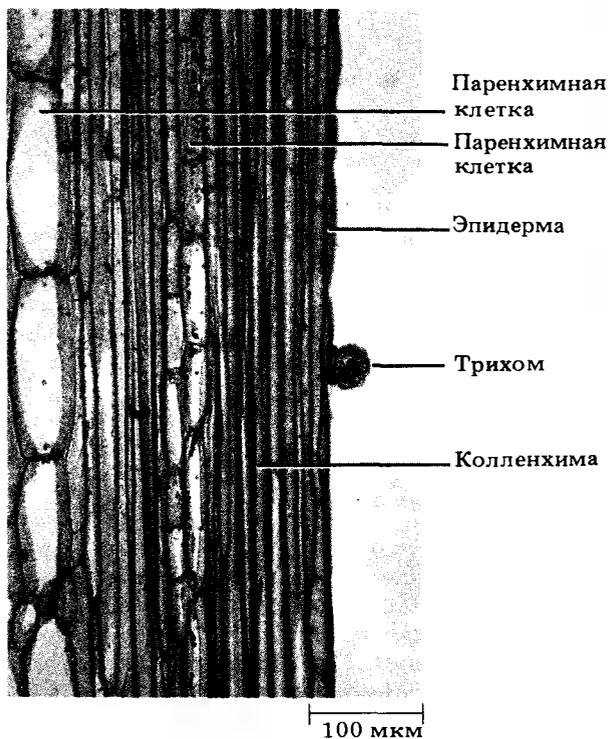


Рис. 20-3. Продольный срез, показывающий вытянутые клетки колленхимы в стебле тыквы (*Cucurbita maxima*). Трихом — придаток эпидермы (на рис. 20-22 показано несколько их типов)

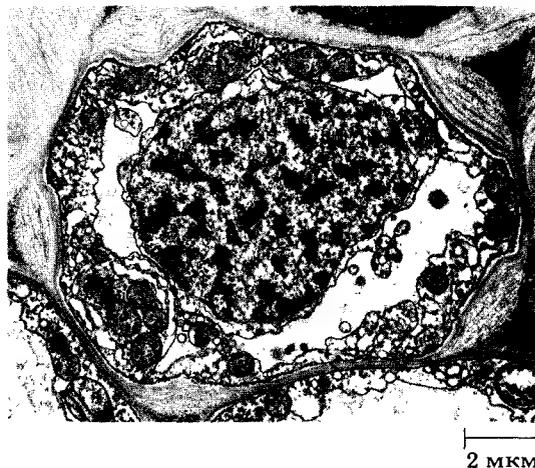


Рис. 20-4. Электронная микрофотография поперечного среза зрелой клетки колленхимы из тычиночной нити пшеницы (*Triticum aestivum*). Можно видеть протоплазматическое содержимое и неравномерно утолщенную оболочку

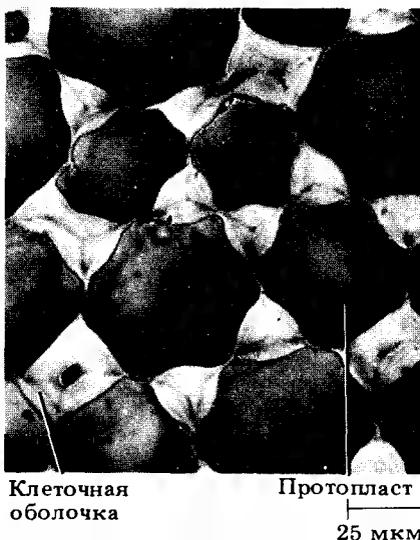


Рис. 20-5. Поперечный срез колленхимы из черешка листа ревеня (*Rheum rhabarbarum*). На свежей ткани (как на этом снимке) неравномерно утолщенные оболочки колленхимных клеток выглядят блестящими

Склеренхима

Склеренхима состоит из склеренхимных клеток, которые могут развиваться в любых или даже во всех частях первичного и вторичного тела растения; протопласты у них в зрелом состоянии часто отсутствуют. Термин происходит от греческого skleros, что означает «твердый», поскольку главный признак склеренхимных клеток — толстые, часто лигнифицированные вторичные оболочки. Благодаря им эти клетки являются важными укрепляющими и опорными элементами завершивших рост в длину частей растения (см. описание вторичных клеточных оболочек в гл. 2).

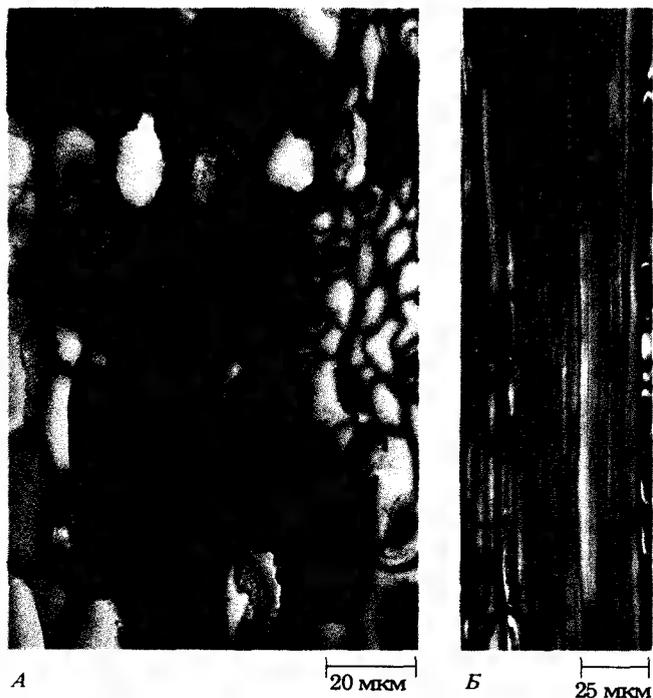


Рис. 20-6. Волокна первичной флоэмы из стебля липы (*Tilia americana*) на поперечном (А) и продольном (Б) срезах. Во вторичных оболочках этих длинных толстостенных волокон — относительно незаметные поры. На рис. Б можно видеть только часть их длины

Различают два типа склеренхимных клеток: *волокна* и *склереиды*. Волокна — как правило, длинные тонкие клетки, обычно собранные в тяжи или пучки (рис. 20-6). Экономически важные так называемые лубяные волокна, например пеньковое, джутовое и льняное, получают из стеблей двудольных или (в частности, манильская пенька) из листьев однодольных. Склереиды разнообразны по форме и часто

разветвлены (рис. 20-7), но по сравнению с большинством волокон являются относительно короткими клетками. Они могут встречаться изолированно или группами по всей основной ткани. Ими образована семенная кожура, скорлупа орехов, косточка, или эндокарпий, косточковых плодов; они придают мякоти груш характерный крупитчатый характер (рис. 20-8).

Ксилема

Ксилема — главная водопроводящая ткань сосудистых растений. Она также участвует в транспорте минеральных веществ и запасании питательных соединений, а также выполняет опорную функцию. Вместе с флоэмой ксилема образует непрерывную систему проводящих тканей, пронизывающую все тело растения (рис. 20-9). По происхождению она может быть первичной и вторичной. Первичная ксилема формируется прокамбием, а вторичная — камбием (см. гл. 23).

Главные проводящие клетки ксилемы — *трахеальные элементы* двух типов — *трахеиды* и *членики (элементы) сосудов*. И те и другие вытянуты, в зрелом состоянии лишены протопластов и несут на своих вторичных оболочках *поры* (рис. 20-10, А—Г). Кроме того, членики сосудов имеют *перфорации*, т. е. участки без первичной и вторичной стенок, фактически отверстия в стенке. Они присутствуют главным образом на концах члеников, но могут находиться и на боковых поверхностях. Перфорированная часть стенки называется *перфорационной пластинкой* (рис. 20-11).

Членики сосудов располагаются один за другим в виде длинных непрерывных трубок, называемых *сосудами* (рис. 20-12). Поры длинных, имеющих скошенные концы трахеид концентрируются на примыкающих друг к другу концах клеток. Трахеиды — единственный тип водопроводящих клеток большинства споровых сосудистых растений и голосеменных; ксилема покрытосеменных, как правило, содержит и членики сосудов.

Интенсивное сравнительное изучение трахеальных элементов у широкого круга сосудистых растений позволило установить, что трахеиды — более примитивный (менее спе-

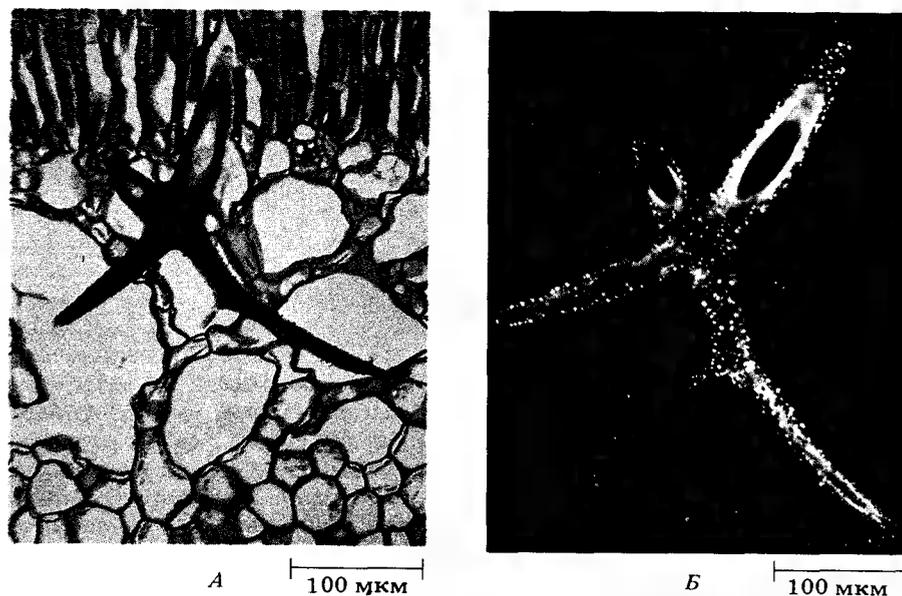


Рис. 20-7. Ветвистая склереида из листа кувшинки (*Nymphaea odorata*) в обычном (А) и поляризованном (Б) свете. Ее оболочка содержит многочисленные мелкие угловатые кристаллы



Рис. 20-8. Склерейды (каменистые клетки) из мякоти груши (*Pyrus cotinifolia*). Во вторичных оболочках — отчетливые простые поры с многочисленными ответвлениями. Такие поры называют ветвистыми (рамыфицированными). В процессе формирования групп каменистых клеток в мякоти плода груши клеточные деления происходят концентрически вокруг некоторых склерейд, образовавшихся раньше прочих. Новые клетки дифференцируются в каменистые, увеличивая эти группы

циализированный) тип клеток, чем членики сосудов — главные водопроводящие элементы ксилемы цветковых. Вполне вероятно, что последние возникли из трахеид независимо в нескольких группах сосудистых, включая двудольные и однодольные (покрытосеменные), гнетовые (содержащие сосуды голосеменные), некоторые неродственные виды папоротников, несколько видов слагаинелл (плауновидные) и хвощи. Эволюция членика сосуда — прекрасный пример конвергентной эволюции, т. е. развития сходных структур у неродственных или находящихся в дальнем родстве организмов (см. приложение «Конвергентная эволюция» к гл. 22).

Термин *трахеальный элемент* был введен в семнадцатом столетии итальянским врачом Марчелло Мальпиги, одним из основателей анатомии растений, стремившимся обнаружить черты сходства между ними и животными. Исследуя ксилему, он наблюдал пузырьки воздуха, выделявшиеся из сосуда со спиральными утолщениями оболочек, что позволило ему сравнить эту структуру с трахеей, т. е. воздухопроводящей трубкой насекомых, и позже назвать так же все сосуды ксилемы. С тех пор термин используется для обозначения водопроводящих клеток ксилемы в целом.

Обычно считается, что членики сосудов более эффективно проводят воду, чем трахеиды, так как она может относительно беспрепятственно перетекать из членика в членик через перфорации, в то время как при движении через трахеиды ей приходится преодолевать мембраны пар пор (см. гл. 2). Однако эти мембраны, вероятно, относительно мало препятствуют току воды, поскольку на последних стадиях дифференцировки частично гидролизуются, сохраняя только хорошо проницаемый каркас из целлюлозных микрофибрилл.

Во вторичной и поздней первичной ксилеме (метаксилеме) вторичные стенки трахеид и члеников сосудов покрывают всю их первичную оболочку, за исключением участков пор и перфораций (рис. 20-10, А — Г). Впоследствии эти оболочки становятся жесткими и перестают растягиваться. В период роста в длину корней, стеблей и листьев у многих сформировавшихся первыми трахеальных элементов ранней первичной ксилемы (протоксилемы) вторичные оболочки образуют кольца или спирали (рис. 20-13). Такие кольчатые и спиральные утолщения позволяют трахеальным элементам растягиваться, хотя они часто и разрушаются во время общего удлинения органа. В первичной ксилеме на характер утолщения оболочки в значительной степени влияет интенсивность растяжения. Если оно слабое, возникают в основном пористые элементы, а если сильное, появляется много элементов с кольчатыми и спиральными утолщениями. На рис. 20-14 показаны некоторые стадии дифференцировки членика сосуда со спиральными утолщениями.

Кроме трахеид и члеников сосудов ксилема включает паренхимные клетки, запасающие различные вещества. Они обычно образуют вертикальные тяжи, а во вторичной ксилеме находятся также в лучах. В ксилеме также присутствуют волокна (см. рис. 20-10, Д, Е) и склерейды. Многие из этих волокон в зрелом состоянии остаются живыми и выполняют двойную — запасающую и опорную — функцию.

Флоэма

Флоэма — главная проводящая питательные вещества ткань сосудистых растений (см. рис. 20-9). Она может быть первичной и вторичной по происхождению. Как и первичная ксилема, ранняя первичная флоэма (протофлоэма) часто растягивается и разрушается при удлинении органа.

Основные проводящие клетки флоэмы — *ситовидные элементы* двух типов — *ситовидные клетки* (рис. 20-15) и *членики ситовидной трубки* (рис. 20-16 и 20-17). Термин «сито» относится к скоплениям пор (*ситовидным полям*), сквозь которые соединяются друг с другом протопласты соседних ситовидных элементов. В ситовидных клетках поры узкие, и структура ситовидных полей на всех стенках довольно однообразна. Большая часть полей сосредоточена на стыкующихся концах этих длинных узких клеток (рис. 20-15, А). В члениках ситовидных трубок каналы ситовидных полей на одних стенках шире, чем на других. Часть стенки, несущая ситовидные поля с более крупными каналцами, называется *ситовидной пластинкой* (рис. 20-16, Б и 20-17, А, Б). Хотя ситовидные пластинки могут встречаться на всех стенках, они находятся главным образом на концах клеток. Членики ситовидных трубок располагаются впритык друг за другом продольными рядами, называемыми *ситовидными трубками*. Таким образом, принципиальное различие между двумя типами ситовидных элементов — присутствие ситовидных пластинок у члеников ситовидных трубок и их отсутствие у ситовидных клеток.

Ситовидная клетка более примитивна, чем членик ситовидной трубки. У большинства споровых сосудистых растений и голосеменных это единственный тип клеток, проводящих питательные вещества, в то время как у покрытосеменных присутствуют только членики ситовидных трубок.

Оболочка ситовидных элементов обычно считается первичной. На срезах флоэмной ткани поры ситовидных полей и каналцы ситовидных пластинок, как правило, запечатаны

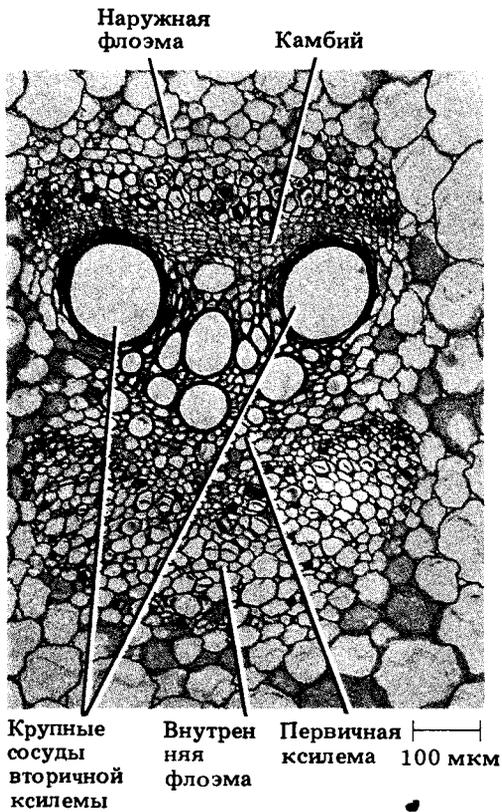


Рис. 20-9. Поперечный срез проводящего пучка из стебля тыквы (*Cucurbita maxima*). Флоэма располагается по обе стороны ксилемы, между наружной флоэмой и ксилемой развивается камбий

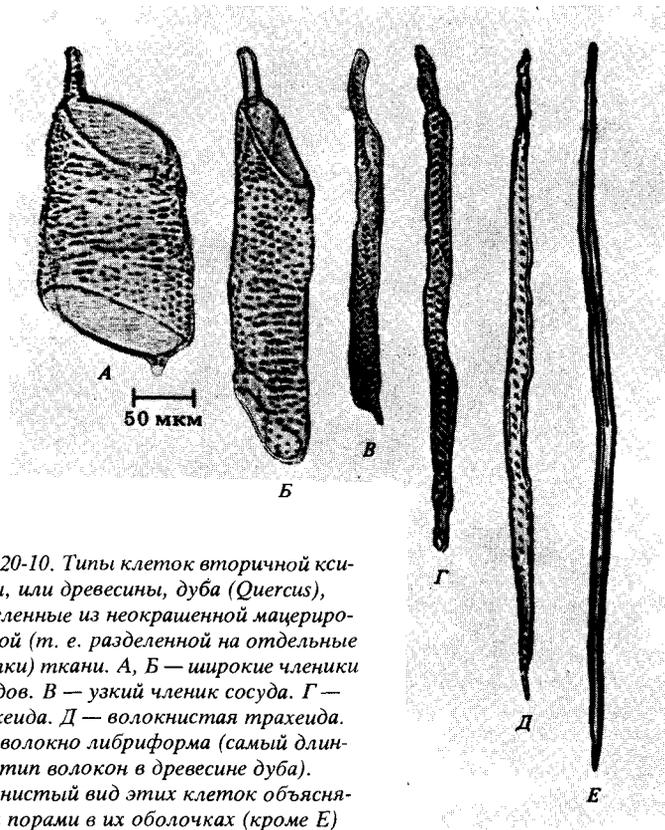


Рис. 20-10. Типы клеток вторичной ксилемы, или древесины, дуба (*Quercus*), выделенные из неокрашенной мацерированной (т. е. разделенной на отдельные клетки) ткани. А, Б — широкие членики сосудов. В — узкий членик сосуда. Г — трахеида. Д — волокнистая трахеида. Е — волокно либриформа (самый длинный тип волокон в древесине дуба). Пятнистый вид этих клеток объясняется порами в их оболочках (кроме Е)

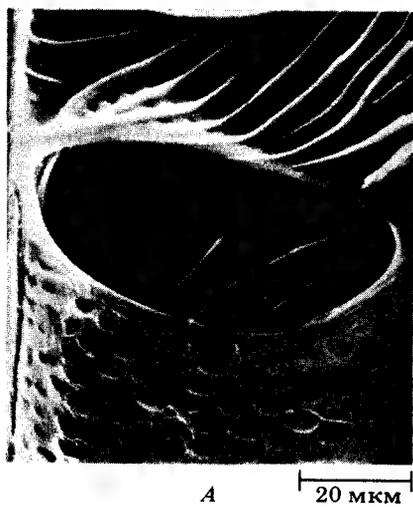
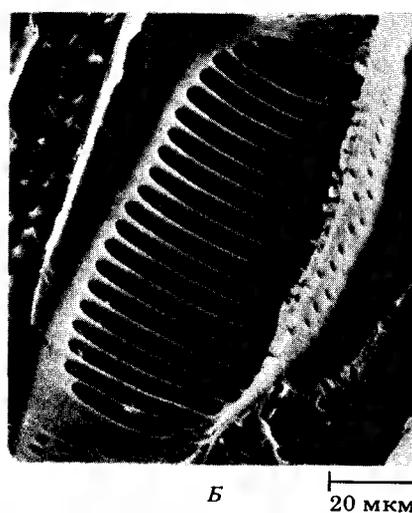


Рис. 20-11. Фотография в сканирующем электронном микроскопе перфорированных концевых стенок члеников сосудов вторичной ксилемы. А. Простая перфорационная пластинка с единственным крупным отверстием между двумя



члениками сосудов у липы (*Tilia americana*). Б. Лестничная перфорационная пластинка между члениками сосуда ольхи красной (*Alnus rubra*). На стенках около перфорационных пластинок можно видеть поры

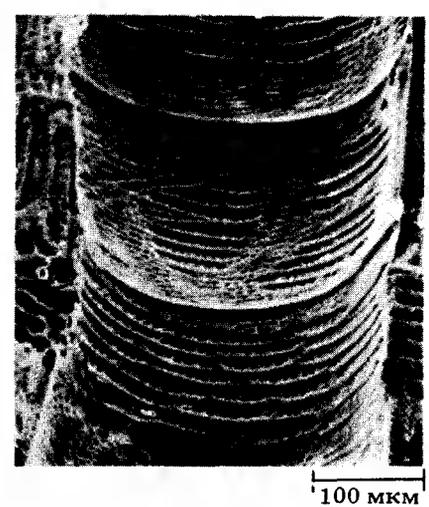


Рис. 20-12. Фотография в сканирующем электронном микроскопе трех члеников сосуда вторичной ксилемы дуба красного (*Quercus rubra*). Вид снаружи. Заметны ободки между ними

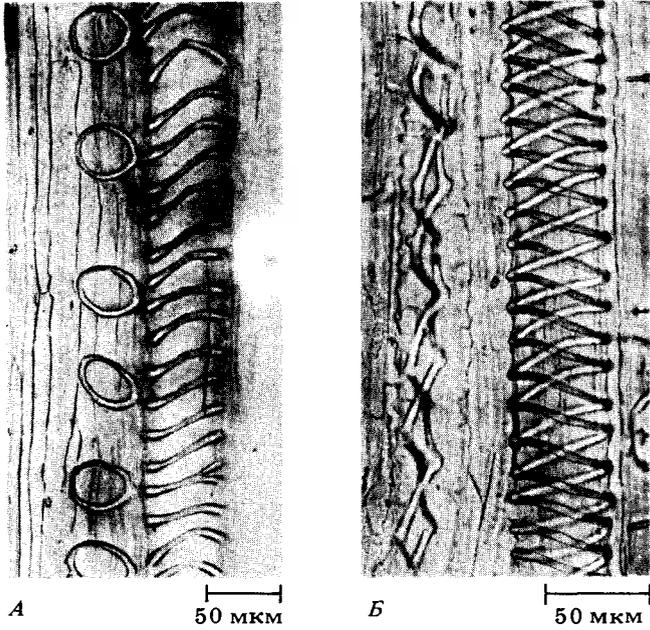


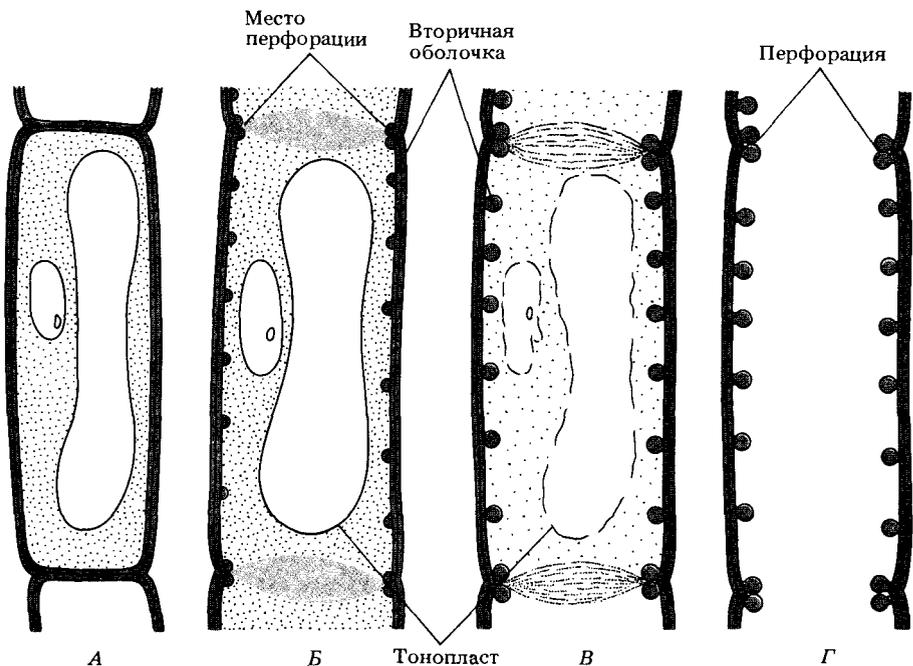
Рис. 20-13. Части трахеальных элементов ранней первичной ксилемы (протоксилемы) клещевины (*Ricinus communis*). А. Кольчатые (слева) и спиральные утолщения клеточной оболочки в несколько растянутых элементах. Б. Утолщения в виде двойной спирали у растянутых элементов. Элемент слева растянут так сильно, что витки спирали у него далеко разошлись

углеводом *каллозой*, представляющим собой полисахарид из спирально закрученных цепей остатков глюкозы. Присутствие ее здесь долгое время озадачивало ботаников; казалось нелогичным, что участки, предназначенные для передвижения веществ от клетки к клетке, содержат соединение, по видимому затрудняющее этот транспорт. Теперь выяснилось, что большая часть каллозы, если не вся она, откладывается здесь в ответ на повреждение, связанное с изготовлением микропрепарата.

В противоположность трахеальным ситовидные элементы в зрелом состоянии сохраняют живые протопласты, отличающиеся от протопластов всех прочих живых клеток растения тем, что полностью лишены ядра или содержат только его остатки. Кроме того, в большинстве зрелых ситовидных элементов отсутствует отчетливая граница между цитоплазмой и вакуолями. В молодом ситовидном элементе — несколько вакуолей, каждая из которых отделена от цитоплазмы тонопластом, или вакуолярной мембраной. На заключительной стадии дифференцировки тонопласты исчезают и разграничение между цитоплазматическим и вакуолярным содержимым перестает существовать. В зрелом ситовидном элементе все оставшиеся компоненты протопласта распределяются вдоль стенок; они представлены плазматической мембраной, гладким эндоплазматическим ретикулумом вблизи нее и небольшим числом пластид и митохондрий. Рибосомы, диктиосомы, микротрубочки и ядра отсутствуют.

Для протопластов члеников ситовидных трубок двудольных (и некоторых однодольных) характерно наличие белкового вещества, так называемой *слизи*, или *Ф-белка* («Ф» обозначает флоэму). Ф-белок появляется в молодом членике в виде дискретных слизевых, или Ф-белковых, тел (рис. 20-17, В, Д), удлиняющихся и распадающихся на последней стадии дифференцировки. На срезах флоэмной ткани «слизевые пробки» Ф-белка обычно наблюдаются вблизи ситовидных пластинок (рис. 20-17, Г). Как и каллоза, они отсутствуют в неповрежденных клетках, поэтому считаются результатом

Рис. 20-14. Схема развития членика сосуда. А. Молодой сильно вакуолизированный членик без вторичной оболочки. Б. Клетка расширилась, появляются вторичные утолщения; первичная стенка в месте будущей перфорации утолщается. В. Формирование вторичных утолщений закончено, и клетка находится на стадии лизиса; ядро деформировано, тонопласт разорван, клеточная стенка в месте перфорации разрушается. Г. Зрелая клетка без протопласта, открытая с обоих концов



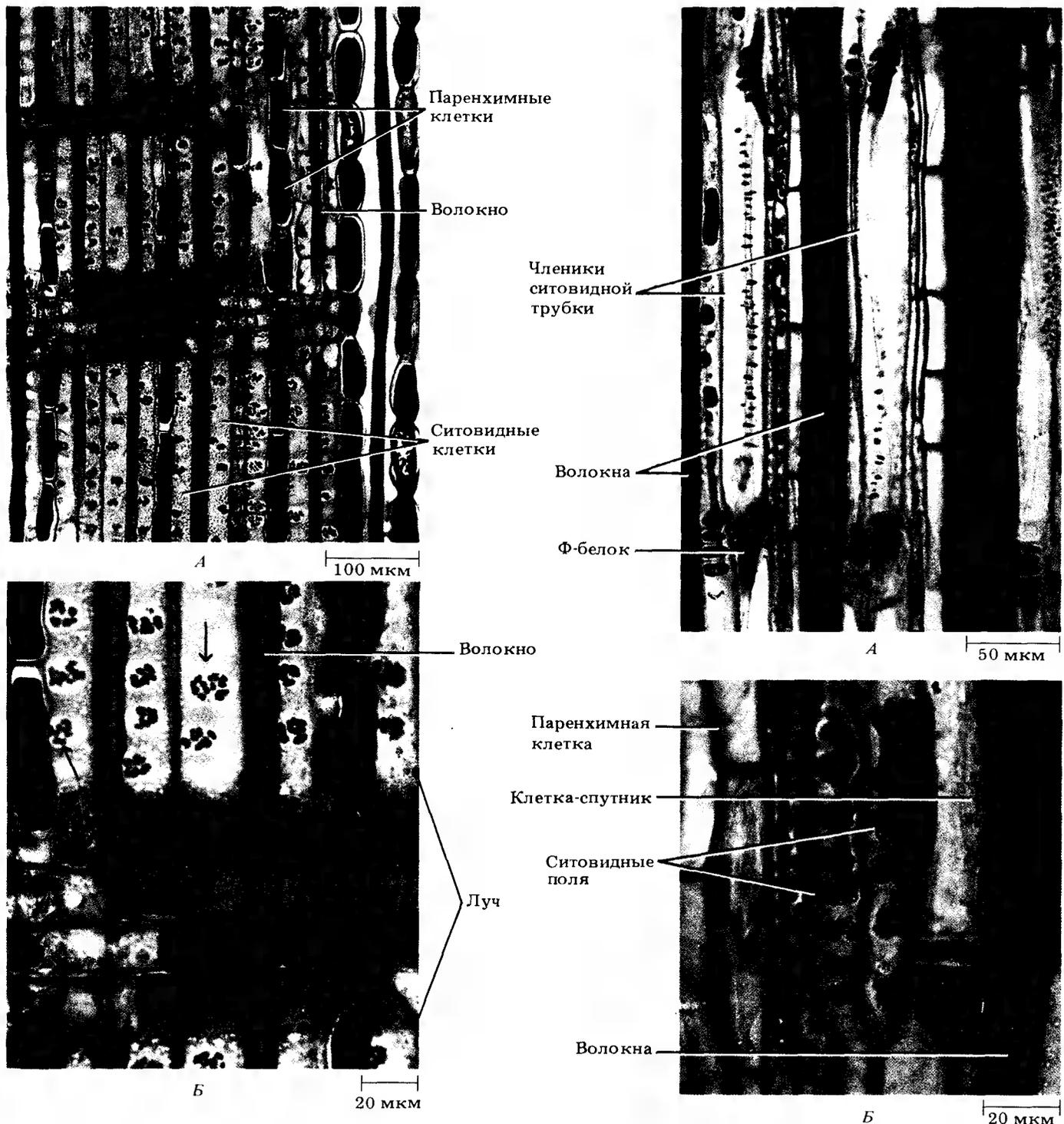
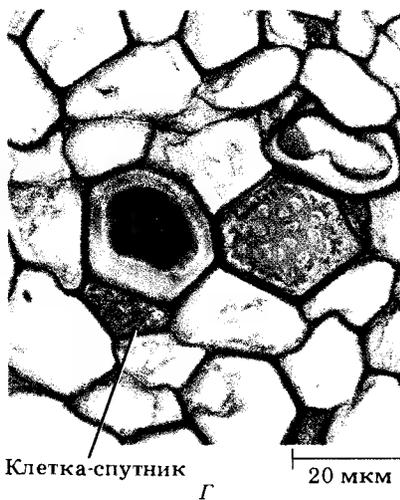
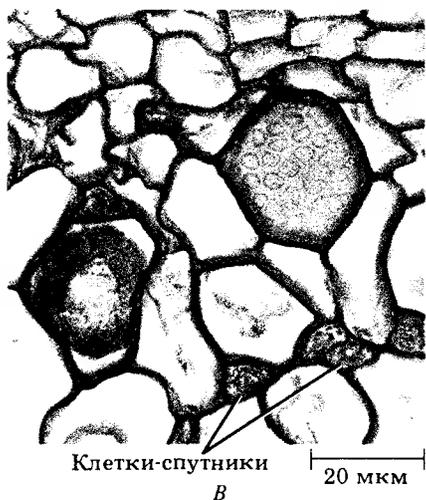
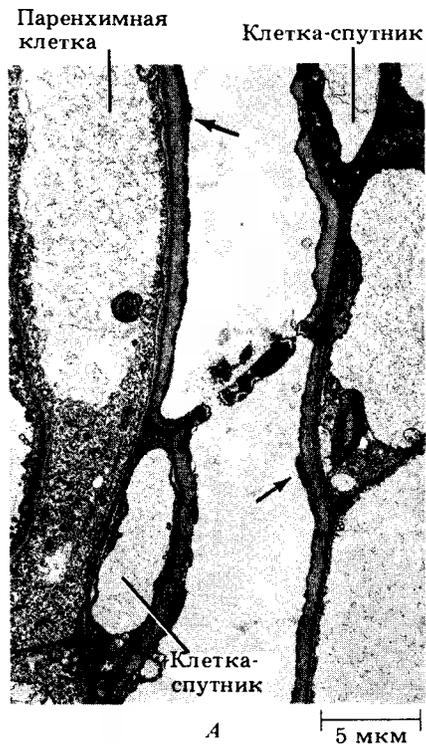


Рис. 20-15. А. Продольный (радиальный) срез вторичной флоэмы тисса (*Taxis canadensis*) с вертикально ориентированными ситовидными клетками, тяжами паренхимных клеток и волокон. Можно видеть участки двух горизонтальных лучей, пересекающих вертикальные клетки. Б. Участок вторичной флоэмы тисса; видны ситовидные поля с каллозой (окрашена в синий цвет) на стенках ситовидных клеток и альбуминовые клетки (см. с. 25), образующие здесь верхний ряд клеток луча

Рис. 20-16. А. Продольный (радиальный) срез вторичной флоэмы липы (*Tilia americana*) с члениками ситовидной трубки и хорошо заметными группами толстостенных волокон. Б. Сложные (состоящие из двух или более ситовидных полей) ситовидные пластинки члеников ситовидных трубок липы. Каждое ситовидное поле пронизано канальцами, окаймленными цилиндрами каллозы, которая на этом срезе окрашена в синий цвет



травмирования содержимого члеников во время приготовления микропрепарата. В нормальных зрелых члениках ситовых трубок Ф-белок, по-видимому, располагается вдоль стенок, переходя из клетки в клетку через каналцы ситовидных полей и ситовидных пластинок, т. е. каналцы выстланы, а не закупорены им (рис. 20-17, А, Б). Функция Ф-белка не выяснена, однако некоторые ботаники полагают, что вместе с раневой каллозой он участвует в закупорке каналцев при повреждении ткани, предотвращая тем самым вытекание содержимого из ситовидных трубок.

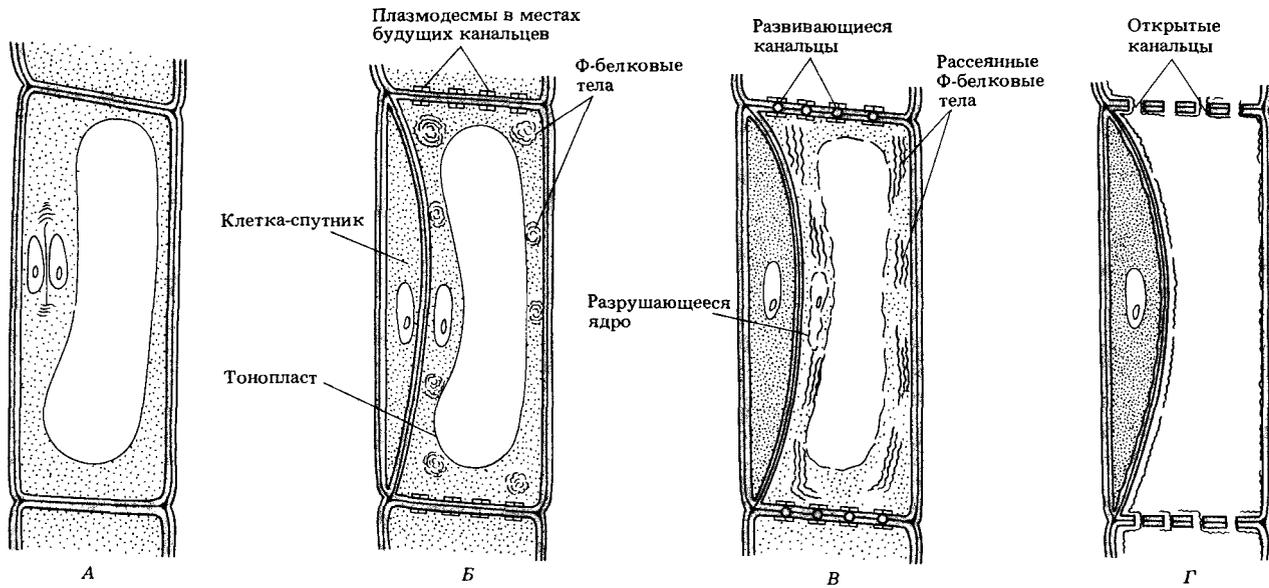
Членики ситовидных трубок обычно сопровождаются специализированными паренхимными клетками-спутниками (рис. 20-17, В — Д), содержащими все типичные компоненты растительных клеток, включая ядро. Членик и связан-

Рис. 20-17. Флоэма стебля тыквы (*Cucurbita maxima*) на электронных (А, Б) и световых (В—Д) микрофотографиях. А. Продольный срез участков двух зрелых члеников ситовидных трубок и ситовидной пластинки, на котором видно пристенное распределение Ф-белка (см. стрелки). Б. Простая (с одним ситовидным полем) ситовидная пластинка между двумя зрелыми члениками ситовидной трубки. Канальцы открыты. В. Поперечный срез с двумя незрелыми члениками ситовидной трубки. Слизевые тельца, или тельца Ф-белка, можно видеть в членике слева, а незрелую ситовидную пластинку — в членике справа выше. Заметны мелкие, густо окрашенные клетки-спутники. Г. Поперечный срез со зрелыми члениками ситовидных трубок. В членике слева можно видеть слизевую пробку, а в членике справа — зрелую ситовидную пластинку. Заметны мелкие, густо окрашенные клетки-спутники. Д. Продольный срез со зрелыми и незрелыми члениками ситовидных трубок. Стрелками показаны Ф-белковые тельца в незрелых клетках

Рис. 20-18. Схема дифференцировки членика ситовидной трубки. А. Его материнская клетка делится. Б. В результате формируются молодой членик ситовидной трубки и клетка-спутник. После деления в цитоплазме, отделенной от вакуоли тонопластом, возникло одно или несколько Ф-белковых тел.

Стенки членика на этой стадии утолщены, и места будущих канальцев ситовидной пластинки представлены плазмодесмами. В. Ядро дегенерирует, тонопласт разрушается, и Ф-белковые тельца равномерно распределяются по цитоплазме, выстилая клеточные стенки; одновременно плазмодесмы раз-

вивающихся ситовидных пластинок начинают расширяться в канальцы. Г. В зрелом членике ситовидной трубки ядро и вакуоль отсутствуют. Все остальные компоненты протопласта, включая Ф-белок, располагаются вдоль стенок; канальцы ситовидных пластинок открываются



ные с ним клетки-спутники имеют общее происхождение (возникают из одной и той же материнской клетки) и соединены между собой многочисленными плазмодесмами. На рис. 20-18 показаны некоторые стадии дифференцировки членика ситовидной трубки с Ф-белком. Функции клеток-спутников очень важны, так как они в значительной мере ответственны за активную секрецию веществ в членики ситовидной трубки и выведение их оттуда. Этот вопрос будет обсуждаться в гл. 27 при детальном рассмотрении механизма флоэмного транспорта у покрытосеменных.

Ситовидные клетки голосеменных, как правило, сопровождаются специализированными паренхимными *альбуминовыми клетками* (рис. 20-15, Б). Хотя они обычно не связаны с ситовидными клетками общим происхождением из одной материнской клетки, считается, что их функции аналогичны выполняемым клетками-спутниками. Как и последние, альбуминовые клетки содержат ядро и другие типичные цитоплазматические компоненты живых клеток.

Ситовидные элементы большинства видов, вероятно, недолговечны и отмирают менее чем через год после своего появления. Однако это справедливо не во всех случаях. Во вторичной флоэме липы американской (*Tilia americana*) некоторые ситовидные элементы остаются живыми и, по-видимому, выполняют проводящие функции в течение 5—10 лет. Известно также, что они живут по многу лет у многолетних однодольных, в том числе более ста лет у некоторых пальм в основании главного стебля. Когда ситовидные элементы отмирают, гибнут и сопровождающие их клетки-спутники или альбуминовые клетки, что может рассматриваться как еще одно доказательство тесной связи между этими структурами.

В первичной и вторичной флоэме встречаются и другие

паренхимные клетки (рис. 20-15 — 20-17), служащие главным образом для запасаания, а иногда также волокна (рис. 20-15 и 20-16) и склереиды.

Эпидерма

Эпидерма — наружный слой клеток первичного тела растения, образующий систему покровной ткани листьев, частей цветка, плодов и семян, а также стеблей и корней, еще не подвергшихся существенному вторичному утолщению. Эпидермальные клетки весьма разнообразны по структуре и функциям. Эпидерма кроме обычных своих клеток, образующих основную ее площадь, может включать *устьища* (рис. 20-19, 20-21), разнообразные придатки, или *трихомы* (рис. 20-22), а также другие типы клеток, специализированные для выполнения особых функций.

У большинства растений эпидерма однослойная. Однако в протодерме листа некоторых растений происходят параллельные поверхности (периклиальные) деления, в результате чего образуется многослойная эпидерма (см. рис. 20-23). Она обнаружена, например, в листьях таких известных комнатных растений, как фикус (*Ficus elastica*) и пеперомия (*Peperomia*). Считается, что такая эпидерма служит водозапасающей тканью.

В основной своей массе эпидермальные клетки плотно примыкают друг к другу, обеспечивая хорошую механическую защиту частей растения. У наземных частей растений их стенки покрыты кутикулой, сводящей к минимуму потери воды и состоящей в основном из кутина и воска (см. гл. 3). У многих растений воск выделяется на поверхность кутикулы либо гладкими слоями, либо в виде палочек или нитей, поднимающихся над поверхностью (так называемого эпику-

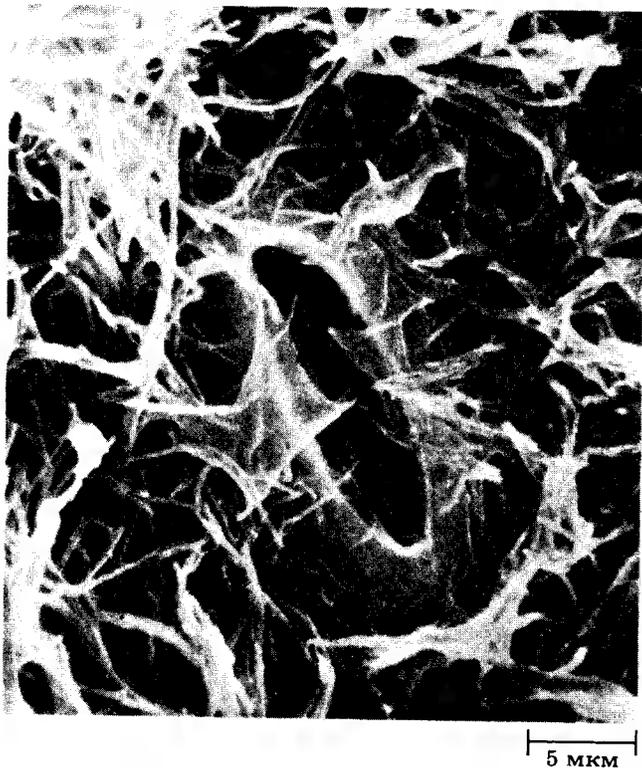


Рис. 20-19. Поверхность нижней эпидермы листа эвкалипта (*Eucalyptus globulus*) в сканирующем электронном микроскопе. Можно видеть устьице и многочисленные волокнистые отложения эпикутикулярного воска



Рис. 20-20. Электронная микрофотография устьица кукурузы (*Zea mays*). Поперечный срез через зрелые толстостенные замыкающие клетки, каждая из которых примыкает к околоустьичной клетке

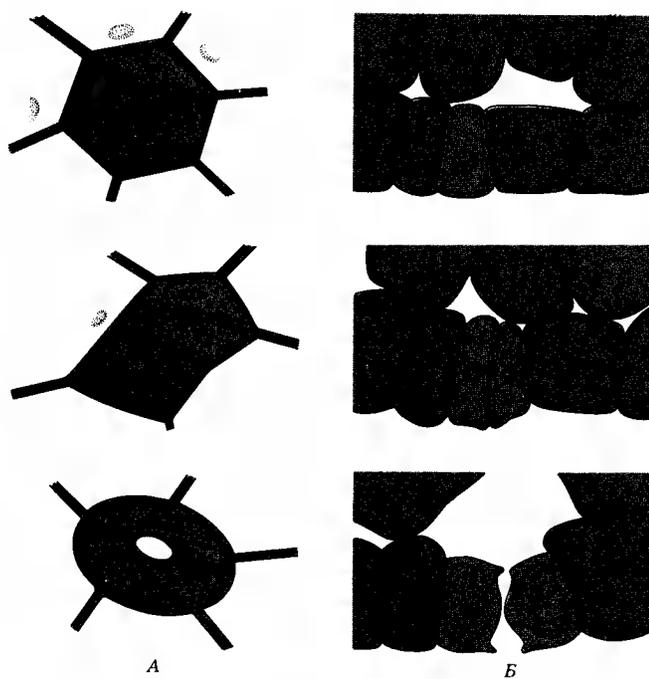


Рис. 20-21. Развивающееся устьице сверху (А) и в разрезе (Б). В. Схема зрелого устьица, показывающая его связь с эпидермой и субэпидермальными клетками. Замыкающие клетки возникают при неравном делении протодермальной клетки. Меньшая из двух образующихся при нем клеток называется материнской клеткой устьица или замыкающих клеток; именно ее деление непосредственно дает две замыкающие клетки (А, Б). После формирования замыкающих клеток межклеточное вещество их общей стенки набухает и растворяется, оставляя щель. Этот процесс сопровождается неравномерным утолщением оболочек, замыкающих клеток: стенки у щели гораздо толще, чем примыкающие к соседним эпидермальным клеткам. Зрелые устьица могут быть приподняты над поверхностью эпидермы или погружены в нее. Часто непосредственно под ними находится крупная воздушная, или дыхательная, полость. В отличие от обычных эпидермальных замыкающие клетки содержат хлоропласты

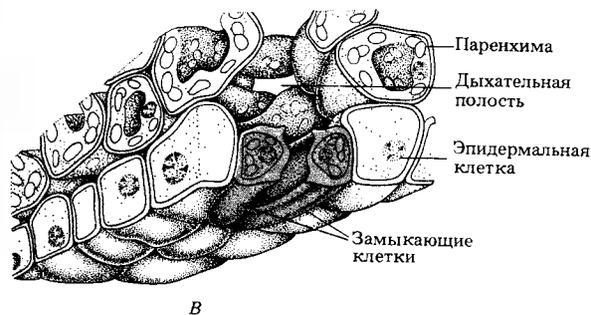
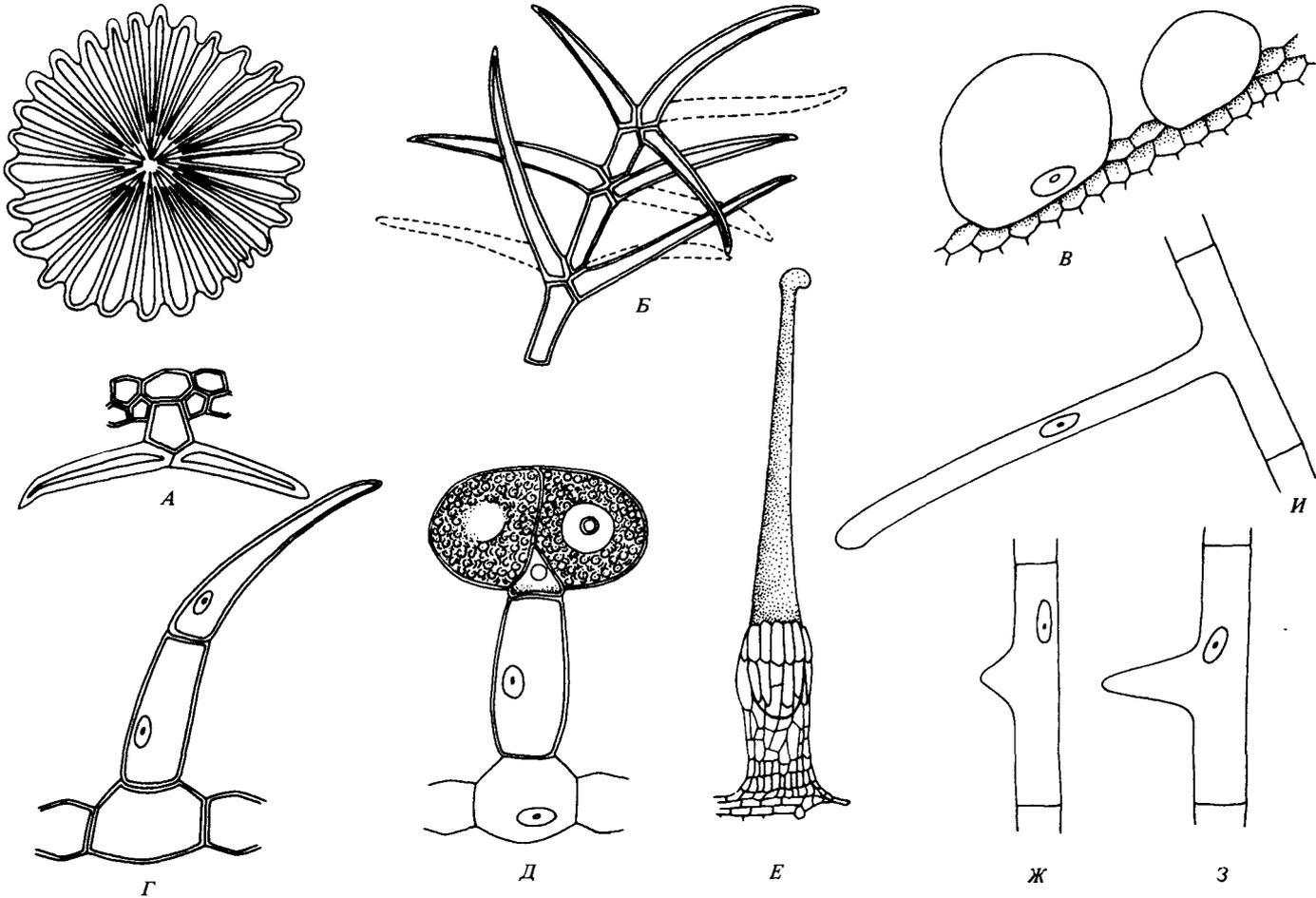


Рис. 20-22. Трихомы. А. Вид сверху (вверху) и на срезе (внизу) щитовидного волоска, или чешуйки, листа маслины (*Olea europaea*). Б. Древовидный волосок платана (*Platanus orientalis*). В. Водяной пузырек «хрустальной травки» (*Mesembryanthemum crystallinum*). Г. Короткий

неразветвленный волосок стебля томата (*Lycopersicon esculentum*). Д. Железистый волосок стебля томата. Е. Жгучий волосок крапивы (*Urtica*). Он состоит из длинной игловидной части и широкого основания, окруженного другими эпидермальными клетками.

Прикасаясь к телу, кончик обламывается, и ядовитое содержимое клетки (гистамин и ацетилхолин) впрыскивается в кожу. Ж — И. Стадии развития корневого волоска, простого трубчатого выпячивания эпидермальной клетки



тикулярного воска) (рис. 20-19; см. также рис. 3-11). Именно он создает беловатый или голубоватый налет на некоторых листьях и плодах.

Среди плоских, плотно сомкнутых эпидермальных клеток рассеяны специализированные, замыкающие клетки устьиц с хлоропластами (рис. 20-20 и 20-21), которые регулируют раскрытие устьичных щелей на надземных частях растения, тем самым контролируя проникновение в эти части и выход из них газов, включая пары воды (механизм открывания и закрывания устьиц обсуждается в гл. 27). Хотя устьица находятся на всех надземных органах, их особенно много на листьях. Они часто связаны с эпидермальными клетками особой формы, которые называются *околоустьичными*, или *побочными* (рис. 20-20).

Трихомы выполняют разные функции. Корневые волоски облегчают поглощение воды и минеральных веществ из почвы. Недавние исследования растений аридных местообитаний показали, что обильное опушение их надземных частей увеличивает отражение солнечной радиации,

понижая тем самым их температуру и уменьшая испарение воды. Многие эпифиты, например бромелиевые, используют трихомы листьев для поглощения воды и минеральных веществ. И напротив, у лебеды (*Atriplex*) секреторные трихомы удаляют из тканей листа токсичные соли, препятствуя их накоплению в растении. Трихомы могут защищать от насекомых. Например, у многих видов наблюдается положительная корреляция между густотой опушения и устойчивостью к поражению ими. Крючковатые волоски некоторых растений прокалывают насекомых и их личинок (рис. 20-24). Железистые (секреторные) волоски могут обеспечивать химическую защиту.

Перидерма

Перидерма обычно замещает эпидерму стеблей и корней в ходе их вторичного роста. Она состоит главным образом из защитной *пробковой ткани (феллемы)* из мертвых в зрелом состоянии клеток с сильно суберинизированными стенками,

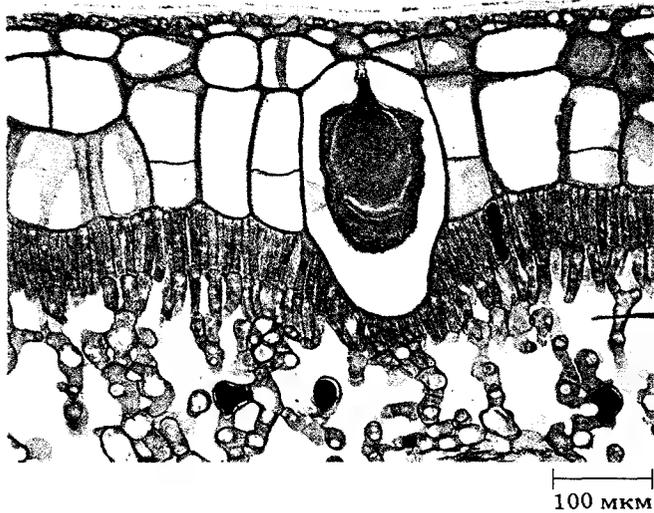


Рис. 20-23. Поперечный срез верхней части листовой пластинки каучуконоса *Ficus elastica*. Видна толстая кутикула, покрывающая многослойную эпидерму, состоящую преимущественно из крупных клеток. Лопатовидное образование в самой большой эпидермальной клетке состоит главным образом из карбоната кальция, отложенного на целлюлозном стержне. Ниже крупных светлых эпидермальных клеток располагаются клетки мезофилла



Рис. 20-24. Нимфы и взрослые особи цикадок (*Empoasca sp.*) часто захватываются крючковидными трихомами листьев фасоли (*Phaseolus vulgaris*). На этой фотографии, полученной с помощью сканирующего электронного микроскопа, виден трихом, погруженный в пленчатую ткань между члениками ноги взрослого насекомого

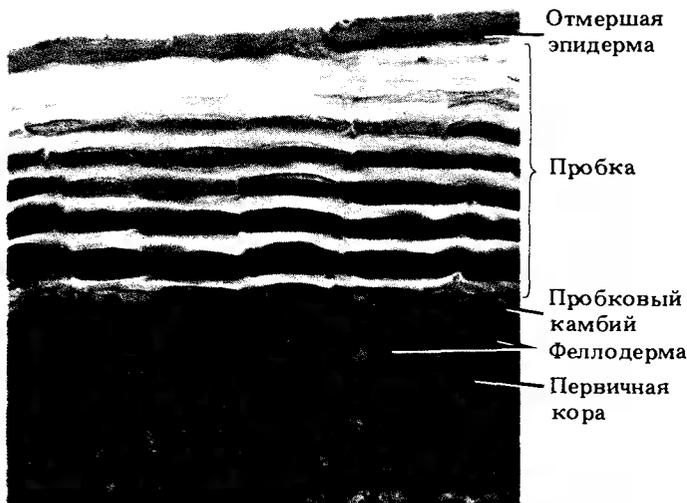


Рис. 20-25. Поперечный срез перидермы ствола яблони (*Malus sylvestris*). Здесь она состоит главным образом из опробковевших клеток, откладывающихся феллогеном наружу радиальными рядами. Внутри от него находится единственный слой клеток феллодермы

пробкового камбия (феллогена) и живой паренхимной ткани феллодермы (рис. 20-25). Феллоген образует на своей внешней поверхности пробковую ткань, а на внутренней — феллодерму. Происхождение пробкового камбия различно и зависит от вида и части растения. Перидерма будет детально рассматриваться в гл. 23.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

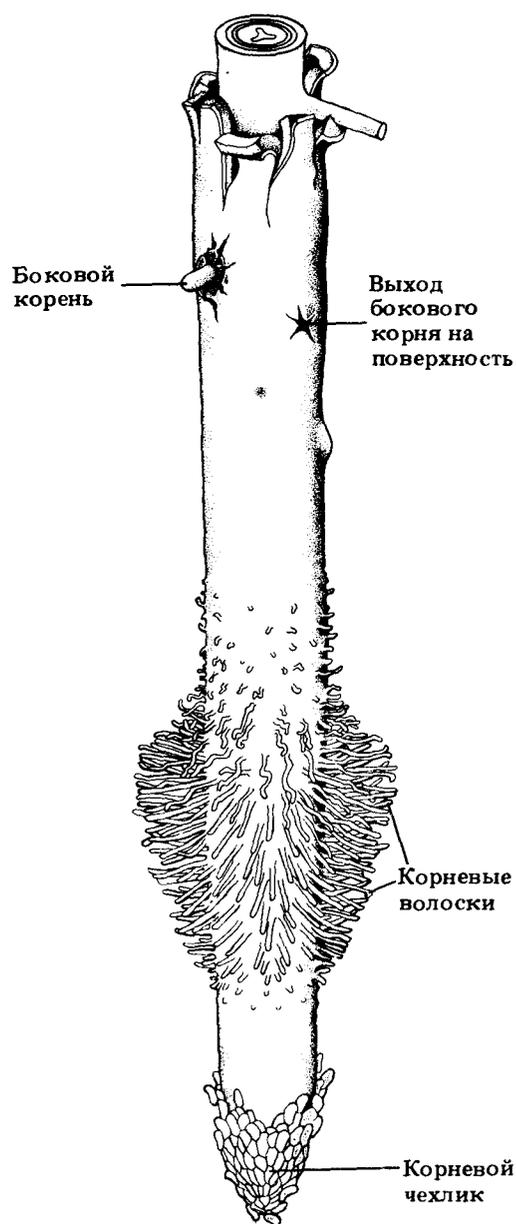
Общие сведения о растительных тканях и типах составляющих их клеток представлены в табл. 20-1, а признаки, локализация и функции разных типов клеток — в табл. 20-2.

Таблица 20-1. Растительные ткани и типы составляющих их клеток

Ткань	Типы клеток
Эпидерма	В основном паренхимные; замыкающие клетки и трихомы; склеренхимные
Перидерма	В основном паренхимные; склеренхимные
Ксилема	Трахеиды; членики сосудов; склеренхимные; паренхимные
Флоэма	Ситовидные клетки или членики ситовидных трубок; альбуминовые клетки или клетки-спутники; паренхимные; склеренхимные
Паренхима	Паренхимные
Колленхима	Колленхимные
Склеренхима	Волокна или склереиды

Таблица 20-2. Общая характеристика типов клеток

Тип клеток	Признаки	Локализация	Функции
Паренхима	Форма обычно полиэдрическая (многогранная), разнообразная. Клеточные оболочки: первичная или вторичная и вторичная, иногда лигнифицированные, суберинизированные или кутинизированные. Живые	По всему растению в виде паренхимной ткани коры, сердцевины и сердцевинных лучей, в ксилеме и флоэме	Дыхание, расщепление веществ, фотосинтез; накопление запасов, проведение веществ; заживление ран и регенерация
Колленхима	Форма вытянутая. Клеточная оболочка неравномерно утолщена, не лигнифицирована, только первичная. В зрелом состоянии живые	На периферии (под эпидермой) в молодых удлиняющихся стеблях; часто в виде тканевого цилиндра или отдельными участками; в тяжах вдоль жилок некоторых листьев	Опора первичного тела растения
Волокна	Форма, как правило, очень вытянутая. Клеточные оболочки: первичная и утолщенная вторичная (часто лигнифицированные). Часто (не всегда) мертвые в зрелом состоянии	Иногда в коре стеблей, чаще всего связаны с ксилемой и флоэмой; в листьях однодольных	Опорная
Склериды	Форма разнообразная; как правило, короче волокон. Клеточные оболочки: первичная и утолщенная вторичная, как правило, лигнифицированные. В зрелом состоянии живые или мертвые	По всему растению	Механическая; защитная
Трахеиды	Форма вытянутая, концы скошенные. Клеточные оболочки: первичная и вторичная, лигнифицированные; пористые, но не перфорированные. В зрелом состоянии мертвые	Ксилема	Главные водопроводящие элементы голосеменных и споровых сосудистых растений; встречаются также у покрытосеменных
Членики сосуда	Форма вытянутая (обычно короче трахеид). Клеточные оболочки: первичная и вторичная, лигнифицированные, с порами и перфорациями; несколько члеников сосудов, смыкаясь концами, составляют сосуд. В зрелом состоянии мертвые	Ксилема	Главные водопроводящие элементы покрытосеменных
Ситовидные клетки	Форма вытянутая, со скошенными концами. Клеточная оболочка у большинства видов первичная, с ситовидными полями; часто в клеточной оболочке и в канальцах ситовидных полей присутствует каллоза. В зрелом состоянии живые с остатками ядра или без них; границы между вакуолью и цитоплазмой нет	Флоэма	Главные проводящие питательные вещества элементы голосеменных и споровых сосудистых растений
Альбуминовые клетки	Форма, как правило, удлиненная. Клеточная оболочка первичная. В зрелом состоянии живые; сопровождают ситовидные клетки, но обычно не образуются из общих с ними материнских клеток. Имеют многочисленные плазмодесмальные связи с ситовидной клеткой	Флоэма	По-видимому, участвуют в транспорте питательных веществ в ситовидную клетку и из нее
Членики ситовидной трубки	Форма вытянутая. Клеточная оболочка первичная, с ситовидными полями, которые на концах клетки имеют гораздо более крупные канальцы, чем на боковых стенках, и называются здесь ситовидными пластинками; с клеточной оболочкой и канальцами ситовидных полей часто связана каллоза. В зрелом состоянии живые, без ядра или только с его остатками; у двудольных и некоторых однодольных содержат так называемый Ф-белок; несколько члеников ситовидной трубки, смыкаясь концами, составляют ситовидную трубку	Флоэма	Главные проводящие питательные вещества элементы покрытосеменных
Клетки-спутники	Форма разнообразная, как правило, вытянутая. Клеточная оболочка первичная. В зрелом состоянии живые; тесно связаны с члениками ситовидной трубки и образуются из общих с ними материнских клеток. Имеют многочисленные плазмодесмальные связи с члениками ситовидной трубки	Флоэма	По-видимому, участвуют в транспорте питательных веществ в ситовидную трубку и из нее

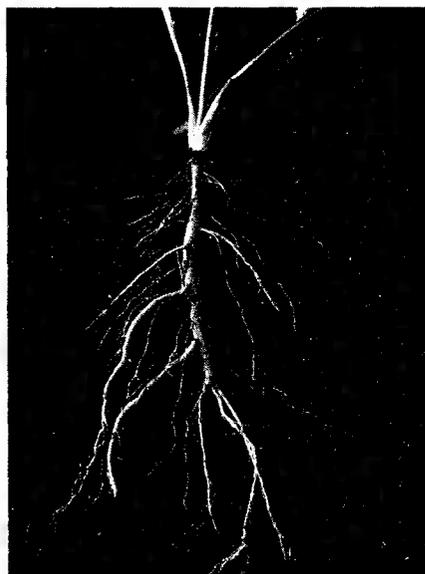


У большинства сосудистых растений корни составляют подземную часть спорофита и служат прежде всего для закрепления его в почве и поглощения веществ (рис. 21-1). Известны и другие их функции, среди которых важнейшие — запасание и проведение. Большинство корней накапливает много запасов, а некоторые, например у моркови, сахарной свеклы и батата, специально приспособлены для этого. Питательные вещества, синтезированные в надземных фотосинтезирующих частях растений, передвигаются по флоэме в запасующие ткани корня. Они могут быть частично использованы им самим, но чаще расщепляются и возвращаются по флоэме в надземные органы. У двулетних (растений, проходящих свой жизненный цикл в течение двух лет), в частности сахарной свеклы и моркови, в первый год запасующие ткани корня накапливают много питательных веществ, расходующихся на второй год при формировании цветков, плодов и семян. Вода и минеральные соли (т. е. неорганические ионы), поглощенные корнями, переносятся через ксилему к надземным органам. Туда же по ксилеме движутся гормоны (особенно цитокинины и гиббереллины), синтезированные в меристематических зонах корней и необходимые для роста и развития надземных частей растений (см. гл. 24).

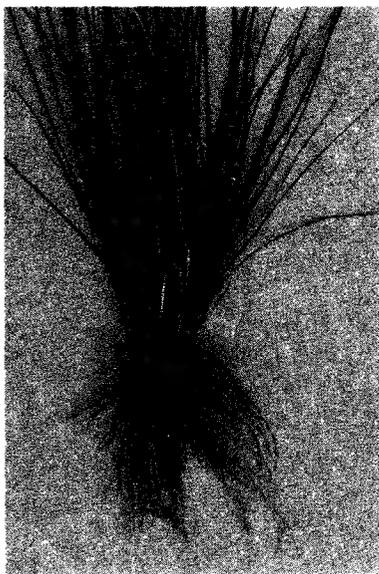
КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

Первый корень растения, закладывающийся у зародыша, называется обычно *первичным*. У голосеменных и двудольных он становится *главным* и растет прямо вниз, давая *боковые корни*, самые старые из которых находятся около корневой шейки (на стыке корня и стебля), а самые молодые — ближе всего к кончику корня. Такая корневая система, включающая главный и боковые корни, называется *стержневой* (рис. 21-2, А).

Рис. 21-1. Часть корня двудольного, где видны пространственные отношения между корневым чехликом, зоной корневых волосков и местами выхода на поверхность боковых корней, закладывающихся в глубине родительского корня. Новые корневые волоски образуются сразу же за зоной растяжения примерно с той же скоростью, с какой отмирают старые



А



Б

Рис. 21-2. Два типа корневых систем: А — стержневая у одуванчика (*Taraxacum officinale*); Б — мочковатая у злака

У однодольных первичный корень, как правило, недолговечен и корневая система развивается из придаточных корней, отходящих от стебля. Вместе с возникающими на них боковыми корнями они составляют *мочковатую корневую систему*, все элементы которой развиты более или менее одинаково (рис. 21-2, Б). Стержневая система проникает в почву обычно глубже, чем мочковатая, однако поверхностное заложение последней и цепкость, с которой она оплетает прилегающие частицы грунта, делает растения с такими корнями особенно ценными для создания дернового покрова, предупреждающего эрозию почв.

Насколько глубоко и насколько далеко в стороны распространяются корневые системы, зависит от нескольких факторов, включая влажность, температуру и состав почвы. Основная масса так называемых «питающих корней», активно участвующих в поглощении воды и минеральных солей, располагается в верхнем ее слое мощностью 1 м, причем у большинства деревьев — в верхних 15 см, т. е. в горизонте, обычно наиболее богатом органикой. Некоторые породы, например ели, буки и осины, редко образуют глубокие стержневые корни, в то время как у других, в частности у дубов и многих сосен, они обычно очень развиты, вследствие чего эти виды плохо переносят пересадку. Рекордная глубина проникновения корней в почву отмечена у пустынного мескитового кустарника (*Prosopis juliflora*). Их находили на глубине 53,3 м при рытье котлована в 30 км к юго-востоку от Тусона (шт. Аризона) в 1960 г. Корни тамариска и акации обнаруживались в Египте во время сооружения Суэцкого канала на глубине 30 м. Корни деревьев распространяются в стороны обычно за пределы радиуса кроны. Корневая система кукурузы часто заходит на глубину около 1,5 и примерно на 1 м во все стороны от растения. Корни люцерны (*Medicago sativa*) могут заглубляться на 6 м и более.

Живое растение нуждается в поддержании баланса между общими площадями фотосинтезирующей и поглощающей воду и минеральные вещества поверхностей. У молодого, только что прижившегося растения вторая обычно намного превышает первую, однако это отношение имеет тенденцию изменяться с возрастом на противоположное, что должны учитывать садоводы. Даже при очень осторожной пересадке

баланс между побегом и корнем неизменно нарушается. Большинство тонких питающих корней при извлечении растения из почвы обрывается. Восстановить равновесие помогает обрезка побегов.

Одно из наиболее детальных исследований поверхности побега и корня было проведено на четырехмесячном растении ржи (*Secale cereale*). У корневой системы, включая корневые волоски, она составила 639 м², т. е. в 130 раз больше, чем у побега. Особенно поразительно то, что корни были распределены в объеме почвы, равном всего около 6 л.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РОСТ ПЕРВИЧНЫХ ТКАНЕЙ

Рост многих корней представляет собой, по-видимому, непрерывный процесс, который прекращается только при таких неблагоприятных условиях, как засуха и низкая температура. В почве корни распространяются по пути наименьшего сопротивления и часто заполняют пространства, оставшиеся после их отмерших и сгнивших предшественников.

Кончик корня покрыт в виде наперстка *корневым чехликом* (рис. 21-1, 21-3 и 21-4) — массой клеток, защищающих апикальную меристему и способствующих продвижению корня в почву. По мере роста корня и проталкивания корневого чехлика вперед клетки на периферии последнего слущиваются, давая слизь, которая обволакивает корень, облегчая его скольжение между частицами почвы. Параллельно этому слущиванию апикальная меристема образует новые клетки корневого чехлика. Продолжительность их жизни (от возникновения до слущивания) составляет четыре—девять дней в зависимости от длины чехлика и вида растения.

Упомянутое слизистое вещество представляет собой сильно гидратированный полисахарид, вероятно пектиновой природы, секретлируемый наружными клетками чехлика. Он накапливается в пузырьках диктиосом, которые, сливаясь с плазматической мембраной, высвобождают его в пространство между плазмалеммой и клеточной оболочкой. В конечном счете слизь выходит на поверхность последней, где образует мелкие капли.

Корневой чехлик выполняет и другие важные функции,

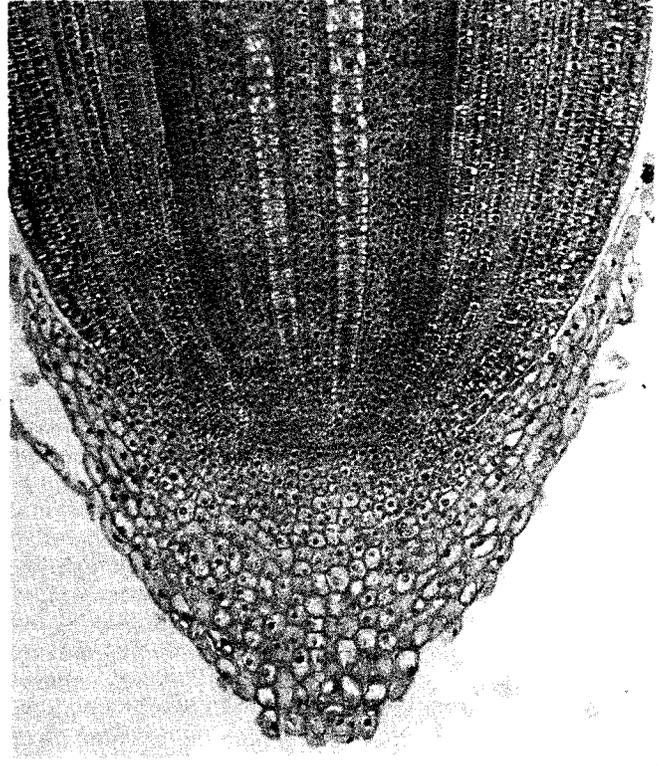
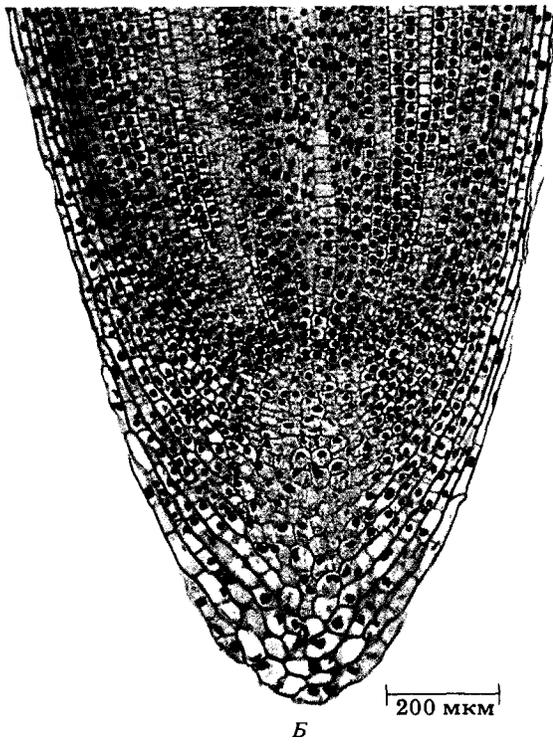
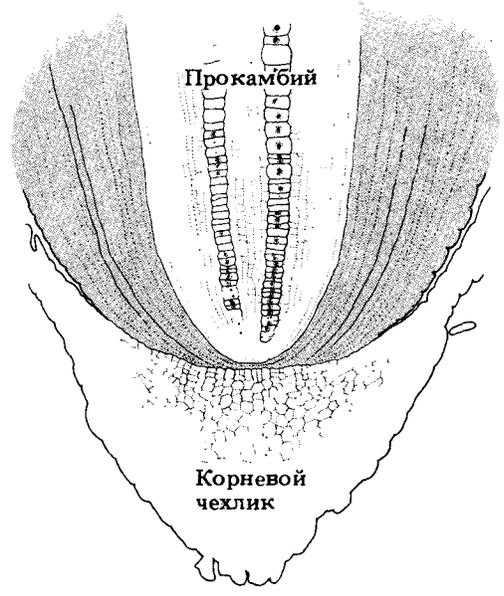
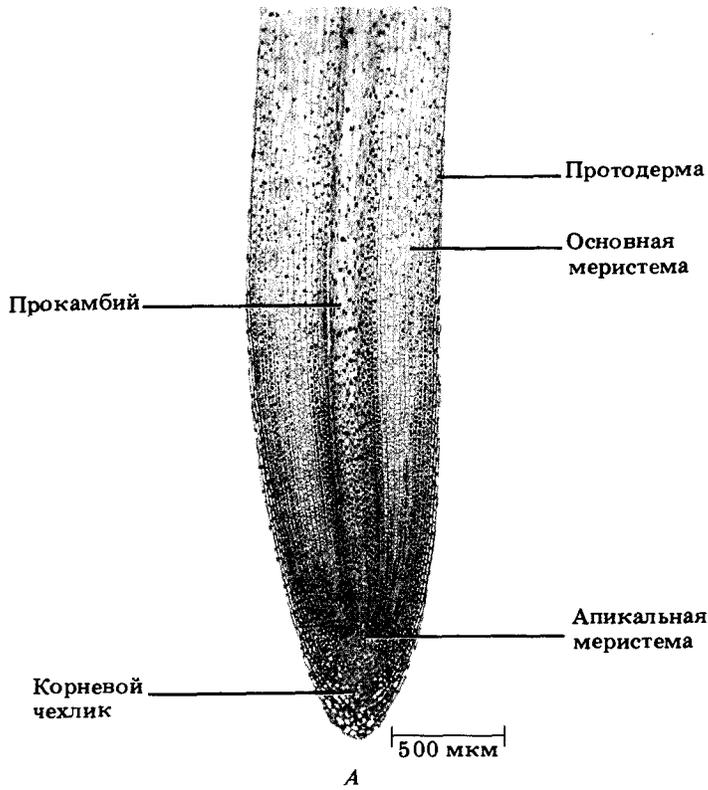


Рис. 21-3. Продольные срезы кончика корня лука (*Allium cepa*). А. Непосредственно за апикальной можно различить первичные меристемы. Б. Фрагмент апикальной меристемы. Сравните ее строение с наблюдаемым в корне кукурузы (рис. 21-4)

Рис. 21-4. Апикальная меристема кончика корня кукурузы (*Zea mays*). Обратите внимание на три отдельных слоя инициалей. Нижний дает начало корневому чехлику, средний — протодерме и основной меристеме (первичной коре), а верхний — прокамбию, т. е. центральному цилиндру

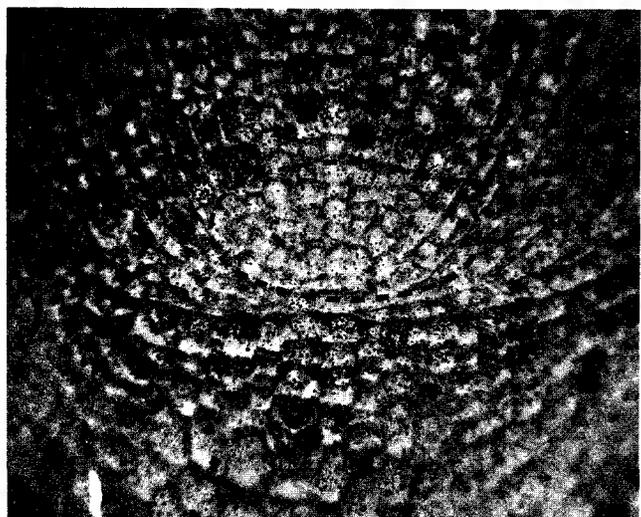


Рис. 21-5. Апоикальная меристема кончика корня кукурузы с покоящимся центром (обведен штриховой линией). Чтобы получить этот радиоавтограф, корень в течение суток заставляли поглощать радиоактивный тимин, меченный тритием (^3H). В активно делящихся клетках вокруг покоящегося центра это основание быстро встраивалось в ядерную ДНК, что можно проследить по участкам с темной зернистостью на радиоавтографе

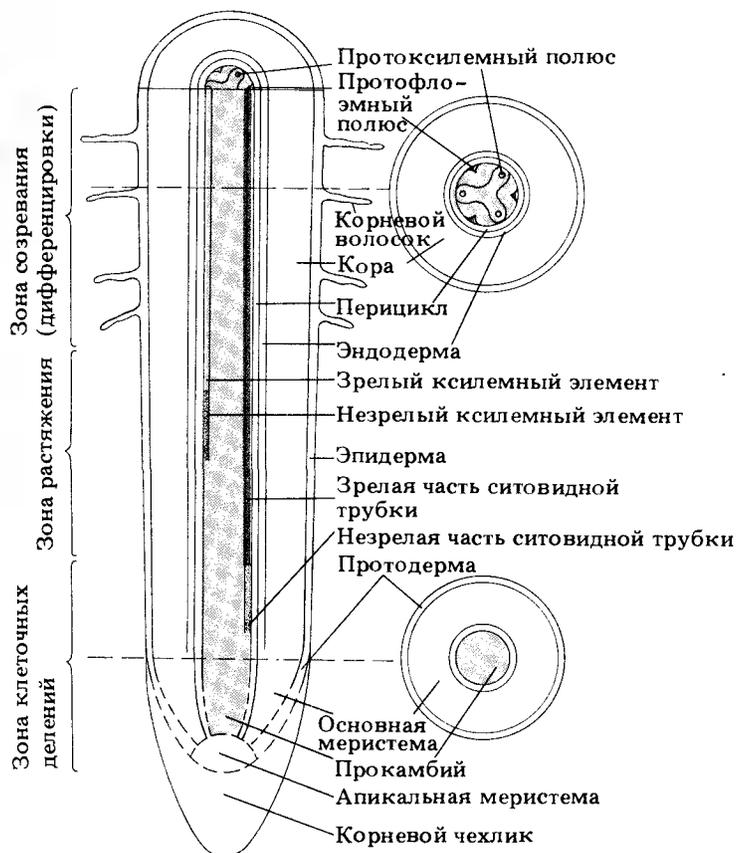


Рис. 21-6. Схема ранних стадий первичного роста кончика корня (ср. с рис. 21-1)

контролируя, в частности, реакцию корня на гравитацию (геотропизм, или гравитропизм, см. гл. 25).

Зоны роста корня

Наряду с корневым чехликом наиболее характерной структурной особенностью кончика корня является расположение продольных рядов клеток, берущих начало в апоикальной меристеме. Она состоит из относительно мелких (от 10 до 20 мкм в диаметре) многогранных клеток — инициалей и их непосредственных производных (с. 16), отличающихся густой цитоплазмой и крупными ядрами (рис. 21-3 и 21-4). Размер и число инициалей заметно варьируют.

В корнях семенных растений описано два главных типа апоикальной организации. В одном из них корневым чехликом, проводящим цилиндр (ксилема и флоэма) и кора возникают из общей группы клеток апоикальной меристемы (рис. 21-3); в другом каждая эта область может быть выведена из независимого клеточного слоя (рис. 21-4), причем эпидерма имеет общее происхождение либо с корневым чехликом, либо с корой.

Хотя зона инициалей апоикальной меристемы корня считалась когда-то местом активных клеточных делений, сейчас показано, что это не так и большинство делений происходит на некотором расстоянии от инициалей, образующих относительно неактивную область, называемую *покоящимся центром* (рис. 21-5).

Слово «относительно» указывает, что в обычных условиях деления в нем все-таки происходят. Более того, этот центр способен восстанавливать периферические зоны меристемы при их повреждении. Недавно показано, например, что изолированные покоящиеся центры кукурузы, выращенные в стерильной культуре, способны вырастать в целые корни, минуя стадию каллуса, или раневой ткани. В другой работе по этому же виду обнаружена четкая корреляция между размерами покоящегося центра и сложностью строения первичной проводящей системы корня. Эти и другие исследования говорят о существенной роли покоящегося центра в формировании структуры и развитии корня.

Расстояние от апоикальной меристемы, на котором происходит большинство клеточных делений, неодинаково у разных видов, а в пределах вида — у корней разного возраста. Апоикальная меристема вместе с этой прилегающей к ней частью корня называется *зоной клеточных делений* (рис. 21-6).

За ней без резкой границы следует *зона растяжения* длиной обычно всего несколько миллиметров (рис. 21-6). Именно рост клеток в этой зоне обуславливает основное удлинение органа. Дальше от апоикала оно уже прекращается. Поскольку рост в длину происходит только около кончика корня, лишь очень ограниченная его часть постоянно продвигается в почву.

За зоной растяжения находится *зона созревания* (дифференцировки) большинства клеток первичных тканей (рис.

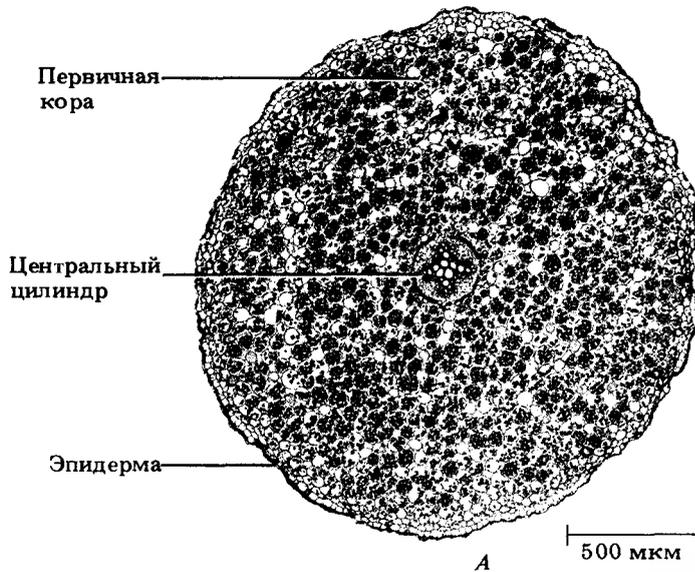
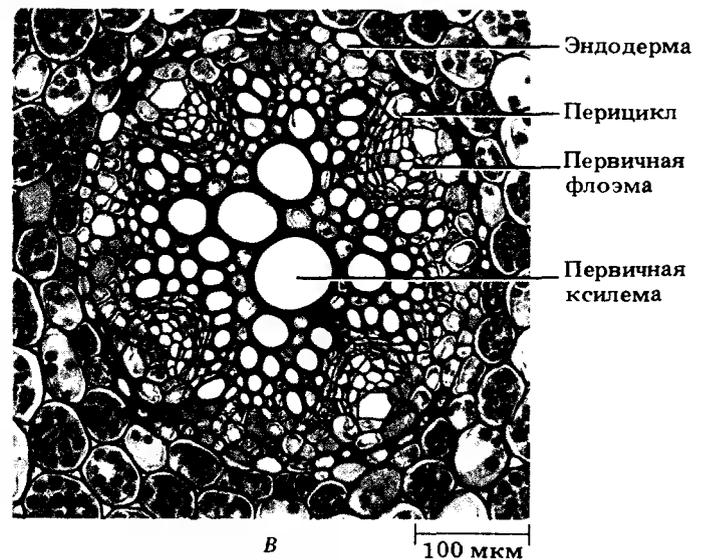
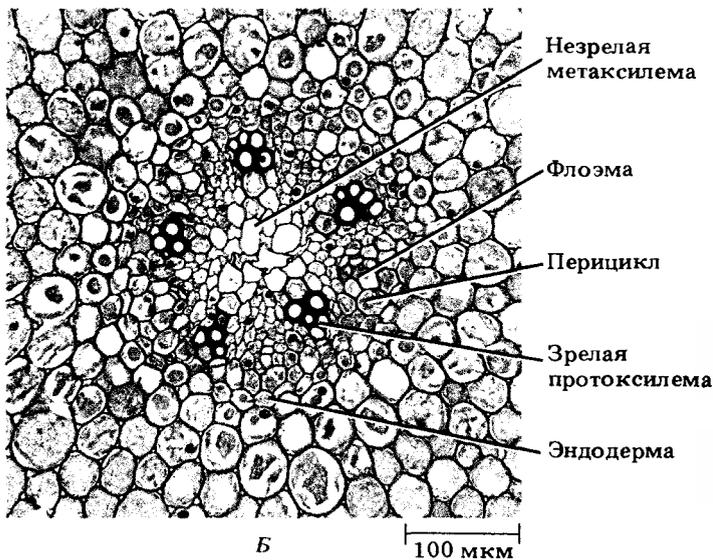


Рис. 21-7. Поперечные срезы корня лютика (*Ranunculus*). А. Общий вид для зрелого корня. Б. Деталь незрелого центрального цилиндра. Обратите внимание на межклетники в первичной коре. В. Деталь зрелого центрального цилиндра. В коровых клетках заметны многочисленные крахмальные зерна



21-6). Здесь развиваются также корневые волоски, вследствие чего эту часть корня называют иногда зоной корневых волосков (см. рис. 21-1).

Важно отметить, что переход от одной зоны к другой происходит постепенно, без резких границ. Некоторые клетки начинают удлиняться и дифференцироваться еще в зоне клеточных делений, в то время как другие достигают зрелости в зоне растяжения, например первые элементы флоэмы и ксилемы, которые из-за продолжающегося растяжения часто разрушаются в процессе удлинения корня.

Вблизи апикальной меристемы уже можно различить протодерму, прокамбий и основную меристему (см. рис. 21-3 и 22-6), т. е. первичные меристемы, дифференцирующиеся соответственно в эпидерму, первичные проводящие ткани и первичную кору (гл. 19).

ПЕРВИЧНАЯ СТРУКТУРА

По сравнению с внутренней структурой стебля у корня она относительно проста. Это связано прежде всего с отсут-

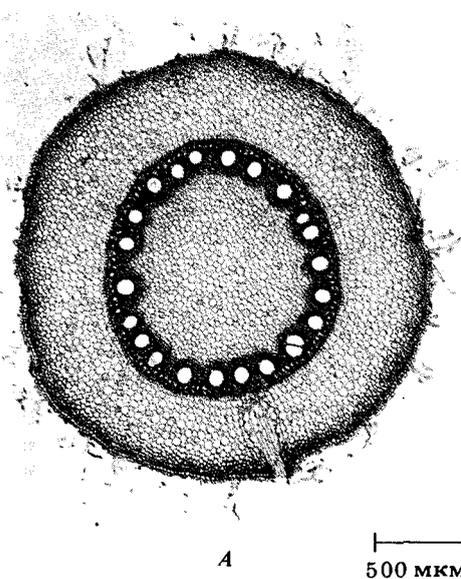
ствием здесь листьев и соответственно узлов и междоузлий, за счет чего в расположении тканей на разных уровнях наблюдаются очень небольшие различия.

На первичной стадии роста корня поперечные (рис. 21-7 и 21-8) и продольные (см. рис. 21-3) срезы легко позволяют выделить три системы тканей: эпидерму (систему покровной ткани), первичную кору (систему основной ткани) и систему проводящих тканей. У большинства корней последняя образует сплошной цилиндр (рис. 21-7), а у некоторых — полый цилиндр вокруг сердцевины (рис. 21-8).

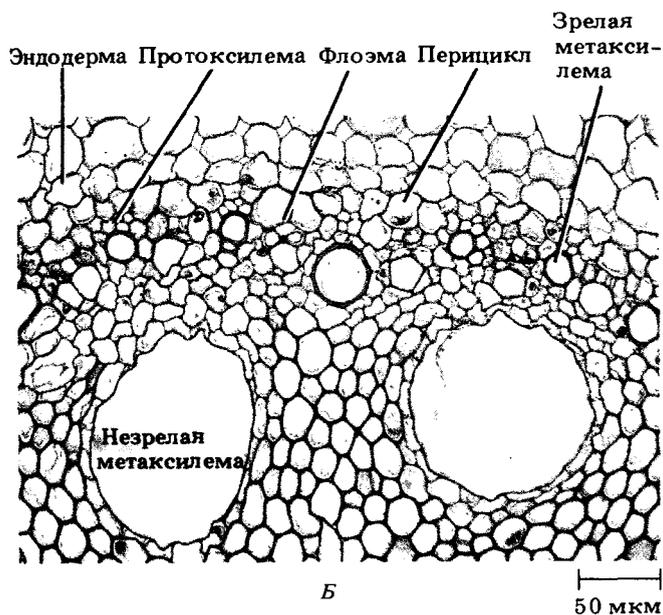
Эпидерма

Эпидерма молодых корней поглощает воду и минеральные вещества; выполнению этой функции способствуют *корневые волоски* — трубчатые выросты эпидермальных клеток, существенно увеличивающие поглощающую поверхность органа (рис. 21-9, см. также раздел «Микориза» в гл. 13). В ранее упоминавшейся работе с четырехмесячными растениями ржи установлено, что у одной особи примерно 14 млрд.

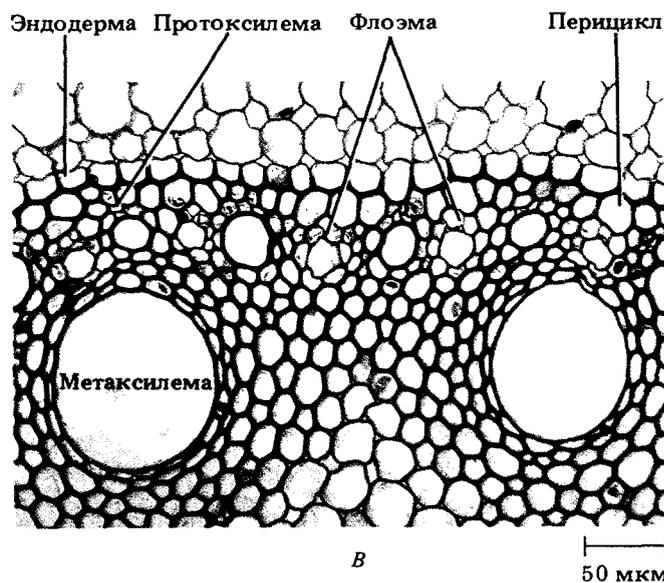
Рис. 21-8. Поперечные срезы корня кукурузы. А. Общий вид для зрелого корня. Внизу справа можно видеть часть бокового корня. Четко выделяется центральный цилиндр с сердцевинной. Б. Деталь незрелого центрального цилиндра. В. Деталь зрелого центрального цилиндра



А 500 мкм



Б 50 мкм



В 50 мкм

корневых волосков с площадью поглощения 401 м^2 и суммарной длиной более $10\,000 \text{ км}$.

Эти волоски относительно недолговечны, приурочены главным образом к зоне созревания и образуются сразу же за зоной растяжения (см. рис. 21-1 и 21-6) примерно с такой же скоростью, с какой отмирают старые на верхнем конце покрытой ими зоны. По мере проникновения кончика корня в почву новые корневые волоски развиваются непосредственно за ним, давая поверхность, способную поглощать новые достигнутые запасы воды и минеральных ионов (см. гл. 27). Очевидно, именно молодые и растущие корни являются питающими, т. е. прежде всего участвуют в поглощении воды и неорганических веществ. В связи с этим при пересадке садоводы должны уделять особое внимание перенесению на новое место корневой системы с как можно большим количеством почвы. Если растение просто вырвать, основ-

ная масса питающих корней останется в земле и этот «саженец» скорее всего уже не приживется.

Эпидермальные клетки корня, включая те, что несут корневые волоски, являются паренхимными, плотно упакованными. Молодая эпидерма большей частью несет тонкую кутикулу, вследствие чего клеточная оболочка оказывает некоторое сопротивление прохождению сквозь нее воды и минеральных веществ. Кроме того, поверхность многих корней покрыта *слизистым чехлом*, способствующим установлению более тесного контакта с частицами почвы. Происхождение этого чехла еще точно не установлено, но предполагается, что он, по крайней мере частично, образуется корневым чехликом. Показано, что слизь создает благоприятные условия для поселения полезных бактерий. Она может также влиять на доступность почвенных ионов и обеспечивать кратковременную защиту корня от иссушения.

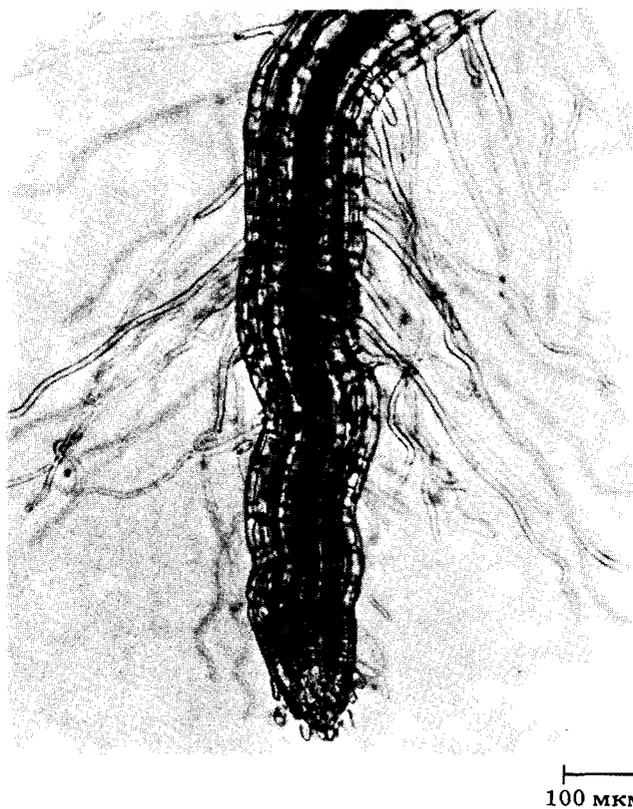


Рис. 21-9. Корень проростка полевицы тонкой (*Agrostis tenuis*) с корневыми волосками. Они могут достигать окончательной длины 1,3 см за несколько часов. Каждый волосок живет сравнительно недолго, но образование новых и отмирание старых продолжаютя все время, пока корень растет

Первичная кора

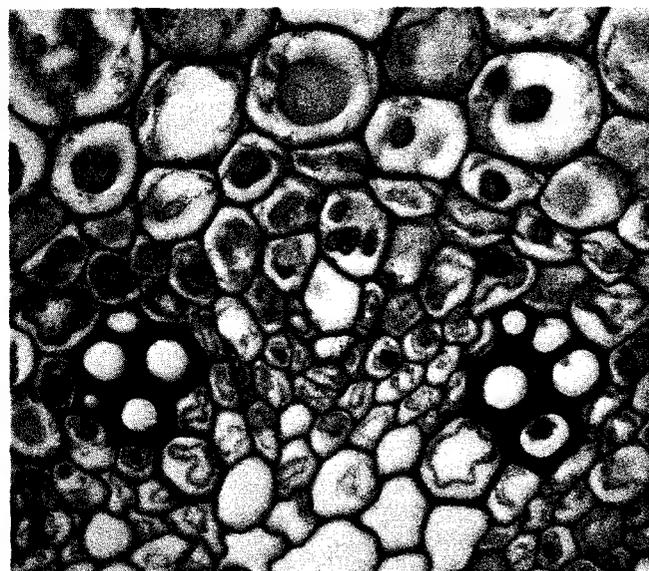
Как показывает поперечный срез (см. рис. 21-7, А), на первичную кору приходится основная масса первичных тканей корня. Ее клетки накапливают крахмал и другие вещества, но обычно не содержат хлоропластов. Корни с интенсивным вторичным ростом, например у голосеменных и большинства двудольных, сбрасывают первичную кору рано. У них ее клетки остаются паренхиматозными. В противоположность этому первичная кора однодольных сохраняется в течение всей жизни корня, и многие ее клетки, лигнифицируясь, образуют вторичные оболочки.

Независимо от степени дифференцировки эта ткань содержит многочисленные межклетники — воздушные полости, имеющие большое значение для аэрации клеток корня (см. рис. 21-7 и 21-8). Клетки здесь образуют друг с другом многочисленные контакты, и их протопласты связаны плазмодесмами. В результате вещества в коре могут переходить из клетки в клетку по протопластам и плазмодесмам или по клеточным оболочкам.

В отличие от остальной части первичной коры в самом внутреннем ее слое клетки расположены плотно, без межклетников. Эта область, **эндодерма** (см. рис. 21-7 и 21-8), характеризуется присутствием на антиклинальных (т. е. перпендикулярных поверхности корня) клеточных стенках **пояс-**

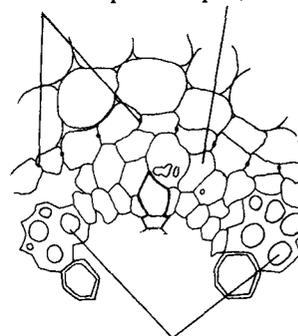
ков Каспари. Так называют экваториальную часть первичной оболочки, пропитанную жироподобным веществом суберином, а иногда и лигнифицированную. Протопласт эндодермальных клеток плотно к ней прилегает (рис. 21-10 и 21-11). Поскольку в эндодерме клетки располагаются плотно, а пояски Каспари не проницаемы для воды, все вещества, поступаая в центральный проводящий цилиндр и покидая его, должны проходить через протопласты эндодермальных клеток, либо пересекая их плазматическую мембрану, либо передаваясь через многочисленные плазмодесмы, образующие связь с протопластами соседних клеток первичной коры и центрального цилиндра.

Эффективность пояска Каспари как барьера для передвижения веществ через клеточные оболочки эндодермы показана на корнях кукурузы, поглощавших положительно заряженный ион лантана, не способный проникать через клеточные мембраны. Под электронным микроскопом этот эл-



25 мкм

Пояски Каспари Перикцикл



Протоксилема

Рис. 21-10. Часть среза незрелого корня лютика (*Ranunculus*) при большом увеличении с поясками Каспари в клетках эндодермы. Заметно, что плазмоделизированные протопласты этих клеток прилегают к пояскам

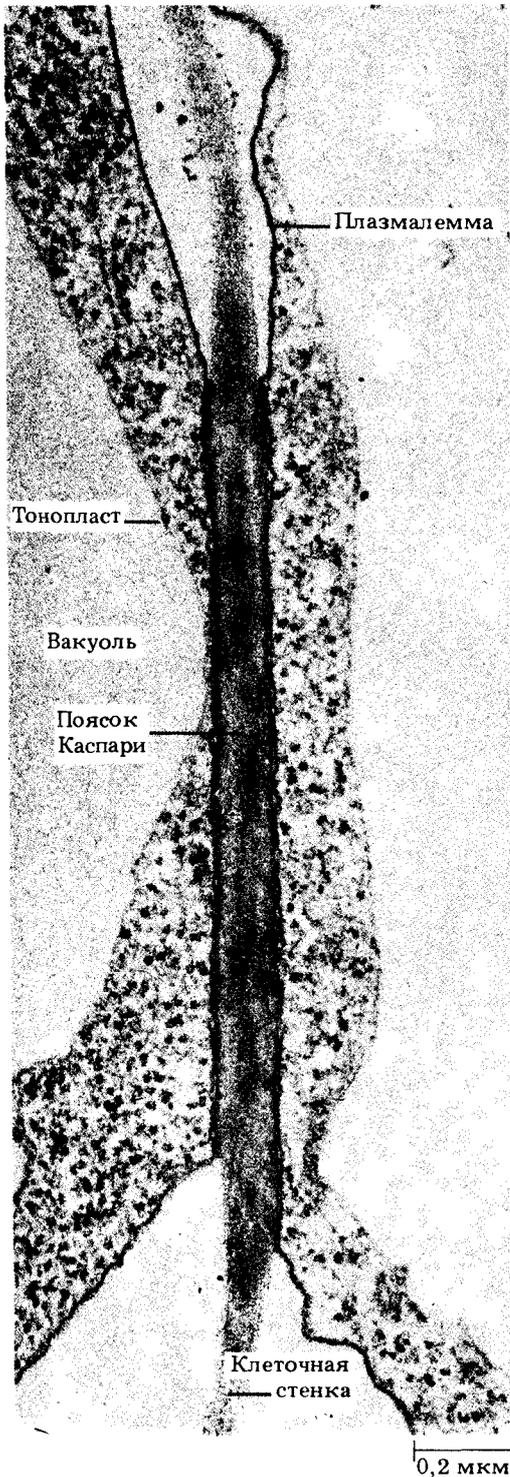


Рис. 21-11. Поперечный срез радиальной стенки между двумя эндодермальными клетками. Участок пояaska Каспари окрашен интенсивнее остальных частей стенки. Видно, как плотно прилегает к стенке плазмалемма каждой из этих плазмоллизированных клеток в зоне пояaska Каспари

мент обнаружен только в клеточных оболочках коры, т. е. его транспорт в глубь корня резко и полностью остановлен поясками Каспари (см. гл. 27, в которой более подробно рассматривается роль эндодермы в передвижении воды и растворенных веществ по корню).

Как упоминалось выше, у корней с вторичным ростом первичная кора с эндодермой рано сбрасывается. В тех случаях, когда она сохраняется, по всей внутренней поверхности клеточных оболочек эндодермы со временем откладывается субериновая пластинка из чередующихся слоев суберина и воска, а после этого — целлюлоза, которая может лигнифицироваться (рис. 21-12). Такие изменения в эндодерме начинаются против флоэмных тяжей и распространяются к протоксилеме (см. рис. 21-7, А), причем против последней некоторые эндодермальные клетки могут оставаться тонкостенными, долгое время сохраняя свои пояски Каспари. Их называют *пропускными*; у большинства видов они в конце концов суберинизируются. У хвойных изменение клеточных оболочек в эндодерме оканчивается отложением субериновой пластинки (рис. 21-13).

Центральный цилиндр

Центральный цилиндр корня состоит из проводящей ткани, окруженной одним или несколькими слоями клеток, *перициклом* (см. рис. 21-7 и 21-8). В молодом корне перицикл состоит из паренхимных клеток с первичными оболочками, которые по мере старения растения могут дополняться вторичными (см. рис. 21-8).

Перицикл выполняет несколько важных функций. У большинства семенных растений в нем закладываются боковые корни. У видов с вторичным ростом он участвует в формировании камбия и обычно дает начало первому слою феллогена. В перицикле часто происходит образование новых клеток, входящих затем в его состав.

Внутреннюю часть центрального цилиндра у большинства корней занимает сплошной тяж первичной ксилемы, дающий к перициклу выступы в виде ребер (см. рис. 21-7). Между ними размещаются тяжи первичной флоэмы. Таким образом, центральный цилиндр корня является протостелой.

Число выступов первичной ксилемы неодинаково у разных видов, а иногда изменяется даже вдоль оси одного корня. Если их два, корень называют *диархным*, если три — *триархным*, четыре — *тетрархным* (см. рис. 21-7, А, В), а если много — *полиархным* (см. рис. 21-8). Созревание (*прото*-)ксилемных элементов начинается под перициклом; вершины ребер обычно называют *протоксилемными полюсами* (см. рис. 21-7 и 21-8). Метаксилема (*meta*- по-гречески означает «после»), занимающая внутренние части ребер и середину центрального цилиндра, созревает после протоксилемы. Корни некоторых однодольных (кукурузы, например) имеют сердцевину (см. рис. 21-8), которая рассматривается некоторыми ботаниками как потенциальная сосудистая ткань.

ОБРАЗОВАНИЕ БОКОВЫХ КОРНЕЙ

У большинства семенных растений боковые корни берут начало в перицикле. В связи с тем что они закладываются глубоко в материнском корне, их называют *эндогенными*, что в переводе с греческого означает «зарождающиеся внутри» (рис. 21-1 и 21-14).

Рис. 21-12. Трехмерная схема, показывающая три стадии развития эндодермальной клетки в первичном теле корня. А. Сначала эндодермальная клетка характеризуется присутствием на антиклинальных стенках пояса Каспари. Б. Затем изнутри по всей поверхности ее оболочки откладывается субериновая пластинка. В. Наконец, субериновая пластинка дополняется толстым, часто лигнифицированным слоем целлюлозы

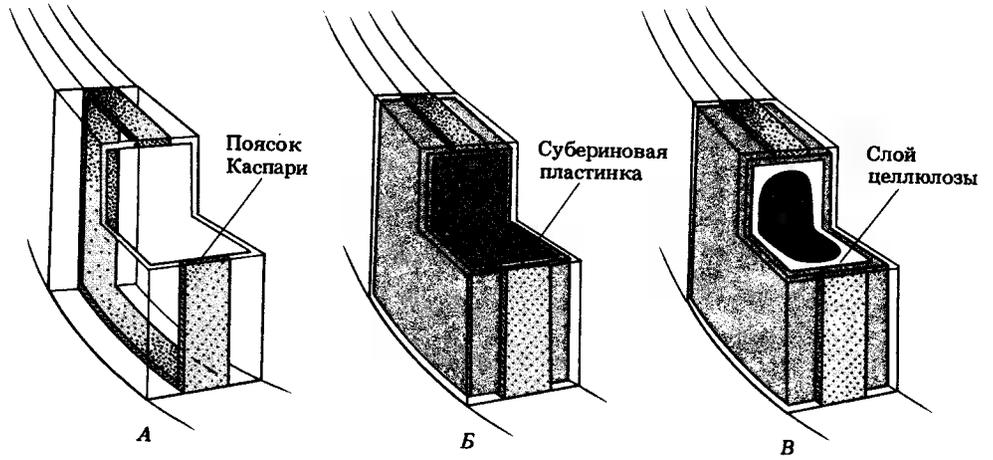


Рис. 21-13. Электронная микрофотография субериновых пластинок в стенках двух соседних эндодермальных клеток корня сосны смолистой (*Pinus resinosa*). Заметны чередующиеся светлые и темные слои, образованные, как считается, воском и суберином соответственно

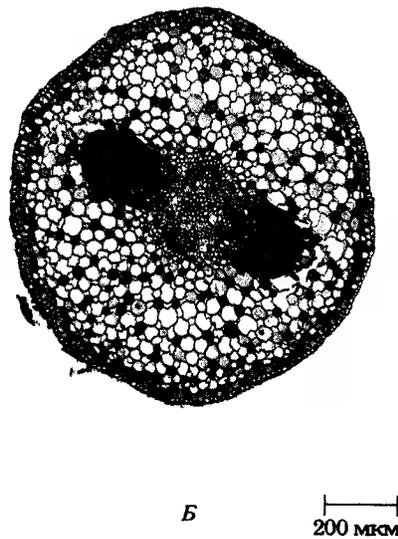
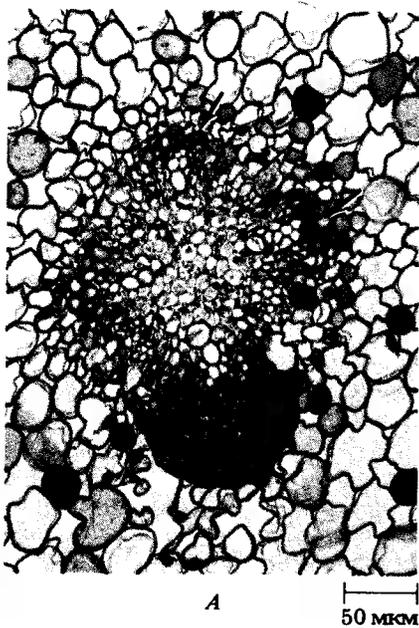


Рис. 21-14. Три стадии развития боковых корней ивы (*Salix*). А. Один зачаток уже сформировался (внизу); в перичикле

закладываются два других (стрелки). Центральный цилиндр еще очень молодой. Б. Два корневых зачатка пробива-

ются через кору. В. Один боковой корень вышел на поверхность, другой приближается к ней



Рис. 21-15. Опорные корни кукурузы — один из типов придаточных корней

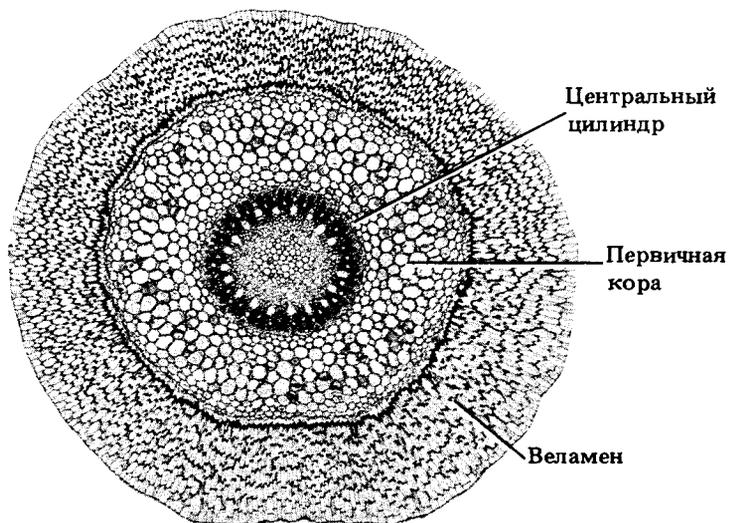


Рис. 21-16. Пневматофоры (дыхательные корни) мангрового дерева *Laguncularia racemosa*, поднимающиеся из ила у основания растения



А

Рис. 21-17. А. Воздушные корни орхидного *Oncidium sphacelatum*. Б. Поперечный срез корня орхидного с многослойной эпидермой (веламеном)



Б

500 мкм

Центральный цилиндр

Первичная кора

Веламен

Деления в перицикле, приводящие к образованию боковых корней, происходят на некотором расстоянии от зоны растяжения в частично или полностью дифференцированных тканях корня. У покрытосеменных в появлении здесь *корневого примordia* участвуют клетки как перицикла, так и эндодермы, хотя во многих случаях производные последней недолговечны. По мере увеличения размеров молодого бокового корня он проходит через первичную кору (рис.

21-14, В), возможно секретирова при этом ферменты, разрушающие коровые клетки на своем пути. Уже на ранних стадиях развития этот зачаток формирует корневой чехлик, апикальную и первичные меристемы. Сначала центральные цилиндры бокового и родительского корней не связаны друг с другом. Они соединяются позднее за счет дифференцировки лежащих между ними паренхимных клеток в элементы ксилемы и флоэмы.

Рис. 21-18. Эпифит *Dischidia rafflesiana* («цветочный горшок»). А. Видоизмененный в «горшок» лист, накапливающий мелкие твердые частицы и дождевую воду. Б. Тот же лист вскрыт, чтобы показать заходящие в него корни

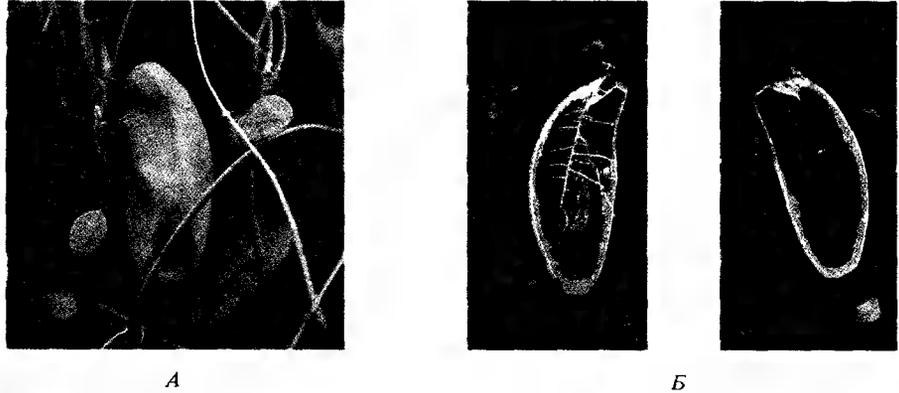
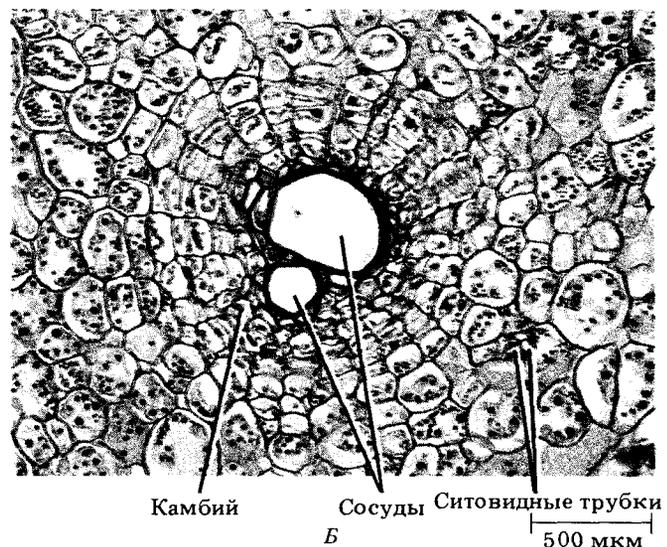
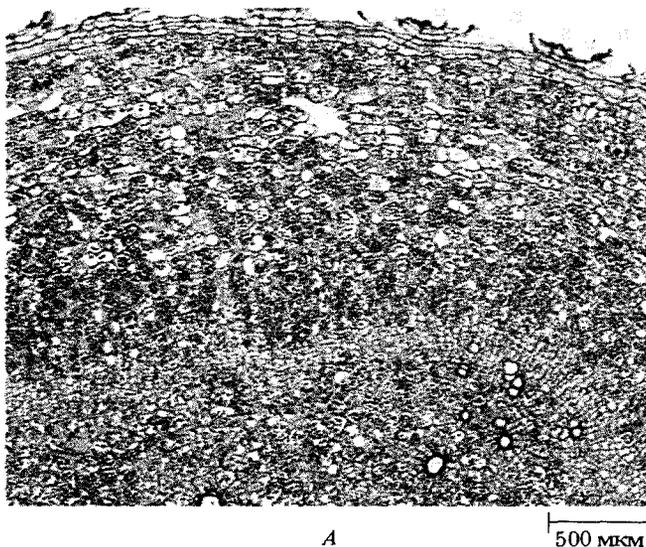
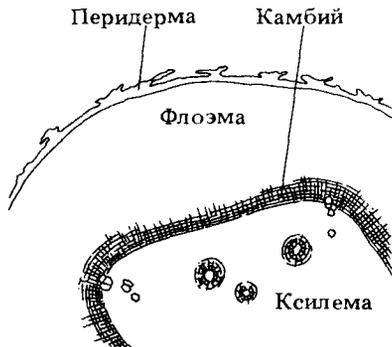


Рис. 21-19. Поперечные срезы корня батата (*Ipomoea batatas*). А. Общий вид. Б. Деталь ксилемы с камбием вокруг сосудов



ВОЗДУШНЫЕ КОРНИ

Воздушными называют придаточные корни, развивающиеся на надземных органах. У некоторых растений они служат опорой и называются в разных случаях столбовидными, ходульными или корнями-подпорками (рис. 21-15). Вступая в контакт с почвой, они разветвляются и также начинают поглощать воду и минеральные вещества. Такие корни развиваются на стволах и ветвях многих тропических деревьев, в частности у мангровых видов (*Rhizophora mangle*), баньяна (*Ficus benghalensis*) и некоторых пальм. Воздушные корни другого типа, например у плюща (*Hedera helix*), внедряются в поверхность стен и других предметов, закрепляя на них лазящий стебель.

Корни нуждаются в кислороде для дыхания, и по этой причине большинство растений не может жить в недостаточно дренированной почве, где отсутствуют воздушные полости. Некоторые деревья болотистых местообитаний развивают корни, поднимающиеся из воды и служащие не только для закрепления в субстрате, но и для снабжения кислородом. Например, корневая система авиценнии (*Avicennia germinalis*) образует отрицательно-геотропные выросты, называемые пневматофорами (дыхательными корнями), которые, торча из ила вверх, обеспечивают необходи-

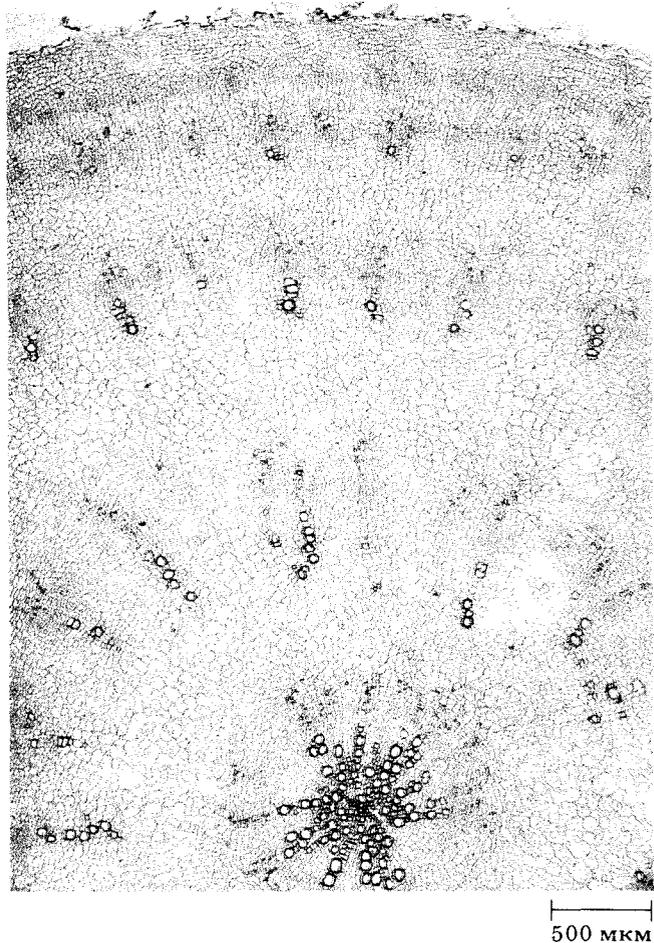


Рис. 21-20. Поперечный срез корня сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) с дополнительными слоями камбия (обозначены стрелками). Исходный камбий (в центре корня) образует относительно мало ксилемы и флоэмы

мую аэрацию (рис. 21-16). Сходную функцию приписывали «коленам» болотного кипариса (*Taxodium distichum*; см. рис. 18-27), но это представление теперь оспаривается.

Специальные приспособления

Многие специальные приспособления (адаптации) корней встречаются у эпифитов — растений, произрастающих на других растениях, не паразитируя на них. Например, многослойная эпидерма корня некоторых орхидных (рис. 21-17) иногда является единственным фотосинтезирующим органом растения. Такая ткань, называемая *веламеном*, обеспечивает также механическую защиту коры, сокращает потери воды и может участвовать в ее поглощении.

Эпифит *Dischidia rafflesiana*, называемый иногда «цветочным горшком», имеет весьма своеобразное строение. Некоторые его листья уплощенные суккулентные, а другие образуют полые сосуды («цветочные горшки»), собирающие мелкие частицы и дождевую воду (рис. 21-18). Здесь поселяются колонии муравьев, что увеличивает азотное питание растений. Корни, образовавшиеся в узле над таким модифи-



цированным листом, проникают в «горшок», из которого поглощают воду и минеральные вещества.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К НАКОПЛЕНИЮ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Многие корни являются запасными органами, а у некоторых растений они специально приспособлены для выполнения этой функции, становясь мясистыми вследствие сильного разрастания паренхимы, пронизанной проводящей тканью. Развитие таких корней (например, у моркови, *Daucus carota*) происходит в основном так же, как и в случае немясистых, но с преобладанием во вторичных ксилеме и флоэме паренхимных клеток. Корень батата (*Ipomoea batatas*) примерно такой же, как у моркови, но у него вокруг отдельных сосудов или групп сосудов вторичной ксилемы закладываются добавочные камбиальные клетки (рис. 21-19). Отложив по несколько трахеальных элементов в сторону сосудов и ситовидных трубок в противоположном направлении, они образуют с обеих сторон преимущественно клетки запасующей паренхимы. У сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) утолщение корня происходит главным образом за счет деятельности дополнительных камбиев, закладывающихся концентрическими слоями вокруг первичного (рис. 21-20). Эти слои, внешне напоминающие годичные кольца корей и стеблей деревьев, откладываются внутрь и наружу от себя соответственно ксилеме и флоэме с преобладающей в них паренхимой. Верхняя часть большинства мясистых корней в действительности развивается из гипокотыля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Корни представляют собой органы, специализированные для закрепления растения в субстрате, поглощения, накопления и проведения веществ. Голосеменные и двудольные обычно образуют стержневые, а однодольные — мочковатые корне-

вые системы. Протяженность их зависит от разных факторов, но основная масса питающих корней находится в верхнем метре почвы.

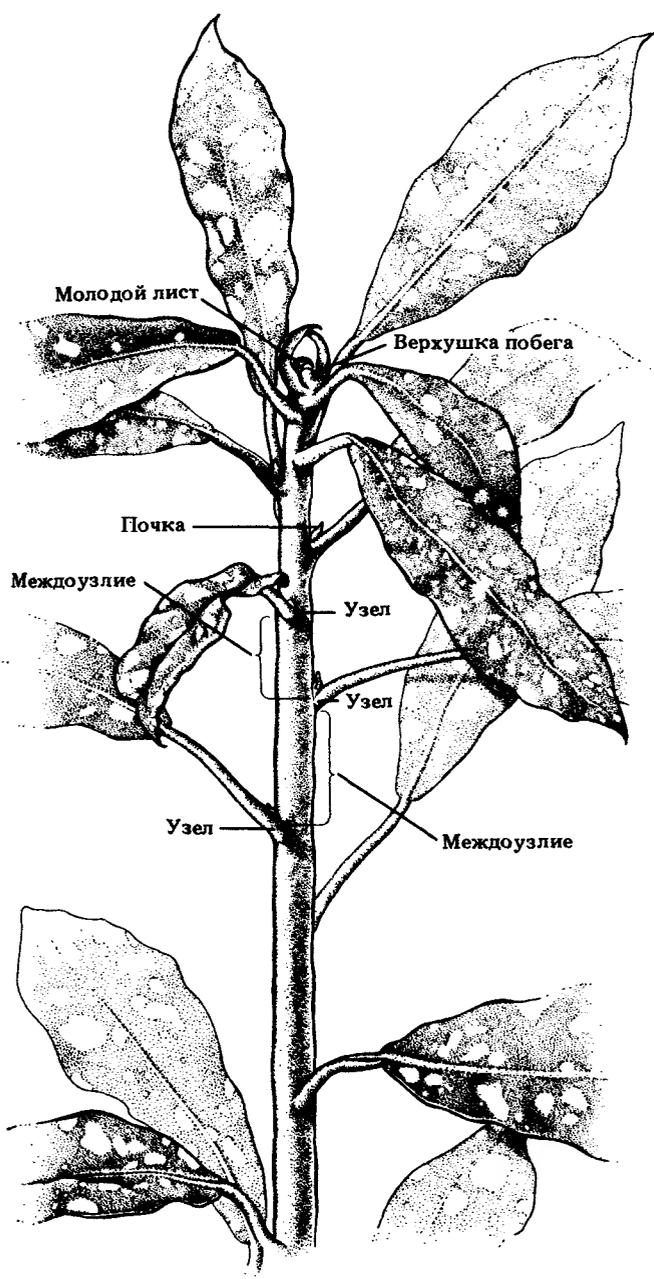
Апикальные меристемы большинства корней содержат покоящийся центр; максимальная меристематическая активность, т. е. наиболее интенсивное деление клеток, наблюдается на некотором расстоянии от апикальных инициалей. В процессе первичного роста апикальная меристема дает начало трем первичным меристемам — протодерме, основной меристеме и прокамбию, дифференцирующимся соответственно в эпидерму, первичную кору и центральный цилиндр. Кроме того, апикальная меристема образует корневой чехлик, защищающий ее и способствующий внедрению корня в почву.

Многие эпидермальные клетки корня образуют корневые

волоски, значительно увеличивающие его поглощающую поверхность. За исключением эндодермы, повсюду в коре имеются многочисленные межклетники. Плотные расположенные клетки эндодермы несут на своих антиклинальных стенках пояски Каспари. Вследствие этого все вещества, переносимые между первичной корой и центральным цилиндром, должны пройти через протопласты эндодермальных клеток.

Центральный цилиндр состоит из первичных проводящих тканей и полностью их окружающего перицикла. Среднюю часть цилиндра обычно занимает первичная ксилема с выростами, лучами расходящимися к периферии и чередующимися с тяжами первичной флоэмы. Боковые корни закладываются в перицикле и пробиваются наружу сквозь первичную кору и эпидерму.

Побег: первичная структура и развитие



Побег, состоящий из стебля и листьев, закладывается в процессе развития зародыша, в котором он представлен почечкой, состоящей из стебелька (эпикотила), одного или нескольких *листовых примордиев* (зачатков) и апикальной меристемы (почечка может считаться первой почкой растения). С возобновлением роста зародыша при прорастании семени из апикальной меристемы развиваются новые листья, а стебель удлиняется и дифференцируется на узлы и междоузлия. Постепенно в пазухах листьев формируются *примордии почек* (рис. 22-1 и 22-2), со временем проходящие последовательные этапы роста и дифференцировки, более или менее сходные с наблюдавшимися у первой почки. Эта схема развития в ходе образования побеговой системы растения многократно повторяется.

Растущая терминальная (верхушечная) почка побега обычно тормозит развитие латеральных (боковых). Это называется *апикальным доминированием* (см. гл. 24). Когда расстояние между верхушкой побега и латеральными почками возрастает, это тормозящее влияние уменьшается и последние могут начать свое развитие. На описанном явлении основана чеканка, т. е. удаление верхушек побега — обычный прием, которым пользуются в садоводстве для усиления кустистости растений.

Две главные функции стебля — проводящая и опорная. Вещества, синтезируемые в листьях, передвигаются по флоэме стебля к местам потребления, включая растущие листья, сами стебли, корни, развивающиеся цветки, семена и плоды. Много питательных соединений накапливается в паренхимных клетках корней, семян и плодов, но стебли также являются важными запасными органами, а некоторые из них, например подземные стебли картофеля, специально приспособлены для этого. Главные фотосинтезирующие органы растения — листья — поддерживаются стеблями, которые

Рис. 22-1. Часть побега кротона (*Crotone*). Листья этого двулопастного растения пятнистые и расположены на стебле спирально. У апекса побега они настолько сближены, что выделить узлы и междоузлия как отдельные участки невозможно. Удлинение стебля между листьями, прикрепленными к нему в узлах, приводит к образованию междоузлий

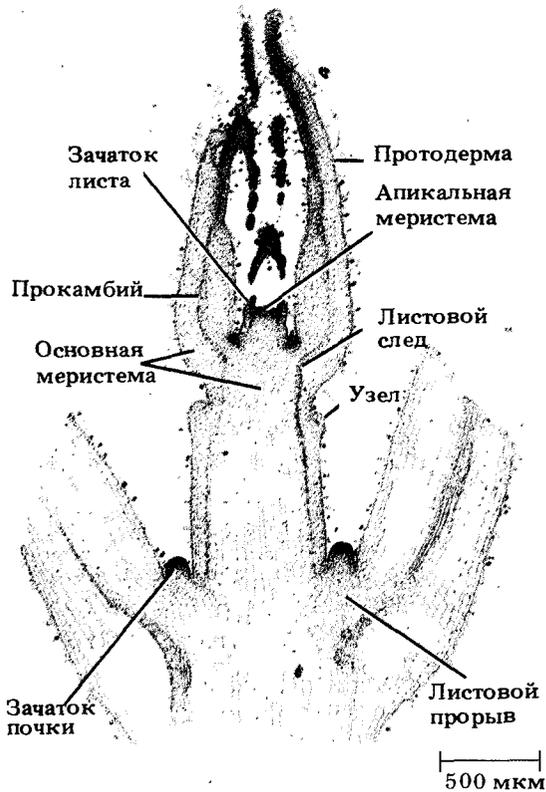


Рис. 22-2. Продольный срез верхушки побега распространённого комнатного растения *Coleus blumei* из двудольных. Листья здесь расположены в узлах супротивно, причем каждая последующая пара перпендикулярна предыдущей; таким образом, листья второго снизу узла находятся под прямым углом к плоскости среза



способствуют их благоприятному положению по отношению к свету. Кроме того, большая часть воды теряется растением через листья (гл. 27), поступающая к ним по ксилеме от корней через стебель.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РОСТ ПЕРВИЧНЫХ ТКАНЕЙ СТЕБЛЯ

Строение апикальной меристемы побега сложнее, чем в корне. Здесь она не только образует клетки первичных тканей, но и участвует в формировании примордиев листьев и пазушных почек (рис. 22-2), развивающихся затем в боковые побеги. Эта меристема не защищена структурой, подобной корневому чехлику.

Вегетативный апекс побега большинства цветковых построен по так называемому типу *туники-корпуса* (рис. 22-3), двух зон, обычно различающихся плоскостями клеточных делений. Туника включает наружный слой (или слой) клеток, делящихся антиклинально и обеспечивающих главным образом увеличение поверхности. Корпус образован массой клеток, лежащих под туникой. Здесь они делятся в различных плоскостях, давая основной объем побега. Корпус и каждый слой туники имеют собственные инициалы.

У многих покрытосеменных корпус соответствует области отчетливо вакуолизованных клеток, называемой зоной *центральных материнских клеток* (рис. 22-3). Она окружена *периферической меристемой*, происходящей частично из туники, частично из корпуса, а вглубь от нее располагается *сердцевинная меристема*. В зоне центральных материнских клеток клеточные деления относительно нечасты, зато периферическая зона митотически очень активна. Протодерма всегда происходит из наружного слоя туники, в то время как прокамбий и часть основной меристемы (кора и

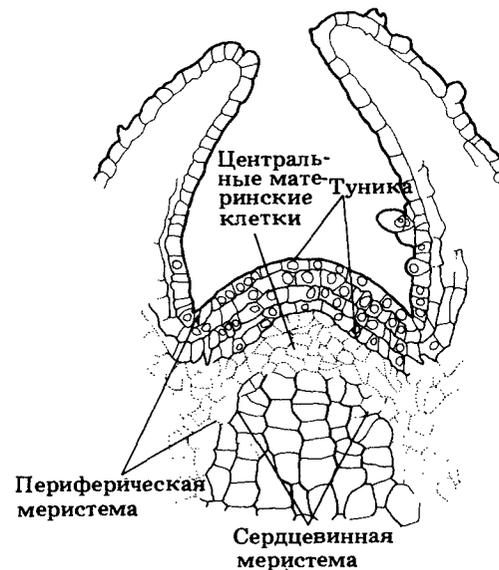
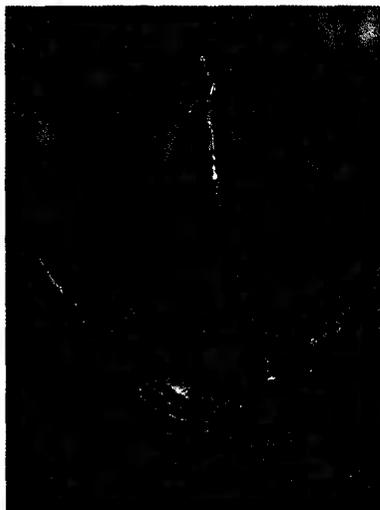


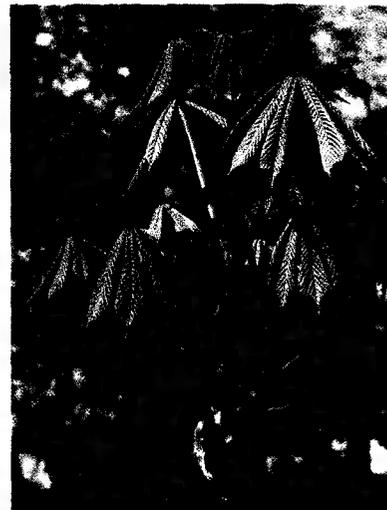
Рис. 22-3. Анекс побега *Coleus blumei* с организацией меристемы по типу туника—корпус. Зона центральных материнских клеток примерно соответствует корпусу



А



Б



В

Рис. 22-4. Стадии развития верхушечной и двух боковых почек конского каштана (*Aesculus hippocastanum*). А. Молодые побеги плотно упакованы в почки и защищены почечными чешуями. Б. Почки вскрываются, обнажая самые старые рудиментарные листья. В. Удлинение междоузлий отделило друг от друга узлы. Верхушечная почка конского каштана смешанная, т. е. дает и листья, и цветки (последние на рисунке не видны). Боковые почки образуют только листья. Г. Нижние части молодых побегов; почечные чешуи разделены и отогнуты



Г

иногда часть сердцевинки) из периферической меристемы. Остальная часть основной меристемы (вся или большая часть сердцевинки) формируется сердцевинной меристемой.

Хотя у первичных тканей стебля периоды роста сходны с выделяемыми для корня, стебель не может быть разделен вдоль оси на зоны клеточного деления, растяжения и дифференцировки. В период активного роста апикальная меристема побега образует листовые примордии в такой быстрой последовательности, что узлы и междоузлия сначала не различимы. Постепенно участки между ярусами листьев начинают расти и, вытягиваясь, приобретают вид междоузлий; в то время как области прикрепления листьев оформляются в узлы (рис. 22-4). Таким образом, рост стебля в длину происходит в основном за счет удлинения междоузлий.

Обычно меристематическая активность, приводящая к их удлинению, более интенсивна в основании этих развивающихся структур. Если удлинение междоузлия происходит относительно долго, такая зона у его основания может быть названа *интеркалярной* (т. е. находящейся между более дифференцированными областями) *меристемой*. Здесь дифференцируются некоторые элементы первичных флоэмы и ксилемы, в частности протофлоэма и протоксилема, которые связывают находящиеся выше и ниже более дифференцированные ткани.

Первичный рост стебля в толщину осуществляется за счет как продольных делений, так и растяжения клеток первичной коры и сердцевинки. У растений с вторичным ростом он умеренный. Однако у многих однодольных, например пальм, происходит существенное первичное утолщение. Этот рост обычно идет вблизи апикальной меристемы (часто находящейся в углублении апекса) и приурочен к относительно узкой околопериферической зоне, называемой *меристемой первичного утолщения* (рис. 22-5).

Как и в корне, апикальная меристема побега дает начало первичным меристемам — протодерме, основной меристеме и прокамбию (см. рис. 22-2). Они в свою очередь развиваются соответственно в эпидерму, основную и первичную проводящую ткани.

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

Это строение у семенных растений весьма разнообразно, но можно выделить три основных его типа. 1. У некоторых хвойных и двудольных узкие вытянутые прокамбиальные клетки и развивающиеся из них первичные проводящие ткани образуют более или менее сплошной полый цилиндр, погруженный в основную ткань (рис. 22-6). Ее наружная зона называется *первичной корой*, а внутренняя — *сердцевинкой*.

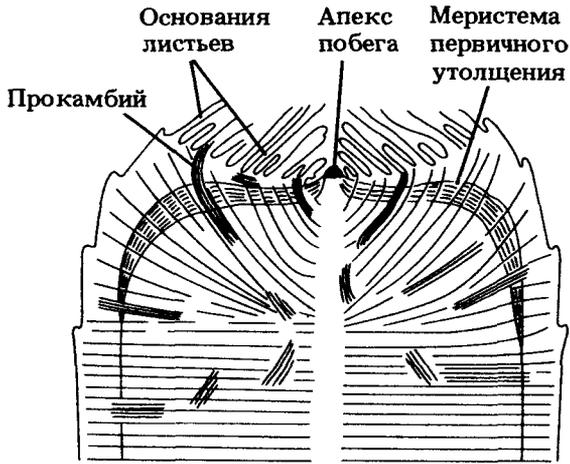


Рис. 22-5. Схема анатомического строения верхушки, или розетки, толстостебельного однодольного без вторичного роста. Разрастание таких стеблей в толщину происходит благодаря активности меристемы первичного утолщения. Апикальная меристема и самые молодые листовые примордии как бы погружены в окружающие ткани стебля. У его верхушки ряды клеток расположены наподобие стопки блюдца

2. У других хвойных и двудольных первичные проводящие ткани формируют цилиндр из отдельных тяжей, разделенных основной тканью (рис. 22-7). Эта ткань между прокамбиальными тяжами (а позже — зрелыми проводящими пучками), не прерываясь, переходит в первичную кору и сердцевину и называется *межпучковой паренхимой*. Ее межпучковые участки часто называют *сердцевинными лучами*. Такие узкие участки связывают кору с сердцевиной и при первом типе строения, но там они слабо выражены. 3. В стеблях большинства однодольных и некоторых травянистых двудольных расположение проводящих пучков более сложное. Они не располагаются одним кольцом между первичной корой и сердцевиной, а обычно образуют несколько колец или систему тяжей, рассеянных среди основной ткани, которая в этом случае часто не может быть разделена на первичную кору и сердцевину (рис. 22-8).

Стебель липы

Стебель липы (*Tilia americana*) построен по первому рассмотренному типу (рис. 22-6). Как и в большинстве случаев, его эпидерма представлена единственным слоем клеток, покрытых кутикулой. В ней здесь гораздо меньше устьиц, чем у листьев.

Первичная кора включает паренхимные и колленхимные клетки. Несколько слоев последних, обеспечивающих опору молодого стебля, образуют под эпидермой непрерывный цилиндр. Остальная часть первичной коры состоит из паренхимных клеток, содержащих в зрелом состоянии хлоропласты. Внутренний слой коры благодаря своей темной окраске резко отграничивает ее от первичных проводящих тканей.

У подавляющего большинства стеблей, в том числе и у липы, первичная флоэма развивается из наружных клеток прокамбия, а первичная ксилема — из внутренних. Однако в

эти ткани дифференцируются не все прокамбиальные клетки. Один их слой между первичными ксилемой и флоэмой остается меристематическим, становясь камбием. У липы стебель деревянистый, т. е. образующий много вторичной ксилемы (вторичный рост стеблей рассматривается в гл. 23). После того как удлинение междоузлий завершается, в первичной флоэме здесь образуются волокна, называемые *первичными флоэмными волокнами* (см. рис. 23-10).

Внутренняя граница первичной ксилемы у липы резко оконтурена одним или двумя слоями более темных клеток сердцевины, состоящей в основном из паренхимных клеток и содержащей многочисленные крупные ходы, или каналы, со слизью (особыми углеводами). Аналогичные ходы образуются в первичной коре. По мере увеличения размеров коровых и сердцевинных клеток между ними развиваются многочисленные межклетники. Эти заполненные воздухом пространства очень важны для газообмена с атмосферой. Паренхимные клетки сердцевины и коры запасают различные вещества.

Стебель бузины

В стебле бузины (*Sambucus canadensis*) прокамбий и первичные проводящие ткани расположены отдельными тяжами вокруг сердцевины. Последняя, а также эпидерма и первичная кора очень сходны здесь по своему строению с обсуждавшимися на примере липы, поэтому ниже будет детально рассмотрено только развитие первичных проводящих тканей стебля.

На рис. 22-9, А показаны три прокамбиальных тяжа, в которых первичные проводящие ткани только начинают дифференцироваться. Левый тяж несколько старше двух остальных и содержит по меньшей мере по одному зрелому ситовидному и трахеальному элементу. Можно видеть, что зрелый ситовидный элемент находится в наружной части тяжа (около коры), а первый зрелый трахеальный элемент — в его внутренней части (на границе с сердцевиной). Если сравнить рис. 22-9, А и 22-9, В, то заметно появление более молодых ситовидных элементов ближе к центру стебля, тогда как ксилема дифференцируется в противоположном направлении.

Первые элементы первичных ксилемы и флоэмы (протоксилема и протофлоэма соответственно) растягиваются в процессе удлинения междоузлия и часто разрушаются. Как и у липы, стебли бузины одревесневают. В первом случае почти весь камбий происходит из прокамбиальных клеток между первичными ксилемой и флоэмой, а межпучковые зоны очень узкие. У бузины они относительно широкие, вследствие чего существенная часть камбия развивается из межпучковой паренхимы.

Стебли люцерны и лютика

Стебли многих двудольных с небольшим вторичным ростом или вообще без него являются *травянистыми*, или недревесневыми (см. гл. 23). Примерами здесь могут служить стебли люцерны (*Medicago*) и лютика (*Ranunculus*).

Люцерна — травянистое двудольное с некоторым вторичным ростом (см. рис. 22-7). Структура и развитие первичных тканей стебля у этого растения во многом сходны с известными для бузины и других древесных представителей его класса. Проводящие пучки разделены широкими межпучковыми зонами и окружают мощную сердцевину. Камбий по

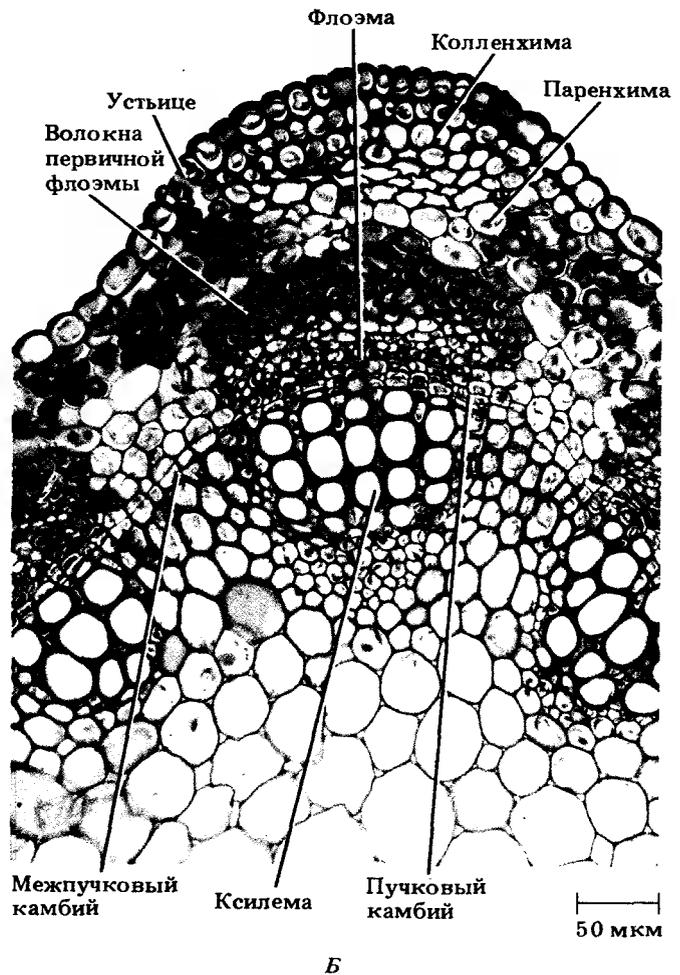
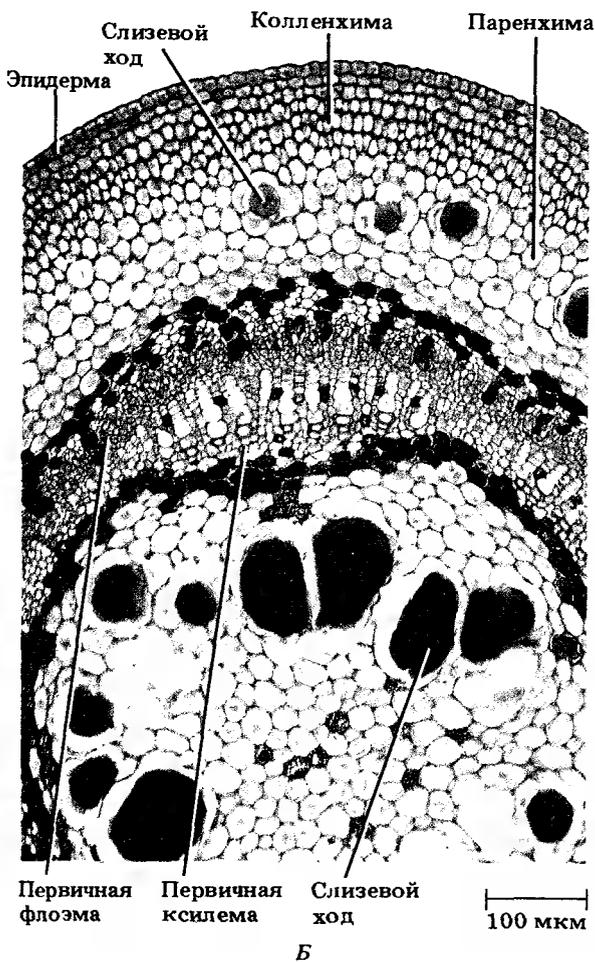
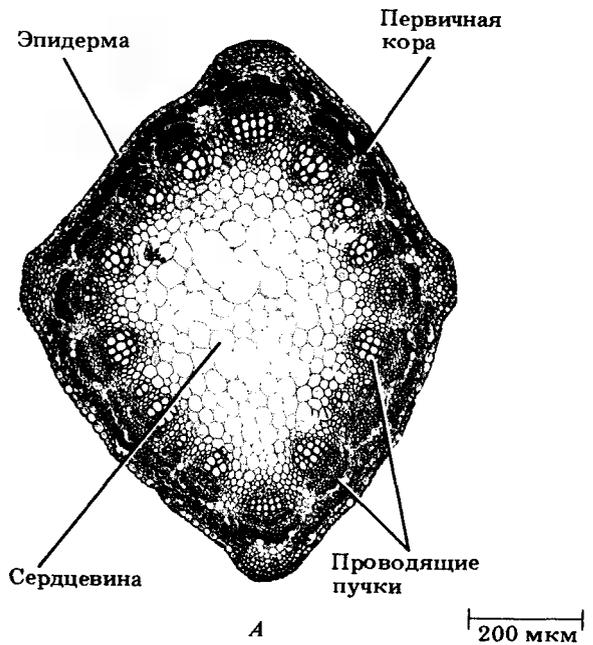
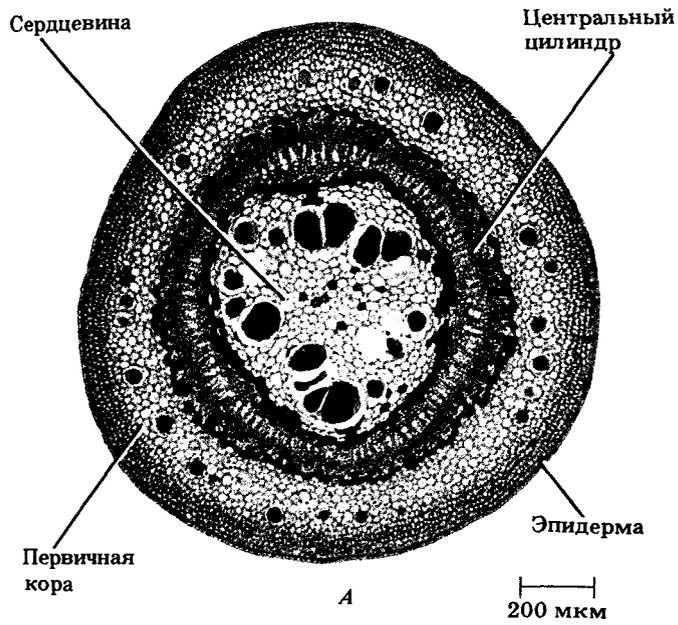


Рис. 22-6. А. Поперечный срез стебля липы (*Tilia americana*) на стадии первичного роста. Проводящие ткани образуют непрерывный сплошной цилиндр, делящий основную ткань на внутреннюю сердцевину и наружную первичную кору. Б. Фрагмент того же самого стебля при большем увеличении

Рис. 22-7. А. Поперечный срез стебля люцерны (*Medicago sativa*), двудольного растения с разделенными проводящими пучками. Б. Фрагмент того же самого стебля при большем увеличении

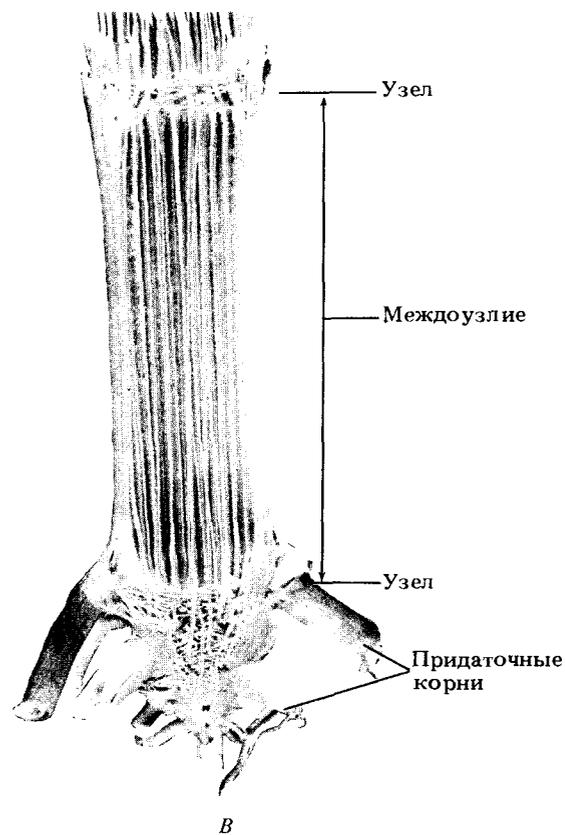
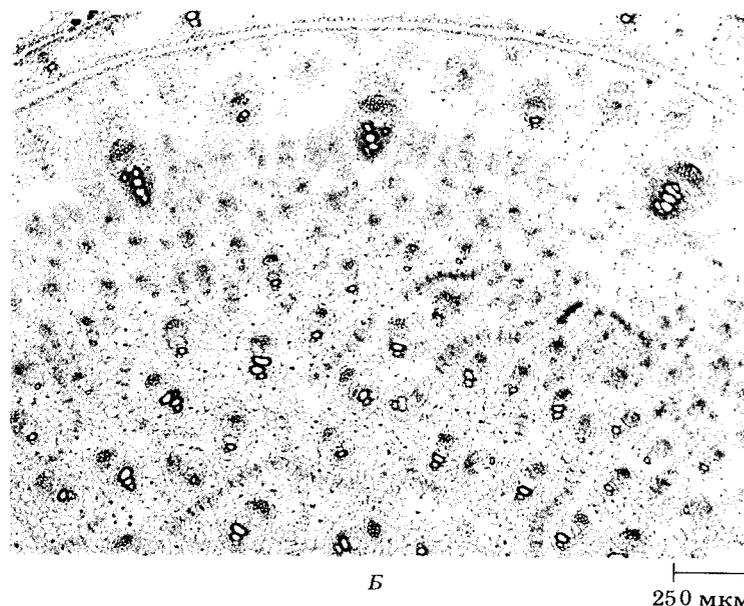
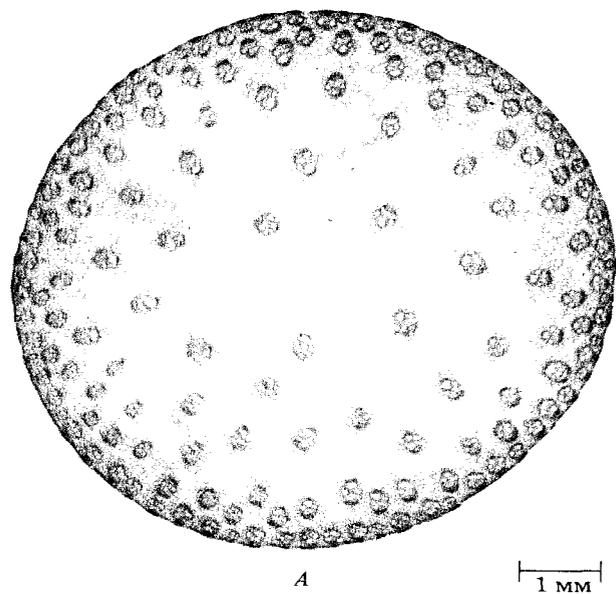


Рис. 22-8. Стебель кукурузы (*Zea mays*).
 А. Поперечный срез междоузлия; видны многочисленные проводящие пучки, рассеянные среди основной ткани. Б. Поперечный срез узла молодого стебля кукурузы; видны горизонтальные прокамбиальные тяжи, связанные с вертикальными пучками. В. Расщепленный продольно зрелый стебель; основная ткань удалена, чтобы показать проводящую систему

происхождению отчасти прокамбиальный, отчасти межпучковый, но вторичные проводящие ткани формируются главным образом внутри пучков. Межпучковый камбий откладывает преимущественно склеренхимные клетки в сторону ксилемы. В травянистом стебле лютика проводящие пучки сходны с известными у многих однодольных. После дифференцировки первичных проводящих тканей в них не остается прокамбия, вследствие чего никогда не образуется камбий и способность к дальнейшему росту утрачивается. Такие пучки (рис. 22-10) называют «закрытыми» в отличие от «открытых», в которых закладывается камбий. У большинства двудольных проводящие пучки второго типа и образуют хотя бы немного вторичных проводящих тканей.

Стебель кукурузы

В травянистом стебле кукурузы (*Zea mays*) и многих других однодольных закрытые проводящие пучки образуют систему рассеянных по всей основной ткани тяжей (см. рис. 22-8).

На рис. 22-11 показаны три стадии развития такого пучка. Как и в стебле двудольных, флоэма развивается из наружных клеток прокамбиального тяжа, а ксилема — из внутренних клеток, причем дифференцировка флоэмы и ксилемы идет в противоположных направлениях. На поперечных срезах видно, что первая дифференцируется центростремительно, а вторая — центробежно. Первые элементы флоэмы и ксилемы (протофлоэма и протоксилема) растягиваются и разрушаются в процессе удлинения междоузлий, в результате чего на ксилемной стороне пучка образуется крупная воздухоносная полость (рис. 22-11, В). Зрелый проводящий пучок, включающий два широких членика сосуда (сосуды метаксилемы) и флоэму (метафлоэму) из члеников ситовидной трубки и клеток-спутников, заключен в обкладку из склеренхимных клеток.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ПРОВОДЯЩИМИ ТКАНЯМИ СТЕБЛЯ И ЛИСТА

Расположение проводящих пучков в стебле указывает на тесную связь в строении и развитии между ним и его боковыми

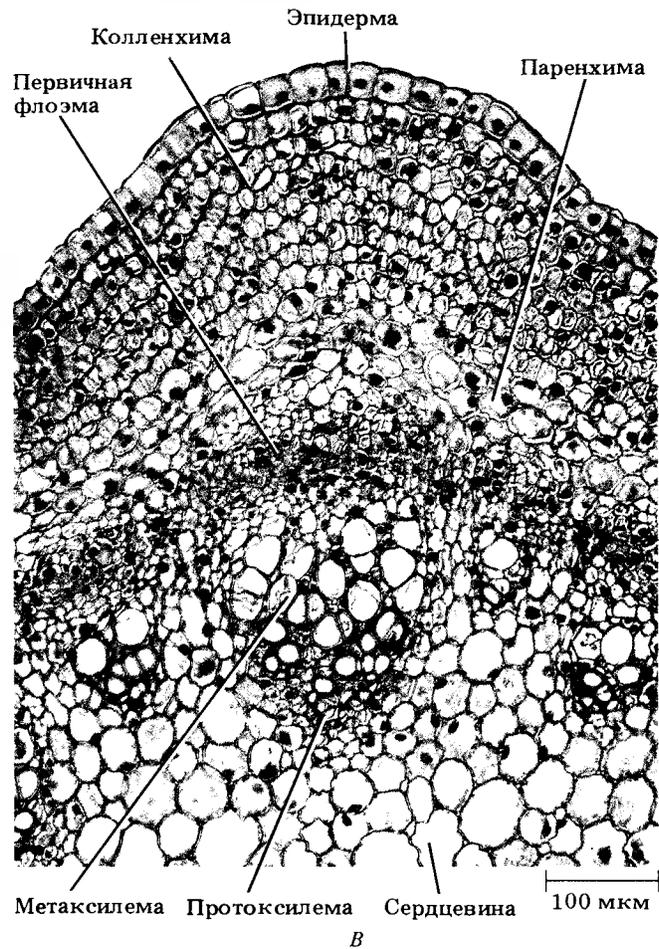
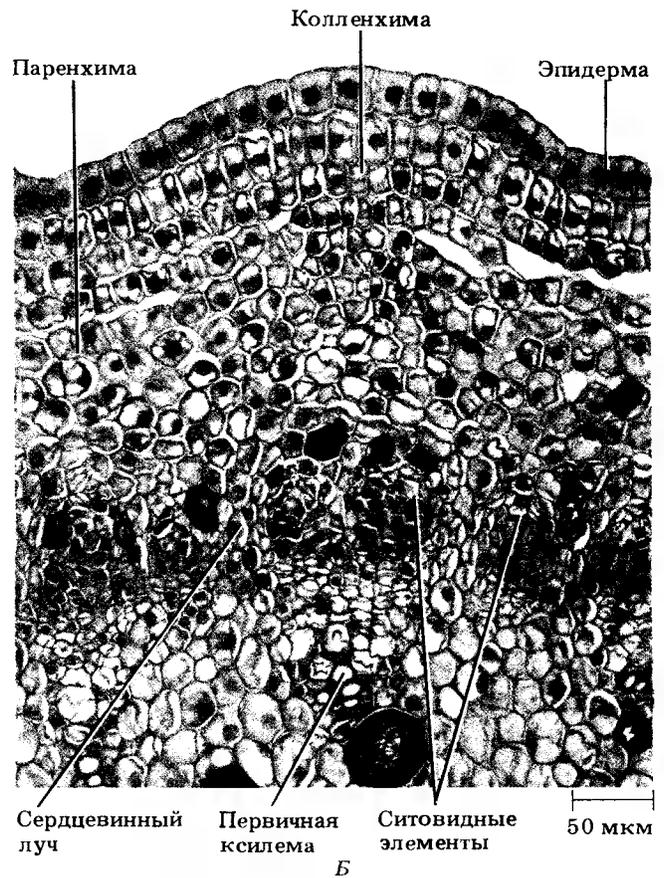
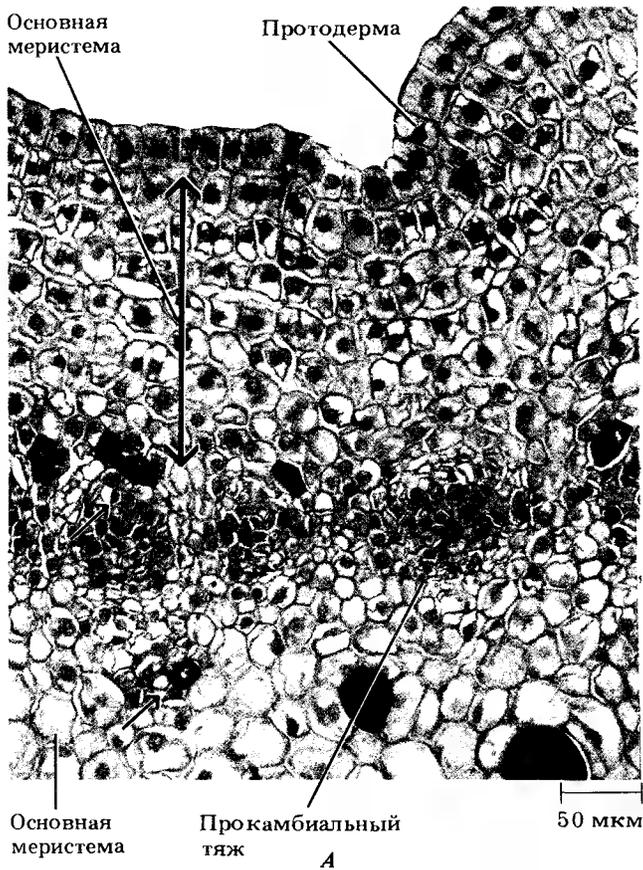


Рис. 22-9. Поперечные срезы стебля бузины (*Sambucus canadensis*) на стадии первичного роста. А. Очень молодой стебель с протодермой, основной меристемой и разделенными прокамбиальными тяжами. Тяж слева содержит по одному зрелому ситовидному (верхняя стрелка) и трахеальному (нижняя стрелка) элементу. Б. Более развитые первичные ткани. В. Стебель перед завершением первичного роста. Пучковый и межпучковый камбии еще не сформировались. Дальнейшие стадии роста стебля бузины представлены на рис. 23-8, 23-9 и 23-11

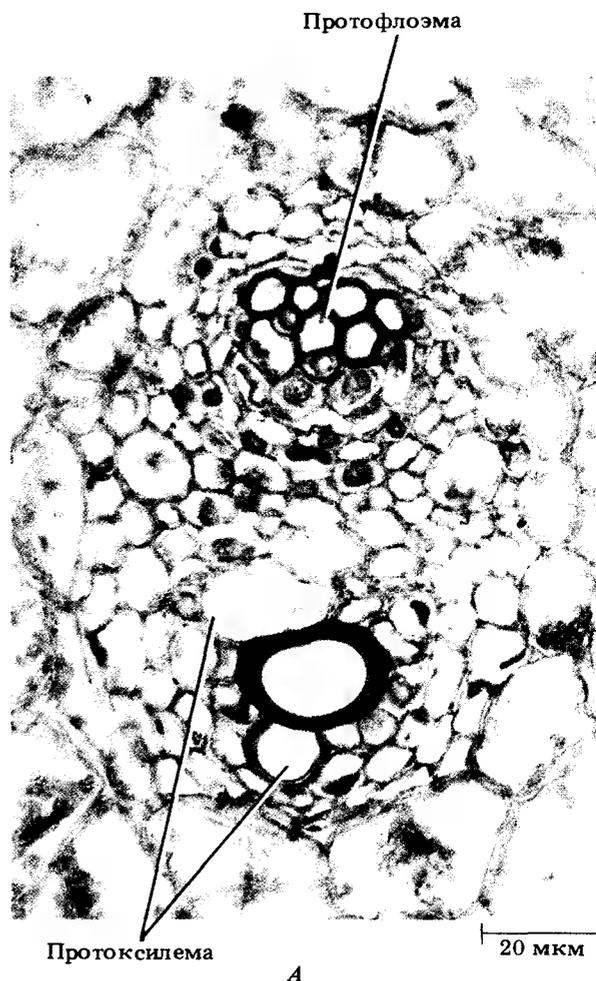
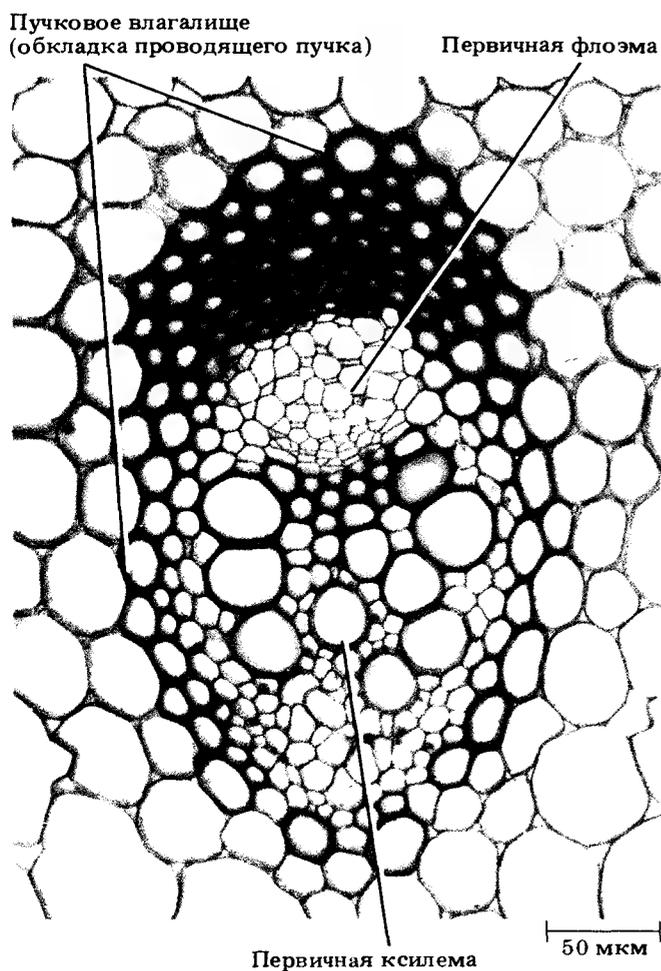


Рис. 22-10. Поперечный срез проводящего пучка лютика (*Ranunculus*), травянистого двудольного. Проводящие пучки этого растения закрытые, т. е. все прокамбиальные клетки в них дифференцированы и вторичных тканей не развивается. Первичная флоэма и ксилема окружены пучковым влагалищем из толстостенных склеренхимных клеток. Сравните этот пучок со зрелым проводящим пучком кукурузы, приведенным на рис. 22-11, В

Рис. 22-11. Три стадии дифференцировки проводящих пучков кукурузы на поперечных срезах стебля. А. Зрелые элементы протофлоэмы и (два) протоксилемы. Б. Ситовидные элементы протофлоэмы разрушены; значитель-

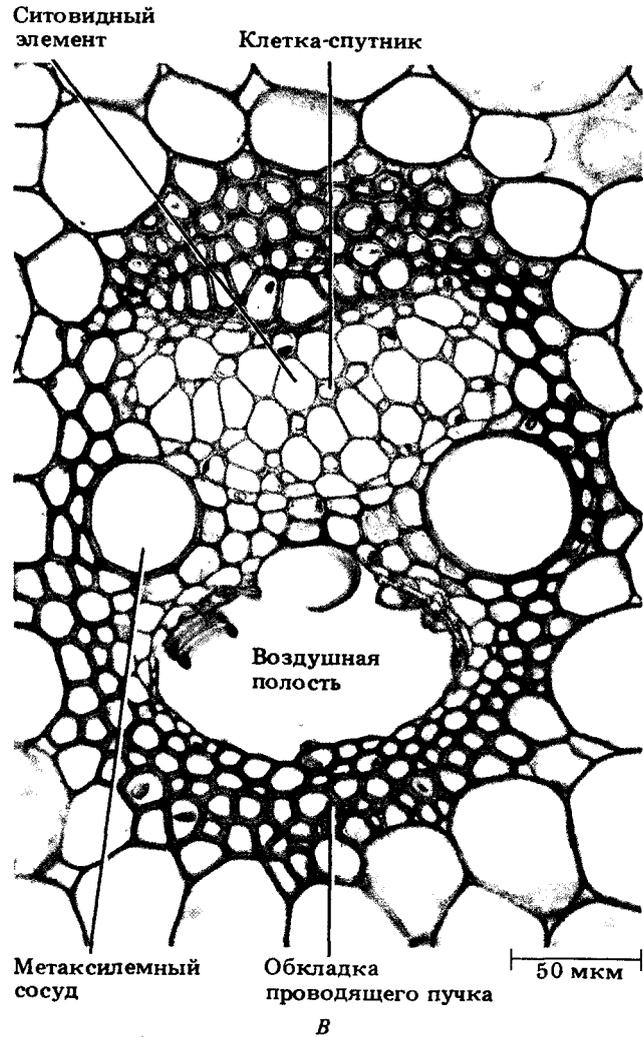
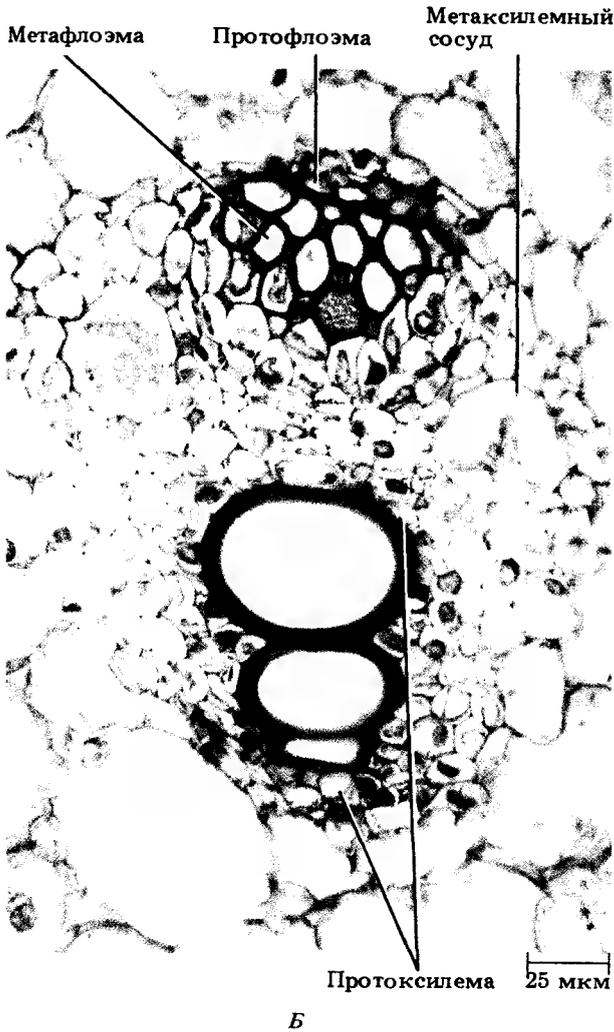
придатками, т. е. листьями. Общий термин «побег» служит не только удобным обозначением для комплекса надземных вегетативных органов, но и отражает эту взаимосвязь.

Прокамбиальные тяжи стебля начинаются сразу же за апикальной меристемой под развивающимися листовыми примордиями, а иногда и под местом их будущего заложения еще до начала этого развития. По мере роста примордиев в длину тяжи дифференцируются по направлению к кончику листа. Таким образом, уже с самого начала прокамбиальная система последнего оказывается непрерывно связанной с прокамбием стебля.

В каждом узле один или более проводящих пучков идут от центрального цилиндра стебля через кору в лист (или листья) данного узла (рис. 22-12 и 22-13). В стебле пучок, направляющийся от продольного *стеблевого пучка* к основанию

листа, где он связывается с проводящей системой последнего, называется *листовым следом*, а широкий промежуток, т. е. участок основной ткани, находящийся в центральном цилиндре над местом отхождения листового следа, называется *листовым прорывом*. В один лист может входить из стебля один или более листовых следов. Число междоузлий, которые они при этом пересекают, различно, т. е. длина листовых следов неодинакова.

Если проследить ход проводящего пучка вверх и вниз по стеблю, выяснится, что он связан с несколькими листовыми следами, образуя так называемый *симподий*. В одних стеблях некоторые или все симподии взаимосвязаны, в то время как в других каждый из них представляет собой независимый проводящий комплекс. В любом случае структура проводящей системы стебля отражает расположение на нем листьев.



ная часть метафлоэмы созрела. В протоксилеме три зрелых элемента, а два членика сосудов метаксилемы почти закончили растяжение. В. Зрелый проводящий пучок окружен влагалищем из

толстостенных склеренхимных клеток. Метафлоэма состоит целиком из члеников ситовидных трубок и клеток-спутников. Часть проводящего пучка, занятая ранее протоксилемными эле-

ментами, теперь превратилась в крупную воздухоносную полость. Можно видеть по ее границе утолщения оболочек разрушенных протоксилемных элементов

МОРФОЛОГИЯ ЛИСТА

Листья весьма разнообразны по форме и внутреннему строению. У двудольных они обычно состоят из плоской расширенной части, *пластинки*, и стеблевидного *черешка* (рис. 22-14). У основания некоторых листьев образуются мелкие чешуевидные или листовидные структуры, называемые *прилистниками* (рис. 22-15). Многие листья лишены черешков; их называют *сидячими* (рис. 22-16). У большинства однодольных и некоторых двудольных их основание расширено в охватывающее стебель *влагалище* (рис. 22-16, Б). У ряда злаков оно покрывает все междоузлие. Расположение листьев на стебле может быть спиральным (очередным), супротивным (попарным) или мутовчатым (по три или больше листьев в узле). Например, у шелковицы (*Morus alba*) и дуба

(*Quercus*) листорасположение спиральное, у клена (*Acer*) — супротивное, у *Veronicastrum virginicum* — мутовчатое (рис. 22-14).

Листья двудольных бывают простыми или сложными. В первом случае их пластинка не разделена на части, хотя может быть глубоколопастной (рис. 22-14), а во втором представлена отдельными листочками, каждый из которых обычно снабжен собственным мелким черешком (черешочком). Можно выделить перисто- и пальчато-сложные листья (рис. 22-17). У первых листочки располагаются двумя рядами по обе стороны оси — *рахиса*, представляющего собой разросшийся черешок. У пальчато-сложного листа они отходят от верхушки черешка и рахис отсутствует.

Поскольку листочки внешне напоминают простые листья, иногда эти структуры трудно различить. Удобно

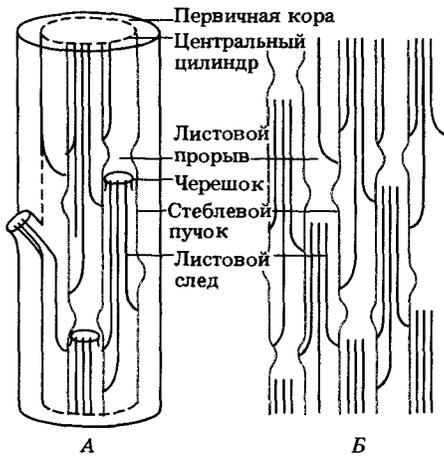


Рис. 22-12. Схемы строения первичной проводящей системы стебля мари сизой (*Cheporodium glaucit*), обособленные пучки которой образуют цилиндр из взаимосвязанных тяжей вокруг сердцевинки. А. Трехмерная схема расположения пучков в стебле. Б. Проводящая система развернута в плоскости. Можно видеть листовые следы, отходящие наружу от проводящего цилиндра, и их связь с проводящими пучками стебля. У этого вида в каждый лист входят три листовых следа

использовать два критерия: (1) в пазухе простого и сложного листа находится почка, а в пазухе листочка ее нет; (2) листья отходят от стебля в разных плоскостях, а листочки от рахиса — в одной.

СТРУКТУРА ЛИСТА

Различия в структуре листьев покрытосеменных в значительной степени связаны с условиями существования растений; особенно важный фактор, влияющий на их форму и строение, — доступность воды. По потребностям в ней и соответствующим адаптациям виды обычно делят на *мезофиты* (нуждающиеся в высокой влажности почвы и относительно влажной атмосфере), *гидрофиты* (произрастающие в переувлажненных местообитаниях, часто полностью или частично погруженные в воду) и *ксерофиты* (приспособленные к аридным условиям). Эти экологические типы не имеют отчетливых границ, и часто листья имеют смешанные признаки. Независимо от формы листья покрытосеменных являются специализированными органами фотосинтеза и, как корни и стебли, состоят из систем покровных, основных и проводящих тканей.

Эпидерма

Основная масса эпидермальных клеток листа, как и у стебля, расположена плотно и покрыта кутикулой, снижающей потери воды (см. гл. 3 и с. 25). Устьица могут встречаться на обеих его сторонах, но обычно более многочисленны на нижней поверхности (рис. 22-18). У плавающих на поверхности воды листьев гидрофитов они могут встречаться только на верхней эпидерме (рис. 22-19), а на погруженных листьях обычно совсем отсутствуют. На листьях ксерофитов, как

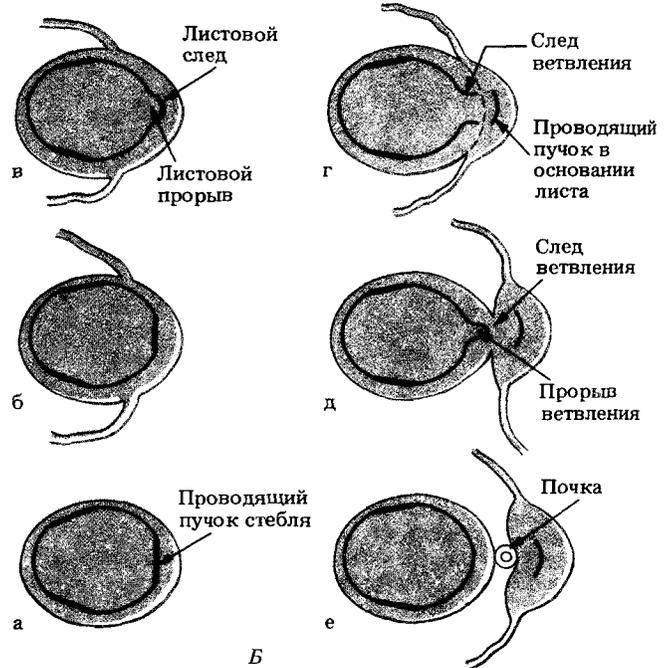
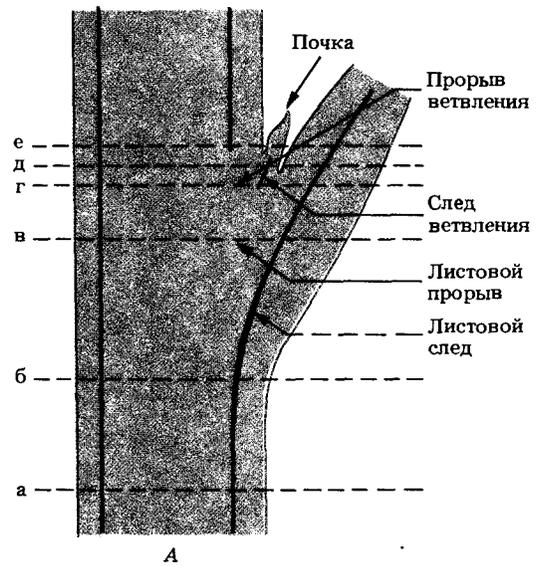


Рис. 22-13. Схемы продольного (А) и поперечных (Б) срезов побега табака (*Nicotiana tabacum*), показывающие взаимоотношения проводящих систем листа и стебля. «Непрерывный» центральный цилиндр здесь состоит из неодинаковых по ширине участков. В каждом узле в лист отходит единственный листовый след и присутствуют также следы ветвления, часто тесно связанные с листовыми. У табака от проводящей системы стебля к почке направляются два следа ветвления, а прорыв ветвления не отделен от листового

правило, больше устьиц, чем у других растений. Предполагают, что это обеспечивает более интенсивный газообмен в относительно редкие периоды благоприятного водоснабже-

Рис. 22-14. Несколько примеров простых листьев. А. Шелковица белая (*Morus alba*). Б. *Veronicastrum virginicum*. В. Клен сахарный (*Acer saccharum*). Г. Клен серебристый (*Acer saccharinum*). Д. Дуб красный (*Quercus rubra*). Можно видеть спиральное, или очередное, листорасположение у шелковицы и мутовчатое у *Veronicastrum*. У клена оно супротивное, а у дуба спиральное, но здесь показаны только отдельные листья этих деревьев



ния. У многих ксерофитов устьица погружены в углубления на нижней поверхности листа (рис. 22-20), которые могут быть выстланы многочисленными эпидермальными волосками. Две эти особенности, по-видимому, способствуют уменьшению потерь воды. Эпидермальные волоски, или трихомы, могут встречаться на любой поверхности листа или на обеих сразу. Их густой покров также снижает отдачу влаги.

У листьев двудольных устьица часто рассеяны по поверхности беспорядочно (рис. 22-21). Их развитие смешанное, т. е. формирующиеся и уже полностью дифференцированные устьица встречаются рядом на одном и том же развивающемся листе. У однодольных устьица расположены рядами, параллельными оси листа (рис. 22-22), и развиваются от его верхушки к основанию.

Мезофилл

Именно мезофилл — основная ткань листа с крупными межклетниками и многочисленными хлоропластами — наиболее приспособлен для фотосинтеза. Межклеточные пространства связаны с атмосферным воздухом через устьица, обеспе-

чивающие быстрый газообмен, необходимый для эффективного протекания этого процесса. У мезофитов мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. В первой клетки имеют столбчатую форму с длинными осями, ориентированными под прямыми углами к эпидерме. В губчатой паренхиме форма клеток неправильная (см. рис. 22-18, Б, Г). Хотя палисадная ткань кажется более плотной, чем губчатая, большая часть вертикальной поверхности ее клеток граничит с межклетниками, и в некоторых листьях общая площадь этих клеток может быть в два—четыре раза больше, чем в губчатой паренхиме. Хлоропласты также более многочисленны в палисадных клетках, в связи с чем здесь, по-видимому, сосредоточена основная фотосинтетическая активность.

Обычно палисадная паренхима располагается на верхней стороне листа, а губчатая — на нижней (см. рис. 22-18). У ксерофитов первая часто находится с обеих сторон листа, а у некоторых растений, например кукурузы (см. рис. 7-19) и других злаков (см. рис. 22-25—22-27), клетки мезофилла более или менее одинаковые по форме и различия между двумя типами паренхимы отсутствуют.

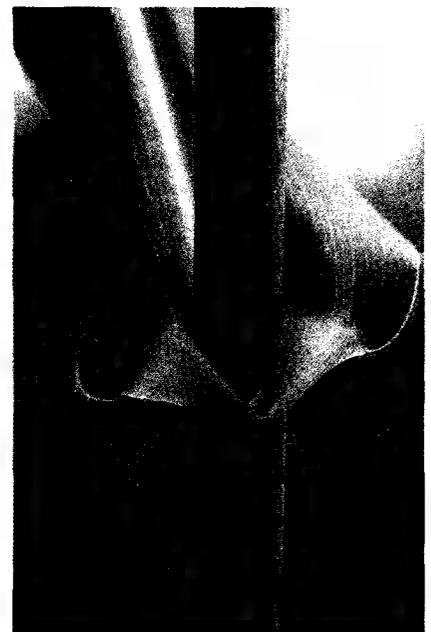
Рис. 22-15. Перисто-сложный лист гороха (*Pisum sativum*). Обратите внимание на прилистники у его основания (у этого рода они часто крупнее, чем листочки) и тонкие усики на конце



Рис. 22-16. Сидячие (бесчерешковые) листья часто встречаются у двудольных, например у *Moriscandia* из семейства крестоцветных (А), но особенно характерны для злаков и других однодольных. Б. У кукурузы (однодольного растения) основание листа образует вокруг стебля влагалище, из которого выступает язычок — небольшой вырост листовой ткани



А



Б

Проводящие пучки

Мезофилл листа густо пронизан многочисленными проводящими пучками, или *жилками*, непосредственно связанными с проводящей системой стебля. У большинства двудольных они образуют разветвленную систему, в которой от более крупных жилок ответвляются все более мелкие. Такое жилкование называют *сетчатым* (рис. 22-23). Часто самая крупная (средняя) жилка тянется вдоль оси листа и вместе с прилегающей основной тканью выступает над его нижней поверхностью в виде гребня (рис. 22-18, А). В отличие от этого у большинства однодольных множество жилок примерно равного размера проходит вдоль листа параллельно друг другу. Такое жилкование называется *параллельным* (рис. 2-16, Б). При этом продольные жилки связаны между собой более мелкими, образуя сложную сеть (рис. 22-24).

Жилки содержат ксилему и флоэму, имеющие, как правило, первичное происхождение (средние, а иногда и другие крупные жилки у некоторых двудольных способны к вторичному росту). Окончания жилок у двудольных часто содержат только трахеальные элементы, хотя до их концов могут доходить как ксилемные, так и флоэмные элементы. Обычно ксилема находится на верхней стороне листа, флоэма — на нижней (рис. 22-18, А, Б).

Проводящие пучки, более или менее полностью погруженные в мезофилл, называют *мелкими жилками*, а сопровождающиеся выступами на нижней стороне листа — *крупными жилками*. Главную роль в отводе ассимилятов из клеток мезофилла играют первые. С увеличением размеров жилок их связь с мезофиллом ослабевает, и они все больше окружаются нефотосинтезирующими тканями гребней. Следовательно, функция сбора ассимилятов постепенно вытесняется главным образом транспортной.

Проводящие ткани жилок редко граничат с межклетниками мезофилла. Крупные жилки окружены паренхимой, содержащей мало хлоропластов, в то время как мелкие —

Рис. 22-17. Некоторые примеры сложных листьев. А. Пальчато-сложный у конского каштана павия (*Aesculus pavia*). Остальные листья — перисто-сложные. Б. Кария овальная (*Caria ovata*). В. Ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica* var. *subintegerrima*). Г. Белая акация (*Robinia pseudo-acacia*). Д. Гледичия трехколючковая (*Gleditsia triacanthos*). У этого вида каждый листочек подразделен на более мелкие листочки



одним и более слоями компактно расположенных клеток, образующих обкладку проводящего пучка (пучковое влагалище) (см. рис. 22-18 — 22-20) и часто напоминающих клетки мезофилла, в которые погружены эти жилки. Обкладка сопровождает пучок до самого окончания, так что проводящие ткани нигде не контактируют с межклетниками и все вещества, поступающие в проводящие ткани или выходящие из них, неизбежно проходят через ее клетки (см. рис. 22-18, Г). Таким образом, обкладка функционирует аналогично эндодерме корня.

У многих листьев обкладки проводящих пучков связаны с верхней и (или) нижней эпидермой клетками, напоминающими клетки самой обкладки (рис. 22-20). Такие ответвления от нее называют продолжениями обкладки проводящего пучка. Они механически укрепляют лист, а, кроме того, у двудольных, по-видимому, подводят к эпидерме воду.

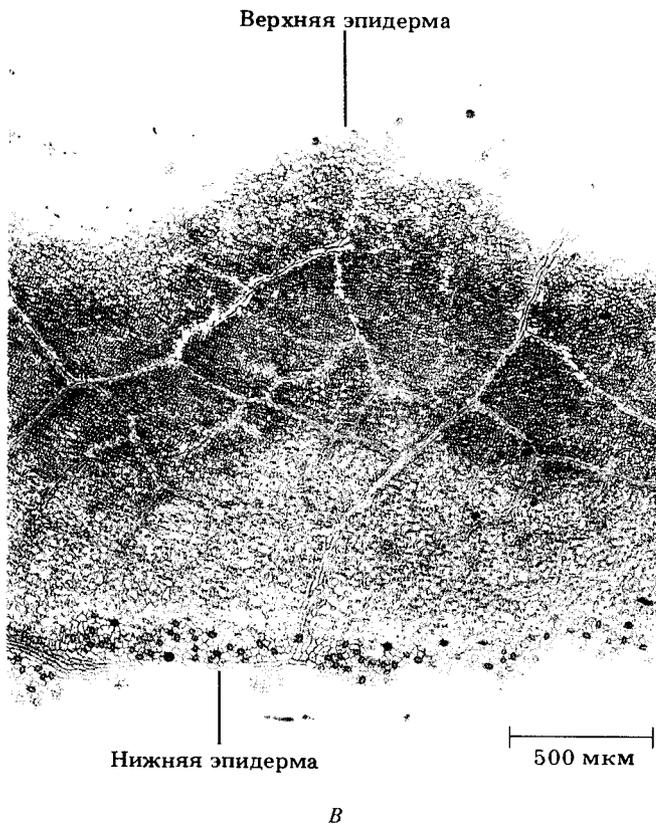
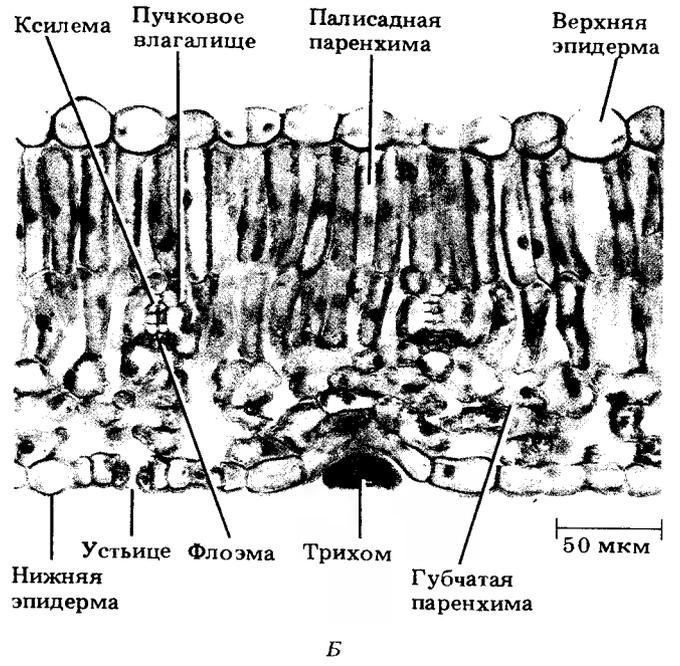
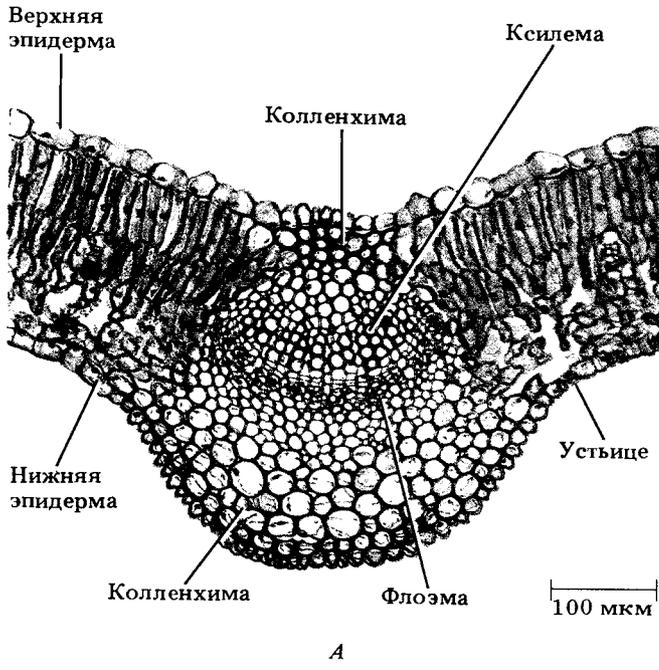
Сама эпидерма в значительной мере обеспечивает прочность листа благодаря плотному расположению своих клеток и наличию кутикулы. Крупные жилки у двудольных часто окружены колленхимными или склеренхимными клетками, также выполняющими опорную функцию. У однодольных жилки могут быть окаймлены волокнами. Клетки колленхимы и волокна иногда располагаются также по краю листа двудольных и однодольных соответственно.

ЛИСТЬЯ ЗЛАКОВ

После открытия у сахарного тростника C_4 -фотосинтеза (рис. 7-18) множество работ было посвящено сравнительной анатомии листьев злаков и связи ее с различными типами этого процесса. Выяснено, что листья C_3 - и C_4 -злаков анатомически довольно четко различаются. Например, у C_4 -видов клетки мезофилла и обкладки пучков, как правило, образуют вокруг последних два concentрических слоя (см. поперечный срез, рис. 22-25). Плотнo расположенные очень крупные паренхимные клетки обкладки C_4 -злаков содержат много объемистых хорошо заметных хлоропластов. Concentрическое расположение клеточных слоев мезофилла и обкладки называют крапц-анатомией (от немецкого слова Kranz, означающего «венок»).

У C_3 -растений клетки мезофилла и обкладки не имеют такого concentрического расположения. Более того, относительно мелкие клетки паренхиматозной обкладки содержат здесь не крупные хлоропласты и при небольшом увеличении кажутся пустыми и светлыми. Обычно у C_3 -видов присутствует еще и внутренняя так называемая местомная обкладка из более или менее толстостенных клеток (рис. 22-26).

Другое устойчивое структурное различие между листьями



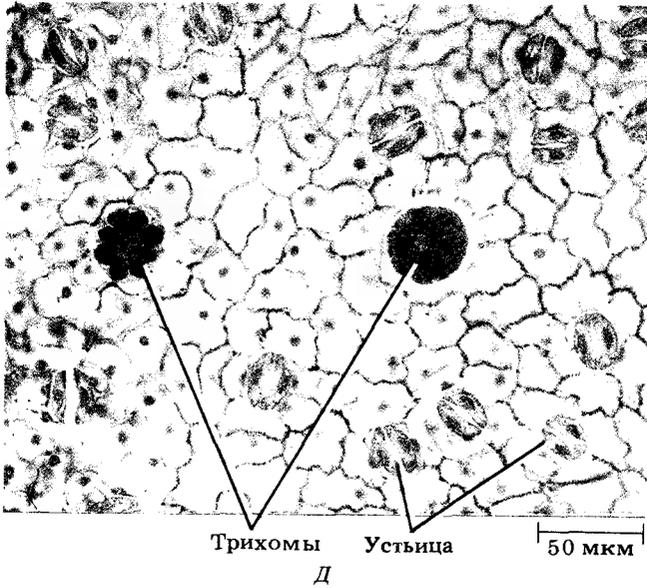


Рис. 22-18. Срезы листа сирени (*Syringa vulgaris*). А. Поперечный через среднюю жилку. Б. Поперечный через участок пластинки. Можно видеть две мелкие жилки. В. Парадермальный, т. е. примерно параллельный поверхности листа, срез. От верхней к нижней части этой микрофотографии срез все больше углубляется в ткани листа, в результате вверху можно видеть часть верхней эпидермы, а внизу — часть нижней. Хорошо заметно, что на последней больше устьиц. У сирени жилкование сетчатое. Г и Д. Увеличенные фрагменты рис. В. Г. Видна палисадная (вверху) и губчатая (внизу) паренхима. Вверху справа на этой же микрофотографии — окончание жилки; срез прошел через несколько трахеальных элементов, окруженных обкладкой пучка. Д. Участок нижней эпидермы с двумя трихомами (эпидермальными волосками), несколькими устьицами и многочисленными обычными эпидермальными клетками

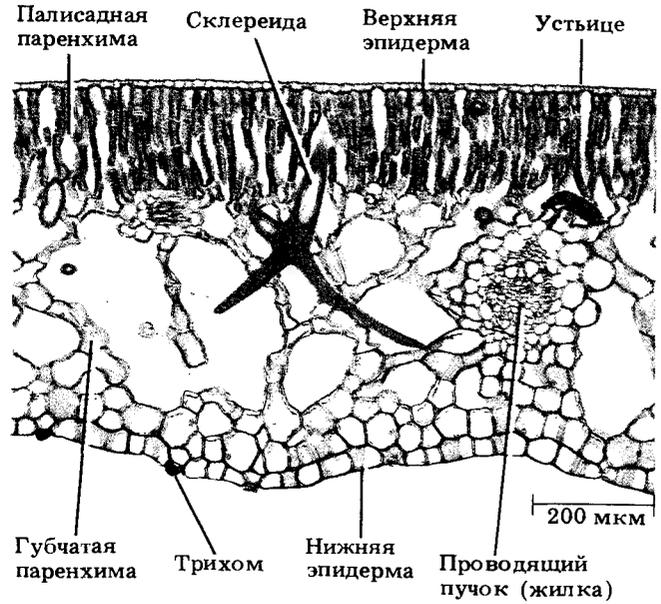


Рис. 22-19. Поперечный срез плавающего на поверхности воды листа кувшинки (*Nymphaea odorata*) с устьицами только на верхней эпидерме. Как это свойственно гидрофитам, проводящая ткань сильно редуцирована, особенно ксилема. Палисадная паренхима состоит из нескольких слоев клеток над губчатой паренхимой

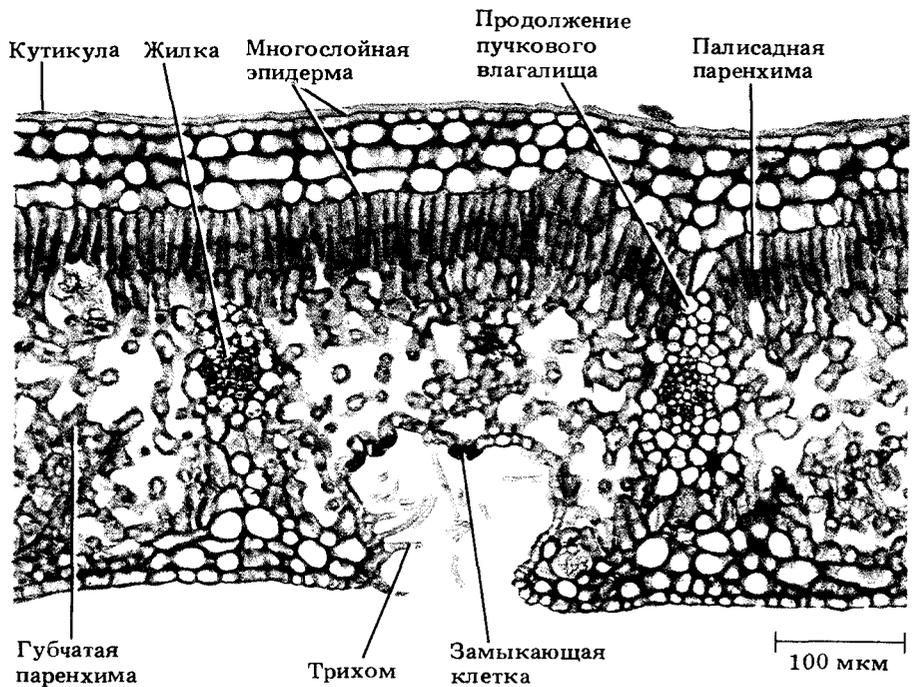


Рис. 22-20. Поперечный срез листа олеандра (*Nerium oleander*). Этот вид — ксерофит, что находит свое отражение в структуре листа. Можно видеть очень толстую кутикулу, покрыва-

ющую многослойную эпидерму на верхней и нижней его поверхностях. Устьица и трихомы приурочены к углублениям в нижней эпидерме, так называемым устьичным криптам

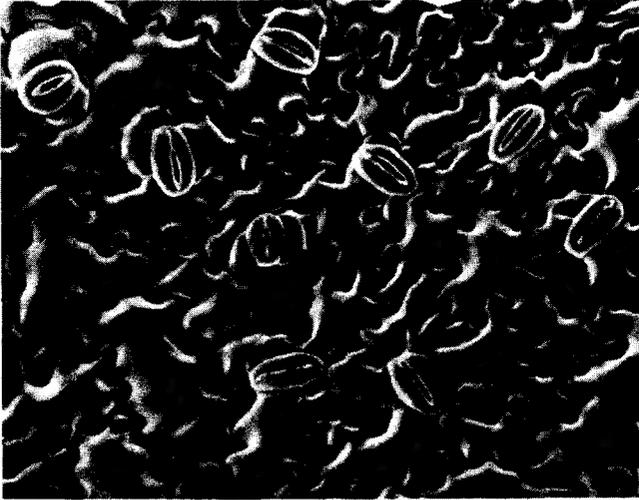


Рис. 22-21. Вид листа картофеля (*Solanum tuberosum*) в сканирующем электронном микроскопе. Заметно неупорядоченное расположение устьиц, свойственное двудольным. Замыкающие клетки у картофеля почковидные и не связаны с побочными

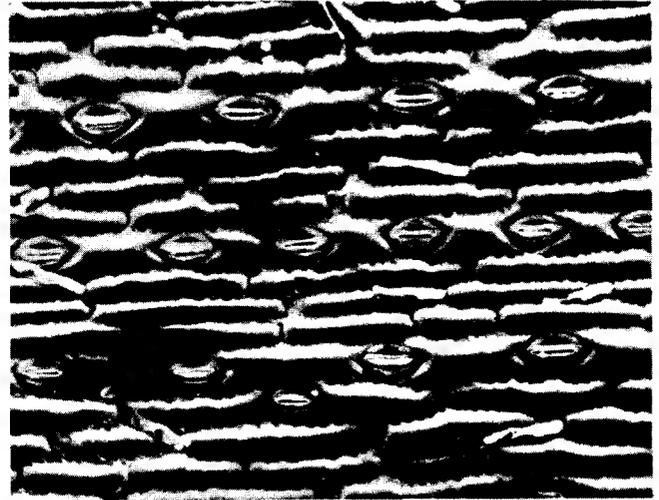


Рис. 22-22. Вид листа кукурузы в сканирующем электронном микроскопе. Параллельное расположение устьиц типично для однодольных. У кукурузы каждая пара узких замыкающих клеток связана с двумя побочными, по одной с каждой стороны устьица

C_3 - и C_4 -злаков заключается в расстоянии между жилками, т. е. между обкладками соседних проводящих пучков. У C_4 -злаков оно соответствует только двум — четырем клеткам

мезофилла, у C_3 -злаков всегда большему их числу (в одной работе указывается в среднем 12).

