

Высшее профессиональное образование

БОТАНИКА

В четырех томах

Том 4

В двух книгах

Книга 2

А. К. Тимонин, Д. Д. Соколов,
А. Б. Шипунов

Систематика высших растений

Учебник



Естественные
науки

БОТАНИКА

В ЧЕТЫРЕХ ТОМАХ

ТОМ 4

В двух книгах

Под редакцией проф. А. К. Тимонина

Книга 2

А. К. ТИМОНИН, Д. Д. СОКОЛОВ, А. Б. ШИПУНОВ

СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению «Биология» и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2009

УДК 582(075.8)
ББК 28.592я73
Б86

Авторы:

кн. 1. — А. К. Тимонин, В. Р. Филин; кн. 2. — А. К. Тимонин, Д. Д. Соколов, А. Б. Шипунов

Рецензенты:

проф. кафедры ботаники и физиологии Мордовского государственного университета
им. Н. П. Огарева *Т. Б. Силаева*;
зав. кафедрой ботаники и агробиологии Рязанского государственного университета
им. С. А. Есенина проф. *М. В. Казакова*

Ботаника : в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений : учебник для
Б86 студ. высш. учеб. заведений. В 2 кн. / под ред. А. К. Тимонина. — Кн. 2 /
А. К. Тимонин, Д. Д. Соколов, А. Б. Шипунов. — М. : Издательский центр
«Академия», 2009. — 352 с.

ISBN 978-5-7695-5684-5

Учебник «Ботаника» включает новейшие данные в области систематики, морфологии, анатомии и ультраструктуры, физиологии и экологии растительноподобных организмов (водорослей, грибов, миксомицетов) и высших растений.

В четвертом томе учебника кратко рассмотрены принципы реконструкции филогении и построения системы высших растений, в систематическом порядке приведены характеристики всех основных групп высших растений и изложены наиболее важные вопросы их филогении. Принятая система высших растений учитывает новые данные по филогении этой группы, в том числе по палеоботанике и геносистематике. Во второй книге рассмотрены семенные растения. Список работ, использованных при подготовке иллюстраций, приведен в книге 1.

Для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. Может быть полезен аспирантам и преподавателям педагогических, медицинских, лесотехнических и аграрных вузов, а также специалистам-ботаникам.

УДК 582(075.8)
ББК 28.592я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещается*

ISBN 978-5-7695-5684-5 © Тимонин А. К., Соколов Д. Д., Шипунов А. Б., 2009
ISBN 978-5-7695-5683-8 (т. 4) © Образовательно-издательский центр «Академия», 2009
ISBN 978-5-7695-2730-2 © Оформление. Издательский центр «Академия», 2009

ЧАСТЬ II

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

ГЛАВА 4

НИЗШИЕ SPERMATORHŪTA — НИЗШИЕ СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Отдел (Divisio) Spermatophyta возник, по-видимому, от тримерофитов не позднее рубежа нижнего и среднего девона и существует по настоящее время, хотя очень многие его представители вымерли. В этой главе дана общая характеристика отдела семенных растений и рассмотрены все их классы, кроме самого эволюционно продвинутого класса — покрытосеменные, которому посвящена гл. 5.

Самые примитивные представители этого таксона, вопреки названию, не имели семян и по общей организации были типично споровыми растениями. Более того, они еще даже не имели побеговой организации. Первоначальная дивергенция будущих семенных растений и папоротниковидных затрагивала не репродуктивную биологию, а *жизненные формы*. В отличие от современных им споровых растений древнейшие семенные растения приобрели мощное вторичное утолщение посредством камбия, на основе которого уже в низах среднего девона они выработали жизненную форму дерева (см. рис. 160, А, Д;

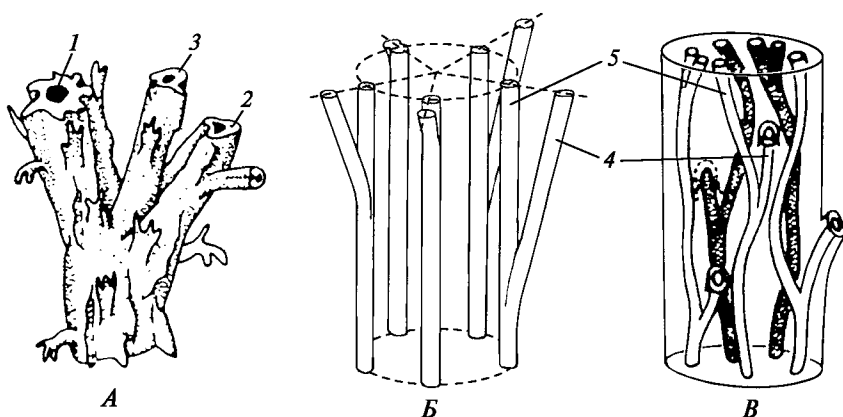
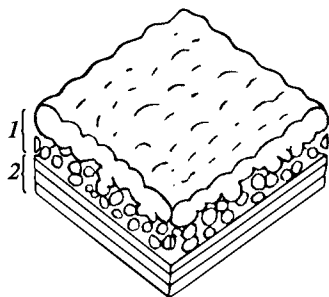


Рис. 157. Spermatophyta:

А — пазушное ветвление среднекаменноугольного *Microspermopteris aphyllum*; Б — схема полистелы стебля *Archaeopteris* sp.; В — схема эвстелы стебля семенных растений: 1 — стебель материнского побега; 2 — рахис вайи; 3 — стебель пазушного побега; 4 — пучок листового следа; 5 — стеблевой пучок (меристема на Б)

Рис. 158. *Spermatophyta*. Схема строения экзоспория:

1 — гранулярный слой; 2 — ламеллятный слой



162, А) и сформировали настоящие леса, в подлеске которых обитали плауновидные, тримерофиты и формировались папоротники.

Деревья в таких лесах еще имели трехмерно расположенные ветви или плосковетки вместо листьев (см. рис. 160; 161, А—Г, И, К), и лишь в верх-

нем девоне у них появились листья папоротникового типа (см. рис. 162, В, Г) (следует напомнить, что сами папоротники приобрели типичные вайи значительно позднее — в нижнем карбоне). Тип ветвления самых древних семенных растений неизвестен, но уже у верхнедевонских форм установилось типичное пазушное ветвление (рис. 157, А). У наиболее примитивных представителей в стеблях была протостела (см. рис. 161, Е—З, Л—Н) или полистела (рис. 157, В), но уже с рубежа девона и карбона для семенных растений стала характерна эвстела (рис. 157, В), у ряда форм сильно преобразованная.

Все *Spermatophyta* — растения эвспorangиатные. С самого начала существования известных семенных растений они имели специфическую структуру экзоспория с наружным гранулярным и внутренним ламеллятным слоями (рис. 158)¹.

4.1. SUBDIVISIO PROGYMNOSPERMAE — ПОДОТДЕЛ ПРАГОЛОСЕМЕННЫЕ

Подотдел включает вымершие растения, существовавшие с рубежа нижнего и среднего девона по пермь². В пределах таксона формировались побеговая организация и гетероспория, но семена у праголоосеменных так и не возникли.

4.1.1. Classis Progymnospermópsida — класс праголоосеменные

Представители класса долгое время были известны по разной степени сохранности, изолированным стволам, стерильным и спороносным ветвям, которые считали остатками растений из разных отделов. По внешнему облику ветвей их относили к органам самых примитивных «первопапоротников» (*Primofilices*), а стволы с сохранившейся мощной вторичной ксилемой (рис. 159) приписывали голоосеменным растениям, родственным современным араукариям. Лишь к 1960-м гг. стало окончательно ясно, что примитивные «папо-

¹ В ходе последующей эволюции структура оболочки микроспор видоизменялась и у ряда представителей приобрела очень сложную внутреннюю структуру и скульптуру поверхности.

² Не исключено, что они продолжают существовать в виде *Ophioglossopsida*, традиционно рассматриваемых среди папоротников.

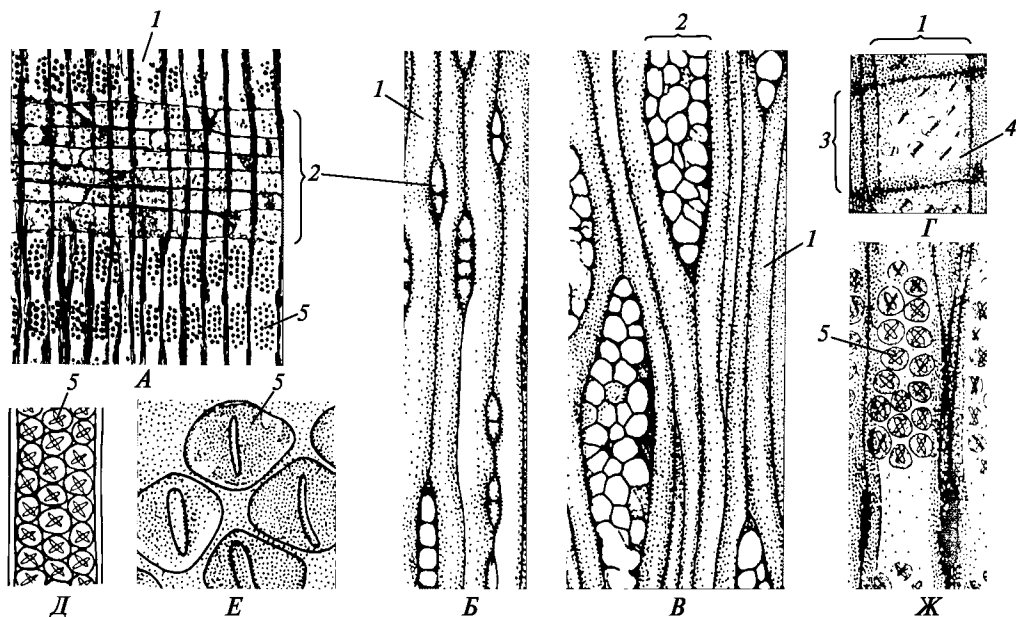


Рис. 159. Progymnospermae. Строение вторичной ксилемы:

A, B, Г, E, Ж — вторичная ксилема *Callixylon newberryi*: (*A* — радиальный срез; *B* — тангенциальный срез с многорядными лучами; *Г* — поровость поля перекреста; *E* — окаймленные поры; *Ж* — группа окаймленных пор продольной трахеиды); *Б* — тангенциальный срез вторичной ксилемы *C. brownii* с однорядными лучами; *Д* — продольная трахеида вторичной ксилемы *Protopitys scotica*: 1 — продольная трахеида; 2 — луч; 3 — клетка лучевой паренхимы; 4 — поле перекреста; 5 — окаймленная пора

ротниковые» ветви и типично «голосеменные» стволы — разные органы очень своеобразных бессеменных растений из отдела Spermatophyta.

Ordo Protopteridiales — порядок протоптеридиевые

Представители порядка существовали с рубежа нижнего и среднего девона до конца верхнего девона. Они были, по-видимому, невысокими (до 10 м) деревьями, внешне напоминавшими пальмы (рис. 160, *A, Д*). Наличие у них корней достоверно неизвестно. На толстой оси (?стволе) по более или менее выраженной спирали располагались ветви I порядка (рис. 160, *К*), возникавшие, вероятно, в результате латерального ветвления. Они несли более или менее супротивные ветви II порядка, также ветвившиеся. Перистое расположение ветвей низких порядков сменялось дихотомией ветвей высоких порядков ветвления (рис. 160, *Б*; 161, *A—Г*). У более древних видов ветвление было трехмерным (рис. 160, *E*; 161, *A—Г, И, К*), как у тримерофитов. В верхнем девоне появились формы, у которых дистальные веточки высоких порядков ветвления находились в одной плоскости и сами, возможно, были уплощенными (рис. 160, *Ж, З*; 161, *И*). Они представляли собой *плосковетки*. Таким образом, протоптеридиевые не имели листьев и, следовательно, сохраняли *теломную организацию*.

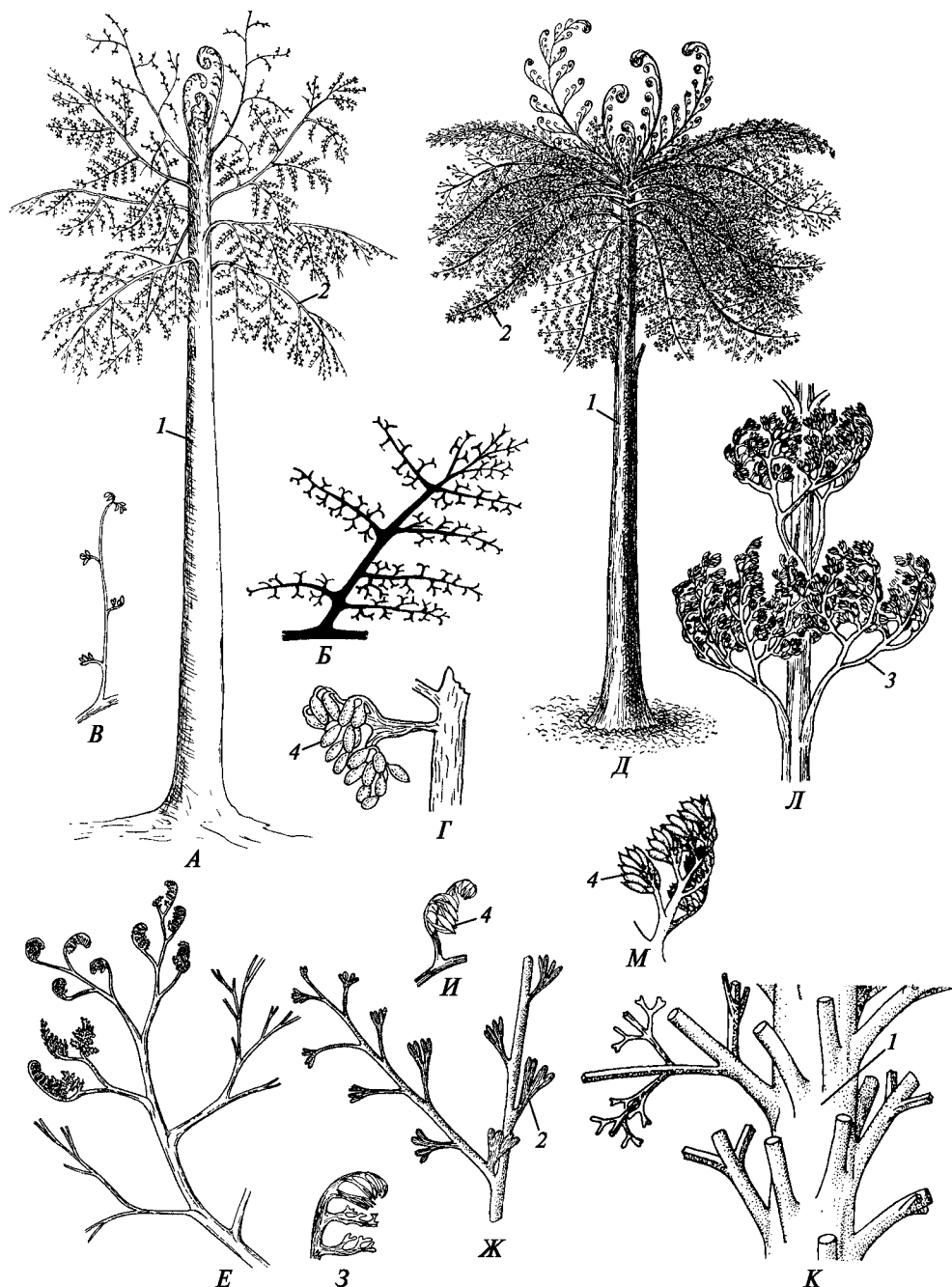


Рис. 160. Protopteridiales:

A—Г — Aneurophyton germanicum: *A* — реконструкция внешнего вида, *B* — стерильная плосковетка, *B* — фруктификация, *Г* — деталь фруктификации; *Д* — реконструкция общего вида *Eospermatopteris textilis*; *Е* — ветвь *Protopteridium hostimense*; *Ж* — ветвь *P. minutum*; *З* — дистальный участок стерильной веточки *P. hostimense*; *И* — деталь фруктификации *P. hostimense*; *К* — деталь ствола *Tetraxylópteris schmidtii*; *Л* — фертильная ветвь *T. schmidtii* с фруктификациями; *М* — деталь фруктификации *T. schmidtii*. 1 — ствол; 2 — плосковетка; 3 — фруктификация; 4 — спорангий

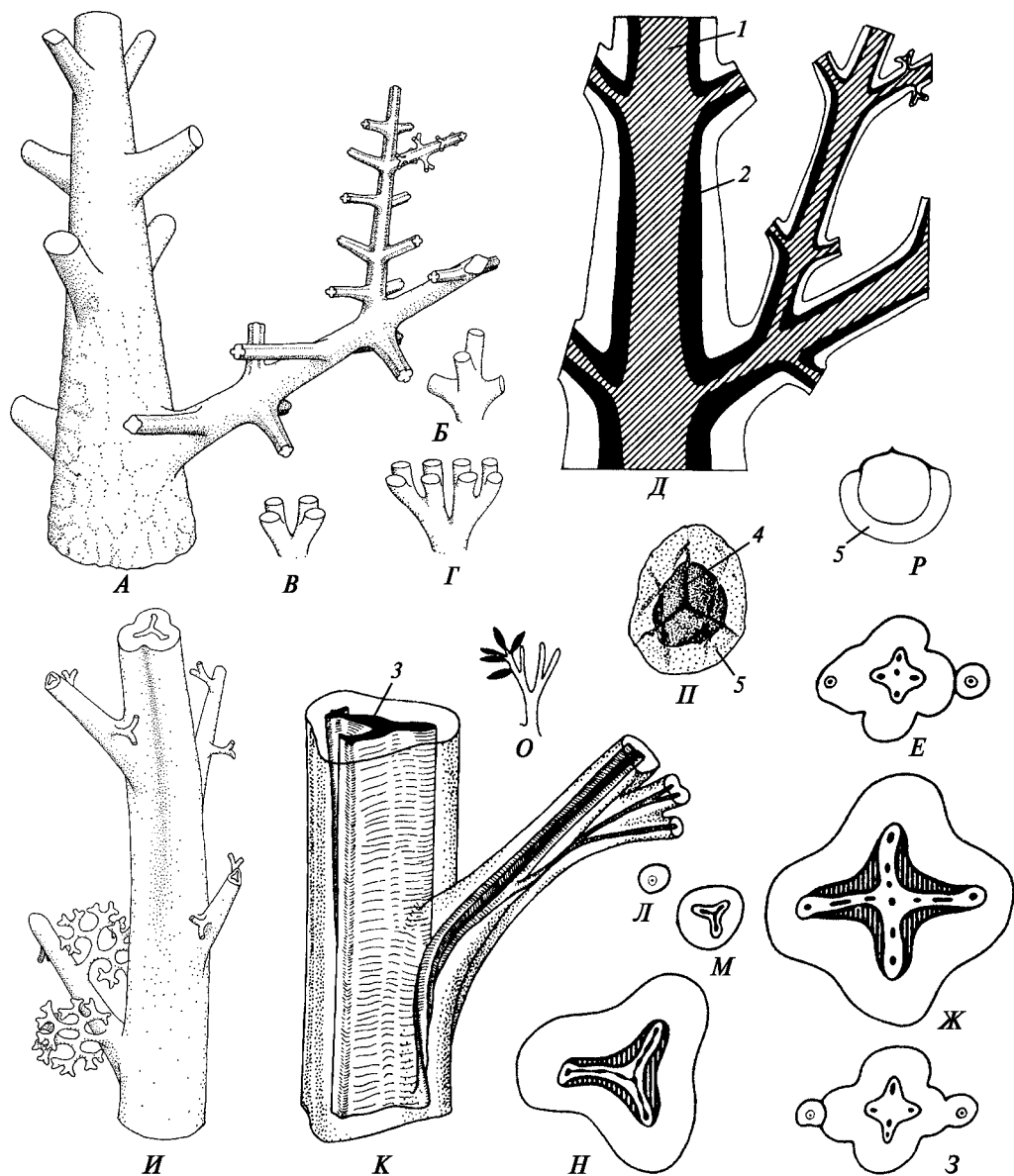


Рис. 161. Protopteridiales:

А—Г — реконструкция участка ветви и разные варианты ветвления тонких ветвей *Tetraxylopteris schmidtii*; Д — размещение древесины в осях разного порядка *T. schmidtii*; Е—З — стеллярная организация осей разного порядка *T. schmidtii*, поперечные срезы; И — участок ветви *Triloboxylon ashlandicum*; К — расположение древесины в осях разного порядка *T. ashlandicum*; Л—Н — стеллярная организация осей разного порядка *T. ashlandicum*, поперечные срезы; О — деталь фруктификации *T. ashlandicum*; П, Р — спора *Rellimia thomsonii* с проксимального полюса и в проксимо-дистальном сечении; 1 — первичная ксилема; 2 — вторичная ксилема; 3 — ксилема; 4 — лета; 5 — кава; на Е—З и Л—Н — протоксилема обозначена черным, метаксилема — белым, вторичная ксилема заштрихована

Стела варьировала от гаплостелы с центрархной протоксилемой в тонких ветвях до актиностелы с очень своеобразной мезархной протоксилемой, которая в виде цельных или прерывистых радиальных пластин располагалась в ребрах ксилемного цилиндра и нередко простиралась до его центра (рис. 161, *E—Z, Л—Н*). Вторичная ксилема возникала только в стволе и толстых ветвях низких порядков ветвления и занимала сравнительно небольшой объем (рис. 161, *Д, Ж, Н*) (*пахика́ульные* растения). Она состояла из точечных трахеид с многорядными округлыми или многоугольными окаймленными порами на всех стенках (см. рис. 159, *Д*) и паренхимы высоких однорядных лучей. На поверхности ствола и толстых осей развивалась перидерма.

Все протоптеридиевые были *изоспоровыми* растениями. Их фруктификации представляли собой многократно ветвившиеся в трех измерениях оси (теломы), обычно завернутые акроскопически к материнской оси (рис. 160, *В, Л*). Конечные веточки фруктификаций завершались терминальными однотипными длинными спорангиями (см. рис. 160, *Г, И, М*; 161, *О*). В них развивались трилетние споры, на *дистальном* полюсе которых экзина расслаивалась с образованием полости, или *кавы* (*каватные споры*) (рис. 161, *П, Р*).

Гаметофиты протоптеридиевых неизвестны.

По общей организации Protopteridiales находились на том же уровне, что и современные им Cladoxylopsida, с которыми они были сходны даже габитуально (ср. рис. 115, *А* и 160, *А, Д*). Однако по строению стелы протоптеридиевые ближе к Trimerophytales, своим вероятным предкам. В то же время строение их вторичной ксилемы, перидермы и экзоспория, а также наличие кавы свидетельствуют о более близком родстве Protopteridiales с семенными растениями и о необходимости включать этот порядок в отдел Spermatophyta (в составе особого подотдела Progymnospermae).

Ordo Archaeopteridales — порядок археоптеридеи

Порядок существовал в верхнем девоне и нижнем карбоне¹. Из нескольких описанных родов лучше всего изучен *Archaeopteris* — археоптерис (рис. 162, *А, В—Л*) по уникально полно сохранившимся остаткам. Все виды археоптериса были крупными деревьями (известны стволы до 1 м в диаметре), облик которых достоверно неизвестен. Чаще всего их изображают похожими на современные хвойные (рис. 162, *А*), но есть мнение, что они габитуально напоминали лиственные деревья умеренного климата. По крайней мере некоторым видам археоптеридеи была присуща аллоризия (рис. 162, *Б*). Корни структурно сходны с корнями современных голосеменных растений, но ксилема радиального пучка была тетраархная, причем по краю каждого выступа ксилемы располагалось *по два тяжа протоксилемы*.

Ветвление надземных органов, по-видимому, было латеральным, причем по общей спирали располагались боковые ветви и разветвленные структуры. Последние у наиболее древних видов были ветвящимися в трех измерениях мелкими веточками (рис. 162, *Ж*), у видов, существовавших на рубеже дево-

¹ Возможно, что к этому порядку надо относить и некоторые верхнекарбоновые и даже пермские роды.

на и карбона — плосковетками, а у поздних нижекарбоновых видов — типичными вайями с перышками с веерным дихотомическим жилкованием (рис. 162, *Г*). В узле по бокам от плосковетки располагалась пара ветвящихся веточек, очевидно, гомологичных прилистникам вайи карбоновых видов (рис. 162, *В*) и афлебиям папоротниковидных. Некоторым поздним видам была свойственна гетерофиллия: у проростка листья были простыми (рис. 162, *Б*), а с возрастом растение образовывало все более сильно расчлененные перистые листья-вайи.

Стела представлена примитивной полистелой с радиально отходящими пучками листовых и веточных следов (см. рис. 157, *Б*). Веточные следы были двухпучковыми, а листовые — однопучковыми. Протоксилома в меристелах была мезархной в виде радиальных пластин (рис. 162, *И*). Археоптериевые были *лентокаульными* растениями, т.е. их стволы и ветви имели небольшой относительный диаметр, а основной объем занимала вторичная ксилема. Она состояла из точечных трахеид с многорядными округлыми или многоугольными порами на радиальных стенках (см. рис. 159, *Е*, *Ж*) и лучевой паренхимы. Поры продольных трахеид располагались группами, причем вдоль трахеиды многократно чередовались участки с порами и участки без пор. И те и другие в трахеидах одного радиального ряда располагались на одинаковых уровнях, вследствие чего на радиальном срезе вторичной ксилемы видны полосы с порами, чередующиеся с полосами без пор (см. рис. 159, *А*). Поры на полях перекреста (см. рис. 159, *Г*) отличались размером и формой от пор между продольными трахеидами. Лучи вторичной ксилемы у одних видов были малослойными однорядными (см. рис. 159, *Б*), а у других — многослойными многорядными (см. рис. 159, *В*), но в целом паренхимы во вторичной ксилеме было мало (*пикноксильные* растения). На поверхности ствола и ветвей развивалась перидерма.

Археоптериевые — *гетероспоровые* растения (рис. 162, *К*, *Л*), причем различия между микро- и мегаспорами за время существования порядка нарастали. Однако микроспорангии внешне не отличались от мегаспорангиев. И те и другие располагались у примитивных видов терминально на конечных разветвлениях фертильных веточек или плосковеток (рис. 162, *Ж*), а у наиболее продвинутых форм — на спорофиллах. Следовательно, у археоптериевых, как и у папоротников, спорофиллы возникли в процессе эволюции путем *постепенного* преобразования фертильных теломных боковых ветвей.

У некоторых археоптерисов все перышки спорофилла были фертильны, но у многих видов фертильные перышки были только на средних перьях спорофилла, лишь иногда — в их средних частях (рис. 162, *В*). Фертильные перышки сильно отличались от стерильных: они были узкими лентовидными и несли спорангии по акроскопическому (обращенному к верхушке пера) краю (рис. 162, *Д*). У некоторых видов спороносные «перышки» напоминали ветвящиеся теломы (рис. 162, *Е*), что могло быть результатом редукции их пластинки или следствием того, что перышко еще не возникло. В большинстве случаев фертильные и стерильные перышки располагаются на рахисе пера двурядно и прикреплены к нему продольно (рис. 162, *В*), вследствие чего фертильное перо плоское. Однако у ряда видов перышки фертильного пера располагаются на рахисе по спирали и прикреплены к нему поперечно (рис. 162, *Е*). Такое перо напоминает стробил спорофиллов. Известны также архео-



птерисы со стробиловидными перьями, у которых спорангии располагались на акроскопической, т.е. обращенной к рахису стороне перышек (рис. 162, 3). Сами спорангии были еще весьма примитивными: они имели *васкуляризованную ножку* и *устыща в стенке*. Есть предположение, что некоторые наиболее продвинутые виды *Archaeopteris* обладали семенами.

Гаметофиты археоптериевых неизвестны.

Рис. 162. Archaeopteridales:

A — реконструкция внешнего вида *Archaeopteris* sp.; *Б* — ювенильное растение *Eddya* sp.; *В* — участок олистенной ветви *A. macilenta*; *Г*, *Д* — реконструкция трофо- (*Г*) и спорофиллы (*Д*) *A. latifolia*; *Е* — участок ветви с трофофиллами и фруктификациями (нижняя показана без спорангиев) *A. halliana*; *Ж* — участок спорофиллы *A. fissilis* со стерильным (*сверху*) и фертильным (*снизу*) перьями; *З* — участок продольного разреза стробиловидного спорофиллы *Archaeopteris* sp.; *И* — анатомическое строение мелкой ветви *A. macilenta*; *К* — мегаспора *A. halliana* с проксимального полюса; *Л* — микроспора *Archaeopteris* sp. с проксимального полюса (масштаб изображений *К* и *Л* разный!); *1* — стерильное перышко; *2* — фертильное перышко; *3* — прилистник (афлебия); *4* — главный корень; *5* — спорангий; *6* — протоксилема; *7* — метаксилема; *8* — вторичная ксилема; *9* — сердцевина; *10* — пучки листовых следов; *11* — основание вайи; *12* — веточный след; *13* — лета



Archaeopteridales появились позднее, чем Protopteridiales, и в целом были более продвинуты (обычно побеговая организация, спорофиллы, гетероспория). Однако по строению экзоспория, никогда не расслаивающегося с образованием кавы, они примитивнее последних. Поэтому археоптериевые едва ли можно признать производными протоптеридиевых. По-видимому, оба порядка возникли от общего предка, близкородственного Trimerophytales.

4.1.2. Classis Noeggerathiopsida, i. s. — класс нёггератиевые

Нёггератиевые известны по остаткам листьев и спор, встречающихся со среднего карбона по пермь. Другие органы нёггератиевых достоверно неизвестны. Листья, по-видимому, у всех их представителей были дифференцированы на трофо- и спорофиллы, которые обычно описывают под разными родовыми и видовыми названиями. Трофофиллы (рис. 163, *A*, *Б*) представлены однажды- или дваждыперистыми вайями с обратно-яйцевидными перышками с дихотомическим веерным жилкованием (рис. 163, *A*, *Б*); редко встречаются цельные листья (*Lesleya*). Спорофиллы, по-видимому, у всех представителей однаждыперистые (рис. 163, *Г*) с чашевидными фертильными перышками, которые поперечно прикрепляются к рахису и полностью (*Discinities* — рис. 163, *Е*) или неполностью (*Noeggerathiostróbus* — рис. 163, *Д*) охватывают его. Многочисленные спорангии располагались на стороне фертильных перышек, обращенной к рахису.

Все нёггератиевые, насколько известно, были *гетероспоровыми* растениями, продуцировавшими трилетные мега- и микроспоры (рис. 163, *Ж*, *З*) в разных спорангиях. Мега- и микроспорангии внешне не различались и располагались вместе на одних и тех же фертильных перышках. Спорангии обоих типов имели довольно толстую стенку и не имели выраженного механизма вскрывания.

В микроспорангиях у разных представителей развивалось от 256 до 64 микроспор. В мегаспорангиях *Noeggerathiostróbus* формировалось 32—16 мегаспор, а в мегаспорангиях *Discinities* была только одна развитая мегаспора.

Гаметофиты нёггератиевых неизвестны.

Высокое своеобразие Noeggerathiopsida и отсутствие переходных форм к другим таксонам сосудистых растений сильно осложняют определение их ме-

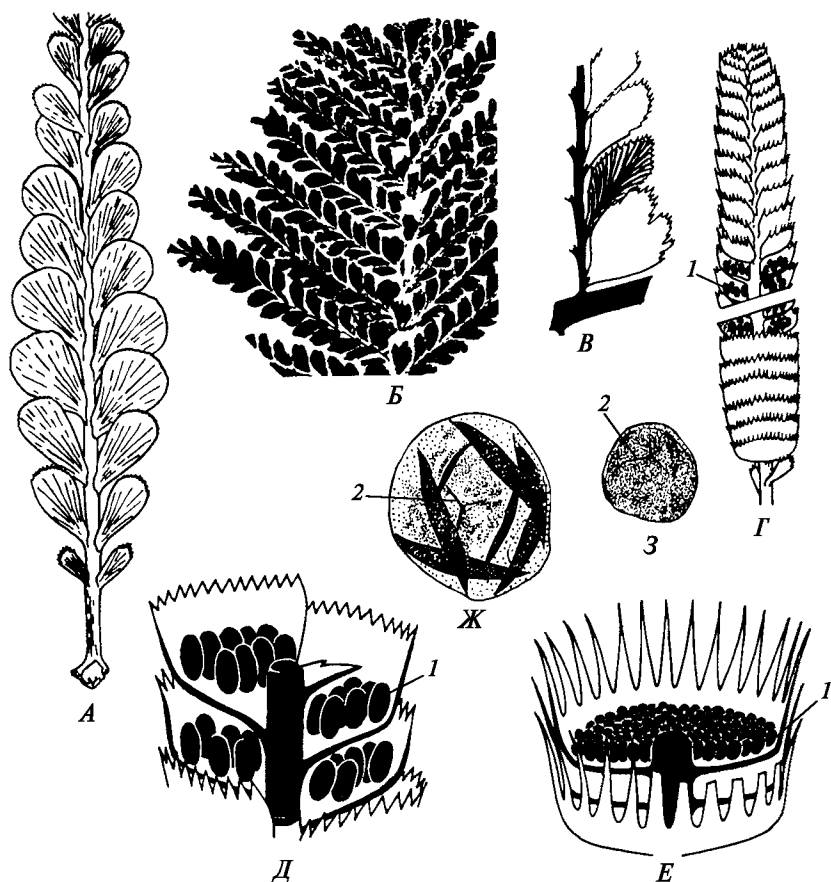


Рис. 163. Noeggerathiopsida:

A — вайя *Noeggerathia foliosa*; *Б* — часть вайи *Palaeopteridium macrophyllum*; *В* — деталь пера вайи *P. macrophyllum*; *Г* — спорофилл *Noeggerathiostróbus bohemicus* (= *Noeggerathia foliosa*) с адаксиальной (внизу) и абаксиальной (вверху) стороны; *Д* — деталь спорофилла *Noeggerathiostróbus* sp.; *Е* — деталь спорофилла *Discinites* sp.; *Ж* — мегаспора *N. bohemicus*; *З* — микроспора *N. bohemicus* (масштаб изображений *Ж* и *З* разный!); 1 — спорангий; 2 — лета

ста в системе Tracheophyta. Объемлющие рахис фертильные перышки придают нёггератиевым сходство с представителями Articulatae из класса Sphenophyllopsida. Однако у последних фруктификации представлены стробилами мутовок сросшихся листьев и спорангиофоров, а не перистыми спорофиллами, как у Noeggerathiopsida. Неизвестны у членистостебельных и перистые вайи. Расположение спорангиев нёггератиевых на адаксиальной стороне фертильных перышек препятствует сближению Noeggerathiopsida с Filices, у всех представителей которых, кроме Ophioglossopsida, спорангии на спорофиллах находятся на абаксиальной стороне (см. гл. 3). Спорофиллы нёггератиевых сходны со стробиловидными фертильными перьями некоторых *Archaeopteris* (см. выше). Оба таксона также гетероспоровые и обладают сходными перышками трофофиллов. Все это, вероятно, указывает на принадлежность Noeggerathiopsida к Progymnospermae.