Из листьев C_4 -растений продукты фотосинтеза отводятся обычно быстрее и полнее, чем у C_3 -видов. Причины этого неизвестны, но высказано предположение, что расстояние между клетками мезофилла и флоэмой проводящих пучков может влиять на скорость поступления веществ в ситовидные трубки.

Эпидерма злаков состоит из клеток различного типа. Большинство их узкие и вытянутые. Некоторые, выделя-

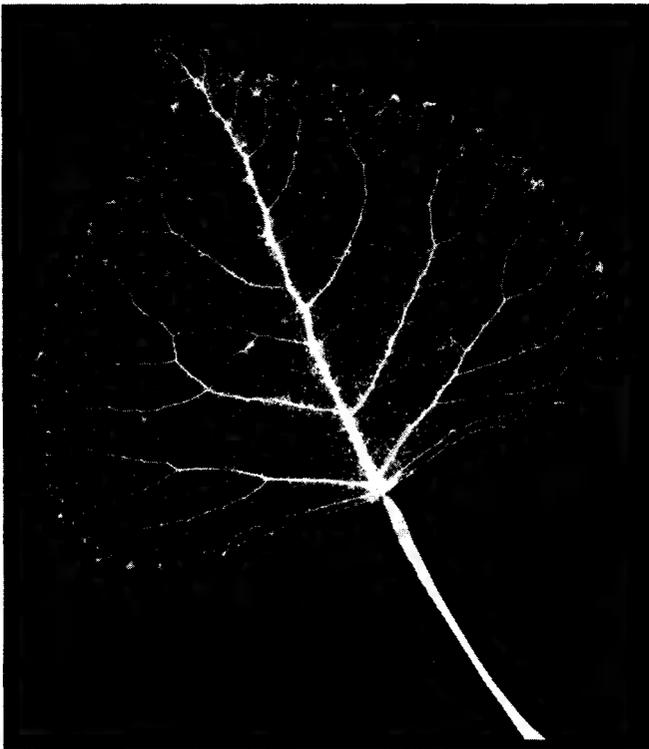
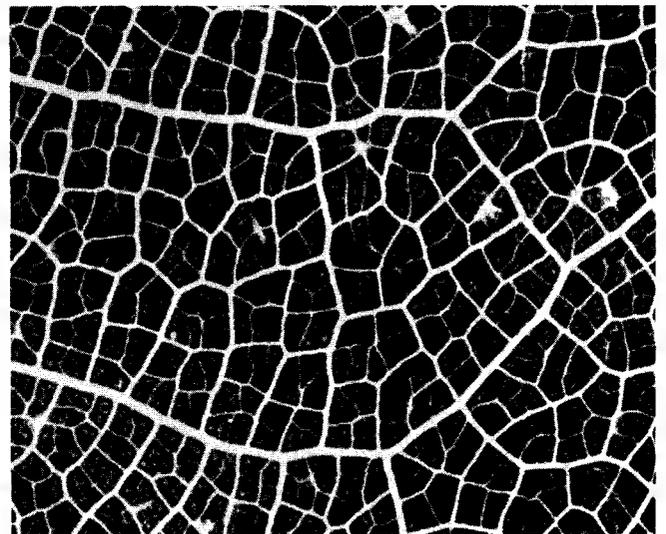


Рис. 22-23. Просветленный лист (удален хлорофилл) тополя дельтовидного (*Rhus deltooides*) при двух увеличениях. У этой породы характерное для двудоль-

ных сетчатое жилкование. Небольшие участки мезофилла, ограниченные жилками, называются ареолами. Все клетки мезофилла находятся вблизи жилок.



Вода с растворенными минеральными веществами поступает сюда по ксилеме, а синтезированные органические молекулы отводятся по флоэме

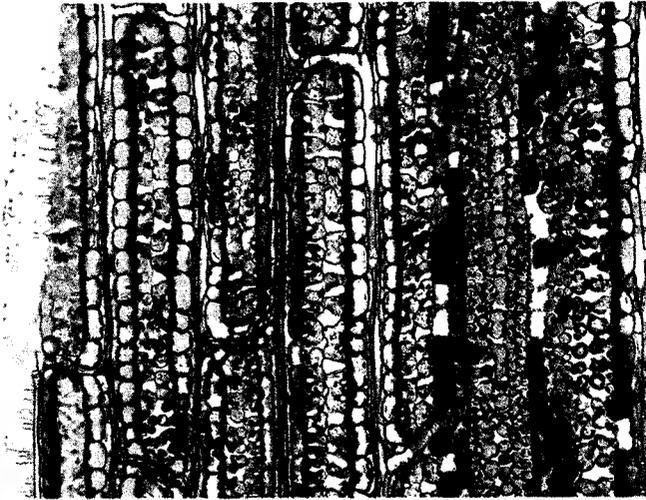


Рис. 22-24. Параллельный срез листа кукурузы, демонстрирующий характерное для однодольных параллельное жилкование. Заметны многочисленные поперечные жилки, связывающие воедино систему продольных (параллельных) жилок

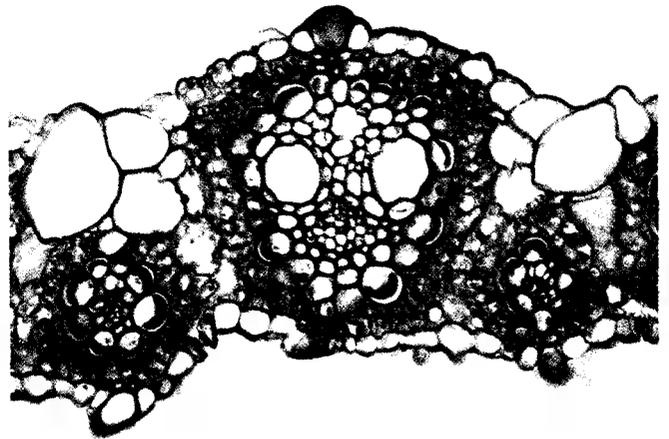


Рис. 22-25. Поперечный срез листа сахарного тростника (*Saccharum officinarum*). Как это свойственно C_4 -элакам, клетки мезофилла расположены радиально вокруг обкладок проводящих пучков, состоящих из крупных клеток из хлорофиллом

ющиеся крупными размерами и называемые *пузыревидными*, располагаются продольными рядами и, как предполагают, участвуют в складывании (скручивании) и развертывании (раскручивании) листьев (рис. 22-27). Толстостенные замыкающие клетки устьиц связаны с побочными клетками (см. рис. 22-22, а также рис. 20-20).

РАЗВИТИЕ ЛИСТА

Первый структурный признак закладки листа у большинства покрытосеменных — начало периклиналиных делений под протодермой в периферической зоне апекса побега. Сочетание растяжения клеток и дальнейших их делений вскоре приводит к образованию выступа, или *листового бугорка* (рис. 22-28, А), в то время как на апексе в определенное время и в определенном месте по отношению к ранее заложившимся листьям возникают новые центры митотической активности. До или во время формирования бугорка под молодым листовым примордием появляется прокамбиальный тяж.

По мере роста в длину листовая бугорка развивается в прямостоячий клиновидный *листовой примордий* (рис. 22-28, Б). У двудольных на нем примерно с противоположных сторон от оси вскоре появляются зоны меристематической активности. Эти области, начинающие формировать листовую пластинку, называются *маргинальными меристемами* (рис. 22-29 и 22-30).

Апикальный рост примордия непродолжителен. Лист увеличивается в длину главным образом за счет *интеркалярного роста*, т. е. делений и (в основном) растяжения клеток всей пластинки. В результате активности маргинальной меристемы довольно рано устанавливается определенное число клеточных слоев мезофилла пластинки, хотя в ходе дальнейшего развития оно может увеличиться. Различия в скорости делений и растяжения клеток разных слоев пластинки приводят к образованию многочисленных межклетников и типичной структуры мезофилла. Как правило, пер-

вой прекращает рост верхушка листа, а последним — его основание. По сравнению со стеблем большинство листьев растет недолго. Неограниченный или продолжительный рост вегетативной апикальной меристемы называют *неде-*

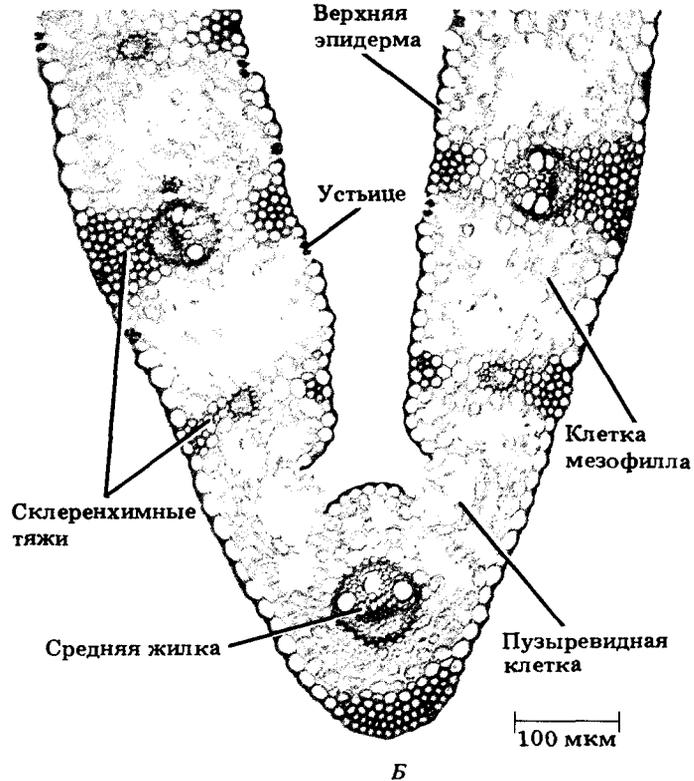
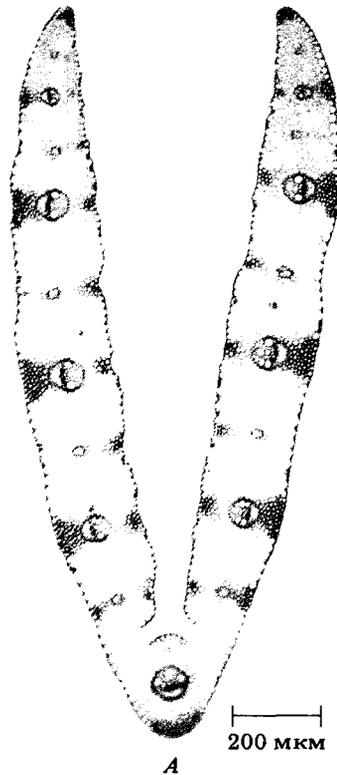


Рис. 22-26. Поперечный срез листа пшеницы (*Triticum aestivum*) — типичного C_3 -элака. Клетки мезофилла не располагаются вокруг обкладки проводящего пучка радиально. Сама она состоит из двух слоев паренхимных клеток: наружного — из относительно тонкостенных и внутреннего (местомного) — из толстостенных

Рис. 22-27. Поперечный срез листа *C₃*-злака мятлика однолетнего (*Poa annua*). Б. Увеличенная часть среза со средней жилкой. В листе злака мезофилл не дифференцирован на палисад-

ную и губчатую паренхиму. Выше и ниже жилок обычно находятся тяжи склеренхимных клеток. Эпидерма содержит крупные пузыревидные клетки, которые, как считают, участвуют

в складывании и разворачивании листьев. У мятлика на рисунке они частично утратили тургор, поэтому лист сложен. По-видимому, возрастные тургора этих клеток заставило бы его развернуться



терминированным, а ограниченный (свойственный листу и апексам цветков) — *детерминированным*.

По мере удлинения клиновидного листового примордия прокамбиальный тяж все дальше проникает в него (рис. 22-28, В), образуя систему крупных жилок, отходящих от главной, или средней, жилки (рис. 22-29). У верхушки листа закладываются более мелкие жилки, которые развиваются по направлению к его основанию, без перерывов переходя в более крупные. Таким образом, верхушка листа первой приобретает полную систему жилкования, что отражает общую последовательность развития этого органа «сверху вниз».

На рис. 22-31 представлено трехмерное изображение апекса побега и некоторых ранних стадий развития листа сельдерея (*Apium graveolens*). Листовые примордии и молодые листья расположены здесь спирально, причем более молодые листья находятся ближе к центру апекса. На рис. 22-31, А можно видеть два листовых бугорка справа и слева у его верхушки. Листовой примордий, развиваясь из бугорка, расширяется в виде раковины и благодаря быстрому относительно недолгому верхушечному росту образует черешково-рахисную часть будущего перисто-сложного листа. Ниже верхушки по обе стороны рахиса — сначала у его основания, а затем все ближе к верхушке — возникают выросты, из которых впоследствии формируются листочки. На первых выростах со временем появляются выросты второго порядка, становящиеся либо долями первичных листочков, либо отдельными вторичными листочками. Их можно видеть у

относительно крупного зачаточного листа на рис. 22-31, Б. Каждый листочек развивается аналогично простому листу.

Световые и теневые листья

Факторы окружающей среды, особенно свет, действуя на развивающиеся листья, могут оказывать существенное влияние на их окончательные размеры и толщину. У многих видов листья, выросшие при высокой освещенности (*световые*), мельче и толще, чем *теновые*, сформировавшиеся при меньшем количестве света. Увеличение толщины световых листьев связано главным образом с усиленным развитием палисадной паренхимы. Проводящая система в них также более протяженная, стенки эпидермальных клеток толще, а кроме того, гораздо выше отношение внутренней поверхности мезофилла к площади листовой пластинки. Влияние этих различий проявляется в том, что, хотя у обоих типов листьев интенсивность фотосинтеза одинакова при низкой освещенности, теневые листья не приспособлены к яркому свету и, следовательно, фотосинтезируют в таких условиях гораздо слабее световых.

Поскольку освещенность в различных частях кроны деревьев весьма неодинакова, здесь можно обнаружить крайние формы листьев обоих типов. Световые и теневые листья встречаются также у кустарников и травянистых растений. Образование того или иного типа можно стимулировать, выращивая растения при определенной освещенности.

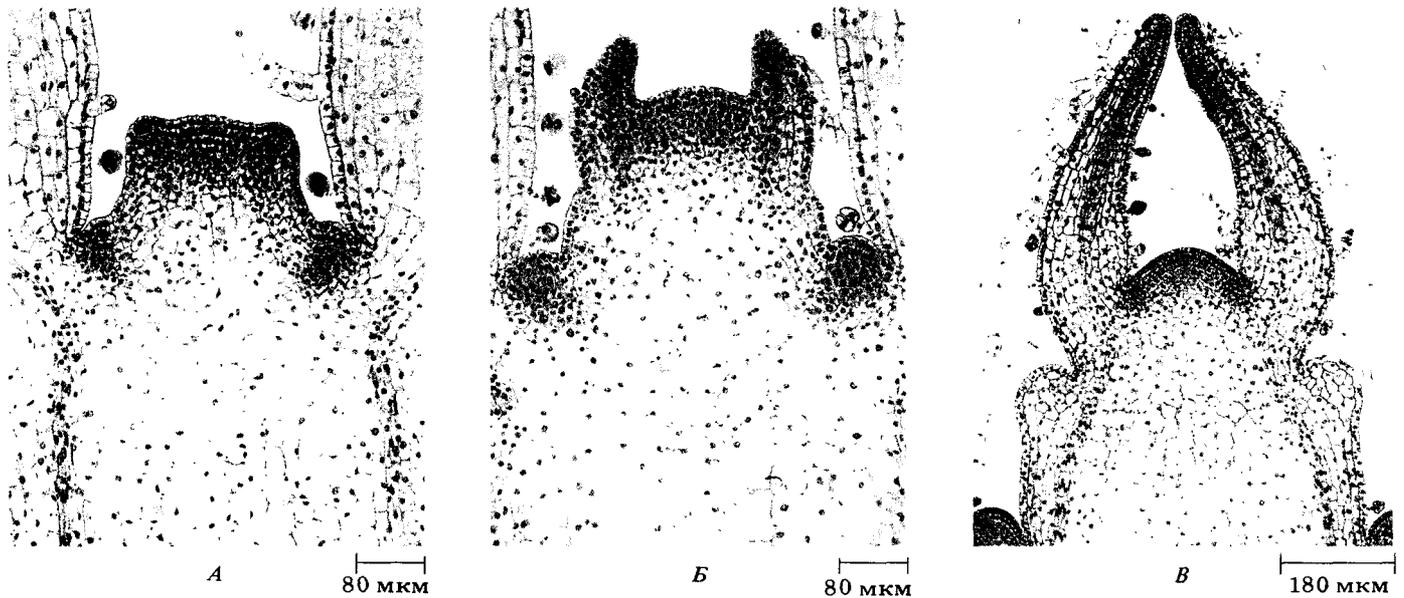


Рис. 22-28. Ранние стадии развития листа *Coleus blumei* на продольных срезах верхушки побега. Листья у этого вида располагаются в узлах попарно и супротивно друг другу (см. рис. 22-2). А. По краям апикальной меристемы можно видеть два мелких супротивных выступа — листовых бугорка. Ниже, в

пазухах двух молодых листьев, можно видеть зачатки почек. Б. Два простоячих клиновидных листовых примордия, развившиеся из листовых бугорков. Заметны входящие в них прокамбиальные тяжи. Почечные примордии (ниже) более развиты, чем на рис. А. По мере роста листовых примордиев

(В) в них продолжают развиваться прокамбиальные тяжи, отходящие от проводящих пучков стебля. Трихомы, или эпидермальные волоски, образуются из некоторых протодермальных клеток очень рано, задолго до окончания дифференцировки протодермы в эпидерму

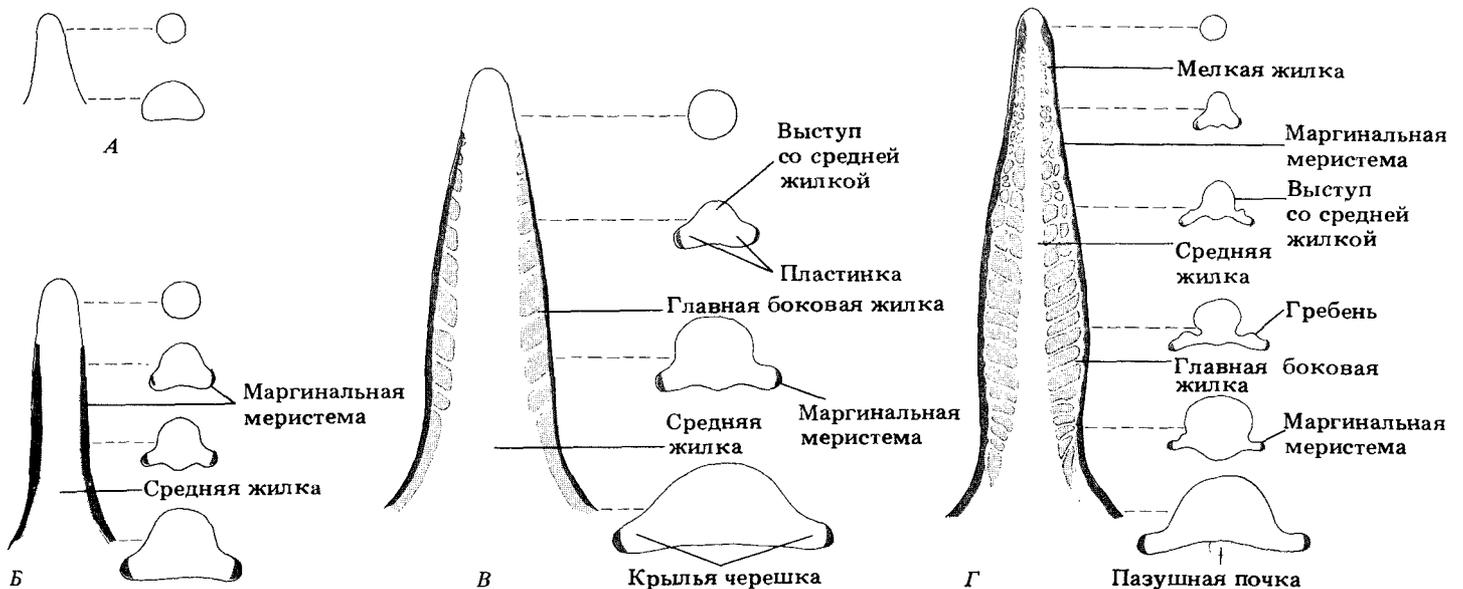


Рис. 22-29. Схемы продольных и поперечных срезов, иллюстрирующих ранние стадии развития листа табака (*Nicotiana tabacum*). А. Молодой клиновидный листовой примордий без пластинки. Б. На противоположных его сторонах началась активность маргинальной меристемы, ведущая к формированию пластинки. Присутствие такой мери-

стемы в листе табака еще недавно ставилось под сомнение. Как и апикальный рост листового примордия, ее деятельность может продолжаться сравнительно недолго. В. По мере роста пластинки становятся заметными главные боковые жилки (узкие светлые участки), отходящие от средней жилки. Г. Примордий стал выше. С дальнейшим

ростом пластинки вдоль крупных жилок появляются выросты паренхимной ткани (гребни). Мелкие жилки начинают развиваться у верхушки листа. Самые нижние рисунки справа изображают поперечные срезы «крылатого» черешка. Сравните эти схемы со срезами на рис. 22-30

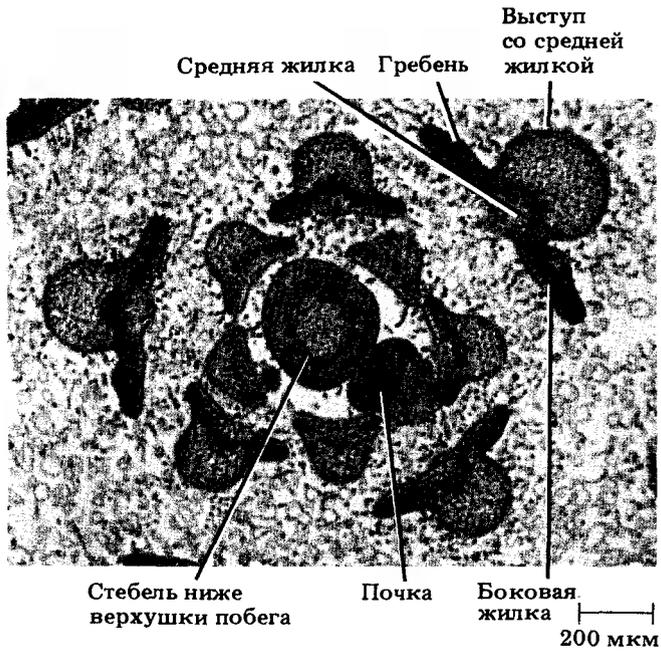
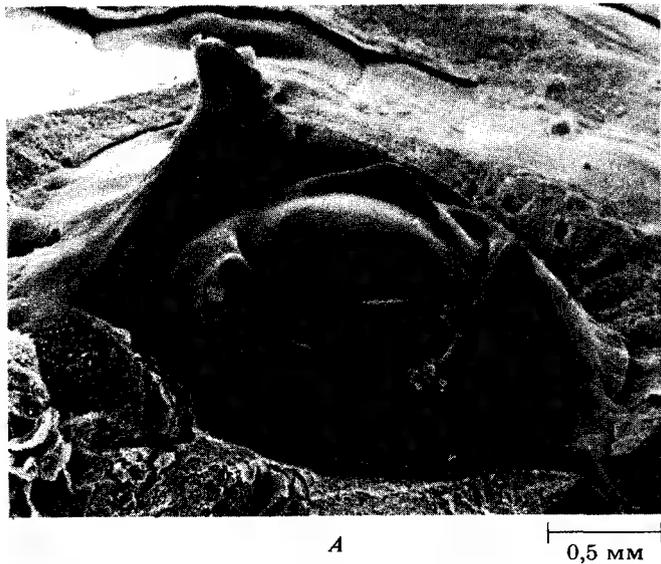


Рис. 22-30. Поперечный срез под апикальной меристемой развивающихся листьев табака, сгруппированных вокруг верхушки побега. Чем моложе листья, тем ближе они к оси. Примордий сначала не дифференцирован на среднюю жилку и пластинку. Можно видеть некоторые ранние стадии их развития (сравните эти срезы со схемами на рис. 22-29). Вокруг развивающихся листьев видны фрагменты многочисленных трихомов

Рис. 22-31. Вид ранних стадий развития листа на апексе побега сельдерея (*Arium graveolens*) в сканирующем электронном микроскопе. А. Чем ближе развивающийся лист к центру апекса, тем он моложе. Б. Два листа (справа и слева) более развиты, чем любой из представленных на рис. А

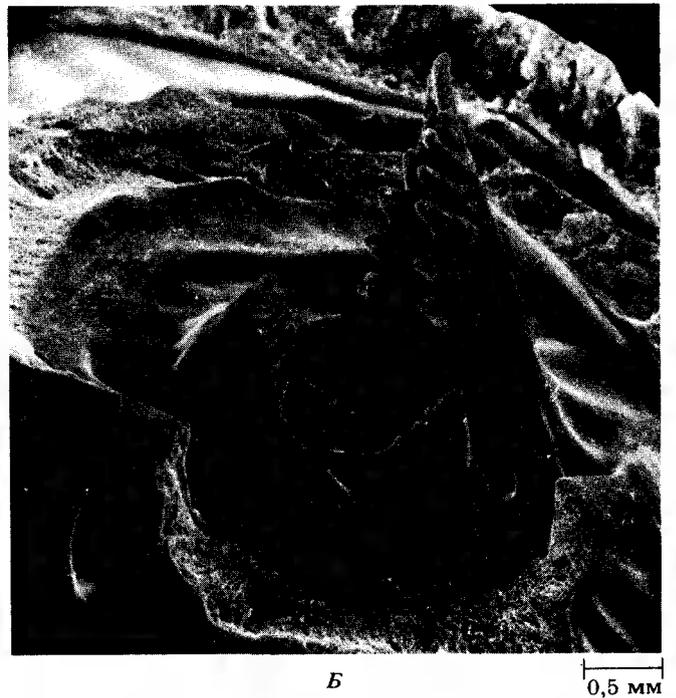


А

0,5 мм



Рис. 22-32. Отделительная зона у листа клена (*Acer*). Продольный срез через основание черешка



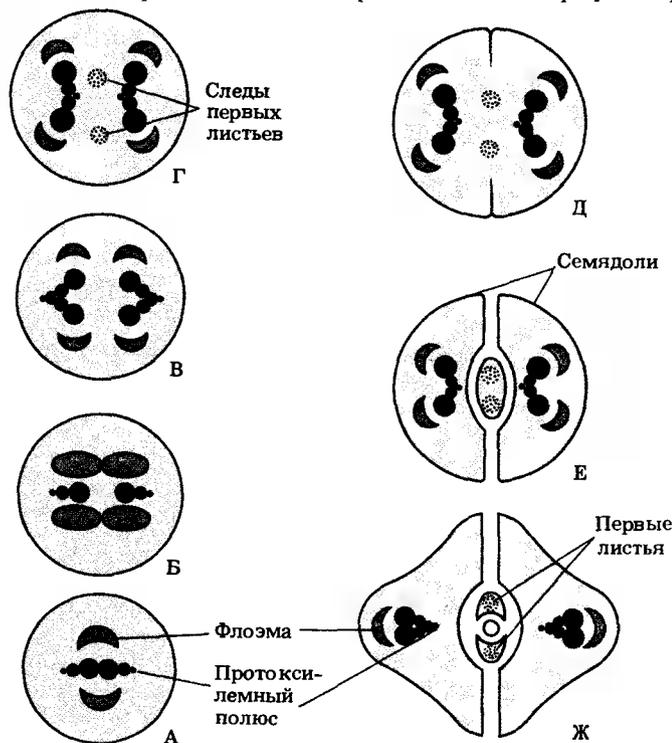
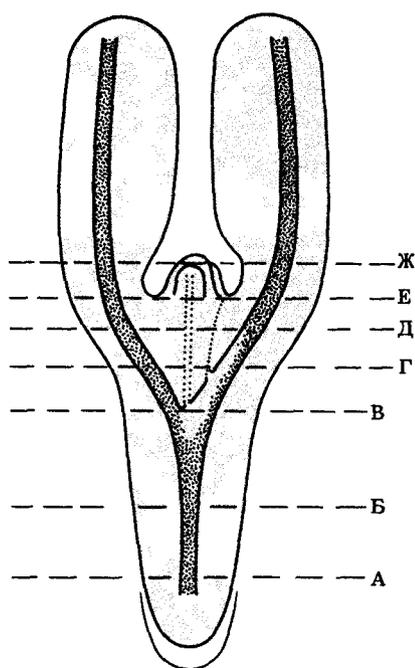
Б

0,5 мм

Рис. 22-33. Зона перехода, связывающая корень и семядоли, у проростков двудольных с диархным корнем. Первичная

проводящая система представлена в нем единственным цилиндром проводящей ткани. В гипокотиль-корневой оси

эта система разветвляется, направляясь в семядоли, а ксилема и флоэма в пределах этой оси переориентируются



ОПАДЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

У многих видов нормальному отделению листа от стебля, т. е. процессу *опадения*, предшествуют структурные и химические изменения вблизи основания черешка (см. с. 102), приводящие к образованию *отделительной зоны* (рис. 22-32). У древесных двудольных здесь можно различить два слоя: *отделительный* и *защитный*. Первый состоит из относительно коротких клеток со слабо развитыми утолщениями клеточных оболочек, что делает его непрочным. Второй формируется за счет отложения суберина в клеточных оболочках и межклетниках под отделительным слоем. После опадения листа защитный слой заметен на стебле в виде *листового рубца* (см. рис. 23-18). Связанные с опадением гормональные факторы обсуждаются в гл. 24.

ПЕРЕХОД МЕЖДУ ПРОВОДЯЩИМИ СИСТЕМАМИ КОРНЯ И ПОБЕГА

Как указывалось в предыдущей главе, различия между органами растений заключаются прежде всего в относительном расположении проводящих и основной тканей. Например, в корнях двудольных проводящие ткани образуют, как правило, сплошной цилиндр, окруженный первичной корой. Кроме того, тяжи первичной флоэмы чередуются с радиальными лучами первичной ксилемы. В стебле же проводящие ткани образуют цилиндр из отдельных пучков, расположенных вокруг сердцевины, с флоэмой на наружной их стороне и ксилемой на внутренней. Понятно, что где-то в первичном теле растения один тип структуры должен смениться другим. Это происходит постепенно в особой так называемой *зоне перехода*.

Как говорилось в гл. 19, побег и корень закладываются в эмбриогенезе как единая непрерывная структура. Следовательно, переориентация проводящих тканей происходит еще в оси молодого растения. Она начинается при закладке в зародыше прокамбия и завершается вместе с дифференцировкой различно расположенных его тканей в проростке. Непрерывная связь между проводящими системами побега и корня поддерживается на протяжении всей жизни растения.

Структура зоны перехода может быть очень сложной и у разных видов сильно различается. У большинства голосеменных и двудольных перестройка проводящей системы наблюдается между корнем и семядолями. На рис. 22-33 изображена зона перехода, типичная для двудольных. Можно видеть диархную (с двумя протоксилемными полюсами) структуру корня, разветвление и переориентацию первичных ксилемы и флоэмы, приводящие в верхней части оси к образованию сердцевины, а также следы первых листьев эпикотилия.

РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА

Меристематическая активность апекса вегетативного побега завершается развитием цветка или соцветия.

В процессе перехода к цветению в этом апексе происходят последовательные физиологические и структурные изменения, превращающие его в репродуктивный апекс. Следовательно, цветение можно рассматривать как стадию развития этой зоны побега и растения в целом. Поскольку репродуктивный апекс отличается детерминированным ростом, цветение однолетников означает приближение конца их жизненного цикла. У многолетников оно может происходить неоднократно. Известно, что в индукции цветения участвуют

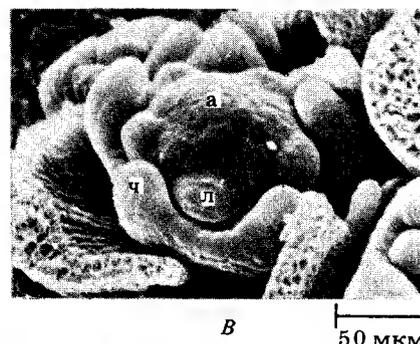
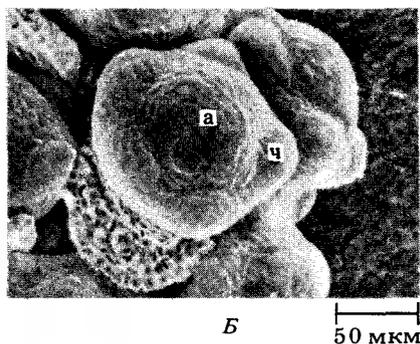
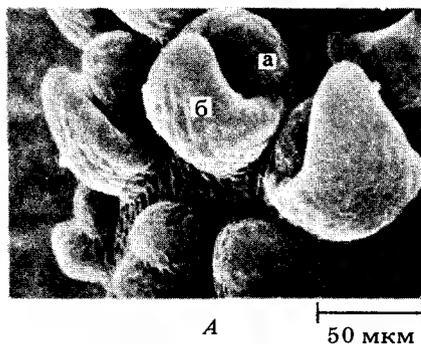
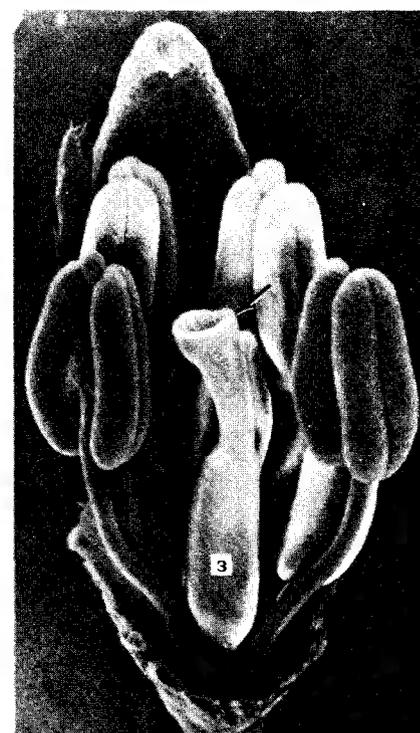
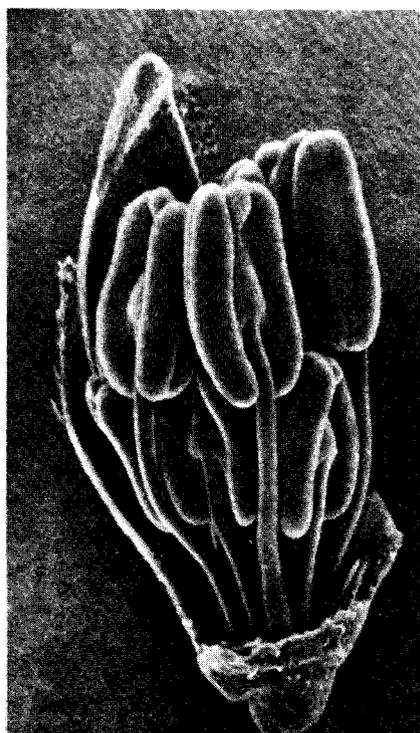
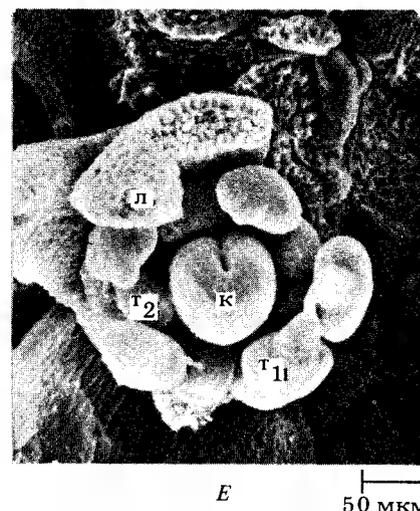
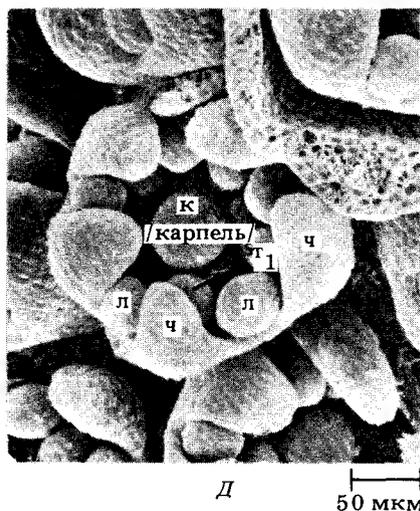
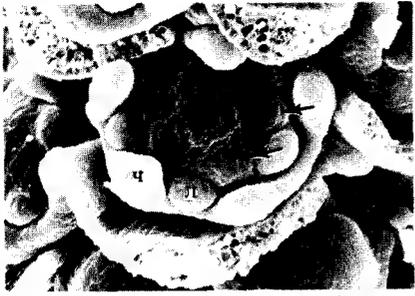


Рис. 22-34. Микрофотографии в сканирующем электронном микроскопе некоторых стадий развития обоеполого цветка *Nerpinia ribescens* (бобовое) с радиальной симметрией и круговым расположением частей. Верхушки противоположающихся брактеев на рис. Б—И удалены. На рис. Е—И удалено также большинство чашелистиков и лепестков. А. Апекс цветка (а) в пазухе брактеев (б). Б. Пять примордиев чашелистиков (ч) вокруг апекса цветка. В. Пять примордиев лепестков (л) вокруг апекса цветка чередуются с чашелистиками (ч). Развитием, чашелистики образуют трубку чашечки. Г. Пять тычиночных примордиев (стрелки) вокруг апекса цветка чередуются с лепестками (л). Д. Вокруг апекса цветка, чередуясь с членами первого (внешнего) круга тычинок (t_1), заложился второй (внутренний) их круг (t_2) (стрелка). В центре цветочного апекса обособилась карпель (к). Теперь все части цветка налицо. Е. На карпели образуется продольная борозда, которая разовьется в гнездо завязи. Тычинки наружного круга (t_1) начинают дифференцироваться на пыльники и тычиночные нити. Ж. Карпель начинает дифференцироваться на столбик и завязь (з). З. Цветок на более поздней стадии с двумя кругами тычинок. И. Цветок на еще более поздней стадии; несколько тычинок удалено, чтобы показать карпель, дифференцированную на завязь (з), столбик и рыльце (стрелка)

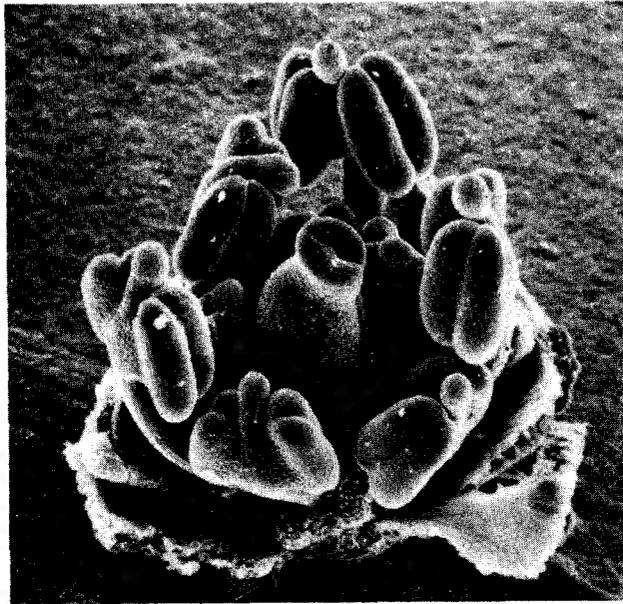


З 250 мкм

И 250 мкм



Г 50 мкм

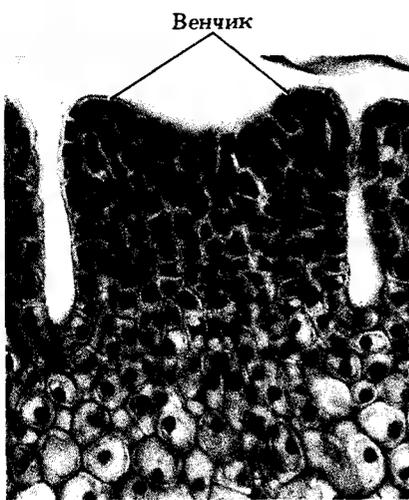


Ж 100 мкм

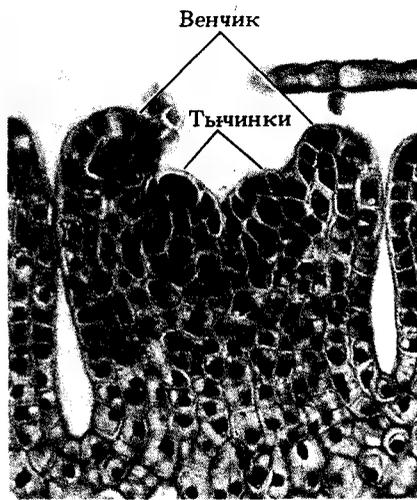


0,5 мм

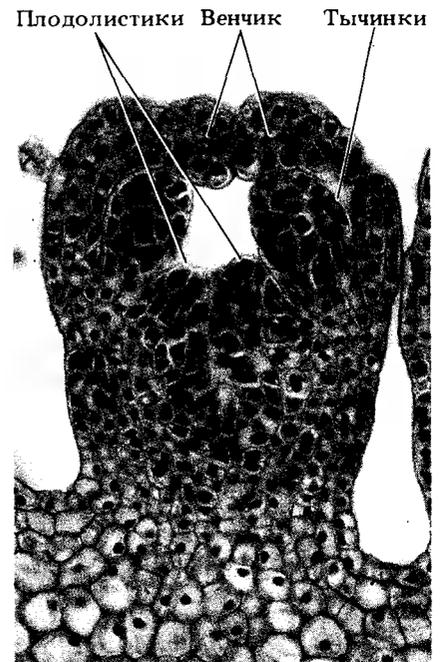
Рис. 22-35. Продольный срез молодой корзинки мелкопестника (*Erigeron*) из сложн-язычковых. Соцветие содержит многочисленные цветковые примордии. Более развитые из них находятся ближе к периферии соцветия, более молодые — в центре



А



Б



В

Рис. 22-36. Стадии развития цветка мелкопестника на продольных срезах. А. Цветковый примордий с развивающимся венчиком. Б. Закладка прирос-

ших к венчику тычинок. В. Цветок с развивающимся венчиком, тычинками и карпелями (продолжение рис. 22-36 см. с. 66)

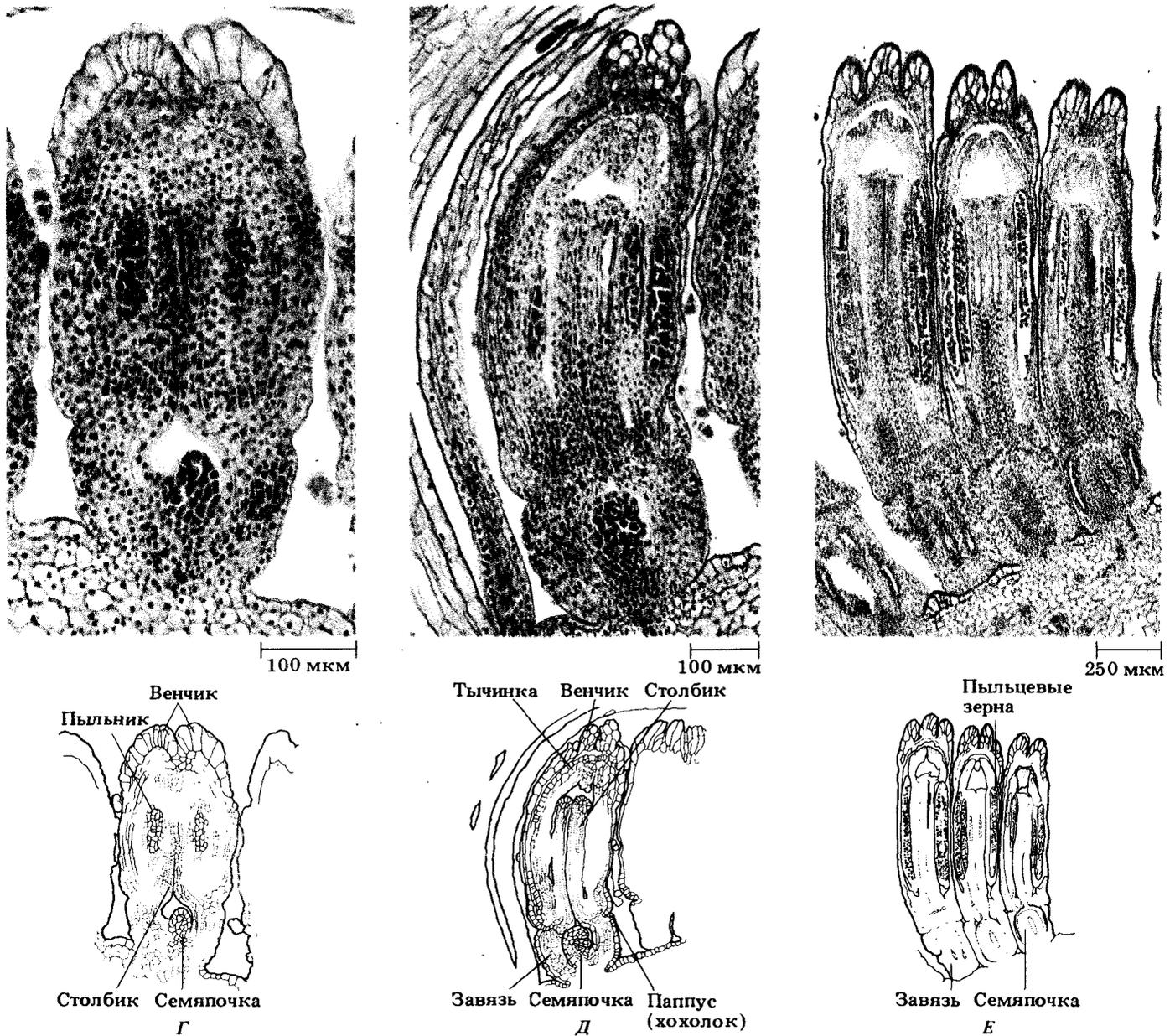


Рис. 22-36. Г, Д. Цветки с развивающимися семязачатками и столбиками. Две карпели образуют свод над полостью, заключающей семязачаток, а

затем вытягиваются в сплошной столбик с двулопастным рыльцем. Чашечка, или паппус, закладывается примерно в то же время, что и пыльники, но разви-

вается медленно. Е. Цветки почти полностью развиты. В пыльниках можно различить пыльцевые зерна. Цветок мелколепестника имеет нижнюю завязь

факторы окружающей среды, включая длину светового дня и температуру (см. гл. 25).

Переходу от вегетативного к цветковому апексу часто предшествуют удлинение междоузлий и раннее развитие под ним латеральных почек. Сам апекс заметно увеличивает митотическую активность, что сопровождается изменениями в его размерах и структуре: сначала относительно мелкий и организованный по типу туники—корпуса, он становится расширенным и куполообразным.

Закладка и ранние стадии развития чашелистиков, лепестков, тычинок и плодolistиков протекают почти так

же, как у листьев. Обычно первыми закладываются чашелистики, затем лепестки, тычинки и наконец плодolistики (рис. 22-34). Этот типичный порядок появления частей цветка может быть в некоторых случаях изменен, но взаиморасположение их в пространстве всегда одинаково (рис. 22-35 и 22-36).

Они могут оставаться отдельными в течение всего развития или объединяться внутри отдельных кругов (срастание) и между кругами (прирастание).

Типичная структура цветка и некоторые ее варианты обсуждались в гл. 18.



Рис. 22-37. Усики винограда — видоизмененные побеги

МОДИФИКАЦИИ ЛИСТА И СТЕБЛЯ

Стебли и листья могут видоизменяться и выполнять нетипичные для себя функции. Одна из наиболее распространенных модификаций — образование *усиков*, служащих для закрепления. В некоторых случаях они представляют собой видоизмененные стебли. Например, у плюща (*Hedera*) усики образуют на своей верхушке расширенные чашевидные присоски. У винограда (*Vitis*) (рис. 22-37) и девичьего винограда (*Parthenocissus quinquefolia*) это также модифицированные стебли, обвивающиеся вокруг опоры. У винограда на усиках иногда развиваются мелкие листья и цветки.

Однако в большинстве случаев усики относятся к листовым модификациям. У бобовых, в частности гороха огородного (*Pisum sativum*), они соответствуют терминальной части перисто-сложного листа (см. рис. 22-15). Однако в этом семействе их образуют лишь немногие растения. У земляного ореха (*Arachis hypogea*), например, известно другое интересное приспособление. После оплодотворения тычинки и венчик опадают, а междуузлие между завязью и цветоложем начинает удлиняться, по мере вытягивания изгибается вниз и погружает на несколько сантиметров в землю развивающийся плод, где тот и созревает. Если завязь остается над поверхностью почвы, она завядает и спелых семян не образуется.

Ветви, принимающие форму листьев, называют *клатофиллами*, или *клатодиями*. Нитевидные листоподобные ветви спаржи (*Asparagus officinalis*) — типичный их пример (рис. 22-38). Ее толстые и мясистые надземные побеги («стрелки») съедобны. Чешуйки на них — настоящие листья. В ходе дальнейшего роста в пазухах этих крохотных невзрачных чешуек развиваются клатодии, функционирующие как фотосинтезирующие органы. У некоторых кактусов ветви напоминают листья (рис. 22-39).

Иногда листья видоизменены в сухие и твердые иглы, не способные к фотосинтезу. Термины «игла» и «колючка» часто используются как взаимозаменяемые, но по происхождению вторые представляют собой модифицированные ветви, развивающиеся в пазухах листьев (рис. 22-40). Обычно синонимом этих терминов считают и «шип». Однако он не относится к модификациям стебля и листа, а представляет собой небольшой более или менее вытянутый острый вырост коры и эпидермы (пример — шипы на стебле розы). Колючки, иглы и шипы — защитные структуры, препятству-



Рис. 22-38. Нитевидные ветви обычной съедобной спаржи (*Asparagus officinalis*) напоминают листья. Такие модифицированные стебли называют клатодиями

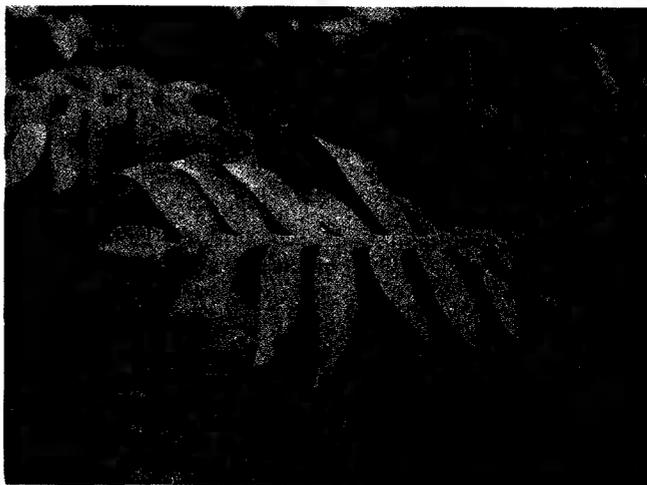


Рис. 22-39. Ветви безыглого кактуса *Eriophyllum* напоминают листья, но на самом деле являются модифицированными стеблями, клатодиями



А



Б

Рис. 22-40. А. Иглы этого кактуса (*Fergusonia melocactiformis*) — модифицированные листья. Б. Колючки — модифицированные ветви, образующиеся, как видно на этой фотографии боярышника (*Crataegus* sp.), в пазухах листьев

ющие поеданию растений животными-фитофагами. Высокоспециализированные взаимоотношения деревьев и растительных известны у так называемых «рогатых» акаций, иглы¹ которых служат убежищем для муравьев, которые убивают других насекомых, пробувающих питаться этими растениями (см. с. 256).

Очень эффектны модифицированные или специализированные листья плотоядных растений, например саррацении,

росянки и венериной мухоловки, служащие для ловли и переваривания насекомых. Образующиеся в результате питательные вещества поглощаются растением (см. гл. 26).

Запасание питательных веществ

Стебли, как и корни, служат для запасания питательных веществ. По-видимому, самым распространенным типом специализированных запасующих стеблей является клубень, например у картофеля (*Solanum tuberosum*). У этого растения, если выращивать его из семян, они развиваются на концах *столонов* (тонких стеблей, растущих параллельно поверхности почвы). Однако если для размножения использовать разрезанные клубни, то новые такие же структуры формируются на концах длинных тонких *корневищ*, т. е. подземных стеблей (рис. 22-41). За исключением проводящих тканей, почти вся масса клубня под перидермой (кожицей) представлена запасующей паренхимой. Так называемые «глазки» картофеля — это углубления с группами почек, представляющие собой пазухи чешуевидных листьев.

Луковица — это по существу крупная почка, в которой находится небольшой конический стебель с многочисленными прикрепленными к нему модифицированными листьями. Они чешуевидные, с утолщенными основаниями, где откладываются питательные вещества. Придаточные корни отходят от основания стебля («донца»). Примеры растений с такими структурами — лук (рис. 22-42, Б) и лилия.

Клубнелуковицы, хотя внешне и напоминают луковицу, состоят преимущественно из тканей стебля. Их листья обычно тонкие и гораздо мельче, чем у луковиц, поэтому запасные вещества накапливаются здесь в мясистой стеблевой части. Клубнелуковицы образуют такие всем известные растения, как гладиолус (рис. 22-42, В), крокус, цикламен.

Кольраби (*Brassica oleracea* var. *caulorapa*) — пример съе-

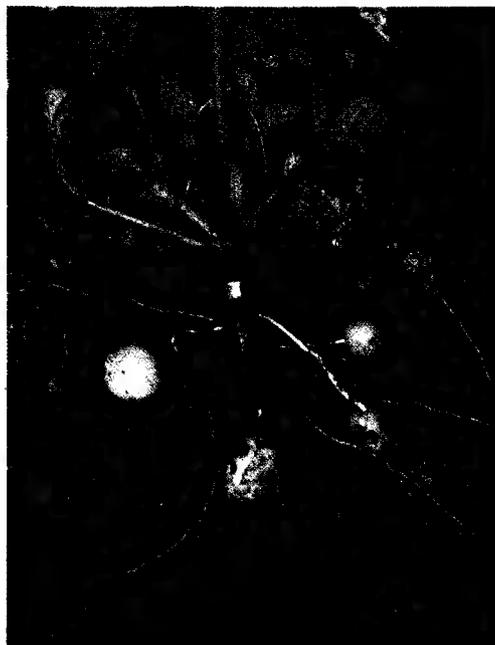


Рис. 22-41. Картофель (*Solanum tuberosum*) с клубнями, прикрепленными к корневищу, т. е. подземному стеблю

¹) Предлагаемое здесь строгое различие терминов в зависимости от происхождения структуры в советской литературе не принято, поэтому «иглы» акаций (видоизмененные прилистники) или кактусов называют также колючками, а иногда и шипами. В морфологии уточняют «колючка листового происхождения» и т. д. — Прим. ред.

добного растения с мясистым запасующим стеблем. Короткий и толстый, он поднимается над землей и несет несколько листьев с очень широкими основаниями (рис. 22-42, А). Обыкновенная, или кочанная, капуста (*Brassica oleracea* var. *capitata*) находится с кольраби в близком родстве. Ее так называемый «кочан» состоит из короткого стебля с многочисленными толстыми, перекрывающимися друг друга листьями. Кроме верхушечной почки, здесь можно найти несколько хорошо развитых пазушных почек.

У некоторых растений толстыми и мясистыми становятся черешки листьев. Хорошо известные примеры — сельдерей (*Apium graveolens*) и ревень (*Rheum rhaoticum*).

Накопление воды: суккулентность

Суккулентами называют растения с сочными тканями, специализированными для запасаания воды. Большинство их, например американские кактусы, внешне похожие на них африканские молочаи (*Euphorbia*) (см. Приложение 3 к этой главе), а также агавы (*Agave*), обычно произрастает в аридных регионах, где способность накапливать воду является жизненной необходимостью. Зеленые мясистые стебли кактусов служат одновременно фотосинтезирующими и запасующими органами. Вода накапливается в крупных тонкостенных паренхимных клетках без хлоропластов.

У агавы суккулентные части — листья. В них, как и в суккулентных стеблях, водозапасающая ткань представлена нефотосинтезирующими паренхимными клетками. Другие примеры растений с суккулентными листьями — хрустальная травка (*Mesembryanthemum crystallinum*), очиток (*Sedum*) и некоторые виды *Peperomia*. У хрустальной травки водозапасающую функцию выполняют крупные эпидермальные клетки с придатками (трихомами), называемые водяными пузырьками и удивительно похожие на хрустальные бусины

(см. рис. 20-22, В). Водозапасающие клетки листа *Peperomia* являются частью многослойной эпидермы (рис. 22-43).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вегетативные апексы побегов большинства цветковых растений организованы по типу туники—корпуса, где туника включает один или более периферических слоев клеток, а корпус представлен массой ткани под ней. Хотя первичные ткани стебля проходят те же стадии развития, что и в корне, стебель нельзя аналогичным образом разбить на зоны деления, растяжения и дифференцировки (созревания). Он растет в длину главным образом за счет удлинения междоузлий.

Как и в корне, апикальная меристема побега дает начало протодерме, основной меристеме и прокамбию, развивающимся в первичные ткани. Существуют три типа распределения здесь основной и первичной проводящей тканей: (1) в виде более или менее непрерывного полого цилиндра, (2) в виде цилиндра из отдельных тяжей и (3) в виде системы тяжей, рассеянных по всей основной ткани. Независимо от типа строения флоэма обычно располагается снаружи от ксилемы.

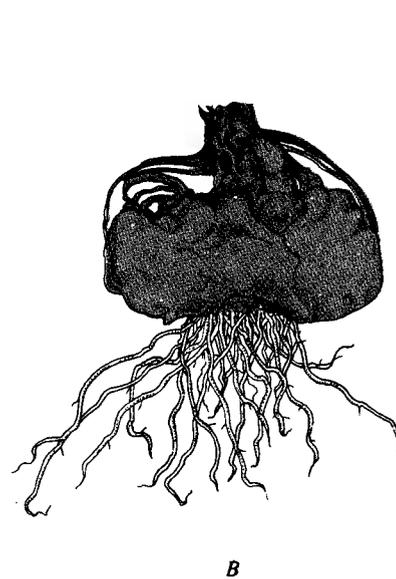
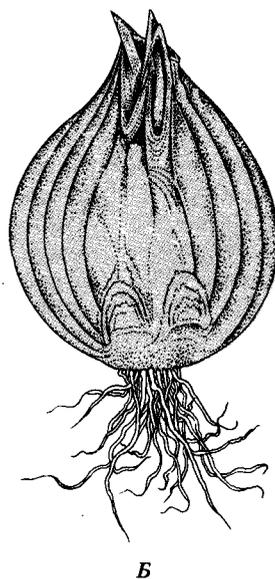
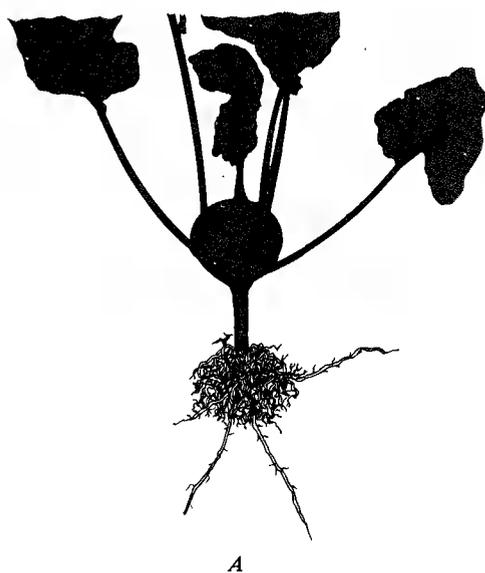
У большинства двудольных листья состоят из пластинки и черешка. Иногда пластинки разделены на листочки. Устьица обычно более многочисленны на нижней стороне листа. Основная ткань, или мезофилл, листа является специализированной фотосинтезирующей и у мезофитов дифференцирована на палисадную и губчатую паренхиму. Она обильно пронизана межклетниками и жилками, т. е. проводящими пучками, состоящими из флоэмы и ксилемы и окруженными паренхиматозными обкладками. Ксилема обычно расположена на верхней стороне жилки, а флоэма на нижней.

У большинства однодольных, включая злаки, лист состоит из пластинки и влагалища, охватывающего стебель.

Рис. 22-42. Примеры модифицированных листьев и стеблей. А. Мясистый запасующий стебель кольраби (*Brassica oleracea* var. *caulorapa*). Б. Луковица лука репчатого (*Allium cepa*) состоит из кони-

ческого стебля и прикрепленных к нему чешуевидных листьев, содержащих запасные питательные вещества и составляющих съедобную часть этого

видоизмененного побега. В. Клубнелуковица гладиолуса (*Gladiolus grandiflorus*) представляет собой мясистый стебель с мелкими пленчатыми листьями



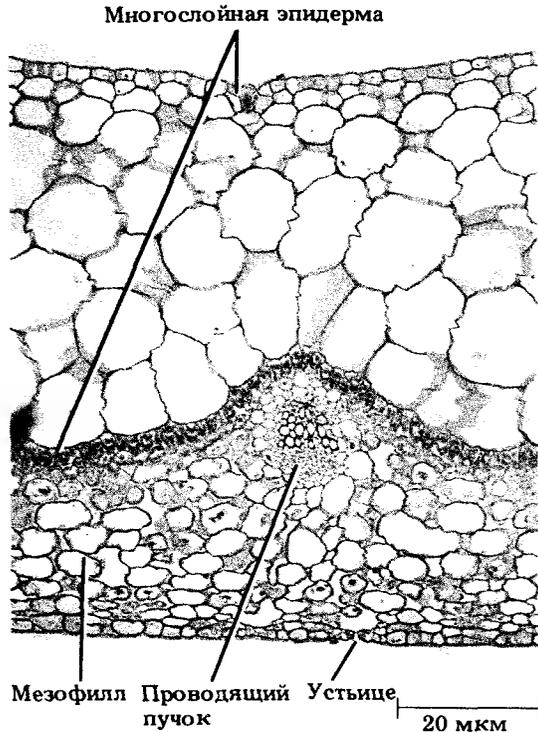


Рис. 22-43. Поперечный срез листовой пластинки *Persea indica*. Очень толстая многослойная эпидерма на верхней стороне листа, предположительно, является водозапасающей тканью

Листья C_3 - и C_4 -злаков имеют существенные анатомические различия. Наиболее значительным из них является присутствие у C_4 - и отсутствие у C_3 -видов Kranz-анатомии, т. е. такого строения, при котором клетки мезофилла и обкладки располагаются вокруг проводящих пучков двумя концентрическими слоями.

Листья образуются в периферической зоне апекса побега, и их положение на стебле отражается в особенностях расположения в нем проводящей системы. Их рост детерминированный, т. е. относительно непродолжителен, тогда как у вегетативных апексов побега он может быть неограниченным, или недетерминированным. У многих видов листья, выросшие при высокой освещенности, мельче и толще развившихся при относительном затенении. Первые называются световыми, вторые — теневыми.

У многих растений опадение листьев предшествует формированию у основания черешка отделительной зоны.

Изменение типа структуры, свойственного корню, на характерный для побега происходит в определенной области оси зародыша и молодого проростка, называемой зоной перехода.

При цветении вегетативный апекс непосредственно превращается в репродуктивный.

Побеги, как и корни, могут запасать питательные вещества. Примеры специально приспособленных для этого мясистых побегов — клубни, луковицы и клубнелуковицы. Растения, запасющие воду, называются суккулентами. Водозапасающая ткань их состоит из крупных паренхимных клеток. Суккулентными могут быть стебли, листья или и те и другие вместе.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

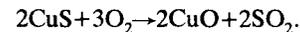
РАСТЕНИЯ, ЗАГРЯЗНЕНИЕ ВОЗДУХА И КИСЛОТНЫЕ ДОЖДИ

Лист растения, подобно легкому человеку, может функционировать только тогда, когда способен к газообмену с окружающим воздухом. Следовательно, он, как и легкое, чрезвычайно чувствителен к атмосферному загрязнению.

Это загрязнение выступает в разных формах. Иногда оно создается твердыми частицами. Они могут быть органическими (например, в дыме, образующемся при сгорании ископаемого топлива и мусора) или неорганическими (в частности, пыль цементных и металлургических предприятий, соединения свинца, выделяющиеся при сжигании этилированного бензина). Будучи главным компонентом «смога», эти частицы снижают количество солнечного света, достигающего земной поверхности, а также оказывают прямое повреждающее воздействие на растения. Они могут засорять устьица, препятствуя их функционированию, или (особенно металлические) выступать в качестве ядов.

Фтористые соединения, попадающие в воздух в виде отходов фосфатного, сталелитейного, алюминиевого и других производств, действуют как кумулятивные яды, проникая в лист через устьица и разрушая ткани листа, по-видимому, за счет ингибирования ферментов, участвующих в синтезе целлюлозы. Тысячи гектаров цитрусовых рощ Флориды пострадали от выбросов фторидов с предприятий фосфатных удобрений.

При обработке руды, содержащей серу, образуется сернистый газ:



Это соединение имеет неприятный остроледкий вкус (необычным его свойством как загрязнителя воздуха является то, что вкус ощущается при меньших концентрациях в атмосфере, чем запах). Оксиды серы образуются также при сгорании ископаемого топлива, содержащего этот элемент. Во влажном воздухе они реагируют с водой, образуя капельки серной кислоты, обладающей сильным коррозионным действием и входящей в состав кислотного дождя. В некоторых районах США местность буквально превратилась в пустыню под влиянием выбросов в атмосферу SO_2 и металлов. Еще в 1905 г. была начата борьба с загрязнением воздуха в окрестностях медеплавильных предприятий в шт. Теннесси, но и сейчас роскошные леса, когда-то распространенные здесь, полностью отсутствуют. Погибла вся растительность, а питательные вещества из почвы вымыты кислотой. Вокруг медеплавильных заводов долины Сакраменто в Калифорнии растительность уничтожена на площади 260 км², а еще на 320 км² ее рост сильно подавлен.

Наиболее распространенная форма атмосферного загрязнения в Калифорнии — фотохимический смог, образующийся при действии солнечного света на автомобильные выхлопы. Район Лос-Анджелеса — «идеальное» место для его возникновения, так как жизнь здесь тесно связана с использованием автомобиля, а горы к северу и востоку образуют барьер, препятствующий циркуляции воздуха. Многие виды растений не могут выживать не только в самом городе (это типично и для многих других крупных городов), но и на расстоянии 160 км от него, где смог, распространяющийся из этого бассейна, повреждает сельскохозяйственные культуры и губит в горах сосновые леса.

Один из главных компонентов фотохимического смога —

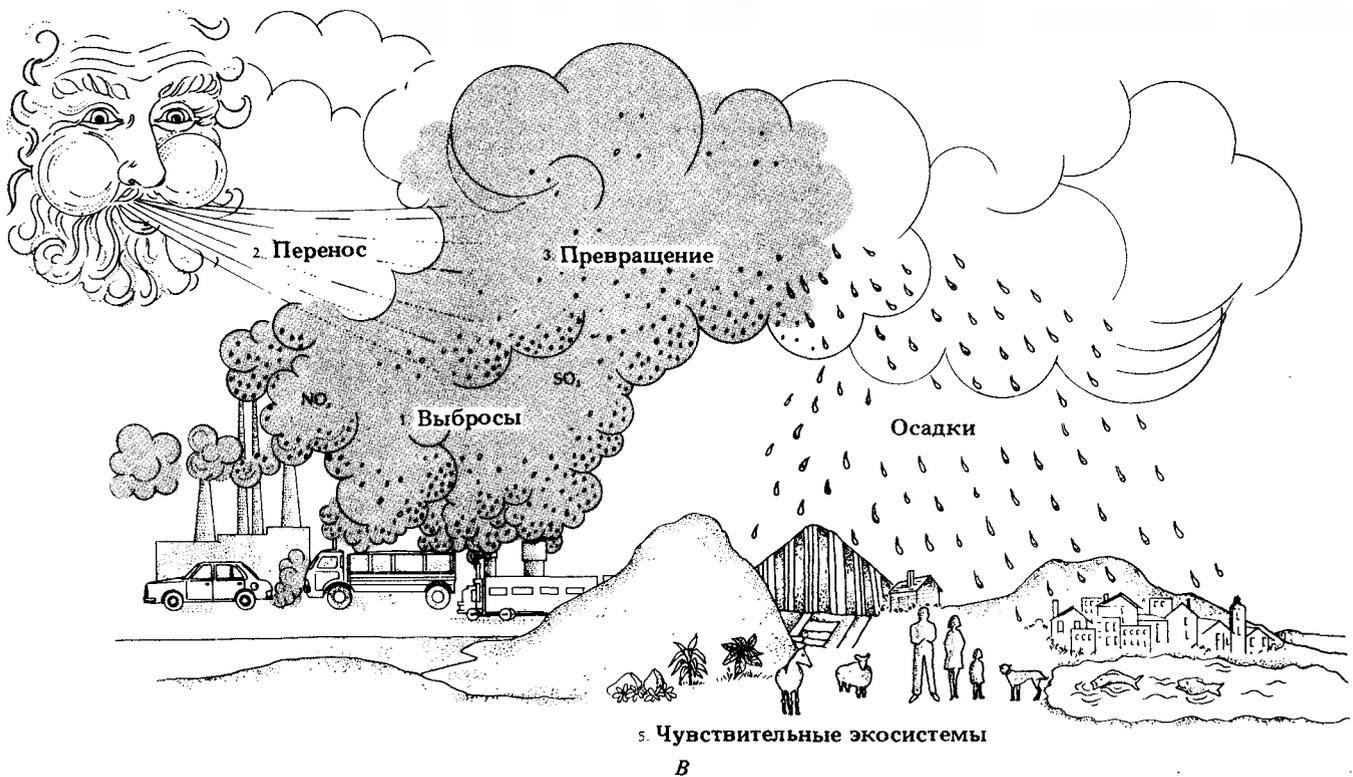
А. Повреждение листа ежевики (*Rubus*) сернистым газом; пораженные участки окружены здоровой тканью. Б. Повреждение озоном листа табака (*Nicotiana tabacum*) проявляется в виде штрихов или крапин отмершей ткани на его верхней поверхности. При тяжелом поражении озоном такие крапины сливаются в более обширные пятна, заметные на обеих поверхностях. В. Когда оксиды серы и азота реагируют в атмосфере с водой, образуются серная и азотная кислоты, выпадающие на землю в составе кислотных дождей.



А



Б



В

двуокись азота (NO_2), возникающая при любых процессах горения в воздухе (в сухом виде он содержит 77% азота), поэтому присутствующая и в автомобильных выхлопах. Под влиянием света NO_2 расщепляется на NO и атомарный кислород. Последний чрезвычайно реакционноспособен и образует с молекулярным кислородом озон.

Сходные реакции под влиянием ультрафиолетового излучения происходят в верхних слоях атмосферы, образуя озоновый экран, описанный на с. 13, т. 1. Озон может также возникать при электрических разрядах, давая «свежий» запах после грозы. Это вещество высокотоксично. У растений оно повреждает тонкостенные палисадные клетки, изменяя, по-видимому, проницаемость мембран — клеток и хлоропла-

стов. Другой компонент фотохимического смога — ПАН (пероксиацетилнитрат — $\text{C}_2\text{H}_3\text{O}_5\text{N}$). Он в несколько раз токсичнее озона, но обычно присутствует в воздухе в гораздо меньших концентрациях. Наличие в атмосфере $0,25 \text{ млн}^{-1}$ фотохимического смога снижает фотосинтез на 66%.

В настоящее время большую озабоченность вызывает вредное влияние на окружающую среду кислотного дождя. «Нормальный» дождь, выпадающий в незагрязненных районах, обычно имеет рН 5,6. Сжигание ископаемого топлива и обработка сульфидных руд приводит к выделению в атмосферу больших количества оксидов серы и азота, которые, реагируя здесь с водой, образуют сильные кислоты (серную и азотную). Дождь и снег в этих условиях имеют рН меньше

5,6, т. е. по определению являются кислотными. Такие осадки сейчас широко распространены, особенно в Западной Европе, на востоке США и юго-востоке Канады, где среднегодовое значение их pH составляет 4—4,5. Кроме того, отдельные ливни бывают здесь гораздо более кислотными. В Шотландии, Норвегии и Исландии зарегистрированы дожди с pH 2,4, 2,7 и 3,5 соответственно. Попытка уменьшить локальное загрязнение путем увеличения высоты труб промышленных предприятий создала региональные проблемы. Загрязнители, выбрасываемые высокими трубами, распространяются по воздуху на большие расстояния. Например, считается, что более 75% серы в дожде, выпадающем в Скандинавии, образуется на Британских островах и в Центральной Европе. Влияние кислотного дождя на растения понятно не до конца, но исследуется повсеместно в Северном полушарии. Показано, что он замедляет рост лесных пород в Швеции. Экспериментальный кислотный дождь повреждает листья и тормозит прорастание семян. В последние несколько лет площадь пострадавших лесов в ФРГ увеличилась с нескольких процентов до более 50%.

Особенно заметно влияние кислотного дождя на популяции рыб, фактически погибшие в подкисленных озерах некоторых районов земного шара. Предполагается, что это обусловлено главным образом не прямым понижением pH воды, а повышением концентрации в ней алюминия. Этот металл, составляющий около 5% земной коры, почти нерастворим в нейтральной или щелочной среде и вследствие этого биологически неактивен. Однако в результате кислотных дождей концентрация растворенного алюминия в некоторых озерах может возрасти до уровня, токсичного для рыбы и других водных организмов. Растворимость других токсичных металлов, в частности свинца, кадмия и ртути, также резко увеличивается с понижением pH.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

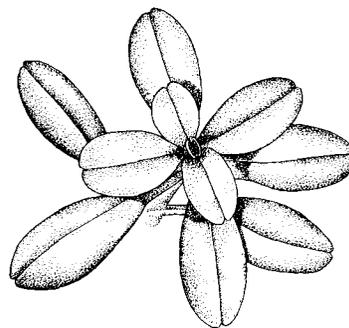
ДИМОРФИЗМ ЛИСТЬЕВ У ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

В естественной среде у водных цветковых растений иногда развиваются две разные формы листьев: под водой — узкие и часто сильно рассеченные (подводные), а над ее поверхностью — обычного облика (надводные). Различными обработками можно стимулировать незавершившие формирование листья развиваться в атипичную для данных условий существования форму.

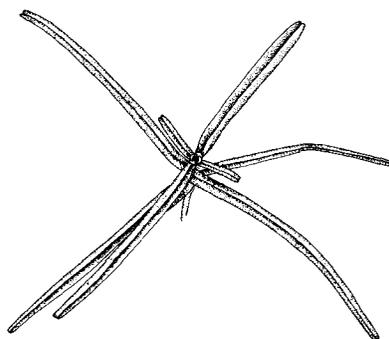
При недавних исследованиях водного растения *Callitriche heterophylla* было обнаружено, что растительный гормон, гибберелловая кислота, побуждает его воздушные, т. е. выступающие из воды, побеги образовывать подводные листья. Другой растительный гормон, абсцизовая кислота (см. гл. 24), приводит к возникновению надводных листьев на погруженных побегах. К такому же результату приводят повышенные температуры или добавки к воде спирта маннитола.

В природе клеточное тургорное давление погруженных (подводных) листьев относительно высокое, а у надводных относительно низкое. Последнее может отчасти объясняться транспирационной потерей воды через многочисленные устьица на листовой поверхности. С высоким тургором в развивающихся подводных листьях связано появление у них в зрелом состоянии длинных эпидермальных клеток.

Гибберелловая кислота заставляет клетки надводных



Надводные листья



Подводные листья

листьев вытягиваться, увеличивая поглощение воды, а следовательно, и тургорное давление. Полностью сформировавшиеся, такие листья обладают всеми признаками типично подводных, включая длинные эпидермальные клетки. Ограниченное растяжение клеток погруженных побегов под воздействием абсцизовой кислоты или высокой температуры, по-видимому, не является результатом снижения тургора; обработанные клетки становятся менее растяжимыми, поэтому высокий тургор не способствует увеличению их размеров. Выращивание погруженных побегов в растворе маннитола приводит к тургорному давлению, сходному с отмечаемым у контрольных надводных побегов, и формированию листьев с короткими эпидермальными клетками.

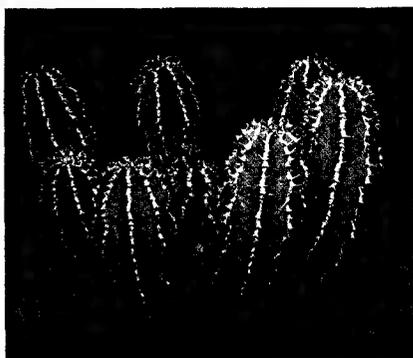
Результаты этих экспериментов показывают, что относительная величина клеточного тургорного давления определяет окончательные размеры и форму листа у *Callitriche heterophylla*. Таким образом, простое присутствие или отсутствие вокруг воды во время его развития приводит к соответствующей адаптации к над- или подводным условиям.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

КОНВЕРГЕНТНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Сходные факторы отбора, действующие на растения в близких условиях, но в разных частях света, часто способствуют тому, что совсем неродственные виды приобретают сходный облик. Процесс, приводящий к этому, называют конвергентной эволюцией.

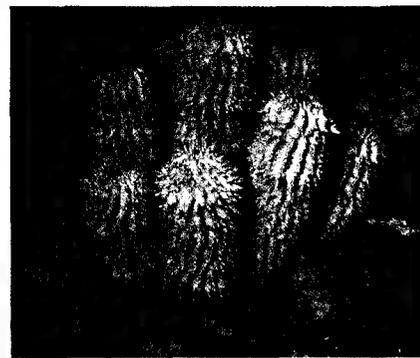
Рассмотрим некоторые адаптивные признаки пустынных растений: мясистые колоннообразные стебли (обеспечивающие запасание воды), защитные иглы и редуцированные листья. В трех весьма далеких друг от друга семействах цветковых — молочайных (*Euphorbiaceae*), кактусовых (*Cacta-*



А



Б



В

сеae) и ластовневых (Asclepiadaceae) — известны представители со всеми этими признаками. Кактусоподобные молочайные и ластовневые, показанные на рисунках, произошли от облиственных растений, совершенно непохожих друг на друга.

Естественный ареал кактусов (за единственным исключением) охватывает лишь Новый Свет. Сравнительно мясистые представители двух других названных семейств встречаются главным образом в пустынных областях Азии и осо-

бенно Африки, где занимают такую же экологическую нишу, что и кактусы в Америке.

Хотя растения, показанные здесь (А — *Euphorbia* из молочайных; Б — кактус *Echinocereus*; В — *Hoodia*, суккулент из ластовневых), имеют фотосинтез типа САМ, все они родственны C_3 -растениям и происходят от них. Отсюда можно сделать вывод, что физиологические адаптации, связанные с САМ-фотосинтезом, также возникли в результате конвергентной эволюции (см. гл. 7).

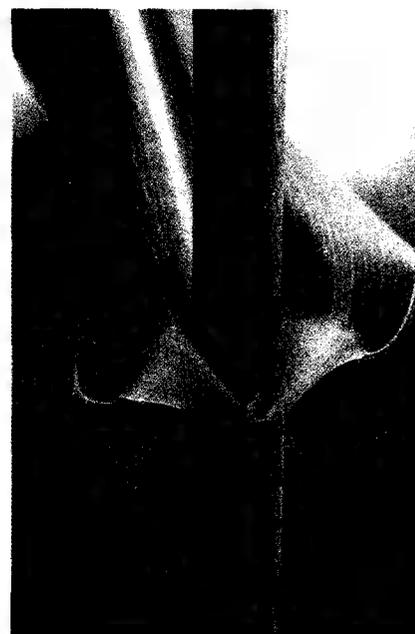
Проводящие пучки, более или менее полностью погруженные в мезофилл, называют *мелкими жилками*, а сопровождающиеся выступами на нижней стороне листа — *крупными жилками*. Главную роль в отводе ассимилятов из клеток мезофилла играют первые. С увеличением размеров жилок их связь с мезофиллом ослабевает, и они все больше окружаются нефотосинтезирующими тканями гребней. Следовательно, функция сбора ассимилятов постепенно вытесняется главным образом транспортной.

Проводящие ткани жилок редко граничат с межклетниками мезофилла. Крупные жилки окружены паренхимой, содержащей мало хлоропластов, в то время как мелкие —

Рис. 22-16. Сидячие (бесчерешковые) листья часто встречаются у двудольных, например у *Moricondia* из семейства крестоцветных (А), но особенно характерны для злаков и других однодольных. Б. У кукурузы (однодольного растения) основание листа образует вокруг стебля влагалище, из которого выступает язычок — небольшой вырост листовой ткани



А



Б



Рис. 23-1. Одинокое растущее дерево карли овалной (*Carpa ovata*) зимой. Растения могут достигать таких крупных размеров благодаря способности корней и стеблей разрастаться в поперечнике, т. е. их вторичному росту. Большая часть образующихся при этом тканей представлена вторичной ксилемой, или древесиной, не только проводящей воду и минеральные вещества, но и придающей большую прочность корням и стеблям

У многих растений (например, у большинства однодольных и некоторых травянистых двудольных, в частности, у лютика) с завершением дифференцировки первичных тканей рост данной части тела прекращается. Другой крайний случай представляют собой голосеменные и древесные двудольные, корни и стебли которых продолжают увеличиваться в диаметре даже в участках, завершивших удлинение (рис. 23-1). Это нарастание в толщину, или в обхват, называемое вторичным ростом, — результат деятельности двух латеральных меристем — *камбия* и *пробкового камбия*.

У трав, т. е. травянистых растений, вторичный рост побегов слабый или вообще отсутствует. В умеренных зонах такой побег или все растение в зависимости от вида живет в течение только одного сезона. Древесные растения, т. е. деревья и кустарники, — многолетние. В начале каждого вегетационного периода возобновляется их первичный рост, а к более старым частям тела латеральные меристемы, восстанавливая свою активность, добавляют новые ткани. Хотя у большинства однодольных вторичный рост отсутствует, некоторые из них (например, пальмы) образуют толстые стебли за счет одного первичного роста (см. с. 45).

Растения часто подразделяют в соответствии с сезонными циклами роста на одно-, дву- и многолетники. У *однолетних*, к которым относятся многие сорняки, дикорастущие и садовые «цветы» и овощи, все развитие от семени через вегетативную фазу до цветения и нового образования семян завершается в течение одного вегетационного периода продолжительностью иногда всего несколько недель. Между этими периодами растение представлено покоящимся семенем.

Двулетники развиваются от прорастания семени до формирования новых семян в течение двух вегетационных периодов. Первый из них завершается образованием корня, короткого стебля и розетки листьев у поверхности почвы. В течение второго растение цветет, плодоносит, дает семена и, закончив жизненный цикл, отмирает. В умеренных зонах однолетники и двулетники редко одревесневают, хотя у их стеблей и корней может наблюдаться ограниченный вторичный рост.

Многолетники — это растения с вегетативными частями, живущими и нарастающими в течение многих лет. Травяни-

стые многолетники переживают неблагоприятные периоды в виде покоящихся подземных органов — корней, корневищ, луковиц, клубней. Древесные многолетники, к которым относятся лианы, кустарники и деревья, сохраняют в таких условиях надземные части, но обычно прекращают рост. Они цветут, только достигнув зрелого состояния, для чего может потребоваться много лет. Например, конский каштан (*Aesculus hippocastanum*) не зацветает до 25-летнего возраста, а *Puya raimondii*, очень крупное, родственное ананасу растение (семейство бромелиевых) из Анд высотой до 10 м — до 150-летнего. Многие древесные виды листопадные, т. е. теряют все листья одновременно и развивают их из почек при новом наступлении благоприятного сезона. У вечнозеленых деревьев и кустарников листья также опадают и сменяются, но не все сразу.

КАМБИЙ

В отличие от многогранных инициалей апикальных меристем, содержащих плотную цитоплазму и крупные ядра, меристематические клетки камбия сильно вакуолизированы. Известны две их формы: удлиненные в вертикальном направлении *веретеновидные инициали* и вытянутые в горизонтальном направлении или отчасти квадратные *лучевые инициали*. Длина первых намного превышает ширину, и на поперечном срезе они уплощены наподобие кирпичей. У ветвистой сосны (*Pinus strobus*) их длина в среднем 3,2 мм, у яблони (*Malus sylvestris*) — 0,53 мм (рис. 23-2), а у белой акации (*Robinia pseudo-acacia*) — 0,17 мм (рис. 23-3).

Вторичные ксилема и флоэма формируются в результате периклиналиных делений камбиальных инициалей и их производных. Другими словами, возникающие между ними клеточные пластинки проходят параллельно поверхности корня или стебля (рис. 23-4, А). При делении камбиальной инициали клетки, откладывающаяся в сторону этой поверхности, со временем становится флоэмной, а оказывающаяся ближе к сердцевине — ксилемной. Таким образом возникает длинный непрерывный ряд клеток, тянущийся радиально от камбия — наружу к флоэме и внутрь к ксилеме (рис. 23-5).

Образованные веретеновидными инициалами клетки ксилемы и флоэмы с их вертикально ориентированными продольными осями составляют *осевую систему* вторичных проводящих тканей. Лучевые инициали дают ориентированные горизонтально *лучевые клетки радиальных лучей*, или *радиальной системы* (рис. 23-5). Эти лучи состоят главным образом из паренхимных клеток и не одинаковы по длине. Питательные вещества переносятся от протопласта к протопласту по плазмодесмам (*симпластный транспорт*), проходя от вторичной флоэмы через камбий и далее по радиальным лучам к живым клеткам вторичной ксилемы. В то же время вода проходит от вторичной ксилемы к камбию и вторичной флоэме главным образом по оболочкам (*апопластный транспорт*) клеток лучей и осевой системы. Лучи служат также местом запасания крахмала и липидов.

В узком смысле термин «камбий» относится только к камбиальным инициалам, которых в каждом радиальном ряду всего по одной. Однако часто трудно или вообще невозможно отличить эти клетки от их непосредственных производных, иногда в течение длительного времени остающихся меристематическими (рис. 23-5). Даже зимой, когда камбий неактивен, между ксилемой и флоэмой можно видеть несколько слоев сходных по виду недифференцированных клеток. Поэтому некоторые ботаники применяют термин

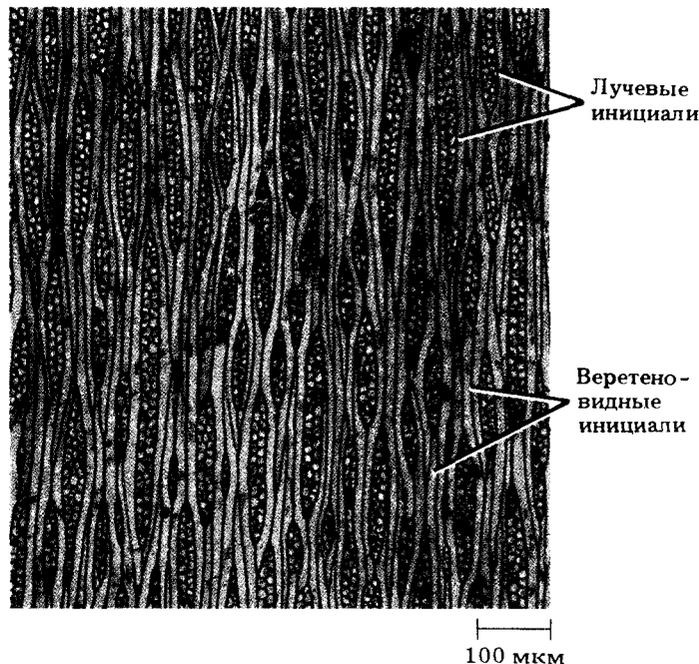


Рис. 23-2. Тангентальный срез камбия яблони (*Malus sylvestris*). Такие срезы делаются под прямыми углами к лучам, которые видны на них в поперечном сечении. Камбий, подобный изображенному здесь, с веретеновидными инициалами, не расположенными на тангентальных срезах горизонтальными рядами, называют *неярусным*

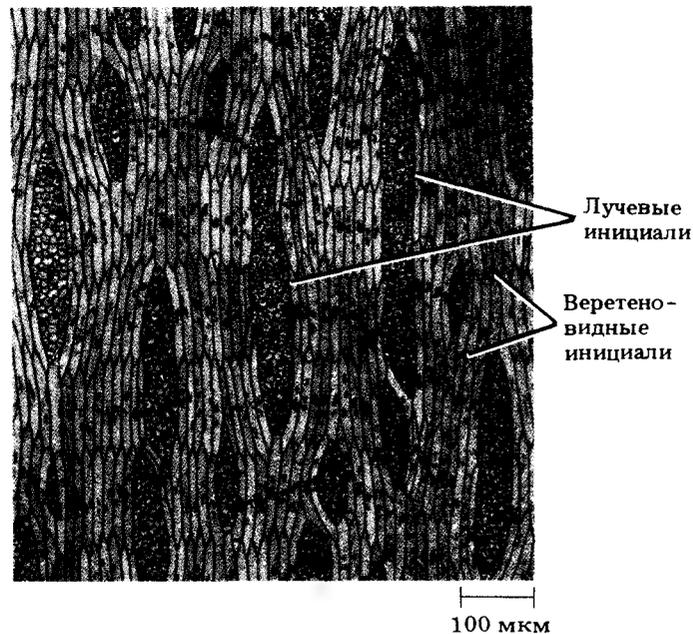
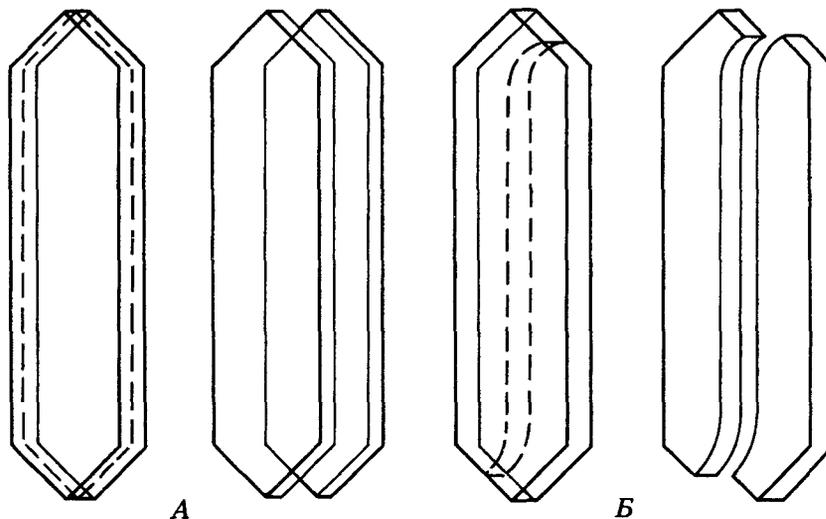


Рис. 23-3. Тангентальный срез камбия белой акации (*Robinia pseudo-acacia*). В этом камбии веретеновидные инициали расположены на тангентальных срезах горизонтальными рядами. Его называют *ярусным*

Рис. 23-4. Периклиальные и антиклинальные деления веретеновидных инициалей. А. Периклиальные деления дают клетки вторичных ксилемы и флоэмы, расположенные радиальными рядами (см. рис. 23-5). При таких делениях одна из дочерних клеток возникает позади (или впереди) другой. Б. Антиклинальные деления увеличивают число веретеновидных инициалей. При этом на месте одной клетки появляются две расположенные бок о бок дочерние



«камбий» в широком смысле для обозначения инициалей и их ближайших производных. Другие называют соответствующую им область *камбиальной зоной*.

По мере откладывания камбием клеток вторичной ксилемы и нарастания ее в толщину, сам он двигается наружу, параллельно компенсируя это увеличение своей окружности за счет антиклинальных делений инициалей (рис. 23-4, Б). При этом число веретеновидных и лучевых инициалей (и новых лучей) увеличивается так, что соотношение между ними во вторичных проводящих тканях поддерживается примерно на одном уровне. Очевидно, что изменения, происходящие в камбии при его развитии, чрезвычайно сложны.

В умеренных зонах камбий зимой находится в состоянии покоя, а весной возобновляет свою деятельность. За вегетационный период откладываются новые слои вторичных флоэмы и ксилемы. Сигналом к реактивации камбия служит распускание почек и возобновление их роста. По-видимому, она стимулируется гормоном ауксином, образующимся в развивающихся побегах и передвигающимся вниз по стеблю. Реак-

тивации и поддержанию деятельности камбия способствуют и другие факторы (гл. 24).

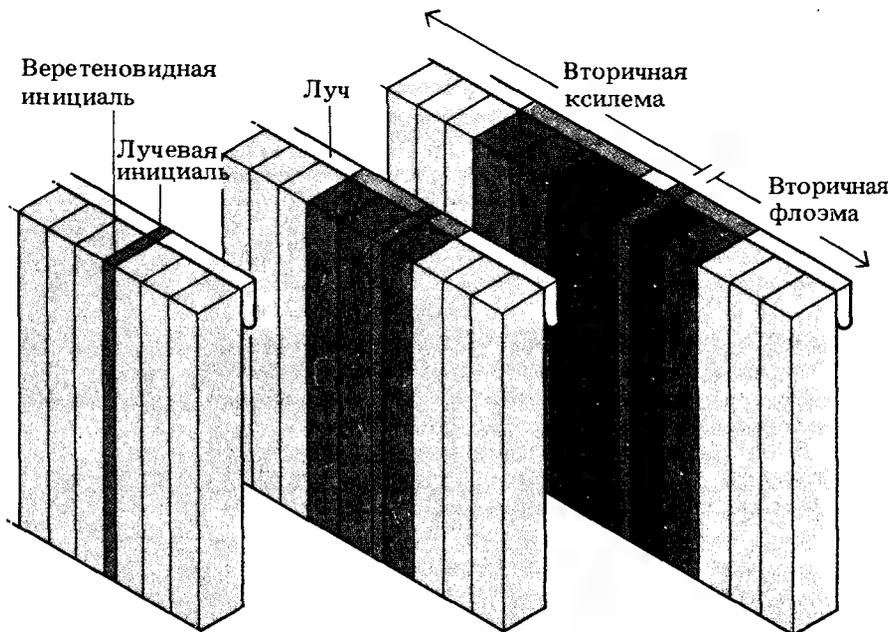
ВЛИЯНИЕ ВТОРИЧНОГО РОСТА НА ПЕРВИЧНОЕ ТЕЛО РАСТЕНИЯ

Корень

В корнях камбий возникает из меристематических прокамбиальных клеток, остающихся между первичными ксилемой и флоэмой. В зависимости от числа флоэмных тяжей более или менее одновременно закладываются две или более зоны камбиальной активности (рис. 23-6). Вскоре после этого клетки периклила против протоксилемных полюсов делятся периклиально, и к камбию прибавляются образующиеся при этом внутренние сестринские клетки. Теперь он полностью окружает ксилему.

Против флоэмных тяжей камбий сразу же начинает формировать вторичную ксилему, в результате чего эти тяжи

Рис. 23-5. Схема связи камбия с происходящими из него тканями — вторичными ксилемой и флоэмой. Камбий состоит из клеток двух типов, веретеновидных и лучевых инициалей, дающих начало соответственно осевой и радиальной системам проводящих тканей. Делясь периклиально, камбиальные инициали образуют вторичные ксилему и флоэму. После такого деления одна дочерняя клетка (инициаль) остается меристематической, а другая (производная инициали) со временем развивается в одну или несколько клеток проводящей ткани: с внутренней поверхности камбия — в ксилемные элементы, а с наружной — во флоэмные. Лучевые инициали, делясь, образуют лучи, проходящие перпендикулярно к производным веретеновидных инициалей. Прирост вторичной ксилемы смещает камбий и вторичную флоэму наружу. Схемы (слева направо) показывают последовательные стадии созревания



сдвигаются со своих мест между гребнями ксилемы наружу. Ко времени активного деления камбия против протоксилемных полюсов весь он уже располагается по окружности, и первичная флоэма оказывается отделенной от первичной ксилемы (рис. 23-6).

В ходе неоднократных делений внутрь и наружу от камбия откладываются вторичные ксилема и флоэма корня (рис. 23-6 и 23-7). В некоторых случаях камбий, закладывающийся в перидерме, образует широкие лучи, в то время как в других частях вторичных проводящих тканей возникающие лучи более узкие.

С разрастанием вторичных ксилемы и флоэмы в ширину большая часть первичной флоэмы сдавливается, или облитерируется. Иногда от нее остаются заметными только волокна.

Стебель

Как упоминалось ранее, камбий стебля возникает из недифференцированного прокамбия между первичными ксилемой и флоэмой, а также из паренхимы межпучковых зон. Ту его часть, которая закладывается в проводящих пучках, называют *пучковым камбием*, а ту, что образуется в межпучковых зонах, или сердцевинных лучах, — *межпучковым камбием*. В стебле в отличие от корня он образует кольцо непосредственно с момента возникновения (см. рис. 23-6).

В деревянистых стеблях вторичные ксилема и флоэма образуют цилиндр из проводящих тканей, пересекающийся в радиальном направлении лучами (рис. 23-6). Обычно ежегодно откладывается гораздо больше вторичной ксилемы, чем вторичной флоэмы (это же происходит и в корне). Как и

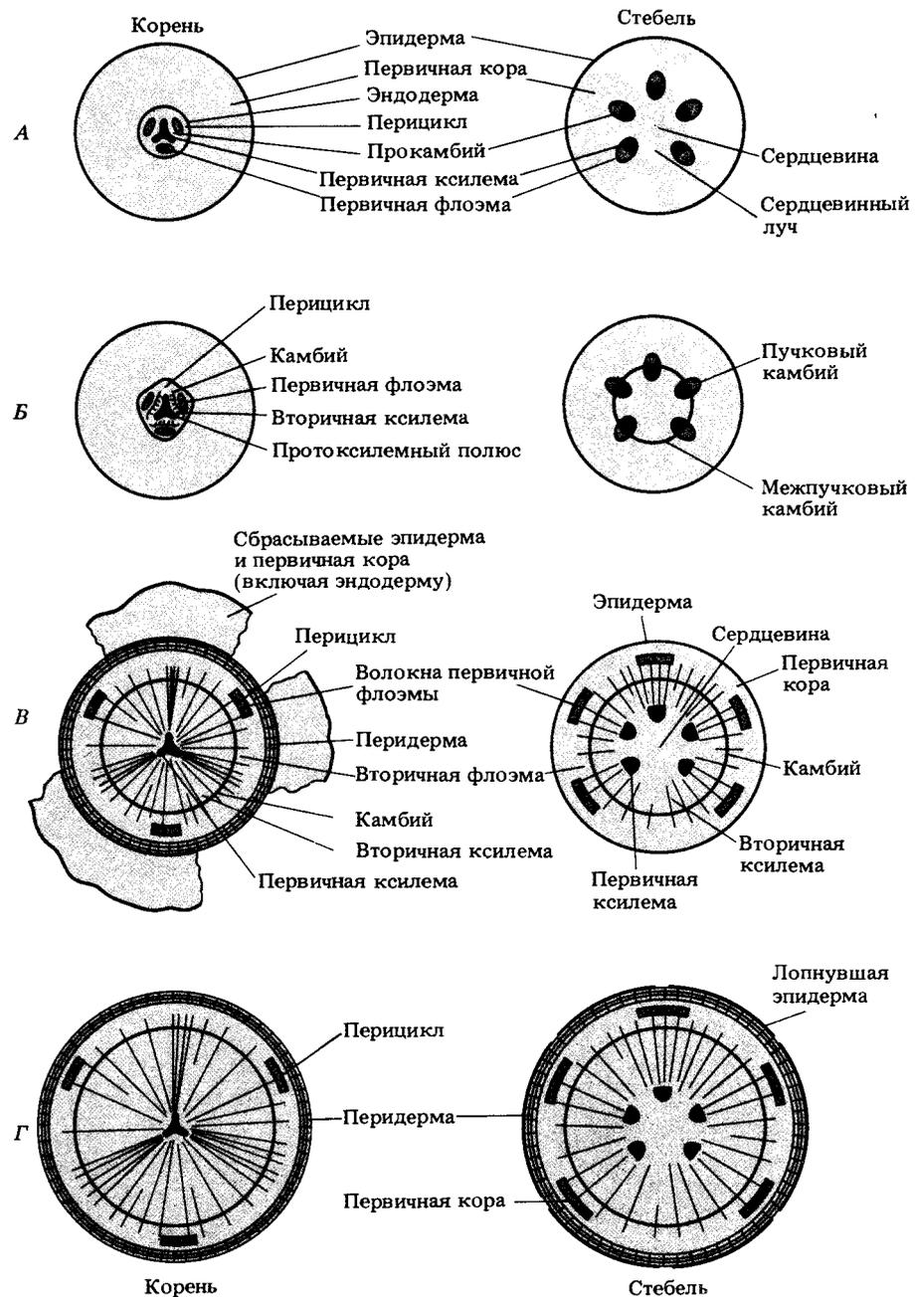


Рис. 23-6. Сравнение первичной и вторичной структур корня и стебля древесных двудольных. А. Корень и стебель в конце первичного роста. В представленном здесь триархном корне камбий закладывается в трех независимых зонах прокамбия, между тремя тяжами первичной флоэмы и первичной ксилемой. Б. Происхождение камбия. Клетки перидермы против трех протоксилемных полюсов также участвуют в его формировании. Немного вторичной ксилемы уже образовалось за счет камбия прокамбиального происхождения. В. В корне и стебле присутствуют вторичные ксилема и флоэма, а в корне также перидерма. Г. Результат изменения первичного тела растения под влиянием вторичного роста (включая образование перидермы) к концу первого вегетационного периода. Радиальные линии на рис. В и Г соответствуют лучам

в корне, по мере вторичного роста первичная флоэма, сдвигается наружу и ее тонкостенные клетки облитерируются, так что от этой ткани сохраняются только толстостенные волокна (рис. 23-9).

На рис. 23-8 и 23-9 показаны две стадии вторичного роста стебля бузины (*Sambucus canadensis*) (см. описание его первичного строения на с. 46 и 49). На первой из них (рис. 23-8) образовалось лишь небольшое количество вторичных ксилемы и флоэмы. Стебель к концу первого вегетационного периода изображен на рис. 23-9. Можно видеть, что вторич-

ной ксилемы отложено значительно больше, чем вторичной флоэмы. Толстостенные клетки снаружи от последней представляют собой волокна первичной флоэмы.

На рис. 23-10 представлено строение одно-, дву- и трех-летнего стебля липы (*Tilia americana*). В гл. 22 говорилось, что первичные ткани образуют в нем почти непрерывный полый цилиндр. Таким образом, большая часть камбия здесь пучковая по происхождению. Некоторые лучи во вторичной флоэме липы при разрастании стебля в толщину становятся очень широкими. Это один из способов сохранить ткани, расположенные снаружи от камбия, при увеличении диаметра ксилемы.

Камбий и вторичные ткани корня и стебля без перерывов переходят друг в друга. В отличие от первичного тела растения во вторичной зоне перехода нет (см. с. 63).

Перидерма

В большинстве деревянистых корней и стеблей за началом формирования вторичных ксилемы и флоэмы обычно следует образование пробки, и пробковая ткань замещает эпидерму на этих частях растения в качестве защитного покрова. Пробка, или феллема, откладывается пробковым камбием, или феллогеном, который может также давать феллодерму («пробковую кожу»). Пробка образуется снаружи от него, а феллодерма — изнутри (рис. 23-11 и 23-12). Вместе эти три ткани — пробка, феллоген и феллодерма — составляют перидерму.

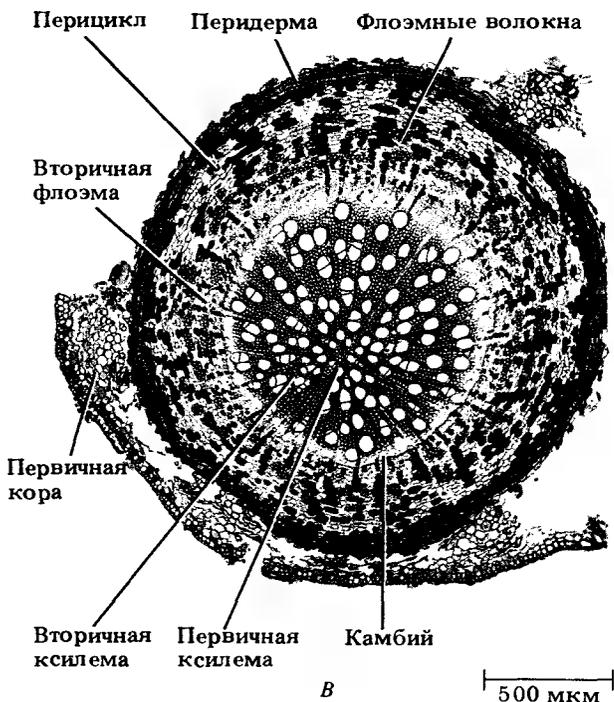
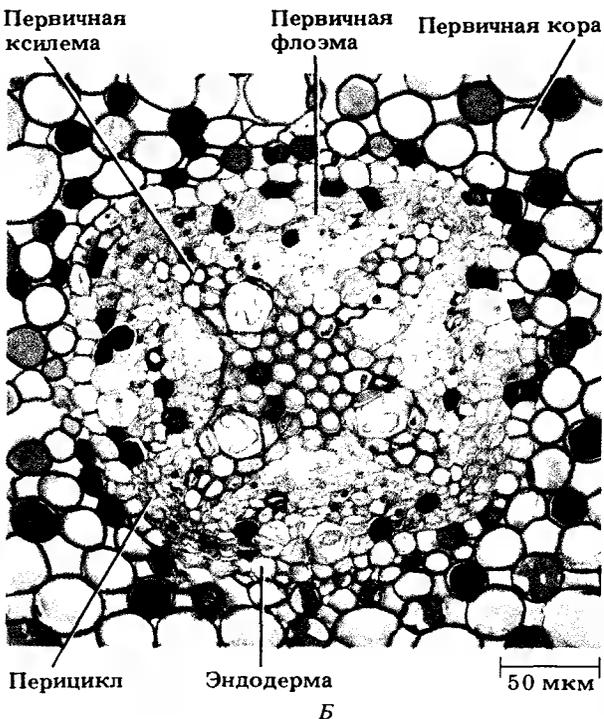
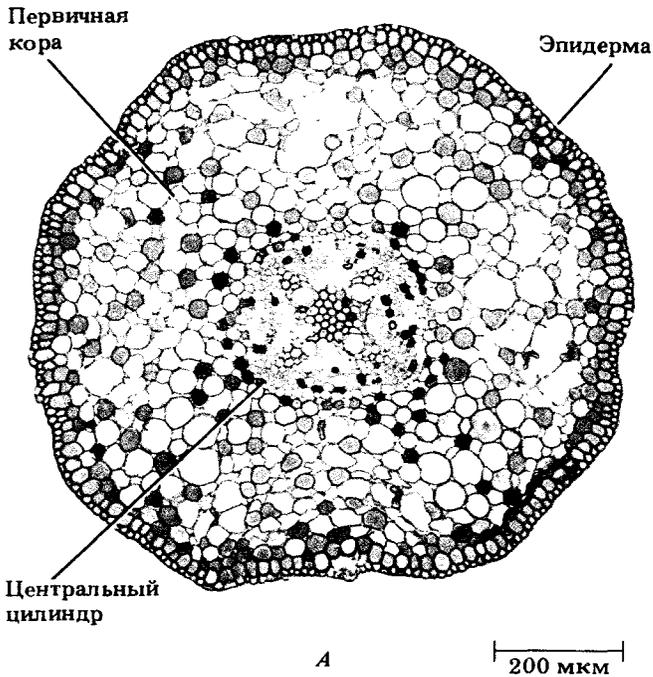


Рис. 23-7. Поперечные срезы одревесневающего корня ивы (*Salix*). А. Стадия, близкая к завершению первичного роста. Б. Фрагмент первичного центрального цилиндра. В. Конец первого вегетационного периода; можно видеть влияние вторичного роста на первичное тело растения

У большинства двудольных и голосеменных первая перидерма обычно появляется в течение первого вегетационного периода в тех частях корня или стебля, которые прекратили рост в длину. В стеблях первый пробковый камбий чаще всего закладывается в слое коры, находящемся непосредственно под эпидермой (рис. 23-6 и 23-11), хотя у многих видов и непосредственно в эпидерме. В корнях первый феллоген образуется за счет периклиальных делений клеток перицикла, причем наружные сестринские клетки смыкаются в сплошной цилиндр пробкового камбия. После этого оставшиеся клетки перицикла могут делиться под перидер-

мой, давая начало ткани, сходной с первичной корой (см. рис. 23-6 и 23-7).

Многочисленные деления пробкового камбия приводят к формированию радиальных рядов плотно расположенных в большинстве случаев пробковых клеток (рис. 23-11 и 23-12). В процессе дифференцировки этих клеток их внутренние стенки выстилаются толстым слоем жироподобного вещества — *суберина*, сильно снижающего проницаемость ткани для воды и газов. Их стенки могут также лигнифицироваться. В зрелом состоянии пробковые клетки мертвые.

Клетки феллодермы остаются живыми, не суберинизиру-

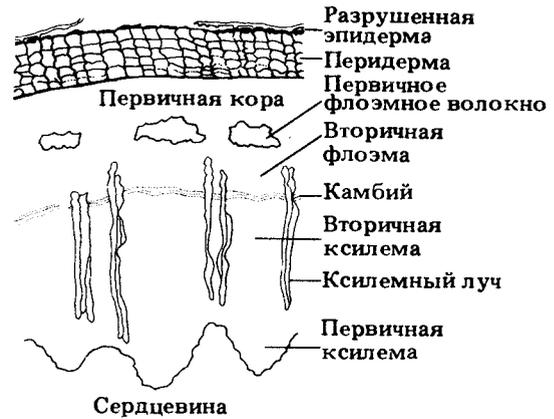
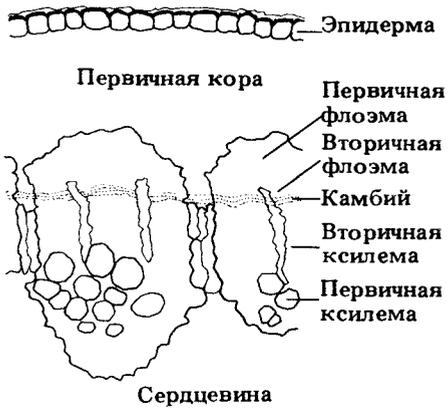
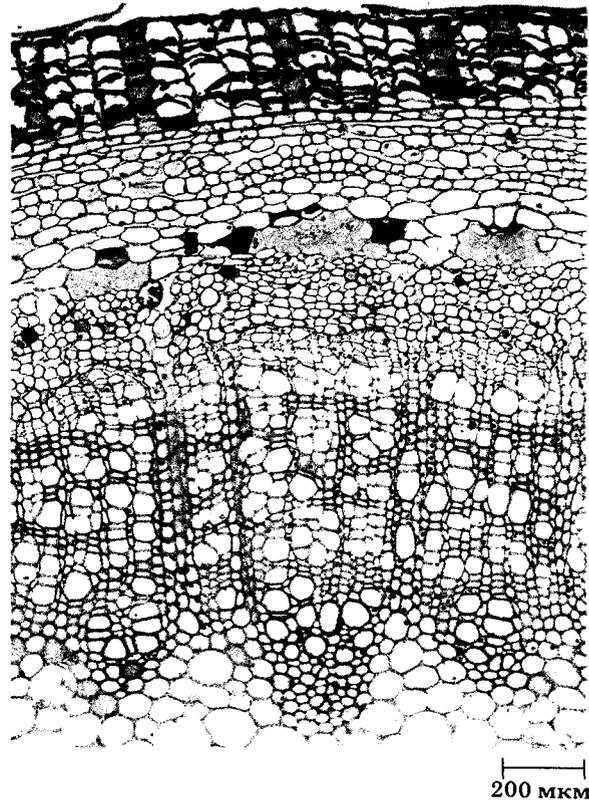
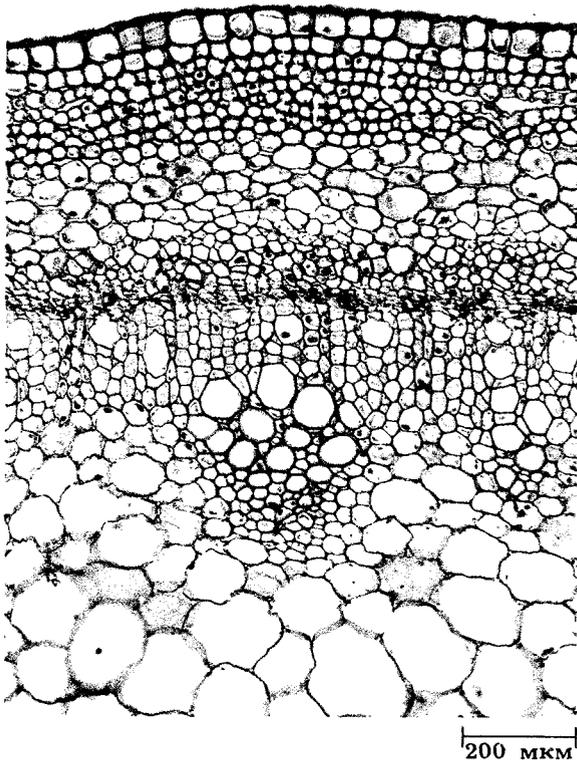
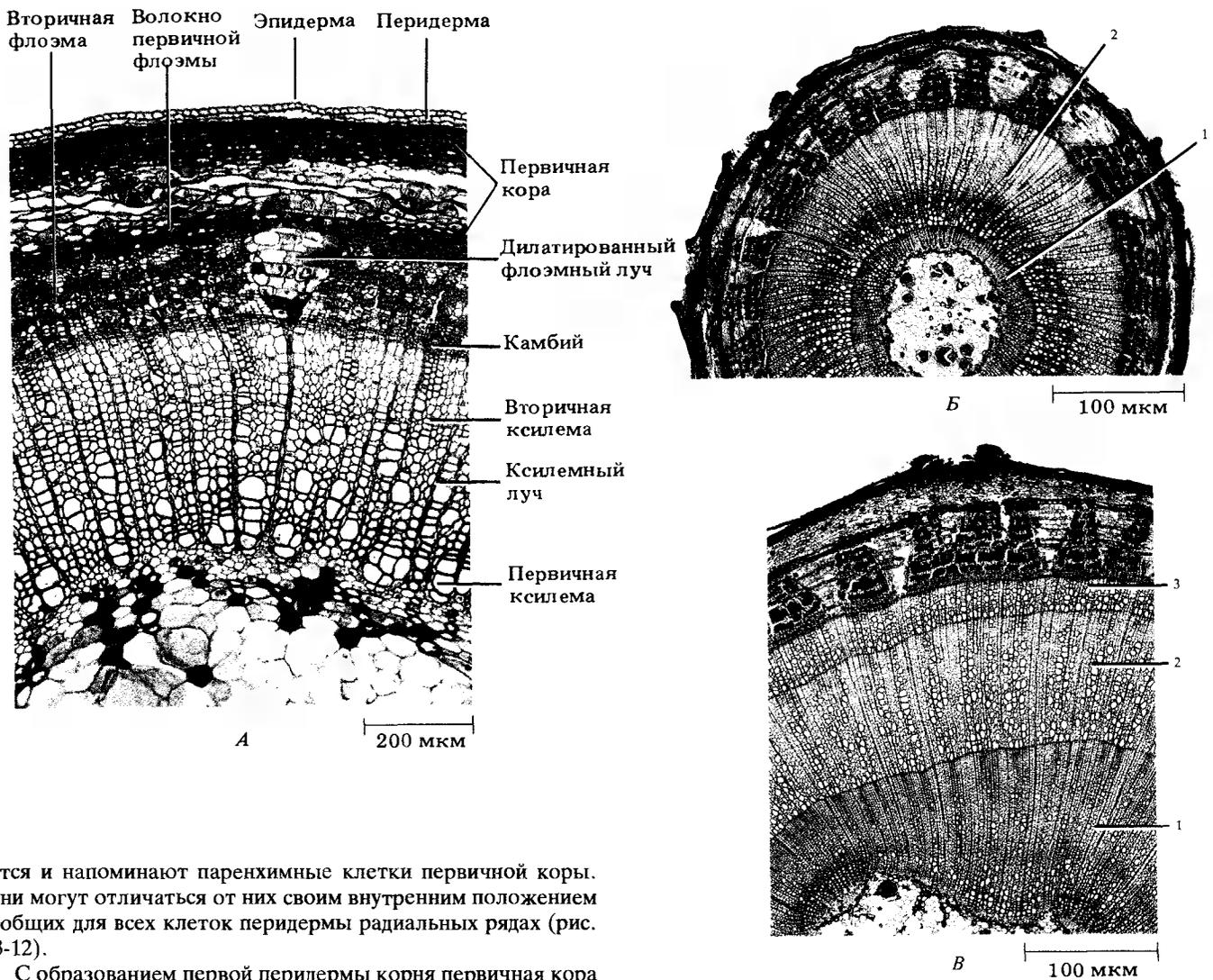


Рис. 23-8. Поперечный срез стебля бузины (*Sambucus canadensis*), начавшего вторичный рост. Пробковый камбий еще не сформировался

Рис. 23-9. Поперечный срез стебля бузины (*Sambucus canadensis*) в конце первого вегетационного периода



ются и напоминают паренхимные клетки первичной коры. Они могут отличаться от них своим внутренним положением в общих для всех клеток перидермы радиальных рядах (рис. 23-12).

С образованием первой перидермы корня первичная кора (включая эндодерму) и эпидерма изолируются от остальной его части. Подстилаемые непроницаемым для воды и минеральных веществ пробковым слоем, они со временем отмирают и сбрасываются. Поскольку первая перидерма стебля обычно закладывается непосредственно под эпидермой, первичная кора в первый год не сбрасывается (см. рис. 23-6 и 23-9), хотя эпидерма все же высыхает и слущивается.

К концу первого вегетационного периода в древеснистом корне присутствуют следующие ткани (снаружи внутрь): остатки эпидермы и первичной коры, перидерма, перидерма, первичная флоэма (волокна и сдавленные тонкостенные клетки), вторичная флоэма, камбий, вторичная и первичная ксилема. В стебле порядок такой: остатки эпидермы, перидерма, первичная кора, первичная флоэма (волокна и сдавленные тонкостенные клетки), вторичная флоэма, камбий, вторичная и первичная ксилема, сердцевина (см. рис. 23-6).

Чечевички

Выше отмечалось, что суберинсодержащие пробковые клетки образуют плотную ткань, представляющую собой непроницаемый барьер для воды и газов. Однако внутренние части стебля и корня, как и все метаболически активные ткани, нуждаются в газообмене с окружающим воздухом (в последнем случае — с воздушными полостями между части-

цами почвы). При наличии перидермы этот газообмен осуществляется через чечевички (см. рис. 23-11 и 23-12), т. е. ее участки, в которых более активный, чем в других местах, феллоген образует ткань с многочисленными межклетниками и сам содержит их.

Чечевички начинают формироваться в ходе развития первой перидермы (см. рис. 21-11) и в стебле появляются главным образом под устьищем или группой устьиц. На поверхности стебля или корня они выглядят круглыми, овальными или вытянутыми бугорками (см. рис. 23-18). Чечевички образуются также на некоторых плодах. Они, например, заметны в виде мелких крапин на яблоках и грушах. Когда корни и стебли становятся старше, чечевички продолжают развиваться в новой перидерме на дне возникающих в коре трещин.

Рис. 23-10. Поперечные срезы стебля липы (*Tilia americana*). А. Однолетний стебель. Б. Двухлетний стебель. В. Трехлетний стебель. Числа означают номера годовичных колец вторичной ксилемы

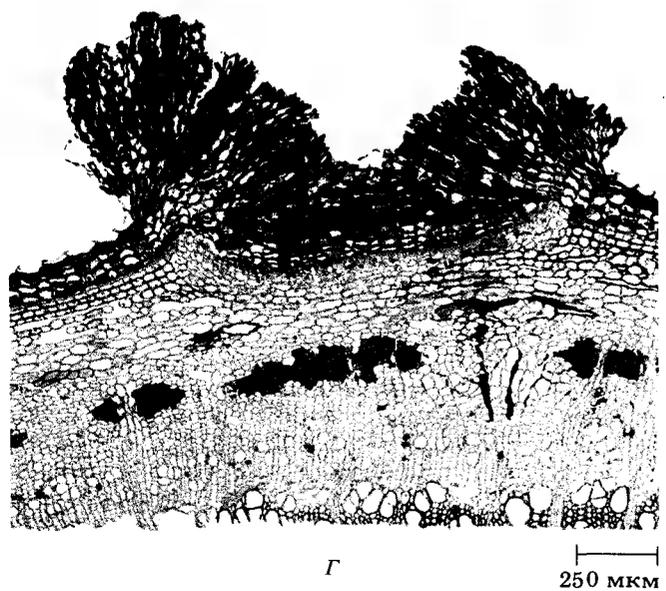
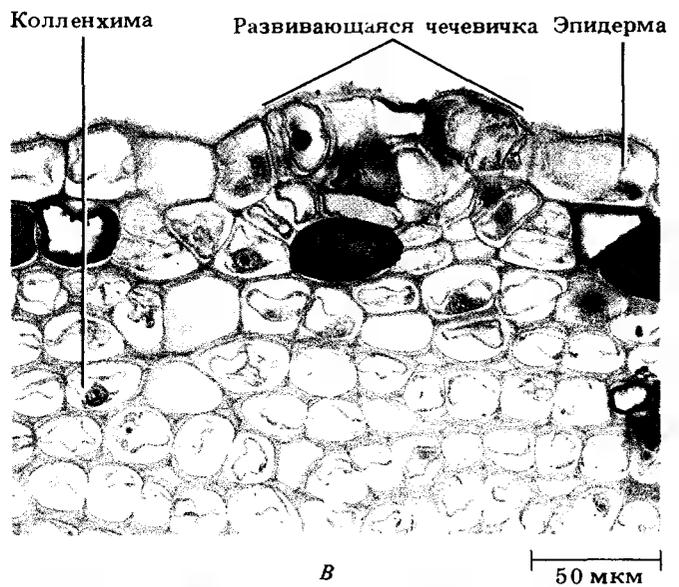
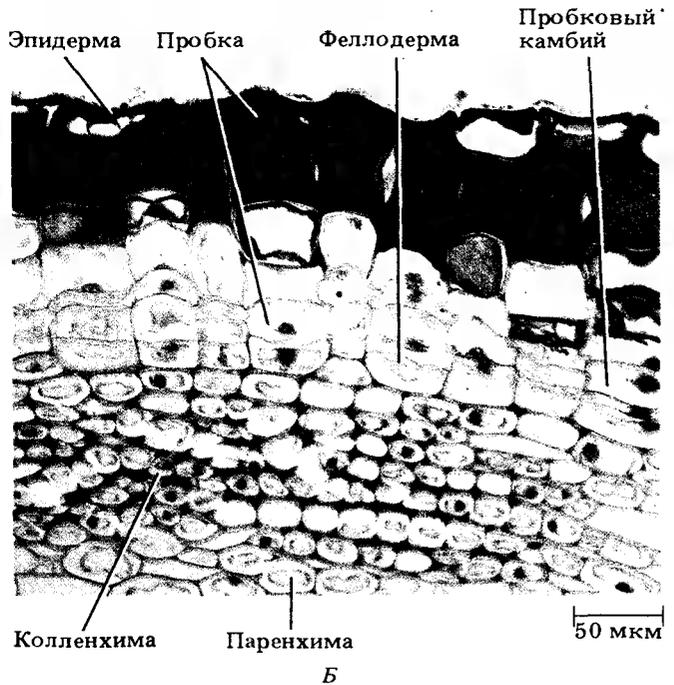
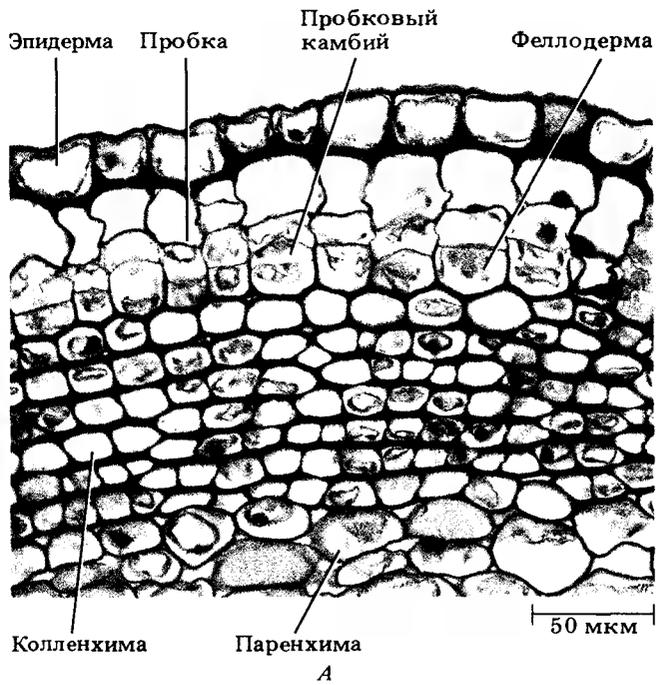
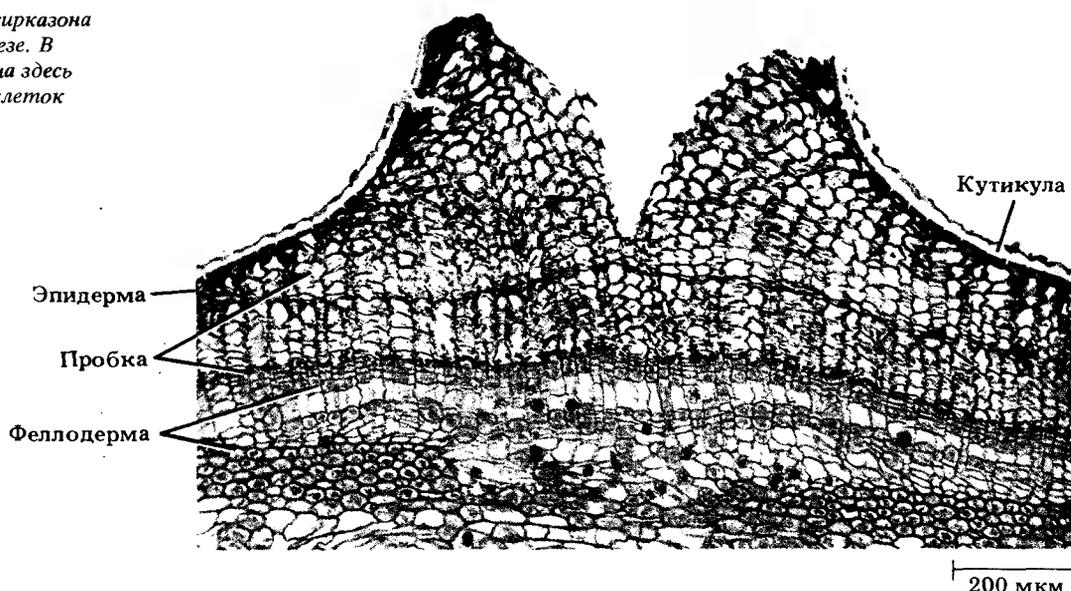


Рис. 23-11. Несколько стадий развития перидермы и чечевички у бузины (*Sambucus canadensis*) на поперечных срезах. А. Только что сформированная перидерма под эпидермой; колленхима и паренхима первичной коры. Б. Перидерма на более продвинутой стадии развития. В. Начало формирования чечевички; под ней колленхима первичной коры. Г. Хорошо развитая чечевичка. Феллодерма бузины обычно состоит из одного слоя клеток

Рис. 23-12. Чечевичка стебля кирказона (*Aristolochia*) на поперечном срезе. В отличие от бузины феллодерма здесь состоит из нескольких слоев клеток



Кора

Термины «перидерма», «пробка» и «кора» часто смешивают. Как отмечалось выше, пробка — это одна из трех частей перидермы, вторичная ткань, замещающая эпидерму у большинства одревесневших корней и стеблей. Термин *кора* означает все ткани снаружи от камбия, включая перидерму, если она присутствует (рис. 23-13 и 23-14). Когда камбий только появляется, а вторичная флоэма еще не сформировалась, кора целиком состоит из первичных тканей. В конце первого вегетационного периода она включает еще существующие первичные ткани, вторичную флоэму, перидерму и все отмершие ткани снаружи от последней.

Каждый вегетационный период за счет деятельности камбия к коре добавляются новые порции вторичной флоэмы, а к центральной части стебля или корня — вторичной ксилемы. Обычно вторичной флоэмы образуется меньше, чем вторичной ксилемы. Кроме того, в ее старых частях тонкостенные клетки (ситовидные и различного рода паренхимные элементы) обычно сдавливаются (см. рис. 23-15 — 23-17). Со временем старая вторичная флоэма изолируется от более молодой новыми слоями перидермы. В результате в стебле и корне вторичной флоэмы накапливается значительно меньше, чем вторичной ксилемы, объем которой год от года возрастает.

По мере увеличения диаметра стебля или корня давление на более старые ткани коры возрастает. У некоторых растений в них появляются разрывы и образуются крупные воздушные полости. У многих видов паренхимные клетки осевой системы и лучей делятся и растягиваются, поэтому при увеличении окружности данной части растения старая вторичная флоэма некоторое время не распадается. Выше отмечалось, что некоторые лучи в стволе липы при его утолщении сильно расширяются. Их называют дилатированными.

При нарастании стебля или корня в толщину первая перидерма может сохраняться в течение нескольких лет, причем периодическая активность пробкового камбия чередуется с неактивными периодами (синхронно или не синхронно с работой камбия). В стволах яблони (*Malus sylvestris*) и груши (*Pyrus communis*) первый пробковый камбий может оставаться активным до 20 лет. В большинстве деревянистых корней и стеблей по мере увеличения поперечника осевых

систем все глубже и глубже в коре возникают добавочные перидермы (см. рис. 23-13 и 23-14) из паренхимных клеток флоэмы, выходящих из активного транспорта питательных веществ. Эти клетки становятся меристематическими и дают новые пробковые камбии.

Все ткани снаружи от самого внутреннего пробкового камбия, т. е. все перидермы с остатками коры и флоэмы между ними, составляют *наружную кору* (см. рис. 23-13 и 23-14). С созреванием суберинсодержащих пробковых клеток эти ткани перестают получать воду и минеральные вещества. Живая часть коры между камбием и самым внутренним слоем феллогена называется *внутренней корой* (см. рис. 23-13 и 23-14).

Способ формирования новых перидерм и характер изолируемых ими тканей оказывают существенное влияние на внешний вид коры (см. рис. 23-19). У некоторых растений новые перидермы развиваются прерывистыми, перекрывающимися друг друга слоями, в результате чего возникает так называемая чешуйчатая кора (см. рис. 23-13 и 23-14), например на относительно молодых стволах сосны (*Pinus*) и груши (*Pyrus communis*). В других случаях они образуются более или менее непрерывно и concentрически вокруг оси стебля, что приводит к формированию кольцевой коры, например у винограда (*Vitis*) и жимолости (*Lonicera*). Она менее распространена, чем чешуйчатая. У многих растений кора промежуточного типа.

Коммерческую пробку получают из коры пробкового дуба (*Quercus suber*), родина которого — Средиземноморье. Первый феллоген у этого дерева закладывается в эпидерме, и пробка, формируемая им, имеет небольшую ценность. Когда дуб достигает примерно 20-летнего возраста, ранняя перидерма удаляется и в первичной коре в нескольких миллиметрах под первым закладывается новый пробковый камбий. Образованная им пробка нарастает очень быстро и примерно через 10 лет становится такой толстой, что ее можно снимать с дерева на продажу. Опять несколько глубже предыдущего закладывается новый феллоген, и процедура приблизительно с десятилетним интервалом повторяется, пока дерево не достигнет 150 лет и более. Пятнышки и продолговатые темные штрихи, заметные на поверхности продажной пробки, — чечевички.

Рис. 23-13. Схема части ствола дуба красного (*Quercus rubra*) с поперечной, тангентальной и радиальной поверхностями. Темная зона в центре — ядро. Светлая часть древесины — заболонь

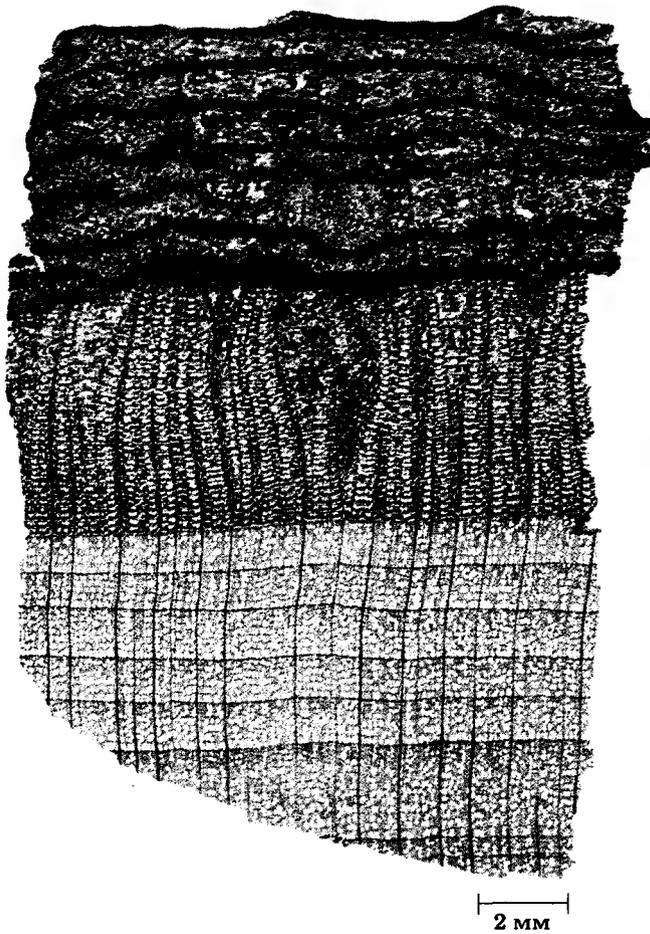
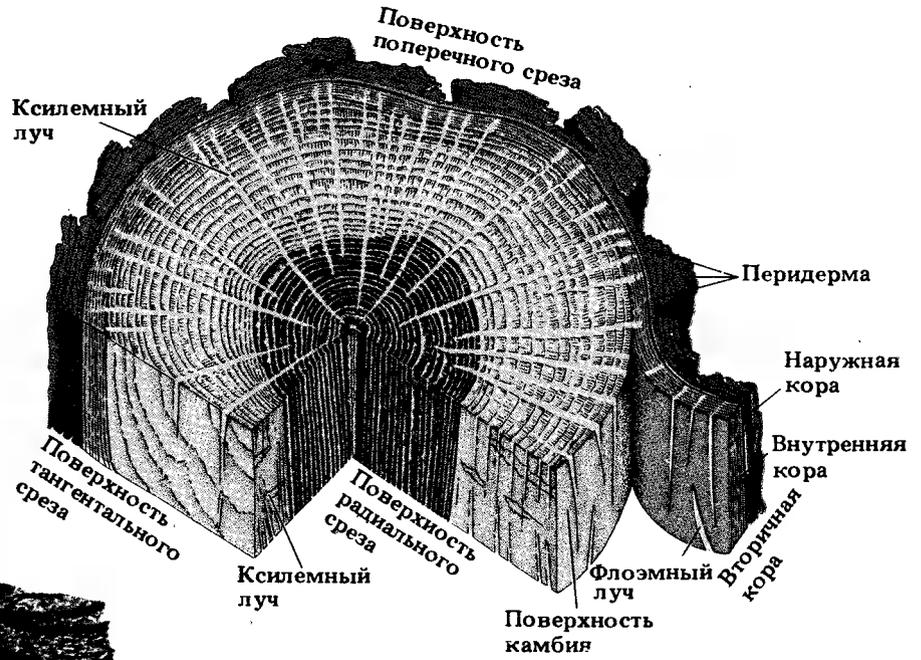


Рис. 23-14. Поперечный срез коры и части вторичной ксилемы старого ствола липы (*Tilia americana*). Несколько слоев перидермы пересекают в основном буроватую наружную кору в верхней трети среза. Под ней расположена внутренняя кора, хорошо отличающаяся внешне от более светлой ксилемы в нижней трети среза



Рис. 23-15. Поперечный срез коры стебля белой акации (*Robinia pseudo-acacia*), состоящей главным образом из нефункциональной флоэмы

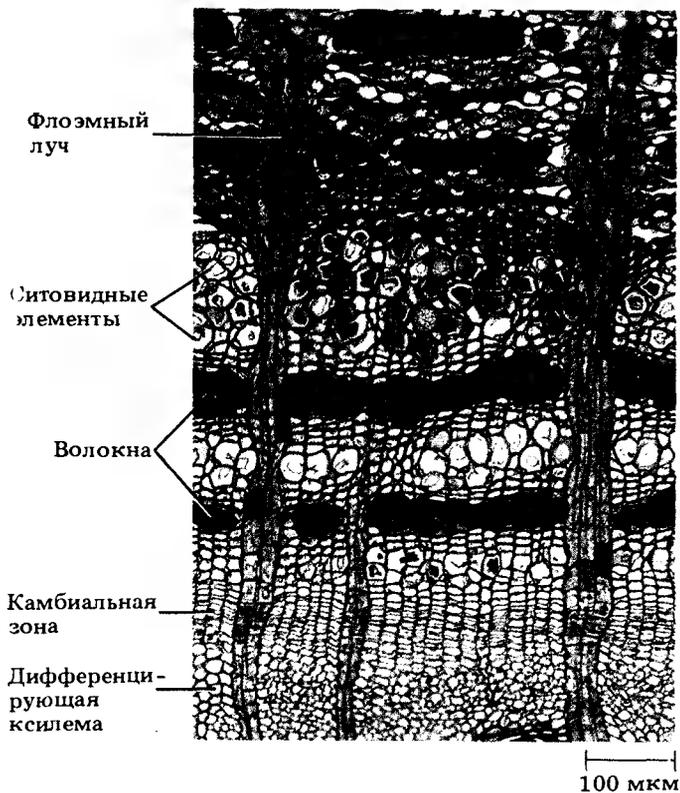


Рис. 23-16. Поперечный срез вторичной флоэмы белой акации; видна главным образом ее функциональная часть. Ситовидные элементы (показаны стрелками) нефункциональной флоэмы сдавлены

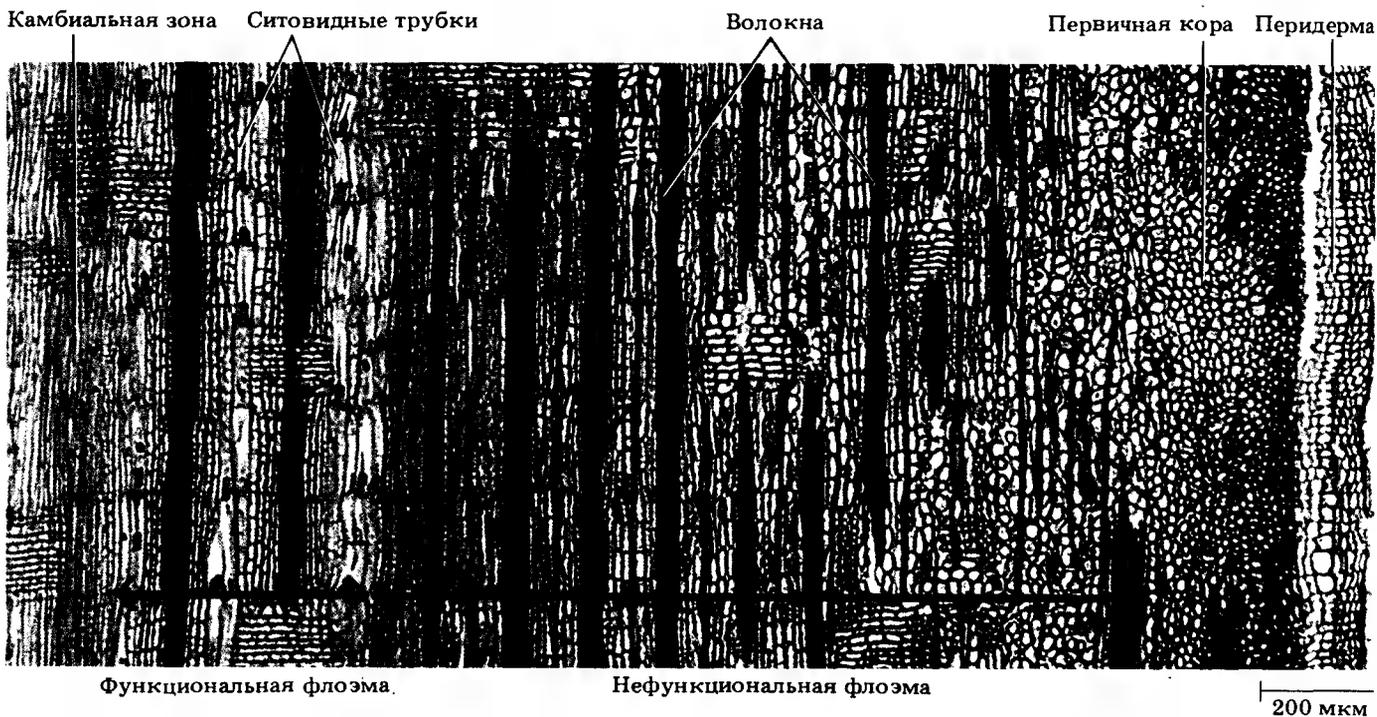
У большинства деревянистых корней и стеблей в проведении питательных веществ действительно участвует лишь небольшая часть вторичной флоэмы. Как правило, дальний их транспорт обеспечивает только ее прирост текущего года. Причина этого — недолговечность ситовидных элементов (гл. 20), большинство которых отмирает к концу того же года, в котором они образуются из камбия. У некоторых растений, например у белой акации (*Robinia pseudo-acacia*), эти элементы спадаются и разрушаются вскоре после отмирания их содержимого (см. рис. 23-15 — 23-17).

Часть внутренней коры, активно проводящая питательные вещества, называется *функциональной флоэмой*. Хотя ситовидные элементы снаружи от нее мертвые, паренхимные клетки флоэмы и лучей (соответственно осевая и лучевая паренхима) могут оставаться живыми и продолжать функционировать многие годы в качестве запасующих. Эту часть внутренней коры называют *нефункциональной флоэмой*. Только наружная кора целиком состоит из мертвой ткани (см. рис. 23-15 и 23-17).

ДРЕВЕСИНА: ВТОРИЧНАЯ КСИЛЕМА

Если не считать использования различных растительных тканей в пищу, ни одна из них не играла в жизни человека на протяжении всей его истории более существенной роли, чем

Рис. 23-17. Радиальный срез коры белой акации. Видна в основном нефункциональная флоэма со сдавленными ситовидными элементами (стрелки). У этого дерева функциональна только флоэма, возникшая в текущий вегетационный период. Она становится нефункциональной поздней осенью, когда ситовидные элементы отмирают и сдавливаются



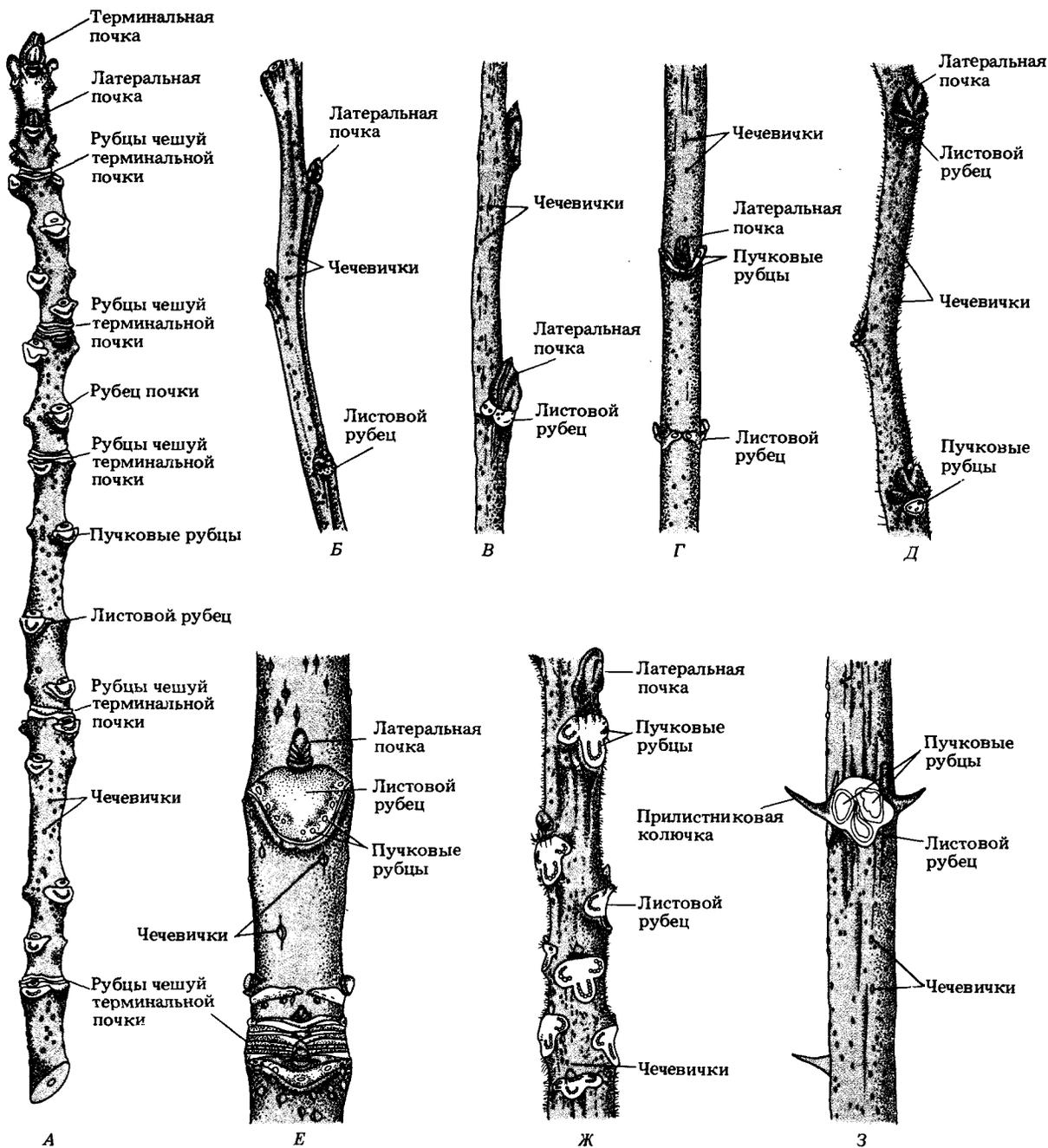


Рис. 23-18. Внешнее строение древесных стеблей. Осмотр ветвей листопадных пород позволяет обнаружить много важных черт строения и развития стебля. Самые заметные структуры — почки, образующиеся на верхушках (терминальные) и в пазухах листьев (боковые, или пазушные). Кроме того, у некоторых видов встречаются придаточные почки — по одной с каждой стороны пазушной. Иногда при нормальном развитии связанных с ними пазушных почек они не развиваются. У других видов придаточные почки дают начало

цветкам, а пазушные — облиственному побегу.

После опадения листьев под пазушными почками остаются листовые рубцы со своими пучковыми рубцами. Листовой рубец образуется защитным слоем отдельной зоны. Пучковые рубцы — обломанные концы проводящих пучков, следовавших из листовых следов в черешок листа до его опадения. Группы терминальных рубцов почечных чешуй соответствуют местоположению прежних терминальных почек; пока вторичный рост не сделает их неразли-

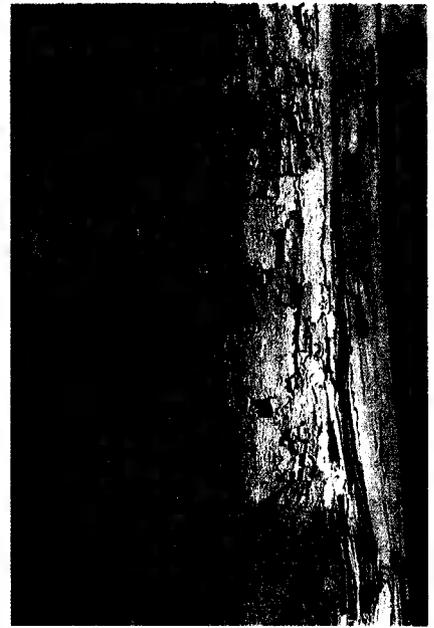
чимыми, эти рубцы можно использовать для определения возраста участков стебля. Его часть между двумя группами рубцов соответствует годовому приросту. Чечевички выглядят на стебле мелкими бугорками. А. Ясень пенсильванский (*Fraxinus pennsylvanica* var. *subintegerrima*). Б. Дуб белый (*Quercus alba*). В. Липа американская (*Tilia americana*). Г. Клен яснелистный (*Acer negundo*). Д. Ильм американский (*Ulmus americana*). Е. Конский каштан (*Aesculus hippocastanum*). Ж. Орех серый (*Juglans cinerea*). З. Белая акация (*Robinia pseudo-acacia*)



А



Б



В



Г

Рис. 23-19. Кора четырех древесных пород. А. Тонкая шелушащаяся кора березы бумажной (*Betula papyrifera*). Штрихи на ее поверхности — чечевички. Б. Лохматая кора карии овальной (*Coryla ovata*). В. Чешуйчатая кора платана западного (*Platanus occidentalis*). Г. Глубокобороздчатая кора дуба бархатного (*Quercus velutina*)

«твердая» и «мягкая» не обязательно отражают ее плотность или твердость. Например, одна из самых легких и мягких древесин у бальзы заячьей (*Ochroma lagopus*), тропического двудольного. И напротив, у некоторых хвойных, например сосны Эллиота (*Pinus elliotii*), она тверже, чем у многих лиственных пород.

Древесина хвойных

Структура этой древесины по сравнению с имеющейся у большинства двудольных относительно проста. Главная ее особенность — отсутствие сосудов (гл. 20) и относительно небольшое количество осевой, или древесинной, паренхимы. Преобладают длинные трахеиды с заостренными концами. У некоторых родов, в частности у сосен, паренхимные клетки осевой системы связаны только со смоляными ходами — относительно крупными межклеточными пространствами, выстланными тонкостенными паренхимными клетками, которые секретрируют в них смолу. У сосен они встречаются как в осевой системе, так и в лучах (рис. 23-20 и 23-21). Поражение, сжатие, повреждение морозом или ветром могут стимулировать образование смоляных ходов в древесине хвойных, что дало некоторым исследователям повод считать их во всех случаях травматическими по происхождению. Смолы, по-видимому, защищает растения от поражения грибами-паразитами и жуками-короедами.

Для трахеид хвойных характерны крупные округлые окаймленные поры, которых особенно много на концах клеток, в области смыкания с другими трахеидами (рис. 23-20 — 23-22). Все пары пор (см. гл. 2, рис. 2-32) между ними имеют *торус*, т. е. утолщение в центральной части поровой мембраны (см. рис. 23-25), которое несколько шире отверстия, или апертуры, окаймленной поры (рис. 23-22). Поровая мембрана гибкая, поэтому иногда торус блокирует одну из апертур, задерживая таким образом прохождение через пару пор воды или газов (рис. 23-22).

На рис. 23-20 показана трехмерная схема строения древесины сосны веймутовой (*Pinus strobus*), построенная по трем

древесина, или вторичная ксилема (см. табл. 23-1). Обычно различают *твердую* и *мягкую* древесину. Первую дают двудольные, а вторую — хвойные. Два типа древесины имеют существенные структурные различия, причем термины

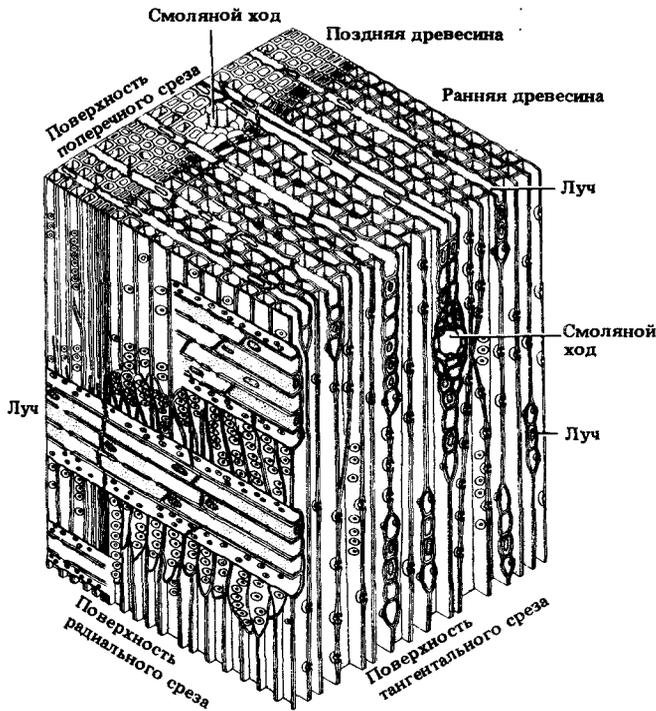


Рис. 23-20. Трехмерная схема вторичной ксилемы сосны веймутовой (*Pinus strobus*). За исключением паренхимных клеток, окружающих смоляные ходы, осевая система целиком состоит из трахеид. Лучи, кроме содержащих смоляные ходы, однорядные. Ранняя и поздняя древесина описаны на с. 87

средам, изображенным на рис. 23-21. На срезе, проходящем перпендикулярно длинной оси корня или стебля (поперечном), трахеиды выглядят много- или прямоугольниками; можно также видеть вытянутые, пересекающие древесину лучи (рис. 23-21, А). Продольные срезы могут быть радиальными и тангентальными. Первые проходят параллельно лучам, которые на них выглядят как пластины из клеток, расположенных под прямыми углами к вытянутым вертикально трахеидам осевой системы (рис. 23-21, Б и 23-22, Г). Тангентальные срезы перпендикулярны лучам и показывают их ширину и высоту. У сосен лучи, за исключением содержащих смоляные ходы, однорядные, т. е. шириной в одну клетку (рис. 23-21, В). Детали строения древесины веймутовой сосны показаны на рис. 23-22.

Древесина двудольных

Структура древесины двудольных гораздо разнообразнее, чем у хвойных, отчасти из-за большого числа клеточных типов в осевой системе, содержащей членики сосудов (характерная особенность), трахеиды, несколько типов волокон и паренхимные клетки (рис. 23-23 и 23-24; см. также рис. 20-10 и 23-26).

Лучи здесь часто значительно крупнее. Если в древесине хвойных они преимущественно имеют одну клетку в ширину и большей частью 1—20 клеток в высоту, то у двудольных их ширина доходит до многих клеток, а высота до нескольких сотен. У некоторых пород, например дуба, крупные лучи

можно видеть невооруженным глазом (см. рис. 23-13). У дуба красного (рис. 23-24, В) их ширина от 12 до 30 клеток, а высота — сотни клеток. Наряду с крупными здесь много однорядных лучей. В древесине этой породы лучи составляют в среднем около 21% объема. В среднем в твердой древесине на их долю приходится около 17%, а у хвойных — около 8% объема.

Как и у хвойных, на поперечных срезах древесины двудольных видны радиальные ряды клеток осевой и радиальной систем, происходящих из камбиальных инициалей (рис. 23-23 и 23-24). Однако в последнем случае они не всегда такие правильные, как у хвойных, так как разрастание сосудов и удлинение волокон смещают многие клетки с исходных мест. Сдвигание лучей члениками сосудов хорошо видно на поперечном срезе дуба красного (*Quercus rubra*), показанном на рис. 23-23, А.

Кольца прироста

В результате периодической активности камбия, которая в умеренных зонах представляет собой сезонное явление, образуются концентрические слои прироста во вторичных ксилеме и флоэме (в последнем случае не всегда хорошо различимые). Если они соответствуют одному сезону, то называются *годовыми кольцами*. Резкие изменения в содержании доступной воды и в других факторах окружающей среды иногда способствуют образованию за год нескольких таких колец, называемых ложными годовыми кольцами. Таким образом, возраст любой части старого древесного ствола можно определять путем подсчета для нее годовых колец, но ложные кольца в ряде случаев искажают получаемые результаты.

Ширина отдельных слоев прироста может сильно варьировать по годам в зависимости от освещенности, температуры, осадков, доступной почвенной влаги, продолжительности вегетационного периода и других экологических факторов. Она достаточно хорошо коррелирует с количеством выпавших в соответствующем году осадков. При благоприятных условиях, т. е. в периоды достаточных или обильных дождей, кольца широкие, при неблагоприятных — узкие.

В семиаридных зонах, где дождей мало, деревья — весьма чувствительные «дождемеры». Прекрасный пример такого рода — сосна остистая (*Pinus longaeva*) в западной части Большого Бассейна (рис. 23-27). Все годовые кольца у нее разные, и изучение их позволяет заглянуть на тысячи лет назад. Самому старому из ныне живущих известных экземпляров этой сосны 4900 лет. Дендрохронологи (ученые, исследующие прошлое по годовым кольцам), сопоставляя древесину живых и отмерших деревьев, реконструировали непрерывные ряды колец продолжительностью более 8200 лет. Установлено, что ширина их у сосны остистой в высокогорьях (у границы древесной растительности) тесно связана с изменениями температуры, т. е. может использоваться для оценки климатических условий в прошлом. Например, в горах Уайт-Маунтинс (Калифорния) в 3500—1300 гг. до н. э. лето было относительно теплым и эта граница проходила примерно на 150 м выше ее современного уровня. Период 1300—200 г. до н. э. отличался холодным летом.

Структурная основа разграничения годовых колец — разница в плотности древесины, образованной в начале и в конце вегетационного периода (см. рис. 23-21, 23-23 и 23-24). Ранняя древесина менее плотная (с более широкими клетками, имеющими относительно тонкие стенки), чем поздняя (с

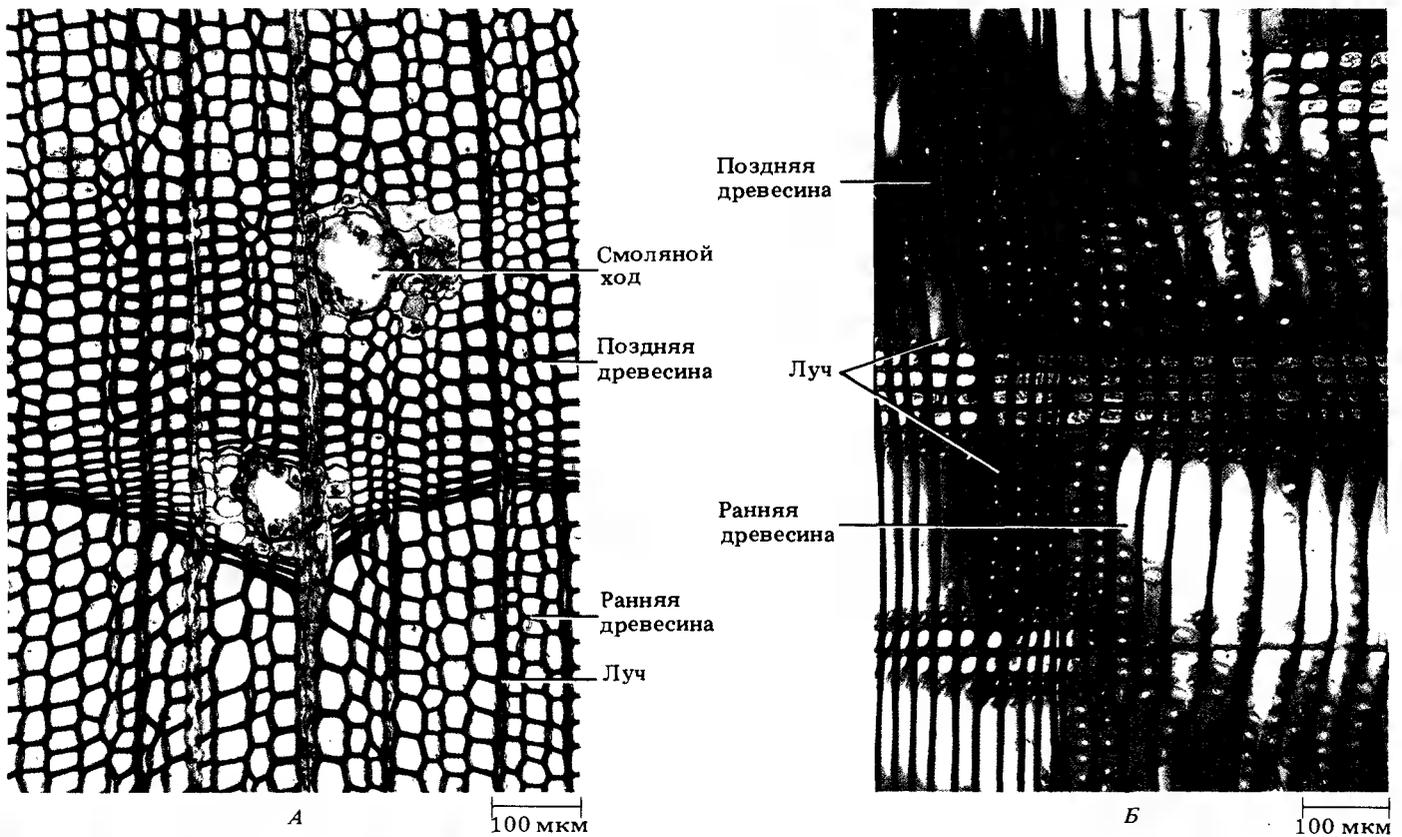
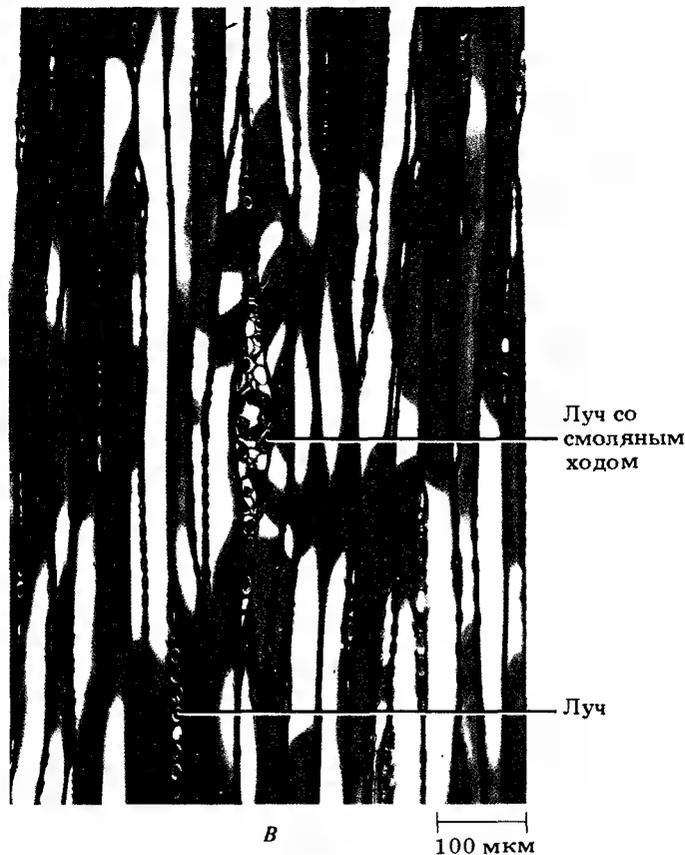


Рис. 23-21. Древесина сосны веймутовой на поперечном (А), радиальном (Б) и тангентальном (В) срезах



более узкими и толстостенными клетками). Переход на срезе от ранней к *поздней древесине* того же года может быть очень постепенным и почти неуловимым. Однако граница поздней древесины одного кольца с ранней древесиной следующего всегда резкая и хорошо заметная.

У некоторых двудольных различия в диаметре сосудов, или «пор», ранней и поздней древесины четко выражены: первые гораздо шире вторых (термин «*пора*» используется дендроанатомами для обозначения поперечного среза сосуда). Такую древесину называют *кольцепоровой* (кольцесосудистой) (см. рис. 23-23, А и 23-24, А). У других двудольных сосуды распределены в годичном слое равномерно и почти не различаются размерами. Такую древесину называют *рассеянопоровой* (рассеяннососудистой) (рис. 23-23, Б). В кольцепоровой древесине почти вся вода проводится наружным годичным кольцом примерно в 10 раз быстрее, чем в рассеянопоровой древесине.

Заболонь и ядро

По мере того как древесина стареет и перестает выполнять проводящую функцию, ее паренхимные клетки отмирают. Однако до этого в ней часто происходят заметные изменения, включая утрату запасных питательных веществ и пропитывание различными веществами (маслами, камедями, смолами, танинами и др.), окрашивающими, а иногда и ароматизирующими ткани. Такую обычно более темную непрово-

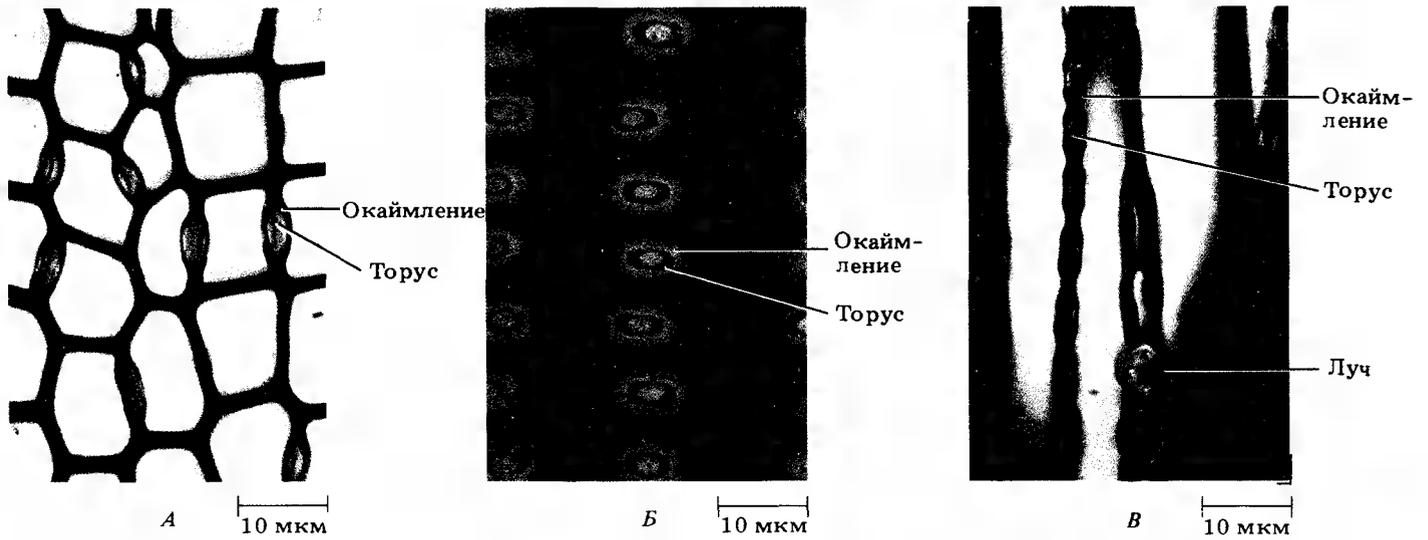


Рис. 23-22. Детали строения древесины сосны веймутовой. А. Поперечный срез с парами окаймленных пор трахеид. Б. Радиальный срез; фронтальный вид пар окаймленных пор в стенках трахеид. В. Тангентальный срез с парами окаймленных пор трахеид. Г. Радиальный срез с лучом. Лучи сосны и других хвойных состоят из лучевых трахеид и лучевых паренхимных клеток. Заметны окаймленные поры этих трахеид

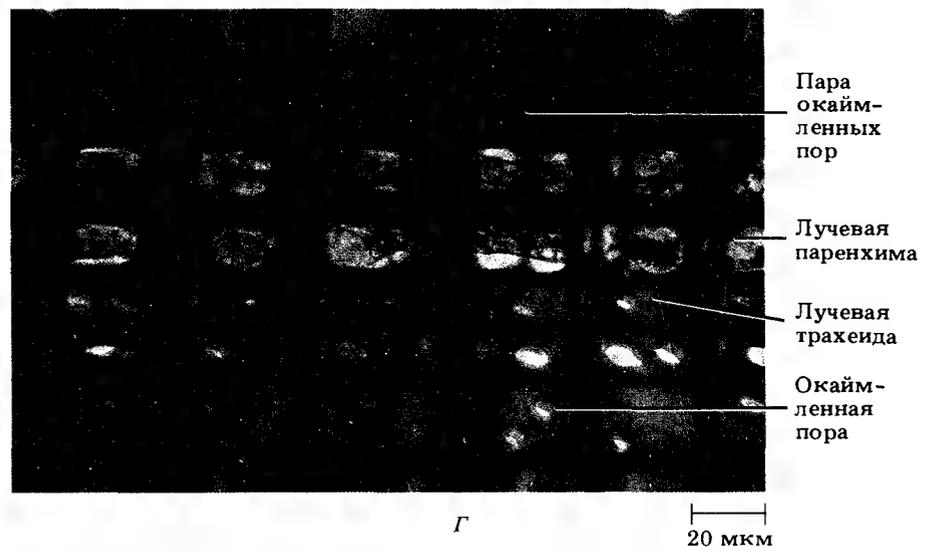
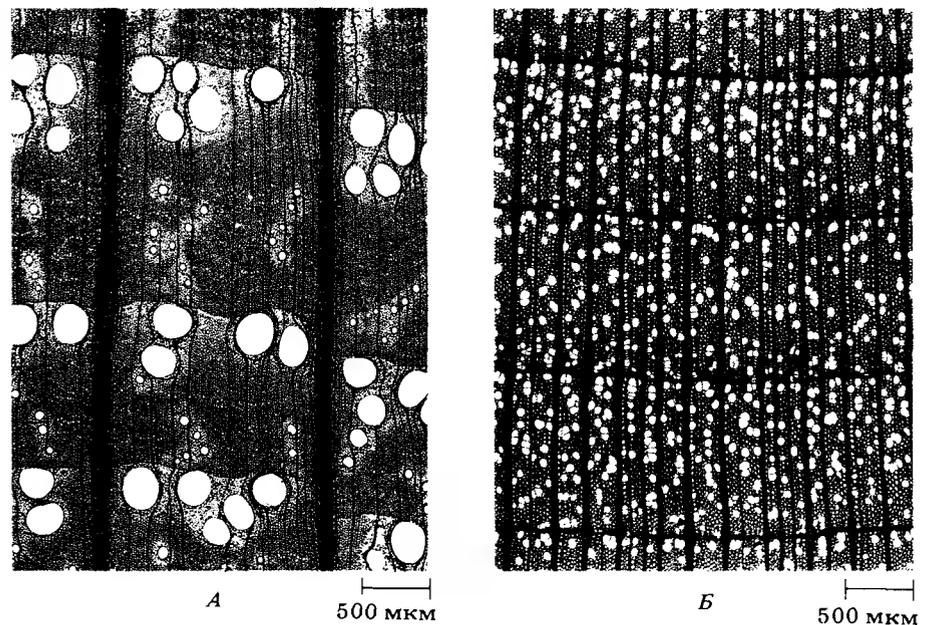


Рис. 23-23. Поперечные срезы древесины с годичными кольцами. А. Дуб красный (*Quercus rubra*). Крупные сосуды кольцевопоровой древесины приурочены к ее ранней части. Темные вертикальные линии — лучи. Б. Рассеянопоровая древесина тюльпанного дерева (*Liriodendron tulipifera*)



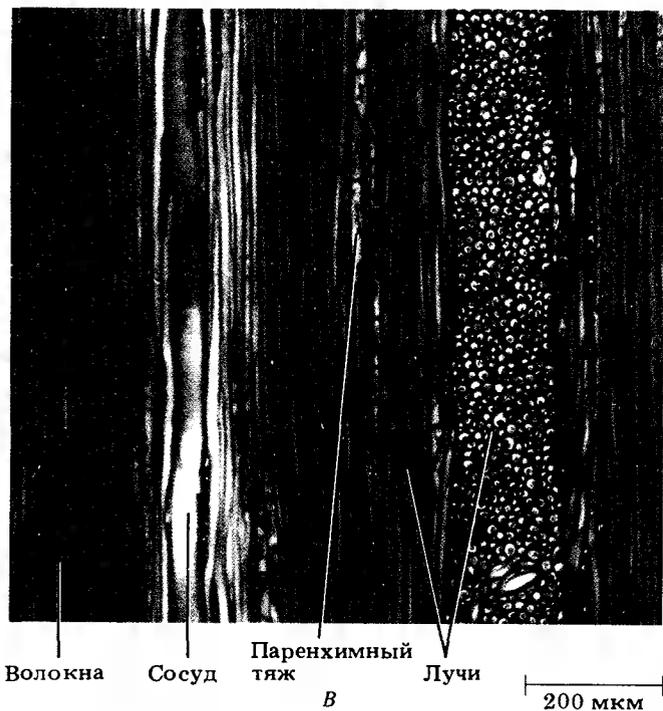
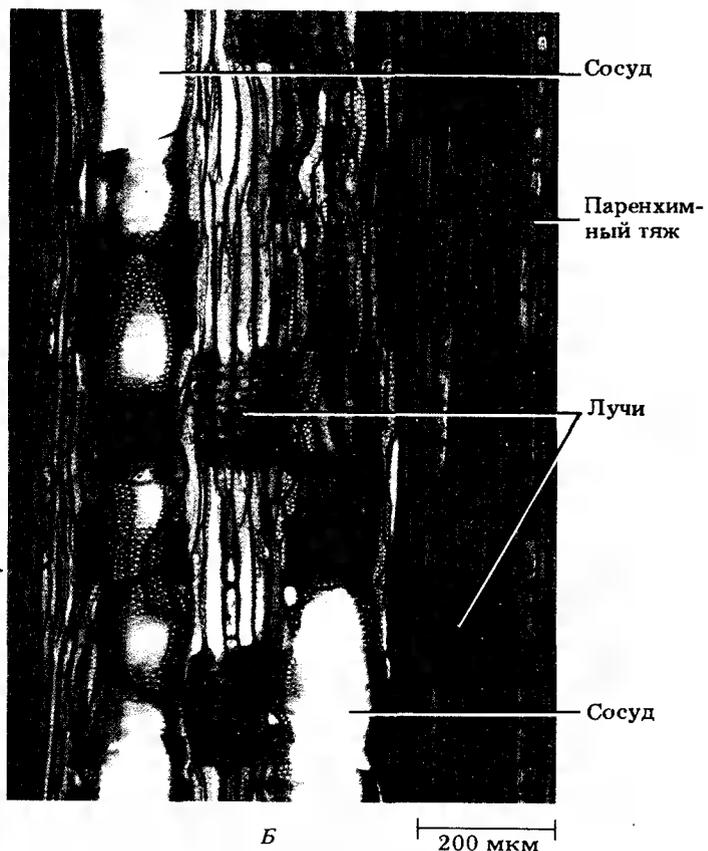
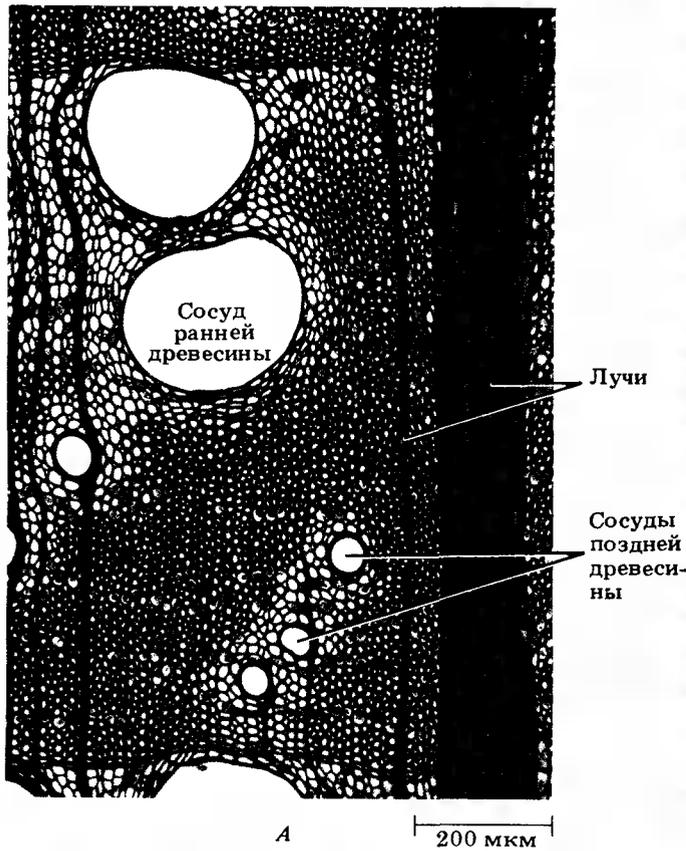
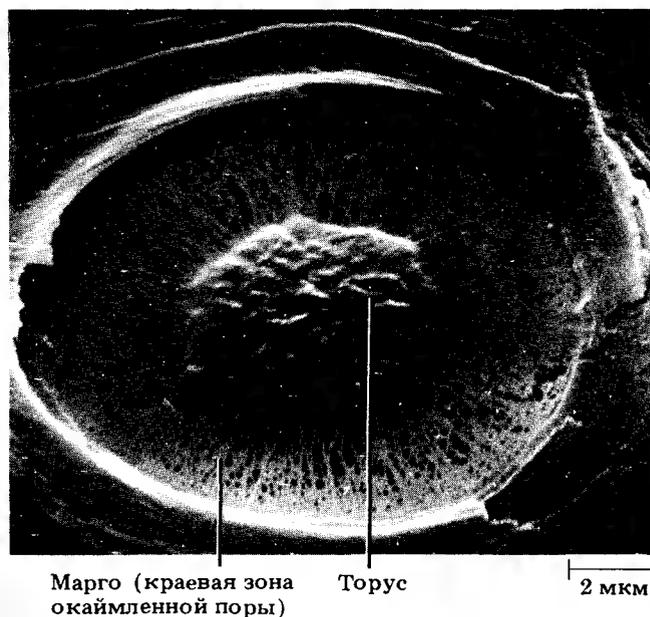


Рис. 23-24. Древесина дуба красного (*Quercus rubra*) на поперечном (А), радиальном (Б) и тангентальном (В) срезах

Рис. 23-25. Сканирующая электронная микрофотография поровой мембраны пары окаймленных пор трахеиды сосны веймутовой. Утолщенная часть — торус. Окружающая его часть мембраны называется марго



дающую древесину называют *ядровой (ядром)*, а, как правило, более светлую проводящую — *заболонью* (см. рис. 23-13). У многих пород при прекращении функционирования сосудов в них образуются *тилы* (рис. 23-28), пузыревидные выросты лучевых или осевых паренхимных клеток, проникающие в сосуды через поры в их стенках и способные полностью закупорить их просвет. Часто они возникают преждевременно под влиянием патогенов и в этом случае выполняют защитную функцию, препятствуя распространению болезнетворного агента по ксилеме.

Соотношение заболони и ядра и степень видимых различий между ними весьма неодинаковы у разных видов. Некоторые деревья, например клен (*Acer*), береза (*Betula*), ясень (*Fraxinus*), имеют толстую заболонь, в то время как другие, в частности белая акация (*Robinia*), катальпа (*Catalpa*) и тисс (*Taxus*), — тонкую. У третьей группы пород, например у тополя (*Populus*), ивы (*Salix*) и пихты (*Abies*), заболонь и ядро четко не разграничены.

Реактивная древесина

Реактивной древесиной называют аномалии вторичной ксилемы, свойственные склоненным стволам и ветвям. Ее образование связано с процессом выпрямления этих частей растения. У хвойных реактивная древесина развивается на нижней стороне изогнутой части (*древесина сжатия*, или *креневая*), а у двудольных — на верхней (*древесина растяжения*).

Древесина сжатия образуется за счет возрастания камбиальной активности на нижней стороне ствола, в результате чего возникают эксцентрические годичные кольца с нижними частями гораздо шире верхних (рис. 23-29). При этом выпрямление ствола или ветви происходит за счет разрастания тканей, толкающих ствол к вертикали. В этой древесине больше лигнина и меньше целлюлозы, чем в нормальной, а усадка ее в длину при сушке часто в 10 или более раз сильнее (у нормальной обычно не более 0,1—0,3%). Различие в относительной усадке нормальной и креновой древесин в сохнувшей доске часто приводит к ее скручиванию или принятию чашевидной формы. Такие пиломатериалы годятся только на дрова.

Древесина растяжения образуется за счет возрастающей активности камбия на верхней стороне ствола. Как и креновую, ее можно обнаружить по присутствию эксцентрических колец нарастания (рис. 23-30). Чтобы выпрямить ствол, она должна «тянуть» его за собой (отсюда и ее название). Точная идентификация древесины растяжения требует микроскопического изучения срезов ствола. Главный ее анатомический признак — присутствие студенистых волокон, характеризующихся слабой лигнификацией или полным ее отсутствием и желеобразным видом части вторичной оболочки. Усадка в длину при высыхании древесины растяжения редко превышает 1%, но содержащие ее доски скручиваются. При распиловке в сыром виде она распускается на пучки волокон, что придает доске шероховатость.

Макроскопические признаки древесины

Внешний вид древесины определяется ее цветом, волокнистостью, текстурой и рисунком. Некоторые из этих характеристик не только позволяют различать происхождение древесины, но и обуславливают ее декоративность.

Цвет варьирует в зависимости от типа древесины и породы растения. У ядровой древесины он может иметь важ-

ное значение для ее идентификации, а кроме того, отчасти определяет предпочтительное направление использования. Так, темно-шоколадное или пурпурно-бурое ядро ореха черного (*Juglans nigra*) и красно-бурое у черемухи поздней (*Prunus serotina*) — традиционный излюбленный материал для изготовления высококачественной мебели.

Волокнистость — термин, указывающий на относительное расположение всей совокупности элементов древесины — волокон, трахеид, паренхимных клеток и члеников сосудов. Если все они ориентированы параллельно продольной оси, говорят, что древесина *прямослойная*. Если их расположение не совпадает с продольной осью участка ствола, древесину называют *косослойной*, а если оно спиральное — *тангентально-косослойной*. В последнем случае, если удалить с бревна кору, оно выглядит скрученным (рис. 23-31). Если направление спиралей меняется по радиусу бревна на противоположное через более или менее правильные интервалы, древесина будет *сложно-косослойной*.

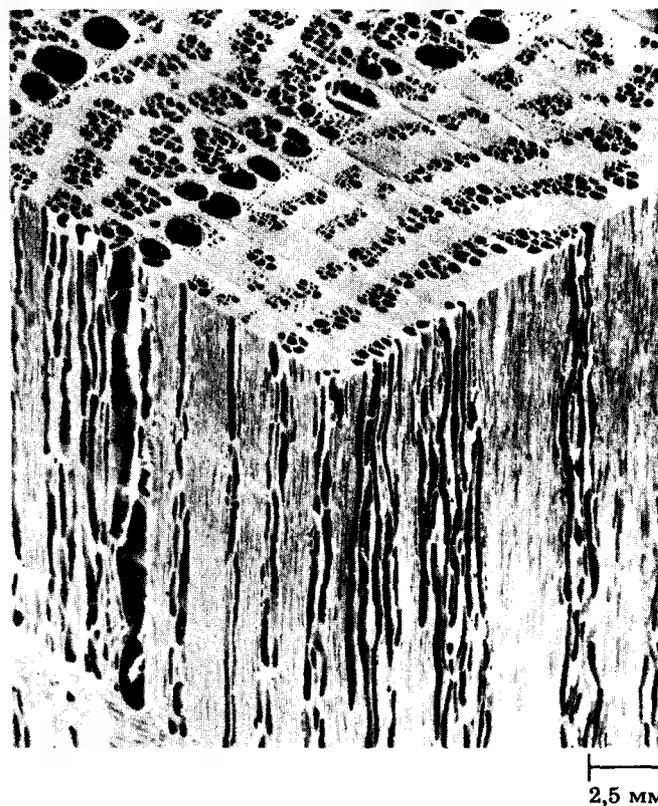


Рис. 23-26. Сканирующая электронная микрофотография трех поверхностей среза древесины ильма американского (*Ulmus americana*). Сравнивая этот снимок с рис. 23-20, 23-23 и 23-24, можно распознать каждую поверхность. Такая полукольцевая древесина с волнистыми рядами поздних сосудов — характерная черта ильмов. Найдите сосуды ранней и поздней древесины и лучи на всех трех поверхностях. Плотная часть древесины состоит главным образом из волокон. Клетки осевой паренхимы также присутствуют, но при таком увеличении они неразличимы

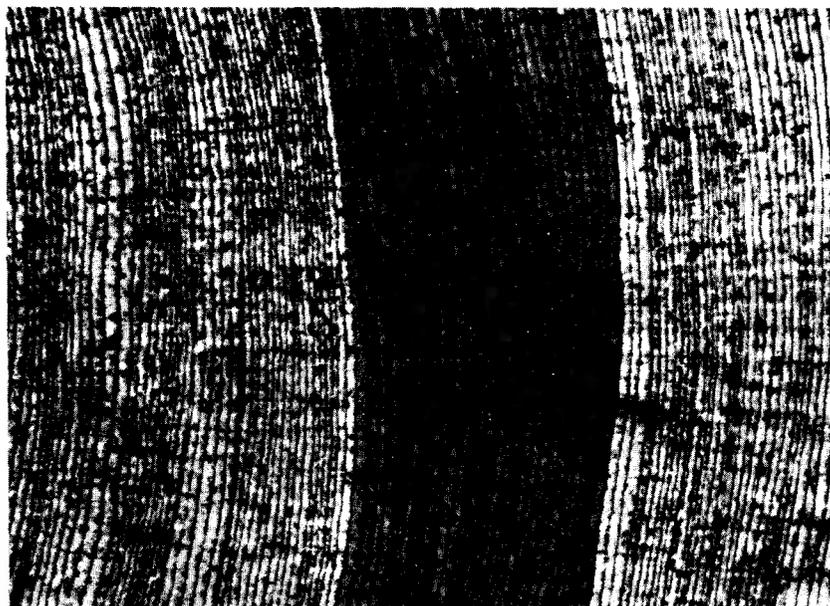
Рис. 23-27. А. Сосна остистая (*Pinus longraeva*) в горах Уайт-Маунтинс (восточная Калифорния). Эти деревья, растущие близ верхней границы древесной растительности, — самые старые из ныне живущих; одному из них 4900 лет. Б. Поперечный срез древесины сосны остистой с различной шириной годовичных колец. Начало этого среза соответствует примерно 6260 лет



А

назад; темным выделена группа колец, образовавшихся с 4240 по 4210 г. до н. э. Совпадения в чередовании широких и узких колец на спилах мертвых деревьев позволяют определить относительное количество осадков в разные годы примерно на протяжении последних 8200 лет. Несмотря на достигающий 4900 лет возраст, сосны остистые, возможно,

не самые старые на планете живые существа. В самом деле, известен, по-видимому, возникший из одного семени клон кустарника *ларреи* (*Larrea divaricata*), которому, как предполагают, около 12 000 лет. Этот кольцеобразный так называемый «Королевский клон» (см. рис. 32-13) растет в пустыне Мохаве примерно в 250 км к северо-востоку от Лос-Анджелеса (Калифорния)



Б

500 мкм

Текстура характеризует относительные размеры и их изменчивость у элементов внутри годовичного кольца. Грубая текстура означает присутствие обширных зон крупных сосудов и широких лучей. Она свойственна некоторым кольцепоровым породам. Тонкая текстура — у древесины с мелкими сосудами и узкими лучами. Однородная текстура возникает при невыраженных различиях в размерах клеток, и соответственно между ранней и поздней древесиной, а неоднородная — при явной разнице между ними в годовичном кольце.

Рисунок — термин, означающий узор, заметный на продольных спилах дерева. В узком смысле он применяется для характеристики декоративной древесины, высоко ценимой в производстве мебели и при отделке помещений. Рисунок зависит от волокнистости, текстуры и направления спила.

Доску можно выпилить из бревна двумя способами (рис. 23-32). В одном случае ее широкие поверхности окажутся примерно параллельными тангентально-продольной плоскости бревна (тангентальная распиловка). Годичные кольца на такой доске выглядят волнообразными полосами. При втором способе доска проходит вдоль бревна через его центр (радиальная распиловка). При этом годовичные кольца выглядят параллельными линиями, проходящими по всей длине доски и пересекающимися под прямым углом лучами. Такие доски во многих случаях предпочтительнее, так как радиальные поверхности более однородны с точки зрения износостойкости и обрабатываемости. Однако радиальная распиловка требует больше времени и часто менее экономична, чем тангентальная.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

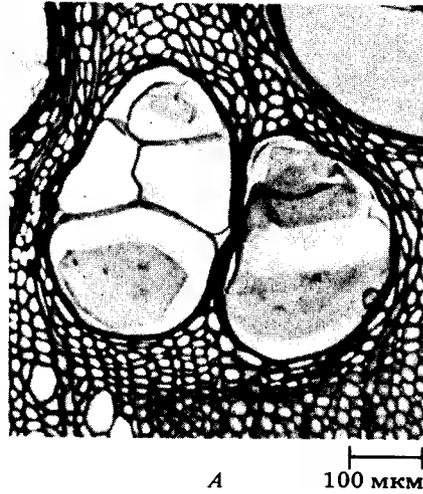
Вторичный рост (увеличение толщины в зонах, завершивших удлинение) происходит у всех голосеменных и большинства двудольных. Он связан с активностью двух латеральных меристем — камбия и пробкового камбия, или феллогена. У травянистых растений вторичный рост слабый или вообще отсутствует, в то время как деревья и кустарники могут расти в толщину многие годы. На рис. 23-33 представлена схема развития корня и стебля древесного растения от апикальной меристемы до вторичных тканей, сформированных за первый вегетационный период.

Камбий содержит два типа инициалей — веретеновидные и лучевые. За счет периклиальных делений первые из них дают начало компонентам осевой системы, а вторые — клеткам лучей, образующим проводящие лучи, или радиальную систему. Нарастание камбия по окружности обусловлено антиклинальными делениями инициалей.

Первый пробковый камбий в большинстве стеблей закладывается в слое клеток непосредственно под эпидермой, а в корне — в перичикле. Этот камбий откладывает наружу пробку, а внутрь феллодерму и вместе с ними составляет перидерму. Хотя большая часть перидермы состоит из плотно упакованных клеток, отдельные ее участки, называемые чечевичками, имеют многочисленные межклетники.

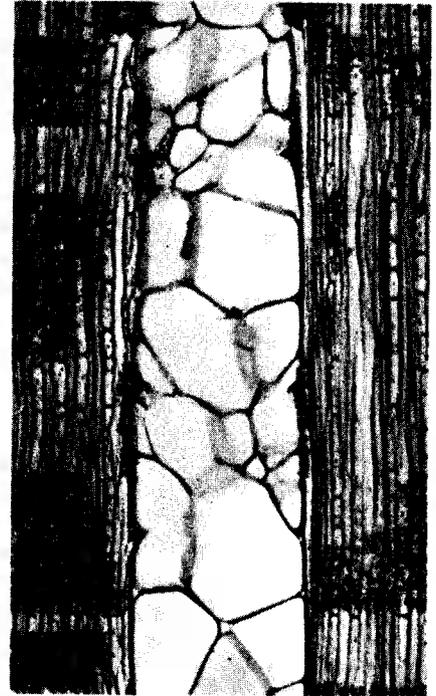
Кора включает все ткани снаружи от камбия. В старых корнях и стеблях большая часть флоэмы в ее составе нефункциональна. Ситовидные элементы недолговечны и,

Рис. 23-28. Тилы — пузыревидные выросты паренхимных клеток, частично или полностью блокирующие просвет сосуда. Тилы в сосудах дуба белого (*Quercus alba*) на поперечном (А) и продольном (Б) срезах в световом микроскопе



А

100 мкм



Б

100 мкм



Рис. 23-29. Поперечный срез ствола тсуги с креновой древесиной (более широкие годичные кольца на нижней стороне). Трещины образуются при высыхании

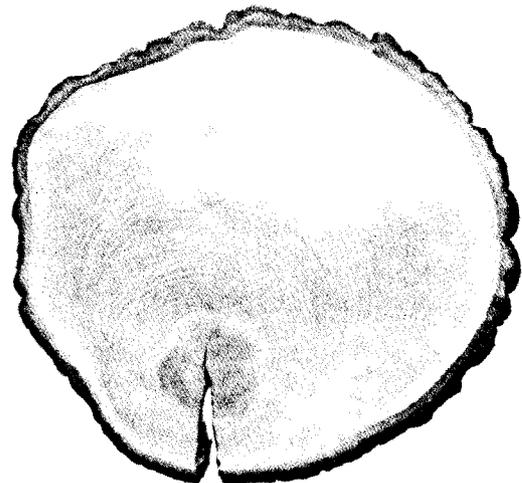


Рис. 23-30. Поперечный срез ствола дуба красного (*Quercus rubra*) с древесиной растяжения (более широкие годичные кольца на верхней стороне)



Рис. 23-31. Отмерший ствол дуба белого (*Quercus alba*) с опавшей корой. Видна тангентально-косослойная древесина

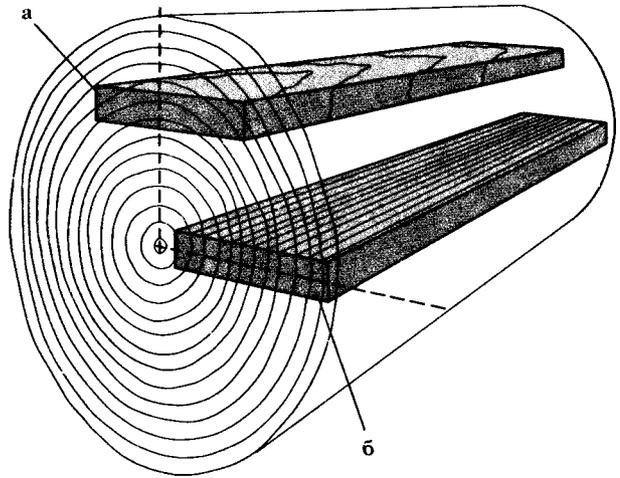


Рис. 23-32. Схема, показывающая направления тангентальной (а) и радиальной (б) распиловки бревна на доски. В первом случае годовичные кольца проходят более или менее параллельно широким поверхностям доски, во втором — почти перпендикулярно им

как правило, являются проводящими, или функциональными, только в кольце прироста текущего года. Вслед за первой перидермой многократно и каждый раз все глубже во вторичной коре из паренхимных клеток нефункциональной флоэмы формируются последующие перидермы.