4.2. SUBDIVISIO SPERMATOPHYTINA — ПОДОТДЕЛ СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Собственно семенные растения появились не позднее самого конца девона и существуют до настоящего времени, хотя большинство их таксонов высокого ранга вымерло. Все семенные растения — побеговые геммаксиллярные растения с разнообразными листьями. Многие представители обладают катафиллами. Вайям наиболее древних известных растений, обладавших семенами, был свойствен дихотомирующий рахис, чем они резко отличаются от пражолосеменных растений и сходны с наиболее примитивными папоротниками из класса *Zygopteridopsida*. Поэтому их трудно безоговорочно признать потомками *Progymnospermae*. Вероятнее всего, оба подотдела *Spermatophyta* имеют общее происхождение от каких-то тримерофитовых, по-видимому, вырабатывавших древесный габитус.

Все *Spermatophytina* — гетероспоровые растения¹ (рис. 164). Гаметофиты большинства их ископаемых представителей неизвестны, но, судя по современным формам и скудным палеонтологическим находкам, они всегда сильно редуцированные, раздельнополые и исходно эндоспорические. У всех собственно семенных растений есть *семя*.

Семена у собственно семенных растений появились на рубеже девона и карбона. *Семя* — это диаспора, представляющая собой комплекс из тканей спорофита и гаметофита, в котором развивается (как правило, после оплодотворения) зародыш нового спорофита.

Появление семени было обусловлено глубокими изменениями репродуктивной биологии, сопровождавшими эволюционное становление этого подотдела. Ключевым преобразованием в эволюционном становлении семени, по-видимому, стало питание редуцированных гаметофитов питательными веществами, получаемыми от спорофита до *самого окончания онтогенеза гаметофита*. Наиболее постоянную связь со спорофитом приобрел эндоспорический женский гаметофит, который стал проходить *весь онтогенез внутри* переставшего вскрываться *мегаспорангия*. В связи с этим у семенных растений в мегаспорангии в норме развивается только один женский гаметофит. Соответственно у большинства семенных растений в дистальной части мегаспорангия дифференцируется единственный мегаспороцит, в ходе мейоза образующий тетраду мегаспор, резко различающихся размерами (рис. 164). Одна крупная мегаспора прорастает в гаметофит, а остальные три мелкие мегаспоры отмирают.

У древних семенных растений, как и у споровых, мегаспоры формировались в тетраэдрических тетрадах (рис. 164, *A—Г*), развивали толстую спорополлениновую оболочку (так называемую *мегаспоровую мембрану*) и трехлучевую лету на проксимальном полюсе. У большинства *Spermatophytina* тетрада мегаспор линейная (рис. 164, *Д*). Жизнеспособная мегаспора находится на обращенном к основанию мегаспорангия конце тетрады, благодаря чему она

¹ По мнению некоторых палеоботаников, у очень примитивных семенных растений в одном спорангии формировались и мега-, и микроспоры. Однако более правдоподобно, что многочисленные тетрады мелких спор представляют собой подвергавшиеся редукции и потому неразвитые мегаспоры.

приближена к источнику питательных веществ. Снабжение мегаспоры и гаметофита питательными веществами наиболее эффективно при их контакте с тканью спорофита. Поэтому в мегаспорангии почти всех известных семенных растений полости нет, он выполнен паренхимой, клетки которой растущая мегаспора, а затем и гаметофит разрушает и использует для питания. Поскольку мощная спорополлениновая оболочка сильно затрудняла снабжение споры и эндоспорического гаметофита, в эволюции семенных растений проявилась устойчивая тенденция к ее редукции, и у мегаспор большинства представителей Spermatophytina спорополлениновой оболочки нет.

Постоянное пребывание женского гаметофита в мегаспорангии благоприятствовало появлению дополнительных защитных образований. У самых примитивных известных семенных растений такую защиту обеспечивала *купула* из одного или двух рядов стерильных теломов, окружавших терминальный мегаспорангий (рис. 165, В). У некоторых видов внутри купулы располагалось несколько мегаспорангиев, окруженных каждый собственной купулой (рис. 165, Г). Наряду с защитой мегаспорангия теломы купулы, по-видимому, игра-

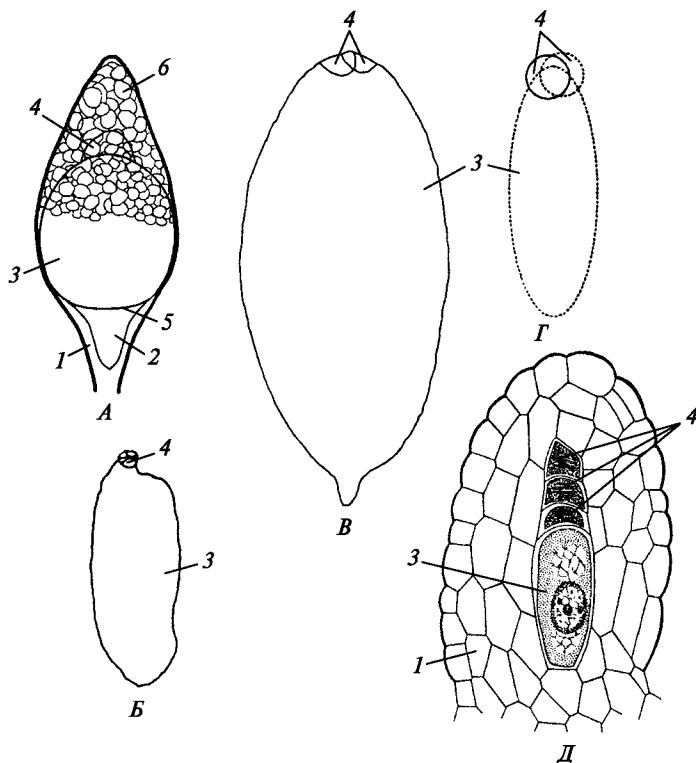


Рис. 164. Spermatophytina. Тетрады мегаспор:

А — реконструкция зрелого спорангия *Spermasporites allenii*; Б — тетраэдрическая тетрада у *S. devonicus*; В — тетраэдрическая тетрада у *Archaeosperma arnoldii*; Г — тетраэдрическая тетрада у *Elkinsia polymorpha*; Д — линейная тетрада у *Hydrilla verticillata*; 1 — спорангий; 2 — «ножка»; 3 — фертильная мегаспора; 4 — abortивные мегаспоры; 5 — экзоспорий («мегаспоровая мембрана»); 6 — «микроспоры»

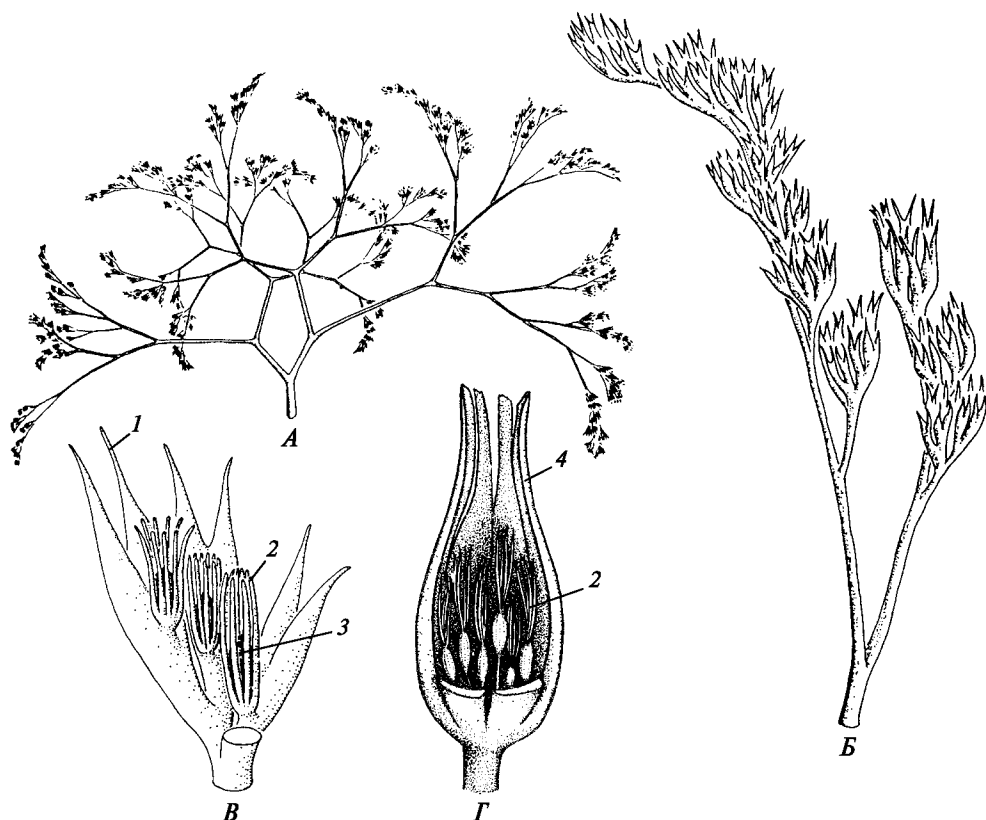


Рис. 165. Spermatophytina. Примитивные фруктификации:

A—B — внешний вид (*A*) и деталь (*Б*) фруктификации и группа семян (*B*) у *Moresnetia zaleskyi*; *Г* — группа семян в общей купуле *Calathospermum scoticum*; 1 — телом; 2 — частная купула-интегумент; 3 — мегаспорангий-нуцеллус; 4 — общая купула (частично удалена)

ли важную роль в опылении. В эволюции семенных растений теломы купулы все более срастались, формируя вокруг мегаспорангия сплошную защитную оболочку, или *интегумент*, с отверстием на верхушке — *микропиле* (рис. 166, *A—E*). У древних видов микропиле было довольно широким, с лопастным краем, а у современных — это узкий канал (рис. 166, *Ж*). Такой защищенный мегаспорангий называют *нуцеллусом*, а весь комплекс из нуцеллуса и интегумента — *семяпочкой*, или *семязачатком*¹. Из однорядной купулы возник простой интегумент (первично *унитегмальные* семяпочки — см. рис. 166, *Ж*). Двух-

¹ Во многих русскоязычных учебниках семяпочку до последнего времени интерпретируют как синангий из одного центрального фертильного спорангия-нуцеллуса, окруженного стерильными спорангиями, сросшимися друг с другом в интегумент. Эта *синангиальная гипотеза* происхождения семяпочки уже к 1970-м гг. стала анахронизмом. В конце XX в. была сформулирована так называемая *неосинангиальная гипотеза*, согласно которой купула представляла собой теломы, первоначально завершавшиеся спорангиями. Впоследствии они утратили свои терминальные спорангии и лишь после этого интегрировались в интегумент. Очевидно, что никаких синангиев при этом не возникало, и противопоставление неосинангиальной гипотезы *синтеломной гипотезе*, изложенной выше в основном тексте, по существу лишено оснований и носит скорее филологический характер.

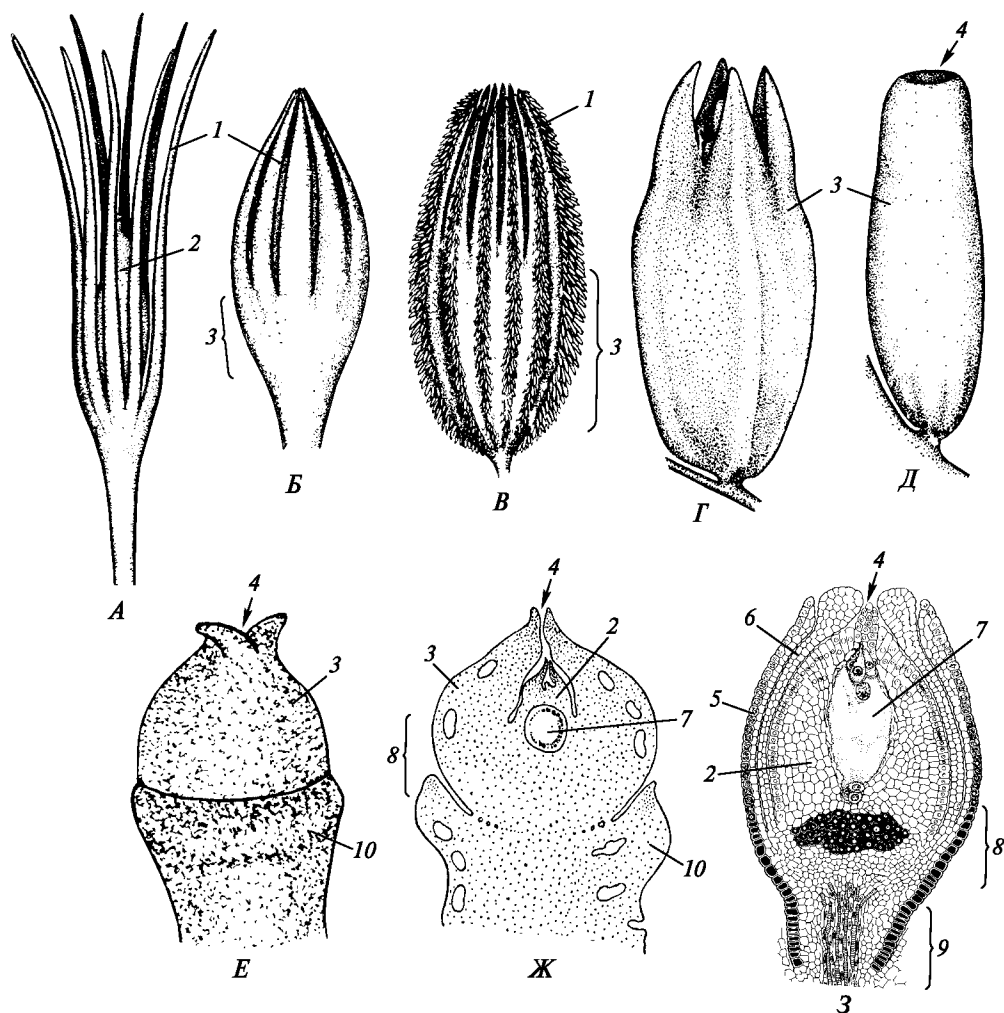


Рис. 166. Spermatophytina:

A—E — морфогенетический ряд становления семени: A — *Genomosperma kidstonii*; Б — *G. latens*; В — *Physostoma elegans*; Г — *Eurystoma angulare*; Д — *Stammnostoma huttonense*; Е — семечка *Ginkgo biloba*; Ж, З — сагитальные срезы унитегмальной (Ж — *G. biloba*) и битегмальной (З — *Polygonum coriarium*) семечек; 1 — купула; 2 — мегаспорангий-нуцеллус; 3 — интегумент; 4 — микропиле; 5 — наружный интегумент; 6 — внутренний интегумент; 7 — женский гаметофит; 8 — халаза; 9 — фуникулус; 10 — «воротничок»

рядные купулы преобразовывались в двойной интегумент (битегмальные семечки — рис. 166, З). Первоначально интегумент почти на всем протяжении был свободен от нуцеллуса, но в эволюции многих голосеменных он прогрессивно срастался с ним. В результате полного прирастания внутреннего интегумента к нуцеллусу битегмальные семечки преобразовывались во вторично унитегмальные с (вторично) простым интегументом. Семечки всех низших семенных растений имеют довольно массивный нуцеллус из нескольких слоев клеток, окружающих спорочит. Такие семечки называют *красси-*

нуцеллятными. У части высших семенных растений мощность нуцеллуса уменьшилась до одного-двух слоев клеток (*тенуинуцеллятные* семяпочки, см. гл. 5), но лептоспорангии в отделе Spermatophyta так и не возникли. Семяпочка располагается в типе на длинном или коротком *фуникулусе*, или *семяножке*. У некоторых представителей семяпочки сидячие. В основании семяпочки нуцеллус и интегумент/интегументы слиты друг с другом. Эту часть семяпочки называют *халазой*. У большинства таксонов низших семенных растений семяпочки *атропные* (ортотропные), т.е. места их прикрепления к фруктификации и микропиле лежат на одной прямой (рис. 166, *Е, Ж*). Лишь у немногих низших семенных растений и у высших семенных (Angiospermae) преобладают *анатропные* семяпочки с фуникулусом, изогнутым таким образом, что микропиле оказывается обращенным к его основанию (см. рис. 187, *Б; 191, Р*)¹.

Вследствие того что ископаемые женские гаметофиты семенных растений встречаются крайне редко и при том плохой сохранности, судить о строении и развитии гаметофитов приходится почти исключительно по современным видам. У всех их рост гаметофита сопровождается лишь кариокинезами. В результате образуется *ценоцит*, содержащий у разных представителей от нескольких сотен до всего четырех ядер. Затем в центрипетальном направлении проходят цитокинезы, вследствие которых тело гаметофита разделяется на клетки. Ткань женского гаметофита низших семенных растений по традиции называют *первичным эндоспермом*. Отдельные поверхностные клетки на его микропилярном конце становятся инициалами архегониев. Однако у более продвинутых представителей архегонии не образуются, и гаметофит непосредственно формирует яйцеклетку или как яйцеклетка функционирует одна из поверхностных клеток гаметофита на его микропилярном конце.

Микроспоры голосеменных растений во множестве развиваются в микроспорангиях и имеют мощную спорополлениновую оболочку, защищающую эндоспорический мужской гаметофит. Специфической чертой эволюционных преобразований спорополлениновой оболочки микроспор семенных растений стало образование линейного утонченного участка на дистальном полюсе — *сулькуса*. Он способствует изменению объема гаметофита сообразно степени его оводненности и, главное, выполняет роль апертуры. Первоначально микроспоры имели две апертуры: проксимальную трехлучевую лету и дистальный сулькус. Гаметофиты, развивающиеся в оболочке такой микроспоры, называют *предпыльцевыми зернами*. В эволюции разных групп семенных растений проксимальная апертура редуцировалась, и возникали *моносультатные* (*однобороздные*) микроспоры с единственной дистальной апертурой. Она напоминает лету монолетных спор, но не гомологична ей, так как находится на дистальном полюсе зерна, а не на проксимальном. Мужской гаметофит, развившийся в оболочке микроспоры, не имеющей проксимальной апертуры, называют *пыльцевым зерном*². Для обозначения оболочек предпыльцевых и пыльцевых зерен используют несколько измененную терминологию: *интина* — вместо эндоспория, *экзина* — вместо экзоспория и *перина* — вместо периспория.

¹ У высших семенных растений описан еще ряд типов семяпочек (см. гл. 5).

² У большинства высших семенных растений из класса Angiospermae вместо дистального сулькуса развиваются апертуры в экваториальной области или по всей поверхности пыльцевого зерна: *кольпусы* (борозды), *поры* или более сложно устроенные апертуры.

В ископаемом состоянии от мужского гаметофита сохраняется, как правило, только экзина. Поэтому о строении и развитии мужских гаметофитов семенных растений приходится судить главным образом по их современным представителям. В развитии гаметофита кариокинезы непосредственно сопровождаются цитокинезами, вследствие чего стадии ценоцита нет. Число клеток, из которых состоит мужской гаметофит, варьирует у разных семенных растений, но всегда значительно меньше, чем у женских гаметофитов тех же видов и редко превышает 10; наиболее редуцированные мужские гаметофиты состоят всего из двух клеток (не считая гамет).

Мужские гаметы не могут самостоятельно достичь яйцеклеток женских гаметофитов, исходно живших внутри нуцеллусов, зачастую расположенных высоко в кроне дерева. В репродуктивном процессе семенных растений есть особая *стадия опыления*, т.е. перемещения эндоспорического мужского гаметофита к семязпочке. Такое перемещение происходит пассивно с потоками воздуха (*анемофилия*), редко — воды (*гидрофилия*), а также посредством разных животных (*зоофилия*).

Исходным типом опыления семенных растений была анемофилия, для обеспечения которой микроспорангии вскрывались, высевая эндоспорические мужские гаметофиты в воздух. Теломы купулы, окружавшие мегаспорангий древнейших семенных растений, вероятно, создавали завихрения в воздушном потоке, отбрасывавшие предпыльцевые зерна на верхушку мегаспорангия (рис. 167). По аналогии с современными голосеменными растениями можно предположить, что на верхушке мегаспорангия располагалась железистая ткань (рис. 168, А), секретировавшая так называемую *опылительную каплю* (раствор сахаров), которая улавливала пролетающие зерна и обеспечивала питанием прорастающий из них мужской гаметофит. По мере формирования все более замкнутого интегумента функцию улавливания пыльцы принимал на себя *саль-*

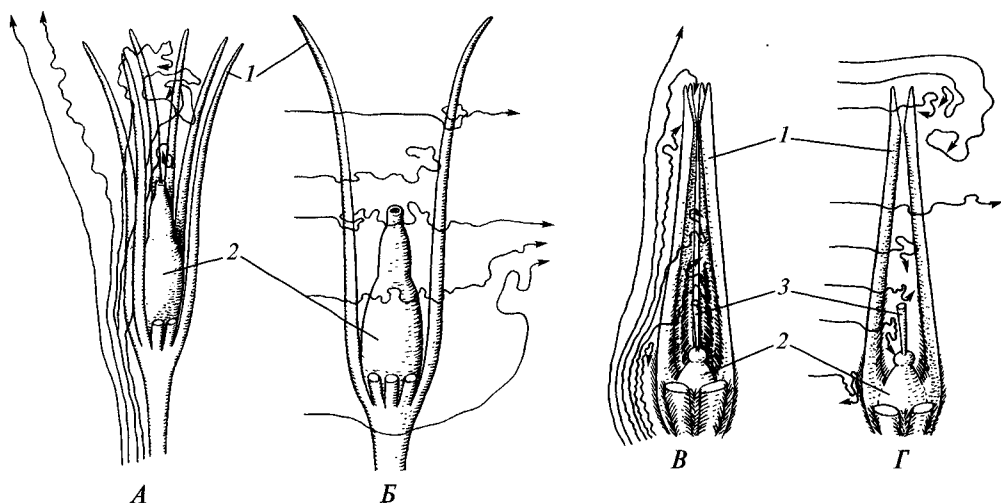


Рис. 167. Spermatophytina. Траектории полета предпыльцевых зерен около семязпочек *Genomosperma kidstonii* (А, Б) и *Salpingostoma dasu* (В, Г) при направлении ветра параллельно (А, В) и перпендикулярно (Б, Г) семязпочке: 1 — купула-интегумент; 2 — мегаспорангий-нуцеллус; 3 — сальпинкс

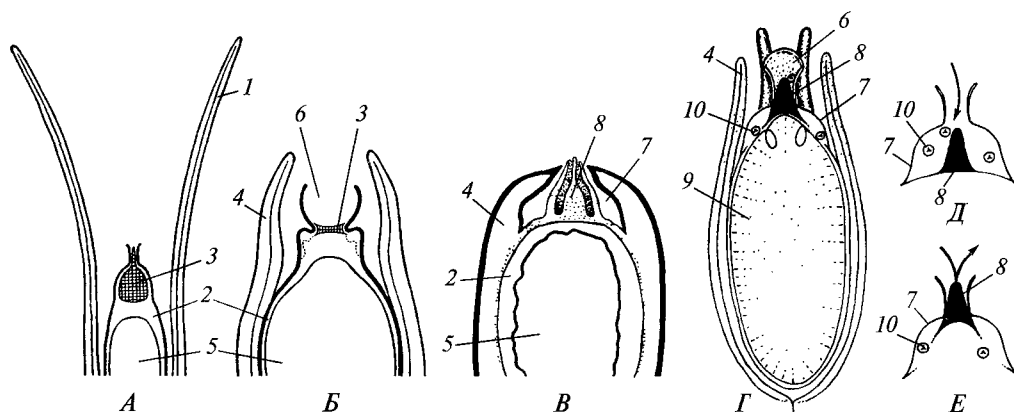


Рис. 168. Spermatophytina:

A—B — строение верхушки нуцеллуса (*A* — *Genomostoma kidstonii*; *B* — *Eurystoma angulare*, *B* — *Lagenostoma lomaxii*); *Г—E* — функционирование лагеностома; 1 — купула; 2 — мегаспорангий-нуцеллус; 3 — железистая ткань; 4 — интегумент; 5 — мегаспора; 6 — сальпинкс; 7 — лагено-стом; 8 — «колонка» (= «шест»); 9 — женский гаметофит; 10 — предпыльцевое зерно; стрелки на *Д*, *Е* — направление движения предпыльцевых зерен

пункс — стерильный вырост верхушки нуцеллуса трубчатой или воронковидной формы (рис. 168, *Б*). Дальнейшим усложнением сальпинкса стало появление **лагеностома**, представлявшего собой расширенную базальную часть сальпинкса, со дна полости которого поднималась колонка стерильной ткани (рис. 168, *В*). Лагеностом, вероятно, играл важную роль в репродуктивной биологии древних семенных растений, так как предотвращал попадание избыточных пыльцевых зерен в семяпочку (рис. 168, *Г—E*). У более продвинутых семенных растений (пред)пыльцевые зерна улавливает выделяемая верхушкой нуцеллуса опылительная капля, выступающая из узкого микропиле (рис. 169). На эту каплю оседают пыльцевые зерна. Позднее поверхностные клетки нуцеллуса поглощают раствор опылительной капли, втягивая ее таким образом внутрь семяпочки вместе с осевшими зернами. У некоторых продвинутых семенных растений верхушка нуцеллуса сильно вытянута в **микропилярную трубку**. У высших семенных растений пыльцу улавливает не семяпочка, а другие структуры фруктификации (см. ниже).

Уловленное зерно **прорастает пыльцевой трубкой**, которая внедряется в ткани спорофита и как гаустория обеспечивает питание растущего мужского гаметофита (рис. 170). Важно, что пыльцевая трубка никогда не вырастает через проксимальную апертуру (лету), а только через дистальный сулькус. Через лету предпыльцевые зерна высвобождали сперматозоиды (рис. 170, *Б*). После редукции проксимальной апертуры у пыльцевых зерен мужской гаметофит стал прорастать только через одну апертуру (соответственно сулькус — рис. 170, *В*; колюпус или пору). У сифоногамных семенных растений пыльцевая трубка не только поглощает питательные вещества из ткани нуцеллуса, но и перемещает спермии к яйцеклетке (рис. 170, *В*). В большинстве случаев во время прорастания зерна и роста пыльцевой трубки завершается формирование элементов мужского гаметофита и происходит гаметогенез, и только у ряда представителей Angiospermae все клетки гаметофита и гаметы образуются еще до высевива-



Рис. 169. Опылительная капля на верхушке
семяпочки *Taxus baccata*:

1 — семяпочка; 2 — опылительная капля

ния пыльцевого зерна из микроспорангия. Таким образом, мужской гаметофит семенных растений в отличие от женского вначале развивается эндоспорически автономно за счет резервов микроспоры и только на завершающем этапе онтогенеза, попав на семяпочку или иную воспринимающую структуру, получает питание напрямую от спорофита. Наличие в онтогенезе мужского гаметофита стадии эндоспорического существования и питания за счет резервов микроспоры обусловлено необходимостью его перемещения во внешней среде во время опыления.

Очень многим таксонам семенных растений как полностью вымершим, так и современным свойственны саккатные или квазисаккатные (пред)пыльцевые зерна. У саккатных зерен экзина расслаивается с образованием одной или нескольких (чаще всего двух) полостей в экваториальной зоне зерна; у более примитивных квазисаккатных зерен на месте полостей находятся альвеолярные (губчатые) участки экзины. Долгое время значение саккуса и квазисаккуса видели в увеличении парусности пыльцевых зерен анемофильных растений. Однако исследование современных анемофильных растений показало, что пыльца в воздухе очень быстро дегенерирует. Высокая парусность пыльцы невыгодна: хорошо летающие пыльцевые зерна слишком долго пребывали бы в воздухе и отмирали бы до попадания на семяпочку. Анемофильные растения производят относительно тяжелую пыльцу, что уменьшает ее разлет и невосполнимые траты. Учитывая это обстоятельство, некоторые ботаники предполагают, что саккус обеспечивает такую ориентацию пыльцевого зерна в опылительной капле, что апертура оказывается в наиболее выгодном для прорастания пыль-

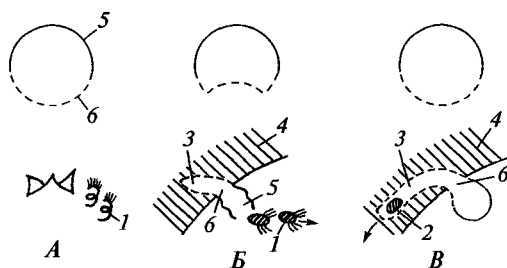


Рис. 170. Spermatophyta. Схемы вскрывания и прорастания гаметофитов из микроспоры (А), предпыльцевого (Б) и пыльцевого (В) зерен:

1 — сперматозоид; 2 — спермий; 3 — пыльцевая трубка; 4 — ткань нуцеллуса; 5 — проксимальный полюс; 6 — дистальный полюс

цевой трубки положении. Полеозэнтомологи считают, что саккатная (квази-саккатная) пыльца, или предпыльца, появилась в ответ на возникновение в карбоне насекомых *палинофагов*, специализированных на питании пыльцой. Большой объем саккатной пыльцы составляли заполненные воздухом ячейки из несъедобного спорополленина. Это снижало питательную ценность пыльцы и делало ее непривлекательной для палинофагов. С этими предположениями не согласуется, однако, редукция саккуса у целого ряда более поздних представителей, хотя палинофаги существуют и в настоящее время.

Половой процесс происходит у более примитивных форм через несколько месяцев после опыления (в некоторых случаях — уже после отделения семени от материнского растения), а у более продвинутых — через несколько недель или дней. Детали полового процесса и развития зародыша различаются у представителей разных таксонов семенных растений. Общей чертой зародышей является образование на одной прямой суспензора, *апекса корня*, лежащего *внутри от суспензора*, и апекса побега при *отсутствии ножки* (рис. 171).

После опыления (у высших семенных растений — после оплодотворения) начинается превращение семяпочки в семя. Микропиле зарастает, в интегументе/интегументах дифференцируются разные ткани, и он/они превращается в *семенную кожуру*. Семенную кожуру из единственного интегумента или ее часть, дифференцировавшуюся из наружного интегумента, называют *тестой*, а часть семенной кожуры, возникающую из внутреннего интегумента, — *тёмном*. Ткань нуцеллуса почти нацело разрушается растущим женским гаметофитом и/или зародышем, но иногда она сохраняется и в зрелом семени как *перисперм* из запасающей паренхимы. Женский гаметофит в виде паренхимного *первичного эндосперма* может также сохраняться или расходоваться на питание растущего зародыша. У высших семенных растений (*Angiospermae*) рано образуется *вторичный эндосперм* (см. ниже), который также может сохраняться в зрелом семени или полностью расходоваться на питание зародыша. По достижении определенной стадии развития семя отделяется от фуникулуса, в месте прикрепления которого остается *семенной рубец*.

Spermatophytina, согласно всем современным взглядам, представляют собой монофилетическую группу высших растений, древнейшие представители которой составляют комплекс трудно разграничиваемых форм. Более продвинутые формы сильно различаются по строению фруктификаций, деталям строения семяпочек, особенностям развития и структуры гаметофитов, семян и зародышей. Обладающие семенами растения традиционно подразделяют на покрытосеменные, или цветковые (*Angiospermae*), и голосеменные (*Gymnospermae*), из которых иногда выделяют в качестве третьего таксона оболочкосеменные (*Chlamydospermae*). Этим таксонам чаще всего прида-

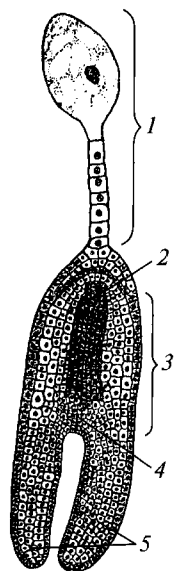


Рис. 171. *Spermatophytina*. Зародыш *Capsella bursa-pastoris* на средней стадии развития:

1 — суспензор; 2 — апекс корня; 3 — гипокотиль; 4 — апекс побега; 5 — семядоли

ют ранг отдела. В отделе Gymnospermae обычно различают классы гинкговые, саговниковые, хвойные, беннеттитовые и «семенные папоротники», к которым относят большинство вымерших примитивных голосеменных растений с вайями. Однако они представляют собой несколько эволюционных линий, связанных с резко различающимися современными голосеменными теснее, чем друг с другом. Поэтому о семенных папоротниках в традиционном объеме целесообразно говорить лишь как об определенном уровне организации, а не таксоне. Остальные привычные нам классы голосеменных растений различаются не менее резко, чем все они в совокупности отличаются от покрытосеменных. Поэтому в настоящее время в составе Spermatophytina правильнее различать пять таксонов одного ранга, отражающих пять основных эволюционных линий. В учебнике этим таксонам придан ранг класса.

4.2.1. Classis Platyspermae vel Ginkgoópsida — класс билатерально-семенные, или гинкговые

Класс возник в верхнем девоне и в настоящее время существует в виде единственного вида — *Ginkgo biloba* (гинкго двулопастный). Класс представлен главным образом *лентокаульными пикноксильными* деревьями; некоторые вымершие формы скорее всего были древесными лианами. Трофофиллы исходно были сложнорасчлененными вайями, но в ходе эволюции неоднократно происходило их упрощение с образованием простых листьев. Современному гинкго и многим ископаемым формам присущи схизогенные *слизевые* ходы, хотя некоторые ископаемые представители в схизогенных ходах, возможно, секретировали смолу. Исходно теломные фруктификации разными способа-

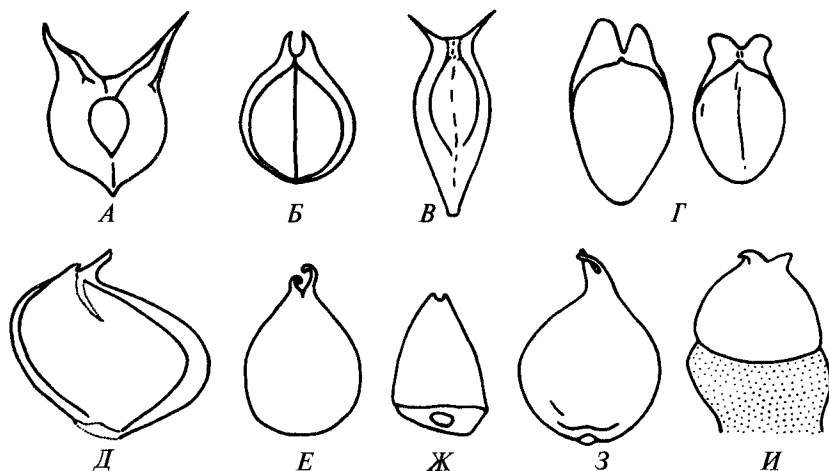


Рис. 172. Семена разных представителей Platyspermae:

А — нижнекарбоневый *Samaropsis bicaudata*; Б — среднекарбоневый *Comucarpus acutus*; В — среднекарбоневый *Eremopteris zamioides*; Г — верхнекарбоневая *Diceratosperma carpenteriána*; Д — нижнепермский *Callipteris* sp.; Е — пермско-триасовая *Tatarina* sp.; Ж — триасовый *Peltaspermum* sp.; З — триасовые *Umkomasiaceae*; И — начинающее развиваться семя современного *Ginkgo biloba*

ми преобразовывались в *спорофиллы*, присущие подавляющему большинству гинкговых. У некоторых представителей были микросинангии. Современному *Ginkgo* свойственна *зоидогамия*, тип оплодотворения у ископаемых форм достоверно неизвестен.

На протяжении всей своей истории представители Ginkgoopsida стойко сохраняли *билатеральную симметрию семени* с двумя проводящими пучками в интегументе, который закладывается двумя отдельными примордиями и проявляет характерную «двурогость» (рис. 172) хотя бы на ранней стадии развития семяпочки. Эта особенность семяпочек гинкговых, по-видимому, обусловлена тем, что их интегумент возник из двух стерильных теломов¹. Семяпочки и семена гинкговых всегда *атропные* и *без кутулы*.

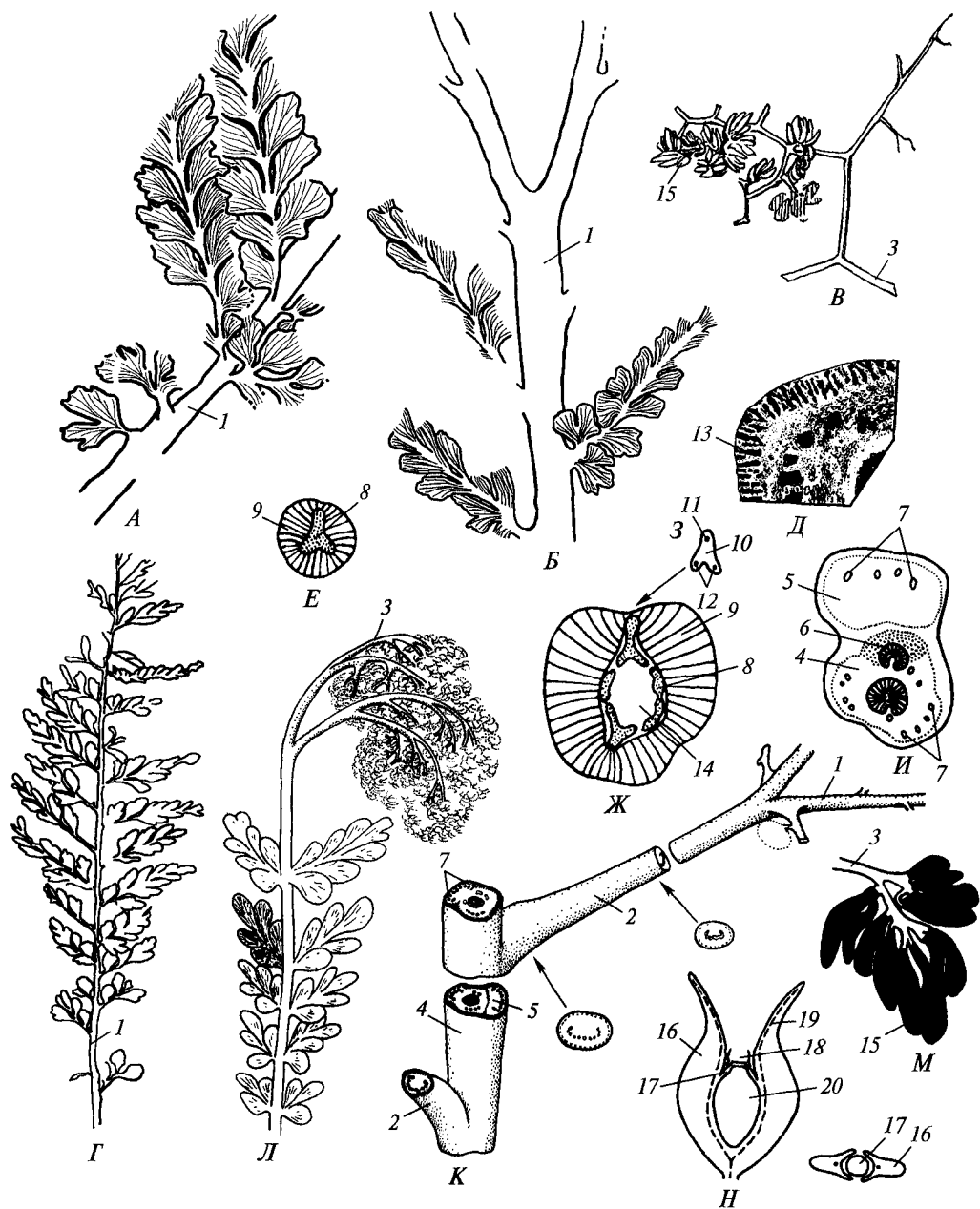
Ginkgoopsida свойственно высокое разнообразие фруктификаций, очевидно, не представляющее единого морфогенетического ряда. Соответственно в этом классе целесообразно выделить несколько подклассов, родственные взаимоотношения которых пока известны недостаточно точно.

Subclassis Calamopityádae — подкласс каламопитиевые

Подкласс, включающий единственный порядок Calamopityáles, объединяет наиболее древние и примитивные гинкговые, существовавшие в верхнем девоне и нижнем карбоне. Известные ископаемые остатки каламопитиевых не позволяют реконструировать облик целых растений. Судя по сохранившимся ветвям, это были древесные лептокаульные растения с крупными вайями-трофофиллами без прилистников (рис. 173, А, Б, Г). Перышки вайй имели открытое веерное жилкование. Вайи ряда представителей (*Sphenopteridium*) имели дихотомирующий рахис, тогда как у других (*Triphyllópteris*) рахис не дихотомировал.

Стебли каламопитиевых в большинстве случаев были полистелическими (рис. 173, Ж) с ответвлявшимися в радиальном направлении пучками листовых следов. Известны представители, у которых в сердцевинной паренхиме находились рассеянные трахеиды. Самые тонкие стебли были актиностелическими (рис. 173, Е). Протоксилома мезархная, причем в меристелах полистелы было по три тяжа протоксилемы — один периферический и два внутренних (рис. 173, З). Вторичная ксилема из трахеид с многочисленными очередными окаймленными порами на радиальных стенках и многорядных многослойных лучей сходна с вторичной ксилемой археоптерисовых. Несмотря на довольно значительное вторичное утолщение, в стеблях сохранялся толстый кортекс. На его периферии находились радиальные пластины склеренхимы (рис. 173, Д), которые вдоль стебля анастомозировали друг с другом, составляя единую сеть стереома. Такой кортекс называют *спаргáновой корой*. Из стебля в лист входило два (*Diichia*) или несколько (*Calamópitys*) проводящих пучков, объединявшихся в черешке в один U-образный пучок с множественными тяжами протоксилемы (рис. 173, И, К).

¹ Строение семяпочек самых древних представителей этого класса и тератологических семяпочек современного *Ginkgo* наводит на мысль о том, что исходно число теломов было большим и непостоянным, но в ходе эволюции очень быстро уменьшилось до двух. Процесс эволюционного уменьшения числа структур называют *олигомеризацией*.



Весьма своеобразные фруктификации каламопитиевых интерпретируют по-разному. И микроспорангии, и семечки располагались терминально на разветвленных осях (рис. 173, В, М), которые называют *спорокладами*. Расположение самих спорокладов в побеговой системе точно неизвестно. Наиболее полно сохранились спороклады *Triphyllopteris ubéris* (рис. 173, Л). Они выглядят как ось, дважды изотомически разветвленная на верхушке. Каждая из четырех ветвей далее ветвилась анизотомно до 4—5-го порядков. Терминальные

Рис. 173. Calamopityidae:

A — деталь пера вайи *Sphenopteridium palmátum*; *Б* — дихотомирующий рахис вайи *S. palmatum*; *В* — деталь фруктификации *Calathiops affinis*; *Г* — вайя *Triphyllópteris ubéris*; *Д* — анатомия коры стебля *Calamópitys embergéri*; *Е* — строение стелы стебля *Stenomyélon* sp.; *Ж*, *З* — строение стелы стебля *Calamópitys* sp. и деталь меристелы; *И* — анатомия узла *Calamópitys* sp.; *К* — реконструкция участка побега *Calamópitys embergeri*; *Л*, *М* — фруктификация *Triphyllopteris uberis* и ее деталь; *Н* — продольное и поперечное сечение семени *Lyrasperma scóica*; *1* — рахис; *2* — черешок; *3* — телом; *4* — стебель; *5* — основание чершка вайи; *6* — веточный след; *7* — листовой след; *8* — первичная ксилема; *9* — вторичная ксилема; *10* — метаксилема; *11* — периферийный тяж протоксилемы; *12* — внутренние тяжи протоксилемы; *13* — спаргановая кора; *14* — сердцевина; *15* — микроспорангий; *16* — интегумент; *17* — нуцеллус; *18* — сальпинкс; *19* — проводящий пучок; *20* — женский гаметофит

веточки завершались микроспорангиями. Базальная ось несла по бокам два ряда перышек, прикрепленных к оси продольно и сходных по форме с перышками трофофиллов (см. рис. 173, *Г* и *Л*). Чаще всего такую фруктификацию описывали как побег, завершающийся теломным спорокладом. В этом случае перышки следует признать за целые листья. Однако столь просто устроенные листья совершенно не характерны для Calamopityidae, а общая конструкция фруктификации подобна конструкции вайи с бифуркирующим рахисом. В то же время считать фруктификацию каламопитиевых спорофиллом также неправомерно, так как нет никаких оснований сомневаться в теломной природе ее спороносной дистальной части. Поэтому невозможно гомологизировать фруктификацию каламопитиевых с типичными основными органами высших растений¹. Сочетание в ее строении признаков вайи в проксимальной части и системы теломов — в дистальной, по-видимому, свидетельствует о незавершенности эволюционного становления спорофилла в этом подклассе.

Микроспорангии каламопитиевых весьма примитивны и в изолированном состоянии не всегда легко отличимы от спорангиев тримерофитовых. В микроспорангиях формировались примитивные трилетные *микроспоры* без кавы.

Семена каламопитиевых также очень примитивны: даже в зрелом семени хорошо заметно, что интегумент состоит из двух лопастей, широко расходящихся на верхушке (рис. 173, *Н*), так что о микропиле еще не приходится говорить. От фуникулуса почти до верхушек лопастей по интегументу проходили два основных проводящих пучка. В некоторых семенах наряду с этими двумя пучками в основании интегумента обнаружены короткие дополнительные пучки. Интегумент был на большом протяжении сросшимся с нуцеллусом, который не имел собственной проводящей системы и завершался коротким сальпинксом с маленьким лагеностомом.

Гаметофиты и зародыши каламопитиевых неизвестны.

Subclassis Arberíidae — подкласс арбериевые

Единственный порядок — **Arberiáles (= Glossopteridáles)** — включает полностью вымершие растения, известные со среднего карбона по пермь. Достоверно реконструировать их облик пока невозможно, но, вероятнее всего, это были крупные деревья с толстыми пикноксилическими стволами (рис. 174, *А*). Мощ-

¹ Подобные «не поддающиеся» гомологизации органы называют органами *sui generis*.

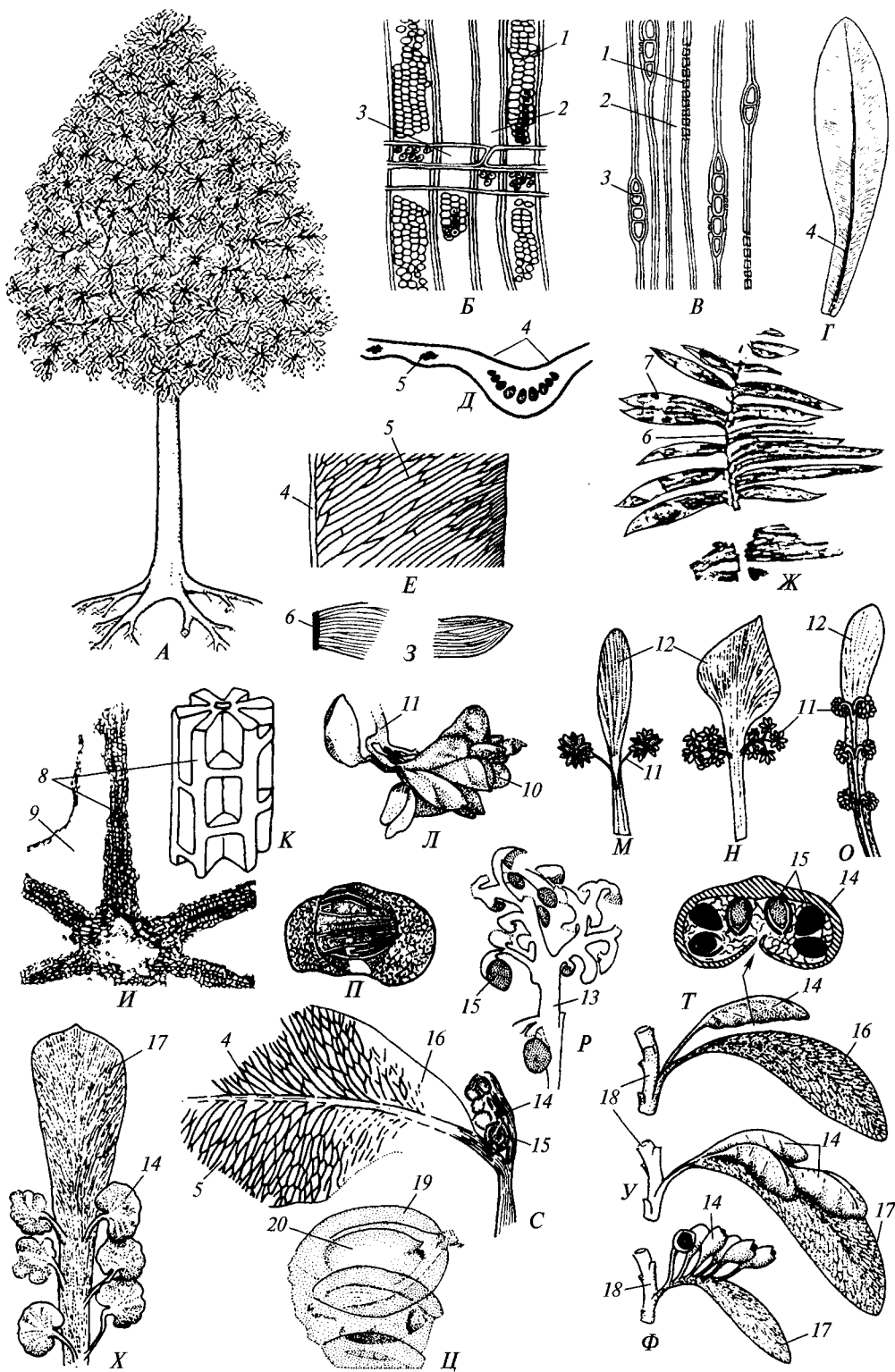


Рис. 174. Arberiiidae:

А — возможный облик растений, составленный по листьям *Glossopteris* sp., стволам *Dadóxylon* sp. и корням *Vertebraria* sp.; Б, В — радиальный и тангенциальный срезы вторичной ксилемы *Araucarioxylon rangeiforme*; Г, Д — внешний вид и поперечный срез пластинки листа *Glossopteris* sp.; Е — жилкование пластинки листа *G. indica*; Ж, З — внешний вид части листа *Pteronilssonina gopalii* и жилкование его сегмента; И, К — часть поперечного среза ксилемного цилиндра молодого корня *Vertebraria* sp. и внешний вид его вторичной ксилемы; Л — часть микроспорокада *Arberia africana*; М — спорофилл *Eretmonia cooalensis*; Н — спорофилл *E. utkalensis*; О — спорофилл *Glossotheca* sp.; П — пыльцевое зерно *Arberia vulgaris*; Р — мегаспороклад *Arberia minásica*; С — фруктификация *Australoglossa walkonii*; Т — внешний вид фруктификации и поперечный срез фертилигера *Dictyopteridium* sp.; У — спорофилл *Jambadostróbus pretiosus*; Ф — спорофилл *Denkania indica*; Х — спорофилл *Lidgettonia mucronata*; Ц — ссмена *Senotheca murulidihensis*; 1 — пора; 2 — трахеида; 3 — луч; 4 — средняя жилка; 5 — боковая жилка; 6 — рахис; 7 — сегмент листа; 8 — вторичная ксилема; 9 — аэренхима; 10 — микроспорангий; 11 — микроспороклад; 12 — микроспорофилл; 13 — мегаспороклад; 14 — фертилигер; 15 — семя; 16 — кроющий лист; 17 — мегаспорофилл; 18 — стебель; 19 — интегумент; 20 — нуцеллус

ная вторичная ксилема (рис. 174, Б, В) состояла из продольных точечных трахеид и однорядных немногослойных лучей. Окаймленные поры располагались на радиальных стенках поочередно или продольными рядами, причем участки с порами чередовались с участками стенок без пор подобно тому, как это можно видеть во вторичной ксилеме у *Progymnospermae* и *Calamopityidae*.

Преобладающим типом листа был простой линейный перистонервный лист с многопучковой средней жилкой и многочисленными однотипными однопучковыми дихотомирующими и редко анастомозирующими (*Glossopteris*) или неанастомозирующими (*Rhabdotaenia*) жилками (рис. 174, Г—Е, С). Известны также простые линейные веернонервные листья без средней жилки (*Gangamopteris*) и однаждыперистые листья с дихотомирующим рахисом и линейными параллельно-нервными сегментами (*Pteronilssonina* — рис. 174, Ж, З).

Уникально вторичное строение корней арбериевых. Вторичная ксилема из точечных трахеид вначале формировалась в виде узких радиальных пластин (рис. 174, И), местами соединенных горизонтальными перемычками вторичной ксилемы (рис. 174, К). Между участками вторичной ксилемы расположена аэренхима. Впоследствии вторичная ксилема формировалась по всей окружности, и цилиндр ее, как футляр, покрывал снаружи внутреннюю часть вторичного прироста с пластинами ксилемы и аэренхимой.

Наиболее примитивные представители арбериевых имели *пазушные спороклады* (см. рис. 174, С). У более продвинутых форм они переместились на *адаксиальную* сторону кроющего листа, ставшего таким образом *спорофиллом*.

Микроспороклады всех арбериевых состояли из ветвящихся осей с терминальными спорангиями (рис. 174, Л). При наличии спорофилла микроспороклады располагались вдоль его средней жилки (рис. 174, О) или супротивно по бокам в дистальной части черешка (рис. 174, М, Н). В микроспорангиях развивалась пыльца, зерна которой имели два мешковидных ячеистых вздутия экзины — *квасисаккусы* (рис. 174, П).

Семенные пазушные спороклады примитивных арбериевых (рис. 174, Р) также были ветвистыми, но уплощенными таким образом, что терминальные семена располагались на них абаксиально относительно стебля материнского побега. Более продвинутым таксонам были свойственны пластинчатые многосеменные *фертилигеры* (рис. 174, С), которые можно считать результатом

эволюционного усиления уплощенности спороклада и срастания его ветвей. Дальнейшим усложнением фертилигера стало заворачивание его краев на абаксиальную сторону (рис. 174, *Т*), что обеспечивало лучшую защиту развивающихся семян. У *Denkania* фертилигер приобрел чашевидную форму (рис. 174, *Ф*). Фертилигеры по одному (рис. 174, *С*, *Т*) или по несколько (рис. 174, *У*—*Х*) располагались в пазухе листа (рис. 174, *С*, *Т*) либо на его адаксиальной стороне вдоль средней жилки (рис. 174, *У*, *Ф*) или латерально двумя рядами (рис. 174, *Х*). Интегумент и нуцеллус на большем протяжении были разделены довольно широкой щелью и срастались лишь в самом основании семязпочки (рис. 174, *Ц*).

Гаметофиты арбериевых неизвестны, но в некоторых семенах заметна разрушенная верхушка нуцеллуса (рис. 174, *Ц*), что указывает на формирование у них пыльцевой камеры и зоидогамии.

Зародыши арбериевых также неизвестны.

Строение наиболее примитивных — пазушных — спорокладов арбериевых заставляет думать, что у предка *Arberiidae* теломная фруктификация была настоящей пазушной ветвью, а не располагалась дистально на листовидном в основании органе, как у *Calamopityidae*. Прототипом ее, следовательно, была более примитивная фруктификация, чем таковая каламопитиевых. Кроме того, интегумент у арбериевых слит с нуцеллусом в значительно меньшей степени, чем у *Calamopityidae*, что, вероятно, представляет более примитивное состояние. Поэтому *Arberiidae* не могли произойти от *Calamopityidae*. В пределах подкласса *Arberiidae* реализовывалась тенденция к преобразованию теломной фруктификации в спорофилл, но вполне оригинальным способом, не похожим на таковые у *Calamopityidae* и других *Ginkgoopsida*. Это позволяет приписать арбериевым ранг подкласса¹.

Subclassis Ginkgoidae — подкласс гинкговые

Для возникших не позднее среднего карбона гинкговых характерны *спорофиллы*, на которых микроспорангии и семязпочки располагаются на *абаксиальной стороне*. У большинства представителей спорофиллы сильно видоизменены и у многих более поздних гинкговых похожи на спороклады (проявление псевдоциклической эволюции). Однако они связаны довольно полными рядами переходных форм с типичными спорофиллами наиболее примитивных представителей. Никаких следов спорокладов у наиболее примитивных гинкговых нет. Строение спорокладов и их расположение на растении у предков *Ginkgoidae* неизвестны. Предполагают, что у них, в отличие от арбериевых, спорофилл возник не в результате срастания пазушной теломной фруктификации с кроющим листом, а путем *гомеозиса*, то есть развития спорангиев сразу в «неположенном» месте из-за гомеозисной мутации, спороклады же бесследно исчезли. То, что некоторым примитивным формам были присущи мегаспорофиллы со стерильными базальными перьями (рис. 175, *В*), позволяет допустить возникновение спорофиллов гинкговых из фруктификаций, по-

¹ По мнению некоторых ботаников, арбериевые близкородственны кейтониевым, покрытосеменным и, возможно, беннеттитовым.

добных таковым каламопитиевых. Ginkgoidae — самый большой и разнообразный подкласс *Platyspermae*, возможно, заслуживающий разделения на несколько подклассов.

Ordo Callistophytáles — порядок каллистофитовые

Каллистофитовые известны со среднего карбона до перми включительно. До сих пор удалось реконструировать облик целого растения только представителей рода *Callistophýton*. Это были стланики с лежащими и укореняющимися в узлах побегами (рис. 175, А). Их стебли диаметром до 3 см были отчетливо уплощены дорсовентрально и, как и у каламопитиевых, имели *спаргановую кору* (рис. 175, Д). Однако стела стебля была типичной *эвстелой* с двухпучковыми веточными следами и своеобразными листовыми следами. Листовой след состоял в основании из *одного* пучка, ответвлявшегося от стеблевого пучка. Выше середины следа этот пучок *раздваивался*, и обе его ветви в узле входили в черешок листа, в котором сливались в один пучок. Вторичная ксилема занимала сравнительно небольшой удельный объем стебля, но при этом формировалась и в пучках листовых следов (рис. 175, Д). Почki имели *почечные чешуи-катафиллы*.

Трофофиллы (рис. 175, А, Б) каллистофитовых представлены чаще всего дваждыперистыми вайями с простым или бифуркирующим рахисом. Возможно, что были также формы с бифуркирующим черешком и формы с однажды перистыми вайями (*Paragondwanidium*). Жилкование перышек открытое перисто-веерное (рис. 175, Е). Спорофиллы примитивных каллистофитовых были очень сходны с трофофиллами, а у продвинутых представителей они имели более узкие и слабее расчлененные перышки, чем стерильные вайи (рис. 175, Б и В). Вероятно, что в *Callistophytales* следует включить и *Spermópteris* с простыми цельными мегаспорофиллами (рис. 175, Г).

На абаксиальной стороне микроспорофиллов, по бокам от медианной плоскости перышек, развивались *синангии* из 5—9 сросшихся менее чем на половину своей длины микроспорангиев, располагавшихся кольцом и вскрывавшихся продольной щелью со стороны, обращенной внутрь кольца спорангиев (рис. 175, Ж—И). В *стенке спорангия*, обращенной наружу, располагался *проводящий пучок*. В спорангиях развивалась предпыльца (у примитивных форм) и пыльца (у продвинутых форм). Экзина расслаивалась с образованием *настоющего, полого саккуса*, опоясывавшего зерно по экватору (рис. 175, К, Л).

У каллистофитовых известны уникальной сохранности мужские гаметофиты, что позволило реконструировать их строение и развитие. Они оказались такими же, как у современных *Pinales*. В семяпочках мужские гаметофиты прорастали через *дистальную* апертуру *ветвящейся* пыльцевой трубкой (рис. 175, М), что позволяет предполагать зоидогамию каллистофитовых.

Мегаспорофиллы среднекарбоновых каллистофитовых несли по одной семяпочке на базископической (обращенный к основанию) лопасти каждого перышка (рис. 175, Н). У более поздних представителей семяпочки располагались в медианной плоскости перышка (рис. 175, О), причем у ряда форм базальные перья были стерильными (рис. 175, В). У *Spermópteris* семяпочки располагались двумя рядами вдоль краев мегаспорофилла (рис. 175, Г).



Двухлопастность интегумента хорошо заметна даже у сформировавшихся семян (рис. 175, *Р*, *С*), однако у семяночек каллистифитовых уже было настоящее микропиле в виде длинного узкого канала (рис. 175, *П*, *Р*). На верхушке нуцеллуса образовывался сальпикс путем разрушения клеток нуцеллуса. Интегумент срастался с нуцеллусом лишь в основании (рис. 175, *П*). В сформировавшихся семенах интегумент дифференцирован на наружную сочную *саркотесту*, среднюю *склеротесту* и внутреннюю мягкую *паренхотесту*, что, ве-

Рис. 175. Callistophytales:

А — реконструкция внешнего вида *Callistophyton* sp.; Б — трофофилл *Paragondwanidium sibiricum*; В — мегаспорофиллы *Gondwanotheca sibirica* со стерильными базальными перьями (слева) и без стерильных базальных перьев (справа); Г — мегаспорофилл *Spermopteris coriacea* с абаксиальной стороны; Д — анатомическое строение стебля *Callistophyton* sp.; Е — жилкование перышек трофофилла *C. boysssetii*; Ж — участок микроспорофилла *Callandrium callistophytoides* с адаксиальной стороны; З, И — продольный и поперечный срезы синангия *Idanothekion glandulosum*; К — пыльцевое зерно *Callandrium* sp. с дистального полюса; Л — строение мужского гаметофита *Callandrium* sp.; М — прорастание мужского гаметофита *Callospermation* sp.; Н, О — участки мегаспорофилла примитивного (Н) и более продвинутого (О) типов *Dicksonites* sp.; П — семя *Callospermation pusillum* в разрезе; Р — внешний вид семени *Angarocarpus ungensis*; С — продольный разрез семени *Cornucarpus* sp.; 1 — корень; 2 — стебель; 3 — вайя; 4 — спаргановая кора; 5 — листовая след; 6 — первичная ксилема; 7 — вторичная ксилема; 8 — флоэма; 9 — синангий; 10 — проводящий пучок; 11 — секреторное вместилище; 12 — фертильное перышко; 13 — стерильное перышко; 14 — сулькус; 15 — саккус; 16 — проталлиальные клетки; 17 — антеридиальная клетка; 18 — сифоногенная клетка; 19 — рубец от опавшего семени; 20 — интегумент; 21 — микропиле; 22 — нуцеллус; 23 — сальпинкс; 24 — женский гаметофит; стрелка указывает на место бифуркации рахиса

роятно, представляет собой приспособление к *эндозоохорному* распространению семян какими-то позвоночными животными¹. Снабжающий семяпочку проводящий пучок завершается в халазе *чашевидным расширением*, от которого ответвляются четыре пучка в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Два из них проходят в саркотесте почти до вершины лопастей интегумента (рис. 175, П), а два других слепо оканчиваются в его основании. Строение женского гаметофита и зародыша каллистофитовых неизвестно.

Если признавать гомеозисное возникновение спорофиллов каллистофитовых, то можно допустить происхождение Callistophytales от Calamopityales.

Ordo Gigantonomiáles — порядок гигантономиевые

Существовавшие в перми гигантономиевые известны лишь по трофо- и спорофиллам. Наиболее характерной эволюционной тенденцией гигантономиевых было упрощение листьев путем постепенного слияния перышек и перьев краями, которое начиналось с дистальных элементов и распространялось базипетально². Возникавшие таким путем листья палеоботаники называют *когерентными*. Известны также полностью некогерентные вайи *Emplectopteris* с очень примитивным сетчатым жилкованием (рис. 176, А, Б), но этот род сочетал признаки гигантономиевых и каллистофитовых и, возможно, должен быть включен в Callistophytales. Самые примитивные вайи несомненных гигантономиевых были уникогерентного типа. Это были дважды перистые вайи, у которых дистальные перышки были слиты друг с другом, а базальные — свободны (рис. 176, В, Г). У более продвинутых бикогерентных листьев все перышки были слиты друг с другом, а кроме того, были слиты и дистальные перья (рис. 176, Д). Наиболее продвинутые трикогерентные листья имели цель-

¹ *Эндозоохория* — вариант зоохории, когда животные *проглатывают*, не разжевывая, диаспоры ради сочной оболочки или каких-либо придатков. Слой склеренихимы предохраняет зародыш от переваривания. С экскрементами он выделяется во внешнюю среду и прорастает.

² Морфогенетически это проявлялось, наоборот, как незавершенное расчленение примordia на элементы.

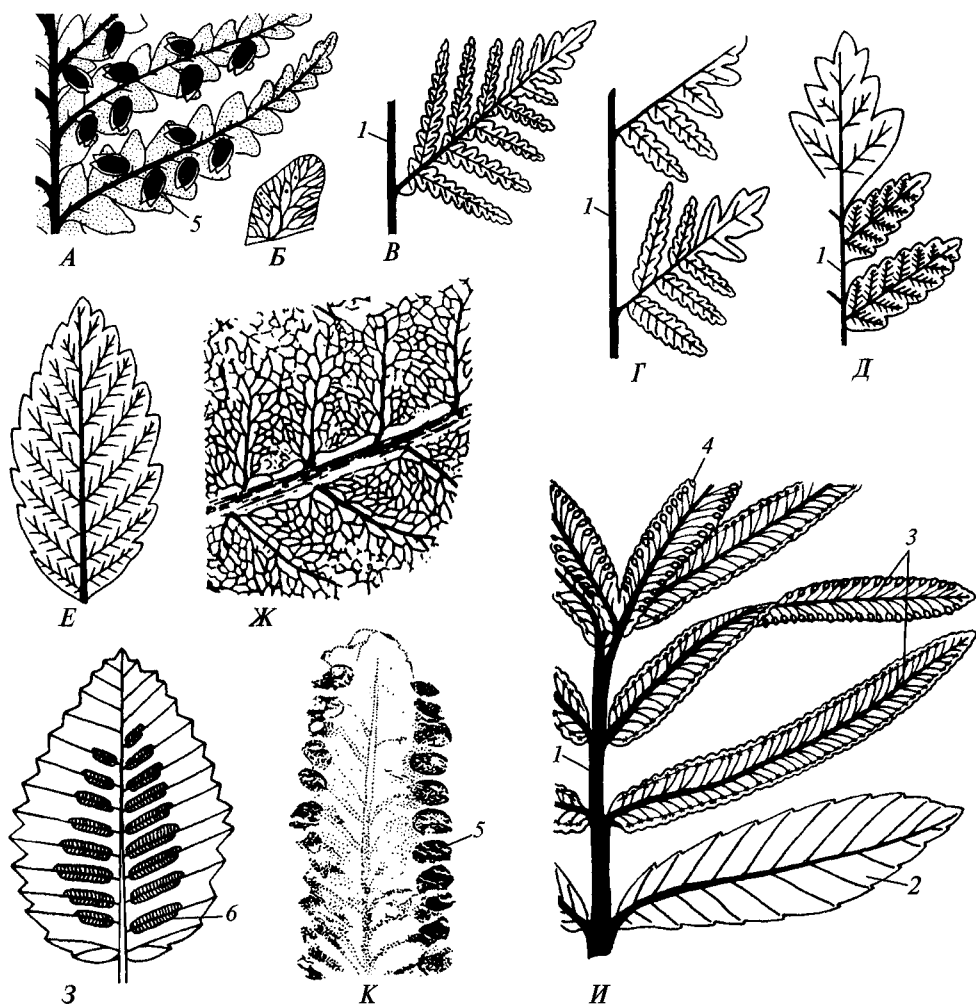


Рис. 176. Gigantonomiales:

А, Б — деталь мегаспорофилла *Emplectopteris triangularis* с абаксиальной стороны и жилкование его перышка; В — перо уникогерентного листа *Emplectopteridium* sp.; Г — деталь уникогерентного листа *Gigantonoclea lagrelii*; Д — деталь бикогерентного листа *G. halleii*; Е — трикогерентный лист *Gigantopteris taiyuanensis*; Ж — жилкование пера *G. dictyophylloides*; 3 — микроспорофилл *Gigantotheca paradoxa* с абаксиальной стороны; И — часть мегаспорофилла *Gigantonomia fukiensis* с адаксиальной стороны (часть перьев повернута абаксиальной стороной вверх); К — часть фертильного пера *G. fukiensis* с абаксиальной стороны; 1 — рахис; 2 — стерильное перо; 3 — фертильное перо; 4 — рубец от опавшего семени; 5 — семя; 6 — группа микроспорангиев

ную пластинку, так как все их перья были слиты друг с другом (рис. 176, Е). Листьям гигантономиевых было присуще сетчатое жилкование, в котором хорошо заметны следы слияния краями перышек и перьев (рис. 176, Ж).