Древесину обычно подразделяют на мягкую и твердую; первую дают хвойные породы, а вторую — двудольные. По сравнению с древесиной двудольных у хвойных она проще и состоит из трахеид и паренхимных клеток. У некоторых пород присутствуют смоляные ходы. Древесина двудольных

Рис. 23-33. Схемы развития стебля и корня деревянистых двудольных в первый год роста. Звездочками отмечены ткани, вместе образующие перидерму

Схема развития стебля

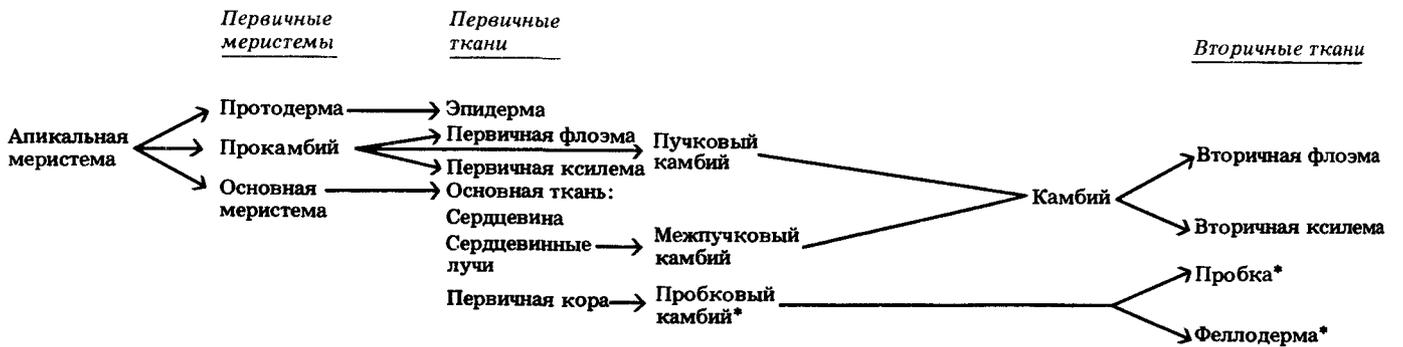


Схема развития корня

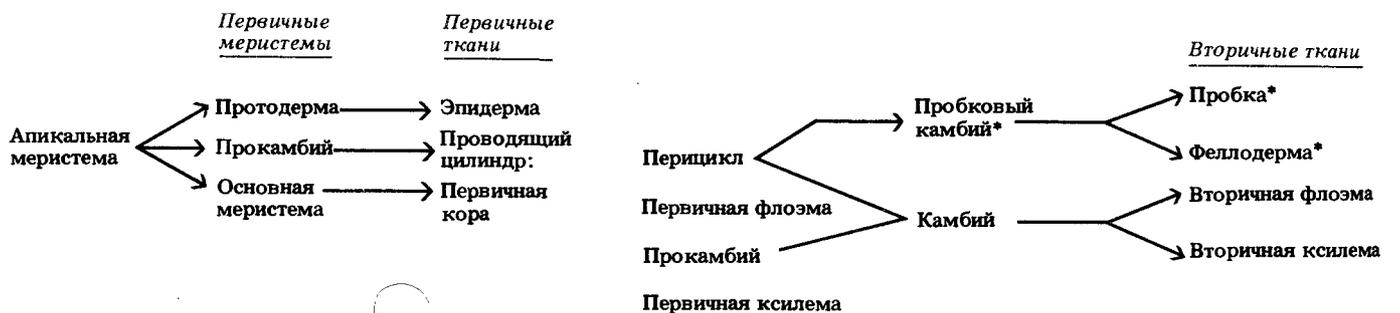


Таблица 23-1. Использование древесины некоторых широкораспространенных североамериканских пород

Ольха красная (*Alnus rubra*) — основная лиственная порода тихоокеанского северо-запада. Используется в производстве мебели, особенно стульев, оконных переплетов, дверей и других столярных изделий, фанеры, древесного угля; важное сырье для бумажного производства.

Ясень американский (*Fraxinus americana*). Черенки и рукоятки, особенно длинные (к лопатам, граблям, заступам), в связи с прямой волокнистостью, прочностью, умеренной плотностью и другими достоинствами; почти все бейсбольные биты, весла, теннисные ракетки, хоккейные клюшки; кухонные шкафы, игрушки и деревянная посуда.

Липа американская (*Tilia americana*). Фанерный шпон для декоративных панелей и отделки мебели; мягкая упаковочная стружка; оконные переплеты, двери и другие столярные изделия; фортепьянные клавиши; ящики и упаковочные клетки; сундуки и гробы.

Бук американский (*Fagus americana*) — одна из трех важнейших северных пород (две другие — береза желтая и клен сахарный). Доски, особенно идущие на настилку полов; фанерный шпон; топливо; перегонка до уксусной кислоты, метанола и других химических веществ; игрушки и деревянная посуда.

Береза *Betula alleghaniensis*. Фанерный шпон; перегонка; шпалы; мебель; игрушки и деревянная посуда; музыкальные инструменты; зубочистки.

Черемуха поздняя (*Prunus serotina*). Прекрасное сырье для краснодеревщиков; резная мебель; колодки для типографских клише; фортепьянные молоточки; отделка интерьеров; панели; рукоятки; игрушки и деревянная посуда.

Тополь дельтовидный (*Populus deltoides*). Масса для изготовления высококачественной бумаги, применяемой для печатания книг и журналов; фанеровочный материал для мебели; мягкая упаковочная стружка; кадки и бабьи для пищевых продуктов; ящики и упаковочные клетки.

Ильм (*Ulmus* spp.). Имеет сложно-косослойную древесину, вследствие чего трудно расщепляется. Бочарная клепка и обручи; ящики и упаковочные клетки; фанерный шпон для фруктовых и овощных контейнеров и круглых коробок для сыра; гнутые части мебели; отделка интерьеров.

Кария сердцевидная (*Carya cordyformis*). Ручки к инструментам, особенно топорница, черенки заступов; санные полозья; лестницы; мебель; деревянная посуда; прекрасные дрова для копчения мяса; первосортное топливо.

Белая акация (*Robinia pseudo-acacia*). Крепежный лес для шахт; шпалы; столбы для заборов; сооружения, от которых требуются прочность и долговечность.

Клен сахарный (*Acer saccharum*). Фанерный шпон; перегонка; шпалы, топливо; мебель; полы, особенно для кегельбанов и танцплощадок; игрушки и деревянная посуда; музыкальные инструменты.

Дубы красный и белый (*Quercus rubra*, *Q. alba*). Шпалы; фанерный шпон; полы; оконные переплеты, двери и другие столярные изделия; топливо; корабельный лес; сундуки и гробы.

Хурма виргинская (*Diospyros virginiana*). Ткацкие челноки, катушки и веретена; биты для гольфа; ящики и упаковочные клетки; рукоятки.

Платан западный (*Platanus occidentalis*). Имеет сложно-косослойную древесину. Фанерный шпон; ящики и упаковочные клетки; отделка интерьера, панели; бочки для муки и сахара; фанеровочный материал для мебели.

Орех черный (*Juglans nigra*). Прекрасное местное сырье для краснодеревщиков в континентальной части США; фанерный шпон для мебели; высокосортные столы и стулья; основная древесина для ружейных прикладов; сундуки и гробы.

Тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*). Фанерный шпон для отделки интерьеров, мебели и других тонких столярных работ; сырье для изготовления бумаги; ящики и упаковочные клетки; оконные переплеты, двери и другие столярные изделия.

Дугласия (*Pseudotsuga menziesii*). Порода, образующая примерно 50% лесов запада США и дающая больше деловой древесины, чем любой другой вид США. Строевой лес; фанерный шпон, главным образом для клееной фанеры; шпалы; крепежный лес; ящики и упаковочные клетки; масса для изготовления бумаги; корабельный лес.

Тсуга канадская (*Tsuga canadensis*). Производство бумаги; строевой лес; ящики и упаковочные клетки; оконные переплеты и двери, кухонная мебель.

Сосна горная веймутова (*Pinus monticola*). Спички; ящики и упаковочные клетки; оконные переплеты, двери и другие столярные изделия; строевой лес; внутренняя часть клееной фанеры, особенно для столешниц.

Сосна желтая (*Pinus ponderosa*). Ящики и упаковочные клетки, оконные переплеты, двери и другие столярные изделия; строевой лес; мачты; сваи, балысины, колонны; столбы; игрушки; сундуки и гробы.

Сосна Эллиота (*Pinus elliotii*). Масса для изготовления бумаги; крупномерные лесоматериалы; шпалы; фанерный шпон; скипидар и канифоль; ящики; кузова и упаковочные клетки.

Сосна Ламберта (*Pinus lambertiana*). Ящики и упаковочные клетки; оконные переплеты, двери и другие столярные изделия; вывески; фортепьянные клавиши и органные трубы.

Секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*). Строевой и корабельный лес; сигарные и кондитерские ящики; садовая мебель; кровельная дрань; сундуки и гробы.

Ель красная (*Picea rubens*). В основном бумажная масса; хорошо резонирующая древесина для музыкальных инструментов; весла; лестничные перила; корабельный лес; ящики и упаковочные клетки.

может содержать одновременно членики сосудов, трахеиды, несколько типов волокон, паренхимные клетки.

Слои прироста за год называются годовыми кольцами. Разница в плотности между поздней древесиной одного кольца и ранней древесиной следующего позволяет провести между ними границу. Плотность древесины — хороший показатель ее прочности.

У многих растений можно визуально отличить непроявляющую ядерную древесину от активно проводящей заболони.

Обычно на нижней стороне наклонных стволов и ветвей хвойных и на верхней их стороне у двудольных развивается реактивная древесина. Ее образование способствует выпрямлению частей растения. У хвойных она называется древесиной сжатия, а у двудольных — древесиной растяжения.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПЛОТНОСТЬ ДРЕВЕСИНЫ

Плотность — единственный важнейший показатель прочности древесины, который можно использовать для характеристики ее твердости, сопротивления пробиванию и легкости обработки. Плотная древесина, как правило, усыхает и набухает сильнее, чем легкая. Кроме того, первая дает лучшее топливо.

Плотность сухого твердого вещества древесины (т. е. воздушно-сухого материала клеточных оболочек) всех растений равна примерно 1,5 г/см³. Поэтому различия в плотности древесины в целом зависят от соотношения в ней клеточных

Плотность древесины некоторых североамериканских лиственных пород, г/см³

Ясень американский (<i>Fraxinus americana</i>)	0,55
Тополь осинообразный (<i>Populus tremuloides</i>)	0,35
Бальза заячья (<i>Ochroma lagopus</i>)	0,12
Липа американская (<i>Tilia americana</i>)	0,32
Бук американский (<i>Fagus americana</i>)	0,56
Береза желтая (<i>Betula lutea</i>)	0,55
Конский каштан голый (<i>Aesculus glabra</i>)	0,33
Орех серый (<i>Juglans cinerea</i>)	0,36
Черемуха поздняя (<i>Prunus serotina</i>)	0,47
Тополь дельтовидный (<i>Populus deltoides</i>)	0,37
Ильм американский (<i>Ulmus americana</i>)	0,46
Кария овальная (<i>Carya ovata</i>)	0,64
Гледичия трехлопучковая (<i>Gleditsia triacanthos</i>)	0,60
Круглодendrон железный (<i>Krugiodendron ferreum</i>)	1,30
Гваякум лекарственный (<i>Guaiacum officinale</i>)	1,25
Белая акация (<i>Robinia pseudo-acacia</i>)	0,66
Магнолия крупноцветковая (<i>Magnolia grandiflora</i>)	0,46
Клен красный (<i>Acer rubrum</i>)	0,49
Клен сахарный (<i>Acer saccharum</i>)	0,56
Дуб виргинский (<i>Quercus virginiana</i>)	0,81
Дуб красный (<i>Quercus rubra</i>)	0,57
Дуб белый (<i>Quercus alba</i>)	0,59
Маклюра оранжевая (<i>Maclura pomifera</i>)	0,76
Хурма виргинская (<i>Diospyros virginiana</i>)	0,64
Амбровое дерево (<i>Liquidambar styraciflua</i>)	0,46
Платан западный (<i>Platanus occidentalis</i>)	0,46
Орех черный (<i>Juglans nigra</i>)	0,51
Ива черная (<i>Salix nigra</i>)	0,34

Плотность древесины некоторых североамериканских хвойных пород, г/см³

Болотный кипарис (<i>Taxodium distichum</i>)	0,42
Дугласия (<i>Pseudotsuga menziesii</i>)	0,45
Пихта бальзамическая (<i>Abies balsamea</i>)	0,34
Тсуга канадская (<i>Tsuga canadensis</i>)	0,38
Тсуга западная (<i>Tsuga heterophylla</i>)	0,42
Кедр ладанный (<i>Calocedrus decurrens</i>)	0,35
Лиственница западная (<i>Larix occidentalis</i>)	0,48
Сосна веймутова (<i>Pinus strobus</i>)	0,34
Сосна ладанная (<i>Pinus taeda</i>)	0,47
Сосна скрученная (<i>Pinus contorta</i>)	0,38
Сосна желтая (<i>Pinus ponderosa</i>)	0,38
Сосна Эллиота (<i>Pinus elliotii</i>)	0,64
Сосна Ламберта (<i>Pinus lambertiana</i>)	0,35
Секвойя вечнозеленая (<i>Sequoia sempervirens</i>)	0,38
Ель черная (<i>Picea mariana</i>)	0,36
Ель Энгельмана (<i>Picea engelmannii</i>)	0,38
Лиственница американская (<i>Larix laricina</i>)	0,49
Тисс коротколистный (<i>Taxus brevifolia</i>)	0,60

оболочек и пустот между ними. Особенно большое значение при этом имеют волокна. Если они толстостенные и с узкими просветами, плотность высока. И напротив, если волокна тонкостенные с широкими просветами, она низкая. Присутствие многочисленных тонкостенных сосудов также понижает плотность.

Плотность выражается массой единицы объема, обычно в граммах на кубический сантиметр. У воды она равна 1 г/см³. Если плотность древесины 0,5 г/см³ — значит этот материал вдвое легче воды. В книге мировых рекордов Гиннеса сказано, что у маслины *Olea capensis* из Южной Африки древесина самая тяжелая, а у вида *Aeschynomene hispida* с Кубы — самая легкая. Их плотность равна соответственно 1,49 и 0,044 г/см³. У большинства используемых в хозяйстве видов древесины она составляет 0,35—0,65 г/см³.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Core, Harold A., Wilfred A. Côté, Arnold C. Day: Wood Structure and Identification, 2nd ed., Syracuse University Press, Syracuse, N.Y., 1979.

Прекрасно иллюстрированное руководство по строению древесины с ключом для ее определения и иллюстрированным словарем.

Cutler, David F.: Applied Plant Anatomy, Longman Inc., New York, 1978.

Интересно написанный учебник по основам анатомии растений, указывающий некоторые пути применения анатомии растений для решения многих важных повседневных проблем.

Cutter, Elizabeth G.: Plant Anatomy, Part I: Cells and Tissues, 2nd ed., Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1978.

Введение в изучение растительных клеток и тканей с упором на экспериментальные исследования.

Cutter, Elizabeth G.: Plant Anatomy, Part II: Organs, Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1971.

Введение в изучение органов растений и возможных причин, лежащих в основе их развития.

Epstein, Emanuel: «Roots», Scientific American 228(5): 48—58, 1973.

Обсуждение структуры и функции корня, включая механизмы поглощения им ионов.

Esau, Katherine: Plant Anatomy, 2nd ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.

Непревзойденная работа в данной области знания; богато иллюстрированная книга по всем аспектам анатомии растений. (Имеется перевод: Эсау К., Анатомия растений. — М.: Мир, 1969.)

Esau, Katherine: Anatomy of Seed Plants, 2nd ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1977.

Более сокращенный вариант предыдущей книги; прекрасный учебник и справочник. (Имеется перевод: Эсау К., Анатомия семенных растений, т. 1, 2. — М.: Мир, 1980.)

Fahn, Abraham: Plant Anatomy, 3rd ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, N.Y., 1982.

Хорошо иллюстрированный современный учебник, в котором рассмотрены все аспекты анатомии растений.

Hoadley, R. B.: Understanding Wood, The Taunton Press, Newtown, Conn., 1980.

Написанная специалистом по обработке древесины хорошо иллюстрированная книга о свойствах и способах использования этого материала.

Johri, B. M. (Ed.): Embriology of Angiosperms, Springer-Verlag, Berlin, 1984.

Книга многих авторов, посвященная значительному прогрессу последних 20—30 лет фактически во всех областях изучения репродукции цветковых растений.

O'Brien, Terence P., Margareth E. McCully: Plant Structure and Development, The Macmillan Company, New York, 1969.

Описательный и функциональный подход к структуре и развитию растений.

O'Brien, Terence P., Margareth E. McCully: The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods, Termarcarghi and Pty. Ltd., Melbourne, Australia, 1981.

Очень полезная книга по методам изучения структуры растений на свежих и различным образом фиксированных тканях с помощью всех доступных средств: от простых луп до электронного микроскопа.

Panshin, A. J., C. De Zeeuw: Textbook of Wood Technology vol. 1, 4th ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1980.

Методический справочник по идентификации, структуре и использованию древесины североамериканских пород.

Ray, Peter M.: The Living Plant, 2nd ed., Holt, Rinehart & Winston, Inc., New York, 1972.

Небольшая, легко читаемая книга о росте и развитии растений, написанная одним из ведущих специалистов в этой области.

Steeves, Taylor A., Ian M. Sussex: Patterns in Plant Development, Prentice-Hall, Inc., Engelwood Cliffs, N. J., 1972.

Структурный подход к развитию растений с упором на экспериментальные и аналитические данные.

Torrey, John G., David T., Clarkson (Eds.): The Development and Function of Roots, Academic Press, Inc., New York, 1975.

Сборник статей видных специалистов в области структуры и функции корня.

Wardlaw, Claude W.: Morphogenesis in Plants: A Contemporary Study, 2nd ed., Methuen & Co. Ltd., London, 1968.

Великолепная книга признанного специалиста в области морфогенеза растений.

White, Richard A., William C. Dickinson (Eds.): Contemporary

Problems in Plant Anatomy, Academic Press, Inc., Orlando, Florida, 1984.

Сборник сообщений, представленных на симпозиуме по анатомии растений в Университете Дьюка и Университете Северной Каролины в начале 1983 г., посвященном проблемам современной анатомии растений. Центральная их тема — взгляд на растение как на единое целое с точки зрения развития, структуры и функций.

Zimmermann, Martin H.: Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer-Verlag, New York, 1983.

Блестящая «понятийная» книга по структуре и функции ксилемы, написанная специалистом, внесшим огромный вклад в понимание анатомии функциональной ксилемы и механизмов транспорта веществ в растении.

Zimmermann, Martin H., Claude L. Brown: Trees: Structure and Function, Springer-Verlag, New York, 1975.

Современный взгляд на жизнедеятельность деревьев с упором на взаимосвязь их структуры и функций.

Zimmermann, Martin H., John A. Milburn (Eds.): Transport in Plants I, Phloem Transport, Encyclopedia of Plant Physiology, vol. I, Springer-Verlag, New York, 1976.

Сборник статей ведущих исследователей структуры и функции флоэмы.



Рис. 24-1. Фотопериодизм побуждает растения многих видов переходить каждый год к цветению в одно и то же

время. Цветение происходит в результате взаимодействия внешних (условий среды) и внутренних (гормональных)

факторов. Фотография цветущей вишни (Prunus) в Бруклине, Нью-Йорк



Для своего роста растение нуждается в солнечном свете, в двуокиси углерода, которую получает из воздуха, а также в воде и минеральных компонентах (включая азот), поступающих из почвы. Из всего этого создаются вещества, свойственные самому растению, причем простые элементы превращаются в сложные органические молекулы, из которых и состоят живые существа. Как отмечалось в предыдущем разделе, рост не является простым увеличением массы и объема растения. Растение дифференцируется, развивается, приобретает определенную форму, образуя разнообразные клетки, ткани и органы. Каким образом единственная клетка (оплодотворенная яйцеклетка) может стать источником множества тканей и органов, которые образуют поразительный индивид, называемый «нормальным» растением? Многие детали регуляции этих процессов еще неизвестны, но становится ясно, что нормальное развитие растения зависит от взаимодействия внутренних и внешних факторов. Основные внутренние факторы, регулирующие рост и развитие растений, имеют химическую природу, они и являются предметом обсуждения данной главы. Некоторые внешние факторы — свет, температура, длина светового дня, гравитация и др. влияющие на рост — обсуждаются в гл. 25.

Растительные гормоны играют основную роль в регуляции роста. Термин «гормон» был введен физиологами животных; им обозначают органические вещества, которые образуются в одной ткани и транспортируются в другую, где вызывают определенный физиологический эффект. Гормоны активны в очень небольших количествах. В побеге ананаса (*Ananas comosus*), например, содержится всего шесть микрограммов индолилуксусной кислоты, обычного растительного гормона, на килограмм растительной массы. Один предприимчивый физиолог растений вычислил, что массу гормона по отношению к массе побега можно сопоставить с массой иглки в 20 т сена.

Слово *гормон* произошло от греческого слова *hormaein*, которое означает «возбуждать». Однако сейчас известно, что многие гормоны оказывают тормозящее действие. Поэтому, может быть, лучше рассматривать их не как стимуляторы, а как химические регуляторы. Но и этот термин нуждается в уточнении, поскольку реакция на отдельный «регулятор» зависит не только от его состава (химической структуры), но и от восприимчивости реципиента (тканевой специфичности).

В дальнейшем будет показано, как постепенно накапливались наши знания о растительных гормонах. В соответствии с этим обсуждение начинается с ауксина; именно его открытие дало толчок изучению гормонов растений.

АУКСИН

Одни из первых экспериментов по регуляции роста у растений были выполнены Чарльзом Дарвином и его сыном Фрэнсисом и изложены в работе «The Power of Movement in Plants» («Сила движения у растений»), опубликованной в 1881 г. Дарвины систематически наблюдали движение (изгибание) растений по направлению к свету (так называемый фототропизм), используя проростки канареечника (*Phalaris canariensis*) и овса (*Avena sativa*). Они показали, что если закрыть верхнюю часть coleoptily (защитной структуры, укрывающей, подобно футляру, верхушку проростка злаков) цилиндром из фольги или полый стеклянной трубкой, зачерненной тушью, и осветить растение сбоку, то характерного изгибания не произойдет (рис. 24-2). Однако при использовании прозрачных стеклянных трубок искривление происходило как обычно. Согласно Дарвинам, эксперименты показали существование «средства сообщения» между верхушкой, т. е. тканью, воспринимающей световой стимул, и остальной частью coleoptily, где осуществляется ростовой изгиб. И далее они формулируют: «Мы должны сделать заключение, что если проростки освещаются сбоку, то от верхней их части к нижней передается какой-то стимул, заставляющий последнюю изгибаться».

В 1926 г. голландскому физиологу растений Фрицу В. Венту удалось выделить этот «стимул» из верхушек coleoptily. Вент срезал верхушки coleoptily у проростков овса (*Avena*) и помещал их примерно на час на ломтики агар так, чтобы поверхности срезов пришли в контакт с агаром. (Агар — желатинообразное вещество — получают из некоторых красных водорослей и используют в качестве нейтральной ростовой среды.) Затем Вент нарезал агар на маленькие блоки и помещал их на одну сторону декапитированных coleoptily, которые выдерживались в темноте в течение всего эксперимента. В течение часа он наблюдал отчетливое изгибание в сторону, противоположную той, на которую помещал агаровый блок (рис. 24-3). Агаровые блоки, на которые не накладывались верхушки coleoptily, не вызывали никакого изгибания или способствовали лишь небольшому изгибанию в ту сторону, на которую был поме-

щен блок. Агаровые блоки, на которые Вент помещал фрагменты coleoptily, расположенные ближе к его основанию, тоже не оказывали физиологического действия.

Этими экспериментами Вент показал, что влияние верхушки coleoptily связано скорее с выделением какого-то химического вещества, чем с физической, например электрической, стимуляцией. Это химическое вещество Вент назвал *ауксином*, от греческого слова *auxein* — «увеличивать».

Изгибание coleoptily овса в сторону, противоположную той, на которую помещают содержащий ауксин агаровый блок, вызывается асимметричным распространением ауксина, что в свою очередь способствует асимметричному увеличению размера клеток coleoptily; клетки той стороны, на которой находится блок, больше увеличиваются в длину, чем клетки противоположной стороны. Условия выращивания проростков овса и размещения агарового блока были стандартизированы до такой степени, что угол изгиба (измеренный транспортиром) мог быть использован для определения количества ауксина в агаровом блоке. Применение этой методики, известной как биотест на изгиб coleoptily овса, позволило исследователям выделить и идентифицировать встречающийся в природе ауксин, который был назван индолуксусной кислотой (сокращенно ИУК). (Биотест позволяет количественно определить концентрацию вещества по его действию на рост соответствующего организма в контролируемых условиях.)

Как видно из рис. 24-4, ИУК очень сходна с аминокислотой триптофаном (см. рис. 3-14). Триптофан является предшественником ИУК в живом растении; при этом известны четыре пути биосинтеза ИУК, каждый со своим посредником. Различные группы растений используют неодинаковые пути образования ИУК из триптофана. Кроме того, некоторые растения, такие, как кукуруза (*Zea mays*), используют различные пути на разных стадиях развития. Ауксин образуется в кончиках coleoptily злаков и в верхушках побегов. Хотя ИУК была найдена и в кончиках корней, есть много данных, указывающих на то, что она транспортируется сюда по проводящим тканям из основания корня. Большое количество ИУК, возможно, содержится в зародышах; кроме того, она обнаружена в молодых листьях, цветках и плодах.

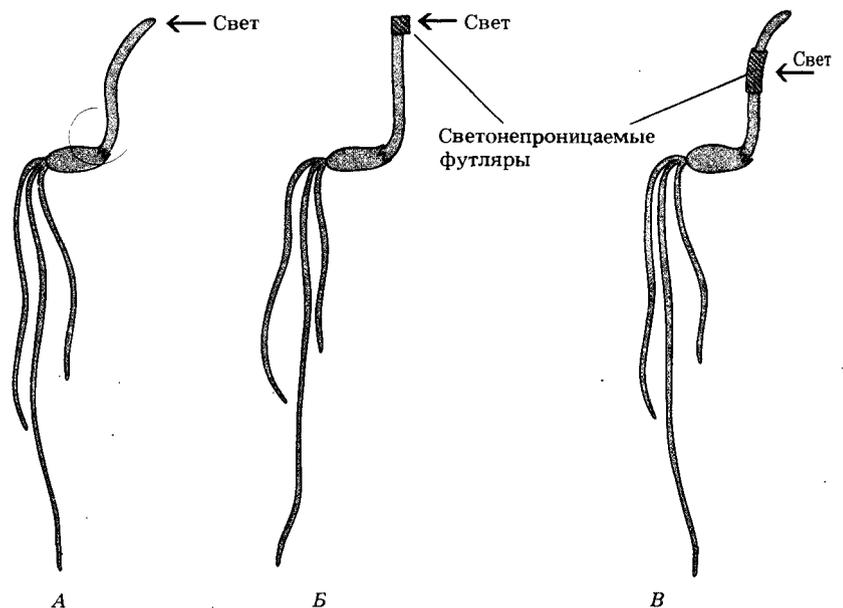
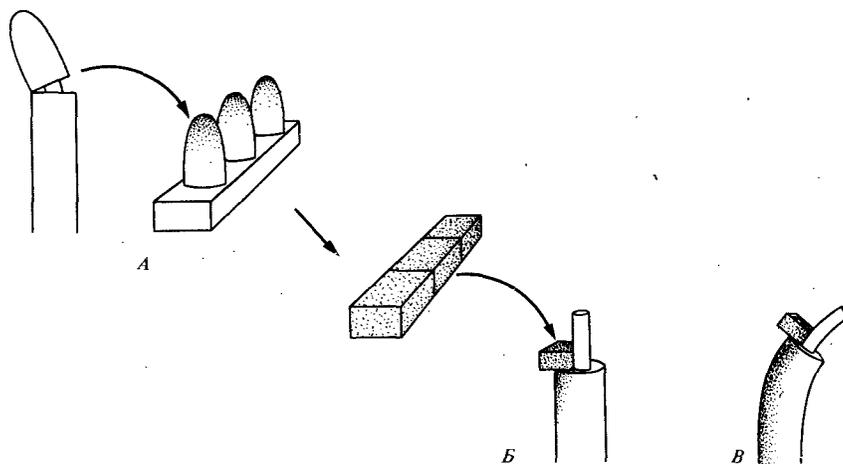


Рис. 24-2. Эксперимент Дарвинов. А. Проростки нормально изгибаются по направлению к свету. Б. Если верхушку проростка закрыть светонепроницаемым колпачком, изгибания не происходит. Оно наблюдается, если верхушка проростка закрывается прозрачным колпачком. В. Если колпачок помещается ниже верхушки, имеет место характерный изгиб. На основании этих экспериментов Дарвины сделали вывод, что под влиянием света «стимул», вызывающий изгибание, передается от верхушки проростка в нижележащую область, где обычно и происходит изгиб

Рис. 24-3. Эксперимент Вента. А. Вент удалял у проростков верхушки coleoptилей, помещал их на агар и выдерживал в течение часа. Б. Затем Вент нарезал агар на маленькие блоки, которые накладывал на одну сторону декапитированных проростков. В. Содержащиеся в темноте в ходе всего эксперимента проростки постепенно изгибались в сторону, противоположную той, на которой находился агаровый блок. На основании этого Вент сделал заключение, что «стимул», который вызывает изгибание проростка, имеет химическую природу и накапливается на противоположной от света стороне



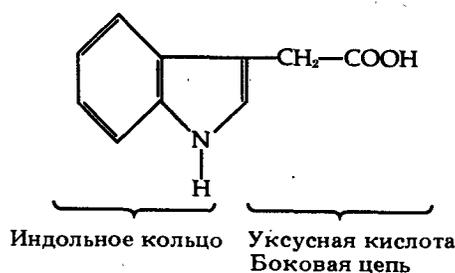
Вскоре после того как был открыт ауксин и выяснена его роль в регуляции растяжения клеток, обнаружили его тормозящее влияние на рост боковых почек. Например, если удалить апикальную меристему бобового растения, боковые почки начинают расти. Однако если на поверхность среза сразу же нанести ауксин, рост почек задерживается. Как и в случае фототропической реакции проростков овса, это *апикальное доминирование* свидетельствует о «взаимодействии» между двумя растительными тканями посредством ИУК. Более того, в обоих случаях «стимул» перемещается от растущей верхушки растения к его основанию. Это происходит потому, что ауксин активно транспортируется от верхушки побега к основанию растения, т. е. в базипетальном направлении. Передвижение скорее происходит по ткани в целом, чем по проводящим элементам ксилемы и флоэмы (соответственно сосудам и ситовидным трубкам). Транспорт, предположительно, связан с взаимодействием ИУК и плазматических мембран растительных клеток.

Ауксин оказывает разнообразное влияние на растение в зависимости от времени воздействия, вида растения и особенно от типа ткани. Подобно многим другим физиологически активным соединениям, ауксин токсичен в высоких концентрациях. Уничтожающий сорняки гербицид 2,4-Д является синтетическим ауксином, одним из многих, которые производятся в практических целях для широкого применения (рис. 24-4).

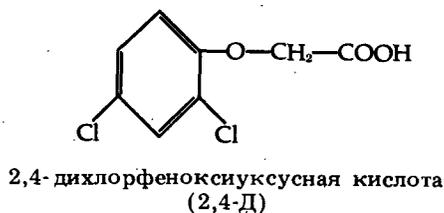
Ауксин и клеточная дифференцировка

Ауксин оказывает влияние на дифференцировку проводящей ткани в растущем побеге. Если вырезать сектор из стебля *Coleus* таким образом, чтобы перерезать и удалить части сосудистых пучков, то из клеток сердцевины образуются новые проводящие ткани, которые устанавливают связь с пучками неповрежденных участков. Если удалить листья и почки выше места среза, то формирование новых клеток задержится. Если добавить ИУК к оставшемуся черешку листа, расположенному как раз над местом среза, формирование сосудистой ткани возобновится. Ауксин играет важную роль в присоединении сосудистых тяжей развивающихся листьев к сосудистым пучкам стебля.

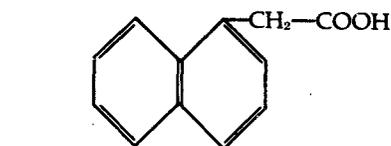
Сходные реакции отмечаются в каллусах. (Каллус представляет собой массу недифференцированных клеток и образуется при ранении растения и культивировании изолирован-



Индолилуксусная кислота (ИУК)



2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д)



α -Нафтилуксусная кислота (НУК)

Рис. 24-4. Индолилуксусная кислота (ИУК) — наиболее известный из встречающихся в природе ауксинов. Дихлорфеноксиуксусная кислота (2,4-Д) — синтетический ауксин, широко используемый в качестве гербицида. α -Нафтилуксусная кислота (НУК) — другой синтетический ауксин — применяется обычно для стимулирования образования придаточных корней у черенков и уменьшения опадения плодов, в садах. Синтетические ауксины в отличие от ИУК не легко разрушаются ферментами растений и микроорганизмов и поэтому лучшие подходят для практического использования

ных клеток *in vitro*.) Если взять каллус сердцевины сирени (*Syringa*) и привить на него почку, в каллусе начинает формироваться сосудистая ткань. Сосудистая ткань образуется и при выращивании каллуса на среде, содержащей ауксин и сахар (сахар необходим, поскольку в каллусе нет фотосинтезирующих клеток). Р. Уэтмор с сотр. показал, что, регулируя количество сахара в среде, можно вызвать формирование только ксилемы, ксилемы и флоэмы или только флоэмы. Низкая концентрация сахарозы (от 1,5 до 2,5%) способствует образованию ксилемы, высокая (4%) — образованию флоэмы, а промежуточная — образованию обеих тканей. Это указывает на большую чувствительность регуляторов роста и привлекает внимание к тому немаловажному факту, что гормоны *никогда* не действуют независимо, а только во взаимосвязи с другими веществами или гормонами.

Ауксин и камбий

У древесных растений ауксин способствует росту камбия. Когда весной начинают делиться клетки меристематической зоны побега, ауксин, поступающий из верхушки побега, стимулирует деление клеток камбия, образование вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. Вместе с тем эти процессы модулируются в растительном организме и другими регуляторами роста.

Опыты с применением экзогенной ИУК и гибберелловой кислоты показывают, что в интактном растении взаимодействие между ауксинами и гиббереллинами определяет относительную скорость образования вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. Например, ИУК и гибберелловая кислота каждая по отдельности стимулируют активность камбия у многих древесных растений. Однако в отсутствие гибберелловой кислоты ИУК стимулирует только развитие ксилемы. Образование флоэмы происходит под влиянием одной гибберелловой кислоты, а максимальное совместное развитие как ксилемы, так и флоэмы наблюдается только в присутствии ИУК и гибберелловой кислоты.

Ауксин и рост корней

Первое практическое применение ауксина было основано на его способности стимулировать образование придаточных корней у черенков (рис. 24-5). Обработка черенков раствором ауксина имеет особенно большое значение для культивирования древесных растений в питомниках, поскольку позволяет размножать их в больших масштабах вегетативным путем. Однако применение значительных доз ауксина к уже растущим корням обычно тормозит их дальнейший рост.

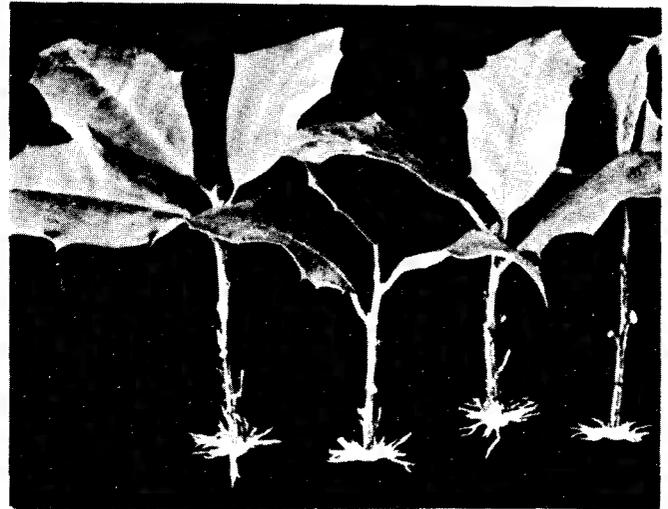
Ауксин и рост плодов

Ауксин ускоряет рост плодов. Обычно если цветок не опылен и оплодотворения не произошло, плод не развивается. У некоторых растений для нормального развития плода достаточно оплодотворения одной яйцеклетки; у других же, имеющих многосемянные плоды, например яблони или дыни, для того чтобы стенка завязи развилась и стала мясистой, необходимо оплодотворение нескольких яйцеклеток. Обработка женских частей цветка некоторых растений ауксином, можно добиться получения партенокарпического плода (от слова *parthenos*, означающего «девственный»), т. е. плода, развившегося без оплодотворения, например бессемянных томатов, огурцов, баклажанов.

Кроме того, ауксин содержится и в образующихся семенах. У садовой земляники (*Fragaria ananassa*) семена находятся в плодиках-семянках, погруженных в разросшееся цветоложе, которое неправильно называют плодом. Если семянку удалить из цветоложа во время его развития, последнее перестанет расти. Если удалить узкое кольцо семянок, то цветоложе разрастается только в зоне оставшихся. При воздействии ауксином на цветоложе, лишенное семянок, рост будет продолжаться нормально (рис. 24-6).

Ауксин и опадение частей растения

Ауксин образуется в молодых листьях, но, по-видимому, он не оказывает прямого влияния на скорость роста листа. Тем не менее ауксин воздействует на *опадение* — сбрасывание листьев или других частей растения. По мере старения листьев некоторые ионы и молекулы, способные к реутили-



А



Б

Рис. 24-5. Черенки падубы (А) обрабатывались ауксином за 21 день до того, как была сделана фотография. Б. Черенки не обрабатывались. Обратите внимание на появление придаточных корней у обработанных растений

зации, такие, как ионы магния, аминокислоты (продукты разрушения белков) и сахара (продукты гидролиза крахмала), возвращаются в стебель. Затем, по крайней мере у некоторых растений, ферменты разрушают оболочки клеток отделительной зоны у основания черешка (см. рис. 22-32). При этом происходят растворение срединных пластинок и гидролиз целлюлозных волокон. Отделению листа могут предшествовать клеточные деления. Если они происходят, то вновь сформировавшиеся клеточные оболочки, как правило, подвергаются деградации. Под отделительным слоем образуется защитный слой, представленный здоровыми суберинизированными клетками, который перед опадением изолирует лист от остальных частей растения. В конце концов лист удерживается на растении благодаря лишь нескольким тяжам сосудистой ткани, которые могут разрушиться по мере разрастания паренхимных клеток отделительного слоя. Наряду с другими факторами опадение коррелирует с уменьшением содержания ауксина в листе; во многих случаях оно может быть предотвращено применением ауксина.

Умение регулировать опадение листьев, цветков и плодов имеет большое значение в сельском хозяйстве. Ауксин, а в последнее время и этилен используются для обработки некоторых видов растений. Например, ауксин предотвращает опадение листьев и ягод у вечнозеленого падука (*Ilex aquifolium*) и тем самым уменьшает потери при транспортировке. Ауксин предупреждает и преждевременное опадение плодов цитрусовых, что позволяет получать более высокие урожаи апельсинов и грейпфрутов. С другой стороны, большое количество ауксина, вызывая повышенное образование этилена, способствует опадению плодов. На основании этого ауксин используется для их прореживания при выращивании оливы, яблони и других плодовых деревьев.

Ауксин и борьба с сорняками

Синтетические ауксины широко используются в сельском хозяйстве для борьбы с сорняками. В экономическом отношении именно в этом сегодня состоит основное практическое применение регуляторов роста растений во всем мире. Хотя известен ряд соединений, тем не менее феноксиауксины, например 2,4-Д и его химические производные, составляют примерно 20% всех используемых в данных целях соедине-

ний. Дальнейшее применение этих веществ зависит от ряда факторов, в том числе их окупаемости и потенциальной или реальной опасности для здоровья человека.

Каким образом ауксин регулирует растяжение клетки?

Ауксин увеличивает пластичность клеточной оболочки. Когда клеточная оболочка размягчается, клетка увеличивается в размерах за счет тургорного давления. По мере уменьшения тургорного давления вследствие растяжения клетки она поглощает больше воды и продолжает разрастаться до тех пор, пока не встретит достаточное сопротивление со стороны оболочки (см. гл. 4).

Размягчение клеточной оболочки происходит в результате сложных взаимодействий. Одним из первых проявлений действия ауксина можно считать изменения метаболизма клетки, которые вызывают быстрое выкачивание протонов через плазматическую мембрану. Происходящее при этом подкисление клеточной оболочки неизвестным образом приводит к гидролизу шивок внутри нее и вследствие этого к растяжению клетки за счет тургорного давления. Проверка этой так называемой «гипотезы кислото роста» привела к значительному прогрессу в понимании действия ауксина. Она подтверждается разносторонними экспериментальными доказательствами, включая действие ауксина на выход протонов, вызванное кислотными растворами (рН 5,0—5,5) удлинение клеток (сходное с действием ауксина) и ингибирующее действие нейтральных буферов (препятствующее подкислению оболочки) на растяжение клеток под влиянием ауксина.

Хотя «гипотеза кислото роста» и предполагает начальное растяжение клетки под влиянием ауксина, она не может объяснить более длительное его действие на растение. Действительно, большинство исследователей соглашается теперь с тем, что существуют два типа воздействия ауксина на растяжение клетки: быстрое, кратковременное воздействие, вызываемое кислотным ростом, и второе, продолжительное воздействие, связанное с регуляцией экспрессии генов. Так, было показано, что ауксин вызывает экспрессию по крайней мере 10 специфических генов, предположительно всех, которые ответственны за процессы роста. Известно далее, что ауксин действует на транскрипцию. Влияние ауксина на экс-

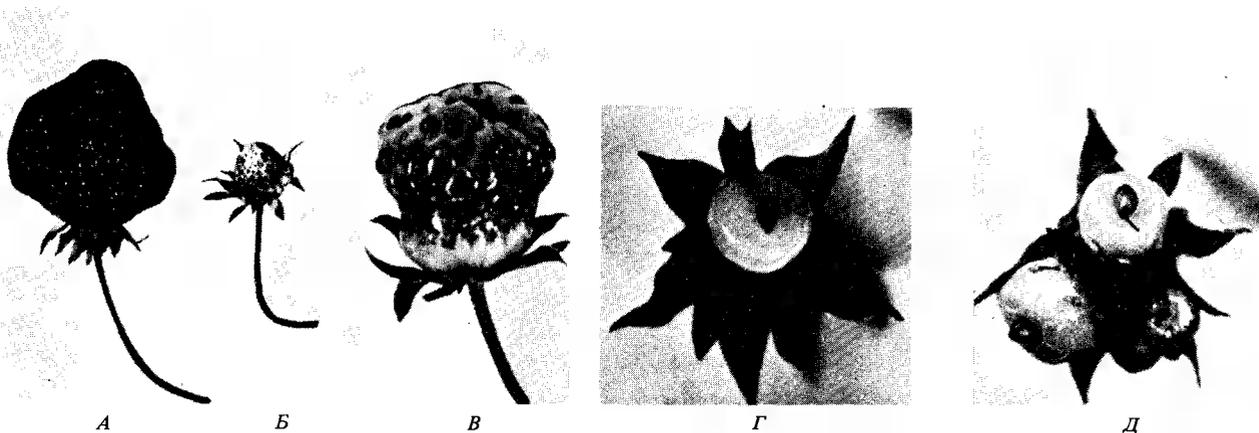


Рис. 24-6. А. Нормально развитый «плод» земляники (*Fragaria ananassa*). Б. Удалены все семянки. В. Оставлены

три горизонтальных ряда семянок. Г. Оставлена одна семянка. Д. Удалены все семянки, кроме трех. Если пасту,

содержащую ауксин, нанести на цветоложе с удаленными семянками, оно разовьется в нормальный «плод»

прессию генов у растений, по-видимому, сходно с действием некоторых гормонов животных.

ЦИТОКИНИНЫ

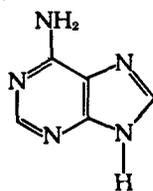
Открытие ауксина стимулировало поиск других типов химических веществ, регулирующих рост растений, поскольку по аналогии с животными казалось маловероятным, что рост и развитие растений регулируются лишь одним гормоном. Например, было известно, что ауксин задерживает рост боковых почек, если применяется к декапитированным растениям. Имеются ли естественные гормоны, которые противодействуют влиянию ауксина?

Фолк Скуг с коллегами из Висконсинского университета разработал метод изучения гормональной регуляции роста почек в изолированных тканях и органах растений, культивируемых в пробирках. Если кусочек стебля табака (*Nicotiana glauca*) помещался на культуральную среду, содержащую сахар, витамины и различные соли, то клеточные деления, происходящие на поверхности среза, приводили к образованию недифференцированного каллуса и изредка к образованию побега, т. е. стебля с листьями. Добавление в среду достаточного количества ауксина задерживало, как и предполагалось, формирование и рост почек. С другой стороны, аденин способствовал формированию почек в культуре ткани и препятствовал проявлению тормозящего действия ауксина. Концентрация аденина, необходимая для формирования почек, была очень высока, даже слишком, чтобы аденин можно было рассматривать как гормон, — поэтому Скуг и его коллеги приступили к поискам веществ с большей биологической активностью в экспериментальных системах.

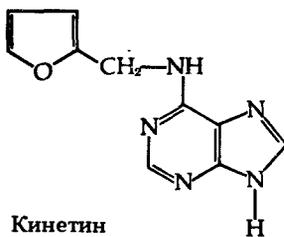
Первоначально Скуг и его коллеги работали с кокосом (*Cocos nucifera*), поскольку ван Овербек, а позднее Ф. Стюард со своей исследовательской группой показали, что кокосовое молоко (которое представляет собой жидкий эндосперм) является богатым источником веществ, способствующих росту культур ткани. После многолетних исследований Скугу и его сотрудникам удалось достигнуть тысячекратной очистки фактора роста, но выделить его они не смогли. Тогда, меняя ход исследования, ученые испытали различные пуриносодержащие вещества — главным образом нуклеиновые кислоты, — надеясь обнаружить новые ростовые факторы.

Следуя этим новым путем, Карлос О. Миллер из лаборатории Скуга исследовал хранящиеся в лаборатории образцы нуклеиновых кислот известной видовой специфичности. При этом оказалось, что ДНК спермы сельди вызывает деление клеток табака. Были заказаны новые образцы ДНК спермы сельди, но, к изумлению исследователей, эти свежие препараты не работали. Тогда в последний раз Миллер обратился к другому старому образцу, и тот (!) оказался активным. Видимо, найденный фактор был лишь продуктом разрушения ДНК. Соответственно исследователи пришли к выводу, что различные препараты ДНК — старые или те, «старение» которых вызывалось искусственно нагреванием в кислом растворе, — содержали фактор, вызывающий деление клеток.

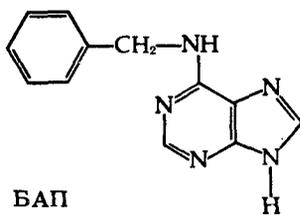
Миллеру, Скугу и их сотрудникам удалось в конце концов добиться успеха в выделении фактора роста из одного препарата ДНК и установить его химическую природу. Они назвали это вещество кинетином, а класс регуляторов роста, к которому он принадлежит, — *цитоканинами*, поскольку они стимулируют цитокинез, т. е. деление клеток. Как показано



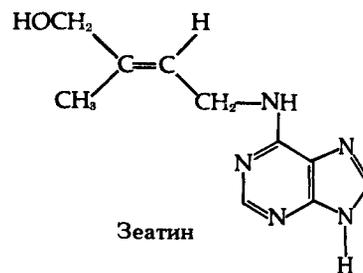
Аденин



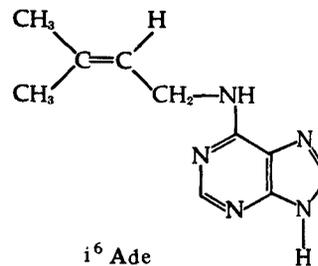
Кинетин



БАП



Зеатин



i⁶ Ade

Рис. 24-7. Обратите внимание на сходство между пурином аденином и этими четырьмя цитокининами. Кинетин и 6-бензиламинопури́н (БАП) — синтетические цитокинины, обычно используемые в практике. Зеатин и i⁶Ade выделены из растений

на рис. 24-7, кинетин похож на пури́н аденин, который можно считать его прототипом. Кинетин, однако, не найден у растений и не относится к числу природных цитокининов. Он имеет относительно простую структуру, и биохимики вскоре синтезировали ряд других соединений, по биологической активности близких к цитокинину. В конце концов первый природный цитокинин был выделен из зерен кукурузы (*Zea mays*) и назван *зеати́ном*. Он считается самым активным из природных цитокининов; в настоящее время синтезировано несколько более активных соединений.

Цитокинины выделены из многих семенных растений, где в основном обнаружены в активно делящихся тканях, включая семена, плоды и корни. Эти гормоны найдены и в пасоке — вытекающем из мест срезов, сломов и других ран, соке многих растений. Недавно цитокинины были идентифицированы у двух видов бессеменных растений: хвоща *Equisetum arvense* и папоротника *Dryopteris crassirhizoma*.

Хотя практическое применение цитокининов не так широко, как у ауксина, они имеют большое значение для исследований регуляции развития растений. Поскольку применение цитокининов занимает центральное место в экспериментах с культурами тканей (см. приложение), они, несомненно, будут играть очень важную роль в биотехнологии будущего. Обработка боковых почек цитокинином, как правило, вызывает их рост даже в присутствии ауксина, изменяя тем самым апикальное доминирование.

Цитокинины и деление клеток

Изучение взаимодействий ауксина с цитокининами помогает физиологам понять, каким образом растительные гормоны обеспечивают развитие структуры, свойственной тому или другому растению. По-видимому, недифференцированная растительная клетка может следовать по одному из двух путей: либо она растет, делится и снова растет и делится, либо же растягивается, не подвергаясь делению. Клетка, которая неоднократно делится, остается по существу недифференцированной, или эмбриональной, в то время как растягивающаяся клетка дифференцируется и становится специализированной. Добавление к культуре ткани стебля табака ИУК вызывало быстрое растяжение и формирование гигантских клеток. Добавление одного лишь кинетина вызывало слабый эффект или вообще никакого. ИУК вместе с кинетином способствовала быстрому делению и появлению большого числа относительно мелких недифференцированных клеток. Другими словами, добавление кинетина вместе с ИУК (но не одного кинетина) переключало клетки на путь меристематической деятельности.

В другой работе с культурой ткани топинамбура (*Helianthus tuberosus*) было показано, что ионы кальция могут влиять на совместное действие ауксина и цитокинина. Как было показано, совместное применение ИУК и низких концентраций кинетина способствовало увеличению размеров клеток, в то время как добавление в культуральную среду Ca^{2+} вызывало устойчивое смещение ростовых процессов от растяжения клеток к их делению. Высокие концентрации кальция препятствуют растяжению клеточных оболочек, клетка меняет направление своего развития и делится. Таким образом, не только гормоны влияют на активность друг друга, но в эти сложные взаимодействия могут включаться и негормональные факторы, например кальций.

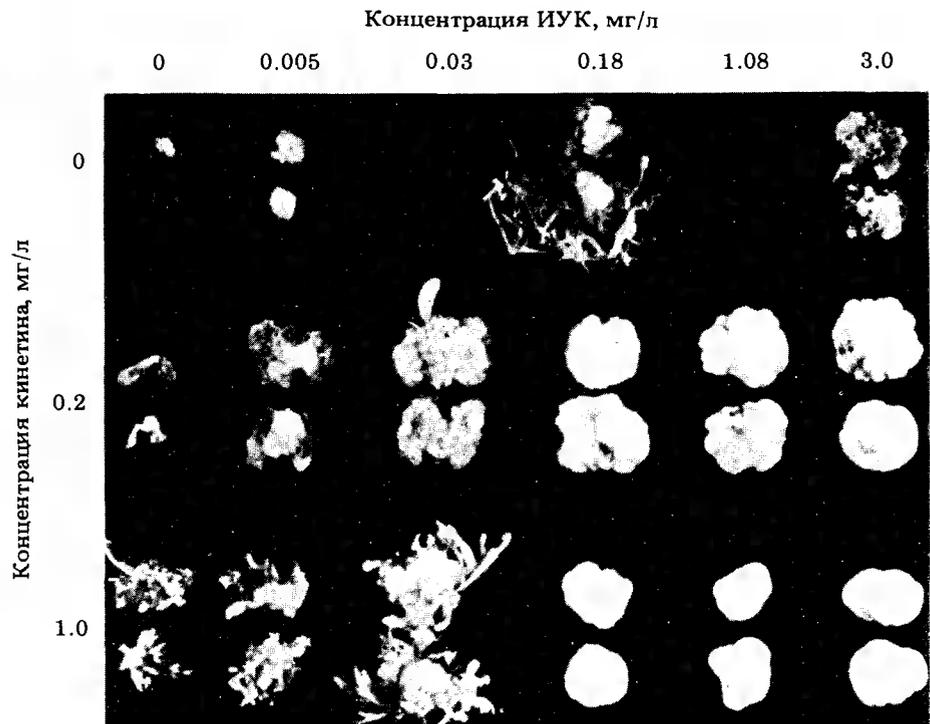
Цитокинины и формирование органов в культуре тканей

Высокая концентрация ауксина способствует образованию корней в ткани каллуса. В каллусной ткани сердцевинки табака соответствующие концентрации ауксина и кинетина вызывают образование корней или почек: при высоком содержании ауксина образуются корни; при высокой концентрации кинетина формируются почки; если оба гормона присутствуют примерно в равных количествах, в каллусе продолжается образование недифференцированных клеток (рис. 24-8).

Цитокинины и старение листа

У большинства видов листья начинают желтеть, как только их удаляют с растения. Это пожелтение, связанное с утратой хлорофилла, можно предупредить обработкой цитокининами. Если, например, срезанные листья дурнишника (*Xanthium strumarium*) поместить в чистую воду, то они пожелтеют примерно через 10 дней. Если же в воде присутствует кинетин (10 мг/л), хлорофилл не разрушается и сохраняется свежий вид листа. Если на срезанные листья пятнами нанести раствор, содержащий кинетин, то пятна остаются зелеными, в то время как остальные части листа желтеют. Более того, если такой лист содержит радиоактивные аминокислоты, меченные ^{14}C , можно увидеть, что аминокислоты мигрируют из других частей листа в те зоны, которые обработаны цитокинином. Подобные исследования, проведенные на редьке и других растениях, позволили высказать гипотезу, что старение листьев, а возможно, и других частей растения происходит вследствие постепенного «выключения» отдельных генов с последующей потерей способности к синтезу мРНК и белка. Было сделано предположение, что цитоки-

Рис. 24-8. Влияние возрастающей концентрации ИУК при различном содержании кинетина на рост и формирование органов в каллусе табака, культивируемом на питательном агаре. Можно видеть, что без добавления ИУК или кинетина происходит незначительный рост. Более высокие концентрации ИУК способствуют развитию корней, но задерживают формирование почек (последний эффект наблюдается и в том случае, если ИУК используют в комбинации с кинетином). По мере повышения концентрации кинетина усиливается развитие почек, однако приведенные концентрации слишком высоки, чтобы способствовать росту корней



нины препятствуют выключению генов и тем самым способствуют продолжению синтеза ферментов и образованию таких соединений, как хлорофилл.

Одно из объяснений предотвращения старения отдельных листьев при помощи цитокинина заключается в том, что листья в норме не синтезируют достаточно кинетина, чтобы удовлетворить собственные потребности. Таким образом, до сих пор неизвестно, в каких частях растения образуется цитокинин: наиболее вероятно, что в корне или в районе быстрого растяжения клеток ниже верхушки побега. Известно, что и развивающийся плод становится местом образования цитокинина, по крайней мере на самых ранних стадиях роста.

Как действуют цитокинины?

Со времени выделения первых цитокининов из препаратов нуклеиновых кислот физиологи растений предполагали, что эти гормоны могут каким-то образом действовать совместно с нуклеиновыми кислотами. Молекулы транспортной РНК (тРНК) содержат ряд необычных оснований (см. рис. 8-8). В некоторых случаях природный цитокинин $i^6\text{Ade}$ (^6N -изопентениладенин), представляющий собой необычное основание, включается в молекулу тРНК. Например, $i^6\text{Ade}$ обнаружен в молекулах сериновой и тирозиновой тРНК вблизи антикодона. Однако до сих пор неизвестно, связаны ли его присутствие и положение в молекуле тРНК со стимуляцией деления клеток. Известно, что конечное действие цитокинина вызывает изменение экспрессии гена, возможно, на транскрипционном уровне контроля.

ЭТИЛЕН

Открытие ауксина за несколько лет более или менее непосредственно привело к выделению кинетина и выяснению действия цитокининов на рост и развитие растений. С другой стороны, действие этилена на растения было известно задолго до того, как была открыта его связь с ауксином; следовательно, задолго до этого он рассматривался как растительный гормон.

«Ботаническая» история *этилена*, простого углеводорода ($\text{H}_2\text{C}=\text{CH}_2$), отсылает нас к XIX в., когда городские улицы освещались лампами, в которых горел светильный газ. Немедленные ученые заметили, что утечка светильного газа из газопровода вызывает опадение листьев у деревьев, растущих вдоль теневой стороны городских улиц. Когда газ стал более интенсивно использоваться для освещения улиц, об этом явлении сообщили и многие исследователи других стран.

В 1901 г. аспирант Ботанического института Петербургского университета Дмитрий Нелюбов показал, что активным компонентом светильного газа является этилен. Нелюбов заметил, что если подвергнуть проростки гороха действию светильного газа, они начинают расти в горизонтальном направлении. Из всех компонентов светильного газа данный эффект вызывал только этилен, при этом он был активен уже при таких низких концентрациях в воздухе, как $0,06 \text{ млн}^{-1}$. Выводы Нелюбова были подтверждены другими исследователями, и теперь известно, что этилен оказывает большое влияние на многие, если не на все, процессы роста, развития и старения растений.

Несмотря на то что этилен при физиологических условиях температуры и давления представляет собой газ, до

некоторой степени он растворяется в цитоплазме. Этилен рассматривается как растительный гормон, во-первых, потому, что является естественным продуктом метаболизма, а во-вторых, потому, что взаимодействует с другими растительными гормонами в следовых количествах. В частности, действие этилена может наблюдаться во время критических периодов — созревания плодов, опадения плодов и листьев, старения — в жизненном цикле растения.

Сейчас этилен — это самый легкий для определения гормон. В газообразном виде он выделяется тканями и поэтому для проведения анализа не требует экстракции или очистки с помощью газовой хроматографии. Биосинтез этилена начинается с реакции взаимодействия аминокислоты метионина и АТФ, в результате которой образуется S-аденозилметионин, сокращенно SAM (рис. 24-9). Затем SAM расщепляется на два соединения, одно из которых содержит кольцо, состоящее из трех атомов углерода, и называется 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислотой (АЦПК). Позже АЦПК превращается в этилен, CO_2 и аммиак при помощи ферментов тонопласта. По-видимому, реакция образования АЦПК

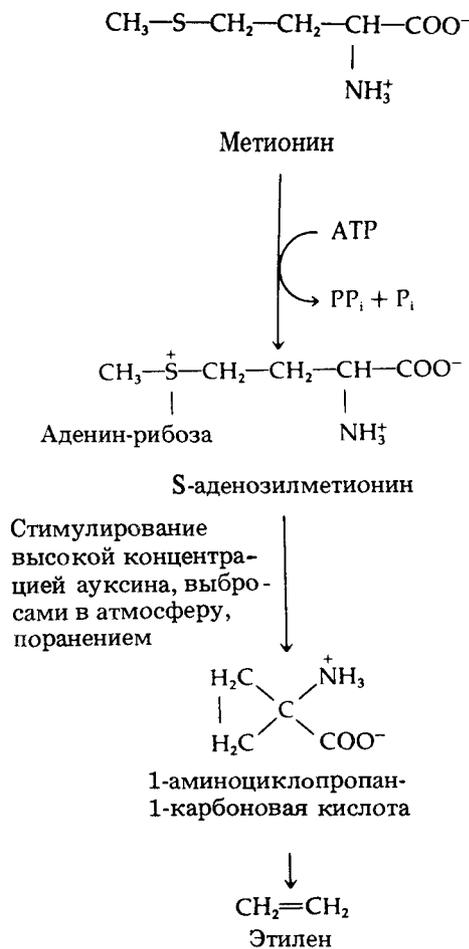


Рис. 24-9. Метионин служит исходным веществом для синтеза этилена во всех тканях высших растений. 1-Аминоциклопропан-1-карбоновая кислота является непосредственным предшественником этилена. Показана схема биосинтеза этилена

проходит более эффективно при высоких концентрациях ауксина, загрязнении воздуха и ранении растений.

Этилен и созревание плодов

По мере созревания в плоде происходит ряд изменений. У мясистых плодов разрушается хлорофилл и проявляются другие пигменты, изменяющие окраску плода. Одновременно мясистая часть плода становится мягкой. Эти процессы происходят в результате ферментативного разрушения пектина — основного компонента срединной пластинки клеточной оболочки. Когда срединная пластинка размягчается, клетки могут перемещаться относительно друг друга. В это же время крахмал, органические кислоты или, как в случае авокадо (*Persea americana*), масла превращаются в сахара. В результате этих изменений плоды становятся заметными, вкусными и привлекают животных, которые, поедая их, рассеивают семена.

Во время созревания многих плодов, например томатов, авокадо, яблок и груш, активизируется клеточное дыхание, что сопровождается усиленным поглощением кислорода. Эту фазу называют *климактерической*, а сами плоды — климактерическими (плоды, у которых обнаруживается равномерное снижение дыхания, или постепенное созревание, например цитрусовые, виноград и земляника, называют неклимактерическими плодами). Связь между климактерическими и другими процессами при созревании плодов неизвестна, но созревание плодов может задерживаться путем подавления климактерической активизации дыхания. Например, холод подавляет его, и у некоторых плодов, помещенных в условия низких температур, не происходит климактерического усиления дыхания. Плоды могут очень долгое время храниться в вакууме. В таких условиях количество доступного кислорода минимально, что способствует подавлению клеточного дыхания, и этилен, ускоряющий наступление климактерического подъема дыхания, удерживается на низком уровне. После климактерической фазы наступает старение, и плод легко поражается грибами и другими микроорганизмами.

В начале 1900-х гг. многие садоводы ввели в практику улучшения окраски и увеличения сахаристости плодов цитрусовых «подлеживание» их в помещениях с керосиновой печкой. (Задолго до этого китайцы ускоряли созревание плодов, окуривая их ладаном.) Предполагалось, что созреванию плодов способствует тепло печки. Однако честолюбивые садоводы, установившие более современное оборудование, нашли, к своему огорчению, что это не так. Как показали последующие эксперименты, на самом деле действующими агентами являются неполные продукты сгорания керосина. Самым активным продуктом сгорания оказался этилен. Даже такое незначительное количество этилена в воздухе, как 1 млн^{-1} , ускоряло наступление климактерического подъема дыхания.

Еще в 1910 г. сообщалось, что газы, выделяемые апельсинами, ускоряют созревание бананов, однако только через 25 лет был идентифицирован этилен как естественный продукт, выделяемый многими плодами и растительными тканями. Количество этилена, образующегося в растении, невелико, и понадобилось разработать новые и очень чувствительные методы, позволившие доказать, что образование этилена отмечается еще до начала климактерического подъема дыхания, во время которого обнаруживаются наибольшие количества этилена. С этих пор этилен стал рассматриваться в

качестве естественного регулятора роста растений. Он был найден в плодах (во всех изученных типах), цветках, листьях, облиственных стеблях и корнях многих видов растений, а также у некоторых видов грибов.

Действие этилена на созревание плодов имеет практическое значение. Чаще всего он используется для ускорения созревания томатов, которые собирают зелеными, хранят в отсутствие этилена и обрабатывают им непосредственно перед продажей. Этилен используется и для ускорения созревания орехов и винограда.

Этилен и опадение частей растения

Этилен способствует опадению листьев, цветков и плодов у различных растений. В листьях этилен, возможно, активизирует ферменты, вызывающие разрушение клеточных оболочек, связанное с опадением. Этилен применяют на практике для более легкого отделения плодов вишни, ежевики, винограда и черники, позволяя, таким образом, провести механическую уборку урожая. Он используется и для прореживания плодовой завязи у персиков и слив в больших фруктовых садах.

Этилен и детерминация пола цветков

Этилен, по-видимому, играет большую роль в детерминации пола цветков у однодомных растений (тех, у которых мужские и женские цветки развиваются на одном растении). Например, у тыквы (сем. Cucurbitaceae) высокий уровень гиббереллинов способствует образованию мужских цветков, а обработка этиленом — женских. В работе с огурцами (*Cucumis sativus*) было обнаружено, что женские почки выделяют большие количества этилена, чем мужские. Кроме того, огурцы, выращиваемые в условиях короткого дня, способствующего образованию женских цветков, выделяют больше этилена, чем огурцы, выращиваемые в условиях длинного дня. Следовательно, у тыквенных этилен, по-видимому, принимает участие в детерминации пола и увеличивает количество женских цветков.

Этилен и ауксин

У ряда растений ауксин в определенных концентрациях вызывает усиленное образование этилена. Полагают, что те воздействия на плоды и цветки, которые приписываются обычно ауксину, на самом деле связаны с влиянием ауксина на образование этилена.

Форма клетки и ее размеры частично контролируются совместным действием ауксина и этилена, которые влияют на растяжение клетки противоположным образом. К примеру, у гороха огородного (*Pisum sativum*) концентрации ИУК, которые приводят к отложению поперечно ориентированных микрофибрилл клеточной оболочки, вызывают удлинение стебля, но задерживают его рост в толщину. Напротив, более высокие концентрации ИУК, которые индуцируют более интенсивный синтез этилена и приводят к отложению продольно ориентированных микрофибрилл, увеличивают радиальный рост и разрастание стебля в толщину.

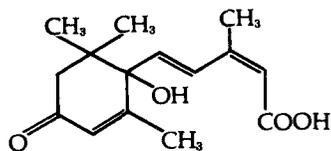
Важно понять, что окончательная форма и размеры клеток, подвергшихся воздействию этилена, являются результатом его взаимодействия не только с ауксином, но также с гибберелловой кислотой и с цитокинином. Более того, нормальный рост и развитие требуют взаимодействий многих

гормонов, в том числе цитокининов, гиббереллинов, абсцизовой кислоты, а также ауксина и этилена.

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА

Иногда выживание растения зависит от его способности ограничить свой рост или репродуктивную активность. После открытия гормонов, стимулирующих рост, физиологи предположили, что должны существовать гормоны ингибирующего действия. И наконец в 1949 г. было установлено, что покоящиеся почки ясеня и картофеля содержат большие количества ингибиторов роста, которые блокируют действие ИУК на колеоптилю овса. Когда покой почек нарушался, содержание ингибитора уменьшалось. Подобные ингибиторы стали называть *дорминами*.

В течение 1960-х гг. разные исследователи сообщили о нахождении в листьях и плодах веществ, ускоряющих опадение. Одно из них, названное абсцизином, было идентифицировано химически. В 1965 г. была установлена химическая структура одного из дорминов, и оказалось, что он и абсцизин представляют собой одно вещество. Это вещество было названо *абсцизовой кислотой*.



Абсцизовая кислота

Абсцизовая кислота (АБК) выделена главным образом из оснований завязей плодов. Особенно богатым ею оказался плод хлопчатника (*Gossypium*). Наибольшее количество абсцизовой кислоты обнаруживается ко времени опадения плодов. Абсцизовая кислота, образующаяся в клетках центральной паренхимы корневого чехлика, участвует в реакции корней на гравитацию (см. с. 117).

Обработка абсцизовой кислотой распускающихся почек превращает их в зимующие почки; при этом листовые примордии преобразуются в почечные чешуи. Ингибирующее действие АБК на почки может быть преодолено применением гиббереллина. Появление альфа-амилазы — фермента, индуцируемого гиббереллином в семенах ячменя (*Hordeum vulgare*), — задерживается абсцизовой кислотой, которая, по-видимому, подавляет синтез белка в целом. С другой стороны, ауксин, очевидно, взаимодействует с плазматической мембраной и вместе с тем способствует ускорению синтеза специфических белков. Следовательно, ауксин по своему действию является антагонистом абсцизовой кислоты.

Если каплю абсцизовой кислоты нанести на лист, обработанная поверхность быстро желтеет, в то время как остальная часть остается зеленой. (Цитокинины, как мы знаем, обладают противоположным эффектом.) Пока не известно, имеет ли здесь место прямое или опосредованное действие.

В настоящее время абсцизовая кислота не имеет практического применения, возможно, потому, что ее физиология и биохимия изучены недостаточно. В будущем она может приобрести огромное значение для сельского хозяйства засушливых районов. Есть основания предполагать, что устойчивость некоторых растений к стрессовым условиям, таким, как засуха, непосредственно связана с их способностью вырабатывать абсцизовую кислоту. Более того, известно, что абсцизовая кислота способствует закрытию устьиц неко-

торых растений, предотвращая тем самым потерю воды листьями и понижая общую потребность растения в воде. Если генетикам удастся включить гены, ответственные за синтез абсцизовой кислоты, в генотип нужных растений, то появится возможность вывести новые сельскохозяйственные сорта, приспособленные к росту в засушливых районах.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ

В отличие от других гормонов открытие гиббереллинов не связано с открытием ауксина. Действительно, их изучение началось совершенно независимо от работ с ауксином.

В 1926 г., т. е. в том же году, когда Вент первым выполнил свои эксперименты с агаровыми блоками, Куросава в Японии изучал болезнь риса (*Oryza sativa*), известную под названием «болезнь бешеных проростков», при которой растения быстро росли, становились веретеновидными, бледно-окрашенными, слабыми и в конце концов полегали. Куросава показал, что болезнь вызывается химическим веществом, выделяемым грибом *Gibberella fujikuroi*, который паразитирует на проростках риса. По родовому названию этого гриба данное химическое вещество было названо *гиббереллином*.

Гиббереллин был выделен и идентифицирован химически японскими биохимиками в 1930-х гг., но в течение нескольких десятилетий он привлекал к себе мало внимания. Затем в 1956 г. гиббереллин успешно выделили не только из гриба, но и из растения (семян *Phaseolus vulgaris*). После этого были очищены гиббереллины многих видов растений, и, вероятно, они имеются у всех растений. Гиббереллины содержатся во всех частях растения в различных концентрациях, но самая высокая их концентрация найдена в незрелых семенах. К настоящему времени выделено и идентифицировано более 65 гиббереллинов. Они мало различаются по структуре (рис. 24-10) и биологической активности. Лучше всего изучена гибберелловая кислота (ГК₃), которая образуется грибом *Gibberella fujikuroi*.

У интактных растений гиббереллины оказывают значительное влияние на удлинение стебля. Заметное усиление роста побега — самая общая реакция, отмеченная у высших растений; часто стебли становятся длинными и тонкими, а листья бледнеют. Гиббереллины стимулируют как деление клеток, так и их растяжение и действуют как на листья, так и на стебли.

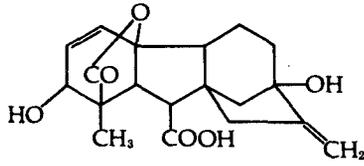
Гиббереллины и карликовые мутанты

Наиболее явно действие гиббереллинов проявляется при обработке карликовых мутантов, дефектных по одному гену (рис. 24-11). В результате такие растения невозможно отличить от нормальных высоких немутантных растений. У кукурузы, например, идентифицированы четыре типа карликовых мутантов, у каждого из которых нарушены определенные стадии биосинтеза гиббереллина. В настоящее время изучение биохимии гормонов у этих мутантных растений привело к очень важному заключению. Хотя растения кукурузы и содержат девять различных соединений, которые соответствуют по своему действию гиббереллинам (т. е. вызывают ростовые реакции), однако только конечное соединение этого метаболического ряда может оказывать прямое действие. Другие восемь гиббереллинов должны пройти дальнейшие этапы биохимических превращений, прежде чем смогут вызвать ростовую реакцию.

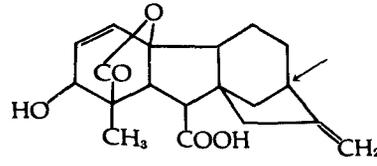
Рис. 24-10. Три природных гиббереллина (в настоящее время известно более 65). Гибберелловая кислота (ГК₃) встре-

чается в значительных концентрациях у грибов и проявляет наибольшую биологическую активность во многих экс-

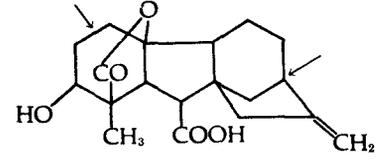
периментах. Стрелки указывают небольшие структурные различия гиббереллинов ГК₇ и ГК₄



Гибберелловая кислота (ГК₃)



ГК₇



ГК₄

Гиббереллины и семена

Семена большинства растений до прорастания находятся в состоянии покоя. У некоторых покой прерывается холодом или светом. Для многих видов, включая салат, табак и дикие овсы, гиббереллины могут заменить требующиеся для прерывания покоя холод или свет и способствовать росту зародыша и появлению проростков. Характерно, что гиббереллины стимулируют удлинение клеток и тем самым способствуют проникновению корня через сдерживающую рост семенную кожуру или оболочку плода. Подобное действие гиббереллина имеет по крайней мере одно практическое применение. Гибберелловая кислота ускоряет прорастание семян и таким образом обеспечивает однородность исходного материала, идущего на изготовление ячменного солода для нужд пивоваренной промышленности.

гиббереллина вызывает стрелкование и цветение растений без соответствующей обработки холодом и воздействия длинного дня (рис. 24-13). Рост стеблей достигается за счет увеличения числа клеточных делений и удлинения клеток, образующихся в результате этих делений. Гиббереллин, таким образом, может быть использован для быстрого прорастания семян у двулетних растений. Обработывая гибберелловой кислотой, например, капусту, семена можно получить лишь за один вегетационный период.

Гиббереллины, пыльца и развитие плода

Как было показано, гиббереллины стимулируют прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок у ряда растений, в том числе лилии, лобелии, петунии и гороха. Подобно ауксину,

Гиббереллины и ювенильность

Ювенильные стадии некоторых растений иногда отличаются от взрослых по форме листьев. Среди однолетних двудольных фасоль (*Phaseolus*), у которой молодые листья являются простыми, а старые — сложными (трехлисточковыми), представляет собой прекрасный пример гетерофилии (см. рис. 19-2). Среди многолетников у многих видов эвкалиптов (*Eucalyptus*) обнаруживаются поразительные различия между молодыми и старыми листьями (рис. 24-12).

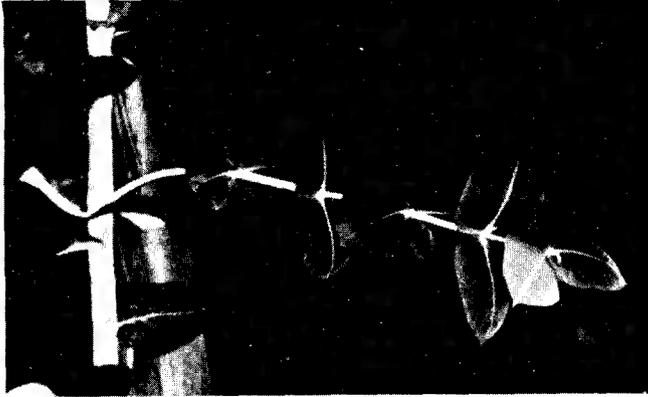
Плющ (*Hedera helix*), многолетняя лиана, представляет собой другой хорошо изученный пример. Если взрослые растения плюща вьются у стены вашего дома, сравните верхние ветви с нижними. Форма листьев и поведение ветвей окажутся различными. Молодые ветви укореняются быстро, у взрослых ветвей этого не наблюдается. Взрослые ветви цветут, молодые — нет. Если у взрослой ветви отрезать апикальную меристему, то формируются пазушные почки, из которых развиваются новые взрослые ветви. Однако, если такую почку обработать гиббереллином, она развивается в типичную ювенильную ветвь.

Гиббереллины и цветение

Некоторые растения, такие, как капуста (*Brassica oleracea* var. *capitata*), морковь (*Daucus carota*) и двулетняя белена (*Hyoscyamus niger*), до цветения образуют розетки. (В розетке развиваются листья, но междоузлия не удлиняются.) Цветение таких растений можно вызвать, помещая их в условия длинного дня или на холод (как в случае двулетников); можно и совместить оба фактора. После соответствующего выдерживания стебли удлиняются (данное явление называют стрелкованием), и растение начинает цвести. Применение



Рис. 24-11. Растение, показанное справа, обрабатывалось гиббереллином; растение слева служило контролем. Опыт проводили на карликовых мутантах обычной фасоли (*Phaseolus vulgaris*)



А



Б

Рис. 24-12. Молодые (А) и старые (Б) листья *Eucalyptus globulus*, между которыми видны большие различия, встречающиеся у данного вида. Молодые листья более сочные и расположены супротивно. Под верхней эпидермой имеется единственный слой палисадной паренхимы. Старые листья жесткие, располагаются по спирали и свешиваются вниз. У них обе поверхности обращены к свету, и поэтому палисадная паренхима располагается с обеих сторон листовой пластинки

гиббереллины могут вызвать образование партенокарпических плодов у яблони, смородины, огурцов и баклажанов. У мандариновых и персиковых деревьев, а также миндаля гиббереллины могут ускорить развитие плода в тех случаях, когда с помощью ауксина этого сделать не удается. Однако гиббереллины применяются главным образом при выращивании столового винограда. В США большие количества гибберелловой кислоты ежегодно расходуются при выращивании таких сортов винограда (*Vitis vinifera*), как Thompson Seedless («Томпсон бессемянный»). Обработка приводит к образованию более крупных ягод и рыхлых кистей винограда (рис. 24-14).

Как действуют гиббереллины?

Наиболее важные исследования механизма действия гиббереллина были проведены одновременно учеными Японии, Австралии и США. Детальное изучение последовательности процессов, происходящих при прорастании семени ячменя и на ранних стадиях развития зародыша, позволило выявить ключевую роль, которую играют гиббереллины в этой цепи событий. Кроме того, эти исследования наилучшим образом продемонстрировали, как гормоны «соединяют» в единое целое биохимию и физиологию различных тканей растения.

В семенах ячменя (*Hordeum vulgare*) и других злаков имеется специализированный слой клеток эндосперма, так называемый алейроновый слой (см. рис. 19-4), расположенный

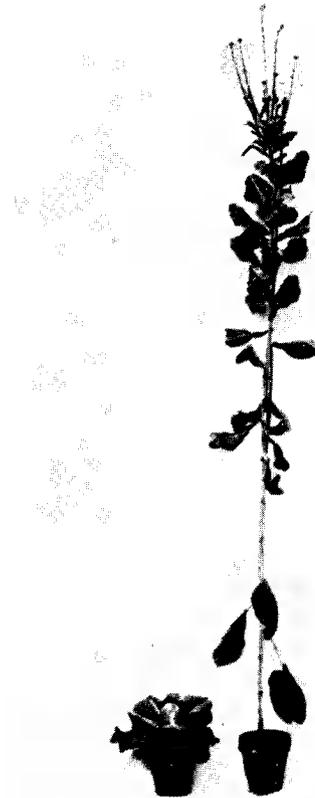
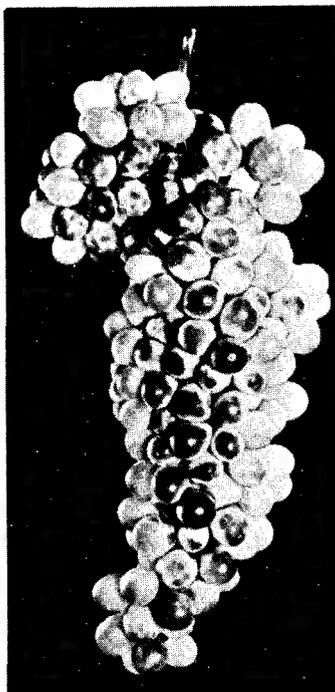
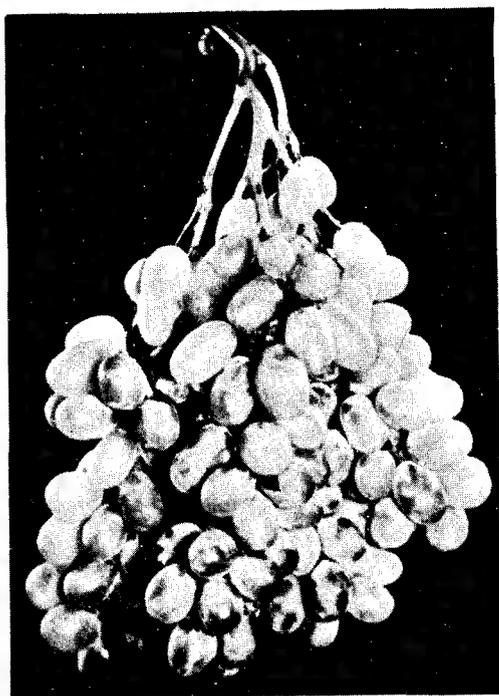


Рис. 24-13. Стрелкование стебля капусты (*Brassica oleracea* var. *capitata*), вызванное обработкой гиббереллином. Растение справа обрабатывалось один раз в неделю в течение восьми недель



А



Б

Рис. 24-14. Действие гибберелловой кислоты на рост винограда сорта Thompson Seedless. А. Необработанная гроздь, оставшаяся тонкой и плотной. Б. Обработанная гибберелловой кислотой кисть стала рыхлой

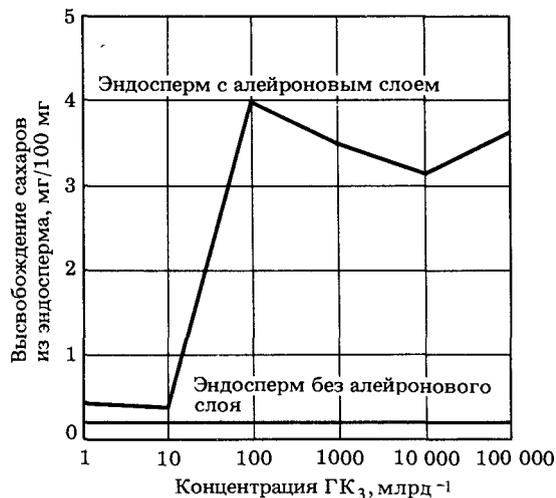


Рис. 24-15. Обработка гиббереллином (ГК₃) способствует высвобождению сахара из эндосперма только при наличии алейронового слоя. Действительно, алейроновый слой является источником альфа-амилазы, разрушающей запасной крахмал эндосперма

под семенной кожурой. Клетки алейронового слоя богаты белком. Когда семена, набухнув, начинают прорастать, зародыш выделяет гиббереллины. В ответ на их действие клетки алейронового слоя синтезируют гидролитические ферменты, из которых главным является альфа-амилаза, превращающая крахмал в сахара (рис. 24-15). Ферменты разрушают запасные питательные вещества эндосперма до сахаров и аминокислот, которые поглощаются щитком и затем транспортируются к растущим частям зародыша (рис. 24-16). Таким образом зародыш получает необходимые для роста вещества в тот самый момент, когда они ему требуются.

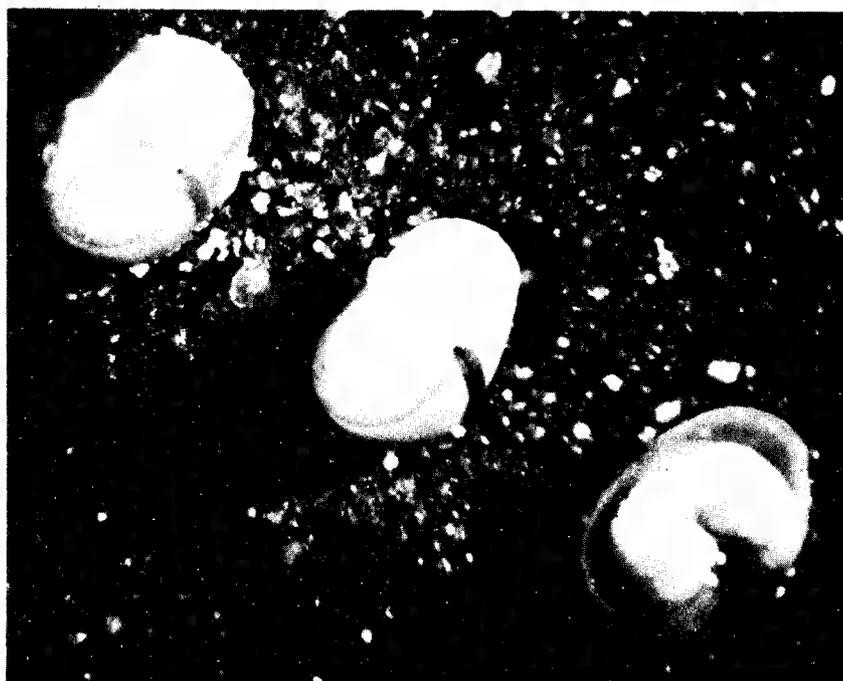
Исследователи полагают, что гиббереллины активируют некоторые гены, направляющие синтез специфической мРНК и ферментов. Однако еще не доказано, что гиббереллины действуют непосредственно на гены, хотя отмечено, что имеет место синтез как РНК, так и ферментов. Независимо от деталей механизма действия гиббереллина в алейроновых клетках ясно, что они образуют высокодифференцированную ткань, приспособленную к удовлетворению (при посредничестве гиббереллинов) потребностей растущего зародыша. Остается неизвестным, одинаков ли механизм действия гиббереллинов в семенах и других частях растения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гормоны представляют собой важные химические регуляторы роста животных и растений, которые образуются в одних тканях организма и транспортируются в другие, где проявляется их физиологическое действие. Гормоны биологически активны в чрезвычайно малых количествах.

Природный гормон ауксин образуется в апикальной меристеме побегов и кончиках coleoptилей. Ауксин перемещается только по направлению к основанию растения, где регулирует удлинение побега и coleoptиля, способствуя главным образом растяжению клеток. Исследования пока-

Рис. 24-16. Действие гиббереллина в семенах ячменя. А. Гибберелловая кислота (ГК), образуемая в зародыше, мигрирует в алейроновый слой, стимулируя синтез гидролитических ферментов. Эти ферменты расщепляют запасной крахмал эндосперма до растворимых и способных к диффузии сахаров и аминокислот. Затем сахара и аминокислоты поглощаются щитком (семядолей) и передвигаются к побегу и корню, способствуя их росту. Б. Каждое из этих трех семян было разрезано пополам и зародыш удален. За 48 ч до того как была сделана фотография, верхнее семя слева было обработано простой водой. Семя в центре было обработано раствором гиббереллина концентрацией 1 млрд^{-1} , а семя внизу справа обрабатывалось гиббереллином из расчета 100 млрд^{-1} . Видно, как в обработанных семенах началось разрушение запасного крахмала



Б

зывают, что его действие на растяжение клетки достигается косвенным путем благодаря ослаблению связей целлюлозных фибрилл клеточной оболочки, что позволяет клетке растягиваться. Ауксин играет роль и в дифференцировке проводящих тканей и вызывает деление клеток камбия. Он тормозит рост боковых почек, поддерживая тем самым апикальное доминирование. То же количество ауксина, которое способствует росту стебля, задерживает рост главной корневой системы. Ауксин ускоряет формирование придаточных корней у черенков и задерживает опадение листьев, цветков и плодов. В плодах ауксин, выделяемый семенами или пыльцевыми трубками, стимулирует рост стенки завязи. Предполагают, что его способность оказывать такие разнообразные воздействия зависит от неодинаковой чувствительности к нему тканей-мишеней.

Цитокинины, относящиеся ко второму классу ростовых гормонов, были открыты благодаря их способности ускорять

деление клеток и формирование почек в культуре растительных тканей. По своей структуре они близки к некоторым компонентам нуклеиновых кислот. Цитокинины могут действовать совместно с ауксинами, вызывая деление клеток *in vitro*. В культуре клеток сердцевинки табака высокая концентрация ауксина ускоряет формирование корня, в то время как высокая концентрация цитокинина ускоряет формирование почек. В интактных растениях цитокинины ускоряют рост боковых почек, действуя как антагонисты ауксина. Цитокинины предотвращают старение листьев, стимулируя синтез белка.

Этилен представляет собой газ, образующийся в результате неполного сгорания углеводов. В то же время он относится к естественным регуляторам роста и вызывает ряд отчетливых физиологических реакций, например созревание плодов и опадение частей растения.

Абсцизовая кислота, найденная в покоящихся почках и

Таблица 24-1. Растительные гормоны (фитогормоны) и их действие

Название	Химическая природа	Физиологическое действие и роль
Ауксин	Индоллил-3-уксусная кислота, фенилуксусная кислота	Апикальное доминирование, гравитропизм и фототропизм, дифференцировка проводящих тканей; тормозит опадение, стимулирует синтез этилена, подавляет или стимулирует (у ананаса) цветение, стимулирует развитие плода (партенокарпические плоды), вызывает образование корней на черенках
Цитокинин	N ⁶ -производные аденина, соединения фенилмочевины	Апикальное доминирование, рост побега, развитие плода; задерживает старение листьев
Этилен	CH ₂ = CH ₂	Созревание плодов (особенно климактерических плодов, таких, как яблоки, бананы, авокадо), старение листьев и цветков, опадение частей растения
Гиббереллин	Гибберелловая кислота (ГК ₃), ГК ₁	Стимулирование цветения у длиннодневных растений и двулетников, удлинение побегов; регулирует образование ферментов в семенах злаков
Абсцизовая кислота	АБК	Закрывание устьиц; возможно, необходима для опадения частей растений и сохранения покоящегося состояния у некоторых видов

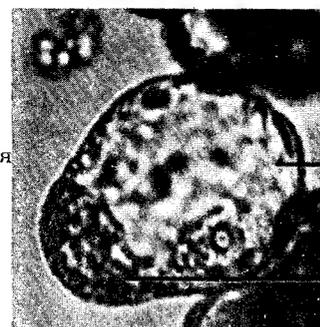
плодах, — это гормон, тормозящий рост. В ряде экспериментов абсцизовая кислота вызывает действие, противоположное всем трем стимулирующим рост гормонам.

Гиббереллины впервые были выделены из паразитических грибов, нарушающих нормальный рост семян риса. Впоследствии обнаружилось, что они являются природными ростовыми гормонами многих растений. Обработка гиббереллинами карликовых мутантов растений восстанавливает их нормальный рост, а у растений с розеточной формой роста вызывает стрелкование. Гиббереллины стимулируют прорастание семян злаков. В семенах ячменя зародыш выделяет гиббереллины, которые способствуют синтезу в алейроновых клетках эндосперма некоторых ферментов, в том числе альфа-амилазы, переводящей крахмал в сахара. Сахар используется зародышем и способствует прорастанию семян.

Слившись протопласты томата и картофеля. Часть протопласта, принадлежащую томату, можно идентифицировать по зеленым хлоропластам, которые присутствуют в изолированных протопластах мезофилла томата. Часть, принадлежащая картофелю, бесцветна, поскольку изолированные протопласты картофеля содержат только пропластиды. (Эксперименты G. Melchers, M. D. Sacristán и A. A. Holder. Профессор Melchers работает в Биологическом институте им. Макса Планка, Тюбинген, ФРГ.)



Часть протопласта картофеля
Часть протопласта томата



Часть протопласта картофеля
Часть протопласта томата

Действие растительных гормонов в значительной степени зависит от свойств тканей-мишеней и окружающей их химической среды. Основные гормоны растений и контролируемые ими физиологические процессы приведены в табл. 24-1.

ПРИЛОЖЕНИЕ

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГОРМОНЫ, КУЛЬТУРА ТКАНИ И БИОТЕХНОЛОГИЯ

Успехи в исследовании гормонов и биохимии ДНК сделали возможным вмешательство в генетику растений. Термин *биотехнология* используется для описания практической реализации этой возможности. Среди важнейших методов биотехнологии следует отметить культуру ткани, которая может быть осуществима только благодаря разработанным теперь представлениям о гормонах, регулирующих развитие. В идеальных случаях культура ткани используется для получения целого растения из одиночных, генетически измененных клеток. Кроме того, культура ткани может быть использована для получения в течение короткого периода времени многих идентичных копий (*клонов*) растений.

В настоящее время культура ткани широко используется для размножения растений путем клонирования, поскольку получаемые при этом индивиды генетически идентичны. В основном в культуре ткани используются сейчас три различных способа размножения, причем каждый имеет свои достижения в управлении развитием, которое может осуществляться при помощи растительных гормонов.

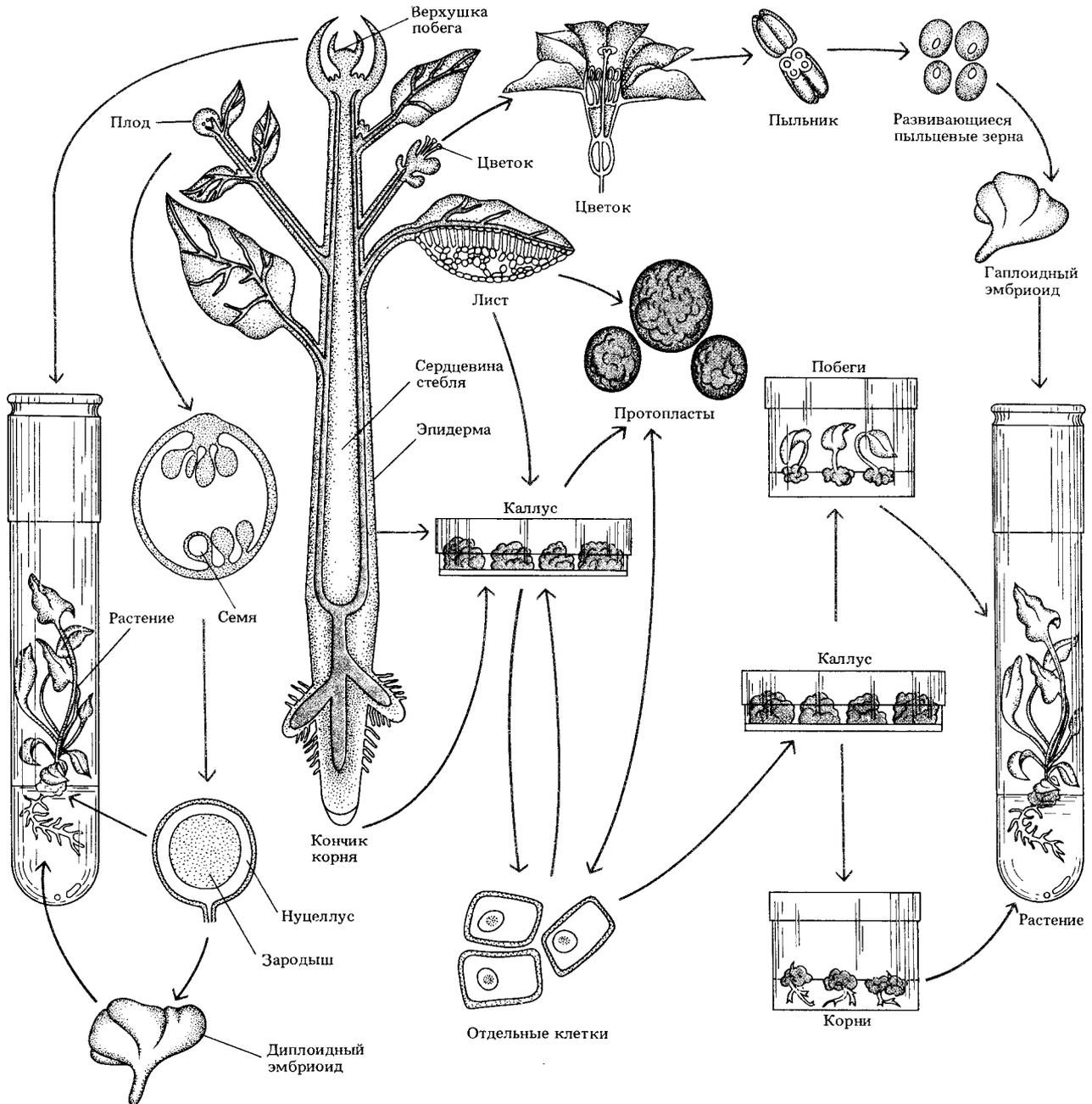
1. *Регенерация из каллуса и(или) протопластов.* Растения, которые могут быть размножены этим способом, особенно ценны для биотехнологии. Основанная на исследованиях, проведенных Скугом и его сотрудниками, данная методика предусматривает использование цитокининов для образования побегов из неорганизованной массы паренхимных клеток, называемой каллусом. Затем побеги обрабатывают ауксином для образования корней, и после этого развивающиеся растения могут быть перенесены в почву. Регенерация из каллуса была впервые проведена на табаке, а затем и на других растениях семейства пасленовых (*Solanaceae*), таких, как картофель и петуния. Хотя некоторые растения и других семейств (например, подсолнечник, львиный зев и горчица) могут быть регенерированы из каллуса, данный метод не получил широкого распространения.

Наиболее изящное использование культуры ткани для биотехнологии в настоящее время связано с регенерацией

Теоретически любая растительная клетка, если она не лишена ядра или не заключена в твердую лигнифицированную оболочку, потенциально способна развиваться в организм, из которого произошла, и, как говорят, обладает тотипотентностью. Совокупности сходных клеток образуют ткани; ткани и системы тканей образуют

органы, которые, располагаясь определенным образом в пространстве, формируют организм. Растения могут быть регенерированы *in vitro* многими путями: из эксплантатов органов (кончиков корня и верхушек побега, боковых и придаточных почек, примордиев листа, развивающихся зародышей, почечных чешуй и т. д.); эксплантатов

тканей (сердцевины, первичной коры, эпидермы, флоэмы, нуцеллуса); клеток (паренхимы, колленхимы, одно- или двухъядерных пыльцевых зерен) и протопластов. Приведенная здесь схема иллюстрирует несколько путей, которыми может осуществляться регенерация целого растения



растения из протопластов — клеток, у которых ферментативным путем удалены клеточные оболочки. Разработаны два способа использования протопластов в генетике растений. Первый предполагает слияние протопластов двух различных растений с образованием гибридных клеток. Сначала при помощи данного метода был получен гибрид таба-

ка, затем и межвидовые гибриды петунии, моркови, картофеля и межродовые гибриды картофеля и томата — растений семейства пасленовых.

Во втором случае применяют Ti-плазмиды корончатых галлов, образуемых *Agrobacterium tumefaciens*, или какой-либо другой метод инъекции ДНК для введения в протопла-

сты специфических генов. Далее культуру ткани используют для регенерации растений из отдельных протопластов. Это направление генной инженерии уже нашло применение для получения устойчивых к гербицидам растений табака и подсолнечника (см. гл. 30).

2. *Соматический эмбриогенез*. В эксперименте, проведенном Ф. Стюардом из Корнеллского университета, культура ткани была использована для получения зародышей моркови из единичных клеток корня. Эта процедура, названная *соматическим эмбриогенезом*, поскольку в этом случае зародыш развивается из вегетативных (т. е. соматических) клеток, иллюстрирует поразительную *тотипотентность* растительных клеток. Тотипотентность — это неотъемлемая способность отдельной клетки обеспечивать генетическую программу, необходимую для развития целого организма. Соматический эмбриогенез открывает с этой точки зрения большие возможности для клонального размножения растений и уже успешно применяется для кукурузы, пшеницы и сорго.

3. *Размножение побегов*. Эта методика основывается на свойствах цитокинина усиливать рост побега и противодействовать ауксину в регуляции апикального доминирования. Верхушки растущих побегов помещают в культуральную среду с достаточно высокой концентрацией цитокинина не только для поддержания роста побега, но и для развития боковых почек в пазухах листьев. Таким образом можно размножить побег, культивируя его в течение нескольких недель *in vitro*. После рассаживания отдельные побеги могут быть использованы для дальнейшего размножения или укоренены после обработки ауксином. Для разработки этого метода особенно много сделал Тосио Мурасиге из Калифорнского университета в Риверсайде. Метод обычно используют для размножения папоротников, орхидей и древесных растений семейства Ericaceae (семейство вересковых, включающее рододендроны, азалии, кальмии) и Rosaceae (семейство розовых, к которому относятся яблони, розы и земляника).

Живые существа должны приспосабливаться к окружающим условиям внешней среды. Многие животные, будучи подвижными, могут в какой-то мере менять окружающую обстановку, т. е. перемещаться в пространстве в поисках пищи, ухаживая за половым партнером, разыскивая убежище и даже строя его в плохую погоду. Растение, напротив, с появлением первого корня становится неподвижным. Однако оно способно реагировать на разнообразные изменения внешней среды и приспосабливаться к ним. Это обусловлено главным образом изменением характера роста.

ТРОПИЗМЫ

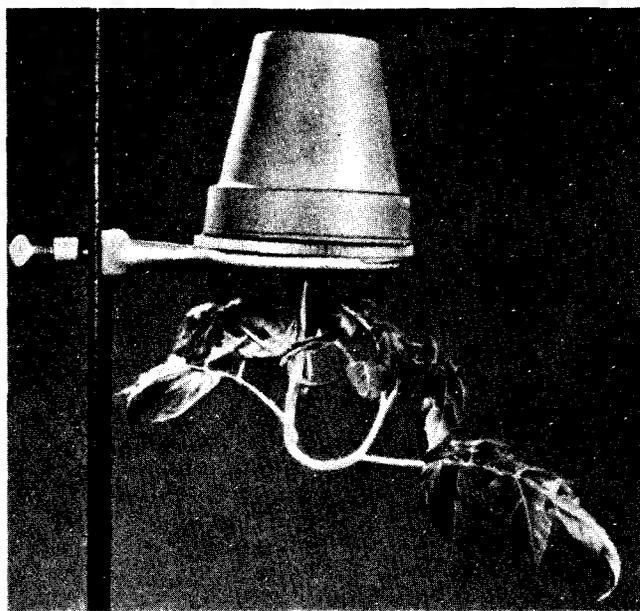
Ростовая реакция, вызывающая изгибание или искривление части растения в сторону внешнего стимула, определяющего направление движения, или от него, называется *тропизмом*. Если движение направлено к стимулу, говорят о *положительном тропизме*; если в обратную сторону — об *отрицательном*.

Пожалуй, наиболее известное взаимодействие между растениями и внешней средой выражается в изгибании растущих верхушек побегов по направлению к свету (см. рис. 24-2). Эта ростовая реакция, называемая *фототропизмом*, обусловлена действием ауксина (ИУК), вызывающего растяжение клеток теневой стороны верхушки побега. Какую роль играет здесь свет? На этот вопрос возможны три ответа: свет (1) уменьшает чувствительность клеток освещенной стороны к ауксину, (2) разрушает ауксин, (3) способствует перемещению ауксина на теневую сторону растущей верхушки побега.

Чтобы подтвердить какую-либо из этих гипотез, Уинслоу Бриггс и его сотрудники провели серию экспериментов, основанных на более ранней работе Ф. Вента (см. рис. 24-3). Исследователи установили, что в верхушке побега как на свету, так и в темноте образуется одинаковое общее количество ИУК. Однако после воздействия света количество гормона, поступающее от теневой стороны, больше, чем от освещавшейся. Если верхушку расщепить и между двумя ее половинками поместить барьер в виде тонкого кусочка стекла, различия в распространении ИУК не будет. Другими



А



Б

Рис. 25-1. Гравитропическая реакция у побега молодого растения томата (*Lycopersicon esculentum*). А. Горшок с растением был положен на бок и находился в неподвижном состоянии. Б. Горшок с растением переворачивали и помещали вверх дном на кольцевую подставку. Стебли, первоначально прямые, изгибались и росли вверх. Если горшок с растением положить горизонтально и медленно вращать вдоль оси стебля, изгибания (гравитропической реакции) не произойдет: растение будет продолжать расти горизонтально. Можете ли вы объяснить различия в росте вращаемого в горизонтальной плоскости растения и растений, показанных здесь?

словами, Бриггс ясно продемонстрировал, что ауксин (или, возможно, его предшественник) перемещается от освещенной стороны к затененной и что искривление побега является реакцией на неравномерное его распределение. Эксперименты с использованием ИУК, меченой ^{14}C , определенно показали, что мигрирует именно ауксин.

Далее было отмечено, что наиболее эффективно перемещение этого гормона в верхушке побега стимулирует свет с длиной волны от 400 до 500 нм, т. е. в реакции в качестве медиатора участвует пигмент, поглощающий синий свет. Структура фоторецептора синего света (медиатора также многих других реакций у растений и грибов) окончательно еще не установлена, но имеющиеся данные показывают, что это желтоокрашенный пигмент, называемый флавином. Согласно широко известной гипотезе, которая еще окончательно не доказана, синий свет вызывает химическую реакцию восстановления флавина, и вследствие этого усиливается транспорт электронов через плазматическую мембрану и устанавливается градиент рН.

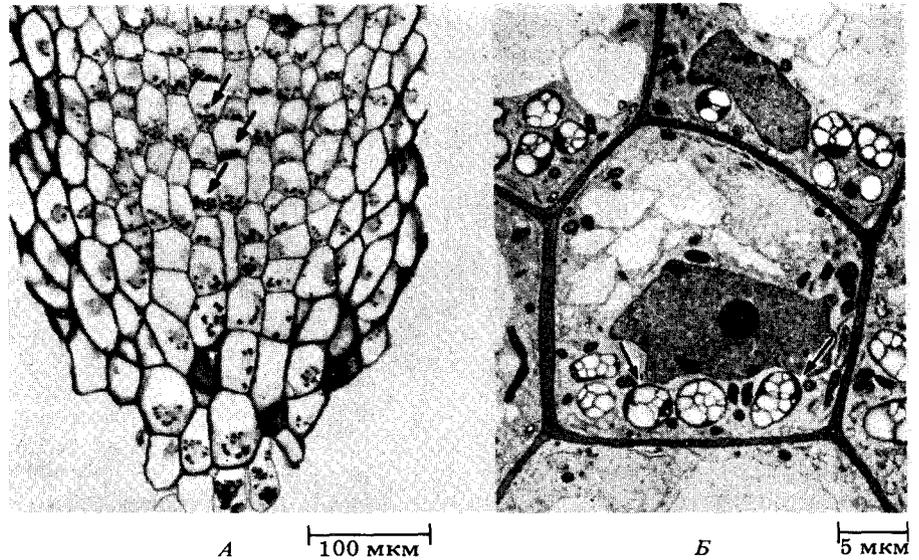
Другим известным тропизмом является *гравитропизм*, или *геотропизм*, — реакция на силу тяжести, отчетливо проявляющаяся у проростков. Если проросток положить горизонтально, его корень изогнется вниз (положительный геотропизм), а побег будет расти вверх (отрицательный геотропизм). Первоначально это явление объясняли асимметричным перераспределением ауксина к нижней стороне органа путем латерального полярного транспорта молекул сверху вниз. В таких условиях нижняя сторона побега должна расти вверх (рис. 25-1). У корня верхняя сторона будет удлиняться быстрее, чем нижняя, и он изогнется вниз. Когда каждая часть растения займет вертикальное положение, латеральная асимметрия в концентрации ауксина исчезнет и рост будет продолжаться в вертикальном направлении.

Обоснованность этой гипотезы применительно к гравитропизму в настоящее время вызывает сомнения. Хотя было показано существование латерального транспорта ИУК по направлению к нижней стороне coleoptилей кукурузы (*Zea*) и овса (*Avena*) и ее асимметричное распределение у этих растений, в отношении побегов двудольных остается много неясного. Более того, достаточно убедительно не установлено, что асимметричное распределение ИУК в coleoptилях кукурузы и овса само по себе может вызвать изменение скорости роста.

Проблема асимметрии в распределении регуляторов роста в корне менее изучена. Сейчас доказано, что ИУК, цитокинины, гиббереллины и АБК присутствуют в корнях, хотя их физиологическая роль неясна. Вещества, тормозящие рост, тоже обнаружены в корнях, и во всяком случае одно из них образуется в корневом чехлике. Есть сведения, что ингибитор из корневого чехлика может быть связан с положительным гравитропизмом первичного корня.

Имеется много данных в пользу того, что восприятие силы тяжести связано с осаждением амилопластов (пластид, содержащих крахмал) в специализированных клетках побега и корня. Подобные клетки присутствуют вдоль всего побега, часто входя в состав обкладок проводящих пучков. В корнях они локализованы в корневом чехлике, особенно в его центральной части (колонке) (рис. 25-2). Когда корень помещают горизонтально, пластиды, располагавшиеся у поперечных клеточных стенок вертикально растущих корней, перемещаются вниз и задерживаются вблизи клеточных стенок, ранее ориентированных вертикально (рис. 25-3). Через несколько часов корень изгибается вниз и пластиды возвращаются в

Рис. 25-2. А. Микрофотография срединного продольного среза корневого чехлика первичного корня фасоли (*Phaseolus vulgaris*). Стрелки указывают на амилопласты (пластиды, содержащие крахмал), сгруппировавшиеся вблизи поперечных оболочек центральных клеток корневого чехлика. Б. Электронная микрофотография паренхимных клеток корневого чехлика, сходных с теми, которые показаны слева. Здесь тоже амилопласты (стрелки) оседают у основания каждой клетки вблизи поперечных стенок



первоначальное положение, т. е. скапливаются вдоль поперечных стенок. Вопрос о том, каким образом движение этих рецепторов гравитации (статолитов) приводит к формированию гормональных градиентов, еще нуждается в убедительном объяснении. Недавно было высказано предположение, что ключевую роль в сопряжении гравирецепции и гравитропизма в корнях играет кальций, регулирующий транспорт гормонов. Как известно, ионы кальция обнаружены в амилопластах клеток колонки.

Менее понятным, хотя и распространенным тропизмом является тигмотропизм (от греческого thigma — прикосновение) — реакция на контакт с твердым предметом. Один из наиболее обычных примеров тигмотропизма демонстрируют усики, которые у одних растений представляют собой модификации листьев, а у других — стеблей (см. гл. 22). Усики обвиваются вокруг любого предмета, с которым соприкасаются (рис. 25-4), давая возможность растению цепляться за опору и карабкаться вверх. Реакция может быть быстрой; усик способен менее чем за час один или более раз обвиться

вокруг опоры. Клетки, касающиеся опоры, слегка укорачиваются, а клетки противоположной стороны — удлиняются. Имеются данные, что в этой реакции принимает участие ауксин.

Исследования, проведенные М. Джаффом из Лесного университета Уэйка, шт. Северная Каролина, обнаружили, что усики молодых растений гороха (*Pisum sativum*) могут накапливать сенсорную информацию, а спустя какое-то время восстанавливать ее и соответствующим образом реагировать. Например, если усики в течение трех дней держать в темноте, а затем раздражать, они не закрутятся, пока снова не будут выставлены на свет. Более того, их можно оставить в темноте на два часа после раздражения, но затем, снова оказавшись на свету, они немедленно закрутятся, т. е., хотя сенсорная информация сохранялась в темновой период, моторная функция в этих условиях не могла осуществиться. Почему так, до сих пор неясно. Высказано, однако, предположение, что АТФ (который, по всей видимости, необходим для закручивания) может быть израсходован на протяжении

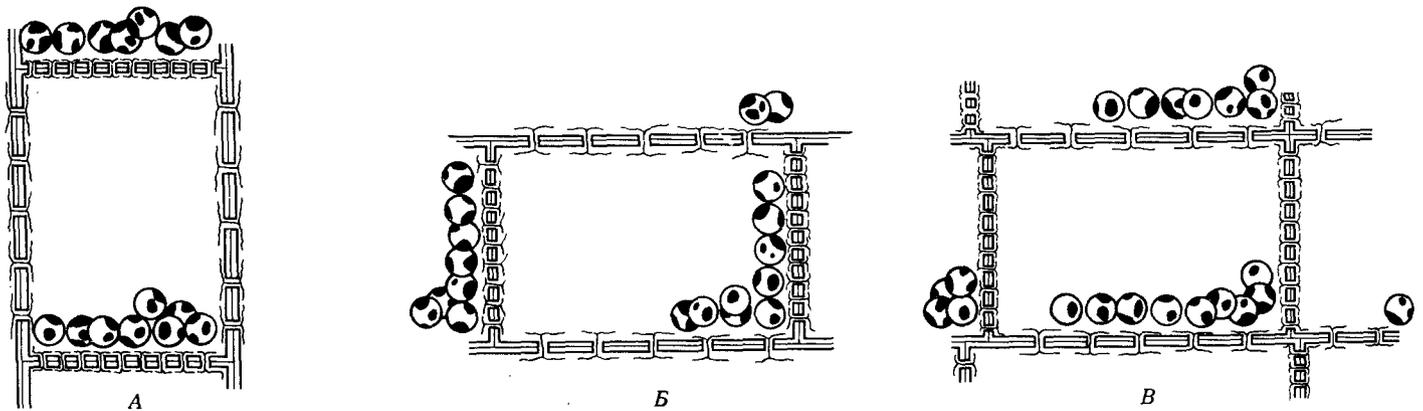


Рис. 25-3. Рисунок показывает, как реагируют на гравитацию амилопласты (пластиды, содержащие крахмал) в паренхимных клетках корневого чехлика. А. В корневом чехлике корня, растущего вертикально вниз, амилопласты

обычно оседают около поперечных стенок. Если тот же корень располагается горизонтально (Б, В), амилопласты опускаются вниз и оседают у тех стенок, которые в норме являются вертикальными, а теперь параллельны

поверхности почвы. Перемещение статолитов играет важную роль в создании градиентов ростовых веществ, обеспечивающих вертикальный рост корня

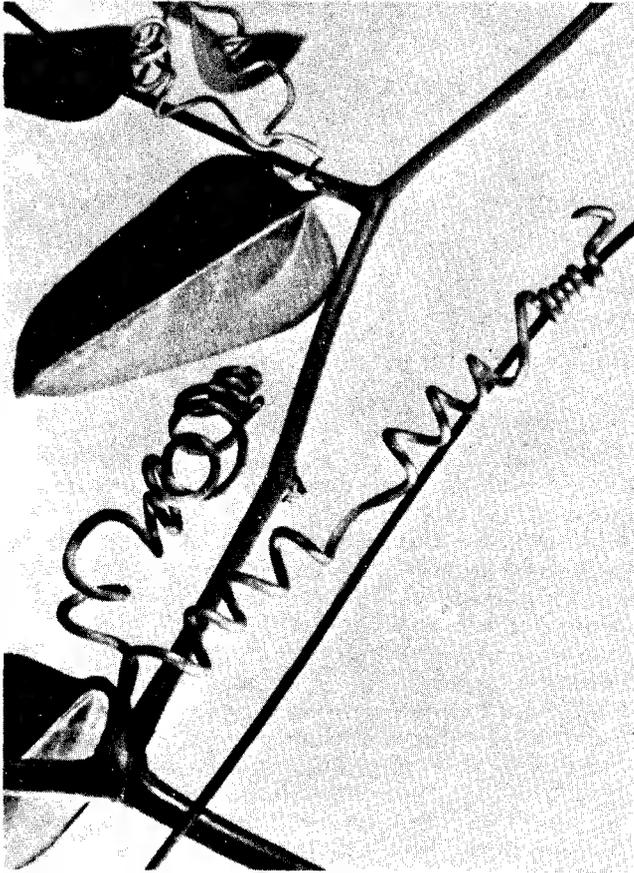


Рис. 25-4. Усики у смилакса (*Smilax*). Закручивание вызывается различной скоростью роста клеток внутренней и внешней сторон усика

темнового периода и восстанавливается только при освещении в результате фотосинтеза; возможно, кроме того, что в темноте накапливается ингибитор закручивания, который быстро исчезает при освещении.

ЦИРКАДИАННЫЕ РИТМЫ

Общеизвестно, что некоторые растения открывают цветки утром и закрывают их в сумерки, расправляют листья при солнечном свете и опускают ночью (рис. 25-5). Уже в 1729 г. французский исследователь Жан-Жак де Меран заметил, что эти суточные движения продолжают и при постоянном освещении растения слабым светом (рис. 25-6). Последующие исследования показали, что и процессы, не имеющие столь явных внешних проявлений, например фотосинтез, образование ауксина и скорость клеточного деления, тоже имеют правильные суточные ритмы, сохраняющиеся при постоянных условиях среды. Эти регулярные, приблизительно 24-часовые (суточные), циклы называются *циркадианными ритмами*: от латинских слов *circa* — «приблизительно» и *dies* — «день». Циркадианные ритмы, обнаруженные почти у всех эукариот, по-видимому, отсутствуют у бактерий. Почему это так — неизвестно.

Являются ли ритмы эндогенными?

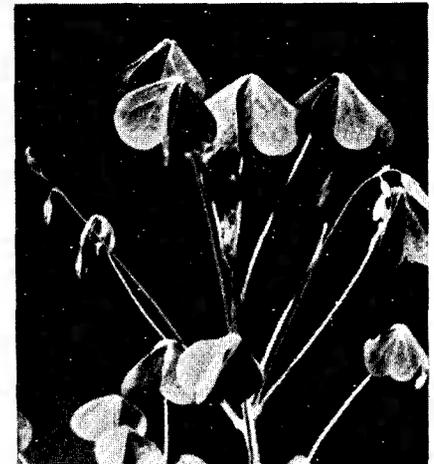
Регулируются ли циркадианные ритмы эндогенно, т. е. внутренними механизмами или же вызываются внешними факторами? В течение ряда лет биологи спорили, не устанавливаются ли эти ритмы под действием таких факторов окружающей среды, как космические лучи, магнитное поле Земли или ее вращение. Можно отметить два важных наблюдения, касающихся данного вопроса: во-первых, изученные ритмы — циркадианные (т. е. период их составляет около 24 ч); во-вторых, в их отношении имеются небольшие индивидуальные различия между организмами.

Попытки решить этот периодически возобновляющийся спор способствовали проведению многочисленных экспериментов в разнообразных условиях. Организмы помещались в соляные копи, отправлялись на кораблях на Южный полюс, облетали почти полсвета на самолетах и уже совсем недавно выводились на околоземную орбиту в спутниках. Хотя до сих пор раздаются голоса (их явное меньшинство) в пользу того,

Рис. 25-5. Листья кислицы (*Oxalis*) в течение дня (А) и ночью (Б). Одна из гипотез состоит в том, что складывание листьев предохраняет их от поглощения лунного света ясными ночами и предотвращает тем самым возникновение фотопериодических реакций. Другая гипотеза, предложенная Дарвином столет назад, заключается в том, что складывание листьев защищает их ночью от охлаждения



А



Б

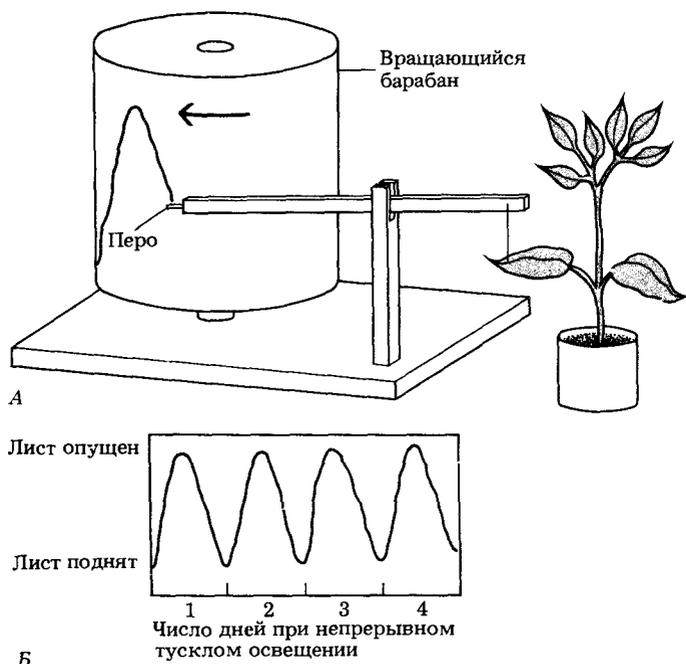


Рис. 25-6. У многих растений листья располагаются перпендикулярно стеблю и солнечным лучам днем и параллельно стеблю ночью. Эти движения «засыпания» можно зарегистрировать на вращающемся барабане, используя тонко настроенную систему пера и рычага, прикрепленного к листу при помощи тонкой нитки (А). У многих растений, таких, как обыкновенная фасоль (*Phaseolus vulgaris*), показанная здесь, листья продолжают эти движения в течение нескольких дней даже при непрерывном тусклом освещении. Б. Запись этого циркадианного ритма, показывающая его постоянство в условиях непрерывного тусклого освещения

что циркадианные ритмы находятся под влиянием трудноуловимого геофизического фактора, большинство исследователей в настоящее время согласно с тем, что они эндогенные, т. е. регулируются внутренними факторами. Внутренний механизм отсчета времени называют *биологическими часами* организма.

Установка часов

При постоянных условиях среды период циркадианного ритма является *свободнотекущим*, т. е. его естественная продолжительность (обычно 21—27 ч) не должна устанавливаться заново для каждого цикла. Другими словами, циркадианный ритм ведет себя как саморегулирующийся осциллятор. Хотя этот ритм возникает в самих организмах, окружающая среда действует как синхронизирующий агент (*время-задатель*). Действительно, она ответственна за то, чтобы циркадианный ритм поспевал за суточным 24-часовым циклом света и темноты. Если период циркадианного ритма растения будет больше или меньше суток, ритм скоро перестанет согласовываться с циклом смены дня и ночи. Затем, если бы в соответствии с таким ритмом происходило цвете-

ние (обычно наблюдаемое в светлый период), оно приходило бы каждый день на разное время, включая и темный период. Поэтому растению необходимо ресинхронизироваться, т. е. «захватываться» ритмом 24-часовых суток.

«Захватывание» — это процесс, благодаря которому периодическое повторение света и темноты или некоторого внешнего цикла синхронизирует циркадианный ритм с цикличностью внешнего фактора. Циклы света и темноты и температурные циклы считаются основными факторами захватывания (рис. 25-7).

Другой интересной чертой является то, что циркадианные ритмы не ускоряются автоматически при подъеме температуры. Причина, по которой можно ожидать ускорения, заключается в том, что биохимические процессы (а внутреннюю биологическую основу) протекают быстрее при высоких температурах, чем при низких. Одни часы с повышением температуры идут несколько быстрее, зато другие — более медленно, а у многих из них ход почти не меняется. Таким образом, они должны иметь компенсаторный механизм — систему обратной связи, позволяющую им приспосабливаться к температурным изменениям. Такая температурно-компенсаторная система была бы очень полезна растениям.

Некоторые последние данные наводят на мысль о том, что ключом к биологическим часам могут служить клеточные мембраны. Хотя механизм еще неясен, вероятно, что к его работе имеют отношения такие известные функции мембран, как регуляция транспорта ионов, поступающих в клетки и выходящих из них и субклеточных компартментов, а также регуляция энергетического метаболизма на уровне преобразующих энергию мембран хлоропластов и митохондрий.

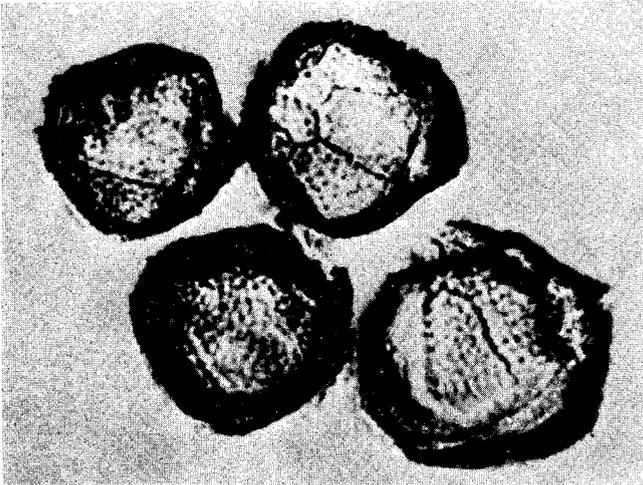
Некоторые биологические ритмы регулируют взаимоотношения между организмами. Например, некоторые растения выделяют нектар в определенное время дня. В результате пчелы, имеющие свои собственные биологические часы, привыкают посещать цветки именно в это время, получая тем самым максимум вознаграждения для себя и обеспечивая перекрестное опыление цветков.

Однако для большинства организмов использование биологических часов для таких специальных целей имеет, по видимому, второстепенное значение. В первую очередь физиологические часы дают возможность растениям или животным реагировать на смену сезонов в результате точного измерения меняющейся продолжительности светового дня. Таким образом, непостоянство окружающей среды вызывает ответную реакцию, которая проявляется в регуляции роста, репродукции и других процессов.

ФОТОПЕРИОДИЗМ.

65 лет тому назад среди растений табака (*Nicotiana tabacum*) на поле вблизи Вашингтона, округ Колумбия, появился мутант. Новые растения достигали в высоту более 3 м и имели необычно крупные листья. По мере наступления соответствующего сезона обычные растения цвели, а экземпляры Мэриленд Маммот¹⁾ (так стали называть эту разновидность) только увеличивались в размерах. Два исследователя из Сельскохозяйственного департамента США У. Гарнер и Х. Аллард поместили черенки Мэриленд Маммот в

¹⁾ В переводе с английского «Мэрилендский мамонт». — *Прим. ред.*



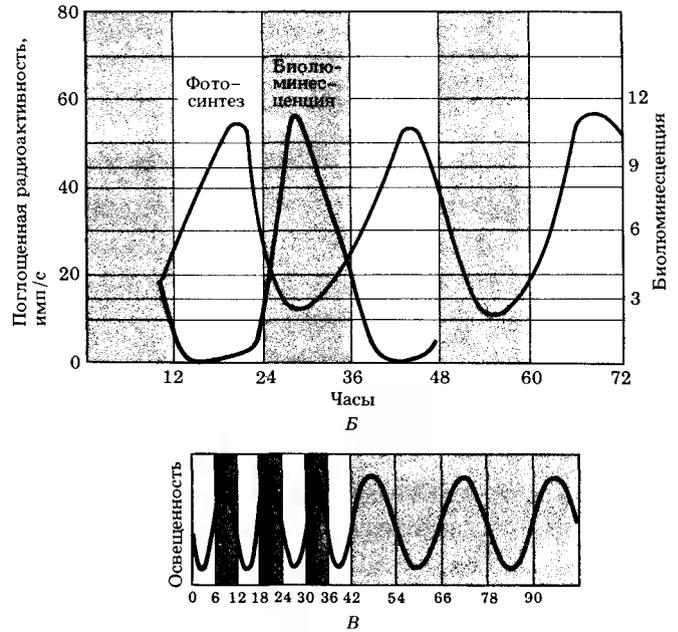
А

Рис. 25-7. А. Микрофотография динофлагелляты *Gonyaulax polyedra*, одноклеточной морской водоросли. Б. У *G. polyedra* три разные функции осуществляются при разных циркадианных ритмах: билюминесценция, которая достигает максимума в середине ночи (цветная кривая); фотосинтез, достигающий максимума в середине дня (черная кривая); деление клеток (не показано), которое происходит в предрассветные часы. Если *Gonyaulax* культивируется при непрерывном тусклом освещении, эти три функции продолжают осуществляться с тем же ритмом в течение многих дней и даже недель после того, как пройдет ряд клеточных делений. В. Ритм билюминесценции у *Gonyaulax*, подобно большинству циркадианных ритмов, может варьировать при изменении циклов освещения. Например, если исследователи подвергают культуру водоросли воздействию чередующихся периодов света и темноты продолжительностью 6 ч каждый, ритмическая функция приобретает такую же цикличность (слева). Если затем культуры будут помещены в условия непрерывного тусклого освещения, организмы вернуться к своему первоначальному ритму с цикличностью около 24 ч

теплицу, где они были защищены от мороза. Черенки зацвели в декабре, хотя при этом достигли в высоту только 1,5 м, т. е. оказались вдвое короче, чем родительские экземпляры. Новые растения, выросшие из их семян, тоже не цвели почти до самой зимы.

Случилось так, что в это же время Гарнер и Аллард проводили эксперименты с разновидностью сои (*Glycine max*) Билокси. Агрономы стремились получить ее урожай в разное время, высевая семена с двухнедельными интервалами с раннего мая до конца июня. Однако эти опыты не дали желаемых результатов; все растения независимо от того, когда были посеяны семена, зацвели в одно и то же время — в сентябре.

Исследователи приступили к выращиванию табака Мэри-



ленд Маммот и сои Билокси в разнообразных контролируемых условиях температуры, влажности, питания и света. В результате проведенных экспериментов они обнаружили, что критическим фактором для обоих видов является длина светового дня. Ни одно растение не цвело, если она превышала некоторое критическое число часов. Таким образом, соя независимо от того, когда высевалась, зацветала только тогда, когда дни становились достаточно короткими, т. е. в сентябре, а Мэриленд Маммот независимо от того, насколько высокими были его растения, не цвел до декабря, когда дни становились еще короче.

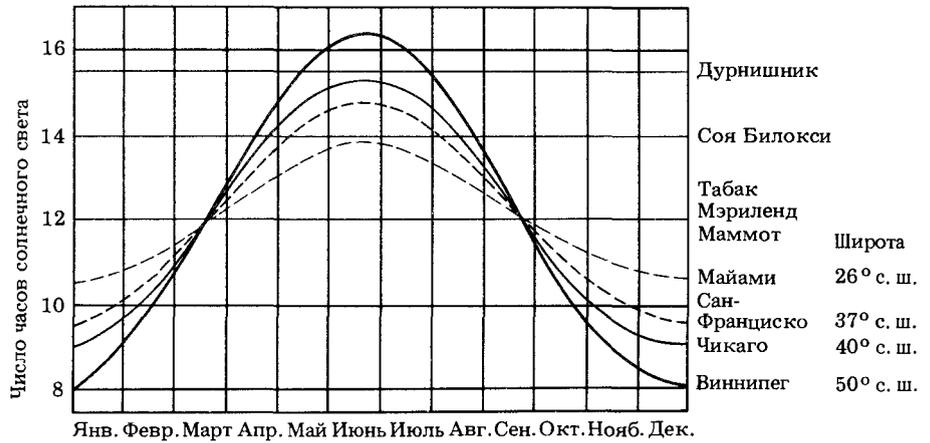
Гарнер и Аллард назвали это явление *фотопериодизмом*. Фотопериодизм — это биологическая реакция на изменения освещенности, происходящие в 24-часовом суточном цикле. Хотя концепция фотопериодизма сформировалась на основе изучения растений, в настоящее время она нашла подтверждение и в других областях биологии, например при исследовании брачного поведения яблонной плодовой моли, еловой листовертки-почковода, тлей, выемчатокрылой моли, рыб, птиц и млекопитающих.

Длиннодневные и короткодневные растения

Гарнер и Аллард провели эксперименты и подтвердили свое открытие на многих видах растений. После этого они смогли ответить на множество вопросов, долго волновавших как профессиональных ботаников, так и садоводов-любителей. Почему, например, нет амброзии (*Ambrosia*) на севере шт. Мэн? Ответ: потому что она начинает цвести, когда продолжительность дневного освещения составляет 14,5 ч или менее. Между тем длинные летние дни укорачиваются до 14,5 ч на севере шт. Мэн только в августе, а тогда семена амброзии уже не успевают созреть до морозов. Вопрос: почему шпинат (*Spinacea oleracea*) не растет в тропиках? Ответ: потому что для цветения он нуждается по крайней мере в 14 ч ежедневного освещения в течение хотя бы двух недель, а эти условия для тропиков не характерны.

Исследователи обнаружили, что все растения можно разделить на три основные группы: *короткодневные, длинно-*

Рис. 25-8. Относительная длина дня и ночи определяет время цветения растений. Четыре кривые изображают годовые изменения длины дня в четырех городах Северной Америки, находящихся на четырех различных широтах. Горизонтальные цветные линии отражают эффективный фотопериод трех различных короткодневных растений. Дурнишник, например, цветет, если продолжительность светового дня составляет 16 или менее часов. В Майами он может цвести довольно рано, но в Виннипеге бутоны появляются только в начале августа, т. е. так поздно, что мороз может убить растения до того, как созреют семена



дневные и нейтральные к длине дня. Первые цветут ранней весной или осенью и нуждаются для этого в более короткой длине дня, чем некая критическая для них. Например, дурнишник обыкновенный (*Xanthium strumarium*) побуждается к цветению 16-часовым или более коротким днем (рис. 25-8 и 25-9). Среди других короткодневных растений можно назвать некоторые виды хризантем (рис. 25-10, А), пуансеттию, землянику и первоцветы.

Длиннодневные растения цветут главным образом летом и нуждаются для этого в большей, чем некая критическая для них, длине дня. Примерами могут служить шпинат, некоторые сорта картофеля, отдельные разновидности пшеницы, латук и белена (*Hyoscyamus niger*) (рис. 25-9 и 25-10, Б).

И дурнишник, и шпинат будут цвести при длине дня 14 ч, однако лишь второй из них — длиннодневное растение. Важна, как уже говорилось, не абсолютная длина фотопериода, но и то, будет ли он длиннее или короче, чем некий критический. Нейтральные к длине дня растения цветут вне зависимости от нее. Примерами могут служить огурец, подсолнечник, табак, рис, кукуруза, горох огородный.

Среди отдельных видов растений, широко распространенных от севера до юга, часто наблюдаются различные фотопериодические экотипы, адаптированные к местным условиям. Так, у многих степных злаков, встречающихся от южной Канады до Техаса, северные экотипы цветут раньше южных, если они выращиваются вместе в одинаковых условиях. Различные популяции очень хорошо приспособлены к фотопериодическому режиму среды обитания.

Фотопериодическая реакция может быть удивительно точной. Так, при 22,5°C длиннодневная белена будет цвести, если фотопериод составит 10 ч 20 мин (рис. 25-9), а при 10-часовом фотопериоде при этой же температуре цвести уже не будет. Кроме того, условия среды тоже влияют на фотопериодические реакции. Например, при 28,5°C для цветения белены требуется не менее 11,5 ч света, в то время как при 15,5°C — лишь 8,5.

У различных видов реакция может быть неодинаковой. Некоторым растениям достаточно одноразового воздействия цикла «день—ночь», в то время как другие (например, шпинат) нуждаются в нескольких неделях экспозиции. У многих растений наблюдается корреляция между числом индукционных циклов и скоростью зацветания или числом сформированных цветков. Некоторые растения для индукции цветения должны достигнуть определенной степени зрелости, в то время как другие будут реагировать на соответствующий фотопериод уже на стадии проростков. Ряд видов по мере

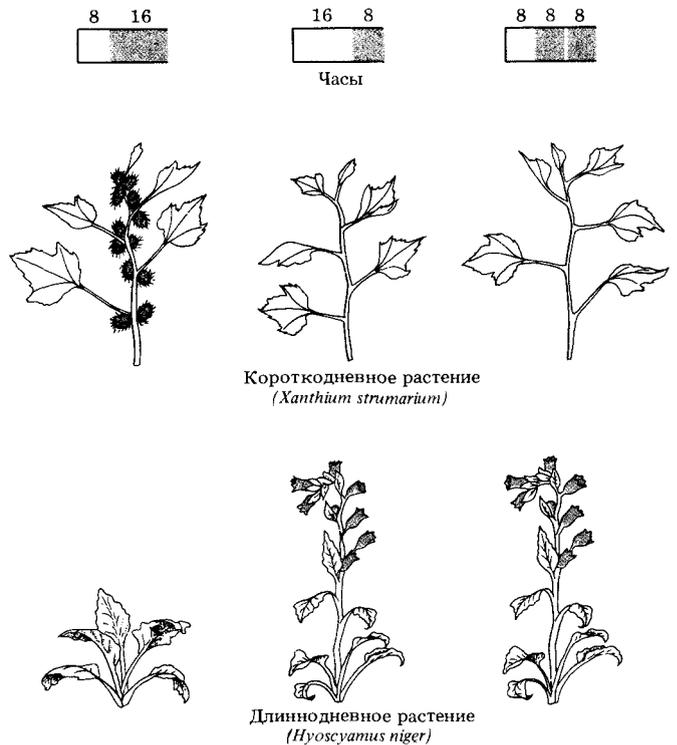
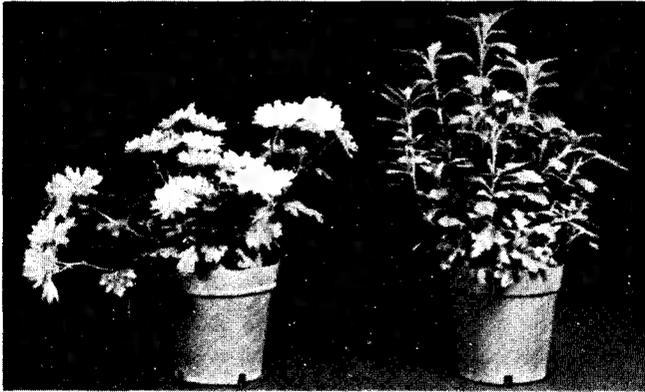


Рис. 25-9. Короткодневные растения зацветают при длине светового дня, меньшей критической. Обыкновенный дурнишник (*Xanthium strumarium*) цветет, если длина светового периода составляет менее 16 ч. Белена (*Hyoscyamus niger*), чтобы зацвести, необходимо около 10 ч света (в зависимости от температуры) или более. Однако, если темный период прерывается вспышкой света, белена будет цвести даже при коротком дне. «Импульс» света во время темного периода оказывает противоположное влияние на короткодневные растения — он препятствует цветению. Диаграммы наверху показывают продолжительность периодов света и темноты в течение суток

Рис. 25-10. Представители короткодневных и длиннодневных растений, из которых каждое выращивалось в условиях короткого дня (слева) или длин-

ного (справа) дня. А. *Chrysanthemum* — короткодневное растение. Б. Шпинат (*Spinacia oleracea*) — длиннодневное растение. Заметьте, что растения, нахо-

дившиеся в условиях длинного дня, имеют более высокие стебли, чем растения, находившиеся в условиях короткого дня



А



Б

старения зацветает в конце концов даже без воздействия соответствующего фотопериода, хотя при надлежащей экспозиции они зацвели бы значительно раньше.

Измерение периода темноты

В 1938 г. другие два исследователя, Карл Хамнер и Джеймс Боннер, занялись изучением фотопериодизма, используя дурнишник в качестве экспериментального объекта. Как упоминалось ранее, дурнишник является короткодневным растением, требующим для цветения не более 16 ч света в 24-часовом цикле. Это растение особенно удобно для экспериментальных целей, поскольку в лабораторных условиях уже одноразовое воздействие короткодневного цикла вызывает через две недели зацветание, даже если растение будет немедленно возвращено в условия длинного дня. Дурнишник может переносить и грубую хирургическую обработку, например выживет даже в том случае, если будут удалены все его листья. Хамнер и Боннер показали, что фотопериод у дурнишника воспринимается пластинкой листа. У лишнего листьев растения нельзя индуцировать цветение. Однако, если на стебле оставлена хотя бы одна восьмая часть полностью развившегося листа, единственная короткодневная экспозиция сможет вызвать цветение. В ходе этих исследований, проводимых при различных экспериментальных условиях, Хамнер и Боннер сделали решающее и совершенно неожиданное открытие. Если период темноты прерывается светом от лампочки в 25 Вт хотя бы на одну минуту, цветение не происходит. Прерывание же светового периода темнотой совершенно не сказывается на цветении. Соответствующие эксперименты с другими короткодневными растениями показали, что и они нуждаются скорее в периодах непрерывной темноты, чем непрерывного света.

При этом существенно, прерывается ли ночной период в середине или нет. Если короткодневное растение, такое, как дурнишник, освещают в течение 8 ч, а затем помещают на продолжительное время в темноту, то растение переходит от состояния возрастающей чувствительности к световому перерыву (в течение примерно 8 ч) к состоянию, при котором световой перерыв имеет все меньшее значение. Действительно, одноминутная световая экспозиция после 16 ч тем-

ноты стимулирует цветение. Согласно гипотезе немецкого физиолога растений Эрвина Бюннинга, фотопериодический контроль цветения регулируется и эндогенным ритмом, причем фазы ритма различаются в зависимости от того, оказывает ли свет стимулирующее (фотофильная фаза) или ингибирующее (скотофильная фаза) действие. В связи с этим изменения в чувствительности соответствуют различным фазам биологических часов. Эксперименты по так называемому световому перерыву дают одно из лучших доказательств гипотезы Бюннинга.

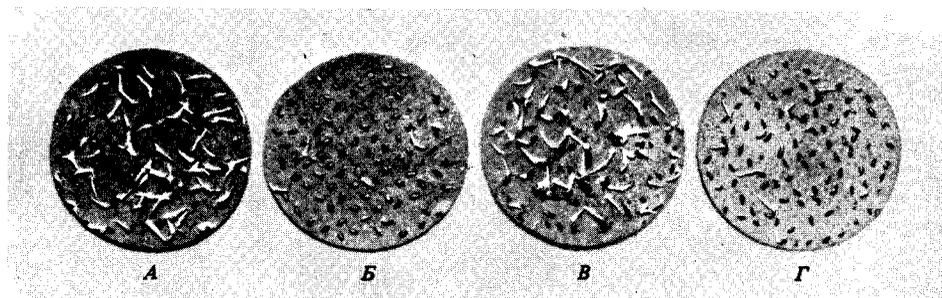
На основании открытия Гарнера и Алларда садоводы, выращивающие для коммерческих целей хризантемы, сделали вывод, что можно задерживать цветение короткодневных растений, увеличивая дневное освещение при помощи искусственного света. Исходя из новых экспериментов Хамнера и Боннера, они стали задерживать цветение, включая свет на короткое время в середине ночи.

Что можно сказать относительно длиннодневных растений? Они тоже измеряют продолжительность темного периода. Длиннодневное растение будет цвести, если находится в лаборатории в условиях 16-часового освещения и 8 ч темноты; оно будет цвести и получая 8 ч света и 16 ч темноты, если период темноты хотя бы на короткое время будет прерываться светом.

ХИМИЧЕСКАЯ ОСНОВА ФОТОПЕРИОДИЗМА

Следующий важный подход к изучению фотопериодических реакций растений был разработан группой ученых научно-исследовательской станции Сельскохозяйственного департамента США в Белтсвилле, Мэриленд. Это направление развилось на основе более ранних исследований, выполненных на семенах латука (*Lactuca sativa*). Семена его прорастают только в том случае, если их выставляют на свет. Это требование относится ко многим мелким семенам, нуждающимся для прорастания в рыхлой почве и неглубоком посеве. Более ранние работы по изучению потребностей в свете прорастающих семян латука показали, что красный свет стимулирует прорастание, а свет с несколько большей длиной волны

Рис. 25-11. Свет и прорастание семян латука. А. Семена, выставленные на короткое время на красный свет. Б. Семена, выставленные на красный свет, затем на дальний красный свет. В. Семена, выставленные последовательно на красный, дальний красный, красный свет. Г. Семена, выставленные последовательно на красный, дальний красный, красный, дальний красный свет. Так или иначе, семена проросли в зависимости от конечной длины волны в серии экспозиций — красного света, способствующего прорастанию, и дальнего красного, подавляющего его



(дальний красный) задерживает прорастание даже более эффективно, чем отсутствие освещения.

Хамнер и Боннер обнаружили, что, если темный период прервать единственной вспышкой света от обычной лампочки, дурнишник цвести не будет. Исходя из этого, исследователи из Белтсвилла начали эксперименты со светом различной длины волны, варьируя интенсивность и длительность вспышки. Они обнаружили, что красный свет с длиной волны около 660 нм (оранжево-красный) наиболее эффективен для предотвращения цветения дурнишника и других короткодневных растений. Они показали также, что такой свет наиболее эффективно стимулирует цветение длиннодневных растений.

Белтсвилльская группа обнаружила, что в том случае, когда за вспышкой красного света следует вспышка дальнего красного света, семена латука не прорастают. Красный свет длиной волны 660 нм, наиболее эффективный для индукции прорастания семян, вызывал и цветение. Более того, они нашли, что свет, наиболее эффективно противодействующий красному, имеет длину волны 730 нм. Чередующиеся вспышки красного и дальнего красного света могут повторяться снова и снова; число вспышек не имеет значения, но имеет значение природа последней вспышки. Если ряд вспышек заканчивается вспышкой красного света, большинство семян прорастает, если же — дальнего красного, то большинство семян не прорастает (рис. 25-11).

Дальний красный свет, испытанный на короткодневных и длиннодневных растениях, показал одинаковое «выключающее» действие. Если во время темнового периода давался только дальний красный свет, он был неэффективен. Однако вспышка дальнего красного света непосредственно вслед за вспышкой красного снимала его эффект.

Открытие фитохрома

Растения содержат пигмент, существующий в двух различных взаимопревращающихся формах: P_k (форма, которая поглощает красный свет) и P_{dk} (форма, поглощающая дальний красный свет). Когда молекула P_k поглощает фотон красного света с длиной волны 660 нм, она превращается за несколько миллисекунд в P_{dk} ; когда молекула P_{dk} поглощает фотон дальнего красного света с длиной волны 730 нм, она очень быстро превращается обратно в форму P_k . Эти реакции называются *фотоконверсиями*. Форма P_{dk} биологически активна (т. е. она обеспечивает реакцию, такую, как прорастание семян), в то время как форма P_k неактивна. Таким образом, молекула пигмента может функционировать как «биологический переключатель» и направлять ход реакции в

ту или другую сторону в зависимости от того, в какой форме находится.

С этой точки зрения легко интерпретировать результаты экспериментов по прорастанию семян латука. Поскольку P_k поглощает красный свет более эффективно (рис. 25-12), то при этой длине волны большая часть молекул переходит в форму P_{dk} , индуцируя тем самым прорастание. Затем дальний красный свет, поглощаемый формой P_{dk} , побуждает по существу все молекулы к обратному переходу, снимая тем самым эффект красного света.

Что можно сказать о цветении при естественном цикле день—ночь? Поскольку в белом свете представлены различные длины волн (как красные, так и дальние красные), обе формы пигмента подвергаются одновременному действию фотона, достаточного для их фотоконверсии в противоположные формы. Через несколько минут на свету устанавливается фоторавновесие, т. е. прямая ($P_k \rightarrow P_{dk}$) и обратная ($P_{dk} \rightarrow P_k$) реакции сбалансированы. На данный момент времени в растительной клетке на дневном свету существует постоянное соотношение фитохромов (около 60% P_{dk} и 40% P_k), и это соотношение сохраняется, пока продолжается действие света.

Если растение в конце светового периода поместить в темноту, уровень P_{dk} в течение нескольких часов постоянно уменьшается. Если высокий уровень P_{dk} восстанавливается кратковременным освещением красным светом в середине темнового периода (см. рис. 25-9), он будет задерживать цветение короткодневных (так называемых «длинноночных») растений, которые в другом случае стали бы цвести, и будет способствовать цветению длиннодневных (так называемых «коротконочных») растений, которые в другом случае не

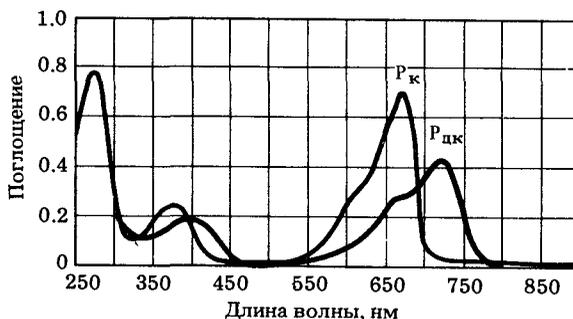
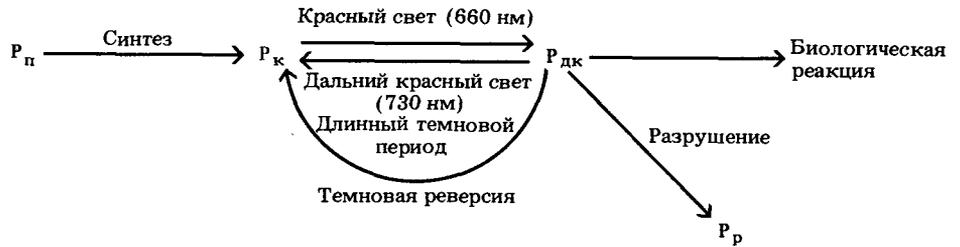


Рис. 25-12. Спектры поглощения двух форм фитохрома P_k и P_{dk} . Это различие в спектре поглощения позволило выделить пигмент

Рис. 25-13. Фитохром был сначала синтезирован из аминокислот в форме P_k (обозначение P_n — для предшественника). P_k превращается в P_{dk} при освещении красным светом. P_{dk} является активной формой, которая вызывает биологическую реакцию. P_{dk} превращается снова в P_k , если подвергается действию дальнего красного света. В темноте P_{dk} превращается в P_k или разрушается (обозначение P_p — для продукта разрушения)



зацвели бы. В любом случае эффект красного импульса на восстановление высокого уровня P_{dk} может сниматься немедленным коротким облучением дальним красным, который переводит P_{dk} снова в P_k .

В 1959 г. Гарри Бартуик и его сотрудники из Белтсвилла назвали этот пигмент *фитохромом* и представили убедительное физическое доказательство его существования. Основные характеристики пигмента схематически показаны на рис. 25-13. Молекула синтезируется непрерывно как P_k и накапливается в этой форме в растущих в темноте растениях. Свет вызывает фотопревращение P_k в P_{dk} , который индуцирует биологическую реакцию. P_{dk} может превращаться в P_k путем фотоконверсии, поглощая дальний красный свет, или в темноте (этот процесс назван «темновая реверсия»; он длится от нескольких минут до нескольких часов). P_{dk} , по-видимому, может разрушаться в результате гидролиза протеазами — так называемой деструкции, которая происходит в течение нескольких часов. Все три альтернативных пути удаления P_{dk} обеспечивают возможность отмены индуцированной реакции. Следует отметить, однако, что темновой вариант отмены обнаружен лишь у двудольных растений, но не у однодольных.

Выделение фитохрома

По сравнению с таким пигментом, как хлорофилл, фитохром присутствует в растениях в малых количествах. Для идентификации фитохрома необходим спектрофотометр, который чувствителен к крайне малым изменениям в поглощении света. Такой спектрофотометр был создан только через семь лет после того, как предположили существование фитохрома; впервые новый прибор и был применен для обнаружения и выделения этого пигмента.

Для того чтобы избежать ошибок, вызванных присутствием хлорофилла, который, подобно фитохрому, поглощает свет с длиной волны около 660 нм, в качестве источ-

ника фитохрома использовали растущие в темноте проростки (в которых хлорофилл еще не успел образоваться). Выделенный пигмент имел синий цвет и переходил из одной формы в другую под действием красного и дальнего красного света; при этом наблюдались небольшие обратимые изменения его окраски в ответ на поглощение света соответствующей длины волны.

Было показано, что молекула фитохрома состоит из двух различных частей: хромофора (поглощающего свет) и большого белкового участка (рис. 25-14). Хромофор очень напоминает фикобилин — вспомогательный пигмент цианобактерий и красных водорослей.

Специфический механизм работы фитохрома пока еще не установлен. Однако ясно, что фитохром регулирует морфогенез, изменяя транскрипцию генов.

Другие реакции, опосредованные фитохромом

Показано, что фитохром включается и в ряд других реакций растения. Прорастание многих семян, например, происходит в темноте. У проростков стебель удлиняется быстро, проталкивая побег (или, у большинства однодольных, семядолю) через почву. На данной стадии роста не происходит существенного развития листьев, поскольку это могло бы препятствовать прорастанию побега. Нельзя сказать, что почва необходима для подобного типа роста; любой проросток в темноте будет вытягиваться, становясь длинным и тонким и развивая мелкие листья. Он будет желтым или бесцветным, поскольку пластиды не зеленеют, пока проросток не выйдет на свет. Такой проросток называют *этиолированным* (рис. 25-15).

Когда верхушка проростка появляется над землей, этиолированный рост уступает место нормальному. У двудольных изогнутый в виде петли гипокотиль выпрямляется, скорость роста стебля может уменьшаться и начинается рост листьев (см. рис. 19-2). У злаков рост мезокотилиа (часть зародышевой оси между щитком и колеоптилем) останавливается, стебель удлиняется и листья разворачиваются.

Проростки бобов, растущие в темноте и получающие в день, например, пять минут красного света, реагируют на этот свет начиная с четвертого дня. Если после красного света проростки пять минут выдержать при дальнем красном свете, никаких изменений, обычно происходящих при красном свете, не наблюдается (рис. 25-16). Подобным же образом освещение красным светом проростков злаков служит сигналом для окончания роста мезокотилиа, а действие красного света погашается дальним красным светом.

Недавно в одной из работ, опубликованной в Англии, высказано предположение о еще одной функции фитохрома у растений, произрастающих в естественных условиях; он может выступать как детектор, улавливающий затенение другими растениями. Излучение с длиной волны менее

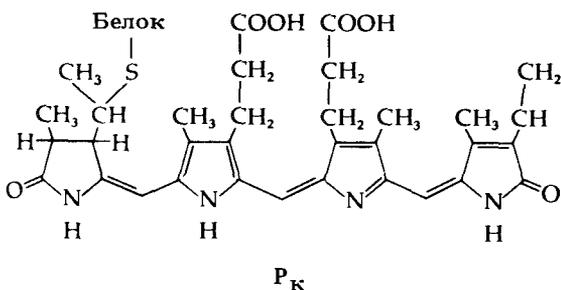


Рис. 25-14. Хромофор фитохрома (формы P_k); видна его связь с белковой частью молекулы



Рис. 25-15. Выращенные в темноте проростки (слева) — тонкие и бледные; они имеют более длинные междоузлия и более мелкие листья, чем нормальные проростки (справа). Этот комплекс физических признаков, называемый этиоляцией, имеет немаловажное значение для выживания проростков, поскольку благодаря ему увеличиваются шансы проростков выйти на свет прежде, чем будут использованы запасенные ими энергетические ресурсы

700 нм почти полностью отражается или поглощается растениями, в то время как излучение с длиной волны между 700 и 800 нм (в дальнем красном диапазоне) в значительной степени пропускается. Это вызывает критический сдвиг вверх отношения R_k к R_{dk} (т. е. больше R_{dk} переходит в R_k) у затененных растений и приводит к быстрому увеличению скорости роста междоузлий.

Обратимые реакции на красный/дальний красный свет имеют отношение и к образованию антоциана у яблок, брюквы и капусты; к прорастанию семян; к изменению хлоропластов и остальных пластид, а также к огромному разнообразию других реакций растения во всех фазах жизненного цикла.

Фитохром и фотопериодизм

Когда впервые было показано существование фитохрома, открывшие его исследователи высказали гипотезу, что поведение фитохрома может объяснить явление фотопериодизма — т. е. что обратимые реакции на красный/дальний красный свет могут включаться в механизм измерения времени, или в биологические часы. Согласно этой гипотезе, R_{dk} задерживает цветение у короткодневных растений, но ускоряет цветение длиннодневных растений. У короткодневных растений R_{dk} будет накапливаться на свету и удаляться в последующий темный период путем разрушения или темновой реверсии. Если ночи были достаточно длинными, весь

(или критическое количество) R_{dk} будет удален и цветение не будет больше тормозиться. С другой стороны, длиннодневным растениям требуются короткие ночи, в течение которых не произойдет полного разрушения R_{dk} ; если ночь была достаточно короткой, к ее концу останется достаточно R_{dk} , чтобы ускорить цветение.

Эксперименты, однако, показали, что R_{dk} исчезает у многих растений в течение трех или четырех часов темноты. На основании этих экспериментов и других наблюдений в настоящее время пришли к общему мнению, что явление фотопериодизма, связанное с измерением времени, не контролируется одними лишь взаимопревращениями R_k и R_{dk} . Следует искать более сложное объяснение.

ГОРМОНАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ ЦВЕТЕНИЯ

Хамнер и Боннер в своих ранних опытах с дурнишником показали, что бутон стимулируется к цветению листом, «воспринимающим» свет. По-видимому, какое-то вещество, оказывающее решающее влияние на рост и развитие, перемещается от листа к бутону. Это гипотетическое вещество было названо гормоном, или стимулом, цветения.

Эксперименты, подтверждающие существование стимула цветения, были независимо друг от друга проведены в нескольких лабораториях в 1930-е гг. Наиболее убедительными оказались опыты, проведенные в числе первых советским физиологом растений М. Х. Чайлахяном за несколько

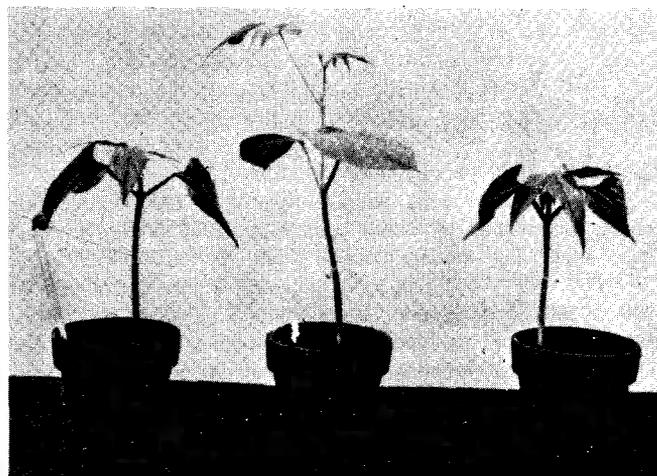


Рис. 25-16. Все три растения фасоли освещались каждый день на протяжении 8 ч. Растение, расположенное в центре, выставлялось в начале каждого темнового периода на 5 мин на дальний красный свет, способствующий росту в длину. Растение справа освещалось в течение 5 мин дальним красным светом, а затем — красным, который нейтрализовал действие дальнего красного. Растение слева служило контролем; его фитохром находится в форме R_{dk} , поскольку растение вступает в темновой период после экспозиции на дневном свету

лет до начала работ с дурнишником. Используя короткодневное растение *Chrysanthemum indicum*, Чайлахян показал, что, если верхнюю часть растения лишить листьев, а листья, оставшиеся на нижней его части, поместить в условия короткого дня, растение зацветет. Напротив, если верхнюю, лишенную листьев часть стебля поместить в условия короткого дня, а нижнюю облиственную — в условия длинного, цветения не произойдет. На основании полученных результатов Чайлахян предположил, что в листьях образуется гормон, который перемещается к верхушке стебля и вызывает цветение. Чайлахян назвал этот гипотетический гормон *флоригеном*.

Дальнейшие эксперименты показали, что цветения не происходит, если лист удаляется сразу же после фотоиндукции. Но, если лист оставить на растении в течение нескольких часов после окончания индукционного цикла, последующее удаление листа не оказывает никакого влияния на цветение. Гормон цветения может передаваться от фотоиндуцированного растения к неиндуцированному через прививку. В отличие от ауксина, который может проходить через агар или другое неживое вещество, флориген перемещается из одной растительной ткани в другую только в том случае, если между ними имеются анатомические связи. Если ветвь окольцована, т. е. удалена кольцевая полоска коры, передвижение флоригена прекращается. На основании этих данных было сделано заключение, что флориген передвигается по флоэме, т. е. тем путем, которым осуществляется транспорт большинства органических веществ в растениях.

Впоследствии Антон Ланг из Калифорнийского технологического института показал, что у некоторых длиннодневных растений и двулетников, таких, как сельдерей и капуста, можно вызвать цветение, обрабатывая их гиббереллином, даже в тех случаях, когда растения выращиваются не при соответствующем фотопериоде. Это открытие заставило Чайлахяна изменить его флоригенную гипотезу и высказать предположение, что в действительности флориген состоит из двух гормонов, гиббереллина и пока еще неидентифицированного антезина. Согласно этой гипотезе, длиннодневные растения в течение неиндукционного фотопериода вырабатывают антезин, но не гиббереллин и обработка гиббереллином в это время может вызвать цветение. С другой стороны, короткодневные растения образуют гиббереллин, но не антезин, если растут в неиндукционных условиях. Хотя концепция сложной природы флоригена стимулировала многие исследования, она, к сожалению, не смогла ответить на такой, например, принципиально важный вопрос: почему короткодневные растения, растущие в неиндукционных условиях, не вызывают цветения привитых длиннодневных растений, которые тоже не подвергались воздействию индуцирующего фотопериодического сигнала.

У некоторых растений — примером может служить соя Билокси (*Glycine max*) — листья с растения-привоа должны быть удалены, иначе оно не зацветет. Это наблюдение наводит на мысль, что в листьях неиндуцированных растений может образовываться ингибитор. Действительно, основываясь на подобных данных, некоторые исследователи пришли к заключению, что вещества, вызывающего цветение, не существует; скорее можно говорить о веществе, которое, если оно не удалено, задерживает цветение. Сейчас имеются серьезные основания говорить о том, что, по крайней мере у некоторых растений, в контроль цветения включаются вещества как тормозящие процесс, так и ускоряющие его.

Самое убедительное доказательство существования этих веществ в одном растении получено благодаря экспериментальным исследованиям Антона Ланга в Университете шт. Мичиган, а также М. Х. Чайлахяна и И. А. Фроловой в Московском институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева. Эти ученые избрали для своих исследований три сорта растений табака: нейтральный к длине дня *Nicotiana tabacum* сорта Трабездонд, короткодневный табак сорта Мэриленд Маммот и длиннодневный *Nicotiana silvestris*. Обнаружилось, что формирование цветков у табака, нейтрального к длине дня, ускоряется путем прививки на него длиннодневного растения, если привитые растения помещаются в условия длинного дня. Аналогичные результаты получали и в том случае, когда на нейтральные к длине дня растения прививались короткодневные и привои помещались в условия короткого дня. Если длиннодневные растения, привитые на растения, нейтральные к длине дня, выставлялись на короткий день, цветение нейтрального к длине дня подвоя в значительной степени тормозилось (рис. 25-17). Напротив, если короткодневные растения, привитые на растения, нейтральные к длине дня, выставлялись на длинный день, задержки в цветении не наблюдалось, или она была небольшой.

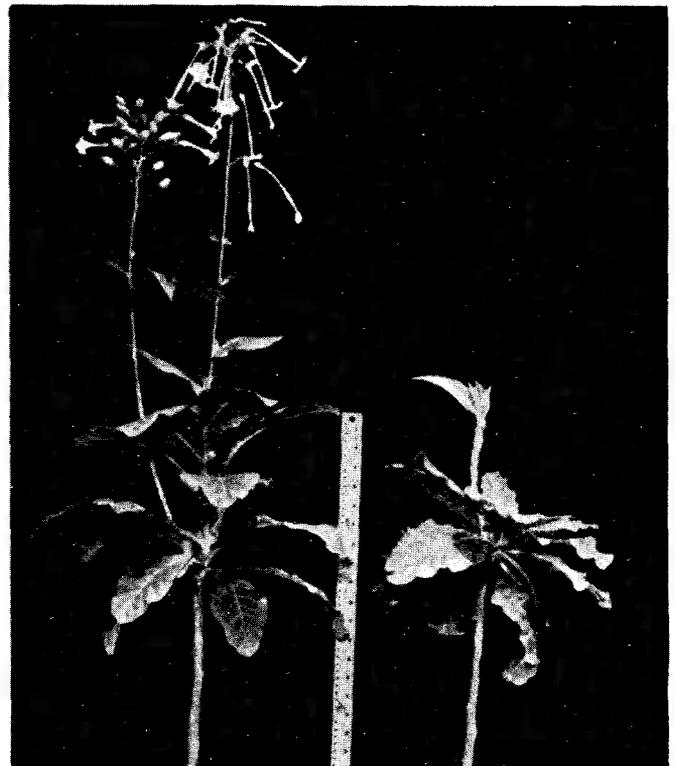


Рис. 25-17. Прививки *Nicotiana silvestris* (длиннодневного растения) на *Nicotiana tabacum* сорта Трабездонд (нейтрального к длине дня растения). В условиях длинного дня развитие цветков у нейтрального к длине дня табака ускоряется за счет прививки (растение слева). В условиях короткого дня нейтральный к длине дня табак остается в вегетативном состоянии в течение всего (от 90 до 94 дней) эксперимента (растение справа)

Эти результаты свидетельствуют о том, что в листьях длиннодневных растений в условиях длинного дня образуются вещества, вызывающие цветение, а в условиях короткого дня вещества, тормозящие цветение, и, кроме того, оба типа веществ могут переходить из привоя в подвой и транспортироваться по растению. В листьях короткодневного растения табака в условиях длинного дня, по-видимому, образуется мало веществ, задерживающих цветение, или не образуется вообще. Ингибиторы цветения короткодневных растений гораздо менее эффективно задерживают цветение, чем образующиеся у длиннодневных растений.

Доказательство существования ингибиторов и стимуляторов цветения вполне убедительно, хотя все попытки выделить эти вещества пока оказались безуспешными.

ПОКОЙ

Растения не растут постоянно с одинаковой скоростью. В неблагоприятное время года они ограничивают свой рост или вообще прекращают его. Эта способность позволяет растениям пережить неблагоприятные периоды, связанные с недостатком воды или низкой температурой.

Покой — это особое состояние задержки роста, характерное как для семян, так и для почек. Непрорастающее семя, несмотря на то что оно в достаточной степени обеспечено водой, кислородом и находится в благоприятных температурных условиях, называется покоящимся. Покой почек определяется как прекращение видимого роста. Только некоторые «сигналы» из окружающей среды, часто вполне определенные, могут «активировать» покоящуюся почку или зародыш. Эта адаптация имеет жизненно важное значение для растения. Например, весной почки растений раскрываются, формируются цветки, прорастают семена — однако каким образом растения узнают, что наступила весна? Если достаточно

одной только теплой погоды, то в некоторые годы во время бабьего лета все растения зацвели бы, а проростки тронулись в рост только для того, чтобы затем быть убитыми зимним морозом. То же самое произошло бы и в оттепели, которые часто прерывают зимний сезон. Покоящиеся семя или почка не реагируют на эти на первый взгляд благоприятные условия благодаря эндогенным ингибиторам, которые должны быть удалены или нейтрализованы до окончания периода покоя. В противоположность такому «нежеланию» прорасти слишком быстро некоторые семена могут прорасти сразу же после образования. Например, это относится к иве (*Salix*) и сахарному клену (*Acer saccharum*), чьи семена теряют жизнеспособность уже в течение недели, если находятся на воздухе. У мангровых растений (*Rhizophora mangle*) семена прорастают прямо на родительском растении. Они образуют тяжелые корешки и падают, как дротик, погружаясь ими в ил (рис. 25-18). Для практики сельского хозяйства семена специально отбирают на основе их способности быстро прорасти в благоприятных условиях; подобная особенность была бы очень опасной для семян дикорастущих видов.

Покой семян

Семена почти всех растений, обнаруженных в районах с выраженными сезонными изменениями температуры, нуждаются для прорастания в холодном периоде, который устанавливается в нормальных условиях с наступлением зимы. Семена многих декоративных растений тоже нуждаются в периоде низких температур. Если влажное семя обработать низкими температурами в течение нескольких дней (средний оптимум температуры и времени — 5°C в течение 100 дней), покой может быть прерван и семя прорастет. Этот садоводческий прием называется *стратификацией*. Многие



А



Б

Рис. 25-18. Прорастающее семя (А) и молодой сеянец (Б) мангрового растения *Rhizophora mangle*. Семена прорастают еще на родительском растении и образуют дротиковидный корень, погружающийся в ил, как только прорастающее семя падает вниз

семена для прорастания нуждаются в высушивании (хотя некоторые из них могут до высушивания находиться в непокоящемся состоянии). Эта потребность препятствует их прорастанию во влажной среде плода родительского растения. Одни семена, например латука, для прорастания требуют света, а прорастание других, наоборот, светом ингибируется.

Некоторые семена не прорастают в естественных условиях до тех пор, пока не растрескаются под действием почвы. Такое растрескивание способствует сбрасыванию семенной кожуры, что облегчает поступление в семя воды и кислорода, а в некоторых случаях и удаление ингибиторов. Твердая семенная кожура, препятствующая поглощению воды и росту зародыша, часто встречается у бобовых.

Семена некоторых видов пустынных растений прорастают только в тех случаях, когда выпадает достаточное количество осадков для вымывания тормозящих прорастание веществ, находящихся в семенной кожуре. Кроме того, и для укоренения проростков необходимо определенное количество воды, которое должно быть запасено растением. Механическое разрушение семенной кожуры (*скарификация*) ножом, напильником или наждачной бумагой способствует нарушению состояния «твердосемянности» или удалению ингибитора, или, наконец, восстановлению метаболической активности, необходимой для прорастания. Прорастание может быть вызвано и погружением семян в спирт и другие растворяющие жир жидкости (чтобы растворить восковые вещества, препятствующие поступлению в семена воды) или в концентрированные кислоты. Эти приемы широко используются в садоводстве.

Некоторые семена в покоящемся состоянии могут долгое время (годы, десятилетия и даже века) оставаться жизнеспособными. В 1879 г. семена 20 видов обычных мичиганских сорных трав были помещены У. Билом из Университета шт. Мичиган во влажный, хорошо аэрируемый песок для того, чтобы определить их долговечность. Через 100 лет семена трех видов были еще жизнеспособны. Недавно обнаружены жизнеспособные семена (семи из 40 видов растений) в кирпичных стенах исторических зданий, построенных в Калифорнии и северной Мексике между 1769 и 1837 гг. Хотя выносливость этих семян и производит большое впечатление, им все же далеко до семян лотоса (*Nelumbo nucifera*), найденных японскими ботаниками в торфяных отложениях Маньчжурии. Радиоуглеродный анализ показал, что эти семена имеют возраст около 2000 лет, и тем не менее, когда их семенная кожура была разрушена, чтобы облегчить проникновение воды, каждое семя проросло.

В 1967 г. даже этот рекорд был превзойден семенами люпина (*Lupinus arcticus*) из арктической тундры. Некоторые из этих семян, найденные в замороженной норе лемминга на Юконе вместе с останками животного, возраст которых по крайней мере 10 000 лет, проросли в течение 48 ч. Возраст самих семян, однако, установлен не был.

В последние годы исследователи проявляют повышенный интерес к факторам, позволяющим семенам сохранять жизнеспособность. В хранящихся семенах может наблюдаться постепенная потеря активности ферментов, что в конце концов ведет к полной утрате ими жизнеспособности. Какие условия могут продлить жизнеспособность семян? Подобные вопросы уместны в связи с широким интересом к созданию семенных банков с целью сохранения генетических признаков диких и культивируемых разновидностей сельскохозяйственных растений для использования в будущих программах растениеводства.

Необходимость в таких банках семян возникает в связи с постепенным замещением старых разновидностей новыми и уничтожением замещенных разновидностей главным образом вследствие нарушения их местообитаний. Кроме того, по тем же причинам многие дикорастущие виды подвергаются опасности вымирания, и их семена по возможности должны быть сохранены (см. приложение 2 к гл. 30).

Покой почек

Покой почек имеет существенное значение для выживания травянистых и древесных многолетников умеренных широт, которые подвергаются в зимний период воздействию низких температур. Хотя покоящиеся почки не увеличиваются, т. е. не наблюдается их видимого роста, тем не менее в разные фазы покоя в них обнаружена меристематическая активность.



Рис. 25-19. Продольный срез покоящейся пазушной почки клена (*Acer*). Почка состоит из зачаточного побега, окруженного почечными чешуями

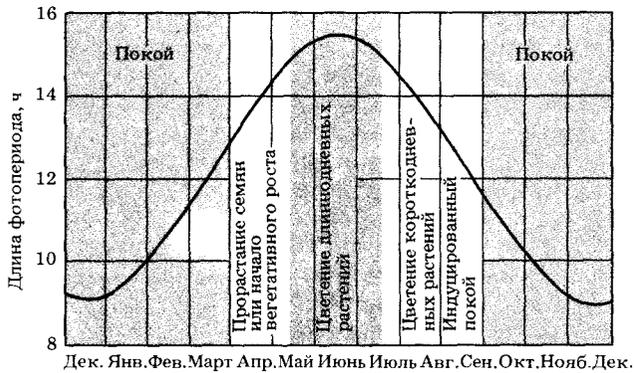


Рис. 25-20. Связь между длиной дня и циклом развития растений в северной умеренной зоне

У многих деревьев почки переходят в состояние покоя в середине лета, задолго до осеннего листопада. Покоящаяся почка представляет собой зачаточный побег, состоящий из апикальной меристемы, узлов и междоузлий (еще нерастаившихся), рудиментарных листьев или листовых примордиев с почками или примордиями почек в их пазухах. Весь этот зачаточный побег окружен почечными чешуями (рис. 25-19). Почечные чешуи имеют очень важное значение, поскольку препятствуют обезвоживанию, ограничивают поступление кислорода и изолируют почку от потери тепла. Кроме того, известно, что ингибиторы роста накапливаются в почечных чешуях, в осевых частях почек и в листьях внутри почек. Поэтому во многих отношениях роль почечных чешуй сходна с ролью семенной кожуры.

По мере роста и после его прекращения и перехода к покоящемуся состоянию в тканях растений начинают происходить многочисленные физические и физиологические изменения, подготавливающие растение к зиме, т. е. совершается процесс, называемый *акклимацией*. Уменьшение длины дня в первую очередь способствует переходу почек в состояние покоя (рис. 25-20). Обычно в листьях и почках больше ингибиторов накапливается в условиях короткого дня, чем длинного. Акклимация к холоду приводит к *холодостойкости* — способности растения выдерживать в зимних условиях сильный холод и засуху.

Как семенам, так и почкам многих видов растений для прерывания покоя необходим холод. Если ветви деревьев и кустарников осенью срезать и занести в помещение, они не будут цвести; но если такие ветви выдержать на открытом воздухе до поздней зимы или ранней весны, а затем перенести в теплую комнату, они зацветут. Плодовые деревья с опадающими листьями, такие, как яблоня, каштан и персик, не могут расти в климатической зоне, где не бывает холодных зим. Сходным образом развитие луковиц (например, у тюльпанов, гиацинтов и нарциссов) можно ускорить искусственно, т. е. заставить их цвести в помещении зимой, но только в том случае, если они хранились в холодном месте. Как обсуждалось в гл. 22, такие луковицы фактически представляют собой большие почки, в которых листья видоизменены в мясистые чешуи и накапливают запасные вещества.

Исследования, выполненные в контролируемых условиях, подтверждают предположения, что многим видам растений для того, чтобы выйти из состояния покоя, нужен холод. Например, большинство сортов персика должны находиться в течение 600—900 ч при температуре ниже 4°C, прежде чем

они смогут реагировать на активирующее влияние более теплых температур и более длинного дня. Некоторые растения реагируют уже на краткое воздействие мороза; если одну почку куста сирени, выращиваемого в теплице, поморозить в течение короткого времени, то вскоре эта единственная почка раскрывается. Однако не во всех случаях для прерывания покоя требуется холод. Например, картофелю, «глазки» которого не что иное, как покоящиеся почки, необходимы по крайней мере два месяца сухого хранения; низкая температура не является решающим фактором. У многих растений, особенно деревьев, зимний покой нарушается фотопериодической реакцией, а покоящиеся почки являются при этом рецепторными органами.

Иногда прервать покой могут гиббереллины. Например, обработка гиббереллином почки персика может вызвать ее развитие после того, как почку выдерживали 164 ч при температуре ниже 8°C. Означает ли это, что при нормальных условиях увеличение количества гиббереллинов приводит к прерыванию состояния покоя? Не обязательно. Покой может определяться состоянием баланса между ингибиторами и стимуляторами роста. Добавление какого-либо стимулятора роста (или удаление ингибитора, например, абсцизовой кислоты) может так изменить баланс, что начнется рост.

По-видимому, не существует какого-либо общего механизма, при помощи которого покой индуцируется или прерывается. Этот факт, хотя и в значительной степени усложняет решение проблем, стоящих перед физиологами растений, несомненно, согласуется с нашим представлением об эволюции. Покой стал полезным признаком для растений сравнительно недавно, когда семенные растения начали распространяться по различным экологическим областям. Вероятно, покой возникал независимо у многих групп растений, каждая из которых находила свое собственное решение.

ХОЛОД И РЕАКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

Холод может воздействовать и на цветение. Например, если озимая рожь (*Secale cereale*) высевается осенью, она прорастает в течение зимы и зацветает следующим летом, через 7 недель после начала роста. Если рожь высевается весной, она не зацветает в течение 14 недель и остается в вегетативном состоянии большую часть вегетационного периода. В 1915 г. немецкий физиолог растений Густав Гасснер обнаружил, что, регулируя температуру проращиваемых семян, можно воздействовать на цветение озимой ржи и других хлебных злаков. Он заметил, что если семена озимых сортов во время проращивания выдерживать при температурах, близких к замерзанию (1°C), то озимая рожь, даже если она высевается поздней весной, будет цвести этим же летом. Эта процедура, называемая *яровизацией*, широко применяется в сельском хозяйстве. Даже после яровизации растение должно быть подвергнуто воздействию фотопериодического сигнала; обычно его помещают в условия длинного дня. Яровизированная озимая рожь ведет себя как типичное длиннодневное растение, зацветающее в ответ на длинные летние дни. Аналогичным примером может служить и двулетняя белена (*Hyoscyamus niger*). Розетка, образованием которой заканчивается первый год вегетации, формирует цветонос только в том случае, если растение подвергнется действию холода. После этого оно становится длиннодневным, с той же фотопериодической реакцией, которая свойственна однолетним растениям.

Как видно из вышеприведенных примеров, обработка холодом некоторых растений влияет на фотопериодическую реакцию. Шпинат можно считать длиннодневным растением, и, как правило, он не цветет, пока длина дня не увеличится до 14 ч. Однако, если семена шпината подвергнуть холодной обработке, он будет цвести даже при 8-часовой длине дня. Сходным образом холодовая обработка клевера *Trifolium subterraneum* может полностью устранить зависимость его цветения от длины дня.

У двулетней белены и большинства других двулетних длиннодневных растений, образующих розетки, обработка гиббереллином может заменить действие холода; в этом случае растения быстро растут и затем цветут. Обработка гиббереллином короткодневных растений или длиннодневных, не проходящих через фазу розетки, оказывает незначительный эффект на реакцию цветения (или задерживает ее). Однако, если синтез гиббереллина ингибируется в то время, когда растение подвергается воздействию соответствующего индукционного цикла, оно не зацветет до тех пор, пока гиббереллин не будет восстановлен.

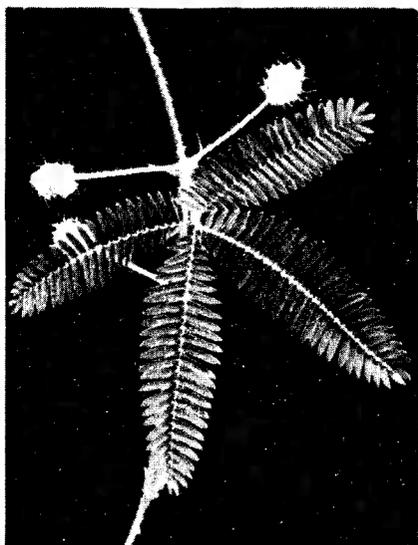
НАСТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ

Настическими называют происходящие в ответ на какое-либо воздействие движения растений, направления которых не зависят от направления воздействия. По-видимому, наиболее широко встречающимися настическими движениями можно считать складывание листьев, обсуждавшееся ранее в разделе «Циркадианные ритмы». Известные под специальным названием *никтинастических движений* (от греческих слов, означающих «ночное смыкание»), они представляют собой движение листьев вверх и вниз в ответ на суточные изменения освещенности; при этом листья ориентируются вертикально в темноте и горизонтально на свету. Такие движения особенно характерны для бобовых растений.

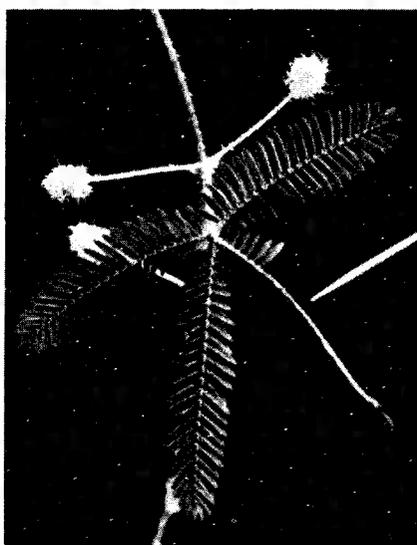
Чаще всего никтинастические движения листьев происходят в результате изменений размеров клеток основной паренхимы в *листовых подушечках*, расположенных у основания каждого листа (или, если лист сложный, у основания каждого листочка). Листовая подушечка представляет собой гибкий цилиндр, в центре которого находится проводящая система. Большую часть листовой подушечки занимают тонкостенные клетки паренхимы, окружающие проводящую ткань. Движения связаны с изменениями тургора и сопутствующими сокращениями-растяжениями клеток основной паренхимы на противоположных сторонах листовой подушечки. Тургорные изменения при сокращении и растяжении клеток происходят за счет челночного передвижения ионов калия между двумя сторонами подушечки — «местоположения» биологических часов и фоторецепторного фитохрома.

Настические движения, которые вызываются прикосновением, называют *тигмонастическими*. Такие движения характерны для хорошо известного чувствительного растения мимоза стыдливая (*Mimosa pudica*), чьи листочки, а иногда и листья целиком внезапно опускаются в ответ на прикосновение (рис. 25-21). Как и в случае никтинастического движения, эта реакция является результатом внезапного изменения тургорного давления в некоторых клетках листовой подушечки у основания листочков или листьев. Потеря этими клетками воды следует за выходом из них ионов калия. Достаточно стимуляции лишь одного листочка, чтобы стимул распространился на другие части листа, а далее и по всему растению.

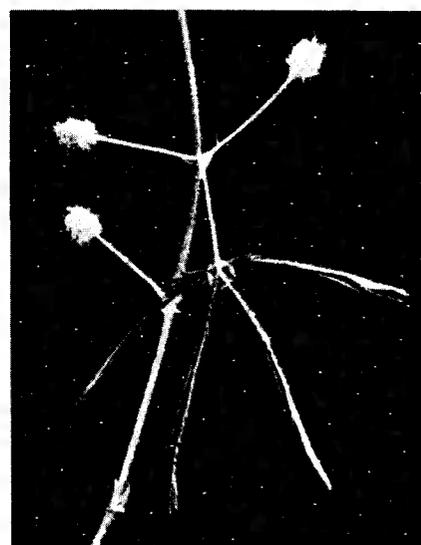
По-видимому, два отдельных механизма — электрический и химический — включаются при распространении стимула в восприимчивом растении. Имеются разные мнения по поводу значения тигмонастических движений для выживания растения. *Mimosa pudica* часто растет в засушливых областях, где может подвергаться действию суховея; сильные ветры, раскачивая листья, могут заставить их сложиться, что



А



Б



В

Рис. 25-21. Чувствительное растение *Mimosa pudica*. А. Нормальное положение листьев и листочков. Реакция на прикосновение иглой показана на рис. Б

и В. Она происходит за счет изменения тургорного давления в листовых подушечках, расположенных у основания

листочков, причем и в том случае, если стимулируется только один листочек (В)

Рис. 25-22. Реакция на прикосновение у венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*). Здесь можно видеть неосторожную муху, привлеченную нектаром, выделенным на поверхность листа, до и после его закрывания. Каждая половинка листа имеет три чувствительных волоска, которые контролируют «ловушку». Когда муха касается одного чувствительного волоска дважды или последовательно двух волосков, она тем самым вызывает смыкание половинок листа



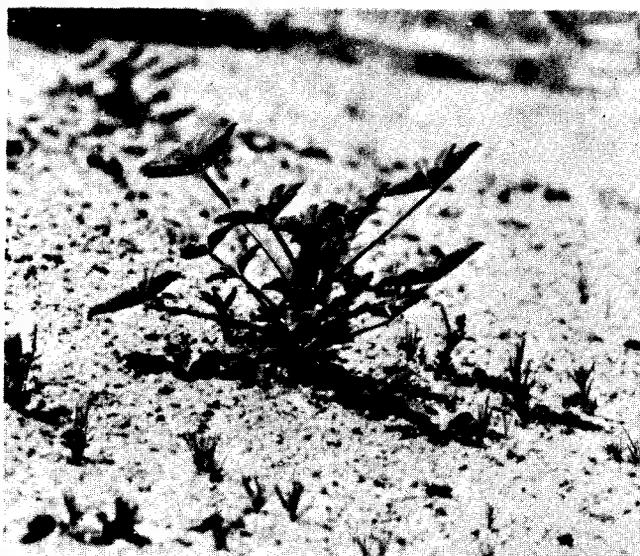
способствует сохранению воды. Другое предположение заключается в том, что «увядшее» растение непривлекательно для многочисленных фитофагов. Наконец, вполне допустимо, что эффект складывания листьев пугает растительноядных насекомых; имеются указания, что другие «нечувствительные» виды *Mimosa*, растущие вблизи *Mimosa pudica*, больше подвергаются нападению насекомых.

До недавнего времени предполагалось, что в реакции на прикосновение у насекомоядной венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*), которая дает возможность растению захватить свою жертву, участвуют изменения тургорного давления. Однако теперь представляется, что быстрое закрывание листьев венериной мухоловки связано с необратимым растяжением клеток, которое может начинаться с подкисления клеточных стенок до pH 4,50 и ниже. По мере закрывания листьев клетки нижней эпидермы центральной части каждого листа частично растягиваются, в то время как размеры клеток верхней эпидермы не подвергаются значительному изменению. При открывании листьев растягиваются

клетки верхней эпидермы центральной части листа, в то время как клетки нижней эпидермы остаются неизменными. Эти изменения могут быть предотвращены нейтральными буферами, которые препятствуют подкислению клеточных стенок до pH 4,5—4,74. Изменения в уровне АТФ, измеряемом по мере закрывания листа, показывают, что около трети клеточного АТФ исчезает за время, требующееся для захлопывания ловушки (1—3 с). Возможно, что АТФ используется для очень быстрого транспорта ионов водорода из клеток.

Каждая половинка листа венериной мухоловки снабжена тремя чувствительными волосками. Если насекомое попадает на один из листьев, привлеченное нектаром, выделяемым на его поверхность, оно задевает волоски и запускает таким образом механизм закрывания листа, действующий подобно ловушке. Зубчатые края смыкаются, половинки листа постепенно сжимаются, и насекомое оказывается прижатым к переваривающим железкам, расположенным на поверхности ловушки (рис. 25-22).

Рис. 25-23. А. Листья люпина (*Lupinus arizonicus*), поворачивающиеся вслед за солнцем. Это явление называют гелиотропизмом. Б. Гелиотропизм у подсолнечника



А



Б

Ловчий механизм настолько специализирован, что может отличать живую добычу от неживых объектов, например песчинок и мелких частиц сухих растений, случайно попадающих на лист; лист не сомкнется до тех пор, пока не будут затронуты подряд два его волоска или один из волосков не будет затронут дважды.

ГЕЛИОТРОПИЗМ

Листья и цветки многих растений в течение суток могут поворачиваться, ориентируясь перпендикулярно или параллельно солнечным лучам. Это явление имеет специальное название *гелиотропизм* (от греч. helios — солнце). В отличие от фототропизма стебля движение листа гелиотропного растения не является результатом асимметричного роста. В большинстве случаев в движении участвуют подушечки у основания листьев и/или листочков. Некоторые черешки, по-видимому, имеют свойства подушечек вдоль всей длины или большей ее части. Среди обычных растений, у которых наблюдается гелиотропизм листьев, можно назвать хлопчатник, сою, люпин и подсолнечник (рис. 25-23).

Различают два типа гелиотропизма. При одном (диагелиотропизм) листовые пластинки поворачиваются таким образом, что в течение всего дня остаются перпендикулярными к прямым солнечным лучам. Такие листья получают больше квантов (рис. 25-4), вовлекаемых в фотосинтез и, по-видимому, имеют большую скорость фотосинтеза в течение всего дня, чем «не следящие» за солнцем или парагелиотропные листья (см. ниже).

В засушливые периоды некоторые гелиотропные растения активно уклоняются от прямого солнечного света, ориентируя свои листовые пластинки параллельно солнечным лучам (парагелиотропизм). Кроме того, что такая ориентация скорее уменьшает поглощение солнечного света, чем увеличивает его (рис. 25-24), она снижает и температуру листа, и транспирационную потерю воды, способствуя выживанию в засушливые периоды.

ВЫВОДЫ

Каждый этап в жизни растения находится под контролем не одного какого-либо фактора, а комплекса различных факторов. Внутренние и внешние факторы взаимодействуют между собой. Они могут усиливать, изменять или нейтрализовать друг друга. Как сказал У. Хиллмен из Брукхейвенской национальной лаборатории (США): «В конце концов, если бы растения были такими простыми, какими хотели бы их видеть физиологи, тогда последним нечего было бы делать».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения обладают многими приспособлениями, которые позволяют им обнаруживать изменения в окружающей среде и реагировать на них. Примером такой адаптации может служить фототропизм, или изгибание растущего побега по направлению к свету. Неравномерный рост проростка вызывается латеральным перемещением ростового гормона ауксина под влиянием света. Фоторецептором для такой реакции служит пигмент, поглощающий синий свет. Гравитропизм, или геотропизм — это реакция побега или корня на земное притяжение. Перемещение ауксина к нижней поверхности горизонтально ориентированного побега может способствовать изгибанию побега вверх. Изгибание вниз гори-

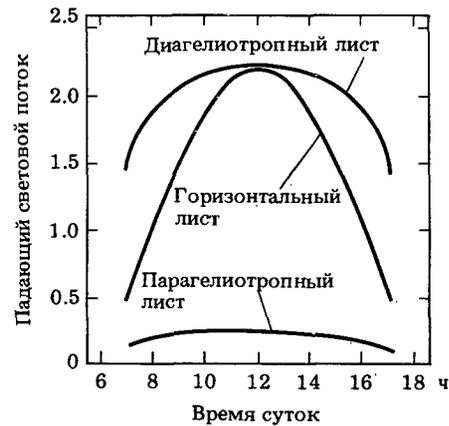


Рис. 25-24. Сравнение фотосинтетически активной солнечной радиации (400—700 нм), падающей на диагелиотропный, негелиотропный (горизонтальный) и парагелиотропный листья в течение суток

зонтально ориентированного корня частично происходит в результате асимметричного распределения тормозящих рост гормональных веществ, образующихся в корневом чехлике и поступающих в зону роста корня. Тигмотропизм представляет собой реакцию на контакт с твердым предметом.

Циркадианные ритмы — это циклы физиологической активности организма, повторяющиеся с интервалом около 24 ч при постоянных условиях среды. Они, вероятно, являются эндогенными и вызываются не внешними факторами, такими, как чередование света и темноты или вращение Земли, а контролируются каким-то внутренним регуляторным механизмом. Такой регуляторный механизм, химическая и физическая природа которого нам неизвестна, называется биологическими часами. Биологические часы позволяют организму воспринимать изменения во внешних суточных циклах, таких, как изменение длины дня. В результате такие явления, как покой, опадение листьев, цветение, могут осуществляться синхронно с внешними условиями.

Реакция организмов на изменения 24-часовых циклов света и темноты известна как фотопериодизм, контролируемый у многих растений начало цветения. Некоторые растения цветут только при длине дня, превышающей критическую. Такие растения называют длиннодневными. Другие растения — короткодневные — цветут только при длине дня меньше критической. Нейтральные к длине дня растения цветут независимо от фотопериодов. На фотопериодическую реакцию могут оказывать влияние такие факторы, как температура и возраст растения. Прерывание темновой фазы фотопериода даже короткой вспышкой света может менять направление фотопериодического воздействия.

Фитохром — пигмент, присутствующий обычно в малых количествах в тканях высших растений, — чувствителен к чередованию света и темноты. Пигмент может существовать в двух формах: P_k и P_{dk} ; P_k поглощает красный свет с длиной волны 660 нм и таким образом превращается в P_{dk} ; P_{dk} поглощает дальний красный свет (730 нм) и превращается в P_k . P_{dk} в темноте превращается в P_k или разрушается. P_{dk} — это активная форма пигмента: она ускоряет цветение длиннодневных растений и задерживает цветение короткодневных. P_{dk} ответственна и за изменения, происходящие в проростках,

когда они выходят из почвы на свет, за прорастание семян и образование антоцианов.

Как у длиннодневных, так и у короткодневных растений фотопериод воспринимается листьями, а ответная реакция возникает в почке. Фитохром — это фоторецептор, воспринимающий стимул из окружающей среды и, по-видимому, каким-то образом взаимодействующий с эндогенным циркадианным ритмом, вызывая образование стимула цветения. Хотя до настоящего времени стимул цветения не выделен и не идентифицирован, это химическое вещество, называемое флоригеном, перемещается из листьев к почке, где вызывает цветение. Эксперименты показали, что перемещение происходит по флоэме и что структура и функция флоригена сходны у длиннодневных, короткодневных и нейтральных к длине дня растений. Есть серьезные основания предполагать, что по крайней мере у некоторых растений в процессе цветения участвуют как вещества, индуцирующие цветение, так и задерживающие его.

Чередование периодов роста и покоя позволяет растению переносить недостаток воды, а также сильную жару и холод. Покой — это особое состояние остановки роста, при котором все растение или такие структуры, как семена или почки, не возобновляют рост без специального воздействия со стороны окружающей среды. Потребность в таком воздействии, скажем холода, высушивания и соответствующего фотопериода, предохраняет ткани от нарушения покоя во время некоторых благоприятных условий, например существующих внутри сочного плода родительского растения или появляющихся иногда осенью, во время бабьего лета. По-видимому, нет единого механизма, общего для всех групп растений, который бы вызывал покой или нарушал его. Уменьшение длины светового дня является первым фактором, который включается в индукцию покоя в почках. Аклиматизация к холоду приводит к холодостойкости, способность растения переносить сильные зимние холода. Яровизация способствует ускорению цветения озимых сортов растений путем хранения семян при низких температурах.

Движения растений, которые происходят в ответ на раздражение, но направление которых не зависит от направления стимула, называют настическими. Среди них различают широко встречающиеся движения «засыпания» — поднятие и опускание листьев в ответ на суточный ритм света и темноты. Настические движения, возникающие как реакция на прикосновение, включают и действие ловчего механизма вены мухоловки.

Листья и цветки некоторых растений «следят» за солнцем в течение дня, увеличивая или уменьшая поглощение солнечной энергии.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Brady, John: Biological Clocks, Studies in Biology, No. 104, University Park Press, Baltimore, Md., 1979.

Интересный и хорошо написанный обзор на тему биологических часов и их экспериментального изучения.

Ellmore, George S.: «The Organization and Plasticity of Plant Roots», Scanning Electron Microscopy **111**: 1083—1102, 1982.

Интересное сообщение о корне растений как динамическом органе — об изменениях его структурных и физиологических систем в течение жизненного цикла.

Galston, Arthur W., Peter J. Davies, Ruth L. Satter: The Life of Green Plant, 3rd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1982.

Всестороннее современное изложение основ науки о функциях зеленого растения, которое можно особенно рекомендовать лицам, не имеющим достаточной подготовки в области биологии и химии. (Имеется перевод: А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер. Жизнь зеленого растения. — М.: Мир, 1983.)

Kendrich, Richard E., Barry Frankland: Phytochrome and Plant Growth, Studies in Biology, No. 68, 2nd ed., Edward Arnold Publishers, London, 1983.

Краткое, хорошо иллюстрированное изложение молекулярных свойств и физиологии фитохромов.

Leopold, A. Carl, P. E. Kriedeman: Plant Growth and Development, 2nd ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1975.

Важное исследование, включающее материал, представляющий интерес для этой и следующих глав.

Mohn, Hans: Lectures on Photomorphogenesis, Springer-Verlag, New York, 1972.

Глубокое исследование влияния света на развитие растений главным образом на проростки дикой горчицы.

Salisbury, Frank B.: The biology of Flowering, Natural History Press, Garden City, N.Y., 1971.

Полупопулярное сообщение о полевых исследованиях, посвященных главным образом короткодневному растению *Xanthium*.

Salisbury, Frank B., Cleon W. Ross: Plant Physiology, 3rd ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1985.

Подробная и полезная книга по физиологии растений.

Smith, Harry: Phytochrome and Photomorphogenesis, McGraw-Hill Book Company, New York, 1975.

Исключительно хорошо написанная работа о роли фитохромов в фотоморфогенезе.

Steeves, Taylor A., Ian M. Sussex: Patterns in Plant Development, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1972.

Прекрасно написанная и хорошо иллюстрированная книга, которая будет с интересом прочитана всеми интересующимися морфологией растений.

Thimann, Kenneth V.: Hormone Action in the Whole Life of Plant, University of Massachusetts Press, Amherst, Mass., 1977.

Выдающаяся работа, содержащая обзор представлений о том, как гормоны вызывают и регулируют рост и развитие растений, написана ученым, участвовавшим во многих фундаментальных исследованиях в этой области.

Torrey, John G.: «The Development of Plant Biotechnology», American Scientist **73**: 354—363, 1985.

Информативное и интересное изложение истории биотехнологии растений, начиная с представлений Юстуса фон Либиха (1840-е гг.) и кончая рассмотрением современных проблем и перспектив на будущее.

Vince-Prue, Daphne: Photoperiodism in Plants, McGraw-Hill Book Company, New York, 1975.

Всестороннее освещение фотопериодического контроля цветения и других реакций на свет.

Wilkins, Malcolm B. (Ed.): Advanced Plant Physiology, Pitman Press, Bath, Great Britain, 1984.

Современный учебник физиологии растений, написанный многими авторами.

ОБЩИЕ ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ

Растения должны получать из окружающей среды определенные вещества, вовлекаемые в сложные биохимические реакции, в результате которых поддерживаются структура и рост клеток. Помимо света высшим растениям для метаболизма и роста нужны вода и некоторые химические элементы. Многие эволюционные приобретения растений связаны со структурными и функциональными специализированными приспособлениями для эффективного поглощения этих веществ и для распределения их по живым клеткам своего тела.

Подобно растениям, животные нуждаются в воде и определенных химических элементах, однако они должны получать извне также сахара или другие компоненты, которые могут служить источником энергии, а кроме того, еще некоторые аминокислоты и витамины. По сравнению с животными пищевые потребности растений относительно просты. При благоприятных внешних условиях большинство зеленых растений может использовать энергию света для превращения CO_2 и H_2O в органические соединения, служащие источником энергии. Растения могут синтезировать и все необходимые аминокислоты и витамины, используя неорганические питательные вещества, поступающие из окружающей среды.

Особенно поразительна способность к самообеспечению азотфиксирующих цианобактерий. В процессе фиксации азота они превращают атмосферный азот в такие его формы, которые могут быть использованы для синтеза аминокислот и белков. Помимо этого цианобактерии обладают еще и фотосинтетической активностью.

Питание растений включает поглощение из среды всех исходных веществ, необходимых для биохимических реакций, распределение этих веществ по растению и использование их в процессах метаболизма и роста.

Необходимые неорганические питательные вещества

Уже к 1800 г. химики и биологи установили, что некоторые химические элементы поглощаются растениями из среды. Однако мнения расходились — являются ли поглощенные



А



Б

элементы загрязнением или компонентами, необходимыми для нормального функционирования. К середине 1800-х гг. было выяснено, что по крайней мере 10 химических элементов, присутствующих в растениях, необходимы для нормального роста. В отсутствие любого из них у растений наблюдаются характерные нарушения роста или симптомы повреждения. Часто такие растения не могут нормально размножаться. Эти десять элементов — углерод, водород, кислород, калий, кальций, магний, азот, фосфор, сера и железо — были определены как химические элементы, необходимые для роста растений. Они, таким образом, относятся к необходимым минеральным, или *необходимым неорганическим питательным веществам*.

В начале нашего века было установлено, что и марганец относится к необходимым элементам. В течение последующих 50 лет благодаря улучшению технологии очистки питательных растворов от примесей к числу необходимых было отнесено еще пять элементов: цинк, медь, хлор, бор и молибден, причем хлор был помещен в эту группу только в 1954 г. В настоящее время данные 16 элементов считаются необходимыми для нормального развития большинства растений (рис. 26-2).

Концентрация питательных веществ в растениях

Обычным приемом определения относительного количества различных элементов, необходимых для нормального роста разных видов растений, является химический анализ содержания неорганических веществ. Типичные результаты подобных исследований представлены в табл. 26-1. Они осо-

Рис. 26-1. Симбиотические взаимоотношения между почвенными бактериями рода *Rhizobium* и коровыми клетками корня лядвенца *Lotus corniculatus* из семейства бобовых приводят к развитию хорошо заметных корневых клубеньков. Живущие в клубеньках бактерии используют органические вещества, поставляемые растением, в качестве источника энергии для метаболических процессов, в число которых входит и фиксация азота. Растение в свою очередь получает в доступной форме азот, который использует для построения растительных белков

Рис. 26-2. Недостаток одного или нескольких необходимых неорганических питательных элементов приводит к нарушениям роста и развития растения. Показано влияние дефицита цинка и бора на томаты (А и Б соответственно). На каждой фотографии слева помещено контрольное растение

бенно важны для сельского хозяйства, показывая обеспеченность растений питательными веществами и возможную необходимость внесения удобрений. Анализ неорганических веществ может предсказать и потенциальные нарушения питания скота, потребляющего определенные растения.

Известно, что отдельные элементы содержатся в растениях в различных концентрациях. Исходя из этого основные неорганические вещества делятся на две большие группы — макро- и микроэлементы. *Макроэлементы* требуются растениям в больших количествах, *микроэлементы* (следовые элементы) — в очень малых, следовых количествах (табл. 26-2).

После углерода и кислорода наибольших концентраций в растениях достигает калий. Когда велико его содержание в почве, в растениях он может составить до 10% сухой массы.

Некоторые виды или таксономические группы характе-

Таблица 26-1. Примеры анализа содержания неорганических элементов в растениях (в пересчете на сухую массу)

Элемент	Концентрация элемента		
	люцерна	кукуруза ¹	дуб белый ²
Калий	2,77%	1,88%	0,85%
Кальций	1,70	0,40	0,82
Магний	0,41	0,27	0,36
Азот	3,12	2,81	2,19
Фосфор	0,35	0,28	0,19
Сера	0,29	0,18	0,13
Железо	190 млн ⁻¹	110 млн ⁻¹	126 млн ⁻¹
Марганец	62	80	572
Цинк	57	27	22
Медь	9	6	8
Хлор	8800	3100	43
Бор	35	14	38
Молибден	1,40	1,03	6,21
Натрий	4300 млн ⁻¹	127 млн ⁻¹	210 млн ⁻¹
Кобальт	0,21	0,16	—

¹ Только стебли и листья, без зерна; углерод, водород и кислород не определялись.

² Листья и ветви текущего года.

Таблица 26-2. Функции неорганических питательных элементов в растениях

Элемент	Основная форма, в которой поглощается элемент	Обычная концентрация в здоровом растении (в пересчете на сухую массу)	Главные функции
Макроэлементы			
Углерод	CO ₂	~44%	Компонент органических соединений
Кислород	H ₂ O или O ₂	~44%	Компонент органических соединений
Водород	H ₂ O	~6%	Компонент органических соединений
Азот	NO ₃ ⁻ или NH ₄ ⁺	1—4%	Компонент аминокислот, белков, нуклеотидов, нуклеиновых кислот, хлорофилла и коферментов
Калий	K ⁺	0,5—6%	Структура ферментов, аминокислот. Синтез белка. Активатор многих ферментов. Открывание и закрывание устьиц
Кальций	Ca ²⁺	0,2—3,5%	Компонент клеточных оболочек. Кофактор ферментов. Клеточная проницаемость. Компонент кальмодулина — регулятора работы мембран и ферментов
Фосфор	H ₂ PO ₄ ⁻ или HPO ₄ ²⁻	0,1—0,8%	Образование «высокоэнергетических» фосфатных соединений (АТФ в АДФ), фосфорилирование сахаров. Компонент нуклеиновых кислот, нескольких важных коферментов, фосфолипидов
Магний	Mg ²⁺	0,1—0,8%	Компонент молекулы хлорофилла. Активатор многих ферментов
Сера	SO ₄ ²⁻	0,5—1%	Компонент некоторых аминокислот, белков, кофермента А
Микроэлементы			
Железо	Fe ²⁺ или Fe ³⁺	25—300 млн ⁻¹	Синтез хлорофилла. Компонент цитохромов, нитрогеназы
Хлор	Cl ⁻	100—1000 млн ⁻¹	Осмоз и ионный баланс; по-видимому, необходим для фотосинтетических реакций образования кислорода
Медь	Cu ²⁺	4—30 млн ⁻¹	Активатор некоторых ферментов
Марганец	Mn ²⁺	15—800 млн ⁻¹	Активатор некоторых ферментов
Цинк	Zn ²⁺	15—100 млн ⁻¹	Активатор многих ферментов
Молибден	MoO ₄ ²⁻	0,1—5,0 млн ⁻¹	Фиксация азота, восстановление нитратов
Бор	BO ₃ ⁻ или B ₄ O ₇ ²⁻	5—75 млн ⁻¹	Влияет на использование Ca ²⁺ . Неизвестные функции
Элементы, необходимые для некоторых растений или других организмов			
Кобальт	Co ²⁺	Следы	Требуется азотфиксирующим микроорганизмам
Натрий	Na ⁺	Следы	Осмоз и ионный баланс, но лишь у некоторых растений. Требуется некоторым видам в пустынях и на солончаках, возможно всем растениям с C ₄ -типом фотосинтеза

ризируются необычно высоким или низким содержанием отдельных элементов (рис. 26-3). Даже произрастая на одном и том же питательном растворе, растения могут резко различаться по концентрации минеральных веществ. Сравните результаты анализов у кукурузы (однодольное) и люцерны (двудольное), приведенные в табл. 26-1. Двудольным обычно требуется значительно больше кальция и бора, чем однодольным.

Исследования показали, что некоторые элементы необходимы только определенным растениям или растениям, произрастающим в специфических условиях. Люцерна (*Medicago sativa*) и другие бобовые хорошо отзываются на добавку кобальта. Однако кобальт требуется не самой люцерне, а симбиотическим азотфиксирующим бактериям, растущим на ее корнях. Как следует из табл. 26-1, в отдельных растениях содержится довольно много натрия. Давно было установлено, что натрий может частично удовлетворить потребность в калии у некоторых видов. Относительно недавно удалось показать, что натрий необходим еще ряду растений. Например, он требуется галофитам (растениям, произрастающим на засоленных почвах). Недавно выяснилось, что в отсутствие никеля растения сои замедляют рост и на их листьях появляются некротические пятна, где в токсических концентрациях накапливается мочевина. Добавление никеля в питательную среду предотвращает появление этих симптомов, что указывает на необходимость данного элемента для сои.

В табл. 26-1 включены сведения о двух элементах — натрии и кобальте, которые не считаются необходимыми для

всех сельскохозяйственных растений. Однако эти элементы нужны травоядным животным, питающимся данными растениями. Например, если концентрация кобальта в кормовых растениях ниже 0,1 млн⁻¹, то у животных появляются симптомы его недостаточности.

ФУНКЦИИ НЕОРГАНИЧЕСКИХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

Неорганические вещества необходимы для роста и метаболизма растений по разным причинам. В табл. 26-2 перечисляются элементы, требующиеся большинству растений; формы, в которых они, как правило, поглощаются из среды; их обычные концентрации и некоторые из функций.

Специфические и неспецифические функции

Неорганические ионы влияют на осмотическое давление (гл. 4) и таким образом помогают регулировать водный баланс. Поскольку некоторые из ионов в этой роли взаимозаменяемы, то потребность растений в них можно считать *неспецифической*. С другой стороны, неорганический компонент может функционировать как часть незаменимой биологической молекулы. В этом случае потребность в нем *высокоспецифична*. Например, специфическую функцию выполняет магний, входящий в состав молекулы хлорофилла (см. рис. 7-8). Некоторые неорганические вещества входят в состав клеточных мембран, другие — контролируют их проницае-

Рис. 26-3. А. Растения семейства крестоцветных, такие, как сурепка (*Barbarea vulgaris*), используют серу для синтеза горчичных масел, которые придают им характерный горький вкус. Б. Хвоицы (*Equisetum*) включают в клеточные оболочки кремний, что делает их несъедобными для большинства травоядных, но зато пригодными для чистки горшков и кастрюль, что практиковалось в колониальной Северной Америке



А



Б

мость. Ряд элементов — это обязательные компоненты ферментных систем, катализирующих биологические реакции в клетке. Другие формируют ту особую ионную среду, в которой могут протекать биологические реакции.

Вследствие того что неорганические питательные элементы необходимы для удовлетворения основных потребностей организма и вовлечены в фундаментальные процессы, их недостаток вызывает разнообразные структурные и функциональные изменения растений.

Катализаторы

Очень важна роль неорганических питательных элементов как катализаторов некоторых ферментативных реакций в растительной клетке. В одних случаях они представлены необходимой составной частью («протестической группой») ферментов. В других — выступают как активаторы или регуляторы ферментов. Считается, например, что калий, влияющий на активность 50 или 60 ферментов, регулирует конформацию некоторых из них. В результате изменения конфигурации молекулы фермента ее реакционный центр становится более или менее доступным для связывания субстрата (см. рис. 3-18).

Перенос электронов

Многие из биохимических процессов, в том числе фотосинтез и дыхание, представляют собой систему окислительно-восстановительных реакций. В этих реакциях электроны передаются молекулам, функционирующим в качестве акцепторов. К переносчикам электронов относятся цитохромы, в состав которых входит железо (см. рис. 6-9).

Структурные компоненты

Некоторые минеральные элементы входят в состав различных клеточных компонентов, в том числе физических (см. рис. 26-3, Б) и химических структур, участвующих в метаболизме. Кальций соединяется с пектиновой кислотой в срединной пластинке клеточной оболочки. Фосфор встроен в

«остов» спиралей ДНК и РНК, а также входит в состав фосфолипидов клеточных мембран. Азот — обязательный компонент аминокислот, хлорофилла и нуклеотидов. Сера присутствует в нескольких аминокислотах, являясь, таким образом, важным структурным элементом многих белков.

Осмос

Поступление воды в растительную клетку и из нее, как обсуждалось в гл. 4, в значительной степени зависит от концентрации растворенных веществ в клетке и в окружающей среде. Поглощение ионов растительными клетками может сопровождаться поэтому поступлением в них воды. Возникающее тургорное давление, направленное на клеточную оболочку, приводит к растяжению и, следовательно, росту незрелых клеток и поддержанию тургора зрелых (см. гл. 4). Это пример превращения одной формы энергии в другую, осуществляемого живой системой: химическая энергия (АТФ), затраченная на активное поглощение ионов растительными клетками, переходит в физическую энергию движения воды.

Влияние на проницаемость клеток

Кальций оказывает непосредственное влияние на физические свойства клеточных мембран. Его недостаток приводит к тому, что мембраны теряют свою целостность и растворенные вещества начинают выходить из клеток.

ПОЧВА

Почва служит растениям основной питательной средой. Она постоянно обеспечивает им не только физическую опору, но и снабжает их необходимыми минеральными веществами и водой, а также создает подходящую газовую среду для корневых систем. Знания о происхождении разных почв, их химических и физических свойствах и способности удовлетворить потребности растения крайне важны для планирования режима питания посевов.

Выветривание земной коры

Все неорганические питательные элементы, используемые растениями, происходят либо из атмосферы, либо из продуктов выветривания горных пород. Земная кора построена примерно из 92 природных элементов, которые часто находятся в форме минералов. *Минералами* называются неорганические природные соединения, состоящие обычно из двух или более элементов в определенных массовых соотношениях. Примерами минералов могут служить кварц (SiO_2) и кальцит (CaCO_3).

Горные породы обычно состоят из нескольких различных минералов и по своему происхождению и строению делятся на три основные группы. *Магматические* породы, такие, как гранит, произошли непосредственно из расплавленного материала и, как правило, сформировались еще в те времена, когда Земля остывала и затвердевала. В результате выветривания магматические породы разрушаются и распадаются на растворимые и нерастворимые составные части. Переносимые водой, ветром или ледниками, они образуют — обычно в воде — осадки, которые со временем уплотняются и отвердевают, превращаясь в *осадочные* породы, такие, как глинистый сланец, песчаник или известняк. Несмотря на то что осадочные породы составляют только около 5% земной коры, они имеют очень большое значение, поскольку широко распространены вблизи (или на) поверхности Земли. В условиях экстремально высокой температуры и огромного давления в глубинах Земли осадочные и магматические породы превращаются в породы третьего типа — *метаморфические*. Так, из песчаника образуется кварцит, из глинистого сланца — сланец кристаллический, из известняка — мрамор.

В результате выветривания, приводящего к физическому разрушению и химическому распаду минералов и горных пород, образуются неорганические вещества, из которых формируется почва. Выветривание включает замерзание и от-

таивание, нагрев и растрескивание пород. Вода и ветер часто переносят их обломки на большие расстояния, перетирая их при этом и дробя на более мелкие частицы. Вода вымывает из них растворимые вещества. Из воды, углекислого газа и некоторых примесей, содержащихся в воздухе, таких, как двуокись серы или окись азота, образуются разбавленные кислоты, способствующие растворению тех веществ, которые плохо растворяются в чистой воде. Почва образуется либо в месте выветривания, либо там, куда сила тяжести, ветер, вода или ледник перенесут остатки материнской породы. Почва содержит и органические вещества. Если позволяют свет и температура, на выветривающихся породах и минералах поселяются бактерии, грибы, водоросли, лишайники, моховидные и мелкие сосудистые растения. Растущие корни еще больше разрушают горные породы, а разлагающиеся остатки растений и животных способствуют накоплению органических веществ. Затем появляются более крупные растения, укрепляющие почву своими корневыми системами, и возникает новое сообщество (рис. 26-4).

На вертикальном почвенном разрезе (рис. 26-5) можно увидеть различия в цвете, количестве живого и мертвого органического материала, пористости, структуре и степени вы-



Рис. 26-4. Мочковатые корни злаков укрепляют почву в прерии

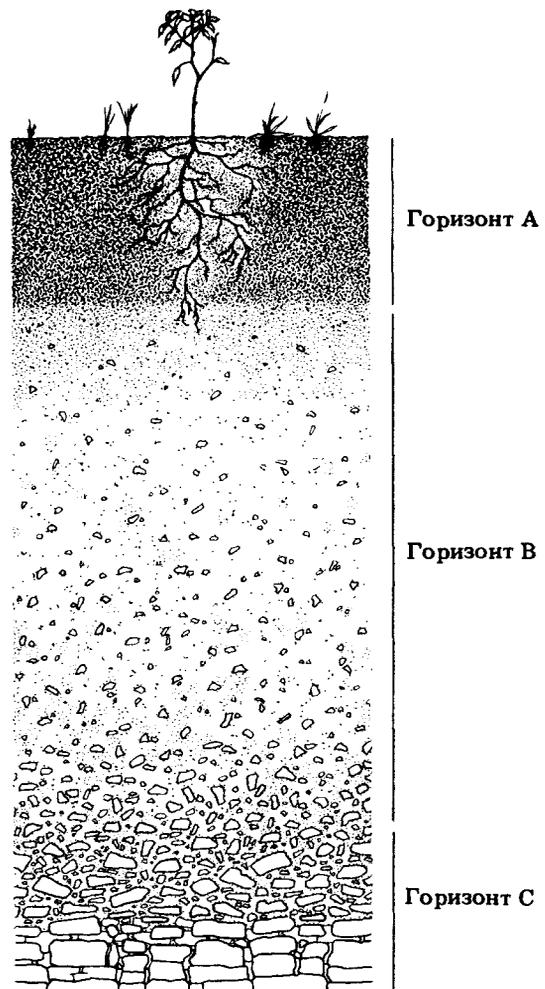


Рис. 26-5. Три основных горизонта, или почвенных слоя, выделяемых в типичной почве

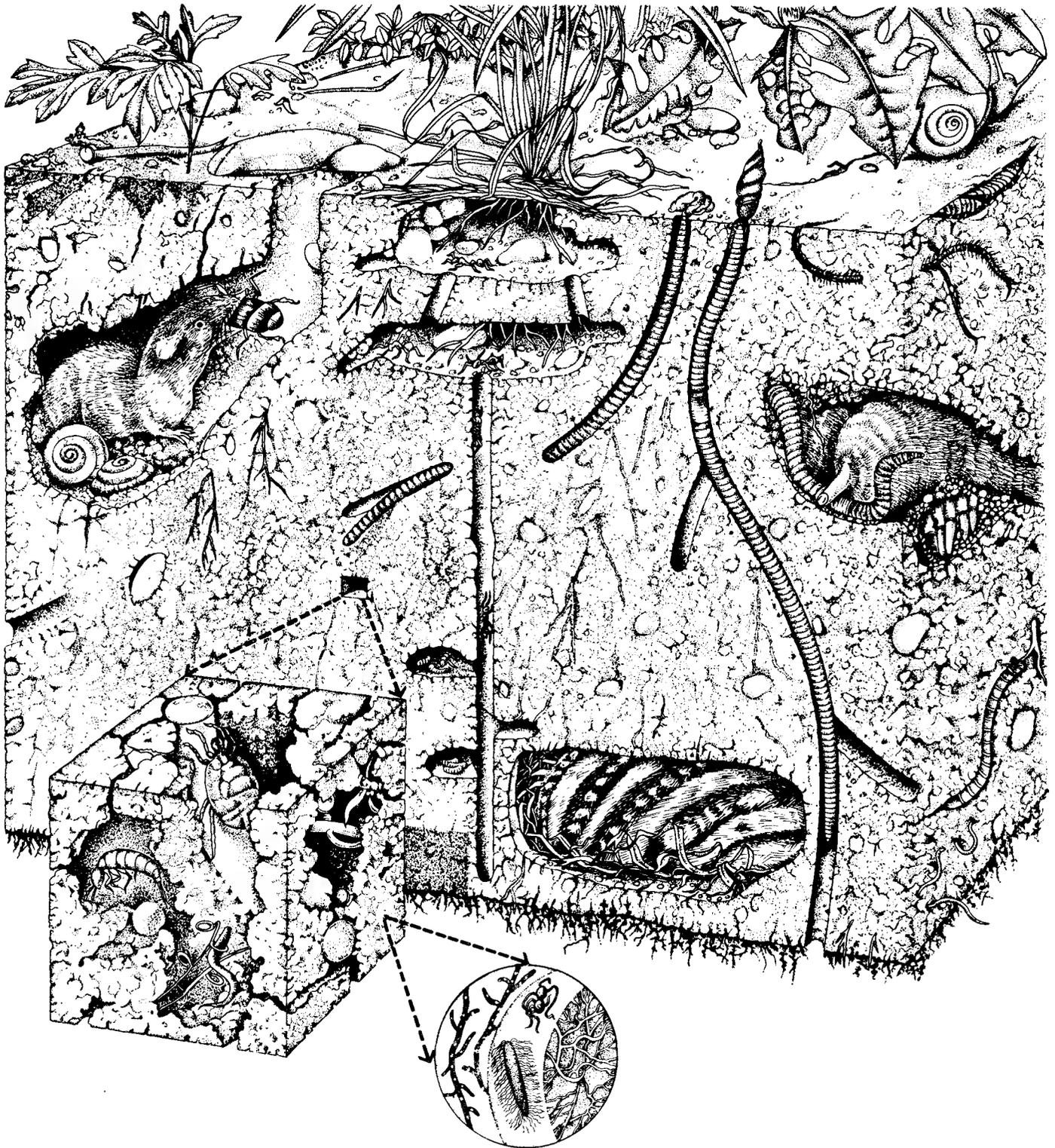


Рис. 26-6. В почве наряду с растениями обитает множество живых организмов — от микробов до мелких млекопитающих, таких, как кроты, землеройки и бурундуки. Масса роющих существ, среди которых особое место занимают муравьи и дождевые черви, аэрирует почву и повышает ее способность впи-

тывать воду. Дождевые черви, которых Аристотель назвал «кишками земли», улучшают почву, пропуская ее через свой пищеварительный тракт. Эта улучшенная почва выбрасывается на поверхность. За один год дождевые черви совместными усилиями могут переработать до 500 т почвы на гек-

тар. Эта почва очень плодородна и содержит по сравнению с окружающей в 5 раз больше азота, в 7 раз — фосфора, в 11 раз — калия, в 3 раза — магния и в 2 раза — кальция. Бактерии и грибы — это основные деструкторы органического вещества в почве

ветривания. В результате довольно отчетливо выявляются отдельные слои, которые почвоведы называют *горизонтами*. Выделяют не менее трех горизонтов.

Горизонт А — это верхний слой с наибольшей физической, химической и биологической активностью. В нем находится большая часть органического материала почвы как живого, так и мертвого, в том числе много опавших и гниющих листьев и других частей растений, большое количество насекомых и других мелких членистоногих, земляных червей, простейших, нематод и других организмов-деструкторов (рис. 26-6).

Горизонт В — это слой накопления. В нем задерживаются окислы железа, частицы глинозема и некоторое количество органики, которые попадают сюда из горизонта А с водой, просачивающейся вглубь. Горизонт В содержит значительно меньше органических веществ и менее выветрен по сравнению с вышележащим горизонтом.

Горизонт С состоит из обломков материнской породы и минералов, из которых образуется собственно почва верхних горизонтов.

Состав почвы

Почва состоит из твердого материала и порового пространства (пространства между почвенными частицами). В зависимости от условий увлажнения поровое пространство заполняется воздухом и водой в разных соотношениях. Значительная часть почвенной воды представлена пленкой на поверхности почвенных частиц.

Фрагменты пород и минералов в почве варьируют по размерам от песчинок, видимых невооруженным глазом, до глинистых частиц, которые нельзя рассмотреть под микроскопом при малом увеличении. Вот одна из классификаций почвенных частиц (называемых также фракциями) в соответствии с их размерами:

Фракция	Диаметр (мкм)
Крупнозернистый песок	200—2000
Мелкозернистый песок	20—200
Ил	2—20
Глина	менее 2

Почвы содержат смесь частиц разного размера и делятся на классы механического состава в зависимости от количественного соотношения этих частиц. Например, почвы, которые содержат 35% и более глины и 45% и более песка, называются глинисто-песчаными; содержащие 40% и более глины и 40% и более ила — иловато-глинистыми. Суглинистые почвы содержат песок, ил и глину в соотношениях, которые делают эти почвы идеальными для земледелия.

Твердый материал разных почв состоит из неорганических и органических компонентов в различных соотношениях. Органические компоненты содержат остатки организмов на разных стадиях разложения, а также много разнообразных живых растений и животных. В живую фазу почвы могут быть включены такие крупные образования, как корни деревьев, однако преобладают в ней грибы, бактерии и другие микроорганизмы.

Катионный обмен

Неорганические питательные элементы, поглощаемые корнями растений, существуют в почвенном растворе в виде ионов. Большинство металлов образует положительно заря-

женные ионы — катионы, такие, как Ca^{2+} , K^{+} , и Na^{+} . Глинистые частицы играют роль резервуара катионов для растений. В разных точках их кристаллической решетки имеется избыток отрицательного заряда, где катионы связываются и таким образом удерживаются, несмотря на вымывающее действие воды, просачивающейся сквозь почву.

Катионы, связанные с глинистыми частицами, в процессе *катионного обмена* могут замещаться другими и переходить в почвенный раствор, становясь доступными для растений. Это одна из причин того, что глинистые частицы являются необходимым компонентом плодородной почвы.

Основные отрицательно заряженные ионы (анионы), содержащиеся в почве, — это NO_3^- , SO_4^{2-} , HCO_3^- и OH^- . Анионы вымываются из почвы быстрее, чем катионы, поскольку они не прикрепляются к глинистым частицам. Исключение представляет собой фосфат, который устойчив к вымыванию из-за того, что образует нерастворимые осадки и избирательно поглощается или удерживается соединениями, содержащими железо, алюминий и кальций.

Доступность неорганических питательных элементов для растений определяется также кислотностью или щелочностью почвы. Диапазон pH различных почв достаточно широк, а многие растения переносят лишь небольшие его изменения. В щелочных почвах некоторые катионы образуют нерастворимые соединения, и такие элементы, как железо, магний, медь и цинк, становятся недоступными для растений.

Почва и вода

Около 50% общего объема почвы занимает поровое пространство, заполненное воздухом и водой в разных соотношениях, зависящих от условий увлажнения. Если вода заполняет поровое пространство не более чем наполовину, корни растений снабжаются кислородом в достаточном количестве.

После сильного дождя или полива почва сохраняет определенное количество воды и остается влажной даже после ухода из нее под влиянием силы тяжести слабо связанной воды. Если фрагменты, составляющие почву, велики, то велики и поры, и все пространство между фрагментами. Вода в этом случае быстро проходит сквозь почву, и ее остается сравнительно мало в горизонтах А и В. Из глинистых почв благодаря мелким порам под действием силы тяжести уходит меньшее количество воды. Таким образом, в глинистых почвах может удерживаться в 3—6 раз больше воды, чем в песчаных того же объема. Процент воды, удерживаемый почвой, несмотря на действие силы тяжести, называется *полевой влагоемкостью*.

Если растению предоставить ограниченный объем почвы и не поливать его, то оно в конце концов не сможет извлекать воду из почвы, поникнет и завянет. В случае сильного увядания растение не сможет вернуться к жизни, даже если его поместить во влажную камеру. Количество воды (в процентах), которое еще остается в почве, когда у растения наступает необратимое увядание, называется *влажностью устойчивого завядания* для данной почвы.

На рис. 26-7 показано соотношение между содержанием воды и потенциалом, удерживающим воду в супесчаной почве. Силы, сохраняющие воду в почве, можно выразить в тех же единицах (в данном случае через величину водного потенциала), что и силы, определяющие поглощение воды клетками и тканями (см. гл. 4). Водный потенциал почвы постепенно уменьшается по мере уменьшения влажности

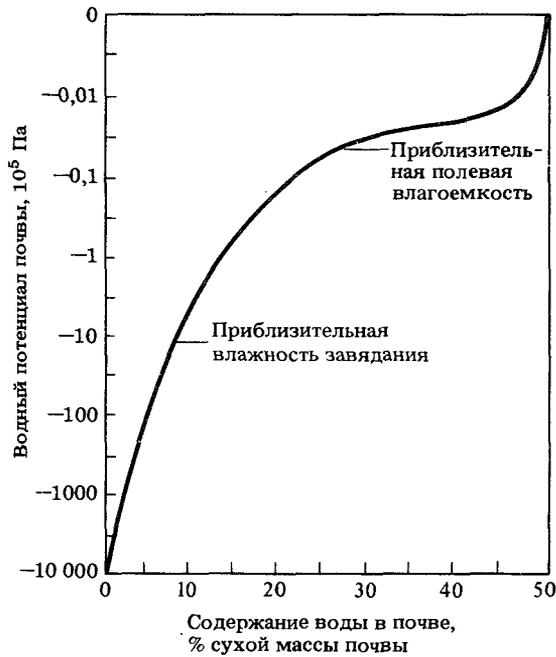


Рис. 26-7. Соотношение между водным потенциалом и содержанием воды в супесчаной почве

ниже уровня полевой влагоемкости. Когда содержание воды снижается до влажности устойчивого завядания (около -15 бар), происходит резкое уменьшение водного потенциала почвы.

КРУГОВОРОТ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Органическое вещество почвы образуется главным образом из опавших листьев и других частей растений, а также из разлагающихся тел животных. Органические остатки перемешаны с неорганическими частицами почвы, и эта смесь населена паразитическим числом мелких организмов, которые проводят всю жизнь или часть жизни под поверхностью почвы. В одной чайной ложке почвы может находиться 5 млрд. бактерий, 20 млн. мелких нитчатых грибов и 1 млн. протистов. Почвенные животные и микроорганизмы (см. рис. 26-6) разлагают органическое вещество, высвобождая его неорганические компоненты, которые затем снова утилизуются растениями. Таким образом, несмотря на то что питательные вещества вымываются из почвы, уносятся в водотоки и выпадают в осадки на дне океана, они опять попадают в почву. Макро- и микроэлементы совершают постоянный круговорот через растительные и животные организмы, возвращаются в почву и снова поглощаются растениями. Каждый элемент имеет свой особый цикл, включающий различные организмы и разные ферментные системы. Конечный результат, однако, один и тот же — значительное количество элемента постоянно возвращается в почву и становится доступным для растений.

АЗОТ И КРУГОВОРОТ АЗОТА

Азот почвы происходит из атмосферы. Хотя атмосфера на 78% состоит из азота, большинство организмов не может использовать его для построения белков и других органических веществ. В отличие от углерода и кислорода азот химически инертен. Высокоспециализированной способностью превращать азот атмосферы в форму, которую могут усваивать живые клетки, обладают лишь некоторые бактерии. Этот уникальный процесс, называемый азотфиксацией, будет рассмотрен лишь в основных чертах.

Азот в доступной форме повсеместно является основным лимитирующим питательным элементом для роста сельскохозяйственных растений. Процессы, благодаря которым азот циркулирует из атмосферы через растения и почву при участии живых организмов, составляют круговорот азота и показаны на рис. 26-8.

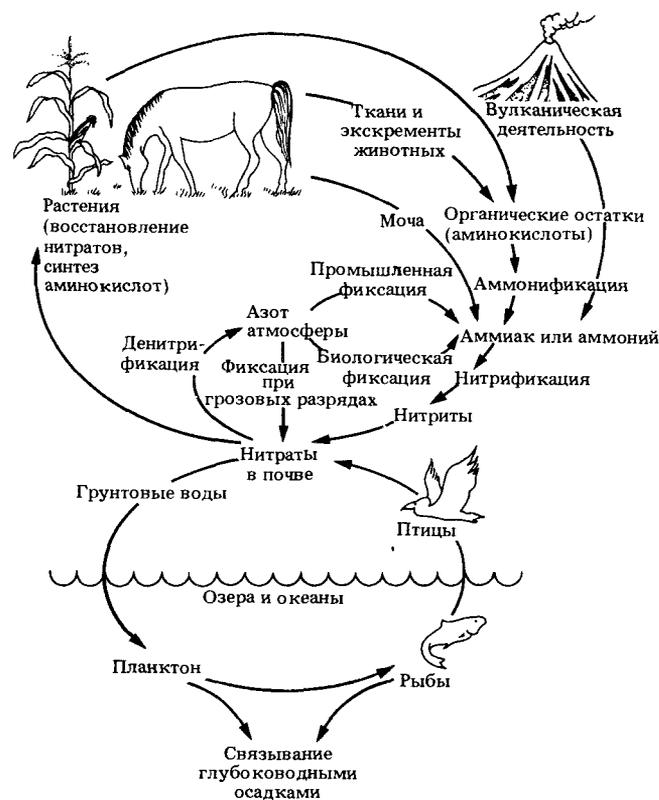


Рис. 26-8. Круговорот азота

Аммонификация

Большая часть азота поступает в почву из мертвого органического материала, представляющего собой сложные органические соединения, такие, как белки, аминокислоты, нуклеиновые кислоты и нуклеотиды. Эти азотистые соединения, как правило, быстро разлагаются на более простые живущими в почве гнилостными бактериями и различными грибами, которые включают азот в аминокислоты и белки, а его избыток выделяют в форме иона аммония (NH_4^+); этот процесс называют *аммонификацией*. Азот может выделяться в виде аммиака (NH_3), но обычно это происходит только при разложении большого количества богатого азотом материала, например в навозных или компостных кучах. Как прави-

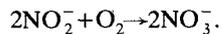
ло, аммиак, получающийся в процессе аммонификации, растворяется в почвенной воде, где соединяется с протонами и образует ионы аммония.

Нитрификация

Некоторые виды почвенных бактерий способны окислять аммиак или ионы аммония. Окисление аммиака, или *нитрификация*, — это процесс, дающий энергию. Высвобождающаяся энергия используется этими бактериями для восстановления углекислоты приблизительно так же, как фотосинтезирующие автотрофы используют для этой цели энергию света. Такие организмы называются хемосинтезирующими автотрофами (в отличие от фотосинтезирующих автотрофов). Например, хемосинтезирующая нитрифицирующая бактерия *Nitrosomonas* окисляет аммиак до нитритов (NO_2^-):



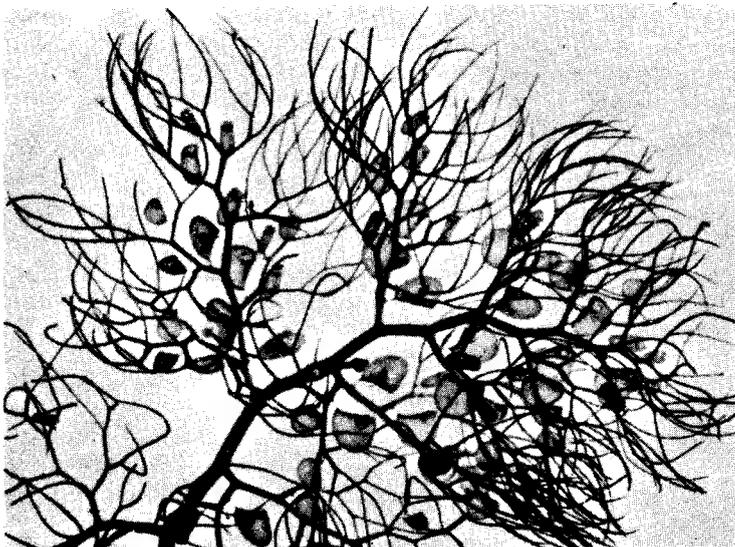
Нитриты токсичны для высших растений, но они редко накапливаются в почве. Другой род бактерий, *Nitrobacter*, окисляет нитриты до нитратов (NO_3^-) снова с высвобождением энергии:



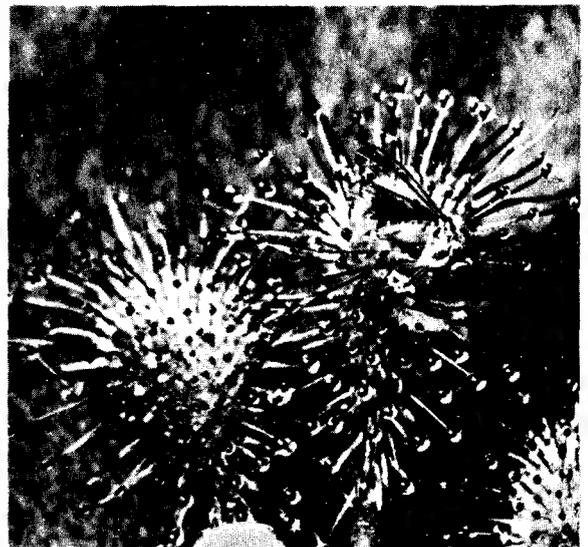
Практически весь азот поглощается растениями в форме нитратов.

Некоторые виды растений могут использовать в качестве источника азота белки животных. Эти насекомоядные растения (рис. 26-9) имеют специальные приспособления для привлечения и ловли насекомых и других очень мелких животных. Растения переваривают пойманные организмы и всасывают содержащиеся в них азотистые соединения и другие органические и минеральные продукты, такие, как калий и фосфаты. Большинство насекомоядных растений всего мира живет на болотах, где субстрат слишком кислый и поэтому не подходит для обитания нитрифицирующих бактерий.

Рис. 26-9. Насекомоядные растения ловят жертву различными способами. А. Пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*) — свободноплавающее водное растение. Ловушками служат маленькие уплощенные грушевидные пузырьки. Каждый пузырек имеет «ротовое отверстие», прикрытое висячей «дверцей». Ловчий механизм состоит из четырех жестких щетинок, расположенных у свободного нижнего края дверцы. Когда мелкое животное прикасается к щетинкам, волоски отгибают нижний конец дверцы и она открывается. Вода устремляется в пузырек, неся с собой животное, и дверца за ним захлопывается. Ферменты, секретируемые внутренней поверхностью пузырька и обитающими в нем бактериями, переваривают добычу, а образовавшиеся минеральные и органические вещества поглощаются клеточными оболочками ловушки. Непереваренные наружные скелеты остаются в пузырьках. Б. Росянка средняя (*Drosera intermedia*) — маленькое растение, чаще всего достигающее нескольких сантиметров в поперечнике, — имеет булабовидные волоски на верхней поверхности листа. Верхушки этих железистых волосков выделяют прозрачную липкую слизь, которая привлекает насекомых. Когда насекомое попадает в слизь, волоски наклоняются навстречу добыче и лист постепенно смыкается вокруг нее. Известно, что волоски секретируют по крайней мере 6 ферментов, которые вместе с ферментами, выделяемыми бактериями, переваривают насекомое. Особое значение при этом имеет хитиназа. Образовавшиеся питательные вещества из слизи всасываются теми же железками, что и вырабатывают пищеварительные ферменты (см. также приложение 3)



А



Б

Ассимиляция азота

Когда нитраты попадают в растительную клетку, они восстанавливаются до ионов аммония. В отличие от нитрификации, включающей окисление NH_4^+ и выделение энергии, процесс восстановления требует энергетических затрат. Ионы аммония, образуемые в результате восстановления, переносятся на углеродсодержащие соединения с образованием аминокислот и других органических веществ, содержащих азот. Этот процесс называется *аминированием*. Включение азота в органические соединения происходит главным образом в молодых, растущих клетках корня. Таким образом, начальные этапы метаболизма азота протекают в корне — почти весь азот, поднимающийся по стеблю по ксилеме, уже входит в состав органических веществ, главным образом — молекул аминокислот.

Синтез аминокислот

Аминокислоты синтезируются из ионов аммония и кетокислот, которые обычно являются продуктами метаболического расщепления сахаров. Основная аминокислота, образующаяся подобным образом, — глутаминовая, главный переносчик азота в растении. Из аминокислоты, возникшей путем аминирования кетокислоты, синтезируются другие аминокислоты в ходе процесса *перееминирования* — переноса аминогруппы ($-\text{NH}_2$) одной аминокислоты на кетокислоту с образованием другой аминокислоты.

Растения путем аминирования или перееминирования могут синтезировать все необходимые им аминокислоты, используя неорганический азот. Животные синтезируют только некоторые из необходимых аминокислот, а остальные должны получать с пищей. Таким образом, животные полностью зависят от растений, которые снабжают их не только углеводами, но и белками.

Другие соединения, содержащие азот

К важным органическим соединениям, содержащим азот, относятся нуклеотиды (такие, как АТФ, АДФ, НАД и НАДФ), хлорофилл и другие органические молекулы с порфириновыми кольцевыми структурами, а также нуклеиновые кислоты ДНК и РНК. Азот содержат многие витамины, например витамины группы В. Все они, как и аминокислоты, могут синтезироваться растениями, а животные должны получать их с растительной пищей.

Потери азота

Как уже указывалось, содержащие азот соединения, входящие в состав растений, возвращаются в почву после гибели растений (или животных, питавшихся растениями) и перерабатываются почвенными организмами. Затем нитраты, растворенные в почвенной воде, поглощаются растениями и вновь превращаются в органические соединения. В этом цикле всегда «теряется» некоторое количество азота, т. е. он становится недоступным для растений определенных экосистем.

Основной источник потерь азота в определенных экосистемах — удаление растений из почвы. В обрабатываемых почвах часто наблюдается постоянное уменьшение содержания азота. Азот теряется и в тех случаях, когда верхний слой почвы уносится в результате эрозии или повреждается пожа-

ром. Азот теряется и вследствие выщелачивания. Нитраты и нитриты, будучи анионами, легко вымываются из корнеобитаемой зоны водой, просачивающейся сквозь почву.

В анаэробных условиях нитраты часто восстанавливаются до газообразных форм — молекулярного азота (N_2) и закиси азота (N_2O), которые возвращаются в атмосферу. Этот процесс восстановления, называемый *денитрификацией*, осуществляется многочисленными микроорганизмами. Низкое содержание кислорода, которое является необходимым условием денитрификации, характерно для переувлажненных почв и таких биотопов, как болота. Поступление легко разлагающегося органического материала обеспечивает денитрифицирующие бактерии источником энергии и при прочих подходящих условиях способствует денитрификации.

Фиксация азота

Если бы азот, который выносится из почвы, постоянно в нее не возвращался, жизнь на Земле постепенно бы прекратилась. Запас азота в почве пополняется за счет фиксации азота.

Фиксация азота — это процесс, в котором N_2 восстанавливается до NH_4^+ и становится доступным для реакции аминирования. От фиксации азота, которую в значительной мере могут осуществлять только некоторые бактерии, зависит в настоящее время существование всех живых организмов (в той же степени, в какой существование большинства из них зависит от фотосинтеза как источника энергии).

Среди разных классов азотфиксирующих организмов особое место по количеству фиксируемого азота принадлежит симбиотическим бактериям. Наиболее распространенной азотфиксирующей бактерией является *Rhizobium*, которая поселяется на корнях бобовых — люцерны (*Medicago sativa*), клевера (*Trifolium*), гороха (*Pisum sativum*), сои (*Glycine max*), фасоли (*Phaseolus*) и т. д. (рис. 26-1 и 26-10).

Благотворное влияние бобовых на почву известно с древности. Теофраст, живший в III в. до н. э., писал, что греки выращивали бобы (*Vicia faba*) для обогащения почвы. Там, где растут бобовые, в почву может выделяться некоторый «избыток» азота, который становится доступным для других растений. В современном сельском хозяйстве обычно практикуется севооборот со сменой зерновых, например кукурузы (*Zea mays*), и бобовых, например люцерны. При этом бобовые скашивают, оставляя в почве их богатые азотом корни или, еще лучше, растения просто запахивают в землю. Запаханый урожай люцерны может добавить от 300 до 350 кг азота на гектар почвы. По скромным подсчетам подобные биологические системы за год вносят в землю от 150 до 200 млн. т азота.

Промышленный способ химической фиксации атмосферного азота был разработан в 1914 г. С этого времени коммерческое производство фиксированного азота постоянно возрастало вплоть до настоящего уровня — около 50 млн. т в год. Большая часть этого азота используется в качестве удобрений. К сожалению, промышленная фиксация требует больших энергетических затрат.

Небольшое количество азота связывается при грозных разрядах и увлекается осадками на Землю. Иногда дождевая вода приносит аммиак и окислы азота, которые попали в атмосферу. Измерения, проводимые на опытной станции в Англии более пяти лет, показали, что с дождевой водой в почву ежегодно попадает 7,1 кг азота на гектар.

Рис. 26-10. А. Фиксирующие азот клубеньки на корнях сои (*Glycine max*), образующиеся в результате симбиотических взаимоотношений между корневыми

клетками этого растения семейства бобовых и бактериями рода *Rhizobium*. Б. и В. Микрофотографии клубеньков

клевера ползучего (*Trifolium repens*), сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа



А



Б

0,5 мкм



В

100 мкм

Фиксирующие азот симбиозы

В симбиотической ассоциации бактерий рода *Rhizobium* и представителей семейства бобовых растения снабжают бактерии соединениями углерода, служащими источником энергии для фиксации азота и других реакций метаболизма, а также создают им защищенную среду обитания. В свою очередь растения получают азот в той форме, в которой он используется для синтеза белка.

Бактерии рода *Rhizobium* (ризобии, рис. 26-11, А) проникают в корневые волоски растений семейства бобовых на стадии проростков. Симбиотические отношения между *Rhizobium japonicum* и соей (*Glycine max*) начинаются с прикрепления ризобий к растущим корневым волоскам (рис. 26-12, А). Многие из этих корневых волосков деформируются и искривляются. После прикрепления ризобии проникают в клеточные оболочки корневого волоска. Разрушение клеточной оболочки в месте внедрения происходит, вероятно, с помощью выделяемых бактериями ферментов.

По мере проникновения бактериальной клетки в корневой волосок он прекращает удлиняться и начинает расти в месте внедрения, где откладывается дополнительное количество материала клеточной оболочки. В результате направленного вставания этого материала вглубь корневого волоска образуется трубчатая структура, которая называется *инфекционной нитью* (рис. 26-12, Б). В один корневой волосок могут проникнуть несколько ризобий. Попав в корневой волосок, бактерии продвигаются по инфекционным нитям сначала к его основанию, затем через клеточные оболочки в клетки коры корня. Бактериальный симбионт вызывает деление клеток в отдельных участках коры, в которую он попадает в результате роста и ветвления инфекционных

нитей (рис. 26-12, В, Г и 26-13). Выход ризобий из инфекционной нити во вместилища, образуемые плазматической мембраной корневого волоска растения-хозяина, а также продолжающееся деление *бактероидов* (так называются увеличившиеся в размерах ризобии, попавшие внутрь клеток корня, рис. 26-11, В) и корневых клеток корня приводят к образованию опухолеподобных *клубеньков* (см. рис. 26-10). Способы инфицирования и формирования клубеньков на корнях других бобовых примерно те же, что и у сои.

Корневые клубеньки состоят отчасти из увеличенных клеток, инфицированных ризобиями, и отчасти — из множества расположенных между ними более мелких незараженных клеток (рис. 26-14). До недавнего времени считалось, что незараженные клетки не имеют существенного значения в метаболизме свежefиксированного азота, а выполняют только опорные функции в клубеньке. Сейчас, однако, ясно, что у сои эти неинфицированные клетки играют основную роль в образовании уреидов (производных мочевины) из фиксированного азотом зараженными клетками азота.

Бобовые можно разделить на несколько групп в зависимости от природы азотсодержащих веществ, поступающих из клубеньков в надземные части растения. Например, вика, люпин и горох относятся к растениям, у которых фиксированный азот переносится главным образом в форме аминокислоты аспарагина. Фасоль, вига и бобы, с другой стороны, образуют группу растений, у которых для экспорта азота из клубеньков служат уреиды. Их синтез начинается в инфицированных клетках и заканчивается в незараженных.

В незараженных ризобиями клетках клубенька образуются крупные микротельца (пероксисомы) и обильный трубчатый эндоплазматический ретикулум (рис. 26-15). По-видимому, в этих клеточных органеллах содержатся ферменты,

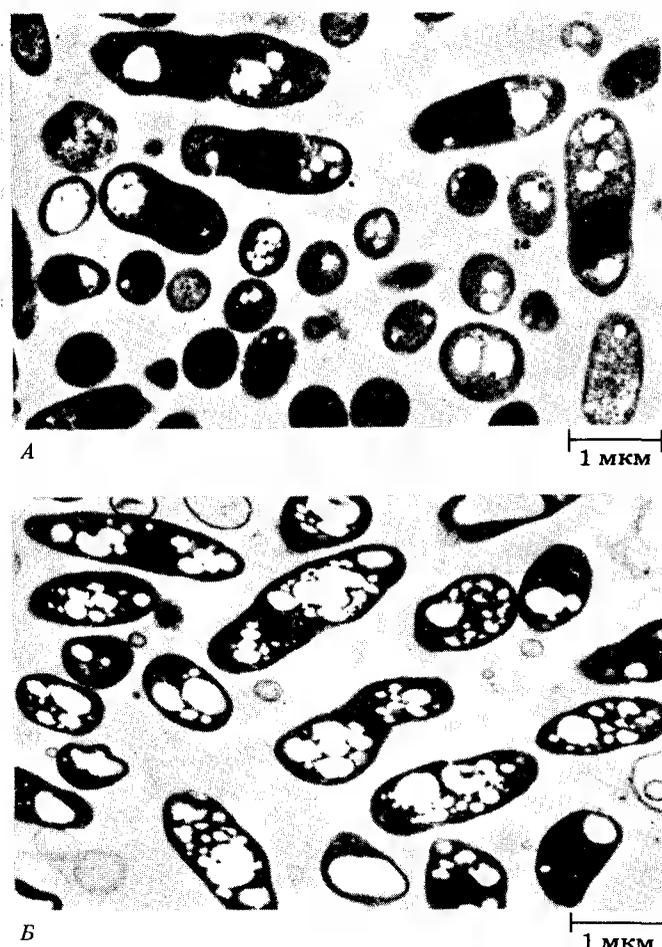


Рис. 26-11. *Rhizobium*. А. Свободноживущая форма бактерий. Б. Бактероидная форма ризобий, проникших в клетки корня

принимающие участие в заключительных стадиях образования уреидов.

Симбиоз между видами *Rhizobium* и бобовых удивительно специфичен; например, бактерии, которые вызывают образование клубеньков на корнях клевера, не образуют клубеньков на корнях фасоли. В настоящее время на рынок поступают специфические штаммы *Rhizobium*, выращиваемые в лаборатории. Добавляя к семенам во время сева определенные бактерии, фермеры могут обеспечить образование эффективных ассоциаций для фиксации азота в культуре бобовых. Исследуется механизм взаимодействия бактерий *Rhizobium* с корнями определенного вида бобовых. Бактерии и растение могут узнавать друг друга с помощью растительного белка лектина, находящегося на поверхности корней. Лектин связывается с полисахаридами на поверхности клеток «своего» вида *Rhizobium* и не взаимодействует с полисахаридами «чужого» вида.

Бобовые — самая большая группа растений, образующих «товарищество» по фиксации азота с симбиотическими бактериями. Однако существует несколько фиксирующих азот симбиозов, в которых участвуют другие растения. Например, на корнях ольхи поселяются и вызывают образование клубеньков не *Rhizobium*, а азотфиксирующие актиномице-

ты. Мирт болотный (*Myrica gale*), представители родов *Comptonia* и *Ceanothus* тоже вступают в симбиотические отношения с актиномицетами (см. гл. 11).

В некоторых частях света большое практическое значение имеет другой симбиотический союз: *Azolla* — мелкий плавающий папоротник и *Anabaena* — азотфиксирующая цианобактерия, которая живет в «кармашках» на его листьях (рис. 26-16). *Azolla*, инфицированная цианобактерией, может давать до 50 кг азота на гектар. Например, на Дальнем Востоке зарослям *Azolla-Anabaena* позволяют развиваться на рисовых полях (см. также рис. 11-12,Б). Растения риса в конечном результате затевают *Azolla*, папоротник отмирает, азот высвобождается и используется рисом.

Свободноживущие фиксирующие азот микроорганизмы

Фиксировать азот могут несимбиотические бактерии родов *Azotobacter* и *Clostridium*. *Azotobacter* — аэроб, *Clostridium* — анаэроб; оба — почвенные сапробионты. Подсчитано, что они добавляют около 7 кг азота на гектар почвы в год. Другая важная группа включает многие фотосинтезирующие микроорганизмы, такие, как цианобактерии.

Различия между фиксацией азота свободноживущими и существующими в симбиотических ассоциациях бактериями не всегда отчетливы. Например, аэробная азотфиксирующая бактерия *Azotobacter*, как правило, концентрируется вокруг корней некоторых злаков, таких, как сахарный тростник (*Saccharum officinarum*), и играет существенную роль в снабжении растений азотом. Злаки (и другие растения), вероятно, выделяют органические вещества, которые служат источниками энергии для «свободноживущих» бактерий. Ассоциация, таким образом, отчасти соответствует симбиотической.

Фермент, который осуществляет фиксацию азота, называется нитрогеназой. Нитрогеназа содержит молибден, железо и сульфидные простетические группы, поэтому указанные элементы необходимы биологическим системам для осуществления фиксации азота. Нитрогеназа использует и большое количество АТФ в качестве источника энергии, что делает метаболический процесс азотфиксации энергетически дорогим.

Помимо восстановления N_2 до NH_4^+ нитрогеназа превращает ацетилен — молекулу с тройной связью в этилен — молекулу с двойной связью. Превращение ацетилена в этилен — пример смены субстратов фермента — распространенный тест на нитрогеназную активность.

Хотя растения, как указывалось выше, не нуждаются в кобальте как в микроэлементе, кобальт нужен микроорганизмам, фиксирующим азот. Поэтому кобальт, не являясь составной частью нитрогеназы, необходим для осуществления симбиотической фиксации азота.

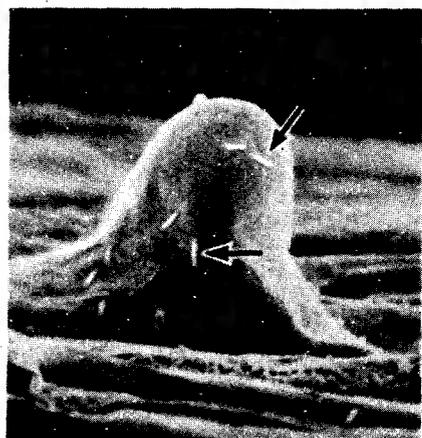
КРУГОВОРОТ ФОСФОРА

Круговорот фосфора (рис. 26-17) проще, чем круговорот азота, поскольку включает меньше стадий, среди которых к тому же нет зависящих от специфических групп микроорганизмов. В круговороте фосфора в отличие от круговорота азота первичным резервуаром служит не атмосфера, а земная кора. Как указывалось ранее, основная масса фосфора попадает в почвенный раствор в результате длительного процесса выветривания пород и минералов.

Рис. 26-12. Ранние этапы инфицирования сои бактериями *Rhizobium japonicum*. А. На микрофотографии, полученной с помощью сканирующего электронного микроскопа, видны бактерии (указаны стрелками), прикрепившиеся к недавно появившемуся корневому волоску. Б. На микрофотографии, полученной с помощью дифференциально-интерференционного контраста, показан

короткий искривленный корневой волосок, содержащий многочисленные инфекционные нити (указаны стрелками). В. Поперечный срез инфицированного корня, на котором видна ранняя стадия развития меристемы клубенька. На этой стадии большинство клеточных делений в коре направлено антиклинально (под прямым углом к поверхности). В клубеньковой меристеме, приле-

жащей к инфицированному корневому волоску, клетки делятся и в других направлениях. Г. Больше увеличение поперечного среза, на котором видны инфицированный корневой волосок и прилегающая меристема клубенька. Инфекционные нити (указаны стрелками) можно видеть в корневом волоске и в меристеме



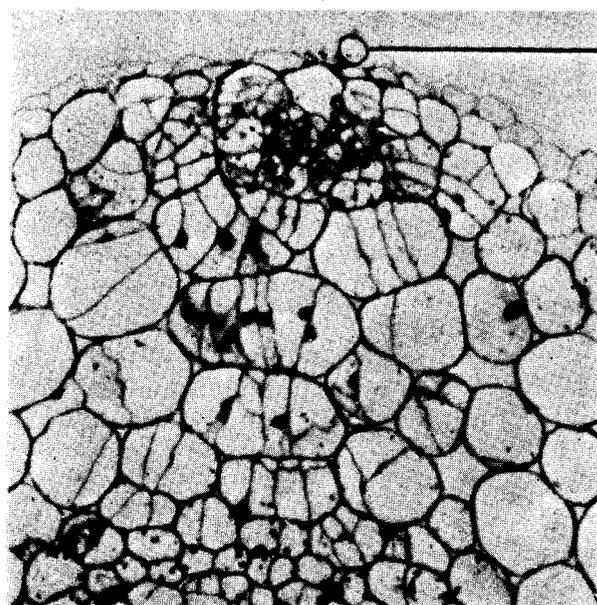
А

5 мкм



Б

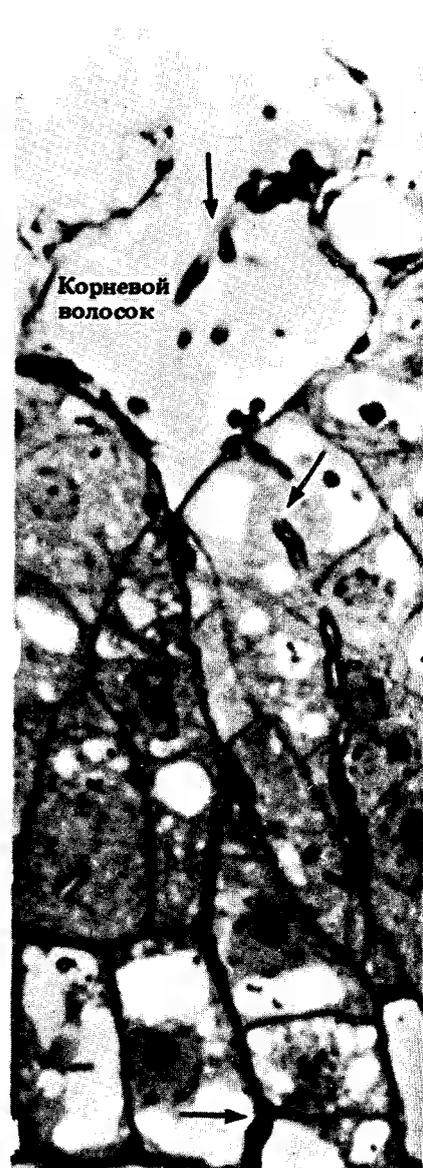
20 мкм



В

50 мкм

Корневой волосок



Г

10 мкм

По сравнению с азотом количество фосфора, требующееся растениям, относительно невелико (см. табл. 26-1 и 26-2). Тем не менее среди элементов, для которых земная кора является первичным резервуаром, именно фосфор обычно ограничивает рост растений. В Австралии, например, где почвы крайне выветрены и бедны фосфором, распространение и границы естественных растительных сообществ часто определяются доступностью почвенных фосфатов.

Фосфор циркулирует от растений к животным и возвращается в почву в форме органических остатков и отходов. Органические соединения фосфора превращаются в неорганические фосфаты и таким образом становятся снова доступными растениям (рис. 26-17).

В результате эрозии, загрязнений, а также со сточными водами большое количество фосфора попадает в реки и ручьи. В итоге фосфор оказывается в океане, где отклады-

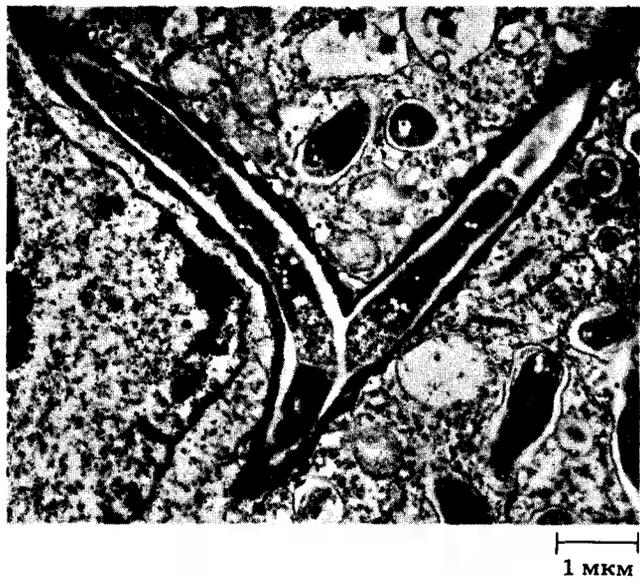


Рис. 26-13. Электронная микрофотография разветвленной инфекционной нити, содержащей бактериоды, в зараженной клетке клубенька сои

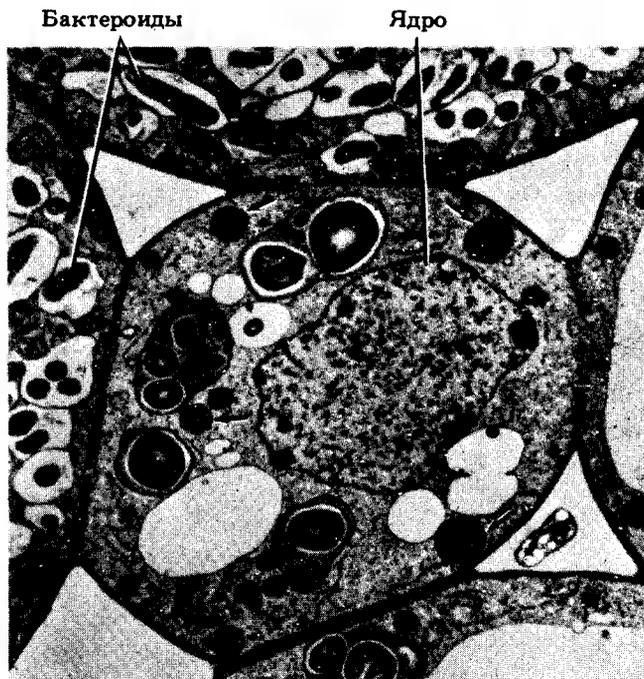


Рис. 26-15. Электронная микрофотография участка клубенька сои с незараженной клеткой (в середине), примыкающей к зараженным клеткам (сверху и слева). Инфицированные клетки содержат множество бактериодов. В неинфицированной клетке видны многочисленные микротельца (указаны стрелками). Количество митохондрий в инфицированных клетках в четыре раза больше, чем в незараженных, по-видимому, вследствие огромной потребности бактериодов в АТФ

Рис. 26-14. Электронная микрофотография зрелого корневого клубенька сои. Вакуолизированные незараженные клетки видны среди темных инфицированных клеток

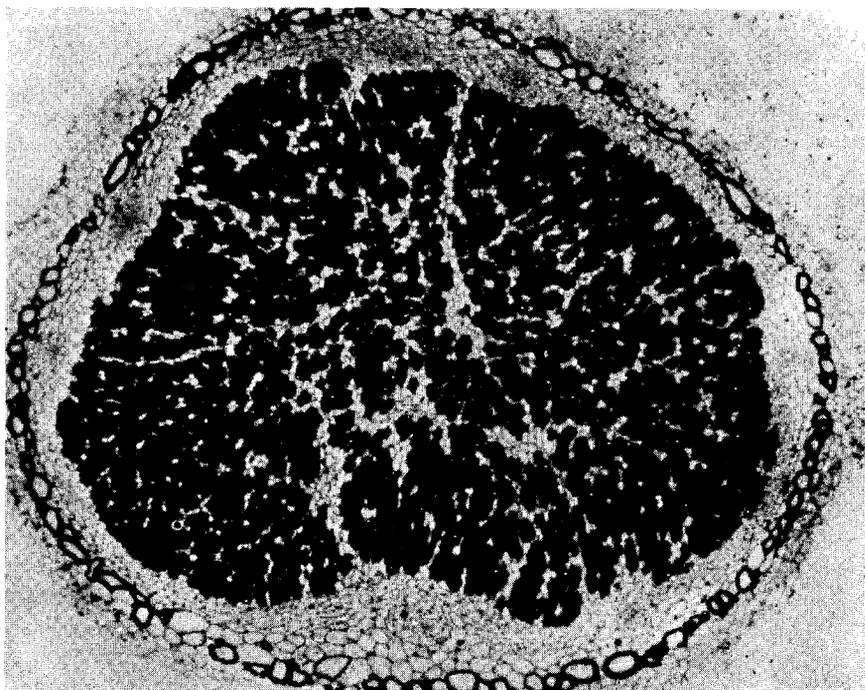
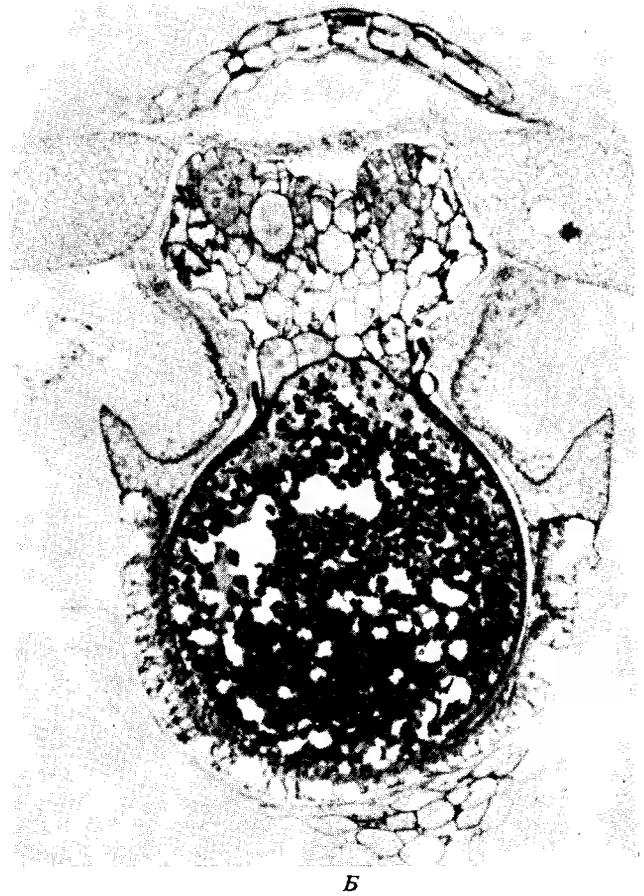
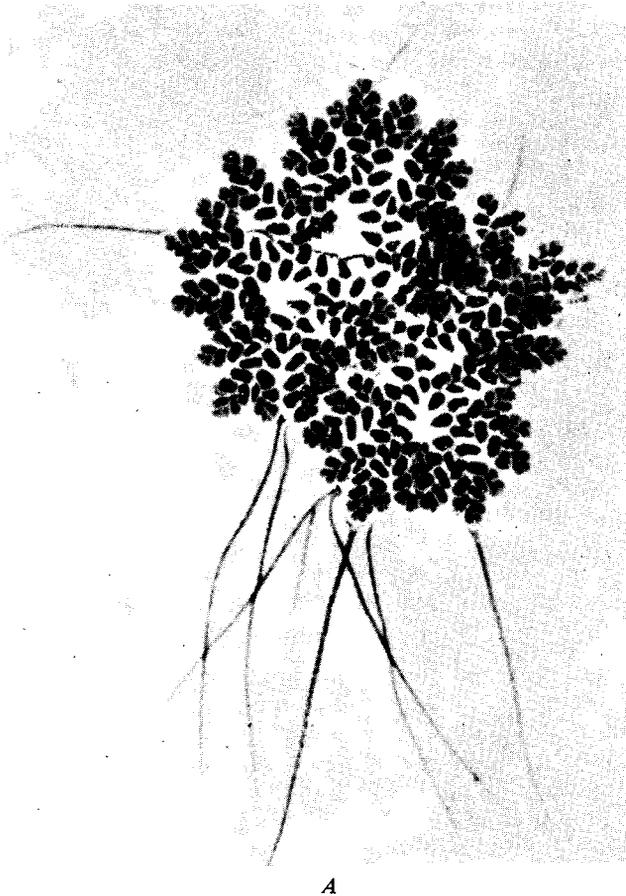


Рис. 26-16. А. *Azolla caroliniana* — водный папоротник, растущий в симбиозе с цианобактерией *Anabaena*. Б. Симбиоз *Azolla-Anabaena* уникален среди других

азотфиксирующих симбиозов тем, что взаимоотношения поддерживаются в течение всего жизненного цикла хозяйина. Здесь можно видеть нити *Anabaena*

на, связанные с женским гаметофитом (мегагаметофитом), который развился из проросшей мегаспоры



ваются на дне в виде осадков. (Большое количество фосфора осаждается и при разложении погибших организмов.) В прошлом использование гуано (отложения помета морских птиц) в качестве удобрения возвращало некоторое количество фосфора из океана в наземные экосистемы. Однако большая часть фосфора из океанических осадков станет доступна только в результате крупных поднятий морского дна. Чтобы возместить эти потери, в больших масштабах разрабатываются залежи горных пород, содержащих фосфаты, для получения удобрений.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА КРУГОВОРОТ ПИТАТЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Для нормального круговорота фосфора, азота и других веществ требуется постоянный транспорт элементов от одной стадии цикла к другой для того, чтобы ни на одной из них не происходило накопления или потерь. В течение миллионов лет организмы получали нужное количество необходимых неорганических питательных элементов благодаря их нормальному круговороту. Однако в последнее время деятельность человека оказывает серьезное влияние на кру-

говорот некоторых веществ, что иногда приводит к их чрезмерному накоплению или потерям на одной из специфических стадий. Например, почвенная эрозия ускоряет вынос фосфора из почвы. Кроме того, сточные воды попадают в водотоки быстрее, чем содержащийся в них фосфор может вступить в круговорот, и в результате этого он попадает в океан и там теряется.

Для нормального круговорота азота необходимо поддержание баланса между процессами фиксации, извлекающими азот из атмосферного резервуара, и реакциями денитрификации, которые возвращают азот в атмосферу. За последнее время во внешнюю среду поступило огромное количество фиксированного азота (нитратов) благодаря усиленному использованию удобрений. Поскольку азот в форме нитратов легко вымывается из почвы, возросло загрязнение азотистыми веществами грунтовых вод, озер и водотоков. Проблема усложняется тем, что болота и затопляемые почвы, где наиболее активно протекает денитрификация, с опасной быстротой уничтожаются, превращаясь в места застройки, сельскохозяйственные угодья или свалки.

Для уменьшения потерь нитратов в почве предложено решение, которое могло бы стать распространенным земледельческим приемом. Речь идет о применении специального органического соединения, которое избирательно подавляет

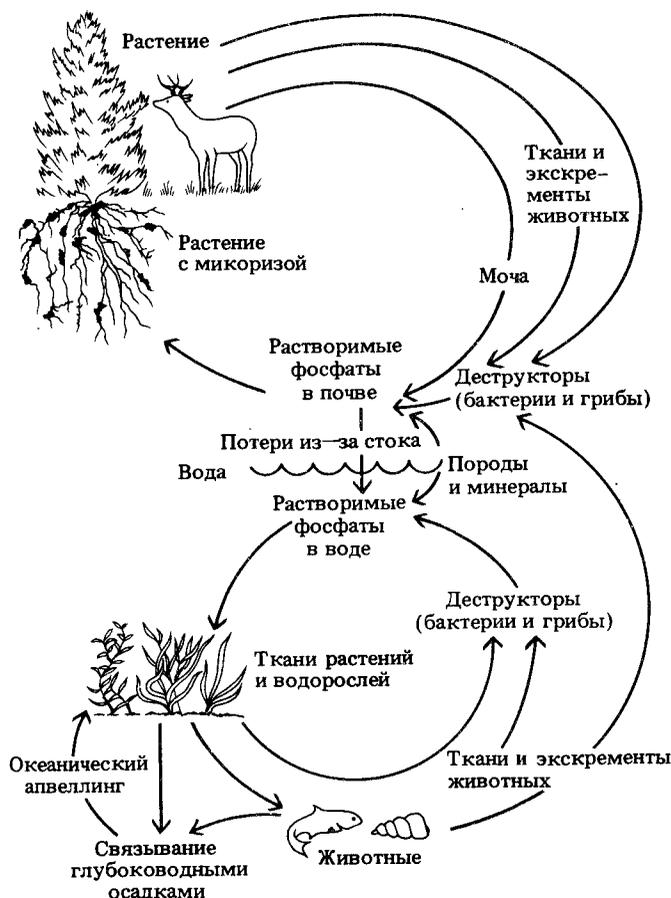


Рис. 26-17. Круговорот фосфора

активность нитрифицирующей бактерии *Nitrosomonas* на определенный срок, а затем разрушается в почве. Этот прием помог бы сохранить большую часть азота удобрений в форме аммония до тех пор, пока его не усвоили растения. Однако, как это часто бывает при вмешательстве в природные процессы, и здесь возможны нежелательные последствия. Например, аммиак в высокой концентрации весьма токсичен для некоторых сельскохозяйственных растений.

ПОЧВА И ЗЕМЛЕДЕЛИЕ

В естественных условиях имеющиеся в почве элементы рециркулируют и снова становятся доступными для растений. Как ранее указывалось, отрицательно заряженные глинистые частицы могут связывать такие положительно заряженные ионы, как Ca^{2+} , Mg^{2+} и K^+ . Эти ионы поглощаются корнями растений либо непосредственно, либо после того, как перейдут в почвенный раствор. Обычно в плодородной почве много требующихся растению катионов, а их количество, выносимое с одним урожаем, невелико. Однако, когда с поля снимается один урожай за другим и необходимые элементы постоянно изымаются из круговорота, содержание некоторых катионов (чаще всего калия) может настолько уменьшиться, что становится необходимым внесение удобрений, содержащих дефицитный элемент.

Программы снабжения сельскохозяйственных и садовых растений дополнительными питательными веществами должны скрупулезно учитывать количество веществ, необ-

ходимых для формирования урожая определенной культуры, и количество этих веществ, доступных растению из всех источников. Часто почва и растительные остатки не могут предоставить необходимые питательные элементы в полном объеме, и тогда требуется обеспечить их дополнительное количество путем внесения минеральных удобрений, органических остатков (таких, как компост) или их комбинаций.

Азот, фосфор и калий — три элемента, которые обычно включаются в минеральные удобрения. Удобрения, как правило, обозначают формулами, указывающими процентное содержание каждого из этих элементов. Например, 10—5—5 означает, что удобрение содержит 10% азота (N), 5% пятиоксида фосфора (P_2O_5) и 5% окиси калия (K_2O).

Другие необходимые неорганические питательные элементы, хотя и требуются в очень малых количествах, иногда становятся лимитирующими факторами в почве, на которой растут культурные растения.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

Изучение минеральных элементов, необходимых для сельскохозяйственных растений — в особенности изучение их количества, требующегося для высокого урожая, и исследование способности различных почв поставлять эти элементы, — имеют огромное практическое значение для полеводства и садоводства. Из-за постоянно растущих потребностей человечества в пище исследования такого рода без сомнения будут необходимы и в будущем.

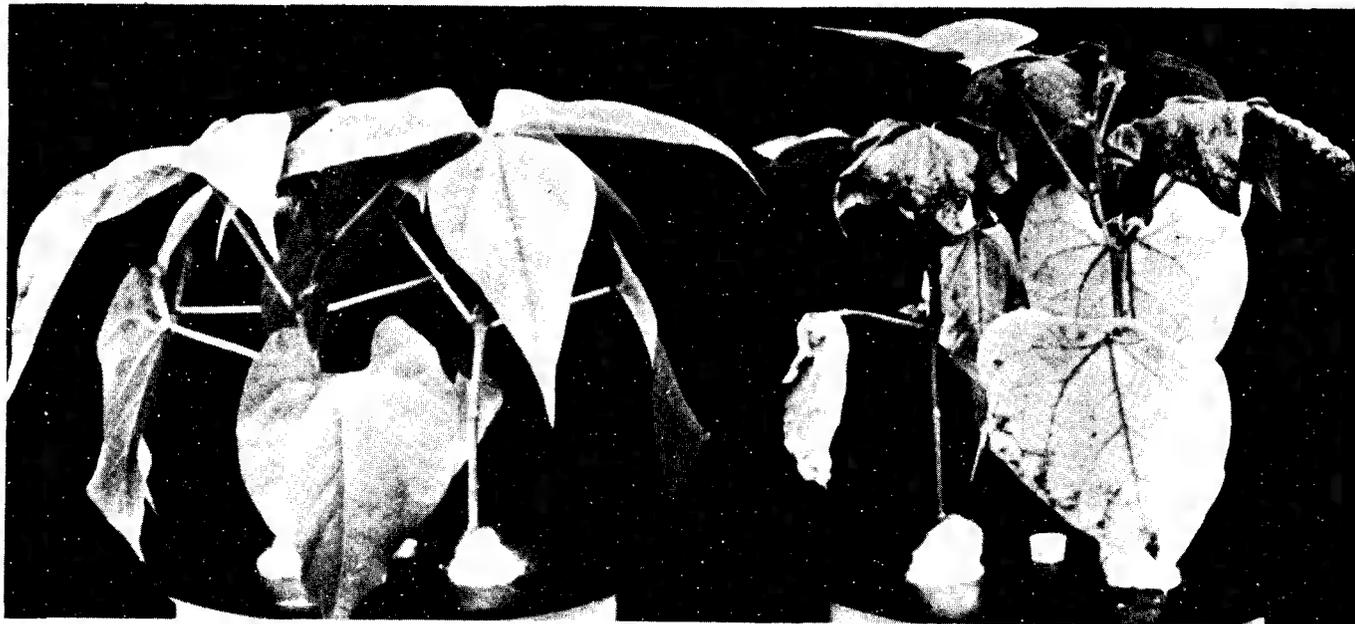
Обедненность и токсичность почв

Мероприятия по улучшению почвы — внесение питательных веществ с удобрениями, увеличение pH известкованием или удаление избытка солей промыванием водой — не исчерпывают числа приемов, увеличивающих и обеспечивающих урожай на малоплодородных почвах. Использование теории и методов растениеводства и физиологии питания растений делает возможным выведение сортов сельскохозяйственных растений, которые лучше других приспособлены к росту в условиях недостатка питательных веществ. Плодотворность этого направления исследований подтверждается существованием дикорастущих растений на почвах, весьма отличных от тех, на которых растут обычно сельскохозяйственные растения. Примером могут служить кислые сфагновые болота с pH менее 4,0 или отвалы рудников, где часто содержатся высокие концентрации потенциально токсичных металлов, таких, как цинк и никель.

Недавно были проведены исследования по выведению фасоли (*Phaseolus vulgaris*), устойчивой к дефициту калия. Образцы фасоли были собраны по всему миру и выращивались на питательном растворе, в котором калия было меньше, чем требуется для оптимального роста. Остальные питательные вещества находились в оптимальных концентрациях. Крайние примеры реакции фасоли на стресс, созданный недостатком калия, показаны на рис. 26-18. Линия 58 (слева) растет почти нормально; линия 63 (справа) демонстрирует симптомы острой недостаточности калия. Выдающегося успеха в этой относительно новой области исследований достигли Э. Эпштейн и его сотрудники из Калифорнийского университета в Дейвисе, выделив линии ячменя (*Hordeum sativum*), устойчивые к высокой концентрации солей. Наиболее устойчивые росли достаточно хорошо даже при поливе морской водой.

Рис. 26-18. Сравнение симптомов недостаточности калия у опытных образцов фасоли (*Phaseolus vulgaris*). Слева

линия, устойчивая к дефициту калия, справа — явно неустойчивая линия



Эффективность фиксации азота

Вмешательство в биологическую фиксацию азота таит огромные возможности повышения эффективности его использования. Одно из направлений этих исследований касается улучшения работы ассоциации *Rhizobium*-бобовые, например за счет генетического отбора растений и бактерий для выявления таких комбинаций, которые увеличили бы фиксацию в определенных условиях среды. Этого можно было бы достичь, увеличив эффективность фотосинтеза бобовых, что привело бы к увеличению количества углеводов для бактериальной фиксации азота и роста. Необходимо учесть, однако, что фиксация азота требует много энергии и что любое увеличение фиксации пойдет за счет продуктивности побегов.

Другой подход к проблеме состоит в создании новых и более эффективных ассоциаций свободноживущих фиксирующих азот бактерий с высшими растениями. В Бразилии в начале 1970-х гг. были обнаружены несколько типов азотфиксирующих бактерий, живущих в ассоциации с корнями некоторых тропических трав. Например, злак *Digitaria* поддерживает существование популяций бактерий *Azospirillum*. Подобные ассоциации были найдены у важнейших сельскохозяйственных культур — кукурузы и сахарного тростника. Несмотря на то что практическая выгода могла быть огромной, эффективность ассоциаций азотфиксирующих бактерий с такими злаками, как кукуруза, все еще не выяснена.

Среди исследовательских подходов, использующих наиболее изощренные методы молекулярной биологии, по-видимому, самым успешным является связанный с генетическими модификациями и переносом генов, ответственных за фиксацию азота, от одного организма к другому. Перенос соответствующих генов уже осуществлен. Кластер генов, обеспечивающих фиксацию азота, от бактерий *Klebsiella pneumoniae* был перенесен в *Escherichia coli*. Пересадка генов была

произведена путем их включения в плазмиду (см. с. 248) и введения этой плазмиды в клетку *E. coli* (рис. 26-19). Генетически измененная *E. coli* фиксировала азот в определенных условиях.

Теоретически гены фиксации азота можно было бы пересадить нефиксирующим азот видам, например кукурузе, но одновременно возникает множество проблем, таких, как защита фиксирующего азот фермента от кислорода, который подавляет фиксацию. Поэтому исследователи в этой области отнюдь не уверены, что эффективная операция подобного рода может быть легко осуществлена.

Влияние загрязнения

Токсические эффекты разнообразных неорганических агентов, загрязняющих среду, привлекают внимание современных исследователей. На сельскохозяйственные растения, например, могут неблагоприятно действовать тяжелые металлы, такие, как медь и кадмий. Особенно страдают водные экосистемы, куда сбрасываются промышленные и коммунальные отходы. Поступление в пресноводные экосистемы азота и фосфора — основных элементов эвтрофикации — приводит к бурному росту водорослей и водных цветковых растений, что значительно снижает ценность озер и рек как мест отдыха.

Широко распространены повреждения как наземных, так и в особенности водных экосистем, вызванные кислотным дождем. Кислотный дождь является результатом взаимодействия двуокиси серы и окислов азота — продуктов сгорания ископаемого топлива — с атмосферной влагой, что приводит к образованию серной и азотной кислот. Они и создают высокую степень кислотности дождя. В некоторых районах Скандинавии, на северо-востоке и Среднем Западе США, на юго-востоке Канады дождевая вода обычно имеет pH от 4,0 до 4,5, а иногда и ниже 4,0. В то же время pH дождевой воды,

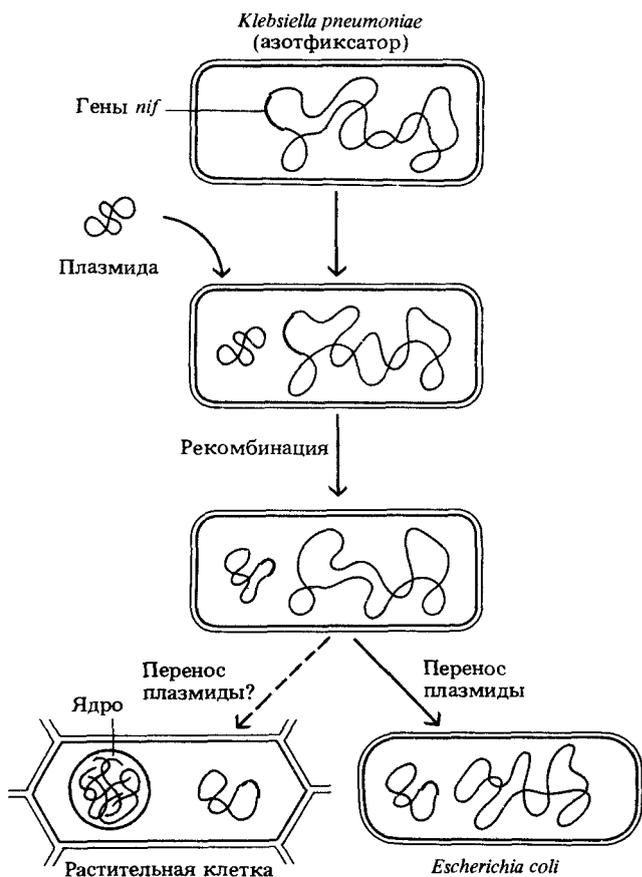


Рис. 26-19. Перенос ответственных за азотфиксацию генов (генов *nif*, от англ. *nitrogen-fixation*) от бактерии, фиксирующей азот, к другому организму. Гены *nif* от *Klebsiella pneumoniae* были встроены в плазмиду и затем перенесены в *Escherichia coli* — бактерию, которая не может фиксировать азот. Несмотря на успешный первый шаг, перенос генов еще не гарантирует, что реципиент будет фиксировать азот. Например, генетически модифицированная *E. coli* вырабатывала фермент нитрогеназу, необходимую для фиксации азота, однако могла фиксировать азот только в таких экспериментальных условиях, когда фермент был защищен от кислорода. Иными словами, среди «новых» способностей у бактерий отсутствовала способность защищать ключевой фермент от окисления. Теоретически азотфиксирующая способность может быть передана растениям, не способным к фиксации, с помощью плазмид

находящейся в равновесии с углекислотой в незагрязненной атмосфере, равен приблизительно 5,6. Кислотный дождь неблагоприятно влияет на растения, на выветривание пород и минералов, на растворимость потенциально токсичных металлов и на здоровье людей. От него страдают сотни озер с мягкой водой в Скандинавии, Канаде и США. В этих озерах нет буферной системы, создаваемой бикарбонатами и карбо-

натами, которые нейтрализуют кислоты в озерах с жесткой водой. Мягкая вода характерна для озер высокогорий, например гор Адирондак на северо-западе США и других мест, где тонкий слой почвы лежит на магматических породах. Увеличение кислотности воды, происходящее сейчас в таких озерах, может губительно сказаться на размножении рыбы (см. приложение к гл. 22).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего 16 химических элементов требуется большинству растений для нормального роста. Из них углерод, водород и кислород поступают из воздуха и воды. Остальные поглощаются корнями в форме ионов. Эти 16 элементов делятся на макро- и микроэлементы в зависимости от того, в каком количестве требуются растению. К макроэлементам относятся углерод, кислород, водород, азот, калий, кальций, фосфор, магний и сера. Группу микроэлементов составляют железо, хлор, медь, марганец, цинк, молибден и бор. Некоторые элементы, такие, как натрий и кобальт, необходимы только отдельным организмам (см. табл. 26-1).

Неорганические питательные элементы выполняют важные функции в клетке. Они регулируют осмос и влияют на проницаемость. Некоторые из них являются структурными компонентами клетки, составными частями ключевых веществ метаболизма, активаторами и коферментами (см. табл. 26-2).

Химические и физические свойства почв определяют их способность поставлять неорганические питательные элементы, воду и создавать другие условия, необходимые для максимальной продуктивности сельскохозяйственных растений. В результате выветривания горных пород и минералов образуются частицы, составляющие неорганическую часть почвы. Все питательные элементы, за исключением азота, образуются в процессе выветривания. Кроме того, почва содержит органическое вещество и поры, заполненные водой и газами в различных соотношениях. На обрабатываемых землях азот, фосфор и калий чаще всего ограничивают рост растений и поэтому вносятся в почву с удобрениями.

Каждый необходимый питательный элемент циркулирует в сложном круговороте между организмами внутри экосистемы и между этими организмами и природными резервуарами элемента. Циркуляция азота через почву, растительные и животные организмы и снова в почву называется круговоротом азота. Азот попадает в почву в форме органических веществ растительного и животного происхождения. Эти соединения разлагаются почвенными организмами. Аммонификация — выделение ионов аммония (NH_4^+) из азотистых соединений — осуществляется почвенными бактериями и грибами. Нитрификация — окисление аммиака или ионов аммония до нитритов и нитратов. Одни бактерии окисляют аммиак до нитритов, другие ответственны за окисление нитритов до нитратов. Азот усваивается растениями почти исключительно в форме нитратов. Нитраты в растениях восстанавливаются до ионов аммония. Аминокислоты синтезируются в результате аминирования, приводящего к образованию глутаминовой кислоты, или в процессе переаминирования, в котором аминогруппа переносится от аминокислоты на кетокислоту, превращая ее в другую аминокислоту. В конечном счете эти органические вещества возвращаются в почву, завершая цикл азота.

Почва теряет азот в результате уборки урожая, эрозии, пожаров, вымывания и в результате активности денитрифи-

цирующих бактерий. Его запасы в почве пополняются за счет фиксации азота, приводящей к включению молекулярного азота в органические соединения. Биологическая фиксация азота осуществляется только бактериями. К ним относятся бактерии рода *Rhizobium*, живущие в симбиозе с растениями семейства бобовых; свободноживущие бактерии и актиномицеты, вступающие в симбиотические ассоциации с растениями других семейств. В результате сельскохозяйственных работ растения удаляются из почвы, и вследствие этого азот и другие элементы выключаются из естественного круговорота и должны вноситься в почву в форме органических или минеральных соединений.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

КРУГОВОРОТ ВОДЫ

Запас воды на Земле постоянен и используется циклически. Подавляющее количество воды (98%) находится в океанах, озерах и водотоках. Оставшиеся 2% составляют полярные льды и ледники, вода почвы, водяные пары атмосферы и вода, входящая в состав живых организмов.

Под солнечными лучами вода испаряется из океанов, озер, рек и ручьев, с влажной поверхности почвы, из тел живых организмов, поступает в атмосферу и снова возвращается на Землю в виде осадков. Это постоянное перемещение воды с Земли в атмосферу и обратно называется круговоротом воды. Он происходит за счет солнечной энергии.

Часть воды, выпадающей на земную поверхность, просачивается сквозь почву вниз до зоны насыщения. В этой зоне все углубления и трещины в горных породах заполнены водой. Ниже зоны насыщения залегают сплошные горные породы, сквозь которые вода не может проникнуть. Верхняя поверхность зоны насыщения обозначается как уровень грунтовых вод.

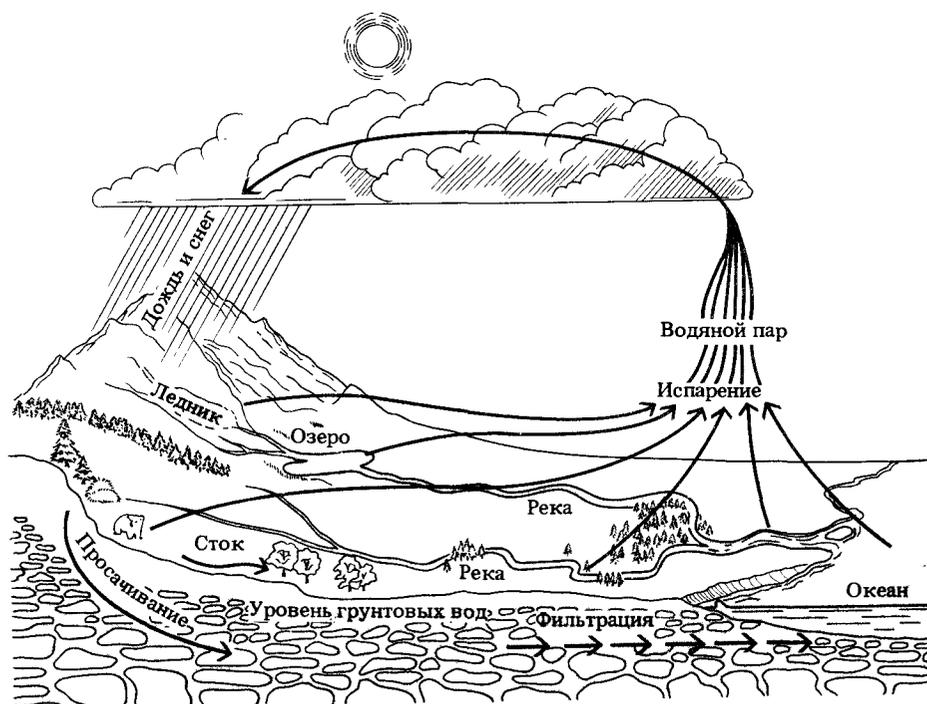
ПРИЛОЖЕНИЕ 2

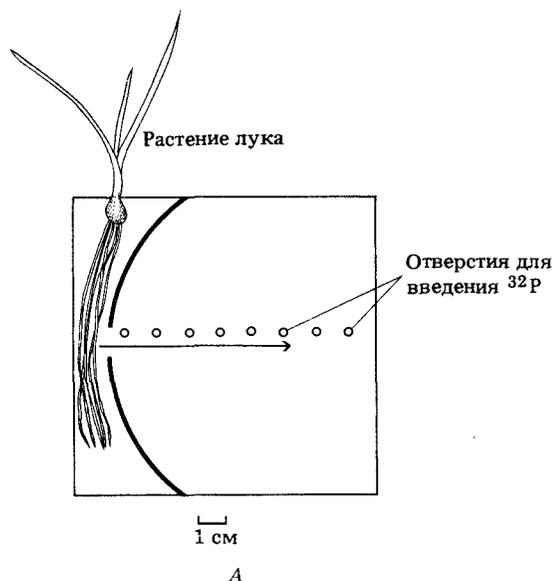
МИКОРИЗА И ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

У большинства высших растений поглощение питательных веществ из почвы значительно усиливается, когда на их корнях поселяются грибы-микоризообразователи (см. гл. 16). Особенно велика роль микоризы в поглощении и переносе фосфора. Доказано также, что она способствует поглощению растениями цинка, марганца и меди. Эти элементы в почве слабоподвижны, и поэтому вокруг корневых волосков и корней быстро образуются обедненные ими зоны. Сеть гиф микоризных грибов распространяется на несколько сантиметров от каждого заселенного ими корня и увеличивает таким образом объем эффективно используемой почвы. Способность микоризы поглощать и транспортировать фосфор, находящийся в почве, была показана в опытах с радиоактивным ^{32}P (А). Помимо увеличения поглощающей поверхности корней значение микоризных грибов заключается и в том, что они могут извлекать фосфор из более разбавленного почвенного раствора и использовать те его источники, которые обычно недоступны растениям.

Увеличение поглощения фосфора с помощью микоризы можно показать, выращивая зараженные и не зараженные ею растения при различном содержании этого элемента в почве (Б). В приведенном в качестве примера опыте проростки цитрусовых, имеющие микоризу, не получая фосфорных удобрений, достигли размера проростков, не имеющих микоризы, но получавших удобрения из расчета 560 кг фосфора на гектар. В этом случае микориза заменила собой фосфорные удобрения, что существенно уменьшило энергетические затраты на получение продукции и ее стоимость.

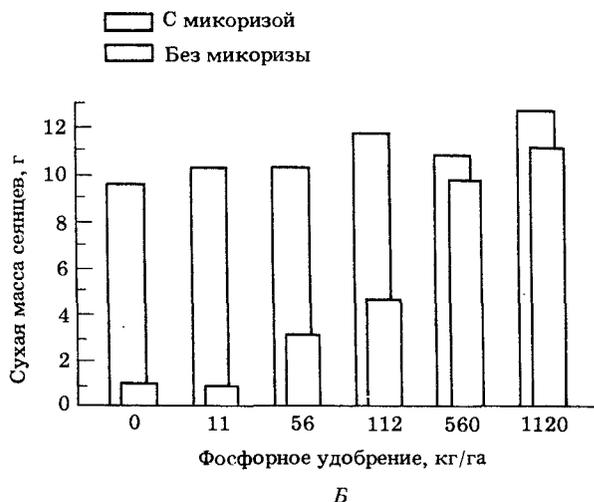
Разные виды растений в различной степени зависят от микоризных грибов. У некоторых растений, таких, как цитрусовые, снабжение фосфором в такой степени определя-





А. Перемещение ^{32}P микоризой. Растения лука, зараженные микоризой, выращивались в специально сконструированных камерах, имеющих маленькие отверстия (показаны стрелками), которые позволяют прорасти в отдельный отсек с почвой только грибным гифам,

но не корням растения. Затем в почву на разных расстояниях от корня внесли ^{32}P . Его обнаруживали в корнях и надземных частях растений, имеющих микоризу. В растения лука без микоризы или при нарушении связей с гифами ^{32}P не проникал. Подавляющее большин-



ство гиф микоризных грибов обнаруживалось на расстоянии 2—5 мм от несущего их корня. Б. Ростковая реакция зараженных и не зараженных микоризой семян цитрусовых на внесение разного количества фосфора

ется микоризой, что без нее они могут расти только при очень высоком содержании фосфора в почве (Б). Для многих видов определен процент увеличения роста в присутствии микоризы. Показательны цифры, полученные для пшеницы (220%), кукурузы (122%), лука (3155%), земляники (250%) и туи (962%). При очень высоком содержании растворимого фосфора, когда в почву вносится большое количество фосфорных удобрений, микориза уже не усиливает рост растений. Более того, обилие удобрений часто подавляет развитие микоризы.

Микоризные грибы присутствуют в большинстве растительных сообществ, однако их количество может уменьшиться или они вообще могут быть уничтожены в результате грубого нарушения почвенного покрова, например вследствие горных работ. Беспорядочное использование в сельском или лесном хозяйстве фунгицидов против патогенных грибов также может привести к гибели микоризы и как следствие — к торможению роста и гибели растений. Поэтому желательны обработанные ядохимикатами почвы вновь инокулировать микоризными грибами. Эктомикоризные грибы можно культивировать и полученный вегетативный мицелий добавлять в почвенные смеси или в гряды. В юго-восточных районах США и на северо-западном побережье Тихого океана семена хвойных часто заражают особыми видами эктомикоризных грибов для улучшения роста растений на неплодородных почвах. Везикулярно-арбускулярные эндомикоризные грибы пока не удается выращивать в чистой культуре, поэтому производство их грибницы требует применения «горшечных культур» растения-хозяина. Споры гриба или корни колонизированного грибом растения, полученные из горшечных культур, используют для инокуляции почвы в оранжереях и питомниках. Из-за сложности массового выращивания таких грибов их коммерческое использование весьма ограничено. При восстановлении

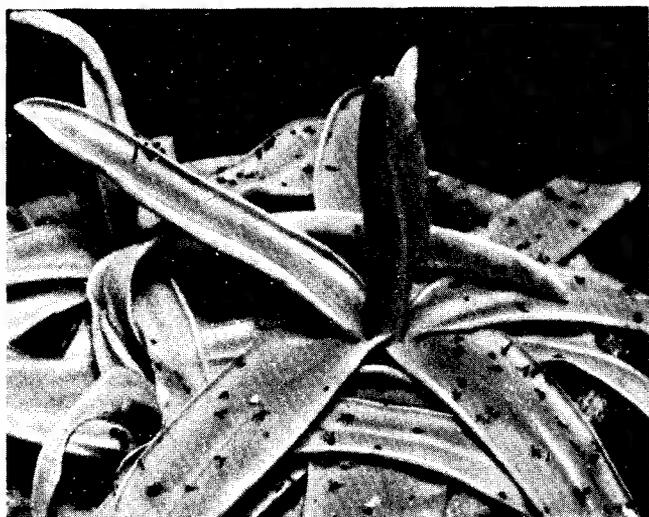
растительности на местах горных работ растения обитавших здесь ранее видов перед посадкой инокулируются в питомниках для улучшения роста и выживания. Заражение эндомикоризными грибами применяется и в питомниках цитрусовых в южной Калифорнии, и в питомниках лиственных пород на юго-востоке США. При выращивании большинства сельскохозяйственных растений на крупных площадях инокуляция микоризными грибами невыгодна. Однако в производстве наиболее ценных культур и особенно растений, выращиваемых в питомниках, микоризные грибы могут быть очень полезны для улучшения роста без внесения дорогостоящих фосфорных удобрений.

Помимо хорошо доказанного усиления поглощения фосфора на бедных почвах микориза благотворно влияет на рост растений и по другим причинам. К ним относятся повышение устойчивости к почвенным патогенным организмам, крайне кислым почвам и засухе.

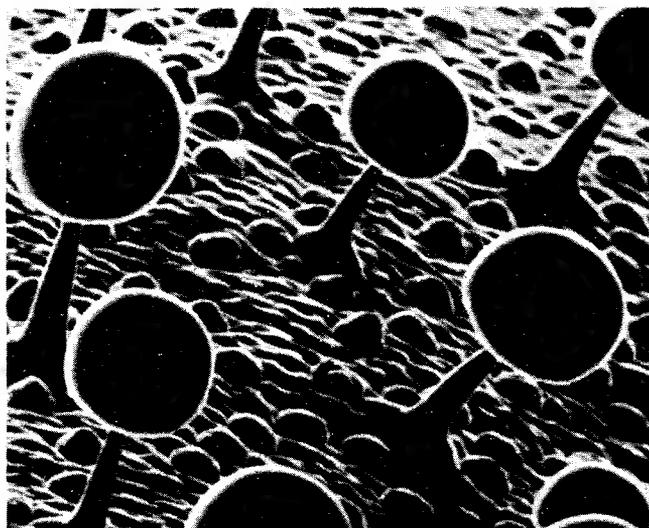
ПРИЛОЖЕНИЕ 3

НАСЕКОМОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

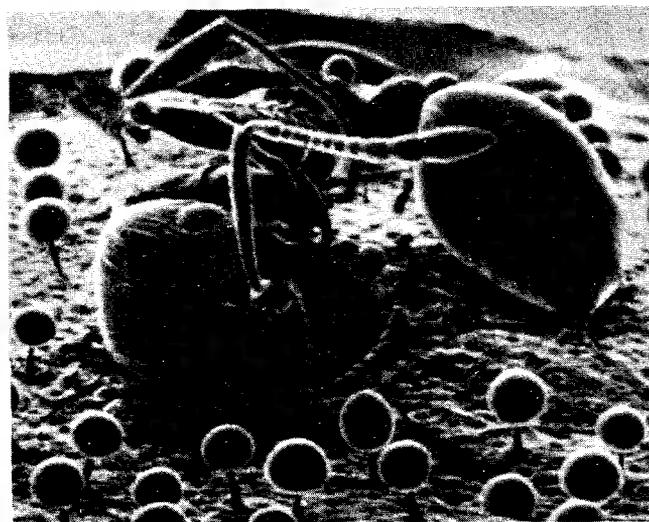
Насекомоядные растения получают минеральные вещества, включая фиксированный азот, от пойманных животных. Некоторые из них, например жирянка *Pinguicula grandiflora*, имеют листья, к поверхности которых приклеиваются мухи и другие мелкие насекомые (А). Ловля насекомых происходит с помощью многочисленных столбчатых желез, расположенных по всему листу. Под сканирующим электронным микроскопом видно, что каждая железа несет округлую капельку слизистого секрета (Б). Это делает лист клейким, как липучка. Когда насекомые прикасаются к каплям секрета, капли вытягиваются и образуют прочные пути, которые можно видеть на снимке вместе с попавшим в них муравьем



А 1 см



Б 80 мкм



В 150 мкм

В). Чем больше бьется насекомое, тем больше желез оно задевает и тем плотнее приклеивается к листу. Среди столбчатых желез имеются и сидячие (Б), которые ничего не выделяют, пока пойманная жертва не дотронется до них. После такой стимуляции сидячие железы выделяют секрет, содержащий ферменты, который быстро образует лужицу вокруг насекомого. Ферменты переваривают жертву, а продукты переваривания накапливаются в жидком секрете. После того как переваривание завершается, жидкость поглощается листом и продукты переваривания распределяются между растущими частями растения.

Пищеварительные ферменты синтезируются в сидячих железах. Пока нет стимуляции, ферменты находятся в увеличенных вакуолях и в клеточных оболочках, где их можно обнаружить с помощью соответствующих цитохимических методов. Например, локализация фермента кислой фосфатазы в оболочках клеток головки железы выявляется по распределению темного продукта реакции (Г). Выделение ферментов происходит в результате выброса воды через головку железы. Этот процесс идет за счет выкачивания ионов хлора из нижележащей клетки-резервуара. «Ионные насосы» встроены в мембраны промежуточной клетки, похожей на эндодермальную; они неактивны в бездействующей железе, но быстро включаются стимулом, идущим от жертвы.

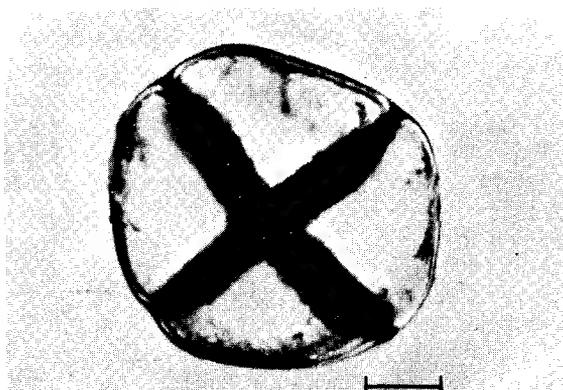
Сходные секреторные механизмы обнаружены у других насекомоядных растений, в том числе у венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*) (см. рис. 25-22) и у росянки (*Drosera*) (см. рис. 26-9).

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

КОМПОСТ

Компостирование — прием старый, как само земледелие, — привлекает повышенный интерес как способ использования органических остатков путем превращения их в удобрение. Исходный продукт — некоторое количество органического материала — листьев, кухонных отходов, навоза, соломы, травы, осадка сточных вод, опилок — плюс популяция бактерий и других обычных микроорганизмов. Единственное требование к условиям — наличие кислорода и влажность. Измельчение органического материала необязательно, но оно увеличивает поверхность, расширяя поле деятельности микроорганизмов, и этим ускоряет процесс.

В компостной куче микроорганизмы быстро растут, генерируя тепло, значительная часть которого сохраняется,



Г 10 мкм

поскольку верхние слои органического материала служат изоляцией. Внутри крупной кучи (например, $2 \times 2 \times 1,5$ м) температура поднимается до 70°C , небольшой — обычно до 40°C . С увеличением температуры меняется популяция деструкторов — термофильные и термотолерантные формы сменяют обычные. По мере отмирания исходных форм микроорганизмов их органическое вещество становится частью образующегося продукта. Побочным эффектом подъема температуры служит гибель обычных патогенных бактерий (которые могут присутствовать, например, в осадке сточных вод), а также цист, яиц, и других незрелых форм паразитов растений и животных.

С течением времени в компостной куче изменяется и рН. Его начальное значение около 6, что сравнимо со слабокислой жидкой средой большей части растительного материала. Образование органических кислот на ранних стадиях разложения вызывает дальнейшее подкисление, рН падает до 4,5—5,0. Однако с подъемом температуры увеличивается и значение рН, и конечный продукт уже слабощелочной (рН 7,5—8,5).

Важным фактором в образовании компоста (как и в любом биологическом процессе, связанном с ростом) является отношение углерода к азоту. Отношение 30 к 1 (по массе) оптимально. Если углерода больше, микробный рост ослабевает. Если больше азота, выделяется аммиак. Если компост слишком кислый, к нему можно добавить известняк (карбонат кальция) для повышения рН, однако его избыток приведет к потере азота.

тить свою жертву, участвуют изменения тургорного давления. Однако теперь представляется, что быстрое закрывание листьев венериной мухоловки связано с необратимым растяжением клеток, которое может начинаться с подкисления клеточных стенок до рН 4,50 и ниже. По мере закрывания листьев клетки нижней эпидермы центральной части каждого листа частично растягиваются, в то время как размеры клеток верхней эпидермы не подвергаются значительному изменению. При открывании листьев растягиваются

Исследование городских компостных куч в Беркли (Калифорния) показало, что при увлажнении и аэрировании больших куч образование компоста может быть завершено уже за 2 недели. Обычно на завершение процесса уходит три или более зимних месяцев. Если компост внести в почву прежде, чем процесс его образования закончен, это может временно обеднить почву растворимым азотом.

Из-за резкого сокращения объема растительных остатков при компостировании оно может быть очень удобным способом уничтожения отходов. В Скарсдейле (шт. Нью-Йорк), например, листья, компостируемые на городской свалке, уменьшились до 1/5 своего первоначального объема. К тому же из них образовалась добавка к почве, улучшающая ее аэрацию и водоудерживающую способность. Химический анализ показывает, что богатый компост содержит в пересчете на сухую массу только около 1,5 — 3,5% азота, 0,5—1,0% фосфора и 1,0—2,0% калия, что значительно меньше, чем в искусственных удобрениях. Однако в отличие от этих удобрений компост может служить источником почти всех известных элементов, необходимых растениям. Компост обеспечивает длительное и сбалансированное поступление питательных веществ, которые постепенно образуются по мере его разложения в почве.

В то время как минеральные удобрения становятся все дороже и труднодоступнее, а водоемы все сильнее загрязняются ими и органическими остатками, компостирование становится все более привлекательной альтернативой.

Каждая половина листа венериной мухоловки снабжена тремя чувствительными волосками. Если насекомое попадет на один из листьев, привлеченное нектаром, выделяемым на его поверхность, оно задевает волоски и запускает таким образом механизм закрывания листа, действующий подобно ловушке. Зубчатые края смыкаются, половинки листа постепенно сжимаются, и насекомое оказывается прижатым к переваривающим железкам, расположенным на поверхности ловушки (рис. 25-22).

Рис. 25-23. А. Листья люпина (*Lupinus arizonicus*), поворачивающиеся вслед за солнцем. Это явление называют гелиотропизмом. Б. Гелиотропизм у подсолнечника



А



Б

Движение воды и растворенных веществ в растениях

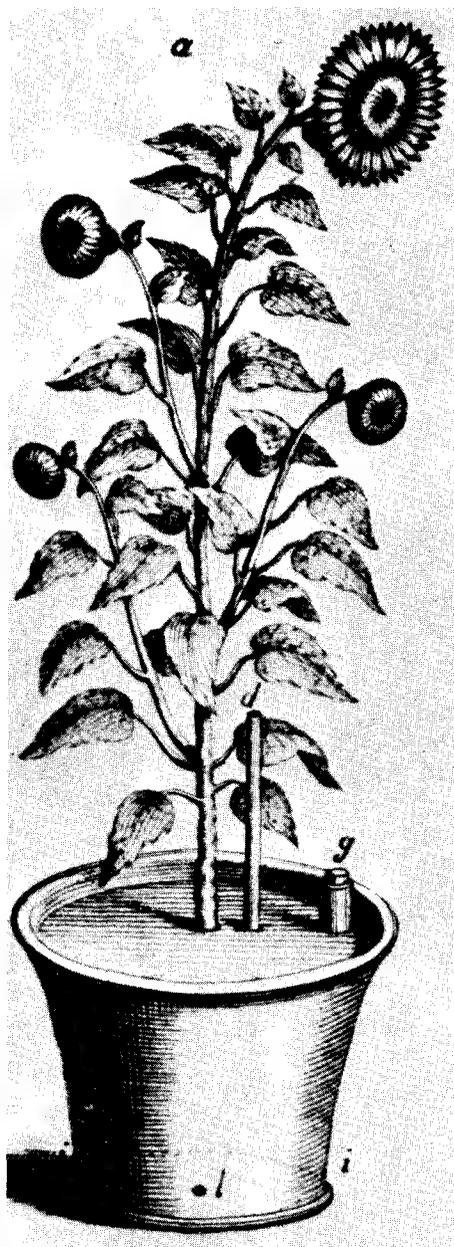


Рис. 27-1. Схематическое изображение растения подсолнечника, которое использовал Хейлс в своих работах по изучению движения воды в растениях. Хейлс обнаружил, что большую часть воды, которую растение «всасывает», оно затем теряет в результате «потения»

Способность растения транспортировать органические и неорганические вещества, в том числе воду, необходима как для его нормального функционирования, так и для поддержания формы и структуры. В первой части этой главы мы рассмотрим поступление воды и растворенных веществ из почвы к надземным частям растения. Затем, в конце главы, мы обсудим, каким образом растворимые вещества и вода перемещаются из мест, где происходит фотосинтез, в остальные части растения. Вначале мы остановимся на процессе транспирации, поскольку именно он обеспечивает перемещение воды в растении.

ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ В РАСТЕНИЯХ

Транспирация

В начале XVIII в. английский врач С. Хейлс заметил, что растения поглощают значительно больше воды, чем животные. Он установил, что при пересчете на единицу массы одно растение подсолнечника «всасывает» и «выпотевает» каждые 24 ч в 17 раз больше воды, чем человек (рис. 27-1). В самом деле, общее количество воды, поглощаемой растением, огромно — много больше того, которое используется животным, сравнимым по весу. Животному требуется меньше воды потому, что она рециркулирует в его организме в составе плазмы крови и других жидкостей. У растений более 90% воды, поглощенной корнями, поступает в атмосферу в виде водяного пара (табл. 27-1). По определению этот

Таблица 27-1. Потеря воды в результате транспирации одним растением за вегетационный период¹⁾

Растение	Потеря воды, л
Вигна (<i>Vigna sinensis</i>)	49
Картофель (<i>Solanum tuberosum</i>)	95
Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	95
Томат (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	125
Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	206

¹⁾ По: Ferry, J. F.: Fundamentals of Plant Physiology, The Macmillan Company, New York, 1959.

процесс, называемый *транспирацией*, представляет собой потерю водяного пара любой частью растения, хотя самые главные органы транспирации — листья.

Почему же растения теряют так много воды в процессе транспирации? На этот вопрос можно ответить, рассмотрев фотосинтез — основной процесс, происходящий в листьях, который обеспечивает питательными веществами все растение. Энергия, необходимая для фотосинтеза, поступает от Солнца. Поэтому для максимального фотосинтеза растение должно развернуть и подставить солнечному свету максимальную поверхность. Но для фотосинтеза необходим не только свет — хлоропластам нужна и двуокись углерода. В большинстве случаев двуокись углерода легкодоступна ра-

тению из окружающего воздуха, но попасть в клетку (посредством диффузии) она может только в растворенном состоянии, поскольку плазматическая мембрана почти непроницаема для газообразной формы двуокиси углерода. Поэтому углекислый газ должен войти в контакт с влажной поверхностью клетки. Но как только вода поступает на поверхность листа, начинается испарение. Растения выработали целый ряд специальных приспособлений для ограничения испарения, но все они уменьшают приток двуокиси углерода. Другими словами, поглощение углекислоты для фотосинтеза и потеря воды в процессе транспирации представляют собой неразрешимое противоречие в жизни зеленого растения.

Поглощение воды корнями

Корневая система служит для закрепления растения в почве и, самое главное, для удовлетворения огромных потребностей листьев в воде. Почти вся вода, которую растение забирает из почвы, проходит через самые молодые части корня. Поглощение воды происходит прямо через эпидерму корня. Корневые волоски, расположенные на несколько миллиметров выше кончика корня, создают гигантскую поглощающую поверхность (рис. 27-2; табл. 27-2). Из корневых волосков вода поступает через кору, эндодерму (самый внутренний слой коровых клеток) и перицикл к первичной ксилеме. Попав в проводящие элементы ксилемы, вода поднимается по корню и стеблю в листья.

Вода и растворенные вещества перемещаются в растениях по *апопластному* (через клеточные оболочки), *симпластному* (от протопласта к протопласту через плазмодесмы) или смешанному путям. Основной путь воды через эпидерму и кору корня — апопластный (рис. 27-3). Однако в эндодерме вода должна пройти через плазматические мембраны и протопласты плотно упакованных эндодермальных клеток, потому что на их радиальных и поперечных стенках расположены водонепроницаемые пояски Каспари (см. гл. 21). Эндодерма, таким образом, создает осмотический барьер между корой корня и его центральным цилиндром.

В периоды сильной транспирации вода, окружающая корневые волоски, может расходоваться так быстро, что почва иссушается и вода начинает поступать к корневым волоскам через мелкие почвенные поры с некоторого расстояния. В целом корни «находят» воду по мере роста, хотя в сухой почве они расти не будут. В нормальных условиях корни яблони, например, вырастают в среднем на 3—9 мм в день, корни степных трав могут вырасти более чем на 13 мм в день, а корни кукурузы — в среднем на 52—63 мм в день. Такой быстрый рост может иметь впечатляющий результат: четырехмесячное растение ржи (*Secale cereale*) имеет около 10 000 км корней и много миллиардов корневых волосков.

Таблица 27-2. Число корневых волосков на квадратный сантиметр поверхности корня у растений трех видов¹

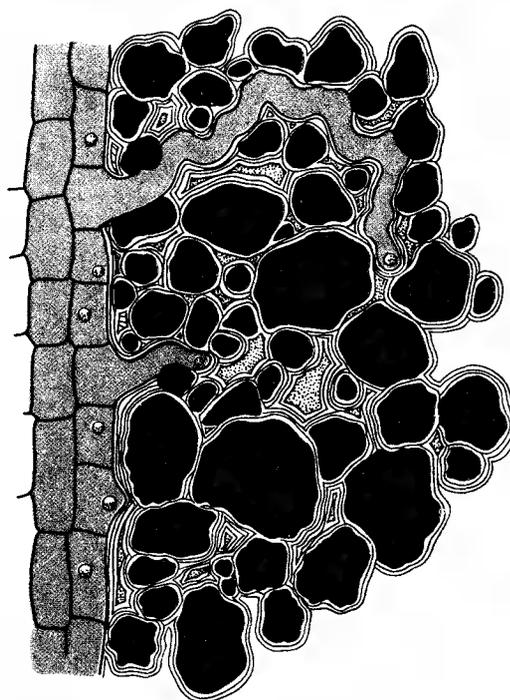
Растение	Плотность корневых волосков
Сосна ладанная (<i>Pinus taeda</i>)	217
Белая акация (<i>Robinia pseudo-acacia</i>)	520
Рожь (<i>Secale cereale</i>)	2500

¹ По: Ferry, J. F.: Fundamentals of Plant Physiology, The Macmillan Company, New York, 1959.

Транспирационный ток помимо обеспечения побега водой снабжает его еще и неорганическими ионами (рис. 27-4). После того как ионы поглощаются наружными клетками корня, они переносятся через кору и секретируются в ксилему. В процессе транспирации ионы быстро разносятся по растению.



А



Б

Рис. 27-2. А. Первичный корень проростка редьки (*Raphanus sativus*), на котором видны корневые волоски. Б. Корневые волоски, окруженные почвенными частицами, удерживающими воду

Рис. 27-3. Основные пути перемещения воды (черная линия) и неорганических ионов (цветная линия) из почвы через эпидерму и кору в ксилемные, или проводящие воду, элементы корня. Вода движется в основном по апопласту, пока не достигнет эндодермы, где апопластное движение перекрывается поясками Каспари. Пояски Каспари заставляют воду на пути к ксилеме пересечь плазматические мембраны и протопласты эндодермальных клеток. Пройдя сквозь плазматическую мембрану на внутренней поверхности эндодермы, вода может снова пойти по апопластному пути до полостей элементов ксилемы. Неорганические ионы активно поглощаются эпидермальными клетками и затем перемещаются по симпласту через кору в паренхимные клетки, из которых они перекачиваются в элементы ксилемы

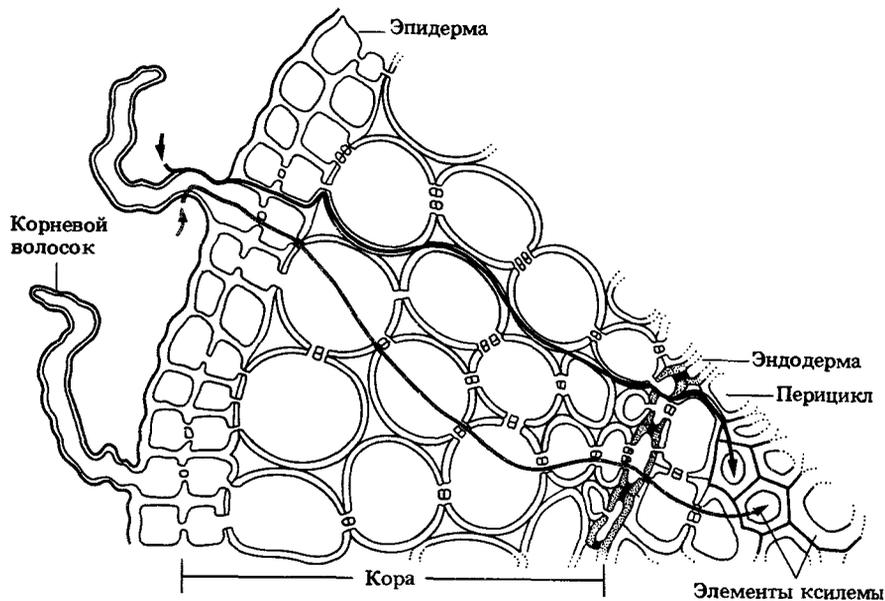
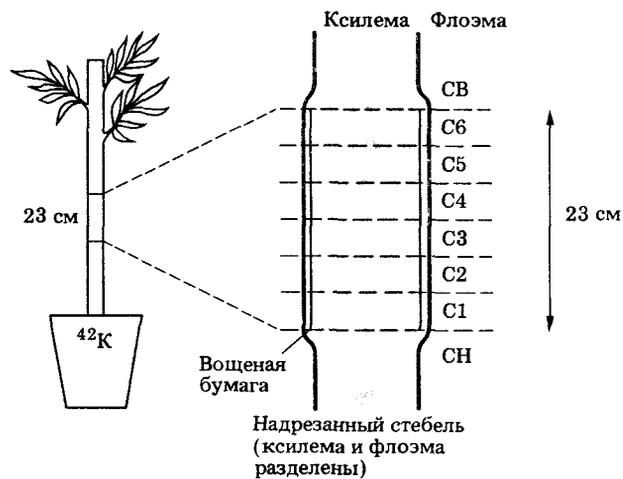


Рис. 27-4. Радиоактивный калий (^{42}K), добавленный к почвенной воде, показывает, что восходящий ток воды и неорганических ионов идет по ксилеме. Между ксилемой и флоэмой была вставлена вощная бумага для предотвращения латерального перемещения изотопа. Относительные количества радиоактивного калия, обнаруженные в каждом сегменте стебля, приведены в таблице



		^{42}K , млн $^{-1}$ во флоэме	^{42}K , млн $^{-1}$ в ксилеме
Выше надреза	CB	53	47
Надрезанная часть	C6	11,6	119
	C5	0,9	122
	C4	0,7	112
	C3	0,3	98
	C2	0,3	108
Ниже надреза	C1	20	113
	CH	84	58

Корневое давление и гуттация

Когда транспирация очень слаба или отсутствует вообще, например ночью, корневые клетки еще могут перекачивать ионы в ксилему. Поскольку проводящая ткань корня окружена эндодермой, ионы не могут выйти из ксилемы. В

результате водный потенциал (см. гл. 4) ксилемы становится более отрицательным и по закону осмоса вода устремляется в ксилему через окружающие клетки. Таким образом создается положительное давление, называемое *корневым давлением*, которое заставляет воду и растворенные ионы подниматься вверх по ксилеме (рис. 27-5).

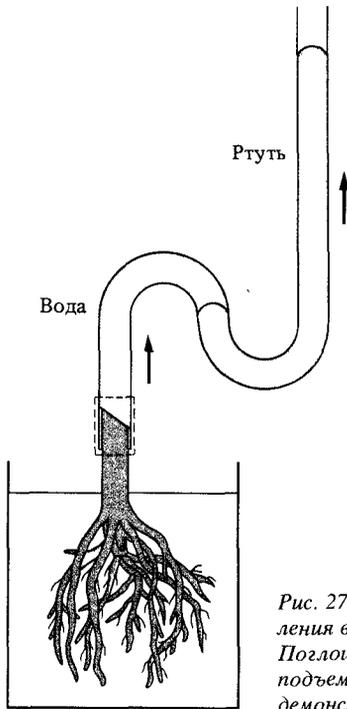


Рис. 27-5. Демонстрация корневого давления в срезанном основании растения. Поглощение воды корнями вызывает подъем ртути в трубке. Данный метод демонстрирует давление в 3—5 бар

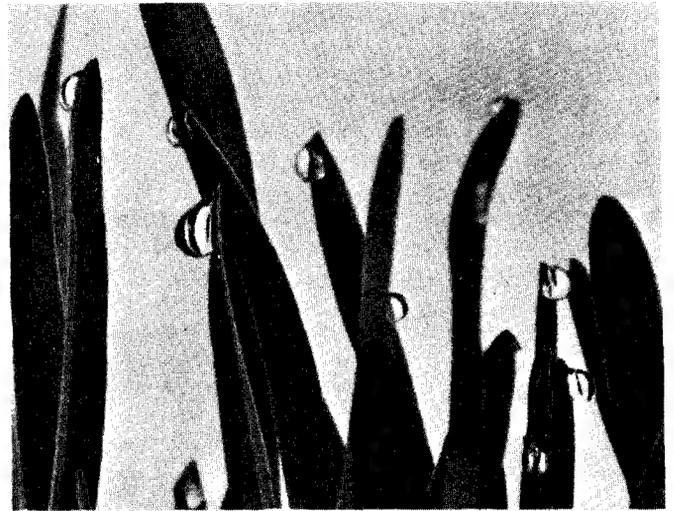


Рис. 27-6. Гуттация. Капельки воды на концах листьев ячменя (*Hordeum vulgare*) тоже свидетельствуют о наличии корневого давления. Эти капельки не конденсируются из водяного пара окружающего воздуха. Они выжимаются из листа через специальные отверстия — гидатоды, находящиеся на концах листьев

Похожие на росу капельки воды на концах травянок демонстрируют ранним утром работу корневого давления (рис. 27-6). Эти капельки — не роса, которая конденсируется из водяного пара, находящегося в воздухе; они появляются на листьях в процессе *гуттации* (от лат. gutta — капля). Капли выделяются не через устьица, а через *гидатоды* — специальные отверстия на концах и краях листьев (рис. 27-7). При гуттации вода буквально выжимается из листьев корневым давлением.

Корневое давление наименее эффективно днем (когда передвижение воды по растению наиболее интенсивно) и никогда не бывает достаточным для подъема воды к вершине высокого дерева. Более того, у многих растений, к которым относятся хвойные, например у сосны, корневое давление вообще не развивается. Таким образом, его, по-видимому, можно рассматривать как побочный эффект механизма закачивания ионов в ксилему и как дополнительный способ передвижения воды в побеге при особых условиях.

Пассивное поглощение воды

В периоды интенсивной транспирации ионы, аккумулированные в ксилеме корня, выносятся в транспирационном токе и осмотическое движение через эндодерму уменьшается. Корни при этом превращаются в пассивную поглощающую поверхность, через которую вода увлекается объемным потоком, образующимся в транспирирующих побегах. Некоторые исследователи считают, что практически все поглощение воды корнями транспирирующего растения происходит таким пассивным способом.

Передвижение воды

Вода поступает в растение через корни и выделяется в больших количествах через листья. Каким образом вода перемещается по растению, часто преодолевая большие расстояния

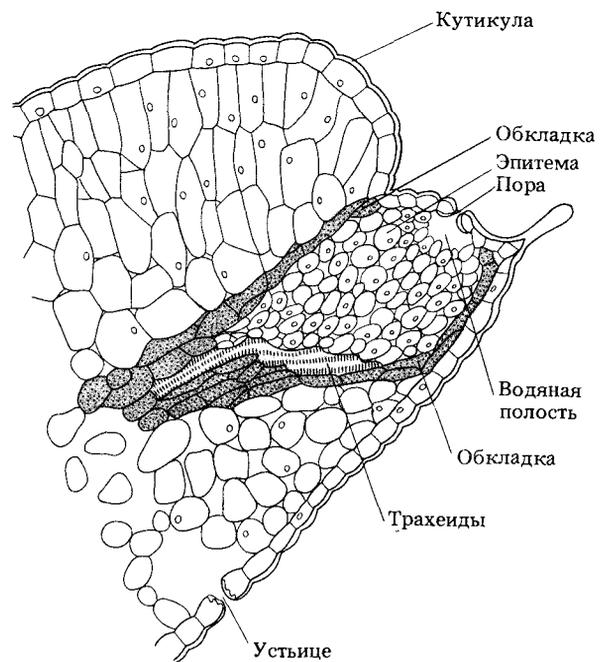


Рис. 27-7. Продольный срез через гидатоду листа *Saxifraga lingulata*. Гидатода состоит из терминальных трахеид окончания проводящего пучка, тонкостенной паренхимы (эпитемы) с многочисленными межклетниками и эпидермальными порами. Трахеиды прямо контактируют с эпитемой. Эпидермальные поры обычно представляют собой устьица, лишенные способности открываться и закрываться

по вертикали? Этот вопрос занимал многие поколения ботаников.

Основной путь, по которому поднимается вода, точно установлен. Вы можете проследить этот путь с помощью простого эксперимента. Поместите срезанный стебель в воду, подкрашенную безвредной краской (стебель лучше срезать под водой, чтобы воздух не попал в проводящие элементы ксилемы), и затем следите за перемещением жидкости в листья. Краска отчетливо выявит проводящие элементы ксилемы. Опыты с радиоактивными изотопами подтверждают, что изотоп и, по-видимому, вода действительно поднимаются по сосудам (или трахеидам) ксилемы. В опыте, показанном на рис. 27-4, ксилему осторожно отделили от флоэмы. Более ранние эксперименты, в которых подобного разделения не проводилось, давали неопределенные результаты из-за латерального движения из ксилемы во флоэму. Однако это латеральное движение, как показывают эксперименты, не является необходимым для общего перемещения воды и минеральных веществ из почвы в лист.

Таков путь, по которому движется вода, но каким образом осуществляется это движение? Логика подсказывает две возможности: вода выталкивается снизу или ее тянут сверху. (Третий вариант — наличие активных насосов, или «сердцец» по ходу движения — предлагался время от времени, но больше всерьез ботаниками не рассматривается.) Первая из указанных возможностей уже была исключена. Корневое давление, как указывалось выше, существует не у всех растений, а если оно и есть, то не способно поднять воду к вершине высокого дерева. Поэтому мы останавливаемся на гипотезе, предполагающей, что вода «протягивается» через все растение (эту гипотезу подтверждают имеющиеся данные).

Механизм когезии-адгезии-натяжения

Когда во время транспирации вода испаряется с поверхности клеточных оболочек, ограничивающих межклеточные пространства внутри листа, она замещается водой из клеток, диффундирующей через плазматическую мембрану. Мембрана свободно пропускает воду, но непроницаема для растворенных веществ, находящихся в клетке. В результате концентрация веществ в клетке повышается, а водный потенциал снижается. Возникает градиент водного потенциала между этой клеткой и соседними, более насыщенными водой. Эти клетки в свою очередь отбирают воду у других, пока в конце концов «цепочка» не достигнет жилки и не установится натяжение воды в ксилеме. Из-за чрезвычайной силы сцепления молекул воды это натяжение существует на всем протяжении стебля до самых корней, так что вода вытягивается из них, продвигается по ксилеме и распределяется среди клеток, которые испаряют ее в атмосферу (рис. 27-8). В результате потери воды водный потенциал корней становится более отрицательным, что увеличивает их способность извлекать воду из почвы.

Теория передвижения воды известна как теория когезии (сцепления)-натяжения, поскольку перемещение воды зависит от силы сцепления молекул воды, которая позволяет ей выдерживать натяжение (рис. 27-9). Однако эту теорию лучше было бы назвать теорией когезии-адгезии-натяжения, поскольку адгезия (прилипание) молекул воды к оболочкам трахеид и сосудов ксилемы и к оболочкам клеток листьев и корней так же важна для подъема воды, как когезия и натяжение. Клеточные оболочки, вдоль которых движется вода,

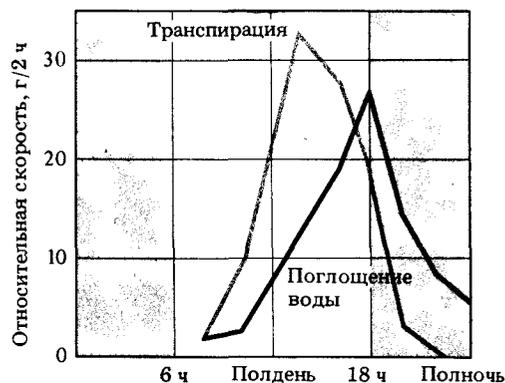


Рис. 27-8. Исследования перемещения воды в ясеню (*Fraxinus*) показывают, что увеличение поглощения воды следует за увеличением транспирации. Эти данные подтверждают, что потеря воды создает силу, необходимую для ее поглощения

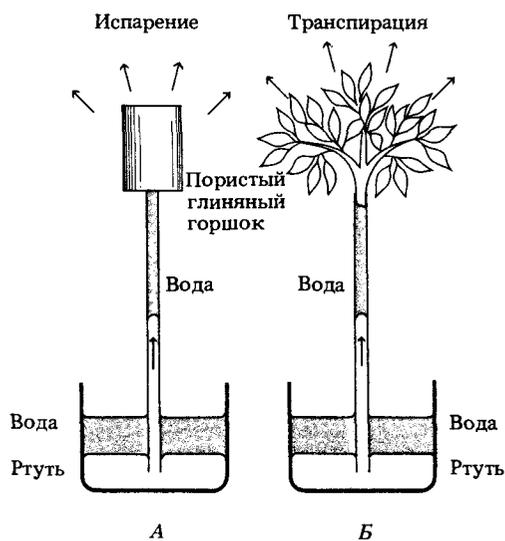


Рис. 27-9. А. Простая физическая система, иллюстрирующая теорию когезии-адгезии-натяжения. Пористый глиняный горшок наполняется водой и прикрепляется к концу длинной тонкой стеклянной трубки, также заполненной водой. Заполненная водой трубка опускается нижним концом в ртуть, налитую в стакан. Вода испаряется через поры горшка и замещается водой, которая втягивается из трубки и поднимается по ней как непрерывный столб. По мере подъема воды в трубку втягивается ртуть и замещает воду. Б. Транспирация листьев приводит к потере воды, достаточной для создания подобного отрицательного давления. Поэтому теорию когезии-адгезии-натяжения часто называют «теорией транспирационной тяги»

в процессе эволюции превратились в поверхность, очень эффективно притягивающую воду, что дает максимальные преимущества для адгезии воды и создает условия, благоприятные для проявления ее когезивности. Надежности системы способствует и малый диаметр проводящих элементов ксилемы — сосудов и трахеид, по которым передвигается вода.

Нет сомнения, что прочность на разрыв у воды достаточно высока и способна предотвратить разделение ее молекул под действием натяжения, необходимого для подъема воды по ксилеме высокого дерева. Например, было показано, что столб воды в тонкой капиллярной трубке выдерживает натяжение в -264 бар, а для подъема воды к вершине секвойи (*Sequoia sempervirens*) по расчетам требуется натяжение всего лишь около -20 бар. Подсчитано, что прочность на разрыв у воды очень высока: между 1300 и 1500 бар, а возможно, даже $15\ 000$ бар!

Как можно проверить теорию когезии-адгезии-натяжения? Способ ее прямой проверки заключается в измерении натяжения воды в ксилеме. Когда срезают ветвь с транспирирующего дерева, то вода в сосудах резко отступает от края среза. Поместив ветвь в толстостенную камеру, можно приложить к ней такое давление, чтобы увидеть (при соответствующем увеличении), как мениски водяных столбов в сосудах поднимаются к поверхности среза (рис. 27-10). Давление,

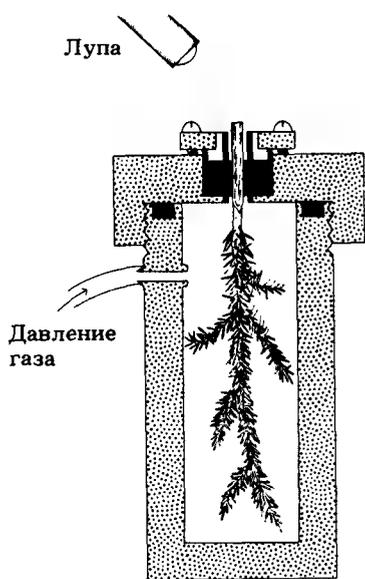


Рис. 27-10. Измерение натяжения воды в ксилеме. Ветвь, у которой хотят измерить натяжение в ксилеме, срезают и помещают в камеру для измерения давления. Когда ветвь срезают, ксилемный сок, который испытывал до этого натяжение, отступает в ксилему от поверхности среза. В камере повышают давление до тех пор, пока сок не появится на поверхности среза стебля. Предполагая, что равное давление требуется для перемещения сока в обоих направлениях, считают, что положительное давление, необходимое для подъема сока к срезу, равно натяжению, существовавшему в ксилеме до того, как была перерезана ветвь

требующееся для возвращения воды к срезу, равно по величине натяжению воды, существовавшему в ветви до среза. Результаты, полученные данным методом, полностью совпадают с предсказаниями теории когезии-адгезии-натяжения.

Вторая группа данных, находящихся в соответствии с этой теорией, показывает, что движение воды начинается с вершины дерева. Скорость ксилемного тока в разных частях дерева была измерена простым методом с использованием маленького элемента для нагревания в течение нескольких секунд содержимого ксилемы и чувствительной термопары для определения момента, когда нагретый ксилемный сок пройдет мимо фиксированной точки (рис. 27-11). Как показывает график, утром движение сока начинается сперва в ветвях, поскольку натяжение появляется ближе к листьям, а затем в стволе. Вечером скорость тока уменьшается сначала в ветвях, поскольку уменьшается потеря воды листьями, а затем в стволе. У деревьев с широкими сосудами ($200-400$ мкм в диаметре) наблюдается полуденный пик скорости от 16 до 45 м/ч (измерения на уровне груди человека), а у деревьев с узкими сосудами ($50-150$ мкм в диаметре) полуденный пик скорости ниже — от 1 до 6 м/ч.

Третья группа данных получена в результате измерения суточных колебаний диаметра древесного ствола (рис. 27-12). Сжатие ствола происходит из-за отрицательного давления в водных путях ксилемы. Молекулы воды, приликая к стенкам сосудов, втягивают их внутрь. Когда утром начинается транспирация, сначала сжимается верхняя часть ствола, поскольку вода вытягивается из ее ксилемы прежде, чем может быть замещена водой из корней. Затем уменьшается в диаметре нижняя часть ствола. Позже в течение дня, когда снижается интенсивность транспирации, верхняя часть ствола расширяется раньше, чем нижняя.

Подчеркнем, что энергией для испарения молекул воды — и тем самым для движения воды и минеральных веществ по растению — поставляет не растение, а непосредственно

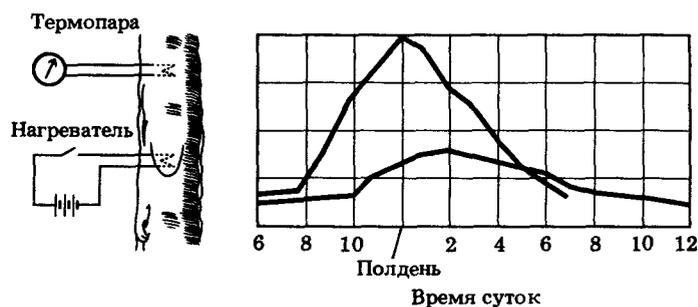


Рис. 27-11. Способ измерения скорости движения сока. Маленький нагревательный элемент, введенный в ксилему, в течение нескольких секунд нагревает восходящий сок. Термопара, помещенная выше нагревательного элемента, регистрирует проходящую волну тепла. Экспериментатор отмечает интервал между этими двумя событиями. Как видно на графике, утром увеличение скорости движения сока начинается сначала в ветвях (верхняя кривая), затем в стволе (нижняя кривая). Вечером скорость уменьшается сначала в ветвях, затем в стволе

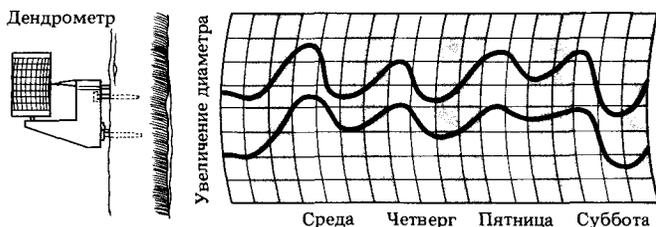


Рис. 27-12. Дендрометр (слева) регистрирует небольшие суточные изменения диаметра древесного ствола. Одновременные измерения на двух разных высотах показывают, как видно на графике, что утром сжатие ствола происходит в его верхней части немного раньше, чем в нижней. Эти данные означают, что транспирация листьев «вытягивает» воду из ствола прежде, чем она может быть замещена водой из корней. Затемненные полосы обозначают ночное время

Солнце. Отметим также, что это движение возможно благодаря исключительной способности молекул воды к когезии и адгезии, которую растения так умело используют.

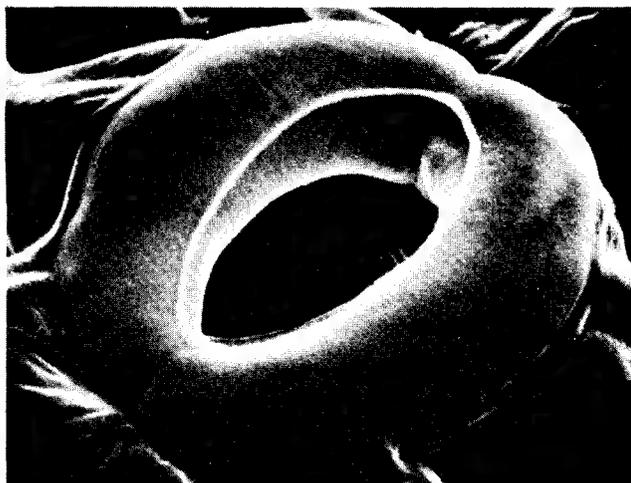
Регуляция транспирации

Когда двуюкись углерода, необходимая для фотосинтеза, поглощается листьями, водяной пар поступает в атмосферу в результате транспирации, что может быть крайне опасно для растения. Эти два процесса неотделимы друг от друга, однако существует ряд специальных приспособлений, которые сводят к минимуму потери воды и в то же время благоприятствуют поглощению углекислоты.

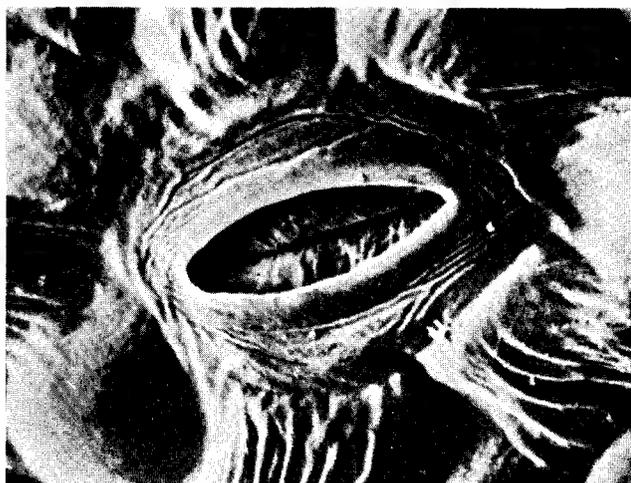
Кутикула и устьица

Листья покрыты кутикулой, которая делает их поверхность в значительной степени непроницаемой как для воды, так и для двуюкиси углерода. Лишь малая доля транспируемой растением воды уходит через этот защитный наружный слой, а другая небольшая часть выходит через чечевички коры. Наибольшее количество воды при транспирации растение теряет через устьица (рис. 27-13). Устьичная транспирация включает два этапа: (1) испарение воды с поверхности клеточных стенок, ограничивающих межклеточные, или воздушные, пространства листа; (2) диффузию образовавшегося водяного пара из межклеточных пространств в атмосферу через устьица (см. рис. 27-18).

Устьица — это мелкие отверстия в эпидерме. Каждое устьице окружено двумя замыкающими клетками, которые могут изменять свою форму и таким образом открывать и закрывать устьичную щель. Устьица имеются и в молодых стеблях, но их значительно больше в листьях. Число устьиц может быть довольно велико. Например, на один квадратный сантиметр поверхности листа табака приходится около 12 000 устьиц. Устьица ведут в воздушные полости листа, окруженные тонкостенными клетками мезофилла. Воздух этих полостей, составляющих от 15 до 40% общего объема листа, насыщен водяным паром, который удаляется с влажных поверхностей клеток мезофилла. Хотя устьица зани-



А



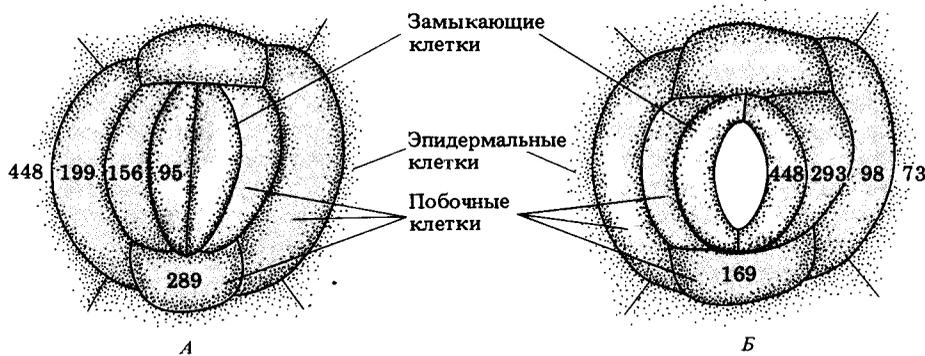
Б

Рис. 27-13. На микрофотографиях, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, видны открытое устьице в эпидерме листа огурца (*Cucumis sativus*) (А) и закрытое устьице в эпидерме листа петрушки (*Petroselinum*) (Б). Устьица ведут в воздушные полости листа, окруженные тонкостенными фотосинтезирующими клетками мезофилла. Воздушные полости насыщены водяным паром, который испаряется с поверхностей клеток мезофилла

мают около 1% всей площади листа, более 90% воды, транспируемой растением, испаряется через них. Остальное теряется через кутикулу.

Закрывание устьиц не только предотвращает потерю водяного пара листом, но, как указывалось выше, прекращает доступ углекислоты в лист. Некоторое количество углекислоты, однако, образуется в растении в процессе дыхания, и пока имеется свет, эта углекислота может быть использована для поддержания фотосинтеза на очень низком уровне даже при закрытых устьицах.

Рис. 27-14. Изменение концентрации калия в устьичном комплексе (закрывающие и побочные клетки) и соседних обычных эпидермальных клетках листа коммелины (*Commelina communis*). Закрывающие клетки устьиц листа коммелины связаны с шестью побочными клетками — четырьмя латеральными и двумя терминальными. А. Концентрация калия в вакуолях разных клеток при закрытых устьицах. Б. Концентрация калия в разных клетках при открытых устьицах. Для определения содержания калия в индивидуальных клетках использовались чувствительные к калию микроэлектроды



Механизм устьичных движений

Устьичные движения обусловлены изменениями тургорного давления в замыкающих клетках. Открывание происходит, когда в замыкающих клетках активно накапливаются растворенные вещества. Накопление растворенных веществ приводит к поступлению воды в замыкающие клетки и созданию тургорного давления, превышающего таковое в побочных клетках. Закрывание устьиц обеспечивается обратным процессом: с уменьшением количества растворенных веществ в замыкающих клетках вода выходит из них и тургорное давление падает. Таким образом, тургор поддерживается или исчезает в результате пассивного осмотического движения воды в клетки или из клеток по градиенту водного потенциала.

Градиент водного потенциала создается преимущественно ионами калия (K^+). Ионы калия обнаружены в замыкающих клетках открытых устьиц более чем у 50 видов растений, включая САМ-растения, чьи устьица открыты ночью. Определение содержания калия в одной замыкающей клетке, проведенное специальным методом, показывает, что концентрация калия возрастает, когда устьица открыты, и падает, когда они закрыты. Побочные клетки служат резервуаром ионов калия. Градиент калия между замыкающими и побочными клетками существенно изменяется, что сопровождается осмотическим движением воды и вследствие этого изменением тургора (рис. 27-14).

Вместе с положительно заряженными ионами K^+ , которые переносятся в таких количествах, для сохранения электрической нейтральности клетки должны перемещаться и отрицательно заряженные ионы (анионы). В этом

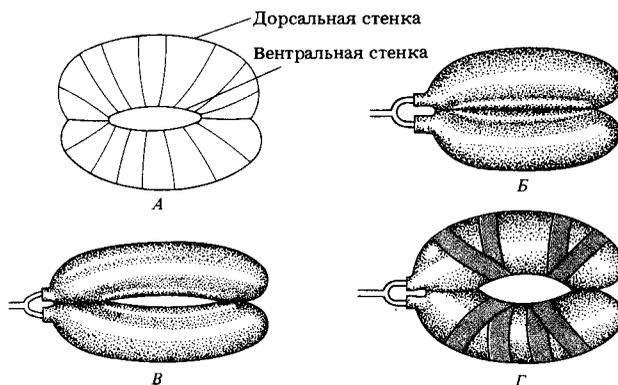
отношении особенно велика роль двух анионов — хлорида и малата.

Структура оболочек замыкающих клеток играет решающую роль в движении устьиц. В процессе растяжения спаренных замыкающих клеток два фактора способствуют их изгибанию и таким образом открыванию устьичной щели. Один из них — радиальная ориентация целлюлозных микрофибрилл в оболочках замыкающих клеток (рис. 27-15, А). Эти радиальные мицеллы позволяют замыкающим клеткам удлиниться и одновременно не дают им расширяться. Второй ограничитель находится на концах замыкающих клеток, где они соединяются друг с другом. Их общая стенка почти не меняет свою длину во время открывания и закрывания устьиц. Поэтому увеличение тургорного давления заставляет внешние (дорсальные) стенки замыкающих клеток отодвигаться наружу по отношению к их общим стенкам. Когда это происходит, радиальные мицеллы вовлекают в это движение стенки, окаймляющие устьичную щель (вентральные стенки), и щель открывается. Рис. 27-15, Б—Г иллюстрирует результаты опытов с баллонами, которые проводились для подтверждения роли радиальных мицелл в движении устьиц.

Факторы, влияющие на движение устьиц

Среди внешних факторов, влияющих на открывание и закрывание устьиц, потеря воды имеет наибольшее значение. Когда тургор листа падает ниже определенного критического уровня, неодинакового у различных видов растений, ширина устьичной щели становится меньше. Потеря воды перекрывает действие других факторов на устьица, но устьичные движения могут происходить и независимо от уве-

Рис. 27-15. А. Схема пары замыкающих клеток. Радиальные линии показывают расположение целлюлозных микрофибрилл в оболочках замыкающих клеток. Б—Г. Схема модели, используемой для изучения роли радиальных мицелл в открывании устьиц. Б. Два не до отказа наполненные газом баллона, склеенные вместе у концов. В. Те же баллоны под большим давлением. Видна узкая щель между ними. Г. Пара наполненных газом баллонов, перетянутых лентой, имитирующей радиальные мицеллы. Щель значительно шире, чем в предыдущем случае (см. В)



личения или уменьшения количества воды в растении. Наиболее замечательным примером этого служат наблюдающиеся у многих видов регулярные открывания устьиц утром и закрывания их вечером, которые происходят и при отсутствии изменений в снабжении растения водой.

В периоды водного дефицита у многих растений резко повышается содержание абсцизовой кислоты (АБК). «Подкормка» или обработка листьев АБК приводит к закрыванию устьиц в течение нескольких минут. Более того, влияние АБК на движение устьиц легко обратимо. Экспериментальные данные говорят о том, что выход растворенного вещества (K^+) из замыкающих клеток начинается, когда в устьица попадает АБК, образовавшаяся в мезофилле и сигнализирующая устьицам о том, что клетки мезофилла испытывают недостаток воды. Механизм действия АБК на замыкающие клетки еще остается нераскрытым.

К другим факторам внешней среды, влияющим на движение устьиц, относятся *концентрация двуокиси углерода, свет и температура*. У большинства видов увеличение концентрации CO_2 вызывает закрывание устьиц. Сила реакции на CO_2 зависит от вида растения и степени водного стресса, от которого данное растение пострадало или страдает. У кукурузы (*Zea mays*) устьица могут отреагировать на изменение концентрации CO_2 в течение секунд. Показано, что восприятие уровня CO_2 происходит в замыкающих клетках.

У большинства видов устьица открываются на свету и закрываются в темноте. Частично это можно объяснить использованием CO_2 в процессе фотосинтеза, что приводит к снижению содержания ее в листе. Однако свет оказывает и более прямое действие на устьица. Давно известно, что синий свет стимулирует открывание устьиц независимо от концентрации CO_2 . Например, протопласты замыкающих клеток лука (*Allium cepa*) набухают в присутствии K^+ при освещении синим светом. Пигмент, поглощающий синий свет (флавин или флавопротеин, локализованный в тонопласте и, возможно, в плазматической мембране), стимулирует поглощение ионов K^+ замыкающими клетками.

Изменения в нормальном диапазоне температур (от $10^\circ C$ до $25^\circ C$) оказывают небольшое влияние на движение устьиц, но подъем температуры выше $30-35^\circ C$ может привести к их закрыванию. Закривание устьиц, однако, можно предотвратить, поместив растение в воздух без углекислоты. Это свидетельствует о том, что эффект повышения температуры первоначально определяется изменением концентрации CO_2 в листе. Повышение температуры приводит к усилению дыхания и соответственно к увеличению концентрации двуокиси углерода в клетках, что может быть действительной причиной закрывания устьиц в ответ на нагревание. Многие растения жаркого климата регулярно закрывают устьица в полдень, что можно объяснить как влиянием температуры на концентрацию CO_2 , так и обезвоживанием листьев в результате того, что транспирационные потери воды превышают ее поглощение.

Устьица не только реагируют на факторы внешней среды, но и демонстрируют суточные ритмы открывания и закрывания, которые контролируются, по-видимому, внутренними механизмами, т. е. устьица обнаруживают циркадианные ритмы (см. гл. 25).

Хотя устьица большинства растений открыты днем и закрыты ночью, это справедливо не для всех растений. Разнообразные суккуленты, в том числе кактусы, ананас (*Ananas comosus*) и представители семейства толстянковых (Crassulaceae), открывают устьица ночью, когда условия наиме-

нее благоприятны для транспирации. Путь фиксации CO_2 у растений семейства Crassulaceae принципиально не отличается от C_4 -пути фотосинтеза, как обсуждалось в гл. 7. Ночью, когда их устьица открыты, САМ-растения поглощают углекислоту и превращают ее в органические кислоты. Днем, когда устьица закрыты, углекислота отщепляется от органических кислот и используется в фотосинтезе.

Факторы, влияющие на интенсивность транспирации

Хотя открывание и закрывание устьиц — это основной фактор, определяющий скорость транспирации, на нее влияет и ряд других факторов как внешних, так и внутренних. Одним из самых важных можно считать *температуру*. Скорость испарения воды примерно удваивается при подъеме температуры на каждые $10^\circ C$. Однако испарение воды охлаждает листовую поверхность, поэтому ее температура не поднимается так быстро, как температура окружающего воздуха. Как указывалось выше, устьица закрываются, когда температура превышает $30-35^\circ C$.

Влажность также имеет большое значение. Вода испаряется намного медленнее, если воздух уже насыщен водяным паром. Растения, произрастающие в тенистом лесу, где влажность обычно высока, щедро подставляют солнцу обширную листовую поверхность, поскольку их основная проблема — получение достаточного количества света, а не недостаток воды. Напротив, растения степей или других открытых мест часто имеют узкие листья с относительно малой листовой поверхностью. Они получают столько света, сколько могут использовать, но постоянно находятся под угрозой чрезмерной потери воды.

Токи воздуха существенно влияют на скорость транспирации. В жаркий день ветерок охлаждает нашу кожу, унося водяной пар, который накапливается вблизи ее поверхности, и тем самым ускоряя испарение воды из тела. Точно так же ветер относит пары воды от поверхности листьев. Иногда, если воздух очень влажен, ветер может уменьшить интенсивность транспирации из-за охлаждения листа, однако сухой ветер резко усилит испарение. Листья растений открытых продуваемых пространств часто опущены. Считается, что волоски защищают листовую поверхность от действия ветра и уменьшают скорость транспирации, стабилизируя примыкающий к листу слой воздуха.

Недавно было высказано предположение, что основная роль чувствительности устьиц к CO_2 заключается в том, чтобы вызывать их частичное закрывание при усилении скорости ветра. Ветер уносит водяной пар от листовой поверхности и одновременно доставляет к ней CO_2 . Таким образом, если устьица закрываются в ответ на увеличение концентрации CO_2 , они уменьшают интенсивность транспирации.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ НЕОРГАНИЧЕСКИХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИЯХ

Поглощение неорганических питательных веществ

Поглощение, или абсорбция, неорганических ионов происходит через эпидерму корня. Современные данные показывают, что от эпидермы до эндодермы ионы проходят в основном симпластически. Передвижение ионов по симпластному

пути начинается с их прохождения через плазматическую мембрану эпидермальных клеток. Затем ионы перемещаются из протопластов эпидермальных клеток в клетки первого корового слоя через плазмодесмы в эпидермально-коровых клеточных оболочках (см. рис. 27-3). Радиальное перемещение ионов продолжается по коровому симпласту — из протопласта в протопласт через плазмодесмы, через эндодерму в паренхимные клетки проводящего цилиндра путем диффузии. Этому передвижению, вероятно, способствуют клеточные токи цитоплазмы.

Вопрос о том, как ионы поступают в сосуды (или трахеиды) ксилемы из паренхимных клеток проводящего цилиндра, активно обсуждается. Высказано предположение, что ионы пассивно «вытекают» из паренхимных клеток в сосуды. Однако сейчас имеются серьезные доказательства того, что ионы секретируются в сосуды из паренхимных клеток путем активного мембранного транспорта с участием переносчиков (см. гл. 4).

Активное поглощение растворенных веществ

Минеральный состав клеток корня резко отличается от такового окружающей среды. Например, в одной работе было показано, что концентрация ионов калия в клетках корней гороха (*Pisum sativum*) в 75 раз выше, чем в питательном растворе. Подобным же образом результаты другого эксперимента свидетельствуют о том, что вакуоли клеток брюквы (*Brassica napus* var. *napobrassica*) содержат в 10 000 раз больше калия, чем наружный раствор.

Поскольку вещества не могут диффундировать против градиента концентрации, становится ясно, что минеральные вещества поглощаются с помощью *активного транспорта*. В пользу этой гипотезы говорят факты, подтверждающие, что поглощение минеральных веществ — процесс, требующий энергии. Если, например, корни лишены кислорода или отравлены, в результате чего подавлено дыхание, то поступление минеральных веществ резко уменьшается. Точно так же, если растение затенить, то после истощения запасов углеводов оно перестанет поглощать соли и в конце концов будет даже выделять их в почвенный раствор (рис.

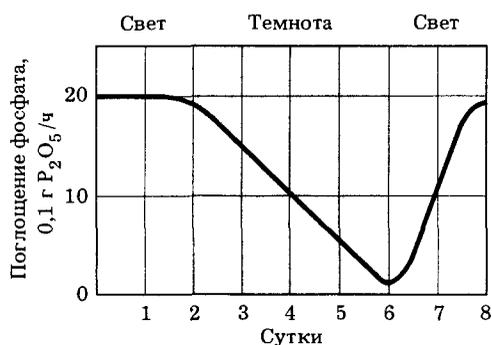


Рис. 27-16. Скорость поглощения фосфата растениями кукурузы (*Zea mays*) падает почти до нуля после четырех суток непрерывной темноты. Она вновь начинает увеличиваться, когда растения выставляют на свет. Эти и другие данные показывают, что поглощение солей растениями — это процесс, требующий энергии

27-16). Следовательно, для транспорта ионов из почвы в сосуды ксилемы необходимо осуществление двух этапов активного мембранного транспорта с участием переносчиков: (1) поглощение ионов плазматической мембраной эпидермальных клеток; (2) секреция их в сосуды плазматической мембраной паренхимных клеток проводящего цилиндра.

Трансмембранный потенциал

Активный транспорт ионов через плазматическую мембрану может привести к различию в электрическом заряде по обе стороны мембраны. Когда это происходит, между сторонами возникает напряжение, называемое *трансмембранным потенциалом*. Ион водорода H^+ является одним из главных катионов, участвующих в создании трансмембранного потенциала. При откачивании H^+ из клетки внутри нее возникает отрицательный потенциал. Образовавшись, трансмембранный потенциал может оказывать значительное влияние на последующее движение ионов. Например, внутриклеточный отрицательный потенциал будет привлекать положительно заряженные ионы, такие, как K^+ , и одновременно отталкивать отрицательно заряженные ионы, такие, как Cl^- .

Транспорт неорганических питательных веществ

Неорганические ионы, попав путем секреции в сосуды ксилемы, быстро поднимаются вверх и разносятся по растению транспирационным током. Некоторые ионы перемещаются латерально из ксилемы в соседние ткани корня и стебля, другие — транспортируются в листья (рис. 27-17).

О путях перемещения ионов в листья известно много меньше, чем об их движении в корнях. В листе ионы переносятся с водой в апопласт, т. е. в клеточные оболочки. Некоторые ионы могут оставаться в транспирируемой воде и достигают основных мест испарения воды — устьиц и других эпидермальных клеток. Большинство ионов в конце концов поступает в протопласты клеток листа, вероятно, с помощью переносчиков, как это происходит в корнях. По симпласту ионы могут передвигаться в другие ткани листа, в том числе во флоэму. Неорганические ионы в небольших количествах могут поглощаться и через листья, поэтому подкормка некоторых культурных растений путем нанесения микроэлементов прямо на листья стала обычным сельскохозяйственным приемом.

Значительные количества неорганических ионов, поступающих в листья по ксилеме, обмениваются с флоэмой листовых жилок и выносятся из листа вместе с сахарозой в токе ассимилятов (рис. 27-17, см. также обсуждение передвижения веществ в следующем разделе). Например, у однолетнего люпина белого (*Lupinus albus*) транспорт по флоэме обеспечивает более чем на 80% снабжение плодов азотом и серой и на 70—80% фосфором, калием, магнием и цинком. Поглощение этих неорганических ионов развивающимися плодами, несомненно, сопряжено с потоком сахарозы по флоэме.

В растении может происходить рециркуляция питательных элементов, когда они, достигнув корней в нисходящем токе ассимилятов, попадают в восходящий транспирационный ток в ксилеме (рис. 27-17). Только те ионы, которые могут передвигаться по флоэме и которые считаются *флоэмно-подвижными*, могут выноситься из листьев в заметных количествах. Например, K^+ , Cl^- и $H_2PO_4^{2-}$ легко экспортиру-

Рис. 27-17. Схема циркуляции воды, неорганических ионов и ассимилятов в растении. Вода и неорганические ионы, поглощенные корнем, передвигаются по ксилеме вверх с транспирационным током. Некоторая их часть перемещается латерально в ткани корня и стебля, остальная транспортируется к растущим частям и зрелым листьям. В листьях значительное количество воды и неорганических ионов перемещается во флоэму и выносится из них вместе с сахарозой в токе ассимилятов. Растущие части, имеющие относительно малую возможность поглощения воды с помощью транспирации, получают основную часть питательных элементов и воды через флоэму. И вода, и растворенные вещества, попадающие в корни по флоэме, могут переноситься в ксилему и рециркулировать в транспирационном токе. Буквой А обозначены места, специализированные на поглощении (абсорбции) и ассимиляции исходных материалов из внешней среды. Буквы З и Р указывают соответственно места загрузки и разгрузки, в которых происходит обмен между ксилемой и флоэмой

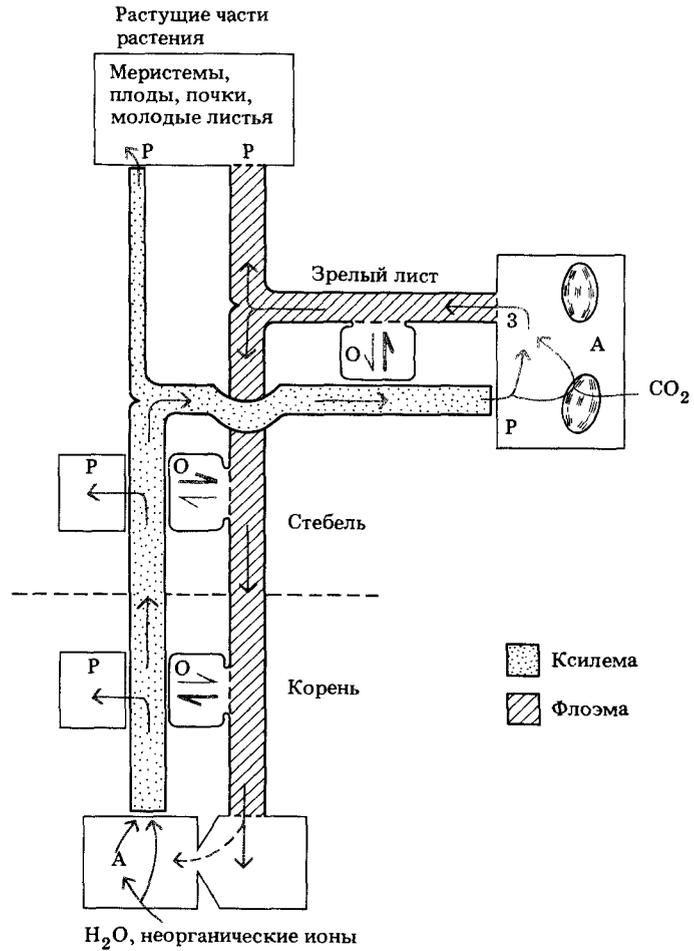
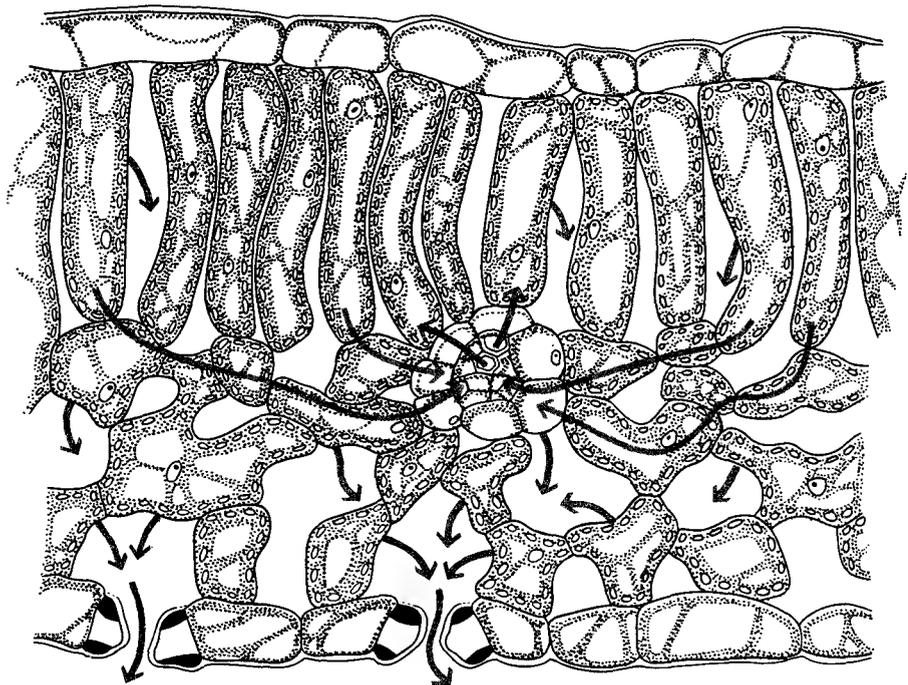


Рис. 27-18. Схема листа, на которой показаны пути следования молекул воды с транспирационным током. Вода поступает из ксилемы мелкой жилки в клетки мезофилла, испаряется с поверхности оболочек этих клеток и затем диффундирует из листа через открытые устьица (цветные линии). Показаны также пути, по которым движутся молекулы сахаров, образованные в процессе фотосинтеза. Они выходят из клеток мезофилла во флоэму той же жилки и попадают в поток ассимилятов. Считается, что молекулы сахаров, образовавшиеся в палисадных клетках, перемещаются в клетки губчатой паренхимы и двигаются по ним латерально к флоэме (серые линии)



ются из листьев, а Ca^{2+} нет. Вещества, подобные кальцию, считаются *флоэмно-неподвижными*.

ТРАНСЛОКАЦИЯ: ДВИЖЕНИЕ ВЕЩЕСТВ ПО ФЛОЭМЕ

Как описывалось в гл. 20—22, ксилема и флоэма вместе образуют непрерывную проводящую систему, которая пронизывает практически все части растения. В то время как вода и неорганические растворенные вещества поднимаются по ксилеме в транспирационном токе, сахара, образовавшиеся в процессе фотосинтеза, перемещаются из листьев по флоэме в *токе ассимилятов* (рис. 27-18) к местам, где они используются, например растущим верхушкам побегов и корней, и к местам запасаения, например плодам, семенам, запасающей паренхиме стеблей и корней (см. рис. 27-17).

Считается, что передвижение ассимилятов подчиняется схеме донор—акцептор. Основные *доноры* (источники) ассимилятов — фотосинтезирующие листья, но и запасающие ткани тоже могут считаться немаловажными донорами. Все части растения, не способные самостоятельно удовлетворить свои потребности в питании, могут быть *акцепторами*, т. е. потребителями, или импортерами, ассимилятов. Таким образом, запасающие ткани выступают в качестве акцепторов, когда они импортируют ассимиляты, и в качестве доноров, когда они их экспортируют.

Донорно-акцепторные отношения могут быть относительно простыми и прямыми, как, например, в молодых проростках, у которых семядоли, содержащие запасные питательные вещества, служат их основным источником, а растущие корни — основным потребителем. У более старых растений верхние, в последнюю очередь сформировавшиеся листья обычно посылают ассимиляты главным образом к верхушке побега, нижние листья — в обоих направлениях (рис. 27-19, А). При переходе от вегетативного к генеративному росту данная схема распределения ассимилятов заметно меняется.

Развивающиеся плоды являются сильными конкурентами в потреблении и монополизируют ассимиляты из ближайших, а часто и из более удаленных листьев, что может привести к уменьшению или прекращению вегетативного роста (рис. 27-19, Б).

Доказательство транспорта сахаров по флоэме

Первые доказательства роли флоэмы в транспорте ассимилятов были получены при наблюдении над деревьями, с которых снималось кольцо коры. Как отмечалось в гл. 23, кора более старых стеблей состоит в основном из флоэмы и не содержит ксилемы. Когда с фотосинтезирующего дерева срезают кольцо коры («кольцуют» его), то кора над кольцом набухает, что свидетельствует о накоплении ассимилятов, передвигающихся вниз по флоэме из фотосинтезирующих листьев (рис. 27-20).

Более убедительные доказательства роли флоэмы в транспорте ассимилятов были получены с помощью радиоактивных меток. Ранее, когда меченые атомы не были доступны, приходилось делать надрезы на растении, чтобы ввести красители или другие вещества для исследования особенностей транспорта. Однако в момент перерезания ситовидных трубок в них исчезало высокое тургорное (гидростатическое) давление, а их содержимое устремлялось к поверхности срезов, нарушая всю систему. Как обсуждалось в гл.



Рис. 27-19. Схемы растения в вегетативной стадии (А) и стадии плодоношения (Б). Стрелки показывают направление транспорта ассимилятов

20, это явление ответственно за образование пробок из слизи (Ф-белка) в поврежденных ситовидных элементах. Применение радиоактивных меток в настоящее время позволяет экспериментировать с целым растением и таким образом получить совершенно ясное представление о нормальном транспорте. Результаты экспериментов с радиоактивными ассимилятами (такими, как сахароза, меченая ^{14}C) подтвердили, что эти вещества передвигаются по флоэме. Позднее в подобных исследованиях было убедительно показано, что сахара транспортируются по ситовидным трубкам флоэмы (см. приложение).

Использование тлей в исследовании флоэмы

Много ценной информации о передвижении веществ по флоэме было получено в исследованиях, где использовались тли — мелкие насекомые, сосущие сок растений. Большинство видов тлей питаются флоэмным соком. Они погружают свои модифицированные ротовые части, или стилеты, в стебель или лист до тех пор, пока концы стилетов не проколют ситовидные трубки (рис. 27-21). Тургорное давление в ситовидной трубке выталкивает ее сок в пищеварительный тракт тли и затем через его задний конец в виде капельки так называемой медвяной росы. Если питающихся тлей анестезиро-

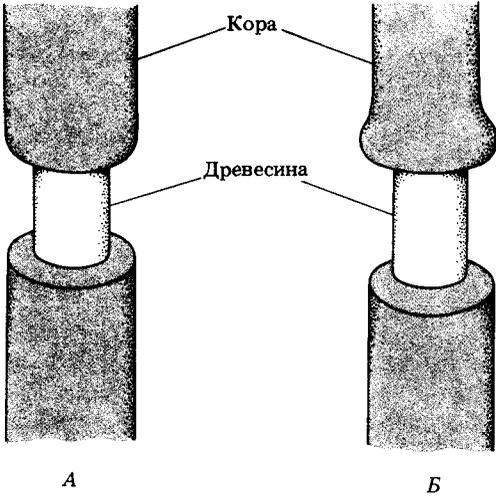


Рис. 27-20. Еще в XVII в. итальянец Марчелло Мальпиги заметил, что если снять со стебля кольцеобразный кусок коры (А), то ткани над кольцом набухнут (Б). Он правильно объяснил это явление усиленным ростом тканей коры и древесины, который стимулируется накоплением питательных веществ, спускающихся из листьев и задержанных над кольцом. Мальпиги изучил влияние кольцевания в разное время года и нашел, что в зимние месяцы набухания не происходит

вать и отделить от стилетов, то экссудат выделяется из перерезанных стилетов в течение многих часов; его можно собрать с помощью микропипетки. Анализы экссудата, полученного таким образом, показали, что сок ситовидных трубок содержит от 10 до 25% сухого вещества, 90% которого у большинства растений состоит из сахара (в основном сахарозы). Присутствуют в малых концентрациях (менее 1%) и аминокислоты, а также другие азотсодержащие вещества.

Результаты исследований, в которых используются тли и радиоактивные метки, показывают, что скорость продольного движения ассимилятов по флоэме удивительно высока. Например, в одной серии экспериментов с использованием отделенных стилетов тлей было установлено, что в местах прокола сок ситовидных трубок движется со скоростью около 100 см/ч.

Механизм флоэмного транспорта: ток под давлением

За годы исследований было выдвинуто несколько гипотез о механизме транспорта ассимилятов в ситовидных трубках флоэмы. Согласно самой ранней из них, основу транспортного механизма составляет диффузия, ускоренная током цитоплазмы. Свободная диффузия и токи цитоплазмы, наблюдаемые обычно в клетках высших растений, рассматривались как возможные механизмы движения ассимилятов до тех пор, пока не выяснилось, что скорость транспорта ассимилятов (обычно от 50 до 100 см/ч) значительно превышает скорости этих двух процессов, которые поэтому не могут обеспечивать дальний транспорт через ситовидные трубки.

Для объяснения механизма флоэмного транспорта выдвигались и другие гипотезы, но только одна из них — гипотеза тока под давлением — удовлетворительно объясняет практи-

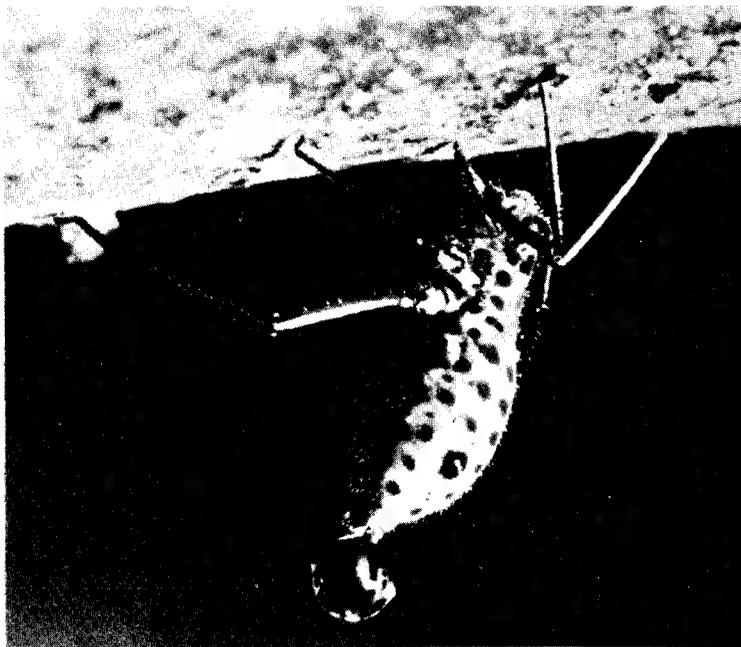


Рис. 27-21. А. Тля (Longistigma caryae), питающаяся на стебле липы (Tilia amercana). Видна капля медвяной росы, выде-

ляющаяся из тли. Б. Микрофотография, на которой виден фрагмент модифицированной ротовой части (стиле-

та) тли, погруженной в ситовидную трубку вторичной флоэмы стебля липы

Рис. 27-22. Модель Мюнха, демонстрирующая основной механизм тока под давлением. А и Б — осмотические ячейки. А содержит более концентрированный раствор сахарозы, чем Б. В — стеклянная трубка, соединяющая две ячейки, Г — сосуд с водой. Вода поступает в А путем осмоса, увеличивая тургорное давление и выталкивая сахарный раствор в Б

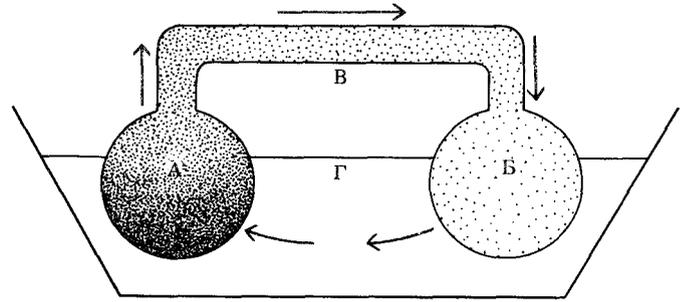
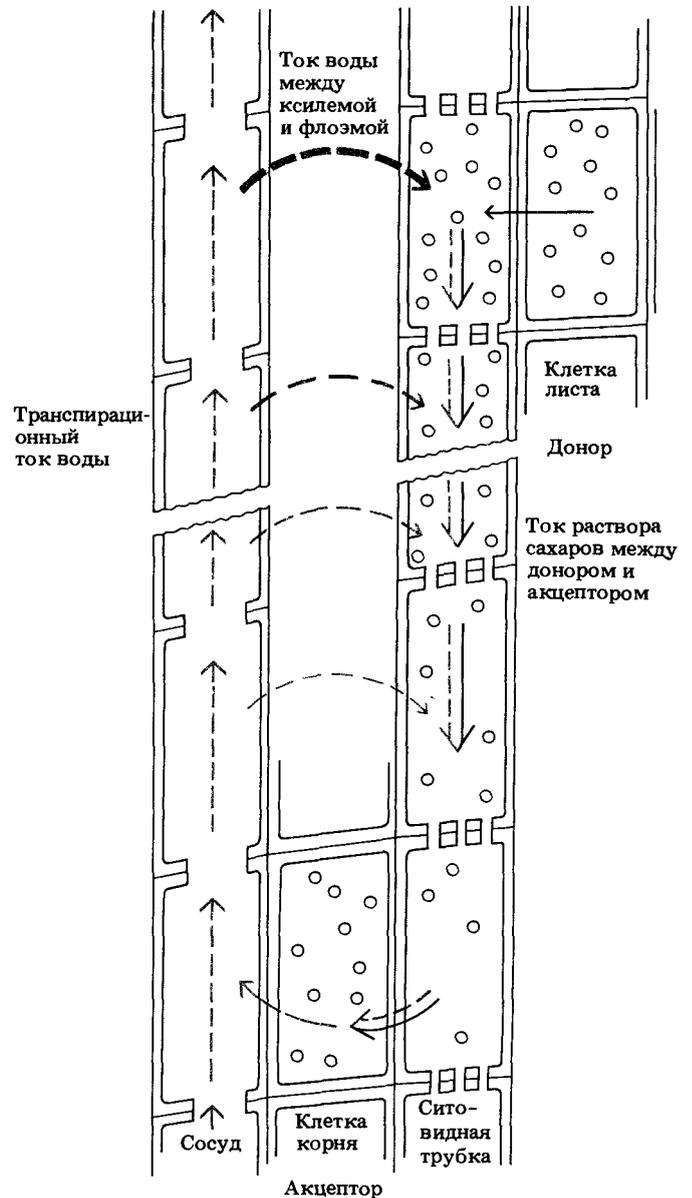


Рис. 27-23. Схема, иллюстрирующая механизм осмотически генерируемого тока под давлением. Кружки изображают молекулы сахара. Сахар активно загружается в ситовидные трубки донора (в месте производства). С повышением концентрации сахара уменьшается водный потенциал, и вода из ксилемы осмотически поступает в ситовидные трубки. В месте потребления или запасаания (акцепторе) сахар высвобождается (разгружается), его концентрация в ситовидных трубках падает, в результате этого возрастает водный потенциал, и вода выходит из ситовидных трубок. При движении воды в ситовидные трубки донора и ее выходе из ситовидных трубок акцептора молекулы сахара пассивно переносятся водой по градиентам концентрации и гидростатического давления между донором и акцептором. Отметим, что в отличие от модели Мюнха, изображенной на рис. 27-22, ситовидные трубки, расположенные между донором и акцептором, окружены избирательно проницаемыми мембранами — плазматическими мембранами. Следовательно, вода поступает в ситовидные трубки и выходит из них не только у донора и акцептора, но и вдоль всего пути. Существуют данные о том, что лишь малое (если вообще какое-то) число молекул воды, поступивших первоначально в ситовидные трубки донора, достигает акцептора, поскольку они обмениваются на другие молекулы воды, которые попадают в ситовидные трубки по флоэмному апопласту вдоль транспортного пути



чески все экспериментальные данные и учитывает структурные особенности флоэмы.

Первоначально предложенная в 1927 г. немецким физиологом растений Эрнстом Мюнхом, а затем модифицированная гипотеза тока под давлением дает, несомненно, самое простое и в настоящее время наиболее широко признанное

объяснение дальнего транспорта ассимилятов по ситовидным трубкам. Это объяснение является самым простым, поскольку оно основывается исключительно на осмосе как движущей силе транспорта ассимилятов.

В кратком изложении гипотеза тока под давлением утверждает, что ассимиляты транспортируются от источ-

ника к месту потребления по градиенту тургорного давления, возникающего в результате осмоса. Основное положение этой гипотезы можно иллюстрировать с помощью простой физической модели, состоящей из баллонов, или осмотических ячеек, пронизаемых только для воды и соединенных стеклянными трубочками (рис. 27-22). Первоначально первый баллон (А) содержит более концентрированный раствор сахара, чем второй баллон (Б). Соединенные друг с другом баллоны помещают в воду, вода начинает поступать в первый баллон путем осмоса, увеличивая в нем тургорное давление. Это давление передается по трубке во второй баллон, вызывая перетекание в него раствора сахара и вытесняя воду. Если второй баллон соединен с третьим, в котором концентрация сахарозы ниже, чем во втором, то раствор будет перетекать из второго баллона в третий (в результате того же процесса) и так далее неопределенно долго — по градиенту тургорного давления.

В растении сахароза, образовавшаяся в листе в результате фотосинтеза, активно секретируется в ситовидные трубки мелких жилок (рис. 27-23). Этот активный процесс, называемый *загрузкой флоэмы*, уменьшает водный потенциал в ситовидных трубках и приводит к тому, что в них путем осмоса поступает вода, попадающая в лист с транспирационным током. В результате поступления воды в ситовидные трубки донора сахароза пассивно переносится водой к акцептору, например в запасующий корень, где сахароза удаляется (разгружается) из ситовидных трубок. Удаление сахарозы приводит к увеличению водного потенциала ситовидных трубок акцептора и последующему выходу из них воды. Сахароза может здесь либо использоваться, либо откладываться, но основная часть воды возвращается в ксилему и рециркулирует в транспирационном токе.

Отметим, что гипотеза тока под давлением отводит ситовидным трубкам *пассивную* роль в прохождении через них раствора сахара. Активный транспорт тоже участвует в перемещении раствора, однако не непосредственно в дальнем транспорте через ситовидные трубки, а скорее в загрузке и, возможно, разгрузке сахаров и других веществ из ситовидных трубок в зонах производства и потребления. Существуют серьезные доказательства того, что движущая сила для накопления сахарозы (загрузки флоэмы) в местах ее производства создается протонным насосом, использующим энергию АТФ через АТФазу, присутствующую в плазматической мембране. При этом работает система сахарозно-протонного котранспорта (симпорта) (см. гл. 4). Метаболическая энергия, необходимая для загрузки и разгрузки, расходуется в большей степени клетками-спутниками и паренхимными клетками, окружающими ситовидные трубки, чем самими ситовидными трубками. До недавнего времени предполагалось, что загрузка осуществляется через плазматическую мембрану клетки-спутника, из которой сахар затем переносится в ситовидную трубку через многочисленные плазмодесмы в их общей стенке. Однако теперь стало ясно, что некоторые ситовидные трубки способны загружаться самостоятельно и что активный транспорт сосредоточен в их собственных плазматических мембранах. Но во всяком случае зрелая ситовидная трубка зависит в основных или во всех своих энергетических потребностях от клеток-спутников или от соседних паренхимных клеток.

Загрузка флоэмы — избирательный процесс. Как указывалось ранее, основным транспортируемым сахаром является сахароза; кроме того, все сахара, содержащиеся в соке ситовидных трубок, относятся к нередуцирующим. Во фло-

эму также избирательно загружаются некоторые аминокислоты и ионы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В растениях более 90% воды, поглощенной корнями, выделяется в воздух в виде водяного пара. Этот процесс называют транспирацией, и основная часть воды, транспируемой сосудистыми растениями, испаряется через устьица листьев.

Поглощение воды происходит преимущественно через корневые волоски, которые образуют огромную всасывающую поверхность. У некоторых растений, когда корни поглощают воду из почвы и транспортируют ее в ксилему, вода в ксилеме создает положительное давление, называемое корневым. Это осмотическое поглощение зависит от переноса неорганических ионов из почвы в ксилему, осуществляемого живыми клетками корня, и может привести к явлению, называемому гуттацией. Оно заключается в том, что вода выжимается через специальные отверстия на концах или краях листьев. В основном вода перемещается по апопластному пути через эпидерму и кору, пока не достигнет эндодермы, где дальнейшее ее движение по апопласту перекрывается поясками Каспари. На пути к ксилеме вода должна пройти через плазматические мембраны и протопласты эндодермальных клеток.

Из корней вода поднимается к листьям по ксилеме. Распространенной и широко принятой теорией передвижения воды к вершинам высоких растений по ксилеме является теория когезии-адгезии-натяжения. Согласно этой теории, вода в сосудах испытывает натяжение, поскольку благодаря сцеплению молекул образует непрерывные столбы, которые «тянутся» вверх в результате испарения. Показано, что вода обладает достаточной прочностью на разрыв, чтобы выдерживать натяжение, создаваемое в трубках малого диаметра. Представление о натяжении воды в ксилеме подтверждают и те факты, что движение воды в деревьях начинается с самых верхних ветвей и ствол дерева слегка сжимается, когда вода начинает двигаться.

На скорость транспирации влияют такие факторы, как концентрация углекислоты в межклетниках (и содержание углекислоты в окружающем лист воздухе), свет, температура, атмосферная влажность, токи воздуха, доступность почвенной воды. Большинство этих факторов воздействует на устьица. Открывание и закрывание устьиц контролируется изменением тургора замыкающих клеток, которое тесно коррелирует с изменениями концентрации ионов калия в этих клетках. В движении устьиц играют роль абсцизовая кислота и синий свет. Устьица открываются, когда в замыкающих клетках увеличивается тургор, и закрываются, когда он снижается.

Неорганические вещества почвенных растворов доступны растениям в форме ионов. Для накопления необходимых ионов растения используют метаболическую энергию. Большинство ионов поглощается в процессе активного транспорта, другие переносятся через плазматическую мембрану пассивно благодаря водному потенциалу, который создается за счет активно двигающихся ионов и их насосов. Неорганические ионы следуют в основном по симпластному пути из эпидермы в ксилему.

Исследованию передвижения веществ по флоэме значительно способствовало использование тлей и радиоактивных меток. Анализы сока ситовидных трубок показывают, что он содержит сахар — главным образом сахарозу — и неболь-

шое количество азотистых веществ. Скорость продольного транспорта веществ по флоэме намного превышает нормальную скорость диффузии сахарозы в воде — обычно она составляет от 50 до 100 см/ч.

Согласно гипотезе тока под давлением, ассимиляты перемещаются от источника к месту потребления (накопления) по градиенту тургорного давления, который развивается осмотически. Сахара активно секретируются (загружаются) в ситовидные трубки и поглощаются (разгружаются) из них клетками-спутниками и паренхимными клетками, расположенными соответственно в местах производства и потребления. Ситовидные трубки выполняют пассивную роль.

ПРИЛОЖЕНИЕ

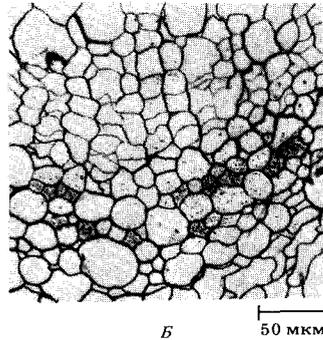
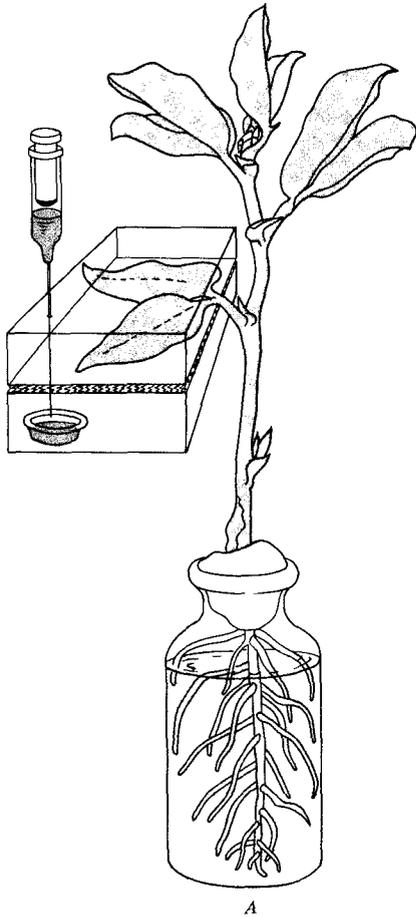
РАДИОАКТИВНОЕ МЕЧЕНИЕ И РАДИОАВТОГРАФИЯ В ИЗУЧЕНИИ РАСТЕНИЙ

Радиоактивные метки можно использовать разными способами для изучения синтеза, транспорта и превращения веществ в растениях. Прежде всего, в любом подобном эксперименте необходимо ввести радиоактивный изотоп в растение. Радиоактивный углерод, например, будет поглощаться растением, если его листья выдерживать в атмосфере с углекислотой, содержащей ^{14}C ; радиоактивный фосфор поступит в растение, если его корни находятся в растворе, содержащем ионы с ^{32}P .

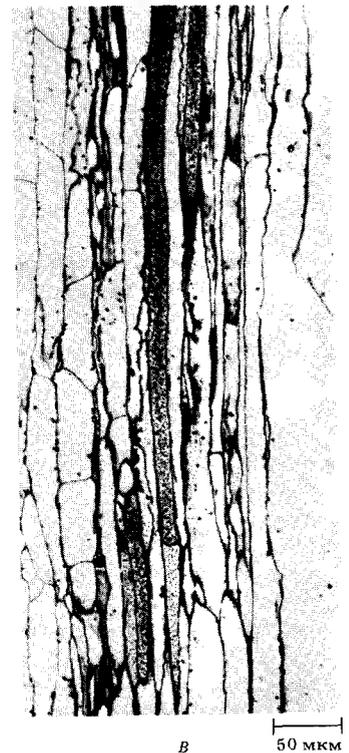
Продолжительность воздействия радиоактивного материала на растение определяется тем, какую информацию исследователи хотят получить. Например, в экспериментах, имеющих целью определить время, необходимое для включения углекислоты в различные продукты фотосинтеза, должен быть использован ряд экспозиций. В опытах по обнаружению определенного метаболического продукта с использованием радиоактивных веществ длительность экспозиции будет определяться временем протекания исследуемых реакций.

При радиоавтографии целого растения его после взаимодействия с радиоактивным веществом быстро замораживают и подвергают замораживанию-высушиванию. Затем растение распластывают и прижимают к рентгеновской пленке. Радиация, испускаемая изотопом, воздействует на пленку, прилегающую к тем частям растения, в которых локализована метка. Сравнивая распластанное растение с проявленной пленкой, исследователи могут определить местонахождение радиоактивного вещества в растении.

При радиоавтографии тканей (микрорадиоавтографии) растительные ткани, подвергнутые замораживанию-высушиванию, заключают в парафин, смолу или аналогичный материал. Затем готовят очень тонкие срезы, которые помещают на предметные стекла. Срезы покрывают фотографической эмульсией или пленкой. Радиация, испускаемая изотопом, засвечивает пленку в участках, контактирующих с теми частями среза ткани, которые содержат радиоактивный материал. Через определенный промежуток времени пленку проявляют. Сравнивая под микроскопом пленку и лежащий



А. Два листочка растения бобов русских (*Vicia faba*) были заключены в камеру из плексигласа, содержащую $^{14}\text{CO}_2$. Листочки выдержали с радиоактивной углекислотой на свету 35 мин. За это время произошло включение $^{14}\text{CO}_2$ в сахара, которые затем переместились в другие части растения. Поперечный (Б) и продольный (В) срезы стебля были покрыты радиоавтографической пленкой на 32 дня. Когда пленку проявили и сравнили с лежащими под ней срезами, то выяснилось, что радиоактивность (обнаруживаемая в виде черных зерен на пленке) сосредоточена почти исключительно в ситовидных трубках



под ней срез, выявляют точное место локализации радиоактивного вещества в растительных тканях.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Bem, R.: Everyone's Guide to Home Composting, Van Nostrand Reinhold Company, New York, 1978.

Исчерпывающее, легко читаемое руководство по организации и контролю за компостными кучами и использованию компоста. Обсуждаются такие темы, как содержание питательных элементов в разном компосте, «зеленые» удобрения, необходимые растениям питательные элементы.

Brady, N. C.: The Nature and Properties of Soils, 8th ed., Macmillan Publishing Company, Inc., New York, 1974.

Подробный начальный учебник по почвоведению.

Brill, W. J.: «Biological Nitrogen Fixation», Scientific American, **236**, 68—81, 1977.

Brill, W. J.: «Nitrogen Fixation: Basic to Applied», American Scientist, **67**, 458—466, 1979.

Две последние статьи — блестящие обзоры сложной проблемы азотфиксации, понятно написанные и легко читаемые.

Bunting, B. T.: The Geography of Soils, Aldine Publishing Co., Chicago, 1965.

Краткое описание основных почв мира и их влияния на распространение растений.

Crafts, A. S., Crisp, C. E.: Phloem Transport in Plants, W. H. Freeman and Co., New York, 1971.

Классический труд о структуре и функции флоэмы. Обсуждаются экспериментальные методы исследования флоэмы и влияние факторов среды на передвижение веществ. Рассматривается пять гипотез о механизме флоэмного транспорта, приводятся веские доказательства в пользу гипотезы тока под давлением.

Epstein E.: Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1972.

Всесторонний обзор всех проблем минерального питания. Хорошо иллюстрированная книга, написанная одним из ведущих исследователей.

Farb, P.: Living Earth, Pyramid Publications, Inc., New York, 1969. Красочное описание жизни, кипящей под поверхностью земли. Книга для чтения ради удовольствия.

International Symposium on Nitrogen Fixation, Washington State University Press, Pullman, Wash., 1975.

Сборник основополагающих статей по всем аспектам азотфиксации, этой активно разрабатываемой области исследований.

Lüttge, U., Higinbotham N.: Transport in Plants, Springer-Verlag, New York, 1979.

Исчерпывающий современный обзор различных сторон транспорта неорганических и органических веществ в растениях от уровня клеточных органелл до передвижения на большие расстояния в деревьях.

Martin, E. S., Donkin, M. E., Stevens, R. A.: Stomata, Studies in Biology, No. 155, Edward Arnold Publishers, London, 1983.

Краткий обзор, описывающий ряд новых направлений в исследовании механизма движений устьиц.

Mengel, K., Kirkby, E. A.: Principles of Plant Nutrition, 3th ed., International Potash Institute, Worblaufen-Bern, Switzerland, 1982.

Учебник для интересующихся наукой о растениях и урожайностью; объединяет почвоведение, физиологию растений и биохимию.

Noggle, F.: Introductory Plant Physiology, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1976.

Текст может быть полезен изучающему только общую биологию и общую химию.

Peel, A. J.: Transport of Nutrients in Plants, John Wiley and Sons, Inc., New York, 1974.

Краткое современное описание механизмов дальнего транспорта в растениях. Всесторонний анализ путей передвижения веществ по флоэме и ксилеме. Окажет помощь студенту, недостаточно знакомому с процессами транспорта.

Quispel, A. (Ed.): Biology of Nitrogen Fixation, Frontiers of Biology Ser., vol. 33, Elsevier-North Holland Publishing Co., New York, 1974.

Отдельные главы этого тома написаны специалистами по разным аспектам проблемы фиксации азота.

Salisbury, F. B., Ross, C. W. (Eds.): Plant Physiology, 3rd ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1985.

Подробный и полезный обзор всей физиологии растений.

Sutcliffe, J.: Plants and Water, St. Martins Press, Inc., New York, 1968.

Блестящий краткий рассказ о водном балансе, включающий обзор экспериментальных работ в этой области.

Viorst, J.: The Changing Earth, Bantam Books, Inc., New York, 1967.

Хорошо написанное введение в современную геологию для непрофессионалов.

Wardlaw, I. F., Passioura, J. B. (Eds.): Transport and Transfer Processes in Plants, Academic Press, Inc., New York, 1976.

Труды симпозиума, посвященного изучению действия и взаимодействия разных форм ближнего и дальнего транспорта в целом растений.

Zimmerman, M. H.: Xylem Structure and the Ascent of Sap, Springer-Verlag, New York, 1983.

Восхитительно написанная книга о структуре и функции ксилемы. Автор много сделал для нашего понимания функциональной анатомии ксилемы и движения сока в растениях.

Zimmerman, M. H., Brown, C. L.: Trees: Structure and Function, Springer-Verlag, New York, 1975.

Эта книга посвящена тем проблемам физиологии деревьев, которые характерны для высоких древесных растений. Основное внимание уделяется функциональному аспекту, имеется материал, отсутствующий в работах по общей физиологии.

Zimmerman, M. H., Milburn, J. A. (Eds.): Transport in Plants I, Phloem Transport, Encyclopedia of Plant Physiology, vol. 1, Springer-Verlag, New York, 1976.

Сборник статей ведущих исследователей структуры и функции флоэмы.

В 1831 г. двадцатидвухлетним молодым человеком Чарльз Дарвин (рис. 28-1) отправился в пятилетнее путешествие в качестве натуралиста на британском военном корабле «Бигль». Об этом путешествии он написал книгу «Путешествие на «Бигле», которая представляет собой не только классическую работу по естественной истории, но и позволяет понять, каким образом Дарвин подошел к созданию теории эволюции, в основе которой лежит понятие о естественном отборе.