Гигантономиевые имели микро- и мегаспорофиллы, весьма сходные с трофофиллами. Однако спорофиллы некоторых представителей в отличие от трофофиллов сохраняли ясно заметные следы бифуркации рахиса (рис. 176, И). На абаксиальной стороне микроспорофиллов вдоль крупных боковых жилок рас-

полагались группы микроспорангиев (рис. 176, 3), но до сих пор не удалось установить, были ли это сорусы или синангии. Семена прикреплялись поодиночке субмаргинально на абаксиальной стороне мегаспорофиллов (рис. 176, И) и были обращены к краю листа ребром (рис. 176, К). У мегаспорофиллов фертильными могли быть не все перья (рис. 176, И).

Существование *Emplectopteris*, сочетающего признаки гигантономиевых и каллистофитовых, делает весьма вероятным предположение о происхождении Gigantonomiales от Callistophytales. Сетчатое жилкование трикогерентных листьев гигантономиевых сходно с жилкованием пластинок листьев примитивных цветковых растений. Одно время в этом видели веское свидетельство родства между обоими таксонами. Недавно, уже в XXI в., в остатках гигантономиевых обнаружен тритерпеноид олеанин, выявленный и у некоторых покрытосеменных, что также как будто бы указывает на родство этих таксонов. Однако временной интервал между позднепермскими Gigantonomiales и самыми древними известными достоверными нижнемеловыми покрытосеменными слишком велик для того, чтобы считать эти сходства проявлением (близкого) родства. Кроме того, у покрытосеменных семязачатки располагаются на абаксиальной стороне плодолистика и имеют, по-видимому, радиальную симметрию (см. гл. 5).

Ordo Peltaspermatáles — порядок пельтаспермовые

Верхнекарбоново-пермские пельтаспермовые — наиболее разнообразный порядок во всем классе Ginkgoopsida. Это были древесные растения, некоторые — довольно крупные с диаметром ствола до 61 см и предполагаемой высотой до 30 м. Одних представителей реконструируют как пахикаульные максиальные неветвящиеся деревья типа современных древовидных папоротников, тогда как других считают лептокаульными пикноксильными интенсивно ветвящимися деревьями, напоминающими обликом современные древесные хвойные. Некоторым пельтаспермовым был свойствен диморфизм побегов, причем ауксбласты и брахибласты могли в ходе морфогенеза преобразовываться друг в друга (рис. 177, А—В). Стебли были эвстелическими с двухпучковыми листовыми следами (рис. 177, Е), причем пучки одного листового следа ответвлялись от смежных стеблевых пучков (рис. 177, Ж). Стереом представлен кольцом склеренхимы, располагавшейся, вероятно, на границе между кортексом и флоэмой (рис. 177, Г, Е). Спаргановой коры не было. Вторичная ксилема была представлена либо сплошным цилиндром (*Kyklóxylon*, *Kirjamkenia* — рис. 177, Г), либо клиньями, разделенными широкими паренхимными лучами (*Rhexóxylon* — рис. 177, Д). В стволах последнего типа иногда находят перимедуллярные проводящие пучки, в которых камбий откладывал вторичную ксилему как центрифугально, так и центрипетально.

По многообразию листьев пельтаспермовые уступают только цветковым растениям. Наиболее примитивные листья были однажды-триждыперистыми вайями с простым или дихотомирующим главным рахисом и веерным жилкованием (*Callipteris*, *Dicroideum* и др. — рис. 177, И—Л). У части пельтаспермовых, как и у гигантономиевых, возникли когерентные листья (*Scytophyllum* — рис. 177, Р), в том числе и с несовершенным перисто-сетчатым жилкованием

Рис. 177. Peltaspermatales:

А — реконструкция внешнего вида ауксибластов *Tatarina conspicua*; Б — брахибласт *T. conspicua*; В — переход ауксибласта в брахибласт у *T. conspicua*; Г, Е, Ж — анатомия междоузлия, узла и схема строения листового следа *Kirjamkenia lobata*; Д — анатомия молодого ствола *Rhexóxylon tetrapteroides*; З — жилкование перышек *Callipteris conferta*; И — участок вайи *C. bexellii*; К, Л — внешний вид и жилкование пера *Dicroidium rhomboidale*; М—П — переход от перисто-рассеченных к простым листьям в роде *Tatarina* (*T. pinnata*, *T. lobata*, *T. conspicua*, *Tatarina* sp.); Р — жилкование когерентного листа *Scytophyllum neuburgianum*; С — лист *Phylladoderma* sp.; Т — лист *Rhipidopsis ginkgoides*; У, Ф — участок листа и жилкование *Fúrcula granulifera*; Х—Ш — переход от вайи к многократно дихотомирующим листьям (*Callipteris lyratifolia* var. *stricta*, *C. flabellifera*, *Dichophyllum moorei*, *Mauerites gracilis*); 1 — удлиненная часть побега; 2 — укороченная часть побега; 3 — катафилл; 4 — вторичная ксилема; 5 — кора; 6 — луч; 7 — сердцевина; 8 — медуллярный пучок; 9 — механическая ткань; 10 — стеблевые пучки; 11 — пучки листового следа

(*Fúrcula* — рис. 177, У, Ф). Многим пельтаспермовым были присущи простые перисто-раздельные, перисто-лопастные или цельные листья с веерным (*Tatarina*) или параллельным либо дуговым (*Phylladoderma*) жилкованием (рис. 177, М—П, С). Возможно, что в этом порядке были и растения с необычными для «голосеменных» пальчатыми листьями с веерным жилкованием листочков (*Rhipidopsis* — рис. 177, Т). Другим направлением эволюции листа в порядке стало формирование листьев с многократно дихотомирующими линейными долями (некоторые *Callipteris*, *Dichophyllum*, *Mauerites* — рис. 177, Х—Ш). У некоторых представителей Peltaspermatales выявлены катафиллы (почечные чешуи) (рис. 177, Б). Многие пельтаспермовые были листопадными деревьями.

Характерной чертой эволюции пельтаспермовых было глубокое *преобразование спорофиллов*, в ходе которого они нередко приобретали сходство с системой ветвящихся теломов¹. Особенно быстро подобным образом преобразовывались микроспорофиллы.

Уже у самых примитивных микроспорофиллов (*Callipterianthus*) перышки фертильных перьев были редуцированы до узких линейных сегментов и несли субтерминально на абаксиальной стороне группу микроспорангиев. Стерильные перья микроспорофиллов тоже редуцированы, хотя и в значительно меньшей степени (рис. 178, А). Микроспорофиллы более продвинутого типа (*Antholithus*, *Antevsia*) не имели стерильных перьев, а их фертильные перья с пластинками, редуцированными до узких линейных или даже цилиндрических долей, составляли уплощенную или трехмерно разветвленную фруктификацию с (?) терминальными пучками микроспорангиев (рис. 178, Б—Е). Другой продвинутый тип микроспорофиллов был представлен разветвленным рахисом с терминальными лопастными пластинками, несшими по всей своей абаксиальной стороне многочисленные отдельные микроспорангии (рис. 178, З). Эволюционным производным таких микроспорофиллов, вероятно, были фруктификации *Harrisiothecium*, состоявшие из разветвленного рахиса с терминальными двухстворчатыми *капсулами*, сложенными на абаксиальную сторону и вмещающими множественные микроспорангии (рис. 178, И). У разных пельтаспермовых были как сорусы микроспорангиев, так и синангии (рис. 178, Ж), причем эволюция шла, по-видимому, от синангиев к сорусам.

¹ Еще одно проявление свойственной высшим растениям псевдоциклической эволюции.



Пельтаспермовые образовывали пыльцевые зерна, которые могли быть (у разных представителей) моно-, диквазисаккатными и безмешковыми (рис. 178, К—М).



Рис. 178. *Peltaspermatales*:

A — часть микроспорофилла *Callipterianthus amhardtii*; *B* — часть микроспорофилла *Antholithus wettsteinii*; *B—Д* — части микроспорофиллов *Antevsia zeileri*, *A. wettsteinii* и *Antevsia* sp.; *E* — деталь перышка микроспорофилла *Antevsia* sp.; *Ж* — участок микроспорофилла *Schuetzia anomala*; *З* — пельтоид *Pterichus johnstonii* с микроспорангиями; *И* — микроспорофилл, парные капсулы (одна раскрыта) с микроспорангиями и поперечный срез капсулы *Harrisotheicum marsilioides*; *K* — моноквазисаккатное пыльцевое зерно *Schuetzia anomala*; *Л* — квазидисаккатное пыльцевое зерно *Vesicáspora* sp.; *M* — безмешковое пыльцевое зерно *Stiphorus crassus*; *H* — участок фертильного побега *Trichópitys heteromorpha* с мегаспорофиллом; *O—P* — *Biarmópterus pulchra*, внешний вид мегаспорофилла с абаксиальной стороны, реконструкция пера и верхушка перышка с абаксиальной стороны; *C* — семенные перья мегаспорофилла *Autunia milleryensis* с адаксиальной стороны; *T* — парные семенные перья с адаксиальной стороны и поперечный срез пера *Stiphorus crassus*; *У* — парные семенные перья *Stiphorus* sp. с абаксиальной стороны; *Ф* — парные семенные пластинки с адаксиальной стороны и поперечный срез пластинки *Sporophyllites petschorensis*; *X* — семенной пельтоид *Peltaspermum thomasi* с абаксиальной стороны; *Ц* — семенной пельтоид *P. buevichi* с абаксиальной стороны; *Ч* — семенной пельтоид *Peltaspermum* sp. с семенами сбоку; *Ш* — головчатый мегаспорофилл *Peltaspermum* sp.; *Щ* — парные односеменные капсулы *Pilophorosperma granuláta*; *Ъ* — семенная капсула *Peltaspermum incisum*; *Ы* — частично вскрытая семенная капсула *Cardiolépis* sp.; *Ь* — семя *Salpingocarpus bicórnutus*; *Э* — семя *Sporophyllites petschorensis*; *Ю* — семя *Dichophyllum moorei*; *Я* — семя *Nucicarpus piniformis*; *Ѡ* — реконструкция фруктификации *Umkomasia uniramia*; *1* — стерильное перо; *2* — фертильное перо; *3* — микроспорангий; *4* — микросинангий; *5* — стебель; *6* — стерильный лист; *7* — фертильная вайя; *8* — пельтоид; *9* — капсула; *10* — рубцы от опавших семян; *11* — семя/семяпочка; *12* — микропилярная трубка; *13* — квазисаккус; *14* — сулькус

Примитивные мегаспорофиллы (*Trichópitys*, *Biarmópterus*) напоминали сильно недоразвитые вайи, сохраняя пластинчатую форму и характерное перистое расчленение, у некоторых родов даже с бифуркирующим рахисом (рис. 178, *H—P*). Семена располагались поодиночке субтерминально на абаксиальной стороне перьев. Немногим более продвинутые мегаспорофиллы (*Autunia*) имели округлые лопастные семенные перья на длинных рахисах II порядка, располагавшиеся двумя рядами на общем рахисе (рис. 178, *C*). Такие перья несли по несколько семян на своей абаксиальной стороне. Среди пельтаспермовых были довольно распространены мегаспорофиллы, состоящие из бифуркирующего черешка и двух вытянутых пластинок, на абаксиальной стороне которых двумя рядами по бокам от медианной жилки располагались многочисленные семяпочки (рис. 178, *T—Ф*). Семенные пластинки могли быть плоскими (рис. 178, *T*), лодочковидно-свернутыми на абаксиальную сторону (рис. 178, *У*) или с краями, завернутыми на абаксиальную сторону так, что практически полностью прикрывали семяпочки (рис. 178, *Ф*).

Однако наиболее характерной семенной структурой пельтаспермовых были *пельтоиды* — округло-угловатые пластинки на ножке, располагавшиеся кистевидно или колосовидно на рахисе (рис. 178, *Ш*). На абаксиальной стороне пельтоида развивалось от двух до нескольких семяпочек (рис. 178, *X, Ч*). Пельтоид прикреплялся к ножке краем (рис. 178, *X*) или по центру (рис. 178, *Ц*). В последнем случае семяпочки окружали ножку и были ориентированы ребром к ней. У форм, выделяемых в семейство *Cardiolepidaceae* (кардиолепидиевые), края пельтоида сильно подворачивались к ножке, между ними оставалась узкая щель, и семена развивались в почти замкнутой *капсуле* (рис. 178, *Ъ, Ы*), хорошо изолированные от внешней среды. По крайней мере, у некоторых кардиолепидиевых в стенке капсулы обнаружен слой склеренхимы, веро-

ятно, усиливавший защиту семян. У представителей семейства Umkomasiaceae (= Corystospermataceae) капсулы были односеменными и располагались парно или группами на общей ножке (рис. 178, III, *h*) и вскрывались двумя створками по созревании семени.

Не только семяпочки, но и полностью сформировавшиеся семена сохраняли на верхушке две лопасти интегумента (рис. 178, Б, Ю). У таксонов с капсулами верхушка интегумента вырастала в длинную микропилярную трубку (рис. 178, Я), конец которой выставлялся из капсулы (рис. 178, Ъ, Ь) и с помощью опылительной капли улавливал из воздуха пыльцевые зерна.

Строение гаметофитов и зародышей пельтаспермовых неизвестно.

Порядок Peltaspermatales, вероятнее всего, произошел от Callistophytales.

Ordo Ginkgoáles — порядок гинкговые

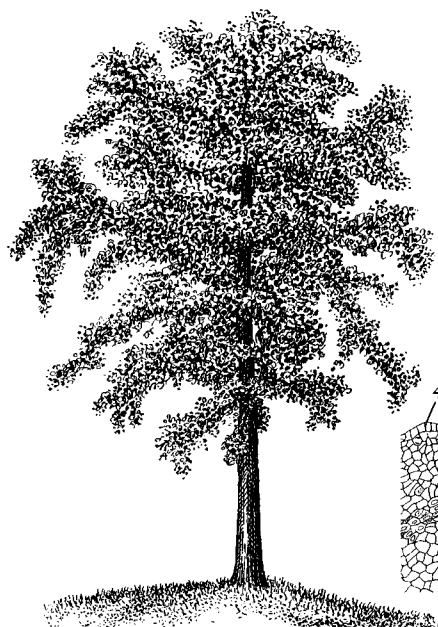
Порядок достоверно известен с триаса, хотя не исключено, что некоторые пермские и даже верхнекарбоновые формы принадлежат к гинкговым.

Единственный современный вид (*Ginkgo biloba*) представлен лептокаульными пикноксильными листопадными деревьями до 30 м высотой, побеговая система которых сложена ауксибластами и пролептическими брахибластами, способными превращаться друг в друга (рис. 179, А—В). Вероятно, что такие же особенности были свойственны и ископаемым гинкговым.

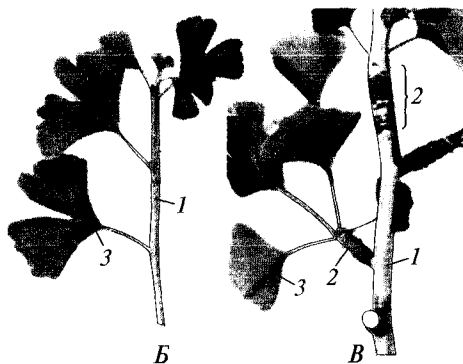
Апекс корня содержит несколько инициалей, располагающихся однослойной поперечной пластинкой (рис. 179, Д). Радиальный пучок корня с диархной ксилемой (рис. 179, Е). Апекс побега также содержит несколько инициалей, в расположении которых слоистость не выражена (рис. 179, Г). В стеблях развита эвстела с эндархной протоксилемой в коллатеральных пучках. Листовые следы двухпучковые, причем пучки одного листового следа ответвляются от смежных стеблевых пучков (рис. 179, Ж). В осевых органах протоксилема состоит из спиральных трахеид с примесью кольчатых, а метаксилема — из точечных трахеид. Вторичная ксилема (рис. 179, З—К) сложена точечными трахеидами с однорядными округлыми окаймленными порами на радиальных стенках в ранней древесине и на тангенциальных стенках — в поздней. Лучи гомогенные однорядные малослойные. Поры на полях перекреста значительно мельче межтрахеидальных пор и имеют эллиптические, а не круглые отверстия (рис. 179, К). Замыкающая пленка некоторых межтрахеидальных

Рис. 179. Ginkgoales:

А—О — *Ginkgo biloba*. А — внешний вид дерева; Б — ауксибласт; В — ауксибласт с брахибластами; Г — продольный срез апекса побега; Д — продольный срез апекса корня; Е — поперечный срез корня на стадии первичного строения; Ж — диаграмма проводящей системы побега; З—К — поперечный, тангенциальный и радиальный срезы вторичной ксилемы; Л—О — поперечные (Л — на периферии непроводящей зоны, М — в ее внутренней части), тангенциальный (Н) и радиальный (О) срезы вторичной флоэмы; П—Т — листья *Sphenobaiera uninervis*, *S. longifolia*, *Baiera polymorpha* и *Ginkgo adiantoides*; 1 — ауксибласт; 2 — брахибласт; 3 — лист; 4 — зачаток листа; 5 — инициальные клетки апекса побега; 6 — инициальные клетки апекса корня; 7 — корневой чехлик; 8 — кортекс; 9 — эндодерма; 10 — перицикл; 11 — протоксилема; 12 — флоэма; 13 — стеблевой пучок; 14 — листовый след; 15 — трахеида; 16 — пора; 17 — луч; 18 — ситовидная клетка; 19 — ситовидное поле; 20 — тяжелая паренхима; 21 — флоэмное волокно; 22 — склереида; 23 — идиобласт с друзой оксалата кальция



A

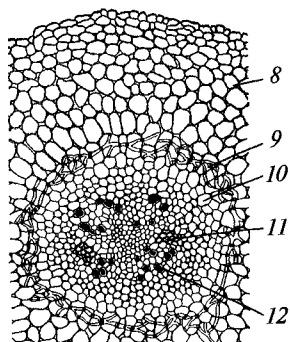


B

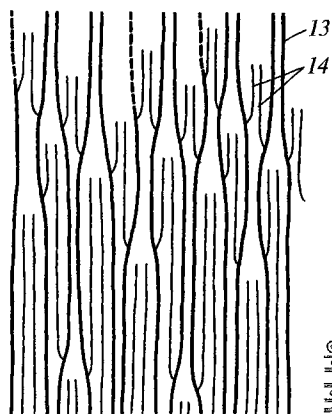
B



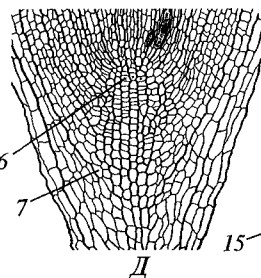
Г



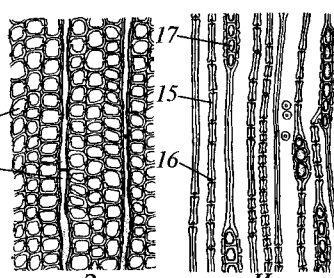
E



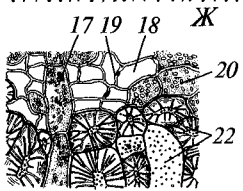
Ж



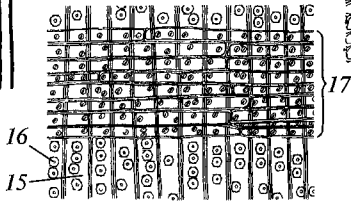
Д



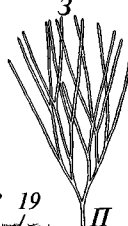
И



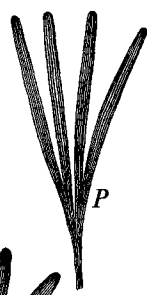
Л



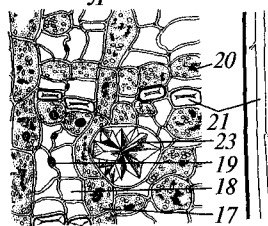
К



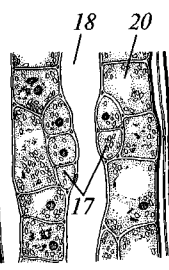
П



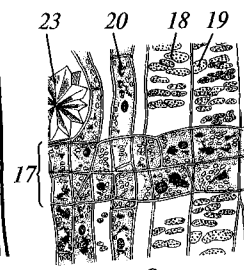
Р



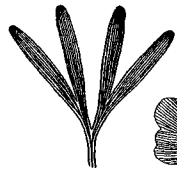
М



Н



О



С



Т



Рис. 180. Ginkgoales:

A—Г, З—Ы — *Ginkgo biloba*. *A* — брахибласт с мужскими фруктификациями, *Б* — мужская фруктификация, *В* — микроспорофиллы в разных ракурсах, *Г* — продольный срез микроспорангия, *Д* — пельтоид с микроспорангиями *Bernettia* sp.; *Е, Ж* — мужская фруктификация и ее деталь у *Stachyópitys* sp.; *З* — пыльцевое зерно с дистального полюса; *И—О* — развитие мужского гаметофита; *П* — сперматозоид; *Р* — брахибласт с женскими фруктификациями; *С* — верхушка женской фруктификации; *Т* — ветвистая женская фруктификация; *У* — брахибласт с тератологическими мегаспорофиллами; *Ф* — продольный срез архегония; *Х* — зародыш на ценоцитной стадии развития; *Ц* — зародыш после целлюляризации; *Ч* — дифференциация зародыша на суспензор и проэмбрио; *Ш* — продольный разрез семени; *Щ* — внешний вид семени; *Ъ* — внешний вид «косточки» семени; *Ы* — проросток; *1* — брахибласт; *2* — катафилл (почечная чешуя); *3* — лист; *4* — мужская фруктификация; *5* — микроспорофилл; *6* — микроспорангий; *7* — эндотеций; *8* — полость микроспорангия; *9* — сулькус; *10* — микроспора; *11* — первая проталлиальная клетка; *12* — вторая проталлиальная клетка; *13* — антеридиальная инициаль; *14* — антеридиальная клетка; *15* — сифоногенная клетка; *16* — клетка-ножка; *17* — генеративная клетка; *18* — незрелый сперматозоид; *19* — жгутики; *20* — ядро; *21* — женская фруктификация; *22* — семяпочка; *23* — абортивная семяпочка; *24* — семя; *25* — шейка архегония; *26* — брюшная канальцевая клетка; *27* — яйцеклетка; *28* — ценоцит; *29* — многоклеточный зародыш; *30* — проэмбрио; *31* — суспензор; *32* — семядоля; *33* — зародышевый корень; *34* — почка первичного побега; *35* — эндосперм; *36* — пахитеста; *37* — склеротеста; *38* — саркотеста; *39* — «косточка» семени; *40* — главный корень; *41* — главный побег; *42* — проводящий пучок

пор утолщена в центре в небольшой *торус*. Вторичная флоэма (рис. 179, *Л—О*) содержит ситовидные клетки с поперечно вытянутыми ситовидными полями, тяжелую паренхиму с кристаллоносными идиобластами, волокна и гомогенные однорядные малослойные лучи. На периферии непроводящей зоны из клеток тяжелой паренхимы развиваются многочисленные склереиды.

Трофофиллы современного гинкго простые, веерные, с открытым дихотомическим жилкованием листовой пластинки. Форма и степень расчленения листовой пластинки варьируют с возрастом побега и всего растения и несколько различаются на аукси- и брахибластах (рис. 179, *Б, В*). У ископаемых представителей листовые пластинки были в целом более сильно расчлененными (рис. 179, *П—Т*). Протоксилема в проводящих пучках жилок листа *мезархная*. Наряду с трофофиллами есть катафиллы, представленные почечными чешуями (рис. 180, *А, Р*).

В кортексе, основной паренхиме черешков и в мезофилле находятся *слизевые вместилища*.

Гинкго — двудомное анемофильное растение. Одни особи продуцируют безмешковую пыльцу, а другие — семена. «Пол» спорофита определяется посредством *половых хромосом*. Мужские фруктификации развиваются на брахибластах в пазухах нескольких катафиллов (рис. 180, *А*). Каждая фруктификация состоит из удлинненной повислой оси, на которой по неправильной спирали располагаются пельтатные микроспорофиллы с сильно редуцированным щитком и обычно с двумя висячими микроспорангиями (рис. 180, *Б, В*) (ископаемые Ginkgoales имели менее редуцированные щитки, несшие соответственно большее число спорангиев — рис. 180, *Д—Ж*). Вскрытие микроспорангиев обеспечивают клетки 2—3 слоев субэпидермального *эндотеция*, имеющие спиральные утолщения стенок (рис. 180, *Г*). Их гигроскопическая деформация вызывает разрыв стенки микроспорангия продольной щелью. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, лодочковидные, моносультатные (рис.

180, 3), причем ширина сулькуса значительно различается в зависимости от степени гидратированности зерна.

Женские фруктификации также развиваются на брахибластах в пазухах катафиллов (рис. 180, *P*). Каждая из них в типе состоит из довольно длинной оси с двумя атропными семяпочками на верхушке (рис. 180, *C*). По оси проходят четыре проводящих пучка, по два к каждой семяпочке. Иногда у современного гинкго, как и у ископаемых гинкговых, бывает ветвистая женская фруктификация с несколькими семяпочками (рис. 180, *T*), к каждой из которых подходит пара проводящих пучков. Интегумент закладывается двумя примордиями с противоположных сторон от нуцеллуса и затем долго сохраняет «двурогость» (см. рис. 172, *И*). В зрелой семяпочке интегумент слит с нуцеллусом более чем наполовину, а на вершине имеет узкий микропилярный канал. В интегументе проходят два пучка, продолжающиеся из оси фруктификации. В основании семяпочки имеется небольшой валик (см. рис. 166, *E*, *Ж* — «воротничок»), гомология которого неясна. Судя по некоторым уродливым фруктификациям (рис. 180, *У*), он может быть остатком пластинки мегаспорофилла, точнее, пельгоида или капсулы предполагаемых предковых форм.

К моменту опыления, весной, из верхушки нуцеллуса путем частичного разрушения клеток формируется короткий сальпинкс. К этому времени в нуцеллусе только завершается мегаспорогенез, и образуется линейная тетрада мегаспор. Сальпинкс выделяет опылительную каплю, выступающую из микропиле и улавливающую разносимые ветром пыльцевые зерна. Позднее из-за подсыхания капли и поглощения ее клетками нуцеллуса она втягивается вместе с попавшими пыльцевыми зернами внутрь семяпочки, после чего микропиле зарастает, а семяпочка начинает развиваться в семя. Почти всегда в каждой паре семяпочек развивается только одна (рис. 180, *Ш*).

После опыления, но задолго до оплодотворения интегумент преобразуется в тесту. В нем дифференцируются три зоны (рис. 180, *Ш*). Наружная *экзотеста* из сочной паренхимы (*саркотеста*), вероятно, предназначена для привлечения животных¹, проглатывающих семена и таким образом *эндозоохорно* распространяющих непереваренные зародыши. Однако в современной фауне неизвестны животные, распространяющие семена гинкго. Возможно, что они вымерли. Средняя зона — *мезотеста* — выполнена склеренхимой (*склеротеста*), защищающей зародыш от переваривания в кишечном тракте животных. Внутренняя тонкая *эндотеста* представлена паренхимой (*пахитеста*), ее функции непонятны.

Развитие женского гаметофита начинается *после опадения* семени и занимает около двух месяцев. При этом из халазальной мегаспоры вырастает ценоцит, постепенно разрушающий и замещающий нуцеллус. В ходе кариокинезов в ценоците образуется более 1000 ядер, после чего начинается центрипетальная целлюляризация и возникает многоклеточный паренхимный гаметофит. Он имеет зеленую окраску, обусловленную наличием в клетках хорошо развитых хлоропластов. На микропилярном конце гаметофита образуются обычно два архегония. Каждый архегоний развивается из одной поверхностной клетки, делящейся периклинально. Из наружной клетки образуются две

¹ Ткань экзотесты содержит большое количество масляной кислоты, придающей ей очень стойкий отвратительный запах.

клетки шейки, а внутренняя клетка начинает расти и делится неравно на мелкую брюшную канальцевую клетку и яйцеклетку (рис. 180, *Ф*); *шейковые канальцевые клетки не образуются*.

Первые стадии онтогенеза мужского гаметофита проходят эндоспорически в микроспорангии. Микроспора делится резко неравно с образованием с проксимальной стороны мелкой первой проталлиальной клетки (рис. 180, *И, К*), вскоре отмирающей. Оставшаяся крупная клетка также делится неравно на мелкую вторую проталлиальную клетку, прилежащую к остаткам первой, и крупную *антеридиальную инициаль* (рис. 180, *Л*). Последняя опять делится неравно на более крупную *сифоногенную* (гаусториальную, или вегетативную) клетку, расположенную дистально, и мелкую *антеридиальную клетку*. Из всех этих клеток мужского гаметофита только проталлиальные возможно достаточно уверенно гомологизировать с вегетативными клетками менее редуцированных гаметофитов растений других таксонов. Точные гомологии остальных клеток пока не выяснены. Хотя в их названии фигурирует апелляция к антеридию, но неизвестно, есть ли на самом деле у *Ginkgo* какие бы то ни было гомологи антеридия. После образования антеридиальной и сифоногенной клеток в развитии мужского гаметофита наступает пауза, и он высевается из микроспорангия.

Только гаметофиты, попавшие внутрь семяпочки, возобновляют развитие. После опыления верхушка нуцеллуса постепенно разрушается с образованием заполненной жидкостью *пыльцевой камеры*, которая, углубляясь, через 2,5—3 месяца достигает женского гаметофита, микропилярная поверхность которого становится дном камеры. К этому моменту, т.е. в уже *отделившемся* от материнского растения *семени*, женский гаметофит развивает архегонии, а мужской гаметофит начинает прорастать пыльцевой трубкой (рис. 180, *М*). Пыльцевая трубка растет, *ветвясь*, по *поверхности* и частично по паренхиме нуцеллуса *в сторону от пыльцевой камеры*. Она выполняет гаусториальную функцию, усиленно поглощая низкомолекулярные углеводы. После прорастания пыльцевого зерна антеридиальная клетка делится на прилежащую к проталлиальной клетке *клетку-ножку* и обращенную к сифоногенной клетке *вегетивную клетку* (рис. 180, *Н*). Еще примерно через месяц последняя делится на два *сперматозоида* (рис. 180, *О*) кубаревидной формы со спиралью многочисленных жгутиков на переднем конце (рис. 180, *П*).

После завершения сперматогенеза пыльцевая трубка в основании, где располагаются сперматозоиды, лопается, изливая содержимое в пыльцевую камеру. Это приводит к заметному повышению концентрации сахаров в жидкости, заполняющей камеру, раствор которых оказывается гипертоническим по отношению к клеточному соку клеток шеек архегониев. Вследствие этого клетки шейки теряют тургор и раскрывают канал шейки. Сперматозоиды в жидкости пыльцевой камеры активно плывут к архегониям, но лишь в одном из них происходит половой процесс. Из зиготы через стадию *ценоцита* с примерно 256 ядрами развивается зародыш с двумя семядолями (рис. 180, *Х—Ш*). Ткань женского гаметофита в виде (первичного) эндосперма сохраняется и в зрелом семени, занимая большую часть его объема. Семена *не имеют* периода *глубокого покоя*, что принято считать признаком примитивности. При прорастании семядоли остаются внутри семени (*гипогейное прорастание*) (рис. 180, *Ы*) и выполняют гаусториальную функцию. Первые несколько листьев проростка

(рис. 180, *Б*) — чешуевидные катафиллы, и лишь затем формируются характерные вееровидные листья.

Ginkgo biloba — одно из древнейших культивируемых растений Китая и Японии, в течение нескольких тысячелетий разводимое около храмов. Естественный ареал гинкго точно не установлен, но, вероятнее всего, он ограничен участками влажного полувечнозеленого среднегорного леса в Сычуани. В настоящее время гинкго широко культивируют как парковое и аллеиное дерево в областях умеренного теплого климата. Кроме того, его листья и семена используют в медицине.

Гинкговые, по-видимому, произошли от мезозойских *Peltaspermatales*, имевших пельтоиды как на мужской, так и на женской фруктификациях. В эволюции гинкговых произошло сильное упрощение листьев и фруктификаций с почти полной редукцией пельтоидов.

Ordo Leptostrobales — порядок лептострбовые

Триасово-меловые лептострбовые по большинству известных признаков проявляют *параллелизм* с представителями *Ginkgoales*. Как и гинкговым, им был свойствен диморфизм побегов, проявлявшийся в наличии аукси- и брахибластов (рис. 181, *А, Б*). Подобно гинкговым, лептострбовые имели преимущественно однократно или многократно *дихотомирующие листья*, хотя некоторым были присущи цельные линейные листья с параллельным жилкованием (рис. 181, *В—Д*). В основании брахибластов находились чешуевидные катафиллы (рис. 181, *А, Б*). В отличие от гинкговых, узлы лептострбовых были *однопучковыми*, но строение листового следа известно слишком плохо для того, чтобы реально оценить степень различия между этими порядками по данному признаку.

Мужские фруктификации были сходны с таковыми гинкговых. Они состояли из оси со спирально расположенными «пельтатными» микроспорофиллами с *полностью редуцированным щитком*, которые несли на верхушке *синангий* из 4 (6) микроспорангиев (рис. 181, *Е*). Безмешковые пыльцевые зерна лептострбовых не всегда возможно уверенно отличить от пыльцевых зерен гинкговых (и некоторых триасовых пельтаспермовых).

Женские фруктификации представляли собой специализированный побег с мелкими катафиллами в основании и расположенными по спирали *капсулами*, состоящими из очень коротких ножек и двух одинаковых створок в *медианной плоскости* (рис. 181, *Ж, З*). На внутренней стороне обеих створок развивались семена. Край створки был завернут внутрь и у более поздних представителей был покрыт многочисленными папиллами. Предполагают, что эти лептострбовые улавливали пыльцу папиллозными краями створок капсулы, представлявшими, таким образом, аналог рыльцевой поверхности плодолистиков примитивных цветковых растений.

Есть мнение, что капсулы лептострбовых могли возникнуть из мегаспорофиллов пельтаспермовых, состоявших из бифуркирующего черешка, несущего пару пластинок с несколькими семязпочками на абаксиальной стороне (см. рис. 178, *Г—Ф*). Если представить поворот обеих пластинок абаксиальными сторонами друг к другу и редукцию черешка, то получится почти сидячая

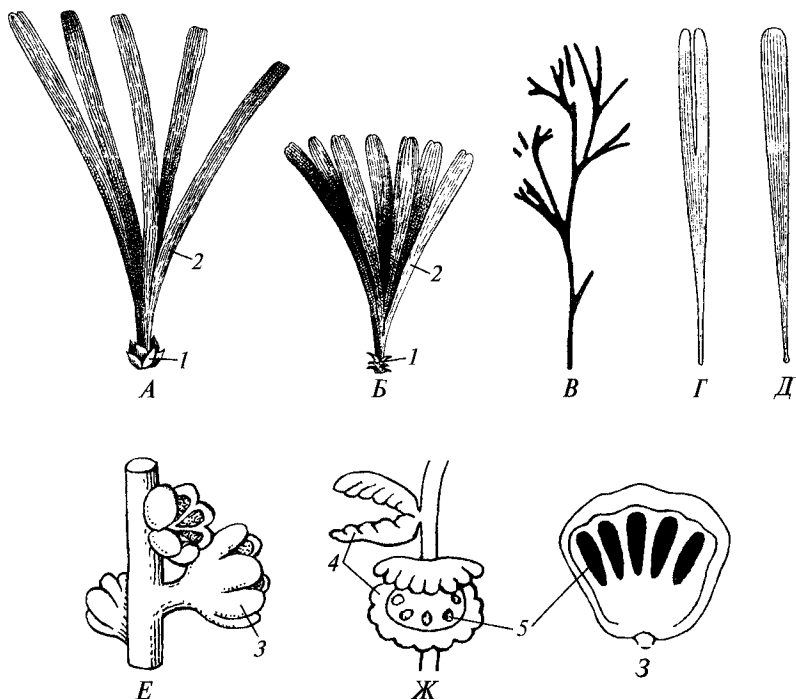


Рис. 181. Leptostrobales:

A — брахибласт *Windwardia crookalli*; *B* — брахибласт *Arctobaiera fletii*; *B* — лист *Czekanowskia* sp.; *Г*, *Д* — листья *Arctobaiera fletii*; *E* — часть мужской фруктификации *Ixostrobus* sp.; *Ж*, *З* — часть женской фруктификации и створка капсулы изнутри *Leptostrobus* sp.: 1 — катафилл; 2 — ассимилирующий лист; 3 — синангий; 4 — семенная капсула; 5 — рубцы от опавших семян

двухстворчатая капсула. Однако створки такой воображаемой капсулы скорее всего будут располагаться трансверсально, как у *Harrisiothecium* (см. рис. 178, *И*), а семена — двумя продольными рядами на каждой створке, тогда как створки капсулы лептостробоных располагаются медианно, а семена на них — в один поперечный ряд (рис. 181, 3). Это различие весьма затрудняет «выведение» Leptostrobales из Peltaspermatales. Однако среди триасовых Spermatophytina нет других таксонов, которые в большей степени, чем Peltaspermatales, подходили бы на роль предка лептостробоных.

Капсулы Leptostrobales настолько отличаются от семенных структур Ginkgoales, что не могли ни возникнуть от последних, ни быть исходной структурой для них. Поэтому оба порядка не могут быть связаны отношением «предок — потомок», а многочисленные сходства между ними надо рассматривать как следствие параллельной эволюции, усиленной происхождением от общего предка.

***Genus Schweitzeria* (= *Irania*), i. s. — род швейцерия**

Верхнетриасовый род, известен по чрезвычайно редким для не-цветковых растений обоим фруктификациям (рис. 182). Они представляли собой ветвь без стерильных листьев. В основании ветви по спирали располагались муж-

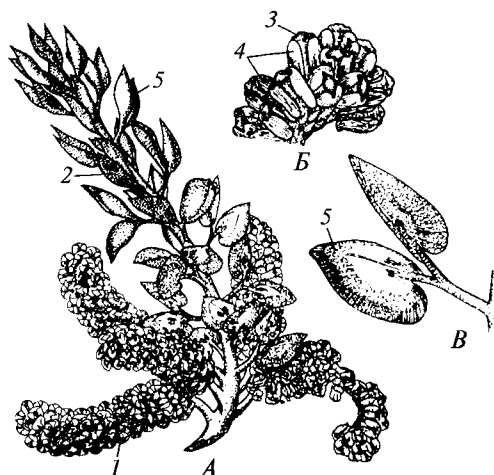


Рис. 182. *Schweitzeria*.

A — фруктификация; *B* — часть мужского стробила; *B* — пара вскрывшихся капсул; 1 — мужской стробил; 2 — женский стробил; 3 — микроспорофилл; 4 — микроспorangий; 5 — капсула

ские стробилы, подобные таковым гинкговых. Это были оси, на которых по плотной спирали размещались цилиндрические пельтатные спорангиофоры с сильно редуцированным односторонним щитком, с которого свешивались по два микроспorangия (рис. 182, *B*). В дистальной части ветви, также по спирали, располагались парные капсулы на вильчатой ножке (рис. 182,

B). Строение капсул известно плохо, но предполагают, что при созревании семян они вскрывались продольной щелью.

Schweitzeria напоминает гинкговые по строению микроспорофиллов и — в меньшей степени — лептострбовые по наличию капсул. Однако включение этого рода в *Ginkgoideae* условно и требует дополнительного обоснования.

Subclassis Caytoniidae, i. s. — подкласс кейтониевые

Единственный порядок класса — **Caytoniales** — известен по остаткам листьев и репродуктивных структур, которые встречаются с верхнего триаса по мел включительно. Принадлежность кейтониевым некоторых ископаемых осевых органов не доказана. Кейтониевые имели черешковые пальчатые листья (рис. 183, *A*) с 3—5 цельными или лопастными обратно-ланцетными листочками, причем у некоторых представителей черешок на верхушке дихотомировал, и каждая его ветвь несла по два листочка. Жилкование листочков было перисто-сетчатым примитивного типа (рис. 183, *B*). Такие листья резко отличаются от типичных листьев «голосеменных» и сходны с листьями некоторых покрытосеменных растений. Однако у кейтониевых не было характерных для покрытосеменных растений мелких жилок, слепо оканчивающихся в ареолах.

Мужские и женские фруктификации кейтониевых обычно находят в разных захоронениях, что может быть результатом двудомности этих растений. Мужские фруктификации представлены многократно перисто-разветвленными цилиндрическими или уплощенными органами, с конечных разветвлений которых свисали синангии из 3—6 частично или полностью сросшихся микроспorangиев (рис. 183, *B*, *Д*). Очень часто синангий состоял из 4 спорангиев (рис. 183, *Г*) и тогда был похож на пыльник тычинки цветкового растения. В микроспorangиях развивались квазидисактатные¹ пыльцевые зерна (рис. 183, *Е*), очень похожие на пыльцевые зерна ряда пермских пельтаспермовых.

¹ По данным некоторых исследователей, пыльцевые зерна кейтониевых имели настоящие саккусы.

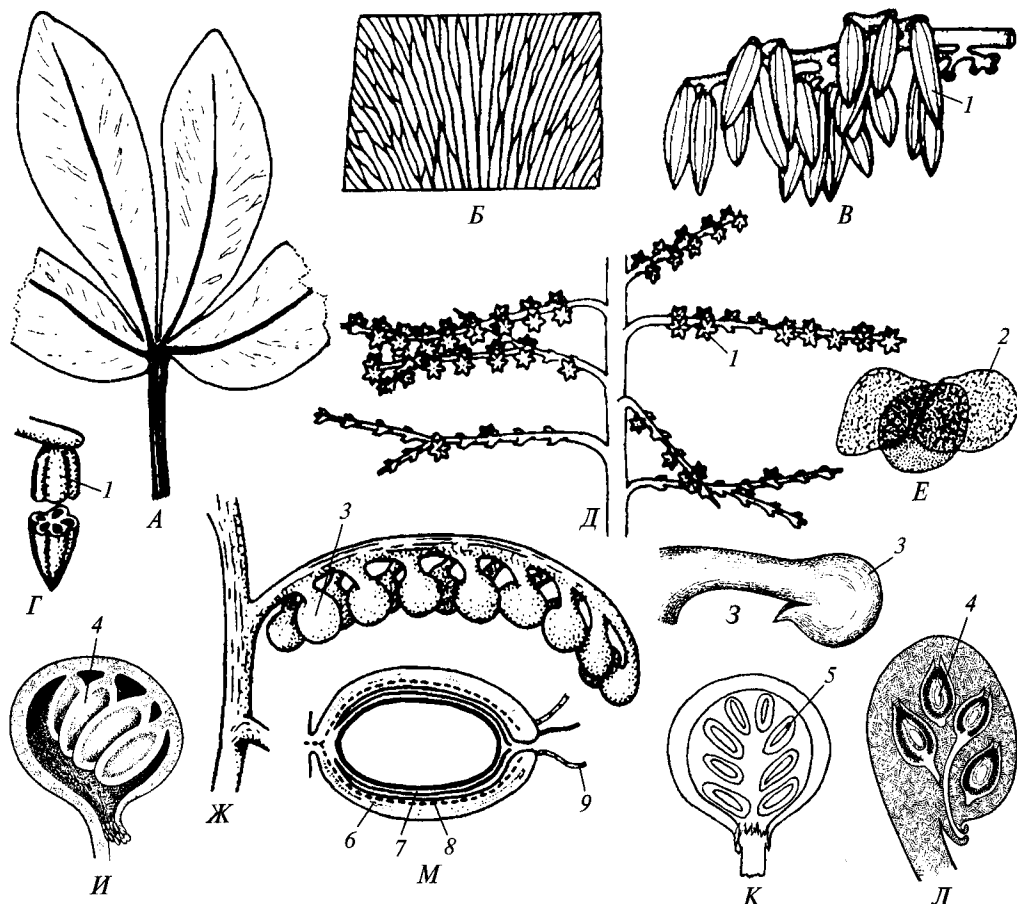


Рис. 183. Caytoniidae:

А — лист *Sagenopteris rhoifolia*; Б — жилкование листовой пластинки *S. heterophylla*; Б, Г — часть мужской фруктификации и субтерминальный синангий *Caytonanthus arbéri*; Д — часть мужской фруктификации *Perezlaria oaxacensis*; Е — пыльцевое зерно *Caytonanthus oncódes*; Ж, З — часть женской фруктификации и реконструкция внешнего вида капсулы *Caytonia nathorsti*; И, К — капсула *C. sewardi* в сагиттальном и поперечном к сагиттальной плоскости сечениях; Л — сагиттальное сечение капсулы *C. thomási*; М — продольный разрез семени *C. nathorsti*; 1 — микросинангий; 2 — саккус или квазисаккус; 3 — семенная капсула; 4 — семя; 5 — рубцы от опавших семян; 6 — интегумент; 7 — нукеллус; 8 — проводящий пучок; 9 — трихома

Женские фруктификации состояли из цилиндрических перисто-разветвленных органов, на боковых ответвлениях которых двумя рядами располагались одно- или многосеменные капсулы (рис. 183, Ж). Капсула имела одну общую полость или была неполностью подразделена на сообщающиеся односемянные компартменты (рис. 183, И, Л). Семена в капсуле располагались, по разным данным, одним сагиттальным рядом или двумя парасагиттальными рядами (рис. 183, К). В отличие от капсул умкомазиевых, ножка капсулы кейтониевых прикреплялась не по центру, а к краю капсулы, а внутренняя поверхность, вероятно, соответствовала адаксиальной стороне спорофилла. Семяпочки развивали над микропиле длинные кутикулярные трубки, выставля-

шиеся в узкое отверстие капсулы. У некоторых видов вокруг микропиле находились трихомы (рис. 183, *М*). На верхушке нуцеллуса развивался короткий сальпинкс. Толстый интегумент только в самом основании был слит с нуцеллусом. В толще интегумента почти до микропиле проходили два проводящих пучка и находился слой склереид.

Гаметофиты и зародыши кейтониевых неизвестны.

Кейтониевые проявляют некоторые признаки, свойственные и ряду пельтаспермовых, однако их родственные связи с другими представителями *Platyspermae* не выяснены.

Subclassis Pentoxylidae, i. s. — подкласс пентоксилеевые

Подкласс включает единственный юрско-нижнемеловой **порядок Pentoxylales** всего с пятью формальными родами, установленными для сохранившихся отдельных органов. На самом деле они могут быть разными органами растений всего двух видов из одного-двух родов.

Пентоксилеевые реконструируют как небольшие разветвленные пахикаульные маноксильные (см. с. 87) древесные формы с диморфными побегами — аукси- и брахибластами (рис. 184, *А*). Стебли их эвстелические, как правило, с пятью (от 3 до 9) стеблевыми пучками в виде тангенциально вытянутых пластин (рис. 184, *Б*). По краям их проходит по тяжу *мезархной* протоксилемы. Пучковая организация сохраняется и в ходе вторичного утолщения, так как камбий дифференцируется *вокруг* первичной ксилемы *каждого стеблевого пучка*. Камбий откладывает наибольшее количество вторичной ксилемы центрипетально. Очевидно, что такое утолщение не могло быть интенсивным и долгим. Следовательно, растения были небольшими деревьями или кустарниками. Вторичная ксилема без тяжелой паренхимы, трахеиды с одно-, двухрядными округлыми или угловатыми окаймленными порами. В массивах вторичной ксилемы находились также однорядные 2—7-слойные лучи. Листовые следы 6-пучковые, пучки листового следа ответвлялись независимо друг от друга на разной высоте от разных пучков стебля. Листья цельные, линейные с перистым жилкованием и дихотомирующими боковыми жилками. Ксилема в пучках жилок представлена двумя тяжами — адаксиальным и абаксиальным, — разделенными паренхимой (*диплоксильческие пучки*).

Мужские фруктификации (рис. 184, *Г*) представляли собой сильно измененные микроспорофиллы, которые располагались мутовкой на верхушке брахибласта и срастались друг с другом основаниями. Микроспорофилл состоял из системы перисто- и вильчато-разветвленных рахисов с терминальными микроспорангиями, в которых формировались безмешковые эллипсоидальные моносулькатные пыльцевые зерна.

Женские фруктификации располагались также на брахибластах и, возможно, представляли собой сильно преобразованные мегаспорофиллы. Они выглядят как ось с дихотомирующими ответвлениями (рис. 184, *В*). На их концах по спирали располагались семена. Интегумент почти на всем протяжении не был слит с нуцеллусом и состоял из внешней мясистой саркотесты и внутренней склеротесты, что указывает на эндозоохорное распространение семян пентоксилеевых позвоночными животными.

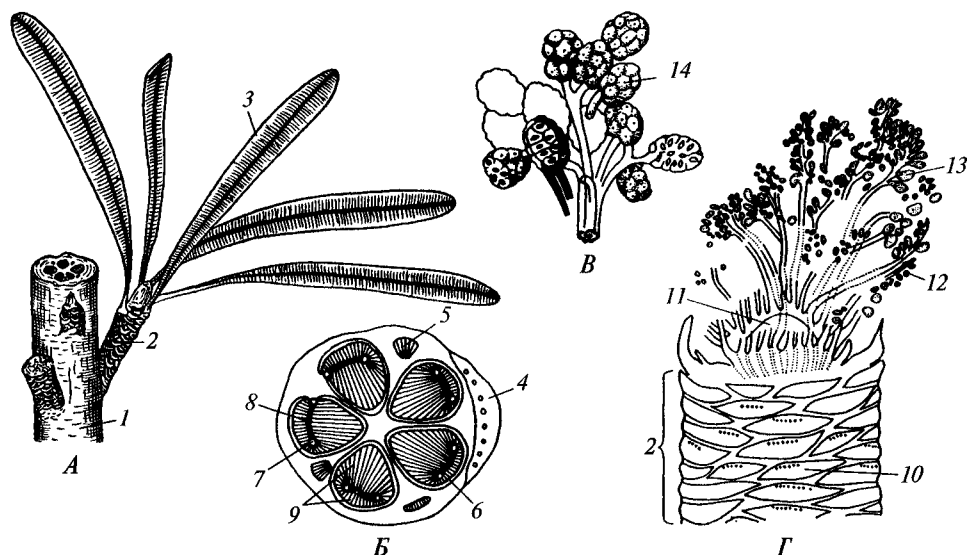


Рис. 184. Pentoxylidae:

А — реконструкция внешнего вида растения, имеющего ветви *Pentoxylon sahnii* и листья *Nipaniophyllum raoi*; Б — анатомия стебля *P. sahnii*; В — часть женской фруктификации *Carnoconites contrastum*; Г — брахибласт с мужской фруктификацией *Sahnia nipanensis*; 1 — ауксибласт; 2 — брахибласт; 3 — лист; 4 — черешок; 5 — пучок листового следа; 6 — стеблевой пучок; 7 — протоксилема; 8 — метаксилема; 9 — вторичная ксилема; 10 — листовый рубец; 11 — апекс побега; 12 — мужская фруктификация; 13 — микроспорангий; 14 — семя

Гаметофиты и зародыши пентоксилеевых неизвестны.

По структурнее проводящих пучков листа и стелы, а также пыльцевым зернам *Pentoxylales* сходны с представителями *Radiospermae*, но резко отличаются от них билатеральными семенами. От *Coniferae*, также имеющих билатеральные семена, пентаксилеевые отличаются *отсутствием* типичных *аксиллярных комплексов*, пахикаульностью и маноксилией. Еще менее сходны они с *Chlamydospermae* и *Angiospermae*. Поэтому *Pentoxylales* приходится включать в класс *Platyspermae*, где они занимают очень изолированное и неопределенное положение.

Краткий обзор класса *Platyspermae* показывает, что дивергенция подклассов в этом таксоне шла преимущественно по структуре женских фруктификаций, достигших у некоторых представителей большой сложности, тогда как мужские фруктификации более однообразны и развивались главным образом в сторону упрощения и уподобления ветвящимся телом, демонстрируя таким образом проявление псевдоциклической эволюции.

4.2.2. Classis Coniferae vel Pinopsida — класс шишконосные, или сосновые

Шишконосные возникли не позднее конца нижнего карбона и существуют поныне, хотя многие таксоны давно вымерли. Почти все известные представители этого класса — лептокаульные пикноксильные древесные растения

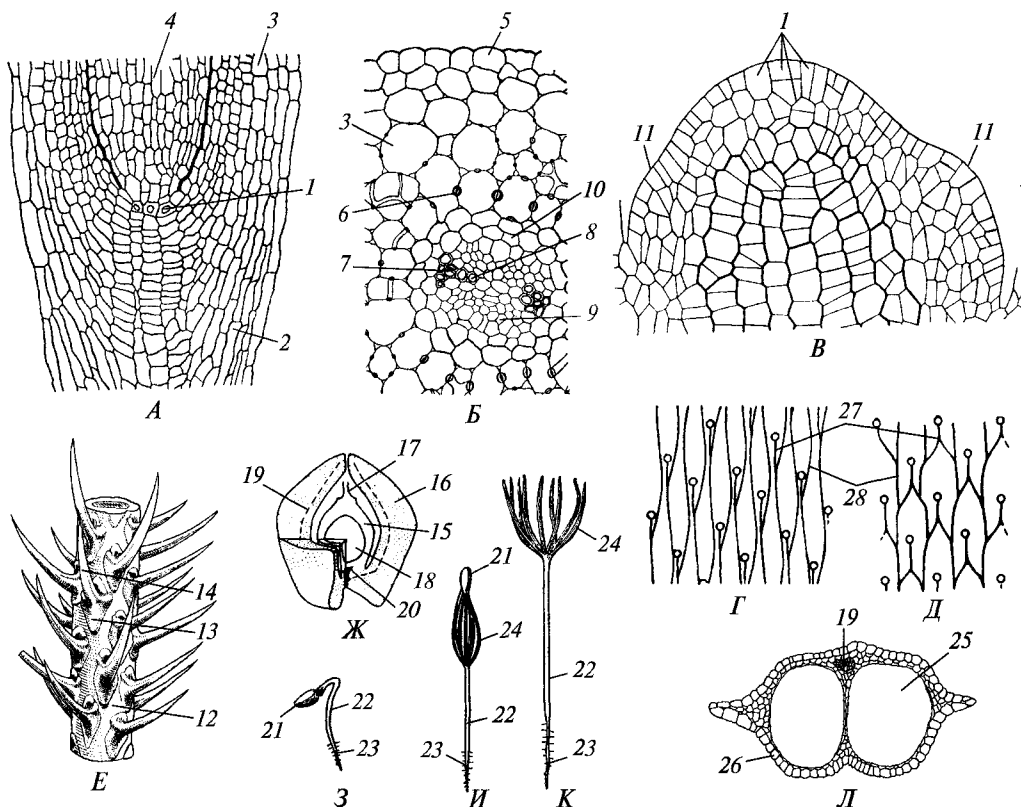


Рис. 185. Coniferae:

А — продольный срез апекса корня *Pinus sylvestris*; Б — поперечный срез корня *Thuja orientalis* на стадии первичного строения; В — продольный срез апекса побега *Abies concolor*; Г — диаграмма первичной васкулатуры стебля открытого типа у *A. concolor*; Д — диаграмма первичной проводящей системы стебля закрытого типа у *Juniperus communis*; Е — участок побега *Araucaria excelsa*; Ж — строение семени *Mitospermum vinculum*; З — К — прорастание семени *Pinus sylvestris*; Л — поперечный срез пары микроспорангиев *P. sylvestris*; 1 — инициальные клетки; 2 — корневой чехлик; 3 — кортекс; 4 — стела; 5 — ризодерма; 6 — эндодерма; 7 — протоксилема; 8 — метаксилема; 9 — флоэма; 10 — перицикл; 11 — листовые примордии; 12 — стебель; 13 — листовая подушка; 14 — листовая пластинка; 15 — нуцеллус; 16 — интегумент; 17 — сальпинкс; 18 — женский гаметофит; 19 — проводящий пучок; 20 — блюдцевидное расширение проводящей системы в халазе; 21 — семенная кожура; 22 — гипокотиль; 23 — главный корень; 24 — семядоля; 25 — полость микроспорангия; 26 — экзотейс; 27 — пучок листового следа; 28 — стеблевой пучок

с эвстелическими стеблями. Листовые следы (рис. 185, Г, Д) однопучковые, но пучок листового следа может быть ответвлением одного из пучков стебля (у форм с очередным филлотаксисом) или результатом соединения двух ответвлений от смежных стеблевых пучков (у форм с мутовчатым филлотаксисом). Вторичная ксилема содержит *точечные трахеиды* с *торусами* в порах. В апексах побега и корня находится *несколько инициалей*, располагающихся *однослойной поперечной пластинкой* или *компактной группой без выраженной слоистости* (рис. 185, А, В). Радиальный пучок корня с диархной ксилемой (рис. 185, Б). Все известные шишконосные имеют простые цельные листья с параллельным

(редко веерным или дуговым) жилкованием или единственной медианной жилкой; многим свойственна трансфузионная ткань вокруг проводящего пучка в листе. Одним из характернейших признаков класса являются листовые подушки (рис. 185, *Е*), возникающие из листового основания и долго сохраняющиеся после опадения ассимилирующей пластинки листа. Микроспорангии вскрываются благодаря развитию фиброзного слоя из экзотеция (рис. 185, *Л*).

Представители *Coniferae* имеют *билатеральные*, часто уплощенные *семена*, сходные с семенами гинкговых: интегумент на значительном протяжении свободен от нуцеллуса, в интегументе проходят два проводящих пучка. Однако у примитивных шишконосных из семяножки в халазу входит проводящий пучок, разветвляющийся в ней в радиально-симметричный блюдцеобразный массив трахеид (рис. 185, *Ж*). Фруктификации значительно изменялись за время существования класса, но всегда оставались «раздельнополыми», причем в течение своей длительной истории шишконосные так и *не выработали мегаспорофиллов*, и их семяпочки развиваются на телах или их производных. Неотъемлемым элементом женской фруктификации *Coniferae* является *аксиллярный комплекс*, который представляет собой *силлеттический* пазушный брахибласт, однократно продуцирующий семена. У всех современных представителей прорастание семян *эпигейное* (рис. 185, 3—*К*).

Современные хвойные включают основные лесообразующие породы хвойных и хвойно-лиственных лесов умеренного климата и ореального пояса гор, а также некоторых типов «лавролистных» лесов умеренного теплого климата. К числу хвойных принадлежат некоторые виды, имеющие исключительную хозяйственную ценность как источник древесины. Из остатков мезозойских и палеогеновых хвойных сформированы залежи бурых углей.

Subclassis Cordaitanthidae — подкласс кордаитовые

Целиком вымерший таксон, существовал со среднего карбона по триас включительно; для него характерны *радиально-симметричные аксиллярные* комплексы женских фруктификаций.

Представители порядка кордаитовых были высокоствольными или низкорослыми деревьями, нараставшими, вероятно, моноподиально, обычно с широкими линейными (ремневидными) трофофиллами (рис. 186 *А*). Многие виды были гелофитами с обильной аэренхимой в корнях и полый септированной сердцевинной ствола и ветвей (рис. 186, *Л*). Некоторые виды, подобно современным обитателям мангровы, имели ходульные корни (рис. 186, *К*). Вторичная ксилема состояла из продольных трахеид с примитивной поровостью стенок араукариоидного типа и однорядных немногослойных лучей (рис. 186, *М*). Ее не всегда удается достоверно отличать от вторичной ксилемы арбериевых.

Трофофиллы были гипостомными, причем устьица располагались в нескольких продольных полосках эпидермы, располагавшихся поверхностно (*Cordaitanthaceae*, *Vojnovskyaceae* — рис. 186, *Н*) или в желобках (*Rufioriaceae* — рис. 186, *И*). Между параллельными жилками у ряда форм располагались интеркостальные тяжи склеренхимы (рис. 186, *О*).

Многие кордаитовые были, по-видимому, двудомными растениями. Мужские и женские фруктификации представляли собой пазушные веточки

Рис. 186. Cordaitanthidae:

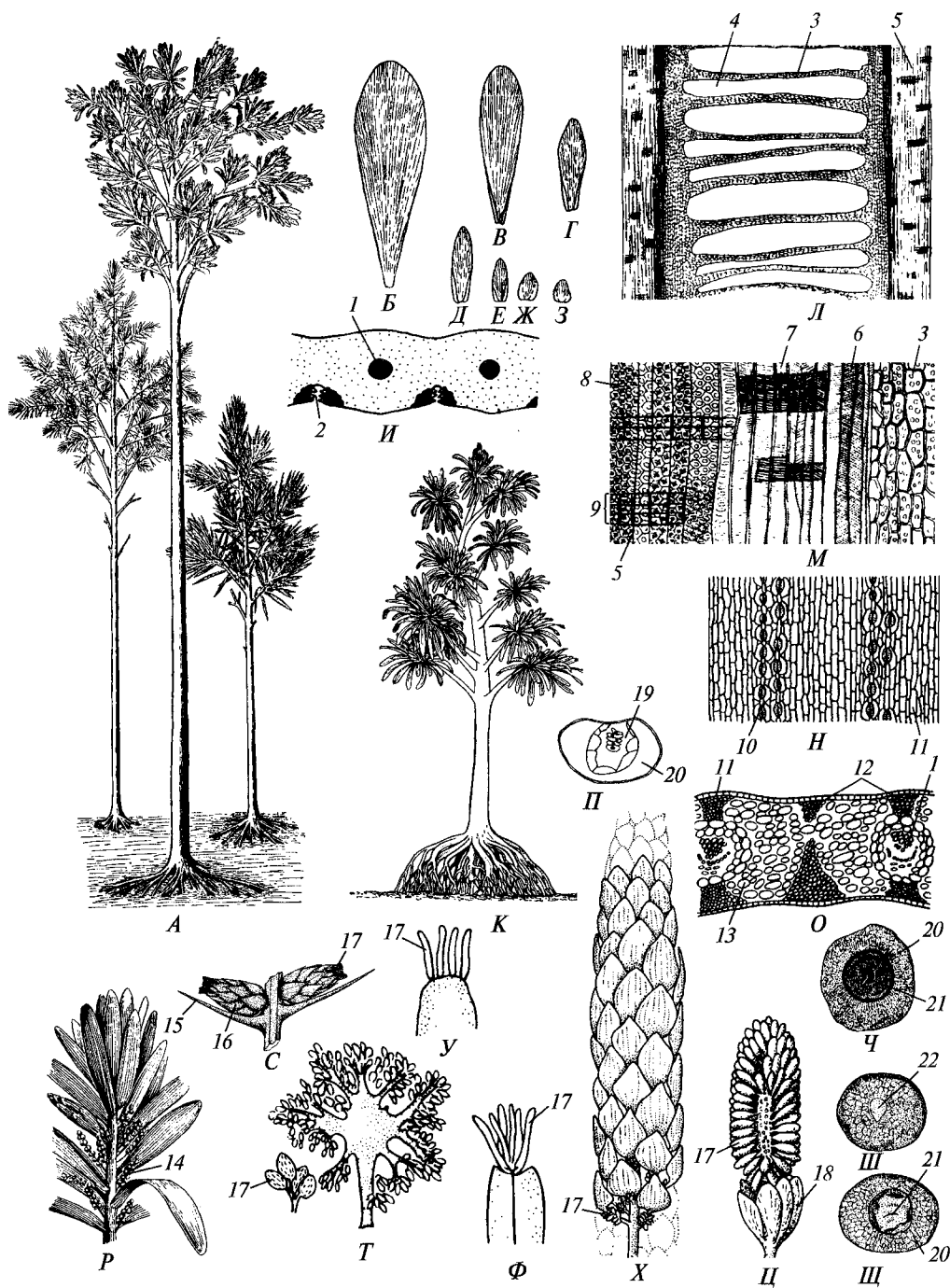
A — реконструкция внешнего вида наземных кордаитов; *B* — 3 — серия филломов *Ruffloria brevifolia* от трофофилла (*B*) до почечной чешуи (3); *И* — схема поперечного среза трофофилла *Ruffloria* sp.; *K* — реконструкция внешнего вида кордаита из зарослей типа мангровы; *Л* — продольный разрез септированной сердцевинной ветви кордаита; *М* — продольный срез ксилемы стебля кордаита; *Н*, *О* — участок абаксиальной эпидермы и поперечный срез трофофилла *Cordaites* sp.; *П* — мужской гаметофит кордаита; *Р* — побег *Cordaites laevis* с фруктификациями; *С* — мужские аксиллярные комплексы *Cordaitanthus concinnus*; *T* — микроспорангиофор *Kuznetskia planiúscula* и его деталь; *У* — верхушка микроспорангиофора *Gothania lesliana*; *Ф* — верхушка микроспорангиофора *Cordaitanthus penjonii*; *X* — мужская фруктификация *Cladostrobus lutuginii*; *Ц* — мужская фруктификация *Pechorostróbus bogovii*; *Ч* — предпыльцевое зерно *Cordaitanthus concinnus* с дистального и проксимального полюса; *Ш*, *Щ* — предпыльцевое зерно *Cordaitanthus concinnus* с дистального и проксимального полюса; 1 — проводящий пучок; 2 — желобок с устьицами; 3 — сердцевинная паренхима; 4 — сердцевинная полость; 5 — вторичная ксилема; 6 — протоксилема; 7 — метаксилема; 8 — тяжевая трахеида вторичной ксилемы; 9 — луч; 10 — устьице; 11 — эпидерма; 12 — склеренхима; 13 — хлоренхима; 14 — мужская фруктификация; 15 — брактя аксиллярного комплекса; 16 — аксиллярный комплекс мужской фруктификации; 17 — микроспорангий; 18 — катафилл; 19 — антеридий со сперматоцитами; 20 — саккус; 21 — лета; 22 — лептома

(рис. 186, *P*), покрытые *брактями*, которые размером и формой сильно отличаются от трофофиллов вегетативных ветвей и несут в своих пазухах по *аксиллярному комплексу* (рис. 186, *C*). Для некоторых представителей характерно расположение аксиллярных комплексов *над пазухой* брактеей (*Vojnovskyaceae* — см. рис. 187, *E*).