В те времена, когда Дарвин совершал свое историческое путешествие, большинство ученых, подобно людям, далеким от науки, все еще признавало теорию «отдельных актов творения». Согласно этой теории, каждая из множества форм различных живых организмов была создана или, иначе говоря, начала свое существование в ее современном виде. Некоторые ученые, например Жан Батист де Ламарк (1744—1829), высказывали сомнения относительно теории отдельных актов творения, но их доказательства были не настолько убедительны, чтобы поколебать веру большинства людей. Теорию отдельных актов творения нельзя считать собственно научной гипотезой, но тем не менее она прочно утвердилась во всей западной культуре.

Теория Дарвина смогла произвести решительный переворот в научном мышлении уже только потому, что множество представленных ею доказательств было в высшей степени убедительно и не оставляло места для сколько-нибудь серьезной, научно обоснованной критики. Особенно важную роль в формировании идей Дарвина сыграли впечатления, полученные им на островах Галапагос — архипелаге, расположенном в экваториальных водах на расстоянии около 950 км от западного берега Южной Америки (рис. 28-2). На островах он пробыл пять недель и сделал два особо важных наблюдения. Во-первых, он заметил, что растения и животные этих островов хотя чем-то и отличались, но в целом были похожи на тех, которые обитали на соседнем южноамериканском материке. Если каждая форма растения или животного создавалась отдельно, как принято считать, и оставалась неизменной, то почему бы растениям и животным островов Галапагос не быть похожими на африканских, например, а не на южноамериканских? Или почему здесь нет совершенно уникальных организмов, не похожих ни на какие другие, живущие

где-либо на земле? Во-вторых, люди, хорошо знавшие острова, замечали различия между организмами (например, гигантскими черепахами), обитающими на разных островах. Матросы, которые приносили этих черепах на борт корабля и сохраняли для пополнения запаса свежего мяса на время плавания в открытом море, могли по одному их внешнему виду сказать, на каком острове обитает каждая черепаха. Если галапагосские черепахи были созданы одновременно, почему же они не все одинаковы?

Дарвин стал задавать себе вопрос, не произошли ли все черепахи и другие необычные животные и растения островов Галапагос в разное время от тех организмов, которые существовали на южноамериканском материке? Достигнув этого отдаленного архипелага, они могли постепенно расселиться с одного острова на другой, мало-помалу изменяясь в соответствии с местными условиями и став, наконец, отдельными расами, легко различаемыми наблюдателем.

В 1838 г., вернувшись из своего исторического путешествия, Дарвин прочел книгу английского священника Томаса Мальтуса, озаглавленную «Опыт закона о населении». В этой книге, опубликованной в 1798 г., за 11 лет до рождения Дарвина, было высказано первое предупреждение о непомерном росте населения земного шара. Дарвин увидел, что доводы Мальтуса теоретически верны не только для человеческой популяции, но и для популяций других организмов. Например, одна пара слонов, размножающихся медленнее других животных, за 750 лет может создать популяцию, насчитывающую около 19 млн. особей, если все поколения будут жить достаточно долго и приносить потомство. Несмотря на это численность слонов на Земле остается постоянной; там, где 750 лет назад обитали две особи, их две и теперь. Но что определяет, какие два слона из возможных 19 млн. выживут?

Процесс, с помощью которого и происходит этот выбор, Дарвин назвал *естественным отбором*. Он использовал это понятие для противопоставления *искусственному отбору*, которым пользуются селекционеры, преднамеренно изменяющие признаки сортов культурных растений и пород домашних животных так, как это им нужно. При этом для дальнейших скрещиваний оставляют только тех особей, которые обладают желаемыми признаками. Дарвин заметил, что

Рис. 28-1. «Впоследствии, когда мы с Фицроем (капитаном «Бигля») стали близкими друзьями, я узнал, что мне чуть было не отказали в участии в путешествии из-за формы моего носа! Он... был убежден в том, что мог судить о характере человека по чертам его лица; он сомневался в том, чтобы кто-нибудь с таким носом, как мой, мог обладать достаточной энергией и решительностью для подобного путешествия. Я полагаю, что впоследствии он был рад, что мой нос ввел его в заблуждение» (Из книги Дарвина «Путешествие на «Бигле»)

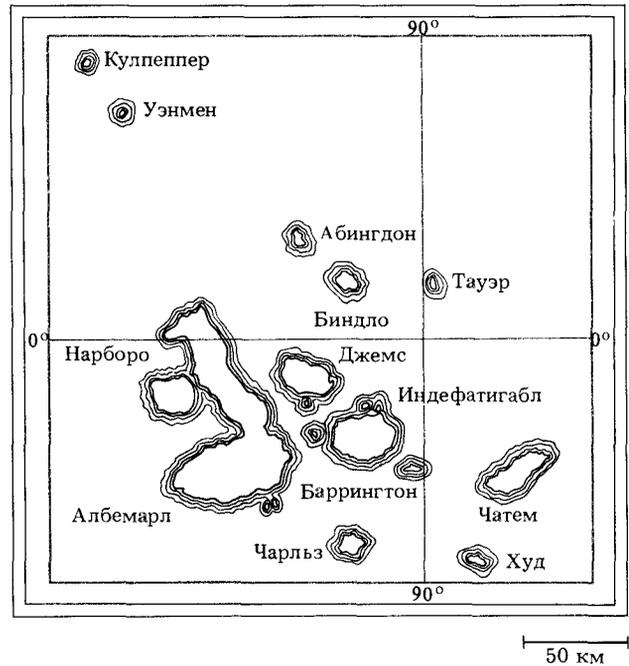


Рис. 28-2. Острова Галапагос — небольшая группа вулканических островов в 950 км от берегов Эквадора. Со времени образования (начавшегося несколько миллионов лет тому назад) они время от времени заселялись растениями и животными, случайно заносимыми ветром или водой с материка. Некоторые из этих организмов сумели выжить, размножиться и приспособиться к жизни на этих суровых островах.

дикие организмы тоже изменчивы. Некоторые обладают признаками, позволяющими им производить больше потомства, чем другим, в тех же естественных условиях; в таком случае их признаки становятся более обычными в популяции, чем признаки особей, производящих меньше потомков. В конце концов эта тенденция может приводить к постепенным, но неуклонным изменениям частоты тех или иных признаков в популяциях.

При искусственном отборе селекционер может направить свои усилия на закрепление одного или нескольких, представляющих интерес признаков, например величины плода. Однако при естественном отборе организм в целом должен приспособиться ко всем условиям окружающей среды, в которых он обитает. Разумно ожидать, что этот процесс требует длительного времени, и не случайно, что труды геолога Чарльза Лайеля, который утверждал, что Земля имеет гораздо больший возраст, чем считалось ранее, оказали глубокое влияние на Дарвина. Дарвину нужна была именно такая планета, которая могла быть ареной событий, в результате которых возникло существующее разнообразие живых организмов. Обнаружение разнообразных ископаемых остатков, с увеличением возраста все более и более отличавшихся от современных видов, тоже можно считать важнейшей предпосылкой возникновения теории эволюции. Процесс естественного отбора вскоре был признан учеными как основа для объяснения эволюции живого мира.



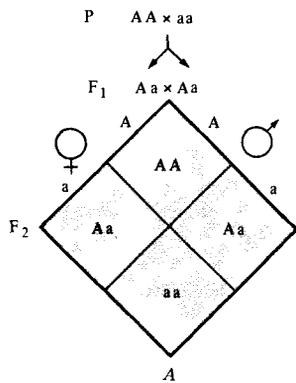
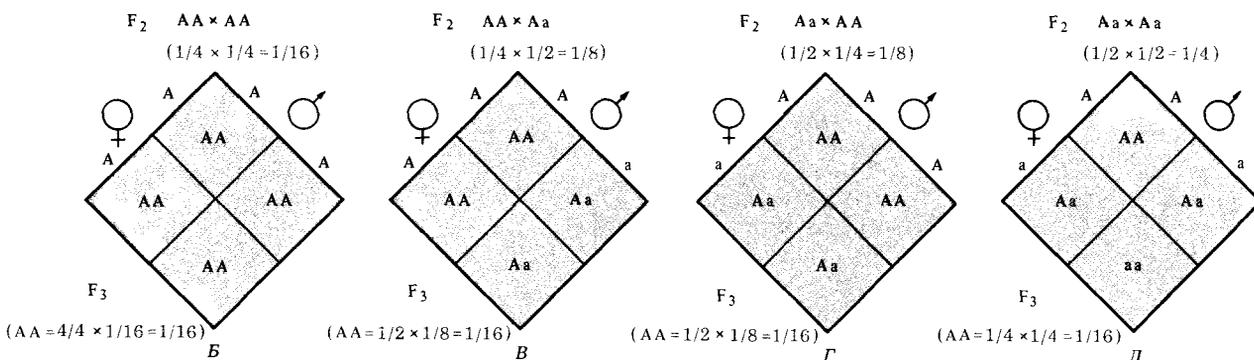


Рис. 28-3. А. Если две популяции, одна гомозиготная по доминантной аллели (AA), а другая гомозиготная по рецессивной (aa), скрещиваются между собой, все первое поколение (F₁) будет похоже на доминантных родителей, даже если потомство гетерозиготно (Aa). Однако когда в поколении F₁ произойдет скрещивания, в поколении F₂ произойдет менделевское (фенотипическое) расщепление 3:1 (в среднем 1/4 AA, 1/2 Aa и 1/4 aa). При случайных скрещиваниях в поколении F₂ вероятность появления особей AA в поколении F₃ составит (Б) при скрещивании особей AA — 4/4 (поскольку все потомство в F₃ должно быть AA) умножить на 1/16 (потому

что вероятность скрещивания AA с AA равна 1/4 × 1/4), т. е. 1/16; В — при скрещивании особей AA с Aa вероятность появления особей AA составит 1/2 × 1/8, или 1/16; Г — если особи Aa скрещиваются с особями AA, то вероятность появления особей AA снова будет 1/16; Д — если особи Aa скрещиваются между собой, вероятность появления особей AA опять составит 1/16. Таким образом, в третьем поколении (F₃) число особей AA составит в среднем 1/16 + 1/16 + 1/16 + 1/16, или 1/4, т. е. столько же, сколько и во втором поколении. Иначе говоря, половая рекомбинация не меняет соотношения различных аллелей в популяции



ПОВЕДЕНИЕ ГЕНОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Закон Харди—Вайнберга

В XIX в., когда большинство биологов признавало своего рода смешанное наследование (т. е. смешение родительских признаков у потомков), было трудно понять, почему редкие признаки не «разбавляются» вплоть до окончательного исчезновения. Дарвин не мог решить эту проблему, потому что в его время мало было известно о механизмах наследственности.

После того как были переоткрыты законы Менделя (см. гл. 9), снова встал этот вопрос, выраженный в более современных понятиях: почему доминантные аллели в конце концов не вытесняют рецессивные с последующей потерей изменчивости в целом? Этот вопрос чрезвычайно важен, поскольку касается сохранения наследственной изменчивости, лежащей в основе эволюции. Ответ на него, хотя и не сразу очевидный, заключается в правильном понимании дискретной природы гена. Соответствующие вычисления были одновременно представлены в 1908 г. английским математиком Г. Х. Харди и немецким врачом Г. Вайнбергом.

Закон Харди—Вайнберга (как его теперь называют) гласит, что в крупных популяциях, где происходит свободное скрещивание, при отсутствии сил, изменяющих соотношение аллелей (что будет обсуждаться ниже), первоначальное соотношение доминантных и рецессивных аллелей будет сохраняться из поколения в поколение.

Для примера рассмотрим аллели одного гена — например гена А. Создадим искусственную популяцию, так что половина особей — гомозиготы AA, а другая половина — гомози-

готы aa. На рис. 28-3 показано, что в третьем поколении (или в четвертом, или в пятом) доля особей AA (или aa, или Aa) останется в среднем такой же, какой была во втором поколении.

Для исследований генетики популяций элементы закона Харди—Вайнберга обычно выражаются в алгебраических терминах, где дроби, использованные на рис. 28-3, записываются как десятичные. Для гена, имеющего в генном пуле две аллели, сумма частоты (р) доминантной аллели и частоты (q) рецессивной аллели должна равняться 1; $p+q=1$. (Частота аллели это просто доля аллели в генном пуле, отнесенная ко всем аллелям того же гена.) Иначе можно сказать, что если имеются только две аллели А и а определенного гена и если половина (0,5) аллелей в генном пуле — А, то другая половина должна быть а. Аналогично если 99 из 100 (или 0,99) — А, тогда 1 из 100 (или 0,01) будет а.

Как тогда мы найдем относительную долю особей AA, Aa и aa? Эти доли могут быть вычислены умножением частоты мужских особей А на частоту женских А [A²]; мужских А — на женских а [Aa]; мужских а — на женских А [Aa]; мужских а — на женских а [a²] или в алгебраической форме: $p^2+2pq+q^2$. Это уравнение является разложением бинома $(p+q)^2$, а если $p+q=1$, тогда $(p+q)^2=1$. Таким образом, если половина (0,50) генного пула — А и половина — а, тогда доля AA будет 0,25, доля Aa — 0,50 и доля aa — 0,25. Это полностью соответствует законам Менделя и только выражено в математических терминах:

$$A^2+2Aa+a^2=(0,50)^2+2(0,50)(0,50)+(0,50)^2=0,25+2(0,25)+0,25=0,25+0,50+0,25=1.$$

Что произойдет в последующих поколениях? Как можно

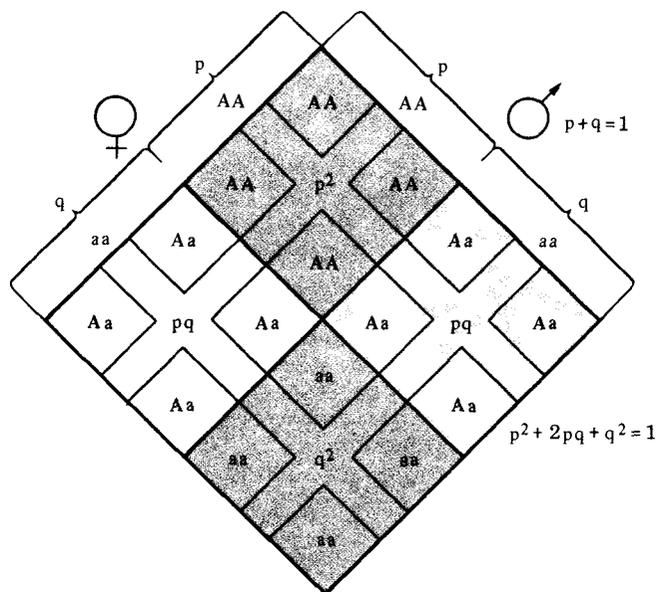


Рис. 28-4. Возможные комбинации гамет в популяции, состоящей из особей с генотипами AA, Aa и aa, иллюстрирующие закон Харди—Вайнберга

видеть из рис. 28-4, частота генотипов остается постоянной. Аналогично и частота генов остается постоянной при $p(A)=0,5$ и $q(a)=0,5$. Таким образом, можно сказать, что закон Харди—Вайнберга предсказывает состояние «генетического равновесия».

Величина популяции. Закон Харди—Вайнберга действует только в больших популяциях. В маленьких популяциях случайные потери одного или нескольких отдельных генотипов — если, например, не состоится скрещивание, — могут привести к элиминации одной или большего числа аллелей в популяции.

Миграция. Дальнейшие нарушения вызываются миграцией в популяцию или из нее. Если особи с конкретными генетическими признаками покидают популяцию или входят в другую, с иным соотношением этих признаков, то частота отдельных аллелей и генотипов в обеих популяциях изменяется. Миграция характерна как для животных, так и для растений, в последнем случае посредством, например, распространения семян.

Мутирование. Если отдельный ген мутирует в другую аллельную форму с частотой, превышающей таковую для обратного процесса, то частота таких аллелей в популяции будет меняться.

Отбор. Отбор — это термин, употребляемый для обозначения неслучайного воспроизведения генотипов. В любой изменчивой популяции одни особи оставляют больше потомства, чем другие. В результате определенные аллели оказываются более распространенными в популяции, а другие — менее. Отбор — главный фактор, вызывающий отклонение от равновесия Харди—Вайнберга; он — и первопричина эволюционных изменений. Мутации, конечно, лежат в основе изменчивости организмов, но изменения в популяциях происходят в результате действия отбора на изменчивость, обусловленную мутациями.

Хотя отбор иногда считают созидательной силой, важно

помнить, что это только регистрация явлений, которые уже произошли. Когда в данном поколении доля определенных аллелей выше, чем в предшествовавшем, и других объяснений этому нет, — говорят, что произошел отбор. В действительности отбор не является *причиной* изменений, происходящих при данной совокупности условий. Постоянно элиминируя из популяции определенные аллели, отбор *направляет* ход изменений признаков, возникших в результате мутаций и рекомбинаций. В итоге в последующих поколениях будет больше особей, лучше выживающих в данных условиях, чем подвергающихся элиминации. В необычных или экстремальных условиях в результате отбора может быть повышена численность генотипов, которых было меньше в основной части популяции. Что касается вредных рецессивных аллелей, даже приводящих в гомозиготном состоянии к гибели особи, то чем ниже их частота в популяции, тем слабее будет воздействие на них отбора. Такая взаимосвязь существует потому, что доля рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии резко убывает по мере снижения частоты аллели в популяции. Короче говоря, чем ниже частота рецессивной аллели, тем менее ее гомозиготная форма доступна действию отбора. По мере падения частоты рецессивной аллели вероятность ее удаления из популяции уменьшается.

РЕАКЦИЯ НА ОТБОР

Генетические факторы

Реакция популяции на отбор происходит на основе генетических законов (это обсуждалось в гл. 9). В принципе отбирается только фенотип, а взаимодействие фенотипа и окружающей среды определяет репродуктивный успех организма. Вследствие того что почти все признаки естественных популяций детерминируются взаимодействием многих генов, фенотипически сходные особи могут обладать сильно различающимися генотипами. Когда какой-нибудь признак, например высокий рост, подвергается строгому отбору, обычно происходит накопление аллелей, ответственных за выражение данного признака, и элиминация тех аллелей, которые этому препятствуют.

Однако отбор на полигенный признак — не просто накопление одного набора аллелей и элиминация других. Взаимодействия генов, например эпистаз или плейотропия (см. гл. 9), во многом определяют, как пойдет отбор в популяции. Некоторые влияния одной аллели на другую могут быть полезными для данной особи или участвовать в формировании признака, который будет подхвачен отбором. Другие, напротив, могут оказаться вредными или работать против подлежащего отбору признака. Вследствие генетических взаимодействий фенотипические эффекты отдельных аллелей могут быть оценены только в конкретном генетическом окружении. Отбор по конкретным аллелям изменяет характер проявления других аллелей в популяции, причем взаимные влияния отбираемых аллелей друг на друга постепенно меняются. Таким образом, значение аллелей в детерминации отдельных признаков или приспособленности организма как целого также меняется.

Другой важной стороной природы селективного изменения является необходимость создания «работающего» организма. Строгий отбор по одному признаку может не идти потому, что приведет к накоплению такого количества побочных эффектов, что организм не будет способен к



Рис. 28-5. Эксперимент, в котором число абдоминальных щетинок у мухи *Drosophila melanogaster* подвергалось искусственному отбору. В двух родительских линиях среднее число щетинок на вентральной поверхности брюшка составляло 36. В одной группе скрещиваний отбор велся на повышение числа щетинок, а в другой — на снижение их числа. В первом случае число щетинок достигло 56 за 21 поколений, но вскоре наступила стерильность. Отбор был прерван после 21-го поколения и возобновлен после 25-го. Теперь прежнее высокое число щетинок восстановилось без потери плодовитости. Во втором случае не удалось достичь нового генетического баланса, и данная группа прекратила свое существование из-за стерильности. Отбор по одному «нейтральному» признаку вместе с генами, от которых зависит проявление данного признака, несомненно, оказывал сильное влияние на генетическую структуру организмов

выживанию и воспроизведению. Данные, полученные на основе опытов по разведению плодовой мушки, представленные на рис. 28-5, свидетельствуют о том, что в результате отбора популяция достигает нового внутреннего генетического баланса. При этом возможно появление фертильных и по-своему нормальных особей с 42 абдоминальными щетинками вместо 36. Баланс, который может рассматриваться как мера устойчивости популяции к генетическим изменениям, назван М. Лернером из Калифорнийского университета в Беркли *генетическим гомеостазом*. В физике гомеостаз — это своего рода динамическое равновесие, т. е. устойчивость к изменениям. Генетический гомеостаз стремится сохранить популяцию как целое путем создания высокой доли особей, хорошо приспособленных к данным условиям.

Фенотипические факторы

Иного рода ограничения отбора связаны с тем, что организмам приходится сталкиваться с противоречивыми потребностями. Например, длинный, ярко окрашенный хвост самца павлина способствует брачному успеху птицы. Поэтому для

нее обладание длинным и как можно более красочным оперением — это очевидное преимущество. С другой стороны, птица должна быть защищена от своих врагов, чему отнюдь не способствует яркое хвостовое оперение. Естественный отбор находит некоторое равновесие между двумя селективными направлениями, и павлины, обладающие слишком коротким и тусклым хвостовым оперением или слишком длинным и ярким, не оставят столько же потомства, сколько птицы с хвостом, «удобным» во всех отношениях.

Еще аналогичный пример. В суровых альпийских условиях растения должны расти и фотосинтезировать быстро, чтобы успеть запастись достаточно углеводов на длинную и трудную зиму. Поэтому весной они должны реагировать возобновлением метаболической активности на появление самых первых благоприятных для роста условий. Однако если реакция будет настолько тонкой, что растения отреагируют даже на временные оттепели в середине зимы, то они элиминируются из популяции. В подобном же положении находятся пустынные растения: их семена не должны прорасти, пока не наступят благоприятные для выживания проростков условия.

Интересную эволюционную стратегию подметил Д. Джэнсен из Пенсильванского университета среди тропических древесных представителей семейства бобовых (Fabaceae). В Центральной Америке он обнаружил две группы видов: у одних было мало крупных семян, у других — много мелких. Эти растения ежегодно могли уделять ограниченное количество запасных веществ на образование семян и поэтому образовывать либо много мелких, либо мало крупных. Почему одни виды пошли по первому пути, а другие по второму?

Крупные семена предоставляют проросткам более обильную пищу. Поскольку каждое родительское дерево или куст в среднем замещается только одним деревом или кустом, казалось бы, для них более выгодно производить мало крупных семян с обильным запасом питательных веществ. Но в тропиках это не всегда возможно из-за очень интенсивного поедания семян бобовых насекомыми, особенно жуками зерновками из семейства Bruchidae. Взрослые жуки откладывают свои яйца в плоды, а их личинки завершают свое развитие внутри семян. Этим жукам часто бывает так много, что они фактически уничтожают полностью весь ежегодный урожай семян отдельных видов бобовых, кроме тех немногих семян, которые успели, например, унести птицы, прежде чем жуки обнаружили плоды и набросились на них. Джэнсен изучал распространение жуков-зерновок среди крупносемянных и мелкосемянных групп бобовых. К своему удивлению, он обнаружил, что мелкосемянные виды сильнее атаковались жуками, так что оставалось лишь немного жизнеспособных семян, тогда как почти все крупносемянные виды оставались нетронутыми. Затем он выяснил, что именно крупные семена, а не мелкие содержат химические вещества, которые, очевидно, защищают их от жуков.

На основании полученных результатов становится ясно, что перед бобовыми стоял выбор (с эволюционной точки зрения) одной из двух возможностей: либо производить очень много мелких семян с относительно ограниченным запасом питательных веществ для проростков, но с большими шансами на то, что какие-то семена не будут съедены жуками; либо производить крупные семена в меньшем количестве с хорошим обеспечением проростков. Однако выбор последней альтернативы будет успешен только в том случае,

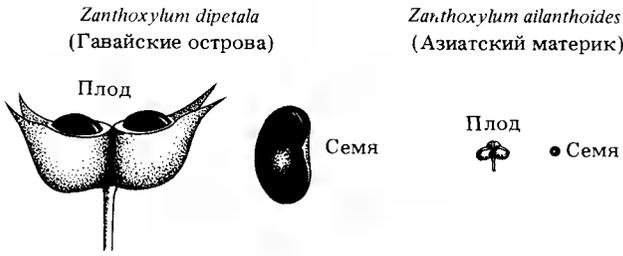


Рис. 28-6. Островные виды, изолированные от своих естественных врагов, могут образовывать более крупные плоды и семена. Показанные здесь плоды и семена принадлежат двум родственным видам *Zanthoxylum* из семейства рутовых (Rutacea); один из них найден на Гавайях, другой — на азиатском материке

если семена будут как-нибудь защищены от поедания жуками. Это пример своего рода эволюционного компромисса, что часто встречается в природе.

В свете разумного объяснения ситуации с тропическими бобовыми, сделанного Джэнзеном, приобретает интерес то обстоятельство, что семена и плоды растений на океанических островах часто оказываются крупнее, чем у родственных видов на материке (рис. 28-6). Виды вредителей, поражающих растения материка, часто отсутствуют на островах. Вполне вероятно, что тем самым растениям предоставляется благоприятная возможность производить более крупные плоды и семена, которые создают лучшие условия для начального развития проростков, поскольку содержат больше запасных веществ. Такая изоляция от вредителей (так же, как и биохимическая защита крупносемянных бобовых тропической Америки) является фактором, позволив-

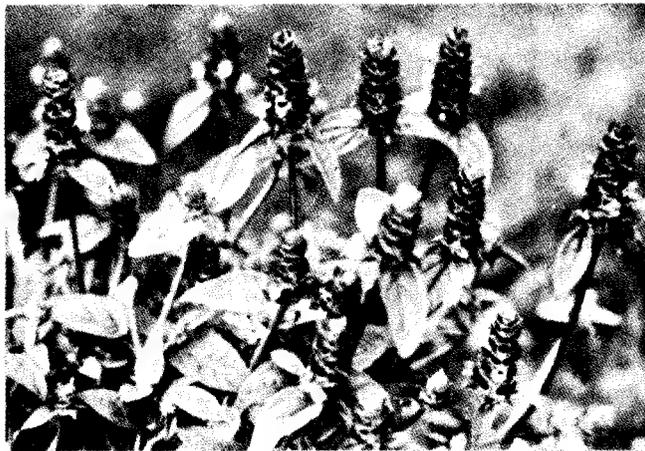
шим отбору на крупносемянность, осуществляющемуся на иной основе, достичь здесь большего успеха, чем где-нибудь в другом месте.

Изменения в естественных популяциях

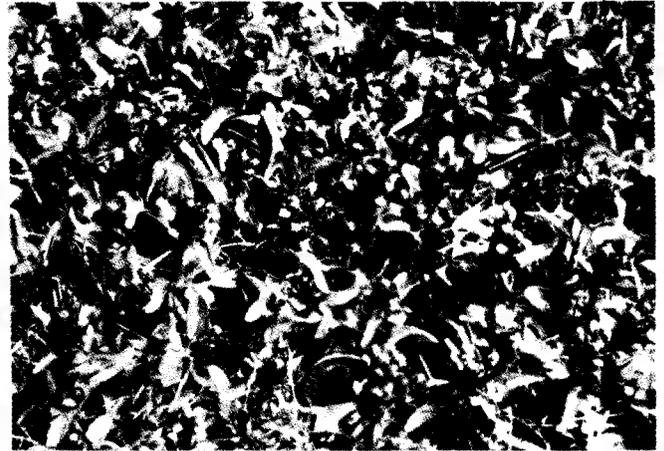
В последние годы было проведено много работ по изучению изменений признаков в природных популяциях. Климатические изменения и естественные катастрофы были постоянными явлениями в мире с самого начала его возникновения, и популяции организмов, существовавшие в ранние исторические эпохи, реагировали на эти изменения так же, как и теперь. Природа и скорость некоторых изменений таковы, что мы можем говорить о них как об «эволюции в действии». Неудивительно, что многие из относительно быстрых изменений, наблюдавшихся в течение последнего столетия или около того, обусловлены деятельностью человека, потому что в последние столетия именно практическая деятельность людей стала экологически доминирующим фактором, не имеющим аналога в истории жизни на Земле.

Некоторые из наиболее ярких эволюционных изменений произошли в популяциях бактерий, у которых имеется только одна хромосома (т. е. они гаплоидны). Мутации бактерий немедленно проявляются в фенотипе и сразу же подвергаются действию отбора. У всех гаплоидных организмов происходит быстрая смена поколений, что, вероятно, существенно для успешных изменений, поскольку здесь нет запаса изменчивости для рекомбинаций, как у диплоидных организмов.

У растений мощный отбор приводит к быстрым изменениям естественных популяций. Например, в Мэриленде растения той части пастбища, где производился выпас, были гораздо ниже растений другой части, где выпаса не было. Считали, что это прямой результат поедания. Для проверки этой гипотезы низкие растения пересаживались в иные усло-



А



Б

Рис. 28-7. *Prunella vulgaris* — растение семейства губоцветных, широко распространенное в лесах, на лугах и газонах в умеренной климатической зоне. Большинство популяций представлено прямостоячими растениями (А), которые растут на открытых, часто сыроватых и заросших травой местах, повсеместно в районах с прохладным клима-

том. Однако газонные популяции всегда представлены стелющимися формами (Б), растущими, например, в Беркли (Калифорния). Прямостоячие растения *Prunella vulgaris* не могут выжить на газонах, потому что повреждаются при вытравывании и не способны отрастать за счет нижних ветвей, что

необходимо для выживания. Когда газонные растения выращиваются на опытных участках, некоторые из них остаются стелющимися, тогда как другие растут прямо. Стелющаяся форма роста детерминируется генетически в первом случае и внешними условиями — во втором

вия. Предполагалось, что при отсутствии поправки они в скором времени станут высокими, такими же, как растения той части пастбища, где скот не выпасался. С некоторыми растениями так и произошло, но клевер ползучий (*Trifolium repens*), мятлик луговой (*Poa pratensis*) и ежа сборная (*Dactylis glomerata*) оставались низкими, т. е. в этих популяциях под селективным воздействием выпаса скота произошли генетические изменения. Аналогичный пример представлен на рис. 28-7.

В Уэльсе отвалы вокруг заброшенных свинцовых рудников богаты свинцом и почти лишены растительности. Один вид злака (*Agrostis tenuis*) заселил почвы около рудников, которые могли содержать до 1% свинца и 0,03% цинка. Был проведен такой опыт: группы растений *Agrostis tenuis* с рудничных отвалов и соседних пастбищ выращивались вместе на обыкновенной почве и на взятой около рудника. На обыкновенной почве растения *A. tenuis*, росшие прежде около рудника, росли явно медленнее и были меньше, чем растения с пастбищ. Однако на почве с рудника они росли нормально, а растения с пастбищ не росли совсем. Половина пастбищных растений погибла через три месяца и имела уродливые корни, которые редко достигали 2 мм в длину. Однако несколько растений с пастбищ (3 из 60) обнаружили некоторую устойчивость к воздействиям почвы, богатой свинцом. Они, несомненно, были похожи на растения, в свое время давшие устойчивую к свинцу линию *A. tenuis*. Руднику было менее 100 лет, так что устойчивая к свинцу раса образовалась за относительно короткий промежуток времени. Растения отбирались из генетически разнообразных популяций соседних местообитаний. Под действием отбора возникла отдельная раса.

Бесполое размножение и эволюция

При бесполом размножении потомство идентично своему единственному родителю. У растений есть много способов бесполого размножения — от развития неоплодотворенной яйцеклетки до разделения родительского организма на отдельные части. Однако во всех случаях новые растения образуются в результате митоза и поэтому генетически идентичны родительскому.

Растения часто размножаются и половым, и бесполом путями, «страхуя» свой эволюционный успех (рис. 28-8), но многие виды размножаются только бесполом путем. Однако и в этом случае ясно, что их предки были способны к половому размножению. Таким образом, вегетативное размножение — это альтернативный «выбор», сделанный под давлением отбора, когда требовалось единообразие популяций. Этот выбор сильно ограничивает способность популяций приспосабливаться к изменяющимся условиям. Однако в разнообразных местообитаниях можно встретить различные популяции одного вида с бесполом воспроизведением. Обладая постоянными признаками, они могут резко отличаться одна от другой и быть лучше приспособленными к росту в конкретных условиях.

ДИВЕРГЕНЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Распространение отдельных видов растений и животных по ареалу никогда не бывает сплошным. Местообитания видов так или иначе разделяются озерами и ручьями, вершинами гор, освещенными солнцем полянами в лесу или участками почвы определенного состава, а раз это так, что перемеще-

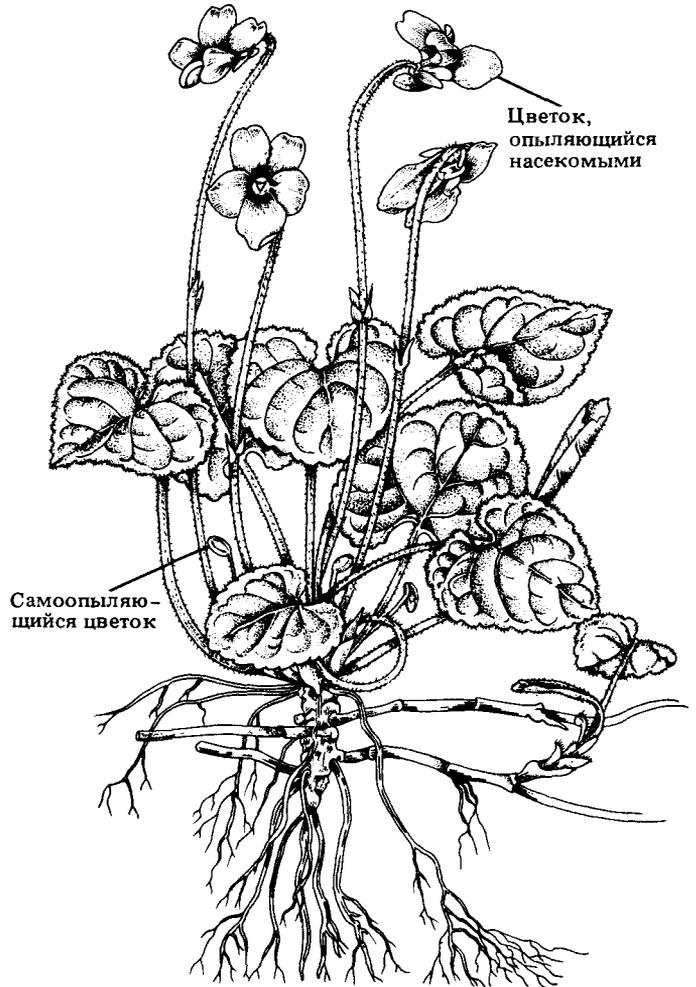


Рис. 28-8. Фиалки размножаются половым и бесполом путями. Более крупные цветки перекрестно опыляются насекомыми, и семена могут разноситься на некоторое расстояние ветром или водой. Более мелкие цветки, расположенные ближе к земле, самоопыляются и никогда не раскрываются. Семена таких цветков высыпаются вблизи родительского растения; из них вырастают фиалки, генетически сходные с родительским организмом. Предполагается, что им чем-то лучше расти около материнского растения. Оба указанных выше способа размножения — половые, включающие рекомбинацию. Бесполое размножение фиалок осуществляется ползучими горизонтальными побегами — столонами или корневищами — дающими начало новым, генетически идентичным растениям

ние аллелей из одной изолированной популяции в другую более или менее ограничено, и потому популяции могут по-разному реагировать на требования отбора в соответствии с конкретными условиями обитания. Даже если бы нормальный поток генов (т. е. перемещение аллелей из одной попу-

ляции в другую вследствие миграции особей) мог предоставить источник изменчивости отдаленным популяциям, то и тогда он не смог бы полностью нейтрализовать эффекты отбора в рамках местных условий.

Действительное разобщение популяций одного и того же вида зависит от расстояний, на которые данные растения способны расселяться, однако эти расстояния часто бывают очень малы. Для некоторых насекомоопыляемых растений, произрастающих в областях умеренного климата, 300 м может быть достаточно, чтобы надежно изолировать две популяции. Редко более 1% пыльцы, попавшей на данное растение, приносится издалека. У ветроопыляемых растений при нормальных условиях очень мало пыльцы переносится на расстояние свыше 50 м от родительского растения. Для пыльцы таких растений вероятность достигнуть восприимчивого рыльца растения, находящегося на далеком расстоянии, тем меньше, чем больше это расстояние. Не следует, конечно, говорить, что две сосны, отстоящие друг от друга на 50 м, не имеют генетического контакта. Вернее будет сказать, что на потомках больше будут сказываться требования местных условий, чем аллели, поступившие издалека.

Любая пара разобщенных популяций будет расходиться в своих признаках вследствие различной направленности отбора. Если восстановится их контакт, то они или сольются, или накопившиеся между ними различия приведут к некоторой генетической изоляции. Генетическая, или репродуктивная, изоляция происходит разными путями, о чем речь будет идти ниже.

Экотипическая и климальная изменчивость

Пластичность развития — это тенденция особей с течением времени изменяться в ответ на изменение условий окружающей среды (при этом между генетически однородными организмами могут возникать определенные различия). Такая пластичность более характерна для растений, чем для животных, поскольку свойственная первым открытая система роста гораздо легче может быть тем или иным образом изменена, и вследствие этого отдельные растения паразитически различаются между собой.

Каждый садовник знает, что факторы внешней среды могут вызвать глубокие изменения фенотипа у различных видов растений. Листья, развивающиеся в тени, тоньше и шире; они имеют воздушные полости большего объема, более тонкий слой палисадной ткани и меньше устьиц, чем листья того же растения, развивающиеся на солнце (см. с. 60). На форму листьев может оказывать влияние и продолжительность дня, т. е. та часть 24-часового периода, в течение которого растение находится на свету. У *Kalanchoë*, например, растения, выросшие в условиях короткого дня (8 ч света), имеют мелкие суккулентные листья с гладкими краями, тогда как растения, выросшие в условиях длинного дня (16 ч света), имеют широкие тонкие листья с выемчатыми краями. В свете этих наблюдений неудивительно, что примерно до 1930 г. многие ученые предполагали, что большая доля изменчивости, наблюдаемая в природе, обусловлена прямым воздействием внешних условий и не имеет под собой генетической основы.

Как же контролируются различия между расами растений, произрастающих в различных местах, — генетически или посредством внешних условий? Первый определенный ответ на этот вопрос в 20-х гг. дал шведский ботаник Гёте Турессон. Среди растений многих видов, произрастающих на

юге Швеции, он обнаружил неодинаковые расы. Отдельные растения, представляющие эти расы, он пересадил на свои опытные плантации. Таким образом Турессон исследовал 31 вид. У большинства из них наблюдавшиеся в природе различия находились под генетическим контролем; у очень немногих они были результатом прямого воздействия внешних условий. Такие различия, как рост, время цветения, цвет листьев и т. д., обычно контролировались генетически. Турессон назвал такие расы, образовавшиеся в конкретных местах, *экоטיפами*.

В изучение экотипов особый вклад вносят работы Дж. Клозена, Д. Кека и У. Хайзи, проведенные под эгидой Института Карнеги (Вашингтон) в Отделе биологии растений Станфордского университета (Калифорния). Эти исследователи проводили опыты с некоторыми видами растений, характерными для западных областей США. Они организовали станции для пересадки растений в трех пунктах Калифорнии (Станфорд, Матер и Тимберлайн, рис. 28-9). Они расширили опыты Турессона, работая преимущественно с растениями, способными размножаться бесполом путем, так что генетически идентичные особи могли быть выращены во всех трех пунктах.

Природным условиям западных штатов свойственны большие контрасты, и поэтому неудивительно, что многие виды растений представлены здесь резко очерченными экотипами. Одним из видов, изученных группой из Института Карнеги, было многолетнее травянистое растение *Potentilla glandulosa*, находящееся в близком родстве с земляникой (*Fragaria*). Оно встречается в различных климатических зонах Калифорнии, и его естественные популяции можно обнаружить вблизи каждой из трех упомянутых опытных станций. Когда растения *P. glandulosa* разного экологического происхождения выращивались бок о бок в питомниках, заложенных учеными из Института Карнеги на трех опытных станциях по пересадке растений, то выявился ряд экологических различий между исходными линиями. Можно было четко выделить четыре экотипа *P. glandulosa*, морфологические признаки каждого из которых строго соответствовали тем физиологическим реакциям, которые были критическими для выживания экотипов в их природных условиях.

Например, экотип Берегового хребта представлен растениями, которые в Станфорде и летом и зимой росли хорошо. Они выжили и в Матере, где подвергались воздействию зимних холодов на протяжении почти пяти месяцев. Здесь эти растения впадали в состояние зимнего покоя, но за вегетационный период успевали накопить достаточно запасных веществ, чтобы пережить продолжительный неблагоприятный сезон. В Тимберлайне растения этого экотипа почти неизменно погибали в первую же зиму; короткий вегетационный период на этой высокой отметке не позволял им накопить достаточно запасных веществ. Растения с калифорнийского Берегового хребта, относящиеся к другим видам, образовывали экотипы со сходными физиологическими реакциями. В самом деле, часто бывает так, что линии совершенно разных видов, но растущих вместе в данных условиях, физиологически более сходны друг с другом, чем с растениями других популяций своего же вида.

Физиологические и морфологические признаки экотипов обычно имеют очень сложную генетическую основу, включающую десятки (а в некоторых случаях, вероятно, даже сотни) генов. Отчетливые экотипы характерны для тех областей, где местообитания тоже резко разграничены. С другой стороны, если условия меняются постепенно, без резких



А



Б



В

Рис. 28-9. Питомники Института Карнеги в Калифорнии. А — в Станфорде, близко к уровню моря; Б — Матер, в центральной части гор Сьерра-Невада на высоте около 1400 м; В — Тимберлайн, на высоте 3050 м

переходов, то и признаки растений соседних популяций могут меняться так же плавно. Такого рода постепенная смена признаков называется *клином*.

Клины часто встречаются у обитателей тех районов моря, где температура воды повышается или понижается постепенно, при изменении широты. Они характерны и для

организмов, населяющих области, подобные восточной части США, где градиенты количества осадков могут распространяться на тысячи километров. Если образцы растений соседних популяций собирать вдоль клина, то различия часто бывают пропорциональны расстоянию между популяциями. Так же, но в меньшем масштабе изменяются сами популяции растений — либо постепенно, либо резко в зависимости от местных условий.

Физиологическая дифференциация

Чтобы понять, почему экотипы процветают в том или ином месте, надо понять физиологическую основу их экотипической дифференциации. Например, скандинавские линии золотарника (*Solidago virgaurea*) из затененных и освещенных местообитаний в условиях эксперимента обнаруживают различия в фотосинтетической реакции на интенсивность освещения во время роста. Растения из затененных мест растут быстро при низкой освещенности, тогда как скорость их роста заметно замедляется при высокой, и напротив, — растения из освещенных местообитаний растут быстро в условиях сильной освещенности и гораздо хуже при слабой.

В другом эксперименте изучались линии арктических и альпийских популяций травянистого растения *Oxyria digyna* с большим широтным диапазоном распространения — от Гренландии и Аляски на севере до Калифорнии и Колорадо на юге. Растения северных популяций содержали больше хлорофилла и отличались большей интенсивностью дыхания при всех температурных условиях по сравнению с южными растениями. У высокогорных растений из мест, близких к южным пределам распространения вида, при высоком уровне освещенности в условиях опыта фотосинтез был более интенсивным, чем у равнинных растений Крайнего Севера. Таким образом, каждая данная раса может наилучшим образом функционировать в своих собственных местообитаниях, какими бы ни были те условия — высокий уровень освещенности в высокогорьях или низкий на Крайнем Севере и т. д. Распространение *Oxyria digyna* по всему столь обширному ареалу и в столь широком диапазоне экологических условий стало возможным отчасти благодаря тому, что входящие в состав вида популяции различаются по своему метаболическому потенциалу.

Репродуктивная изоляция

Генетическая система популяции растений реагирует на отбор как единое целое. По мере того как отдельные популяции начинают все более и более отличаться друг от друга, признаки, ранее не препятствовавшие им скрещиваться между собой, могут измениться вместе с признаками, чей полезный эффект проявляется незамедлительно, например с позволяющими этим популяциям хорошо расти в различных местах. По этой причине растения из сильно различающихся популяций могут утратить способность образовывать гибриды (т. е. потомство генетически несходных родителей), а если они и получаются, то часто оказываются бесплодными. Вообще чем больше различий обнаруживают две популяции, тем меньше вероятность того, что они окажутся способными образовать гибридное потомство.

Когда две популяции становятся репродуктивно изолированными (т. е. неспособными к образованию плодотворных гибридов), они больше не оказывают влияния на эволюцию друг друга, по крайней мере в генетическом отношении.

Поэтому такая изоляция — один из наиболее критических моментов в эволюционной дивергенции популяций и видообразовании.

Репродуктивная изоляция — основной критерий *вида*. Он, однако, не всегда применим, поскольку у некоторых групп растений очень разные внешне и экологически различные виды (в частности, у таких долгоживущих растений, как деревья и кустарники) иногда могут образовывать плодовые гибриды. В противоположность этому гибриды между видами травянистых растений часто стерильны или образуются с трудом; подобная дифференциация нередко происходит даже между популяциями короткоживущих растений. Гибриды между такими популяциями могут быть полностью или частично стерильными. Поскольку между выделенными для различных групп растений видами имеются различия по генетическим признакам, возникают трудности с определением понятия вид. Очевидно, что для наиболее приемлемого решения вопроса о том, как классифицировать ту или иную группу организмов, недостаточно использовать только один критерий, но важно учитывать ряд факторов.

При одинаковом давлении отбора популяции однолетних растений, по-видимому, изменяются быстрее, чем популяции долгоживущих. Дело не только в том, что однолетники имеют более короткий жизненный цикл, но также и в том, что их существование зависит от ежегодного воспроизведения семенами, а это уже само по себе является фактором, ускоряющим эффект естественного отбора. В итоге такие популяции дивергируют быстрее. В тех областях, где однолетники способны успешно произрастать — пустынях или местах с сухим летом, как в Калифорнии, — они могут составлять треть и более от общего числа представленных там видов. В целом эти виды гораздо моложе (считая со времени их возникновения), чем виды деревьев, кустарников и многолетних травянистых растений, в сообществе с которыми они находятся.

Кроме стерильности гибридов или невозможности образовать гибридное потомство есть еще ряд факторов, которые способствуют четкому разграничению видов при их совместном произрастании. Прежде всего это факторы, которые предотвращают образование гибридов. Например, растения двух видов, способные к образованию плодовых гибридов, могут встречаться в одном ареале, но в разных его частях. На востоке США дуб американский шарлаховый (*Quercus coccinea*) может занимать совместно с дубом бархатным (*Q. velutina*) обширный ареал. Оба вида опыляются ветром и в искусственных условиях легко образуют плодовые гибриды. Несмотря на это, в природе их межвидовые гибриды обнаруживаются редко. Дело в том, что первый дуб встречается в относительно влажных низменных местах с кислыми почвами, а второй — на сухих, хорошо дренированных почвах. Только там, где местообитания изменились в результате пожаров или вырубки деревьев, гибриды встречаются чаще. Это можно объяснить тем, что они смогли лучше приспособиться к вновь созданным условиям, чем каждый из родителей.

Среди других механизмов, предотвращающих образование гибридов между видами, растущими вместе, важное место занимают сезонные различия во времени цветения. Если два вида не цветут одновременно в природных условиях, они не образуют гибридов, даже если и растут бок о бок. Фотопериодические механизмы, обсуждавшиеся в гл. 25, могут способствовать разобщению видов. Кроме того, виды, встречающиеся вместе, могут отличаться системой

опыления (подробно на этом мы остановимся в следующей главе). Если два вида посещаются и опыляются разными насекомыми, то гибрид получится лишь в том случае, если насекомые по ошибке посетят «не тот» цветок.

Группы родственных видов

Рассмотренные нами эволюционные процессы приводят к образованию групп родственных видов в разных географических областях. Такие группы животных на островах Галапагос, особенно упоминавшиеся выше черепахи, а также выюрки стали знаменитыми благодаря той роли, которую сыграли в создании Дарвином теории эволюции. Видообразование такого типа называется *адаптивной радиацией* (см. приложение). Дифференциация на островах особенно поразительна тем, что в отсутствие конкуренции здесь, по-видимому, легче образуются формы, весьма необычные по сравнению с родственными видами на континентах. Очевидно, обстановка на островах благоприятствует значительным эволюционным изменениям, подобным тем, которые предшествуют возникновению новых родов и семейств. В таких местах признаки животных и растений способны меняться быстрее, чем на материке; кроме того, могут возникать признаки, которые никогда в других местах не встречаются. Подобные группы видов могут, конечно, возникать и в пределах материковых ареалов, демонстрируя самую неожиданную дифференциацию. Они являются неизбежным следствием обсуждаемых эволюционных процессов.

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ

Даже если в природе межвидовые гибриды образуются редко, они могут быть ценны тем, как в них сочетаются родительские признаки. Окружающие условия могут быстро меняться, а особи гибридного происхождения благодаря новым комбинациям генов часто оказываются лучше адаптированными к новым условиям и способными заселить такие местообитания, в которых родительские организмы никогда не смогли бы существовать. В тех случаях, когда местообитания родительских видов расположены в одном ареале, но резко различаются (как и в случае американского шарлахового и бархатного дубов), гибридизация маловероятна. Напротив, там, где местообитания объединены или нарушены, ситуация может сложиться по-разному. Здесь рекомбинация генетического материала, первоначально характеризовавшего два разных вида, может привести к получению более адаптированного потомства, чем изменения, произошедшие внутри одной популяции (рис. 28-10). Признаки гибридов могут стабилизироваться, если они окажутся лучше приспособленными к новым местообитаниям, чем любой из родительских организмов.

Межвидовая гибридизация — важный эволюционный механизм у многих групп растений. У некоторых родов рекомбинация генетического материала, по-видимому, представляет собой основной способ образования новых видов, которые могут освоить иные местообитания. Эти роды состоят в основном из деревьев или кустарников, как, например, *Eucalyptus*, *Quercus*, *Arctostaphylos* и *Ceanothus* (рис. 28-11). Группы родственных видов более обычны на островах или в экологически разнообразных районах, например в Калифорнии и соседних с ней штатах. Другой пример, на этот раз с участием опылителей, показан на рис. 28-12.

Возникновение и стабилизация гибридных популяций

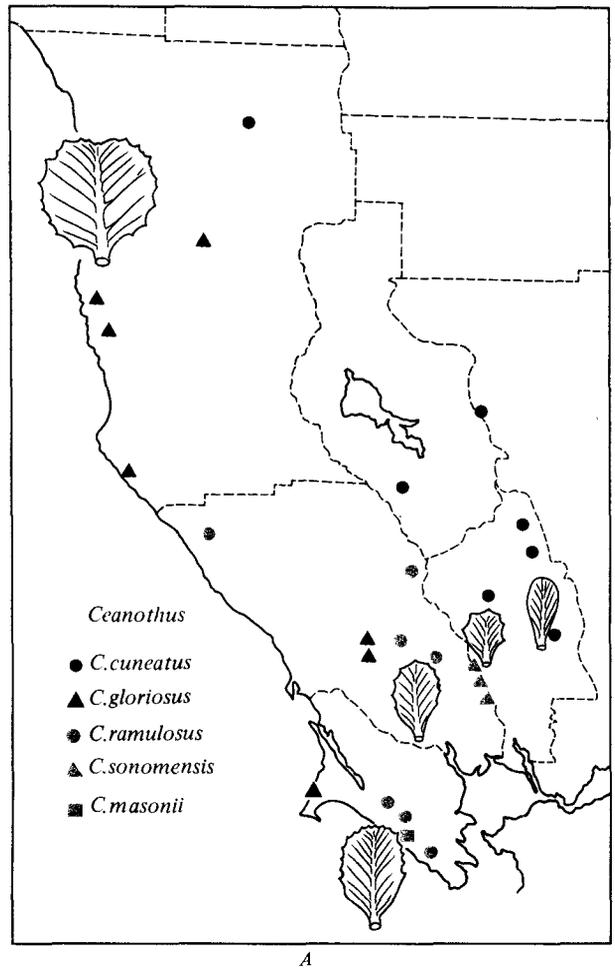
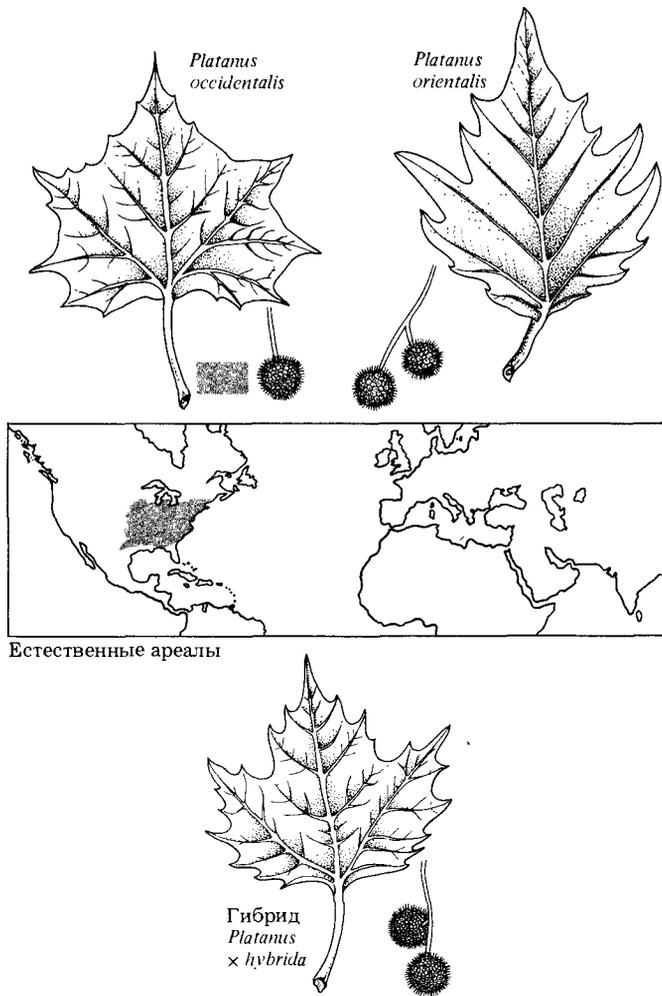
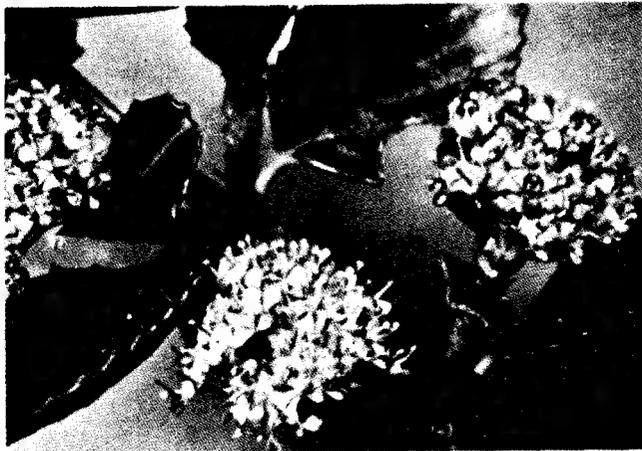
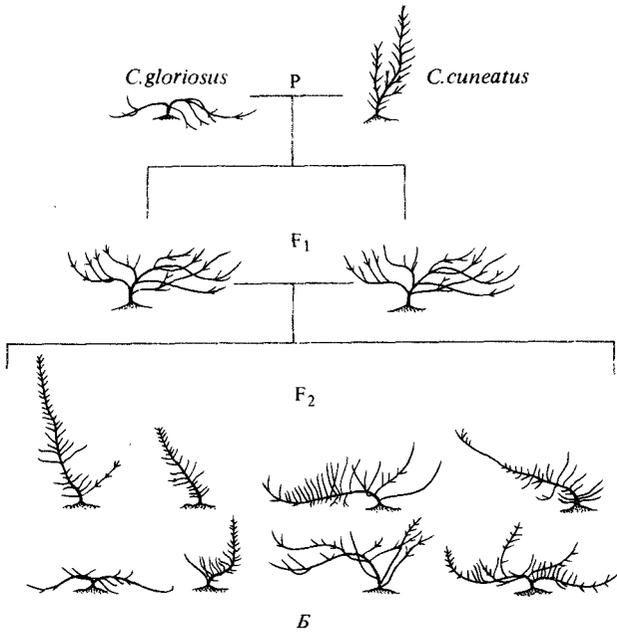


Рис. 28-10. Платан (*Platanus*) образует хорошо различающиеся популяции, сохранившие способность к гибридизации. Современные виды этого рода разделились около 50 млн. лет тому назад в отдаленных друг от друга местах произрастания. Один из них — восточный платан (*P. orientalis*) — распространен от восточного Средиземноморья до Гималаев. Это дерево широко разводится в Южной Европе со времен Древнего Рима, но не может расти в Северной Европе, вдалеке от смягчающего влияния моря. После открытия Нового Света один из североамериканских видов (*P. occidentalis*) был акклиматизирован в более холодных районах Северной Европы, где стал процветать. Около 1670 г. в Англии произошла спонтанная гибридизация этих сильно различающихся видов, где они были посажены вместе. В результате получились промежуточные по признакам и плодовые платаны (*Platanus x hybrida*). Эти гибриды способны расти в районах с холодными зимами. Теперь их используют для озеленения улиц в городах умеренной климатической зоны

Рис. 28-11. Образование гибридных популяций — важный эволюционный механизм у многих групп древесных растений, в том числе у рода *Ceanothus*. А — карта центральной части Калифорнии (обратите внимание на залив Сан-Франциско внизу) — области, сложной в геологическом отношении. Два относительно широко распространенных и обособленных вида: прибрежный — *C. gloriosus* и населяющий внутренние области — *C. cuneatus*, границы распространения которого заходят далеко на восток за пределы ареала, изображенного на карте. Данные виды образуют три типа гибридных популяций; каждая изменчива, но стабилизирована и способна расти лучше, чем любой из родительских видов, там, где они произрастают совместно. Листья, характерные для представителей разных популяций, изображены на карте. Б — расщепление в потомстве при искусственном скрещивании родительских видов, внешне резко отличающихся друг от друга; некоторые промежуточные формы бывают похожи на упомянутые выше промежуточные популяции, показанные на карте слева. В — цветущая ветвь *C. gloriosus*. Г — цветущая ветвь *C. cuneatus*



зависят от плодовитости гибридов. Однако, даже если гибриды стерильны, они все же могут размножаться либо бесполом путем, либо восстановив свою плодовитость путем полиплоидизации.

Бесполое воспроизведение у гибридов

Стерильные гибриды могут размножаться вегетативным путем. Системы, в которых вегетативное воспроизведение преобладает, но ауткроссинг (т. е. перекрестное оплодотворение между различными линиями) иногда происходит, являются наиболее гибкими. В результате ауткроссинга может произойти гибридизация между обособившимися расами или видами, что в свою очередь, возможно, приведет к новым комбинациям аллелей, которые могут оказаться полезными в данных условиях.

Наглядным примером подобной системы может служить мятлик луговой (*Poa pratensis*), который в той или иной форме распространен по всему Северному полушарию. Случайная гибридизация в пределах всей группы родственных видов дала сотни апомиктических рас, хорошо приспособлен-



Рис. 28-12. Ричард Строу из Калифорнийского государственного университета в Лос-Анджелесе предположил, что вид *Penstemon spectabilis*, обнаруженный в горах южной Калифорнии, имеет гибридное происхождение. Для одного из родительских видов (*P. grinnellii*) характерны большие двугубые бледно-голубые цветки, которые обычно опыляются крупными пчелами, например пчелами-плотниками. Другой вид, *P. centranthifolius*, имеет длинные тонкие красные цветки, посещаемые преимущественно колибри. Предполагаемый гибрид *P. spectabilis*, показанный здесь, занимает промежуточное положение в морфологическом и экологическом отношении и имеет розово-красные цветки. Их опыляют осы из специализированного семейства, собирающие пыльцу. Эти осы не посещают цветки ни одного из родительских видов

ных к экологическим особенностям конкретных мест произрастания. В таких гибких системах новые генотипы постоянно создаются за счет гибридизации, а лучшие из них сохраняются благодаря апомиксису. Апомиктические растения, в том числе *Poa*, наиболее приспособлены к условиям Арктики, поскольку могут обходиться без опыления насекомыми, которое затруднено из-за небольшой продолжительности вегетационного периода и суровых климатических условий. Кроме того, более стабильные генотипы могут иметь большее преимущество в трудных арктических условиях, чем генотипы, образующиеся в результате рекомбинации (т. е. полового процесса). Таким образом, популяции, возникающие в результате вегетативного размножения или самоопыления, могут иметь двойное преимущество.

Сотни видов боярышника (*Crataegus*) и ежевики (*Rubus*) на востоке США представляют собой апомиктические производные групп видов, среди которых случайно образовывались гибриды. Во всех этих случаях нарушение человеком естественных мест произрастания, приобретающее широкие масштабы, приводит к появлению большого разнообразия новых генотипов, которых никогда раньше не было в коренных лесах этих мест.

Полиплоидия

Клетки или особи, имеющие более двух наборов хромосом, называются полиплоидами. Полиплоидные клетки с небольшой частотой возникают в результате «ошибок» митоза, когда хромосомы делятся, а цитокинез не происходит. Таким образом могут образоваться клетки с удвоенным числом хромосом. Если они, пройдя через интерфазу, будут делиться, то смогут дать начало (половым или бесполом путем) новым особям, клетки которых будут иметь вдвое больше хромосом, чем у родителей. Полиплоидные растения могут быть получены искусственно с помощью колхицина — алкалоида, подавляющего образование митотического веретена в результате нарушения образования микротрубочек.

У полиплоидов изменчивость часто бывает значительно уже, чем у родственных диплоидов, поскольку каждый ген представлен у них по меньшей мере в удвоенном числе. При расщеплении в потомстве гомозиготные по какому-нибудь рецессивному гену особи составят только 1/16 вместо 1/4 у диплоидов. (В обоих случаях принимается, что частота рецессивных аллелей равна 0,50.) Полиплоидам свойственно самоопыление, еще более снижающее их изменчивость, несмотря на то что родственные им диплоиды преимущественно опыляются перекрестно. Одни полиплоиды лучше приспособлены к сухим местам или более низким температурам, чем исходные диплоидные формы, в то время как другие лучше приспособлены к особым типам почв. Благодаря этому они могут заселять места с экстремальными условиями существования, в которых их диплоидные предки скорее всего бы погибли.

С небольшой частотой полиплоиды встречаются во многих естественных популяциях. Полиплоиды легче, чем соответствующие им диплоиды, вступают в неродственные скрещивания. При этом сразу же могут получаться плодовые гибриды. Реже полиплоиды гибридного происхождения образуются путем удвоения числа хромосом у стерильных диплоидных гибридов; это один из путей восстановления плодovitости.

Именно таким, менее обычным, путем образовались полиплоидные гибриды между редькой (*Raphanus sativus*) и

капустой (*Brassica oleracea*). Это был первый хорошо документированный случай полиплоидии¹⁾. Оба рода принадлежат к семейству крестоцветных (Brassicaceae) и находятся в близком родстве. В соматических клетках и того и другого вида находится 18 хромосом, и в первой метафазе мейоза всегда обнаруживается 9 пар хромосом. С некоторым трудом был получен гибрид между этими растениями. В мейозе он имел 18 непарных хромосом (9 от редьки и 9 от капусты) и был совершенно бесплоден. Среди этих гибридных растений спонтанно образовался полиплоид, у которого в соматических клетках было 36 хромосом и в процессе мейоза регулярно образовывались 18 пар. Иными словами, полиплоидный гибрид имел все 18 хромосом как редьки, так и капусты, и они функционировали нормально. Полиплоидный гибрид был довольно плодovитым.

Некоторые полиплоиды возникали как сорняки в местах, связанных с деятельностью человека, и иногда они достигали удивительного процветания. Один из хорошо известных примеров — обитатели соленых болот из рода *Spartina*. Один из видов, *S. maritima*, встречается на болотах вдоль берегов Европы и Африки. Другой вид, *S. alterniflora*, был завезен в Великобританию с востока Северной Америки около 1800 г. и впоследствии широко распространился, образовав крупные локальные колонии.

В Британии растения местного вида *S. maritima* низкорослы, тогда как *S. alterniflora* гораздо выше и нередко достигают в высоту 0,5 м, а иногда 1 м и более. Вблизи Саутгемптона оба вида (местный и интродуцированный) произрастали совместно на протяжении всего XIX в. В 1870 г. ботаники обнаружили стерильный гибрид между двумя видами, который хорошо размножался корневищами. Один из родительских видов, *S. maritima*, имеет диплоидное число хромосом, равное 60 ($2n=60$), другой, *S. alterniflora*, — равное 62 ($2n=62$); гибрид тоже имеет $2n=62$, вероятно, из-за небольшого нарушения мейоза. Этот стерильный гибрид, названный *Spartina × townsendii*, до сих пор существует. Примерно в 1890 г. естественным путем из него образовался мощный плодovитый полиплоид. Он имеет диплоидное число хромосом $2n=122$ (одна пара хромосом, очевидно, потерялась) и быстро распространился по берегам Великобритании и северо-западной Франции. Его часто сажают для закрепления заболоченных берегов, что способствует еще большему распространению этого растения.

Одной из важнейших полиплоидных групп растений можно считать род *Triticum* (пшеницы). Самая распространенная в мире хлебная культура — мягкая пшеница (*T. aestivum*) — имеет $2n=42$. Мягкая пшеница возникла по крайней мере 8000 лет назад, вероятно, в Центральной Европе, в результате естественной гибридизации возделываемой пшеницы, имеющей $2n=28$, с диким злаком того же рода, имеющим $2n=14$. Дикая пшеница, вероятно, росла как сорняк среди посевов пшеницы. Гибридизация, давшая начало мягкой пшенице, могла произойти между полиплоидами, появившимися время от времени в популяциях обоих родительских видов.

Вполне вероятно, что как только 42-хромосомная пшеница с ее полезными признаками появилась на полях первых

¹⁾ Плодovитый межродовой редечно-капустный гибрид был получен советским генетиком Г. Д. Карпеченко, пионером в преодолении бесплодия отдаленных гибридов посредством полиплоидизации и, таким образом, первооткрывателем неизвестного прежде пути видообразования. — *Прим. перев.*

земледельцев, они сразу ее заметили и отобрали для дальнейшего культивирования. Одна из ее родительских форм, 28-хромосомная возделываемая пшеница, в свою очередь произошла в результате гибридизации двух диких 14-хромосомных видов с Ближнего Востока. Виды пшеницы, имеющие $2n=28$, и теперь продолжают возделываться наряду с 42-хромосомными. Такие 28-хромосомные пшеницы представляют собой главный источник зерна для производства макарон благодаря высокой клейкости их белка.

Исследования последних лет показали, что новые линии, полученные с помощью гибридизации, могут улучшить сельскохозяйственное производство. Особенно многообещающим является *Triticosecale*¹⁾ — группа созданных человеком гибридов между пшеницей (*Triticum*) и рожью (*Secale*). Некоторые из них, сочетающие урожайность пшеницы с неприхотливостью ржи, наиболее устойчивы к линейной ржавчине — болезни, наносящей большой ущерб сельскому хозяйству (см. рис. 13-37). Эти свойства особенно важны в высокогорных районах тропиков и субтропиков, где ржавчина — главный фактор, лимитирующий культивирование пшеницы. *Triticosecale* теперь выращивается в больших масштабах и получила широкую популярность во Франции и других странах (см. с. 242). Наибольшую известность имеет 42-хро-

¹⁾ В советской литературе более принято иное название этого гибрида — тритикале (*Triticale*). — Прим. перев.

мосомная линия этой зерновой культуры. Она была получена путем удвоения числа хромосом после гибридизации 28-хромосомной пшеницы с 14-хромосомной рожью.

В природе полиплоиды отбираются под влиянием внешних условий, а не благодаря деятельности человека. Полиплоидия — один из важнейших эволюционных механизмов. Явления, упомянутые выше (см., например, происхождение пшеницы), должны были произойти более 100 000 раз, чтобы можно было объяснить то количество полиплоидов, которое в наше время представлено в мировой флоре (более половины всех видов растений). Среди них многие из наиболее важных сельскохозяйственных культур — не только пшеница, но и хлопчатник, сахарный тростник, банан, картофель и подсолнечник. К этому перечню можно добавить большинство красивых садовых цветов — хризантемы, анютины глазки, георгины.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТАКСОНОВ ВЫСШЕГО РАНГА

Как только знания о путях видообразования стали полнее, ученые обратились к вопросу о том, как возникают роды и другие таксоны высшего порядка. Приложение, посвященное флоре Гавайских островов, позволяет понять, что за образование родов ответственны те же процессы, что и за образование видов. Если какой-нибудь вид хорошо приспособ-

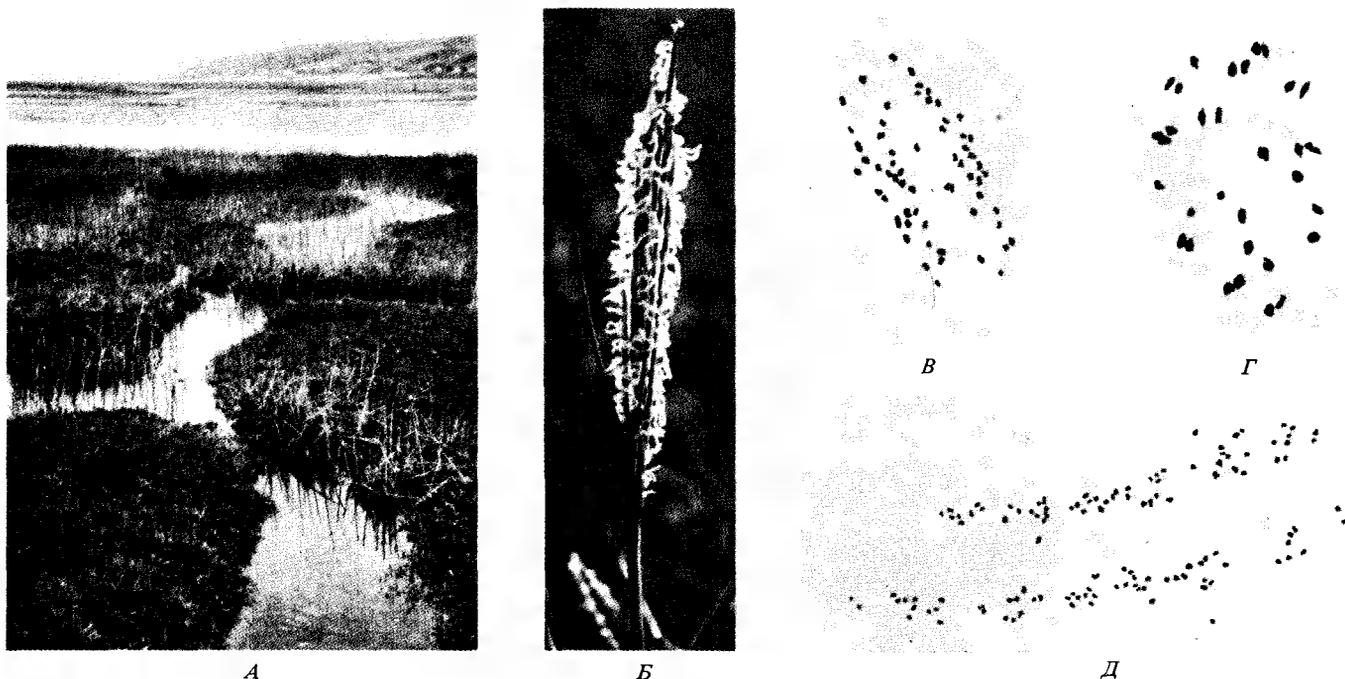


Рис. 28-13. Полиплоидия усиленно изучалась у злаков рода *Spartina*, растущих на соленых болотах у берегов Северной Америки и Европы. А. Такое болото у берегов Великобритании. Б. Гибрид *Spartina*. В. *Spartina patiflora*, местный европейский вид соленых болот ($2n = 60$). Здесь показаны его хромосомы в анафазе I мейоза. Г. *Spartina alterniflora*, североамериканский вид, $2n = 62$

(здесь показаны 30 бивалентов и 2 непарных хромосомы в метафазе I мейоза). В Европе это растение впервые найдено в водоемах у Саутгемптона в 1839 г., но настоящее время его интродукции неизвестно. Искусственные скрещивания двух указанных видов никогда не производились, но их стерильные гибриды — *Spartina* × *townsendii* — находили в этих местах в 1870 г. Д. Мощный полиплоид

S. anglica произошел спонтанно от этого стерильного гибрида и был впервые найден в начале 1890-х гг. Полиплоид имеет $2n = 122$; здесь показана его клетка в первой анафазе мейоза. Данный гибрид теперь распространился по всем соленым болотам Великобритании и другим странам умеренного климата

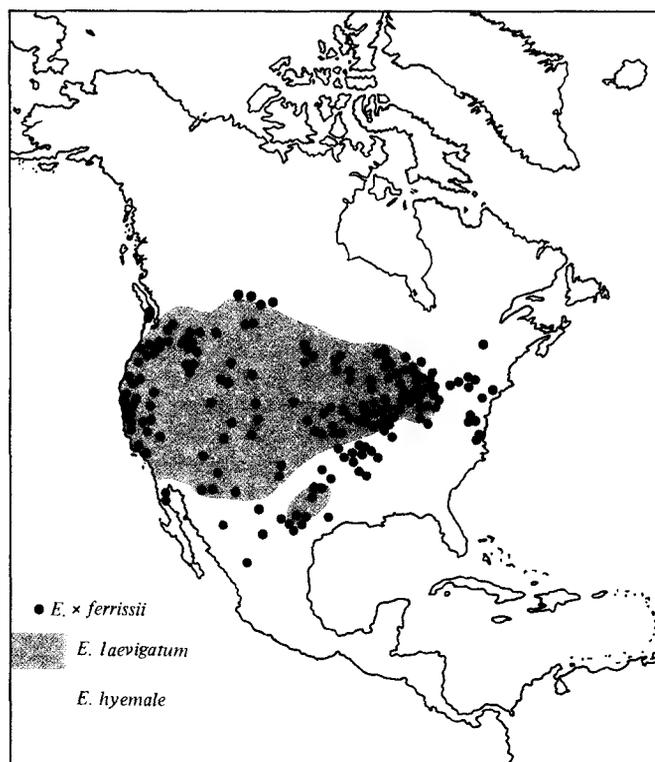
Рис. 28-14. Один из наиболее распространенных и крупных хвощей (см. рис. 26-3, Б) в Северной Америке — *Equisetum × ferrissii* — это полностью сте-

бельный гибрид *E. hyemale* и *E. laevigatum*. Хвощи легко размножаются кусочками подземных стеблей, и гибрид поддерживает свое существование по

всему обширному ареалу вегетативным размножением. А. Стебли *E. × ferrissii* со стробилами. Б. Ареалы *E. × ferrissii* и родительских видов



А



Б

соблен к тем местообитаниям, которые сильно отличаются от местообитаний его предковой формы, он, вероятно, станет сильно отличаться от предка и может дать начало новым видам и сформировать новую эволюционную линию. Со временем эта линия может быть определена как новый род, семейство или даже класс организмов. Для возникновения таксонов надвидового уровня не требуется никаких иных механизмов — только прерывистость местообитаний и изменение образа жизни.

В последнее время много было написано о том, является ли эволюция всегда постепенным процессом, или она идет скачками, т. е. продолжительные периоды постепенных изменений (или отсутствия изменений) прерываются периодами быстрых изменений. Последняя из этих моделей эволюции называется *прерывистым равновесием*. Некоторые сторонники этой модели утверждают, что макроэволюция, т. е. процесс образования надвидовых таксонов, совершается на основе иных принципов, а не путем постепенных изменений, что характерно для микроэволюции, которой и была в основном посвящена эта глава. Однако таксоны высшего порядка различаются между собой такими же признаками, что и некоторые виды, поэтому процесс эволюции представляется единым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Естественный отбор — это процесс, благодаря которому организмы, обладающие признаками, наиболее благоприят-

ными для жизни в данных условиях, оставляют больше жизнеспособных потомков. В его основе лежит генетически детерминированная изменчивость особей в естественных популяциях. Отбор вступает в действие, когда организмы начинают заселять новые местообитания. Репродуктивный успех (приспособленность) не может быть успехом вообще, а проявляется только в определенных конкретных условиях обитания популяции.

Основой генетики популяций является закон Харди—Вайнберга. Он гласит, что в больших популяциях, где происходит свободное скрещивание и отсутствуют факторы, влияющие на соотношение аллелей, соотношение доминантных и рецессивных аллелей остается постоянным из поколения в поколение.

Причиной изменения аллелей и отклонений от равновесия Харди—Вайнберга могут быть четыре главных фактора: величина популяции, миграция, мутационный процесс и отбор. Из них наиболее важным является отбор. Он определяется как неслучайное воспроизведение генотипов, когда одни получают преимущество перед другими в тех конкретных условиях, в которых они находятся.

Рецессивные аллели диплоидных организмов малодоступны отбору. Чем меньше становится их частота, тем большая их доля оказывается в гетерозиготном состоянии и фенотипически не проявляется (маскируется).

Реакция популяций на давление отбора по ряду причин сложна. Отбору доступны только фенотипы, а сходные фенотипы могут быть результатом очень разных сочетаний

аллелей. Благодаря эпистазу и плейотропии аллели не могут отбираться по отдельности; отбор воздействует только на весь генотип в целом.

Популяции приспосабливаются к конкретным условиям и образуют четкие экотипы, если условия так же четко разграничены. Если же условия меняются постепенно, популяции растений могут образовывать клины по признакам, соответствующим этим условиям.

Изменения, происходящие в популяциях, влияют и на способность к успешному скрещиванию их между собой. После некоторого периода изоляции две популяции могут оказаться несовместимыми или давать при скрещивании только стерильные гибриды. Родственные виды относительно долгоживущих растений, например деревьев и кустарников, менее подвержены репродуктивной изоляции, чем родственные виды однолетних или других короткоживущих растений.

Гибридные популяции, происшедшие от двух видов, представляют собой обычное явление, особенно среди деревьев и кустарников. Они наиболее характерны для областей, где число видов невелико и приспособление к различным локальным условиям особенно важно (например, для океанических островов), а также для районов, где климатические и другие условия имеют четкие границы, как, например, в Калифорнии.

Даже если гибриды между двумя видами стерильны, они могут размножаться апомиктически или вегетативно; восстановление плодovitости возможно в результате удвоения числа хромосом (полиплоидии).

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ: НЕКОТОРЫЕ СПОСОБЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Способы вегетативного размножения растений многочисленны и разнообразны. Некоторые растения размножаются с помощью усов, или столонов, — длинных тонких побегов, которые стелятся по земле. У культурной земляники (*Fragaria ananassa*), например, листья, цветки и корни образуются на каждом узле такого побега. Сразу за вторым узлом верхушка его поднимается вверх и утолщается. На этой утолщенной части образуются первые придаточные корни, а затем и новый побег, от которого отходит новый ус.

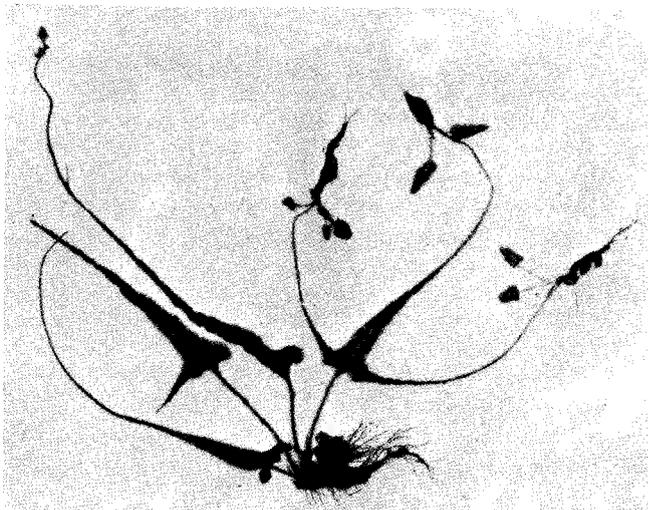
Органами размножения во многих случаях могут служить корневища, особенно у злаков и осок. Корневища «захватывают» пространство около родительского растения, и каждый узел может дать новый цветущий побег. Многие злостные сорняки размножаются таким способом, и поэтому от них так трудно избавиться, а некоторые садовые растения, например ирисы, размножаются почти исключительно корневищами. Клубни и луковицы приспособлены для размножения и запасания веществ. Картофель искусственно размножают кусочками клубней с одним или несколькими «глазками». Именно глазок семенного картофеля дает начало новому растению.

Корни некоторых растений, например вишни, яблони, малины и ежевики, формируют «корневые отпрыски», или корневую поросль, которые дают новые растения. Коммерческие сорта бананов не образуют семян и размножаются с помощью корневых отпрысков, образующихся из почек на подземных стеблях. Если разорвать корень одуванчика, что

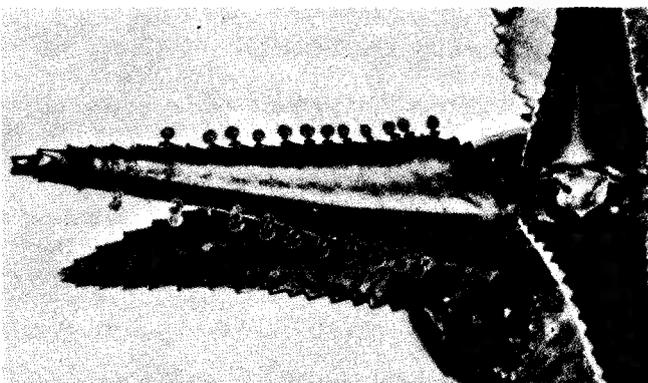
нередко случается при выпалывании, каждый кубочек корня может дать новое растение (см. конец гл. 22).

Некоторые виды растений способны размножаться с помощью листьев. Пример тому — комнатное растение *Kalanchoë daigremontiana*, называемое в некоторых странах «мать тысячи детей». Название этого растения основано на том, что из меристематической ткани в выемках краев листьев образуются многочисленные маленькие растеньица. Вид обычно и размножают с помощью этих «детей», которые, достигнув определенного возраста, падают на землю и укореняются. Другим примером может служить костенец корнелистный (*Asplenium rhizophyllum*), называемый также «странствующим папоротником», у которого молодые растения образуются в тех местах, где листья касаются земли.

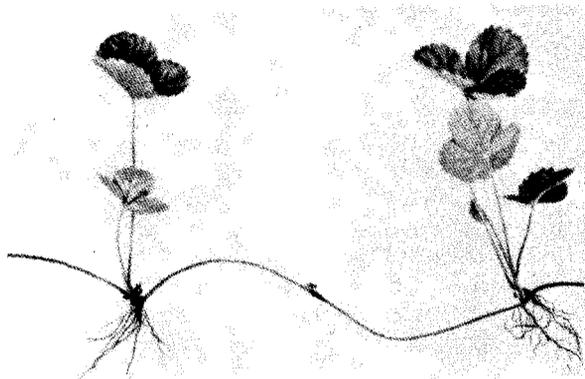
У ряда растений, в том числе лимона, некоторых злаков (например, мятлика лугового, *Poa pratensis*) и одуванчика,



Гербарный образец костенца корне-
листного (*Asplenium rhizophyllum*). Видно, как укореняются листья и образуются новые растения. Таким способом папоротник может образовать большие колонии генетически однородных растений



Kalanchoë daigremontiana с маленькими растеньицами, выросшими в выемках по краям листа



Земляника (*Fragaria ananassa*) размножается бесполом путем с помощью усов. Она может размножаться и половым путем, образуя цветки

зародыши в семенах образуются бесполом путем. Данный способ вегетативного размножения называют апомиксисом. Из семян апомиктических растений развиваются особи, генетически идентичные материнским растениям¹⁾.

В целом в результате бесполого размножения потомство в точности повторяет родительский организм, хорошо приспособленный к определенным условиям среды или местообитаниям. В основе адаптации могут лежать признаки, которые желательно придать культурным растениям или которые способствуют выживанию при определенном сочетании факторов внешней среды.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ГАВАЙСКИХ МАДИИНАЕ

На Гавайских островах встречаются группы интереснейших местных растений. Главные острова этого архипелага поднялись из моря независимо друг от друга миллионы лет назад. Местообитания растений и животных, заселивших острова, очень разнообразны. От ареалов на материке, из которых они некогда мигрировали, их отделяет большое расстояние. Организмы, достигшие Гавайских островов, зачастую сильно менялись, когда захватывали новые, подходящие для них местообитания. Процессы, с помощью которых происходят такие изменения, называются *адаптивной радиацией*.

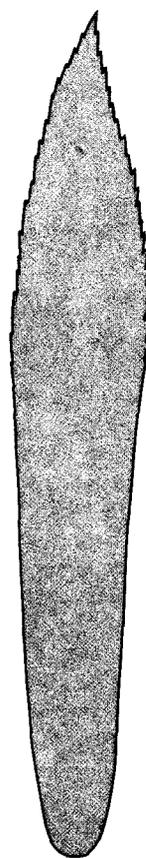
Яркий пример адаптивной радиации — группа из 28 гавайских видов растений, принадлежащих к трем близким родам семейства Asteraceae, а именно — к подтрибе Мадиинае. Большинство ее представителей найдено в Калифорнии и прилегающих областях. Род *Argyroxiphium* очень близок к двум другим родам, также найденным только на Гавайских островах, — *Dubautia* и *Wilkesia*. Морфологическое разнообразие представителей их видов велико; от маленьких, образующих заросли кустиков и розеточных растений до крупных деревьев и лиан. Они растут в самых разнообразных

местах: на застывшей лаве, в сухих кустарниках и редколесьях, в сырых лесах и на болотах. В этих местах количество выпадающих за год осадков колеблется от менее 40 см до более 1230 см. Некоторые из них входят в число самых влажных уголков суши.

Столь разнообразные условия сопровождаются и значительной изменчивостью формы и размеров листьев. Например, виды *Dubautia*, растущие на хорошо освещенных сухих местах, обычно имеют очень мелкие листья, тогда как в затененном подлеске влажного леса — гораздо крупнее. Представитель другого рода *Argyroxiphium sandwicense*, растущий на сухих альпийских склонах кратера Халеакала на острове Мауи, имеет листья, покрытые множеством серебристых волосков. Эти волоски, по-видимому, защищают лист от интенсивной солнечной радиации и способствуют сохранению влаги. На листьях близкородственного растения *A. grayanum*, тоже встречающегося на Мауи, но в сырых лесах и на болотах, опушения нет.

Гавайским Мадиинае, растущим в самых разнообразных условиях, свойственны и значительные физиологические различия. Роберт Робишо из Калифорнийского университета в Беркли показал, например, что виды *Dubautia*, встречающиеся на сухих местах, гораздо легче переносят недостаток воды, чем представители того же рода из сырых и переувлажненных мест. Дело оказалось в том, что в листьях устойчивых видов клетки имеют более эластичные оболочки и

Dubautia raillardiioides



Dubautia platyphylla



Dubautia menziesii



Dubautia linearis



Dubautia knudsenii

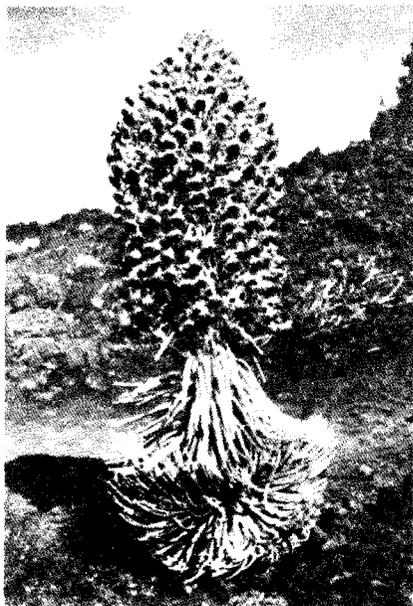


Dubautia paleata



Контурсы листьев шести видов *Dubautia* из сухих и влажных мест, которые различаются по форме и величине

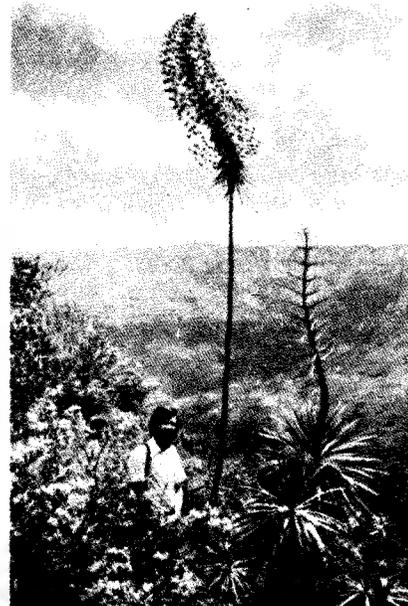
¹⁾ В настоящее время большинство исследователей не считает апомиксис вариантом вегетативного размножения, поскольку в нем участвуют те или иные половые структуры и элементы полового процесса, благодаря чему сохраняется некоторая возможность генетического разнообразия. — Прим. перев.



Argyroxiphium sandwicense — замечательное растение, растущее на открытых, покрытых пеплом склонах кратера Халеакала на острове Мауи в условиях интенсивной солнечной радиации и низкой влажности



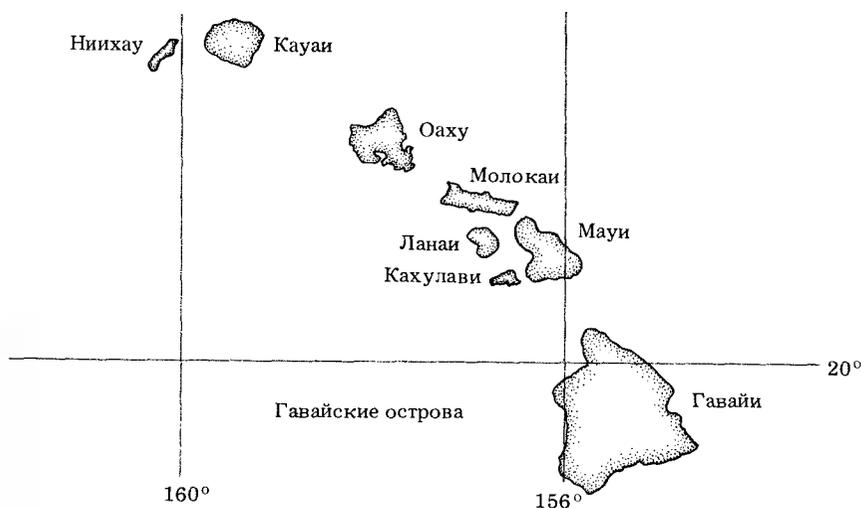
Dubautia reticulata; виды рода *Dubautia*, охватывающего 21 из 28 встречающихся на Гавайях видов подтрибы *Madiniinae* представлены, с одной стороны, деревьями и кустарниками, с другой — лианами и небольшими, едва одревесневшими растениями, образующими заросли. *Dubautia reticulata* растет во влажных лесах Мауи, может достигать восьми и более метров в высоту; диаметр ствола — около 0,5 м



Wilkesia gymnoxiphium. Это причудливое растение, похожее на юкку, встречается только на острове Кауаи, где его распространение ограничено сухими зарослями кустарников по краю каньона Ваймеа. Кауаи — самый древний из главных островов Гавайского архипелага. Роберт Робишо, сфотографированный рядом с этим растением, изучает физиологическую экологию этой интересной группы растений



Dubautia scabra. Низкие, образующие ковры травянистые представители этого вида встречаются на островах Гавайского архипелага в местообитаниях с высокой влажностью. Считается, что несколько других видов на более молодых островах архипелага произошли от этого вида



Гавайские острова. На самом древнем из главных островов, Кауаи, возраст некоторых пород достигает 6 млн. лет; самый молодой остров еще формируется. Гавайский архипелаг постепенно перемещается к северо-западу вместе с тихоокеанской тектонической плитой, причем самые старые из островов постепенно разрушаются в глубине

морья, а самые молодые продолжают формироваться, очевидно, потому, что проходят над «горячей точкой» — участком земной коры, через который извергается лава. Это значит, что приблизительно там, где теперь находятся Гавайи, уже более 6 млн. лет назад находились острова

поэтому в засуху способны поддерживать более высокое тургорное давление (а соответственно и более высокие уровни метаболической активности).

Несмотря на морфологическую неоднородность и разнообразие местообитаний, все 28 видов, относящиеся к трем родам, близко родственны друг другу. Два любых рода, насколько мы знаем, способны к гибридизации, и все гибриды, по крайней мере частично, плодовиты. Исследования этих взаимоотношений проводятся Джеральдом Карром из Гавайского университета и Дональдом Кайхосом из Калифорнийского университета в Дейвисе. Вся эта группа из трех родов эволюционировала в полной изоляции на Гавайских островах и произошла от единственного предкового растения, занесенного сюда с западного побережья Северной Америки.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Anderson, Edgar: Plants, Man and Life. University of California Press, Berkley, 1967.

Увлекательное описание эволюции некоторых растений, которое отражает личность одного из крупнейших исследователей растений двадцатого столетия.

Ayala, Francisco J., James W. Valentine: Evolving: The Theory and Process of Organic Evolution. Benjamin-Cummings Publishing Co, Menlo Park, Calif., 1979.

Современное и очень доступное изложение проблемы эволюции.

Cook, Robert E.: «Clonal Plant Populations». American Scientist, 71: 244—253, 1983.

Прекрасное обсуждение того, как у растений воспроизведение влияет на их экологию и эволюцию.

Gould, Stephen Jay: Ever Since Darwin: Reflections in Natural History. W.W.Norton & Co, Inc., New York, 1979.

Прекрасный сборник очерков о борьбе мнений о дарвинизме в современной науке. Очень рекомендуется.

Grant, Verne: Plant Speciation. Columbia University Press, New York, 1971.

Доступное изложение эволюции растений, хорошо вводящее во многие аспекты проблемы.

Moore, John: «Science As a Way of Knowing — Evolutionary Biology». American Zoologist, 23 (1): 1—68, 1983.

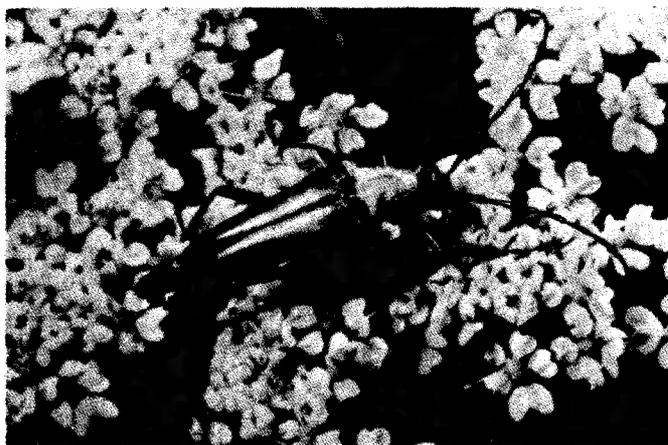
Краткое изложение эволюционной теории, дающее ясное представление о ряде гипотез и выводов.

Moorehead, Alan: Darwin and the Beagl. Harper & Row Publishers Inc., New York, 1969.

Увлекательное изложение работы Дарвина, сделанное знаменитым писателем и историком.

Stebbins, G. Ledyard: Process of Organic Evolution. 3rd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1977.

Краткий обзор эволюции живого, написанный одним из выдающихся ученых.



А



Б

Рис. 29-1. А. Покрытый пылью жук-усач (сем. *Cerambycidae*) на цветках представителя зонтичных (*Ariaceae*) в горах северо-восточной Аризоны. Б. Надкрылья жука из отложений с *Archaeopteryx*, покрытосеменным, вымершим 95—98 млн. лет назад (см. приложение 1 к гл. 29). Эволюция цветковых растений — это в значительной степени история возрастающей специализации взаимоотношений между цветками и насекомыми-опылителями, на первых этапах которой важную роль играли жуки

Среди современных растений значительное место принадлежит покрытосеменным. Деревья и кустарники, луга и сады, пшеничные и кукурузные поля, полевые цветы, овощи и фрукты на прилавках, красочные композиции в витринах цветочных магазинов, герань на камине, ряска и кувшинки в пруду, взморник на заливе, кактусы в пустыне — где бы мы ни находились, везде встретимся с ними.

Чарльз Дарвин в письме к другу назвал внезапное появление представителей этой крупной группы в ископаемых находках «ужасной тайной». В древнейших отложениях, содержащих растительные остатки, встречаются примитивные сосудистые формы с очень простым строением. Затем в девонском и в каменноугольном периодах быстро распространяются папоротники, плауны, хвощи и прогимноспермы. Первые семенные растения появляются в позднем девоне, а в мезозое голосеменные уже преобладают. Наконец, в первой половине мелового периода, т. е. к концу мезозойской эры, возникают покрытосеменные, или цветковые, постепенно захватывающие господствующее положение на всей планете. Около 75 млн. лет назад уже существовали многие современные семейства и даже некоторые ныне живущие роды этого отдела (рис. 29-2).

Что же позволило покрытосеменным занять господствующее положение в растительном мире и достичь на сегодняшний день такого поразительного разнообразия? В данной главе мы попытаемся ответить на этот вопрос, сосредоточив внимание на трех моментах: происхождении этой группы, эволюции цветка и роли некоторых химических веществ в эволюции покрытосеменных. Тем самым мы проиллюстрируем процесс эволюции, который начали описывать в предыдущей главе.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Теперь почти все признают, что цветковые возникли из некоторых примитивных, скорее всего кустарниковых голосеменных.

В меловых остатках вероятных предков покрытосеменных не обнаружено, но ряд более ранних мезозойских и палеозойских голосеменных уже имел определенные сочетания признаков, близких к характерным чертам цветковых. Это наводит на мысль о появлении покрытосеменных раньше того времени, которым датируются их древнейшие ископаемые находки.

Первые остатки, которые с уверенностью можно отнести к покрытосеменным, соответствуют раннему мелу (порядка 125 млн. лет назад) и представляют собой пыльцевые зерна с одной порой. Они похожи на споры папоротников и пыльцу голосеменных, но вполне отличимы от них. По-видимому,



Рис. 29-2. Ископаемые остатки голо­се­менного (А) и двух покрытосеменных (Б, В) из позднемеловых отложений (около 70 млн. лет назад) Вайоминга. А. Ветвь и отдельные чешуи шишек *Araucarites longifolia*, вымершего хвойного из семейства араукариевых (*Araucariaceae*), распространенного в наше время только в Южном полушарии. К

часто разводимым видам этого семейства относится араукария разнолистная (*Araucaria heterophylla*). Б. Лист вымершей веерной пальмы *Sabalites montana*, отдаленно связанной с сабалями юго-востока США. В. Лист вымершего вида *Viburnum marginatum* из широко распространенного рода кустарников калина



пыльцу большинства более ранних покрытосеменных распознать среди остатков других групп уже невозможно. У всех однодольных и большинства примитивных двудольных она похожа на пыльцу первых известных цветковых. В слоях возрастом не менее 120 млн. лет появляются трехпоровые пыльцевые зерна, характерные для всех двудольных, кроме самых примитивных. А уже 80—90 млн. лет назад повсюду в мире покрытосеменные были более многочисленны, чем представители любой другой группы растений. Что же мы знаем об их происхождении?

Родственные связи покрытосеменных

Со времен Дарвина ученые пытались определить предков покрытосеменных. Одним из подходов к решению этой задачи был их поиск среди ископаемых остатков семенных растений. При этом особое значение придавалось тому, насколько легко может произойти предполагаемое превращение структур, несущих семязачатки у голосеменных, в плодолистники. В последнее время был предложен иной подход — постараться вместо поиска предков просто выделить главные естественные группы семенных растений и проследить их родство между собой. По степени родства можно затем судить о том, насколько давно они произошли от общего предка. Во главе этого направления сейчас стоит П. Крейн из Музея естественной истории Филда в Чикаго, предоставивший мно­го данных, использованных при составлении нашего раздела.

В простейшем случае для обсуждения филогенетических (эволюционных) связей привлекаются всего три различные

группы растений. У папоротников, саговников и сосен, например, ксилема состоит из трахеид, и это наводит на мысль, что когда-то, в далеком прошлом, они имели общего предка (также с трахеидами). Можно поставить вопрос, какие две из этих трех групп разделились позже? В данном случае у нас только три возможности, графически изображаемые тремя схемами (рис. 29-3). Саговники и сосны имеют семена и древесину (вторичную ксилему); ни того ни другого нет у папоротников. Значит, можно предположить, что общий предок саговников и сосен существовал позже, чем общий предок каждой из этих групп и папоротников (рис. 29-3, А). Признаки, считающиеся унаследованными от общего предка (например, семена, древесина, трахеиды), называ-

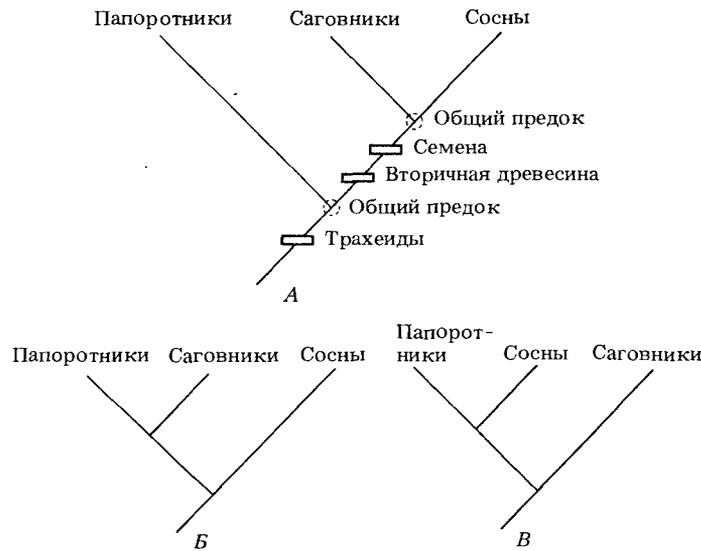


Рис. 29-3. Три варианта возможных родственных связей между папоротниками, саговниками и соснами. Вариант А, вероятно, правильный; он основан на указанных признаках

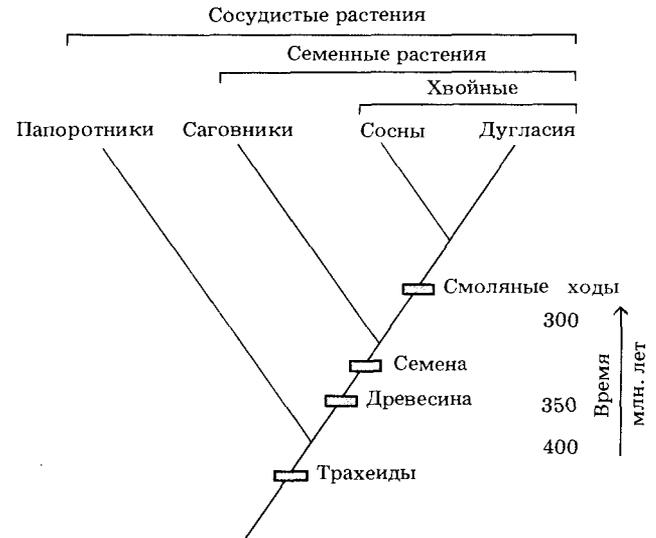


Рис. 29-4. Филогенетические отношения между папоротниками, саговниками, соснами и дугласией с указанием общих признаков, положенных в основу этой конкретной схемы, и примерного времени расхождения групп

ются *гомологичными*. Если ввести в схему дополнительную группу растений, например дугласию, для выяснения ее родства с саговниками и соснами, потребуется найти более узкие гомологии. Общим для сосен и дугласий является наличие смоляных ходов в листьях; это позволяет предполагать, что оба рода разошлись в эволюции позже, чем каждый из них с саговниками (рис. 29-4). При расширении такого рода анализа за счет увеличения числа признаков и групп растений выводы часто получаются иными, чем при более ограниченном объеме привлекаемых данных. В этих случаях должно быть принято простейшее объяснение связей, т. е. такое, в пользу которого говорит наибольшее число гомологий. Решение может быть проверено, а иногда и изменено при рассмотрении дополнительных признаков и групп растений.

Выяснение таким способом родства приводит к созданию схем, в которых крупные (высшие) группы объединяют несколько более мелких (низших). Это называется *иерархией* уровней. Каждая группа, или *кладон*¹⁾, характеризуется одной или несколькими гомологиями и включает всех потомков одного гипотетического общего предка. Графические изображения родственных связей между такими группами в виде систем ветвей называются *кладограммами*. Сосудистые растения — это кладон, в пределах которого семенные образуют кладон низшего порядка, а хвойные внутри семенных — кладон еще более низшего (рис. 29-4). Такая схема одновременно предсказывает возможную последовательность появления гомологий в ископаемых остатках. В нашем простом примере палеоботанические данные соответствуют кладограмме: трахеиды впервые появились не позже 400 млн. лет назад, семена и древесина — около 350 млн. лет назад, а смоляные ходы примерно на 50 млн. лет позднее.

В некоторых случаях сходство, кажущееся на первый взгляд признаком родства, не отражает эволюционных связей, изображаемых кладограммой. Например, женские шишки саговников, с одной стороны, и сосен и дугласий с другой — очень похожи, но это сходство лишь внешнее. У саговников каждая их чешуя — просто видоизмененный лист, несущий семя, а у хвойных — сложная структура (см. гл. 18). Таким образом, шишки саговников и хвойных, по-видимому, не произошли от общего предка и не могут быть использованы для характеристики кладона. Такие образования называют *аналогичными*. Их внешнее сходство обусловлено *конвергентной эволюцией* (см. с. 72). И напротив, сложные женские шишки сосны и дугласии гомологичны и являются признаком кладона хвойных.

Еще один потенциальный источник путаницы при установлении сходства — слишком узкое понимание частной гомологии. Например, у плаунов, хвощей и папоротников споры свободные (т. е. они рассеиваются, а не остаются на родительском спорофите), но этот признак не может быть использован для выделения кладона, так как споры этих растений одновременно гомологичны части семени семенных растений. Группа, характеризующаяся свободными спорами, была бы неполной и не включала бы всех потомков одного общего предка, который, по-видимому, дал начало и семенным растениям. В этом примере две гомологии: наличие спор и наличие мегаспор, видоизмененных в семена; они соответствуют двум кладонам, один из которых является частью другого, а сосудистые растения со свободными спорами сами по себе кладона не образуют.

Рассмотренный подход, известный как *филогенетический анализ*, или *кладистика*, отодвигает проблему выяснения предков цветковых растений (которые, возможно, еще не обнаружены или вообще не сохранились в ископаемых остатках) на второй план. Его цель — определение главных

¹⁾ От греч. κλάδος — ветвь. — Прим. перев.

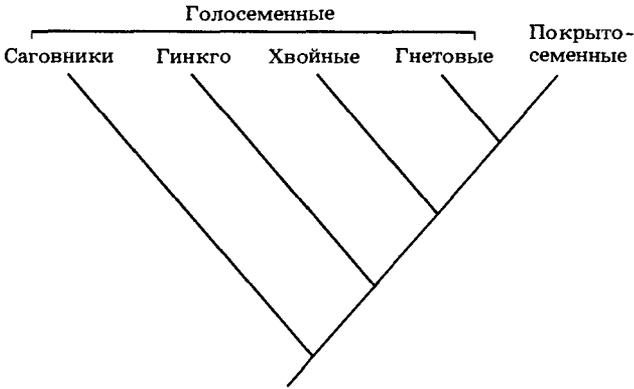


Рис. 29-5. Филогенетические отношения между четырьмя отделами современных голосеменных и покрытосеменными

кладонов семенных растений и оценка их родства с точки зрения относительного времени существования общих предков.

Анализ лучше всего начинать с современных семенных, как правило, лучше изученных, чем родственные им ископаемые. Одна недавно предложенная кладограмма представлена на рис. 29-5. Из нее четко следует, что голосеменные не образуют отдельный кладон и что признаки, которые могли бы характеризовать этот отдел, по-видимому, свойственны и цветковым. Действительно, голосеменные — это просто то, что остается от кладона семенных растений после обособления покрытосеменных.

Следующий шаг после анализа современных растений — привлечение данных по ископаемым семенным. Если многие из них удастся поместить в группы, известные по современным формам, другие представляют крупные вымершие кладоны. Последние могут играть важную роль при поиске гомологий и тем самым быть чрезвычайно полезными для выяснения эволюционных связей. На рис. 29-6 приводятся две недавно предложенные кладограммы, отражающие родство основных ныне живущих и ископаемых семенных расте-

ний. Конечно, эти схемы еще предстоит уточнить в ходе будущих исследований, особенно за счет привлечения новых данных по некоторым важнейшим вымершим группам, но и в таком виде они отражают по нынешним представлениям место цветковых растений в эволюции семенных.

Эволюционная радиация покрытосеменных

Несколько лет тому назад палеоботаник Д. Акселрод из Калифорнийского университета в Дейвисе высказал мысль, что ранняя эволюция покрытосеменных могла идти далеко от тех равнинных бассейнов, где обычно находят их ископаемые остатки. Вполне вероятно, что на холмах и возвышенностях в тропиках цветковые дали широкий спектр форм, которые имели мало шансов сохраниться в геологических отложениях. По мнению Акселрода, покрытосеменные заняли доминирующее положение в растительности планеты примерно 120 млн. лет назад, когда спустились на равнины.

Древние цветковые обладали многими адаптивными признаками, делающими их особенно устойчивыми к засухе и холоду. Среди них кожистые, обычно мелкие листья, членики сосудов (хорошо проводящие воду клетки) и жесткая, прочная семенная кожура, защищающая молодой зародыш от высыхания. Эти признаки присутствуют не у всех цветковых и отмечаются не только у них, но именно они сыграли главную роль в дифференциации этого отдела.

Важное значение для первоначального и дальнейшего успеха покрытосеменных, по-видимому, имел ряд других факторов. В этой главе мы еще обсудим некоторые из них более подробно. Появление члеников ситовидных трубок повысило эффективность перемещения сахаров по флоэме, а в ксилеме более совершенные проводящие элементы — членики сосудов — заменили трахеиды. Может быть, еще большую роль сыграли характерные для этой группы тонко отлаженные системы опыления и распространения семян, сделавшие возможным существование далеко удаленных друг от друга особей в самых различных местообитаниях. Огромное химическое разнообразие покрытосеменных, содержащих многие вещества, защищающие их от болезней

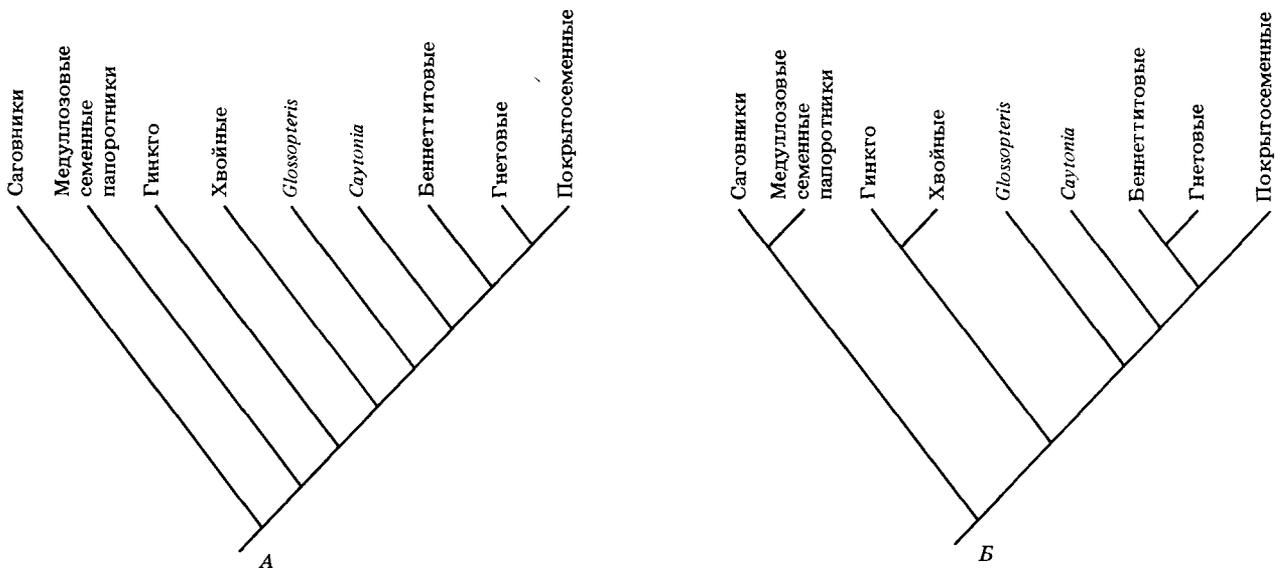
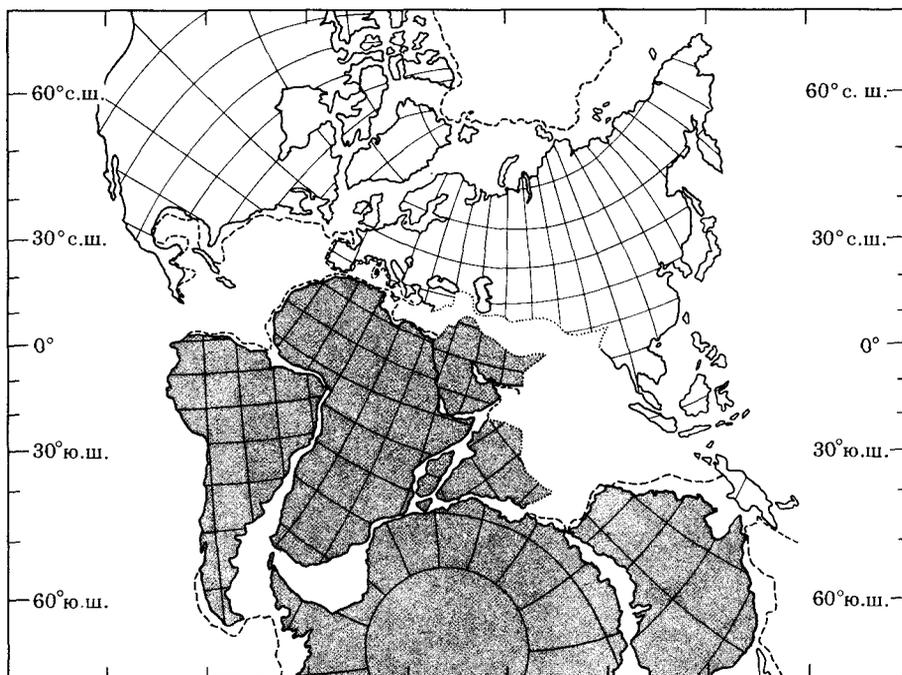


Рис. 29-6. Две возможные схемы филогенетических связей между отделами сов-

ременных семенных растений и некоторыми родственными группами. Эти

кладограммы построены П. Крейнот из Музея естественной истории в Чикаго

Рис. 29-7. Положение материков в то время, к которому относятся первые ископаемые остатки покрытосеменных. В середине мелового периода, около 100 млн. лет назад, Южная Америка была соединена с Африкой, Мадагаскаром и Индией и через Антарктиду с Австралией. Эта объединенная масса суши, выделенная на карте коричневым цветом, составляла суперконтинент Гондвану



и фитофагов, по-видимому, также имело большое значение (см. ниже). Эти и другие особенности имеют прямое отношение к более быстрому и эффективному размножению покрытосеменных по сравнению с другими растениями.

Важным новоприобретением цветковых была листопадность. Среди голосеменных также встречаются листопадные формы, например лиственница и болотный кипарис, но по сравнению с общим объемом группы их крайне мало. Среди покрытосеменных таких растений очень много. Листопадность, по-видимому, впервые возникла в тропических областях с периодической засухой. Потомки первых листопадных растений распространились к северу, где часть года так холодно, что вода для роста недоступна. Другой полезной модификацией цветковых было появление травянистых многолетников, а затем и однолетников, что сделало возможным выживание в более суровых условиях, чем те, которые переносили их древесные предки. Все эти приспособления оказались особенно существенными при климатических стрессах последних 50 млн. лет истории Земли. Этот период сыграл важнейшую роль в эволюции цветковых.

Около 125 млн. лет назад (возраст первых находок пыльцы покрытосеменных в геологических отложениях) Африка и Южная Америка были соединены между собой, а также с Антарктидой, Индией и Австралией в огромный южный суперконтинент, названный Гондваной (рис. 29-7). Примерно в это время Африка и Южная Америка начали расходиться с образованием южной части Атлантического океана, но в тропической зоне они не полностью разъединились и 90 млн. лет назад. Тогда же Индия начала перемещаться к северу, и около 45 млн. лет назад столкнулась с Азией, что послужило причиной поднятия Гималаев. Приблизительно 55 млн. лет назад от Антарктиды стала отделяться Австралия, но их полное расхождение произошло позже.

В центральных областях западной Гондваны, соответствующих современным Африке и Южной Америке, по-видимому, были хорошо представлены различные местообитания, от аридного до субгумидного типов, являющиеся, по

мнению Акселрода и др., важным центром ранней эволюции покрытосеменных. Ко времени окончательного расхождения двух этих континентов, примерно тогда, когда покрытосеменные, судя по их остаткам, уже в изобилии распространились по всему свету, климат планеты сильно изменился, особенно в экваториальных областях, где он стал мягче, с менее резкими перепадами температуры и влажности. Считают, что с этим связан эволюционный успех древних покрытосеменных, которые усилили свое господство во флорах земного шара.

Когда Индия и Австралия находились на крайнем юге, их растительность была типичной для умеренно-прохладного климата. Ареал некоторых уникальных групп растений и животных, общих в настоящее время для юга Южной Америки и юго-восточной Австралии-Тасмании, сформировался в результате их миграции через Антарктиду задолго до ее полного оледенения, происшедшего около 20 млн. лет назад (рис. 29-8). Когда в последние 55 млн. лет Австралия перемещалась к северу, она попала в широкую зону аридности, граничащую с тропиками; именно тогда на ее территории сильно распространились столь характерные для этого континента пустынные растительные сообщества. Приблизившись к Азии, северная оконечность Австралии оказалась в тропическом климате, и сюда проникли растения и животные тропической Азии. Однако азиатские и австралийские организмы остались в значительной степени географически обособленными; граница, разделяющая области преобладания тех или других, получила название «линия Уоллеса» в честь Альфреда Рассела Уоллеса, одного из первых натуралистов, исследовавших эти территории (он также известен тем, что одновременно с Дарвином предложил теорию эволюции путем естественного отбора). Исходные растения и животные умеренно-прохладной Австралии сохранились на юго-восточной оконечности этого континента, на Тасмании и в Новой Зеландии, отделившейся от Австрало-Антарктиды около 80 млн. лет назад и сместившейся к северо-востоку.

Первоначальная флора и фауна Индии сохранились далеко не так хорошо, и лишь немногие их реликты дожили



А

Рис. 29-8. А. Южный бук (*Nothofagus menziesii*) в верхней долине реки Кэплс (остров Южный, Новая Зеландия) — реликт лесов умеренно-прохладного климата, охватывавших территорию от юга Южной Америки через Антарктиду до Австралии и Новой Зеландии при-

мерно 80—30 млн. лет назад. Все это время их ареал дробился на части, разрывы между которыми продолжают расширяться до наших дней. Б. Пальма *Nyssa frutescens* на краю литорального болота. Около 40—50 млн. лет назад, когда Африка и Южная Америка тесно



Б

соприкасались, этот род был широко распространен по всем теплым областям земного шара, но его ареал постепенно сокращался и теперь ограничен юго-востоком Азии, севером и северо-востоком Австралии и некоторыми островами в Тихом океане

до наших дней. Индия «продрейфовала» гораздо дальше, чем Австралия, и пересекла при этом южную аридную зону, тропики, и северную аридную зону. В результате почти все гондванские организмы вымерли; их сменили растения и животные пустынь, тропиков и гор Евразии.

ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКА

Части цветка

Единственный признак, отличающий покрытосеменные от других групп, — это цветок, структура, довольно подробно обсуждавшаяся в гл. 18. Как уже отмечалось, он представляет собой укороченный побег с различными листовидными придатками. Какое отношение к листьям имеют части цветка, будет рассмотрено ниже. Большинство наших выводов о его эволюции основано на сравнительном изучении современных форм, хотя значение ископаемых цветков для понимания истории покрытосеменных все возрастает по мере увеличения числа их находок.

Плодолистик

Плодолистик (карпель) в простейшем случае представляет собой сложенную листовую пластинку. Как показано в несколько обобщенном виде на рис. 29-9, специальных мест для улавливания пыльцевых зерен здесь нет. Оба края сложенной пластинки покрыты рыльцевыми волосками. Такой

плодолистик охватывает семяпочки, расположенные на его внутренней поверхности. У всех современных покрытосеменных карпели замкнутые, хотя по отдельным группам можно проследить разные стадии этого смыкания. У примитивных цветковых обширные рыльцевые поверхности идут вдоль краев плодолистиков. Более специализированные группы (почти все ныне живущие) имеют рыльца гораздо меньшего размера, расположенные на столбике над завязью.

У первых покрытосеменных семяпочки, вероятно, располагались рядами вдоль краев плодолистика на его внутренней поверхности. У более продвинутых групп их размещение стало разнообразнее. У примитивных цветковых было много семяпочек, у более продвинутых их относительно мало. Гинецей в цветке древних покрытосеменных состоял из большого числа отдельных плодолистиков; в ходе эволюционной специализации их число уменьшалось и они срастались друг с другом (рис. 29-10).

Андроцей

Хотя тычинки современных растений (см., например, рис. 18-39) редко напоминают листья, некоторое сходство этих структур можно обнаружить у магнолий и родственных им растений. Как и у них, примитивные тычинки могли иметь плоскую форму со спорангиями у центра пластинки (рис. 29-11). По одной теории пластинка дифференцировалась в тонкую ножку (тычиночную нить) со спорангиями у верхушки; по другой, не менее приемлемой — тычинки возникли из

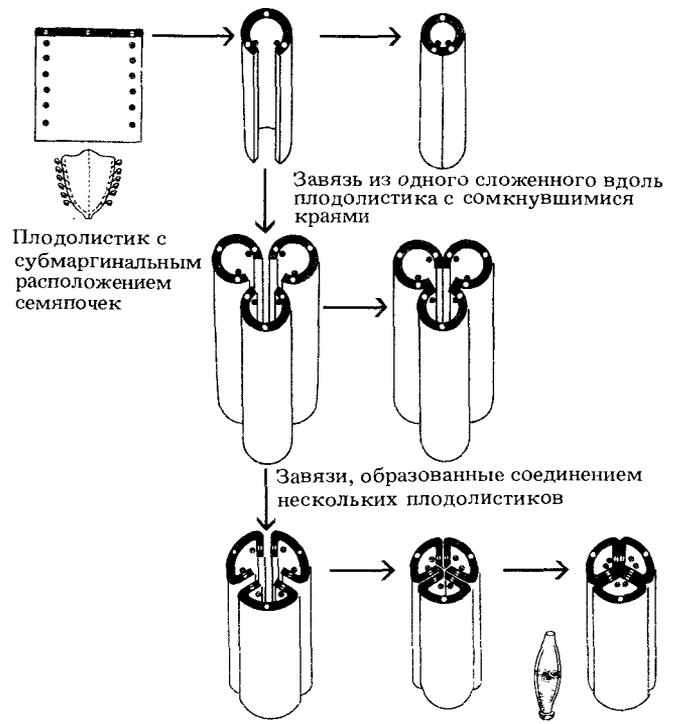
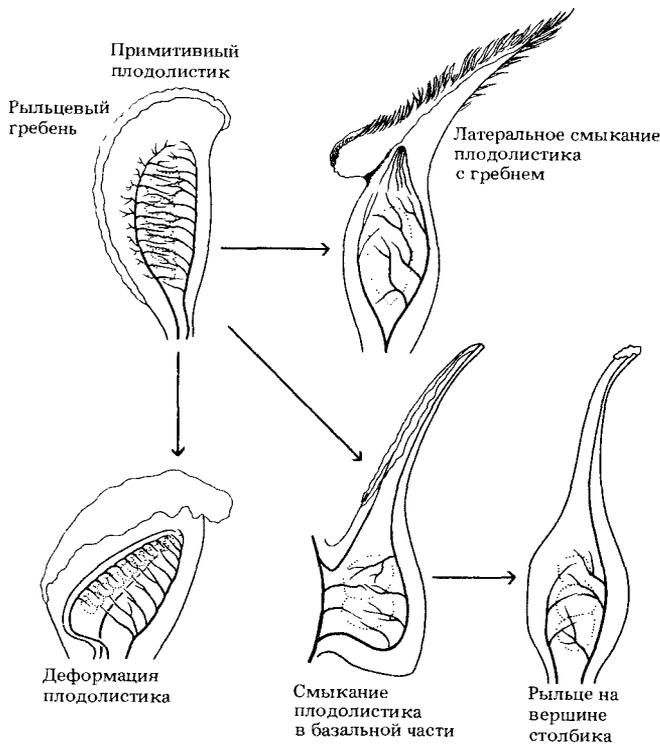


Рис. 29-10. Предполагаемый ход эволюции гинецея

Рис. 29-9. Некоторые изменения, происходившие в ходе эволюции плодolistика. Примитивный плодolistик сложен вдоль оси. Его пластинка включает много семязачатков, прикрепленных к ее внутренней поверхности. Края не срослись, а рыльцевая поверхность не имеет четких границ, хотя рыльцевые волоски сильно развиты на гребне, т. е. краях плодolistика. У плодolistиков, происшедших от этого примитивного типа, края в разной степени срастаются, а пыльцеулавливающая рыльцевая поверхность занимает только часть гребня

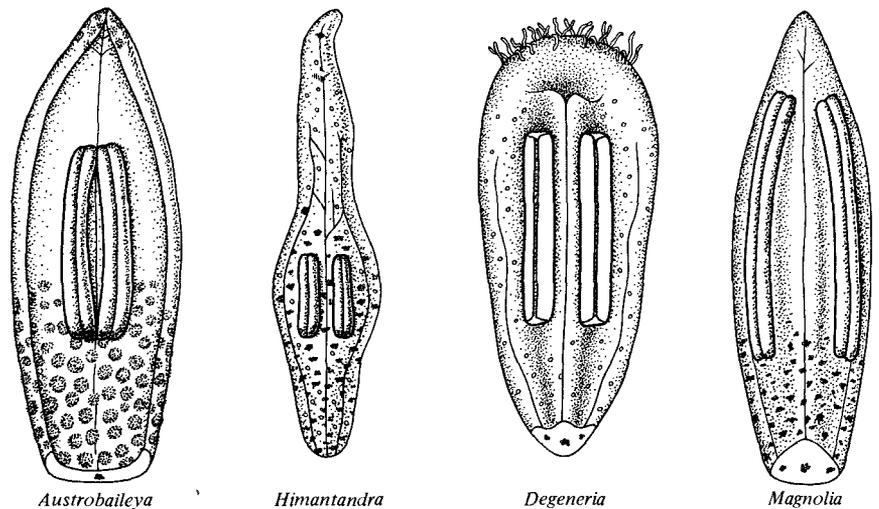


Рис. 29-11. Тычинки примитивных покрытосеменных. У этих древесных растений пыльники образуются на нижней или верхней поверхности листовидных микроспорофиллов. Первый вариант встречается в родах Himantandra и Degeneria (вид снизу), второй — у Austrobaileya и Magnolia (вид сверху). У большинства современных покрытосеменных в тычинках, уже не являющихся

листовидными, гораздо меньше стерильной ткани и пыльники находятся на конце тонкой тычиночной нити. Эти различия трудно объяснить, что привело к гипотезе о том, что листовидные тычинки, подобные показанным здесь, могли образоваться путем сращения систем веточек с терминальными спорангиями

систем тонких веточек с терминальными спорангиями (веточки постепенно сливались и в некоторых случаях становились листоподобными).

У ряда специализированных цветков тычинки, как и плодolistики, срастались. При этом возникали, например, колончатые структуры, как у бобовых, тыквенных, мальвовых (см. рис. 29-13, Г) и сложноцветных. Иногда происходило их прирастание к венчику, в частности в семействах синюховых, норичниковых и губоцветных.

В некоторых эволюционно продвинутых цветках тычинки стали вторично стерильными, т. е. утратили спорангии и превратились в специализированные структуры, например в нектарники — железы, выделяющие нектар, сахаристую жидкость, привлекающую опылителей и служащую им пищей. (Важно отметить, однако, что в большинстве случаев нектарники не являются видоизмененными тычинками, а образуются за счет других частей цветка.) Ниже будет показано, что тычинки играли определенную роль и в эволюции лепестков.

Околоцветник

Околоцветник состоит из чашелистиков и лепестков. Первые у большинства растений зеленые и фотосинтезирующие. Этим, а также тем, что в них заходит столько же проводящих пучков, сколько и в листьях данного вида (часто, хотя и не всегда, более одного), чашелистики подобны листьям, и считается, что они произошли непосредственно от них.

В немногих семействах, например у кувшинковых, лепестки, по-видимому, возникли из чашелистиков. Однако у большинства покрытосеменных в лепестки, вероятно, видоизменились тычинки, утратившие перед этим спорангии и приобретшие в результате новую функцию — привлечения к цветку потенциальных опылителей. Большинство лепестков, как и тычинки, снабжается одним проводящим пучком, отличаясь, таким образом, от чашелистиков, в которых, как

уже упоминалось, обычно столько же пучков, что и в листьях того же вида (часто три или более). И в чашелистиках, и в лепестках проводящие пучки обычно разветвляются, поэтому сколько их заходит в орган, определить по числу жилок на пластинке нельзя.

В ходе эволюции многих групп покрытосеменных происходило срастание лепестков с образованием характерного для многих семейств трубчатого венчика. При этом с ним часто срастались тычинки (как бы вырастающие из венчика). В ряде эволюционно продвинутых семейств чашелистики также слились в трубку.

Направления эволюции цветка

Среди современных растений цветком, наиболее близким по общему строению к примитивному, обладают магнолиевые (рис. 29-12). У них он включает многочисленные плодolistики, тычинки и части околоцветника, причем все эти структуры четко обособлены друг от друга. Кроме того, еще хорошо заметно их спиральное расположение на коническом цветоносе. Однако сильная его вытянутость и «шишковидная» упаковка плодolistиков явно вторичны, отражают специализацию магнолиевых и не характерны для других примитивных покрытосеменных.

Сравнивая такие цветки с более специализированными, можно проследить четыре главных направления эволюции этой структуры (рис. 29-13, см. также рис. 18-43).

1. От большого и нефиксированного числа частей к малому и четко определенному.

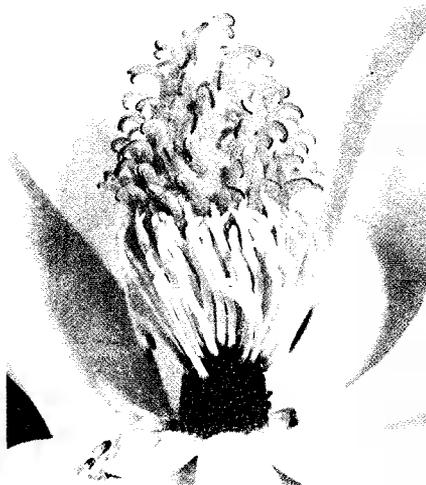
2. От четырех типов частей до трех, двух, а иногда и до одного у более продвинутых групп. Побег укорачивается, и их исходное спиральное расположение перестает замечаться. Части цветка срастаются.

3. От верхней завязи к нижней.

4. От радиальной симметрии, или актиноморфности, к билатеральной, или зигоморфности.



А



Б



В

Рис. 29-12. Строение цветка магнолии крупноцветковой (*Magnolia grandiflora*). На коническом цветоносе много спирально расположенных плодolistиков с отогнутыми столбиками. Под

ними — светло-кремовые тычинки (А, Б). Нераскрывшийся бутон; спереди части околоцветника удалены, чтобы показать рыльца и тычинки, еще не рассеивающие пыльцу. Б. Ось цветка на

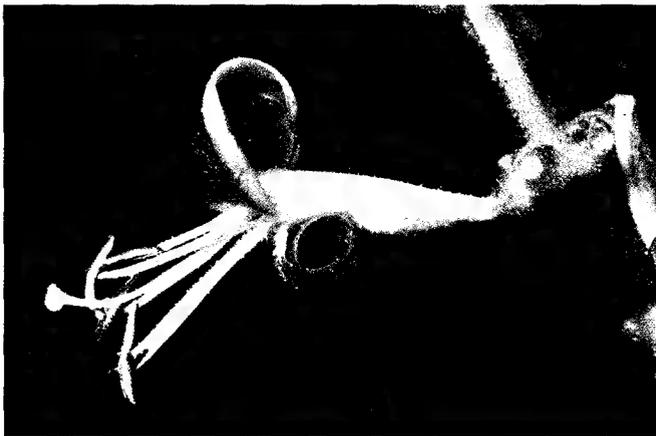
второй день цветения; рыльца уже невосприимчивы, а тычинки пылят. В. Плоды; видны плодolistики и ярко-красные семена на тонких ножках



А



Б



В

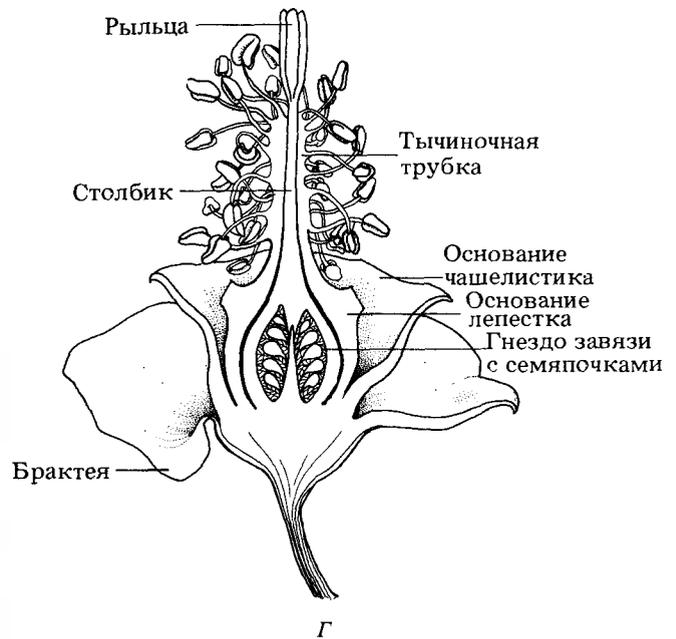
Примеры специализированных семейств

К группам с наиболее специализировавшимися в ходе эволюции цветками принадлежат сложноцветные (Asteraceae, или Compositae) среди двудольных и орхидные (Orchidaceae) из однодольных.

Сложноцветные

У растений этого семейства эпигинные цветки сравнительно мелкие и тесно сгруппированы в соцветие корзинку. Их нижняя завязь одногнездная и образована двумя сросшимися плодолистиками с единственным семязачатком (рис. 29-14).

Число тычинок в цветке сведено до пяти, они обычно сращены друг с другом и с венчиком. Лепестков тоже пять, сросшихся друг с другом и с завязью, а чашелистики отсутствуют или редуцированы до рядов щетинок или чешуй так называемого паппуса. Он часто способствует распространению семян ветром, например у относящегося к сложноцветным одуванчика (рис. 29-14, В; см. также рис. 29-42). У других представителей этого семейства, например у череды (*Bidens*), паппус может нести крючки, служащие для прикрепления плода к покровам животных, что повышает вероятность его переноса на новое место. У многих сложноцветных в корзинке два типа цветков: трубчатые в центральной части и язычковые по краю. Последние часто имеют завязь, но иногда полностью стерильны. У некоторых сложноцветных, например маргаритки, подсолнечника или ромашки, их сросшийся венчик имеет вид длинного «лепестка».



Г

Рис. 29-13. Примеры специализированных цветков. А. Зимолюбка зонтичная (*Chimarophila umbellata*); число чашелистиков (не видны) и лепестков уменьшилось до 5, тычинок — до 10, а 5 плодолистиков объединились в один сложный гинецей с одним рыльцем. Б. Лотос желтый (*Nelumbo lutea*). Недифференцированные чашелистики и многочисленные лепестки, а также тычинки располо-

жены по спирали; плодолистки слились в сложный гинецей. В. Жимолость *Lonicera hispidula*. Завязь нижняя, двух- или трехгнездная; чашелистики редуцированы до мелких зубчиков на ее апексе. Лепестки объединены в трубку венчика зигоморфного (билатерально-симметричного) цветка. Высоковыступающие из трубки 5 тычинок прикреплены к внутренней стенке трубки. Столбик длин-

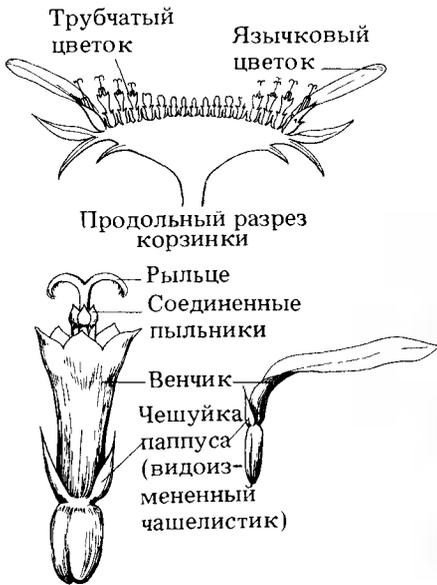
нее тычинок, и рыльце возвышается над ними. Прежде чем опылитель, посещающий этот цветок, достигнет его пыльников, он должен коснуться рыльца, оставив на нем принесенную с другого цветка пыльцу. Плоды этого растения показаны на рис. 29-46. В. Г. Схема цветка хлопчатника (*Gossypium*) с тычинками, объединенными вокруг столбика в колонку

Вообще корзинка сложноцветных напоминает крупный одиночный цветок, однако в отличие от него созревает в течение нескольких дней — отдельные цветки раскрываются в центrostремительной последовательности. Вследствие этого семязачатки одной корзинки могут быть оплодотворены пылью из разных источников. Успех такой эволюционной стратегии доказан многочисленностью этого, вероятно, самого крупного семейства цветковых, в котором около 22 тыс. видов.

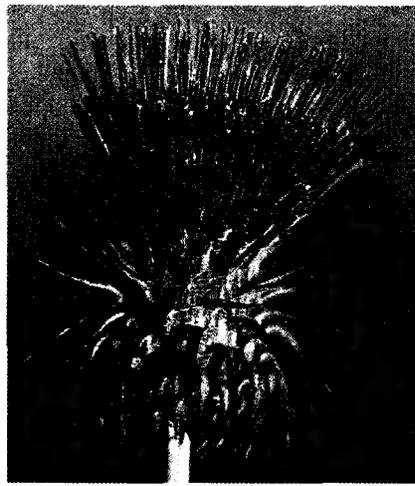
Орхидные

Другой, очень удачный, план строения цветка демонстрируют орхидные, в противоположность сложноцветным отно-

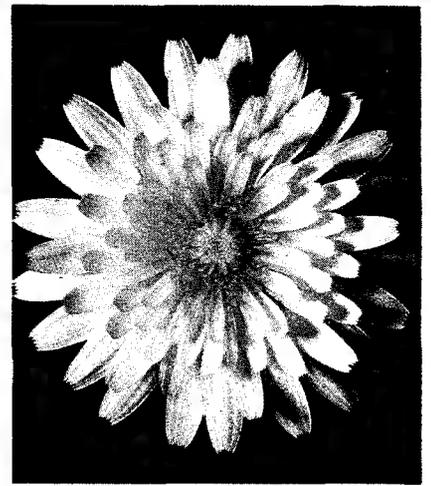
сящиеся к однодольным. Их не менее 17 тыс. видов, но классификация многих родов слабо разработана. Во всяком случае, это также одно из крупнейших семейств. Большинство его видов тропические; только у примерно 140 ареал захватывает США и Канаду. Три плодolistика орхидных, как и у сложноцветных, сросшиеся, завязь нижняя (рис. 29-15), однако в завязи многие тысячи крошечных семязачатков, и соответственно опыление может приводить к образованию огромного числа семян. Обычно присутствует только одна тычинка (в подсемействе *Diandra* — две), соединенная со столбиком и рыльцем в сложную структуру — *колонку*. Все содержимое пыльника удерживается вместе и переносится как единое целое — *поллиний* (см. рис. 29-26, Б). Из трех лепестков два боковых видоизменены в крылья, а третий в



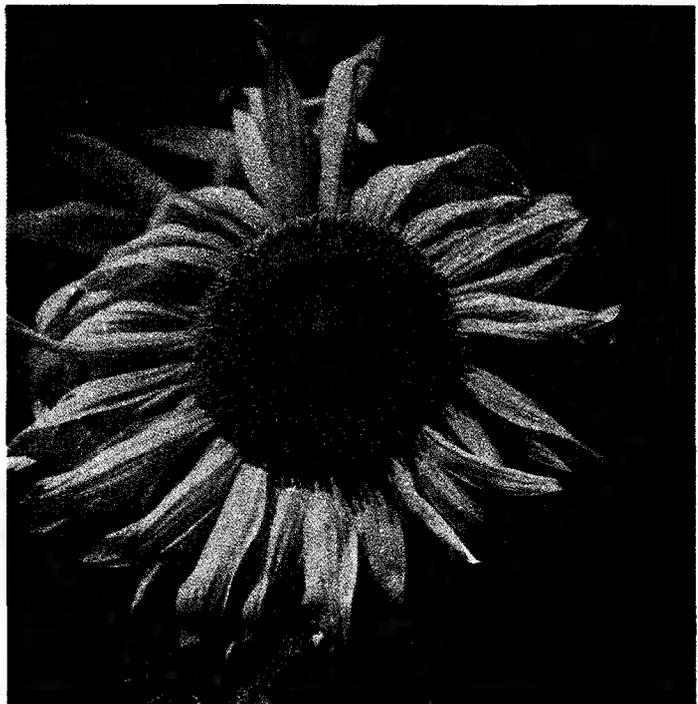
А



Б



В



Г

Рис. 29-14. Сложноцветные (*Asteraceae*). А. Схема корзинки представителя этого семейства. Устройство отдельных цветков подчинено общему плану строения корзинки, функционирующей как один крупный, привлекающий опылителей цветок. Б. Бодяк *Cirsium pastoris*. Виды его трибы имеют только трубчатые цветки. У этого бодяка они ярко-красные и регулярно посещаются колибри, главными агентами его опыления. В. *Agoseris*, родственник одуванчику (*Taraxacum*). В соцветиях представителей этой трибы (группы сложноцветных, к которым относятся одуванчик, цикорий и родственные им виды) трубчатых цветков нет, развиты только язычковые, более крупные по краю соцветия. Г. Подсолнечник (*Helianthus annuus*)

чашеобразную губу, часто очень крупную и яркую. Чашелистиков также три, часто окрашенных и похожих на лепестки. Цветки всегда билатерально-симметричны и во многих случаях имеют причудливую внешность.

У орхидных встречаются цветки величиной с булавоцветную головку и диаметром более 20 см. В некоторых родах известны сапрофитные растения; два австралийских вида ведут полностью подземный образ жизни, и их цветки появляются в трещинах почвы, где опыляются мухами (рис. 29-16). При коммерческом разведении орхидей их *клонировуют*, разделяя меристематическую ткань и быстро получая таким образом тысячи одинаковых растений. В этом семействе зарегистрировано более 60 тыс. гибридов, причем многие из них между двумя или более родами. Плоды рода *Vanilla* — естественный источник популярной пряности ванили (рис. 29-17).

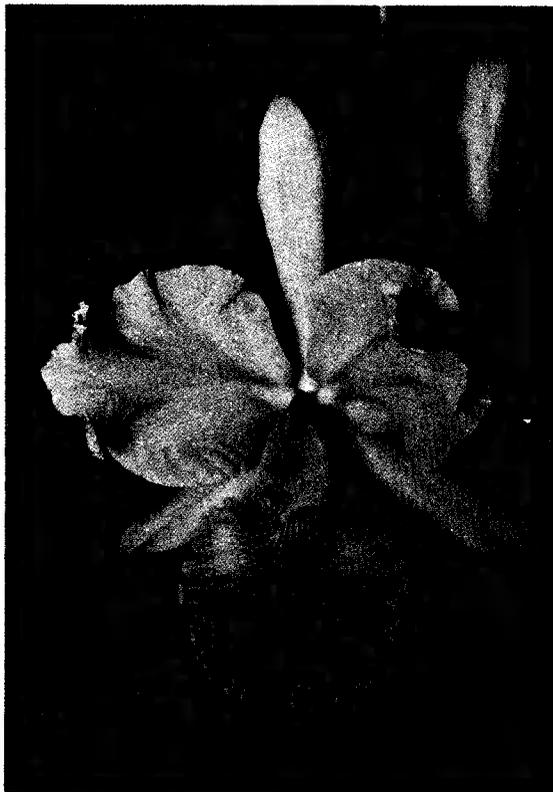
Агенты эволюции

В отличие от животных растения не могут перемещаться с места на место в поисках пищи, убежища или партнера для спаривания и вынуждены удовлетворять эти свои «потребности» с помощью ростовых процессов и образуемых структур. Однако у покрытосеменных сформировался набор признаков, обеспечивающих определенную активность в поисках полового партнера; это — особенности цветка. Привлекая им насекомых и других животных и направляя их действия так, чтобы повысить вероятность перекрестного опыления (т. е. спаривания неблизкородственных организмов), покрытосеменные в определенном смысле являются не менее подвижными, чем животные. Как это было достигнуто?

Первые семенные растения — различные группы голосеменных — опылялись пассивно. Их пыльца разносилась ветром и лишь случайно оказывалась около семязачатков. Находясь на листьях или внутри шишек, те выделяли из своего микропиле капли клейкого сока. Они служили для улавливания пыльцевых зерен и втягивания их в микропиле, как и у современных голосеменных. Насекомым (вероятно, это были жуки, см. рис. 29-1), питающимся соком и смолой на стеблях и листьях, попадались богатые белками пыльцевые зерна и клейкие капли, выделенные семязачатками. Регулярно используя эти новые источники пищи, насекомые в результате своих посещений стали переносить пыльцу с одного растения на другое. Такой способ опыления, очевидно, сразу же оказался более эффективным, чем пассивный, т. е. с помощью ветра.

Чем привлекательнее были для жуков растения, тем чаще они посещались и тем больше могли образовать семян. Любое изменение фенотипа, способствовавшее повышению частоты или эффективности таких посещений, немедленно создавало селективное преимущество. Это обусловило несколько важных эволюционных изменений. Например, селективное преимущество получили растения с цветками, представлявшими особо ценный источник пищи для опылителей. В дополнение к пыльце, клейкой жидкости вокруг семязачатков и съедобным частям самого цветка в нем образовывались *нектарники*, секретирующие *нектар* — питательную сахаристую жидкость, служащую источником энергии для насекомых и других животных.

Привлечение к цветкам опылителей создало новую проблему: необходимость защиты семязачатка от поедания. Возникновение замкнутого плодолистика, вероятно, было



А

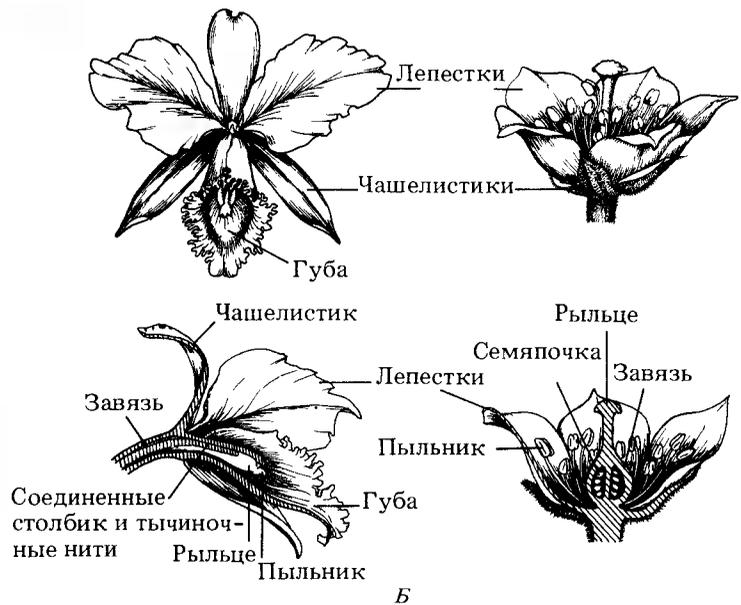


Рис. 29-15. А. Орхидея из рода *Cattleya*. Орхидные — одно из наиболее специализированных семейств однодольных. Б. Сравнение частей цветка орхидеи (слева) и радиально-симметричного цветка (справа). «Губа» — видоизмененный лепесток, служащий посадочной площадкой для насекомых



А

Рис. 29-16. *Rhizanthella* — орхидея из Западной Австралии, растущая целиком под землей. В трещинах почвы, образующихся во время сухого сезона,



Б

можно видеть ее цветки, никогда не выходящие на поверхность. А. Вид сверху (мусор и листья расчищены): три расходящиеся брактей, между кото-

рыми пролезают опылители (мухи). Б. Цветки, окруженные защищающими их брактейми

одним из путей ее решения. Дальнейшие изменения в строении цветка, например образование нижней завязи, также могли явиться одним из средств защиты семязачатка.

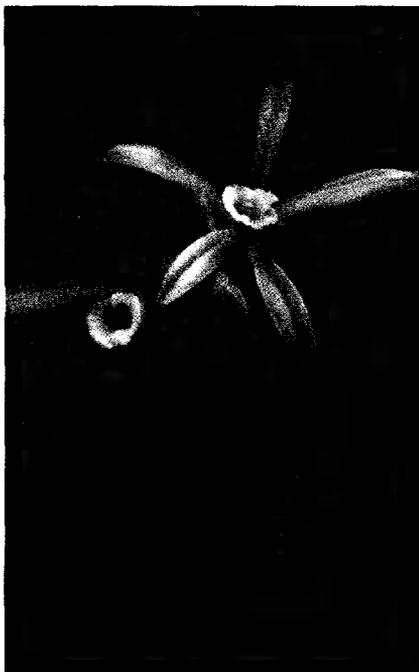
Другим важным шагом было появление обоеполого цветка. Присутствие в нем и плодolistиков, и тычинок (в противоположность, например, мужским и женским шишкам у хвойных) делало более эффективным каждое посещение опылителя, который теперь одновременно мог и забирать пыльцу данного растения, и оставлять на нем чужую.

В начале третичного периода, т. е. 40—60 млн. лет назад, повысилось обилие и разнообразие специализированных

групп посещающих цветки насекомых — пчел и бабочек, эволюционировавших к этому времени вместе с покрытосеменными уже в течение почти 50 млн. лет. Рост численности и дифференциация этих животных непосредственно связаны с этими же процессами у покрытосеменных. В свою очередь насекомые оказывали глубокое влияние на эволюцию цветковых, во многом способствуя увеличению их разнообразия.

Если данный вид опыляется насекомыми только одного или немногих видов, ему выгодно специализироваться в соответствии с признаками этих посетителей. Многие изменения примитивного цветка покрытосеменных были спе-

Рис. 29-17. Ваниль (*Vanilla*) — орхидея, из которой в промышленных масштабах получают одноименную пряность. Первыми ее начали использовать ацтеки на территории теперешней Мексики. Теперь ваниль разводят в основном на Мадагаскаре, других островах западной части Индийского океана и вообще в Старом Свете. Шоколад — это смесь какао с ванилью. Синтетическое ароматическое начало ванили — ванилин — широко используется сейчас вместо натурального продукта, экстрагируемого из высушенных и сброженных плодов этой орхидеи. А. Цветки ванили (*Vanilla planifolia*). Б. Искусственное опыление ванили в Мексике; оно применяется даже у диких растений, чтобы обеспечить хороший урожай плодов, из которых экстрагируется пряность



А



Б

циальными адаптациями, способствовавшими «закреплению» определенных опылителей за цветками с особыми признаками.

Ниже будут описаны некоторые эволюционные изменения цветка, возникшие в ходе его приспособления к конкретным опылителям.

Цветки, опыляемые жуками

Ряд современных видов покрытосеменных опыляется исключительно или преимущественно жуками (рис. 29-18; см. также рис. 29-1). Цветки у них либо крупные одиночные (как у магнолиевых, некоторых лилейных, калифорнийской эшшольции и шиповников), либо мелкие и собранные в соцветие, как у кизила, бузины, спиреи и многих зонтичных (Ариáceае) (см. рис. 29-1, А). Часто посещают цветки представители 16 семейств жуков, хотя, как правило, основной пищей им служат сок вегетативных частей растений, плоды, помёт и гниющие остатки. У жуков обоняние развито гораздо сильнее зрения, поэтому опыляемые ими цветки часто белые или неяркие, но имеют сильный запах (рис. 29-19, А), обычно фруктовый, пряный или напоминающий неприятный запах брожения, чем он отличается от сладковатого аромата цветков, опыляемых пчелами и бабочками. Некоторые опыляемые жуками цветки выделяют нектар, в других эти насекомые кормятся непосредственно лепестками или особыми питательными тельцами (скопления клеток на поверхности различных частей цветка), а также пыльцой. В большинстве случаев семяпочки здесь хорошо защищены завязью и находятся вне досягаемости жующих челюстей опылителей.

Цветки, опыляемые пчелами, осами и мухами

Пчелы — важнейшая группа животных, посещающих цветки. Они опыляют больше видов растений, чем кто-либо еще. Пчелы живут за счет нектара, а рабочие особи, кроме того, собирают пыльцу на корм личинкам. Их ротовой аппарат, щетинки на теле и другие придатки являются специальными

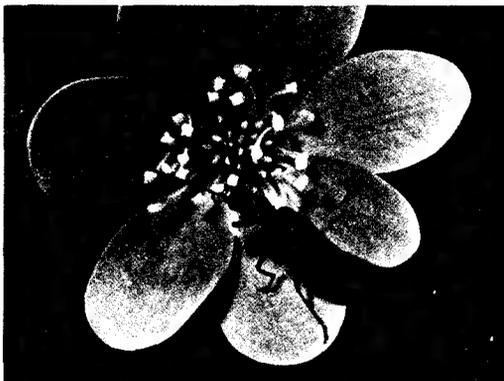


Рис. 29-18. Питающийся пыльцой жук (*Asclera ruficollis*) на открытом блюдцевидном цветке печеночницы американской (*Hepatica americana*). Все виды этого семейства жуков (узкокрылки — *Oedemeridae*) во взрослом состоянии являются облигатно пыльцеядными

приспособлениями, облегчающими сбор и перенос этих продуктов (рис. 29-20). Как показали Карл фон Фриш и другие исследователи поведения насекомых, пчела быстро научается различать цвета, запахи и внешние очертания предметов, хотя солнечный спектр она, как и большинство насекомых, видит несколько иначе, чем мы. В отличие от человека пчелы воспринимают его ультрафиолетовую часть и не улавливают красную, которая как бы сливается с фоном.

Многие их виды — особенно одиночные, составляющие большую часть этой группы (рис. 29-21), — высоко специализированы в выборе посещаемых цветков. Такое постоянство повышает эффективность отдельного насекомого или данного вида как опылителя. В связи с этой специализацией пчелы с четко фиксированным кормовым поведением часто имеют обусловленные им заметные морфологические и физиологические адаптации. Так, если они посещают растение с крупной пыльцой, то аппарат для ее сбора снабжен грубыми щетинками, а если собирают нектар из цветков с длинной трубкой, то их ротовые придатки удлинены. Достигая такой степени постоянства в своих «привязанностях», пчелы становятся мощным эволюционным фактором, направляющим специализацию посещаемых ими растений. Известно около 20 тыс. видов пчел. Большинство их кормятся на цветках.

Цветки, коэволюционирующие вместе с пчелами, имеют броские, ярко окрашенные лепестки, обычно голубые или желтые, часто с особым узором, по которому насекомые могут без труда их распознавать. Иногда он включает «нектарный указатель», т. е. специальные знаки, обозначающие положение нектара (рис. 29-22). Эти цветки никогда не бывают чисто красными. Специальные методы фотографирования показали, что часто на них присутствуют характерные метки, невидимые для человека (рис. 29-23).

Для «пчелиных» цветков типичны нектарники у основания трубки венчика; они часто погружены так, что доступны только для специализированных ротовых придатков пчел и недосыгаемы, например, для грызущего аппарата жуков. Такие цветки, как правило, имеют своего рода «посадочные площадки» (см. рис. 29-22).

Одни из наиболее обычных посетителей цветков в северном умеренном поясе — шмели (рис. 29-24). Это также общественные перепончатокрылые. Их самки перезимовывают, а весной откладывают яйца, основывая новую колонию. Шмели не способны к полету, пока температура мышц, приводящих к движению их крыльев, не достигнет 32°C; для ее поддержания они должны непрерывно кормиться на богатых нектаром цветках. В прохладных областях Северной Америки и Евразии многие растения, включая люпины, живокость и иван-чай, по всему своему ареалу регулярно опыляются шмелями.

Некоторые наиболее эволюционно продвинутые цветки, особенно у орхидных, образовали сложные проходы и ловушки, заставляющие пчел проникать внутрь них и выходить наружу по определенному пути. В результате пыльник и рыльце прикасаются к телу насекомого в определенной точке и в необходимой последовательности (см. рис. 29-20).

Еще более удивительная стратегия опыления выработалась у орхидей рода офрис (*Ophrys*). Их цветки очень похожи на самку пчел, ос или мух (рис. 29-25). Самцы этих насекомых начинают летать ранней весной, раньше самок. Одновременно зацветают офрисы, и самцы насекомых пытаются спариваться с их цветками. При этом поллиний может прикрепиться к телу насекомого и, когда оно посетит другой

цветок, попасть на рыльце последнего, за счет чего произойдет опыление.

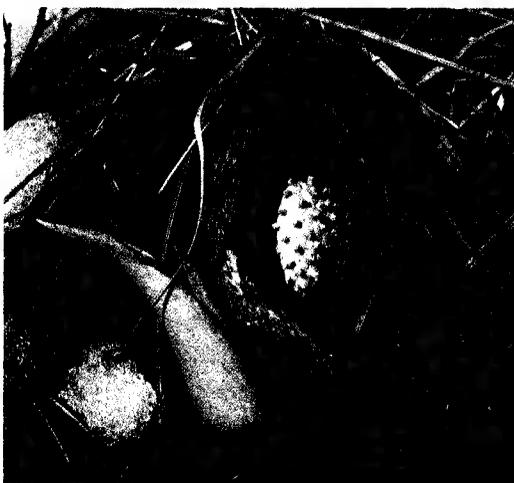
Целый ряд по-разному устроенных цветков опыляется различными двукрылыми, включая комаров. Эти насекомые кормятся нектаром, но не собирают пыльцу и не запасают пищу для своих личинок. Примеры цветков, опыляемых комарами и мухами, приведены на рис. 29-19, *Б* и 29-26.

Цветки, опыляемые бабочками

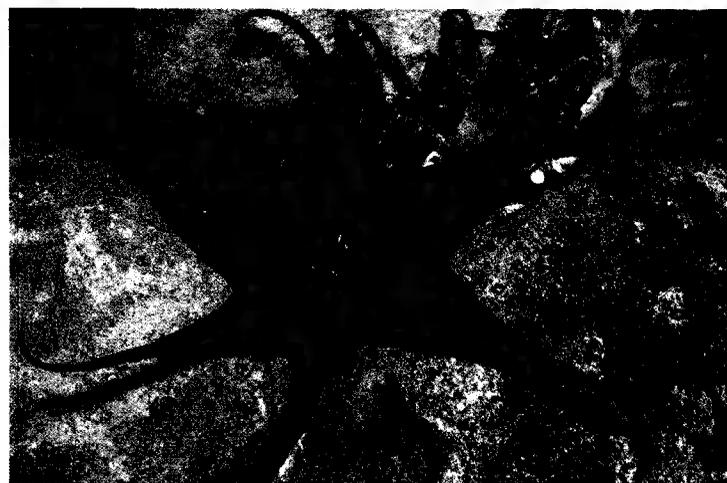
Цветки, коэволюционирующие вместе с дневными бабочками, во многих отношениях похожи на цветки, опыляемые пчелами, главным образом тем, что привлекают насекомых также рисунком и запахом (рис. 29-27). Однако некоторые чешуекрылые способны различать красный цвет, и опыляемые ими цветки бывают красными или оранжевыми.



А



Б



В

Рис. 29-19. А. «Скунсова капуста» (*Lysichiton americanum*) опыляется мелкими, активно летающими жучками из семейства стафилинид (*Staphylinidae*), привлекаемыми очень сильным запахом этого растения. Другие виды того же

семейства (*Araceae*) имеют соцветия с запахом, напоминающим запах протухшей рыбы или падали, и опыляются падальными мухами. Б. Одно из таких растений — *Symplocarpus foetidus*. Ряд видов других семейств имеет близкий

У видов, как правило опыляемых ночными бабочками, белые или бледноокрашенные очень ароматные цветки, как, например, у некоторых видов табака (*Nicotiana*), причем их сильный сладкий запах часто проявляется только после захода солнца. Среди таких растений и виды ослинника (*Oenothera*) с желтыми цветками (см. рис. 9-13, *Б*), и ярко-розовый амариллис белладонна (*Amaryllis belladonna*).

В цветках, опыляемых бабочками, нектарники часто находятся в основании длинной узкой трубки венчика или шпорца, откуда его, как правило, могут доставать только эти насекомые с их вытянутым сосущим ротовым аппаратом. Бразжники, например, обычно не залезают в цветок, как пчелы, а зависают над ним, вставляя свой длинный хоботок в цветочную трубку. Соответственно эти цветки не имеют «посадочных площадок», ловушек и сложного внутреннего устройства, как иногда наблюдается при опылении пчелами. Среди менее специализированных бабочек-опылителей обычны более мелкие виды, не нуждающиеся в таком количестве энергии, как бразжники; посещаемые ими цветки, как правило, мельче, с относительно короткими трубками. Насекомые по ним просто ползают. Один из примеров наиболее тесных взаимоотношений между растением и чешуекрылым показан на рис. 29-28.

Цветки, опыляемые птицами

Некоторые пернатые регулярно посещают цветки, питаются их частями, нектаром, и живущими здесь насекомыми; многие из этих птиц являются опылителями. В Северной и Южной Америке это в основном колибри (рис. 29-29), а в других частях земного шара представители других специализированных семейств (рис. 29-30).

Цветки, опыляемые птицами, выделяют обильный жидкий нектар (у некоторых видов он ко времени созревания пыльцы даже вытекает наружу), однако запах у них слабый, что связано с плохим развитием у пернатых обоняния. Зато

запах и также опыляется падальными мухами; хорошими примерами служат *Stapelia schinzii* (*Б*) и родственные ей, преимущественно африканские, представители семейства ластовневых

Рис. 29-20. Пчелы так же высокоспециализированы, как и цветки, вместе с которыми они коэволюционировали. Их ротовые придатки преобразовались в сосущую трубку с язычком. Первый членик каждой из трех пар ног несет на своей внутренней поверхности пучок щетинок. На первой и второй парах эти щеточки собирают пыльцу, пристающую к мохнатым телу пчелы. Щеточки третьей пары ног счищают пыльцу со щеточек первых пар и с брюшка. С них пыльца заталкивается в корзиночки, окаймленные волосками выемки на верхнем членике третьей пары ног. На рисунке показана медоносная пчела (*Apis mellifera*), питающаяся на цветке розмарина лекарственного (*Rosmarinus officinalis*). Его тычинки и рыльца высовываются из венчика и загибаются вверх, так что соприкасаются с мохнатой спинкой любой посетившей цветок пчелы подходящего размера; видно, что пыльники оставили на насекомом белые пыльцевые зерна



они очень хорошо воспринимают цвета (примерно в том же спектральном диапазоне, что и человек), поэтому не удивительно, что окраска большинства опыляемых ими цветков броская, обычно желтая и красная (см. рис. 29-14, Б), как, например, у водосбора канадского (рис. 29-31, А), фуксии, страстоцвета, эвкалипта, гибискуса, пуансеттии (рис. 28-31, Б, В), многих кактусов, бромелиевых и орхидных. Обычно такие цветки крупные или собраны в мощные соцветия, что связано с необходимостью привлекать пернатых своим видом и вмещать большие количества нектара.

Птицы и другие животные-опылители обычно посещают цветки определенного вида растений в течение коротких промежутков времени, но это только один фактор, способ-

ствующий ауткроссингу (перекрестному опылению между особями одного вида). Необходимо также, чтобы опылитель не ограничивал свои посещения одним цветком или цветками одного и того же растения. Если на них регулярно кормятся крупные, интенсивно расходующие энергию птицы, бражники, летучие мыши, нектар должен производиться в количествах, достаточных для того, чтобы обеспечить метаболические потребности этих животных и тем самым их неоднократное посещение. Однако, если обильный нектар будет доступен животным, тратящим меньше энергии, например, мелким пчелам или жукам, они, по-видимому, будут задерживаться на одном цветке и, насытившись там, не станут перелетать на другие растения, осуществляя ауткроссинг. В

Рис. 29-21. Пчела галикт (семейство Halictidae), собирающая пыльцу с тычинок цветка кактуса из рода *Echinocereus* (Нижняя Калифорния, Мексика). В центре цветка над тычинками — рыльца



связи с этим у цветков, регулярно опыляемых крупными видами, в частности колибри, прослеживается тенденция к образованию нектара глубоко в трубках венчика или в других местах, недоступных для более мелких животных. Аналогичным образом красный цвет привлекает птиц, но не различается большинством насекомых. Пернатые в свою очередь, как и люди, слабо воспринимают запахи. Таким образом, непахучие красные цветки плохо заметны насекомым и, как правило, не привлекают их, что является выгодной адаптацией растений, выделяющих большие количества нектара.

Цветки, опыляемые рукокрылыми

Летучие мыши, посещающие цветки, известны в тропических областях Старого и Нового Света. Более 250 видов этих животных (около четверти их общего видового состава) хотя бы в небольшом количестве включают в своей рацион нектар, плоды или пыльцу. Рукокрылые, питающиеся исключительно или в основном на цветках, имеют узкую вытянутую мордочку и длинный, далеко высовывающийся язык, кончик которого иногда напоминает кисточку, а их передние зубы часто редуцируются или утрачиваются совсем.

Цветки, опыляемые летучими мышами и птицами, во многом сходны; они крупные, прочные и производят много нектара (рис. 29-32). Поскольку рукокрылые питаются только ночью, «их» цветки обычно неяркие и часто раскрываются только после захода солнца. Многие из них трубчатые или имеют другие структурные особенности для предохранения нектара. У многих растений, привлекающих летучих мышей для опыления или распространения семян, цветки и плоды либо свисают на длинных цветоножках ниже листьев, где рукокрылым легче летать, либо образуются на стволах. Летучие мыши отыскивают цветки, пользуясь главным образом обонянием, поэтому для последних характерен

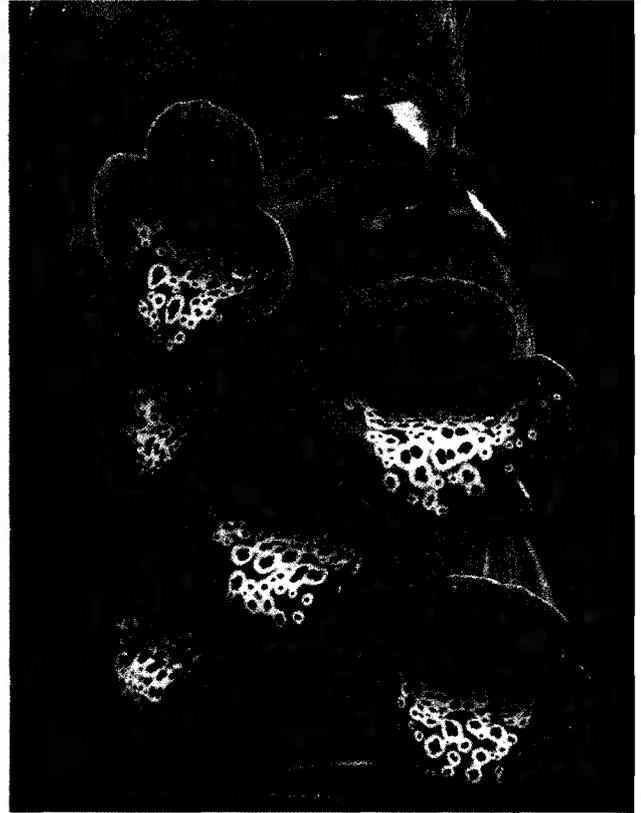
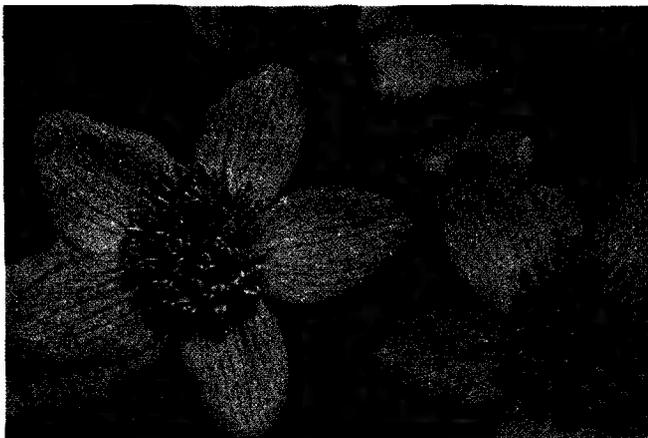


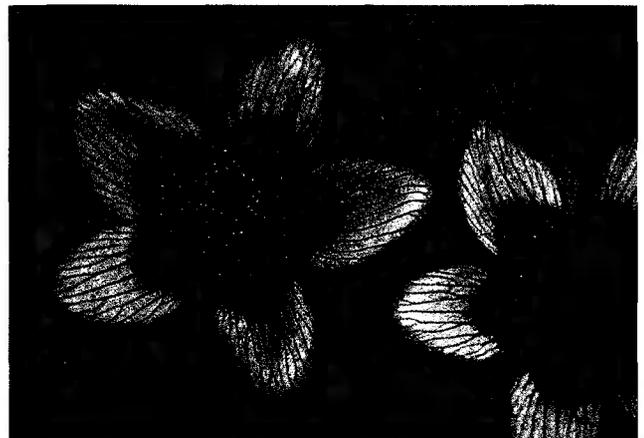
Рис. 29-22. «Нектарные указатели» на цветках наперстянки (*Digitalis purpurea*) служат для привлечения насекомых-опылителей. Нижняя губа сростнолепестного венчика образует «посадочную площадку», обычно присутствующую у «пчелиных» цветков



А

Рис. 29-23. Цветовое восприятие большинства насекомых несколько отличается от человеческого. Например, пчелы четко различают невидимый для человека ультрафиолет. На фотографии показано, что цветок калужницы

болотной (*Caltha palustris*), кажущийся нам ярко-желтым (А), отражает ультрафиолетовые лучи только той своей частью, которая выглядит на рис. Б светлой. Она отражает также желтые лучи, которые, сочетаясь с



Б

ультрафиолетовыми, дают так называемый «пчелиный пурпурный» цвет. Темные части цветка поглощают ультрафиолет, поэтому выглядят для пчел желтыми (см. также с. 217)



А



Б

Рис. 29-24. Шмели (*Bombus*). Эти общественные перепончатокрылые являются важными опылителями многих родов растений в прохладных областях Северного полушария и интродуцированы за пределы своего естественного ареала для опыления таких кормовых растений, как, например, клевер ползучий (*Trifolium repens*). А. Шмель, собирающий пыльцу на эшшольции калифорнийской (*Eschscholzia californica*). Б. Часть подземного шмелиного гнезда; видны ячейки, в которых червеобразные личинки завершают свое развитие. Шмели снабжают эти ячейки пыльцой и отпрыгиваемым нектаром. Если вся колония шмелей может «обслуживать» в течение сезона цветки самых разных видов, отдельные насекомые нередко посещают цветки только определенных растений, встречающихся по единственному, ведущему от гнезда маршруту



Рис. 29-25. Похожий на пчелу цветок офриса (*Ophrys speculum*) с Сардинии привлекает самцов пчел, которые настолько обманываются его сходством с самкой своего вида, что пытаются спариться с цветком. При этом к насекомым часто прикрепляются поллинии, переносимые в результате на другие экземпляры офриса

очень сильный запах брожения или фруктов. Эти животные, перелетая от дерева к дереву, слизывают нектар, поедают части цветка и пыльцу, одновременно перенося ее на своей шерсти с одного растения на другое. Они опыляют и (или) распространяют семена по крайней мере 130 родов покрытосеменных.

Недавно обнаружено, что некоторые летучие мыши получают значительную часть белка из поедаемой пыльцы. Оказалось, что пыльца опыляемых ими растений содержит его гораздо больше, чем у насекомоопыляемых, что служит еще одним примером коэволюции.

Ветроопыляемые растения

На рубеже нашего столетия многие ботаники считали, что цветок ветроопыляемых растений самый примитивный, а все прочие типы произошли от него. У хвойных, которые в то время считались некоторыми учеными прямыми предками покрытосеменных, мелкие невзрачные однополые шишки без запаха опыляются ветром. Многие ветроопыляемые цветки также неяркие, относительно непахучие и не образуют нектара. Лепестки их мелкие или вообще отсутствуют. Такие цветки часто раздельнополы. Однако изучение других признаков ветроопыляемых покрытосеменных (в частности,

Рис. 29-26. Опыление комарами и другими двукрыльями. А. В северных умеренных и арктических областях некоторые мелкоцветковые орхидеи, например *Habenaria elegans* с белыми или зелеными довольно незаметными цветками, посещаются и опыляются комарами, получающими от них нектар. Б. Самка комара из рода *Aedes* с прикрепившимися к ее голове поллиниями орхидеи. Другие мелкоцветковые орхидеи, например из рода *Spiranthes*, опыляются пчелами. В. Муха на цветке *Zigadenus fremontii*. Обратите внимание на хорошо заметные желтые нектарники



В

Рис. 29-28. Моль *Tageticula yucasella*, собирающая пыльцу на цветке юкки. Самка посещает эти кремово-белые цветки ночью, пыльцу скатывает в мелкий плотный шарик и специализированными ротовыми частями переносит на другое растение; там она прокалывает стенку завязи своим длинным яйцекладом, откладывает яйца между семязачатками, а затем проталкивает клейкую массу пыльцы через отверстия рыльца. Личинки развиваются одновременно с семенами и питаются ими. Когда личинки завершают свое развитие, они прогрызают стенку завязи, выходя из нее, и спускаются на землю, где окукливаются и в этом состоянии пребывают до тех пор, пока юкка не зацветет снова. Считается, что обычно они съедают только около 25% семян



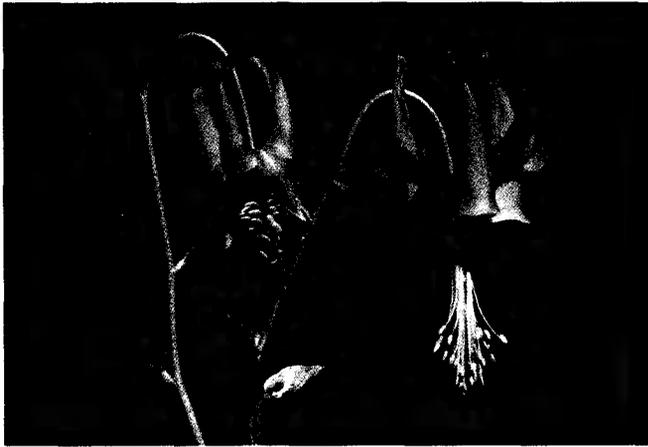
Рис. 29-29. Самец колибри *Calypte anna* у цветка губастика пурпурного (*Mimulus cardinalis*) из южной Калифорнии. Обратите внимание на обсыпанный пыльцой лоб птицы, прикасающийся к рыльцу цветка



Рис. 29-30. Нектарница *Anthreptes collaris*, сосущая нектар из цветка южноафриканского вида *Strelitzia reginae*

Рис. 29-27. Голубянка *Lusana gorgon*, сосущая нектар из цветков сложноцветного. Длинный сосущий ротовой аппарат (хоботок) бабочек в покое свернут в плоскую спираль и раскручивается во время питания. Длина его разная в зависимости от вида насекомого: от нескольких миллиметров у самых мелких молей до 1—2 см у многих бабочек, 2—8 см у ряда бражников северной умеренной зоны и даже 25 см у некоторых тропических бражников





А



Б

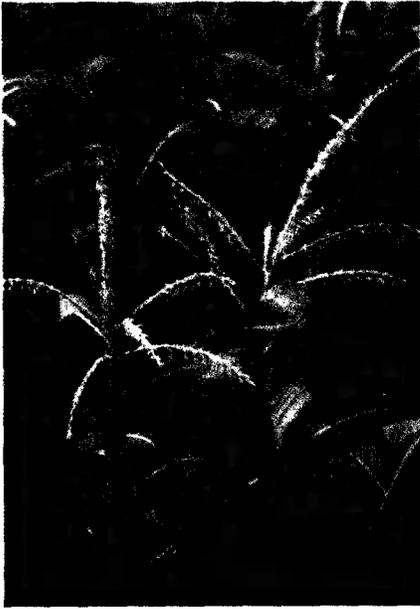


В

Рис. 29-31. Примеры цветков, опыляемых птицами. А. Водосбор *Aquilegia canadensis*. С обычными лепестками чередуются элементы околоцветника, видоизмененные в заполненные нектаром трубки. Колибри, посещающие эти поникающие цветки, собирают нектар на лету; для большинства других животных он недосыгаем. Б, В — молочной пуансеттия (*Euphorbia pulcherrima*). У этого известного растения родом из Мексики цветки мелкие зеленоватые и скученные, но каждый из них имеет крупный желтый нектарник, выделяющий обильный нектар. Видоизмененные верхние листья своим ярко-красным цветом привлекают к скученным цветкам колибри



Рис. 29-32. Просовывая мордочку в трубчатый венчик цветка кактуса *Letaigeosegeus*, эта летучая мышь из рода *Leptonucleris* слизывает нектар своим длинным, покрытым щетинками языком. Пыльцевые зерна, осыпавшие голову и шею рукокрылого, переносятся на следующий посещаемый им цветок. Опыляемые летучими мышами цветки имеют тусклый цвет, затхлый запах (похожий на испускаемый этими животными для привлечения друг друга) и раскрываются ночью



А

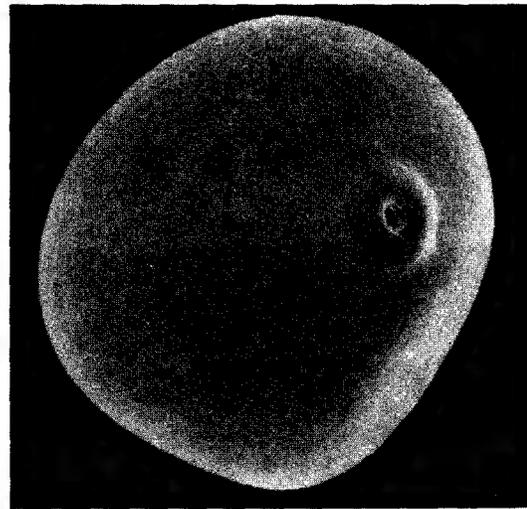


Б



В

Рис. 29-33. В противоположность большинству покрытосеменных злаки опыляются ветром. У кукурузы (*Zea mays*) мужские соцветия (метелки) находятся наверху стебля (А), а женские соцветия (Б) с длинными высовывающимися рыльцами — в нижней его части. В. Для злаков характерны крупные перистые рыльца, хорошо улавливающие переносимую ветром пыльцу, рассеиваемую свисающими пыльниками, как показано здесь на примере рода пырей (*Agropyron*). Г. Фотография пыльцевого зерна кукурузы, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа; видна его гладкая стенка, свойственная большинству ветроопыляемых растений, и единственная апертура, что типично для однодольных



Г

их специализированной древесины) убедило большинство ботаников в том, что они произошли не от хвойных, а от насекомоопыляемых цветковых.

Согласно современным представлениям, их эволюция шла независимо от нескольких предковых групп. Лучше всего ветроопыляемые виды представлены в умеренных областях и относительно редки в тропиках. В первом случае деревья одного вида часто растут густыми массивами и цветут ранней весной в безлистном состоянии, что облегчает перенос пыльцы ветром. В тропиках на такой же площади встречается гораздо больше пород и экземпляры одного вида могут быть сильно удалены друг от друга. Более того, во многих тропических сообществах деревья вечнозеленые, и поэтому распространение пыльцы ветром не может происходить так же легко, как в листопадных лесах умеренного климата. В этих условиях гораздо эффективнее опыление насекомыми, способными отыскивать растения того же вида,

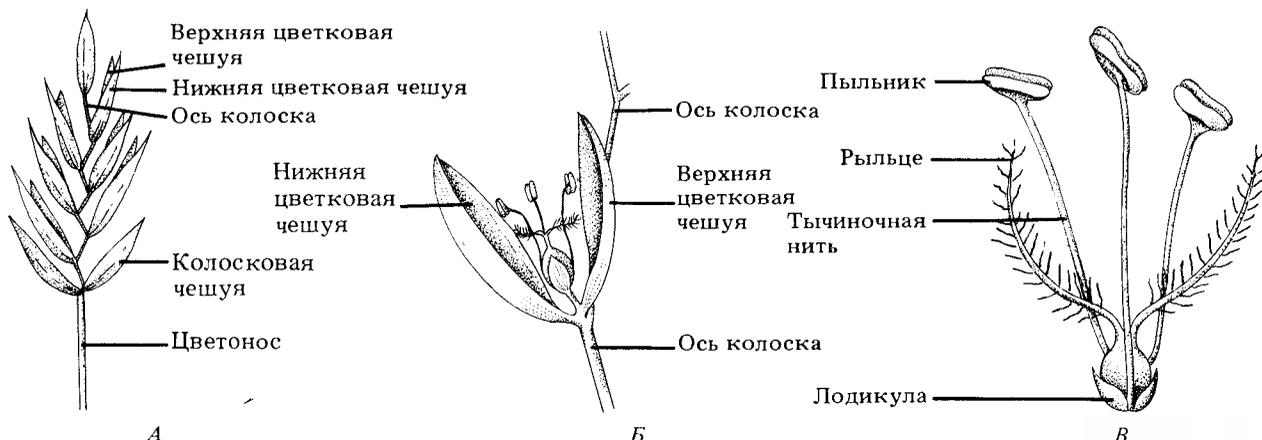
разделенные в некоторых случаях расстояниями в 20 км и более.

Поскольку ветроопыляемые растения не нуждаются в насекомых для переноса пыльцы, они не расходуют энергию на производство для них пищевого «вознаграждения». Однако ветроопыление очень неэффективно и оправдывает себя только там, где большое число одновидовых особей растет достаточно близко друг к другу. Почти вся подхватываемая ветром пыльца падает на землю в радиусе нескольких сот метров от родительского растения, поэтому, если отдельные экземпляры данного вида удалены друг от друга, шансы достижения пыльцевым зерном рыльца в восприимчивом состоянии очень малы. Многие ветроопыляемые растения двудомны (т. е. мужские и женские цветки находятся на разных растениях), например ивы, однодомны (мужские и женские цветки на одном растении), в частности дубы (см. рис. 18-45), или генетически самонесовместимы (многие злаки).

Рис. 29-34. Цветки злаков обычно закладываются группами. А. Когда такая группа заканчивает развитие, пара сухих жестких брактеев (колосковые чешуи) слегка расходятся, открывая удлиненный колосок, состоящий из одного — многих цветков (в зависимости от вида злака), прикрепленных к

центральной оси. Б. Каждый цветок окружен двумя собственными брактеев — верхней и нижней цветковыми чешуями. Они раздвигаются, открывая внутренние части цветка (В), благодаря набуханию лодикул (мелких округлых телец у основания плодослика)

и широко расходятся к моменту цветения. У тычинок (обычно их три) тонкие тычиночные нити и удлиненные пыльники; рыльца, как правило, вытянутые и перистые, что позволяет эффективно улавливать переносимую ветром пыльцу



Таким образом, несмотря на случайное перемещение пыльцы, у них существуют механизмы, способствующие высокой степени аутокроссинга.

Из ветроопыляемых цветков тычинки обычно сильно высовываются наружу, так что высыпавшаяся пыльца легко подхватывается ветром. У некоторых растений пыльники свешиваются на длинных тычиночных нитях и могут свободно раскачиваться (рис. 29-33 и 29-34). Многочисленные пыльцевые зерна обычно гладкие и мелкие, не слипаются друг с другом, как у насекомоопыляемых видов. Крупные рыльца, как правило, выставлены из цветка и часто разветвлены или имеют перистые выросты, улавливающие переносимую ветром пыльцу. У большинства ветроопыляемых растений в завязи одна семяпочка (а значит, и односемянный плод), поэтому для оплодотворения достаточно попадания на рыльце всего одного пыльцевого зерна. Так, каждый цветок у дуба производит единственный желудь, а у злака только одно зерно, но ветроопыляемые растения с очень мелкими цветками компенсируют это многоцветковостью и (или) многочисленностью соцветий (рис. 29-33, 29-34 и 29-35).

Окраска цветков

Все разнообразие окрасок цветков обеспечивается очень малым набором пигментов. Красная, желтая и оранжевая обусловлена каротиноидами, похожими на те, что присутствуют в листьях. Однако «главные» пигменты цветков — флавоноиды, соединения, в которых два ароматических кольца связаны между собой трехуглеродным фрагментом. Флавоноиды присутствуют, вероятно, у всех покрытосеменных, но лишь изредка встречаются в других группах сосудистых растений, а также у водорослей и животных. В листьях они задерживают ультрафиолетовую радиацию, разрушительно действующую на нуклеиновые кислоты и белки, и обычно избирательно поглощают сине-зеленые и красные лучи, которые важны для фотосинтеза.

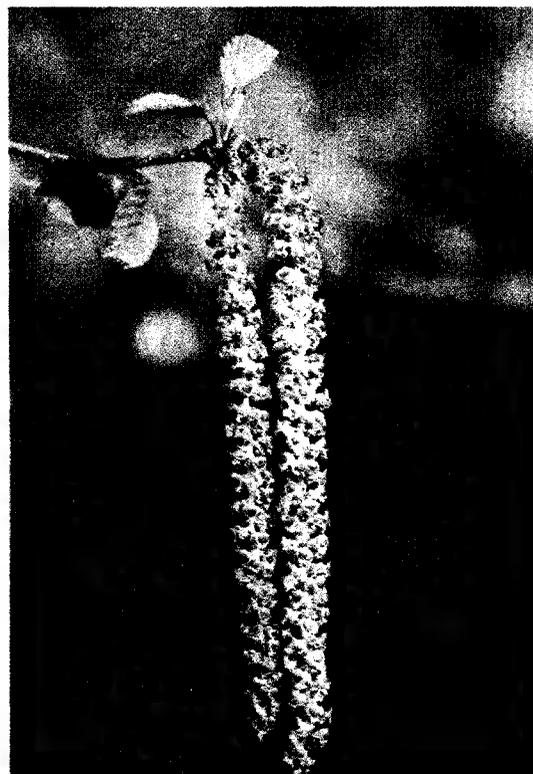
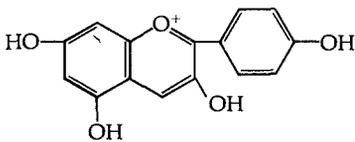
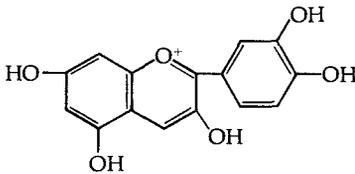


Рис. 29-35. Наиболее обычные для умеренных областей виды деревьев ветроопыляемые. Тычиночные цветки березы бумажной (*Betula papyrifera*) собраны в свисающие "сережки" — гибкие тонкие соцветия длиной несколько сантиметров. Ветер раскачивает их и разносит высыпавшуюся зрелую пыльцу

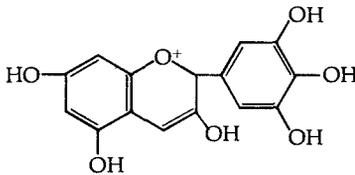
Рис. 29-36. Три антоциана — основные пигменты, от которых зависит окраска цветка многих покрытосеменных: пеларгонидин (красный), цианидин (фиолетовый) и дельфинидин (синий). Родственные им соединения флавонолы — желтые или кремовые, а каротиноиды — красные, оранжевые или желтые. Бетацанины (беталаины) — красные пигменты, которые встречаются в одной из групп двудольных. Смешение этих разных пигментов при разных pH в клетках образует всю гамму окрасок цветка покрытосеменных. Изменение окраски цветков является «сигналом» для опылителей, сообщаящим о том, какие цветки раскрылись недавно, т. е. с большей вероятностью содержат пищу



Пеларгонидин



Цианидин



Дельфинидин

Один из крупнейших классов флавоноидов, антоцианы (рис. 29-36), играет ведущую роль в определении окраски цветков. К ним относится большинство красных и синих растительных пигментов. Они растворимы в воде и находятся в вакуолях. Каротиноиды, напротив, жирорастворимы и содержатся в пластидах. Цвет антоцианового пигмента зависит от кислотности клеточного сока в вакуолях; например, цианидин — красный в кислой среде, фиолетовый в нейтральной и синий в щелочной. У некоторых растений окраска цветка меняется после опыления, обычно за счет антоцианов, делающих их менее заметными для насекомых. Кен Пейдж и Томас Уайтмен из Североаризонского университета вблизи Флагстаффа (шт. Аризона) недавно сообщили, что отдельные экземпляры и популяции многолетней травы *Protopsis aggregata* образуют темноокрашенные цветки в начале периода цветения, когда их главными опылителями являются колибри, и светлоокрашенные несколько позже, когда основными опылителями становятся бражники (рис. 29-37). Это, вероятно, зависит от внутриклеточного pH, контролируемого растением.

Флавонолы, другая группа флавоноидов, также очень часто содержатся в листьях и цветках. Многие из них вообще или почти бесцветны, но могут придавать цветкам оттенок слоновой кости или белизны.

У всех покрытосеменных характерная пигментация цветка зависит от смешения в разных пропорциях флавоноидов и каротиноидов, клеточного pH, а также структурных, т. е. отражательных, особенностей тканей. Яркая осенняя окраска листьев связана с превращением больших количеств бесцветных флавонолов в антоцианы при разрушении хлорофилла. Цветок калужницы болотной (*Caltha palustris*) целиком желтый. При этом периферическая часть лепестков, отражающая ультрафиолетовые лучи, окрашена каротиноидами, а поглощающая их центральная часть кажется нам желтой из-за присутствия флавоноида халькона. Для пчел и других насекомых цвет наружной части будет смешанным желто-ультрафиолетовым (так называемый «пчелиный пурпурный»), а неотражающей центральной — чисто желтым (см. рис. 29-23). Чаще всего, хотя и не всегда, способность цветков отражать ультрафиолет связана с присутствием каротиноидов, т. е. ультрафиолетовый узор более присутствует желтым цветкам.

У маревых, кактусовых, портулаковых и других предста-

Рис. 29-37. *Protopsis aggregata* из семейства синюховых (Polemoniaceae) на горе Ферн близ Флагстаффа в северной Аризоне цветет с середины июля до сентября. А. В начале и середине цветения отдельные растения и популяции образуют темно-красные цветки, посещаемые колибри. В течение августа популяция колибри в этом регионе постепенно уменьшается и исчезает в начале сентября. Б. В конце сезона растения образуют бледнее окрашенные цветки, более привлекательные для бражников, их главных опылителей в это время. Различия в окраске цветков почти наверняка объясняются изменением клеточного pH, а не образованием новых видов антоцианов



А



Б

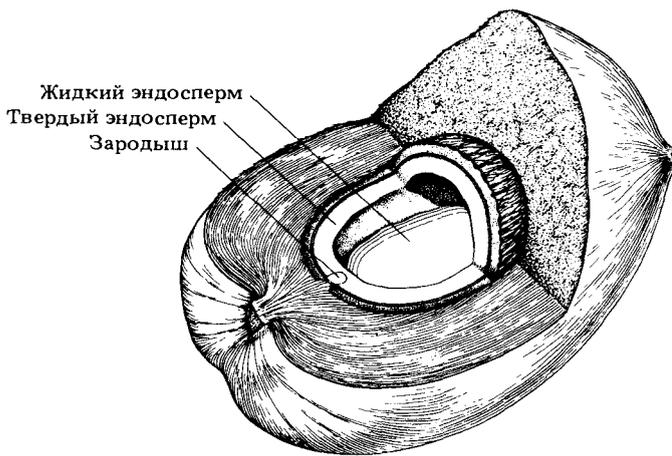


Рис. 29-38. Плод кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*) является костянкой. Кокосовое молоко — жидкий эндосперм; ко времени прорастания в нем образуются клеточные стенки. Неповрежденный плод легко плавает по морю, за счет чего кокосовые пальмы широко распространились на планете, достигнув самых отдаленных островов. При коммерческой транспортировке с кокосовых «орехов» обычно снимают внешние покровы, так что жители умеренных областей видят снаружи их твердую внутреннюю «скорлупу», непосредственно окружающую семя

вителей порядка Chenopodiales (Centropermae), красноватый пигмент не антоциановой и даже не флавоноидной природы. Он относится к более сложным ароматическим соединениям, бетаинанинам (беталаинам). Именно ими окрашены красные цветки бугенвиллеи (*Bougainvillea*) и органы свеклы. В растениях перечисленных семейств антоцианов нет, и их биохимические особенности свидетельствуют о близком родстве.

РАЗНООБРАЗИЕ ПЛОДОВ

Плод — это зрелая завязь, иногда с некоторыми другими частями цветка (в последнем случае его называют ложным плодом). Хотя обычно внутри находятся семена, иногда их не образуется, и возникают партенокарпические плоды. Хорошо известный пример последних — бананы.

Обычно различают простые, сборные плоды и соплодия. Это зависит от расположения карпелей. Простые плоды развиваются из одного или нескольких соединенных плодолистиков, а сборные (например, у магнолии, малины и земляники) — из нескольких отдельных карпелей одного гинецея, которые в данном случае дают плодики (сборный плод магнолии показан на рис. 29-12, В). Соплодие состоит из гинецея нескольких цветков. Например, ананас — соплодие из многих, первоначально отдельных завязей, сидящих на оси соцветия. Разрастаясь, они сдавливают между собой остальные части цветка.

Простые плоды наиболее разнообразны. В зрелом состоянии они могут быть сочными и мясистыми, сухими и одревесневшими, иметь пергаментовидные стенки и т. д. Три

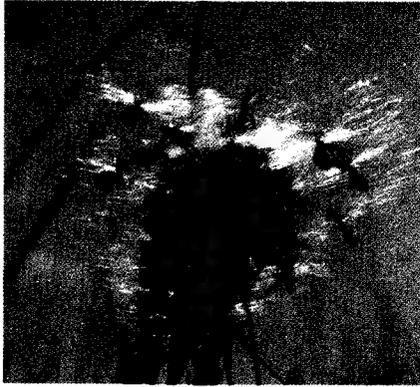
главных типа мясистых плодов — ягода, костянка и яблоко. В образовании ягоды, например томата, финика и винограда, могут участвовать один или несколько, как правило, многосемянных плодолистиков. Внутренний слой ее стенки мясистый. Костянки тоже могут включать один или несколько карпелей, но обычно односемянных, а внутренний слой плода каменистый и, как правило, плотно прирастает к семени. Персики, сливы, оливки и вишни — хорошо известные примеры костянок. Кокосовые орехи тоже костянки, но с волокнистым, а не мясистым наружным слоем (рис. 29-38). Яблоко — специализированный мясистый плод, характерный для одного из подсемейств розовых. Он образуется из нижней завязи, сросшейся с основанием околоцветника, который в основном и дает его мясистую часть. Эндокарпий здесь имеет вид жесткой пленки, известной каждому, кто ел яблоки и груши — типичные примеры такого плода.

Простые сухие плоды делятся на вскрывающиеся (рис. 29-39 и 29-40) и нескрывающиеся (рис. 29-41). У первых стенка зрелой завязи — перикарпия — растрескивается, высвобождая семена, а у вторых они остаются в плоде и после его опадения с родительского растения. Большинство мясистых плодов нескрывающиеся; они, как правило, содержат одно семя.

Простые сухие плоды разнообразны. Листовка образована одним плодолистиком; она вскрывается по созреванию с одной стороны (примеры — водосбор, ваточник, рис. 29-39, А). Листовки характерны также для вымершего среднемилового растения *Archaeanthus* (см. приложение 1 к этой главе) и магнолиевых (см. рис. 29-12, В). Бобовым (Fabaceae) свойствен плод боб, похожий на листовку, но вскрывающийся с обеих сторон (рис. 29-40). В семействе крестоцветных (Brassicaceae) плод стручок. Он образован двумя сросшимися плодолистиками. При созревании две половинки плода раздвигаются, а семена остаются прикрепленными к сохраняющейся центральной перегородке (рис. 29-39, В). Наиболее распространенный тип вскрывающегося простого сухого плода — коробочка, образующаяся из сложной верхней или нижней завязи. Семена из нее рассеиваются поразному. У маковых (Papaveraceae) это часто происходит при ее продольном растрескивании, а у некоторых представителей семейства — через отверстия в верхней части плода (рис. 29-39, Б).

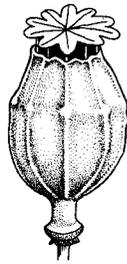
Нескрывающиеся простые сухие плоды встречаются во многих семействах (рис. 29-41). Наиболее обычны мелкие односемянные семянки с полостью, в которой свободно лежит семя, прикрепленное только семяножкой. Они типичны для семейств лютиковых (Ranunculaceae) и гречишных (Polygonaceae). Крылатые семянки, например у вязов и ясеней, обычно называют крылатками (рис. 29-41, А). Плоды злаков (Poaceae) — зерновки; их семенная кожура плотно прирастает к стенке плода. У сложноцветных (Asteraceae) сложный семяночкоподобный плод образуется из нижней завязи¹⁾ (рис. 29-41, Б; см. также рис. 29-43). Желуди и плоды лещины — примеры орехов, похожих на семянки, но имеющих каменистую стенку плода и развивающихся из сложной завязи. Наконец, у зонтичных (Apiaceae) и кленовых (Asteraceae), а также у ряда других неродственных семейств плод схизокарпий, распадающийся при созревании на две или более односемянных частей (рис. 29-42, А).

¹⁾ В советской литературе он также называется семянкой. — Прим. ред.



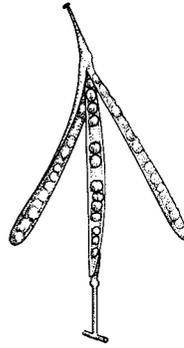
А

Коробочка
(*Papaver somniferum*).



Б

Стручок
(*Brassica rapa*)



В

Рис. 29-39. Вскрывающиеся плоды. А. Вскрывшиеся листовки ваточника (*Asclepias*). Б. У некоторых представителей семейства маковых (*Papaveraceae*), например у маков (*Papaver*), семена высвобождаются из коробочки через отверстия у ее верхушки. В. Для семейства крестоцветных (*Brassicaceae*) характерен плод, называемый стручком, в котором семена прикреплены к внутренней перегородке, а две прикрывающие ее створки отпадают при созревании.

Распространение плодов и семян

Как цветки можно подразделять в соответствии с опылителями, так и плоды группируют в зависимости от агентов их распространения.

Плоды и семена, распространяемые ветром

У некоторых растений легкие плоды или семена разносит ветер (рис. 29-39,А; 29-41,А; 29-42), например пылевидные семена орхидных или плоды с крыльями, которые иногда образуются за счет частей околоцветника. Так, у кленов с гинееем из двух соединенных плодолистиков каждый из них в схизокарпии образует длинное крыло (рис. 29-42,А). При созревании карпели разъединяются и опадают. У многих представителей сложноцветных, например у одуванчиков, пушистый похожий на парашют паппус способствует пере-

Рис. 29-40. Боб — тип вскрывающегося плода, характерный для бобовых (*Fabaceae*, или *Leguminosae*). Это семейство, включающее около 18 тыс. видов, одно из самых крупных среди цветковых. Многие его представители способны симбиотически фиксировать азот благодаря присутствию на их корнях клубеньковых бактерий из рода *Rhizobium* (см. с. 145). По этой причине бобовые часто первыми селятся на относительно бесплодных почвах, например в тропиках, и могут там быстро расти. Семена ряда представителей этого семейства, например гороха, бобов и чечевицы, являются важными пищевыми продуктами. А. Бобы гороха огородного (*Pisum sativum*) Б. Бобы «шелковой акации» (*Albizzia polyphylla*), произрастающей на Мадагаскаре; каждое семя находится в отдельной камере плода. В. Боб западноафриканского дерева *Griffonia simplicifolia*. Две его створки разошлись, и внутри видны два семени



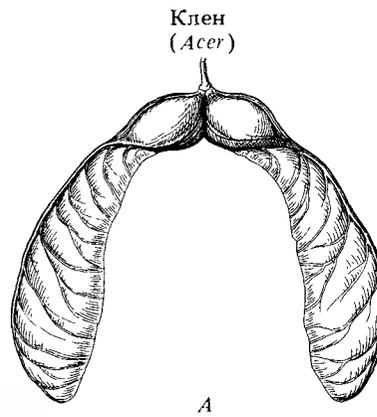
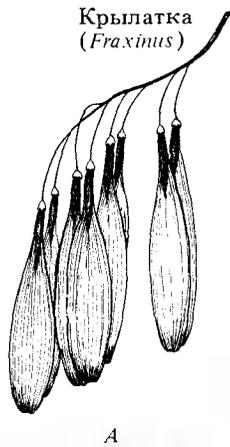
А



Б



В



Б

Рис. 29-41. Невскрывающиеся плоды. А. Крылатка, характерная для ясеней (*Fraxinus*) и ильмов (*Ulmus*), в зрелом состоянии сохраняет единственное семя. Эти плоды распространяются ветром. Б. Семянки лопуха (*Arctium*) из семейства сложноцветных прицепляются к проходящим животным и таким способом расселяются

нию легкого плода в воздухе (рис. 29-4, Б и 29-43). У некоторых растений крыло или пучок волосков несет не плод, а само семя; у льнянки (*Linaria*), в частности, семена крылатые, а у кипрея (*Epilobium*) и ваточника (*Asclepias*, см. рис. 29-39, А) с хохолком. У ив и тополей (семейство *Salicaceae*) вся семенная кожура покрыта как бы войлоком. У видов перекати-поля (например, в роде *Salsola*) все растение (или его часть) гонится по земле ветром, рассыпая при этом семена (рис. 29-44).

Некоторые растения «выстреливают» свои семена. Так, у недотроги (*Impatiens*) их выбрасывают на некоторое расстояние внезапно разделяющиеся створки коробочек. У гаммамелиса (*Hammamelis*), когда плод высыхает, эндокарпий сжимается, разбрасывая семена с такой силой, что они могут пролетать до 15 м. Другой пример такого рода показан на рис. 29-45. В противоположность этим активным способам распространения семян и плоды многих растений просто опадают на землю и затем перемещаются более или менее пассивно, в частности периодически действующими агентами, например, паводками.

Рис. 29-42. Плоды, распространяемые ветром. А. У кленов (*Acer*) каждая половинка схизокарпия снабжена длинным крылом. Б. Плоды одуванчика (*Taraxacum*) и многих других сложноцветных имеют видоизмененную чашечку (паппус), прирастающую к зрелой семянке, образуя хохолок, что способствует распространению плодов ветром

Плоды и семена, распространяемые водой

Плоды и семена многих видов, особенно произрастающих в водоемах или вблизи них, способны плавать. Это объясняется наличием в них либо особых воздушных камер, либо рыхлых тканей с заполненными воздухом межклетниками. Некоторые плоды специально адаптированы к распространению океаническими течениями, например у кокосовой пальмы (см. рис. 29-38); именно поэтому она быстро заселяет почти все относительно недавно возникшие в Тихом океане атоллы. Дождь тоже является обычным агентом распространения плодов и семян; он особенно важен для растений, растущих на склонах гор и холмов.

Плоды и семена, распространяемые животными

Сладкие и часто яркоокрашенные мясистые плоды — несомненно, свидетельство козволюции животных и растений. В большинстве случаев те из них, у которых значительная часть перикарпия мясистая (например, слива, малина, кизил, виноград), поедаются позвоночными (обычно млекопитающими или птицами), и тогда содержащиеся в них семена, проходя пищеварительный тракт или отрываясь животным, оказываются на большом расстоянии от места, где они были проглочены (рис. 29-46). Иногда неполное переваривание, размягчающее семенную кожуру, способствует прорастанию семян.

Созревая, мясистые плоды претерпевают ряд характерных изменений под действием гормона этилена (см. гл. 24). В них увеличивается содержание сахара, ткани размягчаются за счет разрушения пектиновых веществ, а зеленоватый, как у листьев, незаметный цвет сменяется ярко-красным (рис. 29-46, А), желтым, синим или черным. Семена некоторых растений, особенно в тропиках, имеют яркоокрашенные мясистые придатки, ариллусы. Их сочность и окраска спо-

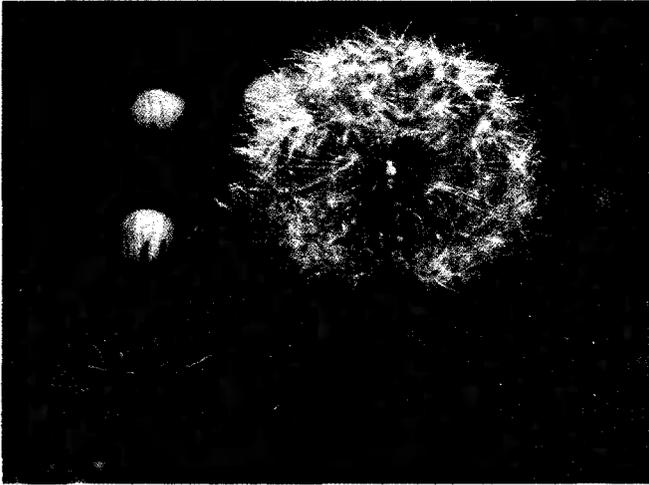


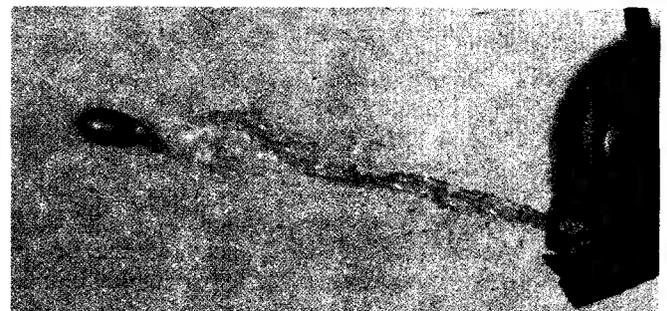
Рис. 29-43. Всем известные мелкие невскрывающиеся плоды одуванчика представляют собой семянки, распространяющиеся благодаря видоизмененной в хохолок чашечке (паптусу). На фотографии показаны корзинки растения из рода *Agoseris*, близкородственного одуванчикам, с плодами



Рис. 29-44. У растений типа перекампане (на рисунке — из рода *Salsola*) надземная часть отрывается от корня и гонится ветром по открытой местности. Семена при этом высыпаются. Родина таких видов Евразия, но они широко распространились как сорняки в Северной Америке и других частях света



А



Б

Рис. 29-45. *Arceuthobium* — паразитическое двудольное, являющееся одной из важнейших причин снижения продуктивности лесов запада США. А. Растение из этого рода на ветке сосны в Калифорнии. Б. Выбрасывание семени. В плоде создается очень высокое гидростатическое давление, и семена выстреливаются в сторону от него на расстояние до 15 м с начальной скоростью около 100 км/ч. Это один из способов переноса семян с дерева на дерево, хотя они клейкие и могут распространяться гораздо дальше, приликая к ногам или перьям птиц

собствуют, как и у плодов, распространению семян позвоночными. Ариллусы тисса (*Taxus*; см. рис. 18-26) не гомологичны одноименным структурам покрытосеменных, т. е. имеют иное происхождение, но выполняют ту же функцию.

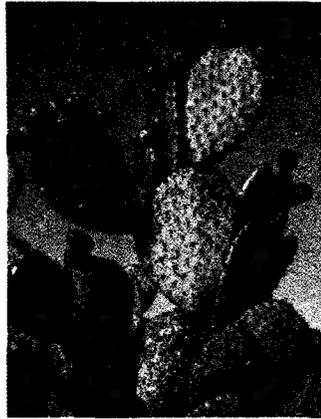
Часто зеленая или маскирующая окраска незрелых плодов в определенной степени защищает их от преждевременного поедания животными. При этом они могут быть неприятными на вкус, как очень кислые незрелые вишни (*Prunus*), что также отпугивает животных. Изменением окраски при созревании плодов растение «сигнализирует» об их съедобности, т. е. о том, что семена созрели и готовы к распространению (рис. 29-46). В это время неслучайно преобладает красный цвет. Благодаря ему плоды незаметны для насекомых — по-видимому, сливаются для них с зеленым фоном листьев. Эти животные слишком малы, чтобы эффективно распространять крупные семена мясистых плодов, и привле-

кать их растению не выгодно. В то же время красные плоды хорошо заметны для позвоночных, которые, поедая их, переносят зрелые семена на крупные расстояния.

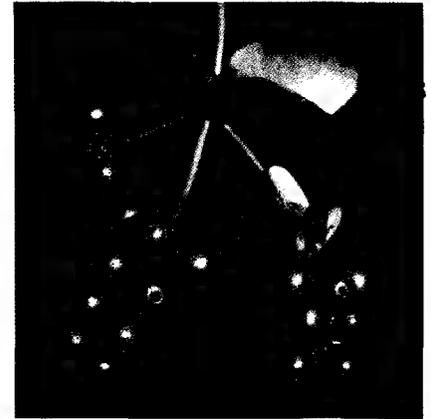
Плоды или семена многих покрытосеменных распространяются, прикрепляясь к шерсти или перьям животных (рис.



А



Б



В

Рис. 29-46. Семена мясистых плодов обычно распространяются плодоядными позвоночными. При этом семена либо отрываются, либо выходят наружу с фекалиями. А. Земляника (*Fragaria*) — пример сборного плода с сеянками на поверхности мясистого цвето-

ложка. В незрелом виде эти плоды, как и многие другие, распространяемые птицами и млекопитающими, зеленые. Они краснеют, когда семена созревают и становятся готовыми для расселения. Б. Ягоды многих кактусов, например опунции (*Opuntia*) на юге Мексики, ста-

новятся хорошо заметными при созревании. В. Ягоды жимолости *Lonicera hispidula*; у этого вида плоды образуются из нижней завязи и включают слившиеся части наружных мутовок цветка, показанного на рис. 29-13, В

29-47; 29-41, Б), и снабжены для этого крючками, бородами, шипами, щетинками или клейкими покровами.

БИОХИМИЧЕСКАЯ КОЭВОЛЮЦИЯ

Еще один важный фактор эволюции покрытосеменных связан так называемыми вторичными метаболитами растений, которые раньше считались отходами их жизнедеятельности. Сюда относится множество соединений из разных классов — алкалоиды, хиноны, эфирные масла (включая терпеноиды), гликозиды (включая цианогенные вещества и сапонины), флавоноиды и даже рафиды, т. е. игольчатые кристаллы оксалата кальция. Некоторые из них характерны для целых семейств или групп семейств цветковых (рис. 29-48).

В природе эти вещества, по-видимому, играют главную роль в ограничении съедобности содержащих их растений, заставляя многих животных их избегать (рис. 29-49). Если растения какого-то семейства содержат определенные вторичные метаболиты, поедать их могут только насекомые из определенных семейств. Например, для крестоцветных (*Brassicaceae*) характерно присутствие гликозидов горчичного масла и ферментов, разрушающих их с выделением продуктов с едким запахом, характерным для капусты, хрена и горчицы. Большинство насекомых-фитофагов избегает растения этого семейства, несмотря на потребность в пище. Однако некоторые клопы, жуки и личинки чешуекрылых питаются только листьями крестоцветных, например гусеницы многих видов бабочек из подсемейства *Pierinae* (сюда относятся так называемые капустницы, репницы и др.). Одни и те же химические вещества, отпугивая основную массу насекомых-фитофагов, стимулируют пищевую активность видов с узкой пищевой специализацией. Например, если личинок некоторых чешуекрылых, питающихся капустой, поместить на агар или фильтровальную бумагу, смоченные капустным соком, они вытягивают свой ротовой аппарат и совершают характерные «пищевые» движения.

Ясно, что способность производить эти химические веще-

ства и накапливать их в тканях — важное эволюционное приобретение соответствующих растений, обеспечивающее им биохимическую защиту от большинства фитофагов. Для этого, безусловно, служат гликозиды горчичного масла у крестоцветных. Что касается фитофагов, то для любой группы насекомых, устойчивых к этим ядам или способных разрушать их, защищенные таким способом растения — обильный в связи с непоедаемостью другими насекомыми источник питания. Так, быстрое эволюционное развитие подсемейства *Pierinae*, вероятно, началось только после приобретения предковыми формами способности питаться крестоцветными, расщепляя их токсины.

Насекомые-фитофаги, рацион которых ограничен узким кругом растений с определенными вторичными метаболитами, часто имеют яркую окраску, предупреждая тем самым хищников о присутствии в своем теле ядовитых веществ. Так, среди насекомых, питающихся в дневное время ваточником, — ярко-зеленые жуки-листоеды, ярко-красные жуки-дровосеки и клопы, черные бабочки данаиды. Представители семейства листовневых (*Asclepiadaceae*), к которым относится это растение, богаты алкалоидами и сердечными гликозидами, т. е. ядами сильно действующими на позвоночных, потенциальных врагов этих насекомых. У птицы, проглотившей данаиду, начнется сильное расстройство желудка с рвотой, и такой оранжево-черный узор, как на крыльях этой бабочки, хищник в дальнейшем будет избегать. У других насекомых, например у американской бабочки *Basilia archippus*, выработалась сходная окраска крыльев, т. е. они спасаются от врага, имитируя внешность ядовитой данаиды. Это явление, называемое *мимикрией*, в конечном счете оказывается зависящим от химических защитных веществ. Различные наркотики и психотомиметические препараты, например, биологически активные соединения конопли (*Cannabis sativa*) и мака снотворного (*Papaver somniferum*), также являются растительными вторичными метаболитами, роль которых в природе заключается в отпугивании фитофагов (рис. 29-50).



Рис. 29-47. Плоды африканского растения *Harpagophytum*, представителя семейства кунжутных (*Pedaliaceae*), снабжены цепкими крючками, с помощью которых прицепляются к шерсти на ногах крупных млекопитающих и переносятся ими с места на место



Рис. 29-49. *Toxicodendron radicans* вырабатывает вторичный метаболит 3-пентадекандиенилкатехол, вызывающий зудящую сыпь на коже многих людей. Способность к синтезу этого спирта возникла у него, вероятно, в условиях отбора, производимого фитофагами. К счастью, это растение легко узнать по его характерным сложным листьям с тремя листочками

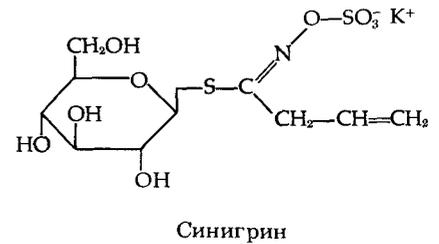
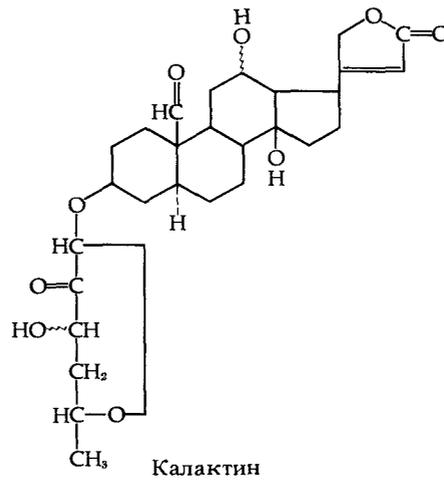
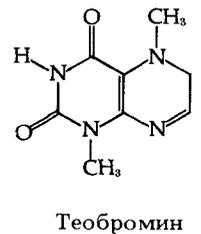
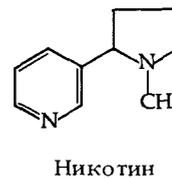


Рис. 29-48. Вторичные растительные метаболиты: синигрин из горчицы черной (*Brassica nigra*); калактин, сердечный гликозид из ваточника *Asclepias curassavica*; никотин табака *Nicotiana tabacum*, представителя пасленовых; кофеин кофейного дерева (*Coffea arabica*) из семейства мареновых; теобромин, главный алкалоид кофе, чая (*Thea sinensis*) и какао (*Theobroma cacao*). Никотин, кофеин и теобромин — алкалоиды, представители разнообразного класса азотсодержащих циклических соединений, физиологически активных для позвоночных





А



Б



В



Г

Рис. 29-50. Некоторые растения, вырабатывающие галлюциногенные и лекарственные вещества. А. Мескалин из кактуса лофофора Вильямса (*Lophophora williamsii*) применяется на обрядовых церемониях многими группами индейцев северной Мексики и юга-запада США. Б. Тетрагидроканнабинол —

основное биологически активное вещество конопли (*Cannabis sativa*). В. Хинин, ценное лекарство для лечения и предупреждения малярии, добывается из тропических деревьев и кустарников рода *Cinchona*. Г. Кокаин, наркотик, которым недавно сильно злоупотребляли, получают из кокаинового куста

(*Erythroxylon coca*), выращиваемого на северо-западе Южной Америки. На фотографии изображена перуанка, собирающая листья этого растения. Вторичные метаболиты, вероятно, защищают его от насекомых-фитофагов, но физиологически активны также в отношении позвоночных, включая человека

Известны и более сложные защитные системы. Когда листья томата или картофеля повреждены, например колорадским жуком, концентрация ингибиторов — протеиназ, блокирующих пищеварительные ферменты насекомого в контактирующих с воздухом тканях растений — быстро возрастает. Другие растения вырабатывают молекулы, близкие по структуре к гормонам насекомых или других фитофагов, и таким способом нарушают нормальный рост и развитие животных. Большой интерес для человека представляет сложное по строению вещество диосгенин, получаемое главным образом из дикого ямса, произрастающего в Мексике, и в меньших количествах также из индийского и китайского видов ямса. В химическом отношении диосгенин очень близок к известному химическому соединению 16-дегидропрегненолону (16D) — главному действующему началу многих пероральных противозачаточных средств. Дикая ямс раньше был основным сырьем для его производства. К сожалению,

он растет очень медленно и его природные запасы скоро могут иссякнуть. Исследователи в СССР, Эквадоре и других странах изучали возможности возделывания определенных видов паслена (*Solanum*), содержащих соласодин — вещество, которое легко превратить в 16D. Некоторые из этих растений уже выращиваются в коммерческих целях.

Выше уже говорилось, что в ходе коэволюции систем опыления каждый их тип появлялся не один, а, как правило, несколько раз. Возникшее в результате разнообразие способов переноса пыльцы чрезвычайно сильно расширило возможности дифференциации цветковых. Однако в случае биохимических особенностей этапы эволюции прослеживаются очень четко. Можно охарактеризовать с этой точки зрения целые семейства растений, показав их связь с главными группами насекомых-фитофагов. Не исключено, что эти биохимические связи играли ключевую роль в первоначальном успехе покрытосеменных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древнейшие ископаемые остатки покрытосеменных, доминирующей в настоящее время группы сосудистых растений, имеют возраст около 125 млн. лет (начало мелового периода). Примерно 80—90 млн. лет назад (поздний мел) они стали господствовать на всем земном шаре. Среди растительных остатков в отложениях этого времени можно определить многие современные семейства покрытосеменных и даже отдельные современные роды. Не исключено, что пыльцу покрытосеменных, существовавших более 125 млн. лет назад, мы не способны отличить от пыльцы голосеменных или спор папоротников, поэтому трудно с уверенностью говорить о более раннем присутствии цветковых на планете, но, безусловно, эта группа несколько старше.

Покрытосеменные могли возникнуть на семиаридных возвышенностях и в сухих внутренних бассейнах запада Гондваны — суперконтинента, давшего начало Южной Америке и Африке. К тому времени, когда эти континенты полностью разделились (около 90 млн. лет назад), их климат существенно изменился, и покрытосеменные начали захватывать мировое господство. В числе возможных причин их успеха можно назвать различные адаптации, повышающие засухоустойчивость, а также возникновение эффективных и высокоспециализированных систем опыления.

Важнейший признак покрытосеменных — цветок, сыгравший важную роль в их эволюции. Плодолистик — продольно сложенная листовидная структура, защищающая семязачатки (содержащие мегаспорангии), дифференцировалась на базальную расширенную часть — завязь, удлинённый столбик и улавливающее пыльцу рыльце. Тычинки также возникли от листовидных образований или тонких разветвленных систем с терминальными спорангиями. Чашелистики — специализированные листья, защищающие цветок в бутоне. Лепестки у некоторых покрытосеменных — стерилизовавшиеся тычинки, принявшие на себя функцию привлечения насекомых, однако у других они произошли от чашелистиков. Спиральное расположение, многочисленность и раздельность частей цветка примитивных покрытосеменных сменились у большинства современных форм мутовчатым расположением вполне определенного их числа и слиянием внутри одной или даже между разными мутовками.

Примеры специализированных семейств — Asteraceae (сложноцветные), у которых многочисленные высокоспециализированные цветки собраны в соцветие корзинку, функционирующее как единая, привлекающая насекомых структура, и Orchidaceae (орхидные) с причудливыми очертаниями частей билатерально-симметричного цветка, имеющего наиболее специализированную систему опыления.

Опыление насекомыми — одна из важнейших черт покрытосеменных; первыми его агентами могли быть жуки или подобные им животные. Смыкание краев плодолистика, вероятно, связано с защитой семязачатков от поедания опылителями. Более специализированные группы насекомых возникли позднее, коэволюционировав вместе с покрытосеменными; осы, мухи, дневные и ночные бабочки оставили свой след в морфологии цветка некоторых групп. Однако самые специализированные и постоянные «посетители» цветка — пчелы; они оказали, вероятно, наибольшее влияние на его эволюцию. Каждая группа посещающих цветок животных связана с особым набором его признаков, действующих на зрение и обоняние. Некоторые покрытосемен-

ные стали ветроопыляемыми и рассеивают большое количество мелкой, не слипающейся пыльцы; у них хорошо развитое, часто перистое рыльце, эффективно улавливающее ее из воздуха.

У растений, которые регулярно посещаются и опыляются животными, нуждающимися в энергетически богатой пище (например, колибри), цветки должны производить большое количество нектара, при этом скрывая и защищая его источники от других возможных посетителей с меньшими энергетическими потребностями, т. е. способных удовлетвориться нектаром одного цветка (или цветков одного растения) и малоэффективных в смысле перекрестного опыления. Опыление ветром не так надежно; при этом отдельные растения должны расти близко друг к другу крупными группами, тогда как насекомые, птицы и летучие мыши могут переносить пыльцу даже между цветками, разделенными большим расстоянием.

Плоды так же разнообразны, как и цветки, из которых они образуются. Их можно классифицировать как по морфологии и анатомии, так и по способам распространения. Плоды — это зрелые завязи, иногда с сохраняющимися при них другими частями цветка (ложные плоды). Простые плоды образуются из одного или нескольких соединенных плодолистиков, сборные — из свободных плодолистиков одного цветка, а соплодия — из плодолистиков нескольких (иногда многих) цветков. Вскрывающиеся плоды рассеивают семена растрескиваясь; невскрывающиеся — другим способом.

Переносимые ветром плоды или семена легкие, часто крылатые или с пучками волосков, что способствует их распространению. Некоторые плоды разбрасывают семена взрываясь. Многие плоды или семена разносятся водой; они должны быть плавучими и иметь водостойкие покровы. Другие распространяются животными, в основном позвоночными, и отличаются мясистым околоплодником, привлекающим своим вкусом и часто броским видом фитофагов. Некоторые плоды распространяются, прикрепляясь к покровам млекопитающих или к перьям птиц.

Третья причина успеха покрытосеменных и увеличения их разнообразия — биохимическая коэволюция. В некоторых группах цветковых выработалась способность образовывать вторичные метаболиты (например, алкалоиды), защищающие их от большинства фитофагов. Однако некоторые растительноядные формы (обычно с узкой пищевой специализацией) способны питаться этими растениями и постоянно сопутствуют им. При этом конкуренция с другими фитофагами исключена благодаря токсичности растений. Таким образом, коэволюция могла происходить ступенчато, и представляется вероятным, что ранние цветковые были защищены ядовитыми для животных веществами.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ДРЕВНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ И ИХ ЦВЕТКИ

Archaeanthus linnenbergeri, единственный известный представитель вымершего семейства покрытосеменных, произрастал в середине мелового периода (90—95 млн. лет назад) на месте центрального Канзаса. В простиравшихся здесь субтропических прибрежных равнинах было много динозавров. Плотные цветки *Archaeanthus* имели удлинённую ось, несущую



А



В



Б



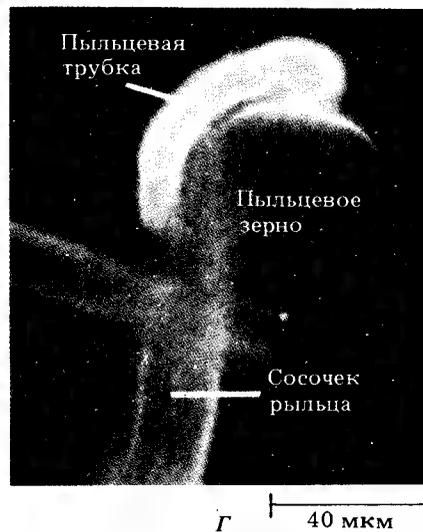
Г

щю 100—130 спирально расположенных листовок с 10—18 семенами в каждой. Околоцветник состоял из трех наружных частей и 6—9 внутренних; многочисленные тычинки шли по спирали. Вероятно, это было листопадное деревце или кустарник, морфологией цветка в общих чертах напоминающий современных представителей семейств, родственных магнолиевым (см. рис. 29-11). А — отпечаток репродуктивной оси; Б — ископаемый лист; В — реконструкция ветки с цветком; Г — реконструкция ветки с плодами. Реконструкции сделаны на основе работ Д. Дилкера из Университета Индианы; рисунки выполнены М. Роном. Тщательные исследования Дилкера и его учеников много дали для понимания природы ранних покрытосеменных и их цветка.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ

Рекомбинация генов различных особей в ходе полового воспроизводства создает разнообразие естественных популяций, придает им способность адаптироваться к изменениям окружающей среды путем постепенных эволюционных преобразований. Самоопыляющиеся растения имеют в этом смысле меньше возможностей. На заре истории цветковых во многих их семействах выработались механизмы, делающие перекрестное опыление обязательным даже при обоеполых цветках или однодомности.



Среди современных видов известны два основных механизма, стимулирующие этот процесс. Чаще всего (например, у таких важных в хозяйственном отношении растений, как злаки и бобовые) судьба пыльцевого зерна определяется его собственным (гаплоидным) генотипом. Если в локусе несовместимости оно несет такой же ген, что и в соответствующем локусе у диплоидного рыльца и столбика, путь пыльцевой трубки закрывается. Если ген этого локуса у пыльцевого зерна не такой, как в ткани рыльца, оно нормально прорастает.

В иного рода системе, обнаруженной в семействах крестоцветных (*Brassicaceae*) и сложноцветных (*Asteraceae*), будущее пыльцы определяется генами произведшего ее растения, а не отдельного зерна, т. е. соответствием диплоидных тканей обоих родителей. В обоих случаях возможность оплодотворения определяется сочетанием генов локуса несовместимости.

Хотя еще много предстоит узнать о физиологии этих механизмов, уже ясно, что они зависят от реакций «узнавания» между специфическими белками пыльцевых зерен и тканей рыльца или столбика. У злаков эта реакция часто

происходит на поверхности рыльца. На фотографии, сделанной с помощью сканирующего электронного микроскопа (А), показана часть рыльца ежи сборной (*Dactylis glomerata*). Оно покрыто многочисленными сосочками, каждый из которых способен уловить несколько пыльцевых зерен. На рис. В можно видеть разрез стенки такого выроста у другого злака — ржи (*Secale cereale*) — в просвечивающем электронном микроскопе. Над кутикулой находятся еще два слоя, внутренних — из слизистых пектиновых веществ и наружный — белковый. Известно, что несовместимость проявляется, когда пыльцевая трубка соприкасается с наружным слоем или вскоре после этого. На двух других микрофотографиях (В, Г), сделанных с помощью флуоресцентного микроскопа, показаны рыльца лисохвоста (*Alopecurus pratensis*), окрашенные флуоресцентным красителем для выявления полисахарида клеточной стенки, называемого каллозой. На рис. В опыление совместимое (видно, как, проникнув в рыльце, трубка растет в направлении завязи), на рис. Г — несовместимое: после соприкосновения конца трубки с белковым слоем ее рост остановился, а внутренняя часть заполнилась каллозой, что означает «отторжение» пыльцевого зерна.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Alston, Ralph E., Billie L. Turner: Biochemical Systematics, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1963.

Несмотря на то что книга издана давно, она все еще дает хорошее представление о классах вторичных метаболитов.

Barth, Friedrich G.: Insect and Flowers. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1985.

Хорошо написанное введение в биологию опыления, рассматривающее многие открытия в этой области, сделанные в последнее время.

Batra, Suzanne W. T.: «Solitary Bees». Scientific American. February 1984, pages 120—127.

Большинство видов пчел одиночные; это наиболее специализированные и многочисленные опылители.

Bentley, Barbara, Thomas Elias (Eds.): The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York, 1983.

Книга дает много новой интересной информации о том, как функционируют цветковые и внецветковые нектарники.

Block, Eric: The Chemistry of Garlic and Onions». Scientific American. March 1985. pages 114—119.

Присутствие сернистых соединений определяет запах и лекарственные свойства лука и чеснока; в природе эти вещества, по-видимому, отпугивают фитофагов.

Crawford, Daniel J., David Giannasi: Plant Chemosystematics» Bio Science 32: 114—124, 1982.

Обзор данных по использованию микро- и макромолекул для лучшего понимания родственных связей растений.

Dilcher, David, William Crepet (Eds.): «Historical Perspectives of Angiosperm Evolution». Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 347—630, 1984.

Увлекательные статьи о современных исследованиях ранней

эволюции покрытосеменных, включающие описание *Archaeanthus* и многих других ископаемых цветковых.

Faegri, Knut, L. van der Pijl: The Principles of Pollination Ecology, 3rd ed., Pergamon Press. Inc., Elmsford, M.Y. 1979.

Строго научное исследование всего мирового разнообразия систем опыления и их роли в экологии растений и животных.

Heywood, Vernon H. (Ed.): Flowering plants of the World. Mayflower books. Inc., New York, 1978.

Лучшее из имеющихся руководств по семействам цветковых растений; хорошо иллюстрированная, тщательно изданная книга, которую приятно взять в руки.

Lewis, Walter H., P. F. Elvin-Lewis: Medical Botany: Plants Affecting Man's Health. John Wiley & Sons. Inc., New York, 1977.

Хорошо написанный обзор об опасных, лекарственных, съедобных или психотомиметических растениях.

Pijl, L. van der: Principles of Dispersal in Higher Plants. 2nd ed., Springer-Verlag, New York, 1972.

Небольшая, довольно специальная, но содержательная книга обо всем, что касается распространения плодов и семян.

Proctor, Michael, Peter Yeo: The Pollination of Flowers. Taplinger Publishing Co., Inc., New York, 1973.

Превосходное, хорошо иллюстрированное введение во все вопросы биологии опыления.

Real, Leslie (Ed.): Pollination Biology, Academic Press, New York, 1983.

Обширный и увлекательный обзор последних достижений быстро развивающейся области — биологии опыления.

Tyrrell, Esther Quesada, Robert A. Tyrrell: Hummingbirds: Their Life and Behavior, Crown Publishers, Inc., New York, 1985.

Отличная книга о колибри, этих красивых и высокоспециализированных опылителях.



Рис. 30-1. Охотники-собиратели в лесу конголезского типа в Центральной Африке. Мужчина только что поймал черепаху, а женщина несет домашнюю собаку. Люди, которым приходится добывать себе пищу таким способом, не имеют возможности строить города

Современный человек, т. е. вид *Homo sapiens*, существует по крайней мере 500 000 лет, причем уже приблизительно 150 000 лет в достаточно большом количестве. Как и все прочие организмы, он является продуктом длившейся не менее 3,5 млрд. лет эволюции. Наши непосредственные предки, австралопитеки (*Australopithecus*), впервые появились не позже 5 млн. лет назад, по-видимому, отделившись в Африке от эволюционной линии, давшей начало также шимпанзе и гориллам — нашим ближайшим современным сородичам. Австралопитеки были относительно мелкими обезьянами, часто передвигавшимися по земле на задних конечностях.

Более крупные существа, пользовавшиеся орудиями труда и относимые к роду *Homo*, т. е. первые люди, появились около 2 млн. лет назад. Вероятнее всего, они произошли от австралопитеков, но отличались гораздо большим объемом мозга, что, по-видимому, связано с использованием орудий, которое в свою очередь стимулировало его развитие. Древнейшие люди, вероятно, существовали главным образом за счет собирательства (искали плоды и семена, собирали съедобные побеги и листья, выкапывали корни), поедания падали и лишь изредка охоты. Пользоваться огнем они научились не позднее 1,4 млн. лет назад. По образу жизни такие люди, по-видимому, напоминали некоторые современные племена (рис. 30-1). Вид *Homo sapiens* появился в Африке около 500 000, а в Евразии — около 250 000 лет назад.

Крепко сложенные, коренастые неандертальцы, когда-то весьма многочисленные в Европе и Западной Азии, полностью исчезли около 34 000 лет назад. Их сменили люди современного типа, начавшие делать все более сложные орудия труда не только из камня, но и из кости и оленьих рогов, т. е. материалов, которые ранее для этого не употреблялись. Они были прекрасными охотниками в основном на крупных животных, стада которых паслись на заселенной ими местности. Эти люди научились покрывать стены пещер великолепными ритуальными рисунками. Так были заложены основы современного общества.

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ РЕВОЛЮЦИЯ

Зарождение земледелия

Современные люди, сменившие неандертальцев, вскоре расселились по всему земному шару. После своего появления в Европе и Западной Азии они колонизировали Сибирь, а



Рис. 30-2. Сбор (вверху) и провеивание (внизу) пшеницы (*Triticum*) в Тунисе, Северная Африка. Аналогичное возделывание этой культуры на мелких участках существовало в Средиземноморье в течение более 10 000 лет

затем (12 000 — 13 000 лет назад) достигли Северной Америки. Их миграция на восток происходила во время одного из периодов плейстоценового похолодания, когда были широко распространены лесостепи с крупными стадами травоядных животных. С расселением человека, по-видимому, связано вымирание многих их видов. Во всяком случае, интенсивное их истребление охотниками, крупные климатические изменения и исчезновение этих животных во многих частях земного шара совпадают во времени.

Около 18 000 лет назад ледники начали отступать, как это уже происходило 18 или 20 раз в течение предшествовавших 2 млн. лет. Леса распространились к северу Евразии и Северной Америки, а степи стали менее обширными, и численность связанных с ними крупных животных сократилась. В то время по всей Земле жило, по-видимому, не более 5 млн. человек. Им пришлось постепенно осваивать новые источники пищи. Некоторые племена обитали по морским побережьям, где пригодных в пищу животных местами было достаточно много, однако другие начали разводить растения, приобретая, таким образом, новый, более надежный источник питания.

Впервые мысль посеять семена, вероятно, явилась логическим следствием простого ряда событий. Например, дикорастущие, дающие съедобные зерна злаки были, выражаясь экологически, сорняками, т. е. легко заселяли открытые, нарушенные места или участки голой земли, где росло мало других видов, создающих им конкуренцию. Люди, регулярно собиравшие такие зерна, могли случайно рассыпать их около своей стоянки или сознательно посеять, создав таким образом более надежный источник пищи. Так появилось земледелие (рис. 30-2). В тех местах, где дикорастущих зерновых и бобовых было много, племена оседали надолго, со временем обучаясь увеличивать урожай за счет запасаения и посева семян, защиты полей от мышей, птиц и других вредителей, полива и удобрения.

Под влиянием возделывания постепенно менялись признаки окультуренных растений, так как люди отбирали для посева семена экземпляров с признаками, облегчающими сбор урожая, его хранение или использование. Например, у дикорастущей пшеницы и ее сородичей ось соцветия (рахис) легко разламывается, рассыпая зрелые зерна. У культурных видов пшеницы рахис прочный и семена сохраняются в колосе до уборки урожая. В природе это свойство препятствовало бы их распространению, зато оно облегчает сбор для использования в пищу и нового посева. С течением времени зерновые становились все более зависимыми от возделывающего их человека, а человек — от них.

Сельское хозяйство Старого Света

Одомашнивание животных и растений началось около 11 000 лет назад в области, известной под названием «Плодородный полумесяц» Восточного Средиземноморья и захватывающей часть современной территории Ливана, Сирии, Турции, Ирака и Ирана. Первыми культурными растениями были здесь, по-видимому, ячмень (*Hordeum vulgare*) и пшеница (*Triticum*), к которым вскоре прибавились чечевица (*Lens culinaris*) и горох (*Pisum sativum*) (рис. 30-3). Кроме них в этом регионе очень рано введены в культуру турецкий горох, или нут (*Cicer arietinum*), вика (*Vicia*), маслина (*Olea europaea*), финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*), гранат (*Punica granatum*) и виноград (*Vitis vinifera*). С давних времен практиковалось приготовление вина из винограда и пива из зерен. Очень рано стали выращивать лен (*Linum usitatissimum*), по-видимому, как ради семян (в Эфиопии его семена до сих пор употребляют в пищу), так и ради получения волокна, идущего на изготовление ткани для одежды.

Среди первых культурных видов зерновые служили основным источником углеводов, а бобовые — белков. Семена последних — богатейший растительный источник этих веществ, которые в свою очередь часто содержат много особых аминокислот, слабо представленных у злаков. Неудивительно поэтому, что с первых шагов земледелия бобовые повсеместно выращивались наряду с зерновыми. Из всех белков, потребляемых людьми во всем мире, около 70% дают растения и лишь около 30% — животные, причем 18% этого растительного белка приходится на долю бобовых, а около 70% — на зерновые, хотя содержание его в них меньше. Несмотря на такое соотношение, белки бобовых очень важны для рациона человека, и еще далеко не исчерпаны все возможности повышения питательной ценности этих растений с точки зрения их аминокислотного состава.

С течением времени техническая оснащенность земледелия растет. Например, специальные орудия для сбора и обра-



Рис. 30-3. Примеры первых растений, введенных в культуру на Ближнем Востоке: ячмень *Hordeum vulgare* (вверху) и горох *Pisum sativum* (внизу)



Рис. 30-4. Стада домашних животных, как эти каракульские овцы в Афганистане, когда становились слишком многочисленными, опустошали обширные территории Восточного Средиземноморья. Во многих местах некогда плодородные земли превратились в пустыни, где сохранились только колючие и ядовитые растения

ботки зерна, включая кремневые серпы, каменные жернова, ступы и пестики, применялись уже более 10 000 лет назад. Еще примерно через 2000 лет люди стали обжигать глиняные сосуды для хранения зерна. Одновременно с переходом к земледелию на Ближнем Востоке стали одомашнивать различных животных, в том числе собак (возможно, именно они первыми стали постоянно жить вместе с человеком), коз, овец, крупный рогатый скот и свиней. Лошади были приручены позднее в юго-западной Европе, кошки — в Египте, куры — в юго-восточной Азии; все эти животные быстро распространились с человеком по всему свету.

Где бы ни разводили травоядных, они питались дикорастущими или культурными растениями, давая «взамен» шерсть, кожу, молоко и др., а иногда и сами становясь пищей



Рис. 30-5. Соя (*Glycine max*) за какие-нибудь 50 лет стала одной из ведущих культур США. Это один из богатейших источников питания среди пищевых растений. Семена сои содержат 40—45% белка и 18% жиров и масел. На Востоке ее используют среди прочего для приготовления особого «творога» и соуса. Соя хорошо растет только в областях умеренного климата, и США производят более половины ее мирового урожая. Как и у многих бобовых, в корневых клубеньках этого растения живут азотфиксирующие бактерии, обеспечивающие его собственный рост и обогащающие усвояемым азотом почву. В США соя часто чередуется в севообороте с кукурузой, главным образом чтобы прервать циклы развития важнейших нематод и вредных насекомых, поражающих две эти важнейшие культуры



А

Рис. 30-6. Рис (*Oryza sativa*) составляет половину продовольствия, потребляемого почти 1,6 млрд. людей, и более четверти, потребляемого еще 400 млн. Его возделывают в течение по крайней мере 6000 лет; в настоящее время он занимает 145 млн. га, т. е. около 11%



Б

обрабатываемых земель мира. Из риса делают несколько видов алкогольных напитков, в том числе саке в Японии. Когда рисовые поля залиты водой, на них часто разводят рыбу, также используемую в пищу. С тех пор как в 1962 г. был организован Международный

институт исследований риса на Филиппинах, много сделано для улучшения этой культуры. А. Рисовые террасы. Б. Буйволы при обработке рисовых плантаций на острове Бали, Индонезия

своих хозяев. По мере увеличения народонаселения размеры стад этих животных настолько выросли, что они стали вытаптывать пастбища, что приводило к серьезным экологическим нарушениям (рис. 30-4). Во многих ближневосточных и других аридных областях вокруг Средиземного моря до сих пор продолжается избыточный выпас, и площади, занятые пустынями, непрерывно расширяются с момента создания крупных стад до наших дней.

Однако теперь люди обеспечены устойчивыми пищевыми ресурсами в виде одомашненных животных и культурных растений. Уже в течение 10 000 лет они могут селиться деревнями, а почти 4000 лет назад начали возникать города. Плодородные земли, способные поддерживать жизнь многих поколений, стали приобретаться в собственность, накапливаться и передаваться по наследству. Так мир разделился на сохраняющиеся до сих пор классы имущих и неимущих.

Зародившееся на Ближнем Востоке земледелие распространилось к северо-западу по большей части Европы и достигло Британии около 4000 лет до н. э. Одновременно оно независимо развивалось на других континентах. Имеются данные о появлении земледелия в субтропической части Китая (в бассейне Хуанхэ) примерно тогда же, что и на Ближнем Востоке. Здесь выращивались на зерно некоторые злаки, например просо, а затем к ним прибавился рис (*Oryza sativa*), ставший теперь одной из основных сельскохозяйственных культур в мире. Позднее он вытеснил просо на большей части области его бывшего возделывания. Соя (*Glycine max*) разводится в Китае не менее 3000 лет (рис. 30-5).

В других частях субтропической Азии развивалось земледелие, основанное на рисоводстве, выращивании различных бобовых и корнеплодов. Археологические находки говорят о возделывании риса в Таиланде около 10 000 лет назад,



Рис. 30-7. Хлопчатник (*Gossypium*) — одно из самых распространенных культурных растений, выращиваемых на волокно. По-видимому, он независимо окультурен в Африке и (или) Индии (в обеих областях выращивается один и тот же вид), в Мексике (другой вид) и на западе Южной Америки (третий вид). Хотя из хлопчатника несколько тысяч лет изготавливают одежду, лишь в прошлом веке он стал также важным источником пищевого масла. Сейчас по всему земному шару разводят полиплоидный хлопчатник из Нового Света; диплоидные виды Старого Света выращивают лишь местами на гораздо меньших площадях

однако необходимы дальнейшие исследования для уточнения этих данных. Влажные, дождливые условия тропиков обычно уничтожают большинство свидетельств, по которым археолог может проследить столь отдаленные от нас события. Некоторые животные были одомашнены в Азии в глубокой древности. Среди них буйвол, верблюд, куры, ставшие важными элементами местных систем земледелия.

В тропической Азии были окультурены манго (*Mangifera indica*) и различные цитрусовые (*Citrus* spp.); рис и сою начали выращивать ближе к северу. Таро (*Colocasia esculenta*) — очень важное пищевое растение тропической Азии, где его разводят ради крахмалистых клубней; *Xanthosoma* — родственная ему пищевая культура Нового Света. Таро и близкие роды, включая *Xanthosoma*, используют для получения poi, основного крахмалистого продукта на островах Тихого океана, включая Гавайские, куда эти растения завезены полинезийцами около 1500 лет назад.

К числу наиболее важных культурных растений, происходящих из тропической Азии, относится банан (*Musa × paradisiaca*); его плоды — основной продукт питания в тропиках, где потребляется две трети их общего мирового урожая. Крахмалистые сорта этого растения гораздо важнее здесь в качестве источника пищи, тогда как сладкие сорта более привычны жителям умеренных широт. У дикорастущих бананов крупные твердые семена; разводимые сорта, как и плоды многих культурных цитрусовых, бессемянные. Бананы попали в Африку около 2000 лет назад, а в Новый Свет вскоре после его открытия Колумбом.

В Африке земледелие также началось рано, но и здесь мало прямых указаний на время его зарождения. Во всяком случае на южной оконечности этого континента оно возникло по крайней мере на 5000 лет позже, чем в «Плодородном полумесяце». В Африке введены в культуру сорго (*Sorghum* spp.) и ряд просовых (*Pennisetum* spp., *Panicum* spp.), овощные растения, в частности окра (*Hibiscus esculentus*), различные корнеплоды, среди которых особое место занимает ямс (*Dioscorea* spp.), а также хлопчатник (*Gossypium*). Несколько дикорастущих видов последнего широко распространены преимущественно в областях с мягким климатом и сезонной засухой; польза их очевидна: длинные волоски семян можно легко использовать для прядения (рис. 30-7). Хлопковая ткань возрастом 4500 лет найдена в Индии. Семена этого растения используются для получения масла, а их жмыхи идут на корм скоту. Кофе (*Coffea arabica*) — еще одна культура африканского происхождения. Его стали разводить значительно позднее других перечисленных растений, но сейчас он приобрел большое экономическое значение.

Земледелие Нового Света

Развитие земледелия в Северной и Южной Америке шло параллельно. По-видимому, до 1492 г. ни одно культурное растение не было занесено сюда из Старого Света. Единственным домашним животным, которое привел в Северную Америку человек, мигрировавший через Берингов пролив, была собака. Это подтверждает большую роль собаки как сторожевого, охотничьего, пастушеского вида, а так же как источника мясной пищи, с чем может быть связано ее очень раннее одомашнивание. Уже говорилось, что это животное, вероятно, было первым, более или менее постоянно содержащимся человеком.

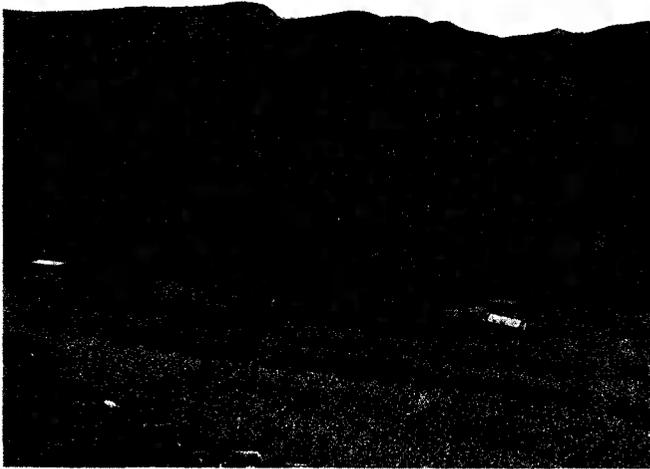
Первые окультуренные растения Северной Америки и Старого Света различны. Вместо пшеницы, ячменя и риса



Рис. 30-8. Кукуруза (*Zea mays*) — главная сельскохозяйственная культура США. Первоначально шла главным образом в пищу людям, теперь по всему миру это одно из важнейших кормовых растений. В США 80% урожая кукурузы скармливается скоту. Во времена Колумба ее выращивали от Канады до юга Южной Америки. Существует пять главных форм кукурузы: лопающаяся (попкорн), обыкновенная, мучнистая, сахарная и зубовидная. Последняя разновидность — основной продукт «кукурузного пояса» США, идущий главным образом на корм скоту

здесь освоили кукурузу (*Zea mays*; рис. 30-8), а вместо чечевицы, гороха и нута — фасоль обыкновенную (*Phaseolus vulgaris*) и лимскую (*Phaseolus lunatus*), а также арахис (*Arachis hypogaea*). Среди важных сельскохозяйственных растений Мексики были хлопчатник (*Gossypium* spp.), перец овощной (*Capsicum* spp.), томат (*Lycopersicon* spp.), табак (*Nicotiana tabacum*), какао (*Theobroma cacao*), дающее главную составную часть шоколада, ананас (*Ananas comosus*), тыква (*Cucurbita* spp.) и авокадо (*Persea americana*). Хлопчатник вошел в культуру в Старом и Новом Свете независимо, причем в разных центрах разведения использовались разные его виды. Выращивание его человеком в Мексике началось по крайней мере 4000 лет назад, а в Перу еще раньше. В Новом Свете он полиплоиден. Именно такой хлопчатник дал начало почти всем культурным сортам, выращиваемым теперь по всему миру. В Старом Свете его виды диплоидны. После открытия Америки Колумбом многие из здешних культурных растений были завезены в Европу, откуда распространились по другим континентам. Из этих культур не все были абсолютно новыми для европейцев, но некоторые из них, например хлопчатник, оказались лучше уже разводимых в Евразии форм и вскоре их вытеснили.

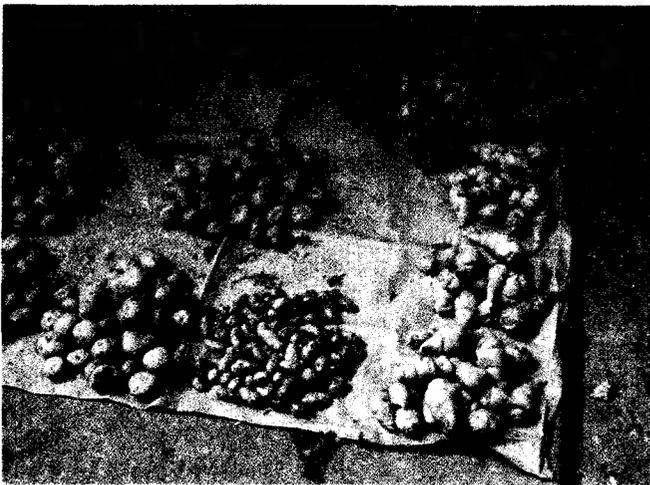
Самые ранние свидетельства существования земледелия в Мексике имеют возраст 9000 лет, но широкое распространение его здесь произошло, по-видимому, значительно позже. Имеющиеся данные наводят на мысль, что разводить растения начали не так рано, как в Евразии. Многие культуры, освоенные сначала в Мексике, распространились затем на



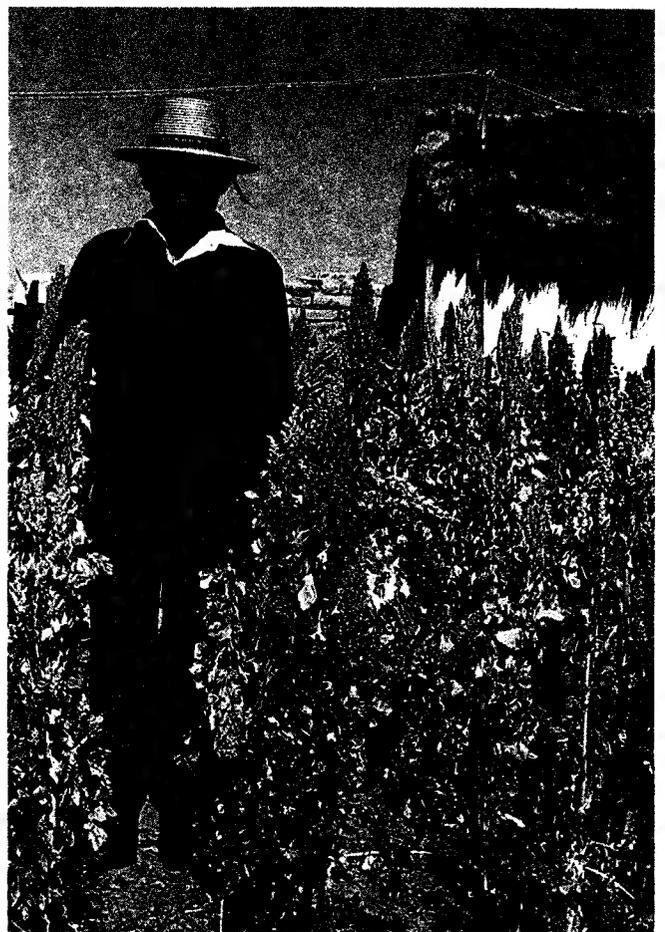
А



Б



В



Г

Рис. 30-9. Особая форма земледелия возникла в высокогорьях южноамериканских Анд. А. Возделанные поля в горах северо-западной Аргентины. Б. Поле картофеля (*Solanum tuberosum*) в Эквадоре. В селекции использована лишь малая доля имеющегося генетического разнообразия этой одной из важнейших мировых культур для ее улучшения. В. Три из четырех ведущих клубнеплодных культур Анд, выставленные для продажи на рынке в Тарме (Перу): картофель; анью, или настурция клубненосная (*Tropaeolum tuberosum*), и улююка (*Ullucus tuberosus*). Последний вид, способный расти на большей высоте, чем картофель, образует крупные съедобные клубни и может стать полезной культурой в других частях земного шара. Четвертый обычный для Анд клубнеплод — ока, или кислица клубненосная (*Oxalis tuberosa*), выращиваемая также в небольших масштабах в Новой Зеландии и других местах. Клубни всех четырех растений фермеры Анд для удобства хранения высушивают замораживанием, Г. Квиноа (*Chenopodium*

quinoa) из семейства маревых (*Chenopodiaceae*) — важная зерновая культура Анд; показана плантация на севере Чили. В настоящее время проводятся ее испытания для расширения зоны возделывания



Рис. 30-10. Подсолнечник (*Helianthus annuus*) — важная масличная культура (масло получают из семян). Впервые его стали разводить по крайней мере 3000 лет назад на территории центральной части современных США

север, в Канаду. Сходные растения широко возделывались на равнинах и в среднегорьях Южной Америки. Возможно, в Перу и в Мексике земледелие развивалось независимо, однако этот вопрос не может быть окончательно решен на основе имеющихся сейчас данных. Древнейшие сведения о нем в обоих этих регионах относятся примерно к одной эпохе, причем некоторые культурные растения, например томаты и арахис, вполне могли быть занесены людьми в Мексику из Южной Америки.

На севере Анд сформировался особый тип земледелия (рис. 30-9), основанный на получении клубней, например картофеля (*Solanum tuberosum* и родственные виды), и семян, в частности квиноа (*Chenopodium quinoa*) и люпина (*Lupinus* spp. из бобовых). Во времена Колумба картофель возделывался на всех возвышенностях Южной Америки, но в Центральную Америку и Мексику его завезли испанцы. За два столетия он стал важнейшей пищевой культурой Европы, давая вдвое больше калорий с гектара, чем пшеница.

За пределами этих главных центров происхождения сельскохозяйственных растений осваивались другие культуры. Например, подсолнечник (*Helianthus annuus*) начали разводить индейцы на территории теперешних США (рис. 30-10). Еще одна очень ценная культура Нового Света — маниок (называемый также кассавой), происходит из сухих зон Южной Америки; теперь его разводят в тропиках повсеместно (рис. 30-11).

Если всем известный картофель относится к пасленовым (*Solanaceae*), то сладкий картофель (*Ipomoea batatas*), или батат, принадлежит к семейству вьюнковых (*Convolvulaceae*), в чем легко убедиться, увидев его в цвету. Следовательно, эти растения не являются близкими родственниками. Во времена Колумба батат выращивали во многих районах Центральной и Южной Америки; он был также широко рас-



А

Рис. 30-11. Маниок (*Manihot esculenta*) — одна из важнейших корнеплодных культур тропиков. Нагревая крахмал, извлеченный из его корней в горячей воде, получают «муку» тапиоку. Некоторые

из культурных линий, так называемый горький маниок, содержат ядовитые цианистые соединения, которые должны быть удалены перед употреблением в пищу. А. Маниок, выращиваемый



Б

на расчищенном участке леса в южной Венесуэле. Б. Женщина племени тиро (южный Суринам) чистит корень маниока перед варкой

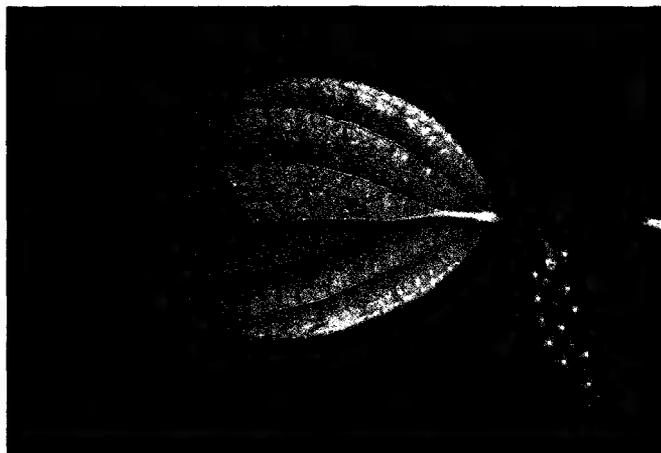


Рис. 30-12. Перец черный (*Piper nigrum*), известный на протяжении тысячелетий как ценная пряность



Рис. 30-13. Мускатный орех (*Myristica fragrans*) — одна из важнейших традиционных пряностей тропической Азии. Один вид специй получают из размолотых семян, а другой (мускатный «цвет») из мясистых покровов семени, заметных на рисунке в виде полос красной ткани

пространен на некоторых островах Тихого океана вплоть до Новой Зеландии и Гавайского архипелага, куда его, по-видимому, в глубокой древности завезли люди. Впоследствии эта культура стала играть важную роль на большей части Африки и тропической Азии.

В Новом Свете было одомашнено очень мало животных: мускусные утки, индейки, морские свинки, лама, альпака. Малые и большие города возникали здесь, как ранее по всей Евразии, т. е. везде, где уровень земледелия мог поддерживать их существование. Вокруг таких центров на крупных площадях выращивались сельскохозяйственные культуры, но многочисленных стад домашних животных, как по всей Европе и Азии, не было.

Европейцы, колонизируя Западное полушарие, завезли сюда свой скот. Со временем его стада привели к широкомасштабной деградации природы в некоторых частях Нового Света так же, как за тысячи лет до этого на Ближнем Востоке и в других районах Евразии. Многие естественные растительные сообщества нелегко было превратить в пастбища. Например, расчистка в этих целях дождевых тропических лесов на крупных территориях привела к отрицательным последствиям везде, где ее пытались проводить. Большой частью в таких местах пастбища были продуктивными лишь в течение короткого периода, пока в почве сохранялись питательные вещества, а через 10 — 15 лет их приходилось забрасывать.

Пряности и приправы

В предыдущей главе рассказывалось о веществах, синтезируемых растениями прежде всего для защиты от насекомых и других фитофагов. Эти соединения определяют запах и вкус многих видов, т. е. придают им свойства, использовавшиеся человеком с доисторических времен. Некоторые из них ядовиты для людей и животных, другие, напротив, представляют большой интерес.

Специи (пряности) — ароматные растительные продук-

ты, обычно богатые эфирными маслами, могут быть получены из корней, коры, семян, плодов или почек. К *приправам* обычно относят листья травянистых растений, а также листья лавра и некоторые другие продукты древесного или кустарникового происхождения. В обиходе понятия приправы и специи практически не различают. И те и другие традиционно используются для ароматизации пищи, особенно если она теряет свежесть или начинает портиться.

Об их широком применении в кулинарии говорят древнейшие письменные источники. Поиск пряностей являлся главной целью великих португальских, голландских и английских экспедиций, начавшихся в XIII в. и приведших к открытию новых для европейцев земель. Наиболее ценные пряности были найдены в тропиках Азии; ради них совершались путешествия и происходили многие вооруженные столкновения. К III в. до н. э. караваны верблюдов везли пряности из тропической Азии в Средиземноморье. Часто этот путь занимал два года. Среди товаров были корица (кора *Cinnamomum zeylanicum*), черный перец (сухие плоды *Piper nigrum*; рис. 30-12), гвоздика (сухие бутоны *Eugenia aromatica*), кардамон (семена *Elettaria cardamomum*), имбирь (корневища *Zingiber officinale*) и мускатный орех (семена *Myristica fragrans* и их сухая наружная оболочка, рис. 30-13). Когда римляне узнали о том, что, используя сезонные смены муссонов, можно достичь берегов Индии из Адена, они сократили продолжительность путешествия до одного года, однако оно оставалось очень опасным и ненадежным предприятием. Меньшее число специй дали тропики Нового Света после путешествий Колумба, например ваниль (высушенные и ферментированные плоды орхидеи *Vanilla planifolia*, см. рис. 29-17), горький овощной перец (*Capsicum* spp.) и перец гвоздичный (ягоды *Pimenta officinalis*).

Много местных приправ в Европе, особенно в Средиземноморье. Они хорошо известны здесь и, вероятно, поэтому не ценились так высоко, как некоторые привозные пряности. Среди европейских приправ особенно выделяются представители семейства мятных (*Menthaceae*), включая тимьян



Рис. 30-14. Кофе (*Coffea arabica*) — ценная экспортная культура во всех тропиках мира. Это представитель семейства мареновых (*Rubiaceae*), к которому относится и хинное дерево (*Cinchona*), дающее важный лекарственный алкалоид хинин. Мареновые — одно из крупнейших семейств цветковых, включающее около 6000 преимущественно тропических видов

(*Thymus* spp.), мяту (*Mentha* spp.), базилик (*Ocimum vulgare*), душицу (*Origanum vulgare*) и шалфей (*Salvia* spp.). Высоко ценятся зонтичные, в том числе петрушка (*Petroselinum crispum*), укроп (*Anethum graveolens*), тмин (*Carum carvi*), фенхель (*Foeniculum vulgare*), кориандр, или киндза (*Coriandrum sativum*), и анис (*Anisum vulgare*). Некоторые представители этого семейства, например петрушка, выращиваются главным образом ради листьев, другие (например, тмин) — ради семян, а многие (укроп, кориандр) ценятся и за то и за другое.

Эстрагон (*Artemisia dracuncululus*) — приправа, представляющая собой листья растения из рода полынь, некоторые виды которого образуют пустынные формации запада США и Канады. Молотые семена евразийского растения горчицы (*Brassica nigra*), также можно причислить к пряностям. Еще одну приправу, лавровый лист, обычно получают с дерева *Laurus nobilis*, свойственного Средиземноморью, а теперь часто и с *Umbellularia californica* из Калифорнии и Орегона. Оба эти вида принадлежат к обширному тропическому семейству лавровых (*Laugaceae*), но сами произрастают в умеренном климате. Шафран, популярная на Ближнем Востоке пряность, представляет собой высушенные рыльца *Sitcus sativus*, мелкого луковичного растения из семейства касатиковых (*Iridaceae*). Трудоемкость ручного сбора рылец объясняет чрезвычайно высокую стоимость шафрана; он

высоко ценится не только за вкус, но и за цвет. Кофе, *Coffea arabica* (рис. 30-14), и чай, *Camellia sinensis*, дают два самых распространенных в мире напитка, потребляемых главным образом из-за содержащегося в них стимулирующего алкалоида кофеина. Кофе готовят из высушенных, прожаренных и размолотых семян кофейного дерева, а чай — из высушенных облиственных побегов чайного куста. Первый из этих видов, как уже говорилось выше, введен в культуру в горах северо-восточной Африки, а второй — в горах субтропической Азии; теперь оба они широко распространены по всем теплым областям мира. Кофе в наши дни дает средства к существованию 25 млн. человек и является главным источником дохода 50 экспортирующих его тропических стран. Треть мирового количества кофе дает Бразилия.

Мировое сельское хозяйство

За последние 500 лет важнейшие сельскохозяйственные культуры распространились по всему миру и стали выращиваться повсюду, где дают хороший урожай. Главные зерновые растения — пшеница, рис и кукуруза — высеваются везде, где только позволяет климат. Растения, неизвестные в Европе до Колумба, включая кукурузу, томаты и овощной перец, теперь разводятся по всему миру. Подсолнечник был впервые окультурен на территории, занятой теперь США, а на сегодняшний день половину его мирового урожая дает СССР. Он вытеснил маслины как традиционный источник растительного масла во многих областях Испании и в других средиземноморских странах. Во всем мире подсолнечник вошел в число ведущих масличных культур и среди растений, выращиваемых с этой целью, уступает только сое.

Широко распространились и некоторые тропические растения. Например, некоторые деревья-каучуконосы из рода гевея (*Hevea*) (семейство *Euphorbiaceae*) стали выращиваться в промышленных масштабах около 150 лет тому назад. Главная область производства природного каучука — тропическая Азия. Для гевеи, как и для других культур, выращивание за пределами естественного ареала, по-видимому, благоприятно: вдали от родины они часто избавлены от специфических вредителей и патогенов. Масличная пальма (*Elaeis guineensis*) родом из Западной Африки растет теперь во всех тропических областях. Хотя в коммерческих целях она разводится только около 75 лет, сейчас это важная экспортная культура тропиков. Среди других тропических растений широко распространились кофе и бананы. Какао, первоначально полукультурный вид тропической Мексики и Центральной Америки, теперь стало важнейшим продуктом Западной Африки (рис. 30-15). Сахарный тростник (*Saccharum officinale*) введен в культуру на Новой Гвинее и в прилегающих областях, а сахарную свеклу вывели из других разводимых форм свеклы в Европе. Ямс (*Dioscorea* spp.) — важный тропический «клубнеплод». Несколько его видов окультурено в Западной Африке, другие в Южной Азии, некоторые, менее важные, — в Латинской Америке. Лучшие сорта ямса теперь распространены по всем тропикам, являясь основным источником питания во многих регионах. Еще один из важнейших тропических «корнеплодов» — маниок (*Manihot* spp.), источник «муки» тапиоки. Первоначально произраставший в южноамериканских тропиках с сезонной засухой, теперь он обильно разводится в Африке и Азии (см. рис. 30-11).

Другая важнейшая тропическая культура — кокосовая пальма (*Cocos nucifera*), по-видимому, происходящая из тро-



Рис. 30-15. Какао (*Theobroma cacao*) — источник шоколада и какао. Показанные на рисунке плоды содержат несколько крупных семян — «какао-бобов». Впервые это растение окультурено в Мексике, где шоколадный напиток высоко ценился ацтеками. Иногда какао-бобы использовались в качестве денег



Рис. 30-16. Сахарная свекла — одна из разновидностей обыкновенной свеклы (*Beta vulgaris*), выведенная из кормовых, а не столовых линий. В результате селекции содержание сахарозы в корнях повысилось с 2% до более 20%. Свеклу начали возделывать в Европе, где долгое время ее листья использовались в пищу. Швейцарский мангольд — еще одна разновидность свеклы, и сейчас выращиваемая именно в этих целях. Около 300 лет назад растение стали использовать как источник сахара, способный конкурировать с сахарным тростником — тропической культурой, импортируемой в развитые страны. В 1984 г. производство сахара-сырца из свеклы составляло в США более 2,5 млн т, или около трети всего потребляемого сахара

Рис. 30-17. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum*), выращенная по современной технологии. Впервые одомашненная на Ближнем Востоке, она стала самой массовой культурой на планете. Вместе с ячменем, используемым теперь в основном на корм скоту и как источник солода для производства пива, это, вероятно, одно из первых возделываемых человеком растений. Пшеница в большем масштабе, чем другие зерновые, идет на приготовление хлеба благодаря особым свойствам некоторых ее белков, образующих клейкое вещество (клейковину), которое облегчает замешивание теста и не дает хлебу рассыпаться



пиков Азии — западной части Тихого океана, но распространившаяся по островам его западной и центральной частей еще до эпохи европейских исследований. Естественные кокосовые рощи можно изредка встретить в восточной части Тихого океана, местами — в Центральной Америке. Широкий ареал этого вида может объясняться распространением его плодов морскими течениями без участия человека. Каждое дерево дает ежегодно от 50 до 100 «орехов»; они служат богатым источником белка, масла и углеводов. Скорлупа плодов, листья, волокно (копра) и стволы кокоса используются для изготовления многих предметов обихода, одежды, инструментов, жилища.

Современное сельское хозяйство в областях умеренного климата и в некоторых тропических районах высоко механизировано и сильно специализировано по шести культурам: пшенице, рису, кукурузе, картофелю, батату и маниоку. Прямо или косвенно (за счет скармливания скоту) эти растения дают более 80% от общего количества потребляемых человеком калорий. Они богаты углеводами, но не обеспечивают сбалансированного рациона. Обычно их потребляют вместе с бобовыми, например фасолью, горохом, чечевицей, арахисом или соей, которые богаты белком, а также с листовыми овощами — латуком, капустой, листовой свеклой, шпинатом (*Spinacia oleracea*), богатыми витаминами и минеральными веществами. Такие масличные растения, как подсолнечник и олива, дают жиры, также необходимые в рационе человека.

Кроме шести главных пищевых культур большое значение для человека имеют еще восемь: сахарный тростник, сахарная свекла (рис. 30-16), фасоль, соя, ячмень, сорго, кокос и бананы. Вместе с названными выше они составляют подавляющее большинство широко возделываемых источников питания.

В разных странах рацион людей весьма неодинаков. Например, на рис (см. рис. 30-6) приходится 3/4 его во многих областях Азии, а пшеница (рис. 30-17) преобладает в Северной Америке и Европе. Во многих районах мира кукуруза может успешно расти только на поливных землях, а для пшеницы это условие обычно не требуется. Как будет показано ниже, расширение областей возделывания этих важнейших зерновых и поиск новых культур — первоочередная задача человечества.

РОСТ ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ

Приблизительно 5 млн. человек, живших на земле 11 000 лет назад, уже были наиболее широко распространенными крупными наземными млекопитающими. Позднее по мере развития земледелия население планеты возрастало ускоряющимися темпами.

Характерная черта племен, обеспечивающих свое существование охотой, — строгое ограничение численности. Во время частых кочевек женщина не может носить на себе больше одного ребенка и минимального количества домашних вещей. Когда простейшие средства контроля рождаемости (часто просто половое воздержание) не эффективны, она прибегает к аборту или, чаще, убивает новорожденного. Кроме того, велика естественная смертность, особенно среди детей, стариков, больных, калек и при родах. Под действием этих факторов численность охотничьих племен, как правило, низка. Мало что побуждает людей в них к специализации знаний или мастерства; наибольшее значение имеют основные приемы, обеспечивающие личное выживание.

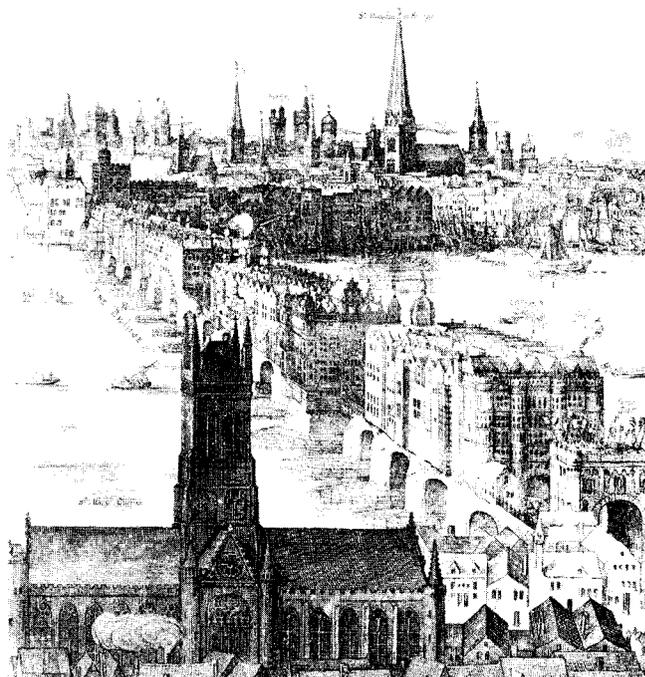


Рис. 30-18. Лондон в XVII в. был одним из процветающих городов Европы. По мере увеличения численности населения земного шара (достигшего к 1850 г. 1 млрд. человек) влияние Лондона распространилось до самых отдаленных уголков планеты

Как только большая часть человечества стала оседлой, необходимость в строгом ограничении рождаемости отпала; дети стали приносить больше пользы семье, помогая в сельских и других повседневных работах. Исчезли препятствия для роста плотности населения. Когда люди жили охотой и собирательством, чтобы прокормиться, семье в среднем требовалась площадь 5 км². При развитом земледелии — гораздо меньшая. В городах, возникновение которых стало возможным на основе товарного сельского хозяйства, возрастала специализация человеческой деятельности. Усилия немногих давали теперь достаточно пищи для всех; образ жизни становился все более разнообразным. Появились торговцы, ремесленники, банкиры, ученые, поэты — все то богатство профессий, которое отличает современное общество. Так развитие земледелия создало человеческую цивилизацию.

За счет этого развития к началу новой эры человечество, численность которого достигла 130 млн., распространилось по всей планете. Примерно за 8000 лет народонаселение земли возросло почти в 25 раз. К 1650 г. оно достигло 500 млн., причем много людей поселилось в крупных городах (рис. 30-18). Развитие науки и техники, а также индустриализация внесли дальнейшие глубокие изменения в жизнь человечества и в его отношения с природой. Начиная с XVII в. рождаемость повсюду оставалась примерно на одном уровне, но во многих регионах смертность резко сократилась, и в результате общая численность населения небывало возросла. В XX в. рождаемость в развитых странах снизилась.

К 1986 г. на планете жило около 5 млрд. человек. Послед-



Рис. 30-19. Условия жизни этих бедняков на окраине Тегусигальпы (Гондурас) типичны для большей части человечества. Их надежды на будущее целиком зависят от ограничения роста населения, от включения в мировую систему хозяйства и поиска новых методов повышения продуктивности земледелия в тропиках и субтропиках

нее удвоение численности населения произошло за 36 лет, с 1950 г. Около четверти всех людей живет сейчас в развитых странах (США, Канада, Европа, СССР, Япония, Австралия и Новая Зеландия), около 22% в Китае, остальные — в менее развитых странах, большинство которых, по крайней мере частично, расположено в субтропиках или тропиках. Скорость роста народонаселения в мире почти так же непредсказуема, как и его предполагаемая численность. С 1972 г. рождаемость в США резко снизилась, и население страны в ближайшее столетие при сохранении нынешней тенденции могло бы стабилизироваться. Хотя то же самое характерно для всех развитых стран, в других регионах картина, к сожалению, совершенно иная.

Для планеты в целом прирост населения составляет около 17% в год. Это значит, что каждую минуту на ней прибавляется 160 человек, т. е. более 230 000 в день, или 85 млн. в год. Возраст значительной части (обычно около 42—50%) населения в менее развитых странах менее 15 лет; в более развитых эта возрастная группа составляет примерно 22%. Как правило, она еще не завела детей. Следовательно, рост населения в развивающихся странах не удастся в ближайшее время взять под контроль, хотя политика правительства и индивидуальное поведение часто способствуют такой стабилизации. Предполагают, что к 2000 г. на земле будет приблизительно 6,2 млрд. человек, а к 2020 г. около 8 млрд.

Даже если, как говорят прогнозы, население планеты стабилизируется в XXI в. на уровне 8—14 млрд., ближайшие несколько десятилетий будут, по-видимому, самым трудным периодом из всех когда-либо переживавшихся человечеством (рис. 30-19). В 1983 г. Международный банк реконструкции и развития подсчитал, что около 1 млрд. человек живут в полной нищете; президент этого банка Роберт Мак-Намара определил ее как положение, «характеризующееся таким недоеданием, неграмотностью, болезнями, убогими условиями жизни, высокой детской смертностью и низкой продол-



Рис. 30-20. Это орошаемое хлопковое поле в Техасе — пример современного интенсивного земледелия. Однако орошение чревато серьезными экологическими проблемами, особенно если оно сочетается с широким применением пестицидов. Их на хлопчатник расходуется больше, чем на любую другую культуру

жительностью жизни, что оно ниже всякого приемлемого понимания человеческого достоинства». По крайней мере половина этих людей не получает полноценного питания, а в тропиках в середине 1980-х гг. от голода или непосредственно связанных с ним болезней ежегодно умирало более 10 млн. детей младше 5 лет.

Как будет более подробно показано в следующей главе, сейчас мы не располагаем технологиями, с помощью которых можно было бы превратить большую часть тропиков в зону устойчивого плодородия. Большинство потенциально возделываемых современными методами почв уже обработано. Хотя земель, которые можно дополнительно включить в сельскохозяйственный оборот, осталось очень мало, быстро увеличивающаяся основная часть населения мира, живущую в тропиках, нужно как-то накормить. Эту задачу не решить за счет экспорта из более плодородных областей развитых стран. В 1983 г. оттуда поступило 8% продовольствия, потребляемого развивающимися странами, что, однако, составило более половины общего его экспорта из развитых стран. Решение проблемы питания должно быть найдено в тех регионах, где живет большинство людей, т. е. в тропиках и субтропиках.

Организацией ООН по вопросам продовольствия и сельского хозяйства (ФАО) подсчитано, что к 2000 г. для обеспечения всего населения земного шара нормальным питанием необходимо увеличение его мирового производства на 60%. Надежд достичь этой цели мало, хотя мы должны стремиться подойти к ней как можно ближе. В некоторых тропических областях, например к югу от Сахары, в Африке, производство продовольствия на душу населения сейчас упало. В последнее время в этой обширной зоне, население которой превышает 400 млн. человек и быстро увеличивается, снизилось даже суммарное производство продуктов питания. У горожан США, в среднем тратящих на еду менее пятой части своего дохода, повышение цен на продоволь-



Рис. 30-21. Беспашотная система, сочетающая практику древнего и современного земледелия, находит все большее применение. К 2000 г. таким способом, вероятно, будет использоваться до 65% посевной площади США. При этом практически полностью исключается эрозия почвы. Это показано на кукурузе, выращиваемой без вспашки по отмершему клеверу (справа); при посеве обычным способом (слева) эрозия очевидна. Эта фотография сделана вскоре после весеннего ливня. При беспашотной системе энергозатраты на производство кукурузы и сои сокращаются соответственно на 7 и 18%, а урожай не ниже или даже выше, чем при обычной пахоте и дисковании

ствие уже вызывает серьезную озабоченность. Для жителей развивающихся стран, которые расходуют на питание 80—90% заработка, такое повышение может оказаться равносильным смертному приговору. Действительно, в Бангладеш, Гаити и некоторых районах Восточной Африки смертность людей от голода возрастает. Как можно улучшить это положение?

СЕЛЬСКОЕ ХОЗЯЙСТВО БУДУЩЕГО

Современная ситуация

Первым серьезным шагом к значительному повышению продуктивности сельского хозяйства явилось развитие орошения (рис. 30-20). Необходимость подачи воды на поля всегда была столь очевидной, что на Ближнем Востоке оно практиковалось уже 7000 лет назад, а в Мексике возникло независимо по крайней мере 3000 лет назад. За последние два столетия благодаря интенсивной и специализированной механизации земледелия достигнуто существенное повышение урожайности. Под культуры стали широко вноситься удобрения, производство которых сильно выросло благодаря использованию ископаемого топлива. Одной из крупнейших мировых проблем стало использование выгод от повышения продуктивности сельского хозяйства за счет механизации, орошения и применения удобрений без одновременного лишения работы миллионов трудящихся. Во многих развивающихся странах мира сейчас более трех четвертей населения непо-

средственно занято производством продовольствия, а в США — менее 3%.

Наука уже много дала для улучшения земледелия. В США основной вклад в эту область внесла система располагающих земельными площадями колледжей и связанных с ними государственных опытных станций. Тем не менее остается много нерешенных вопросов. Энергозатраты на производство урожая в США и других развитых странах очень высоки. Современное сельское хозяйство зависит еще и от развитой системы распределения, которая весьма энергоемка и легко уязвима. Значительная доля урожая любой культуры, неодинаковая в разные годы и в разных регионах, теряется из-за вредителей, болезней и сорняков. Часто к этому добавляются послеуборочные потери, вызываемые порчей, насекомыми, грызунами и т. д. Во многих районах возрастает стоимость воды, а качество местных ее источников нередко снижается из-за стоков с полей, содержащих удобрения и пестициды. Повсеместно стоит проблема эрозии почвы, усиливающейся по мере интенсификации земледелия (рис. 30-21). Ведутся напряженные поиски в области повышения урожайности культур, защиты посевов от вредителей, эффективности водопользования. Каждая из этих проблем будет рассмотрена ниже.

Повышение качества культур

Наиболее перспективным подходом при решении мировой продовольственной проблемы является, по-видимому, дальнейшее совершенствование существующих культур, выращиваемых на уже освоенных землях. Большинство площадей, пригодных для земледелия, уже занято, причем увеличение количества используемых на них воды, удобрений и других химикатов во многих местах экономически невозможно. Именно поэтому исключительное значение приобретает улучшение существующих культур. Задача состоит не только в повышении урожайности, но и в увеличении содержания в них белка и других питательных веществ. Для человека очень важно также *качество* белков в съедобных растениях: животные и он в том числе должны получать из пищи нужные количества всех незаменимых (т. е. тех, которые они не способны синтезировать сами) аминокислот. Восемь из 20 аминокислот, необходимых человеку, поступают с пищей. Остальные 12 могут быть выработаны им самим. Однако растения с улучшенным в результате селекции белковым составом неизбежно требуют больше азота и других биогенов, чем исходные формы, поэтому не всегда могут выращиваться на неплодородных землях, где нужда в таких культурах особенно велика.

Качество включает не только урожайность, состав и количество белков. Создаются сорта, более устойчивые к болезням и вредителям благодаря содержащимся в них вторичным метаболитам, более привлекательные по форме или окраске плодов (например, яблоки ярко-красного цвета), лучше выдерживающие перевозку и хранение (например, томаты повышенной «лежкости»), а также обладающие другими существенными для данной культуры свойствами.

Тщательно анализируя имеющиеся генетическое разнообразие и создавая перспективные гибриды, селекционеры в течение нескольких десятилетий вывели тысячи улучшенных линий важнейших сельскохозяйственных растений (рис. 30-22). Как правило, приходится получать и оценивать тысячи гибридов, чтобы отобрать те немногие из них, которые действительно будут превосходить по своим свойствам уже

широко разводимые. Например, урожайность кукурузы в США с 1930-х по 1980-е гг. повысилась почти в восемь раз, хотя селекционерами была использована лишь небольшая часть генетического разнообразия этой культуры.

Гибридная кукуруза

Повышение продуктивности кукурузы стало возможным в основном благодаря использованию гибридных семян. Инбредные линии этой культуры (гибридные сами по происхождению) использовались в качестве родительских форм. Из семян, полученных в результате скрещивания между ними, развиваются очень мощные гибриды. Скрещиваемые линии высеваются чередующимися рядами, и с растений одной из них вручную срезаются метелки (мужские соцветия), так что все семена на этих экземплярах оказываются гибридными. Таким образом, путем тщательного подбора инбредных линий можно получить мощные гибридные формы, пригодные для выращивания в любой требуемой местности. Поскольку признаки гибридных растений одинаковы, их легче убирать, а урожайность каждого из них гораздо выше, чем у негибридных экземпляров. В 1935 г. на гибриды приходилось менее 1% всей выращиваемой в США кукурузы, а теперь фактически вся. Сейчас получение значительно более высоких урожаев этой культуры гораздо менее трудоемко, чем раньше.

Успехи международных селекционных центров

В течение последних нескольких десятилетий было приложено немало усилий для повышения урожайности пшеницы и других зерновых, особенно в зонах теплого климата. Впечатляющие успехи достигнуты в международных селекционных центрах, расположенных в субтропиках. Когда выведенные в них улучшенные линии пшеницы, кукурузы и риса стали выращиваться в Мексике, Индии и Пакистане, это привело к резкому повышению продуктивности сельского хозяйства, получившему название Зеленой революции. Разработанные в ходе нее методы селекции, удобрения и орошения были использованы во многих развивающихся странах.

Каждая культура для получения высоких урожаев требует оптимальных условий произрастания. Внесение удобрений, механизация и орошение — необходимые составляющие Зеленой революции. Из-за особенностей распределения кредитов лишь относительно богатые землевладельцы были в состоянии выращивать новые линии зерновых, и во многих регионах она ускорила концентрацию земли в руках немногих наиболее состоятельных собственников. Такое перераспределение имущества не обязательно обеспечивает работу или продовольствием большинство населения этих регионов.

Тритикале

Традиционные методы селекции иногда могут привести к удивительным результатам. Например, гибрид пшеницы (*Triticum*) и ржи (*Secale*) тритикале (научное название *Triticosecale*) приобретает все большее значение во многих районах и, по-видимому, является весьма перспективным (рис. 30-23). Он был получен путем удвоения числа хромосом у стерильного гибрида пшеницы и ржи (см. с. 189) в середине 1950-х гг. Дж. О'Мара в Университете шт. Айова с помощью колхицина, вещества, препятствующего образованию клеточной пластинки.



Рис. 30-22. Норман Борлоуг, получивший Нобелевскую премию в 1970 г. Он был руководителем субсидированного Рокфеллеровским фондом научного проекта создания новых линий пшеницы в Международном центре по улучшению сортов кукурузы и пшеницы в Мексике. С начавшимся широким внедрением этих линий в практику Мексика с 1944 г. (начало работ по проекту) к 1964 г. превратилась из импортера в экспортера пшеницы

Тритикале сочетает высокую урожайность пшеницы с неприхотливостью ржи. Гибрид относительно устойчив к линейной ржавчине — грибковому заболеванию, являющемуся одним из главных факторов, ограничивающих урожайность пшеницы. Дальнейшие скрещивания и отбор дали улучшенные линии тритикале для конкретных районов. В середине 1980-х гг. эта культура благодаря высокой урожайности, устойчивости к климатическим факторам и прекрасной соломе, остающейся после уборки, быстро завоевала популярность во Франции, крупнейшем производителе зерна в рамках ЕЭС. Пока она используется преимущественно на корм скоту, но роль тритикале в рационе человека быстро растет. В 1982 г. ею было засеяно более 1 млн. га в СССР, Европе, США, Канаде и Южной Америке.

Сохранение и использование генетического разнообразия культур

Интенсивные программы скрещиваний и отбора ведут к сужению генетического разнообразия культурных растений по всем их признакам. По вполне понятным причинам искусственный отбор в основном направлен на повышение урожайности, и среди весьма однородного потомства отбираемых строго по этому признаку экземпляров иногда терятся устойчивости к болезням. Вообще в пределах культуры растения становятся все более однообразными, так как определенные их признаки выражены сильнее, чем остальные; поэтому более уязвимыми для патогенов и вредителей оказываются посевы в целом. Например, в 1970 г. гельминтоспориоз, грибковое заболевание кукурузы, вызываемое видом *Helminthosporium maydis*, уничтожило примерно 15%



Рис. 30-23. Тритикале (*Triticosecale*) — современный полиплоидный гибрид пшеницы и ржи, сочетающий высокую урожайность первого вида с неприхотливостью второго



Рис. 30-24. Гельминтоспориоз — распространенное заболевание кукурузы, вызываемое грибом *Helminthosporium maydis*

урожая этой культуры в США, принесли убытки приблизительно в 1 млрд. долларов (рис. 30—24). Эти потери, по-видимому, связаны с появлением новой расы гриба, весьма опасной для некоторых из основных линий кукурузы, широко использовавшихся при получении гибридных семян. У многих коммерчески ценных линий этого растения цитоплазма была идентичной, поскольку при получении гибридной кукурузы неоднократно используются одинаковые пестичные растения.

Для предупреждения такого ущерба необходимо выращивать изолированно и сохранять различные линии важнейших культур, которые, даже если сумма их признаков не представляет экономического интереса, могут содержать гены, полезные в ходе продолжающейся борьбы с вредителями и болезнями (рис. 30-25). За время существования земледелия все сельскохозяйственные культуры благодаря мутациям, гибридизации, искусственному отбору и адаптации к широкому диапазону условий накопили богатый потенциал изменчивости. Известны буквально тысячи линий пшеницы, картофеля и кукурузы. Еще больше генетическая изменчивость среди дикорастущих сородичей культурных растений, однако в тех районах, где развивается цивилизация, этот резерв селекции постепенно утрачивается. Задача состоит в выявлении, сохранении и использовании сокращающегося генофонда разводимых и близких к ним дикорастущих видов.

Роль генетического разнообразия в истории и дальнейшей судьбе культуры можно проследить на примере картофеля. Существует более 60 его видов, большинство которых никогда не разводилось, и тысячи различных селекционных линий картофеля (см. рис. 30-9). Несмотря на это, основная часть культурного картофеля происходит от очень немногих линий, завезенных в Европу в конце XVI в. Такое генетическое однообразие стало непосредственной причиной картофельного голода в Ирландии в 1846 и 1847 гг., когда почти весь урожай культуры был уничтожен грибом *Phytophthora infestans* (гл. 14). За три года население этой страны сократилось с 8,5 до 6,5 млн. человек, причем каждый десятый на начало 1846 г. житель умер от голода и сопутствующих ему

болезней, а каждый пятый эмигрировал. Последующее выведение линий, устойчивых к фитофторозу, восстановило роль картофеля как сельскохозяйственной культуры в Ирландии и других странах. Потенциальные возможности для дальнейшего ее улучшения путем использования новых культурных и диких линий огромны.

Поразительных успехов в повышении генетического разнообразия за счет привлечения дикорастущих форм добились селекционеры томатов. Создание коллекции линий этой культуры, осуществленное в основном в последние годы Чарльзом Риком и его сотрудниками в Калифорнийском университете в Дейвисе, позволило эффективно бороться со многими ее серьезными заболеваниями, в частности вызываемыми несовершенными грибами *Fusarium* и *Verticillium*, а также некоторыми вирусами. Питательная ценность томатов была значительно повышена, а их устойчивость к засолению и к другим неблагоприятным условиям увеличена главным образом за счет систематического сбора, анализа и использования линий дикорастущих томатов для селекции.

Кому принадлежит генетическое разнообразие?

Серьезный вопрос касается собственности на генетические ресурсы мировых продовольственных культур. Почти все они находятся в развивающихся странах, народы которых нередко озабочены тем, что гены «их» растений свободно используются промышленно развитыми странами в селекционных программах и с выгодой продаются обратно. С другой стороны, фактически все считают, что доступ к генетическому разнообразию растений должен быть свободным. На заседании ФАО, состоявшемся в Риме в 1983 г., создан межправительственный комитет для наблюдения за сохранением и использованием генофонда растений. Тогда же было принято решение о том, что отдельные страны могут запрещать свободный международный обмен своими ценными линиями сельскохозяйственных культур, извлекая прямую пользу от их использования и выгодно продавая их за границу.



А



Б

Рис. 30-25. А. Семенной банк департамента сельского хозяйства США в Форт-Коллинсе, Колорадо. Так отбираются семена для долговременного хранения. Здесь хранится приблизительно 200 000 генетических линий растений. Б. Питомник семенного картофеля в Три-Лейкс, Висконсин — национальный банк генов этой культуры

Новые культуры

Кроме уже широко возделываемых видов многие дикорастущие, а также разводимые в местных масштабах растения могут при расширении их культивирования внести значительный вклад в мировую экономику. Например, уже говорилось, что более 80% пищи дают нам всего шесть из примерно 235 000 существующих видов покрытосеменных. Только около 3000 из них когда-либо выращивались в качестве продовольственных, причем в большинстве случаев сейчас уже не используется совсем или используется узко локально. Широко культивировались человечеством только около 150 видов.

Однако несомненно, что весьма полезными могут оказаться и многие другие растения, особенно те, которые использовались прежде, а теперь утратили прежнее значение или совсем заброшены. Некоторые из них еще выращиваются в различных уголках мира (рис. 30-26). Хотя мы привыкли

Рис. 30-26. Бобовое *Psophocarpus tetragonolobus* — традиционная культура Новой Гвинеи, Филиппин, Индонезии, Таиланда, Бирмы, Малайзии и соседних областей. В этих местах его употребляют преимущественно как зеленый овощ. Недавно интродуцированное во многие другие тропические области мира, это растение оказалось весьма перспективным в связи с высоким содержанием белка в семенах, сравнимым с таковым у сои. Съедобны все части растения, включая бобы, семена, листья и мясистые клубни



Рис. 30-27. Хохоба (*Simmondsia chinensis*) — ценная культура, все больше распространяющаяся по всем аридным областям как источник воска с особыми смазочными свойствами и другими полезными качествами

думать о растениях прежде всего как о важнейшем источнике питания, не следует забывать, что они дают также масла, лекарства, пестициды, ароматические вещества и много других продуктов, важных для современного индустриального общества. Сложилось представление, что производство таких продуктов из растений устарело и полностью вытеснилось химическим синтезом. Однако их выработка растениями требует только солнечной энергии, т. е. происходит естественным путем. Поскольку наши невозобновляемые источники энергии скоро могут истощиться, а ее стоимость растет, все большее значение приобретает поиск более дешевых путей производства сложных химических соединений. Кроме того, подавляющее большинство растений никогда не исследовалось на предмет возможного использования.

Несколько примеров недавно введенных в культуру видов продемонстрируют, насколько велик потенциал, существующий в природе. Хохоба (*Simmondsia chinensis*), несмотря на латинское название, включающее слово «chinensis», т. е. «китайская», представляет собой кустарник родом из пустынь северо-западной Мексики и соседних территорий США (рис. 30-27). Крупные семена этого растения содержат около 50% жидкого воска, вещества, которое может широко применяться в промышленности. Воск этого типа — прекрасная уплотняющая смазка, незаменимая в условиях очень высокого давления, например в приводах крупных механизмов или автомобильных передачах. Производить ее синтетически трудно, а единственный на сегодняшний день естественный источник аналогичного вещества — кашалот, находящийся под угрозой истребления. Воск хохобы, по-видимому, можно использовать также в косметике и в качестве пищевой добавки, причем обнаруживаются все новые пути применения этого необычного вещества. Вид хорошо растет в жарких пустынях, непригодных для выращивания большинства других культур, а некоторые его разновидности очень устойчивы даже к засолению. Плантации хохобы создаются в аридных зонах всего земного шара; возможно, они внесут большой вклад в экономическое развитие этих обла-



Рис. 30-28. Гваюла (*Parthenium argentatum*) — пустынный кустарник, дающий натуральный каучук. Сначала гваюлу собирали в естественных популяциях, а сейчас ее широко культивируют

стей, в особенности тем, что ее возделывание поможет обеспечить работой бедняков.

Хохоба могла бы оказаться полезной в борьбе против расширения пустынь, так как способна расти на песчаных почвах при количестве осадков не более 7,5 см/год. В некоторых местах ее плантации, по-видимому, перспективны с точки зрения закрепления почвы. Эти обстоятельства особенно важны, если учесть, что Сахара, например, распространяется к югу со скоростью около 5 км/год, тем самым ограничивая потенциальные возможности производства продовольствия в еще неопустыненных регионах. Саудовская Аравия, Кувейт, Египет, Марроко, Эквадор и Нигерия проводят опыты с хохобой именно в этих целях.

Другая перспективная новая культура — гваюла (*Parthenium argentatum*, рис. 30-28) из семейства сложноцветных (Asteraceae), куда входят, в частности, ромашка и подсолнечник. Она находится в близком родстве с амброзией (*Ambrosia* spp.), вызывающей у миллионов людей аллергию в период своего цветения в августе и сентябре. Гваюла — низкорослый кустарник родом из северной Мексики и с юго-запада США. Содержание каучука в ней достигает 20% сырой массы растения.

Синтетический каучук вытеснил натуральный по многим причинам и теперь покрывает около двух третей мировой потребности в этом продукте. Его вырабатывают из нефти, т. е. невозобновляемого, в противоположность растениям-каучуконосам, ресурса. В настоящее время почти весь натуральный каучук получают из представителя молочайных (Euphorbiaceae) гевеи (*Hevea*). Хотя родина этого растения — бассейн Амазонки в Южной Америке, оно наиболее успешно разводится в тропической Азии. Преимущество гваюлы перед гевеей в том, что ее можно выращивать в пустыне, что обещает значительно увеличить мировое производство каучука. Дикорастущие экземпляры гваюлы использовались в этих целях около ста лет, а ее плантации в США дали во время второй мировой войны более 1300 т каучука. Хотя после войны интерес к этому растению понизился, спустя сорок лет его активное изучение вновь пошло полным ходом.

Третий пример культуры, которая вполне могла бы выращиваться более широко, — «зерновая» щирица (различные виды *Amaranthus*). Это растение, хотя и на относительно небольших площадях, тысячелетиями разводилось в пищевых целях на территории современной Латинской Америки. Недавно щирица вновь получила признание как перспективная продовольственная культура. В Европе распространены в основном сорные виды *Amaranthus*, но в доколумбову эпоху семена щирицы были одним из основных продуктов питания в Новом Свете, почти не уступая в этом кукурузе и фасоли. Около 20 000 т ее семян ежегодно посылались в Теночтитлан (сегодняшний Мехико) как дань верховному правителю ацтеков с разных концов его владений. Испанские конкистадоры запретили мексиканцам употреблять щирицу из-за ее использования в языческих ритуалах с человеческими жертвоприношениями, поэтому она сохранилась в качестве сельскохозяйственной культуры лишь на очень небольших площадях. Содержание белка в ее семенах так же велико, как у зерновых. Более того, он богат лизином, т. е. по питательным свойствам дополняет белок зерновых, многие из которых содержат мало этой незаменимой для человека аминокислоты. Листья некоторых рас щирицы можно использовать как питательный овощной продукт. Если учесть все эти достоин-



А



Б

Рис. 30-29. Создание новых культур (или новых линий современных культур), хорошо растущих при относительно высокой концентрации соли, важно для многих областей мира, особенно аридных и семиаридных. А. Баклажаны (*Solanum melongena*), разводимые в Вади-Эль-Араба в Израиле с применением капельного орошения очень соленой водой (1800 мг л^{-1} солей). При этом методе вода поступает к растениям через пла-

стиковые трубки, проходя по которым, хорошо сохраняется. Десять лет назад такая соленость считалась неприемлемой для коммерческого земледелия. Б. На опытном участке (средиземноморское побережье Израиля) с использованием неразбавленной морской воды выращивается высокопитательный кормовой кустарник *Atriplex nitida*. Урожай его такой же, как у люцерны, но листья и стебли содержат очень

много соли, поэтому их кормовые качества ниже. Исследования, проводимые Д. Пастернаком с сотрудниками из Университета Бен-Гурион области Неgev, направлены на решение проблемы орошения морской водой, что позволило бы освоить огромные площади, занятые сейчас прибрежными пустынями

ства, не удивительно, что плантации этого растения сейчас распространяются по всему свету.

Важная область исследований при поисках новых ценных культур — выявление солеустойчивых видов. Интенсивное земледелие все более распространяется в аридных и семиаридных областях, прежде всего в связи с нуждами постоянно растущего местного населения. Это создает большую нагрузку на очень ограниченные здесь запасы воды, которая становится все более солоноватой по мере расходования, реутилизации и загрязнения удобрениями с прилегающих полей. Кроме того, во многих регионах, особенно вблизи морских побережий, почва и местные источники воды имеют естественную соленость. Непогодородные при традиционных методах возделывания, эти земли могут давать урожаи при правильном подборе растений (рис. 30-29).

Поиск подходящих для таких территорий видов включает не только выявление абсолютно новых культур, но и селекцию солеустойчивых сортов среди традиционных. Например, дикий вид томата *Lycopersicon cheesmanii*, растущий на приморских обрывах островов Галапагос и потому отличающийся высокой солеустойчивостью, использован для гибридизации с обычным культурным томатом *Lycopersicon esculentum*. Отбор их гибридов проводился на среде с соленостью лишь вдвое меньше, чем у морской воды. В настоящее время получены гибридные экземпляры, способные завершать развитие именно в таких условиях. С помощью этого метода выведены также солеустойчивые линии ячменя.

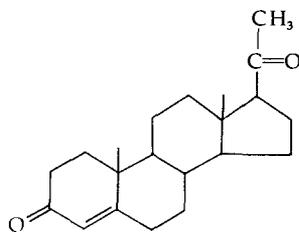
Лекарства растительного происхождения

Наряду с прочими направлениями использования растения являются еще и важным источником лекарственных

веществ. Действительно, около четверти всех разработанных в США рецептов содержат по крайней мере один компонент растительного происхождения. Тысячелетиями люди использовали растения в медицинских целях. Ботаника по существу традиционно считалась отраслью медицины, и только около 150 лет назад профессии ботаника и врача стали различаться. Однако серьезных работ по идентификации и внедрению в практику ранее не использовавшихся вторичных метаболитов растений, подобных описанным в предыдущей главе, не проводилось.

Несмотря на то что многие лекарственные вещества могут синтезироваться в лабораторных условиях, растения по-прежнему будут оставаться важным их источником. Одна из причин этого — дешевизна, т. е. отсутствие дополнительных энергозатрат. Более того, структура некоторых молекул, например стероидов, к которым относятся кортизон и гормоны, применяемые в противозачаточных таблетках, настолько сложна, что, несмотря на принципиальную возможность их синтеза, они оказываются недопустимо дорогостоящими (рис. 30-30). Поэтому раньше эти вещества производились из экстрактов корней дикого ямса (*Dioscorea*), получаемого главным образом из Мексики, а когда его запасы были фактически исчерпаны, для этой цели стали выращивать другие растения, в том числе *Solanum aviculare* из того же рода, что паслен и картофель.

Помимо соображений стоимости важно и удивительное разнообразие веществ, вырабатываемых растениями, которые являются практически неисчерпаемым источником новых продуктов (рис. 30-31). Один из путей поиска новых лекарственных средств — изучение традиционного использования растений в народной медицине (рис. 30-32). Так, напри-



Прогестерон

Рис. 30-30. Стероид прогестерон является предшественником женских и мужских половых гормонов человека. По своей структуре он близок к холестеролу, другому распространенному стероиду человека, и кортизолу, который продается в форме кортизона и применяется как противовоспалительное средство. В растениях обнаружены другие стероиды. Особенно их много в ямсе (*Dioscorea*), из которого они экстрагируются и используются как сырье для синтеза действующего вещества противозачаточных таблеток. Стероиды оказывают очень сильное физиологическое воздействие на позвоночных

мер, были «открыты» противозачаточные свойства мексиканского ямса.

При расширении поисков полезных видов не следует упускать из внимания их быстрого исчезновения, что связано с (1) быстрым ростом численности населения, (2) бедностью многих народов, особенно в тропиках, где произрастает около двух третей всех видов растений, и (3) недостаточным пониманием путей создания эффективных сельскохозяйственных систем в этих областях. Вместе с полным истреблением девственных тропических лесов, которое, по-видимому, почти наверняка произойдет в ближайшее столетие, вымрут многие виды животных, растений и микроорганизмов. Из-за неполноты наших знаний о флоре, особенно тропической, возможна утрата многих видов еще до того, как мы узнаем об их существовании. Еще меньше вероятность понять, не могут ли они быть как-то полезны человеку. Поэтому следует ускорить исследование дикорастущей флоры в этом направлении, сохраняя перспективные виды в семенных банках, в культуре или, что предпочтительнее, в заповедниках.

Генная инженерия

Один из важнейших путей улучшения культурных растений в будущем — генная инженерия. В последние годы молекулярные биологи научились переносить в растительные клетки чужеродные гены. Как уже говорилось в гл. 28, естественная гибридизация, приводящая к рекомбинации генетического материала, играет важную роль в эволюции растений. Селекционеры также используют гибридизацию для получения культурных форм с улучшенными признаками. Новизна метода генной инженерии заключается в том, что он делает возможным введение в организм отдельных генов точным и простым способом. Интересующие человека признаки могут быть получены непосредственно, с гораздо меньшей необхо-



Рис. 30-31. *Catharanthus roseus* — естественный источник лекарственных веществ винбластин и винкристин. Эти вещества, открытые в 1960-х гг., высокоэффективны при некоторых формах рака. Винбластин обычно применяется при болезни Ходжкина (одна из форм лимфомы), а винкристин — в случаях острой лейкемии. До открытия винбластин страдающие болезнью Ходжкина имели на выживание один шанс из пяти; теперь — девять из десяти. Это растение широко распространено по всем теплым областям земли. Оно родом с Мадагаскара, где ненарушенной сохранилась лишь небольшая часть естественной растительности

димостью в обратных скрещиваниях и отборе по потомству, чем прежде.

Другая важная особенность генной инженерии в том, что виды, используемые для переноса генов, не обязательно должны быть способны к образованию естественных гибридов. При обычной селекции без этого не обойтись, иначе гены разного происхождения не смогут сочетаться в одном растении. Таким образом, генная инженерия значительно расширяет возможности улучшения полезных признаков или создания новых. Например, делаются попытки перенести в растения бактериальный ген фиксации азота. Сделать это оказалось гораздо труднее, чем перенести гены, ответственные за другие признаки, однако получение не относящихся к бобовым азотфиксирующих культур было бы одним из величайших достижений сельскохозяйственной науки. Неспособные фиксировать азот зерновые дают гораздо более высокий урожай, чем бобовые, однако фиксация азота требует определенных энергетических затрат, требующих тщательной оценки, если будет доказана возможность переноса генов азотфиксации в растения, где их прежде не было. Тогда придется решать, окупится ли такая модификация культуры.

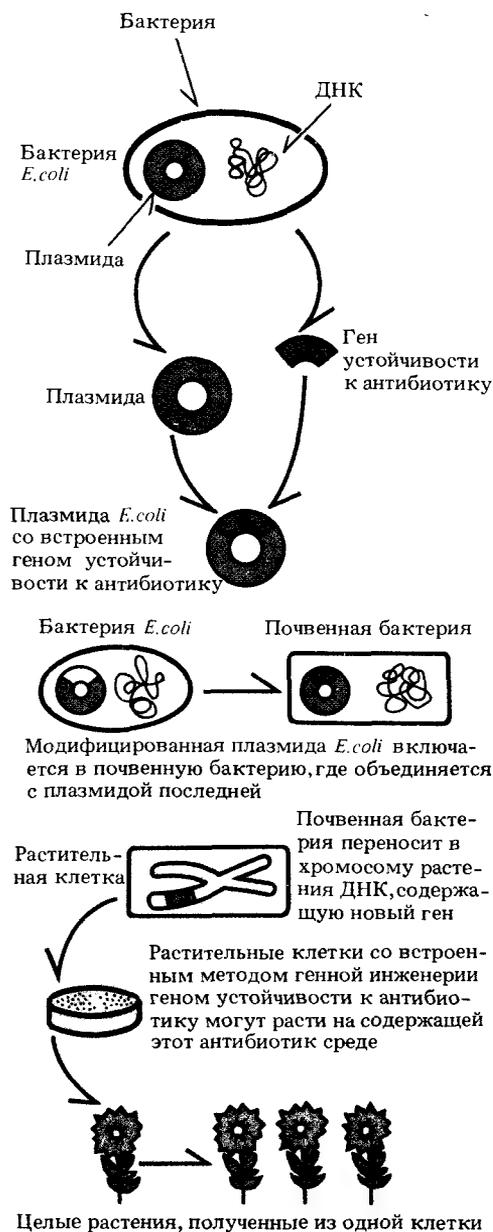
Генная инженерия основана на умении «вырезать» из молекулы ДНК точно определенные фрагменты и рекомбинировать их с получением новых сочетаний. Это возможно благодаря ферментам *рестриктазам*, расщепляющим ДНК в местах, где находятся специфические нуклеотидные последовательности (рис. 30-33), обычно включающие четыре — шесть нуклеотидов и всегда симметричные. В результате цепочки ДНК на двух концах фрагмента комплементарны и



Рис. 30-32. Марк Плоткин, сотрудник Всемирного фонда любителей живой природы (США), собирает гербарий лекарственных растений, советуясь со знахарем племени ваина (юго-восточный Суринам). Хотя изучение лекарственного использования лесных растений привело к открытию ценных медицинских средств, например D-тубокураринхлорида (применяется для расслабления мышц при операциях на открытом сердце) и итекака (для лечения амёбной дизентерии), возможность приобретения таких знаний быстро теряется с исчезновением племенных культур и утратой целыми группами людей своего традиционного образа жизни. Сведения, накопленные тысячами летним опытом, сейчас быстро забываются. Большинство такой информации всегда передавалось устно, и никаких записей не делалось

могут спариваться друг с другом. Таким путем можно соединить любые два фрагмента, вырезанные одной и той же рестриктазой (при помощи «сшивающего» фермента лигазы), что делает возможным практически неограниченную рекомбинацию генетического материала. Первоначальный источник рекомбинируемой ДНК почти никак не влияет на способность фрагментов соединяться. Так можно рекомбинировать ДНК гигантской секвойи и бактерии из кишечника человека, а получившийся отрезок молекулы, если нужно, вводить в хромосому третьего неродственного организма. Однако при этом не гарантируется экспрессия рекомбинированных генов. Мало того, улучшение одних признаков растения иногда ухудшает другие; например, новые процессы, в частности фиксация азота, могут потребовать так много энергии, что на другие не менее важные, скажем, на образование сахаров, ее будет не хватать.

С 1973 г. методика включения фрагментов чужеродной ДНК в бактериальные клетки с использованием в качестве вектора (переносчика) вируса или плазмиды нашла широкое применение. Если человеческие или чьи-либо другие гены, кодирующие белки, которых требуется большое количество, поместить в бактерию, то можно синтезировать эти продукты (включая многие коммерчески важные вещества, например, инсулин) в нужном объеме и сравнительно дешево. Чтобы гены эукариот могли нормально функциониро-



Регенерировавшее из клетки целое растение и его потомство устойчивы к заданному антибиотику. Хотя этот признак не представляет коммерческого интереса, описанный метод генной инженерии может быть использован для придания растениям устойчивости к засухе, засолению почвы и насекомым-вредителям

Рис. 30-33. Схема использования генной инженерии для изменения свойств растений. В этом примере с помощью плазмид бактерии *Escherichia coli* получены растения, устойчивые к антибиотику. Хотя они не имеют коммерческого значения, такой же метод может быть использован для создания форм, устойчивых к засухе, засолению почвы и даже к насекомым-вредителям



Рис. 30-34. Корончатый галл на стебле *Begonia semperflorens*. Эта болезнь вызвана необычной формой паразитизма — переносом в растительную клетку плазмиды T1 из бактерии *Agrobacterium tumefaciens*. Неконтролируемые клеточные деления, приводящие к образованию опухолей, продолжают даже после удаления самих бактерий из тканей растения

вать в прокариотической клетке, необходимо молекулярно-биологическими методами удалить из этих генов характерные для них интроны, но это легко осуществимо в лабораторных условиях.

Вводить чужеродные гены в растения оказалось гораздо труднее, так как у этих организмов нет многих связанных с вирусами плазмид, служащих удобным «контейнером» для переносимого генетического материала. Перенос возможен с помощью плазмиды T1 бактерии *Agrobacterium tumefaciens*. Когда этот микроб инфицирует растение, она вызывает разрастание тканей в виде особой опухоли — корончатого галла (рис. 30-34). Каждая плазида T1 представляет собой замкнутое кольцо ДНК, содержащее около 100 генов. Когда она встраивается в ДНК растения, эти гены сначала резко усиливают образование обычных гормонов клетки-хозяина, что приводит к развитию опухоли. Затем другие чужеродные гены заставляют растение синтезировать своеобразные производные аминокислот, опины, служащие пищей бактериям, в первую очередь переносящим эту плазмиду.

Если гены, связанные с теми свойствами, которые мы хотим ввести в растение, встроить в плазмиду T1, они могут быть перенесены в него в результате инфекции бактерией корончатого галла. Этим методом в растения уже введены



Рис. 30-35. Растения петунии (*Petunia hybrida*) с геном гормона человека, хорионического гонадотропина, производят этот гормон в очень малых количествах. Ген был включен в ядро растительной клетки учеными фирмы «Монсанто» при помощи метода, сходного с представленным на рис. 30-33. Он был соединен с другим геном, ответственным за устойчивость к антибиотику канамицину, так что растения, получившие чужеродный генетический материал, легко распознавались в культуре, поскольку только клетки, содержавшие оба гена, могли выживать на среде с канамицином. Петуния часто используется в подобных экспериментах, потому что в лаборатории из одной ее клетки нетрудно вырастить целое растение

гены дрожжей, от петунии к табаку перенесена устойчивость к антибиотику, а гены бобов включены в ткани подсолнечника (рис. 30-35). Неясно, инфицирует ли *Agrobacterium tumefaciens* однодольные; в 1984 г. получены данные, что это возможно без образования корончатых галлов. Поскольку многие из важнейших сельскохозяйственных культур однодольные (в частности, зерновые, бананы, сахарный тростник, кокосовая и масличная пальмы), данный вопрос представляет большой экономический интерес. Разумеется, могут быть обнаружены и другие пути переноса генетического материала между растениями, возможно, с помощью других плазмид или вирусов. Поиск их — цель многочисленных, проводимых в настоящее время лабораторных исследований.

Сейчас делаются попытки с помощью переноса генов повышать урожайность растений, а также их устойчивость к болезням, холоду и вредителям. В случае успеха для выращивания таких культур потребуются меньше пестицидов и удобрений. Некоторые виды, возможно, удастся эффективно разводить при повышенном засолении почвы, ее избыточной влажности, сухости или в других неблагоприятных для существующих сортов условиях. Эти работы серьезно осложняются неполнотой наших знаний о часто сложной генетичес-

кой основе многих свойств, которые желателно улучшить с помощью геной инженерии, например засухо- или солеустойчивости. Подсчитано, что в среднем растение содержит около 20 000 различных генов, каждый из которых может быть представлен в одной клетке 5 млн. копий. Определить, какие из них и в каких комбинациях ответственны за урожайность, — беспрецедентная по трудоемкости задача.

Следует, кроме того, учесть, что некоторые гены, например ответственные за фиксацию азота у бактерий; не функционируют как следует, когда оказываются в чужеродном генетическом окружении. В экспериментах, проводимых рядом лабораторий, эта трудность сейчас преодолевается по мере изучения механизмов работы перенесенных генов в новой для них обстановке. Чем больше мы будем знать об экспрессии и регуляции генов у растений, а также об их биохимии и физиологии, тем успешнее сможем применять для улучшения культур методы геной инженерии.

Создание таким способом новых сортов связано и с некоторыми юридическими проблемами. Большое число уже существовавших и вновь организуемых компаний занялось сейчас ботаническими исследованиями. Их привлекают широкие возможности геной инженерии с точки зрения повышения урожайности. Однако получение «генно-инженерных» сортов требует больших расходов, причем неясно, смогут ли компании запатентовать их, получив тем самым какую-то выгоду. Кое-кто беспокоится о возможных отрицательных последствиях проникновения генетически измененных растений в окружающую среду. Несмотря на эти трудности, совершенно очевидно, что геной инженерия в будущем будет играть главную роль в улучшении культур. Можно ожидать, что полученные ее методами сорта кукурузы, томатов и пшеницы и других растений будут достаточно широко выращиваться уже в начале 1990-х гг.

Конкретный пример возможностей геной инженерии связан с устойчивостью к гербициду атразину, часто применяемому для борьбы с сорняками кукурузы и других зерновых. Чарльз Арнцен, работавший тогда в Университете шт. Мичиган, продемонстрировал, что это вещество губит большинство растений, блокируя электронный транспорт в их хлоропластах. Кукуруза, в посевах которой особенно широко применяется этот гербицид, устойчива к нему, так как содержит обезвреживающие его ферменты. Однако к 1970 г. фермеры заметили, что многие из обычных сорняков также приобрели устойчивость к атразину; она известна уже у более 25 их видов (рис. 30-36). Устойчивость сорняков оказалась следствием мутации одного из генов хлоропластов. В результате этого открытия ученые из Гуэлфского университета в провинции Онтарио (Канада) сумели получить устойчивый к атразину рапс (*Brassica napus*) путем введения ему хлоропластов от родственного сорняка *Brassica campestris*. Поскольку атразин теперь можно применять для обработок рапса, это принесло большую выгоду. В 1985 г. новый устойчивый сорт уже выращивался более чем на 400 000 га. Конечно, если многие сорняки станут нечувствительными к атразину, потребуются дальнейшая селекция для создания культур, которые можно будет обрабатывать смесями гербицидов.

Однако плазмиду T1 нельзя использовать для переноса генов хлоропластов, а сами хлоропласты до сих пор легко пересаживаются только между растениями, способными скрещиваться. Соя неустойчива к атразину, но часто используется в севооборотах после кукурузы. В результате ее урожай снижается остатками этого гербицида в почве. Полезно



Рис. 30-36. Устойчивая к атразину марь белая (*Chenopodium album*), бурно разросшаяся на кукурузном поле после обработки атразином (10 кг/га). Кукуруза устойчива к атразину, но чувствительна ко многим другим гербицидам. Создавая культуры, невосприимчивые к специфическим гербицидам, ученые способствуют распространению высокоурожайных систем земледелия, требующих минимальных химических обработок против сорняков. Однако приобретение последними устойчивости к гербицидам приходится постоянно учитывать при разработке таких систем

было бы придать сое устойчивость к атразину и применять его ежегодно. Пока ведется поиск спонтанных устойчивых мутантов этого вида и путей повышения частоты мутаций. Даже если удастся получить нечувствительную к атразину сою, фермерам все равно придется чередовать этот гербицид с другими, чтобы снизить вероятность отбора устойчивых линий сорняков.

Будущее: комплексный подход

Проблема голода и крайней бедности, от которых страдает по крайней мере четверть населения планеты, остается весьма серьезной. Конечно, Зеленая революция должна продолжаться, но в то же время следует признать, что более радикальное решение этого вопроса требует социального, политического и этического подходов, поскольку речь идет не только об увеличении количества продовольствия и его распределении, но и о создании рабочих мест, позволяющих беднякам зарабатывать на хлеб. Следует думать не только об ограничении роста населения, но и о повышении качества жизни до приемлемого уровня. Сколь бы ни были значительны успехи сельскохозяйственной науки, они не смогут покончить с голодом в условиях быстрого роста числа людей на земле. В странах с большой долей населения, живущего в бедности, должна быть создана организационная система, облегчающая внедрение новых прогрессивных приемов земледелия. Должны быть доступные для всех источники удобрений, пестицидов, оборудования, кредитов и воды; фермер должен иметь возможность продать свой продукт и доставить его для этого на рынок. Конечно, геной инженерия и рост знаний в области физиологии растений создадут новые высококачественные культуры, но вопрос в том, смогут ли

ими воспользоваться миллиарды бедных крестьян третьего мира?

Следует больше работать над выведением растений, являющихся источником непищевых продуктов, в частности лекарств и других химических веществ, а также энергии. Важнейшие культуры возделываются уже тысячи лет, но множество других может принести большую пользу человеку, если он сумеет найти их, определить, что требуется для их возделывания, и наладить их производство. Многие считают, что, поскольку естественная растительность по всему земному шару быстро уничтожается, ближайшие 50 лет грозят вымиранием 15—20% общего числа видов растений. Такая потеря (приблизительно 40 000 видов) станет трагическим, ничем не оправданным ограничением возможностей выбора, и ее следует, насколько это возможно, сократить. Безусловно, эта неутешительная перспектива ставит задачу поиска новых полезных растений и их сохранения с особой остротой.

Всестороннее знание биологии растений приобретает все большее значение для разрешения некоторых из наиболее острых социальных проблем. Стабилизация численности населения может наступить раньше, чем мы думаем, но и тогда наше внимание должно быть направлено на борьбу с бедностью и недоеданием, на поиск путей обеспечения продовольствием народов всех стран. Следует использовать все закономерности роста и развития растений для подъема уровня земледелия по всему миру, добываясь того, чтобы наша планета могла обеспечивать достойную человека жизнь и даже относительное процветание небывалому в ее истории числу людей. Это потребует предельного напряжения мыслей и способностей, но цель настолько велика, что нельзя жалеть усилий для ее достижения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Человекоподобные существа возникли в Африке по крайней мере 5 млн. лет тому назад; такой возраст имеют древнейшие найденные остатки рода австралопитек. Род *Homo*, по-видимому, произошел от него около 2 млн. лет назад, а человек разумный, *Homo sapiens*, существует не менее 500 000 лет.

Около 11 000 лет назад в Плодородном полумесяце — области, простиравшейся от Ливана и Сирии через Ирак до Ирана, — люди начали возделывать ячмень, пшеницу, чечевицу и горох. Выращивая культуры, заботясь о них, первые земледельцы изменяли признаки видов; растения становились все более питательными, удобными для уборки урожая, отличными от своих диких сородичей. Из этого центра земледелия распространилось по всей Европе, достигнув около 6000 лет назад Британии, а возможно, и к югу по Африке, хотя не исключено, что на этом континенте оно возникло независимо в одном или нескольких центрах. В Африке введены в культуру многие виды, в том числе ямс, окра, кофе и хлопчатник; последний стали разводить независимо в Новом Свете, а возможно, и в Азии. В Азии главными сельскохозяйственными культурами были рис и соя, а южнее — цитрусовые, манго, таро, бананы и др.

С древнейших времен существенной чертой цивилизации Старого Света были домашние животные, начиная с собаки. Созданные человеком стада овец, коз, крупного рогатого скота и лошадей нарушали экологическое равновесие многих семиаридных областей этого региона, особенно когда поголовье их сильно возросло, но они же служили важным источником пищи. По мере распространения земледелия были

одомашнены другие животные, например буйвол, верблюд, куры и слоны. Травоядные, игравшие такую важную роль в Старом Свете, после открытий Колумба были завезены в Америку, где сильнее всего нарушили многие местобитания, включая тропические леса.

В Новом Свете земледелие возникло самостоятельно 9000 лет назад в Мексике и Перу. Собаки были занесены сюда людьми, мигрировавшими из Азии, но, по-видимому, больше никаких одомашненных животных или растений этим путем сюда не интродуцировано. Европейцы обнаружили здесь массу новых для себя культур, которые вывезли в Старый Свет. Среди них кукуруза, фасоль обыкновенная и лимская, томаты, табак, овощной перец, картофель, батат, тыква, авокадо, какао и главные виды культурного хлопчатника.

Население Земли, оцениваемое в 5 млн. человек во времена зарождения земледелия, увеличилось до 5 млрд. к середине 1980-х гг. Рост его происходит сейчас очень быстро, причем на 90% за счет тропиков, где сельская беднота составляет 40% жителей. В результате этого, а также общей бедности и относительно слабой разработанности методов земледелия, пригодных для тропических областей, их экология все сильнее нарушается.

Мировое обеспечение продовольствием может быть улучшено с помощью традиционной селекции, освоения новых культур и методов генной инженерии. Среди наиболее перспективных пищевых культур, распространение которых началось недавно, *Psophocarpus tetragonolobus* (традиционная культура Новой Гвинеи, употреблявшаяся как овощ также на островах тропической Азии, но не выращиваемая там) и зерновые виды щирицы. Большое будущее у технических растений — хохобы, ценной своим жидким воском, применимым как смазочный материал, и каучуконоса гваялы. Из растений получают многие лекарственные вещества, и, несомненно, гораздо большее их число еще ждет своего открытия. Однако нарушение тропических местобитаний угрожает многим потенциально полезным растениям вымиранием прежде, чем они будут описаны и изучены человеком.

Генная инженерия использует ферменты рестриктазы, «разрезающие» цепочки ДНК одних организмов на фрагменты, которые можно включать в хромосомы других видов (с помощью плазмид — кольцевых ДНК). Плазида T1 бактерии, вызывающей корончатый галл, особую болезнь растений, — единственный известный в настоящее время вектор для такого переноса генов в растения. Считалось, что эта бактерия может инфицировать только двудольные, но недавно появившиеся данные наводят на мысль, что она поражает и однодольные, не образуя у них галлов. Идет активный поиск путей, которые позволили бы переносить генетический материал однодольным, в числе которых много важнейших культурных растений.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 ПРОИСХОЖДЕНИЕ КУКУРУЗЫ

Кукуруза настолько отличается от своих предков, что долгое время установить их не удавалось. Однако теперь известно, что культурная форма этого растения выведена из дикого мексиканского злака теосинте (*Zea mexicana*), имеющего узкие колосья с двумя рядами зерен, заключенных в очень жесткие покровы. Их трудно молотить, но легко употреблять в поджаренном лопнувшем виде. Популяции теосинте растут спорадически от севера Чиуауа в Мексике до Гондураса в

виде сорняка на кукурузных полях, по их краям или в сухих зимой редколесьях и по крутым склонам возвышенностей Мексики. Этот вид может давать плодовые гибриды с кукурузой, которые встречаются повсюду, где эти растения оказываются вместе.

Селекция культурных форм кукурузы началась в Мексике более 7000 лет назад. Отбор велся прежде всего на увеличение числа рядов зерен в колосе (как у дикого подсолнечника — на увеличение числа цветков и соответственно семян). Х. Илтис из Висконсинского университета высказал предположение, что современный початок кукурузы гомологичен терминальной части бокового колоса теосинте — структуре, которая первоначально была целиком тычиночной (только с мужскими цветками), но превратилась в пестичный колос (только с женскими цветками) в результате мутации. Изменение сопровождалось укорочением и утолщением всего соцветия. Это могло быть связано с особыми подвижными генетическими элементами, изучение которых принесло Барбаре Мак-Клинтон Нобелевскую премию по физиологии и медицине в 1983 г. Углубления в оси початка, где находятся зерна, сильно отличаются от глубоких ячеек в колосе теосинте. Ни одна из диких форм последнего растения не имеет центрального тычиночного колоса кукурузы.

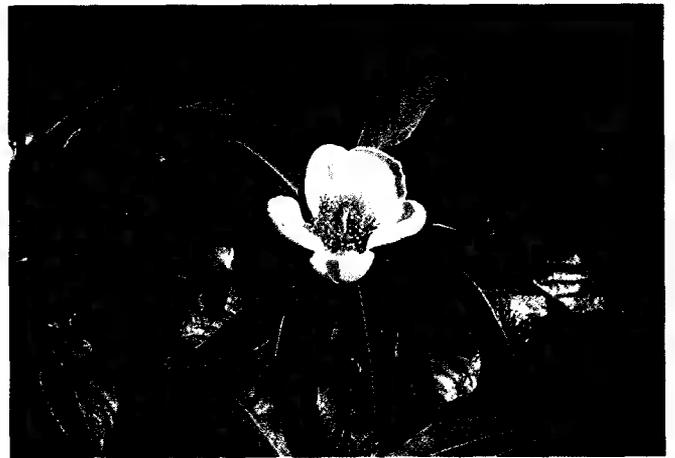
Важным событием в изучении эволюции кукурузы стало открытие нового ее многолетнего вида *Zea diploperennis*. Он был обнаружен в 1978 г. студентом Гвадалахарского университета Рафаэлем Гусманом в горах около Гвадалахары (Мексика). Это растение, не образующее плодовых гибридов с культурной кукурузой, несет гены устойчивости ко многим основным группам вирусов, поражающих ее в США. Других источников устойчивости к этим патогенам неизвестно. Используя *Z. diploperennis*, селекционеры уже могут получать многолетней кукурузу, которая могла бы высеваться на часто относительно неплодородных почвах субтропических областей и сейчас испытывается на севере Аргентины.



На Гавайских островах сохранилось всего несколько экземпляров произрастающего только здесь вида *Clermontia pelleana* с его эффектными цветками цвета темного вина. Они опыляются местными птицами с формой клюва, соответствующей кривизне цветка. Около половины из примерно 950 видов местных растений Гавайских островов уже вымерли, находятся в опасности или под прямой угрозой исчезновения. Судьба островных растений во всем мире вызывает беспокойство. Они развивались в изоляции и выработали мало естественных средств защиты от заносных растений и животных



Calochortus tiburonensis произрастает только на вершине одного холма на полуострове Тибурон на северном берегу залива Сан-Франциско. Вид открыт только около 1970 г. Это прекрасный пример крайне ограниченного ареала, свойственного многим видам растений в областях средиземноморского, т. е. летне-засушливого, климата



Красивое небольшое деревце *Franklinia alata* из семейства чайных (*Theaceae*) впервые обнаружено в 1765 г. в шт. Джорджия у реки Алатамача и названо в честь Бенджамина Франклина. В диком состоянии уже не существует. К счастью, этот вид широко распространен в культуре и полное вымирание ему не угрожает

Zea diploperennis в естественном состоянии встречается только на небольших площадях в горном поясе, где легко могла исчезнуть при распространении земледелия, оставшись неизвестной для науки.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

Существует около 235 000 видов цветковых растений. Родина примерно трети из них — области умеренного климата, а остальных — тропики. Не менее 40 000 видов тропических растений может оказаться в природе под угрозой исчезновения в течение ближайших нескольких десятилетий, поскольку народонаселение большинства стран этого региона продолжает удваиваться каждые 25—30 лет, а леса быстро вырубаются под сельскохозяйственные угодья. Приблизительно половина мировых тропических лесов уже уничтожена, и остальная часть быстро исчезает.

О растениях тропиков известно так мало, что многие из них даже не имеют научного названия. Сохраненные их образцы могут оказаться единственным, что останется от этой флоры нашим потомкам. Ее полезные свойства, безусловно, лучше изучать сейчас, когда большинство видов еще существует.

Около 5% местных видов растений умеренных районов находится сейчас под угрозой вымирания. Разрушение их местообитаний — лишь одна из причин этого. Среди прочих — избыточный выпас скота, применение удобрений и гербицидов, которые проникают в сообщества дикорастущих видов, интродукция растений из других мест без средств естественного сдерживания их популяций, уничтожение опылителей.

Примерно из 20 000 местных видов США, согласно исследованию, проведенному Смитсоновским институтом, по крайней мере 10% гарантирована охрана. Считается, что около 90 видов вымерли за последние 200 лет, около 850 по всему своему ареалу находятся под угрозой вымирания, а более 1200 могут испытать угрозу в ближайшем будущем.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Balandrin, Manuel F., et al.: «Natural Plants Chemicals: Sources of Industrial and Medicinal Materials», *Science* **228**: 1154—1160, 1984.

Прекрасный обзор разнообразия природных растительных продуктов и перспектив их использования в промышленности.

Batie, S. S., *R. H. Healy*: «The Future of American Agriculture», *Scientific American*, February 1983, p. 45—52.

Исследование факторов, ограничивающих продуктивность американского земледелия и его экспортные возможности.

Board of Agriculture, National Research Council: Genetic Engineering of Plants: Agricultural Research Opportunities and Policy Concerns, National Academy Press, Washington, D.C., 1984.

Обзор состояния генной инженерии с указанием основных направлений ее будущего развития.

Board on Science and Technology for International Development National Research Council: Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value, National Academy Press, Washington, D.C., 1975.

Интересный обзор некоторых полезных растений, которые могут стать ценными культурами.

Grierson, Donald, Simon Covey: Plant Molecular Biology, Blacrie/Chapman and Hall, London, 1985.

Прекрасный обзор состояния знаний по молекулярной биологии растений в первой половине 1980-х гг.

Hawkes, John G.: The Diversity of Crop Plants, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1983.

В этой небольшой интересной книге профессор Хокс, один из выдающихся исследователей культурных растений, описывает их эволюцию и пути, которыми может поддерживаться их разнообразие.

Heiser, Charles B., Jr.: The Sunflower. University of Oklahoma Press, Norman, Okla., 1976.

Прекрасная книга о подсолнечнике, ценном растении, окультуренном на территории современных США.

Heiser, Charles B., Jr.: Seed to Civilization. 2nd ed., W.H. Freeman and Co., New York, 1981.

Замечательная книга о происхождении земледелия и о главных культурных растениях.

Huxley, Anthony: Green Inheritance, Ancor Press (Double-day), New York, 1985.

В этой хорошо иллюстрированной книге описываются доставшиеся нам в наследство дикорастущие и культурные растения, ландшафты, а также возможности их использования человеком.

Myers, Norman: A Wealth of Wild Species: Storehouse for Human Welfare, Westview Press, Boulder, Colo., 1983.

Глубокий анализ путей использования человеком животных, растений и микроорганизмов в прошлом и настоящем.

Oldfield, Margery L.: The Values of Conserving Genetic Resources, U.S. Department of the Interior, National Park Service. Washington D.C. 1984.

Прекрасное обсуждение значения генетического разнообразия и возможностей его использования и сохранения.

Phillips, Ronald E. et al.: «No-Tillage Agriculture», *Science* **208**: 1108—1113, 1980.

В статье обсуждаются преимущества беспашотной системы земледелия, быстро распространяющейся в зонах умеренного климата.

Rindos, David: The Origin of Agriculture: An Evolutionary Perspective, Academic Press, Inc., New York, 1984.

Интересный глубокий очерк о начальном периоде развития земледелия.

Rosengarten F. Jr.: The Book of Edible Nuts, Walker and Company, New York, 1984.

Естественная история, возделывание и использование съедобных орехов. Популярная книга.

Schery, Robert W.: Plants for Man. 2nd ed., Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1972.

Обстоятельный обзор путей использования растений человеком.

Science As a Way of Knowing — Human Ecology, American Society of Zoologists, Thousand Oaks, Calif., 1984.

Сборник прекрасных обзорных статей о народонаселении, продовольствии, здоровье и других важных аспектах экологии человека.

Wettstein, Dieter von: «Genetic Engineering in the Adaptation of Plants to Evolving Human Needs», *Experientia* **39**: 687—713, 1983.

Полезный обзор, представляющий объективный взгляд на генную инженерию, ее перспективы и возможный вклад в улучшение растений.

Глава 31

Динамика сообществ и экосистем

Экология — это наука о взаимодействиях организмов друг с другом и с окружающей средой. Она пытается объяснить, почему те или иные растения и животные встречаются только в определенном регионе, почему так много организмов одного типа и так мало другого, какие изменения могут вызвать их взаимодействия на данной территории и как функционируют экосистемы, особенно с точки зрения образования и использования органических соединений и круговорота элементов.

Для последующих рассуждений будут полезны некоторые определения. *Сообщество* состоит из всех растений, животных и других организмов, живущих на определенной площади. *Экосистема* включает не только эти живые организмы (биотические факторы), но также и неживые (физические) элементы окружающей среды, с которыми они взаимодействуют. *Биомы* — это крупные территориальные комплексы сообществ, характеризующиеся особыми растительностью и климатом, например пустыни или степи. Важнейшие биомы описаны в гл. 32.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ

Ни один организм в сообществе (неважно, в лесу, на пастбище, в пруду или на коралловом рифе) не существует изолированно от своего окружения. Он взаимодействует либо с другими живыми существами, либо с факторами окружающей среды. В этой главе будут обсуждены три главных типа взаимодействий между организмами: мутуализм, конкуренция и отношения растений с растительноядными животными (фитофагами).

Мутуализм

Мутуализм — это биологическое взаимодействие, способствующее росту и выживанию обоих видов-партнеров, т. е. одна из форм симбиоза. В природе ни один из таких видов не может жить без другого. Классический пример такого симбиоза — лишайники — уже обсуждался в гл. 13. Другой пример — отношения между бобовыми и азотфиксирующими бактериями в клубеньках на их корнях (см. гл. 26). Мутуализмом являются и некоторые тесные взаимосвязи опылителей

с опыляемыми растениями, обсуждавшиеся в гл. 29, например чешуекрылого *Tegeticula yucasella* и юкки.

Один из наиболее интересных и экологически важных примеров мутуализма — взаимодействия между грибами и сосудистыми растениями. Как уже говорилось в гл. 13 и 26, корни большинства этих растений образуют с грибами сложные структуры, называемые микоризой. Без нее нормальный рост растений был бы невозможен. Микориза, по-видимому, сыграла решающую роль при заселении ими суши.

Чем больше мы узнаем о микоризных связях, тем яснее становится их важность для сосудистых растений. У многих их видов немикоризные особи в природе встречаются редко, даже если их рост и возможен без грибов при тщательном подборе условий произрастания. Большинство сосудистых растений — «двойные» организмы в том же смысле, что и лишайники, хотя эта двойственность как правило незаметна по их надземной части. По словам почвоведца из Висконсинского университета С. Уайлда, «дерево, извлеченное из почвы, — это только часть целого растения, хирургически отделенная от его... поглощающего и пищеварительного органа». У большинства растений микоризные грибы играют жизненно важную роль в усвоении фосфора и других необходимых питательных веществ.

Грибы, образующие микоризу с большинством растений, относятся к зигомицетам. Как детально обсуждалось в гл. 13, такой ее тип называют эндомикоризой; она характерна для большинства трав, кустарников и деревьев. Некоторые группы хвойных и двудольных — в основном деревья — образуют микоризу с базидиомицетами, а также с некоторыми аскомицетами. В этом случае речь идет об эктомикоризе. Иногда она очень специфична: один вид гриба взаимодействует только с определенным видом сосудистого растения или с группой родственных видов. Известно, например, что базидиомицет *Boletus elegans* связан только с лиственницей (*Larix*) из хвойных. Другие грибы, например *Senococcum geophilum*, образуют микоризу с лесными породами более десятка родов. Эктомикориза особенно характерна для относительно бедных видами сообществ деревьев, живущих в высоких широтах Северного полушария или в высокогорьях.

Наиболее сложные примеры мутуализма встречаются в тропиках, где разнообразие организмов гораздо выше, чем в умеренных областях. Так, в тропиках и субтропиках широко распространены акации (деревья и кустарники рода *Acacia*). Взаимосвязи между определенными видами акаций на равнинах Мексики и Центральной Америки и муравьями, обитающими в их шипах, — замечательный пример сложных взаимодействий между животными и растениями. Особенно наглядно они прослеживаются для муравьев рода *Pseudomyrmex* (рис. 31-2).

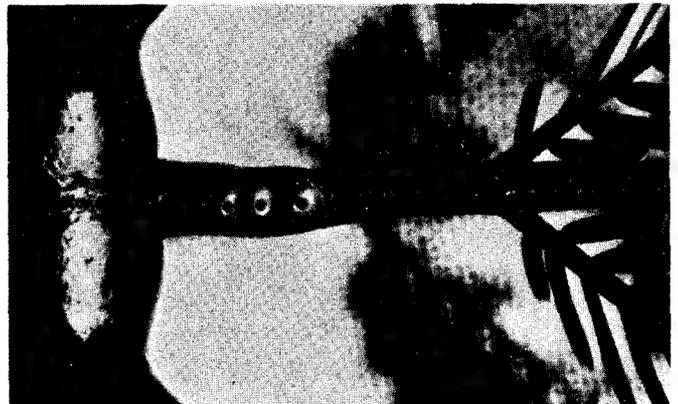
У этих акаций в основании каждого листа находится пара вздутых шипов длиной более 2 см, на черешках расположены нектарники, а на кончиках листочков — мелкие питательные органы, называемые тельцами Белта. Муравьи живут внутри полых шипов, питаются сахарами из нектарников и тельцами Белта, содержащими жиры и белки. Акации растут чрезвычайно быстро и особенно характерны для нарушенных территорий, где конкуренция между быстрорастущими растением-колонизаторами часто очень интенсивна.

Томас Белт впервые описал взаимоотношения между *Pseudomyrmex* и этими деревьями в своей книге «Натуралист в Никарагуа» («The Naturalist in Nicaragua»), вышедшей в 1874 г. После его наблюдений велись долгие споры о том, действительно ли присутствие муравьев приносит акациям поль-

зу. Этот вопрос был окончательно решен в 1964 г. Д. Джэнзеном, в то время студентом Калифорнийского университета в Беркли, а ныне профессором Пенсильванского университета. Он обнаружил, что муравьи-рабочие, кишачие на поверхности растения, нападают на животных любых размеров, которые так или иначе прикасаются к нему, таким образом одновременно защищая акацию от фитофагов и сохраняя жилье и пищу для себя и своих собратьев. Более того, если занятой ими акации касаются ветви другого растения, муравьи обдирают с них кору. В результате эти ветви отмирают, что обеспечивает доступ акации, окруженной быстро растущей тропической растительностью, к свету.

Когда Джэнзен удалял муравьев (отравляя их или отламывая населенные ими части растения) или наблюдал изредка встречавшиеся акации без этих животных, он обнаружил, что рост деревьев крайне замедлялся и обычно они погибали через несколько месяцев в результате повреждения насекомыми или затенения другими видами. И напротив, акации с муравьями росли очень быстро, вскоре достигая 6 м и более в высоту и затеняя более низкие растения. Эти муравьи строят свои гнезда только на деревьях определенного вида и полностью зависят от их нектарников и тельц Белта как источников питания. Таким образом, система муравей — акация — такой же двойной биологический ком-

Рис. 31-2. Муравьи и акации. А. Основная черешка одного из сложных листьев с нектарниками. Б. Тельца Белта на кончиках листочков *A. collinsii*. В. Муравьи-рабочие (*Pseudomyrmex ferrugineus*), нападающие на усики лианы, зацепившиеся за *A. cornigera*. Получая всю свою пищу от акации, муравьи в свою очередь устраняют все растения, вступающие в контакт с этим деревом, и убивают большую часть других насекомых, которые делают попытки питаться на нем. Г. Отдельный экземпляр *A. cornigera*, возвышающийся над густой вторичной растительностью на тропической равнине Мексики. Если бы на этом растении не поселились муравьи, оно, вероятно, погибло бы еще на стадии всхода, затененное другими растениями или съеденное насекомыми



плекс, как, скажем, лишайник. Один элемент не может выжить без другого в сообществе, где возникло это явление.

Существует много других типов связывающих организмы мутуалистических отношений. Например, деревья в лесу (а также и травы) часто сращены своими корнями. В результате питательные вещества передаются от одного растения к другому сложным и совершенно неожиданным путем, и выживание какого-то вида в определенной местности буквально зависит от присутствия другого, с которым он образует такую связь. Пни деревьев могут жить неопределенно долго, хотя и лишены фотосинтезирующих органов, потому что сращены корнями с другими особями и могут получать от них питательные вещества. Некоторые болезни, например дубовый вилт на Среднем Западе и востоке США, также могут передаваться через такие корневые «прививки».

Конкуренция

В отличие от животных растения получают энергию единственным путем — за счет фотосинтеза. Следовательно, конкуренция между ними проявляется главным образом в «борьбе за свет», и особи, обычно растущие в тени других, выработали различные механизмы, позволяющие фотосинтезировать при низкой освещенности. Хотя важную роль играет также конкуренция за воду и питательные вещества, конкуренция за свет у растений гораздо сильнее. Различия в высоте, расположении листьев, форме кроны — основные факторы, позволяющие конкретным типам растений адаптироваться к различным местообитаниям в пределах одного сообщества, будь то низкотравный луг или высокоствольный лес. У животных конкуренция более специфична. У растений те ее типы, которые мы обсуждаем здесь, могут возникать и между видами, случайно оказавшимися рядом. В большинстве случаев всходы гораздо чувствительнее к конкуренции, чем развитые особи того же вида.

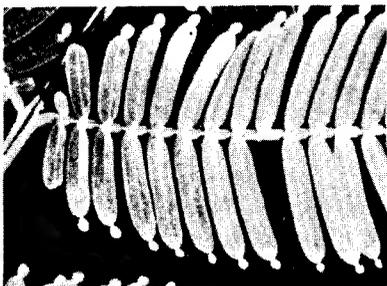
В экспериментальных условиях, когда два вида сосуществуют достаточно долго в однородной среде, один из них всегда погибает (элиминируется). На основе таких наблюдений и теоретических расчетов сложилось мнение, что в природе два вида не могут сосуществовать бесконечно в одном и том же местообитании, используя одинаковые ресурсы одинаковым способом. Это упрощенное выражение того, что Гарретт Хардин назвал *принципом конкурентного исключения*. Если два вида растут вместе, потребляя одни и те же

незаменимые для них ресурсы, представленные в ограниченном количестве, то особи одного или обоих видов будут меньшего размера или малочисленнее, чем в том случае, если бы виды росли порознь. Когда среда достаточно сложна (а так и бывает в природе), различные организмы могут использовать ее разными способами, в сущности подразделяя местообитания. Тогда они могут сосуществовать неограниченно долго.

Например, на болоте сфагновые мхи часто образуют сплошные ковры из нескольких произрастающих вместе видов. Как им удается сосуществовать? Если проанализировать ситуацию более тщательно, здесь можно обнаружить полуводные виды, растущие по дну наиболее сырых понижений, мхи, занимающие более сухие места по склонам кочек, в образовании которых они участвуют, и виды, выдерживающие только наиболее сухие условия на вершинах кочек, где они в конце концов замещаются одним или несколькими видами цветковых растений. Следовательно, хотя все эти мхи сосуществуют в том смысле, что присутствуют в одном и том же болоте, они фактически занимают различные *микротоны* и постоянно сменяют друг друга в соответствии с изменениями микросреды.

Если численность популяций сосуществующих видов поддерживается на низком уровне, они могут и не элиминировать друг друга. Это можно проследить на примере Англии, где сильная эпидемия вирусного заболевания миксоматоза катастрофически сократила в нашем веке популяцию кроликов. Прежде злаки на меловых почвах буквально «выстригались» этими млекопитающими, и в таких местообитаниях могли расти многие виды двудольных. После сокращения численности кроликов злаковый покров здесь стал выше и гуще и многие прежде обильные виды разнотравья сделались редкими (рис. 31-3). Сходный эффект часто можно наблюдать, сравнивая выпасаемые и невыпасаемые луга, а также очень часто в районах, пострадавших от природных бедствий, например от ураганов. По этой же причине можно ожидать большего разнообразия видов вдоль полосы морского прибоя (где нарушения происходят постоянно), чем в более стабильных местообитаниях.

Большинство конкурентных ситуаций очень сложно и затрагивает как внутри-, так и межвидовые взаимоотношения. Существуют различные способы выражения относительной конкурентоспособности двух растущих вместе видов. Например, на рис. 31-4 показана зависимость сухой



Б



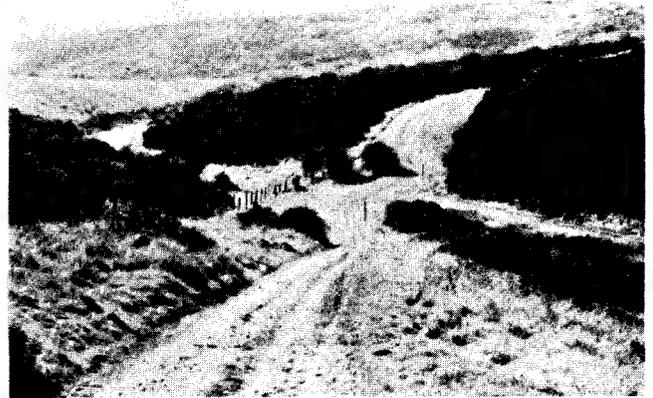
В



Г



А



Б

Рис. 31-3. Национальный заповедник «Лаллингтон-Хит» в Восточном Суссексе, Англия. Меловые луга до (А) и после (Б) гибели кроликов в результате

миксоматоза. Первая фотография сделана в 1954 г., вторая — в 1978 г. Чтобы восстановить разнообразие травянистых растений, была разрабо-

тана программа выпаса овец и лошадей на большей части этого заповедника площадью 62 га

массы урожая с 1 га от густоты посевов кукурузы (*Zea mays*). По мере увеличения густоты этот урожай (включая побеги и початки) возрастает. Однако, когда на 1 м² находится более 7 растений, масса побегов без початков увеличивается быстрее, чем общая масса растений, за счет заметного снижения массы початков.

Клоновое размножение, важное для многих растений, иногда затрудняет определение границ генетически идентичных особей в природе. Это в свою очередь может препятствовать оценке их конкурентных отношений. Генетически идентичные особи могут широко распространяться в далеко

отстоящих друг от друга, но сходных по условиям экотопах внутри сложно организованной среды. Это характерно не только для корневищных многолетников (например, многих злаков и осок), но и для одуванчиков и других видов, у которых семена образуются бесполом путем и содержат зародыши, генетически идентичные родительским особям, а также для растений типа клевера ползучего (*Trifolium repens*), у которых от исходного экземпляра просто отделяются дочерние особи.

При некоторых видах конкуренции один или оба конкурирующих организма вырабатывают химические вещества,

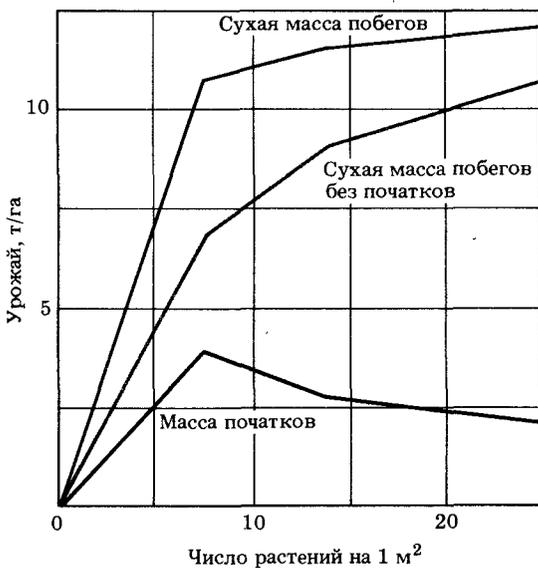


Рис. 31-4. Влияние густоты растений на урожай кукурузы (*Zea mays*), измеренный тремя различными способами. Если ставится задача получить максимальную сухую массу початков, оптимальное число растений на 1 м² должно быть между 7 и 8

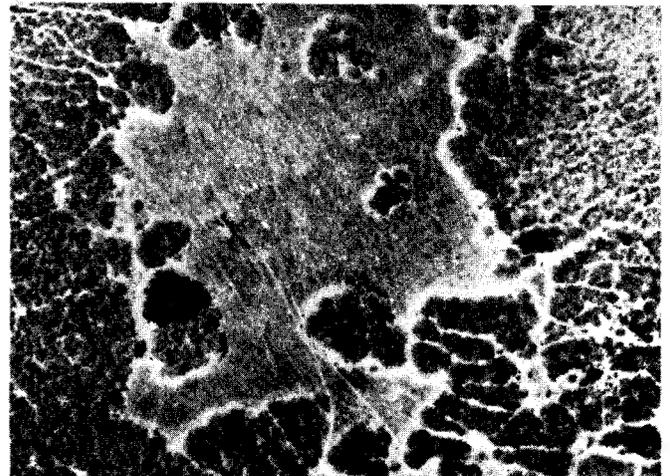


Рис. 31-5. Кустарниковый шалфей *Salvia leucorhulla* вырабатывает терпены, которые, испаряясь, распространяются по воздуху и в конечном счете попадают в почву, в результате чего подавляют рост других растений. На аэрофотоснимке хорошо видна кайма голой земли вокруг зарослей этого вида. Непосредственно вокруг кустов находится «мертвая зона», а затем идет зона с небольшим числом низкорослых однолетников



Рис. 31-6. Когда млекопитающие (например, мыши) не допускаются в «мертвую зону», однолетники прекрасно растут у самого края кустов, на территории, где они обычно отсутствуют. Эти результаты, представленные Б. Бартоломью из Калифорнийской академии наук, указывают на то, что наличие мертвой зоны может быть полностью обусловлено действием травоядных животных, независимо от того, образуют растения токсины или нет

которые подавляют рост особей либо своего вида, что приводит к увеличению расстояния между ними, либо другого вида. Например, гриб *Penicillium chrysogenum*, растущий на таком органическом субстрате, как семена, образует значительное количество пенициллина. Этот антибиотик подавляет рост бактерий, непосредственно конкурирующих с грибом за питательные вещества. Однако бактерия *Bacillus cereus*, вырабатывающая ферменты пенициллиназы, которые разрушают пенициллин, часто вытесняет этот гриб.

Аналогичные взаимоотношения среди растений часто называют *аллелопатией*. Например, на калифорнийском побережье между кустарниками и злаковыми сообществами обычно находится своего рода мертвая зона (рис. 31-5). Именно в ней наиболее активно добывают пищу кролики, грызуны и птицы, находящиеся в кустах убежище. Если проникновению сюда животных препятствует проволочная сетка, на этом обычно пустом пространстве буйно разрастаются однолетние травы (рис. 31-6). Кроме того, некоторые кустарники, например шалфей *Salvia leucophylla*, вырабатывают летучие терпены, препятствующие выживанию в непосредственной близости от них всходов многих видов. При этом всходы не могут поселиться в «мертвой» зоне, даже если заграждение не дает проникнуть в нее травоядным животным, но часто растут на границе между ней и ненарушенным злаковником, где концентрация токсинов, вырабатываемых шалфеем, уже невелика, а травостой еще не слишком густой.

Взаимоотношения растений и фитофагов

Обширные пространства Австралии были когда-то покрыты колючими зарослями кактуса опунция (*Opuntia*), занесенного сюда из Латинской Америки. В результате плодородные земли не могли использоваться для выпаса и хозяйство

огромных территорий внутренней части страны сильно страдало. Сейчас опунция почти полностью уничтожена насекомым кактусовой огневкой (*Cactoblastis cactorum*), открытым в Южной Америке и сознательно завезенным в Австралию. Дело в том, что личинки этого вида питаются кактусами. Кактусовая огневка, некогда обильная в Австралии, сейчас настолько редка, что ее трудно обнаружить, даже специально осматривая немногие оставшиеся заросли опунции, однако нет сомнений, что она продолжает контролировать численность популяции этого растения в Австралии (рис. 31-7).

В целом как кратковременное, так и долговременное влияние фитофагов на растения очень велико. Как говорилось в гл. 29, эти взаимоотношения привели в ходе эволюции к возникновению у растений широкого спектра защитных химических веществ, обычно называемых «вторичные растительные метаболиты». Способность растений вырабатывать токсины и накапливать их в своих тканях дает им громадное конкурентное преимущество. В самом деле, такие химические вещества, по-видимому, важнейший фактор, контролирующей численность растительноядных насекомых в природе. Это преимущество аналогично тому, которое дает образование шипов или жестких кожистых листьев, и ученые, занимающиеся проблемой повышения устойчивости культур к фитофагам, ведут интенсивное изучение таких соединений. Учитывая их роль в наземных экосистемах, не приходится удивляться, что недавно вещества со сходными функциями обнаружены и у многих морских водорослей. Показано, что они защищают водоросли от выедания морскими фикофагами.

Взаимоотношения растение — фитофаг и растение — паразит могут быть очень сложными. Например, горох (*Pisum sativum*) хорошо защищен от грибов-паразитов образующимся у него веществом пизатином. Однако многие штаммы важного паразитического аскомицета *Fusarium* содержат ферменты монооксигеназы, превращающие пизатин в менее токсичное вещество, и в результате могут поражать эту культуру. Люди также используют монооксигеназы для инактивации некоторых потенциально опасных веществ. Таким образом, «химическая война» между растениями и растительноядными животными ведется постоянно.

Защитные вещества, вырабатываемые растениями, часто неприятны на вкус, но некоторые из них отпугивают фитофагов иным способом. Хромены, например, могут влиять на ювенильный гормон насекомых (необходимый для нормального протекания жизненного цикла), т. е. действовать как настоящие инсектициды. Мексиканское растение гелениум (*Helenium* spp.) вырабатывает геленилин, действующий как сильный репеллент насекомых. Пиретрины, обнаруженные впервые у сложноцветного пиретрума (*Pyrethrum*), — хороший пример природных инсектицидов, получаемых промышленным путем из близкого к пиретруму рода *Chrysanthemum*. Даже восковая поверхность листьев, которая трудна для переваривания, может служить хорошим барьером против насекомых и грибов.

Когда растения поражены грибами или бактериями, они часто защищаются, вырабатывая антибиотики, называемые *фитоалексинами*. Синтез этих липидоподобных веществ может быть стимулирован простым повреждением листьев. По-видимому, они образуются в ответ на присутствие специфических углеводных молекул, называемых *элиситорами*, входящих в состав оболочек грибных и бактериальных клеток. Высвобождаясь из этих оболочек ферментами поражен-

Рис. 31-7. А. Густые заросли опунции (*Opuntia inermis*) в смешанном кустарниковом редколесье шт. Квинсленд, Австралия, октябрь 1926 г. Б. Тот же самый лес в октябре 1929 г. после того, как кактусы были уничтожены специально завезенной южноамериканской бабочкой огневкой кактусовой. Впервые появившиеся в мае 1925 г. личинки этого насекомого уничтожили кактусы более чем на 120 млн. га пастбищ



А



Б

ного растения, они диффундируют через его клетки, как гормоны, в конечном итоге связываются со специфическими рецепторами плазматических мембран и вызывают метаболические изменения, приводящие к синтезу фитоалексинов. В принципе можно было бы опрыскивать элиситорами неповрежденные посевы, защищая их таким образом от грибной или бактериальной инфекции. Такой способ был бы аналогичен вакцинации людей.

Однако одна из трудностей состоит в том, что энергетические затраты растения на синтез больших количеств фитоалексинов могут снизить окончательный урожай даже сильнее, чем паразиты. Тем не менее понимание механизма образования этих веществ растениями очень важно для защиты посевов, и некоторые синтетические элиситоры уже получены и испытываются. Изменение генетической основы устойчивости, ставшее сейчас возможным благодаря методам геной инженерии (см. гл. 30), открывает новые пути повышения сопротивляемости фитофагам, не связанные с увеличением энергетических затрат организма.

Вместо фитоалексинов некоторые растения вырабатывают танины и другие фенольные соединения, играющие, вероятно, сходную роль в природе. Когда непарный шелкопряд (*Lymantria dispar*) объедает листья дуба (*Quercus* spp.), в новых листьях, появляющихся на деревьях, содержание танинов и других фенольных соединений гораздо выше. Такие листья гораздо жестче и содержат меньше воды, чем те, которые они заменили. Эти различия достаточно велики, чтобы новые условия питания привели к задержке роста личинок и, таким образом, замедлили рост популяции шелкопряда. Танины, вероятно, затрудняют усвоение пищи насекомыми, взаимодействуя с растительными белками и делая их непереваримыми. Сходные реакции могут наблюдаться и у других растений. Например, когда американский заяц-беляк сильно обгладывает некоторые деревья и кустарники, например березу бумажную (*Betula papyrifera*), растения образуют новые побеги, в которых содержание смол и фенольных соединений гораздо выше, чем до повреждения.

Сходные данные были получены Д. Родсом из Вашингтонского университета для ив и ольхи. Более того, Родс

обнаружил, что эти деревья, по-видимому, образуют некое летучее вещество при нападении гусениц шелкопряда или экспериментальном удалении значительной доли их листовой поверхности. Оно, вероятно, передается от дерева к дереву по воздуху и действует таким образом, что неповрежденное дерево, не находившееся в непосредственном контакте с поврежденным, реагирует так, как будто подверглось нападению насекомых. В обоих случаях растения вырабатывали повышенное количество фенольных соединений и танинов, снижающих их съедобность для фитофагов в течение 36 ч с начала поражения (рис. 31-8). Однако это летучее вещество, несмотря на ведущиеся исследования, до сих пор не идентифицировано.

То, что растения могут сами защищать себя, вырабатывая токсины, следует учитывать в сельском хозяйстве. Например, дикорастущие виды семейства тыквенных (*Cucurbitaceae*) образуют в плодах и листьях горькие терпены, отпугивающие большинство фитофагов. У культурных сортов эти вещества уже не вырабатываются, так как селекция шла по пути улучшения вкуса плодов, и растения съедобны для вредителей. Чтобы защитить их, приходится принимать специальные меры, в частности опрыскивать культуры инсектицидами. Разводимые арбузы (*Citrullus vulgaris*) подвергаются нападению гораздо большего числа насекомых, чем их дикорастущие формы, и, чтобы сохранить урожай, эти фитофаги должны быть нейтрализованы.

Процесс опыления — особая форма взаимоотношений между фитофагами и растением, при которой определенная часть последнего (чаще всего нектар) поедается животным-опылителем. По многим признакам эти отношения являются формой мутуализма, поскольку оба партнера получают от них пользу. В ходе эволюции вырабатывались механизмы привлечения фитофагов, что, как описано в гл. 29, привело к огромному разнообразию цветков покрытосеменных. При такой форме отбора и растения, и животные все лучше адаптировались друг к другу и появлялись все более специализированные системы опыления.

Вторичные растительные метаболиты, поглощаемые фитофагами, в свою очередь могут играть определенную

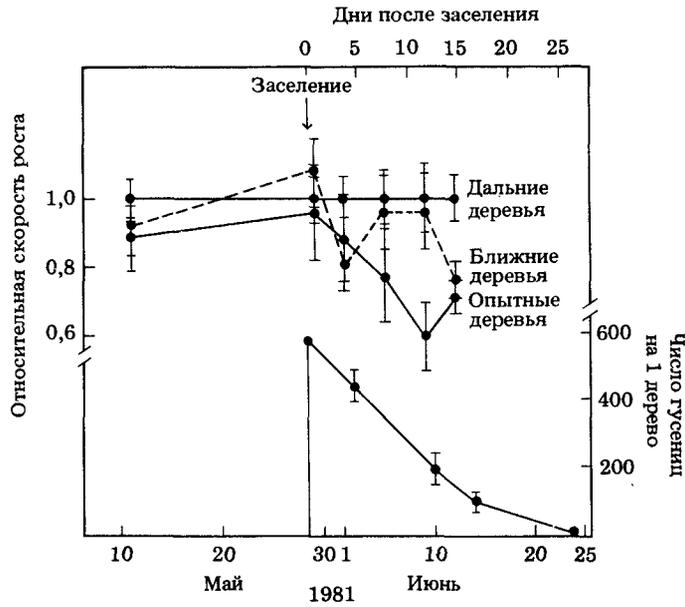
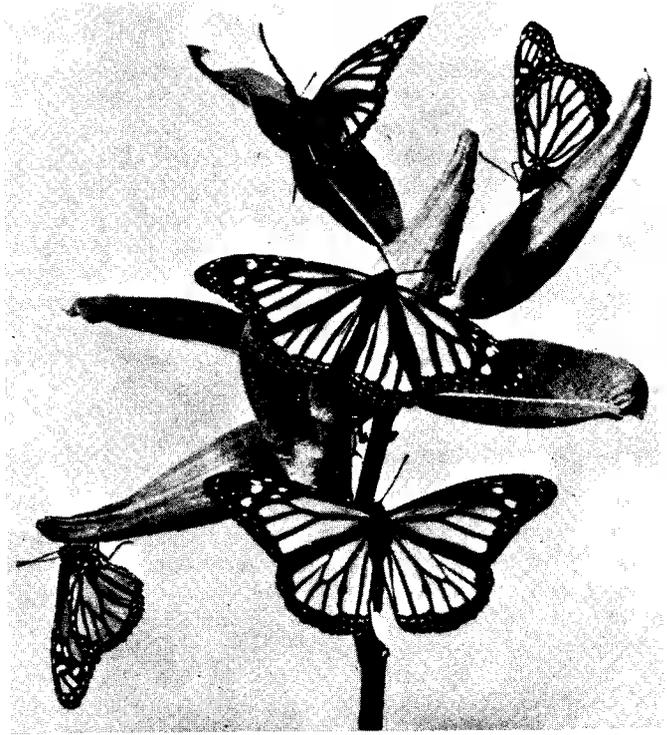
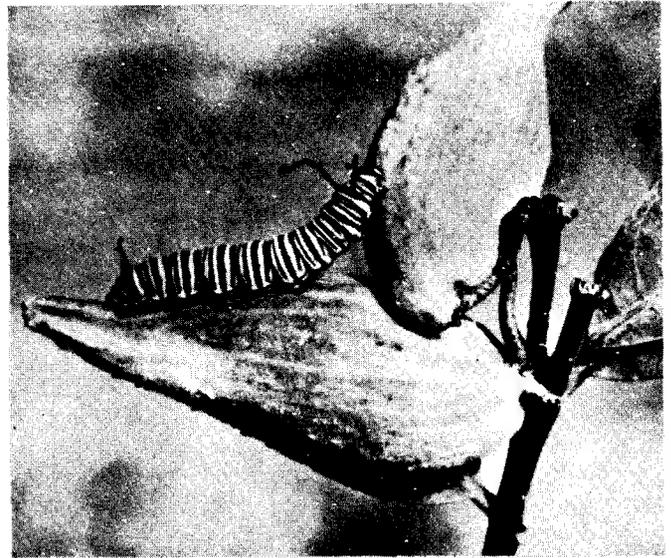


Рис. 31-8. Относительная скорость роста гусениц кольчатого коконопряда, питающихся листьями десяти деревьев ивы *Salix sitchensis*, экспериментально заселенных колониями этих гусениц 28 мая 1981 г., листьями десяти деревьев того же вида, расположенных поблизости, и листьями двадцати деревьев, растущих вдалеке. Внизу — число гусениц, отмеченных на деревьях. «Аппетитность» ближних деревьев (оцениваемая по их способности поддерживать рост гусениц) с течением времени заметно падала, а у дальних деревьев оставалась неизменной в течение всего эксперимента



А



Б

роль в их отношениях с другими животными. Некоторые насекомые, накапливая такие яды в своих тканях, становятся несъедобными для хищников (рис. 31-9). Ряд половых аттрактантов насекомые получают из растений, которыми питаются. Они концентрируют эти вещества, а затем используют их для привлечения партнеров противоположного пола.

Муравьи, населяющие шипы акаций, о которых уже шла речь при обсуждении мутуализма, играют в жизни этих растений примерно такую же роль, что и вторичные метаболиты, — они защищают деревья от фитофагов. Интересно, что виды *Acacia*, обычно не заселяемые муравьями, содержат горькие вещества, а «виды-муравейники» их не образуют. Получается, что химические соединения и насекомые выполняют одну и ту же функцию.

В целом взаимоотношения организмов в сообществе предельно сложны. Растения, встречающиеся вместе, влияют друг на друга бесконечно разнообразными путями, лишь немногие из которых мы сейчас начинаем понимать. Маловероятно, чтобы для выживания вида была важна судьба отдельной особи; скорее его успех в конкретном местообитании определяется группой связанных между собой особей и типами существующих между ними взаимоотношений.

Рис. 31-9. А. Бабочка данаида (*Danaus plexippus*) получает сердечные гликозиды из растений семейства ластовневых (*Asclepiadaceae*), на которых живут и питаются ее гусеницы (Б). В результате она несъедобна для птиц и других позвоночных. Она «предупреждает» об этом ярким оранжево-черным узором взрослых особей, а также хорошо различимыми белыми, желтыми и черными полосами на гусеницах. Даже светло-желтые заметные яйца данаиды содержат достаточно сердечных гликозидов, чтобы хищники их не трогали

КРУГОВОРОТ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

С точки зрения снабжения питательными веществами (биогенами) экосистема более или менее самостоятельна. Одна из важнейших причин такой автономии — постоянный круговорот химических элементов между организмами и средой. Пути некоторых незаменимых для живого элементов, известные как циклы биогеонозов, обсуждались в гл. 26. В идеале не теряется ничего и общий запас питательных веществ постоянно возобновляется и остается доступным для организмов. Скорость потока от неживой природы к организмам и обратно, доступное количество в физической среде и форма присутствия в этой среде у разных элементов неодинаковы.

Круговорот в лесной экосистеме

Изучение экосистемы листопадных лесов показало, что растения в этом сообществе являются основными накопителями биогеонозов. Исследования были проведены в экспериментальном лесу Хаббард-Брук (национальный парк «Уайт-Маунтин», шт. Нью-Гэмпшир). Сначала был разработан способ определения «минерального бюджета», т. е. поступления и потерь элемента, в различных участках сообщества. Анализируя содержание биогеонозов в дожде и снеге, можно оценить первый параметр, а построив бетонные плотины, собирающие воду с выбранных делянок, — второй (рис. 31-10). Место было очень удобно для проведения такого эксперимента: подстилающая скальная порода находилась сразу же под поверхностью почвы, так что из нее вымывалось очень мало веществ (почвенные воды просачивались на небольшую глубину).

Исследователи установили, что коренной лес чрезвычайно эффективен с точки зрения сохранения минеральных элементов. Так, ежегодные чистые потери кальция из этой экосистемы составили 9,2 кг/га, т. е. всего 0,3%. Азот экосистема накапливала в количестве 2 кг/га в год. Близким, хотя и несколько меньшим было чистое поступление калия.

В лесу Хаббард-Брук биологическая регуляция круговорота биогеонозов была проверена следующим образом. Зимой 1965/66 г. все деревья, подрост и кустарники в водосборном бассейне площадью 15,6 га были вырублены. При этом органический материал не удалялся и почва не нарушалась. В течение следующей весны территория была опрыскана гербицидами, чтобы подавить рост растений. В течение четырех месяцев, с июня по сентябрь 1966 г., поверхностный сток с этой площади был в четыре раза выше, чем в предыдущие годы. Чистые потери кальция в 20, а калия в 21 раз превысили наблюдаемые в ненарушенном лесу. Наиболее серьезные изменения наблюдались в цикле азота. Ткани мертвых растений и животных продолжали разлагаться до аммиака (или ионов аммония), которые превращались нитрифицирующими бактериями в нитраты, т. е. в форму, в которой этот элемент обычно ассимилируется растениями. Однако в отсутствие последних нитраты не удерживались в почве. Чистые потери азота в среднем достигли в 1966—1968 гг. 120 кг/га в год. Побочным результатом стало водорослевое «цветение» дренирующей территорию водотоков, загрязненных нитратами, концентрация которых здесь превысила безопасный уровень для питьевой воды, установленный Службой здравоохранения США.

Азот не всегда теряется из нарушенных лесных экосистем так быстро, как в лесу Хаббард-Брук. Реальная скорость

этого процесса зависит от особенностей его цикла в конкретном сообществе до нарушения. Например, если потребности микроорганизмов в азоте, высвобождаемом после вырубки леса, велики, то потери могут и не быть такими большими, как в рассмотренном нами случае.

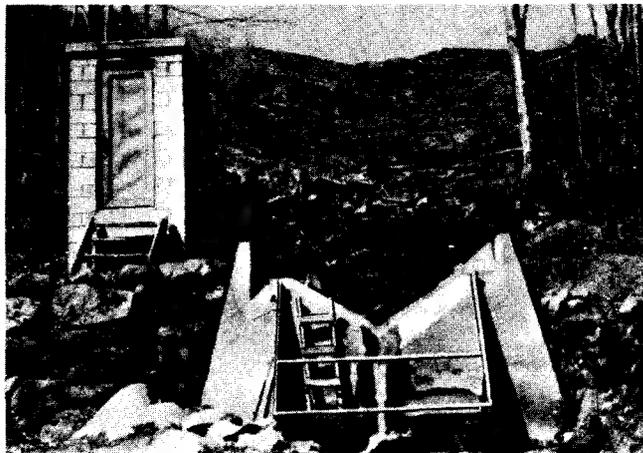


Рис. 31-10. Плотина в экспериментальном лесу Хаббард-Брук (шт. Нью-Гэмпшир). Вода от каждой из шести изучаемых экосистем собиралась в запрудах (таких, как показанная на снимке), когда стекала с территории, и ее химический состав анализировался. Деревья и кустарники на площади выше этой плотины были срублены. Эксперименты показали, что такое сведение леса значительно увеличивает потери питательных веществ экосистемой

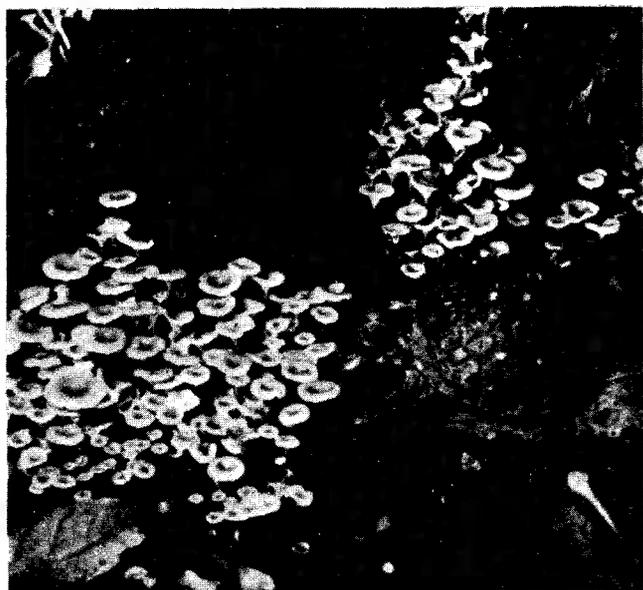


Рис. 31-11. Пищевая цепь. Каролинская коробчатая черепаха (*Terrapene carolina triunguis*) ест улитку, питающуюся грибами, которые в свою очередь разлагают органическое вещество почвы

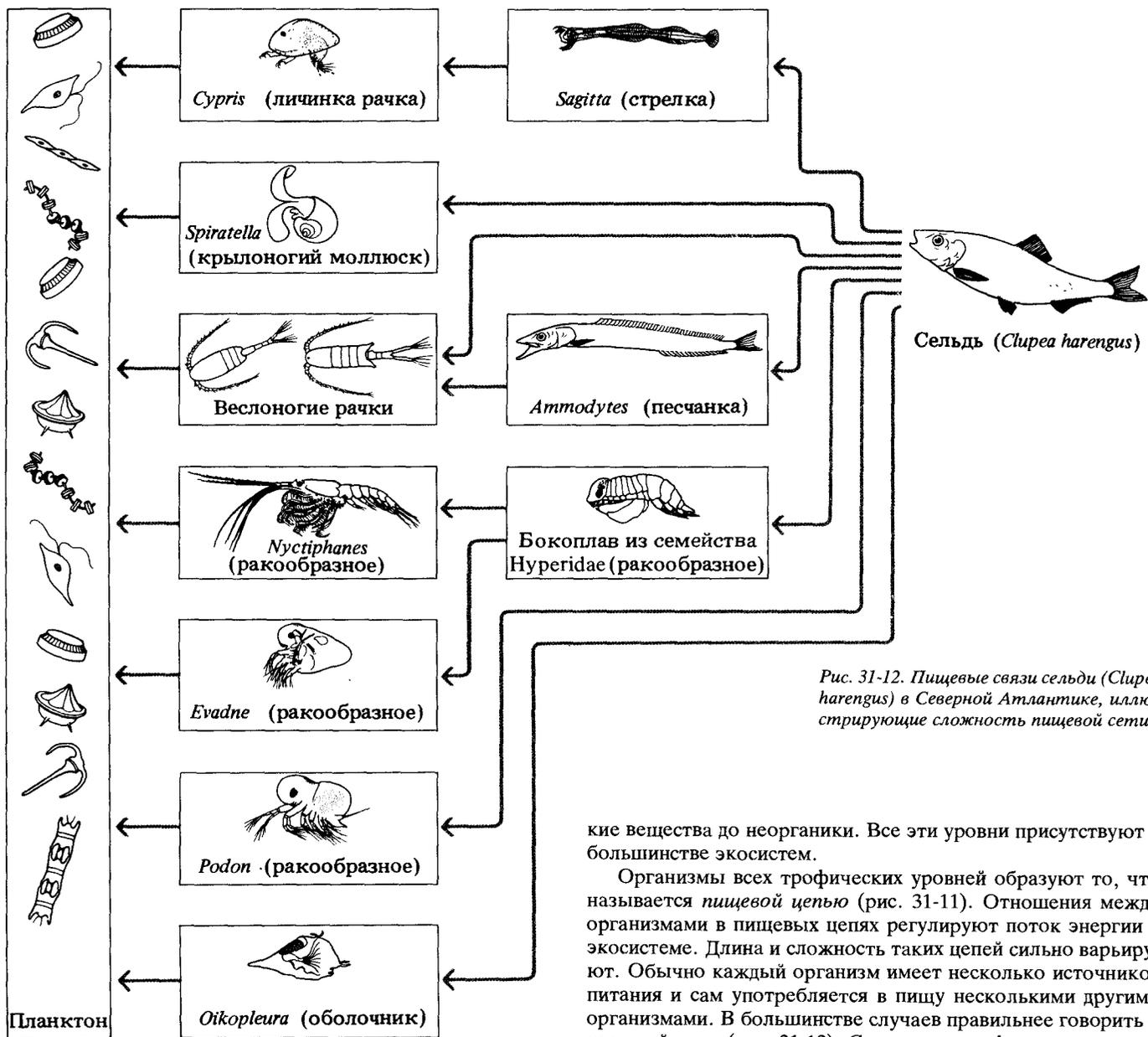


Рис. 31-12. Пищевые связи сельди (*Clupea harengus*) в Северной Атлантике, иллюстрирующие сложность пищевой сети

кие вещества до неорганики. Все эти уровни присутствуют в большинстве экосистем.

Организмы всех трофических уровней образуют то, что называется *пищевой цепью* (рис. 31-11). Отношения между организмами в пищевых цепях регулируют поток энергии в экосистеме. Длина и сложность таких цепей сильно варьируют. Обычно каждый организм имеет несколько источников питания и сам употребляется в пищу несколькими другими организмами. В большинстве случаев правильнее говорить о *пищевой сети* (рис. 31-12). Сложность трофических взаимоотношений оказывает существенное влияние на свойства экосистемы в целом.

ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ

Кроме *физических* (неживых) компонентов каждая экосистема включает два *биотических* (живых) — автотрофов и гетеротрофов. Автотрофы — главным образом фотосинтезирующие организмы, способные использовать солнечную энергию для создания собственных органических веществ. Поскольку гетеротрофы этого не могут, они должны использовать органические молекулы, образованные автотрофами. Гетеротрофы составляют несколько пищевых, или *трофических, уровней*. Это, во-первых, *первичные консументы* (растительноядные животные), непосредственно питающиеся автотрофами. Во-вторых, это *вторичные консументы* (плотоядные и паразиты), потребляющие других животных. Наконец, *деструкторы* (редуценты), включая грибы, бактерии и различных мелких животных, разлагают органические

Поток энергии

В экосистеме этот поток обычно начинается с солнечной радиации, улавливаемой в процессе фотосинтеза и используемой для образования молекул углеводов. Энергия не циркулирует в экосистемах, а передается от автотрофов (как правило, фотосинтезирующих организмов, т. е. растений, водорослей и некоторых бактерий) к консументам (животным и гетеротрофным протистам), а затем к деструкторам. На каждом этапе основная ее часть рассеивается в форме тепла, в конечном итоге возвращающегося в мировое пространство в виде инфракрасного излучения.

На планете ежегодно производится огромное количество *биомассы*. Этим термином обозначают органическое вещество в целом, включая одревесневшие части деревьев, запасные питательные вещества, кости и т. д. В настоящее время

глобальная продукция биомассы оценивается в 200 млрд. т/год. Несмотря на эту огромную цифру, эффективность фотосинтезирующих организмов с точки зрения превращения солнечной энергии в органическое вещество невелика. Растением обычно используется менее 1% падающего на него светового излучения (см. гл. 5). Однако некоторые особенно продуктивные растительные сообщества и водные системы могут ежегодно превращать в химическую энергию до 3% воздействующей на них солнечной радиации.

Когда органическое вещество, синтезированное растениями, поглощается фитофагами, энергия высвобождается. В основном она теряется в виде тепла, но часть потребленной органики превращается в животную ткань. Как правило, только 2—10% усвояемой энергии растения добавляется к массе фитофагов — остальное теряется на дыхание. Сходные отношения потребления и потерь обнаруживаются и на каждом последующем трофическом уровне. Так, если ежедневно растения воспринимают в среднем 1500 кал солнечной энергии на 1 м² поверхности суши, то в растительное вещество превращается всего около 15 кал. Из этого количества около 1,5 кал образует тело фитофагов и примерно 0,15 кал — тело плотоядных, питающихся фитофагами.

Л. Кол из Корнеллского университета, исследуя озеро Каюга, подсчитал, что из каждых 1000 кал солнечной энергии, использованной водорослями, около 150 кал переходит в мелких водных животных и 30 кал — в корюшку (мелкая рыбка). Если съесть эту корюшку, можно получить 6 кал из первоначальных 1000, усвоенных водорослями. Однако если форель съест корюшку, а мы затем съедем форель, то нам достанется всего 1,2 кал из этих 1000. Очевидно, что мы получили бы больше энергии, если бы съели корюшку, а не форель, но форель — деликатес, а корюшка — менее привлекательная для человека пища. Во время голода людям следует полностью переходить на растительную пищу, не допуская тем самым десятикратных потерь энергии за счет скормливания растений животным. Чтобы максимально использовать солнечную радиацию, улавливаемую растениями, мы должны стать фитофагами.

Пищевые цепи обычно ограничены тремя или четырьмя звеньями; количество пищи, остающееся в конце более длинной цепи, настолько мало, что может обеспечить очень мало организмов. Размер тела также влияет на структуру пищевых цепей. Например, животные определенного звена обычно должны быть достаточно крупными, чтобы нападать на животных предыдущего трофического уровня. Однако большая часть биомассы в экосистеме используется деструкторами, в частности грибами и бактериями, обеспечивающими круговорот биогенов.

Как следует из отношений, которые только что обсуждались, общая биомасса с переходом к следующему трофическому уровню экосистемы обычно резко уменьшается, и возникает так называемая «пирамида массы» (рис. 31-13). Эти отношения иногда не выдерживаются, если существует быстрое обновление популяций первичных продуцентов, например водорослей в озере. Скорость обновления приобретает в таких случаях решающее значение, и общая биомасса этого уровня в каждый отдельный момент времени может быть относительно низкой. Если измерить энергию, то оказывается, что она так же быстро уменьшается с увеличением трофического уровня, как и биомасса, т. е. существует «пирамида энергии» с гораздо меньшей ее суммой в телах всех хищников, присутствующих в данном сообществе, чем, например, во всех растениях. Как правило, на нижних трофи-

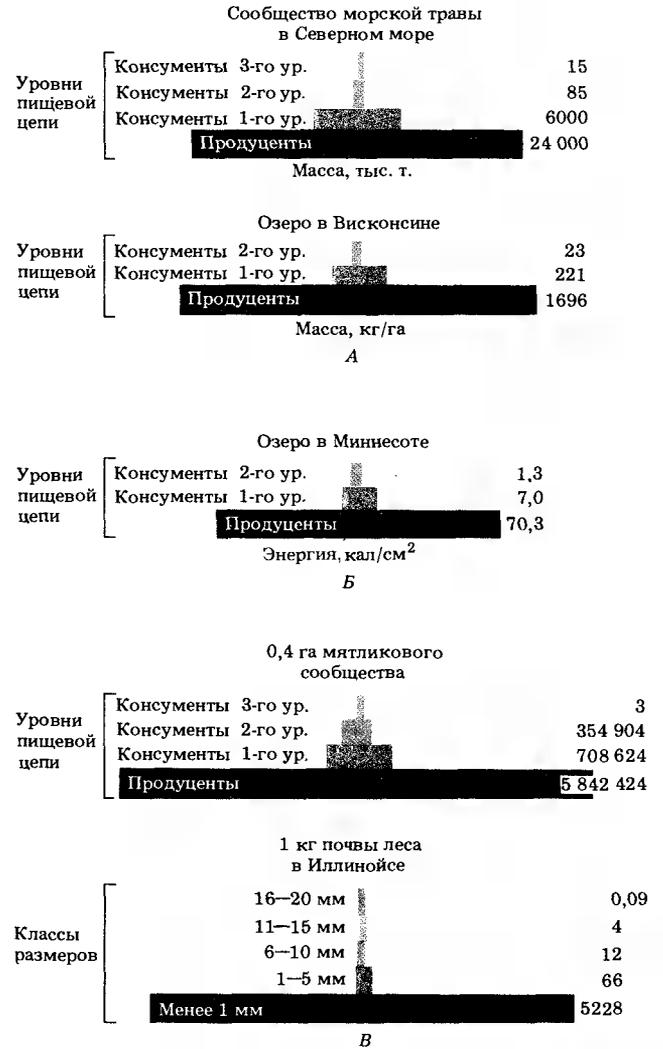


Рис. 31-13. Пирамиды массы (А), энергии (В) и чисел в различных сообществах. На каждый более высокий уровень переносится относительно небольшое количество массы и энергии

ческих уровнях всегда намного больше особей, чем на высоких, т. е. можно говорить и о «пирамиде чисел». Из этого также следует, что если все организмы в экосистеме разделить на классы размеров, то мелкие животные будут гораздо многочисленнее крупных.

Практический аспект изучения потоков энергии в экосистемах связан с усилиями человечества создать из растений возобновляемые источники энергии (так называемое биологическое превращение энергии). Подсчитано, что огромное количество отходов, получаемое ежегодно после сбора урожая или вырубок леса, может дать энергию, эквивалентную 1% бензина или 4% электроэнергии, потребляемых в США за год. Однако этот потенциал ограничен энергетическими затратами на сбор материала. Посадка быстро растущих деревьев и других растений могла бы обеспечить основной возобновляемый источник энергии в будущем и стать одним из самых эффективных способов использования солнечной энергии.

РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ И ЭКОСИСТЕМ

Сукцессия

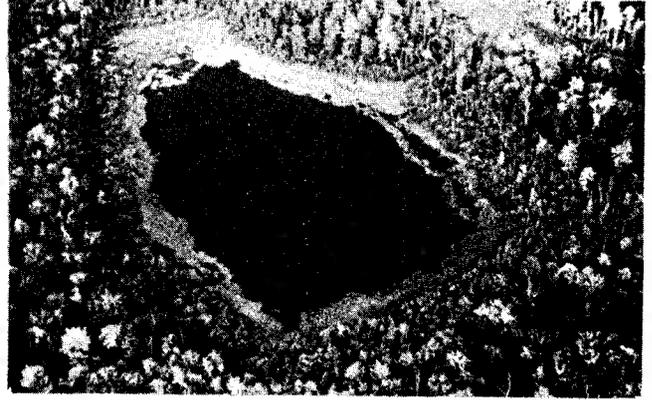
Некоторые растительные сообщества остаются стабильными многие годы, в то время как другие быстро изменяются. В последнем случае в их составе происходят закономерные смены, которые называются *сукцессией*. Вырубка в лесу быстро заселяется окружающими деревьями; сходным образом луг в конечном итоге сменяется лесом. Аналогичные явления наблюдаются и в природных открытых местообитаниях — в озерах, на скальных склонах и т. д. Процесс сукцессии непрерывен и идет по всей планете.

Скорость сукцессии на всех временно незанятых территориях различна. Некоторые озера, например, постепенно заполняются остатками водных растений, выступающие из воды виды формируют почву, и водоем превращается в луг, на котором может появиться влаголюбивый кустарник и, наконец, развиться характерный для этой природной зоны лес (рис. 31-14). Скалы под действием замерзания и оттаивания и других физических факторов выветриваются и разрушаются; этот процесс иногда ускоряется лишайниками, выделяющими определенные химические вещества, непосредственно разъедающие породу. Вокруг оснований лишайников накапливается почва, после чего они уступают место мхам и цветковым растениям (рис. 31-15). Корни цветковых растений раздвигают трещины в скале, разрушая ее все сильнее. В конечном итоге, возможно через сотни лет, этот процесс измельчения дает почву, заселяемую лесом или другой характерной для данного района растительностью. На ранних стадиях сукцессии часто преобладают растения, образующие симбиоз с азотфиксаторами. Другие примеры показаны на рис. 31-16.

Любая экосистема проходит различные стадии сукцессии до тех пор, пока не возникает «зрелое», так называемое *климаксовое сообщество*. Хотя характер этого конечного состояния зависит от климата, климаксовые сообщества часто гораздо стабильнее тех, на смену которым они появились. Организмы в них образуют очень сложную систему взаимоотношений.

Некоторые аспекты сукцессии имеют огромное значение для людей. Например, когда европейские поселенцы впервые прибыли в большом количестве в Калифорнию, они увидели там вдоль большей части массива Сьерра-Невада величественные леса из сосны Ламберта (*Pinus lambertiana*). Позже, несмотря на то что сторонники охраны природы пытались превратить некоторые из этих лесов в национальные парки, многие сосновые сообщества были замещены другими породами, в частности пихтой одноцветной (*Abies concolor*) и кедром ладаным (*Calocedrus decurrens*). Почему же это произошло?

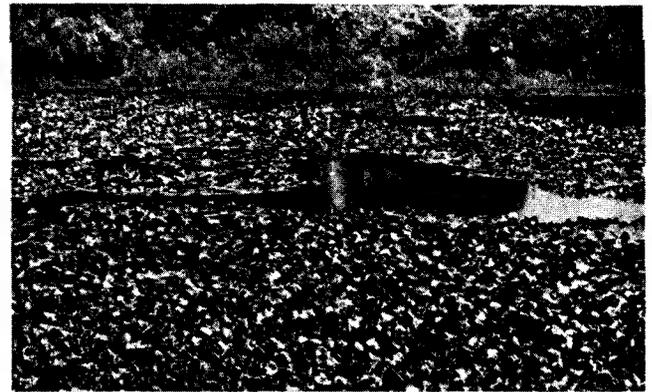
Рис. 31-14. А. Полупогруженная растительность вдоль края озера. Б. Растения с плавающими листьями, например кувшинка (*Nymphaea odorata*), распространяясь по всей поверхности водоема, постепенно заглушают донные виды. В. Водяной гиацинт (*Eichhornia crassipes*) играет аналогичную роль в более теплых областях. Г. Болотные злаки, осоки и рогозы (*Typha* spp.) на месте заросшего озера завершают сукцессию



А



Б



В



Г



Рис. 31-15. Ранняя стадия сукцессии на скалистом склоне. Лишайники начинают разрушать породу, а папоротники и бриофиты накапливают почву в небольших трещинах

Рис. 31-16. А. Молодые деревья пихты бальзамической (*Abies balsamea*), растущие под тополем (*Populus tremuloides*) и вытесняющие его, в северной Миннесоте; стадия лесной сукцессии, ведущей к климаксовому сообществу ели белой (*Picea glauca*) и пихты бальзамической. Б. Выход клена красного (*Acer rubrum*), поднимающийся над хвоей веймутовой сосны (*Pinus strobus*). Спелые сосны этого вида пропускают так мало света, что их собственные всходы под ними не выживают и сохраняется только подрост таких теневыносливых видов, как клены и дубы, способных там закрепиться. С другой стороны, сукцессия тормозится из-за подавления почвенных азотфиксирующих бактерий химическими веществами, вымываемыми из опавшей сосновой хвои



А



Б

Дело в том, что сосна Ламберта была на данной территории элементом определенной стадии лесной сукцессии, причем эта стадия поддерживалась периодическими пожарами. После появления европейцев масштабы и частота пожаров значительно уменьшились. Без периодических слабых прореживающих пожаров, «пробегавших» по соснякам, возникли такие густые заросли кустов и невысоких деревьев, что светолюбивые сосны не смогли возобновляться. Только система контролируемых палов способна сохранить оставшиеся леса из сосны Ламберта в их исходном состоянии (рис. 31-17, Б).

Реколонизация

Когда люди преобразуют ландшафт, происходят изменения в структуре сообществ. На заброшенных полях, голых песчаных дюнах, на улицах покинутых поселков американского Запада происходит сукцессия в направлении экосистем, более или менее напоминающих существующие на соседних, менее нарушенных территориях (рис. 31-18). Если времени достаточно, сукцессионный процесс может постепенно привести к восстановлению коренной растительности. Например, считается, что в северных лиственных лесах Северной Америки и Евразии для восстановления растительной биомассы и питательных веществ, удаленных из них в результате вырубки деревьев, требуется от 60 до 80 лет. В других сообществах этот процесс может идти быстрее или медленнее. В любом случае для его успеха требуются значительное время и источник семян для реколонизации. Во многих регионах, особенно в тропиках, этих условий нет из-за сильного воздействия, оказываемого на растительность быстро растущим населением, и общей бедности (см. гл. 30).

После природных катастроф реколонизация приводит к таким же изменениям. Например, в августе 1883 г. сильное вулканическое извержение уничтожило половину острова Кракатау в Зондском проливе (40 км от Явы), а оставшаяся его половина покрылась слоем пемзы и пепла толщиной более 31 м. Были засыпаны и соседние острова, так что вся растительность и животный мир на них погибли. Однако вскоре после этого началась реколонизация Кракатау, и ожидавшееся число (исходя из первоначального разнообразия орнитофауны) — около 30 видов сухопутных и пресноводных птиц — восстановилось здесь в течение примерно 30



А



Б

Рис. 31-17. А. После лесного пожара начинается вторичная сукцессия, т. е. восстановление растительности от ближайших неповрежденных огнем участков. Некоторые растения дают поросль от своих оснований, другие рас-

сеивают на гарь большое количество семян. В одной группе сосен шишки не раскрываются и не рассыпают семена до тех пор, пока на них не подействует огонь (см. также рис. 19-7). Б. Сосна Ламберта в южной части массива

Сьерра-Невада в Калифорнии. После прекращения (благодаря усилиям людей) лесных пожаров, этот вид замещается другими деревьями, например кедром ладанным (*Calocedrus decurrens*) (огромное дерево справа на снимке)



А



Б

Рис. 31-18. А. Лес с сосной ладанной (*Pinus taeda*) на экспериментальной делянке научной станции «Толл-Тимберс» около

Таллахасси (Флорида). Последний контролируемый пал на этой территории был проведен 23 марта 1967 г. Б. В

отсутствие пожаров здесь быстро идет сукцессия. Фотография сделана на том же месте в 1982 г.



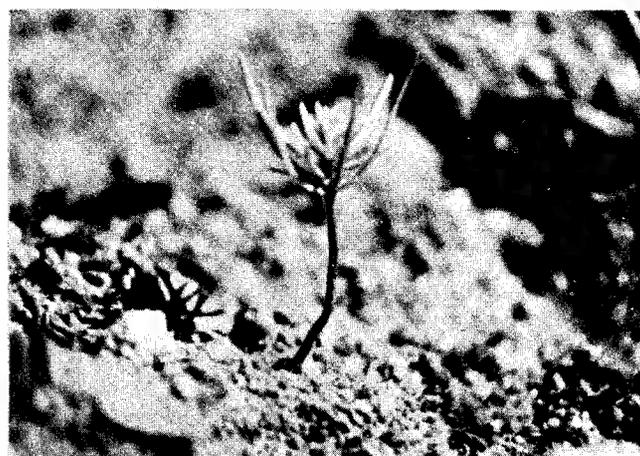
А



Б



В



Г

Рис. 31-19. Последнее извержение вулкана Сент-Хеленс в шт. Вашингтон произошло 18 мая 1980 г. А. Продуктивные леса из дугласии (*Pseudotsuga menziesii*), тсуги западной (*Tsuga heterophylla*) и пихты *Abies amabilis* и *A. procera*, вываленные боковой ударной волной. Б. На

площади более 60 км² отложился мощный слой вулканического материала. В. Летом 1980 г. из-под пепла проросло большое количество многолетних трав, в частности иван-чай (*Epilobium angustifolium*). Эта фотография сделана через год после извержения. Г. Дугласия и мно-

гие другие растения с семенами, распространяемыми ветром, реколонизировали участки, покрытые таким глубоким слоем вулканических отложений, что растения, погребенные под ними, погибли. Эта фотография сделана в 1984 г.

лет. Быстро происходило и заселение растениями: уже к 1934 г. на острове было зарегистрировано более 270 их видов.

В шт. Вашингтон (США) при сильном извержении вулкана Сент-Хеленс 18 мая 1980 г. мощная лавина вулканического материала с вершины и северной стороны горы сошла в долину реки Норт-Таутл. В течение 15 мин более 61 000 га леса и рекреационных территорий были опустошены боковой ударной волной, вывалившей древостой на 21 000 га и погубившей деревья и другие растения, оставив их на корню, еще на 9700 га. Кроме того, девятичасовое извержение покрыло всю площадь полуметровым слоем пепла, пемзы и камней, разбросанных этой волной (рис. 31-19).

Жизнь стала возобновляться на склонах, пострадавших от извержения, почти сразу, но растения смогли пробиться сквозь толщу вулканических отложений только следующей весной. Большая часть этих отложений была вскоре размыта, и сюда попали распространяемые ветром семена и плоды. Такой занос был особенно важен для территорий, покрытых лавинным материалом и застывшей вулканической лавой с

пеплом настолько сильно, что растения, погребенные под ними, погибли. Выжили многие мелкие животные как под землей, так и в озерах и ручьях; позвоночные вскоре также вернулись на эти земли. Периоды между извержениями этого вулкана составляли за последние 35 веков 100—150 лет, поэтому сам характер повреждений и восстановительные процессы, наблюдавшиеся учеными после 1980 г., типичны для природных явлений, периодически влияющих на живые системы в вулканических районах.

События, следовавшие за извержением Сент-Хеленс, — яркий пример сукцессии, однако не следует забывать, что она типична для всех сообществ и происходит во всем мире. Это один из факторов, поддерживающих разнообразие живого на нашей планете.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экосистема — высший уровень биологической сложности и единства. Это приводимый в действие энергией солнца само-

поддерживающийся комплекс, в котором происходит регулируемый круговорот необходимых биогенов. В пределах экосистем сообщества организмов взаимодействуют с физической средой.

Некоторые из взаимосвязей существ внутри сообществ могут быть объединены в три основные группы: мутуализм, конкуренция и отношения растение — фитофаг. Мутуализм полезен обоим взаимодействующим популяциям. Примеры его — образование лишайников, развитие азотфиксирующих бактерий в клубеньках на корнях бобовых, микоризные ассоциации грибов и корней сосудистых растений, тесная взаимоприиспособленность некоторых цветковых и их опылителей.