Аксиллярные комплексы мужской фруктификации варьировали от уплощенных безлистных сильно разветвленных, у ряда видов пластинчатых в основании спорокладов (рис. 186, *T*), на конечных разветвлениях которых терминально располагались микроспорангии (*Vojnovskyaceae*, верхний карбон — пермь) до обычно коротких радиально симметричных веточек (рис. 185, *C*, *X*, *Ц*). Такие веточки у ряда представителей (*Cordaitanthaceae*, средний карбон — триас) были густо олиственными (рис. 186, *C*). Их листья были чешуевидными, с единственной медианной жилкой. Вперемежку с листьями или, чаще, на конце веточки, продолжая спираль базальных листьев, располагались очень похожие на них пластинчатые микроспорангиофоры, каждый с группой микроспорангиев на верхушке, которые располагались пучком (рис. 186, *Ф*) или в одной плоскости (рис. 186, *У*). Единственный медианный пучок спорангиофора повторно дихотомировал на дистальном конце, давая ответвления к каждому микроспорангию. Такие спорангиофоры принято называть микроспорофиллами, несмотря на их глубокое отличие от спорофиллов остальных высших растений¹.

У других представителей (*Ruffloriaceae*, средний карбон — пермь) аксиллярные комплексы были представлены осью с розеткой чешуевидных листьев в основании, выше которой на оси по плотной спирали сидели микроспорангии (рис. 186, *Ц*), или микростробиллом располагающихся по спирали микроспорангиофоров, дифференцированных на узкую ножку и ромбическую пластинку (рис. 186, *X*); микроспорангии тесной группой прикреплялись к средней части ножки. Такие спорангиофоры также рассматривают как микроспо-

¹ На спорофиллах всех остальных высших растений спорангии располагаются на абаксиальной или, реже, на адаксиальной стороне, а не терминально.



рофиллы. Однако их строение настолько отличается от микроспорофиллов войновские-вых, что приходится признавать независимое двукратное возникнове- ние в подклассе Cordaitanthidae микроспорофиллов из микроспорокладов — у Cordaitanthaceae и Rufloriaceae. Никаких структур промежуточного строения

между спорокладами и микроспорофиллами до сих пор не найдено, и потому детали возникновения микроспорофиллов у кордаитовых неизвестны. Возможно, в этом процессе сыграли роль гомеозисные мутации.

В микроспорангиях развивались *моносаккатные* (с кольцевым саккусом) *предпыльцевые* зерна у древних видов (рис. 186, Ч—Ш) и *пыльцевые* зерна — у более поздних. Нередко зерна не имели типичного сулькуса, и дистальная

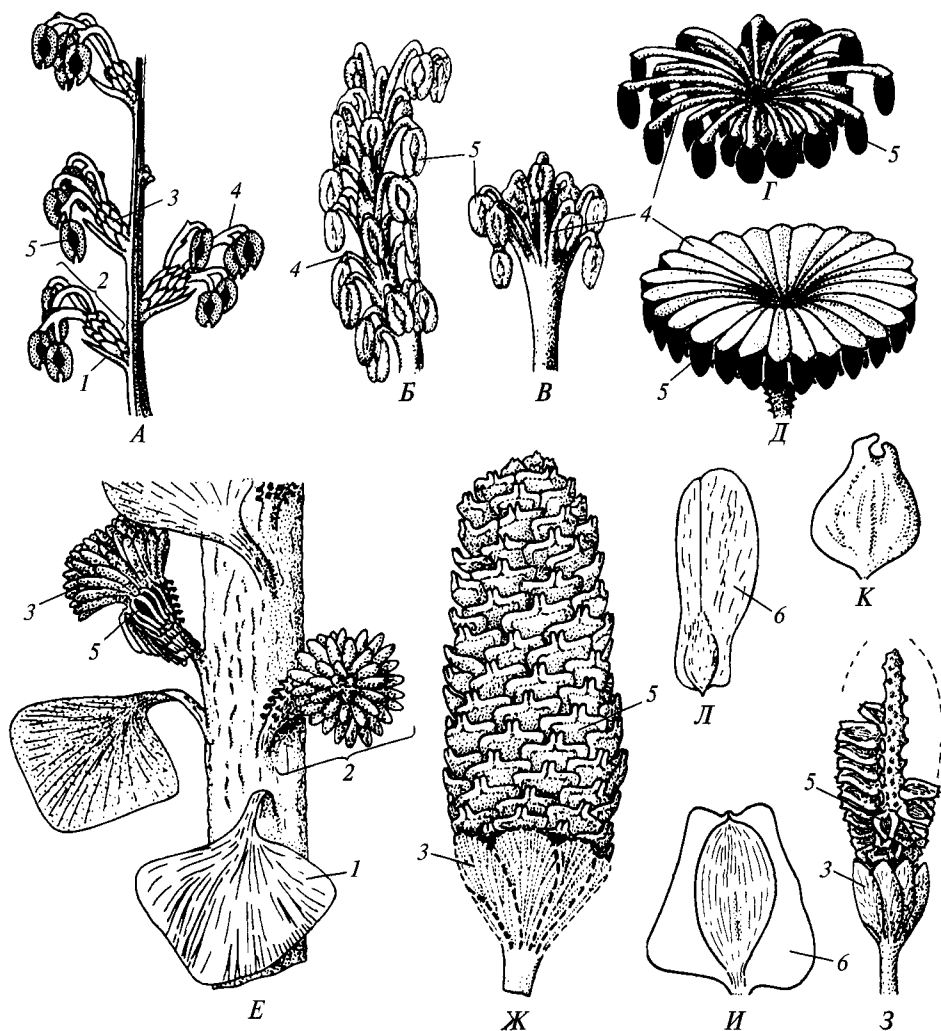


Рис. 187. Cordaitanthidae:

А — часть женской фруктификации *Cordaitanthus pseudofluitans*; Б, В — аксиллярные комплексы *Krylovia sibirica*; Г — аксиллярный комплекс *Gaussia scutellata*; Д — аксиллярный комплекс *G. cristata*; Е — часть женской фруктификации *Vojnovskya paradoxa*; Ж — аксиллярный комплекс *Bardocarpus depressus*; З, И — аксиллярный комплекс и семя *Suchoviella sinensis*; К — семя *Suchoviella* sp.; Л — семя *Sylvella alata*; 1 — брактя; 2 — аксиллярный комплекс; 3 — чешуевидный лист; 4 — телом; 5 — семя (семяпочка); 6 — крыло семени

апертура у них была представлена довольно широким участком утонченной эскины — *лептомой*. Мужские гаметофиты, вероятно, еще имели хорошо развитый антеридий (рис. 186, *П*).

Аксиллярные комплексы женских фруктификаций не менее разнообразны, чем комплексы мужских фруктификаций. По-видимому, наиболее примитивные комплексы (*Cordaitanthaceae* — рис. 187, *А*) были короткими веточками, в основании густо покрытыми спирально расположенными чешуевидными листьями. Среди чешуевидных листьев или компактно на верхушке веточки по той же спирали располагались ветвящиеся или неветвящиеся (у более поздних представителей) *теломы* с терминальными семяпочками. У многих представителей *дистальный участок теломы* был *расширен*, несколько отступив от семяпочки, в виде *кольцевого валика*. Похожие комплексы были у *Vojnovskyaceae*, но неветвящиеся семяносные теломы занимали базальную часть веточки, а чешуевидные листья — дистальную (рис. 187, *Е*). *Ruflogiaceae* были очень полиморфны по строению аксиллярного комплекса женских фруктификаций. У карбоновых представителей он был, вероятно, безлистным и либо кистевидным (рис. 187, *Б*) с семяпочками, сидевшими по спирали на длинных неветвящихся осях (теломах или фуникулусах), либо зонтиковидным (рис. 187, *В—Д*), причем семена были обращены к оси «зонтика» широкой стороной (отличие от пельтаспермовых из класса *Platyspermae*). У пермских руфлориевых аксиллярный комплекс нес базальную розетку чешуевидных листьев и выше — по плотной спирали — почти сидячие семена (рис. 187, *Ж, З*).

Для многих представителей подкласса, в том числе для древнейших, были характерны семяпочки (рис. 187, *А—В, Е*), микропиле которых обращено к фуникулусу (телому) вследствие его изгиба. Двухлопастный интегумент (рис. 187, *К*) у большинства форм был крыловидно расширен, иногда несимметрично (рис. 187, *И, Л*), и, вероятно, создавал необходимую парусность семени для его *анемохорного* распространения (ветром). На верхушке нуцеллуса формировалась пыльцевая камера, что позволяет предполагать у кордаитовых *зоидогамии*. Оплодотворение происходило, по-видимому, *после опадения* семени. Реконструировать строение женских гаметофитов и зародышей этих растений пока не удастся.

Ordo Dicranophyllales, i. s. — порядок дикранофилловые

Порядок включал карбоновые и пермские древесные растения с характерными вильчато-расчлененными линейными листьями (рис. 188, *Б*), хотя известны также представители с линейными и чешуевидными листьями (рис. 188, *А, В*). Подобно листьям многих кордаитовых листья дикранофилловых имели на абаксиальной стороне желобки с устьицами (рис. 188, *А—Г*), у ряда форм сближенные попарно. Почти у всех представителей были зубчики по краю листа (рис. 188, *Г*), сходные с таковыми на листьях хвойных и некоторых кордаитовых.

Женские фруктификации (рис. 188, *Д*) представляли оси, к которым по спирали прикреплялись дихотомирующие на верхушке безлистные веточки.

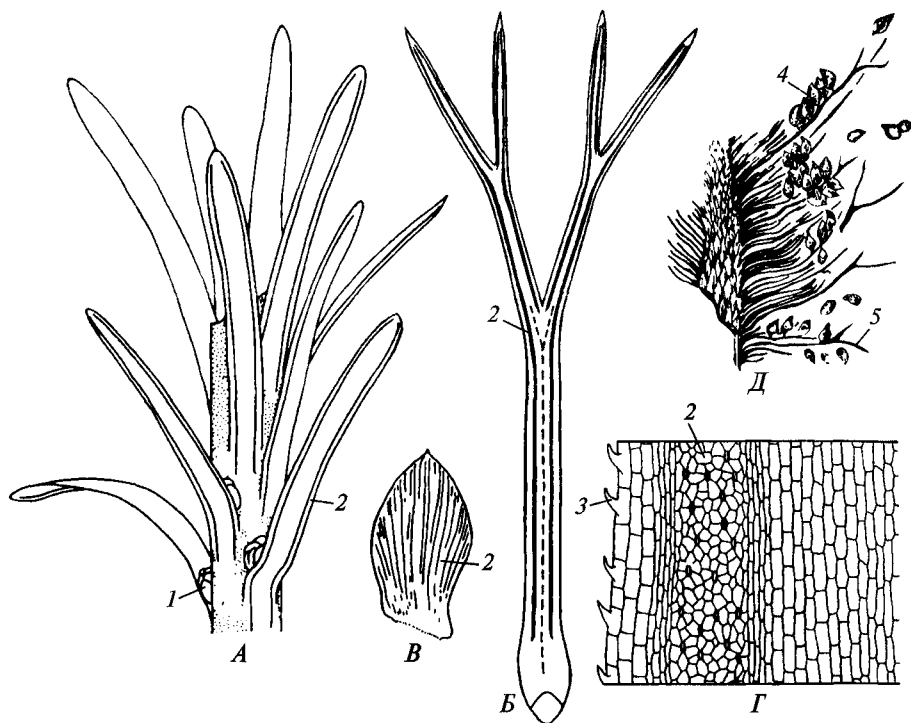


Рис. 188. Dicranophyllales:

A — верхушка вегетативного побега *Mostotchkia gomankovii*; *Б* — лист *Dicranophyllum gallicum* с абаксиальной стороны; *Б* — лист *Slivkovia petschorensis* с абаксиальной стороны; *Г* — участок абаксиальной эпидермы листа *Dicranophyllum* sp.; *Д* — женская фруктификация *D. gallicum*; 1 — пазушная почка; 2 — желобок с устьицами; 3 — маргинальный зубчик; 4 — семя (семяпочка); 5 — семяночная ось

Ниже развилки они несли многочисленные семена. Возможно, что такие веточки были пазушными. Другие органы дикранофиллов достоверно неизвестны.

Subclassis Pínidae — подкласс хвойные, или сосновые

Подкласс возник не позднее среднего карбона, включает около 600 современных видов из примерно 70 родов, объединяемых в 7—8 семейств, причем некоторые из них, вероятно, заслуживают деления на самостоятельные семейства. Несколько семейств и десятки родов известны только в ископаемом состоянии. Все представители подкласса, кроме вымершего травянистого *Aethophyllum*, — лептокаульные пикноксильные деревья, стланики или кустарники. Наиболее примитивные хвойные имели узкие линейные листья с двузубчатой верхушкой и микроскопическими зубчиками по краю, что напоминает дихотомирующие листья дикранофиллов. У разных более продвинутых представителей листья бывают узко- и широколинейными, игловидными, широкоэллиптическими и чешуевидными с одной либо многими параллель-

ными или дуговыми жилками. Для многих таксонов характерна трансфузионная ткань в листе между пучком/пучками и хлоренхимой. Листовые следы однопучковые. Стебли эвстелические, васкулатура бывает как открытого, так и закрытого типов. Протоксилема эндархная.

Мужские фруктификации представлены *стробилами микроспорофиллов*, одинокими у древнейших форм и обычно собранными в разной сложности агрегаты — у более поздних. Микроспорофиллы исходно пельтатные, но довольно разнообразны по числу и расположению микроспорангиев. Женские фруктификации хвойных неодинаковы. У примитивных таксонов они очень похожи на фруктификации кордаитовых, но их аксиллярные комплексы были *билатеральными*, уплощенными и располагались в дистальной части побегов в *пазухах обычных листьев*, а не брактеей (более примитивное состояние, чем у кордаитовых). У продвинутых форм женские фруктификации представлены *шишками*, возникшими в результате глубокого преобразования аксиллярных комплексов и их кроющих листьев.

Современным хвойным свойственна сифоногамия, причем оплодотворение происходит в разные сроки после опыления, но *задолго до опадения семян*. Поэтому зрелые, опадающие семена содержат полностью сформировавшийся зародыш. Они прорастают после определенного *периода покоя*. Исходно хвойные были анемохорными растениями, в связи с чем для них характерны крылатые семена (крылья которых у многих форм не гомологичны крыльям семян кордаитовых и друг другу) со склерифицированной кожурой без саркотесты. Некоторые виды вторично перешли к зоохории и утратили крылья семян. У части их для привлечения животных развились сочные образования из разных структур женской фруктификации, но теста осталась склерифицированной. В этом проявился закон необратимости эволюции.

Древнейшие хвойные

Уже древнейшие известные хвойные были разнообразны по строению листьев и фруктификаций. Точно определить их родственные связи друг с другом и с современными порядками в настоящее время не удается.

Древнейшее семейство **Walchiaceae** (= *Lebachiaceae*, вальхиевые) существовало со среднего карбона по пермь включительно. Это были в основном небольшие деревья с двухрядно расположенными мелкими ветвями последнего порядка (рис. 189, А). Некоторые виды имели полую септированную сердцевину. Для вальхиевых были характерны узколинейные, игловидные или чешуевидные листья (рис. 189, Б, В) с микроскопическими зубчиками по краю и продольными полосами с устьицами (по одной на каждой грани листа). Верхушка листьев на репродуктивных побегах нередко была двузубчатой (рис. 189, Г, Д).

Фруктификации располагались терминально на концах ветвей и внешне мало отличались от вегетативных ветвей (рис. 189, Г, Д). Мужские фруктификации представляли собой стробилы микроспорофиллов. Микроспорофиллы могли быть пельтатными с двумя микроспорангиями на базископической стороне пластинки, вероятно, приросшими к черешку (рис. 189, З) или плоскими с несколькими спорангиями на адаксиальной стороне черешка (рис. 189,

Рис. 189. Семейство Walchiaceae:

А — верхушка вегетативной ветви *Lebachia piniformis*; Б — участок побега *L. parvifolia*; В — участок побега *L. hypnoides*; Г, Д — мужские и женские фруктификации *L. piniformis*; Е, Ж — участок мужской фруктификации и микроспорангий *Dvinostrobus sagittalis*; З — микроспорофилл *Lebachia hypnoides*; И — предпыльцевое зерно *L. piniformis*; К, Л — аксиллярный комплекс и верхушка семяночного тела *Sashinia* sp.; М, Н — аксиллярный комплекс *Lebachia piniformis* с адаксиальной и абаксиальной сторон; О — аксиллярный комплекс *Kungurodendron* sp. с адаксиальной стороны; П, Р, С — аксиллярный комплекс с адаксиальной и абаксиальных сторон и семя *Ortiseia leonardii*; Т — аксиллярный комплекс *Lebachia lockardii*; У, Ф — предпыльцевое зерно *Scutasporites* sp. с экватора и полюса; 1 — мужская фруктификация (микростробил); 2 — женская фруктификация; 3 — микроспорофилл; 4 — микроспорангий; 5 — квазисаккус; 6 — кроющий лист аксиллярного комплекса; 7 — чешуевидный лист аксиллярного комплекса; 8 — семяночное тело; 9 — семя; 10 — рубец от опавшего семени; 11 — рубчик

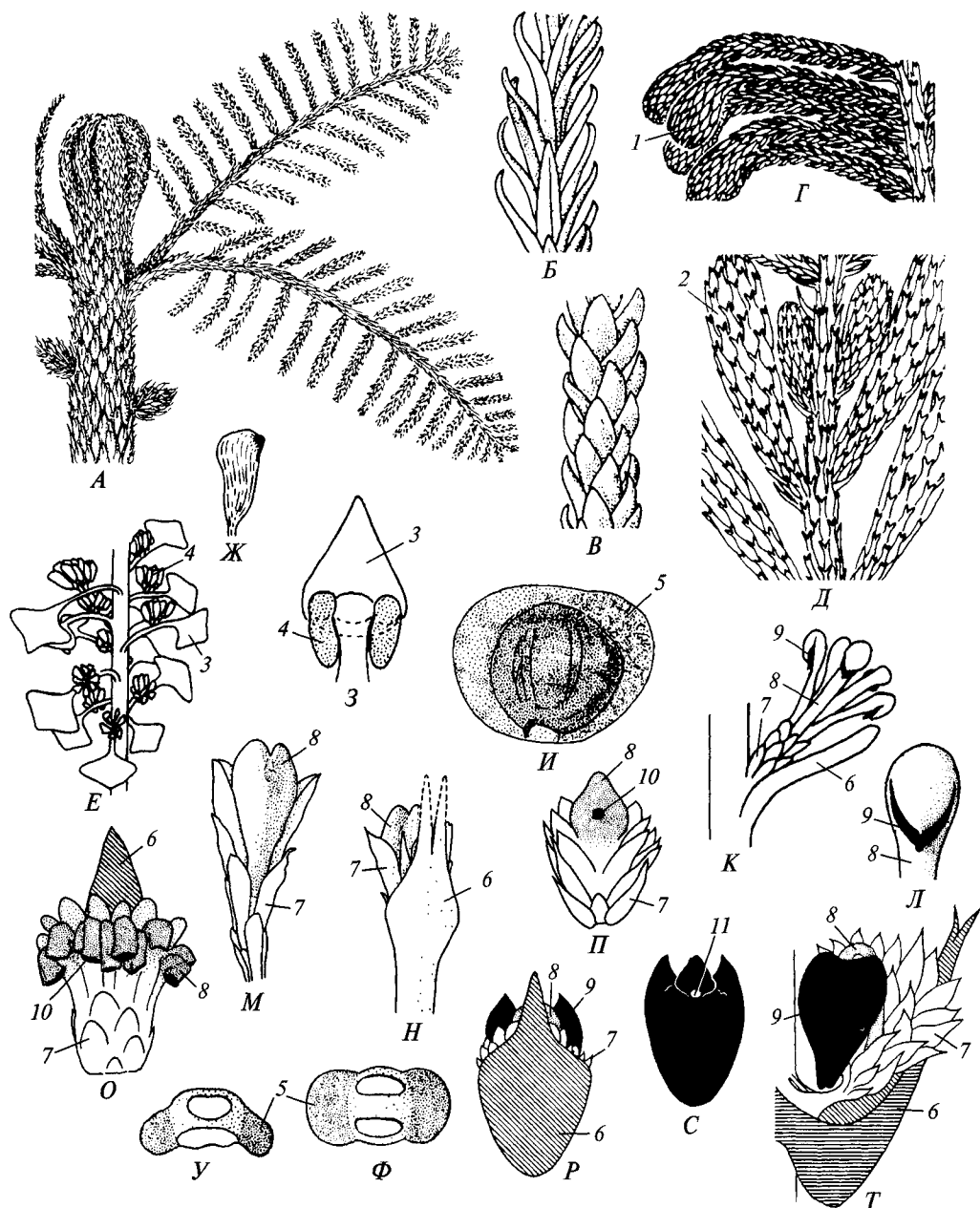
Е, Ж). В микроспорангиях формировалась моно- или дисаккатные предпыльцевые зерна (рис. 189, И, У, Ф).

У примитивных вальхиевых кроющие листья аксиллярных комплексов женских фруктификаций не отличались от трофофиллов (рис. 189, Д), у продвинутых форм они были крупнее и шире (рис. 189, Р). Аксиллярный комплекс женской фруктификации очень похож на таковой у Cordaitanthaceae, но семяносные оси никогда не ветвились, а весь комплекс уплощен — едва заметно у древних форм и весьма сильно — у позднейших. Вследствие уплощенности комплекса семяносные оси разворачивались в плоскость наподобие веера, причем таким образом, что семена оказывались обращенными к стеблю побега, несущего комплекс (рис. 189, К, О).

У многих вальхиевых семяносные оси также уплощались и становились похожими на листья в основании аксиллярного комплекса. Семена исходно занимали терминальное положение на семяносной оси, но при ее уплощении смещались в субтерминальное положение на абаксиальную относительно оси аксиллярного комплекса сторону (рис. 189, П) (и потому располагались адаксиально относительно побега, на котором находился комплекс). У ряда вальхиевых происходила прогрессирующая стерилизация семяносных осей аксиллярного комплекса, в котором в конце концов оставалась единственная семяносная ось (рис. 189, Т), у некоторых представителей преобразованная в широкую пластинку (рис. 189, М, Н, П, Р). Стерильные семяносные оси частью редуцировались, а частью становились неотличимыми от базальных листьев аксиллярного комплекса. У некоторых пермских вальхиевых верхушка плоской семяносной оси подобно капюшону прикрывала семя (рис. 189, К, Л).

Таким образом, Walchiaceae сочетает особенности разных порядков и семейств подкласса Cordaitanthidae, а по отдельным признакам — более примитивны, чем любые кордаитовые. Следовательно, вальхиевые скорее всего не возникли от Cordaitanthidae, а имеют с ними общее происхождение.

Верхнекарбовое и пермское семейство **Buriadiaceae** (буриадиевые), возможно, демонстрирует завершение тенденции к упрощению аксиллярного комплекса женской фруктификации. У этих растений одиночные пазушные семена располагались на побеге без определенного порядка (рис. 190, А). Семязачки были анатропными (рис. 190, Б) или ортотропными. Мужские фруктификации буриадиевых неизвестны, но из микропиле были извлечены безмеш-



ковые моносулькатные зерна (рис. 190, Г). Буриадиевым была свойственна резко выраженная гетерофиллия, их гипостомные листья варьировали от игловидных до узколинейных вильчатых и обратно-треугольных с усеченной зубчатой верхушкой (рис. 190, А, В).

У представителей пермского семейства **Ferugliocladaeae** также не было аксиллярных комплексов. Их ортотропные семена располагались поодиночке в пазухах брактеев довольно компактных терминальных женских фруктификаций (рис. 190, Д—Ж). Растения нижнепермского рода *Corioclādus* имели ди-

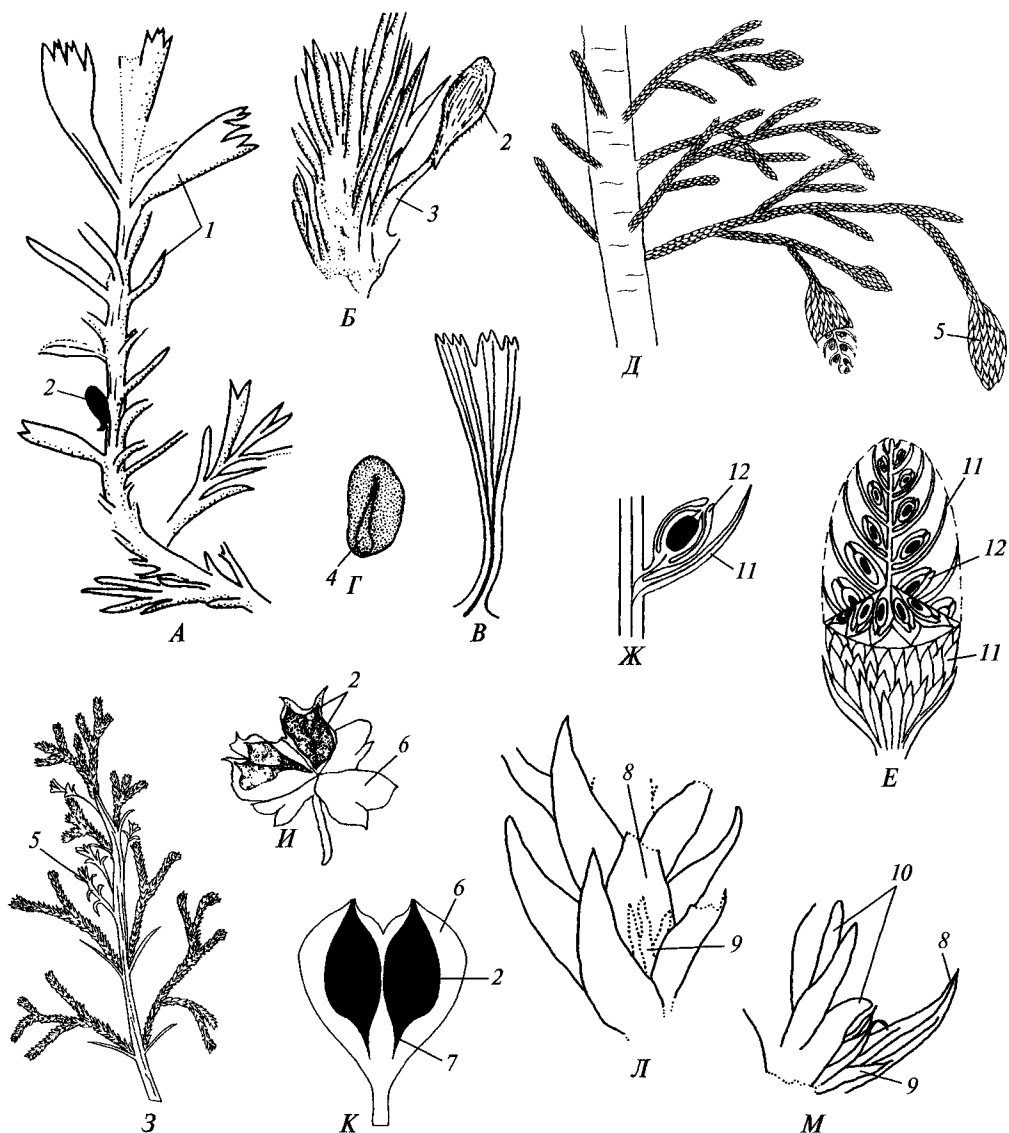


Рис. 190. Древнейшие хвойные неясного таксономического положения:

A—Г — *Buriadia heterophylla*; *Д—Ж* — *Ugartecladus genoënsis*; *3—К* — *Coriellodus quiteriensis*; *Л, М* — *Thucidia mahoningensis*; *А* — фертильный побег; *Б* — семя; *В* — лист; *Г* — (пред)пыльцевое зерно; *Д* — вегетативные и фертильные ветви; *Е* — строение женской фруктификации; *Ж* — васкулатура семяпочки и кроющей чешуи; *З* — фертильный побег; *И* — верхушка женской фруктификации; *К* — семяночная чешуя; *Л* — часть мужской фруктификации; *М* — аксиллярный комплекс мужской фруктификации; *1* — трофофилл; *2* — семя; *3* — семяночная ось; *4* — сулькус; *5* — женская фруктификация; *6* — семяночная чешуя; *7* — микропилярная трубка; *8* — кроющая чешуя аксиллярного комплекса; *9* — лист аксиллярного комплекса; *10* — микроспорангий; *11* — кроющая чешуя семяпочки; *12* — интегумент

морфные побеги. Одни из них несли длинные линейные листья, в пазухах которых развивались ветвящиеся побеги, густо олиственные мелкими чешуевидными листьями (рис. 190, 3). На побегах с длинными листьями располага-

лись женские фруктификации, которые в целом по конструкции напоминали аксиллярные комплексы вальхиевых, но, по-видимому, не имели кроющих листьев (рис. 190, 3). Каждая фруктификация имела несколько базальных линейных листьев и завершалась розеткой или мутовкой семяночных чешуй, двухлопастных на верхушке (рис. 190, И). К каждой лопасти с адаксиальной стороны прикреплялось по одному анатропному семени с длинной микропилярной трубкой, обращенной к основанию чешуи (рис. 190, К). Гомология такой семяночной чешуи непонятна. Возможно, что она представляла собой не спорофилл, а уплощенный телом или пару сросшихся уплощенных теломов, как у вольциевых (см. ниже).

Верхнекарбовое семейство **Thucidaceae** известно по уникальным для хвойных мужским фруктификациям (рис. 190, Л), структура которых сходна со структурой женских фруктификаций представителей *Walchiaceae*: в пазухах ланцетных чешуй располагались *аксиллярные комплексы*, представленные коротким побегом с немногими узколинейными листьями в основании и одним или двумя микроспорангиями на верхушке (рис. 190, М). Особенности прикрепления микроспорангиев к оси аксиллярного комплекса не выявлены. Родственные связи всех этих семейств с другими хвойными неясны.

В верхнекарбово-триасовое семейство **Voltziaceae** (вольциевые) включают древесные растения (рис. 191, А), многие из которых имели диморфные побеги (см. рис. 191, К), и травы (*Aethophyllum* — см. рис. 191, Е) с ортотропными побегами без вторичной ксилемы в стебле (что, по-видимому, свидетельствует об их недолговечности). Отдельные представители были, вероятно, пахикаульными стеблевыми суккулентами с неветвящимся стволом и толстой корой (рис. 191, И). Листья у разных вольциевых были игловидными, узко-линейными с единственной медианной жилкой, ланцетными с параллельными жилками, сходящимися в верхушке листа, а также ремневидными с параллельно-веерным жилкованием (рис. 191, Б, В, Ж, И, К). У отдельных форм выявлена гетерофиллия (рис. 191, Б, 3). Листья имели сильно склерифицированную эпидерму, довольно толстый слой субэпидермальной склеренхимы и палисадную хлоренхиму; в листьях находилась также трансфузионная ткань (рис. 191, М).

В этом семействе более полно реализуются эволюционные тенденции, наметившиеся у вальхиевых. Кроющие листья аксиллярных комплексов у вольциевых чешуевидные, сильно отличающиеся от трофофиллов. Благодаря этому фруктификации хорошо выделяются в побеговой системе растения, хотя они еще очень «рыхлые» (рис. 191, Д, Е, К) и выглядят скорее как фертильная ветвь, а не как особый орган. Аксиллярный комплекс сильно уплощен и олигомеризован. В нем остается всего (1)3—5 семяночных осей и — у ранних форм — несколько стерильных осей или чешуевидных листьев (рис. 191, Р, С), различить которые невозможно. У поздних форм стерильных образований в комплексе нет (рис. 191, Т—Ш). Семяночные оси плоские и частично слившиеся друг с другом и со стерильными чешуями в лопастную *семенную чешую* (рис. 191, С—Ш).

Женские фруктификации, в которых аксиллярные комплексы преобразовались в семенную чешую, называют *шишками*.

У примитивных вольциевых семена прикреплялись субтерминально на семяночных осях (рис. 191, Р, Т), но в эволюции семейства они очень быстро сместились базипетально (рис. 191, С, Ф, Ш). Ряду представителей свой-



Рис. 191. Voltziaceae:

А—Г — *Ernestiodendron filiciforme* (ветвь с микростробилами, детали строения ветвей разных порядков и пыльцевое зерно с дистального полюса); Д — ветвь *Ullmannia frumentaria* с шишками; Е — *Aetophyllum stipulare*; Ж — ветвь *Podozamites distans*; З — ветвь *Pseudovoltzia liebeana*; И — *Yuccites vogesiacus*; К — ветвь *Borysthenia fasciculata* с шишкой; Л — пыльцевое зерно *Ullmannia bronnii* с проксимального полюса; М — анатомия листа *U. frumentaria*; Н, О — микростробил и микроспорофилл *Darneya peltata*; П — микроспорофилл *Aethophyllum stipulare*; Р — аксиллярный комплекс *Walchiostróbus* sp. с адаксиальной стороны; С — аксиллярный комплекс *Pseudovoltzia liebeana* с адаксиальной стороны; Т, У — аксиллярный комплекс *Aethophyllum stipulare* с адаксиальной стороны и в сагитальном сечении; Ф, Х — аксиллярный комплекс *Swedenborgia cryptomerioides* с адаксиальной и абаксиальной сторон; Ц — аксиллярный комплекс *Borysthenia fasciculata* с адаксиальной стороны; Ч — аксиллярный комплекс *Cycadocarpidium osáwae* с адаксиальной стороны; Ш, Щ — аксиллярный комплекс *C. toretziensis* с ад- и абаксиальной сторон; Э — строение семени *Ullmannia frumentaria*; 1 — вегетативная ветвь; 2 — ауксибласт; 3 — брахибласт; 4 — эпидерма; 5 — склеренхима; 6 — хлоренхима; 7 — трансфузионная ткань; 8 — микростробил; 9 — микроспорофилл; 10 — микроспorangий; 11 — квазисаккус; 12 — лептома; 13 — шишка; 14 — листья аксиллярного комплекса; 15 — чешуя аксиллярного комплекса; 16 — семяночный телом; 17 — семя; 18 — рубец от опавшего семени; 19 — кроющая чешуя аксиллярного комплекса; 20 — нуцеллус; 21 — интегумент

ственно срастание основаниями семенной чешуи и кроющей брактеи (рис. 191, Ш, Щ) с последующей редукцией свободной части либо той, либо другой (рис. 191, Ф—Ч), причем разную степень редукции возможно наблюдать у одного вида. Семяпочки были довольно примитивны, так как даже в зрелом семени интегумент срастался с нуцеллусом лишь в самом основании (рис. 191, Э).