Конкурентные отношения установлены для большинства обитающих вместе растений. Одной из важнейших форм является конкуренция за свет. Растения также вырабатывают защитные химические вещества, подавляющие рост по соседству других видов. Такие аллелопатические отношения играют большую роль в определении будущей структуры сообществ.

Фитофаги регулируют размножение растений, уничтожая их фотосинтезирующие, запасные или репродуктивные органы. Растения противодействуют этим повреждениям, приобретая в процессе эволюции шипы, жесткие листья или, что наиболее важно, химические средства защиты. Когда насекомое вырабатывает устойчивость против растительных токсинов, оно получает не только новый и часто почти нетронутый источник пищи, но может также использовать эти производимые растением вещества для защиты от собственных врагов. Взаимосвязи в процессе опыления — особый случай отношений растение — фитофаг, при котором привлечение последнего важнее его отпугивания. Некоторые отношения растений с фитофагами в значительной степени мутуалистичны, например облигатные связи между шиповатыми акациями и обитающими на них муравьями на востоке Мексики.

Экосистема состоит из неживых элементов и двух типов живых существ — автотрофов и гетеротрофов. Среди гетеротрофов различаются первичные консументы (растительоядные), вторичные консументы (плотоядные и паразиты) и, наконец, деструкторы. Организмы этих трофических уровней объединены в пищевые цепи или сети.

Проходя через экосистему, примерно 0,1—1% падающей солнечной энергии превращается зелеными растениями в энергию химических связей. Когда растения поедаются животными, около 2—10% их энергии накапливается на следующем трофическом уровне; со сходной эффективностью идет и дальнейшая передача энергии по пищевой цепи. Количество ее, остающееся после нескольких таких переходов, настолько мало, что пищевые цепи редко включают более трех или четырех звеньев.

Сукцессии происходят на опустошаемых искусственным или естественным путем территориях или при появлении новых субстратов, например застывшей вулканической лавы, скальных обнажений, песчаных или гравийных островов на реке. В ходе сукцессии виды растений и животных постепенно сменяют друг друга; некоторые из них характерны только для ранних ее стадий, другие — только для более поздних. Количество органического вещества, накопленного организмами в процессе сукцессии, возрастает, разнообразие видов в экосистеме значительно увеличивается, а отношения между ними становятся все более сложными. Пик продукции наблюдается довольно рано, а на более поздних стадиях быстро усиливается процесс дыхания. В конечном

итоге сукцессия приводит к климаксовому сообществу, воспроизводящему себя неопределенно долго, если не происходит каких-то глубоких изменений среды.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ПЕСТИЦИДЫ И ЭКОСИСТЕМЫ

Только в США для обработки посевов ежегодно производится приблизительно 0,5 млрд. т пестицидов. Подсчитано, что из этого огромного количества только около 1% фактически воздействует на вредные организмы, а остальное либо проникает в почву, воду и другие организмы той же экосистемы, либо переносится в соседние экосистемы, что может крайне отрицательно сказываться на их функционировании. Например, не исключена гибель определенных видов, что иногда ведет к нарушению функционирования экосистемы в целом или косвенно к исчезновению других видов. Популяции важнейших деструкторов, например дождевых червей или других почвенных организмов, могут под действием пестицидов настолько сократиться, что экосистема как таковая прекратит свое существование. Интенсивность такого воздействия зависит от токсичности химических веществ и от их устойчивости в окружающей среде.

Одна из проблем, связанных с некоторыми химическими загрязнителями, состоит в том, что они имеют тенденцию концентрироваться по мере прохождения по пищевым цепям, достигая максимального содержания в их конечных звеньях — в теле хищных животных. Например, хлорорганические пестициды, в частности ДДТ (в США и других развитых странах он в настоящее время запрещен законом), накапливаясь в тканях хищных птиц, служили причиной ненормального истончения скорлупы откладываемых ими яиц. Такие яйца часто раскалывались задолго до вылупления птенцов, что заметно сокращало плодовитость видов. Кроме того, многие популяции насекомых, бактерий и грибов вырабатывали устойчивость к пестицидам, предназначенным для борьбы с ними. По приблизительной оценке, из 2000 видов основных насекомых-вредителей около четверти уже включают популяции, нечувствительные к одному или нескольким инсектицидам. Точно так же у ряда сорных растений появилась устойчивость к гербицидам (см. гл. 30).

Другие воздействия не столь прямолинейны. Например, полезные хищники, поддерживающие в естественных условиях низкий уровень популяций вредителей, могут погибнуть в результате отравления пестицидами, что приведет к вспышке численности тех видов, против которых применялись эти химикаты. Как и в большинстве случаев антропогенного вмешательства, общий результат применения пестицидов заключается в снижении разнообразия экосистем, которые ими затронуты. Несмотря на эти осложнения, высокоурожайное сельское хозяйство сейчас существенно зависит от применения таких химикатов.

Однако в связи с тем что их воздействие зачастую приводит к драматическим последствиям, ученые активно ищут альтернативные способы защиты растений. К ним относятся селекция культур, устойчивых к вредителям (при этом будут полезны методы генной инженерии, описанные в предыдущей главе), разработка менее токсичных и менее стойких пестицидов, чем используемые в настоящее время, комплексные системы борьбы с вредителями, включающие использование хищников и болезней вредителей, а также рациональные пестицидные обработки.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

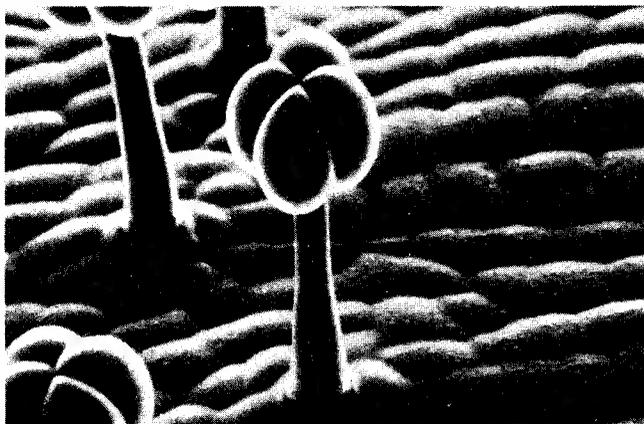
СИСТЕМЫ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ
СЕМЕЙСТВА ПАСЛЕНОВЫХ

Многие растения из семейства пасленовых (*Solanaceae*), к которому относятся такие экономически важные для человека культуры, как картофель (*Solanum*), томаты (*Lycopersicon*) и табак (*Nicotiana*), в качестве одного из основных средств защиты от вредных насекомых выработали железистые волоски, выделяющие липкие, а в некоторых случаях и токсичные жидкости. У разводимого картофеля (*Solanum tuberosum*) таких волосков нет, но некоторые его дикие родственники (например, *Solanum berthaultii*) густо покрыты ими на листьях и стебле. Приклеиваясь к липким выделениям, насекомые как бы попадают в ловушку и постепенно умирают от истощения. Этот защитный механизм эффективен против многих их видов, включая таких важнейших вредителей картофеля, как тли, земляные блошки и цикадки. В настоящее время в нескольких странах предпринимаются попытки получить такие волоски и у высокоурожайных сортов культурного картофеля, который легко скрещивается с *S. berthaultii*.

Железистые волоски — только один из элементов защитного арсенала пасленовых. Листья представителей этого семейства богаты такими алкалоидами, как никотин, атро-

пин и гиосциамин, которые ядовиты для многих фитофагов и обуславливают галлюциногенные свойства дурмана обыкновенного (*Datura stramonium*) и других пасленовых. Стероидные гликозиды, найденные в их листьях, также предохраняют растения от поедания многими фитофагами, но одновременно стимулируют к нему многих насекомых, специализированных на питании растениями этого семейства. Как уже упоминалось в предыдущей главе, некоторые виды *Solanum* изучаются в настоящее время как возможный источник стероидных молекул для использования в производстве противозачаточных средств. Кроме того, как показано К. Нелсон из Университета шт. Вашингтон, томаты и картофель при сильном одиночном повреждении вырабатывают в течение четырех часов два различных высококонцентрированных ингибитора протеиназ, два фермента, нарушающие пищеварение у фитофагов. Концентрации ингибиторов остаются без изменений еще 5 ч, после чего резко падают.

На фотографии, сделанной с помощью сканирующего электронного микроскопа (А), показан ловчий волосок на листе *Solanum berthaultii*. Липкое вещество выделяется, когда его четырехстворчатая головка вскрывается при соприкосновении с насекомым. Другие снимки, полученные с использованием такого же микроскопа (Б, В, Г), показывают (с возрастающим увеличением) тлю *Myzus persicae*, приклеенную к стеблю *S. berthaultii* липким веществом из этого волоска.



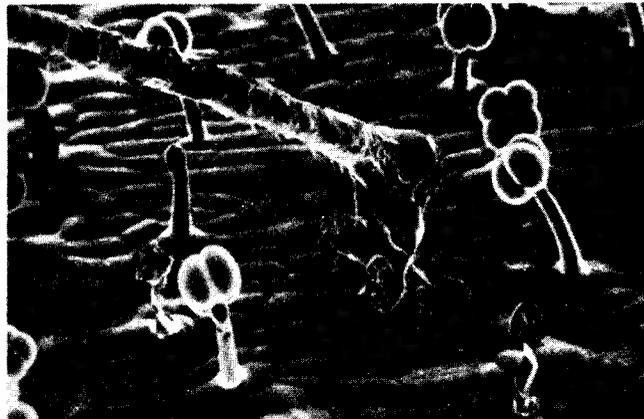
А



Б



В



Г

Биом — это климатически обусловленная совокупность сухопутных экосистем со специфической растительностью, между которыми происходит обмен водой, питательными веществами и организмами, включая людей. Отдельный биом занимает большую территорию, земной поверхности, встречаясь обычно на нескольких континентах. Биомы можно классифицировать различными способами, но категории, обсуждаемые в этой книге, дают наиболее полное представление о растительности планеты.

Их распространение (рис. 32-1) определяется тремя типами физических факторов: (1) глобальной циркуляцией воздуха, особенно направлениями, в которых дуют важнейшие ветры, несущие влагу; (2) распределением солнечного тепла и относительной сезонностью климата; (3) размещением по планете, высотой и ориентацией горных систем. Взаимодействие этих факторов и приводит к разнообразию растительного покрова на поверхности Земли.

ЖИЗНЬ НА СУШЕ

Наземные растения сталкиваются с разнообразными трудностями. В большинстве регионов они испытывают периодическую засуху, быстрые суточные, а также сезонные колебания температуры. Они должны переживать неблагоприятные для роста сезоны, часто произрастая на субстратах с далеким от оптимального минеральным составом, подвергаться действию гравитации (которая влияет на сухопутные растения гораздо сильнее, чем на водные). Однако жизнь на суше имеет и свои преимущества: за исключением больших высот, кислород в воздухе распределен более равномерно, чем в воде, и углекислота здесь также более доступна.

Поверхность суши прерывается морями и океанами, и это ее разделение оказывает огромное влияние на распространение организмов. Кроме того, отдельные участки суши резко различаются осадками, субстратом, климатом и другими особенностями. Такие различия приводят к тому, что распространение любого наземного организма гораздо более ограничено, чем организма со сходными размерами и подвижностью в море (рис. 32-2).

Рис. 32-1. Распределение биомов по земному шару. Карта была специально составлена для этой книги А. Кляклером из Кингсского университета. Из-за ее глобального объема масштаб относительно мал, поэтому очертания видены генерализованы. Следует учесть, что почвенные биомы не однородны и включают множество различных растительных сообществ. Границы между биомы имеют весьма размытые очертания, а в некоторых местах они размыты и представляют собой широкие переходные зоны.

- 1 Дождевые леса
- 2 Саванны
- 3 Субтропические смешанные леса
- 4 Муссонные леса
- 5 Тропические смешанные леса
- 6 Южноамериканские редколесья и скраб
- 7 Пустыни и полупустыни
- 8 Можжевеловая степь
- 9 Степи
- 10 Умеренные листопадные леса
- 11 Смешанные леса западного побережья
- 12 Умеренные смешанные леса
- 13 Альпийская тундра и горные биомы
- 14 Средиземноморский скраб
- 15 Тайга
- 16 Арктическая тундра
- 17 Ледяная пустыня





Связь климата с географическим положением

Растения и растительные сообщества изменяются в зависимости от условий природной среды. Например, атмосферная температура в целом уменьшается с возрастанием широты. Если говорить о ее среднегодовых значениях, то самый жаркий климат не на экваторе, а на широте 10° с. ш.; только в январе на экваторе жарче. В июле самая теплая параллель — 20° с. ш. В Северном полушарии среднегодовые температуры в целом выше, чем в Южном, из-за присутствия гораздо более обширных масс суши. Среднегодовая температура на экваторе $26,3^\circ\text{C}$, на широте 40° с. ш. 14°C , а на широте 40° ю. ш. $12,4^\circ\text{C}$. Как и при движении от экватора на север и на юг, похолодание происходит и с увеличением высоты. Как правило, изменение средней атмосферной температуры, соответствующее смещению на 1° широты, происходит при подъеме приблизительно на 100 м. Это играет важную роль в распространении наземных организмов. Например, растения и животные, характерные для Арктики, могут встречаться на экваторе в высокогорьях, особенно если хребты далеко простираются на север и на юг (рис. 32-3).

Однако между высокоширотными и высотными местобитаниями имеются и существенные различия. В горах воз-



Рис. 32-2. Этот папоротник (*Asplenium viride*) растет в трещинах скал на массиве Сьерра-Батс в округе Сьерра (север Калифорнии). В сходных местобитаниях он встречается по всему Северному полушарию как в Северной Америке, так и в Евразии, но в Северной Америке другие известные его местонахождения отмечены в центре шт. Вашингтон и на северо-востоке Невады, в обоих случаях примерно в 1000 км от Сьерра-Батс. По всему своему ареалу этот вид растет на скалах в относительно удаленных друг от друга пунктах, попадая в новые места с помощью разносимых ветром спор. Однако Сьерра-Батс находится особенно далеко от области его более непрерывного распространения и представляет собой прекрасный пример дизъюнкции (разорванности) ареалов растений и животных в целом

дух прозрачнее и солнечная радиация интенсивнее. Большая часть атмосферных водяных паров, играющих основную роль в предотвращении остывания земли по ночам, сосредоточена ниже 2000 м над уровнем моря. Соответственно ночи в горах часто гораздо холоднее, чем на той же широте на низменностях. Кроме того, у полюсов длина дня и температурный режим изменяются в течение года очень сильно, а у экватора относительно слабо (рис. 32-4). Поэтому «арктические» организмы, достигающие по горным хребтам экватора, должны приобрести физиологические адаптации, соответствующие различиям между высокоширотными (арктическими) и высотными (альпийскими) условиями.

Температурный режим часто весьма различен на разных склонах одного горного массива. Зимой, например, в средних широтах Северного полушария южные и западные склоны обычно суше северных и восточных, поскольку северные склоны не получают прямого солнечного излучения, а восточные получают его утром, когда воздух еще не прогрет. Далее, летом после полудня солнце нагревает землю гораздо сильнее, чем утром, из-за уменьшения количества водяных паров в атмосфере. В результате взаимодействия инсоляции и облачности в Северном полушарии самые сухие склоны обычно направлены на юго-запад. (А какие, по-вашему, самые сухие склоны в горах Южного полушария?) По тем же самым причинам мхи и лишайники чаще растут или лучше развиты на северо-восточной стороне деревьев в Северном полушарии, на чем основан широко известный способ ориентирования в лесу без компаса. Однако эта связь хорошо прослеживается только в достаточно освещенных местах.

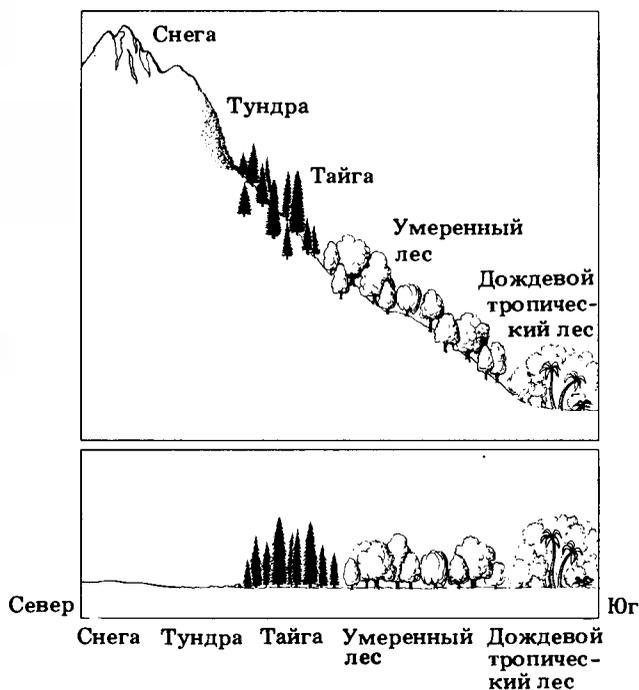


Рис. 32-3. Можно наблюдать сходную последовательность смены растительных сообществ, проезжая сотни километров с юга на север или просто поднимаясь высоко в горы. Этот параллелизм между широтой был впервые отмечен Александром фон Гумбольдтом

Вследствие сложных взаимоотношений между изменчивыми местными условиями распространение биомов по планете не такое, как можно было бы ожидать, если бы Земля представляла собой правильный шар. Кроме того, крупнейшие изменения растительности в прошлом сказываются и на ее сегодняшнем облике. Ниже будут приведены примеры того, как взаимодействие климата, топографии и типа почвы определяет распространение биомов, которых мы рассмотрим 17 (см. карту на рис. 32-1): дождевые леса, саванны и листопадные тропические леса (включая саванны, смешанные субтропические, муссонные и смешанные тропические леса, южные редколесья и скраб¹⁾), пустыни (включая пустыни, полупустыни и можжевеловые саванны); травяные сообщества, умеренные листопадные леса, умеренные смешанные и хвойные леса (включая смешанные леса западного побережья, умеренные смешанные леса, альпийскую тундру и горные леса), средиземноморский скраб, тайгу, арктическую тундру (включая арктическую тундру и ледяную пустыню).

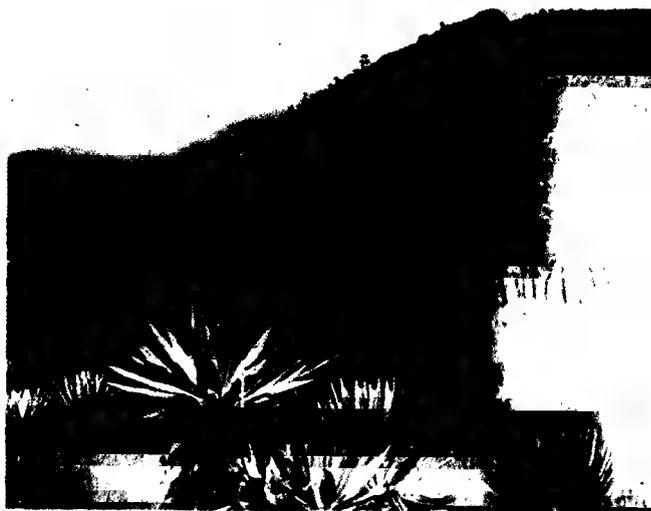


Рис. 32-4. В высокогорьях тропиков температура слабо изменяется в течение года, но заморозки возможны каждую ночь. Такие необычные условия привели к появлению в процессе эволюции растений с причудливыми формами роста, например этих гигантских эспелетий (*Espeletia grandiflora*) из семейства сложноцветных в Колумбии. У этих растений апикальная меристема защищена от замерзания плотно собранными на верхушке листьями, мясистой структурой всего растения и ступенчатым покровом отражающих свет серебристых волосков. Такие приспособления особенно важны в условиях сильного ультрафиолетового облучения в тропических горах, особенно опасного для белков и нуклеиновых кислот в листьях

ДОЖДЕВЫЕ ЛЕСА

В дождевом тропическом лесу с доминированием широколиственных вечнозеленых деревьев обитает больше видов растений и животных, чем во всех остальных биомах земли вместе взятых. В любое время года ни вода, ни температура не являются здесь лимитирующими факторами. Несмотря на множество видов, число особей каждого из них относительно невелико; на 1 га определенная древесная порода может быть представлена всего одним экземпляром. В дождевом тропическом лесу не только больше различных организмов, но и взаимоотношения их гораздо сложнее, чем в любом другом биоме (рис. 32-5).

В таком лесу до земли доходит очень мало света, а осадков (дождя) выпадает от 200 до 400 см в год. Органических остатков накапливается очень мало. Деструкторы быстро разлагают опавшие листья и стебли растений, а также тела погибших животных. Высвобождающиеся при этом питательные вещества быстро усваиваются микоризой или вымываются дождями из почвы. Хотя количество осадков по месяцам может сильно варьировать, выраженного сухого сезона не бывает.

Растения дождевого тропического леса, как правило, не имеют специальных приспособлений, позволяющих переживать неблагоприятные засушливые или холодные сезоны. Подавляющее большинство их видов — деревья, обильны деревянистые лианы. Очень богата флора *эпифитов*, растущих на деревьях в освещенной зоне высоко над землей. Не имея прямого контакта с почвой, они получают воду из влажного воздуха лесного полога и непосредственно от дождей, а минеральные вещества — из пыли и с поверхности заселенных растений. Наряду с эпифитами и лианами в кронах обитает много видов животных; именно в этой части дождевого тропического леса фауна наиболее обильна и разнообразна.

Из-за того что почва в таком лесу освещена очень слабо, травянистых растений здесь крайне мало, причем они сосредоточены главным образом в просветах сомкнутого полога (окнах). Деревья дождевого тропического леса обычно крупнее, чем в умеренных регионах, и часто достигают 40—60 м

в высоту. К тому же они очень разнообразны; на 1 га редко можно встретить менее 40 пород, в то время как в лесах умеренной зоны это число обычно относительно небольшое. Тем не менее дождевые тропические леса внешне очень однообразны. Деревья обычно ветвятся только высоко над землей. Поскольку их корни, как правило, неглубоко уходят в почву, они часто досковидно расширены у основания ствола, что обеспечивает ему жесткую широкую опору. Листья среднего размера, кожистые, темно-зеленые; кора тонкая и гладкая; цветки обычно невзрачные, зеленоватого или беловатого цвета. Такие леса часто образуют несколько ярусов крон: нижние состоят из подроста более крупных деревьев и относительно малого числа низкорослых пород.

На земном шаре три основные области распространения дождевых тропических лесов. Самая обширная из них — бассейн Амазонки в Южной Америке с ответвлениями к побережью Бразилии, в Центральную Америку, восточную Мексику и на некоторые острова Карибского моря. В Африке крупный массив дождевых лесов находится в бассейне Заира, откуда этот биом доходит до западного побережья Либерии. Третья область дождевых лесов тянется от Шри-Ланки и восточной Индии до Таиланда, Филиппин, Индонезии и Новой Гвинеи, захватывая узкую полосу северо-восточного побережья Австралии (см. рис. 32-1). В Северной Америке

¹⁾ Скрабом называют заросли склерофильных кустарников. — Прим. ред.

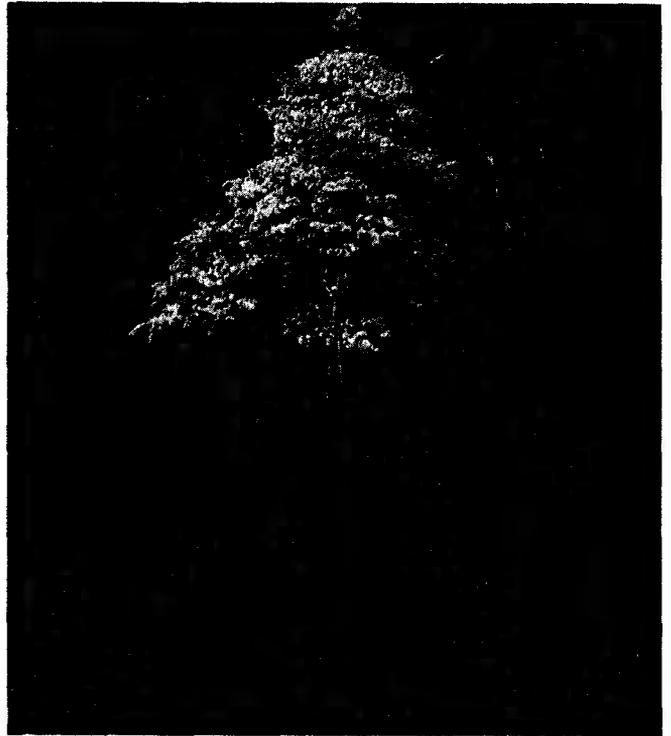
дождевые тропические леса существуют только в южной Мексике, а также на Пуэрто-Рико и в северной части Гаити в Карибском море (рис. 32-6). Умеренные дождевые леса с доминированием широколиственных вечнозеленых деревьев, сходных с тропическими, произрастают вдоль восточного побережья Австралии, в Тасмании и местами в Новой Зеландии (см. рис. 31-1).

Дождевые тропические леса занимают сейчас примерно половину лесных площадей на Земле, но они систематически уничтожаются человеком. Быстрое увеличение населения в тропиках в сочетании с традиционными способами земледелия, включающие вырубание леса с последующей кратковременной обработкой расчищенного участка, распространяясь на все больших территориях, стали приводить к катастрофическим последствиям. Многие виды растений, животных и микроорганизмов оказались в результате такого разрушения на грани вымирания (см. гл. 30).

Одна из причин быстрого исчезновения тропических лесов под влиянием человеческой деятельности — природа их почв. Многие из этих почв сложились в условиях стабильных высоких температур и обильных осадков и являются относительно неплодородными. Более половины почв в тропиках кислые, бедные кальцием, фосфором, калием, магнием и другими питательными веществами. Более того, фосфор в них имеет тенденцию соединяться с железом или алюминием, образуя недоступные для растений нерастворимые соединения; часто здесь наблюдаются токсичные концентрации алюминия. Корни, как правило, распространяются в поверхностном слое мощностью не более нескольких сантиметров и быстро поглощают биогены, высвобождающиеся при разложении опада, возвращая их живым частям растений. Ниже этого тонкого слоя почвы, легко разрушающегося при вырубке леса, органических веществ по сути дела нет. В связи с этим возделывание тропических почв представляет значительные трудности, хотя доступных питательных веществ в них сразу после расчистки участка может быть достаточно для получения хороших урожаев в течение двух-трех лет. И все же тропические леса во всем мире вырубаются и выжигаются во все возрастающих масштабах, главным образом для создания полей, становящихся совершенно неплодородными уже через несколько лет. Подсчитано, что в начале следующего столетия большинство дождевых тропических лесов исчезнет с лица земли; они сохранятся только на западной части бассейна Амазонки и в центральной Африке.

САВАННЫ И ЛИСТОПАДНЫЕ ТРОПИЧЕСКИЕ ЛЕСА

Саванны представляют собой травяные (в основном злаковые) сообщества с широколиственными листопадными или вечнозелеными деревьями, произрастающими одиночно или рощами. В некоторых саваннах доминируют деревья, часто растущие довольно густо, в других — кустарники. Этот биом занимает область между вечнозелеными дождевыми тропическими лесами и пустынями (рис. 32-7). Саванновые деревья обычно листопадные и теряют свои листья в сухой сезон. Саванны покрывают обширные территории Восточной Африки (см. рис. 32-1) и окружают дождевые леса повсюду, где дожди выпадают в меньшем количестве и лишь в определенных сезонах. Они встречаются также между прериями и умеренными листопадными лесами, между прериями и тай-



А

Рис. 32-5. Дождевой тропический лес. А. Разнообразие деревьев, достигающее иногда нескольких сот видов на гектар, особенно заметно, когда отдельные растения начинают цвести, как это гваяковое дерево (*Tabebuia chrysantha*) в Панаме. Б. Дерево с досковидными корнями в равнинном лесу Таиланда. В. Гриб *Dictyophora duplicata*. Г. Густой покров из эпифитов на дереве в Колумбии. Д. Орхидея, растущая на стволе манго в Эквадоре. Е. Лианы, подобные этому опыляемому колибри страстоцвету (*Passiflora coccinea*), обильны в дождевых тропических лесах (Ж)

гой в Северной Америке¹⁾, на большей части восточной Мексики и Кубы, в южной Флориде (рис. 32-8).

В саваннах годовое количество осадков обычно гораздо меньше, чем в дождевых тропических лесах, и часто составляет 90—150 см в год. Из-за сезонной засухи и разреженной растительности шире амплитуда среднемесячных температур. К саваннам относят и густые колючекустарниковые заросли (серрадо), покрывающие обширные площади Бразилии. Саванны и сходные с ними по сезонному ритму листопадные тропические и субтропические сообщества по мере возрастания количества осадков и выравнивания их сезонного распределения постепенно переходят в дождевые тропические леса, а те в свою очередь полосами проникают в глубь саванн вдоль рек (галерейные леса). По направлению к полюсам саванны и близкие к ним типы растительности сменяются пустынями.

¹⁾ В советской литературе физиономически сходные с саваннами сообщества умеренного пояса называют лесостепью. — Прим. ред.



Рис. 32-6. Дождевой тропический лес в Северной Америке. Такой лес занимает также часть островов Гаити и Пуэрто-Рико в Карибском море

В связи с редкостью деревьев почва в саваннах, как правило, хорошо освещена, поэтому здесь обычны многолетние травы (в основном злаки). Много и луковичных растений, способных переносить периодические пожары. Из-за того что благодаря обильным сезонным дождям развивается густой покров многолетних трав, очень мало однолетников. Редки также эпифиты.

Саванновые деревья часто имеют толстую кору. Они обильно ветвятся, но редко превышают в высоту 15 м. Почти все теряют листья в начале сухого сезона и цветут в безлист-

ном состоянии. Листья обычно мельче, чем у вечнозеленых деревьев дождевых лесов, поэтому теряют меньше воды в ходе транспирации.

В Юго-Восточной Азии обширные площади заняты муссонными лесами (см. рис. 32-1), сходными с саваннами наличием сухого сезона. Однако деревья в них растут гораздо гуще; как и кустарники, они главным образом широколиственные и листопадные. Муссонные леса — особенно широко распространенный тип сезонного листопадного леса, однако в различных частях тропиков можно встретить и другие его типы. Муссонные леса произрастают также на севере полуострова Юкатан в Мексике и в восточной Бразилии (см. рис. 32-1). В регионах, где они распространены, часть года выпадает много осадков, приносимых влажными, дующими с океана муссонами, но хорошо выражен и сухой сезон, во время которого деревья теряют свои листья.

В тропических и субтропических областях с сезонной засухой встречаются и другие типы листопадных и частично листопадных лесов. Большая часть Флориды и обширные территории юго-востока США покрыты субтропическими смешанными лесами (рис. 32-9). Сосны и другие вечнозеленые деревья (рис. 32-10) растут здесь вместе с листопадными породами; осадки выпадают главным образом летом. Тропические смешанные леса с большей долей вечнозеленых древесно-кустарниковых видов, чем в субтропических, встречаются местами в восточной и южной Бразилии и на севере Австралии (см. рис. 32-7). Близкие сообщества субтропических и тропических смешанных лесов, редколесья и скраба представлены в Аргентине (см. рис. 32-1).

Существование саванн и муссонных лесов Африки (рис. 32-7) и других регионов в значительной степени зависит от периодических пожаров. Зима здесь длинная и жаркая, поэтому местные жители часто выжигают растительность, чтобы стимулировать отрастание молодой травы для дичи, на которую они охотятся, а также и для выпасаемых домашних животных.



Рис. 32-7. Саванна в Кении с зебрами, жирафой и антилопой пала. Переходный характер этого биома, расположенного

между дождевым тропическим лесом и пустыней, прослеживается в сочетании

злаков, кустарников и низкорослых деревьев. На заднем плане — акации



Рис. 32-8. Распространение саванн в Северной Америке



Рис. 32-9. Распространение субтропических смешанных лесов в Северной Америке



Рис. 32-10. Сосна Эллиота (*Pinus elliottii*) — одна из широко распространенных вечнозеленых древесных пород, встречающаяся в субтропических смешанных лесах юго-востока США

ПУСТЫНИ

Обширные пустыни расположены в зонах высокого атмосферного давления, окаймляющих тропики примерно на уровне параллели 30°, а кроме того, простираются в направлении полюсов во внутренних частях континентов (см. рис. 32-1). Часто здесь выпадает менее 20 см осадков в год. В пустыне Атакама по побережью Перу и на севере Чили их среднегодовое количество не составляет и 2 см. Огромные

пустыни расположены в Северной Африке и на юге этого континента, где в пустыне Намиб обитают некоторые из самых удивительных в мире организмов, включая вельвичию (см. рис. 18-35). Эти сообщества имеются также на Ближнем Востоке, на западе Северной и Южной Америки, в Австралии. Величайшая пустыня мира — Сахара, занимающая все пространство от атлантического побережья Африки до Аравии. Вторая по величине — Австралийская пустыня, покрывающая около 44% площади континента. В Северной Америке этот биом занимает менее 5% (рис. 32-11).

Многие пустыни характеризуются очень высокими температурами; в некоторых из них они обычно превышают летом 36°C. Но есть и более холодные; например в Большом Бассейне на западе Северной Америки между массивом Сьерра-Невада, Каскадными и Скалистыми горами в течение года бывают лишь несколько теплых недель. Обычно водяной пар в воздухе пустынь, даже когда его относительно много, не может конденсироваться из-за высокой температуры. Поскольку растительность в целом очень разрежена, ночью тепло интенсивно отдается поверхностью почвы, в результате чего возникают резкие суточные колебания температуры.

Сезонное распределение осадков в пустынных областях примерно такое же, что и в прилегающих районах. Ближе к экватору дожди выпадают летом, ближе к полюсам — зимой. Между этими зонами, например на равнинах Аризоны, может наблюдаться два годовых пика осадков, и, как правило, два периода интенсивного роста растений зимой и летом, причем в каждый из них активизируются разные виды. В целом сезонная ритмика пустынных растений отражает их происхождение; мигрировавшие из мест активного зимнего роста сохраняют его и в пустыне, а проникшие из областей, где развитие приходится на период летних осадков, продолжают активно вегетировать летом, если в этот сезон им достаточно влаги.

Однолетники в пустынях и семиаридных районах пред-

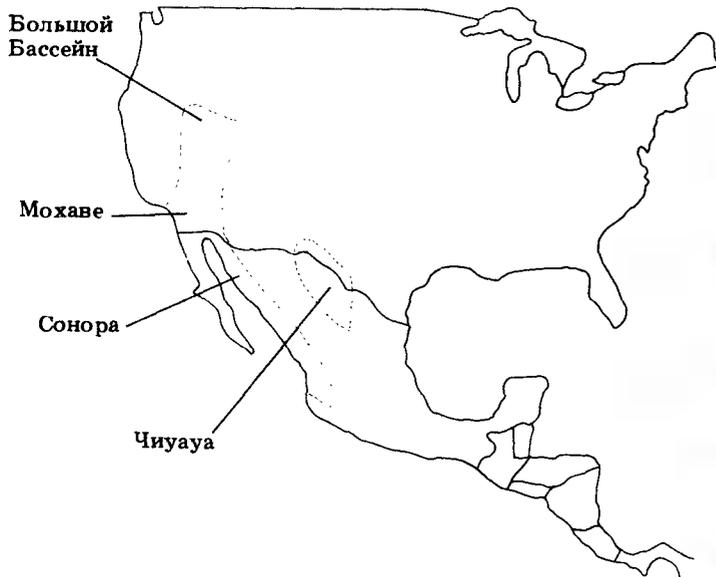


Рис. 32-11. Североамериканские пустыни. Пустыня Сонора простирается от южной Калифорнии до западной Аризоны и на юг до Мексики. Некоторые из ее характерных растений показаны на рис. 32-12, А—В. К северу от Соноры лежит пустыня Мохаве; одно из типичных для нее растений — юкка (*Yucca brevifolia*) (рис. 32-12, Г). Здесь находится Долина Смерти с самой низкой точкой континента (90 м ниже уровня моря), расположенной всего в 130 км от горы Уитни высотой более 4000 м над уровнем моря, высочайшей точки соседних штатов. Пустыня Мохаве переходит в Большой Бассейн, холодную пустыню между Сьерра-Невадой на западе и Скалистыми горами на востоке. Обширные пространства Большого Бассейна покрыты полынью *Artemisia tridentata* (рис. 32-12, Д) и полукустарничком *Chrysothamnus*. К востоку от Соноры расположена пустыня Чиуауа

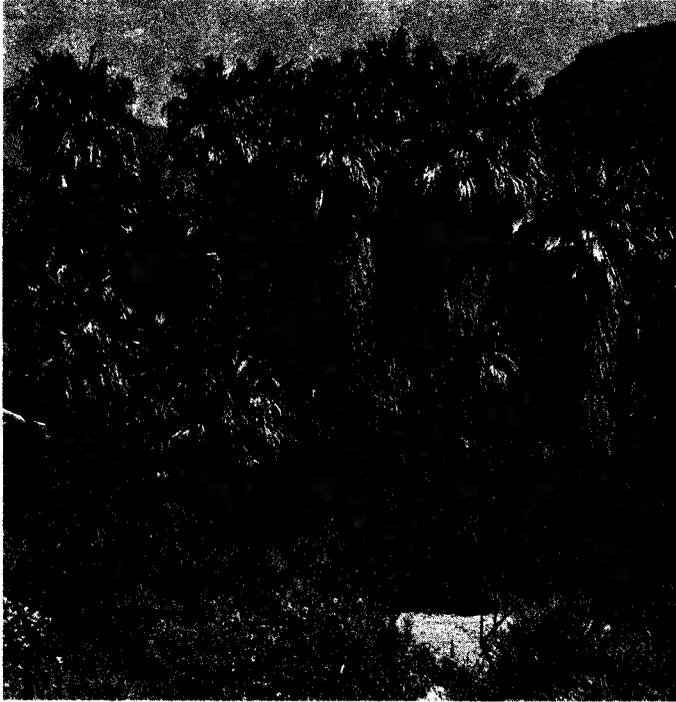
ставлены лучше, чем где-либо на земном шаре, как по численности, так и по разнообразию. Из-за нерегулярного обеспечения водой многолетние травы здесь развиваются в условиях, далеких от оптимальных, поэтому не образуют густого травостоя, обычно сдерживающего рост однолетников. Благодаря своему очень быстрому росту последние могут заселять открытые пространства в течение ограниченных периодов достаточного увлажнения. Семена этих растений способны переживать в почве длительные засухи, продолжаясь иногда многие годы. Когда воды вновь становится достаточно для прорастания и развития, вплоть до образования цветков, они быстро активизируются.

Относительно немногие многолетние травы, растущие в пустыне, часто имеют луковицы, и пребывают в состоянии покоя большую часть года. Среди более высоких растений преобладают либо суккуленты, например кактусы, молочаи и некоторые другие характерные виды пустынь (рис. 32-12), либо формы с мелкими кожистыми или сбрасываемыми в



А
Рис. 32-12. Растения пустыни. А. Сообщество кактусов *Carnegiea gigantea* и *Ferrocactus* в пустыне Сонора (южная Аризона). Б. Пальма вашиingtonия (*Washingtonia filifera*) у ручья в Пальм-Каньон (пустыня Сонора, южная Калифорния). В. Прибрежная пустыня в шт. Нижняя Калифорния (Мексика) получает большую часть влаги из туманов; здесь доминируют дерево фуккьерия колончатая (*Fouquieria columnaris*, раньше относилась к роду *Idria*) и агавы (*Agave shawii*). Г. *Yucca brevifolia* в созданном для ее охраны национальном памятнике в пустыне Мохаве (южная Калифорния). Д. Большой Бассейн с доминированием полыни *Artemisia tridentata* в бассейне реки Джон-Дей (восточный Орегон)

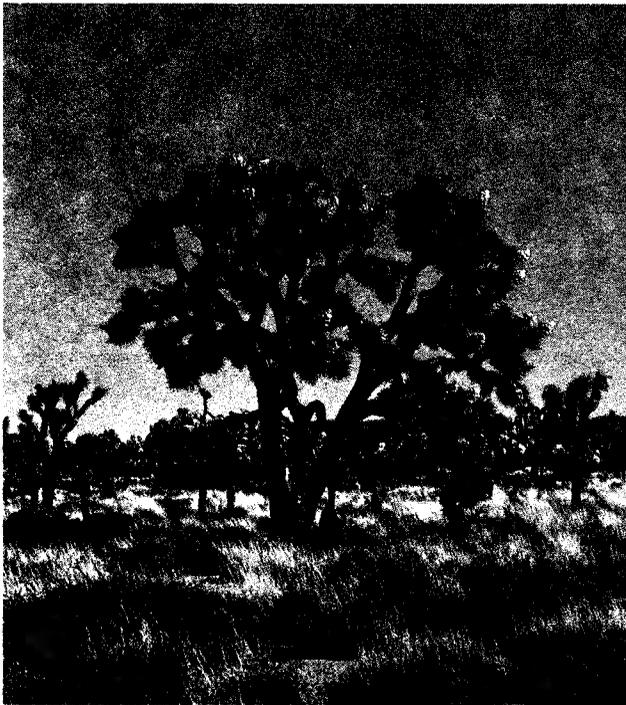
неблагоприятные сезоны листьями (рис. 32-12). Обычно у этих листьев более толстая кутикула и меньшее количество устьиц, чем у видов менее аридных регионов. Многие пустынные растения имеют зеленые стебли, богатые хлорофиллом и способные фотосинтезировать; при этом у них часто нет листьев (например, кактусы). У многих суккулентов фотосинтез типа САМ (см. гл. 7), углекислота погло-



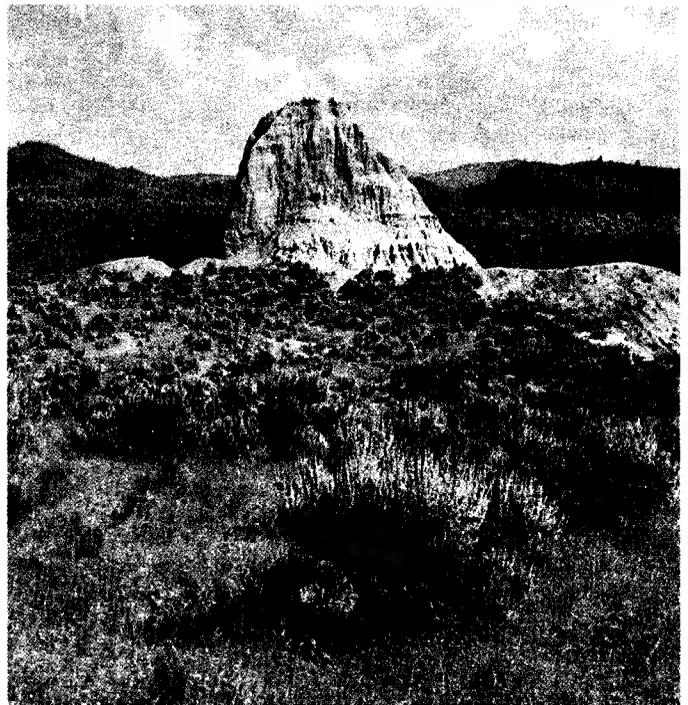
Б



В



Г



Д

щается только ночью и устьица остаются закрытыми в течение всего дня. C_4 -фотосинтез, вероятно, вообще более характерен для пустынь и других периодически засушливых теплых местообитаний, чем для других условий (см. гл. 7).

Температуры максимальной скорости фотосинтеза у пустынных видов часто гораздо выше, чем у растений менее аридных областей. Например, у многолетней C_4 -травы *Tide-*

stromia oblongifolia, обычной в районе Долины Смерти в Калифорнии и Неваде, этот максимум достигается в середине лета на солнце при 45—50 °С. Листья многих пустынных растений ориентированы таким образом, чтобы свести к минимуму поглощение тепла, по той же причине они могут быть густо опушены. Деревья и кустарники здесь либо образуют широко разветвленную корневую систему, эффективно

Рис. 32-13. Одно из характернейших растений пустынь Сонора, Мохаве и Чууауа — креозотовый куст (*Larrea divaricata*). Представители этого рода в пустыне Мохаве могут образовывать округлые или эллиптические клоны за счет отрастания новых ветвей по периферии кроны при отмирании и обламывании старых, в результате чего вокруг центрального пустого пространства образуется кольцо кустов-спутников. В центре обычно накапливаются песчаные холмики высотой до полуметра, которые аккумулируют влагу, способствуя выживанию растений во время засухи. Некоторые клоны могут достигать очень большого возраста. «Королевскому клону», показанному на снимке, почти 12 000 лет. Такие древние клоны, изучаемые Ф. Вейсеком и его коллегами из Калифорнийского университета (Риверсайд), появились из семян, проросших примерно в конце последнего оледенения



абсорбирующую периодически доступную дождевую воду, либо сосредоточены вдоль временных, пересыхающих на большую часть года водотоков (арройо), где концентрируется влага (когда она имеется).

Можжевеловые саванны¹⁾, обычные во внутренних районах западной части США (рис. 32-14 и 32-15), распространены в зоне холодной пустыни, но обычно на более высоких отметках. В течение плейстоценовых (влажных) эпох, во время максимальной экспансии континентальных ледников, такие растительные сообщества спускались на равнины, в настоящее время занятые, как правило, суро-

¹⁾ Правильнее, вероятно, говорить о полупустыне. — Прим. ред.



Рис. 32-14. Можжевеловая саванна в Северной Америке



А



Б

Рис. 32-15. Можжевеловая (с *Juniperus osteosperma*) саванна в Большом Бассейне около Веллингтона, шт. Юта. Б. Холодные зимы характерны для сосново-можжевеловых саванн и редколесий Большого Бассейна, как в показанном здесь районе к югу от Моаба, шт. Юта

выми по условиям пустынями. Динамику растительности здесь можно проследить по сухим стеблям и листьям в старых гнездах древесных крыс, поскольку эти остатки хорошо сохраняются в очень сухом воздухе пустыни.

СТЕПИ

К степям относят весьма разнообразные растительные сообщества, одни из которых постепенно переходят в саванны, другие в пустыни, а некоторые даже в умеренные листопадные леса. По мере уменьшения количества осадков по направлению к экватору крупнейшие степи планеты, как правило, сменяются пустынями. Более продуктивные степи получают до 10 см осадков в год и переходят в умеренные листопадные леса, где обеспеченность влагой еще лучше. В отличие от саванн в степях отсутствуют деревья (за исключением зарослей вдоль рек); кроме того, здесь характерны холодные зимы.

Зона степей лежит между пустынями и умеренными листопадными лесами там, где количество осадков среднее между типичными для этих двух биомов. При нарушении степи часто либо опустыниваются, либо захватываются деревьями. Непонимание людьми тонкого экологического равновесия в степях послужило главной причиной губительных пыльных бурь в центральной части США в 30-е годы нашего столетия (рис. 32-16).

Степи традиционно интенсивно использовались человеком в виде пастбищ и распахивались под посевы. Много усилий было предпринято для того, чтобы научиться превращать в них другие биомы, а когда это удавалось — поддерживать достигнутое состояние. Самые плодородные сельскохо-

зяйственные почвы умеренных регионов земли находятся на территориях, занятых прежде высокотравными прериями¹⁾.

Степи обычно занимают обширные пространства во внутренних частях континентов (см. рис. 32-1). В Северной Америке это переходная полоса от опустыненных западных низкотравных прерий (Великие Равнины) через более влажные и богатые видами высокотравные прерии («Кукурузный пояс») к восточным умеренным листопадным лесам (рис. 32-17 и 32-18). Степи становятся все суше по мере удаления от Атлантического океана и Мексиканского залива, которые являются главными источниками влажных ветров в восточной части североамериканского континента. К северу влажность в них возрастает из-за ослабления испарения с понижением температуры. «Типичные» низкотравные прерии развиваются в почти засушливых условиях (рис. 32-19); в более влажные годы здесь начинают преобладать высокие злаки (но не такие высокие, как в высокотравных прериях). Во многих лесных районах центральной и восточной частей США, особенно на маломощных почвах, встречаются открытые пространства (прогалины), где обычно хорошо представлены степные виды (рис. 32-20).

В степях доминируют плотнотравные и дерновинные злаки, но обычно и многолетнее разнотравье. Хотя развитие этих растений приурочено к определенным сезонам, для однолетних трав остается слишком мало свободного пространства, и в этом биоме они, как правило, отсутствуют. Изредка однолетники и сорняки из других районов прижива-

¹⁾ Традиционное название североамериканских степей. — Прим. ред.

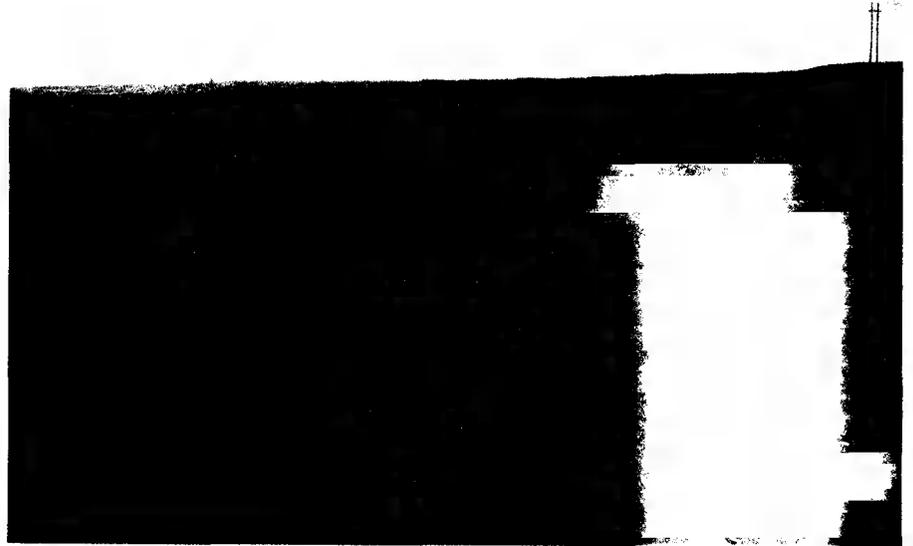
Рис. 32-16. Почвы прерий были когда-то так плотно переплетены корнями злаков, что их обработка стала возможной только с созданием специальных плугов. Однако после уничтожения растительности в результате избыточного выпаса домашних животных или неправильной обработки эти почвы быстро разрушаются и сносятся ветром. Эта фотография сильно эродированного поля, сделанная в Оклахоме в 1937 г., живо напоминает о пыльных бурях, которые заставили многие тысячи людей покинуть центральную часть США. Жизнь этих переселенцев послужила основой для романа Джона Стейнбека «Гроздь гнева»



Рис. 32-17. Распространение степей в Северной Америке. Кроме основной области прерий в центре континента их дизъюнктивные участки находятся внутри и вокруг Центральной долины Калифорнии и вдоль побережья Мексиканского залива на юго-востоке Техаса и юге Луизианы. Почвы всех этих территорий очень плодородны, имеют хорошую структуру и прекрасно подходят для долговременного возделывания



Рис. 32-18. А. Высокотравная прерия в районе Флинт-Хилс (восточный Канзас). Это красивое место предполагается превратить в степной национальный парк. Б. Холмистая прерия вблизи Олтона (Иллинойс) с доминированием злака *Andropogon gerardi*. В. Плодородные холмистые прерии почти полностью распаханы, как в этом уголке Иллинойса. В данном случае на поле выращивают сою (*Glycine max*)



А



Б

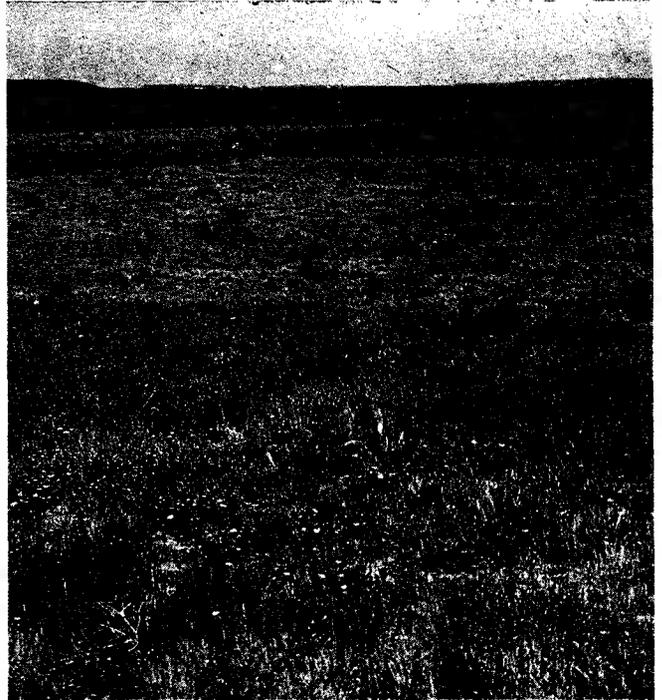


В



А

Рис. 32-19. А. Низкотравная прерия на северо-востоке Колорадо с молодой вилорогой антилопой (*Antilocarpa americana*). Голубоватые пятна раститель-



Б

ности — полынь холодная (*Artemisia frigida*). В ненарушенных низкотравных прериях этого типа преобладают C_3 -злаки средней высоты. Б. В чрезмерно

выпасаемых низкотравных прериях на северо-востоке Колорадо доминируют засухоустойчивые C_4 -злаки



Рис. 32-20. Сложноцветное *Coreopsis*, доминирующее на прогалине умеренного леса вблизи Сент-Луиса, шт. Миссури. На таких открытых участках, обычно встречающихся в районах с маломощными почвами, часто господствуют степные растения, образующие сомкнутые травостой вдоль кромки леса

ются на нарушенных участках, например вокруг нор животных, около строений и вдоль дорог.

Все обширные степи планеты были когда-то населены стадами травоядных млекопитающих и нападающими на них крупными хищниками. Такие животные были широко распространены в периоды максимального наступления плейстоценовых ледников и служили основной добычей нашим предкам-охотникам. Многие из этих травоядных, например американский бизон, истреблены почти полностью. Сейчас они сохранились главным образом в заповедниках, уступив место стадам домашних животных и возделанным полям.

УМЕРЕННЫЕ ЛИСТОПАДНЫЕ ЛЕСА

Этот биом практически отсутствует в Южном полушарии, но хорошо представлен в Северном полушарии (см. рис. 32-1). Он лучше всего развит в районах с теплым летом и относительно холодной зимой (рис. 32-21 и 32-22). Среднегодовое количество осадков составляет здесь от 75 до 250 см. Листопадность, вероятно, связана с недоступностью воды в течение большей части зимы из-за понижения температуры почвы ниже нуля. В таких условиях доступ воды к корням прекращается. В холодных регионах с умеренными листопадными лесами грунт замерзает на многие месяцы.

Эти леса экологически отличаются от вечнозеленых характером ежегодного цикла роста (рис. 32-23). Зимой деревья безлиственны, и их метаболическая активность сильно снижена. Весной на хорошо освещенной лесной почве появляются разнообразные травянистые растения (рис. 32-21, Г).



А



Б



В

Рис. 32-21. Листопадные леса южных Аппалачей относятся к богатейшим в мире лесам умеренного пояса по числу древесных пород. А. Смешанный лес с тсугой канадской (*Tsuga canadensis*) на западе шт. Теннесси. Б. Глубокий распадок с богатым листопадным лесом. В. Осенью листья кленов приобретают красивую алую окраску. Г. Среди травянистых многолетников этих лесов выделяются несколько видов триллиума (*Trillium*)



Г



Рис. 32-22. Распространение умеренных листопадных лесов в Северной Америке

До появления листьев на деревьях и резкого снижения в связи с этим освещенности под пологом ранневесенние травы успевают образовать семена. В листопадных лесах очень мало однолетников, вероятно из-за отсутствия у них запасующих органов, позволяющих многолетникам быстро развиваться за относительно короткий промежуток времени с обилием света и влаги.

Почвы в регионах с умеренными листопадными лесами обычно кислые и относительно бедные, поэтому они легко теряют питательные вещества после расчистки и становятся неплодородными через несколько лет интенсивного возделывания. Степные почвы гораздо плодороднее и благоприятнее для устойчивого земледелия.

Одна из характернейших особенностей умеренных листопадных лесов — сходство растений в трех главных, занятых ими областях Северного полушария. Часто они относятся к близким видам одних и тех же родов. В противоположность этому в пустынях различных частей земного шара обычно растут представители различных семейств и родов, которые конвергентно приобрели ряд общих морфологических и физиологических признаков (см. приложение «Конвергент-

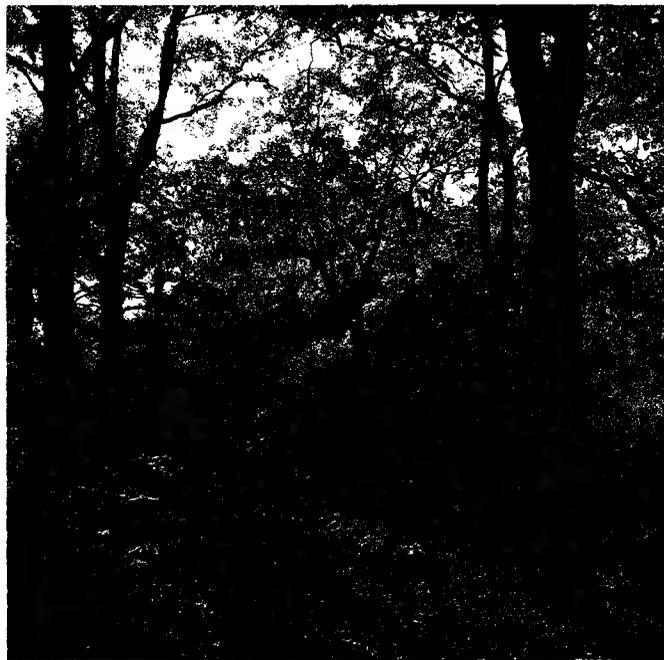


Рис. 32-23. Четыре времени года в умеренном листопадном лесу в Иллинойсе. Деревья здесь образуют листья ранней весной, тогда же начиная накапливать питательные вещества; осенью они теряют листья и переходят в состо-

яние покоя, в котором пребывают в течение неблагоприятного для роста зимнего периода. Под деревьями растет множество трав (см. рис. 32-21, Г); некоторые из них цветут весной еще до полного развития листьев деревьев,

затеняющих затем лесную почву. Весной большинство деревьев образует обильную пыльцу. Она разносится ветром, иногда попадая на цветки других экземпляров того же самого вида

ная эволюция» к гл. 22). Растения умеренных листопадных лесов составляют гораздо более однородный комплекс. Например, травы японских лесов очень близки к произрастающим в лесах восточной части Северной Америки, причем наблюдаемая близость гораздо сильнее, чем у флор обеих этих областей с флорой запада Северной Америки.

УМЕРЕННЫЕ СМЕШАННЫЕ И ХВОЙНЫЕ ЛЕСА

На севере листопадные леса примыкают к смешанным, в которых наряду с листопадными деревьями важную роль играют хвойные. Такие умеренные смешанные леса (рис. 32-24 и 32-25) характерны для области Великих озер и реки Св. Лаврентия, большей части юго-востока США, Восточной Европы, северных и восточных пограничных районов Маньчжурии и прилегающих областей Сибири, востока Кореи и севера Японии (см. рис. 32-1). Они распространены в регионах с более холодными зимами, чем умеренные листопадные леса, и представляют собой переходную зону между ними на юге и тайгой на севере.

Большинство листопадных деревьев и связанных с ними трав исчезло на западе Северной Америки во второй половине кайнозоя, когда сильно уменьшилось количество летних осадков. На их месте сейчас произрастают горные леса и так называемые леса западного побережья (рис. 32-26), в которых представлены такие породы, как секвойя (*Sequoia sempervirens*, рис. 32-27), гигантских размеров мамонтово дерево (*Sequoiadendron giganteum*), дугласия (*Pseudotsuga menziesii*, рис. 32-28) и сосна Ламберта (*Pinus lambertiana*, рис. 32-17). Все они были гораздо шире распространены в прошлом. Сходную растительность можно видеть в близких по климатическим условиям областях Скандинавии, Центральной Европы, Пиринеев, Кавказа, Урала, южного Тибета и Гималаев до Восточной Сибири на севере. Аналогичные леса встречаются также дизъюнктивными (оторванными друг от друга) участками на западе Южной Америки, в центре Новой Гвинеи, на юго-западе Новой Зеландии, юге Аравийского полуострова, в Эфиопии и горах Центральной Африки (см. рис. 32-1). На больших высотах здесь развиты открытые травяные сообщества, называемые альпийскими тундрами (рис. 32-29) и распространенные в США вперемежку с горными лесами от хребта Брукс на юге Аляски до Скалистых и Каскадных гор и массива Сьерра-Невада (см. рис. 32-26).

СРЕДИЗЕМНОМОРСКИЙ СКРАБ

Очень своеобразные кустарниковые сообщества возникли из смешанных листопадно-вечнозеленых лесов в областях со средиземноморским климатом, т. е. с прохладной влажной зимой и жарким сухим летом (рис. 32-30). Такой климат типичен для побережья Средиземного моря, значительной части Калифорнии (и на небольшом протяжении к северу и к югу от нее), центра Чили, юго-запада Африки и местами вдоль южного и юго-западного берега Австралии (см. рис. 32-1). У растений в этих областях (часто вечнозеленых или же безлистных летом деревьев и кустарников) относительно короткий вегетационный период, ограниченный прохладным временем года с максимальной доступностью влаги. Они способны достаточно эффективно накапливать питательные вещества в своих вечнозеленых листьях. В средиземномор-



Рис. 32-24. Распространение умеренных смешанных лесов в Северной Америке

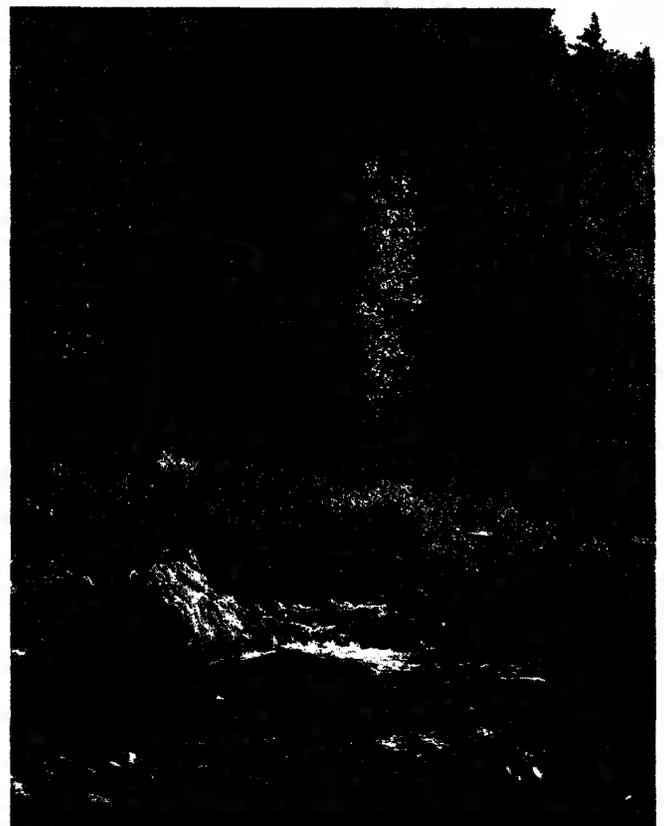


Рис. 32-25. Умеренный смешанный лес на юге провинции Онтарио (Канада) с вечнозелеными хвойными (темно-зеленые на снимке) и листопадными породами, листья которых приобрели осеннюю окраску



Рис. 32-26. Распространение смешанных лесов западного побережья, альпийской тундры и горных лесов в Северной Америке

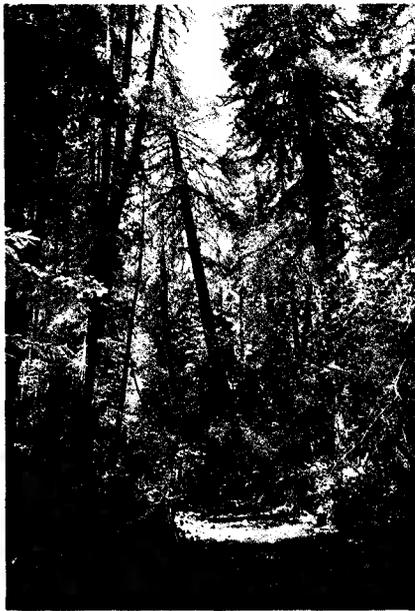


Рис. 32-27. Секвойя (*Sequoia sempervirens*) — характернейший элемент смешанных лесов западного побережья Калифорнии. Увлажняемые частыми туманами в течение сухого лета и защищенные от холодов близостью к океану, секвойи часто образуют живописные массивы, многие из которых, как изображенный на снимке лес Мьюир-Вудс около Сан-Франциско, сейчас охраняются в национальных парках и заповедниках (см. также рис. 31-1)

ском климате за мощным весенним ростом следует летний период засухи и покоя растений.

Пожары — один из важнейших экологических факторов в растительности такого типа, который, по-видимому, очень регулярно влиял на нее задолго до появления человека. В настоящее время пожары могут создавать серьезную опасность, например в южной Калифорнии, где поселки проникают далеко в глубь чапаррала. Чапарралем в Калифорнии и вообще на западе Северной Америки называют вечнозеленые, часто колючие кустарники, обычно образующие густые заросли. Сходная растительность встречается и в других областях, особенно со средиземноморским климатом, и обозначается различными местными терминами: в Средиземноморье — маккия, или маквис, в Чили — маторраль, в Южной Африке — финбош.

Как и пустыни, районы со средиземноморским климатом изолированы друг от друга, и в каждом из них сформировался свой специфический комплекс флоры и фауны. Однако степень экологической конвергенции очень высока, и калифорнийский чапарраль внешне почти неотличим от чилийского маторраля или европейской маккии, хотя эти сообщества образованы главным образом неродственными видами. Сезонная засуха усиливает значение эдафической (связанной с почвой) и биотической изменчивости, а слабые различия в количестве осадков часто очень заметно влияют на жизнь обитающих здесь животных и растений. Поэтому в

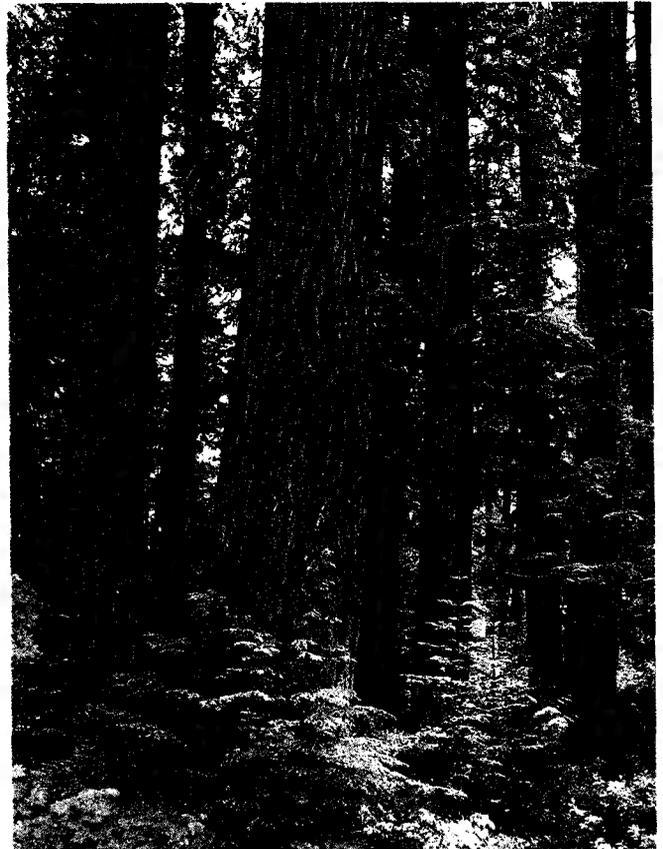


Рис. 32-28. Западные хвойные леса Каскадных гор в шт. Вашингтон с доминированием дугласии (*Pseudotsuga menziesii*)

Рис. 32-29. Альпийская тундра на полуострове Олимпик в шт. Вашингтон. Во многих отношениях она сходна с арктической, находящейся в сотнях километров к северу отсюда. Однако здесь обледенные склоны видны совсем рядом с альпийскими лугами



Рис. 32-30. Чапарраль в горах около Лос-Анджелеса, Калифорния. Эта растительность, образованная широколиственными засухоустойчивыми и часто колючими вечнозелеными кустарниками, встречается на ограниченных территориях пяти континентов, на каждом из которых возникла и развивалась совершенно самостоятельно



таких областях высока доля эндемичных, т. е. узколокальных, видов растений и животных, многие из которых сейчас находятся на грани исчезновения. Эти области уже очень сильно преобразованы людьми, и их растительность часто далека от исходной, например здесь стало больше кустарников и меньше деревьев, а участие колючих и ядовитых растений повысилось в связи с выпасом скота.

ТАЙГА

Эти северные, или бореальные, хвойные леса характеризуются устойчивым снежным покровом зимой и суровым климатом, особенно ближе к полюсу. В южной тайге деревья высокие (часто до 75 м и более) и мощные (рис. 32-31), но в

северной, основной части этого биома, они достаточно низкорослые; тысячи квадратных километров покрыты здесь однообразным лесом с относительно небольшим числом видов растений и животных (рис. 32-32). Термин *тайга* возник в России; так называют растительность этого биома, занимающего значительную часть СССР, Скандинавии и севера Северной Америки (рис. 32-32, см. также рис. 32-1). Почти всюду в ней доминируют вечнозеленые деревья, за исключением обширных территорий северо-восточной Сибири, где преобладают листопадные хвойные лиственницы (*Larix*).

Тайга встречается во внутренних районах крупных континентов на соответствующих широтах; амплитуда температур здесь составляет от -50°C до 35°C . На юге она граничит с горными лесами (например, на западе Северной Америки),

Рис. 32-31. Густой высокоствольный лес на дождливых склонах и равнинах полуострова Олимпик в шт. Вашингтон — самый южный вариант тайги, или северного хвойного леса. Эпифитные мхи, печеночники и лишайники часто мощным покровом разрастаются здесь на деревьях, как видно на приводимой фотографии



Рис. 32-32. Северная тайга, покрывающая сотни тысяч квадратных километров в более холодной части северной умеренной зоны, образована елью (*Picea glauca*) и лиственницей (*Larix*), которые становятся все ниже по мере продвижения к северу. Эта фотография сделана в северной Манитобе, Канада



листопадными лесами, саваннами¹⁾ или степями в зависимости от количества осадков в каждом районе. Поскольку крупные континентальные массы отсутствуют в Южном полушарии, там нет и тайги (см. рис. 32-1). Благодаря влиянию преобладающих западных ветров, дующих вдоль относительно теплых течений между 40° и 50° с. ш., в западных районах Северной Америки и Евразии климат более мягкий, чем в их восточных частях. В результате тайга заходит намного севернее вдоль тихоокеанского побережья Америки, чем вдоль атлантического (рис. 32-33); то же самое можно сказать и о распространении многих видов растений и животных этого биома. Северные границы тайги определяются суровостью арктического климата.

¹⁾ Правильнее лесостепями. — Прим. ред.

На обширных пространствах северной тайги большая часть осадков выпадает летом; зимой холодный воздух здесь содержит очень мало влаги. Годовое количество осадков обычно менее 30 см. Интенсивность испарения низкая, поэтому много озер и болот (рис. 32-32). Кроме того, более трех четвертей площади северной тайги находится в зоне *вечной мерзлоты*, залегающей обычно на глубине менее 1 м, и, несмотря на малое количество осадков, почва обычно влажная, поскольку избыток воды не может сквозь нее просочиться. Единственные места, как правило, свободные от вечной мерзлоты, — южные склоны и поймы крупных рек, а также южные окраины этих бореальных хвойных лесов. Для тайги обычны пожары, под влиянием которых здесь по крайней мере в течение следующих 10—20 лет сохраняются более теплые и продуктивные участки, возникшие благодаря мест-



Рис. 32-33. Распространение тайги в Северной Америке

ному оттаиванию мерзлоты. В целом таежные почвы очень кислые, бедные питательными веществами и малопригодные для земледелия.

В северной тайге обычны всего несколько родов деревьев: ель (*Picea*), лиственница (*Larix*), пихта (*Abies*), тополь (*Populus*). Самые распространенные кустарники — малина (*Rubus*), багульник (*Ledum*), ива (*Salix*), береза (*Betula*) и ольха (*Alnus*). Иногда в теплых сухих местах можно встретить сосны (*Pinus*). Все эти деревья и кустарники имеют

эктомикоризу и образуют густые насаждения, состоящие из одного или очень немногих видов. Обычны многолетние травы, а особенно — мхи и лишайники, часто образующие мощные ковры. Однолетники почти полностью отсутствуют.

На северном пределе тайга постепенно переходит в тундру. В обоих этих биомах в течение относительно короткого вегетационного периода дни очень длинные; далеко на севере солнце, по крайней мере часть лета, вообще не заходит за горизонт. Благодаря изобилию света и благоприятным температурным условиям этого сезона на расчищенных участках тайги могут быстро развиваться культурные растения, например капуста (*Brassica oleracea*), достигающие крупных размеров за очень короткий период времени.

АРКТИЧЕСКАЯ ТУНДРА

Арктическая тундра — безлесный биом, простирающийся до северных пределов распространения растений (рис. 32-34). Он занимает огромную площадь — почти пятую часть земной суши (см. рис. 32-1). Арктическая тундра лучше всего развита в Северном полушарии, главным образом за Полярным кругом, хотя вдоль восточных краев континентов заходит и южнее (рис. 32-35). По сути дела вместе с альпийской тундрой, более тесно связанной с прилегающими горными лесами и распространяющейся по горам на юг (см. рис. 32-3, 32-29), она представляет собой единый пояс, окаймляющий с севера Евразию и Северную Америку. Некоторые виды растений этого биома имеют обширные циркумполярные ареалы.

Арктическая тундра целиком находится в зоне вечной мерзлоты. Почвы здесь от кислых до нейтральных, бедные питательными веществами и обычно слабо пригодные для



А



Б

Рис. 32-34. А. Арктическая сырая прибрежная тундра у бухты Прадхо (Аляска) в конце лета. Красновато-бурые растения — злак *Arctophyla fulva*, зеленые — осока *Carex aquatilis*. Вода здесь стоит на поверхности почвы из-за при-

сутствия вечной мерзлоты; такие условия типичны для арктической тундры. Б. Арктическая тундра на мысе Барроу (Аляска). Клон пушицы *Eriophorum angustifolium*, разросшийся внутри

плотного травостоя другого вида того же рода *E. scheuchzeri*. Вегетативное размножение, показанное здесь на примере *E. angustifolium*, характерно для многих тундровых растений



Рис. 32-35. Распространение арктической тундры в Северной Америке

земледелия. Несмотря на то что годовое количество осадков, как правило, меньше 25 см, большая их часть задерживается у поверхности почвы, которая в связи с этим чаще всего сырая. Связанного азота обычно недостаточно; кроме того, мало бобовых и других растений с симбиотическими бактериями, способными фиксировать атмосферный азот. Испарение слабое из-за относительно высокой влажности воздуха при низкой температуре. Однако некоторые тундровые районы настолько сухие, что образуют настоящие полярные пустыни или полупустыни, в частности большая часть суши к северу от 75° с. ш., где лишь немногие растения превышают в высоту 5 см. Это результат очень малого количества осадков на протяжении всего года и очень низких зимних температур.

Чтобы растения вообще могли расти, средняя температура воздуха должна быть выше 0 °С по крайней мере один месяц в году. Вегетационный период во многих районах арктической тундры меньше двух месяцев. Здесь обычны некоторые роды низкорослых кустарников, включая березу (*Betula*), иву (*Salix*), голубику (*Vaccinium*) и багульник (*Ledum*), а также многолетних трав, но из однолетних встречается только *Koenigia islandica*. Многие растения арктической тундры, в частности целый ряд злаков и осок, вечнозеленые, что позволяет им начинать фотосинтез сразу же, как только установятся подходящие освещенность, влажность и температура. Высота растений зависит в первую очередь от глубины снега зимой; крупные деревянистые растения отсутствуют также из-за своей относительно высокой интенсивности дыхания, особенно неблагоприятной при низких температурах. Некоторые виды имеют относительно крупные, хорошо заметные цветки, на образование которых должно быть затрачено большое количество энергии. Такие цветки обеспечивают высококалорийное питание опылителям, необходимое в холодных условиях, преобладающих в высоких широтах. Вегетативное размножение характерно для многих многолетних и, вероятно, компенсирует невозможность образования семян в некоторые годы с особенно суровым летом. Основная биомасса тундровых растений (от 50 до 98%) находится под землей и включает не только корни, но и корневища и другие типы подземных побегов.

К северу от арктической тундры простирается ледяная пустыня, где физические условия еще более суровы и растительность отсутствует. Такой ландшафт характерен для вну-

тренних частей Гренландии, Шпицбергена и Новой Земли. Большая часть Антарктиды, не показанной на рис. 32-1, также покрыта льдом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дождевой тропический лес, в котором ни влага, ни температура не являются лимитирующими факторами, — богатейший по числу видов биом планеты. Деревья здесь вечнозеленые с широкими кожистыми листьями. Напочвенный ярус трав развит слабо, но много лиан и эпифитов в более высоких ярусах сообщества. Тропические почвы часто кислые и очень бедные питательными веществами; они быстро теряют плодородие после сведения леса.

Главным образом тропические и субтропические сообщества с выраженной сезонной засухой представлены саваннами, субтропическими смешанными лесами, муссонными лесами, тропическими смешанными лесами, южными редколесьями и скрабом. Все или многие деревья и кустарники в них листопадные, т. е. сбрасывают листву в сухой период. Обычны травянистые многолетники. Саванны встречаются также между прериями и умеренными листопадными лесами или тайгой в США и Канаде¹⁾. Смешанные субтропические леса покрывают большую часть Флориды и Прибрежной равнины на юго-востоке США; в них вечнозеленые деревья, в частности сосны, растут вместе с листопадными. С удалением от экватора эти типы растительности переходят в пустыни и полупустыни, для которых характерны малое количество осадков и часто очень высокая дневная температура по крайней мере часть года. В пустынях обычны суккуленты и однолетники.

Степи контактируют с саваннами²⁾, пустынями и умеренными лесами; в них нет деревьев, за исключением растущих вдоль рек. Почвы здесь самые плодородные для сельскохозяйственных культур умеренного пояса.

В умеренных листопадных лесах большинство деревьев сбрасывает листву во время холодных (часто снежных) зим, когда влаги может не хватить для роста растений. В таких лесах много родов деревьев, общих для Северной Америки и Восточной Азии. На севере они граничат с умеренными смешанными и хвойными лесами, в которых важную роль играют хвойные.

Своеобразные кустарниковые сообщества, называемые чапаралем на западе Северной Америки и маккией в Средиземноморье, сформировались в пяти областях земного шара с сухим летом и прохладным, дождливым вегетационным периодом зимой. Кроме двух названных регионов такая растительность характеризует Капскую область (Южная Африка), центр Чили, юго-запад и юг Австралии.

Тайга — это обширные северные хвойные леса, тянущиеся непрерывным поясом через Евразию и Северную Америку и по тихоокеанскому побережью до северной Калифорнии. В южной тайге преобладают высокие деревья, густо покрытые эпифитными моховидными и лишайниками; севернее характерны протяженные однообразные древостои из очень немногих пород. К северу от тайги лежит тундра — безлесная область, также опоясывающая Северное полушарие, главным образом за Полярным кругом, и прерываемая только водными преградами. Северная тайга и вся тундра

¹⁾ Имеются в виду лесостепи. — Прим. ред.

²⁾ Имеются в виду также лесостепи. — Прим. ред.

находятся в зоне вечной мерзлоты, поэтому почвы здесь обычно влажные, несмотря на относительно небольшое количество осадков.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

АЛЕКСАНДР ФОН ГУМБОЛЬДТ

Александр фон Гумбольдт (1769—1859) был, вероятно, величайшим за всю историю ученых-путешественником. Родившись в Германии, он в 1799—1804 гг. прошел вдоль и поперек внутренние районы Латинской Америки, поднявшись на некоторые из высочайших ее горных систем. Исследуя область между Эквадором и центральной Мексикой, Гумбольдт был первым, кто отметил невероятное разнообразие тропической жизни и соответственно первым понял, как велико количество видов растений и животных, населяющих Землю.

Во время путешествия на Гумбольдта произвел впечатление тот факт, что растения имеют тенденцию встречаться в повторяющихся сочетаниях, т. е. в составе определенных сообществ. Более того, если климат, почва и биологические взаимодействия сходны, возникают и сходные группировки растений. Он также открыл второй основной экологический принцип — взаимосвязь между широтой и высотой над уровнем моря. Им было обнаружено, что подъем в горы в тропиках аналогичен путешествию на север (или на юг) от экватора. Гумбольдт проиллюстрировал этот факт хорошо известной схемой поясов растительности на горе Чимборасо в Эквадоре, на которую он совершил восхождение. Кстати, здесь он поднялся на наибольшую высоту, которой достиг к тому времени человек.

После возвращения из Латинской Америки в 1804 г. Гумбольдт провел восемь недель в США. Три из них он был гостем Томаса Джефферсона в Монтиселло, проводя время за беседами на многие интересующие их обоих темы. Гово-

рят, что энтузиазм Гумбольдта по исследованию новых земель лег в основу грандиозного плана самого Джефферсона по освоению Запада США. Поэтому именем немецкого натуралиста названы несколько округов, горных хребтов и рек в этой части страны. После возвращения в Берлин Гумбольдт прожил еще более полувека и умер на девяностом году жизни. Это был один из величайших писателей и ученых своей эпохи.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ОПЫЛЕНИЕ ТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ ГРЫЗУНАМИ

В тропиках постоянно обнаруживают новые сложные взаимоотношения между растениями и животными. Так, в 1979 г. С. Лумер из Ботанического сада Нью-Йорка описала первый для Нового Света пример опыления цветков грызунами. На приводимой (сделанной ночью) фотографии рисовый хомяк (*Oryzomys devius*) пьет нектар из цветка эпифитного растения *Blakea chlorantha* в облачном (горном) лесу Коста-Рики. Эти цветки обладают рядом признаков, которые можно связать с привлечением нелетающих млекопитающих — они малозаметны, зеленого цвета, открываются ночью и являются источником обильного, богатого сахарозой нектара. Когда хомяк обхватывает цветок и всовывает внутрь язык, отыскивая нектар, из пыльников взрывообразно выбрасывается обильная пыльца, оседающая на мордочке зверька, переносящего ее таким образом на рыльце другого посещаемого им цветка. Опыление, осуществляемое не только летучими мышами, но и другими млекопитающими, было недавно описано также для сумчатых в Австралии и Южной Америке, лемурув на Мадагаскаре, обезьян в Южной Америке и грызунов на Гавайях и в Южной Африке. Во всех случаях цветки в изобилии содержали нектар.



РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Attenborough, David: The Living Planet: The Living Planet: A Portrait of the Earth, William Collins Son & Co., Ltd., London, 1984.

Основанная на телевизионной серии «Би-Би-Си», эта книга представляет собой точный и красочный обзор жизни на Земле.

Billings, W. Dwight: Plants, Man and the Ecosystem, 3rd ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1978.

Прекрасный обзор экосистем с упором на физиологию отдельных организмов.

Bormann, F. H.: «Air Pollution and Forests: An Ecosystem Perspective», *BioScience* 35: 434—441, 1985.

Эта статья представляет собой прекрасный обзор, посвященный ухудшению состояния лесов Северного полушария.

Bormann, F. H., Gene E. Likens: Pattern and Process in a Forested Ecosystem, Springer-Verlag, New York, 1979.

Комплексное описание структуры, функционирования и развития экосистемы лиственного леса на севере Новой Англии, основанное в основном на изучении леса Хаббард-Брук.

Brown, David E. (Ed.): «Biotic Communities of the American Southwest — United States and Mexico», *Desert Plants* 4(1—4), 1982.

Прекрасно иллюстрированное описание пустынь, чапарраля и сообществ, окружающих интереснейший с биологической точки зрения регион.

Emlen, J. Merritt: Ecology: An Evolutionary Approach, Addison-Wesley Publishing Co., Menlo Park, Calif., 1973.

Теоретический подход к экологии, включая построение моделей и рекомендации по их применению в различных полевых ситуациях.

Emsley, Michael, Kjell Sandved: Rain Forest and Cloud Forest, Harry N. Abrams, Inc., New York, 1979.

Прекрасно иллюстрированное описание двух быстро исчезающих, но чрезвычайно богатых экосистем.

Finegan, Bryan: «Forest Succession», *Nature* 312: 109—114, 1984. Обзор современных подходов к проблеме лесной сукцессии.

Forsyth, Adrian, Ken Miyata: Tropical Nature: Life and Death in the Rain Forests of Central and South America, Charles Scribner's Sons, New York, 1984.

Книга дает прекрасное представление о дождевых лесах Латинской Америки.

Futuyma, Douglas J., Montgomery Slatkin (Eds.): Coevolution, Sinauer Associates Inc., Publishers, Sunderland, Mass., 1983.

Отличная современная сводка по коэволюции, этой быстро расширяющейся области экологических исследований.

Krebs, Charles J.: Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance, 3rd ed., Harper & Row, Publishers Inc., New York, 1985.

В соответствии со своим заглавием эта прекрасная книга закладывает прочные основы понимания экологии.

Leigh, Egbert G., Jr., A. Stanley Rand, Donald M. Windsor (Eds.): The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-Term Changes, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1982.

Превосходная сводка по современным исследованиям в области тропической лесной экологии.

Rice, Erloy L.: Allelopathy, 2nd ed., Academic Press, Inc., New York, 1984.

Прекрасный обзор химических взаимодействий между растениями и микроорганизмами, включая применение изученных закономерностей в сельском хозяйстве, лесоводстве и других областях.

Richards, Paul W.: The Tropical Rain Forest, 2nd ed., Cambridge University Press, New York, 1974.

Классическое описание дождевого тропического леса, этого сложного, быстро исчезающего биома.

Southwick, Charles H. (Ed.): Global Ecology, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., 1985.

Прекрасный сборник работ по экологии с критическими комментариями редактора.

Vale, Thomas R.: Plants and People: Vegetation Change in North America, The Association of American Geographers, Washington D.C., 1982.

Детальный и легко читаемый обзор изменений растительности Северной Америки, связанных с деятельностью человека.

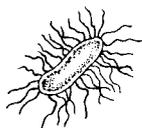
Whittaker, Robert H.: Communities and Ecosystems, 2nd ed., Macmillan Publishing Co., Inc., New York, 1975.

Краткое введение в экологию, рассматривающее основные черты взаимодействующих систем организмов.

Существует несколько взаимоисключающих систем организмов. Здесь представлена одна из них, соответствующая приведенной в конце гл. 10 общей схеме, по которой все организмы делятся на пять крупных групп, или царств: Monera, Protista, Animalia, Fungi и Plantae. Главными таксономическими категориями являются царство, отдел¹⁾, класс, порядок²⁾, семейство, род, вид.

Приводимая ниже классификация включает отделы царств Protista (кроме относимых к Protozoa), Fungi и Plantae, а также некоторые классы, рассмотренные в этой книге, хотя перечень их далеко не полный. Число видов, приводимое для каждой группы, примерное и относится только к ныне живущим, описанным и названным таксонам. Рассмотрены только группы, имеющие современных представителей. Вирусы не включены в это приложение, хотя им посвящена гл. 12.

ЦАРСТВО MONERA



Бактерии; прокариотические клетки без ядерной оболочки пластид, митохондрий и других ограниченных мембранами органелл, а также жгутиков (9+2)-типа. Одноклеточные организмы, иногда соединенные в нити или другие, кажущиеся многоклеточными, тела. Питаются преимущественно абсорбционно, но некоторые группы фото- или хемосинтезирующие. Размножаются главным образом бесполом делением или почкованием, но при определенных обстоятельствах клетки могут обмениваться участками молекул ДНК. Неподвижны или передвигаются с помощью простых жгутиков или скольжения.

В настоящее время различают около 2500 видов бактерий и бактериоподобных организмов, но это, вероятно, лишь небольшая часть действительного их числа. Видовые критерии здесь не такие, как у эукариот, и основаны главным образом на метаболических признаках. Одна группа (класс Rickettsiae), которая включает очень мелкие бактериоподобные организмы, являющиеся, в частности, широко распространенными паразитами членистоногих, может содержать в зависимости от классификационных критериев десятки тысяч видов; в приведенное выше число они не вошли.

Все еще не предложена удовлетворительная классификация Monera, хотя в этом царстве выделяют группы архебактерии и цианобактерии. Метанообразующие бактерии, или архебактерии, строго анаэробны, продуцируют метан из двуокси углерода и водорода и способны также превращать серу в сероводород. При всем морфологическом (неподвижные или передвигающиеся с помощью жгутиков палочки, кокки или спириллы) и биохимическом разнообразии они имеют сходные последовательности оснований рРНК. Цианобактерии, прежде ошибочно называвшиеся «сине-зелеными водорослями», фотосинтезируют с участием хлорофилла *a*. Они имеют также вспомогательные пигменты — фикобилины, обнаруженные и у красных водорослей, хлоропласты которых, вероятно, произошли от симбиотических цианобактерий. Многие из этих прокариот могут фиксировать атмосферный азот, часто присутствующий в специализированных клетках, называемых гетероцистами. Некоторые цианобактерии образуют сложные нити или колонии другой формы. Хотя описано около 7500 их видов, более правдоподобные оценки общего числа этих специализированных организмов дают примерно 200 хорошо различающихся несимбиотических форм.

¹⁾ У животных — тип. — Прим. ред.

²⁾ У животных — отряд. — Прим. ред.

ЦАРСТВО FUNGI

Эукариотические многоклеточные или редко одноклеточные организмы с ядрами в, как правило, неразделенном мицелии. У некоторых групп на определенных стадиях жизненного цикла он становится перегородчатым (септированным). Грибы — гетеротрофы, получающие питательные вещества путем абсорбции. Во всех трех их отделах известны виды, вступающие в жизненно важные симбиотические отношения с корнями растений (микориза). Репродуктивные циклы в типичном случае включают половую и бесполоую фазы. Существует около 100 000 уже получивших названия видов грибов, но, безусловно, будет открыто еще много новых. Некоторые были описаны два и более раз, особенно формы, относимые к аскомицетам, и к несовершенным грибам (*Fungi imperfecti*).

ОТДЕЛЫ



Zygomycota. Наземные грибы с гифами, септированными только во время формирования репродуктивных тел; в клеточных стенках преобладает хитин. Описано около 600 видов, 100 из которых образуют эндомикоризу с примерно 80% всех сосудистых растений.

Ascomycota. Наземные и водные грибы с гифами, разделенными перфорированными септами; сплошные септы отделяют репродуктивные образования — споры или гаметангии. В клеточных стенках преобладает хитин. При половом процессе образуется характерная клетка — аск, в которой происходит мейоз и формируются аскоспоры. Гифы многих аскомицетов сплетаются, образуя сложные «плодовые тела» — аскокарпы. Дрожжи — одноклеточные аскомицеты, размножающиеся бесполо путем почкования. Около 30 000 видов (еще около 25 000 видов несовершенных грибов, у которых половые стадии отсутствуют или не обнаружены).

Лишайники. Симбиотические комплексы аскомицетов и некоторых родов зеленых водорослей или цианобактерий, размножающихся внутри тесно сплетенных гиф (известно также свыше десятка образующих такие комплексы видов базидиомицетов, но они близкородственны свободноживущим базидиомицетам и не похожи на другие лишайниковые грибы). Описано около 20 000 видов.



Basidiomycota. Наземные грибы с гифами, разделенными перфорированными септами; сплошные септы отделяют репродуктивные образования, например споры. В клеточных стенках преобладает хитин. При половом размножении происходит образование базидий, на которых после мейоза образуются базидиоспоры. Базидиомицеты являются дикариотическими в течение большей части жизненного цикла; в их базидиокарпах часто наблюдается сложная дифференцировка «тканей». Эти грибы входят в состав большинства эктомикориз. Описано около 25 000 видов.

Класс Hymenomycetes. Базидиомицеты, образующие базидиоспоры в гимнии на поверхности базидиокарпа. Сюда относятся шляпочные грибы, рогатиковые и трутовика. Базидии несептированные или септированные.

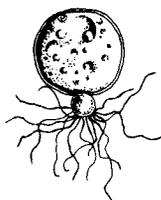
Класс Gasteromycetes. Базидиомицеты, образующие базидиоспоры, заключенные внутри базидиокарпов по крайней мере часть своего развития. Сюда относятся дождевики, земляные звездочки, веселки и родственные им грибы.

Класс Teliomycetes. Базидиомицеты без базидиокарпов и с септированными базидиями; представители — ржавчинные и головневые грибы.

ЦАРСТВО PROTISTA

Эукариотические одноклеточные или многоклеточные организмы. Способы питания включают заглатывание, фотосинтез и абсорбцию. В большинстве отделов известно половое размножение. Они передвигаются с помощью жгутиков (9+2)-типа или неподвижны. Грибы, растения и животные — специализированные многоклеточные группы, происходящие от Protista. В нашей книге рассматриваются гетеротрофные (водные плесени, хитридиомицеты, плазмодияльные и клеточные слизевики) и автотрофные (водоросли) протисты. Характеристики отделов этого царства представлены в табл. 14-1.

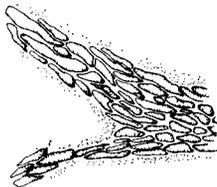
ОТДЕЛЫ



Oomycota: водные плесени и родственные им формы. Водные или наземные организмы с подвижными клетками, характерными для некоторых стадий их жизненного цикла. Жгутиков два — гладкий и перистый. Клеточные стенки состоят из целлюлозы или целлюлозоподобных полимеров; запасное питательное вещество — гликоген. Около 475 видов.

Chytridiomycota: хитридиомицеты. Водные организмы с подвижными клетками, характерными для определенных стадий их жизненного цикла. Подвижные клетки с единственным гладким жгутиком на заднем конце. Клеточные стенки состоят из хитина, но

могут включать и другие полимеры; запасное питательное вещество — гликоген. Около 750 видов.

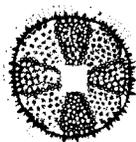


Acrasiomycota: клеточные слизевики. Организмы, существующие в виде отдельных амёб (называемых миксамебами), на определенном этапе объединяющихся в псевдоплазмодий, внутри которого они не теряют своей индивидуальности. Псевдоплазмодий образует спороношения. Во время полового процесса формируются макроцисты. Сначала амёбы сливаются попарно, образуя зиготы, которые привлекают и поглощают окружающих амёб. Основной способ питания — заглатывание. Известно несколько родов с примерно 65 видами.



Muxomycota: плазмодиальные слизевики. Амебоидные организмы, образующие многоклеточный плазмодий, перемещающийся единой массой и в конце концов формирующий спорангии, каждый из которых многоядерный и дает начало множеству спор. Половое размножение наблюдается изредка. Преобладающий способ питания — заглатывание. Около 450 видов.

Chrysophyta: хризифиты. Автотрофные организмы с хлорофиллами *a* и *c* и каротиноидами, включая фукоксантин. Запасное вещество — углевод хризоламинарин. Клеточных оболочек нет или они состоят из целлюлозы с кремнезёмовыми чешуйками у некоторых групп и кремнезёма у диатомовых. Около 6650 ныне живущих видов.



Класс Chrysophyceae: золотистые водоросли. Группа разнообразных, в основном одноклеточных организмов, в большинстве случаев со жгутиками; у некоторых жгутики отсутствуют; известны и амебоидные формы. Многие вместо четко выраженной клеточной оболочки имеют кремнезёмовые чешуйки или скелетные структуры. Около 500 видов.

Класс Xanthophyceae: желто-зеленые водоросли. Главным образом одноклеточные организмы с хлорофиллами *a* и *c*, но без фукоксантина. Большинство неподвижно, хотя известны амебоидные и жгутиковые формы. Около 550 видов.



Класс Bacillariophyceae: диатомовые водоросли. Хризифиты с двусторчатой кремнезёмовой оболочкой, половинки которой соединяются как крышка с коробкой. Имеют хлорофиллы *a* и *c*, а также фукоксантин. Иногда способны передвигаться, секретируя слизистые фибриллы вдоль специализированной бороздки, называемой швом. Около 5600 современных видов и огромное число вымерших.

Pyrrhophyta: динофлагеллаты. Автотрофные организмы с хлорофиллами *a* и *c* и каротиноидами. Запасное вещество — крахмал. Клеточные стенки содержат целлюлозу. В этот отдел входят около 1100 видов главным образом двухжгутиковых организмов. Все они имеют боковые жгутики, один из которых движется в бороздке, опоясывающей клетку. Половое размножение большей частью изогамное, но встречается и анизогамия. Митоз необычный. Многие в форме зооксантелл вступают в симбиоз с морскими животными и в немалой степени обеспечивают продуктивность рифообразующих кораллов.

Euglenophyta: эвгленовые. Около трети из примерно 40 родов этих организмов имеют хлоропласты с хлорофиллами *a* и *b* и каротиноидами. Остальные гетеротрофны и очень напоминают представителей группы Zoomastigina, в которую их, вероятно, и лучше поместить. Запасное вещество — своеобразный углевод парамилон. Обычно имеют единственный апикальный, односторонне опушенный жгутик¹⁾ перистого типа и сократительную вакуоль. Гибкая пелликула богата белками. Половой процесс неизвестен. Около 800 в основном пресноводных видов.



Rhodophyta: красные водоросли. Главным образом морские организмы с хлорофиллом *a* и фикобилинами. Питательные вещества запасаются в виде крахмала; клеточные оболочки состоят из целлюлозы или пектиновых веществ с включениями у многих видов карбоната кальция. Ни на одной стадии сложного жизненного цикла нет подвижных клеток. Вегетативное тело построено из тесно переплетенных нитей, заключенных в желобчатый матрикс, и не дифференцировано на корни, листья и стебли. Специализированных проводящих клеток нет. Около 4000 видов.



Phaeophyta: бурые водоросли. Многоклеточные почти исключительно морские водоросли с хлорофиллами *a* и *c* и фукоксантином. Запасной углевод — ламинарин; клеточные оболочки имеют целлюлозный матрикс с альгиновыми кислотами. Подвижные клетки двухжгутиковые, направленный вперед жгутик перистый, направленный назад — гладкий. У некоторых крупных форм из порядка ламинариевых сильно выражена дифференцировка с образованием специализированных клеток, проводящих продукты фотосинтеза к

¹⁾ Есть и второй, сильно редуцированный. — Прим. ред.

слабо освещенным участкам тела, однако расчленение на корни, листья и стебли, как у сосудистых растений, не выражено. Около 1500 видов.

Chlorophyta: зеленые водоросли. Одноклеточные или многоклеточные фотосинтезирующие организмы с хлорофиллами *a* и *b* и различными каротиноидами. Запасное вещество — крахмал; только эти водоросли и растения, которые явно произошли от них, запасают питательные вещества в своих пластидах. Клеточные стенки полисахаридные, иногда целлюлозные. Подвижные клетки с двумя боковыми или апикальными гладкими жгутиками. У многоклеточных родов сложной дифференцировки не обнаруживается. Многоклеточность возникла по крайней мере трижды, а возможно, и большее число раз. Известно около 7000 видов.



Класс Charophyceae. Одноклеточные, малоклеточные, нитчатые или паренхиматозные формы, у которых при клеточном делении образуется фрагмопласт — система микротрубочек, перпендикулярных плоскости деления. Ядерная оболочка в ходе митоза разрушается. Подвижные клетки (если имеются) асимметричны и несут два латеральных или субапикальных жгутика, отходящих от клетки под прямым углом. Половое размножение всегда включает образование покоящейся зиготы и зиготический мейоз. Некоторые представители этого класса ближе к растениям, чем какие-либо другие организмы. Встречаются преимущественно в пресных водах.

Класс Ulvophyceae. Клеточное деление, как у предыдущего класса, но ядерная оболочка в ходе митоза сохраняется. Подвижные клетки (если имеются) симметричные, с двумя, четырьмя или многими апикальными, направленными вперед жгутиками. Половое размножение часто включает чередование поколений и мейоз на стадии споры; покоящиеся зиготы редки. Преимущественно морские водоросли.

Класс Chlorophyceae. Зеленые водоросли с уникальным способом клеточного деления, включающим образование фикопласта — системы микротрубочек, параллельных плоскости деления. Ядерная оболочка в течение митоза сохраняется, и деление хромосом происходит внутри нее. Подвижные клетки (если имеются) симметричные, с двумя, четырьмя или многими апикальными жгутиками, направленными вперед. Половое размножение всегда включает образование покоящейся зиготы и зиготический мейоз. Встречаются преимущественно в пресных водах.

ЦАРСТВО PLANTAE

Автотрофные (иногда вторично гетеротрофные) многоклеточные организмы с хорошо выраженной дифференцировкой тканей. Для всех характерно чередование поколений с диплоидной фазой (спорофитом), включающей зародыш, и гаплоидной фазой (гаметофитом), митотически образующей гаметы. Фотосинтетические пигменты и запасные питательные вещества сходны с присутствующими у зеленых водорослей. Преимущественно наземные формы.

ОТДЕЛЫ



Bryophyta: моховидные. Имеют многоклеточные гаметангии со стерильным покровным слоем и двужгутиковые спермии. И гаметофиты, и спорофиты являются сложными многоклеточными структурами; проводящие ткани не столь специализированные, как ксилема и флоэма сосудистых растений, присутствуют только у мхов. Фотосинтез у этих, преимущественно наземных, растений осуществляется главным образом гаметофитом, а спорофит, по крайней мере вначале, находится от него в зависимости. Около 16 000 видов.

Класс Hepaticae: печеночники. Гаметофиты слоевищные или облиственные, ризоиды одноклеточные, а спорофиты, лишенные устьиц, относительно просто устроены. Около 6000 видов.

Класс Anthocerotae: антоцеротовые. Гаметофиты слоевищные. Спорофит растет из базальной интеркалярной меристемы до тех пор, пока позволяют условия. Спорофит с устьицами. Около 100 видов.



Класс Musci: мхи. Гаметофиты листостебельные. Спорофиты характеризуются сложными способами растрескивания коробочки. Ризоиды многоклеточные. Спорофит с устьицами. Около 9500 видов.

Psilotophyta: псилотофиты. Два рода равноспоровых сосудистых растений, один из которых с листовидными придатками на стебле; для обоих родов характерны крайне просто устроенные спорофиты, не дифференцированные на корень и побег. Спермии подвижные. Несколько видов.

Lycophyta: плауновидные. Равно- и разноспоровые сосудистые растения с микрофил-



лами; чрезвычайно разнообразные по внешнему облику. Все имеют подвижные спермии. Пять родов и около 1000 видов.

Sphenophyta: хвощи. Один род (*Equisetum*) равноспоровых сосудистых растений с членистыми стеблями, имеющими заметные узлы и выступающие ребра, пропитанные кремнеземом. Спорангии образуются в стробиле на верхушке стебля. Листья чешуевидные. Спермии подвижные. Известно 15 современных видов.

Pterophyta: папоротники. Большинство равноспоровые, иногда разноспоровые растения с мегафиллами. Гаметофиты более или менее свободноживущие и обычно фотосинтезирующие. Характерны многоклеточные гаметангии и подвижные спермии. Около 12 000 видов.

Coniferophyta: хвойные. Голосеменные с активным камбиальным ростом и простыми листьями; семязачатки и семена располагаются открыто; спермии без жгутиков. Наиболее известная группа голосеменных. Около 50 родов и примерно 550 видов.

Cycadophyta: саговниковые. Голосеменные со слабым камбиальным ростом и сложноперистыми листьями, напоминающими листья пальм или папоротников; семязачатки и семена расположены открыто. Спермии со жгутиками, подвижные, но доставляются к семязачатку пыльцевой трубкой. Десять родов, около 100 видов.

Ginkgophyta: гинкговые. Один вид голосеменных с выраженным камбиальным ростом и веерообразными листьями с открытым дихотомическим жилкованием; семязачатки и семена располагаются открыто; покровы семени мясистые. Спермии переносятся к семязачатку пыльцевой трубкой, но имеют жгутики и способны передвигаться.

Gnetophyta: гнетовые. Голосеменные со многими признаками (например, сосудами), сближающими их с покрытосеменными (среди голосеменных сосуды имеются только в этом отделе). Подвижные спермии отсутствуют. Три резко различающихся рода с примерно 70 видами.

Anthophyta: цветковые. Семенные растения с семязачатками, заключенными в плодolistик, и семенами внутри плода. Имеют чрезвычайно разнообразные вегетативные тела, но для всех характерен цветок, являющийся исходно насекомоопыляемым. Другие способы опыления, например ветром, в ряде разных эволюционных линий возникли вторично. Гаметофиты сильно редуцированы; женский в зрелом состоянии часто состоит всего из семи клеток. Двойное оплодотворение с участием обоих спермиев зрелого мужского гаметофита дает начало зиготе (спермий+яйцеклетка) и первичному ядру эндосперма (спермий+полярные ядра); в первом случае развивается зародыш, а во втором — особая питательная ткань, эндосперм. Около 235 000 видов.

Класс Monocotyledones: однодольные. Цветки обычно трехчленные; жилкование листьев, как правило, параллельное; первичные проводящие пучки рассеяны в стебле; нарастающий вторичный рост отсутствует; одна семядоля. Около 65 000 видов.

Класс Dicotyledones: двудольные. Цветки обычно четырех- или пятичленные; жилкование листьев, как правило, сетчатое; первичные проводящие пучки в стебле расположены по кольцу; у многих присутствуют камбий и настоящий вторичный рост; две семядоли. Около 170 000 видов.



Заслуживает упоминания и ряд других терминов, используемых для описания крупных групп организмов. В некоторых системах водоросли и грибы объединяются в подцарство Thallophyta (таллофиты, или талломные, или низшие растения) царства растений. Талломные — организмы без четко выраженной тканевой дифференцировки на корень, стебель и лист и без проводящих тканей (ксилемы и флоэмы). В этом случае моховидные и сосудистые растения выделяют в подцарство Embryophyta (эмбриофиты, или высшие растения). У его представителей зигота развивается в многоклеточный зародыш, заключенный в архегоний или зародышевый мешок. Для всех высших растений характерно чередование гетероморфных поколений.

Хотя такие термины как «водоросли», «таллофиты», «сосудистые растения», «голосеменные» больше и не используются в систематике, они иногда полезны в неформальном смысле. В еще более ранних системах все растения делились на «фанерогамы» (цветковые) и «криптогамы» (без цветков); эти термины изредка можно встретить и сегодня¹⁾.

¹⁾ Чаще под этими терминами понимают соответственно семенные и споровые растения. — *Прим. ред.*

Приложение Б

Геологические эры

Эра ¹⁾	Период ¹⁾	Эпоха ¹⁾	Формы жизни	Климат и крупные геологические события
Кайнозой (65)	Четвертичный (2)	Современность, или голоцен (0,01)	Время человека. Вымирание многих крупных млекопитающих и птиц	Колебания от холодного до мягкого. Более двух десятков наступлений и отступлений ледников, окончательное поднятие многих горных систем
		Плейстоцен (2)		
	Третичный (65)	Плиоцен (5,1)	Аридизация, образование пустынь; климаты становятся разнообразными. Первое появление австралопитеков	Прохладнее. Интенсивные горообразовательные процессы; обширное оледенение в Северном полушарии. Поднятие Панамского перешейка, соединившего Северную и Южную Америки
		Миоцен (24,6)	Распространение степей по мере сокращения лесов. Травоядные животные, высшие обезьяны	Умеренный. В Южном полушарии снова начинается обширное оледенение
		Олигоцен (38)	Растительноядные млекопитающие, обезьяноподобные приматы; появляются многие современные роды растений	Поднятие Альп и Гималаев. Южная Америка отделяется от Антарктики. Вулканы в Скалистых горах
Мезозой (248)	Меловой (144)	Эоцен (54,9)	Широкая адаптивная радиация млекопитающих и птиц; начало формирования степей	От мягкого до выражено тропического. Австралия отделяется от Антарктики; Индостан соединяется с Азией
		Палеоцен (65)	Ранние насекомоядные млекопитающие и приматы	От мягкого до прохладного. Обширные мелководные континентальные моря в основном исчезли
	Юрский (213)	Триасовый (248)	Появляются и становятся доминирующими многие группы покрытосеменных и насекомых. Время рептилий. Вымирание динозавров в конце периода	Климат повсеместно тропический или субтропический. Разделяются Африка и Южная Америка
Пермский (286)		Голосеменные, особенно саговниковые. Появляются птицы	Мягкий. Континенты низменные, с обширными пространствами, покрытыми морями	
		Каменноугольный: пенсильванский (320) и миссисипский (360) отделы	Леса из голосеменных и папоротников. Появление динозавров и млекопитающих	Континенты гористые, соединенные в суперконтинент. Обширные аридные пространства
Палеозой (590)	Девонский (408)	Появление хвойных, саговниковых и гинкговых; прежние типы лесов исчезают. Возрастание разнообразия рептилий	Обширное оледенение в Южном полушарии. Поднятие Аппалачей. Повсеместная аридность	
		Силурийский (438)	Амфибии выходят на сушу; появляются и становятся господствующими леса. Возникновение насекомых и рептилий. Время амфибий	Теплый, с небольшими сезонными колебаниями; суша низменная, заболоченная; формирование угольных отложений
	Ордовикский (505)	Время рыб. Распространение сухопутных растений; вымирание примитивных сосудистых растений	Морем покрыта большая часть материков, горы редки	
		Период начинается интенсивным вымиранием организмов. Первые ископаемые растения. Первые челюстноротые рыбы	Мягкий. Континенты в основном плоские	
	Кембрийский (590)	Период начинается первым широко-масштабным вымиранием организмов. Древнейшие ископаемые ракообразные. Увеличение разнообразия моллюсков. Возможный выход растений на сушу. Первые грибы	Мягкий. Мелководные моря, континенты в основном плоские; моря покрывают значительную часть современной территории США	
Возникновение внешних скелетов у животных. Взрывообразная эволюция типов и отделов. Появление хордовых.		Мягкий. Территории современных континентов заняты обширными морями		
Докембрий (4500)		Возникновение жизни (по крайней мере 3,5 млрд. лет назад), эукариот (по крайней мере 1,5 млрд. лет назад), многоклеточных животных (около 700 млн. лет назад)	Формирование земной коры и начало движения континентов	

¹⁾ Число, следующее за названием отрезка геологического времени, показывает, сколько миллионов лет назад он начался.

Словарь терминов

А

Å — см. *ангстрем*.

А- (греч. а — не-, без-) — приставка, отрицающая смысл следующей части слова; перед гласными заменяется на ан-

АБСОРБЦИОННЫЙ СПЕКТР — спектр световых волн, поглощаемых определенным пигментом.

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА (лат. *abscissus* — прерывать) — растительный гормон, индуцирующий период покоя в почках и поддерживающий его в семенах. Имеет отношение к геотропизму корней, замыканию устьиц и ряду других процессов.

АВТО-, АУТО- (греч. *autos* — сам) — часть сложных слов, означающая «само...» или «свой», «собственный».

АВТОТРОФ (греч. *autos* — сам + *trophos* — питающий) — организм, способный синтезировать необходимые ему питательные вещества из неорганических веществ окружающей среды. Ср. *гетеротроф*.

АГАР — желатиноподобное вещество, получаемое из некоторых видов красных водорослей. Используется как отвердитель при приготовлении питательной среды для выращивания микроорганизмов.

АД- (лат. *ad* — к) — приставка, обозначающая «по направлению», «к».

АДАПТАЦИЯ (лат. *adaptare* — приспособляться) — особенность структуры, физиологии или поведения организма, способствующая его приспособлению к условиям обитания.

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ — эволюционное образование из одного предкового организма нескольких дивергентных форм, каждая из которых приспособлена к специфическим условиям существования.

АДЕНИН — пуриновое основание, входящее в состав ДНК, РНК и таких нуклеотидов, как АДФ и АТФ.

АДЕНОЗИНТРИФОСФАТ (АТФ) — нуклеотид, состоящий из аденина, сахара рибозы и трех фосфатных групп. Основной источник химической энергии в обмене веществ. При гидролизе АТФ теряет один фосфат и превращается в аденозиндифосфат (АДФ), высвобождая при этом энергию в доступной форме.

АДГЕЗИЯ (лат. *adhaerere* — приклеивать) — слипание разнородных предметов или веществ.

АДСОРБЦИЯ (лат. *ad+orbere* — всасывать) — адгезия жидких, газообразных или растворенных веществ к твердой фазе, приводящая к повышению концентрации этих веществ.

АДФ — аденозиндифосфат, см. *аденозинтрифосфат*.

АЗОТИСТОЕ ОСНОВАНИЕ — азотсодержащая молекула со свойствами основания, т. е. способная присоединять атом водорода. К А. о. относятся пурины и пиримидины, входящие в состав нуклеиновых кислот.

АЗОТФИКСАЦИЯ — включение атмосферного азота в соединения. Осуществляется определенными свободноживущими и симбиотическими бактериями.

АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ — почвенные бактерии, превращающие атмосферный азот в соединения азота.

АКИНЕТА — вегетативная клетка цианобактерий, превратившаяся в толстостенную спору, устойчивую к неблагоприятным воздействиям.

АККЛИМАЦИЯ — процесс физических и физиологических перестроек, готовящих растение к зиме.

АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ — энергозависимый транспорт растворенного вещества через мембрану в направлении его повышенной концентрации (против градиента концентрации).

АКТИНОМОРФНЫЙ (ЦВЕТОК) (греч. *aktis* — луч света + *morphe* — форма) — цветок, который может быть разделен на две симметричные половины более чем одной продольной плоскостью. Синоним — радиально-симметричный цветок. Ср. *зигоморфный* (цветок).

АЛЕЙРОН (греч. *aleuron* — мука) — белковый материал, располагающийся обычно в виде небольших гранул в периферийном клеточном слое эндосперма пшеницы и других зерновых.

АЛКАЛОИДЫ — азотсодержащие циклические соединения, образующиеся растениями и оказывающие физиологическое действие на позвоночных. Многие алкалоиды имеют горький вкус, некоторые ядовиты. Примеры: никотин, кофеин, стрихнин.

АЛЛЕЛОПАТИЯ (греч. *allelon* — друг друга + *pathos* — страдание) — подавление одного вида растений химическими веществами, вырабатываемыми растениями другого вида.

АЛЛЕЛЬ (греч. *allelon*) — одно из двух или более альтернативных состояний гена.

АЛЛОСТЕРИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ (греч. *allos* — другой + *stegos* — форма) — изменение пространственной конфигурации белковой молекулы в результате присоединения к ней другой молекулы, не являющейся субстратом. При этом белок, как правило, приобретает новые свойства.

АЛЬБУМИНОВЫЕ КЛЕТКИ — лучевые и осевые паренхимные клетки во флоэме голосеменных, тесно структурно и функционально связанные с ситовидными клетками.

АМЕБОИДНЫЙ (греч. *amoibe* — изменение) — передвигающийся или питающийся с помощью псевдоподий (временных цитоплазматических выростов клетки).

АМИЛАЗА — фермент, расщепляющий крахмал на более мелкие фрагменты.

АМИЛОПЛАСТ — лейкопласт (бесцветная пластида), образующий зерна крахмала.

АМИНОКИСЛОТЫ (греч. *Ammon* — египетский бог Солнца;

вблизи его храма впервые были получены аммонийные соли из верблюжьего навоза) — азотсодержащие органические кислоты, мономеры, из которых построены белковые молекулы.

АММОНИФИКАЦИЯ — распад аминокислот и других азотсодержащих органических соединений с образованием аммиака (NH_3) и ионов аммония (NH_4^+).

АМФИ- (греч. *amphi-* — по обе стороны) — приставка, обозначающая «по обе стороны», «оба», «того и другого рода».

АН- (греч. *an-* — не-, без-) — приставка, эквивалентная «а-». Обозначает «не-», «без-», употребляется перед гласными.

АНАБОЛИЗМ (греч. *ana-* — над-, вверх+ *-bolism*, как в термине *метаболизм*) — созидательная часть обмена веществ; совокупность химических реакций биосинтеза.

АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ — скрещивание фенотипического доминанта с гомозиготным рецессивом; позволяет установить, является доминант гомозиготным или гетерозиготным.

АНАЛОГИЧНЫЙ (греч. *analogos* — подобный) — сходный по функции, но различный по происхождению в эволюции; например, филлодии австралийских акаций и листья дуба.

АНАТОМИЯ — наука о внутреннем строении организма. *Морфология* изучает внешнее строение.

АНАФАЗА (греч. *ana* — прочь+ *phasis* — состояние) — стадия митоза, на которой хроматиды каждой хромосомы разделяются и движутся к противоположным полюсам; стадии расхождения хроматид или гомологичных хромосом во время мейоза.

АНАЭРОБНЫЙ (греч. *an-* — без+ *aer* — воздух+ *bios* — жизнь) — способный происходить или жить без кислорода; облигатные анаэробы в присутствии кислорода погибают.

АНГСТРЕМ (по имени А. Ангстрема, шведского физика, 1814—1874) — единица длины, равная 10^{-10} м, сокращенно обозначается Å.

АНДРО- (греч. *andros* — мужчина) — часть сложных слов, означающая «мужской».

АНДРОЦЕЙ (греч. *andros* — мужчина+ *oikos* — дом) — у цветковых растений совокупность тычинок; у облиственных печеночников — трубчатая оболочка, окружающая антеридии.

АНИЗОГАМИЯ (греч. *anisos* — неравный+ *gamos* — брак) — половой процесс с участием неодинаковых подвижных гамет.

АНИОН (греч. *anipae* — двигаться вверх) — отрицательно заряженный ион.

АННУЛЮС (лат. *anus* — кольцо) — у папоротников ряд из специализированных клеток в спорангии; у шляпочных грибов — остаток внутренней пленки, образующий кольцо вокруг ножки.

АНТЕРИДИЙ — одноклеточный или многоклеточный орган, в котором образуются спермии.

АНТЕРИДИОФОР (греч. *anthos* — цветок+ *phoros* — несущий) — у некоторых печеночников подставка, несущая антеридии.

АНТИБИОТИК (греч. *anti* — против+ *biotikos* — относящийся к жизни; жизненный) — природное органическое вещество, подавляющее или задерживающее рост организмов. Обычно этим термином обозначают вещества, синтезируемые микроорганизмами и подавляющие рост других микроорганизмов.

АНТИКЛИНАЛЬНЫЙ — перпендикулярный к поверхности.

АНТИПОДЫ — три (иногда более) клетки зародышевого мешка, расположенные на его конце, противоположном микропиле.

АНТОЦИАН (греч. *anthos* — цветок+ *kyanos* — темно-голубой) — водорастворимый синий или красный пигмент клеточного сока.

АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА — меристема на кончике корня или верхушке побега сосудистого растения.

АПИКАЛЬНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ — подавление апикальной почкой роста боковых почек.

АПОМИКСИС (греч. *apo* — отдельно, без+ *mixis* — смешение) — воспроизводство без мейоза или сингамии; вегетативное размножение.

АПОПЛАСТ (греч. *apo* — без+ *plastos* — вылепленный) — непрерывная структура, образуемая клеточными оболочками растения или его органа. Движение веществ по клеточным оболочкам носит название апопластного транспорта.

АПОТЕЦИЙ (греч. *apotheke* — кладовая) — чашевидный или блюдцевидный открытый аскокарп.

АРИЛЛУС (лат. *arillus* — виноградина, семя) — добавочный покров семени, часто образующийся за счет разрастания основания семяпочки. Обычно ярко окрашен, что способствует привлечению животных, которые поедают А. и за счет этого разносят семена родительских растений.

АРТЕФАКТ (лат. *ars* — искусство+ *facere* — делать) — предмет или явление, не существующие в природе, а появляющиеся в результате вмешательства человека.

АРХ-, АРХЕО- (греч. *arche, archos* — начальный) — часть сложных слов, обозначающая «первый», «основной», «самый ранний».

АРХЕГОНИЙ — многоклеточный орган, в котором образуется одноклеточная яйцеклетка. Имеется у бриофитов и некоторых сосудистых растений.

АРХЕГОНИОФОР (греч. *archegonos* — родоначальник+ *phoros* — несущий) — у некоторых печеночников подставка, несущая архегонии.

АСЕПТИРОВАННЫЙ (греч. *a-* — нет+лат. *septum* — ограда) — неразделенный септами, лишенный поперечных перегородок.

АСК — специализированная, характерная для аскомицетов клетка, в которой два гаплоидных ядра сливаются с образованием зиготы. Зигота немедленно делится мейотически. Зрелый А. содержит аскоспоры.

АСКОГЕННЫЕ ГИФЫ (греч. *askos* — мешок+ *genous* — порождающий) — гифы, содержащие парные гаплоидные мужские и женские ядра; развиваются из аскогона и дают начало аскам.

АСКОГОН — оогоний, или женский гаметангий, у аскомицетов.

АСКОКАРП (греч. *askos*+ *karpos* — плод) — многоклеточная структура у аскомицетов, несущая специализированные клетки — аски, в которых происходит слияние ядер и мейоз. А. может быть открытым или замкнутым.

АСКОСПОРА — спора, образующаяся внутри аска (у аскомицетов).

АТОМ (греч. *atomos* — неделимый) — мельчайшая частица химического элемента, сохраняющая его основные свойства.

АТОМНАЯ МАССА — масса атома элемента в единицах, равных $1/12$ массы атома ^{12}C .

АТОМНОЕ ЧИСЛО — число протонов в ядре атома.

АТР — см. *аденозинтрифосфат*.

АТР-СИНТЕТАЗА — ферментный комплекс, осуществляющий синтез АТР из АДФ и фосфата в ходе окислительного фосфорилирования на внутренней митохондриальной мембране.

АУКСИН (греч. *auxein* — повышать) — вещество, регулирующее рост растений; среди прочего контролирует удлинение клеток.

АУТКРОССИНГ — скрещивание между организмами, не являющимися близкими родственниками. У растений — перекрестное опыление.

АЭРОБНОЕ ДЫХАНИЕ — см. *дыхание*.

АЭРОБНЫЙ (греч. *aer* — воздух+ *bios* — жизнь) — нуждающийся в свободном кислороде.

Б

БАЗАЛЬНОЕ ТЕЛЬЦЕ — саморепродуцирующаяся органелла цилиндрической формы, расположенная в основании ресничек или жгутиков. Идентична по структуре центриоли, которая принимает участие в митозе и мейозе у большинства животных и протистов.

БАЗИДИОКАРП (лат. *basidium* — маленький пьедестал+ *carpus* — плод) — многоклеточная структура, характерная для базидиомицетов, внутри которой формируются базидиоспоры.

БАЗИДИОСПОРА — спора базидиомицетов, образующаяся внутри базидии после слияния ядер и мейоза и затем отшнуровывающаяся от нее снаружи.

БАЗИДИЯ — специализированная репродуктивная клетка базидиомицетов, часто булабовидная; в ней происходит слияние ядер и мейотическое деление.

БАКТЕРИОФАГ (греч. *bakterion* — палочка+ *phagein* — есть) — вирус, паразитирующий на бактериальных клетках.

БАКТЕРИЯ — прокариотический организм.

БАЦИЛЛА (лат. *baculum* — палка) — палочковидная бактерия.

БЕККРОСС — скрещивание гибрида с одним из родителей или эквивалентным ему по генотипу организмом. Скрещивание особи для

- определения ее генетической структуры с особью, гомозиготной по изучаемым рецессивным генам.
- БЕЛОК** — сложное органическое соединение, состоящее из многих (до 100 и более) аминокислотных остатков, соединенных пептидными связями.
- БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ** — любой вид размножения, не включающий слияния гамет, например деление или почкование.
- БИ-** (лат. bis — двойной, два) — часть сложного слова, обозначающая «два», «двойной».
- БИВАЛЕНТ** (лат. bis — дважды + valere — быть сильным) — пара конъюгирующих гомологичных хромосом.
- БИЛАТЕРАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЙ** — см. *зигоморфный* цветок.
- БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЧАСЫ** (греч. bios — жизнь + logos — речь) — внутренний механизм, управляющий врожденными биологическими ритмами организма.
- БИОМ** — самая крупная биологическая единица, представляющая собой очень протяженную совокупность сухопутных сообществ в особых почвенно-климатических условиях.
- БИОМАССА** — общая сухая масса всех организмов в определенной популяции, выборке или области.
- БИОСФЕРА** — зона атмосферы, суши и воды, заселенная организмами.
- БИОТЕХНОЛОГИЯ** — практическое применение достижений в области эндокринологии и биохимии ДНК для управления наследственностью растений.
- БИОТИЧЕСКИЙ** — имеющий отношение к живому.
- БЛЯШКА** — прорвет в клеточном слое в результате поражения пораженных вирусом.
- БОБ** — сухой плод, образующийся из одного плодолистика и раскрывающийся по двум швам.
- БОКОВОЙ КОРЕНЬ** — корень, берущий начало от другого, более старого. Если последний является первичным, то боковой носит название вторичного.
- БРАКТЕЯ** — видоизмененная, обычно редуцированная листовидная структура (обычно прицветник или кроющий лист соцветия).
- БРИОФИТЫ** — представители несосудистых растений: мхи, печеночники, антоцеротовые.
- БРОЖЕНИЕ** — извлечение энергии из органических соединений без участия кислорода.
- БРЮШКО** — расширенная базальная часть архегония, содержащая яйцеклетку.

В

- ВАЙЯ** — лист папоротника или пальмы.
- ВАКУОЛЬ** (лат. vassus — пустой) — окруженное мембраной пространство в цитоплазме, заполненное водянистой жидкостью, клеточным соком; часть лизосомального компартмента клетки.
- ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ** — (1) размножение семенных растений без помощи семян; апомиксис; (2) у других групп организмов — размножение с помощью вегетативных спор или путем разделения тела. В отсутствие мутаций каждая дочерняя клетка или особь при В. р. генетически идентична родительскому организму.
- ВЕГЕТАТИВНЫЙ** — относящийся к бесполому размножению или нерепродуктивным частям растения.
- ВЕКТОР** (лат. vehere — нести) — вирус или плаزمид, в которые включается ген для переноса в клетку.
- ВЕЛАМЕН** (лат. velamen — руно) — многослойная эпидерма, покрывающая воздушные корни некоторых орхидных и ароидных. Иногда встречается и на подземных корнях.
- ВЕНЧИК** — совокупность лепестков.
- ВЕРЕТЕНОВИДНАЯ ИНИЦИАЛЬ** — удлинненная в вертикальном направлении клетка камбия, из которой развиваются клетки осевой системы во вторичных ксилеме и флоэме.
- ВЕРХНЯЯ ЗАВЯЗЬ** — завязь, не сростающаяся с чашечкой.
- ВИД** — основная таксономическая единица, объединяющая сходные между собой, способные к скрещиванию друг с другом организмы. Видовые названия принято выделять в тексте курсивом.

- ВЛАГАЛИЩЕ** — основание листа, охватывающее стебель, например у злаков.
- ВЛАЖНОСТЬ УСТОЙЧИВОГО ЗАВЯДАНИЯ** — процент воды в почве, при котором растение не может оправиться от увядания даже при помещении во влажную камеру.
- ВНЕПЛОДНИК** — см. *экокарпий*.
- ВНУТРЕННЯЯ КОРА** — живая часть коры старых деревьев; часть коры под самыми глубокими слоями перидермы.
- ВНУТРИПЛОДНИК** — см. *эндокарпий*.
- ВОДНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ** — алгебраическая сумма потенциала растворенного вещества и давления оболочки; потенциальная энергия воды.
- ВОДОНОСНЫЙ ПУЗЫРЕК** — расширенная эпидермальная клетка, в которой запасается вода; разновидность трихома.
- ВОДОРОДНАЯ СВЯЗЬ** — слабая связь между атомами водорода, ковалентно связанного с атомом кислорода или азота, и другим атомом какого-либо из последних двух элементов.
- ВОДОРОДНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ (рН)** — показатель относительной концентрации протонов в растворе. Значение рН изменяется в диапазоне от 0 до 14. Чем меньше рН, тем выше концентрация протонов и кислотность раствора. У нейтрального раствора рН равен 7, у кислотного — менее 7, у щелочного — более 7.
- ВОДОРΟΣЛИ** — традиционный термин для обозначения нескольких неродственных групп фотосинтезирующих эукариот, не имеющих многоклеточных органов размножения (за исключением харовых). «Сине-зеленые водоросли», или цианобактерии, представляют собой одну из групп фотосинтезирующих бактерий.
- ВОЗВРАТНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ** — см. *беккросс*.
- ВОЛОКНИСТОСТЬ** — взаиморасположение элементов в древесине.
- ВОЛОКНО** — удлинненная, скошенная на концах, обычно толстостенная склеренхимная клетка сосудистых растений. Стенка В. может быть лигнифицирована, а его протопласт после созревания может отмирать.
- ВОЛЬВА** (лат. volva — накидка) — чашевидная структура в основании ножки некоторых грибов.
- ВОССТАНОВЛЕНИЕ** (первоначально — восстановление металла из его окисла) — присоединение электрона атомом. В. происходит одновременно с окислением: один атом теряет электрон, другой — его захватывает.
- ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ ПИГМЕНТ** — пигмент, улавливающий световую энергию и передающий ее хлорофиллу *a*.
- ВТОРИЧНАЯ ОБОЛОЧКА** — внутренний слой клеточной оболочки, формирующийся у некоторых клеток после завершения их удлинения. В. о. имеет высокоупорядоченную микрофибриллярную структуру.
- ВТОРИЧНОЕ ТЕЛО РАСТЕНИЯ** — часть растения, образуемая камбием и феллогеном. Состоит из вторичных ксилемы и флоэмы, а также перидермы.
- ВТОРИЧНЫЕ ТКАНИ** — ткани, образуемые камбием и феллогеном.
- ВТОРИЧНЫЙ КОРЕНЬ** — см. *боковой корень*.
- ВТОРИЧНЫЙ РОСТ** — рост растения за счет вторичных, или латеральных, меристем, т. е. камбия и феллогена. В результате В. р. растение увеличивается в обхвате, а за счет первичного роста — в длину.
- ВЫЩЕЛАЧИВАНИЕ** — перемещение неорганических ионов вниз по почвенному профилю фильтрующейся водой.

Г

- ГАБИТУС** (лат. habitus — состояние, характер) — характерная форма, внешний вид организма.
- ГАМЕТА** (греч. gamete — жена) — гаплоидная репродуктивная клетка. Г. сливаются попарно, образуя диплоидную зиготу.
- ГАМЕТАНГИЙ** (греч. gamein — женить + лат. tangere — прикасаться) — клетка или орган, где формируются гаметы.
- ГАМЕТОФИТ** — гаплоидная (n) гаметообразующая фаза у организмов, имеющих чередование поколений.
- ГАМЕТОФОР** (греч. gamein + phoros — несущий) — у бриофитов подставка, несущая гаметангии.

ГАПЛОИД (греч. haploos — единственный) — организм, имеющий одиночный набор хромосом (n) в противоположность диплоидному ($2n$).

ГАУСТОРИЯ (лат. haustus от haurire — пить) — ответвление грибной гифы, проникающее в другие клетки и функционирующее как поглощающий орган.

ГЕЛИОТРОПИЗМ (греч. helios — солнце) — способность листьев и цветков многих растений двигаться в течение дня таким образом, чтобы располагаться либо перпендикулярно, либо параллельно падающим солнечным лучам.

ГЕЛЬ — твердая или полужидкая смесь веществ.

ГЕММА (лат. gemma — почка) — небольшое скопление вегетативной ткани, нарост на талломе, например у печеночников или некоторых грибов, из которого может развиваться целое новое растение.

ГЕМИЦЕЛЛЮЛОЗА — полисахарид главным образом клеточных оболочек, напоминающий по структуре целлюлозу, но более растворимый и менее упорядоченный по строению.

ГЕН — единица наследственности. Последовательность нуклеотидов в ДНК, кодирующая первичную структуру белка, тРНК или рРНК или регулирующая транскрипцию таких последовательностей.

ГЕНЕРАТИВНАЯ КЛЕТКА — (1) у многих голосеменных — клетка мужского гаметофита, делящаяся с образованием стерильной и сперматогенной клеток; (2) у покрытосеменных — клетка мужского гаметофита, образующая при делении два спермия.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ — появление в потомстве сочетаний генов, отличных от имеющихся у родителей.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД — система нуклеотидных триплетов (кодонов) ДНК и РНК, определяющая последовательность аминокислот в белке. Каждый кодон, за исключением трех «стоп-сигналов», соответствует одной из 20 аминокислот.

ГЕННАЯ ЧАСТОТА — относительная частота встречаемости определенного аллеля в популяции.

ГЕНОТИП — скрытый или выраженный генный состав организма. Совокупность всех его генов.

ГЕОТРОПИЗМ — реакция стебля или корня на действие земного притяжения.

ГЕРБАРИЙ — коллекция засушенных и спрессованных экземпляров растений.

ГЕРМАФРОДИТ (от греч. Гермес и Афродита) — организм, обладающий женскими и мужскими репродуктивными органами.

ГЕТЕРО- (греч. heteros — другой) — часть сложного слова, означающая «иной», «отличающийся».

ГЕТЕРОГАМИЯ (греч. heteros+gamos — союз или размножение) — половой процесс, включающий слияние гамет, различающихся по внешнему виду или поведению.

ГЕТЕРОЗИГОТА — особь (клетка) с двумя различными аллелями в одном и том же локусе гомологичных хромосом.

ГЕТЕРОЗИС (греч. heterosis — изменение) — гибридная сила, превосходящая гибрида над обоими родителями по какому-либо количественному признаку.

ГЕТЕРОКАРИОН (греч. heteros+karion — ядро ореха) — мицелий гриба с двумя или более генетически различными типами ядер.

ГЕТЕРОМОРФИЗМ (греч. heteros+morphe — форма) — различие по форме между диплоидным и гаплоидным поколениями.

ГЕТЕРОСПОРИЯ — наличие двух видов спор: микроспор и макроспор.

ГЕТЕРОТАЛЛИЗМ (греч. heteros+thallus — росток) — наличие самостерильности у гаплоидных организмов. Для размножения гетероталлических видов необходимо слияние гамет двух совместимых линий или особей.

ГЕТЕРОТРОФ (греч. heteros+trophos — питающий) — организм, не способный синтезировать органические вещества из неорганических, поэтому потребляющий органику, образованную другими растениями и животными. Ср. *автотроф*.

ГЕТЕРОЦИСТА (греч. heteros+cystis — мешок) — крупная прозрачная толстостенная азотфиксирующая клетка в нитях некоторых цианобактерий.

ГИАЛОПЛАЗМА — см. *основное вещество цитоплазмы*.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ (*Gibberella* — род грибов) — группа раститель-

ных гормонов, наиболее известное действие которых — стимуляция удлинения стебля.

ГИБРИД — потомок двух родителей, различающихся по крайней мере по одному наследственному признаку. Потомок двух различных разновидностей или видов.

ГИБРИДИЗАЦИЯ — получение потомков от несходных родителей.

ГИБРИДНАЯ СИЛА — см. *гетерозис*.

ГИДРОКСИЛЬНАЯ ГРУППА — ион OH^- , образующийся, в частности, при диссоциации молекулы воды.

ГИДРОЛИЗ (греч. hydro — вода+lysis — разжижение) — расщепление молекулы за счет присоединения воды (ионов H^+ и OH^-).

ГИДРОФИТ (греч. hydro+phyton — растение) — растение, требующее для развития высокой влажности или растущее полностью или частично погруженным в воду.

ГИЛУМ (лат. hilum — мелочь) — (1) рубец, остающийся на семени после его отделения от фуникулуса; (2) участок в крахмальном зерне, вокруг которого крахмал укладывается более или менее концентрическими слоями.

ГИМЕНИАЛЬНАЯ ПЛАСТИНКА — пластинка на нижней стороне шляпки базидиомицетов.

ГИМЕНИЙ (греч. hymen — оболочка) — слой асков у аскокарпа или базидий у базидиокарпа вместе с окружающими их стерильными гифами.

ГИНЕЦЕЙ (греч. gyne — женщина+oikos — дом) — совокупность плодолистиков в цветке.

ГИПЕР- (греч. hyper — над, сверх) — часть сложного слова, означающая «сверх», «более», «над».

ГИПЕРТОНИЧЕСКИЙ (РАСТВОР) — раствор, концентрация которого достаточно высока для извлечения воды из другого раствора, отделенного полупроницаемой мембраной.

ГИПО- (греч. hypo — ниже, менее) — часть сложных слов, означающая «под», «менее».

ГИПОГИНИЯ (греч. hypo+gyne — женщина) — организация цветка, при которой чашелистики, лепестки и тычинки прикреплены к цветоложу ниже завязи. Противоположна *эпигинии*.

ГИПОДЕРМА (греч. hypo+derma — кожа) — один или несколько слоев клеток, расположенных под эпидермой и отличающихся от лежащих глубже клеток коры или мезофилла.

ГИПОКОТИЛЬ — часть зародыша или проростка между семядолями и зародышевым корешком.

ГИПОКОТИЛЬ-КОРНЕВАЯ ОСЬ — зародышевая ось, расположенная ниже семядоли (семядолей) и включающая гипокотиль и апикальную меристему корня или зародышевого корешка.

ГИПОТЕЗА (греч. hypo+titheinai — полагать) — основанное на имеющихся фактах временное рабочее объяснение или предположение некоего общего принципа взаимосвязи причин и следствий. Требует экспериментальной проверки, и если в ходе нее не подтверждается, должно быть отброшено.

ГИПОТОНИЧЕСКИЙ (РАСТВОР) — раствор достаточно низкой концентрации, отдающий воду другому раствору, отделенному полупроницаемой мембраной.

ГИСТОНЫ — группа из пяти основных белков, входящих в состав хромосом всех эукариотических клеток.

ГИФА (греч. hypha — сеть) — одиночная трубчатая нить грибов, оомицетов и хитридиомицетов. Совокупность Г. составляет мицелий.

ГЛАЗНОЕ ПЯТНО — мелкая пигментированная структура одноклеточных жгутиковых организмов, чувствительная к свету.

ГЛИКОГЕН (греч. glykys — сладкий+gen — данного рода) — углевод, сходный с крахмалом; запасное питательное вещество бактерий, грибов и большинства других организмов, за исключением растений.

ГЛИКОЛИЗ — анаэробный распад глюкозы с образованием двух молекул пировиноградной кислоты и двух молекул АТФ.

ГЛИКОСИЛАТНЫЙ ЦИКЛ — вариант цикла Кребса у бактерий и некоторых растений. В Г. ц. ацетат превращается в сукцинат и в конечном счете в новые углеводы.

ГЛИОКСИСОМА — микротельце, содержащее ферменты, необходимые для превращения жиров в углеводы. Глиоксисомы играют важную роль при прорастании семян.

ГЛИЦЕРОЛ — трехуглеродная молекула с тремя гидроксильными группами. Соединяясь с жирными кислотами, образует жиры или масла.

ГЛЮКОЗА — шестиуглеродный сахар $C_6H_{12}O_6$; наиболее распространенный моносахарид у большинства организмов.

ГНЕЗДО — полость в спорангии или в завязи (где располагаются семечки).

ГОДИЧНОЕ КОЛЬЦО — слой прироста древесины за один год.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ — семенные растения, у которых семя не заключено в завязь. Наиболее распространенный их отдел — хвойные.

ГОЛЬДЖИ ТЕЛЬЦЕ — см. *диктиосома*.

ГОМЕО-, ГОМО- (греч. *homos* — такой же, сходный) — часть сложного слова, означающая «такой же», «сходный».

ГОМЕОСТАЗ (греч. *homos+stasis* — стоящий) — поддержание относительного постоянства внутренней среды организма или устойчивого равновесия в популяции или экосистеме. Обычно обеспечивается механизмами обратной связи.

ГОМОЗИГОТНЫЙ — с идентичными аллелями в одинаковых локусах гомологичных хромосом.

ГОМОКАРИОН — грибной мицелий, содержащий ядра с одинаковой генетической структурой.

ГОМОЛОГИЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ — хромосомы, образующие пары на первой стадии мейоза. Г. х. в паре происходят от разных родителей.

ГОМОЛОГИЯ (греч. *homologia* — согласие) — общность происхождения в филогенезе при возможных различиях современной структуры и функции.

ГОМОСПОРИЯ — наличие только одного вида спор.

ГОМОТАЛЛИЗМ (греч. *homos+thallus* — росток) — способность организмов данного вида к самооплодотворению.

ГОРМОГОНИЙ — отделившаяся часть нити цианобактерии, разрастающаяся в новую нить.

ГОРМОН (греч. *hormaein* — возбуждать) — химическое вещество, синтезируемое обычно в небольших количествах в одной части организма, откуда оно переносится в другую его часть и оказывает там специфическое действие.

ГРАНА — структура внутри хлоропласта, видимая под световым микроскопом как зеленая гранула, а под электронным микроскопом — как стопка тилакоидов. Г. содержит хлорофилл и каротиноиды и является местом протекания световых реакций фотосинтеза.

ГУАНИН (исп. < *keyra huano* — помет) — пуриновое основание, входящее в состав ДНК и РНК. Название вещества связано с тем, что большое его количество в виде белых кристаллов имеется в гуано и других экскрементах животных.

ГУБЧАТАЯ ПАРЕНХИМА — ткань листа, состоящая из разделенных крупными межклетниками клеток с хлоропластами.

ГУМУС — разлагающееся органическое вещество почвы.

ГУТТАЦИЯ (лат. *gutta* — капля) — выделение жидкой воды листьями под действием корневого давления.

ГЭРЛ — связанный с аппаратом Гольджи и эндоплазматическим ретикуломом лизосомальный комплекс, принимающий участие в образовании вакуолей и лизосом в некоторых клетках.

Д

ДАВЛЕНИЕ ОБОЛОЧКИ — давление клеточной оболочки, равное по величине и противоположное по направлению тургорному давлению протопласта.

ДВОЙНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ — слияние яйцеклетки и спермия с образованием зиготы (2n) и одновременное слияние другой мужской гаметы и полярных ядер с образованием первичного ядра эндосперма (3n); характерная особенность всех покрытосеменных.

ДВУДОЛЬНЫЕ — один из двух классов покрытосеменных. Д. характеризуются наличием двух семядолей, сетчатым жилкованием листьев, обычно четырех- или пятичленными цветками.

ДВУДОМНЫЕ — однополые растения, у которых мужские и женские половые клетки развиваются на разных особях.

ДВУЛЕТНИК — растение, которому для завершения жизненного

цикла требуются два вегетационных периода, причем цветение и плодоношение происходят на второй год.

ДВУПОЛЫЙ ЦВЕТОК — цветок, имеющий по крайней мере одну функциональную тычинку и один функциональный плодolistик.

ДЕ- (лат. *de-* — прочь) — приставка, означающая удаление чего-либо, например, дегидратация означает удаление воды.

ДЕЗОКСИРИБОЗА (лат. *deoxy* — потеря кислорода + *ribose* — разновидность сахара) — пятиуглеродный сахар, имеющий на один атом кислорода меньше, чем рибоза. Входит в состав дезоксирибонуклеиновой кислоты.

ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕИНОВАЯ КИСЛОТА — носитель генетической информации в клетке. Состоит из цепей, включающих фосфат, сахар дезоксирибозу, пурины и пиримидины. Способна самоудваиваться и направлять синтез РНК.

ДЕЙТЕРИЙ — тяжелый водород. Водородный атом, ядро которого содержит протон и нейтрон (у большинства водородных атомов оно состоит только из протона).

ДЕНИТРИФИКАЦИЯ — превращение нитратов в газообразный азот; осуществляется несколькими родами свободноживущих почвенных бактерий.

ДЕРЕВО — многолетнее растение с одревесневшим стеблем и корнем. Имеет обычно один стебель — ствол.

ДЕСМОТРУБОЧКА (греч. *desmos* — соединять) — трубочка, проходящая внутри канала плазмодесмы и соединяющая эндоплазматический ретикулум двух соседних клеток.

ДЕСТРУКТОРЫ — организмы в экосистеме, разрушающие органические вещества до молекул меньшего размера, вновь включающихся в круговорот. В качестве Д. выступают бактерии, грибы, гетеротрофные протисты.

ДЕТЕРМИНИРОВАННЫЙ РОСТ — рост ограниченной продолжительности, характерный для цветочной меристемы и для листьев.

ДИКАРИОН (греч. *di* — два + *karion* — ядро ореха) — грибной мицелий с парными ядрами, обычно происходящими в паре от разных организмов.

ДИКАРИОТИЧЕСКИЙ — у грибов имеющий пары ядер в клетках или компартаментах мицелия.

ДИКИЙ ТИП — фенотип или генотип, характерный для большинства особей данного вида в естественных условиях.

ДИКТИОСОМА — у эукариот комплекс плоских, дисковидных емкостей внутри клеток, часто образующих по краям ответвления в виде трубочек. Связаны с секреторной активностью; служат центрами накопления и оформления секретов. Называются также тельцами Гольджи. Термин «аппарат Гольджи» применяется для обозначения всей совокупности Д. данной клетки.

ДИМОРФИЗМ (греч. *di* — два + *morphe* — форма) — наличие двух различных форм одного и того же органа, например стерильных и фертильных листьев у палоротников, стерильных и фертильных побегов у хвощей.

ДИПЛОИДНЫЙ — имеющий двойной набор хромосом (2n), характерный для спорофитного поколения.

ДИСАХАРИД — углевод, состоящий из двух молекул моносахаридов, связанных ковалентной связью. Пример — сахароза.

ДИСТАЛЬНЫЙ — удаленный от точки отсчета, связанной, как правило, с основной частью тела. Противоположность *проксимального*.

ДИФФЕРЕНЦИРОВКА — процесс развития, в ходе которого относительно неспециализированная клетка превращается в более специализированную. Приспособление клеток и тканей в ходе онтогенеза к выполнению определенных функций.

ДИФфуЗИЯ (лат. *diffundere* — выливать) — суммарное перемещение суспендированных или растворенных частиц из зоны с высокой концентрацией в зону с низкой их концентрацией за счет случайного теплового движения отдельных частиц. В результате Д. последние распределяются в среде равномерно.

ДИХОТОМИЯ — разделение одной оси на две ветви.

ДЛИННОДНЕВНЫЕ РАСТЕНИЯ — растения, которым для зацветания необходим световой период, превышающий определенное критическое значение. Цветут весной или летом.

ДНК — см. *дезоксирибонуклеиновая кислота*.

ДОЗРЕВАНИЕ (СЕМЯН) — метаболические изменения, которые должны произойти в некоторых семенах в период их покоя, чтобы стало возможным прорастание.

ДОМИНАНТНЫЙ АЛЛЕЛЬ — А., относящийся к другому А. того же локуса так, что особь, гомозиготная по первому А., фенотипически не отличается от гетерозиготной. При этом другой А. считается рецессивным.

ДРЕВЕСИНА — вторичная ксилема.

ДРУЗА — сложный более или менее сферический кристалл оксалата кальция с большим числом составляющих кристаллов, выступающих из его поверхности.

ДЫХАНИЕ — внутриклеточный процесс окисления молекул (в первую очередь пирувата в цикле лимонной кислоты) с выделением энергии. Полный распад сахаров и других органических молекул до двуокси углерода и воды называется аэробным Д., хотя начальные этапы этого процесса являются анаэробными.

Е

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР — дифференцированное воспроизводство различных генотипов.

Ж

ЖГУТИК — длинная нитевидная органелла, выступающая над поверхностью клетки. У бактерий каждый Ж. состоит из одиночного белкового волокна и способен совершать вращательные движения. Ж. эукариот, участвующий в локомоции и питании, состоит из (9+2)-набора особым образом расположенных микротрубочек, окруженных общей мембраной. Он способен совершать колебательные, но не вращательные движения. Ресничка представляет собой укороченный Ж. эукариот.

ЖИДКОСТНО-МОЗАИЧНАЯ МОДЕЛЬ — модель мембранной структуры, согласно которой мембрана состоит из двойного слоя липидов и погруженных в него белковых глобул.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ — полная последовательность фаз роста и развития организма от зиготы до образования гамет.

ЖИЛКА — проводящий пучок, часть «каркаса» из опорных и проводящих тканей в листьях и других утолщенных органах.

ЖИЛКОВАНИЕ — расположение жилок в листовой пластинке.

ЖИРЫ — вещества, состоящие из глицерола и трех молекул жирных кислот. Отношение кислорода к углероду в Ж. значительно ниже, чем в углеводах. Жидкие Ж. называют маслами.

З

ЗАБОЛОНЬ — наружная часть древесины ствола, обычно отличающаяся от ядровой древесины более светлой окраской; по ней осуществляется активный транспорт воды.

ЗАВЯЗЬ — нижняя расширенная часть плодолистика или гинецея, образованного несколькими сросшимися плодолистиками. Зрелая З. иногда вместе с некоторыми другими срастающимися с ней частями цветка образует плод.

ЗАГРУЗКА ФЛОЭМЫ — процесс активной секреции некоторых веществ (в первую очередь сахаров) в ситовидные трубки.

ЗАКРЫТЫЙ ПУЧОК — сосудистый пучок, в котором не развивается камбий.

ЗАМЫКАЮЩИЕ КЛЕТКИ — пара специализированных эпидермальных клеток, окружающих устьичную щель. Изменение в тургоре З. к. приводит к открыванию или замыканию этой щели.

ЗАРОДЫШ — молодой спорофит до начала стадии быстрого роста (у семенных растений — прорастания).

ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК — женский гаметофит покрытосеменных растений. Обычно включает восемь или семь клеток: яйцеклетку, две синергиды, три антиподы и одну или две центральные клетки. Если центральная клетка одна, у нее два ядра, а у остальных по одному.

ЗАРОСТОК — см. *проталлум*.

ЗАХВАТЫВАНИЕ — процесс, при котором периодическое чередование света и темноты или каких-либо других внешних циклов

заставляет циркадианный ритм синхронизироваться с модифицирующим циклом, который является захватывающим фактором.

ЗЕАТИН — растительный гормон; природный цитокинин, выделенный из кукурузы.

ЗЕРНОВКА — простой сухой односемянный невскрывающийся плод. Перикарпий у него прочно срастается всей поверхностью с семенной кожурой. З. характерна для злаков (семейство Poaceae).

ЗИГОМОРФНЫЙ (ЦВЕТОК) (греч. zygo — пара+morphe — форма) — цветок, который может быть разделен на две симметричные половины только одной плоскостью, проходящей через его ось. Синоним — *билатерально-симметричный* цветок.

ЗИГОСПОРА — толстостенная, устойчивая к внешним воздействиям спора, развивающаяся из зиготы, образующейся при слиянии изогамет.

ЗИГОТА (греч. zygotos — соединенный вместе) — диплоидная (2n) клетка, образующаяся при слиянии мужской и женской гамет.

ЗОНА ПЕРЕХОДА — часть первичного тела растения со структурой, промежуточной между структурами стебля и корня.

ЗОНТИК — соцветие, все цветоножки которого выходят из одной точки на верхушке генеративного побега.

ЗООСПОРАНГИЙ — спорангий, содержащий зооспоры.

ЗООСПОРА — подвижная спора, встречающаяся у водорослей, оомицетов и хитридиомицетов.

И

ИГЛА — твердая тонко-заостренная структура, обычно модифицированный лист или его часть.

ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАНЫ — способность мембраны обеспечивать диффузию разных веществ с разной скоростью.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ — различия между особями одного вида.

ИЗО- (греч. isos — равный) — часть сложных слов, означающая «равный»; близко по смыслу с «гомо-», «гомео-».

ИЗОГАМИЯ — тип полового размножения, при котором гаметы или гаметангии сходны по размеру. Встречается у некоторых водорослей и грибов.

ИЗОМЕРЫ (греч. isos+meros — часть) — вещества, имеющие одинаковый атомный состав, но различающиеся по структуре, например глюкоза и фруктоза.

ИЗОМОРФНЫЙ (греч. isos+morphe — форма) — идентичный по форме.

ИЗОТОНИЧЕСКИЙ — имеющий ту же осмотическую концентрацию.

ИЗОТОПЫ — формы химического элемента, отличающиеся друг от друга числом нейтронов в атомном ядре, но не химическими свойствами.

ИМБИБИЦИЯ — пропитывание водой и набухание материалов в связи с адсорбцией молекул воды на внутренних их поверхностях.

ИНБРИДИНГ — скрещивание близкородственных растений или животных. У растений И. обычно является результатом неоднократного самоопыления.

ИНВЕРТАЗА — см. *сахараза*.

ИНГИБИРОВАНИЕ ПО МЕХАНИЗМУ ОБРАТНОЙ СВЯЗИ — регуляция процессов в организме, состоящая в том, что при повышении концентрации вещества подавляется его дальнейший синтез.

ИНДОЛИЛУКСУСНАЯ КИСЛОТА — естественный ауксин, растительный гормон.

ИНДУЗИЙ (лат. indusium — женское нижнее платье) — разросшаяся в виде пленки эпидерма листа папоротника, покрывающая сорус.

ИНИЦИАЛЬ — (1) клетка, остающаяся в составе меристемы постоянно и дающая в результате деления новые клетки тела растения; (2) меристематическая клетка, дифференцирующаяся в конечном итоге в зрелую, более специализированную клетку.

ИНТЕГУМЕНТ — наружный слой или слои клеток, покрывающие нуцеллус семязачатка; развивается в семенную кожуру.

ИНТЕР- (лат. *inter* — между) — часть сложных слов, означающая «между», «в середине».

ИНТЕРКАЛЯРНЫЙ (лат. *intercalare* — вставлять) — определение меристематической ткани или роста, не сосредоточенных в апексе органа, например рост в области узла.

ИНТЕРФАЗА — период между двумя мейотическими или митотическими циклами. Во время И. происходит рост клетки и удвоение ДНК.

ИНТИНА — внутренний слой оболочки споры или пыльцевого зерна.

ИНТРА- (лат. *intra* — внутри) — часть сложного слова, означающая «внутри».

ИНТРОН — участок ДНК, транскрибируемый в ту часть мРНК, которая у эукариот затем удаляется с помощью ферментов до начала трансляции. Ср. *экзон*.

ИОН — атом или молекула, утратившие или получившие дополнительно один или несколько электронов и ставшие соответственно положительно или отрицательно заряженными.

ИСКОПАЕМОЕ ТОПЛИВО — преобразованные остатки вымерших организмов, сжигаемые для получения энергии. Примеры: нефть, газ, уголь.

ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ — остатки, отпечатки или следы организма, сохранившиеся в породах земной коры.

ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР — разведение отбираемых организмов с целью получения линий с желаемыми свойствами.

ИУК — см. *индолилуксусная кислота*.

К

КАЛИПТРА (греч. *kalyptra* — головной убор) — колпачок, полностью или частично покрывающий спорангий у некоторых видов мхов; обзается из разросшейся стенки архегония.

КАЛЛОЗА — разветвленный полисахарид, входящий в состав клеточной оболочки в области ситовидных полей ситовидных элементов; может образовываться в ответ на повреждение ситовидных элементов и паренхимных клеток.

КАЛЛУС (лат. *callos* — толстая кожа) — недифференцированная ткань. Термин применяется в случае культур тканей, прививок, заживления ран.

КАЛОРИЯ (лат. *calor* — тепло) — количество тепловой энергии, необходимое для нагревания 1 г воды на 1°С. При метаболических измерениях обычно используют килокалорию (ккал) — количество теплоты, необходимое для нагревания на 1°С 1 кг воды.

КАЛЬВИНА ЦИКЛ — цепь фотосинтетических ферментативных реакций, в ходе которых двуокись углерода восстанавливается до 3-фосфоглицеральдегида и регенерируется акцептор CO₂, рибулозо-1,5-бисфосфат. Из каждых 6 молекул CO₂ в цикле образуются две молекулы глицеральдегид-3-фосфата.

КАМБИАЛЬНАЯ ЗОНА — зона тонкостенных недифференцированных меристематических клеток между вторичными ксилемой и флоэмой; состоит из камбиальных инициалей и их ближайших производных.

КАМБИЙ (лат. *cambiare* — обменивать) — цилиндрическая меристема, образующая вторичные ксилему и флоэму.

КАПСИД — белковая оболочка вириона, или вирусной частицы.

КАПСУЛА — слизистый слой, окружающий клетки некоторых бактерий.

КАРИОГАМИЯ (греч. *karyon* — ядро ореха + *gamos* — брак) — объединение ядер вслед за плазмогамией.

КАРОТИН (лат. *carota* — морковь) — красный, желтый или оранжевый пигмент из группы каротиноидов.

КАРОТИНОИДЫ — класс жирорастворимых пигментов, включающий желтые, красные или оранжевые каротины и желтые ксантофиллы; содержатся в хлоропластах и хромопластах растений; выполняют функции вспомогательных пигментов при фотосинтезе.

КАРПЕЛЬ (греч. *karpos* — плод) — один из элементов гинецея, или внутренней мутовки цветка. Содержит один или более семязачатков. Один или более К. образуют пестик.

КАРПОГОНИЙ (греч. *karpos* + *gonos* — потомок) — женский гаметангий красных водорослей.

КАРПОСПОРА — одиночный диплоидный протопласт, находящийся в карпоспорангии красных водорослей.

КАРПОСПОРАНГИЙ (греч. *karpos* + *spora* — семя + *angeion* — сосуд) — клетка красных водорослей, содержащая карпоспору.

КАТАБОЛИЗМ (греч. *katabole* — бросающий вниз) — совокупность химических реакций, приводящих к распаду сложных соединений с высвобождением энергии.

КАТАЛИЗАТОР (греч. *katalysis* — растворение) — вещество, ускоряющее химическую реакцию, но не расходуемое в ходе нее. Ферменты являются катализаторами.

КАТИОН (греч. *katienei* — идти вниз) — положительно заряженный ион.

КВАНТ — элементарная единица световой энергии.

КВАНТОСОМЫ (лат. *quantus* — сколько + греч. *soma* — тело) — гранулы на внутренней поверхности ламелл хлоропластов; вероятно, участвуют в световых реакциях фотосинтеза.

КИНЕТИН (греч. *kinetikos* — вызывающий движение) — пурин, вероятно, не встречающийся в природе; действует подобно растительным цитокининам.

КИНЕТОХОР — см. *центромера*.

КИСЛОТА — вещество, диссоциирующее в воде с образованием протонов (H⁺) и таким образом вызывающее повышение их концентрации; pH раствора К. меньше 7. К. является донором протонов, противоположна по химическим свойствам основанию.

КИСТЬ — соцветие с недетерминированным ростом, главная ось которого удлинена, а цветки образуются на цветоножках приблизительно равной длины.

КЛАДИСТИКА — подход к систематике организмов, основанный на анализе их примитивных и эволюционно продвинутых признаков и хорошо отражающий в результате филогенетические связи организмов.

КЛАДОДИЙ (греч. *klados* — побег) — ветвь, напоминающая по форме лист.

КЛАСС — таксономическая категория между отделом и порядком. Содержит один или более порядков и принадлежит к определенному отделу.

КЛЕЙСТОТЕЦИЙ (греч. *kleistos* — закрытый + *thekion* — малое вместилище) — замкнутый сферический аскокарп.

КЛЕТКА — структурная единица организма. У растений состоит из клеточной оболочки и протопласта.

КЛЕТКА НОЖКИ — см. *стерильная клетка*.

КЛЕТКА-СПУТНИК — специализированная паренхимная клетка флоэмы покрытосеменных растений, связанная с члеником ситовидной трубки и образующаяся вместе с ним из одной и той же материнской клетки.

КЛЕТКА ТЕЛА — см. *сперматогенная клетка*.

КЛЕТКА ТРУБКИ — клетка пыльцевого зерна, развивающаяся в пыльцевую трубку.

КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА — см. *плазматическая мембрана*.

КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА — твердый наружный покров клеток растений, некоторых протистов и большинства бактерий.

КЛЕТОЧНАЯ ПЛАСТИНКА — структура, образующаяся на экваторе веретена делящихся клеток растений и некоторых зеленых водорослей в ранней телофазе. По мере созревания превращается в срединную пластинку.

КЛЕТОЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ — деление клетки и ее компонентов на две приблизительно равные части.

КЛЕТОЧНЫЙ СОК — жидкое содержимое вакуолей.

КЛИМАКСОВОЕ СООБЩЕСТВО — конечная стадия сукцессии; его признаки определяются в первую очередь климатом и почвой данной территории.

КЛИН — ряд постепенных изменений некоторых признаков вида, часто связанных с постепенными изменениями климата и других внешних факторов.

КЛОН (греч. *klon* — близнец) — популяция клеток или особей, образующаяся в результате бесполого деления из одной клетки или особи.

КЛОНИРОВАНИЕ — получение линий или культур клеток, все

- представители которых характеризуются специфической последовательностью ДНК. Ключевая операция генной инженерии.
- КЛУБЕНЬ** — расширенный короткий мясистый подземный стебель, например у картофеля.
- КЛУБЕНЬКИ** — утолщения на корнях бобовых и некоторых других растений, населенные симбиотическими азотфиксирующими бактериями.
- КЛУБНЕЛУКОВИЦА** — утолщенный, вертикально расположенный подземный стебель, содержащий запасные питательные вещества, главным образом крахмал.
- КОВАЛЕНТНАЯ СВЯЗЬ** — химическая связь между атомами, возникающая за счет образования общей пары электронов.
- КОГЕЗИЯ** (лат. cohaerere — склеивать) — взаимное притяжение молекул одного вещества.
- КОДОН** — последовательность из трех соседних нуклеотидов в молекуле ДНК или мРНК, кодирующая одну аминокислоту или окончание полипептидной цепи.
- КОКК** (греч. kokkos — ягода) — шаровидная бактерия.
- КОЛЕОПТИЛЬ** (греч. koleos — ножны + ptilon — перо) — оболочка, покрывающая апикальную меристему и листовые примордии зародыша злаков; часто рассматривается как первый лист.
- КОЛЕОРИЗА** (греч. koleos + rhiza — корень) — оболочка, покрывающая зародышевый корешок злаков.
- КОЛЛЕНХИМА** (греч. kolla — клей) — опорная ткань, состоящая из колленхимных клеток. Обычно расположена в зонах первичного роста стебля и некоторых листьев.
- КОЛЛЕНХИМНАЯ КЛЕТКА** — удлинённая живая клетка с неравномерно утолщенной первичной оболочкой.
- КОЛЛОИД** — устойчивая суспензия мелких частиц.
- КОЛОС** — соцветие с недетерминированным ростом, удлинённой главной осью и сидящими цветками на ней.
- КОЛОСОК** — элементарное соцветие злаков; небольшая группа цветков в виде мелкого колоса.
- КОЛЬЦЕВАНИЕ** — снятие со ствола дерева кольца коры до камбия.
- КОЛЬЦЕПОРОВАЯ ДРЕВЕСИНА** — древесина, в которой сосуды, образовавшиеся в начале вегетационного периода, значительно крупнее сформировавшихся в конце его, в результате чего на поперечном срезе древесины заметны четко различимые кольца.
- КОЛЮЧКА** — твердая, одревесневшая, заостренная на конце веточка.
- КОНВЕРГЕНТНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ** (лат. convergere — сходиться) — независимое развитие сходных структур у неродственных организмов; обычно имеет место в сходных условиях обитания.
- КОНИДИОНОСЕЦ** — гифа, на которой образуются одна или несколько конидий.
- КОНИДИЯ** (греч. konis — пыль) — бесполовая грибная спора, развивающаяся вне спорангия. К. могут быть одиночными или образовывать цепи. Большинство К. многоядерные.
- КОНКУРЕНЦИЯ** — взаимодействие между особями одной или различных популяций с целью получения необходимых всем им ресурсов, имеющихся в ограниченном количестве.
- КОНСУМЕНТ** — в экосистемах организм, получающий пищу от других организмов.
- КОНЦЕНТРАЦИОННЫЙ ГРАДИЕНТ** — изменение концентрации вещества на единицу расстояния.
- КОНЪЮГАЦИОННАЯ ТРУБКА** — трубка, формирующаяся в процессе конъюгации для облегчения переноса генетического материала.
- КОНЪЮГАЦИЯ** — временное попарное слияние некоторых бактерий, простейших, водорослей или грибов, в процессе которого происходит перенос генетического материала от одной особи к другой.
- КОНЪЮГАЦИЯ ХРОМОСОМ** — тесное временное сближение гомологичных хромосом, предшествующее первому делению мейоза; на этой стадии происходит кроссинговер.
- КОРА** — неофициальный термин для обозначения всех тканей снаружи от камбия в деревянистом стебле; см. также *внутренняя и наружная кора*.
- КОРЕНЬ** — как правило, нисходящий осевой орган растения, обычно находящийся в земле. Служит для закрепления растения, всасывания и проведения воды и минеральных веществ.
- КОРКА** — см. *наружная кора*.
- КОРНЕВИЩЕ** — более или менее горизонтальный подземный стебель.
- КОРНЕВОЕ ДАВЛЕНИЕ** — давление, развивающееся в корнях благодаря осмосу. Вызывает гуттацию воды на листьях и ее выступание на пнях.
- КОРНЕВОЙ ЧЕХЛИК** — образование из клеток в виде колпачка, покрывающее и защищающее кончик корня.
- КОРНЕВЫЕ ВОЛОСКИ** — трубчатые выросты эпидермальных клеток корня в зоне созревания.
- КОРОБОЧКА** — (1) у покрытосеменных сухой вскрывающийся плод, развивающийся из двух и более плодолистиков; (2) у бриофитов — спорангий.
- КОРОТКОДНЕВНЫЕ РАСТЕНИЯ** — растения, которым для зацветания необходим световой период короче определенной критической величины. Обычно цветут осенью.
- КОСТЯНКА** — простой, развивающийся из одного плодолистика, обычно односемянный сочный плод, эндокарпий которого твердый и может прирастать к семени.
- КОТРАНСПОРТ** — мембранный транспорт, при котором перенос одного вещества зависит от одновременного или последующего переноса другого.
- КОФАКТОР** — один или более небелковых компонентов, необходимых для протекания ферментативной реакции; многие кофакторы — ионы металлов, другие называются коферментами.
- КОФЕРМЕНТ** — органическая молекула небелковой природы, выполняющая вспомогательную функцию в ферментативных процессах, часто действуя как донор или акцептор электронов. Примеры: NAD⁺ и FAD.
- КРАНЦ-АНАТОМИЯ** (нем. Kranz — венок) — корончатое расположение клеток мезофилла вокруг слоя крупных клеток обкладки сосудистого пучка, в результате чего сосудистый пучок оказывается окруженным двумя концентрическими слоями клеток. Характерно для растений с C₄-метаболизмом.
- КРАХМАЛ** — нерастворимый полисахарид; основное запасное питательное вещество растений; включает более тысячи мономеров глюкозы.
- КРЕБСА ЦИКЛ** — цепь реакций, в ходе которых пировиноградная кислота окисляется с образованием водородных атомов, электронов и двуокси углерода. Затем электроны проходят через систему электронпереносящих молекул, цепь окислительного фосфорилирования и наконец через заключительные стадии окисления.
- КРИСТЫ** — выпячивания внутренней мембраны митохондрий, содержащие электронотранспортную цепь, участвующую в образовании АТФ.
- КРОССИНГОВЕР** — обмен гомологичными участками генетического материала между хроматидами гомологичных хромосом при мейозе.
- КРЫЛАТКА** — простой сухой одно- или двусемянный нескрывающийся плод с крыловидными выростами околоплодника.
- КСАНТОФИЛЛ** (греч. xanthos — желтовато-бурый + phyllon — лист) — желтый пигмент хлоропластов, относящийся к группе каротиноидов.
- КСЕРОФИТ** (греч. xeros — сухой + phyton — растение) — растение, приспособленное к аридным местообитаниям.
- КСИЛЕМА** (греч. xylon — древесина) — проводящая ткань, по которой осуществляется основной транспорт воды и минеральных веществ в растении; характеризуется наличием трахеальных элементов.
- КУЛЬТУРА ТКАНЕЙ** — методика разведения живых тканей растений или животных в специальной среде после извлечения их из организма.
- КУСТАРНИК** — многолетнее деревянистое растение относительно небольшой высоты. Образует несколько стеблей, начинающихся непосредственно из почвы или вблизи ее поверхности.
- КУТИКУЛА** — восковой или жировой слой на поверхностной стенке эпидермальных клеток, образованный кутином или воском.
- КУТИН** (лат. cutis — кожа) — жировое вещество, откладывающееся

на оболочках многих растительных клеток и на поверхностной стенке эпидермальных клеток, где образует слой, называемый кутикулой.

SAM (англ. Crassulacean acid metabolism) — см. *метаболизм органических кислот по типу толстянковых*.

Л

ЛАМЕЛЛА (лат. lamella — тонкая металлическая пластинка) — слой клеточных мембран, обычно содержащих хлорофилл и участвующих в фотосинтезе.

ЛАМИНАРИН — полимер глюкозы, одно из основных запасных питательных веществ бурых водорослей.

ЛАТЕРАЛЬНЫЕ МЕРИСТЕМЫ — меристемы, из которых развиваются вторичные ткани; камбий и феллоген.

ЛЕЙКОПЛАСТ (греч. leuko — белый + plasein — образовывать) — бесцветная пластида, обычно являющаяся центром образования крахмала.

ЛЕПЕСТОК — элемент венчика, часто с яркой окраской.

ЛИАНА (фр. liane от lieg — связывать) — растение с длинным деревянистым стеблем, оплетающим другие растения.

ЛИГНИН — один из важнейших компонентов вторичных клеточных оболочек сосудистых растений (хотя не все они его содержат). После целлюлозы наиболее распространенный растительный полимер.

ЛИГУЛА (лат. ligula — язычок) — мелкий вырост у основания листьев злаков и некоторых плауновидных.

ЛИЗИС (греч. lysis — разжижение) — процесс расщепления или разрушения клеток.

ЛИЗОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ — бактерии, содержащие вирусы (фаги) в неинфекционной форме (профаги). Профаги могут высвободиться из бактериальной хромосомы и начинать активный инфекционный цикл, вызывая лизис бактерий-хозяев.

ЛИЗОСОМА (греч. lysis + soma — тело) — органелла, ограниченная одной мембраной и содержащая гидролитические ферменты. Ферменты высвобождаются при ее разрушении и участвуют в гидролизе белков и других макромолекул.

ЛИПИДЫ (греч. lipos — жир) — обширный класс неполярных органических соединений, нерастворимых в воде, но легко растворимых в неполярных органических растворителях. Сюда относятся жиры, масла, стероиды, фосфолипиды и каротиноиды.

ЛИСТОВАЯ ПЛАСТИНКА — расширенная часть листа.

ЛИСТОВАЯ ПОДУШЕЧКА — суставоподобное утолщение в основании черешка листа или листочка, играющее роль в их движении.

ЛИСТОВКА — сухой плод, развивающийся из одного плодолистика и вскрывающийся с одной стороны.

ЛИСТОВОЙ БУГОРОК — боковой вырост под апикальной меристемой, начальная стадия развития листового примордия.

ЛИСТОВОЙ ПРИМОРДИЙ (лат. primordium — начало) — боковой вырост апикальной меристемы, развивающийся в лист.

ЛИСТОВОЙ ПРОРЫВ — паренхимный участок в первичном проводящем цилиндре над точкой отхождения листового следа.

ЛИСТОВОЙ РУБЕЦ — рубец, остающийся на стебле после опадения листа.

ЛИСТОВОЙ СЛЕД — часть проводящего пучка от основания листа до соединения с проводящим пучком стебля.

ЛИСТОЧЕК — часть сложного листа или вайи. Может быть разделена на листочки второго и т. д. порядков.

ЛОКУС — место на хромосоме, занятое определенным геном.

ЛУКОВИЦА — укороченный подземный стебель, покрытый расширенными мясистыми основаниями листьев, содержащими запасы питательных веществ.

ЛУЧЕВАЯ ИНИЦИАЛЬ — меристематическая клетка камбия, дающая начало лучевым клеткам вторичных ксилемы и флоэмы.

М

МАКРОМОЛЕКУЛА (греч. makros — крупный) — молекула с очень большой молекулярной массой. Например, М. белка, нуклеиновой кислоты, полисахарида.

МАКРОФИБРИЛЛА — структура, образованная микрофибриллами и видимая под световым микроскопом.

МАКРОЦИСТА — ограниченная тонкой мембраной уплощенная структура неправильной формы, внутри которой формируются зиготы в жизненном цикле клеточных слизевиков.

МАКРОЭЛЕМЕНТЫ — неорганические химические элементы, необходимые в больших количествах для роста растений, например азот, калий, кальций, фосфор, магний, сера.

МАЛЬТАЗА — фермент, гидролизующий мальтозу до глюкозы.

МАННИТОЛ — спирт; одно из запасных питательных веществ бурых водорослей.

МАРИНАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА — меристема, расположенная по краю листового примордия и формирующая листовую пластинку.

МАТЕРИНСКАЯ КЛЕТКА МЕГАСПОРЫ — см. *мегаспороцит*.

МАТЕРИНСКАЯ КЛЕТКА МИКРОСПОРЫ — см. *микроспороцит*.

МАТЕРИНСКАЯ КЛЕТКА ПЫЛЬЦЫ — микроспороцит у цветковых.

МАТЕРИНСКАЯ КЛЕТКА СПОРЫ — диплоидная (2n) клетка, при мейозе которой образуются (обычно) четыре гаплоидные клетки (споры) или четыре гаплоидных ядра.

МАТРИЦА — образец или шаблон, в соответствии с которым возникает «обратная» комплементарная копия. Термин обычно применяется при описании дубликации или транскрипции ДНК.

МАТРИЧНАЯ РНК — класс РНК, переносящих генетическую информацию от гена к рибосомам, где она транслируется с образованием белка.

МЕГА- (греч. megas — большой) — часть сложного слова, означающая «большой».

МЕГАГАМЕТОФИТ (греч. megas + gamos — брак + phytos — растение) — женский гаметофит разноспоровых растений; у покрытосеменных находится в семязачатке.

МЕГАСПОРА — у разноспоровых растений гаплоидная (n) спора, дающая начало женскому гаметофиту. В большинстве групп крупные микроспоры.

МЕГАСПОРАНГИЙ — спорангий, в котором образуются мегаспоры; см. *нуцеллус*.

МЕГАСПОРОФИЛЛ — лист или листовидный орган, несущий мегаспорангий.

МЕГАСПОРОЦИТ — диплоидная клетка, мейотическое деление которой приводит к образованию четырех мегаспор.

МЕГАФИЛЛ (греч. megas + phyllon — лист) — обычно крупный лист с несколькими — многими жилками. Его листовая след связан с листовым прорывом. Антоним — *микрофилл*.

МЕЖДОУЗЛИЕ — участок стебля между соседними узлами.

МЕЖПЛОДНИК — см. *мезокарпий*.

МЕЖПУЧКОВЫЙ КАМБИЙ — камбий, развивающийся в межпучковой паренхиме между проводящими пучками.

МЕЗО- (греч. mesos — середина) — часть сложных слов, означающая «средний».

МЕЗОКАРПИЙ (греч. mesos + karpas — плод) — средний слой околоплодника между экзокарпием и эндокарпием.

МЕЗОФИЛЛ — основная ткань (паренхима) листа между слоями эпидермы; ее клетки обычно содержат хлоропласты.

МЕЗОФИТ (греч. mesos + phytos — растение) — растение, которому для нормального развития требуется достаточно увлажнения почва и относительно влажная атмосфера.

МЕЙОЗ (греч. meiosis — уменьшать) — два последовательных ядерных деления, в ходе которых число хромосом уменьшается с диплоидного (2n) до гаплоидного (n). В результате образуются гаметы или споры (у организмов с чередованием поколений).

МЕНДЕЛЯ 1-Й ЗАКОН: для каждого из альтернативных признаков существует отдельный фактор, его определяющий и переносимый отдельной гаметой.

МЕНДЕЛЯ 2-Й ЗАКОН: наследование пары признаков не связано с одновременным наследованием других признаков, так что возможны самые различные их сочетания (впоследствии этот закон был пересмотрен в связи с открытием сцепления).

МЕРИСТЕМА (греч. merizein — делиться) — недифференцированная растительная ткань, из которой развиваются новые клетки.

МЕРИСТЕМА ПЕРВИЧНОГО УТОЛЩЕНИЯ — у многих однодольных меристема, отвечающая за утолщение оси побега.

МЕСТООБИТАНИЕ — среда обитания организма; место, где он обычно обнаруживается.

МЕТАБОЛИЗМ (греч. *metabole* — обмен) — совокупность всех химических процессов, протекающих в живой клетке или организме.

МЕТАБОЛИЗМ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ ПО ТИПУ ТОЛСТЯНКОВЫХ — один из вариантов C_4 -метаболизма. Состоит в том, что в ночное время фосфоенолпируват присоединяет CO_2 с образованием C_4 -соединений, а затем, в дневное время, связанный CO_2 передается в цикл Кальвина на рибулозобисфосфат. Характерен для большинства суккулентов, в частности для кактусов.

МЕТАКСИЛЕМА (греч. *meta* — после) — часть первичной ксилемы, дифференцирующаяся после протоксилемы. Достигает зрелости после того, как часть растения, где она расположена, прекращает удлиняться.

МЕТАФАЗА — стадия митоза или мейоза, во время которой хромосомы расположены в экваториальной плоскости веретена.

МЕТЕЛКА — соцветие с разветвленной главной осью, на ветвях которой находятся рыхлые группы цветков.

МИКО- (греч. *mykes* — гриб) — часть сложных слов, означающая «относящийся к грибам».

МИКОЛОГИЯ — наука о грибах.

МИКОРИЗА — симбиоз некоторых грибов и корней растений, характерный для большинства сосудистых видов.

МИКРО- (греч. *mikros* — маленький) — часть сложного слова, означающая «маленький».

МИКРОГАМЕТОФИТ (греч. *mikros*+*gamos* — брак +*phyton* — растение) — мужской гаметофит разноспоровых растений.

МИКРОМЕТР — единица длины, используемая при измерении клеточных структур; 1/1000 мм; обозначается мкм.

МИКРОПИЛЕ — отверстие, возникающее в результате неполного смыкания интегументов семячатка семенных растений, через которое обычно проходит пыльцевая трубка.

МИКРОСПОРА — у разноспоровых растений спора, из которой развивается мужской гаметофит.

МИКРОСПОРАНГИЙ — спорангий, в котором формируются микроспоры.

МИКРОСПОРОФИЛЛ — листовидный орган, несущий один или несколько микроспорангиев.

МИКРОСПОРОЦИТ — клетка, из которой в результате мейоза образуются четыре микроспоры.

МИКРОТЕЛЬЦЕ — органелла, ограниченная одной мембраной и содержащая разнообразные ферменты; по происхождению связана с эндоплазматическим ретикуломом. Разновидности М. — пероксисомы и глиоксисомы.

МИКОТРАБЕКУЛЯРНАЯ РЕШЕТКА — трехмерная сеть, состоящая из тончайших тяжей, пронизывающих основное вещество клетки.

МИКРОТРУБОЧКИ — узкие (диаметром около 25 нм), вытянутые, не имеющие мембраны трубочки неопределенной длины в клетках эукариот. Обеспечивают движение хромосом при клеточном делении и образуют внутреннюю структуру ресничек и жгутиков.

МИКРОФИБРИЛЛЫ — нитевидные компоненты клеточных оболочек, состоящие из молекул целлюлозы. Видимы только под электронным микроскопом.

МИКРОФИЛАМЕНТЫ (греч. *mikros*+*filum* — нить) — длинные филаменты толщиной 5—7 нм, состоящие из актина. Вероятно, участвуют в обеспечении тока цитоплазмы.

МИКРОФИЛЛ (греч. *mikros*+*phylon* — лист) — мелкий лист с одной жилкой и листовым следом, не связанным с листовым проливом.

МИКРОЭЛЕМЕНТЫ — неорганические химические элементы, необходимые растениям в очень малых или следовых количествах: железо, хлор, медь, марганец, цинк, молибден, бор.

МИМИКРИЯ (греч. *mimos* — мим) — внешнее сходство по цвету, форме или поведению одного организма с другим, более сильным или более защищенным, обеспечивающее первому защиту, малозаметность или иные преимущества.

МИТОЗ (греч. *mitos* — нить) — процесс, в ходе которого удвоенные хромосомы разделяются продольно, а затем дочерние хромосомы расходятся, образуя два генетически идентичных ядра. Обычно завершается цитокинезом.

МИТОХОНДРИЯ (греч. *mitos*+*chondrion* — зернышко) — органелла эукариотических клеток, ограниченная двойной мембраной. Содержит ферменты цикла Кребса и электронотранспортную цепь. Основной источник АТФ в нефотосинтезирующих клетках.

МИЦЕЛИЙ (греч. *mykes* — гриб) — совокупность гиф, образующих тело гриба, оомицета или хитридиомицета.

МНОГОЛЕТНИК — растение, живущее и образующее репродуктивные структуры в течение нескольких или многих лет.

МНОГОСЛОЙНАЯ ЭПИДЕРМА — ткань из нескольких слоев клеток, возникших из протодермы; только ее наружный слой имеет типичное эпидермальное строение.

МОЛЕКУЛА — наименьшая частица соединения, состоящая из двух или более атомов.

МОЛЕКУЛЫ-ПЕРЕНОСЧИКИ — см. *пермеазы*.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ МАССА — относительная масса молекулы, выраженная в единицах, равных $1/12$ массы наиболее распространенного изотопа углерода. Сумма относительных масс атомов в составе молекулы.

МОНО- (греч. *monos* — единственный) — часть сложного слова, означающая «один», «единственный».

МОНОКАРИОТИЧЕСКИЙ (греч. *monos*+*karyon* — ядро ореха) — у грибов имеющий одно гаплоидное ядро в клетке или компартменте гифы.

МОНОСАХАРИД (греч. *monos*+*sakcharon* — сахар) — простой, например пяти- или шестиуглеродный, сахар, который не может быть расщеплен на более простые сахара.

(-)МОРФ- (греч. *morphe* — форма) — часть сложных слов, означающая «форма».

МОРФОГЕНЕЗ — развитие формы.

МОРФОЛОГИЯ (греч. *morphe* — форма+*logos* — рассуждение) — наука о форме и ее развитии.

МОХОВИДНЫЕ — см. *бриофиты*.

МРНК — см. *матричная РНК*.

МУЛЬТИГЕННОЕ СЕМЕЙСТВО — набор сходных по происхождению и функции генов в хромосоме. Большинство генов эукариот — члены таких семейств.

МУТАГЕН (лат. *mutare* — изменять+греч. *gennaio* — производить) — фактор, повышающий частоту мутирования.

МУТАНТ — организм, несущий мутантный ген.

МУТАЦИЯ — наследственное изменение одной аллельной формы гена в другую.

МУТОВКА — круг листьев или частей цветка.

МУТУАЛИЗМ — сожительство нескольких организмов, полезное каждому из них.

МЯГКАЯ ДРЕВЕСИНА — распространенное название древесины хвойных.

Н

НАНОПЛАНКТОН (греч. *nanos* — карлик+*planktos* — блуждающий) — планктон размером менее 70—75 мкм.

НАРУЖНАЯ КОРА — у взрослых деревьев отмершая часть коры; самый внутренний слой перидермы и все ткани снаружи от нее.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ — передача признаков от родителей к потомкам через гаметы.

НАСТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ — движения растений в ответ на определенные стимулы; при этом направление движения не зависит от направления действия стимула.

НЕВСКРЫВАЮЩИЙСЯ (ПЛОД) — остающийся закрытым после созревания (например, крылатка).

НЕЗАВИСИМОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ — см. *Менделя 2-й закон*.

НЕЙТРАЛЬНЫЕ К ДЛИНЕ ДНЯ РАСТЕНИЯ — растения, зацветающие независимо от продолжительности светового дня.

НЕЙТРОН (лат. *neuter* — ни один) — незаряженная частица, по массе немного превосходящая протон. Имеется в ядрах всех хими-

ческих элементов, кроме водорода, ядро которого состоит из одного протона.

НЕКТАРНИКИ (греч. *nektar* — напиток богов) — железы покрытосеменных растений, секретирующие нектар — сахаристую жидкость, служащую для привлечения к растениям животных.

НЕПОЛНЫЙ ЦВЕТОК — цветок, у которого из четырех кругов (чашечки, венчика, тычинок, плодolistиков) отсутствует один или более.

НЕПРЕРЫВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ — изменчивость признаков, определяемых несколькими различными генами. Как правило, в популяции количественные значения этих признаков распределяются в соответствии с нормальной (колоколовидной) кривой.

НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ — грибы, у которых неизвестен половой цикл. Считается, что большинство Н. г. — недостаточно изученные аскомицеты.

НЕЦИКЛИЧЕСКИЙ ПОТОК ЭЛЕКТРОНОВ — индуцированный светом поток электронов от воды к NADP при фотосинтетическом выделении кислорода; связан с фотосистемами I и II.

НИЖНЯЯ ЗАВЯЗЬ — завязь, полностью или частично сросшаяся с чашечкой, так что все остальные части цветка как бы выходят из вершины завязи.

НИКОТИНАМИДАДЕНИНДИНУКЛЕОТИД (NAD) — кофермент, служащий акцептором электронов во многих окислительных реакциях дыхания.

НИКОТИНАМИДАДЕНИНДИНУКЛЕОТИДФОСФАТ (NADP) — кофермент, служащий акцептором электронов во многих восстановительных реакциях биосинтеза. По структуре отличается от NAD только наличием дополнительной фосфатной группы.

НИТИ ВЕРЕТЕНА — микротрубочки, тянущиеся от центромера хромосом к полюсам веретена и между полюсами веретена делящейся клетки.

НИТРИФИКАЦИЯ — окисление ионов аммония или аммиака до нитратов. Осуществляется определенными свободноживущими почвенными бактериями.

НИША — роль, которую играет вид в экосистеме.

НУКЛЕИНОВАЯ КИСЛОТА — органическая кислота, состоящая из соединенных между собой нуклеотидных остатков. Известно два типа Н. к. — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновая кислота (РНК).

НУКЛЕОПАЗМА — основное вещество ядра.

НУКЛЕОТИД — отдельный структурный блок нуклеиновой кислоты, состоящий из фосфата, пятиуглеродного сахара (рибозы или дезоксирибозы), пурина или пиримидина.

НУЦЕЛЛУС (лат. *nucella* — орешек) — ткань, образующая основную массу молодого семязачатка, в которой развивается зародышевый мешок; эквивалентна мегаспорангию.

NAD — см. *никотинамидадениндинуклеотид*.

NADP — см. *никотинамидадениндинуклеотидфосфат*.

О

ОБКЛАДКА ПРОВОДЯЩЕГО ПУЧКА — слой или несколько слоев клеток, окружающих проводящий пучок в мезофилле листа. Может состоять из паренхимных или склеренхимных клеток или из тех и других. О. п. п. имеет особое строение у растений с C₄-метаболизмом.

ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФфуЗИЯ — диффузия растворенного вещества по градиенту концентрации с участием переносчика.

ОБЛИГАТНЫЙ АНАЭРОБ — организм, проявляющий метаболическую активность только в отсутствие кислорода.

ОБОЕПОЛЫЙ ЦВЕТОК — цветок с тычинками и пестиками.

ОБЪЕМНЫЙ ПОТОК — движение массы воды или другого текущего тела под действием силы тяжести и (или) давления.

ОДНОДОЛЬНЫЕ — один из двух крупных классов покрытосеменных. Характеризуется наличием одной семяздоли у зародыша.

ОДНОДОМНЫЕ — растения, у которых тычинки и пестики развиваются в разных цветках одного организма.

ОДНОЛЕТНИК — растение, жизненный цикл которого полностью завершается в течение одного вегетационного периода.

ОДНОПОЛЫЙ ЦВЕТОК — цветок, в котором отсутствуют либо тычинки, либо плодolistики.

ОДНОХОЗЯЙНЫЙ (ПАРАЗИТ) — организм, жизненный цикл которого полностью проходит на одном растении-хозяине (например — некоторые ржавчинные грибы).

-ОИД (греч. *oid* — напоминающий) — часть сложных слов, означающая «сходный», «подобный».

ОКАЙМЛЕННАЯ ПОРА — пора, над мембраной которой вторичная оболочка образует куполообразное возвышение.

ОКАМЕНЕЛОСТЬ — см. *ископаемые остатки*.

ОКИСЛЕНИЕ — потеря электрона атомом или молекулой. О. и восстановление (приобретение электрона) происходят одновременно, поскольку электрон, теряемый одним атомом, захватывается другим. Окислительно-восстановительные реакции — важные механизмы переноса энергии в живых системах.

ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ — образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Осуществляется в электротранспортной цепи митохондрий.

ОКОЛОПЛОДНИК — см. *перикарпий*.

ОКОЛОЦВЕТНИК — совокупность чашелистиков и лепестков.

ОНТОГЕНЕЗ (греч. *on* — существо + *genesis* — происхождение) — жизненный цикл, или индивидуальное развитие, организма или его частей.

ОО- (греч. *oion* — яйцо) — часть сложных слов, означающая яйцо.

ООГАМИЯ — половое размножение, при котором одна гамета (яйцеклетка) крупная и неподвижная, а другая (спермий) — меньше по размерам и подвижна.

ООГОНИЙ — одноклеточный женский половой орган, содержащий одну или несколько яйцеклеток.

ООСПОРА — толстостенная зигота, характерная для оомицетов.

ОПЕРАТОР — последовательность нуклеотидов, «узнаваемая» белком-репрессором. Участвует в регуляции активности гена.

ОПЕРКУЛУМ (лат. *operculum* — крышка) — у мхов крышечка спорангия.

ОПЕРОН (лат. *operis* — работа) — группа соседних генов, транскрибируемых как единое целое в одну молекулу мРНК. О. распространены у бактерий, но редки у эукариот.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ — слияние ядер двух гамет с образованием диплоидной зиготы.

ОПОРНЫЕ КОРНИ — придаточные корни, отходящие от стебля выше уровня почвы и способствующие закреплению растения. Распространены у многих однодольных, например у кукурузы.

ОРГАН — структура, образованная различными тканями, например корень, стебель, лист или части цветка.

ОРГАНЕЛЛА (греч. *organella* — мелкий инструмент) — специализированная часть клетки.

ОРГАНИЗМ — одноклеточное или многоклеточное живое существо.

ОРГАНИЧЕСКИЙ — относящийся к живым организмам вообще, к образуемым ими веществам и к химии углеродсодержащих соединений.

ОРЕХ — сухой невскрывающийся односемянный плод с твердой оболочкой, образующийся обычно из нескольких сросшихся плодolistиков.

ОСЕВАЯ СИСТЕМА — клетки вторичных ксилемы и флоэмы, образующиеся из веретеновидных инициалей камбия. Длинная ось этих клеток ориентирована параллельно главной оси корня или стебля. Иногда называется также продольной или вертикальной системой.

ОСМОС (греч. *osmos* — толчок) — диффузия воды или другого растворителя через полупроницаемую мембрану. В отсутствие других факторов движение воды при О. осуществляется из области с большим водным потенциалом в область с меньшим.

ОСМОТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ — изменение свободной энергии, или химического потенциала, воды, обусловленное растворенным веществом. Имеет отрицательный знак.

ОСМОТИЧЕСКОЕ ДАВЛЕНИЕ — потенциальное давление, которое может развить раствор, отделенный от чистой воды полупроницаемой мембраной. Показатель концентрации раствора.

ОСНОВАНИЕ — вещество, диссоциирующее в воде с понижением

при этом концентрации в ней протонов (H^+), часто за счет выделения ионов гидроксидов (OH^-): рН растворов оснований больше 7. Противоположно по химическим свойствам *кислоте*.

ОСНОВНАЯ МЕРИСТЕМА (греч. meristos — делимый) — первичная меристема, из которой развиваются основные ткани.

ОСНОВНАЯ ТКАНЬ — любая ткань, за исключением эпидермы (или перидермы) и проводящей.

ОСНОВНОЕ ВЕЩЕСТВО ЦИТОПЛАЗМЫ — наименее дифференцированная, если наблюдать в электронном микроскопе, часть цитоплазмы, окружающая ядро и органеллы.

ОТДЕЛ — одна из наиболее крупных единиц, используемых в систематике растений. Эквивалент типа у животных и гетеротрофных протистов. О. (типы), объединяются в царства.

ОТДЕЛИТЕЛЬНАЯ ЗОНА — область в основании листа, цветка, плода или другой части растения, содержащая ткани, участвующие в отделении данной части от тела растения.

ОТКРЫТЫЙ ПРОВОДЯЩИЙ ПУЧОК — пучок, в котором после завершения формирования первичных проводящих элементов образуется камбий.

ОТПРЫСК — отросток, образуемый корнем некоторых растений и в конечном итоге развивающийся в новое растение; иногда возникает также в основании стебля.

ОЧЕРЕДНЫЕ — почки (или листья), расположенные по одной (одному) в узле.

II

ПАЗУХА — верхний угол между побегом или листом и стеблем, из которого он растет.

ПАЗУШНЫЙ — термин, применяемый для обозначения ветвей или почек, расположенных в листовой пазухе.

ПАЛЕОБОТАНИКА (греч. palaios — древний) — наука об ископаемых растениях.

ПАЛИСАДНАЯ ПАРЕНХИМА — ткань листа, состоящая из цилиндрических паренхимных клеток, содержащих хлоропласты и ориентированных длинными осями перпендикулярно поверхности листа.

ПАРА- (греч. para — около) — часть сложных слов, означающая «около».

ПАРАДЕРМАЛЬНОЕ СЕЧЕНИЕ (греч. para+derma — кожа) — сечение, параллельное поверхности плоской структуры, например листа.

ПАЗИТ — организм, который живет на теле или внутри организма другого вида и получает от него питательные вещества.

ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ — развитие в различных эволюционных линиях сходных структур, выполняющих сходную функцию, в результате одинакового воздействия отбора.

ПАРАЛЛЕЛЬНОЕ ЖИЛКОВАНИЕ — расположение основных жилок листа приблизительно параллельно друг другу. Характерно для однодольных.

ПАРАМИЛОН — запасное питательное вещество эвгленовых.

ПАРА ПОР — две противоположащие поры с поровой мембраной между ними.

ПАРАСЕКСУАЛЬНЫЙ ЦИКЛ — слияние и разделение гетерокариотических гаплоидных ядер некоторых грибов с образованием рекомбинантных ядер.

ПАРАФИЗЫ (греч. para+physis — рост) — стерильные нити, расположенные среди репродуктивных клеток в плодовом теле, например у некоторых грибов и бурь водорослей.

ПАРЕНХИМА (греч. para+en — в+сlein — отливать) — ткань, состоящая из паренхимных клеток.

ПАРЕНХИМНЫЕ КЛЕТКИ — живые, обычно тонкостенные клетки, разнообразные по размеру и форме. Наиболее распространенный тип растительных клеток.

ПАРТЕНОКАРПИЯ (греч. parthenos — девственный+karpos — плод) — развитие плода без оплодотворения. Такие плоды обычно не содержат семян.

ПАСИВНЫЙ ТРАНСПОРТ — не требующий затрат энергии перенос растворенных веществ через мембрану по концентрацион-

ному или электрохимическому градиенту путем простой или облегченной диффузии.

ПАТОГЕН (греч. pathos — страдание+genesis — порождающий) — организм, вызывающий болезнь.

ПАТОГЕННЫЙ — вызывающий болезнь.

ПАТОЛОГИЯ — наука о болезнях животных и растений, их влиянии на организм и способах лечения.

ПЕКТИН — сложное органическое соединение, входящее в состав межклеточного вещества и первичных клеточных оболочек; основа фруктовых желе.

ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ЦИКЛ — путь окисления глюкозо-6-фосфата с образованием пентозофосфатов.

ПЕПТИД — две или более аминокислот, соединенных пептидными связями.

ПЕПТИДНАЯ СВЯЗЬ — связь, образующаяся между карбоксильной ($-COOH$) группой одной аминокислоты и аминогруппой ($-NH_2$) другой с выделением молекулы воды.

ПЕРВИЧНАЯ КОРА — область основной ткани стебля или корня, ограниченная снаружи эпидермой, а внутри проводящей системой. Образована первичной тканью.

ПЕРВИЧНАЯ МЕРИСТЕМА — протодерма, прокамбий и основная меристема, образующиеся из апикальной меристемы.

ПЕРВИЧНАЯ ОБОЛОЧКА — слой оболочки, формирующийся в период роста клеток.

ПЕРВИЧНОЕ ПОРОВОЕ ПОЛЕ — тонкий участок первичной клеточной оболочки, через который проходят плазмодесмы (хотя последние могут проходить и в других участках оболочки).

ПЕРВИЧНОЕ ТЕЛО РАСТЕНИЯ — часть растения, развивающаяся из апикальной и производных от нее меристем. Целиком состоит из первичных тканей.

ПЕРВИЧНОЕ ЯДРО ЭНДОСПЕРМА — результат слияния ядра спермия и двух полярных ядер.

ПЕРВИЧНЫЕ ТКАНИ — ткани, развивающиеся из апикальной и первичных меристем стебля и корня. В отличие от них вторичные ткани развиваются из камбия. Первичный рост приводит к увеличению длины растения.

ПЕРВИЧНЫЙ КОРЕНЬ — первый корень растения, развивающийся из зародышевого корешка. У голосеменных и двудольных становится стержневым корнем.

ПЕРВИЧНЫЙ РОСТ — рост растений за счет апикальной меристемы стебля и корня.

ПЕРЕДАТОЧНАЯ КЛЕТКА — специализированная паренхимная клетка, в оболочке которой имеются впячивания, увеличивающие площадь плазматической мембраны. По-видимому, участвует в ближнем транспорте растворенных веществ.

ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ — слияние гамет, образованных разными особями. Противоположно самооплодотворению.

ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЫЛЕНИЕ — перенос пыльцы с пыльника одного растения на рыльце пестика другого.

ПЕРИ- (греч. peri — вокруг) — приставка, означающая «вокруг», «около».

ПЕРИАНТИЙ (греч. peri+anthos — цветок) — трубчатая структура, окружающая архегоний, а затем развивающийся спорофит у облиственных печеночников.

ПЕРИГИНИЯ (греч. peri+gune — женщина) — форма организации цветка, при которой лепестки, чашелистики и тычинки прикрепляются к краям чашевидно разросшегося вогнутого цветоложа. Внешне это выглядит так, будто все названные элементы прикреплены к завязи.

ПЕРИДЕРМА (греч. peri+derma — кожа) — наружная защитная ткань из пробки, пробкового камбия и феллодермы, замещающая эпидерму по мере ее разрушения в период вторичного роста.