Мужские фруктификации представляли собой стробилы микроспорофиллов (рис. 191, Н). Микроспорофиллы вольциевых были пельтатными, двух типов (рис. 191, О, П). Одни имели ту же конструкцию, что и микроспорофиллы вальхиевых, но большее число микроспorangиев. Другие отдаленно напоминали микроспорофиллы руфлориевых, так как микроспorangии располагались на ветвистых ножках, отрастающих от черешка спорофилла. Вольциевые продуцировали, в зависимости от рода, квазимоносаккатные или квазидисаккатные предпыльцевые либо пыльцевые зерна (рис. 191, Г, Л).

Ordo Pináles — порядок сосновые

Единственное семейство порядка Pinaceae (сосновые) известно со средней юры. Многие его юрские и меловые роды сочетают признаки разных современных родов одной трибы или родов из разных триб. В настоящее время существует около 250 видов из 10 родов. Все сосновые — вечнозеленые или листопадные (*Larix* — лиственница, *Pseudolárix*) деревья или стланики с игловидными или (реже) узко-линейными (*Abies* — пихта, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Pseudolarix*) трофофиллами (рис. 192, А—Г, Ж). У всех сосновых есть почечные чешуи. Некоторым родам свойствен диморфизм побегов, причем брахибласты могут быть пролептическими (*Larix*, *Cedrus* — кедр; рис. 192, В) и силлептическими (*Pinus* — сосна, *Ducampópinus*; рис. 192, Ж)¹. У родов с

¹ Пролептические брахибласты в редких случаях могут становиться ауксибластами (см. рис. 193, А); силлептические брахибласты никогда не становятся ауксибластами.

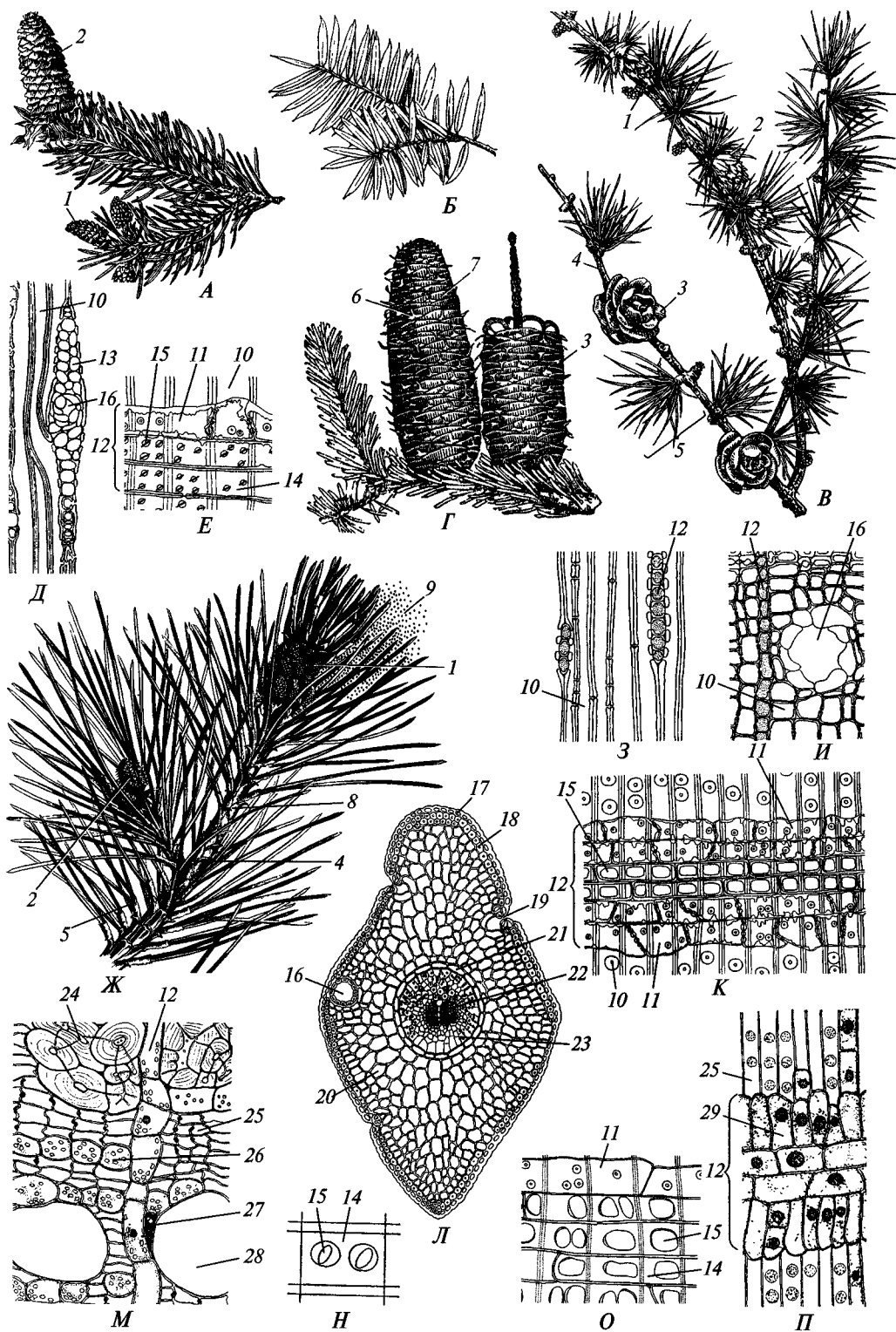


Рис. 192. Pinales:

A — ветвь *Picea abies*; *B* — ветвь *Keteleeria fortunei*; *B* — ветвь *Larix americana*; *Г* — ветвь *Abies nordmanniana*; *Д* — тангенциальный срез широкого луча вторичной ксилемы *Pinus sylvestris*; *Е* — радиальный срез вторичной ксилемы *Picea abies*, абиеитоидная поровость полей перекреста; *Ж* — ветвь *Pinus pumila*; *З—К* — тангенциальный, поперечный и радиальный срезы вторичной ксилемы ствола *Pinus sylvestris*, оконцевая поровость полей перекреста; *Л* — поперечный срез хвоинки *Picea abies*; *М, П* — поперечный и радиальный срезы вторичной флоэмы ствола *Abies* sp.; *Н* — купрессоидная поровость поля перекреста; *О* — радиальный срез луча вторичной ксилемы ствола *Pinus koraiensis*, пиноидная поровость полей перекреста; *1* — микростробил; *2* — молодая шишка; *3* — зрелая шишка, высвобождающая семена; *4* — ауксисблест; *5* — брахисблест; *6* — кроющая чешуя; *7* — семенная чешуя; *8* — катафилл; *9* — пыльца; *10* — тяжелая трахеида; *11* — лучевая трахеида; *12* — узкий (однорядный) луч; *13* — широкий (многорядный) луч; *14* — поле перекреста; *15* — пора в поле перекреста; *16* — смоляной ход; *17* — эпидерма; *18* — склеренхима; *19* — устьице; *20* — хлоренхима; *21* — эндодерма; *22* — проводящий пучок; *23* — трансфузионная ткань; *24* — склереида; *25* — ситовидная клетка; *26* — крахмалоносная тяжелая паренхима; *27* — кристаллоносная тяжелая паренхима; *28* — слизевая клетка; *29* — клетка Страсбургера

силлептическими брахисблестами ассимилирующие игловидные трофофиллы развиваются только на брахисблестах, а ауксисблесты несут чешуевидные пленчатые неассимилирующие катафиллы. У остальных родов ассимилирующие листья однотипны на всем растении. Трофофиллы васкуляризованы одним или двумя коллатеральными пучками, проходящими внутри тяжа трансфузионной ткани, отделенной от хлоренхимы эндодермой (рис. 192, *Л*). У ряда представителей складчатого типа хлоренхима гомогенная. Под эпидермой располагается лигнифицированная гиподерма, прерванная около устьиц. Устьица с сильно лигнифицированными клеточными стенками глубоко погружены в крипты на уровень гиподермы (рис. 192, *Л*).

Вторичная ксилема осевых органов (рис. 192, *З—К*) всех сосновых содержит точечные трахеиды с крупными округлыми однорядными межтрахеидальными порами на радиальных стенках. Это так называемая *абиеитоидная* поровость, представляющая собой наиболее продвинутый тип поровости точечных трахеид.

Единственный или преобладающий тип лучей — *узкие*, однорядные, мало-слойные (рис. 192, *З, К*). У всех сосновых, кроме *Abies*, *Keteleeria* и *Pseudolarix*, лучи гетероцеллюлярные с краевыми клетками, дифференцированными в лучевые трахеиды (рис. 192, *Е, К, О*), обеспечивающие радиальный транспорт воды. Поровость полей перекреста у большинства родов *купрессоидная*, т.е. представленная несколькими мелкими порами с довольно узким отверстием, ориентированным косо к оси органа (рис. 192, *Н*).

У отдельных видов во вторичной ксилеме многолетних стволов встречается *пицеоидная* поровость полей перекреста с щелевидными отверстиями мелких пор, выходящими за границы окаймления (рис. 192, *Е*). Видам *Pinus* присущи *пиноидная* или *оконцевая* поровость полей перекреста (рис. 192, *О, К*). Первая представлена 2—3 крупными порами с неполным окаймлением, а вторая — одиночными очень крупными порами без окаймления. У *Abies* и *Tsuga* при повреждениях во вторичной ксилеме дифференцируются травматические смоляные ходы. У остальных сосновых смоляные ходы развиваются постоянно и без травм. Одна часть смоляных ходов ориентирована продольно (рис. 192, *И*), а другая — радиально. Ходы последнего типа проходят посередине много-рядных *широких* лучей (рис. 192, *Д*). Каждый смоляной ход полностью изолиро-

Рис. 193. Pinales:

A — ветвь *Larix decidua*; *B* — микростробилы *Pinus pumila*; *B* — микроспорофилл *Abies alba* сбоку; *Г* — внешний вид пыльцевого зерна *Pinus sylvestris*; *Д—И* — последовательные стадии развития мужского гаметофита *P. laricio*; *К* — шишка *Abies alba* на стадии опыления; *Л—О* — *A. pectinata*, внешний вид аксиллярного комплекса (*Л*) и продольный разрез семяпочки (*М*) на стадии опыления, аксиллярный комплекс и его кроющая чешуя в начале развития семени с абаксиальной (*Н*) и адаксиальной (*О*) сторон; *П, Р* — завихрения воздушных потоков, возникающие из-за рельефа чешуй шишки; *С* — женский гаметофит *Pinus wallichiana* на ценоцитной стадии развития; *Т* — продольный срез архегония *P. lambertiana*; *У* — пыльцевая трубка, проросшая в семяпочке *P. laricio*; *Ф* — проэмбрио *P. sylvestris*; *Х* — зародыш *P. roxburghii*; *Ц* — множественные проэмбрио *P. roxburghii*, возникшие вследствие ветвления суспензора; *Ч* — продольный разрез семени *P. sibirica*; *Ш* — внешний вид зрелого семени *Abies pectinata*; *1* — ауксбласт; *2* — брахибласт; *3* — листовая подушка; *4* — катафилл; *5* — микроспорофилл; *6* — микроспорангий; *7* — щиток; *8* — черешок; *9* — саккус; *10* — первая проталлиальная клетка; *11* — вторая проталлиальная клетка; *12* — антеридиальная инициаль; *13* — антеридиальная клетка; *14* — сифоногенная клетка; *15* — пыльцевая трубка; *16* — клетка-ножка; *17* — генеративная клетка; *18* — ядро сифоногенной клетки; *19* — спермий; *20* — хвоя; *21* — кроющая чешуя; *22* — семенная чешуя; *23* — семяпочка; *24* — нуцеллус; *25* — интегумент; *26* — микропиле; *27* — крыло семени; *28* — семя; *29* — ядро; *30* — женский гаметофит; *31* — специализированная обкладка яйцеклетки; *32* — клетка шейки; *33* — брюшная канальцевая клетка; *34* — яйцеклетка; *35* — нуцеллус; *36* — интегумент; *37* — оболочка пыльцевого зерна; *38* — проэмбрио; *39* — суспензор; *40* — зародыш; *41* — зародышевый корень; *42* — гипокотиль; *43* — апекс побега; *44* — семядоля; *45* — женский гаметофит-эндосперм; *46* — теста

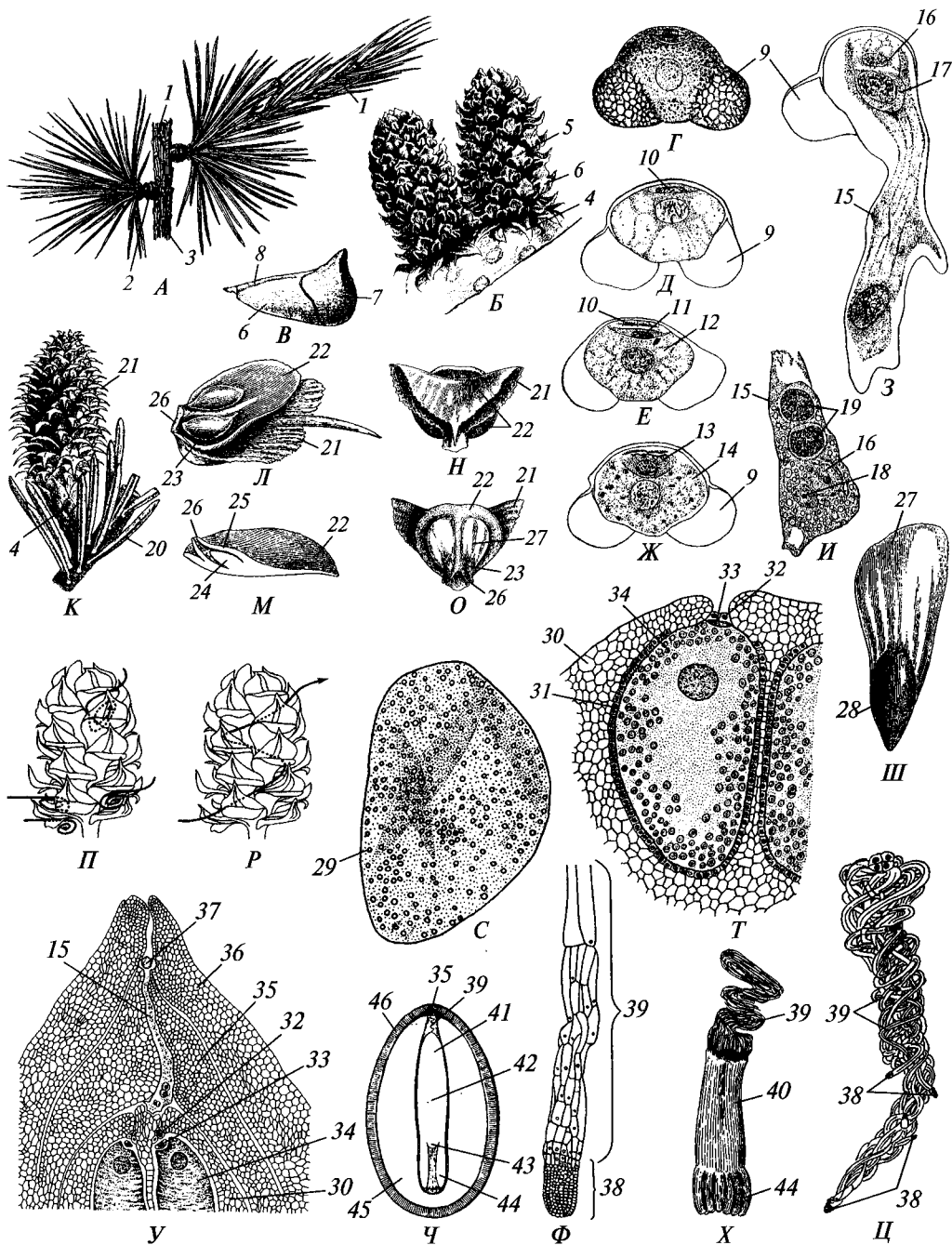
ван от остальных. Тяжевая паренхима скудная диффузная или представлена обкладками продольных смоляных ходов.

Вторичная флоэма паренхиматизирована сильнее ксилемы (рис. 192, *М*), и значительный ее объем занимает крахмало- и кристаллоносная тяжевая паренхима. Лучи гетероцеллюлярные (рис. 192, *П*), многие их краевые стоячие клетки (клетки Страсбургера) тесно ассоциированы с ситовидными клетками в единые функциональные комплексы. Секреторная система представлена радиальными смоляными ходами в широких лучах, а у *Abies* — и слизевыми идиобластами (рис. 192, *М*). У некоторых сосновых (*Abies*, *Picea* — ель, *Larix*, *Pseudotsuga*) в непроводящей флоэме без определенного порядка поодиночке или небольшими группами располагаются склериды (рис. 192, *М*).

Все сосновые — однодомные растения.

Мужские фруктификации — компактные микростробилы (рис. 193, *Б*), располагающиеся в пазухах листьев в основании элементарного побега (*Pinus*) или поодиночке на концах очень коротких веточек (рис. 192, *А, Ж*). Микроспорофиллы пельтатные с двумя микроспорангиями на базископической стороне щитка, на всю свою длину приросшими к черешку спорофилла (рис. 193, *В*). Пыльцевые зерна у большинства родов бисаккатные (рис. 193, *Г*), у некоторых — безмешковые (*Larix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*).

Женские фруктификации — компактные шишки, развивающиеся поодиночке на конце специализированных коротких веточек (см. рис. 192, *А, В, Г, Ж*; 193, *К*). Шишка состоит из оси, на которой по тесной спирали располагаются кроющие чешуи, не похожие на трофофиллы. В их пазухах находится по одной семенной чешуе, несущей на адаксиальной стороне по две семяпочки (рис. 193, *Л*). У некоторых родов семенная и кроющая чешуи срастаются основаниями. В зрелой шишке семенные чешуи, как правило, значительно крупнее кроющих и полностью скрывают их, но у *Pseudotsuga* и некоторых видов



Abies кроющие чешуи длиннее семенных и хорошо заметны снаружи (рис. 192, Г). У среднеюрских сосновых семенные чешуи были двулопастными; у более поздних и у современных форм они цельные (рис. 193, Л, О). Семяпочки одной стороной на всю длину приросшие к семенной чешуе и обращенные микропиле к оси шишки (рис. 193, М). Такое положение микропиле, каза-

лось бы, предельно затрудняет попадание пыльцевого зерна в семяпочку. Однако форма чешуй шишки и рельеф их поверхностей таковы, что вызывают завихрения потоков воздуха, отбрасывающие переносимые пыльцевые зерна между чешуями к оси шишки, где находятся микропиле семяпочек (рис. 193, *П, Р*). Интегумент двухлопастный и до опыления на значительном протяжении свободен от нуцеллуса (рис. 193, *М*).

Женские гаметофиты сосновых развиваются более года с диапаузой на период покоя в состоянии ценоцита, имеющего примерно 1000 ядер (рис. 193, *С*). Последующая целлюляризация приводит к образованию одноядерных клеток без хлоропластов. Спустя 1,5—2 месяца после целлюляризации гаметофит образует у разных сосновых от 1 до 100 архегониев с короткой шейкой из четырех клеток, одной мелкой брюшной канальцевой клеткой и огромной яйцеклеткой (рис. 193, *Т*). Архегонии не соприкасаются друг с другом, и вокруг каждой яйцеклетки дифференцируется слой клеток гаметофита, специализированных на питании яйцеклетки. Опыление осуществляется с помощью опылительной капли. Ни сальпинкса, ни лагеностома у представителей *Pinales* нет (рис. 193, *У*).

Развитие мужского гаметофита (рис. 193, *Д—И*) происходит значительно быстрее — за два месяца в течение вегетационного сезона¹. Еще внутри микроспорангия микроспоры делятся резко неравно с образованием проксимальной мелкой первой проталлиальной клетки, вскоре отмирающей. Затем крупная клетка делится вновь неравно на мелкую вторую проталлиальную клетку, прилежащую к остаткам первой, и крупную антеридиальную инициаль. Вторая проталлиальная клетка недолговечна. Антеридиальная инициаль делится опять неравно на дистальную крупную сифоногенную клетку и проксимальную более мелкую антеридиальную, соседнюю с отмершими проталлиальными клетками.

В ходе последующего деления антеридиальной клетки образуются проксимальная клетка-ножка и дистальная генеративная клетка. На этой стадии развития эндоспорические мужские гаметофиты высеиваются из микроспорангиев. Попавшие с помощью опылительной капли на верхушку нуцеллуса пыльцевые зерна прорастают каждое пыльцевой трубкой, причем ядро сифоногенной клетки перемещается в растущий конец трубки (рис. 193, *З*). Верхушка нуцеллуса при этом не разрушается, и *пыльцевая камера не образуется*. Поэтому пыльцевая трубка, не ветвясь, врастает в ткань нуцеллуса и растет в ней по направлению к гаметофиту (рис. 193, *У*), попутно поглощая из нее питательные вещества. Генеративная клетка вслед за клеткой-ножкой перемещается внутри сифоногенной клетки в пыльцевую трубку, располагаясь рядом с ее ядром. При приближении конца пыльцевой трубки к женскому гаметофиту генеративная клетка делится на два безжгутиковых *спермия, пассивно перемещаемых* в растущем кончике пыльцевой трубки (рис. 193, *И*). У большинства сосновых пыльцевая трубка примерно за месяц дорастает до яйцеклетки одного из архегониев, которую один из спермиев и оплодотворяет. Однако у ряда видов пыльцевая трубка еще до образования спермиев приостанавливает рост почти на год, так что оплодотворение происходит лишь в следующем за опылением вегетационном сезоне.

¹ Спорциты формируются в микроспорангии к концу предыдущего вегетационного сезона.

После опыления чешуи шишки смыкаются и склеиваются смолой, а семяпочка начинает превращаться в семя (рис. 193, Ч). Растущий женский гаметофит почти полностью разрушает нуцеллус, от которого сохраняется только верхушка. Интегумент дифференцируется в тесту, наружная и внутренняя паренхимные зоны которой быстро разрушаются, а внутренняя — склерифицируется. Зародыш развивается через стадию ценоцита с небольшим числом ядер (не более 64). После целлюляризации он дифференцируется на микропиллярный длинный крупноклеточный суспензор и халазальный небольшой мелкоклеточный проэмбрио, дающий со временем все вегетативные органы зародыша (рис. 193, Ф, Х). В зависимости от вида у сосновых бывает от 2—3 до 18 семядолей. Среди представителей *Pinales* широко распространена *полиэмбриония*, обусловленная оплодотворением нескольких яйцеклеток или ветвлением суспензора и образованием на конце его ветвей новых проэмбрио (рис. 193, Ц). В любом случае выживает только один зародыш, поэтому биологическое значение полиэмбрионии у сосновых непонятно.

По мере созревания семени дистальнее его от семенной чешуи отслаиваются поверхностные ткани (рис. 193, О), в результате чего возникает крыло, соединенное с халазальной областью семени (рис. 193, Ш). Оно повышает парусность семени и облегчает его перемещение ветром (*анемохорный* тип распространения диаспор). У некоторых видов крыло утрачено в связи с переходом от анемохории к зоохории (рис. 193, Ч). Созревшие семена высвобождаются из шишки у одних видов благодаря расхождению чешуй (см. рис. 192, В), а у других — вследствие опадения чешуй (распадающиеся шишки — *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, некоторые виды *Pinus*; см. рис. 192, Г). Прорастание семян эпигейное, причем семядоли зеленеют независимо от условий освещенности.

Сосновые распространены практически по всей лесной зоне Северного полушария, где разные их виды являются эдификаторами хвойных лесов, а в Юго-Восточной Азии по горам проникают и южнее экватора. Разные сосновые используют как основное сырье для производства бумаги и строительной древесины. Древесина елей остается главным сырьем для производства струнных и клавишных музыкальных инструментов. Значительное количество древесины идет на топливо. Смола сосновых как сырье утратила былое значение в связи с развитием химии, изменением технологии и сменой материалов, но и в настоящее время смолу нескольких видов *Abies* используют при изготовлении гистологических и анатомических препаратов, предназначенных для длительного хранения. Крупные семена ряда видов *Pinus*, в особенности *P. pinia* (пиния), *P. sibirica* и *P. koraiensis* используют в пищу. Отдельные виды сосновых применяют в озеленении.

Pinales весьма близки к *Voltziaceae*, и их можно было бы считать прямыми потомками последних, если бы самые поздние известные вольциевые и самые ранние сосновые не были разделены столь значительным временным интервалом (соответственно триас и средняя юра).

Ordo Araucariales — порядок араукариевые

Достоверные остатки араукариевых известны с нижней юры. В прошлом араукариевые были более разнообразны (их относят не менее чем к двум се-

Рис. 194. Araucariales:

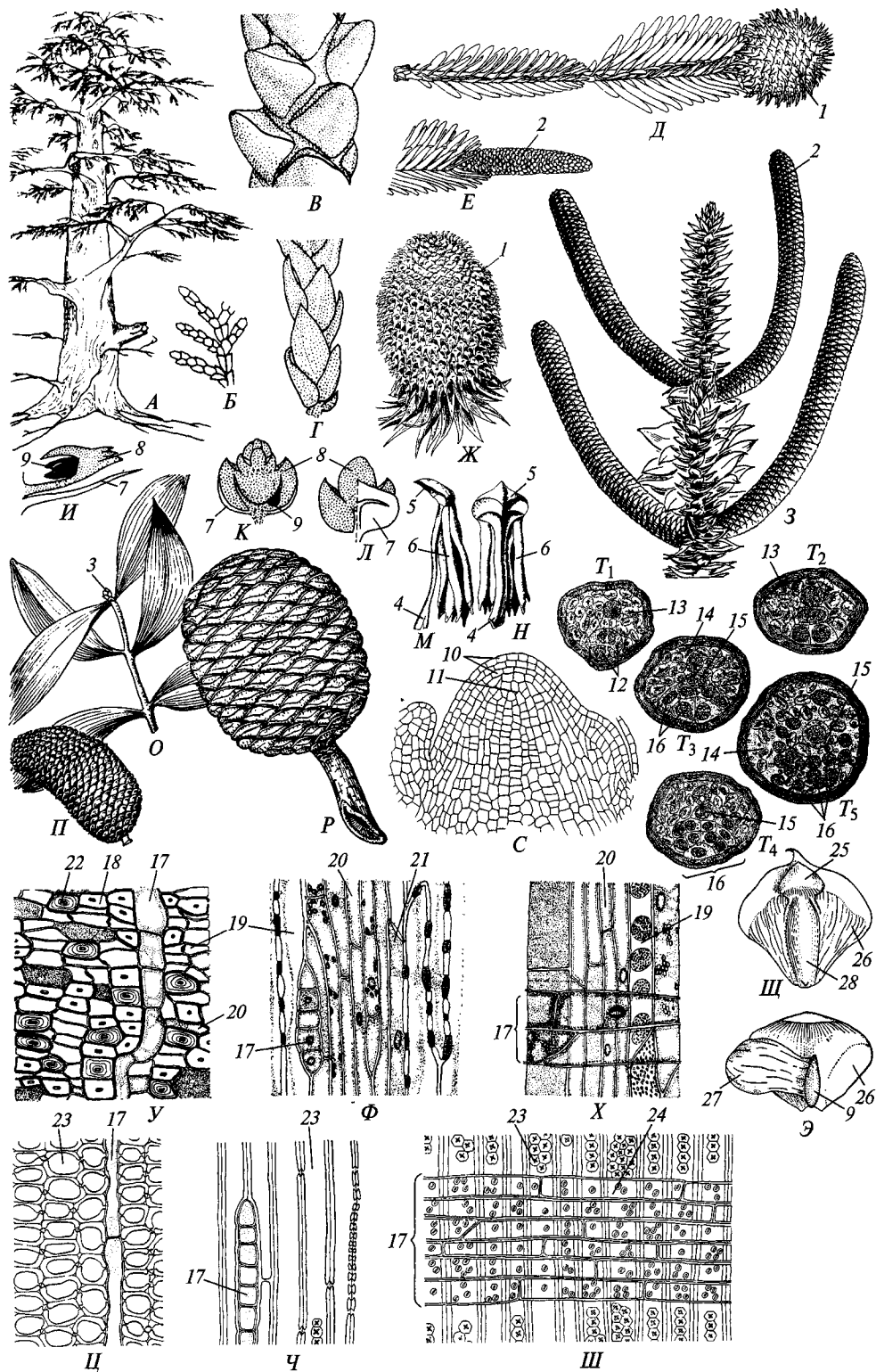
A, B — реконструкция облика и мелкая ветвь *Cupressinocládus valdensis*; *B* — участок ветви *Brachyphyllum mamilläre*; *Г* — участок ветви *Pagiophyllum maculósum*; *Д* — ветвь *Wollemia nóbilis* с шишкой; *Е* — ветвь *W. nobilis* с микростробилом; *Ж* — шишка *Araucaria angustifolia*; *З* — ветвь *A. bidwillii* с микростробилами; *И* — продольный срез аксиллярного комплекса *Tomaxellia teguistoi*; *К, Л* — аксиллярный комплекс *Hirmeriella muenstéri* с адаксиальной и абаксиальной сторон; *О* — *Р* — вегетативная ветвь, микростробил и шишка *Agathis macrostáchys*; *С* — продольный срез апекса побега *Araucaria angustifolia*; *T₁—T₅* — стадии развития мужского гаметофита *A. cunnighamii*; *У* — поперечный срез вторичной флоэмы ствола *Agathis loranthifolia*; *Ф, Х* — тангенциальный и радиальный срезы вторичной флоэмы ствола *Araucaria bidwillii*; *Ц—Ш* — поперечный, тангенциальный и радиальный срезы вторичной ксилемы ствола *Agathis australis*; *Щ* — шишечная чешуя с семенем *Araucaria bidwillii* с адаксиальной стороны; *Э* — шишечная чешуя с семенем *Agathis alba* с абаксиальной стороны; *1* — шишка; *2* — микростробил; *3* — закрытая покоящаяся почка; *4* — черешок микроспорофилла; *5* — пластинка микроспорофилла; *6* — микроспорангий; *7* — кроющая чешуя; *8* — семенная чешуя; *9* — семя; *10* — туника; *11* — корпус; *12* — первичные проталиальные клетки; *13* — антеридиальная инициаль; *14* — сифоногенная клетка; *15* — антеридиальная клетка; *16* — вторичные проталиальные клетки; *17* — луч; *18* — флоэмное волокно; *19* — ситовидная клетка; *20* — тяжевая паренхима; *21* — клетка Страсбургера; *22* — волокнистая склереида; *23* — трахеида; *24* — поле перекреста; *25* — лигула; *26* — комплексная шишечная чешуя; *27* — крыло семени; *28* — велум, прикрывающий семя

мействам), а в современной флоре представлены примерно 40 видами всего трех родов из единственного семейства Araucariaceae. По-видимому, все араукариевые — крупные вечнозеленые деревья. У юрских представителей Araucariaceae и видов из верхнеюрско-мелового семейства Cheirolepidaceae были мелкие чешуевидные трофофиллы, располагавшиеся по спирали, супротивно или мутовками по 3 (рис. 194, *A—Г*), чем они напоминали представителей некоторых современных хвойных, едва ли близко им родственных. У ювенильных растений¹ нескольких видов *Araucaria* листья игловидные (хвоинки), но в целом для современных араукариевых характерны очередные (у *Agáthis* также супротивные) гипостомные линейные (*Wollemia* — рис. 194, *Д, Е*), узко- или широко-ланцетные (*Araucaria* — рис. 194, *З*) и широко-эллиптические (*Agathis* — рис. 194, *О*) листья с дуговым или параллельным жилкованием. Коллатеральные пучки окружены трансфузионной тканью, отделенной от хлоренхимы эндодермой. Хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую. Под эпидермой располагается однослойная гиподерма, прерванная под глубоко погруженными устьицами. У видов *Agathis* есть почечные чешуи (рис. 194, *О*), у остальных араукариевых почки открытые.

Характерно расположение инициалей в апексе побега слоями, что позволяет различать *тунику* и *корпус* (рис. 194, *С*) — структуры, свойственные еще только оболочкосеменным и покрытосеменным растениям.

Вторичная ксилема осевых органов (рис. 194, *Ц—Ш*) довольно примитивна и весьма сходна с таковой кордаитовых и древнейших хвойных. Она никогда не содержит смоляных ходов и состоит из продольных трахеид с угловатыми тесно сближенными окаймленными межтрахеидальными порами, располагающимися в 1—3 ряда (*араукариоидный* тип поровости) преимущественно на радиальных стенках, и гомоцеллюлярных однорядных малослойных лучей. Поровость полей перекреста *купрессоидного* типа. Во вторичной флоэме (рис. 194, *У—Х*)

¹ Ювенильный период продолжается несколько десятилетий, за которые растение успевает стать крупным деревом высотой до 30—40 м.



наряду с ситовидными клетками развиваются многочисленные тяжи паренхимных клеток, причем клетки Страсбургера располагаются в тяжелой паренхиме, а не в лучах. Лучи гомоцеллюлярные (рис. 194, X, III). В непроводящей зоне флоэмы дифференцируются многочисленные волокнистые склериды.