ПЕРИКАРПИЙ (греч. peri+karpos — плод) — оболочка плода, развивающаяся из зрелой стенки завязи.

ПЕРИКЛИНАЛЬНЫЙ — параллельный поверхности.

ПЕРИОД УДВОЕНИЯ — отрезок времени, необходимый для увеличения в два раза численности популяции.

ПЕРИСПЕРМ (греч. peri+sperma — семя) — запасная ткань в семенах некоторых цветковых, образующаяся из нуцеллуса.

- ПЕРИСТОМ** (греч. peri+stoma — рот) — у мхов ряд зубцов, окружающих отверстие спорангия.
- ПЕРИТЕЦИЙ** — сферический или грушевидный аскокарп.
- ПЕРИЦИКЛ** (греч. peri+kuklos — круг) — ткань, ограниченная снаружи эндодермой, а изнутри флорой. Характерна для корней.
- ПЕРМЕАЗА** — транспортный белок, участвующий в переносе веществ через клеточную мембрану и при этом не подвергающийся необратимым изменениям.
- ПЕРОКСИСОМА** — микротельце, играющее важную роль в связанном с фотосинтезом обмене гликолевой кислоты. В П. происходит фотодыхание.
- ПЕРФОРАЦИОННАЯ ПЛАСТИНКА** — перфорированный участок оболочки членика сосуда.
- ПЕСТИК** — центральный орган цветка, обычно состоящий из завязи, столбика и рыльца. Может включать один или несколько сростшихся плодolistиков.
- ПЕСТИЧНЫЙ (ЦВЕТОК)** — цветок с одним или несколькими плодolistиками, но без функциональных тычинок.
- ПИГМЕНТ** — вещество, поглощающее свет (обычно избирательно).
- ПИНОЦИТОЗ** — см. *эндоцитоз*.
- ПИРАМИДА ЭНЕРГИИ** — энергетические отношения между различными трофическими уровнями в определенной пищевой цепи. Автотрофы (в основании пирамиды) обладают наибольшим количеством доступной энергии, за ними следуют растительноядные, первичные, вторичные плотоядные и т. д. Можно говорить о сходных пирамидах масс, размеров и чисел в естественных сообществах.
- ПИРЕНОИД** (греч. piren — косточка плода+oides подобный) — участок хлоропласта зеленых водорослей и антоцеротовых, являющийся центром формирования крахмала.
- ПИРИМИДИНЫ** — меньше по размерам из двух типов азотистых оснований в составе ДНК и РНК. Имеют в своей структуре одно кольцо. Цитозин, тимин, урацил.
- ПИЩЕВАРЕНИЕ** — превращение под действием ферментов сложных, обычно нерастворимых пищевых веществ в более простые, обычно растворимые формы.
- ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ (СЕТЬ)** — последовательность организмов в природном сообществе, каждый элемент которой является пищей для последующего. Редко включает более шести звеньев. Начинается автотрофами, завершается крупными плотоядными.
- ПЛАЗМА, ПЛАЗМО-, -ПЛАСТ** (греч. plasma — форма, матрица) — часть сложного слова, означающая «оформленный», «вылепленный», например протоплазма — «первые оформленное» (живое вещество), хлоропласт — «оформленная зелень».
- ПЛАЗМАЛЕММА** — см. *плазматическая мембрана*.
- ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА** — наружная граница протопласта, прилегающая к клеточной оболочке; образована одной элементарной мембраной. Называется также клеточной мембраной или эктопластом.
- ПЛАЗМИДА** — относительно небольшой фрагмент ДНК, который может свободно существовать в цитоплазме бактерий, встраиваться в хромосому и реплицироваться вместе с ней. П. составляют около 5% ДНК многих бактерий; у эукариот встречаются редко.
- ПЛАЗМОГАМИЯ** (греч. plasma+gamos — брак) — слияние протопластов гамет, не сопровождающееся слиянием их ядер.
- ПЛАЗМОДЕСМЫ** (греч. plasma+desma — связь) — мельчайшие цитоплазматические тяжи, проходящие через отверстия в клеточных оболочках и соединяющие живые протопласты соседних клеток.
- ПЛАЗМОДИЙ** — стадия жизненного цикла миксомицетов; ограниченная мембраной масса протоплазмы с многочисленными ядрами.
- ПЛАЗМОЛИЗ** (греч. plasma+lysis — разжижение) — отделение протопласта от клеточной оболочки из-за потери им воды за счет осмоса.
- ПЛАНКТОН** (греч. planktos — блуждающий) — свободноплавающие в основном микроскопические водные организмы.
- ПЛАСТИДА** — клеточная органелла некоторых эукариот, в которой осуществляется синтез и запасание органических веществ; ограничена двойной мембраной.
- ПЛАЦЕНТА** (лат. placenta — лепешка) — место прикрепления семязачатка или семени в завязи.
- ПЛАЦЕНТАЦИЯ** — способ прикрепления семязачатка в завязи.
- ПЛЕЙОТРОПИЯ** (греч. pleios — больше+trop — обращение) — способность гена влиять на несколько фенотипических признаков.
- ПЛОД** — у покрытосеменных зрелая завязь или группа завязей с семенами. Может включать и сростающиеся с ней по мере созревания части цветка. Иногда термин применяется неофициально, например в сочетании «плодовое тело», обозначающем репродуктивные структуры различных организмов.
- ПЛОДОЛИСТИК** — см. *карпель*.
- ПЛОТОЯДНЫЙ** — питающийся животными.
- ПНЕВМАТОФОРЫ** (греч. pneuma — дыхание+phoros — несущий) — выросты корневой системы некоторых деревьев, растущих в болотистых местообитаниях, обладающие отрицательным геотропизмом. Выступают из воды вертикально вверх и, возможно, обеспечивают нормальную аэрацию.
- ПОБЕГ** — надземная часть сосудистого растения, включающая стебель, листья и почки.
- ПОБОЧНАЯ КЛЕТКА** — эпидермальная клетка, морфологически отличная от прочих клеток эпидермы и связанная с парой замыкающих клеток.
- ПОДВЕСОК** — см. *сусульзор*.
- ПОГЛОЩЕНИЯ СПЕКТР** — см. *абсорбционный спектр*.
- ПОДВИД** — самая крупная внутривидовая таксономическая единица. Может включать несколько разновидностей.
- ПОЗДНЯЯ ДРЕВЕСИНА** — древесина, нарастающая в конце вегетационного периода. Отличается от ранней более мелкими клетками и большей плотностью.
- ПОКОЯЩИЙСЯ ЦЕНТР** — относительно неактивная внутренняя область апикальной меристемы корня.
- ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ** — эпидерма или перидерма.
- ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ** — группа растений с семенами, созревающими внутри завязи (плода).
- ПОЛЕВАЯ ВЛАГОЕМКОСТЬ** — процент воды, удерживаемый почвой за счет сил, уравновешивающих силу тяжести.
- ПОЛИ-** (греч. polys — много) — часть сложных слов, означающая «много».
- ПОЛИГЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ** — наследование количественных признаков, определяемых совместным действием множества генов.
- ПОЛИМЕР** — крупная молекула, состоящая из множества одинаковых или сходных молекулярных субъединиц (мономеров).
- ПОЛИМЕРИЗАЦИЯ** — химическое соединение мономеров (например, глюкозы или нуклеотидов) с образованием полимеров (крахмала или нуклеиновой кислоты соответственно).
- ПОЛИНУКЛЕОТИД** — одноцепочечная ДНК или РНК.
- ПОЛИПЕПТИД** — менее сложная, чем белок, молекула, также состоящая из аминокислот, соединенных пептидными связями.
- ПОЛИПЛОИД** — организм, ткань или клетка, имеющие более двух полных наборов хромосом.
- ПОЛИРИБОСОМА** — см. *полисома*.
- ПОЛИСАХАРИД** — полимер, состоящий из большого числа моносахаридных молекул, соединенных в длинные цепи; примеры — гликоген, крахмал, целлюлоза.
- ПОЛИСОМА** — группа рибосом, одновременно осуществляющих трансляцию одной и той же молекулы мРНК.
- ПОЛИЭМБРИОНИЯ** — образование нескольких зародышей в одном семени.
- ПОЛНЫЙ ЦВЕТОК** — цветок, имеющий все четыре круга элементов: чашелистики, лепестки, тычинки и плодolistики.
- ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ** — слияние гамет с последующим мейозом и рекомбинацией в определенный момент жизненного цикла.
- ПОЛОСТЬ КЛЕТКИ** — пространство, ограниченное клеточной оболочкой.
- ПОЛУПРОНИЦАЕМАЯ МЕМБРАНА** — мембрана, проницаемая для воды и некоторых растворенных веществ, но непроницаемая для других растворенных веществ.

ПОЛЯРНАЯ МОЛЕКУЛА — молекула, несущая на своих концах положительный и отрицательный заряды.

ПОЛЯРНЫЕ ЯДРА — два ядра, формирующиеся на противоположных полюсах зародышевого мешка и перемещающиеся в его центр. Сливаются с ядром спермия, образуя первичное ядро эндосперма (3n).

ПОПЕРЕЧНОЕ СЕЧЕНИЕ — сечение, перпендикулярное продольной оси органа.

ПОПУЛЯЦИЯ — группа особей одного вида, одновременно живущих на данной территории.

ПОРА — углубление в клеточной оболочке, в котором не формируется вторичная оболочка.

ПОРОВАЯ МЕМБРАНА — перегородка между двумя порами, в состав которой входят две первичные клеточные оболочки соседних клеток и срединная пластинка.

ПОРЯДОК — таксономическая единица между классом и семейством. В классе один или несколько П., а в П. одно или несколько семейств.

ПОЧЕЧКА — первая почка зародыша; часть молодого побега над семядолями.

ПОЧКА — (1) зачаток побега, обычно защищенный молодыми листьями или почечными чешуями; (2) вегетативный вырост дрожжей и некоторых бактерий, предназначенный для бесполого размножения.

ПОЯСОК КАСПАРИ (Роберт Каспери — немецкий ботаник) — лентовидная зона первичной клеточной оболочки, содержащая суберин и лигнин. Проходит по радиальным и поперечным (антиклинальным) стенкам эндодермальных клеток в корнях.

ПРАВИЛЬНЫЙ ЦВЕТОК — см. *актиноморфный цветок*.

ПРЕДЗАРОДЫШ — зародыш на самых ранних стадиях развития до обособления собственно зародыша и суспензора.

ПРЕПРОФАЗНЫЙ ПОЯСОК — полоса микротрубочек непосредственно под плазмалеммой, кольцеобразно охватывающая экваториальную плоскость будущего митотического веретена в клетке, готовящейся к делению.

ПРЕРЫВИСТОЕ РАВНОВЕСИЕ — модель эволюционного процесса, предполагающая наличие длительных периодов, в течение которых изменений почти или совсем не происходит, прерываемых короткими периодами быстрых изменений.

ПРИДАТОЧНАЯ ПОЧКА — почка, расположенная, как правило, выше или сбоку от основной пазушной почки.

ПРИДАТОЧНАЯ СТРУКТУРА — структура, возникающая на нетипичном месте, например почка вне апекса побега или листовая пазуха, корень на листе или стебле.

ПРИВИВКА — объединение двух растительных организмов, при котором часть одного из них (привой) вставляется в стебель или корень другого (подвой).

ПРИЛИСТНИКИ — выросты по обеим сторонам основания листа, часто листовидные; иногда охватывают стебель. Встречаются у многих цветковых растений.

ПРИМОРДИЙ (лат. *primus* — первый + *ordiri* — начинать плести) — клетка или орган на самой ранней стадии дифференцировки.

ПРИЦВЕТНИК — см. *брактя*.

ПРО- (греч. *pro* — прежде) — часть сложных слов, означающая «прежде», «до».

ПРОБКА — вторичная ткань, образованная пробковым камбием. Состоит из полигональных клеток, отмирающих при созревании. Их оболочки пропитываются воско- или жироподобным веществом суберином, что делает их непроницаемыми для газов и водяных паров. Внешняя часть перидермы.

ПРОБКОВЫЙ КАМБИЙ — латеральная меристема, образующая перидерму. Откладывает наружу пробку, а внутрь — феллодерму. Характерна для стеблей и корней голосеменных и двудольных.

ПРОВОДЯЩАЯ СИСТЕМА — совокупность проводящих тканей растения или органа.

ПРОВОДЯЩИЙ ПУЧОК — тяж проводящих тканей, включающий первичные ксилему, флоэму и прокамбий (если он еще сохранился). Часто окружен обкладкой из паренхимы и (или) волокон.

ПРОДОЛЖЕНИЕ ОБКЛАДКИ ПУЧКА — выступ, образованный паренхимными, склеренхимными или колленхимными клетками

обкладки проводящего пучка в мезофилле листа, направленный к нижней или верхней эпидерме или в обе стороны.

ПРОКАМБИЙ (греч. *pro*+*cambiare* — обменивать) — первичная меристема, из которой развиваются первичные проводящие ткани.

ПРОКАРИОТЫ (греч. *pro*+*karyon* — ядро ореха) — бактерии. Клетки без отграниченных мембранами ядра и органелл.

ПРОКСИМАЛЬНЫЙ (лат. *proximus* — близкий) — расположенный ближе к точке отсчета, обычно к основной части тела или месту прикрепления. Антоним — *дистальный*.

ПРОЛАМЕЛЛЯРНОЕ ТЕЛЦЕ — полукристаллическое образование в пластидах, развитие которых приостановилось из-за отсутствия света.

ПРОМОТОР — специфическая нуклеотидная последовательность на хромосоме, к которой должна прикрепиться РНК-полимераза, чтобы началась транскрипция гена с образованием мРНК.

ПРОПЛАСТИДА — мелкое самовоспроизводящееся тельце в протоплазме, из которой развивается пластида.

ПРОПУСКНЫЕ КЛЕТКИ — эндодермальные клетки корня, сохраняющие тонкие оболочки и пояски Каспари, в то время как другие эндодермальные клетки развивают толстые вторичные оболочки.

ПРОРАСТАНИЕ — начало или возобновление роста и развития споры, семени, почки или другой структуры.

ПРОРОСТОК — молодой спорофит, развивающийся из прорастающего семени.

ПРОСТАЯ ПОРА — пора, не имеющая в противоположность окаймленной сводчатого окаймления из вторичной оболочки.

ПРОСТЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА — ион металла или неорганическая группа, связанные с ферментом и выполняющие функцию его активного центра.

ПРОСТОЕ ДЕЛЕНИЕ — бесполое размножение одноклеточных путем деления особи на две равные по размеру дочерние клетки.

ПРОСТОЙ ЛИСТ — неразделенный на листочки лист. Антоним — *сложный лист*.

ПРОСТОЙ ПЛОД — плод, развивающийся из одного или нескольких сросшихся плодоложников.

СТЕРИЛЬНАЯ КЛЕТКА (греч. *pro*+*thallos* — росток) — стерильная клетка в мужских гаметофитах (микрогаметофитах) сосудистых растений, за исключением покрытосеменных. Вероятно, представляет собой остаток вегетативной ткани мужского гаметофита.

ПРОТАЛЛИУМ — более или менее независимый фотосинтезирующий гаметофит равноспоровых сосудистых растений, в частности папоротников.

ПРОТЕАЗА — фермент, расщепляющий белки путем гидролиза пептидных связей.

ПРОТО- (греч. *protos* — первый) — часть сложных слов, означающая «первый»; например *Protozoa* — «первые животные».

ПРОТОДЕРМА (греч. *protos*+*derma* — кожа) — первичная меристема, из которой развивается эпидерма.

ПРОТОКСИЛЕМА — ранняя первичная ксилема, дифференцирующаяся в период удлинения той части растения, в которой она находится.

ПРОТОН — элементарная частица, являющаяся основным компонентом всех атомных ядер. Имеет положительный заряд, равный по абсолютной величине заряду электрона, и массу, равную 1.

ПРОТОНЕМА (греч. *protos*+*nema* — нить) — нитевидное или пластинчатое образование, представляющее собой первую стадию развития гаметофита мхов и некоторых печеночников.

ПРОТОПЛАЗМА — цитоплазма без органелл.

ПРОТОПЛАСТ — у растений клетка, лишенная оболочки.

ПРОТОСТЕЛА (греч. *protos*+*stela* — столб) — стела простейшего типа, состоящая из сплошного цилиндра проводящей ткани.

ПРОФАГ — неинфекционная фаговая частица, связанная с бактериальной хромосомой. Размножается в ходе роста и деления бактерии, не вызывая ее лизиса. Стадия жизненного цикла умеренного фага.

ПРОФАЗА (греч. *pro*+*phasis* — форма) — ранняя стадия ядерного деления, во время которой хромосомы укорачиваются, утолщаются и перемещаются к метафазной пластинке.

ПРОЭМБРИО — см. *предзародыш*.

ПРЯЖКИ — у базидиомицетов боковые дугообразные соединения примыкающих друг к другу клеток дикариотических гиф. Наличие П. обеспечивает при делении получение каждой дочерней клеткой двух разнородных ядер.

ПСЕВДО- (греч. *pseudes* — ложный) — часть сложных слов, означающая «ложный».

ПСЕВДОПЛАЗМОДИЙ — многоклеточная масса, представляющая собой скопление индивидуальных амeboидных клеток; стадия жизненного цикла клеточных слизевиков.

ПУЗЫРЕВИДНЫЕ КЛЕТКИ — крупные эпидермальные клетки, образующие продольные ряды на листьях злаков. Их называют также двигательными. Считают, что они участвуют в сворачивании и разворачивании листьев.

ПУРИНЫ — более крупные из двух типов азотистых оснований, входящих в состав ДНК и РНК. Имеют в своей структуре двойное кольцо; аденин и гуанин.

ПУЧКОВЫЙ КАМБИЙ — камбий, возникающий внутри проводящего пучка.

ПУЧКОВЫЙ РУБЕЦ — след на листовом рубце, остающийся при обламывании проводящих пучков во время опадения листа.

ПЫЛЬНИК — часть тычинки, содержащая пыльцу.

ПЫЛЬЦА — совокупность пыльцевых зерен.

ПЫЛЬЦЕВАЯ ТРУБКА — трубка, по которой мужские гаметы попадают в семязачаток; формируется после прорастания пыльцевого зерна.

ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО — микроспора семенных растений, содержащая зрелый или незрелый мужской гаметофит (микрогаметофит).

ПЫЛЬЦЕВОЙ МЕШОК — полость в пыльнике, содержащая пыльцевые зерна.

Р

РАВНОСПОРОВОСТЬ — см. *гомоспория*.

РАДИАЛЬНАЯ СИСТЕМА — сердцевинные лучи, образующиеся во вторичных ксилеме и флоэме из лучевых инициалей.

РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЙ — см. *актиноморфный*.

РАДИАЛЬНЫЙ СРЕЗ — продольный срез параллельно радиусу цилиндрического органа, например корня или стебля. Во вторичных ксилеме и флоэме проходит параллельно сердцевинным лучам.

РАДИОАВТОГРАФ — отпечаток, оставленный радиоактивным веществом на чувствительной фотопленке.

РАДИОИЗОТОП — нестабильный изотоп элемента, спонтанно распадающийся с испусканием радиоактивности.

РАЗНОВИДНОСТЬ — таксономическая категория более низкого ранга, чем подвид.

РАЗНОСПОРОВОСТЬ — см. *гетероспория*.

РАЗНОХОЗЯЙНЫЙ (ПАРАЗИТ) — организм, которому необходимо сменить двух хозяев различных видов для завершения жизненного цикла. Р. п. встречаются среди ржавчинных грибов.

РАННЯЯ ДРЕВЕСИНА — древесина, формирующаяся в начале вегетационного периода. Имеет более крупные клетки и меньшую плотность по сравнению с поздней древесиной.

РАСТВОР — обычно жидкость, в которой молекулы растворенного вещества (например, сахара) распределены среди молекул растворителя (например, воды).

РАССЕЯННОПОРОВАЯ ДРЕВЕСИНА — древесина, сосуды которой достаточно равномерно распределены по всему годичному кольцу или в которой размеры сосудов ранней и поздней древесины различаются слабо.

РАФИДЫ (греч. *rhabdis* — игла) — острые, тонкие, игловидные кристаллы оксалата кальция, образующиеся в клеточных вакуолях многих растений.

РАХИС (греч. *rachis* — позвоночник) — главная ось колоса; ось вайи, от которой отходят листочки; у сложных листьев продолжение черешка, соответствующее средней жилке цельного листа.

РЕАКТИВНАЯ ДРЕВЕСИНА — аномальная древесина, развивающаяся в наклоненных стволах и сучьях.

РЕАКЦИОННЫЙ ЦЕНТР — молекула хлорофилла фотосистемы,

способная использовать энергию для протекания фотохимической реакции.

РЕГУЛЯТОР — ген, подавляющий активность структурного гена в опероне.

РЕДУЦЕНТ — см. *деструктор*.

РЕКОМБИНАНТНАЯ ДНК — фрагменты ДНК двух различных видов, например млекопитающего и бактерии, соединенные в одну молекулу в лабораторных условиях.

РЕКОМБИНАЦИЯ — образование новой комбинации генов.

РЕПЛИКАЦИЯ — получение точной копии. Обычно так называют удвоение молекулы ДНК или образование сестринской хроматиды.

РЕПРЕССОР — белок, регулирующий транскрипцию ДНК путем блокирования присоединения РНК-полимеразы к промотору, в результате чего становится невозможной транскрипция. См. *оператор*.

РЕСНИЧКИ — короткие жгутики, обычно многочисленные и расположенные рядами.

РЕСТРИКТАЗЫ — ферменты, «разрезающие» молекулы ДНК в местах, где находятся строго определенные нуклеотидные последовательности.

РЕЦЕССИВНЫЙ — аллель, фенотипическое проявление которого в гетерозиготе маскируется доминантным аллелем. Гетерозигота при этом фенотипически не отличается от доминантной гомозиготы.

РИБОЗА — пятиуглеродный сахар, компонент РНК.

РИБОНУКЛЕИНОВАЯ КИСЛОТА — нуклеиновая кислота, образующаяся на матрице хромосомной ДНК и участвующая в белковом синтезе. Представляет собой полимерную цепь, состоящую из фосфата, пятиуглеродного сахара (рибозы), пуринов и пиримидинов. У многих вирусов является генетическим материалом.

РИБОСОМА — маленькая частица, состоящая из белка и РНК; место синтеза белка.

РИЗОИДЫ (греч. *rhiza* — корень) — (1) ветвящиеся корнеподобные выросты грибов и водорослей, служащие для абсорбции воды и питательных веществ; (2) корнеподобные волосовидные структуры свободноживущего гаметофита печеночников, мхов и некоторых сосудистых растений.

РИТИДОМ — см. *наружная кора*.

РНК — см. *рибонуклеиновая кислота*.

РОД — таксономическая единица между семейством и видом. Включает один или несколько видов.

РУБЧИК — см. *гилум*(1).

РЫЛЬЦЕ — часть плодолистика, служащая для улавливания пыльцевых зерен. Здесь они прорастают.

С

САВАННА — злаковое сообщество с редкими деревьями¹⁾.

САПРОБИОНТ (греч. *sapros* — гнилой + *bios* — жизнь) — организм, питающийся неживым органическим веществом.

САТЕЛЛИТНАЯ ДНК — цепочка из тандемно соединенных многих тысяч повторов коротких нуклеотидных последовательностей. По нуклеотидному составу отличается от других участков хромосомы и не транскрибируется.

САХАРАЗА — фермент, гидролизующий сахарозу до глюкозы и фруктозы.

САХАРОЗА — дисахарид из остатков глюкозы и фруктозы; форма, в которой происходит первичный транспорт углеводов, образующихся при фотосинтезе.

СБОРНЫЙ ПЛОД — плод, развивающийся из нескольких отдельных плодолистиков одного цветка.

СВЕТОВЫЕ РЕАКЦИИ — реакции фотосинтеза, которые требуют для своего протекания света и не могут происходить в темноте.

СВЕРНУТОЕ ЛИСТОСЛОЖЕНИЕ — улиткообразное сворачива-

¹⁾ В советской литературе этот термин применяется только к тропическим сообществам. — *Прим. ред.*

- ние листьев и листочков в почке. Эта спираль постепенно раскручивается при развитии листьев. Характерно для папоротников.
- СВОБОДНАЯ ЭНЕРГИЯ** — энергия, которая может быть использована для совершения работы.
- СЕВООБОРОТ** — чередование в определенной последовательности сельскохозяйственных культур, высеваемых на данной площади, с целью сдерживания развития насекомых-вредителей и болезней, повышения плодородия почвы и снижения эрозии.
- СЕМЕЙСТВО** — таксономическая группа между порядком и родом. Латинское название С. у животных и гетеротрофных протистов оканчивается на -idae, у остальных организмов на -aceae. С. входит в состав порядка и включает один или несколько родов.
- СЕМЕННАЯ КОЖУРА** — наружный покров семени, развивающийся из интегументов семязачатка.
- СЕМЕННАЯ ЧЕШУЯ** — у некоторых хвойных растений отросток или чешуевидный побег, к которому прикрепляются семязачатки.
- СЕМЯ** — структура, образующаяся при созревании семязачатка после оплодотворения.
- СЕМЯДОЛЯ** — зародышевый лист. Обычно у однодольных выполняет функцию всасывания питательных веществ, а у двудольных является их хранилищем.
- СЕМЯЗАЧАТОК** — структура у семенных растений, содержащая женский гаметофит с яйцеклеткой, окруженный нуцеллусом и одним или двумя интегументами. Созревая, превращается в семя.
- СЕМЯНКА** — простой сухой нескрывающийся односемянный плод, в котором семенная кожура не срывается с перикарпием.
- СЕМЯНОЖКА** — см. *фуникулус*.
- СЕМЯПОЧКА** — см. *семязачаток*.
- СЕПТИРОВАННЫЙ** (лат. *septum* — перегородка) — разделенный поперечными стенками на клетки или компартменты.
- СЕРДЦЕВИНА** — основная ткань, занимающая центральную часть стебля или корня и окруженная проводящим цилиндром. Обычно состоит из паренхимы.
- СЕРДЦЕВИННЫЕ ЛУЧИ** — тканевые зоны в стебле, расположенные между проводящими пучками.
- СЕРЕЖКА** — колосовидное соцветие однополых цветков. Встречается только у древесных растений.
- СЕТЧАТОЕ ЖИЛКОВАНИЕ** — расположение жилок в листовой пластинке, по форме напоминающее сеть. Характерно для двудольных.
- СИДЯЧИЙ** — прикрепленный непосредственно основанием. Определение применяется к бесчерешковым листьям, цветкам и плодам без цветоножки.
- СИМ-, СИН-** (греч. *syn* — вместе с) — приставка, означающая «вместе».
- СИМБИОЗ** (греч. *syn*+*bios* — жизнь) — существование двух и более организмов разных видов в тесной функциональной взаимосвязи. Осуществляется в форме паразитизма, когда связь вредна одному из организмов, или в форме мутуализма, когда связь благоприятна для всех участников С.
- СИМПЛАСТ** (греч. *syn*+*plastos* — вылепленный) — совокупность взаимосвязанных протопластов и их плазмодесм. Передвижение веществ по С. называется симпластным транспортом.
- СИМПОДИЙ** — стеблевой проводящий пучок и связанные с ним листовые следы.
- СИНГАМИЯ** (греч. *syn*+*gamos* — брак) — процесс слияния двух гаплоидных клеток с образованием диплоидной зиготы. Синоним — *оплодотворение*.
- СИНЕРГИДЫ** — две короткоживущие клетки, примыкающие к яйцеклетке в зрелом зародышевом мешке цветковых растений.
- СИНТЕЗ** — образование более сложных веществ из более простых.
- СИНЦИТИЙ** — см. *ценоцитный*.
- СИСТЕМАТИКА** — наука о разнообразии организмов, таксономических группах и родственных связях между ними.
- СИСТЕМА ТКАНЕЙ** — ткань или совокупность тканей, образующая структурно-функциональную единицу растения или его органа. Различаются 3 С. т.: покровная, проводящая и основная.
- СИТОВИДНАЯ КЛЕТКА** — удлинённый тонкий ситовидный элемент с относительно неспециализированными ситовидными полями и скошенными концами, стенки которых лишены ситовидных пластинок. Характерны для флоэмы голосеменных и низших сосудистых растений.
- СИТОВИДНАЯ ПЛАСТИНКА** — часть стенки члеников ситовидной трубки с одним или несколькими высококодифференцированными ситовидными полями.
- СИТОВИДНАЯ ТРУБКА** — ряд соединенных встык члеников ситовидной трубки с ситовидными пластинками между ними.
- СИТОВИДНОЕ ПОЛЕ** — участок клеточной оболочки ситовидных элементов со скоплением канальцев, через которые осуществляются взаимосвязь протопластов соседних ситовидных элементов.
- СИТОВИДНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ** — клетки флоэмы, участвующие в дальнем транспорте питательных веществ. Подразделяются на ситовидные клетки и членики ситовидной трубки.
- СИФОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА** (греч. *siphon* — трубка) — структура водорослей, характеризующаяся наличием многоядерных клеток без поперечных перегородок. См. *ценоцитный*.
- СИФНОСТЕЛА** (греч. *siphon*+*stela* — столб) — стела в виде полого цилиндра сосудистой ткани, окружающей сердцевину.
- СКАРИФИКАЦИЯ** — надрезание или размягчение семенной кожуры для ускорения прорастания.
- СКЛЕРЕИДЫ** (греч. *skleros* — твердый) — склеренхимные клетки с толстой лигнифицированной вторичной оболочкой, пронизанной множеством пор. Имеют различную форму, обычно не очень длинные. Могут отмирать или оставаться живыми при созревании.
- СКЛЕРЕНХИМА** (греч. *skleros*+лат. *enhima* — заполнение) — механическая ткань из склереимных клеток — склереид и волокон.
- СКЛЕРЕНХИМНЫЕ КЛЕТКИ** — клетки различной формы и размера с более или менее толстыми, часто лигнифицированными вторичными оболочками. Могут отмирать или оставаться живыми при созревании. К С. к. относятся склереиды и волокна.
- СЛОЕВИЩЕ** — тело, не расчлененное на корень, стебель и листья. Термин С. обычно использовался, когда грибы и водоросли относили к растениям, с тем чтобы отличить их простое строение, а также строение некоторых гаметофитов от дифференцированного тела спорофита растений и гаметофитов некоторых моховидных.
- СЛОЖНЫЙ ЛИСТ** — лист, пластинка которого расчленена на несколько отдельных листочков.
- СМОЛНЫЕ ХОДЫ** — трубчатые межклеточные полости, выстланные эпителиальными клетками, секретирующими смолу, и заполненные ею.
- СОВЕРШЕННЫЙ ЦВЕТОК** — см. *обоеполюый цветок*.
- СОК** — (1) жидкое содержимое ксилемы или ситовидных элементов флоэмы; (2) клеточный С. — жидкое содержимое вакуолей.
- СОКРАТИТЕЛЬНАЯ ВАКУОЛЬ** — прозрачная вакуоль у некоторых групп протистов; расширяясь, поглощает воду из внутриклеточной среды, а затем, сокращаясь, выбрасывает ее за пределы клетки.
- СОМАТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ** (греч. *soma* — тело) — все клетки тела, за исключением тех, из которых развиваются гаметы, и самих гамет.
- СООБЩЕСТВО** — совокупность организмов, живущих на одной территории и взаимодействующих между собой.
- СОПЛОДИЕ** — совокупность связанных между собой плодов, развивающихся из многих цветков, например у ананаса.
- СОПРЯЖЕННЫЕ РЕАКЦИИ** — связанные между собой реакции, одна из которых идет с выделением, а другая — с потреблением энергии.
- СОРЕДИЯ** (греч. *soros* — куча) — специализированное образование для вегетативного размножения у лишайников, состоящее из нескольких клеток цианобактерий или зеленых водорослей, окруженных грибными гифами.
- СОРНЯК** — дикорастущее, обычно травянистое растение, не представляющее практической или декоративной ценности, конкурирующее за пространство или иным способом препятствующее росту культурных растений.
- СОРТ** — разновидность растений, встречающаяся только в культуре.
- СОРУС** (греч. *soros*) — группа спор или спорангиев.
- СОСТОЯНИЕ ПОКОЯ** — остановка роста целого растения, его почек или семян до получения специального стимула из окружа-

- ющей среды, в качестве которого может выступать воздействие холода и соответствующий фотопериод. Потребность в стимуле предотвращает развитие при неустойчивом наступлении благоприятных условий.
- СОСУДИСТЫЙ КАМБИЙ** — см. *камбий*.
- СОСУДЫ** — трубчатые элементы ксилемы, состоящие из расположенных встык и связанных между собой перфорациями удлиненных клеток (члеников сосудов). Функция С. состоит в проведении воды и минеральных веществ по телу растения. Имеются почти у всех покрытосеменных и у некоторых других сосудистых растений, например гнетовых.
- СОЦВЕТИЕ** — группа цветков на специализированном побеге.
- СПЕКТР ДЕЙСТВИЯ** — спектр световых волн, вызывающих определенную реакцию.
- СПЕРМАТАНГИЙ** (греч. *сперма* — семя+лат. *tangere* — касаться) — клетка красных водорослей, в которой образуются спермации.
- СПЕРМАТОГЕННАЯ КЛЕТКА** — клетка мужского гаметофита (пыльцевого зерна) голосеменных, которая, делясь митотически, дает два спермия.
- СПЕРМАТОФИТ** (греч. *sperma*+*phyton* — растение) — семенное растение.
- СПЕРМАЦИЙ** — неподвижная мужская гамета красных водорослей и некоторых грибов.
- СПЕРМИЙ** — зрелая мужская гамета, обычно подвижная и меньшая по размерам, чем женская.
- СПЕРМОГОНИЙ** (греч. *сперма*+*gonos* — потомок) — структура ржавчинных грибов, образующая спермации.
- СПЕЦИАЛИЗИРОВАННАЯ КЛЕТКА** — клетка, выполняющая определенную функцию.
- СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЙ ОРГАНИЗМ** — организм, имеющий специальные приспособления для определенного местообитания или образа жизни.
- СПЕЦИФИЧНОСТЬ** — уникальность; принадлежность к строго определенному организму или процессу.
- СПИРИЛЛА** (лат. *spira* — спираль) — длинная, спирально извитая бактерия.
- СПОРАНГИЕНОСЕЦ** — см. *спорангиофор*.
- СПОРАНГИЙ** (греч. *spora* — семя+*angeion* — сосуд) — одноклеточная или многоклеточная полая структура, в которой образуются споры.
- СПОРАНГИОФОР** (греч. *spora*+*angeion*+*pherein* — нести) — вырост, несущий один или несколько спорангиев.
- СПОРОПОЛЛЕНИН** — прочное вещество, из которого состоит наружная оболочка спор и пыльцевых зерен.
- СПОРОФИЛЛ** — модифицированный лист или листоподобный орган, несущий спорангии. К С. относятся тычинки и плодolistики покрытосеменных, фертильные вайи папоротника и т. п.
- СПОРОФИТ** — диплоидная (2n) спорообразующая фаза в жизненном цикле организмов с чередованием поколений.
- СПОРОФОР** — у бриофитов ножка, несущая коробочку. Часть спорофита (иногда отсутствует).
- СПОРЫ** — репродуктивные, обычно одноклеточные структуры, из которых без слияния с другими клетками может развиваться взрослый организм.
- СРЕДИННАЯ ПЛАСТИНКА** — слой межклеточного вещества, богатый пектиновыми соединениями, связывающий первичные оболочки соседних клеток.
- СТАТОЛИТЫ** (греч. *statos* — устойчивый+*lithos* — камень) — рецепторы гравитации; крахмальные зерна и другие включения в цитоплазме.
- СТЕБЕЛЬ** — осевой орган сосудистых растений, расположенный выше уровня почвы, а также анатомически сходные с ним подземные части, например корневище и клубнелуковица.
- СТЕБЛЕВОЙ ПУЧОК** — проводящий пучок стебля.
- СТЕЛА** (греч. *stela* — столб) — центральный цилиндр; совокупность проводящих и механических тканей стебля и корня сосудистых растений, окруженная первичной корой.
- СТЕРЖНЕВОЙ КОРЕНЬ** — первичный корень растения, образующийся как прямое продолжение зародышевого корешка; имеет вид массивного конусообразного главного корня, от которого отходят более мелкие боковые корни.
- СТЕРИГМЫ** (греч. *sterigma* — подпорка) — мелкие тонкие выросты базидий, на которых находятся базидиоспоры.
- СТЕРИЛЬНАЯ КЛЕТКА** — одна из двух клеток, образующихся при делении генеративной клетки развивающегося пыльцевого зерна голосеменных. Не является гаметой и в конце концов отмирает.
- СТИГМА** — светочувствительное глазное пятно некоторых водорослей.
- СТОЛБОВИДНЫЕ КОРНИ** — одна из разновидностей *опорных корней*.
- СТОЛОН** (лат. *stolo* — побег) — горизонтальный стебель, растущий параллельно поверхности почвы; иногда дает придаточные корни; пример — усы земляники.
- СТРАТИФИКАЦИЯ** — выдерживание семян длительное время при низкой температуре перед прорастиванием их при высокой.
- СТРОБИЛ** (греч. *strobilos* — шишка) — репродуктивная структура, состоящая из множества модифицированных, несущих спорангии листьев (спорофиллов) или чешуй, плотно собранных на конце побега. Имеется у многих голосеменных, плауновидных и хвощей.
- СТРОМА** (греч. *stroma* — нечто протяженное) — основное вещество пластид.
- СТРУЧОК** — плод, характерный для семейства крестоцветных. Образуется из двух плодolistиков и вскрывается двумя створками от основания к верхушке. Семена находятся на ложной перегородке между створками. Мелкий уплощенный С. называется стручком.
- СУБ-** (лат. *sub* — под, ниже) — приставка, означающая «под»; например, субэпидермальный — расположенный под эпидермой.
- СУБЕРИН** (лат. *suber* — пробковый дуб) — жироподобное вещество, откладывающееся в клеточных оболочках пробковой ткани и в поясах Каспари эндодермы.
- СУБСТРАТ** (лат. *substratus* — расстеленный внизу) — (1) основа, к которой прикрепляется организм; (2) вещество, на которое действует фермент.
- СУБСТРАТНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ** — образование АТФ из АДР и неорганического фосфата в процессе гликолиза.
- СУККУЛЕНТ** — растение с сочными водозапасающими стеблями или листьями.
- СУКЦЕССИЯ** — в экологии упорядоченная смена растительных сообществ с момента первоначальной колонизации определенной территории до достижения климакса, характерного для данной географической зоны.
- СУПРОТИВНЫЕ** — почки или листья, расположенные в узле попарно.
- СУСПЕНЗИЯ** — система, состоящая из достаточно крупных твердых частиц, находящихся в текучей фазе, откуда они не могут выпасть в осадок под действием силы тяжести.
- СУСПЕНЗОР** — структура у основания зародыша многих сосудистых растений, продвигающая его вглубь эндосперма.
- СФЕРОСОМЫ** — одиночные сферические структуры в цитоплазме растительных клеток, состоящие в основном из липидов и ограниченные мембраной. Возможно, являются центрами синтеза и накопления липидов.
- СХИЗО-** (греч. *schizein* — расщепляться) — часть сложных слов, означающая «расщепление».
- СХИЗОКАРПИЙ** — сухой плод из двух или более сросшихся плодolistиков, разъединяющихся при его созревании.
- СЦЕПЛЕНИЕ** — преимущественно совместное наследование определенных генов, обусловленное их нахождением в одной хромосоме.

Т

- ТАЙГА** — северный хвойной лес.
- ТАЙНОБРАЧНЫЕ** — устаревший термин, обозначающий все живые организмы, за исключением цветковых растений (фанерогамов), животных и гетеротрофных протистов.

- ТАКСОН** — общее название различных классификационных категорий, таких, как вид, порядок, класс, отдел и т. п.
- ТАКСОНОМИЯ** (греч. *taxis* — расположение + *nomos* — закон) — наука о классификации организмов.
- ТАЛЛОМ** (греч. *thallos* — росток) — см. *слоевидие*.
- ТАЛЛОФИТЫ** — устаревший термин, применявшийся ранее для обозначения грибов и водорослей.
- ТАНГЕНТАЛЬНЫЙ СРЕЗ** — продольный срез, проходящий перпендикулярно радиусу цилиндрической структуры, например корня или стебля; в случае вторичных ксилемы и флоэмы проходит под прямым углом к сердцевинным лучам.
- ТАНДЕМНЫЕ КЛАСТЕРЫ** — множественные копии одного гена, расположенные рядами одна за другой.
- ТАПЕТУМ** (греч. *tapēs* — ковер) — ткань спорангия, в частности пыльника, служащая для питания развивающихся спор (пыльцы).
- ТВЕРДАЯ ДРЕВЕСИНА** — распространенное название древесины двудольных растений.
- ТЕКСТУРА (ДРЕВЕСИНЫ)** — распределение элементов по размерам в годичном кольце.
- ТЕЛЕЙТОПУСТУЛА** — структура ржавчинных грибов, в которой образуются телейтоспоры.
- ТЕЛЕЙТОСПОРА** — толстостенная спора ржавчинных грибов, в которой происходят кариогамия и мейоз и из которой развиваются базидии.
- ТЕЛОФАЗА** — заключительная фаза митоза и мейоза, во время которой из хромосом формируются два новых ядра.
- ТЕМНОВЫЕ РЕАКЦИИ** — независимые от света ферментативные реакции в фотосинтезирующих клетках, связанные с образованием глюкозы из CO_2 с участием АТФ и NADP·H.
- ТЕОРИЯ** (греч. *theorein* — смотреть на) — хорошо проверенная гипотеза, которую, по-видимому, не смогут опровергнуть будущие наблюдения.
- ТЕРМОДИНАМИКА** (греч. *therme* — тепло + *dynamis* — сила) — наука об энергообмене, рассматривающая тепло как наиболее удобную форму измерения энергии. Первый закон Т. утверждает, что при любых процессах общая энергия Вселенной остается неизменной. Согласно второму закону Т., энтропия, т. е. мера неупорядоченности, имеет тенденцию возрастать.
- ТЕТРАДА** — группа из четырех гаплоидных спор, образующихся из материнской клетки споры в результате мейоза.
- ТЕТРАПЛОИД** (греч. *tetra* — четыре + *ploos* — сложенный) — клетка или организм с числом хромосом 4n, превышающим в два раза нормальный диплоидный набор (2n).
- ТЕТРАСПОРАНГИЙ** (греч. *tetra* + *spora* — семя + *angeion* — сосуд) — спорангий некоторых красных водорослей, в котором происходит мейоз с образованием тетраспор.
- ТЕТРАСПОРОФИТ** (греч. *tetra* + *spora* + *phyton* — растение) — диплоидная стадия жизненного цикла некоторых красных водорослей, образующая тетраспорангий.
- ТЕТРАСПОРЫ** — четыре споры, образующиеся при мейотическом делении материнской клетки споры в тетраспорангии некоторых красных водорослей.
- ТИГМОТРОПИЗМ** (греч. *thigma* — прикосновение) — реакция организма на контакт с твердым предметом.
- ТИЛАКОИД** (греч. *thylakos* — мешок + *oides* — подобный) — мембранная структура у цианобактерий и в хлоропластах эукариотических организмов, напоминающая по форме мешочек. Содержит хлорофилл. В хлоропластах пачки Т. образуют граны.
- ТИЛЫ** (греч. *tylos* — вздутие) — пузыревидные выросты клеток осевой или лучевой паренхимы, проникающие через поры в стенках сосудов в просветы последних.
- ТИМИН** — пиримидин, входящий в состав ДНК, но не встречающийся в РНК.
- ТИП** — таксономическая категория, применяемая в систематике животных и гетеротрофных протистов; эквивалентна отделу.
- ТИП СПАРИВАНИЯ** — особая генетическая линия организмов одного вида, представители которой не способны спариваться друг с другом, а способны только с представителями других Т. с. этого же вида.
- ТКАНЬ** — группа сходных клеток, образующих структурно-функциональный комплекс.
- ТОНОПЛАСТ** (греч. *tonos* + натяжение + *plastos* — сформированный) — цитоплазматическая мембрана, окружающая вакуоль растительной клетки.
- ТОРУС** — центральная утолщенная часть мембраны окаймленных пор хвойных и некоторых других голосеменных.
- ТОТИПОТЕНТНОСТЬ** — свойство тканей или клеток дифференцироваться в любую структуру зрелого организма.
- ТОЧЕЧНАЯ МУТАЦИЯ** — изменение одного из нуклеотидов в молекуле хромосомной ДНК.
- ТРАВЫ** — недеревянистые семенные растения с относительно короткоживущими надземными частями.
- ТРАНСДУКЦИЯ** — перенос гена от одного организма к другому с помощью вируса.
- ТРАНСКРИПЦИЯ** — ферментативный синтез молекулы РНК, комплементарной одной цепочке ДНК.
- ТРАНСЛОКАЦИЯ** — (1) перенос воды, минеральных солей и питательных веществ в растениях на большие расстояния; (2) обмен участками между негомологичными хромосомами.
- ТРАНСЛЯЦИЯ** — синтез белка из аминокислот на рибосомах в соответствии с информацией, закодированной в мРНК.
- ТРАНСПИРАЦИЯ** (фр. *transpirer* — потеть) — испарение воды растениями. Осуществляется главным образом через устьица.
- ТРАНСПОЗИЦИЯ** — изменение положения внутри хромосомы.
- ТРАНСПОЗОН** (лат. *transponere* — переставлять) — участок ДНК, содержащий один или несколько генов и ограниченный специфическими последовательностями оснований. Последние придают Т. способность перемещаться из одной молекулы ДНК в другую. Элемент, способный к транспозиции.
- ТРАНСПОРТНАЯ РНК** — РНК с небольшой молекулярной массой, присоединяющая аминокислоту и доставляющая ее в нужный момент к рибосоме во время синтеза белка. Существует по крайней мере одна молекула тРНК для каждой аминокислоты.
- ТРАНСПОРТНЫЕ БЕЛКИ** — специфические мембранные белки, участвующие в переносе растворенных веществ через мембрану.
- ТРАНСФОРМАЦИЯ** — перенос молекулы ДНК от одного организма другому. В лабораторных условиях для Т. в качестве вектора часто используются транспозоны.
- ТРАХЕАЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ** — общее название водопроводящих клеток сосудистых растений, т. е. члеников сосуда и трахеид.
- ТРАХЕИДА** — удлинённая, заостренная на концах, толстостенная проводящая и опорная клетка ксилемы с порами в оболочке. Стенки Т. пористые, но в отличие от члеников сосуда лишены перфораций. Т. имеются почти у всех сосудистых растений.
- ТРИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ ЦИКЛ** — см. *Кребса цикл*.
- ТРИОЗА** (греч. *tries* — три + *ose* — суффикс, означающий углевод) — сахар, содержащий три атома углерода.
- ТРИПЛОИД** (греч. *triploos* — тройной) — организм или клетка с набором хромосом 3n.
- ТРИТИЙ** — радиоактивный изотоп водорода ^3H с ядром, содержащим протон и два нейтрона (ядро наиболее распространенного изотопа водорода состоит только из протона).
- ТРИХОГИНА** (греч. *trichos* — волос + *gynē* — женщина) — вырост женского гаметангия, служащий для принятия и проведения сперматозоидов. Имеется у красных водорослей, некоторых аскомицетов и базидиомицетов.
- ТРИХОМЫ** (греч. *trichos* — волос) — вырост эпидермы (волосок, чешуйка, щетинка, водоносный пузырек и т. д.).
- тРНК** — см. *транспортная РНК*.
- ТРОЙНОЕ СЛИЯНИЕ** — у покрытосеменных слияние второй мужской гаметы (спермия) с полярными ядрами, в результате чего образуется первичное ядро эндосперма, у большинства групп триплоидное (3n).
- ТРОПИЗМ** (греч. *trope* — поворот) — двигательный ответ на внешний раздражитель, при котором направление движения обычно задается направлением воздействия раздражителя.
- ТРОФ, ТРОФО-** (греч. *trophos* — кормилец) — часть сложных слов, означающая «кормящий», «питающийся», например автотроф — «питающий сам себя».

ТРОФИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ — определенный этап движения энергии через экосистему, представленный совокупностью организмов со сходным типом питания.

ТРУБЧАТЫЕ ЦВЕТКИ — актиноморфные цветки сложноцветных, расположенные, как правило, в центре соцветия и окруженные уплощенными зигоморфными язычковыми цветками.

ТРУБЧАТЫЙ ВЕНЧИК — трубчатая структура, образующаяся в результате срастания лепестков своими краями.

ТУНДРА — безлесная циркумполярная область, лучше всего представленная в Северном полушарии, к северу от Полярного круга.

ТУНИКИ — КОРПУСА ТЕОРИЯ — теория организации апикальной меристемы побега большинства покрытосеменных и некоторых голосеменных, согласно которой эта меристема состоит из одного или нескольких периферических слоев клеток (туники) и внутренней части (корпуса). Туника обеспечивает рост поверхности меристемы (за счет антиклинальных делений), а корпус — увеличение ее объема (за счет делений клеток в различных плоскостях).

ТУРГОРНОЕ ДАВЛЕНИЕ (лат. *turgor* — набухание) — давление внутри клетки, возникающее за счет поступления в нее воды.

ТЫЧИНКА — часть цветка, образующая пыльцу. Состоит обычно из пыльника и тычиночной нити. В совокупности Т. образуют андроцей.

ТЫЧИНОЧНАЯ НИТЬ — ножка тычинки, на которой находится пыльник.

ТЫЧИНОЧНЫЙ (ЦВЕТОК) — цветок с тычинками, но без функциональных плодолистиков.

У

УГЛЕВОДОРОДЫ — органические вещества, состоящие только из атомов углерода и водорода.

УГЛЕВОДЫ — органические вещества, состоящие из углеродных цепочек, к которым присоединены атомы водорода и кислорода в отношении 2:1. Примеры: сахара, крахмал, гликоген, целлюлоза.

УГЛЕРОДНЫЙ ЦИКЛ — круговорот и использование атомов углерода в масштабах всей биосферы.

УЗЕЛ — участок стебля, от которого отходит один или несколько листьев.

УМЕРЕННЫЙ ФАГ — бактериальный вирус, который может находиться в латентном состоянии (в виде профага) в клетке бактериального хозяина. Профаг связан с бактериальной хромосомой и реплицируется вместе с ней.

УРАЦИЛ — пиримидин, входящий в состав РНК, но отсутствующий в ДНК.

УРЕДИНИУМ (лат. *uredo* — болезнь растений) — структура, образующая урединиоспоры у ржавчинных грибов.

УРЕДИНИОСПОРЫ (лат. *uredo* + греч. *spora* — семя) — двуядерные красноватые споры, образуемые ржавчинными грибами летом.

УСИК — лист или часть листа или стебля, видоизмененные в тонкую спиралевидную структуру и служащие для прикрепления стебля. Встречаются только у некоторых покрытосеменных.

УСТЬИЦЕ — микроскопическое отверстие в эпидерме листьев и стеблей, окаймленное замыкающими клетками и предназначенное для газообмена. Устьичным аппаратом называют У. с замыкающими клетками.

Ф

ФАГ — см. *бактериофаг*.

ФАГОЦИТОЗ — см. *эндоцитоз*.

Ф-БЕЛОК — флоэмный белок; белковое вещество в клетках флоэмы покрытосеменных, особенно часто в члениках ситовидной трубки.

ФЕЛЛЕМА — см. *пробка*.

ФЕЛЛОГЕН — см. *пробковый камбий*.

ФЕЛЛОДЕРМА (греч. *phellos* — пробка + *derma* — кожа) — внутренняя часть перидермы. Откладывается пробковым камбием внутри от него, т. е. в направлении, противоположном пробке.

ФЕНОТИП — физическое проявление организма. Результат взаимодействия генотипа организма и окружающей его среды.

ФЕРМЕНТ — белок, способный ускорять специфическую для него химическую реакцию путем снижения ее энергии активации. Биологический катализатор, не изменяющийся в результате реакции.

ФЕРРЕДОКСИНЫ — белки, содержащие большое количество железа. Участвуют в транспорте электронов, в том числе в процессах фотосинтеза.

ФИЗИОЛОГИЯ — наука о процессах, происходящих в живом организме.

ФИКОБИЛИНЫ — группа водорастворимых вспомогательных пигментов у красных водорослей и цианобактерий; включает фикоцианины и фикоэритрины.

ФИКОЛОГИЯ (греч. *phykos* — водоросль) — наука о водорослях.

ФИКОПЛАСТ — система микротрубочек, формирующаяся между двумя дочерними ядрами параллельно плоскости клеточного деления. Встречается только у зеленых водорослей класса *Chlorophyceae*.

ФИКСАЦИЯ УГЛЕРОДА — превращение CO_2 в органические соединения в процессе фотосинтеза.

-ФИЛЛ, ФИЛЛО- (греч. *phylon* — лист) — часть сложных слов, означающая «лист».

ФИЛЛОДИЙ — уплощенный и расширенный черешок или стебель; у некоторых сосудистых растений заменяет как фотосинтезирующий орган листовую пластинку.

ФИЛОГЕНИЯ (греч. *phylon* — племя, род) — эволюционное родство между организмами; история развития группы организмов.

-ФИТ, ФИТО- (греч. *phyton* — растение) — часть сложного слова, означающая «растение», «растительный».

ФИТОПЛАНКТОН — автотрофный планктон.

ФИТОФАГ — растительноядный организм.

ФИТОХРОМ — фикобилиноподобный пигмент в цитоплазме растений и некоторых зеленых водорослей. Фоторецептор красного и дальнего красного света; участвует в фотопериодической регуляции цветения, состояния покоя, формирования листьев, прорастания семян.

ФЛАВОПРОТЕИН — дегидрогеназа, содержащая флаavin, а также часто металл; играет важную роль в окислении.

ФЛОРИГЕН (лат. *flor* — цветок + греч. *genes* — порождающий) — растительный гормон, стимулирующий цветение.

ФЛОЭМА (греч. *phloos* — кора) — проводящая органические вещества ткань сосудистых растений, состоящая из ситовидных элементов, различного рода паренхимных клеток, волокон и склерейд.

ФОСФАТЫ — соединения, образующиеся из фосфорной кислоты при замещении одного или более атомов водорода.

ФОСФОЛИПИДЫ — фосфорилированные липиды; близки по структуре к жирам, но отличаются от них тем, что одна из трех связанных с глицеролом жирных кислот замещена фосфорсодержащей молекулой; важный компонент клеточных мембран.

ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ (греч. *phosphotos* — несущий свет) — реакция присоединения фосфата к какому-либо соединению, например образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата.

ФОТО- (греч. *photos* — свет) — часть сложных слов, означающая «свет».

ФОТОДЫХАНИЕ — зависимое от света образование гликолевой кислоты в хлоропластах с последующим ее окислением в пероксиосомах.

ФОТОЛИЗ (ВОДЫ) — зависимое от света расщепление молекул воды, происходящее в фотосистеме II в ходе световых реакций фотосинтеза.

ФОТОН — элементарная частица света.

ФОТОПЕРИОДИЗМ — реакция на длину дня и ночи, позволяющая организму различать времена года.

ФОТОСИНТЕЗ (греч. *photos* + *syn* — вместе + *tithenai* — помещать) — превращение световой энергии в химическую. Образование углеводов из углекислого газа и воды в присутствии хлорофилла с использованием энергии света.

ФОТОСИСТЕМА — дискретная единица организации в тилакоидах хлоропластов хлорофилла и других пигментных молекул, участвующих в световых реакциях фотосинтеза.

ФОТОТРОПИЗМ (греч. photos+trope — поворот) — рост, поворот или изгиб в направлении, определяемом расположением источника света.

ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЕ — образование АТФ в хлоропластах в ходе фотосинтеза.

ФП — см. *флавопротеин*.

ФРАГМОПЛАСТ — веретеневидная система фибрилл, образующаяся между двумя дочерними ядрами в телофазе. Во Ф. в период цитокинеза формируется клеточная пластинка. Фибриллы Ф. состоят из микротрубочек. Он обнаружен у всех растений и зеленых водорослей, кроме представителей класса Chlorophyceae.

ФУКОКСАНТИН (греч. phykos — водоросль+ xanthos — желтовато-бурый) — буроватый каротиноид бурых водорослей и хризодитов.

ФУНИКУЛУС (лат. funiculus — канатик) — ножка, с помощью которой семязачаток прикрепляется к стенке завязи.

F₁ — первое поколение потомства при скрещивании. Последующие поколения обозначаются F₂, F₃ и т. д.

Х

ХАЛАЗА (греч. chalaza — маленький бугорок) — базальная часть семязачатка или семени, где фуникулус присоединяется к интегументам и нуцеллусу.

ХАРДИ — ВАЙНБЕРГА ЗАКОН — математическое выражение для отношения частот двух и более аллелей в популяции. Согласно Х.—В. з., в отсутствие инбридинга, отбора и других эволюционных процессов в свободно скрещивающейся популяции частоты аллелей и генотипов остаются неизменными.

ХЕМИОСМОТИЧЕСКОЕ СОПРЯЖЕНИЕ — сопряжение синтеза АТФ с электронным транспортом через мембрану по электрохимическому градиенту H⁺.

ХЕМОАВТОТРОФЫ — бактерии, способные синтезировать основные питательные вещества за счет энергии, высвобождающейся при некоторых неорганических реакциях. См. *автотрофы*.

ХИАЗМА (греч. chiasma — перекрест) — Х-образная фигура, образуемая несестринскими хроматидами гомологичных хромосом; участок протекания кроссинговера.

ХИЛЛА РЕАКЦИЯ — выделение кислорода и фотовосстановление искусственного акцептора электронов выделенными из листа хлоропластами в отсутствие двуоксида углерода.

ХИМИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ — образование или разрыв химических связей между атомами или молекулами.

ХИМИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ — свободная энергия вещества; зависит от средней скорости движения молекул и их концентрации.

ХИТИН (греч. chiton — верхняя одежда) — прочный жесткий азотсодержащий полисахарид, образующий клеточные стенки некоторых грибов, наружный скелет членистоногих, эпидермальную кутикулу и другие поверхности структуры некоторых протистов и животных.

ХИЩНЫЙ — см. *плотоядный*.

ХЛОР- (греч. chloros — зеленый) — часть сложных слов, означающая «зеленый».

ХЛОРОЕНХИМА — паренхима, содержащая хлоропласты.

ХЛОРОЗ — полная утрата или недостаток хлорофилла.

ХЛОРОПЛАСТ — пластида, содержащая хлорофилл, в которой осуществляется фотосинтез. Х. имеются у растений и водорослей.

ХЛОРОФИЛЛ (греч. chloros+phylon — лист) — зеленый пигмент растительных клеток; рецептор световой энергии при фотосинтезе. Имеется также у водорослей и фотосинтезирующих бактерий.

ХОДУЛЬНЫЕ КОРНИ — одна из разновидностей *опорных корней*.

ХОЗЯИН — организм, на котором или внутри которого живет паразит.

ХОЛОДОВАЯ ЗАКАЛКА — приобретенная под влиянием холода способность растений переживать экстремально низкие температуры и иссушающее действие зимней погоды.

ХРИЗОЛАМИНАРИН — запасное питательное вещество хризодитов.

(-)ХРОМ- (греч. chroma — цвет) — часть сложных слов, означающая «цвет», «цветной».

ХРОМАТИДА (греч. chroma+лат. -id — дочь) — одна из двух дочерних нитей удвоившейся хромосомы, соединенных центромерой.

ХРОМАТИН — хорошо окрашиваемый комплекс ДНК и белков, образующий хромосомы эукариот.

ХРОМАТОФОР (греч. chroma+phoros — носитель) — у некоторых бактерий пузырьки, ограниченный одной мембраной и содержащий пигменты фотосинтеза.

ХРОМОПЛАСТ — пластида, содержащая не хлорофилл, а другие пигменты, обычно желтые и оранжевые каротиноиды.

ХРОМОСОМА (греч. chroma+soma — тело) — ядерная структура, содержащая гены. Х. эукариот хорошо заметны только во время митоза или мейоза в виде нитей или палочек хроматина, а в остальное время заключены в ядро. Бактериальные Х. представляют собой кольцевые молекулы ДНК.

Ц

ЦАРСТВО — самая крупная таксономическая категория. Выделяют пять Ц.: бактерии, протисты, животные, грибы, растения.

ЦВЕТКОВАЯ ТРУБКА — чаша или трубка, образованная срастанием базальных частей чашелистиков, лепестков и тычинок. Часто встречается у растений с нижней завязью.

ЦВЕТОК — репродуктивная структура покрытосеменных. Полный Ц. состоит из чашечки, венчика, андроеца (тычинок) и гинецея (плодолистиков). Каждый Ц. содержит хотя бы одну тычинку или один плодolistик.

ЦВЕТОЛОЖЕ — часть цветоножки (цветоноса), к которой прикреплены части цветка.

ЦВЕТОНОЖКА — ножка цветка в соцветии.

ЦВЕТОНОС — ножка соцветия или одиночного цветка.

ЦЕЛЛЮЛАЗА — фермент, гидролизующий целлюлозу.

ЦЕЛЛЮЛОЗА — нерастворимый полисахарид, образованный микрофибриллами соединенных линейно глюкозных остатков; основной компонент клеточной оболочки растений и некоторых протистов.

ЦЕНОЦИТНЫЙ (греч. koinos — совместный+ kytos — сосуд) — организм или его участок с несколькими ядрами, не разделенными оболочками или мембранами. См. *сифональная структура*.

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ МАТЕРИНСКИЕ КЛЕТКИ — относительно крупные вакуолизированные клетки, лежащие под поверхностью апикальной меристемы побега.

ЦЕНТРИОЛЬ (греч. kentron — центр+лат. -olus — уменьшительный) — цитоплазматическая органелла, лежащая вблизи ядерной оболочки, по структуре идентичная базальному тельцу. В ходе митоза и мейоза делится и участвует в формировании веретена. Встречается у большинства эукариот, за исключением грибов, красных водорослей и безжгутиковых клеток растений.

ЦЕНТРОМЕРА (греч. kentron+meros — часть) — участок хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена во время клеточного деления.

ЦИКЛИЧЕСКИЙ ПОТОК ЭЛЕКТРОНОВ — индуцированный светом поток электронов в хлоропластах, начинающийся и заканчивающийся в фотосистеме I.

ЦИКЛОЗ (греч. kyklosis — движение по кругу) — ток цитоплазмы в клетке.

ЦИРКАДИАННЫЕ РИТМЫ (лат. circa — около+dies — день) — регулярные ритмы роста и активности с периодом около 24 ч.

ЦИСТЕРНА (лат. cistern — емкость) — уплощенная или мешковидная часть эндоплазматического ретикулума или диктиосомы (тельца Гольджи).

-ЦИТ, ЦИТО- (греч. kytos — сосуд) — часть сложных слов, означающая отношение к клетке.

ЦИТОЗИН — пиримидиновое основание, входящее в состав ДНК и РНК.

ЦИТОКИНЕЗ — см. *клеточное деление*.

ЦИТОКИНИНЫ (греч. kytos+kinesis — движение) — класс растительных гормонов, стимулирующих деление клеток и вызывающих некоторые другие эффекты.

ЦИТОЛОГИЯ — наука о структуре и функции клеток.

ЦИТОПЛАЗМА — жидкое вещество клетки, за исключением ядра.

ЦИТОСКЕЛЕТ — гибкий внутриклеточный каркас из микротрубочек и микрофиламентов.

ЦИТОХРОМ (греч. *kytos*+*chroma* — цвет) — гемсодержащий белок, служащий переносчиком электронов при дыхании и фотосинтезе.

ЦТК — см. *трикарбоновых кислот цикл*.

C₃-метаболизм — см. *Кальвина цикл*.

C₄-метаболизм — совокупность реакций, в ходе которых двуокись углерода связывается с фосфоенолпируватом с образованием четырехуглеродного соединения оксалоацетата.

Ч

ЧАШЕЛИСТИК — один из наружных элементов цветка. В совокупности Ч. составляют чашечку. Ч. обычно прикрывают остальные части цветка в бутоне.

ЧАШЕЧКА — совокупность чашелистиков; внешний круг элементов цветка.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ — репродуктивный цикл с гаплоидной (n) фазой, гаметофитом, производящим гаметы, которые, попарно сливаясь, дают начало диплоидной фазе (2n), спорофиту. В спорофите за счет мейотического деления образуются споры (n), из них снова развивается гаметофит, и цикл, таким образом, завершается.

ЧЕРЕШОК — ножка, к которой прикреплена листовая пластинка.

ЧЕЧЕВИЧКИ — губчатые участки в опробковевших покровах стеблей, корней и других частей сосудистых растений, служащие для газообмена между внутренними тканями и атмосферой через перидерму.

ЧЛЕНИК СИТОВИДНОЙ ТРУБКИ — одна из клеток, составляющих ситовидную трубку. Имеется главным образом у цветковых растений и обычно связан с клеткой-спутником.

ЧЛЕНИК СОСУДА — одна из клеток, составляющих сосуд.

Ш

ШИШКА — см. *стробил*.

ШОВ — (1) выступ на семенах, образованный фуникулусом, когда он резко изогнут у основания семязачатка; (2) бороздка на панцире диатомей.

Щ

ЩЕЛОЧНОЙ — относящийся к веществам, высвобождающим в воде ионы гидроксидов (ОН⁻), в результате чего рН становится выше 7.

ЩЕЛОЧЬ — вещество с сильно выраженными основными свойствами.

ЩИТОК — единственная семядоля зародыша злаков, приспособленная для поглощения питательных веществ из эндосперма.

Э

ЭВОЛЮЦИЯ — образование более сложных форм живого из более простых предковых форм. Согласно учению Дарвина, основным механизмом эволюции является естественный отбор.

ЭВСТЕЛА (греч. *eu* — хороший+*stela* — столб) — стела, в которой первичные проводящие ткани расположены отдельными пучками вокруг сердцевины. Типична для голосеменных и цветковых.

ЭДАФИЧЕСКИЙ (греч. *edaphos* — основа, почва) — относящийся к почве.

ЭКЗИНА — наружный слой оболочки споры или пыльцевого зерна.

ЭКЗЕРГОНИЧЕСКИЙ (лат. *ex* — вне+греч. *ergon* — работа) — идущий с выделением энергии.

ЭКЗОКАРПИЙ (греч. *exo* — вне+*karpos* — плод) — наружный слой перикарпия.

ЭКЗОН — участок ДНК, который транскрибируется в мРНК и транслируется в белок. Э. характерны для эукариот. См. *интрон*.

ЭКО- (греч. *oikos* — дом) — часть сложного слова, означающая «местообитание».

ЭКОЛОГИЯ — наука о взаимодействии организмов с физической средой и между собой.

ЭКОСИСТЕМА — крупная система взаимодействующих организмов и их физического окружения.

ЭКОТИП (греч. *oikos*+лат. *typus* — образ) — группа организмов данного вида, адаптированных к местным условиям и отличающихся генетически от других экотипов этого же вида.

ЭКТОПЛАСТ — см. *плазматическая мембрана*.

ЭЛАТЕРЫ (греч. *elater* — водитель) — (1) удлинненные веретеновидные стерильные клетки в спорангиях печеночников, способствующие рассеиванию спор; (2) спирально завитые гигроскопичные ленты, прикрепленные к спорам хвощей.

ЭЛЕКТРОЛИТ — вещество, распадающееся в водном растворе на ионы, в результате чего раствор начинает проводить электрический ток.

ЭЛЕКТРОН — элементарная частица с отрицательным зарядом, равным по величине положительному заряду протона, и массой в 1837 раз меньше массы последнего. Э. находятся вокруг атомного ядра и определяют химические свойства атома.

ЭЛЕКТРОНОПЛОТНЫЙ — не пропускающий поток электронов и дающий темный участок в поле зрения электронного микроскопа.

ЭЛЕМЕНТ — определенный вид атомов. Сто с небольшим природных и синтетических Э. по-отдельности и в различных сочетаниях составляют все многообразие веществ во Вселенной.

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ МЕМБРАНА — трехслойная мембрана, состоящая, если смотреть под микроскопом, из двух темных слоев, разделенных одним светлым.

ЭМБРИОГЕНЕЗ — развитие зародыша.

ЭНДЕРГОНИЧЕСКИЙ — требующий для своего осуществления притока энергии извне. Антоним — *экзергонический*.

ЭНДО- (греч. *endo* — внутри) — часть сложного слова, означающая «внутри».

ЭНДОГЕННЫЙ (греч. *endo*+*genos* — род) — происходящий из тканей, расположенных в глубине; пример — боковые корни.

ЭНДОДЕРМА (греч. *endo*+*derma* — кожа) — слой клеток, охватывающий проводящий цилиндр в корнях и некоторых стеблях. На радиальных и поперечных стенках клеток Э. находятся пояски Каспари. У семенных растений Э. — самый внутренний слой первичной коры.

ЭНДОКАРПИЙ (греч. *endo*+*karpos* — плод) — самый внутренний слой перикарпия.

ЭНДОМЕМБРАННАЯ СИСТЕМА — клеточные мембраны, переходящие друг в друга: плазматическая мембрана, тонопласт, эндоплазматический ретикулум, тельца Гольджи, ядерная оболочка.

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ — трехмерная мембранная система, разделяющая цитоплазму эукариотических клеток на компартменты и каналы. Ее участки, покрытые большим числом рибосом, называются шероховатым Э. р., а участки с малым числом рибосом или вообще без них — гладким Э. р.

ЭНДОСПЕРМ (греч. *endo*+*sperm* — семя) — ткань, развивающаяся в результате слияния мужского ядра с полярными ядрами центральной клетки. Содержит запас питательных веществ и переваривается растущим спорофитом либо до, либо после созревания семени. Имеется только у покрытосеменных.

ЭНДОЦИТОЗ (греч. *endo*+*kytos* — сосуд) — захват клеткой веществ из внешней среды путем впячивания плазматической мембраны. Если поглощаются твердые вещества, этот процесс называют фагоцитозом, если жидкие — пиноцитозом.

ЭНТРОПИЯ — мера случайности или неупорядоченности системы.

ЭПИ- (греч. *epi* — на) — приставка, означающая «на», «над».

ЭПИГИНИЯ (греч. *epi* — на+*gune* — женщина) — организация цветка, при которой чашелистики, лепестки и тычинки кажутся растущими из верхней части завязи. Противоположно *гипогинии*.

ЭПИДЕРМА — самый наружный, первичный по происхождению слой клеток листьев или молодых стеблей и корней.

ЭПИКОТИЛЬ — верхняя часть оси зародыша или проростка, расположенная выше семядолей и ниже ближайшего к ним листа.

ЭПИСТАЗ (греч. *epistasis* — препятствие) — влияние гена на фенотипическое проявление гена другого локуса.

ЭПИФИТ — организм, растущий на другом организме, но не паразитирующий на нем.

ЭТИЛЕН — простой углеводород с формулой $H_2C=CH_2$. Растительный гормон, участвующий в созревании плодов.

ЭТИОЛЯЦИЯ (фр. *etioleg* — отбеливать) — совокупность изменений, наблюдаемых у растений, растущих в темноте или при очень малой освещенности: удлинение стебля, слабое развитие листьев, утрата хлорофилла.

ЭТИОПЛАСТ — пластида, образующаяся у растений, растущих в темноте, и содержащая проламеллярное тельце.

ЭУКАРИОТЫ (греч. *eu* — хороший + *карион* — ядро ореха) — организмы, клетки которых имеют ядро, органеллы, ограниченные мембранами, и хромосомы, состоящие из ДНК и белков. К эукариотам относятся четыре царства: растения, животные, грибы и протисты.

ЭЦИДИЙ — чашевидная структура ржавчинных грибов, в которой образуются эцидиоспоры.

ЭЦИДИОСПОРА (греч. *aikia* — рана + *spora* — семя) — дикариотическая спора ржавчинных грибов, образующаяся в эцидии.

Я

ЯБЛОКО — простой мясистый плод, наружная часть которого образована элементами цветка, окружающими завязь и разрастающимися по мере созревания плода. Встречается в одном из подсе-

мейств розовых (*Rosaceae*), например у яблони, груши, айвы и т. п.
ЯГОДА — простой сочный многосемянный плод, развивающийся из одного или нескольких сросшихся плодолистиков, образующих мясистый перикарпий, например у винограда, томата, банана.

ЯДЕРНАЯ ОБОЛОЧКА — двойная мембрана, окружающая клеточное ядро.

ЯДРО — (1) отделенная двойной мембраной специализированная часть эукариотической клетки, содержащая хромосомы; (2) центральная часть атома, содержащая протоны и нейтроны. Вокруг него находятся электроны.

ЯДРОВАЯ ДРЕВЕСИНА — неживая, обычно темноокрашенная древесина, не проводящая воду. Окружена заболонью.

ЯДРЫШКО — мелкое сферическое тельце в ядре эукариотических клеток. Образовано главным образом рРНК, транскрибирующейся с копий соответствующих генов; место формирования рибосом.

ЯДРЫШКОВЫЙ ОРГАНИЗАТОР — особая область некоторых хромосом, связанная с формированием ядрышка.

ЯЗЫЧКОВЫЕ ЦВЕТКИ — см. *трубчатые цветки*.

ЯЗЫЧОК — см. *лигула*.

ЯЙЦЕВОЙ АППАРАТ — яйцеклетка и две синергиды, расположенные на микропиллярном конце женского гаметофита, или зародышевого мешка, покрытосеменных растений.

ЯЙЦЕКЛЕТКА — неподвижная женская гамета, обычно более крупная, чем мужская гамета того же вида.

ЯРОВИЗАЦИЯ — индукция цветения холодовым воздействием.

Источники иллюстраций

Все фотографии, не приведенные в списке, сделаны Р. Эвертом.

- 1-1.** David Overcash/Bruce Coleman, Inc.
- 1-2.** J. W. Schopf
- 1-3.** По *Helena Curtis*, *Biology*, 4th ed., Worth Publishers, Inc., New York, 1983.
- 1-4.** A. G. J. Breckon; B. Larry West/Bruce Coleman, Inc.
- 1-5.** Dianne Edwards.
- 1-6.** E. S. Ross.
- 1-8.** По *W. Troll*, *Vergleichende Morphologie der Hoheren Pflanzen*, vol. I, pt. I, Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1937.
- 1-9.** E. S. Ross.
- 2-1** (фото). M. A. Walsch.
- 2-2.** A. Ryter.
- 2-5.** A. D. Branton.
- 2-6.** По *W. Braune, A. Leman, H. Taubert*, *Pflanzenanatomisches Practicum*, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1967.
- 2-10.** L. M. Beidler.
- 2-11.** R. R. Dute.
- 2-12.** По *W. W. Thomson, J. M. Whaley*, *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 31, pages 375—394, 1980.
- 2-13.** David Stetler.
- 2-14.** K. Esau.
- 2-15.** K. Esau.
- 2-16.** Mary Alice Webb.
- 2-18.** По *F. Marty*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, vol. 75, pages 852—856, 1978.
- 2-19.** S. E. Eichhorn.
- 2-21** (фото). R. R. Dute.
- 2-22.** По *D. J. Morré, H. H. Mollenhauer*, in *Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure*, A. W. Robards (Ed.), McGraw-Hill Book Company, New York, 1974.
- 2-24.** R. F. Evert, S. E. Eichhorn, *The American Journal of Botany*, vol. 63, pages 30—48, 1976.
- 2-25.** N. Kruatrachue, R. F. Evert, *The American Journal of Botany*, vol. 64, pages 310—325, 1977.
- 2-26.** R. R. Powers.
- 2-27.** H. J. Hoops, G. D. Floyd.
- 2-28.** R. D. Preston.
- 2-30.** По *K. Esau*, *Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed., John Wiley and Sons, Inc., New York, 1977.
- 2-31.** По *B. Alberts, D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, J. D. Watson*, *Molecular Biology of the Cell*, Garland Publishing, Inc., New York, 1983.
- 2-33.** По *R. D. Preston*, in Robards, op. cit., 1974.
- 2-38.** *W. T. Jackson*, *Physiologia Plantarum*, vol. 20, pages 20—29, 1967.
- 2-41.** R. R. Dute.
- 2-42.** R. R. Dute.
- 2-43.** J. Cronshaw.
- с. 49.** A, B. *S. M. Wick, J. Duniec*, *Protoplasma*, vol. 122, pages 45—55, 1984; B, *F. S. M. Wick, R. W. Seagull, M. Osborn, K. Weber, B. E. S. Gunning*, *The Journal of Cell Biology*, vol. 89, pages 685—690, 1981.
- 2-44.** *P. K. Hepler*, *Protoplasma*, vol. 111, pages 121—133, 1982.
- 2-45.** По *M. C. Ledbetter*, *Symposia of the International Society for Cell Biology*, vol. 6, pages 55—70, 1967.
- 3-4.** B. По *Albert L. Lehninger*, *Biochemistry*, 2nd ed., Worth Publishers, Inc., New York, 1975.
- 3-8.** *M. Kruatrachue, R. F. Evert*, *The American Journal of Botany*, vol. 64, pages 310—325, 1977.
- 3-10.** По *S. H. Crowdy*, in *Systemic Fungicides*, O. B. E. Marsh (Ed.), Longman, Inc., New York, 1977.
- 3-11.** B. E. Juniper.
- 3-17.** Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 4-1.** W. G. Whaley.
- 4-2.** Bruce Roberts/Photo Researchers, Inc.
- 4-3.** Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 4-4.** По *Lehninger*, op. cit., 1975.
- 4-7.** По *S. J. Singer, G. L. Nicolson*, *Science*, vol. 175, pages 720—731, 1972, © 1972. A.A.A.S.
- 4-8.** По *Alberts et al.*, op. cit., 1983.
- 4-9.** По *Alberts et al.*, op. cit., 1983.
- 4-11.** K. B. Raper.
- 4-13.** *E. B. Tucker*, *Protoplasma*, vol. 113, pages 193—201, 1982.
- 5-1.** Yerkes Observatory, Harvard University.
- 5-2.** По *Curtis*, op. cit., 1983.
- 5-3.** Из *Helena Curtis, N. Sue Barnes*, *Invitation to Biology*, 4th ed., Worth Publishers, Inc., New York, 1985.
- с. 82.** L. Jacobi.
- 5-4.** H. Wright/Freelance Photographers Guild.
- 5-5.** Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 5-6.** По *Lehninger*, op. cit., 1975.
- 5-7.** Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 5-9.** Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 6-1.** R. D. Warmbrodt.
- 6-6.** По *A. J. Vander, J. N. Sherman, D. S. Luciano*, *Human Physiology*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1969.
- 6-7.** По *Lehninger*, op. cit., 1975.
- 6-11.** По *Lehninger*, op. cit., 1975.
- 6-13.** A. По *Lehninger*, op. cit., 1975; B. John N. Telford.
- 6-14.** По *P. C. Hinkle, R. E. McCarty*, *Scientific American*, vol. 238, pages 104—123, 1978.
- с. 94.** Y. Haneda.
- 6-16.** По *Lehninger*, op. cit., 1975.
- 6-17.** B. Grant Heilman Photography.

- 7-2. R. L. Gherna, American Type Culture Collection.
- 7-3. H. Townner.
- 7-4. Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 7-7. Подготовлено Govindjee.
- 7-10. D. Branton.
- c. 108 (фото). Cambridge University Library.
- 7-14. S. G. Pallardy, T. T. Kozlowski, *New Phytologist*, vol. 85, pages 363—368, 1980.
- c. 110. Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 7-21. J. A. Teeri, L. G. Stowe, *Oecologia*, vol. 23, pages 1—12, 1976.
- 8-1. A. Sparrow.
- 8-3. Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- 8-4. A. J. D. Watson, *The Double Helix*, Atheneum, New York, 1968; B. W. Etkin, *BioScience*, vol. 23, pages 652—653, 1973, с изменениями R. A. Kellin, J. R. Gear, *BioScience*, vol. 30, pages 110—111, 1980.
- 8-5. По *Lehninger*, op. cit., 1975.
- 8-6. Из *Curtis*, op. cit., 1983.
- c. 124. Alexander Rich et al., *Science*, vol. 211, pages 171—176, 1981. © by A.A.A.S.
- 8-8. Б. Sung Hou-Kim.
- 8-9. O. L. Miller, Jr., B. A. Hamkalo, C. A. Thomas, Jr., *Science*, vol. 169, pages 392—395, 1970.
- c. 125. A—B. K. B. Raper; Г, Д. J. T. Bonner.
- 8-12. H. R. Chen.
- 9-1. V. Orel, The Moravian Museum, Brno, Czechoslovakia.
- 9-2. Don Kyhos.
- 9-3. P. B. Moens.
- 9-4. B. John.
- 9-5. G. Östergren.
- 9-6. (фото) W. Tai.
- 9-13. A. C.G.G.J. van Steenis; Б. W. L. Wagner.
- 9-14. AP/Wide World Photos.
- 10-1. Larry West.
- 10-2. The Bettmann Archive.
- 10-3. A. Larry West; Б. C. S. Webber; B. Imagery.
- 10-4. А, Б. E. V. Grave; Б. H. Forest.
- 10-5. A. D. S. Neuberger; Б. L. E. Graham; B. Oxford Scientific Films/Animals, Animals; Г. Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography; Д. E. V. Grave.
- 10-6. А, Б. E. S. Ross; B. Larry West; Г. K. Sandved; Д. John A. Lynch/Photo NATS.
- 10-7. А, Г. R. Carr/Bruce Coleman, Inc.; Б, И. J. W. Perry; B. E. S. Ross/Bruce Coleman, Inc.; Д. J. Shaw/Bruce Coleman, Inc.; Е — Ж. J. Dermid; З. E. Beals.
- c. 148. (вверху) G. R. Roberts; (внизу) Grant Heilman Photography.
- 10-8. A. L. V. Leak, *Journal of Ultrastructural Research*, vol. 21, pages 61—74, 1967; Б. K. Esau.
- 10-10. По G. L. Stebbins, in *The Evolution of Life*, vol. I, S. Tax (Ed.), The University of Chicago Press, Chicago, 1960.
- 11-1. Dr. Huntington Potter, Dr. David Dressler, Harvard Medical School.
- 11-2. T. D. Pugh, E. H. Newcomb.
- 11-3. Purdue University.
- 11-4. David O. Hall.
- 11-5. A. P. L. Grilione, J. Pangborn, *Journal of Bacteriology*, vol. 124, page 1558, 1975; Б. National Medical Audiovisual Center; B. H. Lechevalier; Г. R. S. Wolfe.
- 11-6. А, Б. D. Greenwood; B. J. L. Pate.
- 11-7. A. E. V. Gravé; B. Turtox/Cambosco; Г. E. J. Ordal.
- 11-8. C. Robinow.
- 11-9. D. A. Cuppels, A. Kelman, *Phytopathology*, vol. 70, pages 1110—1115, 1980.
- 11-10. H. Stolp, M. P. Starr, Antoine van Leeuwenhoek, vol. 29, pages 217—248; 1963.
- 11-11. C. C. Brinton, Jr., J. Carnahan.
- 11-12. A. N. J. Lang, *Journal of Phycology*, vol. I, pages 127—134, 1965; Б. Bai Kezhi.
- 11-13. R. D. Warmbrodt.
- 11-14. A. Berkloff, J. Bourquet, P. Favard, M. Guinebault, *Introduction à la Biologie: Biologie et Physiologie Cellulaire*, Hermann Collection, Paris, 1967.
- 11-16. J. Lederberg, E. M. Lederberg.
- 11-17. R. R. Olson.
- 11-18. Walter Reed Army Institute of Research.
- c. 172. Miryam Glikson.
- 11-19. A. A. M. Berry, J. G. Torrey, *Plant and Soil*, (in press); Б. J. G. Torrey, in *New Root Formation in Plants and Cuttings*, M. B. Jackson (Ed.), Martinus Nijhoff/Junk Publishers, The Netherlands, 1985; Б. A. M. Berry.
- 11-20. По M. C. Pelczar, R. D. Reid, *Microbiology*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1965.
- 11-21. National Medical Audiovisual Center.
- 11-22. W. A. Niering.
- 11-23. По G. N. Agrios, *Plant Pathology*, 2nd ed., Academic Press, Inc., New York, 1978.
- c. 173. A. Florida Department of Agriculture, D.P.I.; Б. V. Jane Windsor, Florida Department of Agriculture, D.P.I.
- 11-24. J. F. Worley, U.S. Department of Agriculture.
- 11-25. A. M. V. Parthasarathy; Б. H. Donselman.
- 11-26. (вверху). J. Wm. Schopf; (внизу). По M. R. Walter, *American Scientist*, vol. 65, pages 563—571, 1977.
- 12-1. L. D. Simon.
- 12-2. G. A. deZoeten and G. Gaard.
- 12-3. По K. Namba, D. L. D. Caspar, G. J. Subbs, *Science*, vol. 227, pages 773—776, 1985.
- 12-4. J. D. Almeida, A. F. Howatson, *Journal of Cell Biology*, vol. 16, pages 616—620, 1963.
- 12-5. A. G. Gaard, R. W. Fulton; Б, B. G. Gaard, G. A. deZoeten.
- 12-6. A. L. D. Simon; Б. K. Allen.
- 12-7. National Communicable Disease Center, Atlanta.
- 12-8. A. K. Maramorosch; Б. E. Shikata; B. E. Shikata, K. Maramorosch.
- 12-9. T. White.
- 12-10. Th. Koller, J. M. Sogo, Swiss Federal Institute of Technology Zürich.
- 13-1. E. S. Ross.
- 13-2. A. Charles Marden Fitch/Taurus Photos; Б. E. S. Ross.
- 13-3. Imperial Chemical Industries PLC Agricultural Division.
- 13-4. E. S. Ross.
- 13-5. M. D. Coffey, B. A. Palevitz, P. J. Allen, *The Canadian Journal of Botany*, vol. 50, pages 231—240, 1972.
- 13-7. R. J. Howard.
- c. 209 (фото). John Hodgkin; Из A. H. R. Buller, *Researches on Fungi*, vol. 6, Longman, Inc., New York.
- 13-11. A. A. E. Staffan; Б. J. Shaw; B. G. J. Breckon.
- 13-12. J. C. Pendland and D. G. Boucias.
- 13-13. A. C. Bracker; B. J. Cooke, *The American Journal of Botany*, vol. 56, pages 335—340, 1969.
- 13-15. По L. W. Sharp, *Fundamentals of Cytology*, McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 1943.
- 13-16. A. E. V. Gravé.
- c. 210. U.S. Department of Agriculture.
- 13-17. A. A. McClenaghan/Photo Researchers, Inc.; Б. John Durham/Photo Researchers, Inc.
- 13-18. G. L. Barron.
- c. 211. А, Б. G. L. Barron, University of Guelph; B. N. Allin, G. L. Barron, University of Guelph.
- 13-19. E. Imre Friedmann.
- 13-20. E. S. Ross.
- 13-21. A. Robert A. Ross; Б. E. S. Ross.
- 13-22. А, Б. E. S. Ross; B. Larry West.
- 13-23. Б. V. Ahmadjian, J. B. Jacobs.
- 13-24. R. L. Chapman.
- 13-25. А, Б. V. Ahmadjian; B. V. Ahmadjian, B. J. Jacobs.
- 13-27. J. Keller.
- 13-28. H. C. Hoch, R. J. Howard, *Experimental Mycology*, vol. 5, pages 167—172, 1981.
- 13-29. Б. D. Niederpruem.
- 13-30. А, Б. J. Burton/Bruce Coleman, Inc.; B, Г. J. W. Perry.
- 13-32. E. S. Ross.
- 13-33. По Sharp, op. cit., 1943.
- 13-34 (фото). R. Gordon Wasson, Botanical Museum of Harvard University.
- 13-35. A. J. Burton/Bruce Coleman, Inc.; Б. J. Markham/Bruce Coleman, Inc.; B, Г. E. S. Ross.
- 13-36. G. R. Roberts.

- 13-38. S. A. Wilde.
- 13-39. Design Network, Inc.
- 13-40. F. W. Went.
- 13-41. B. Zak, U.S. Forest Service.
- 13-42. R. D. Warmbrodt.
- 14-1. G. Vidal, T. D. Ford, Precambrian Research (in press).
- 14-2. D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography.
- 14-3. A. L. E. Graham; B. L. E. Graham, J. M. Graham, Transactions of the American Microscopical Society, vol. 99, pages 160—166, 1980.
- 14-4. A. A. W. Barksdale; B. A. W. Barksdale, Mycologia, vol. 55, pages 493—501, 1963.
- c. 230. A, B. A. W. Barksdale; B. A. W. Barksdale, Mycologia, vol. 55, pages 493—501, 1963.
- 14-6. По J. H. Niederhauser, W. C. Cobb, Scientific American, vol. 200, pages 100—112, 1959.
- 14-7. L. P. Gauriloff, in Lower Fungi in the Laboratory, M. S. Fuller (Ed.), © 1978 by Department of Botany, University of Georgia.
- 14-8. По R. Emerson, Lloydia, vol. 4, pages 77—144, 1941.
- 14-9. K. B. Raper.
- 14-10. K. B. Raper.
- 14-11. B. Jonathan D. Eisenback/Phototake; G. Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography.
- 14-13. G. A. Fryxell.
- 14-15. J. M. King.
- 14-16. A. G. D. Hanna, California Academy of Sciences, B. F. Rossi; B. G. A. Fryxell.
- 14-19. A, B. D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography; B. A. R. Loeblich, III.
- c. 231. D. F. Kubai, H. Ris.
- 14-20. Design Network, Inc.
- 14-21. Florida Department of Natural Resources, Bureau of Marine Research.
- 14-22. D. Longanecker.
- 15-1. J. Dermid.
- 15-2. D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography.
- 15-3. A. L. E. Graham; B. R. G. Sheath, J. A. Hellebust, T. Sawa, Phycologia, vol. 20, pages 22—31, 1981.
- 15-4. A, B. H. C. Bold, M. J. Wynne, Introduction to the Algae: Structure and Reproduction, 2nd ed., Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1985; B. R. Sheath.
- 15-5. A. D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography; B. E. S. Ross; B. R. C. Carpenter; G. Jean Baxter/Photo NATS.
- 15-6. A, B. M. Littler and D. Littler, Smithsonian Institution; B. C. Chulamanis, M. Littler and D. Littler.
- 15-8 (фото). C. M. Pueschel, K. M. Cole, The American Journal of Botany, vol. 69, pages 703—720, 1982.
- 15-9. A. G. R. Roberts; B. D. P. Wilson/Eric and David Hosking Photography; B. S. M. Carpenter.
- 15-11. C. J. O'Kelly.
- c. 257. A. Bob Evans/Peter Arnold, Inc.; B. W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; B. Kelco Communications.
- 15-14. По M. Knight, M. Parke, Journal of the Marine Biological Association, U.K., vol. 29, pages 439—514, 1950.
- 15-15. По G. L. Floyd.
- 15-16. По K. R. Mattix, K. D. Stewart, in Systematics of the Green Algae, D.E.G. Irvine and D. M. John (Eds.), 1984.
- 15-17. L. E. Graham.
- 15-19. E. V. Gravé.
- 15-20. L. E. Graham.
- 15-21. K. J. Niklas.
- 15-22. A. W. H. Amos/Bruce Coleman, Inc.
- 15-23. A. D. S. Neuberger; B, B, G. K. Esser, Cryptogams, Cambridge University Press, Cambridge, 1982; D. E. S. Ross.
- 15-25. D. P. Wilson/Eric and David. Hosking Photography.
- 15-27. A. Robert A. Ross; B. Grant Heilman Photography; B. L. R. Hoffman.
- 15-28. V. Paul.
- 15-29 (фото). G. E. Palade.
- 15-32. K. Esser, op. cit., 1982.
- 15-34. A. Carolina Biological Supply Company; B. H. J. Marchant and J. D. Pickett-Heaps, Australian Journal of Biological Science, vol. 25, pages 1199—1213, 1972.
- 15-35. L. E. Graham.
- 15-36. D. K. Kirk.
- 15-38. По R. F. Skagel, R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R. Stein, T. M. C. Taylor, An Evolutionary Survey of the Plant Kingdom, Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California, 1966.
- 15-39. L. E. Graham.
- 16-1. T. S. Elias.
- 16-2. W. Remy, Science, vol. 219, pages 1625—1627, 1982.
- 16-3. © 1973 Ken Brate/Photo Researchers, Inc.
- 16-4. D. R. Given.
- 16-5. C. Héban, Journal of the Hattori Botanical Laboratory, vol. 39, pages 235—254, 1975.
- 16-6. A. D. S. Neuberger.
- 16-7. D. S. Neuberger.
- 16-9. A. По G. M. Smith, Cryptogamic Botany, vol. 2, Bryophytes and Pteridophytes, 2nd ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1955; B. R. E. Magill, Botanical Research Institute, Pretoria.
- 16-12. A. E. S. Ross.
- c. 277. По C. T. Ingold, Spore Discharge in Land Plants, Clarendon Press, Oxford, 1939.
- 16-14. A, B. J. J. Engel, Fieldiana; Botany (New Series), vol. 3, pages 1—229, 1980; B. J. J. Engel.
- 16-15. K. B. Sandved.
- 16-16. A. Robert A. Ross.
- 16-18. D. S. Neuberger.
- 16-19. A. A. E. Staffan; B. E. S. Ross.
- 16-20. A. D. S. Neuberger.
- 16-21. A. По Ingold, op. cit., 1939; B. R. Magill, Botanical Research Institute, Pretoria.
- c. 278. A, B. D. H. Vitt; B. A. Klotz/Design Network, Inc.
- 16-23. A. Larry West; B. По Skagel et al, op. cit., 1966; B. Ingold, op. cit., 1939.
- 16-24. A. M.C.F. Proctor; B. По Ingold, op. cit., 1939.
- 17-1. Kristine Rasmussen and Stuart Naquin.
- 17-2. A. По A. S. Foster, E. M. Gifford, Jr., Comparative Morphology of Vascular Plants, 2nd ed., W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1974.
- 17-3. A, Г. По K. K. Namboodiri, C. B. Beck, The American Journal of Botany, vol. 55, pages 464—472, 1968; B, B. По K. Esau, Plant Anatomy, 2nd ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.
- 17-5. По Smith, op. cit., 1955.
- 17-7. По H. P. Banks, Evolution and Plants of the Past, Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, California, 1970.
- 17-8. A. По J. Walton, Fossil Plants, Macmillan Publishing Company, New York, 1940; B. По J. Walton, Phytomorphology, vol. 14, pages 155—160, 1974; B. По F. M. Heuber, International Symposium on the Devonian System, vol. 2, D. H. Oswald (Ed.), Alberta Society of Petroleum Geologists, Calgary, Canada, 1968.
- 17-9. Field Museum of Natural History.
- 17-11. R. L. Peterson, M. J. Howarth, D. P. Whittier, The Canadian Journal of Botany, vol. 59, pages 711—720, 1981.
- 17-12. A. D. Cameron; B. R. Schmid.
- 17-14. Образец получен от Ripon Microslides, Ripon, Wisconsin.
- 17-15. D. S. Neuberger.
- 17-16. A, B. D. S. Neuberger; B. K. B. Sandved.
- 17-19. Milwaukee Public Museum.
- 17-20. Kristine Rasmussen and Stuart Naquin.
- 17-21. A. R. Carr; B. E. S. Ross.
- 17-25. A. Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.; B. K. B. Sandved; B. C. Haufler; G. E. S. Ross.
- c. 308. A. По M. Hirmer, Handbuch der Paläobotanik, vol. 1, Druck und Verlag von R. Oldenbourg, Munich and Berlin, 1927; B. По W. N. Stewart, T. Delevoryas, Botanical Review, vol. 22, pages 45—80, 1956; B. По Banks, op. cit., 1970.
- 17-28. R. B. Peacock/Photo Researchers, Inc.
- 17-29. C. Neidorf.
- 18-1. Kristine Rasmussen and Stuart Naquin.
- 18-2. По A. G. Long, Transactions of the Royal Society of Edinburgh, vol. 64, pages 29—44, 201—215, and 261—280, 1960.
- 18-3. A, B. По J. M. Pettitt, C. B. Beck, Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan, vol. 22, pages 139—154, 1968; B. J. M. Pettitt, C. B. Beck, Science, vol. 156, pages 1727—1729, 1967.
- 18-4. По H. N. Andrews, Science, vol. 142, pages 925—931, 1963; По A. G. Long, op. cit., 1960.

- 18-5. C. B. Beck, *Biological Reviews*, vol. 45, pages 379—400, 1970.
- 18-6. По S. E. Schekler, *The American Journal of Botany*, vol. 62, pages 923—934, 1975.
- 18-7. Kristine Rasmussen and Stuart Naquin.
- 18-8. Kristine Rasmussen and Stuart Naquin.
- 18-9. J. Dermid.
- 18-10. A. J. Dermid.
- 18-11. A. R. Spurr and J. Spurr/Bruce Coleman, Inc.
- 18-12. J. Kummerow.
- 18-15. B. Haley.
- 18-17. B. G. J. Breckon.
- 18-22. A. W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; E. S. Ross.
- 18-23. H. H. Iltis.
- 18-24. Grant Heilman Photography.
- 18-26. A. Larry West; B. J. Burton/Bruce Coleman, Inc.
- 18-27. Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc.
- 18-28. Sichuan Institute of Biology.
- 18-29 (фото). Carolina Biological Supply Company.
- 18-30. D. A. Steingraeber.
- 18-31. B. D. T. Hendricks and E. S. Ross.
- 18-32. A. J. W. Perry; B. Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography.
- 18-33. A. F.S.P. Ng; B. B. G. Davidse.
- 18-34. A. E.S. Ross; B. Г. J. W. Perry; B. K. J. Niklas.
- 18-35. A. C. H. Bornman; B. E. S. Ross.
- 18-36. E. S. Ross.
- 18-37. W. P. Armstrong.
- 18-38. A, B. G. J. Breckon; B. E. S. Ross.
- 18-39. A. D. S. Neuberger; B. E. S. Ross; B. E. S. Degginger/Earth Scenes.
- 18-40. A, B. E. S. Ross; B. R. Carr.
- 18-43. A, B. Larry West; B, Д. J. H. Gerard; Г. Grant Heilman Photography.
- 18-45. E. S. Ross.
- 18-47. A. Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography.
- 18-48. A. Larry West.
- 18-50. A. P. Echlin; B, B. J. Heslop-Harrison and Y. Heslop-Harrison and Y. Heslop-Harrison; Г. J. Mais.
- 19-1. J. Dermid.
- c. 15. Karlene Schwartz.
- 19-6. По Foster, Gifford, op. cit., 1974.
- 19-7. T. J. Givnish.
- 20-1. R. D. Warmbrodt, R. F. Evert, *The American Journal of Botany*, vol. 66, pages 412—440, 1979.
- 20-4. M. C. Ledbetter, K. B. Porter, *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*, Springer Verlag, Inc., New York, 1970.
- 20-11. H. A. Core, W. A. Coté, A. C. Day, Wood; *Structure and Identification*, 2nd ed., Syracuse University Press, Syracuse, New York, 1979.
- 20-12. I. B. Sachs, Forest Products Laboratory, U.S.D.A.
- 20-14. По Esau, op. cit., 1977.
- 20-17. A, B. R. F. Evert, W. Eschrich, S. E. Eichhorn, *Planta*, vol. 109, pages 193—210, 1973.
- 20-18. По Esau, op. cit., 1977.
- 20-19. J. S. Pereira.
- 20-21. B. По Esau, op. cit., 1965.
- 20-24. Ward M. Tingey, Cornell University, Agricultural Experiment Station.
- 21-2. По Braune, Leman, Taubert, op. cit., 1967.
- 21-2. A. L. M. Chace/N.A.S., Photo Researchers, Inc.; B. J. Dermid.
- 21-5. F. A. Clowes.
- 21-11. H. T. Bonnett, Jr., *Journal of Cell Biology*, vol. 37, pages 199—205, 1968.
- 21-12. По Braune, Leman, Taubert, op. cit., 1967.
- 21-15. E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc.,
- 21-16. Robert and Linda Mitchell.
- 21-18. D. A. Steingraeber.
- 22-4. M. E. Gerloff.
- 22-5. По D. A. DeMason, *The American Journal of Botany*, vol. 70, pages 955—962, 1983.
- 22-8. B. W. Eschrich.
- 22-12. По A. Fahn, *Plant Anatomy*, 2nd ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, New York, 1974.
- 22-14. Rhonda Nass/Ampersand.
- 22-16. A. J. W. Perry.
- 22-17. Rhonda Nass/Ampersand.
- 22-21. Michele McCauley.
- 22-23. W. A. Russin, R. F. Evert, *The American Journal of Botany*, vol. 71, pages 1398—1415, 1984.
- c. 71. A. M. C. Jones, Tennessee Valley Authority; B. J. S. Jacobson, A. C. Hill (Eds.), *Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation: A Pictorial Atlas*, Air Pollution Control Association, Pittsburgh, 1970; B. По T. H. Maugh, II, *Science*, vol. 226, pages 1408—1410, 1984.
- 22-29. По Esau, op. cit., 1965, G. S. Avery, Jr., *The American Journal of Botany*, vol. 20, pages 565—592, 1933.
- 22-31. R. D. Meichenheimer.
- 22-34. Shirley C. Tucker.
- 22-37. J. W. Perry.
- c. 72. По P. A. Deschamp, T. J. Cooke, *Science*, vol. 219, pages 505—507, 1983.
- 22-39. D. A. Steingraeber.
- 22-40. J. W. Perry.
- c. 73. E. S. Ross.
- 22-41. G. R. Roberts.
- 23-25. I. B. Sachs, Forest Products Laboratory, U.S.D.A.
- 23-26. Core, Coté, Day, op. cit., 1979.
- 23-27. A, U.S. Forest Service; B. C. W. Ferguson, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona.
- 23-29. R. B. Hoadley.
- 23-30. R. B. Hoadley.
- 23-32. По R. B. Hoadley, *Understanding Wood*, The Taunton Press, Newtown, Connecticut, 1980.
- 24-1. M. B. Winter.
- 24-5. U.S. Department of Agriculture.
- 24-6. J. P. Nitsch, *The American Journal of Botany*, vol. 37, pages 211—215, 1950.
- c. 113. G. Melchers, M. D. Sacristán, A. A. Holder, *Carlsberg Research Communications*, vol. 43, pages 203—218, 1978.
- c. 114. По пuc. Hilleshög, Laboratory for Cell and Tissue Culture, Research Division, Landskrona, Sweden.
- 24-8. F. Skoog, C. O. Miller, *Symposia of the Society for Experimental Biology*, vol. II, pages 118—131, 1957.
- 24-11. S. W. Wittwer.
- 24-12. H. Towner.
- 24-13. S. W. Wittwer.
- 24-14. Abbott Laboratories.
- 24-15. J. van Overbeek, *Science*, vol. 152, pages 721—731, 1966.
- 24-16. A. По M. B. Wilkins (Ed.), *Advanced Plant Physiology*, Pitman Publishing Ltd., London, 1984; B. J. E. Varner.
- 25-2. J. S. Ranson, R. Moore, *The American Journal of Botany*, vol. 70, pages 1048—1056, 1983.
- 25-3. По B. E. Juniper, *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 27, pages 385—406, 1976.
- 25-4. J. Dermid.
- 25-5. R. F. Trump/Photo Researchers, Inc.
- 25-6. По A. W. Galston, *The Green Plant*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1968.
- 25-7. A. A. Loeblich, III; B, B. По B. Sweeney, *Rhythmic Phenomena in Plants*, Academic Press, Inc., New York, 1969.
- 25-8. По A. W. Naylor, *Scientific American*, vol. 189, pages 49—56, 1952.
- 25-9. По P. M. Ray, *The Living Plant*, Holt, Rinehart, & Winston, Inc., New York, 1963.
- 25-11. U.S. Department of Agriculture.
- 25-16. U.S. Department of Agriculture.
- 25-17. A. Lang, M. Kh. Chailakhyan, I. A. Frolova, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 74, pages 2412—2416, 1977.
- 25-18. D. A. Steingraeber.
- 25-20. По Naylor, op. cit., 1952.
- 25-21. J. Dermid.
- 25-22. Grant Heilman Photography.
- 25-23. A. J. Ehleringer, I. Forseth, *Science*, vol. 210, pages 1094—1098, 1980; B. Robert and Linda Mitchell.
- 25-24. По Ehleringer, Forseth, op. cit., 1980.
- 26-1. The Nitragin Company, Inc.

- 26-3. A. J. H. Gerard/N.A.S., Photo Researchers, Inc.
- 26-4. R. H. Wright/N.A.S., Photo Researchers, Inc.
- 26-5. J. Bonner, A. W. Galston, Principles of Plant Physiology, W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1952.
- 26-6. По B. Gibbons. National Geographic, vol. 166, pages 350—388, 1984 (рис. Ned M. Seidler).
- с. 154. Из Curtis, op. cit., 1983.
- 26-7. По B. S. Meyer et al., Introduction to Plant Physiology, Van Nostrand Reinhold Company, Inc., New York, 1973.
- с. 155. A. По L. R. Rhodes, J. W. Gerdemann, New Phytologist, vol. 75, pages 555—561, 1975; B. J. A. Menge, The Canadian Journal of Botany, vol. 61, pages 1015—1024, 1983.
- 26-9. A. Carolina Biological Supply Company; B. R. E. Hutchins.
- с. 156. Y. Heslop-Harrison.
- 26-10. A. The Nitragin Company, Inc.; B. B. Oxford University Botany School.
- 26-11. R. R. Herbert, R. D. Holsten, and R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company.
- 26-12. B. G. Turgeon, W. D. Bauer, The Canadian Journal of Botany, vol. 60, pages 152—161, 1982.
- 26-13. R. R. Herbert, R. D. Holsten, and R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company.
- 26-14. J. M. L. Selker, E. H. Newcomb, Planta, vol. 165, pages 446—454, 1985.
- 26-15. E. H. Newcomb, Sh. R. Tandon, R. R. Kowal, Protoplasma, vol. 125, pages 1—12, 1985.
- 26-16. B. H. E. Calvert.
- 26-18. G. C. Gerloff, W. H. Gabelman, in Encyclopedia of Plant Physiology (New Series), vol. 15B, A. Lauchli and R. L. Bielecki (Eds.), Springer Verlag, New York, Inc., New York, 1983.
- 26-19. По W. J. Brill, Scientific American, vol. 236, pages 68—81, 1977.
- 27-1. S. Hales, Vegetable Staticks, London, 1727.
- 27-2. A. J. Dermid.
- 27-4. По N. Richardson, Translocation in Plants, Edward Arnold Publishers, Ltd., London, 1968.
- 27-5. По Richardson, op. cit., 1968.
- 27-7. По E. Häusermann, A. Frey-Wyssling, Protoplasma, vol. 57, pages 37—80, 1963.
- 27-8. По A. C. Leopold, Plant Growth and Development, McGraw-Hill Book Company, New York, 1964.
- 27-9. По Richardson, op. cit., 1968.
- 27-10. По P. F. Scholander, H. T. Hammel, E. D. Bradstreet, E. A. Hemmingsen, Science, vol. 148, pages 339—346, 1965.
- 27-11. По M. H. Zimmermann, Scientific American, vol. 208, pages 132—142, 1963.
- 27-12. Ibid.
- 27-13. A. L. M. Beidler; B. J. H. Troughton.
- 27-14. По M. G. Penny, D. J. F. Bowling, Planta, vol. 119, pages 17—25, 1974.
- 27-15. По D. E. Aylor, J. Y. Parlange, A. D. Krikorian, The American Journal of Botany, vol. 60, pages 163—171, 1973.
- 27-17. По J. S. Pate, Transport in Plants I, Phloem Transport, M. H. Zimmermann and J. A. Milburn (Eds.), Springer-Verlag Berlin, Inc., Berlin, 1975.
- 27-20. По Malpighii, Opera Posthuma, London, 1675.
- с. 173. B, B. E. Fritz.
- 27-21. A. M. H. Zimmermann; B. R. F. Evert, W. Eschrich, J. T. Medler, F. J. Alfieri, The American Journal of Botany, vol. 55, pages 860—874, 1968.
- 27-22. По E. Münch, Die Stoffbewegungen in der Pflanze, Gustav Fischer, Jena, 1930.
- 28-1. The Bettmann Archive/B.B.C. Hulton.
- 28-5. По K. Mather, B. J. Harrison, Heredity, vol. 3, pages 1—52, 1959.
- 28-6. По S. Carlquist, Island Life, The Natural History Press, Garden City, New York, 1965.
- 28-7. A. G.M., British Museum (Natural History); B. R. Ornduff.
- 28-8. По S. Ross-Craig, Drawings of British Plants, Part IV, G. Bell and Sons, Ltd., London, 1950.
- с. 192 (фото). Из Curtis, Barnes, Invitation to Biology, 4th ed., Worth Publishers, Inc., New York, 1985; с. 191 (речь) A. M. Evans.
- 28-9. B. Crandall, Carnegie Institution of Washington, Publication 540.
- с. 192. По R. H. Robichaux.
- с. 193 (фото). G. R. Carr.
- 28-11. A, B. M. A. Nobs, Carnegie Institution of Washington, Publication of Washington, Publication 623; B, G. L. R. Heckard and C. S. Webber.
- 28-12. D. Myrick, Jepson Herbarium, University of California, Berkeley.
- 28-13. A, B. H. Angel/Biofotos; B, Г, Д. C. J. Marchant.
- 28-14. A. L. Mellichamp.
- 29-1. A. E. S. Ross; B. D. L. Dilcher.
- 29-2. E. Dorf.
- 29-3. По Peter Crane.
- 29-4. По Peter Crane.
- 29-5. По Peter Crane.
- 29-6. По Peter Crane.
- 29-8. A. J.H.G. Johns, New Zealand Forest Service; B. W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.
- 29-9. По I. M. Bailey, B. G. L. Swamy, in Contributions to Plant Anatomy, I. W. Bailey, (Ed.), Ronald Press, New York, 1954.
- 29-10. По G. H. M. Lawrence, Taxonomy of Vascular Plants, Macmillan Publishing Company, New York, 1951.
- с. 226. David L. Dilcher (реконструкция Me-gan Rohn при консультации D. Dilcher).
- 29-12. A, B. Populi and Paesi, Agenzia Fotografica, Luisa Ricciarini, Milan; B. G. J. Breckon.
- 29-13. A, B. E. S. Ross; B. W. Perry.
- 29-14. B, B. E. S. Ross; F. A. Sabarese.
- 29-15. A. E. S. Ross.
- 29-16. J. A. Cooke.
- 29-17. W. H. Hodge.
- с. 227. J. Heslop-Harrison.
- 29-18. Larry West.
- 29-19. A. J. Dermid; B. Larry West; B. E. S. Ross.
- 29-20. E. S. Ross.
- 29-21. E. S. Ross.
- 29-22. Larry West.
- 29-23. T. Eisner.
- 29-24. E. S. Ross.
- 29-25. E. S. Ross.
- 29-26. A, B. E. S. Ross; B. L. B. Thein.
- 29-27. E. S. Ross.
- 29-28. M. P. L. Fogden/Bruce Coleman, Inc.
- 29-29. R. A. Tyrell.
- 29-30. Oxford Scientific Films.
- 29-31. E. S. Ross.
- 29-32. D. J. Howell.
- 29-33. A, B. T. Hovland/Grant Heilman Photography; B. E. S. Ross; F. F. Skvarla, University of Oklahoma.
- 29-34. B, B. По D. B. Swingle, A Textbook of Systematic Botany, McGraw-Hill Book Company, New York, 1946.
- 29-35. D. S. Neuberger.
- 29-37. K. Paige, Science 85, page 6, 1985.
- 29-38. По Skagel et al., op cit., 1966.
- 29-39. A. E. S. Ross; B. По Skagel et al., op. cit., 1966; B. По L. Benson, Plant Classification, D. C. Heath and Company, Boston, 1957.
- 29-40. A. E. S. Ross; B, B. K. B. Sandved.
- 29-41. A. По Skagel et al., op. cit., 1966; B. E. S. Ross.
- 29-43. E. S. Ross.
- 29-44. E. S. Ross.
- 29-45. A. E. S. Ross; B. U.S. Forest Service.
- 29-46. E. S. Ross.
- 29-47. E. S. Ross.
- 29-49. Robert and Linda Mitchell.
- 29-50. A, B, F. Timothy Plowman; B. E. S. Ross.
- 30-1. James P. Blair, © 1983, National Geographic Society.
- 30-2. E. S. Ross.
- 30-3. E. S. Ross.
- 30-4. E. S. Ross.
- 30-5. W. H. Hodge.
- 30-6. A. James P. Blair, © 1983, National Geographic Society; B. Susan Pierres/Peter Arnold, Inc.
- 30-7. Robert and Linda Mitchell.
- 30-8. G. R. Roberts.

- 30-9. A. E. Zardini; B. C. B. Heiser, Jr.; B. A. Gentry; F. M. K. Arroyo.
- 30-10. E. S. Ross.
- 30-11. A. C. F. Jordan; B. M. J. Plotkin.
- 30-12. M. J. Plotkin.
- 30-13. K. B. Sandved.
- 30-14. W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.
- 30-15. E. S. Ross.
- 30-16. W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.
- 30-17. Harvey Lloyd/Peter Arnold, Inc.
- 30-18. New York Public Library Picture Collection.
- 30-20. R. Abernathy.
- 30-21. C. A. Black.
- 30-22. AP/Wide World Photos.
- 30-23. W. H. Hodge.
- 30-24. Agricultural Research Service, U.D.A.
- 30-25. A. Agricultural Research Service, U.S.D.A.; B. University of Wisconsin.
- 30-26. N. Vietmeyer, National Academy of Science.
- 30-27. Robert and Linda Mitchell.
- 30-28. © 1982 Angelina Lax/Photo Research, Inc.
- 30-29. J. Aronson.
- 30-30. По *Lehninger*, op. cit., 1982.
- 30-31. M. J. Plotkin.
- 30-32. M. J. Plotkin.
- 30-33. Monsanto Company, Genetic Engineering, St. Louis.
- 30-34. Department of Plant Pathology, Cornell University.
- 30-35. Monsanto Company, Genetic Engineering, St. Louis.
- 30-36. C. J. Arntzen.
- с. 252. (верх) W. Wagner; (слева) E. S. Ross; (справа) E. S. Ayensu, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.
- 31-1. Clyde H. Smith/Peter Arnold, Inc.
- 31-2. D. H. Janzen.
- 31-3. D. H. Harvey.
- 31-4. По *J. L. Harper*, Symposia of the Society for Experimental Biology, vol. 151, pages 1—39, 1961.
- 31-5. C. H. Muller.
- 31-6. B. Bartholomew.
- 31-7. J. Mann, Australian Department of Lands.
- 31-8. По *D. F. Rhoades*, in *Chemically Mediated Interaction Between Plants and Other Organisms*, G. A. Cooper-Driver, T. Swain, E. E. Conn (Eds.), Plenum Publishing Company, New York, 1985.
- 31-9. H. Harrison/Grant Heilman Photography.
- 31-10. G. E. Likens.
- 31-11. J. H. Gerard/N.A.S., Photo Researchers, Inc.
- с. 270. R. W. Gibson, Rothamsted Experimental Station.
- 31-12. По *J. Phillipson*, *Ecological Energetics*, Edward Arnold Publishers, Ltd., London, 1966.
- 31-13. По *G. C. Simpson, W. S. Beck*, *Life: An Introduction to Biology*, 2nd ed., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, Inc., New York, 1965.
- 31-14. A, B, F. Larry West; B. J. Dermid.
- 31-15. Larry West.
- 31-16. A. U.S. Forest Service; B. J. Dermid.
- 31-17. A. J. Dermid; B. U.S. Forest Service.
- 31-18. R. Komarek.
- 31-19. A. B. P. Frenzen; B, F. D. K. Yamaguchi.
- 32-1. По A. W. Kuchler.
- 32-2. C. D. MacNeill.
- 32-3. По *Curtis*, op. cit., 1983.
- 32-4. K. Sandved.
- с. 294 (слева). The Bettmann Archive.
- 32-5. A, Д. C. W. Rettenmeyer; B, B, E. E. S. Ross; F. P. Raven; Ж. James P. Blair; © 1983, National Geographic Society.
- с. 294 (справа). R. Schoer.
- 32-7. J. Van Wormer/Bruce Coleman, Inc.
- 32-10. J. Dermid.
- 32-12. E. S. Ross.
- 32-13. F. C. Vasck.
- 32-15. J. Reveal.
- 32-16. Soil Conservation Service.
- 32-18. A. H. E. Eversmeyer; B, B. J. H. Gerard.
- 32-19. A. M. Travis; B. J. F. Dodd.

Предметный указатель

- АБК II: 113, 117. *См. также* Абсцисовая кислота
Абсцисовая кислота II: 72, 108, 112—113
Автотрофы I: 12, 13, 15, 215, 224; II: 263
Адаптивная радиация II: 185, 192—194
Азот II: 143
— фиксация I: 167, 171; II: 145—147
— — эффективность II: 152
Акклимация II: 130
Аллелопатия II: 259
Аллель I: 133, 134
Аллостерические взаимодействия I: 122
Альбуминовые клетки II: 28, 29
Амилоза I: 52
Амилопектин I: 52
Амилопласты I: 26, 27
Аминирование II: 145
Аминокислоты I: 56, 57, II: 145
— синтез II: 145
Аммонификация II: 143
Анаболизм I: 77
Анаэробы облигатные I: 156
— факультативные I: 156
Андрогей I: 328
— эволюция II: 200
Анизогамия I: 252
Антеридий I: 216, 217, 241, 242, 261, 264, 278
Антеридиофоры у печеночников I: 266
Антипорт I: 68
Апекс вегетативный, переход в репродуктивный II: 63
— побега II: 43, 44
— цветковый II: 66
Апикальное доминирование II: 43, 101
Апопласт I: 70
Арбовирусы I: 178
Ариллус I: 320, 326
Архебактерии I: 165, 172
Архегоний I: 261, 264, 278, 314, 318
Архегониофоры у печеночников I: 266
Аскокарп I: 191
Аскоспоры I: 189, 190, 191
АТФ как энергетический фактор I: 80—81, 83
Ауксин II: 100—104
— борьба с сорняками II: 103
— влияние на дифференцировку клеток II: 101—102
— — — камбий II: 102
— — — клеточную оболочку II: 103
— — — образование придаточных корней II: 102
— — — опадение частей растения II: 102—103
— — — рост плодов II: 102
— и фототропизм II: 116—117
— образование II: 100—101
— транспорт в растении II: 101
Ауксоспора I: 225
Базидиоспоры I: 198, 199, 201, 206
Бактерии I: 155—173
— болезни растений I: 168—169
— — человека I: 167—168
— генетика I: 162—164
— генетическая рекомбинация I: 163—164
— грамтрицательные I: 159
— грамположительные I: 159
— жгутики I: 160, 161
— почвенные I: 166—167
— симбиотические I: 167
— фимбрии I: 160—161
— форма I: 157—159
— фотосинтезирующие I: 164—165
— хемоавтотрофные I: 165, 167
Бактериофаг T2 I: 174
Бактериофаги I: 175, 178. *См. также* Фаги
Белки интегральные I: 67
— периферические I: 67
— транспортные (белки-переносчики) I: 68
— — антипорт I: 68
— — котранспортные системы I: 68
— — симпорт I: 68
— — унипорт I: 68
Ф-белковые тельца II: 24, 25
Белок, структура вторичная I: 58—59
— — первичная I: 56—58
— — третичная и четвертичная I: 59—60
Ф-белок II: 22, 23, 24, 29
6-бензиламинопури́н (БАП) II: 104
Биномиальная (бинарная) система наименования I: 143—145
Биологические часы II: 120
Биоломинесценция I: 94
Биом I: 15; II: 271
Биомасса II: 263
Биотест II: 100
Биотехнология II: 113
Бислой липидов I: 67
«Болезнь бешеных проростков» II: 108
Ботаника I: 18—19
Брожение молочнокислое I: 93
— спиртовое I: 93
Вакуоли I: 24, 25, 30, 31
Веламен II: 39, 41
Венчик I: 328, 332
Веретено митотическое I: 43, 44—45
Вечная мерзлота II: 291
Вид I: 141, 143—144
— двудомный I: 332
— однодомный I: 332
Вириды I: 180—181, 182
Вирусные частицы, белковые капсиды I: 177
— — структура I: 175—177
Вирусы I: 148, 174—182
— ДНК-содержащие I: 178, 179
— инфекционные свойства I: 177
— литические I: 178
— репликация I: 178
— РНК-содержащие I: 178
— — с негативным геномом I: 178
— — — позитивным геномом I: 178
Влагалище II: 51
Вода, объемный поток I: 63
Водный потенциал I: 63—64
— — концепция I: 64, 65
/Водоросли бурые I: 239—243
— диатомовые (диатомеи) I: 223—227
— зеленые I: 243—256, 258
— — симбиотические I: 258
— красные (багрянки) I: 235—239
Волокна II: 19, 20, 23, 25, 28, 29, 55
— лубяные II: 19
— флоэмы первичные II: 46
Волоски секреторные II: 27
Волосок жгучий II: 27
— корневой II: 27

- щитовидный II: 27
 Вольвокс, половое размножение I: 255
 Воск II: 25
 — эпикуткулярный II: 25—27
- Гаметангии I: 186, 188, 242, 243, 264
 Гаметофит I: 153, 154, 241, 243, 249, 262, 264, 265, 267, 271, 284, 334
 — голосеменных I: 314
 — листостебельный I: 267
 Гаметофиты мхов I: 267, 277
 — — протонема I: 267
 — хвощей I: 302
 Гаметы I: 127, 153, 154
 Гаустории I: 186
 Гваюла II: 245
 Гелиотропизм II: 133
 Гемицеллюлозы I: 36
 Генетическая самонесовместимость II: 226—227
 Генетическое разнообразие культур, сохранение II: 242—243
 Генная инженерия II: 247—250
 Генотип I: 133
 Геотропизм II: 33, 117
 — и растительные гормоны II: 117—118
 Гербициды II: 101
 Гетероспория I: 284—285
 Гетеротрофы I: 12, 13, 20, 164, 183, 186, 215; II: 263
 — облигатные I: 226
 Гетерохроматин I: 127
 Гетероцисты I: 171
 Гиббереллины II: 108—111
 — влияние на плоды II: 109—110
 — — — рост II: 108
 — — — цветение II: 109
 — механизм действия II: 110—111
 — и прорастание семян II: 109
 Гибридизация межвидовая II: 185
 Гибриды, вегетативное размножение II: 187
 Гидроиды у мхов I: 261—262
 Гидрофиты II: 52
 Гинецей I: 328, 332
 Гинкго I: 322—323
 Гипангий I: 332
 Гипокотиль II: 5, 11
 «Гипотеза кислого роста» II: 103
 Гифы I: 185, 209
 Гликоген I: 209
 Гликокаликс I: 160
 Гликолиз I: 84—87
 Глиоксилатный цикл I: 92—93
 Глиоксисомы I: 29
 Гнетовые I: 323; II: 20
 Голосеменные I: 313—323
 Гомозиготы I: 133
 Гомоспория I: 284
 Гормон(ы) II: 99—115
 — ауксин II: 100—104
 — гиббереллины II: 108—111. *См. также* Гиббереллины
 — растительные, применение в биотехнологии II: 113
 — — совместное действие II: 107—108, 113
 — синтетические II: 100—101
 — цитокинины II: 104—106
 — этилен II: 106
 Гравитропизм II: 33, 117
 Грибы I: 183—211
 — размножение I: 186—187
 — — гетерохариоз I: 187
 — — митоз и мейоз I: 187
 — — парасексуальный цикл I: 187
 — фототаксис I: 210
 — ценоцитные I: 186
 Гуттация II: 160—161
- Движения настические II: 131—133
 — тигмоастические II: 131
 Двудольные I: 326, 327, 333; II: 5, 45
 Двухлетники II: 74
 Дезоксирибонуклеотиды I: 61
 Денитрификация II: 145
 Десмотрубочки I: 39, 40, 70
 Деструкторы II: 263
 Дивергенция популяций II: 182—183
 Дикарион I: 191
 Диктиосома I: 33; II: 31
 Динофлагелляты I: 227—228, 231
 Диплодия, эволюция I: 152—154
 Дисахариды I: 51
 Дифференциация физиологическая II: 184
 Дифференцировка I: 122—123, 124; II: 16—17, 101—102
 Диффузия I: 64—65, 67, 68
 — облегченная I: 67, 68
 ДНК I: 60, 113—119
 — двойная спираль I: 115—116, 124
 — сателлитная I: 138
 Дожди кислотные II: 70—72
 Доминантные признаки I: 133
 Доминирование неполное I: 134
 Дормины II: 108
 Древесина II: 84—92
 — волокнистость II: 91
 — годовичные кольца II: 87—88
 — двудольных II: 87
 — кольцепоровая II: 88
 — макроскопические признаки II: 91—92
 — мягкая II: 86
 — плотность II: 95—96
 — поздняя II: 88
 — прямослойная II: 91
 — ранняя II: 87
 — рассеянопоровая II: 88
 — растяжения II: 91
 — реактивная II: 91
 — рисунок II: 92
 — сжатия II: 91
 — сложно-косослойная II: 91
 — смоляной ход II: 86
 — тангентально-косослойная II: 91
 — твердая II: 86
 — текстура II: 92
 — хвойных II: 86—87
 — хозяйственное использование II: 95
 — цвет II: 91
 — ядровая II: 91
 Дрожжи I: 192
 Дуб пробковый II: 82
 Дурнишник II: 123
- Жгутики I: 35—36, 215, 216, 226, 234, 244
 Жизненный цикл багрянки *Polysiphonia* I: 237
 — — бриевого мха I: 274—275
 — — бурой водоросли *Laminaria* I: 241
 — — маршанциета I: 268
 — — миксомицета I: 222
 — — однолетников II: 63
 — — оомицета *Saprolegnia* I: 217
 — — плауна I: 292—293
 — — покрытосеменных I: 332, 334, 335, 337—340
 — — псилота I: 288—289
 — — равноспорового папоротника I: 304—305
 — — ржавчинных грибов I: 203—205
 — — салагинеллы I: 296—297
 — — сои I: 342—343
 — — сосны I: 324—325
 — — хвоща I: 300—301
 — — хитридиомицета *Allomyces arbusculus* I: 219, 220
 — — хламидомонады I: 252
 — — шляпочного гриба I: 201, 203
 Жилки II: 54
 Жилкование параллельное II: 54
 — сетчатое II: 54
 Жирные кислоты насыщенные I: 54
 — — ненасыщенные I: 54
- Заболонь II: 88—91
 Завязь I: 328, 332
 — верхняя I: 332
 Загрязнение воздуха, влияние на растения II: 70
 Зародыш I: 318, 337, 338
 — цветковых, формирование II: 7
 — — гипокотиль II: 5
 — — гипокотиль-корневая ось II: 5, 8, 9
 — — корешок II: 5
 — — почечка II: 5, 8, 9
 — — эпикотиль II: 5
 Зародышевый мешок I: 334; II: 12
 Зеатин II: 104
 Зерновка пшеницы II: 10, 15
 — — алейроновый слой II: 10, 15
 Зерновки II: 218
 Зигоспорангии I: 187, 188
 Зигота I: 127, 152, 153, 216, 220, 241, 245, 263; II: 7, 11
 Злаки II: 15, 31
 С₃-злаки II: 55, 58
 С₄-злаки II: 55, 58
 Зооксантеллы I: 227, 228
 Зоопланктон I: 214
- Ива II: 128
 Иглы II: 67, 68
 Изменчивость клинальная II: 183—184
 — непрерывная I: 132
 — экотипическая II: 183
 Изогамия I: 252
 Изоляция репродуктивная II: 184—185
 Имбиция I: 66, 71
 Ингибирование по типу обратной связи I: 122
 Ингибиторы роста II: 108
 Индолилуксусная кислота (ИУК) II: 100—101, 117
 Инициали II: 16, 32, 33
 — веретенновидные II: 75
 — лучевые II: 75
 Интегумент I: 311, 316, 318, 325, 334, 337
 Интина I: 332
 Интроны I: 119
 Ионы флзозмно-подвижные II: 167

- Каллус II: 33
 Калужница II: 217
 Камбиальная зона II: 76
 Камбий I: 282; II: 46, 47, 48, 74, 75—76
 — межпучковый II: 77
 — пробковый I: 15, 282; II: 16, 27—28, 74, 78
 — пучковый II: 77
 — сосудистый I: 15; II: 16
 Каротиноиды I: 99
 Карпели I: 328
 Карпогоний I: 238
 Карпоспорангий I: 237, 238
 Карпоспорофит I: 237, 238
 Карпоспоры I: 237, 238
 Катаболизм I: 77
 Кинетин II: 104
 Кипрей II: 220
 Кладистика II: 197
 Кладограмма II: 197
 Кладофиллы (кладодии) II: 67
 Клевер II: 131, 145
 Клен II: 128
 Клетка базальная II: 12, 13
 — генеративная I: 316, 319, 334, 335
 — околоустьичная II: 26, 27
 — проталиальная I: 316, 319
 — растительная I: 21—24
 — сперматогенная I: 318
 — стерильная I: 318
 — трубки I: 316, 319, 334
 — эпидермы, развитие II: 38
 — эукариотическая I: 21—48. *См. также*
 Эукариотические клетки
 Клетки альбуминовые II: 23, 25, 28, 29
 — дифференцировка II: 16
 — замыкающие II: 26, 27, 28
 — колленхимные II: 18, 28, 55
 — опробковевшие II: 28
 — паренхимные II: 17, 28, 46
 — передаточные II: 17—18
 — производные II: 16
 — пропускные II: 37
 — пузырьвидные II: 59, 60
 — ситовидные II: 20
 — склеренхимные II: 18, 19, 28
 — волокна II: 19
 — — склереиды II: 19
 — функции II: 29
 — эпидермальные II: 25
 Клетки-антиподы I: 334
 Клетки-синергиды I: 334
 Клетки-спутники II: 28, 29
 Клеточная мембрана, жидкостно-мозаичная
 модель I: 67, 71
 — оболочка I: 21, 23, 36—39, 159
 — — вторичная I: 38, 39
 — — пара пор I: 39
 — — первичная I: 38—39
 — — поровая мембрана I: 38, 39
 — — срединная пластинка I: 38, 39
 — теория I: 48
 Клеточное дыхание I: 74
 Клеточные мембраны полупроницаемые I:
 65
 — слизики I: 220—221
 Клеточный цикл I: 40—45
 — — интерфаза I: 40
 — — митоз I: 41—45
 Клоны II: 113
 Клубнелуковица II: 68, 69
 Колеоптиль II: 5, 10
 Колеориза II: 5, 10
 Колленхима II: 17, 18, 28, 29
 Кольца прироста II: 87
 Колбочки II: 67, 68
 Комбинирование независимое I: 134
 Компост II: 156—157
 Конидиеносцы I: 186, 189, 193
 Конидии I: 189, 190
 Конкурентное исключение II: 257
 Конкуренция II: 257—259
 Консументы вторичные II: 263
 — первичные II: 263
 Кора II: 82—84
 — внутренняя II: 82
 — наружная II: 82
 — первичная II: 32, 34, 36, 45
 Корень II: 30—42
 — вторичный рост II: 76—77
 — главный II: 30
 — диархный II: 37
 — зона клеточных делений II: 33
 — — корневых волосков II: 33, 34
 — — растяжения II: 33
 — — созревания (дифференцировки) II: 33
 — первичное строение II: 30—42
 — первичный II: 11, 30
 — полиархный II: 37
 — сердцевина II: 37
 — слизистый чехол II: 35
 — тетраархный II: 37
 — триархный II: 37
 — эпидерма II: 34
 Корневая система мочковатая II: 31
 — — стержневая II: 30
 Корневища II: 68
 Корневое давление II: 160—161
 Корневой чехлик II: 30, 31, 32, 33
 Корневые волоски II: 30, 34
 Корни I: 15
 — адаптации II: 41
 — боковые II: 11, 30, 37
 — воздушные II: 39, 40
 — дыхательные II: 39
 — опорные II: 39
 — питающие II: 31
 — поглощение воды II: 159
 — придаточные II: 11
 — функции II: 30
 — эндогенные II: 37
 Коробочка II: 218
 Костянка II: 218
 Коферменты I: 78—79
 Козволюция биохимическая II: 222—224
 Кроссинговер I: 128, 135
 Круговорот азота II: 143—147
 — веществ, влияние человека II: 150—151
 — воды II: 154
 — фосфора II: 147—150
 Ксерофиты II: 52, 53, 57
 Ксилема I: 15, 282, 287, 302; II: 19, 28, 29, 46
 — вторичная I: 282, 313, 315; II: 84—92. *См.*
также Древесина
 — — формирование II: 75
 — первичная II: 19
 — покрытосеменных II: 19
 Кукуруза гибридная II: 242
 — происхождение II: 251—254
 Культура ткани II: 113—115
 Кутикула I: 15, 55, 261, 315; II: 25, 28, 52, 164
 Кутин I: 55; II: 25
 Ламинарин I: 216
 Лейкопласты I: 26, 27
 Лекарства растительного происхождения II:
 246—247
 Лепестки I: 328, 332
 — развитие II: 66
 Леса дождевые II: 275—276
 — саванные II: 276—278
 — тропические листопадные II: 276—278
 — умеренные листопадные II: 285—288
 — — смешанные II: 288
 — — хвойные II: 288
 Либриформ II: 21
 Лигнин I: 36
 Лизис клеток I: 178
 Лизоцим I: 58, 59
 Лист, модификации II: 67—69
 — морфология II: 51—52
 — пластинка II: 51
 — развитие II: 59—60
 — структура II: 51—55
 — черешок II: 51
 Листовка II: 218
 Листовой бугорок II: 59
 — прорыв II: 50
 — рубец II: 63
 — след I: 283; II: 50
 Листья I: 15, 283
 — диморфизм у водных растений II: 72
 — злаков II: 55, 58, 59
 — мегафиллы I: 283—284
 — микрофиллы I: 283
 — опадение II: 63
 — плотоядных растений II: 68
 — простые II: 51, 53
 — расположение II: 51
 — световые II: 60
 — сидячие II: 51, 54
 — сложные II: 51, 54, 55
 — сосен I: 315
 — теневые II: 60
 Лишайники I: 194—198
 — соредии I: 194, 196
 Луковица II: 68, 69
 Лучи сердцевидные II: 46
 Люпин II: 129
 Люцерна II: 145
 Маккия (маквис) II: 289
 Макроцисты I: 220
 Маторраль II: 289
 Мегагаметогенез I: 334—335, 337
 Мегагаметофит у сосны I: 318
 Мегаспорангии сосен I: 316
 — сосудистых растений I: 285
 Мегаспорогенез I: 334—335, 337
 Мегаспороцит у сосны I: 316
 Мегаспоры I: 285
 Междоузлия II: 43, 45
 Межклетники II: 17
 Мезокотиль II: 11
 Мезофилл I: 315; II: 53
 Мезофиты II: 52
 Мейоз I: 113, 126, 127—132, 152, 153
 — отличия от митоза I: 130—132
 Меристема апикальная II: 5, 7, 11, 13, 14, 16,
 32, 33, 42, 44, 59
 — — репродуктивная II: 11

- верхушечная I: 15
- интеркалярная II: 45
- латеральная II: 16
- маргинальная II: 59, 61
- организация по типу туника—корпус II: 44
- основная II: 7, 12, 13, 14
- первичная II: 7, 16, 32
- первичного утолщения II: 25
- периферическая II: 44
- сердцевинная II: 44
- Метаболизм I: 76, 81
- САМ-метаболизм I: 106—107
- Метаксилема II: 20, 21, 34, 35, 37
- Миграция II: 179
- Микоплазмы I: 169—170
- Микориза I: 184, 206—208, 210; II: 154—155
- Микрогаметогенез I: 332, 334
- Микроорганизмы, фиксирующие азот свободноживущие II: 147
- Микропиле I: 311, 316, 334; II: 5, 7, 8, 9
- Микроскоп электронный сканирующий I: 48
- — трансмиссионный (просвечивающий) I: 48
- Микроскопия иммунофлуоресцентная I: 49
- Микроспорангий сосен I: 316
- сосудистых растений I: 285
- Микроспорангий I: 332
- Микроспорогенез I: 332, 334
- Микроспоры I: 285
- Микротельца I: 24, 26, 29—30
- Микротрабекулярная решетка I: 35
- Микротрубочки I: 34, 244
- Микрофибриллы I: 36, 37, 38
- Микрофиламенты I: 34
- Микрозоотопы II: 257
- Миксомицеты I: 221—222
- Мицеллю I: 218
- Мимикрия II: 222
- Минералы II: 140
- выветривание II: 140
- Митоз, анафаза I: 41, 43
- метафаза I: 41, 43
- профазы I: 41, 42—43
- телофаза I: 41, 43—44
- у динофлагеллат I: 231
- Митохондрии I: 28, 29, 74, 150, 244
- происхождение I: 29
- Мицелий I: 185, 209
- Многолетники II: 74
- Моносахариды I: 51
- Морфогенез II: 17
- Моховидные (бриофиты), признаки I: 261—264
- Мутагены I: 137
- Мутации I: 137—138
- делеции I: 137
- инверсии и транслокации I: 138
- точечные I: 137
- у бактерий I: 164
- Мутуализм II: 255—257
- Мхи настоящие I: 267, 270, 272
- сфагновые I: 272—273, 276—277
- Нанопланктон I: 214
- Население мира, рост численности II: 239—241
- Насос натриево-калиевый I: 68—69
- протонный I: 69
- Настические движения II: 131
- α-Нафтилуксусная кислота II: 101
- Неорганические вещества, поглощение растениями II: 166—167
- элементы как катализаторы II: 139
- — специфические и неспецифические функции в растении II: 138—139
- Нитрификация I: 166; II: 144
- Нуклеоплазма I: 24
- Нуклеотиды I: 60
- Нуцеллус I: 311, 316, 318, 321, 334
- Нуцеллярная ткань II: 12
- Обкладка местомная II: 55
- проводящего пучка II: 54
- — — продолжения II: 55
- Однодольные I: 326, 327, 333; II: 5
- Однолетники II: 74
- жизненный цикл II: 63
- Окислительно-восстановительные реакции I: 76
- Окислительное фосфорилирование I: 87—91
- Околоплодник (перикарпий) I: 340
- Околоцветник I: 328
- эволюция II: 202
- Онкогены I: 181
- Оогамия I: 216, 223, 224, 252, 284
- Оогоний I: 216, 217, 223, 241, 242
- Оомицеты I: 216—218
- Ооспора I: 216, 217
- Оперон I: 121—122
- Оплодотворение I: 334—335, 337
- двойное I: 337, 344
- Опыление I: 314, 316, 334—335, 337
- растений грызунами II: 294
- — птицами II: 208—210, 213, 214
- — рукокрылыми II: 210—211
- Орхидные II: 204
- Осмоз I: 65—67
- Осмотическое давление I: 65
- Отбор, генетические факторы II: 179—180
- естественный II: 177
- изменения в естественных популяциях II: 181—182
- искусственный II: 177
- фенотипические факторы II: 180—181
- Отделительная зона II: 62, 63
- Папоротники, вайи I: 306
- индузии I: 306
- проталлус (заросток) I: 306
- сорусы I: 306
- Паренхима II: 17, 28, 29
- межпучковая II: 46
- палисадная II: 60
- Паренхимные клетки II: 20, 25
- Пасленовые, системы защиты II: 270
- Пектин(ы) I: 36, 53
- Пелликула I: 229
- Пентозофосфатный путь I: 93
- Переаминирование, синтез аминокислот II: 145
- Передаточные клетки II: 17
- Перидерма I: 282, 315—316; II: 78—80
- Перикарпий II: 10
- Период покоя II: 10
- Перисперм I: 340; II: 7
- Перицикл II: 33, 34, 35, 37
- Периксисомы I: 29
- Перфорационная пластинка II: 19, 21
- — лестничная II: 21
- — простая II: 21
- Пестик I: 328
- Пестициды II: 269
- Печеночники I: 264—267
- облиственные I: 267
- слоевищные I: 266—267
- Пиноцитоз I: 69
- Пищевая сеть II: 263
- цепь II: 263—264
- Плазматическая мембрана I: 23, 24, 67
- Плазмиды I: 137
- Плазмогамия: 191
- Плазмодесмы I: 39, 40, 45; II: 25
- транспорт I: 70
- Плазмодий I: 221
- Плазмодиокарп I: 221
- Плазмолиз I: 67
- Планктон I: 161, 214
- Пластиды I: 25—28
- Плацента I: 330
- Плацентация I: 330, 332, 337
- Плейотропия I: 139
- Плодолистик (карпель) II: 200
- Плодолистики I: 328, 332
- развитие II: 66
- Плоды вскрывающиеся II: 218
- выделение этилена II: 107
- климактерические II: 107
- не вскрывающиеся II: 218
- партенокарпические II: 218
- простые II: 218
- распространяемые ветром II: 219—220
- — водой II: 220
- — животными II: 220
- сборные II: 218
- Пневматофоры II: 39, 40
- Побег II: 43—50
- Покой II: 128—130
- почек II: 129—130
- семян II: 128
- Покоящийся центр II: 33
- Покрытосеменные (цветковые) I: 323, 326—344
- Полигенное наследование I: 136—137
- Полипептиды I: 56
- Полиплоидия II: 188—189
- Полисахариды I: 52
- каллоза II: 22, 23, 24, 29
- Полиэмбриония I: 314, 318
- Половой цикл у водной плесени, гормональный контроль I: 230—231
- Популяции, дивергенция II: 182
- Породы горные магматические II: 140
- — метаморфические II: 140
- — осадочные II: 140
- Поры II: 19
- ветвистые II: 20
- Почва II: 139—143
- влажность устойчивого завядания II: 142
- горизонты II: 142
- катионный обмен II: 142
- полевая влагоемкость II: 142
- состав II: 142
- токсичность II: 151
- Почка латеральная (боковая) II: 43
- терминальная (верхушечная) II: 43
- Почки, прерывание покоя II: 130
- Пояски Каспары II: 36, 37, 38
- Предзародыш (проэмбрио) II: 7
- Прилистник II: 51

- Примордии почек II: 43
 Примордий листовая II: 43, 45, 59, 60
 — корневой II: 39
 Пробка II: 78
 Проводящие пучки II: 47, 48, 54
 — — «закрытые» II: 48
 — системы корня и побега, зона перехода II: 63
 — ткани вторичные I: 282
 Проводящий пучок из стебля тыквы II: 21
 Прогимноспермы I: 312—313
 Прокамбий II: 7, 12, 13, 14, 17, 32, 33, 45
 Прокариотические клетки I: 13, 21, 45
 Прокариоты I: 13, 126
 — отличие от эукариот I: 145, 148
 Проплазмаллярные тельца I: 27
 Пропластиды I: 27
 Прорастание, гипогейный тип II: 11
 — эпигейный тип II: 11
 Проросток этиолированный II: 125
 Протисты многоклеточные I: 233—258
 — одноклеточные I: 213—214, 216, 221, 229
 Протодерма II: 7, 12, 13, 14, 17, 27, 28, 32, 115
 Протоксилема II: 20, 21, 22, 34, 35, 37, 45
 Протопектин I: 53
 Протоплазма I: 21, 23
 Протопласт I: 21, 23, 24
 Протостела I: 283; II: 37
 Протофлоэма II: 45
 Профаг I: 178
 Псевдоплазмодий I: 124, 220
 Псевдоподия спорозитов сфагнума I: 276
 Пустыни II: 279—283
 Пыльник I: 328, 332, 334
 Пыльца I: 316, 319, 339
 Пыльцевая трубка I: 314, 318, 337
 Пыльцевое зерно I: 314, 316, 318, 332, 334, 338, 340
- Радиация адаптивная II: 185, 192—194**
 — эволюционная II: 198
 Радиоавтография II: 173
 Радиоуглеродный анализ I: 62
 Размножение бесполое диатомовых I: 225
 — — у вольвокса I: 254—255
 — — спирогиры I: 245
 — вегетативное II: 191—192
 — половое I: 152—154, 216, 217
 — — типы I: 252
 — — у вольвокса I: 255
 — — — спирогиры I: 245
 — — — хламидомонады I: 251
 Раствор гипертонический I: 66
 — гипотонический I: 66
 — изотонический I: 66
 Растения ветроопыляемые II: 215—216, 211
 — длиннодневные II: 121, 123
 — короткодневные II: 121, 123
 — насекомоядные II: 155—156
 — нейтральные II: 122
 — охрана II: 253
 — передвижение воды II: 161
 — — — механизм когезии-адгезии-натяжения II: 162—163
 — — неорганических питательных веществ II: 166—172
 — питание II: 135—157
 — содержание неорганических элементов II: 137—138
- функции неорганических питательных веществ II: 138—139
 С₄-растения I: 103—106, 110
 САМ-растения I: 106—107
 Рахис II: 51
 Реколонизация II: 266—268
 Репрессор II: 122
 Реснички I: 35—36
 Рецессивные признаки I: 133
 Рибонуклеотиды I: 61
 Рибосомы I: 30, 31
 Рибулозобисфосфаткарбоксилаза I: 105
 Ризоиды I: 186
 Рожь озимая II: 130
 Рост вторичный I: 15, 282, 315, 327
 — гиббереллины II: 108
 — детерминированный I: 315; II: 60
 — ингибиторы II: 108
 — интеркалярный II: 59
 — недетерминированный I: 315; II: 59—60
 — первичный I: 15, 282; II: 16, 45
 РНК I: 60, 118—121
 мРНК I: 118, 119
 — трансляция I: 121
 рРНК I: 119
 тРНК I: 118
 — антикодон I: 118, 119
 Рубец листовый II: 85
 Рубцы пучковые II: 85
 Рыльце I: 328
- Саванны можжевельные II: 282
 Саговниковые I: 321—322
 Сапробионты I: 164, 186
 Селагинелла II: 20
 Сельское хозяйство будущего II: 241—251
 — — мировое II: 237—239
 — — Нового Света II: 233—236
 — — Старого Света II: 230—233
 Семена, созревание II: 8
 — запасные питательные вещества II: 11
 — покой, сохранение жизнеспособности II: 129
 — покоящиеся II: 8
 — прорастание двудольных II: 8
 — — однодольных II: 9
 — распространяемые ветром II: 219
 — — водой II: 220
 — — животными II: 220—222
 Семенная кожура II: 5, 7, 8, 9, 10
 Семенные растения I: 15
 Семья I: 286, 311, 328, 337, 340
 — прорастание II: 7
 — развитие II: 5
 — строение II: 5, 8, 9, 10
 — рубчик (гилум) II: 5, 8, 9
 — — у двудольных II: 5
 — — — однодольных II: 5, 9, 10
 — — щиток II: 5, 9, 10
 — — эндосперм II: 5, 8, 9, 10
 Семяздоли II: 5, 7, 12, 13, 14
 — формирование II: 7
 Семязачаток I: 311, 314, 316, 318, 320, 328, 332, 334
 Семяпочка I: 328, 332, 334, 337, 340
 Симбиоз I: 214, 215
 Симбионты, фиксирующие азот II: 146—147
 Симпласт I: 70
 Симподий II: 50
 Симпорт I: 68
- Синапсис I: 128
 Синаптонемальный комплекс I: 128, 129
 Сингамия I: 127, 216, 237, 238, 241, 242, 249, 268, 284, 293, 325
 Система тканей II: 17
 — — основных II: 17
 — — покровных II: 17
 — — проводящих II: 17
 Ситовидная пластинка II: 20, 24
 — — каналы II: 24
 — трубка II: 29
 Ситовидные клетки II: 20, 23, 28, 29
 — поля II: 20, 23, 29
 — трубки II: 20
 — — скорость поступления веществ II: 58
 — элементы I: 282; II: 20, 22, 46, 49
 — — Ф-белок II: 22, 23, 24, 25
 — — протопласты II: 22
 — — у липы американской II: 25
 — — — многолетних однодольных II: 25
 — — — покрытосеменных II: 20
 Сифоностела I: 283
 Скарификация II: 129
 Склереиды II: 19, 20, 25, 28, 29
 Склеренхима II: 17, 18, 28
 Скраб средиземноморский II: 288—290
 Скрещивание дигибридное I: 133
 — моногибридное I: 133
 Сложноцветные II: 203
 Сообщество II: 255
 — климаксовое II: 265
 Сплодие II: 218
 Сорусы на листьях папоротников I: 303, 306
 Сосна остистая II: 87
 Сосны I: 315—320
 — размножение I: 316, 318—320
 Сосудистые растения, зостерофиллофиты I: 291
 — — корневая система I: 281
 — — ликофиты (плауновидные) I: 295—299
 — — псилот I: 294
 — — риниофиты I: 285, 286—291
 — — система побега I: 281
 — — — покровных тканей I: 281, 282
 — — тримерофиты I: 286, 291, 294
 — — хвощевидные I: 299—302
 — — эволюция I: 285
 Сосуды II: 19, 21
 Соцветия I: 328
 Соя II: 127, 145
 Сперматогенные клетки у моховидных I: 263
 Спермогонии I: 206
 Специи II: 236—237
 Сплайсинг I: 119
 Спора(ы) I: 127, 185, 186
 Спорангий I: 186, 243, 261, 263
 Спорангиофоры хвощей I: 302
 Спорофит I: 153, 241, 243, 249, 262, 263, 267, 270, 284
 Спорофоры у мхов I: 261
 Стебель деревянистый II: 46
 — модификации II: 67—69
 — сердцевина II: 45
 — травянистый II: 46
 — функции II: 43—44
 Стеблевой пучок II: 50
 Стебли I: 15
 — вторичные рост II: 77—78
 — древесные, внешнее строение II: 85
 — запасающие II: 68, 69

- Стела I: 283
 Степи II: 283—285
 Столбик I: 328
 Столоны I: 189; II: 68
 Стратификация II: 128
 Стручок II: 218
 Суберия II: 79
 Суккуленты II: 73
 Сукцессия II: 265
 Супензор (подвесок) цветковых II: 7, 12, 13, 14
 — — поглощение питательных веществ II: 7
 Сцепление генов I: 135—136
 Тайга II: 290—292
 Талломы у печеночников I: 264
 Телейтоспоры I: 206
 Тело растения вторичное I: 282
 — — первичное I: 282
 Теория эволюции II: 175—177
 Термодинамика, законы I: 73, 74—76
 Тетраспорангий I: 237, 238
 Тетраспорофит I: 237, 238
 Тилакоиды I: 25, 26, 95
 Тилы II: 91, 93
 Ткани вторичные II: 16
 — первичные II: 16
 — простые II: 17
 — растительные II: 28
 — сложные II: 17
 Ткань основная II: 7
 — пробковая II: 27
 Тонoplast I: 23, 26; II: 22, 25
 Торус II: 86
 Транскриптаза обратная I: 181
 Транскрипция генов, регуляция I: 121—122
 — РНК на ДНК I: 119—120
 Трансляция мРНК I: 120, 121
 Трансмембранный потенциал II: 167
 Транспирация II: 158—159
 — регуляция II: 164—166
 Транспозоны I: 138, 139
 Транспорт активный I: 67, 68
 — апопластный I: 70; II: 75
 — неорганических питательных веществ II: 167
 — пассивный I: 68
 — сахаров по флоэме II: 169
 — симпластный I: 70; II: 75
 Трахеальные элементы I: 282; II: 19, 20, 22, 46
 Трахеиды I: 282; II: 19, 20, 28, 29
 Тритикале II: 242
 Трихомы II: 25, 27, 28, 53
 — крючковидные II: 28
 Тропизм II: 116—119
 — отрицательный II: 116
 — положительный II: 116
 Тундра арктическая II: 292—293
 Тургор I: 66—67
 Тургорное давление I: 66
 Тычинки I: 328, 332
 — развитие II: 66
 Удобрения минеральные II: 151
 Узлы стебля II: 43, 45
 Унипорт I: 68
 Урединоспоры I: 206
 Усики II: 67
 Устьица I: 15; II: 25, 26, 52, 164
 — воздушная (дыхательная) полость II: 26
 — замыкающие клетки II: 26, 27
 — материнская клетка II: 26
 — механизм движений II: 165
 — околоустьичные клетки II: 26, 27
 — факторы, влияющие на движение II: 165—166
 Фаг, эксперименты Херши и Чейз I: 114
 Фаги умеренные I: 178
 Фагоцитоз I: 69
 Феллема II: 78
 Феллоген II: 78
 Феллодерма II: 28, 78
 Фенотип I: 133, 139
 Ферменты I: 60, 61, 76—80
 — активный центр I: 77
 — кофакторы I: 77—79
 — регуляция активности I: 79—80
 Фикобилины I: 99
 Фикопласт I: 243, 244, 250
 Фиксация азота I: 167, 171; II: 145—147
 — углерода I: 97
 Финбош II: 289
 Фитоалексины II: 259, 260
 Фитопланктон I: 214
 Фитофтороз картофеля I: 218
 Фитохром I: 124—126
 — выделение II: 125
 — и фотопериодизм II: 126
 — открытие II: 124
 — $P_{дк}$ II: 124, 125
 — $P_{к}$ II: 124, 125
 Флавоноиды II: 216, 217
 Флориген II: 127
 Флоэма I: 15, 282, 287, 302; II: 28, 29, 34, 35, 46
 — вторичная I: 282, 315; II: 20
 — — формирование II: 75
 — нефункциональная II: 84
 — первичная II: 19, 20
 — функциональная II: 84
 Флоэмный транспорт, гипотеза тока под давлением II: 171—172
 — — механизм II: 170—172
 Фосфолипиды I: 55—56, 67
 Фотодыхание I: 105
 Фотоконверсии II: 124
 Фотопериод II: 122
 Фотопериодизм II: 120—123
 — открытие II: 121
 — химическая основа II: 123—126
 Фотосинтез I: 11, 13, 25, 51, 74, 95—110
 — интенсивность II: 60
 — фотофосфорилирование циклическое I: 100—101
 — C_4 -путь I: 103—104
 C_4 -фотосинтез II: 55
 Фотосинтетические пигменты I: 97—99, 216
 Фотосистемы I: 99—100
 Фототропизм II: 116—117
 Фрагмопласт I: 45, 46, 243, 244
 Фуникулус II: 5
 Хвойные I: 314—321; II: 45
 Хемосмотическое сопряжение, гипотеза I: 90—91, 101
 Хиазма I: 128
 Хитин I: 53, 185
 Хитридиомицеты I: 219—220
 Хлоропласты I: 25-26, 74, 95, 104, 150, 222, 227, 234, 243
 — происхождение I: 29, 214—215
 Хлорофилл I: 11, 25, 95, 97, 99
 Холодостойкость II: 130
 Хохоба II: 245
 Хризоламинарин I: 216, 222
 Хризофиты I: 222—227
 Хроматин I: 24, 47
 Хромопласты I: 26
 Хромосомы I: 24, 41, 43, 44
 Цветение, влияние холода II: 130
 — гормональный контроль II: 126
 Цветки актиноморфные I: 332
 — зигоморфные I: 332
 — неполные I: 332
 — несовершенные I: 332
 — опыляемые бабочками II: 208
 — — жуками II: 207
 — — птицами II: 208—210
 — — пчелами II: 207
 — — рукокрылыми II: 210
 — перигинные I: 332
 — полные I: 332
 — совершенные I: 332
 — эпигинные I: 332
 Цветок, окраска II: 216
 — строение I: 328, 332
 — эволюция II: 200—218
 Цветоложе I: 328, 332
 Цветоножка I: 328
 Цветонос I: 328
 Целлюлоза I: 36, 37, 52, 53
 Центральный цилиндр II: 34, 37
 Центриоли I: 44
 Центромера I: 42
 Цепь пищевая II: 263—264
 Цианобактерии I: 170—171, 172, 227, 234
 Цикл Кальвина I: 102—103
 — Кребса I: 84, 87, 88, 89
 Циклоз I: 23
 Циклоспорин I: 184, 194
 Циркадианные ритмы II: 119—120
 — — «захватывание» II: 120
 Цитокинез I: 45
 Цитокинины II: 104—106
 — 6-бензиламинопури (БАЦ) II: 104
 — влияние на деление клеток II: 105
 — — старение листьев II: 105—106
 — зеатин II: 104
 — кинетин II: 104
 — механизм действия II: 106
 — открытие II: 104
 Цитоплазма I: 23, 24, 318
 — бактериаль I: 160
 Цитоскелет I: 34
 Цитохромы I: 89
 Чапarrаль II: 289
 Чашелистики I: 328, 332
 — развитие II: 66
 Чашечка I: 328
 Чеканка II: 43
 Чечевички II: 80, 82, 85
 Членик сосуда, развитие II: 22
 — — со спиральными утолщениями II: 20, 22
 Членики ситовидных трубок II: 20, 23, 28, 29

- — — дифференцировка II: 25
- — — клетки-спутники II: 23, 24, 25
- сосудов II: 19, 20, 28, 29
- — перфорация II: 22, 119

- Эвгленовые I: 228—229
- Эволюционная радиация II: 198
- Эволюция конвергентная II: 72—73, 197
- — члеников сосудов II: 20
- Эвстела I: 283
- Экзергонические процессы I: 76
- Экзина I: 332
- Экзоцитоз I: 69
- Экология II: 255
- Экосистема I: 16, 18; II: 255, 263
- лесная, круговорот биогенов II: 262
- Эктомикориза I: 206, 208
- Элатеры печеночников I: 266, 277
- Электронотранспортная цепь I: 87—90
- Электрохимический градиент I: 68
- Элиситоры II: 259
- Эмбриогенез I: 318; II: 7, 12, 13, 14
- покрытосеменных I: 338

- Эндергонические реакции I: 75
- Эндодерма II: 33, 34, 35, 36
- корня, субериновая пластинка II: 37, 38
- Эндомембранная система, концепция I: 33
- Эндомикориза: 206, 207
- Эндоплазматический ретикулум I: 24, 31, 33, 35, 45, 47
- Эндосперм I: 337, 340; II: 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14
- Эндоспоры I: 163
- Эндотелий II: 12, 13
- Эндоцитоз I: 69
- Энтропия I: 75
- Эпидерма II: 28, 29, 34
- листа II: 52
- многослойная II: 25, 28
- периклиальные деления II: 25
- Эпикотиль II: 5, 8
- Эпистаз I: 139
- Эргастические вещества I: 35
- Эрготизм I: 210
- Эталий I: 221
- Этилен II: 106—108
- влияние на детерминацию пола цветков II: 107

- — — опадение частей растения II: 107
- — — созревание плодов II: 107
- синтез в растении II: 106
- Этиопласты I: 27, 28
- Эукариотические клетки I: 13, 21, 45, 47, 122
- — фотосинтезирующие I: 74
- Эукариоты I: 19, 21, 119, 121, 122, 138, 139, 156, 213
- генетика I: 126—139
- структура хромосом I: 127
- Эухроматин I: 127
- Эцидиоспоры I: 206

- Яблоко II: 218
- Ягода II: 218
- Ядерная оболочка I: 24, 25, 41, 43
- Ядерные поры I: 25
- Ядро клетки I: 23, 24, 41, 42, 44, 45, 47, 318
- ствола II: 88—91
- Ядрышко I: 25, 41, 44
- Яйцеклетка I: 318, 334, 337
- Яровизация II: 130

Указатель латинских названий

- Abies* I: 320; II: 91, 292
 — *amabilis* II: 268
 — *balsamea* I: 322; II: 266
 — *concolor* II: 265
 — *procera* II: 268
Acacia II: 31, 256, 261
 — *collinsii* II: 256
 — *cornigera* II: 256
Acer II: 51, 62, 91, 220
 — *negundo* II: 83
 — *rubrum* II: 266
 — *saccharinum* II: 53
 — *saccharum* II: 53, 95, 128
Acetabularia I: 249
Achlya I: 215, 217
 — *ambisexualis* I: 230
Acrasiomycota I: 214, 216, 220—221
Adiantum I: 302, 303
Aedes II: 208
Aesculus hippocastanum I: 339; II: 45, 75, 85
 — *pavia* II: 55
Agallia constricta I: 179
Agaricus arvensis I: 203
 — *bisporus* I: 203
 — *campestris* I: 145; 148, 203
Agave II: 69
 — *shawii* II: 280
Agoseris II: 220
Agrobacterium I: 169
 — *tumefaciens* II: 114, 249
Agropyron II: 215
Agrostis tenuis I: 106; II: 36, 182
Albizzia polyphylla II: 219
Aleurodiscus amorphus I: 199
Alium cepa I: 25, 49; II: 9, 11, 32, 69, 166
 — *porrum* I: 207
Allomyces I: 153, 219
 — *arbusculus* I: 219
Alnus I: 167; II: 292
 — *rubra* I: 166; II: 21, 95
Amanita I: 203
 — *muscaria* I: 200
 — *phalloides* I: 203
Ambrosia II: 121, 245
 — *psilostachya* I: 339
Amaranthus II: 245

Amaryllis belladonna II: 208
Amorphophallus titanum I: 137
Anabaena I: 149, 162, 163, 171; II: 147, 150
 — *azollae* I: 161
Ananas comosus I: 106; II: 166, 233
Andreaea I: 277
 — *rothii* I: 276
Andreaebryum I: 278
Andropogon gerardi II: 284
Anethum graveolens II: 237
Animalia I: 151
Anisum vulgare II: 237
Anthoceros I: 267
Anthocerotae I: 267—278; II: 299
Anthophyta I: 311; II: 300
Apium graveolens II: 60, 62, 69, 164
Aquilegia canadensis II: 214
Araceae II: 208
Arachis hypogaea II: 67, 233
Araucaria araucana I: 320
 — *heterophylla* I: 320; II: 196
 — *longifolia* II: 196
Archaeantus linnenbergeri II: 225—226
Archaeopteris I: 314
 — *macilenta* I: 315
Archeosperma arnoldii I: 312
Arctophila fulva II: 292
Arctostaphylos II: 185
Arctium II: 220
Arcyria cineria I: 221
Argyroxiphium sandwicense II: 192, 193
Aristolochia II: 82
Artemisia dracunculus II: 237
 — *frigida* II: 285
 — *tridentata* II: 280
Arthrobotrys dactyloides I: 211
Asclepias II: 220
 — *curassavica* II: 223
 — *tuberosa* I: 143; II: 219, 220
Ascillatoria I: 159
Ascodesmis nigricans I: 190
Ascomycota I: 186, 189—192; II: 297
Asparagus officinalis II: 67
Aspergillus I: 184, 193
 — *flavus* I: 194
 — *fumigatus* I: 193

 — *nidulans* I: 187
 — *oryzae* I: 193
 — *parasiticus* I: 194
 — *soyae* I: 193
Asplenium rhizophyllum II: 191
 — *viride* II: 274
Asteraceae I: 339, 339; II: 65, 192, 204, 220, 227
Atriplex II: 27
 — *nummularia* II: 246
Austrobaileya II: 210
Avena II: 100, 117
 — *sativa* I: 100, 105
Azolla I: 161, 171, 303; II: 147
 — *caroliniana* II: 150
Azospirillum II: 152
Azotobacter II: 147

Bacillus I: 169
 — *cereus* II: 259
 — *megaterium* I: 160
Bacillariophyceae I: 223—227; II: 298
Bacteroides I: 166
Barbarea vulgaris II: 139
Basidiomycota I: 198—206; II: 297
Batrachospermum I: 235, 238
 — *moniliforme* I: 235
Bdellovibrio bacteriovorus I: 160
Beggiatoa I: 158
Begonia semperflorens II: 249
Berberis I: 203
Beta vulgaris I: 15, 149; II: 41, 238
Betula II: 91, 292, 293
 — *alleganiensis* II: 95
 — *papyrifera* II: 82, 216, 260
Bidens II: 203
Blakea chlorantha II: 294
Boletus elegans II: 256
Bonnemaisonia hamifera I: 236
Bordetella pertussis I: 167
Botrychium I: 306
 — *virginianum* I: 34
Bougainvillea II: 218
Brachythecium I: 273
Brassica campestris II: 250
 — *napus* II: 250
 — *nigra* II: 222

- *oleracea* II: 188, 292
 — — var. *capitata* II: 69, 109
 — — — *caulorapa* II: 68, 69
 — *rapa* II: 219
 Brassicaceae II: 218, 222, 227
Brucella I: 168
 Bryophyta II: 299
- Cactaceae I: 106; II: 72—73
Cactoblastis cactorum II: 259
Callitriche heterophylla II: 72
Callixylon newberryi I: 313
Calocedrus decurrens I: 147; II: 265
Calochortus tiburonensis II: 255
Calothrix I: 159, 163
Caltha palustris II: 210, 217
Camellia sinensis II: 237
Campylopus I: 262
Candida I: 192
 — *albicans* I: 194
Cannabis sativa II: 222, 224
Capsella bursa-pastoris II: 12
Capsicum II: 233, 236
 — *frutescens* I: 176
Carnegiea gigantea I: 333; II: 280
Carum carvi II: 237
Carya cordiformis II: 95
 — *ovata* II: 55, 74, 82, 86
Catalpa II: 91
Ceanothus I: 167; II: 147, 185, 186
Cenococcum geophilum II: 256
Cephaleuros virescens I: 198
Ceratium triops I: 227
Ceratocystis ulmi I: 189
Cercis canadensis I: 30
Chaetomium I: 184
 — *erraticum* I: 190
Chaetomorpha I: 37
Chara I: 247
 Charophyceae I: 245—247; II: 299
Chenopodium album II: 250
 — *glaucum* II: 52
 — *quinoa* II: 234, 235
Chimophila umbellata II: 203
Chlamydomonas I: 243, 250
Chlorella I: 235, 253
 Chlorophyta I: 216, 243—256; II: 299
Chondromyces crocatus I: 158
Chondrus crispus I: 236
Chorthippus parallelus I: 128
Chrysanthemum II: 259
 Chrysophyceae I: 223, 250—256; II: 298
 Chrysophyta I: 216, 222—223; II: 298
Chrysothamnus II: 280
 Chytridiomycota I: 214, 216, 219—220
Chytridium confusae I: 218
Cicer arietinum II: 230
Cicuta maculata I: 336
Cinchona II: 224, 237
Cinnamomum zeylanicum II: 236
Cirsium pastoris II: 204
Citrullus vulgaris II: 260
Citrus II: 233
Cladonia cristatella I: 195, 198
 — *subtenuis* I: 196
Cladophora I: 247
Cladosporium herbarum I: 184
Clasmatocolea humilis I: 270
 — *puccionana* I: 270
Claviceps purpurea I: 192
- Clermontia pelleana* II: 252
Clostridium I: 178; II: 147
 — *botulinum* I: 168
 — *tetani* I: 158
Cocos nucifera I: 170, 333; II: 103, 216, 237
Codium I: 249
 — *magnum* I: 243, 249
Coelomomyces I: 219, 220
Coffea arabica I: 223, 233, 237
Colacium I: 228
Coleochaete I: 243, 244, 246, 218
Coleus II: 101
 — *blumei* II: 44, 61
Colocasia esculenta II: 233
Commelina communis II: 165
Comptonia II: 147
 Coniferophyta I: 311; II: 300
Convolvula roscoffensis I: 253
Cooksonia I: 14, 281, 290
Coprinus I: 203
 — *atramentaris* I: 13
Cordaites I: 308
Coreopsis I: 285
Coriandrum sativum II: 237
Corynebacterium I: 169
 — *diphtheriae* I: 167
 Crassulaceae I: 106; II: 166
Crataegus II: 68, 188
Crocus sativus II: 237
Croton II: 43
Cryptococcus I: 192
Cryptothecodinium cohnii I: 231
Cucumis sativus II: 107, 164
Cucurbita II: 233
 — *maxima* II: 18, 21, 24
Cupressus I: 320
Cuscuta I: 334
 — *salina* I: 334
Cyathea I: 303
 — *australis* I: 287
Cyathus striatus I: 202
 Cycadophyta I: 311; II: 300
Cycas siamensis I: 322
Cymbidium I: 147
Cyrtomium falcatum I: 303
Cystopteris bulbifera I: 147
- Dactylis glomerata* II: 182, 227
Dasycladus I: 249
Daucus carota II: 41, 109
Datura stramonium II: 270
Degeneria II: 201
Dennstaedtia punctilobula I: 303
Desulfovibrio I: 167
Dicksonia I: 302
 — *squarros* I: 299
 Dicotyledones II: 300
Dictyophora duplicata II: 276
Dictyostelium aureum I: 69
 — *caveatum* I: 220
 — *discoideum* I: 124, 220
 — *mucoroides* I: 220
Didemnum I: 164
Digitalis purpurea II: 210
Digitaria II: 152
 — *sanguinalis* I: 106
Dionaea muscipula II: 156
Dioscorea II: 233, 237, 246
Diospyros I: 40
 — *veginiana* II: 95
- Diplococcus pneumoniae* I: 158, 164, 167
Dischidia rafflesiana II: 40, 41
Distephanus speculum I: 223
Dodecatheon pauciflorum I: 336
Drepanophycus I: 281
 — *intermedia* II: 144
Drosera II: 156
 — *intermedia* II: 144
Dryopteris crassirhizoma II: 104
 — *marginalis* I: 303
Dubautia II: 192, 193
Echinocereus II: 74, 209
Ectocarpus I: 239
Eichhornia crassipes II: 265
Elaeis guineensis II: 237, 246
Elettaria cardamomum II: 236
Elodea I: 96
Empoasca II: 28
Empusa muscae I: 146
Encephalartos altensteinii I: 328
Endothia parasitica I: 189
Entogonia I: 224
Ephedra I: 323, 330
Epilobium II: 220
 — *angustifolium* II: 268
Epiphyllum II: 67
Equisetum I: 283; II: 139
 — *arvense* II: 104
 — *×ferrissii* II: 190
 — *hyemale* I: 33, 43, 44; II: 190
 — *laevigatum* II: 190
 — *sylvaticum* I: 147
Erigeron II: 65
Eriophorum II: 292
Erwinia I: 169
 — *amylovora* I: 157, 158, 160, 168
 — *tracheiphila* I: 169
Erysiphe aggregata I: 190
Erythroxyton coca II: 224
Escherichia coli I: 23, 69, 115, 121, 155, 158, 161, 162, 165, 168, 174, II: 152, 153, 248
Eschscholzia californica II: 211
Espelentia gradiflora II: 275
Eucalyptus I: 208, 218; II: 109, 185
 — *globulus* I: 26, 110
 — *jacksonii* I: 331
Eudorina I: 254
Eugenia aromatica II: 236
Euglena I: 229
 Euglenophyta I: 216, 228—229; II: 298
Euphorbia II: 69, 73
 — *pulcherrima* II: 214
 Euphorbiaceae II: 72, 237
Eurystoma angulare I: 312, 313
- Fabaceae II: 180, 118, 119, 233
 Fagaceae I: 208, 337
Fagus americana II: 95
Ferocactus melocactiformis II: 69
Ficus benghalensis II: 40
 — *elastica* II: 25, 28
Flavobacterium I: 157
Flectobacillus marinus I: 167
Foeniculum vulgare II: 237
Fontinalis I: 267
Fouquieria columnaris II: 183, 280
Fragaria II: 102, 103, 222
 — *ananassa* II: 191, 192
Frankia I: 166
Franklinia alatamaha II: 252

- Fraxinus* II: 91, 162
 — *americana* II: 95
 — *pennsylvanica* var. *subintegerrima* II: 55, 85
Fritschiella I: 243, 255
Frullania I: 270
Fucus I: 123, 239
Fungi I: 151—152; II: 297
 — *imperfecti* I: 192—194
Fusarium II: 243, 259
 — *acuminatum* I: 186

Ganoderma tsugae I: 200
Gasteromycetes I: 202, 203; II: 297
Gastrum triplex I: 202
Genomosperma kidstonii I: 313
 — *latens* I: 313
Gephyrocapsa I: 223
Gibberella fujikuroi II: 108
Ginkgo biloba I: 322
Ginkgophyta I: 311; II: 300
Gladiolus grandiflorus II: 69
Gleditsia triacanthos II: 55
Gloeotrichia I: 159
Glomus I: 189
 — *versiforme* I: 208
Glycine II: 145, 146
 — *max* I: 27, 342—343; II: 127, 231, 232, 284
Gnetophyta I: 311; II: 300
Gnetum I: 323
Gonium I: 253, 254, 255
Gonyaulax catanella I: 228
 — *excavata* I: 228
 — *polyedra* I: 227; II: 121
Gossypium II: 108, 203, 232, 233
Griffonia simplicifolia II: 219

Habenaria elegans II: 212
Haemanthus katherinae I: 42
Halimeda I: 249
Halobacterium I: 165, 166
 — *halobium* I: 164
Hammamelis II: 220
Haplopappus gracilis I: 23
Hapkenclenus titus I: 143
Harpagophytum II: 223
Hedera II: 67
 — *helix* II: 40, 109
Helenium II: 259
Helianthus annuus II: 204, 235
 — *tuberosus* II: 104
Heliobacterium chlorum I: 223, 234
Heliothis zea I: 175
Helminthosporium maydis II: 242, 243
Hemitrichia serpulula I: 221
Hepatica americana I: 333; II: 207
Hepaticae I: 264—267; II: 299
Hercium coralloides I: 200
Hevea II: 237, 245
Hibiscus esculentus II: 233
Himantandra II: 201
Hoodia II: 73
Hordeum jubatum I: 147
 — *vulgare* II: 108, 151, 161, 230, 231
Hoya carnosae I: 106
Hydrodictyon I: 253
 — *reticulatum* I: 228
Hymenomycetes I: 199—203; II: 297
Hyoscyamus niger II: 109, 122

Ilex aquifolium II: 103

Impatiens II: 220
Ipomoea batatas II: 40, 41, 235
Ipomopsis aggregata II: 217
Isoetes muricata I: 35, 54, 106, 298—299

Juglans einerea II: 85
 — *nigra* II: 91
Juniperus I: 320
 — *osteosperma* II: 282

Kalanchoë daigremontiana I: 106; II: 191
Klebsiella pneumoniae II: 152, 153
Klebsormidium I: 243
Koengia islandica II: 293

Lactobacillus I: 169
 — *acidophilus* I: 144
Lactuca sativa I: 45, 199; II: 7
Laetisaria arvalis I: 199
Laguncularia racemosa II: 39
Laminaria I: 239, 241
Larix II: 256, 290, 292
Larrea divaricata II: 282
Laurus nobilis II: 237
Ledum II: 192, 293
Legionella I: 168
Lemaireocereus II: 214
Lemna gibba I: 331
Lens culinaris II: 230
Lentinus edodes I: 203
Lepidodendron I: 308
Lilium I: 128, 339, 341
 — *henryi* I: 335
 — *longiflorum* I: 339
Linaria I: 336; II: 220
Linum usitatissimum I: 185; II: 230
Liriodendron tulipifera II: 89, 95
Lithocarpus densiflora I: 337
Lobaria verrucosa I: 196
Lonicera II: 82, 122
 — *hispidula* II: 203
Lophophora williamsii II: 224
Lotus corniculata II: 137
Lupinus II: 235
 — *albus* II: 167
 — *diffusus* I: 336
Lycaena gorgon II: 208
Lycogala I: 221
Lycoperdon ericetorum I: 202
Lycopersicon II: 233, 270
 — *cheesmanii* II: 246
 — *esculentum* II: 27, 158, 246
Lycophyta I: 295—299; II: 299
Lycopodium I: 282, 295
 — *complanatum* I: 290
 — *digitatum* I: 147
 — *lucidulum* I: 290
Lymantria dispar II: 260
Lysichiton hericanum II: 208

Macrocystis I: 239
 — *pyrifera* I: 240
Magnifera indica II: 233
Magnolia II: 201
 — *grandiflora* II: 202
Malus sylvestris II: 28, 75, 82
Mammillaria microcarpa I: 147
Manihot esculenta II: 235, 237
Marasmius I: 146
Marchantia I: 146, 263

Marsilea I: 299
Mastigocladus I: 171
Medicago II: 46
 — *sativa* II: 31, 47, 138, 145
Medullosa I: 310
 — *noei* I: 308
Melampsora lini I: 185
Melilotus alba I: 179
Mentha II: 237
Menthaceae II: 236
Mertensia virginica I: 336
Mesembryanthemum crystallinum II: 27, 69
Metasequoia I: 320
 — *glyptostroboides* I: 327
Methanosarcina I: 165
Micrasterias I: 246
Microcoleus vaginatus I: 170
Mimulus cardinalis II: 213
Mnium I: 273
Monera I: 144, 155; II: 296
Monocotyledones II: 300
Monotropa uniflora I: 334
Morchella I: 189, 190
Moricandia II: 54
Morus alba II: 51, 53
Mucor I: 193
Musa × paradisiaca I: 333; II: 233
Musci I: 267—278; II: 299
Mycena lux-coeli I: 94
Mycobacterium I: 167
 — *tuberculosis* I: 159, 158
Mycoplasma I: 169
Mydeae urbana I: 202
Myrica I: 167
 — *gale* II: 147
Myristica fragrans II: 236
Myxomycota I: 214, 216, 221—222; II: 298

Neisseria gonorrhoeae I: 165, 166
Nelumbo lutea II: 203
Nepeta cataria I: 143
Neptunia pubescens II: 64
Nereocystis I: 239
Nerium oleander II: 57
Neurospora I: 187, 189
Nicotiana II: 208, 270
 — *silvestris* II: 127
 — *tabacum* I: 29; II: 52, 61, 62, 71, 104, 120, 127, 223, 233
Nitrobacter I: 166; II: 144
Nitrosococcus nitrosus I: 158
Nitrosomonas I: 166; II: 144, 151
Noctiluca scintillans I: 227
Nomurges rileyi I: 190
Northolaena neglecta I: 299
Nostoc I: 144, 171, 194, 197
 — *commune* I: 159
Nothofagus I: 208
 — *menzeissii* II: 200
Nymphaea I: 333
 — *odorata* I: 333; II: 19, 57, 265
Nypa fruticans II: 208

Ochroma lagopus II: 86
Ocimum vulgare II: 237
Oedogonium I: 256
Oenothera II: 208
 — *glazioviana* I: 137
Olea europaea II: 27, 230
Oncidium sphecelatum II: 39

- Onoclea sensibilis* I: 303
Oomycota I: 214, 216; II: 297
OphioGLOSSUM II: 23
Ophrys II: 207, 211
Opuntia II: 222, 259
— *inermis* II: 260
Orchidaceae I: 208; II: 225
Origanum vulgare II: 237
Orthotrichum I: 273
Oryza sativa I: 333; II: 108, 232, 233
Oscillatoria I: 144, 159
Osmunda cinnamomea I: 299, 302
Oxalis II: 119
— *tuberosa* II: 234
Oxyria digyna II: 184
- Palmaria* I: 239
Pandorina I: 253, 254, 255
Panicum II: 233
Papaver II: 219
— *somniferum* II: 219, 222
Parasitaxus I: 334
Parka decipiens I: 247
Parmelia perforata I: 195
Parthenium argentatum II: 245
Parthenocissus quinquefolia II: 67
Passiflora coccinea II: 276
Penicillium I: 193
— *camembertii* I: 193
— *chrysogenum* II: 259
— *notatum* I: 193
— *roquefortii* I: 193
Pennisetum II: 233
Penstemon II: 187
Peperomia II: 25, 69, 70
Peronospora hyoscyami I: 218
Persea americana II: 107, 233
Petroselinum crispum II: 237
Petunia hybrida II: 249
Phaeophyta I: 216, 239—243; II: 298
Phalaris canariensis II: 100
Phallus impudicus I: 202
Phaseolus II: 109, 145
— *lunatus* II: 233
— *vulgaris* II: 8, 11, 28, 109, 118, 151, 152, 233
Philodendron I: 84
Phoenix dactylifera II: 230
Physarum I: 145
Phytophthora infestans I: 218; II: 243
Picea I: 320
— *glauca* II: 266, 291
— *rubens* II: 95
Pilobolus I: 210
Pimenta officinalis II: 236
Pinus I: 315—320; II: 82, 84, 292
— *albicaulis* I: 320
— *banksiana* I: 320
— *edulis* I: 315, 320
— *elliottii* II: 86, 95, 279
— *flexilis* I: 320
— *lambertiana* I: 147, 320; II: 95, 265, 288
— *longaeva* II: 87, 92
— *monticola* II: 95
— *palustris* I: 315
— *ponderosa* I: 320; II: 95
— *radiata* I: 317, 319
— *resinosa* I: 317, 320; II: 38
— *rigida* II: 14
— *sabiniana* I: 320
— *strobus* I: 207, 223; II: 75, 84, 86, 87, 266
- *taeda* II: 159, 267
Piper nigrum II: 236
Pisum sativum II: 8, 11, 54, 67, 107, 118, 131, 145, 230, 259
Plantae I: 152; II: 299
Plasmopara viticola I: 218
Platanus occidentalis II: 86, 95, 186
— *orientalis* II: 27, 186
Platyserium bifurcatum II: 16
Pleurotus ostreatus I: 211
Poa annua II: 60
— *pratensis* I: 106, 148; II: 182, 187—188, 191, 230
Polyporus sulphureus I: 160
Polysiphonia I: 237
Polytrichum I: 262
— *juniperinum* I: 272
— *piliferum* I: 264
Populus I: 102; II: 91, 292
— *deltoides* II: 58, 95
— *tremoloides* II: 266
Potentilla grandulosa II: 183
Porolithon craspedium I: 236
Prochloron I: 156, 164, 172, 234
Protista I: 151; II: 297
Protolpidodendron I: 281
Prunella vulgaris II: 181
Prunus I: 338; II: 98, 221
— *serotina* II: 91, 95
Psaronius I: 308, 310
Pseudocephalaria I: 146
Pseudomonas I: 169
— *marginalis* I: 160
— *solanacearum* I: 158
Pseudotsuga menziensis II: 96, 268, 288
Psilotophyta I: 292; II: 299
Psophocarpus tetragonolus II: 244, 254
Pteridium aquilinum I: 303
Pterophyta I: 303—306; II: 300
Puccinia graminis I: 203, 204
Punica granatum II: 230
Puya raimondii II: 75
Pyrrophyta I: 216, 227, 228; II: 298
Pyrus communis I: 37; II: 82
- Quercus* I: 337; II: 7, 21, 51, 53, 185, 260
— *alba* II: 83, 93, 94, 95
— *coccinea* II: 185
— *rubra* II: 21, 53, 83, 87, 89, 90, 93, 95
— *suber* II: 82
— *velutina* II: 86, 185
- Rafflesia arnoldii* I: 334
Ranunculus II: 34, 36, 46, 50
Raphanus sativus II: 159, 188
Regnellidium diphyllum I: 83
Rheum rhoponticum II: 18, 69
Rhizobium I: 167, 169; II: 137, 145, 146, 147, 148, 152, 154
Rhizotella II: 206
Rhizophora mangle II: 40, 128
Rhizopus I: 188, 189, 193
Rhizosolenia I: 224
Rhodophyta I: 216, 235—239; II: 298
Rhyniophyta I: 286—291
Ricinus communis II: 8, 11, 22
Robinia pseudo-acacia II: 55, 75, 83, 84, 85, 95, 159
Rubus II: 71, 188, 292
- Saccharomyces cerevisiae* I: 192, 193
Saccharum officinale II: 237
— *officinarum* II: 59, 147
Sagittaria II: 13
Salix II: 38, 78, 128, 292, 293
Salmonella I: 167
Salsola II: 220, 221
Salvia II: 237
— *leucophylla* II: 258, 259
Salvinia I: 303
Sambucus canadensis II: 17, 46, 49, 78, 79, 81
Sansevieria I: 30
— *zeylanica* I: 106
Saprolegnia I: 217
Sarcoscypha coccinea I: 189
Sargassum I: 240
Saxifraga lingulata II: 161
Scleroderma aurantium I: 146
Sebdenia polydactyla I: 145
Secale II: 189
— *cereale* I: 192; II: 31, 159, 227
Sedum II: 69
Selaginella I: 283, 295—298; II: 20
— *kraussiana* I: 291
— *lepidophylla* I: 298
— *rupetris* I: 291
— *willdenovii* I: 291
Sequoia I: 315, 320; II: 95, 163, 255, 288
Sequoiadendron giganteum I: 320; II: 288
Setcreasa purpurea I: 70
Sigillaria I: 310
Silphium I: 340
Simmondsia chinensis II: 244, 245
Smilax II: 119
Solanum II: 270
— *aviculare* II: 246
— *berthaultii* II: 270
— *melongena* II: 246
— *tuberosum* I: 27; II: 58, 68, 158, 234, 235, 270
Solidago II: 184
Sorghum II: 233
Spartina II: 188, 189
Sphagnum I: 146, 273, 276
Sphenophyta I: 299—303; II: 300
Spinacia oleracea I: 28; II: 121, 237
Spirulina I: 157
Stamnostoma huttonense I: 313
Stemonitis splendens I: 221
Strelitzia reginae II: 213
Streptomyces I: 169
— *fradiae* I: 158
Strigula elegans I: 197
Suillus bovinus I: 200
Symplocarpus foetidus I: 84; II: 208
Synechococcus I: 171
Syringa II: 57, 102
Syrphus I: 146
- Tagetes* I: 27
Tamarix II: 31
Taraxacum officinale I: 147; II: 31, 204, 220
Taxodium distichum I: 320, 326; II: 39
Taxus I: 326; II: 91, 221
— *canadensis* II: 23
Teliomycetes I: 203; II: 297
Thea sinensis II: 223
Theobroma cacao II: 223, 233, 238
Thermoplasma I: 169
Thiothrix I: 159

- Tilia americana* II: : 18, 21, 23, 26, 46, 47, 80, 83
Toxicodendron radicans II: 222
Trebouxia I: 194, 198
Trentepohlia I: 194
Trichodesmium I: 171
Trifolium II: 145, 147
— *repens* II: 182, 211, 258
Trillium I: 13, 113; II: 286
Trimerophyton I: 290, 294
Triticale (Triticosecale) II: 189, 242, 243
Triticum II: 188, 230
— *aestivum* I: 128; II: 10, 15, 18, 59, 158, 188, 230, 238
Tropaeolum tuberosum II: 234
Tsuga I: 320
— *canadensis* II: 95, 286
— *heterophylla* I: 208, 268
Tuber melanosporum I: 189
Typha II: 265
- Ulmus* II: 220
— *americana* II: 85, 91
Ulothrix I: 247, 255
- Ulva* I: 247
Ulvaria I: 36
Uredinales I: 203
Urtica II: 27
Usnea I: 195
Ustilago maydis I: 198
Utricularia vulgaris II: 144
- Vaccinium* II: 293
Valonia I: 249
Vanilla II: 205
— *planifolia* II: 206, 236
Vaucheria I: 223
Veronicastrum virginicum II: 51, 53
Verrucaria serpuloides I: 194
Verticillium II: 243
Vicia II: 230
fabia I: 16; II: 145, 173
Vigna sinensis II: 158
Viola I: 143
Vitis II: 67, 82
— *vinifera* II: 230
Volvox I: 145, 254
— *carteri* I: 254, 255
- Welwischia* I: 323, 330
Wolffia I: 331
- Xanthium strimorium* II: 105, 122
Xanthomonas I: 168, 169, 172
Xanthosoma II: 233
- Yucca brevifolia* II: 280
- Zamia pumila* I: 321, 328
Zanthoxylum II: 181
Zea II: 117
— *diploperennis* II: 252—253
— *mays* I: 23, 26, 105, 170, 132, 148; II: 9, 11, 14, 26, 32, 48, 100, 103, 145, 158, 167, 215, 233, 258
— *mexicana* II: 251
Zigadenus fremontii II: 208
Zosterophyllum I: 281, 290, 294
Zygocactus truncatus I: 176
Zygomycota I: 187—189

Оглавление

Раздел V. СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ТЕЛА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ		Взаимосвязь между проводящими тканями стебля и листа	48
		Морфология листа	51
		Структура листа	52
		Эпидерма	52
		Мезофилл	53
		Проводящие пучки	54
		Листья злаков	55
		Развитие листа	59
		Световые и теневые листья	60
		Опадение листьев	63
		Переход между проводящими системами корня и побега	63
		Развитие цветка	63
		Модификации листа и стебля	67
		Запасание питательных веществ	68
		Накопление воды: суккулентность	69
		Заключение	69
		Приложение 1. Растения, загрязнение воздуха и кислотные дожди	70
		Приложение 2. Диморфизм листьев у водных растений	72
		Приложение 3. Конвергентная эволюция	72
		Глава 23. ВТОРИЧНЫЙ РОСТ (Данилова М. Ф.)	74
		Камбий	75
		Влияние вторичного роста на первичное тело растения	76
		Корень	76
		Стебель	77
		Древесина: вторичная ксилема	84
		Древесина хвойных	86
		Древесина двудольных	87
		Кольца прироста	87
		Заболонь и ядро	88
		Реактивная древесина	91
		Макроскопические признаки древесины	91
		Заключение	92
		Приложение. Плотность древесины	95
		Рекомендуемая литература	96
Раздел VI. РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РОСТОВЫЕ РЕАКЦИИ			
		Глава 24. РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И РАЗВИТИЯ: ГОРМОНЫ РАСТЕНИЙ (Данилова М. Ф.)	99
		Ауксин	100
		Ауксин и клеточная дифференцировка	101
		Ауксин и камбий	102
		Ауксин и рост корней	102
		Ауксин и рост плодов	102
		Ауксин и опадение частей растения	102
		Ауксин и борьба с сорняками	103
		Раздел V. СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ТЕЛА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ	
		Глава 19. РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ (Данилова М. Ф.)	5
		Зрелый зародыш и семя	5
		Формирование зародыша	7
		Условия прорастания семени	7
		От зародыша к взрослому растению	11
		Заклучение	11
		Приложение. Пшеница	15
		Глава 20. КЛЕТКИ И ТКАНИ РАСТЕНИЯ (Данилова М. Ф.)	16
		Системы тканей	17
		Ткани и их клетки	17
		Паренхима	17
		Колленхима	18
		Склеренхима	18
		Ксилема	19
		Флоэма	20
		Эпидерма	25
		Перидерма	27
		Заклучение	28
		Глава 21. КОРЕНЬ: ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ (Данилова М. Ф.)	30
		Корневые системы	30
		Происхождение и рост первичных тканей	31
		Зоны роста корня	33
		Первичная структура	34
		Эпидерма	34
		Первичная кора	36
		Центральный цилиндр	37
		Образование боковых корней	37
		Воздушные корни	40
		Специальные приспособления	41
		Приспособления к накоплению питательных веществ	41
		Заклучение	41
		Глава 22. ПОБЕГ: ПЕРВИЧНАЯ СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ (Данилова М. Ф.)	43
		Происхождение и рост первичных тканей стебля	44
		Первичное строение стебля	45
		Стебель липы	46
		Стебель бузины	46
		Стебли люцерны и лютика	46
		Стебель кукурузы	48

Каким образом ауксин регулирует растяжение клетки?	103	Приложение 2. Микориза и питание растений	154
Цитокинины	104	Приложение 3. Насекомоядные растения	155
Цитокинины и деление клеток	105	Приложение 4. Компост	156
Цитокинины и формирование органов в культуре тканей	105		
Цитокинины и старение листа	105		
Как действуют цитокинины?	106		
Этилен	106	Глава 27. ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ И РАСТВОРЕННЫХ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИЯХ (Кислюк И. М.)	158
Этилен и созревание плодов	107	Движение воды в растениях	158
Этилен и опадение частей растения	107	Транспирация	158
Этилен и детерминация пола цветков	107	Поглощение воды корнями	159
Этилен и ауксин	107	Передвижение воды	161
Абсцизовая кислота	108	Регуляция транспирации	164
Гиббереллины	108	Факторы, влияющие на интенсивность транспирации	166
Гиббереллины и карликовые мутанты	108	Передвижение неорганических питательных веществ в растениях	166
Гиббереллины и семена	109	Поглощение неорганических питательных веществ	166
Гиббереллины и ювенильность	109	Транспорт неорганических питательных веществ	167
Гиббереллины и цветение	109	Транслокация: движение веществ по флоэме	169
Гиббереллины, пыльца и развитие плода	109	Доказательство транспорта сахаров по флоэме	169
Как действуют гиббереллины?	110	Использование тлей в исследовании флоэмы	169
Заключение	111	Механизм флоэмного транспорта: ток под давлением	170
Приложение. Растительные гормоны, культура ткани и биотехнология	113	Заклучение	172
		Приложение. Радиоактивное мечение и радиоавтография в изучении растений	173
		Рекомендуемая литература	174
Глава 25. ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ И РОСТ РАСТЕНИЯ (Данилова М. Ф.)	116		
Тропизмы	116	Раздел VIII. ЭВОЛЮЦИЯ	
Циркадианные ритмы	119	Глава 28. ПРОЦЕСС ЭВОЛЮЦИИ (Данилова М. Ф.)	175
Являются ли ритмы эндогенными?	119	Поведение генов в популяциях	178
Установка часов	120	Закон Харди—Вайнберга	178
Фотопериодизм	120	Реакция на отбор	179
Длиннодневные и короткодневные растения	121	Генетические факторы	179
Измерение периода темноты	123	Фенотипические факторы	180
Химическая основа фотопериодизма	123	Изменения в естественных популяциях	181
Открытие фитохрома	124	Бесполое размножение и эволюция	182
Гормональный контроль цветения	126	Дивергенция популяций	182
Покой	128	Экотипическая и клинальная изменчивость	183
Покой семян	128	Физиологическая дифференциация	184
Покой почек	129	Репродуктивная изоляция	184
Холод и реакция цветения	130	Группы родственных видов	185
Настические движения	131	Роль гибридизации в эволюции	185
Гелиотропизм	132	Бесполое воспроизведение у гибридов	187
Выводы	133	Полиплоидия	188
Заклучение	133	Происхождение таксонов высшего ранга	189
Рекомендуемая литература	134	Заклучение	190
		Приложение 1. Вегетативное размножение: некоторые способы и перспективы	191
		Приложение 2. Адаптивная радиация гавайских <i>Madiinae</i>	192
		Рекомендуемая литература	194
Раздел VII. ПОГЛОЩЕНИЕ И ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ У РАСТЕНИЙ		Глава 29. ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ (Данилова М. Ф.)	195
Глава 26. ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ И ПОЧВА (Кислюк И. М.)	135	Происхождение покрытосеменных	195
Общие пищевые потребности	135	Родственные связи покрытосеменных	196
Необходимые неорганические питательные вещества	135	Эволюционная радиация покрытосеменных	198
Концентрация питательных веществ в растениях	137	Эволюция цветка	200
Функции неорганических питательных веществ в растениях	138	Части цветка	200
Специфические и неспецифические функции	138	Направления эволюции цветка	202
Почва	139	Примеры специализированных семейств	203
Выветривание земной коры	140	Агенты эволюции	205
Состав почвы	142	Окраска цветков	216
Катионный обмен	142	Разнообразие плодов	218
Почва и вода	142	Распространение плодов и семян	219
Круговорот питательных веществ	143	Биохимическая коэволюция	222
Азот и круговорот азота	143	Заклучение	225
Аммонификация	143	Приложение 1. Древние покрытосеменные и их цветки	226
Нитрификация	144	Приложение 2. Генетическая самонесовместимость	226
Ассимиляция азота	145	Рекомендуемая литература	228
Потери азота	145		
Фиксация азота	145	Глава 30. РАСТЕНИЯ И ЧЕЛОВЕК (Данилова М. Ф.)	229
Круговорот фосфора	147	Сельскохозяйственная революция	229
Воздействие человека на круговорот питательных элементов	150	Зарождение земледелия	229
Почва и земледелие	151	Сельское хозяйство Старого Света	230
Исследование питания растений	151	Земледелие Нового Света	233
Обедненность и токсичность почв	151		
Эффективность фиксации азота	152		
Влияние загрязнения	152		
Заклучение	153		
Приложение 1. Круговорот воды	154		

Пряности и приправы	236
Мировое сельское хозяйство	237
Рост численности населения	239
Сельское хозяйство будущего	241
Современная ситуация	241
Повышение качества культур	241
Новые культуры	244
Генная инженерия	247
Будущее: комплексный подход	250
Заключение	251
Приложение 1. Происхождение кукурузы	251
Приложение 2. Охрана растений	253
Рекомендуемая литература	253

Раздел IX. ЭКОЛОГИЯ

Глава 31. ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ И ЭКОСИСТЕМ (Мамушина Н. С.)	254
Взаимодействия между организмами	254
Мутуализм	254
Конкуренция	257
Взаимоотношения растений и фитофагов	259
Круговорот питательных веществ	262
Круговорот в лесной экосистеме	262
Трофические уровни	263
Поток энергии	263
Развитие сообществ и экосистем	265
Сукцессия	265
Реколонизация	266
Заключение	268
Приложение 1. Пестициды и экосистемы	269
Приложение 2. Системы защиты растений семейства пасленовых	270

Глава 32. БИОМЫ (Мамушина Н. С.)	271
Жизнь на суше	271
Связь климата с географическим положением	273
Дождевые леса	275
Саванны и листопадные тропические леса	276
Пустыни	279
Степи	283
Умеренные листопадные леса	285
Умеренные смешанные и хвойные леса	288
Средиземноморский скраб	288
Тайга	290
Арктическая тундра	292
Заключение	293
Приложение 1. Александр фон Гумбольдт	294
Приложение 2. Опыление тропических растений грызунами	294
Рекомендуемая литература	295

Приложение А. КЛАССИФИКАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ (Гладкова В. Н.)	296
Царство Monera	296
Царство Fungi	297
Царство Protista	297
Царство Plantae	299

Приложение Б. ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ЭРЫ (Гладкова В. Н.)	300
Словарь терминов (Кислюк И. М.)	302
Источники иллюстраций	324
Предметный указатель	330
Указатель латинских названий	337

Научное издание

Питер Рейвн, Рэй Эверт, Сьюзи Айкхорн

СОВРЕМЕННАЯ БОТАНИКА

В двух томах

Том 2

Заведующий редакцией чл.-корр. АН СССР Т.М. Турпаев
Зам. зав. редакцией М.Д. Гроздова
Научные редакторы Ю.Л. Амченков и М.А. Серова
Мл. редактор И.А. Демещова
Художник Е.Ю. Шурлапова
Художник-график Н.П. Хлопов
Художественные редакторы А.Я. Мусин, Л.М. Аленичева
Технической редактор Т.А. Максимова
Корректор С.С. Суставова

ИБ № 6751

Сдано в набор 17.05.89. Подписано к печати 06.07.90. Формат 60×90¹/₈. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Гарнитура таймс. Объем 21,50 бум. л. Усл. печ. л. 43. Усл. кр.-отт. 141,23. Уч.-изд. л. 48,52. Изд. № 4/6073. Тираж 100 000 экз. Зак. 390. Цена 7 р. 10 к.

Издательство «Мир» В/О «Совэкспорткнига» Государственного комитета СССР по печати, 129820, ГСП, Москва, И-110, 1-й Рижский пер., 2

Ордена Трудового Красного Знамени Тверской полиграфический комбинат Государственного комитета СССР по печати. 170024, г. Тверь, пр. Ленина, 5.