Современные араукариевые — преимущественно двудомные растения с крупными и очень крупными фруктификациями. У ископаемых Cheirolepidaceae фруктификации были длиной от одного до нескольких сантиметров. Мужские фруктификации — пазушные (у *Wollemia* терминальные) микростробилы (до 25 см длиной у нескольких видов араукарий) очередных пельтатных микроспорофиллов с 2—8 (Cheirolepidaceae) или 5—20 (Araucariaceae) микроспorangиями, свободно свисающими с пластинки (рис. 194, E, 3, M, H, П). Пыльцевые зерна безмешковые безапертурные¹. Развитие мужского гаметофита сходно с таковым у сосновых, но две первичные проталиальные клетки делятся несколько раз, образуя до 25 клеток, на поздних стадиях развития гаметофита располагающихся поодиночке внутри сифоногенной клетки (рис. 194, T). Неизвестно, представляет ли это деление клеток примитивный признак или возникло в истории араукариевых вторично.

Женские фруктификации — шишки, располагающиеся на концах специализированных, обычно коротких, веточек (рис. 194, Д, Ж, Р) и распадающиеся по созревании семян. У современных видов они могут достигать массы в несколько килограммов (до 3 кг у *Araucaria bidwillii*). Семенные чешуи хейролепидиевых лопастные (примитивный признак — рис. 194, К, Л), а араукариевых — цельные, почти полностью (*Araucaria*) или полностью (*Agathis*) сросшиеся со своими кроющими чешуями. Свободный кончик семенной чешуи араукарий (рис. 194, III) принято называть *лигулой*, хотя он, очевидно, не гомологичен лигуле плауновидных и других растений. У большинства видов на семенной чешуе развивается одна анатропная семязпочка. У хейролепидиевых и араукарий (*Araucaria*) ткань семенной чешуи разрастается в виде *велума*, прикрывающего семязпочку и семя со стороны халазы. У Cheirolepidaceae между краем велума и семенной чешуей оставалась широкая щель, в которую выставлялся микропилярный участок семязпочки/семени (рис. 194, II, К). У араукарий щель между краем велума и чешуей очень узкая. В связи с этим пыльца не может попасть на семязпочку и улавливается и прорастает *на основании чешуи*, где формируется подобие рыльцевой поверхности на плодolistиках цветковых растений. У агатисов и воллемии велума нет, и опыление происходит типичным для хвойных растений способом.

Женский гаметофит похож на женский гаметофит сосновых. Он образует до 20 архегониев. Половой процесс и начальные стадии развития зародыша похожи на таковые у сосновых. После окончания кариокинезов ядра размещаются в ценоците более или менее *равномерно*. После целлюляризации зародыша микропилярные клетки образуют суспензор, *средние* дают начало апексам корня и побега, гипокотилу и 2(4) семяздолям, а халазальные — *калиптре*, уникальному органу зародыша араукариевых, функция и гомология которого неизвестны. Семена агатисов и воллемии имеют по два неравных крыла (рис. 194, Э), представляющих собой латеральные выросты интегумента, и следовательно, не гомологичные крылу семян сосновых. Созревшее крылатое семя

¹ У хейролепидиевых известны как пыльцевые, так и предпыльцевые зерна.

отделяется от чешуи. Созревшее семя араукарий распространяется вместе с заключающей его чешуей и только у *Araucaria bidwillii* внешний слой велума становится бумажистым, разрывается и освобождает семя с частью отслоившейся ткани семенной чешуи. Семена хейролепидиевых были бескрылыми, но, по-видимому, отделялись от семенной чешуи.

Современные араукариевые населяют Южную Америку, Австралию, Новую Гвинею, Новую Зеландию, Полинезию и Меланезию, Малайский архипелаг, Малакку, острова Лусон (Филиппины) и Норфолк, где представлены доминантами «лавролистных» лесов. Араукариевые — важный источник сырья для целлюлозно-бумажной промышленности и мебельного производства, строительной и поделочной древесины. Смолу видов *Agathis*, в особенности *A. australis* (даммаровая смола, или каури-копал) используют в медицине и технике. В ряде регионов Южной Америки семена нескольких видов араукарий играют важную роль в рационе местного населения. Несколько видов араукарий используют в зеленом строительстве и озеленении интерьеров. Очень доходным бизнесом стало разведение на продажу *Wollemia nobilis*, открытой только в 1995 г.

В целом араукариевые очень сходны с хейролепидиевыми и более продвинуты эволюционно. Однако их нельзя считать потомками хейролепидиевых, так как они имеют более примитивные листья, а агатисы и воллемия — и свободные семена.

Агаусariales сочетают глубоко архаичные признаки (строение вторичной ксилемы, анатропные семяпочки, крыловидные выросты интегумента, свободные микроспорангии, лопастная семенная чешуя, возможно, множественные проталиальные клетки мужского гаметофита) с признаками эволюционной продвинутости (срастание семенных чешуй с кроющими, одиночные семяпочки, формирование велума, двухслойная туника апекса побега, улавливание пыльцы семенной чешуей, безмешковые безапертурные пыльцевые зерна). Такие особенности Агаусariales, как велум и срастание семенной и кроющей чешуй, можно рассматривать как дальнейшее развитие тенденции, проявившейся еще у Votziaceae. Поэтому нельзя исключить происхождение араукариевых от вольциевых. С другими современными хвойными Агаусariales имеют достаточно отдаленное родство.

Ordo Taxodiáles — порядок таксодиевые

Порядок возник не позднее средней юры. Многочисленные ископаемые представители — это «синтетические типы», сочетавшие признаки разных современных родов. Из современных представителей наиболее своеобразен *Sciadópitys verticilláta* (сциадопитис — рис. 195, Д—И; 196, III), выделяемый в особое монотипное семейство Sciadopityaceae; остальные около 200 видов и примерно 30 родов традиционно распределяют по двум семействам: Taxodiaceae и Cupressaceae. Однако их самостоятельность сомнительна.

Таксодиевые — в основном вечнозеленые деревья, значительно реже — кустарники и стланики (*Bióta*, *Sabína*, многие виды *Junipérus* — можжевельник). Листья обычно игловидные, чешуевидные, линейно-ланцетные или узко-линейные (рис. 195, А, М, П—С, III, Э; 196, Ж, Л, П), очередные («Taxodiaceae»),

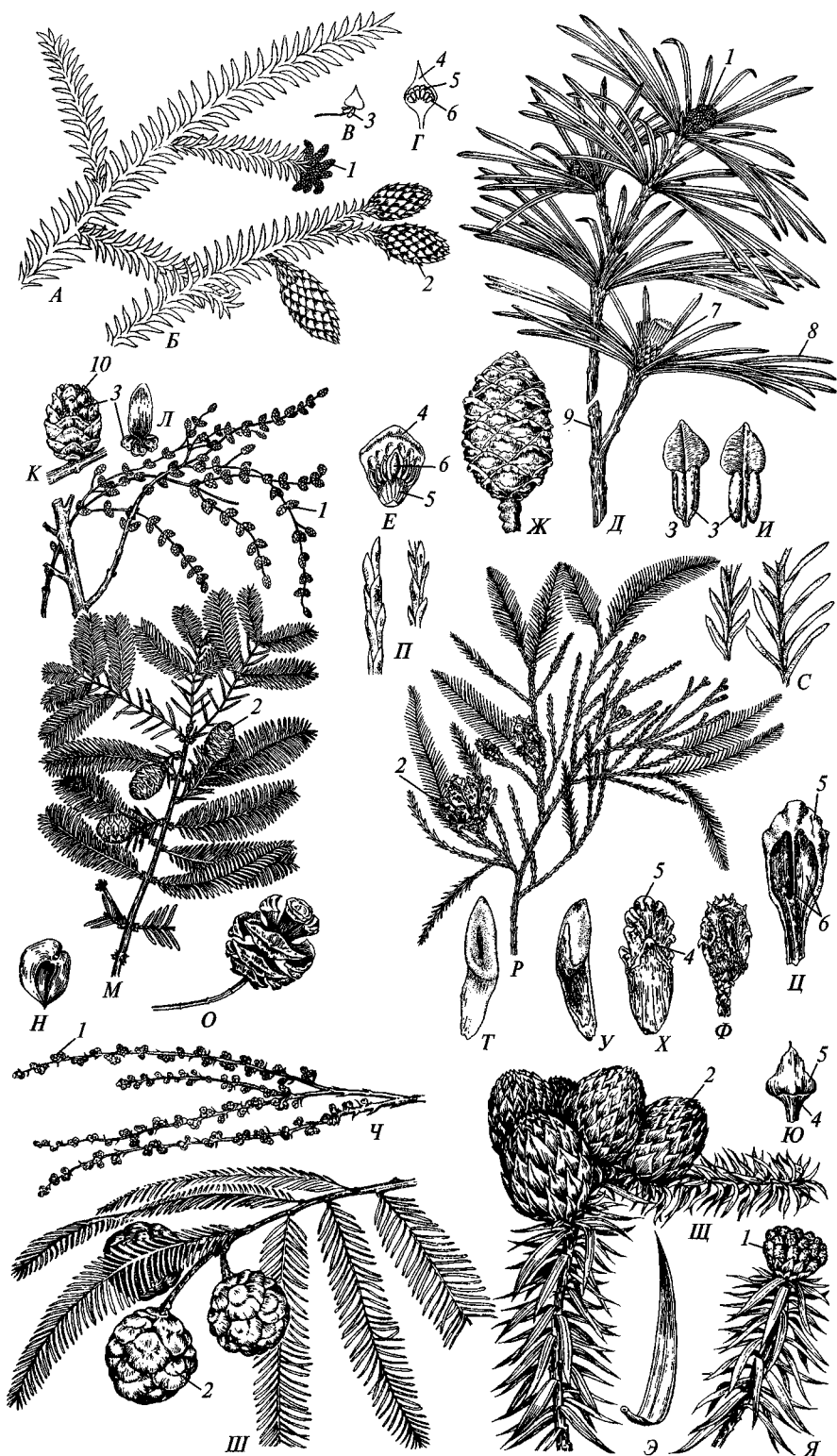


Рис. 195. Taxodiales:

А—Г — юрский *Sewardiodendron laxum*, ветвь с микростробилами (А), ветвь с шишками (Б), микроспорофилл (В) и аксиллярный комплекс с адаксиальной стороны (Г); Д—И — *Sciadopitys verticillata*, побег с микростробилами (Д), аксиллярный комплекс с адаксиальной стороны (Е), шишка (Ж), микроспорофилл с адаксиальной (З) и абаксиальной (И) сторон; К—О — *Metasequoia glyptostroboides*, микростробил (К), микроспорофилл с адаксиальной стороны (Л), ветви с микростробилами и шишками (М), семя (Н), раскрывшаяся шишка (О); П—Ц — *Glyptostrobus pensilis*, побеги с чешуевидными (П) и линейными (С) трофофиллами, ветвь в шишках (Р), семя в разных ракурсах (Т, У), шишка (Ф), комплексная чешуя шишки с абаксиальной (Х) и адаксиальной (Ц) сторон; Ч, Ш — *Taxodium distichum*, ветвь с микростробилами (Ч) и шишками (Ш); Щ—Я — *Cunninghamia lanceolata*, ветвь с шишками (Щ) и микростробилами (Я), лист (Э), комплексная чешуя шишки с абаксиальной стороны (Ю); 1 — микростробил; 2 — шишка; 3 — микроспorangий; 4 — кроющая чешуя; 5 — семенная чешуя; 6 — семязпочка; 7 — катафилл; 8 — трофофилл; 9 — ауксибласт; 10 — микроспорофилл

накрест супротивные или мутовчатые по три («Cupressaceae» и *Metasequoia*). Некоторым видам свойственна гетерофиллия (рис. 195, П—С), а также смена игловидных ювенильных листьев чешуевидными (*Sabina* — можжевельник). Для некоторых родов (*Metasequoia*, *Taxodium*) характерен диморфизм побегов, отличающийся от такового у сосновых: одни побеги долговечные, радиально-симметричные, нарастают потенциально неограниченно и составляют многолетнюю систему ветвей растения. Они несут линейные или чешуевидные листья. Другие побеги билатеральные, с ограниченным ростом: они несут двухрядные или супротивные узколинейные листья и целиком опадают в конце вегетационного сезона (рис. 195, М, Ш). У *Sciadopitys* есть ауксибласты с чешуевидными неассимилирующими катафиллами, в пазухах некоторых из них развиваются брахибласты с единственным линейным трофофиллом, ∞-образным в поперечном сечении (рис. 195, Д; 196, Ш). Такой лист интерпретируют как результат срастания боками двух листьев. Трофофиллы *Sciadopitys* васкуляризованы двумя коллатеральными пучками, окруженными каждый трансфузионной тканью, отграниченной эндодермой от хлоренхимы. У остальных таксодиевых в листьях находится по одному пучку, к которому латерально примыкают два тяжа трансфузионной ткани (рис. 196, Ч). Хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую. В мезофилле трофофиллов сциадопитиса есть астросклерейды (рис. 196, Ш). Всем таксодиевым присущи почечные чешуи.

Вторичная киселема без смоляных ходов (у *Sequoia* и *Metasequoia* могут развиваться травматические смоляные ходы), но с диффузной тяжевой паренхимой (рис. 196, БГ). Поровость трахеид абиеитоидная (рис. 196, Б) или более примитивная таксодиоидная (рис. 196, Ш) с двумя (тремя) рядами округлых пор, располагающихся на одном уровне. Лучи гомоцеллюлярные, однорядные, малослойные (рис. 196, Ш, Б, Б). Поровость полей перекреста купрессоидная (рис. 196, Б) или похожая на нее таксодиоидная (рис. 196, Ш) с более широким отверстием поры. Для вторичной флоэмы характерна четкая слоистость, обусловленная закономерным чередованием слоев волокон — ситовидных клеток — тяжевой паренхимы — ситовидных клеток (рис. 196, Э). Местами во вторичной флоэме образуются скизо-лизигенные смолеместилища (рис. 196, Ю).

Таксодиевые — анемофильные однодомные, реже двудомные растения. Мужские фруктификации — мелкие терминальные или пазушные стробилы (см. рис. 195, А, Д, Ч, Я; 196, Л, Р) из немногих спирально («Taxodiaceae») или накрест супротивно («Cupressaceae») располагающихся пельтатных микроспо-

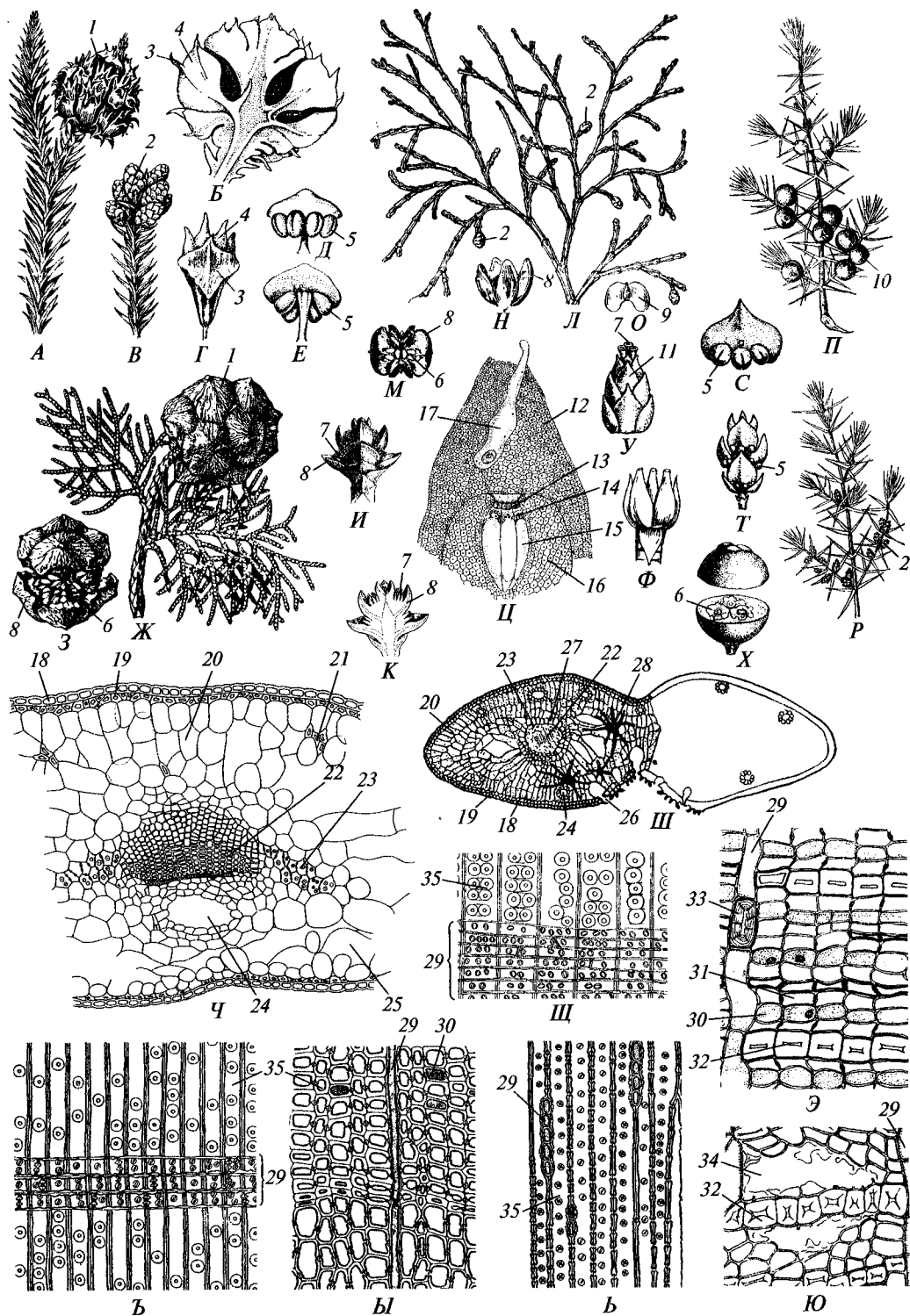
Рис. 196. Taxodiales:

А—Е — *Cryptomeria japonica*, ветви с шишкой (А) и микростробилами (В), продольный разрез шишки (Б), комплексная чешуя шишки с абаксиальной стороны (Г), микроспорофилл с абаксиальной (Д) и адаксиальной (Е) сторон; Ж—К — *Cupressus sempervirens*, ветвь с шишкой (Ж), раскрывшаяся шишка (З), внешний вид (И) и продольный срез (К) шишки на стадии опыления; Л—О — *Tetraclinis articulata*, ветвь с микростробилами (Л), раскрывшаяся шишка сверху (М) и сбоку (Н), семя (О); П—Ц — *Juniperus communis*, ветвь с «шишкоягодами» (П), ветвь с микростробилами (Р), микростробил (Т), микроспорофилл с абаксиальной стороны (С), шишка (У), шишка с удаленными катафилами (Ф), внутреннее строение «шишкоягоды» (Х), архегонии (Ц); Ч — анатомия листа *Cunninghamia lanceolata*; Ш — анатомия листа *Sciadopitys verticillata*; Щ — радиальный срез вторичной ксилемы *Metasequoia glyptostroboides*; Ъ—ъ — радиальный, поперечный и тангенциальный срезы вторичной ксилемы *Juniperus excelsa*; Ъ — поперечный срез вторичной флоэмы *Cryptomeria japonica*; Ю — смоловместилище во вторичной флоэме *Juniperus excelsa*; 1 — шишка; 2 — микростробил; 3 — кроющая чешуя; 4 — семенная чешуя; 5 — микроспорангий; 6 — семя; 7 — семяпочка; 8 — комплексная чешуя шишки; 9 — крыло семени; 10 — «шишкоягода»; 11 — катафилл; 12 — нуцеллус; 13 — шейковая клетка; 14 — ядро яйцеклетки; 15 — яйцеклетка; 16 — женский гаметофит; 17 — пыльцевая трубка; 18 — эпидерма; 19 — гиподерма; 20 — палисандная хлоренхима; 21 — склеренхима; 22 — проводящий пучок; 23 — трансфузионная ткань; 24 — смоляной ход; 25 — губчатый мезофилл; 26 — устьице; 27 — эндодерма; 28 — астроклереида; 29 — луч; 30 — тяжевая паренхима; 31 — ситовидная клетка; 32 — флоэмное волокно; 33 — склереида; 34 — смоловместилище; 35 — трахеида

рофиллов с (2)3—4(9) («Taxodiaceae») или 3—6 («Cupressaceae») свободными микроспорангиями на базископической стороне щитка (см. рис. 195, В, Л; 196, Д, Е, С) или с 2 микроспорангиями, приросшими к черешку микроспорофилла (*Sciadopitys* — см. рис. 195, 3, И). Пыльцевые зерна безмешковые с дистальной *попой* («Taxodiaceae» и ряд видов *Juniperus*) или безапертурные (остальные «Cupressaceae»), а у *Sciadopitys* — моносулькатные. Мужские гаметофиты обычно развиваются без образования *проталлиальных клеток*. У некоторых видов (*Cupressus* — кипарис, *Juniperus*) генеративная клетка образует 4—20 спермиев, что, по-видимому, следует считать вторично приобретенным признаком.

Женские фруктификации — довольно мелкие терминальные шишки (см. рис. 195, Б, М, Р, Ш, Ц; 196, А, Ж, У, Ф) с малочисленными чешуями, располагающимися по спирали («Taxodiaceae»), накрест супротивно («Cupressaceae») или мутовчато (*Juniperus*). У *Sciadopitys* и «Taxodiaceae» семенные и кроющие чешуи закладываются отдельными примордиями, но вскоре соединяются вместе вследствие интеркалярного роста общего основания (см. рис. 195, Е, Х, Ю). У *Cryptomeria* (криптомерия) семенная чешуя закладывается как 4—5 отдельных примордиев, лишь в ходе последующего развития соединяющихся в единую чешую и образующих такое же число семяпочек (см. рис. 196, Б, Г). Если бы не *атропные* семяпочки, то шишка криптомерии вполне соответствовала бы шишке поздних вольциевых. У «Cupressaceae» семенная и кроющая чешуи полностью слиты друг с другом (см. рис. 196, 3—К) и закладываются одним примордием. На семенных чешуях у разных представителей возникают от 1—3 до 7—9(12) *атропных семяпочек* (см. рис. 196, М, К). Дистальные чешуи у ряда родов стерильны.

Женские гаметофиты у разных видов образуют на микропилярном конце от 8—15 до 60 архегониев, располагающихся *вплотную* друг к другу (см. рис. 196, Ц). У большинства таксодиевых слой клеток гаметофита вокруг всей группы архегониев дифференцируется в питающую ткань. Число клеток шейки архегония варьирует в широких пределах даже у одного вида. Брюшная



клетка претерпевает кариокинез с образованием ядра яйцеклетки и ядра брюшной канальцевой клетки, впоследствии дегенерирующего; отдельная *брюшная канальцевая клетка не образуется*. Зародыш обычно с двумя семядолями.

По мере развития семени у можжевельников (*Juniperus* и *Sabina*) чешуи шишки становятся сочными и срastaются друг с другом в «шишкoягоду» (см. рис. 196, П, Х), приспособленную к эндозoохорному распространению бескрылых семян. У остальных таксоидеивых чешуи шишки деревянистые. В зрелой шишке они раздвигаются (см. рис. 195, О; 196, 3, М, Н) и высвобождают семена, мелкие бескрылые (большинство «Taxodiaceae» — см. рис. 195, Т, У) или снабженные каждое двумя крыловидными выростами интегумента (см. рис. 195, Н; 196, О) (большинство «Cupressaceae») подобно семенам кордаитовых и агатисов. Данное сходство, вероятно, не свидетельствует о близком родстве между этими таксонами.

Таксоидеивые населяют в основном леса умеренного теплого и субтропического климата обоих полушарий, хотя отдельные виды *Juniperus* распространены в бореальных лесах и довольно высоко в горах. Среди таксоидеивых есть как ярко выраженные ксерофиты (*Callitris*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Tetraclynis*, многие виды *Cupressus*, *Chamaecyparis* и *Sabina*), так и гелофиты, имеющие пневматофоры (*Taxodium*, *Glyptostrobus*).

Все таксоидеивые обладают ценной строительной и поделочной древесиной, однако большинство видов — редкие или реликтовые растения. Поэтому реальное экономическое значение как сырье для деревообрабатывающей промышленности имеют немногие виды из родов *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Taxodium*, *Callitris*, *Cupressus*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*. «Шишкoягоды» целoго ряда видов *Juniperus* и *Sabina* используют в медицине, а «шишкoягоды» *J. communis* (можжевельник обыкновенный) необходимы для производства настоящего джина. Многие представители порядка введены в культуру как декоративные растения.

Порядок Taxodiales сильно гетеробатмичен. К признакам высокой эволюционной продвинутоcти можно отнести олигомерные фруктификации, безмешковые монопоратные или безапертурные пыльцевые зерна, отсутствие проталиальных клеток у мужского гаметофита, срastание семенной и кроющей чешуи, атропные семяпочки, отсутствие брюшной канальцевой клетки архегония. В то же время их вторичная ксилема довольно примитивна, а аксиллярный комплекс криптомерии по существу соответствует аксиллярному комплексу ряда Voltziaceae. Taxodiales, очевидно, представляют особую линию эволюции Coniferae, произошедшую от форм типа вольциевых. Естественность порядка хорошо показывают молекулярно-филогенетические данные.

Ordo Podocarpaceae — порядок ногоплодниковые

Возникшие не позднее триаса ногоплодниковые содержат примерно 150 современных видов из 10—12 родов одного семейства Podocarpaceae.

Представители семейства — вечнозеленые деревья или кустарники; новокаледонский *Parasitaxus* — голопаразит (единственный известный среди всех «голосеменных» растений) (рис. 197, К, С), паразитирующий на многолетних корнях и стволах древесных покрытосеменных растений. В семействе известны все типы листьев, описанные у хвойных. Некоторые ногоплодниковые

гетерофильны (*Dacrydium*); у представителей *Phyllocladus* листья нередко редуцированы и замещены филлокладиями (рис. 197, В). У многих видов *Nageia* жилкование широко-эллиптических листьев дуговое, и в листе нет трансфузионной ткани (рис. 197, А, У). У остальных ногоплодниковых листья иннервированы одним медианным пучком (рис. 197, Б, Д), от которого по бокам почти на всю ширину пластинки отходят массивы трансфузионной ткани (рис. 197, Т, Ш). Эндодермы в листьях ногоплодниковых нет, а хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую. С обеих сторон пластинки развита лигнифицированная гиподерма.

Вторичная ксилема без смоляных ходов, с диффузной тяжелой паренхимой (рис. 197, Э-Я). Трахеиды с абиетоидной или переходной от таксодиоидной к абиетоидной поровостью. Лучи гомоцеллюлярные, однорядные, немногослойные; поровость полей перекреста таксодиоидная. Во вторичной флоэме наряду с ситовидными клетками и тяжелой паренхимой находятся тангенциальные слои флоэмных волокон и склереиды, но выраженность слоистости сильно варьирует у разных видов и родов (рис. 197, Ш, Б).

Большинство ногоплодниковых — двудомные растения. Мужские фруктификации — одиночные или собранные группами микростробилы на коротких пазушных побегах (рис. 197, А, Г, Д). Микроспорофиллы пельтатные с двумя спорангиями на базископической стороне щитка (рис. 197, Е, Ж). Микроспорангии вскрываются *косой* или *поперечной щелью*. Пыльцевые зерна, как правило, с двумя саккусами, но бывают 3- (*Dacrydium*) и 3—6-саккатными (*Microcachrys*), моносультатными или безапертурными (*Saxegothaea*). Две первичные проталиальные клетки мужского гаметофита делятся, образуя 4—8-клеточную ткань (рис. 197, З), что, возможно, представляет примитивную особенность ногоплодниковых. Два спермия в большинстве случаев различаются размером, причем меньший нефункционален и быстро дегенерирует, что, очевидно, надо считать признаком эволюционной продвинутости.

Женская фруктификация представлена очень своеобразной олигомерной шишкой (рис. 197, Б, П). Уже у триасовых форм известны шишки с немногочисленными двухсемянными семенными чешуями, верхушка которых завернута над семенем (рис. 197, Ф, Х), как у некоторых поздних вольциевых. У большинства современных форм шишка состоит всего из трех, двух (рис. 197, И) или даже одной семенной чешуи (рис. 197, М, С), сросшейся в той или иной степени со своей кроющей чешуей. Семенная чешуя большинства ногоплодниковых преобразована в ярко окрашенный сочный или кожистый *эпиматий*, у разных видов в разной степени охватывающий семя и срастающийся с интегументом (рис. 197, Л, Н, О). У ряда форм эпиматий представлен маленькой пленчатой блюдцеобразной структурой в основании семени (*Phyllocladus*, *Saxegothaea*, *Microcachrys* — рис. 197, Р) или вовсе отсутствует (*Pherosphaera*). Сравнение с ископаемыми ногоплодниковыми показывает, что слабое развитие или отсутствие эпиматия — следствие его редукции. У видов с хорошо развитым эпиматием базальная часть комплекса сросшихся семенной и кроющей чешуи преобразуется в сочный *рецептакулум* (рис. 197, И, М), окрашенный контрастно по отношению к эпиматию. У дакридиума из трех семенных чешуи шишки фертильна только одна (рис. 197, Ч), и сочный покров единственного в шишке семени (рис. 197, Ц) сформирован тремя чешуями. Семязачатки ряда ногоплодниковых анатропные (рис. 197, Л, О), но у многих — вто-



Рис. 197. Podocarpaceles:

А — ветвь *Nageia wallichiana* с микростробилами; Б — ветвь *Prumnopitys amara* с шишками; В — ветвь *Phyllocladus trichomanoides*; Г—Ж — микростробил (Г), ветвь с микростробилами (Д) и микроспорофилл *Nageia totara* с адаксиальной стороны и сбоку (Е, Ж); З — мужской гаметофит *Parasitaxus ustus* на ранней стадии развития; И — две шишки *Nageia totara*; К — ветвь *Parasitaxus ustus*; Л — зрелая шишка *Podocarpus* sp.; М — зрелая шишка *Nageia macrophylla*; Н, О — внешний вид и продольный разрез зрелой шишки *Prumnopitys spicata*; П, Р — шишка и аксиллярный комплекс *Microcachrys tetragona* с адаксиальной стороны; С — зрелая шишка *Parasitaxus ustus*; Т — схема анатомического строения листа *Nageia macrophylla*; У — схема анатомического строения листа *N. nagi*; Ф — шишка *Rissikia media*; Х — семенная чешуя *Mataia podocarpondes* с адаксиальной стороны (пунктиром показана кроющая чешуя); Ц — ветвь *Dacrydium colensoi* со зрелыми шишками; Ч — продольный срез шишки *D. cupressinum*; Ш — поперечный срез листовой пластинки *Nageia macrophylla*; Щ — поперечный срез вторичной флоэмы *N. salicifolia*; Ъ — поперечный срез вторичной флоэмы *N. nerifolia*; Э—Я — поперечный, радиальный и тангенциальный срезы вторичной ксилемы *N. macrophylla*: 1 — микростробил; 2 — шишка; 3 — лист; 4 — филлокладий; 5 — микроспorangий; 6 — микроспорофилл; 7 — саккус; 8 — антеридиальная инициаль; 9 — вторичные проталлиальные клетки; 10 — эпиматий; 11 — сочный покров семени; 12 — рецептакулум; 13 — кроющая чешуя; 14 — семенная чешуя; 15 — семя; 16 — эпидерма; 17 — гиподерма; 18 — волокно мезофилла; 19 — палисадная хлоренхима; 20 — губчатая хлоренхима; 21 — проводящий пучок; 22 — трансфузионная ткань; 23 — устьице; 24 — ситовидная клетка; 25 — тяжелая паренхима; 26 — флоэмное волокно; 27 — склереида; 28 — луч

рично атропные (рис. 197, Ц), причем преобразование анатропной семяпочки в атропную возможно наблюдать в морфогенезе.

Ногоплодниковым присуща хорошо выраженная *мегаспоровая мембрана*, сохраняющаяся и вокруг женского гаметофита. На гаметофите развиваются 2, реже 3—5 (до 20) архегониев того же строения, что и архегонии у Pinales и Araucariales. Для представителей Podocarpaceles характерна полиэмбриония. Часть клеток проэмбрио у большинства видов двухъядерны. Зародыши имеют по две семядоли.

Ногоплодниковые распространены главным образом в Южном полушарии — Южной Америке, Африке, Австралии, Новой Зеландии, на Новой Гвинее и Зондском архипелаге; в Центральной Америке, Восточной Африке и Юго-Восточной Азии некоторые виды проникают в Северное полушарие. Большинство видов приурочено к «лавролиственным», влажным вечнозеленым умеренным лесам и аналогичным биотопам в среднегорном поясе тропиков. Несколько видов встречаются высоко в горах. В лесах ногоплодниковые играют роль содоминантов или доминантов древесного яруса. Некоторые древесные виды используют для получения древесины. Ряд видов культивируют как декоративные растения. Многим ногоплодниковым присущ симбиоз с азотфиксирующими актиномицетами, поселяющимися в метаморфизированных коралловидных корнях.

Podocarpaceles весьма изолированы среди хвойных, но по молекулярно-генетическим признакам проявляют несколько большую близость к Araucariales, чем к другим порядкам. Строение их шишек возможно «вывести» из особенностей аксиллярных комплексов Walchiaceae (см. рис. 189, Л).

Ordo Taxales — порядок тисовые

Порядок известен со средней юры, хотя в него, возможно, следует включить и некоторые верхнетриасовые формы. Шесть современных родов с примерно 25—30 видами включают в два или три семейства — монотипное Cephalotaxaceae и олиготипное Taxaceae (из которого иногда выделяют моно-

типное семейство Austrotaxaceae). Все входящие в данный порядок формы — вечнозеленые древесные растения, имеющие однотипные побеги с тенденцией к двухрядному расположению узко- или широколинейных листьев (рис. 198, *A, B, З, H, O, Ч*). Васкулатура листа состоит из одного коллатерального пучка, к которому в широколинейных листьях у *Torreya* с боков примыкают тяжи трансфузионной ткани (рис. 198, *Б*). Эндодермы и гиподермы в листьях тисовых нет (рис. 198, *Б—Б*). Хлоренхима дифференцирована на палисадную и губчатую. Всем представителям свойственны почечные чешуи (рис. 198, *H*).

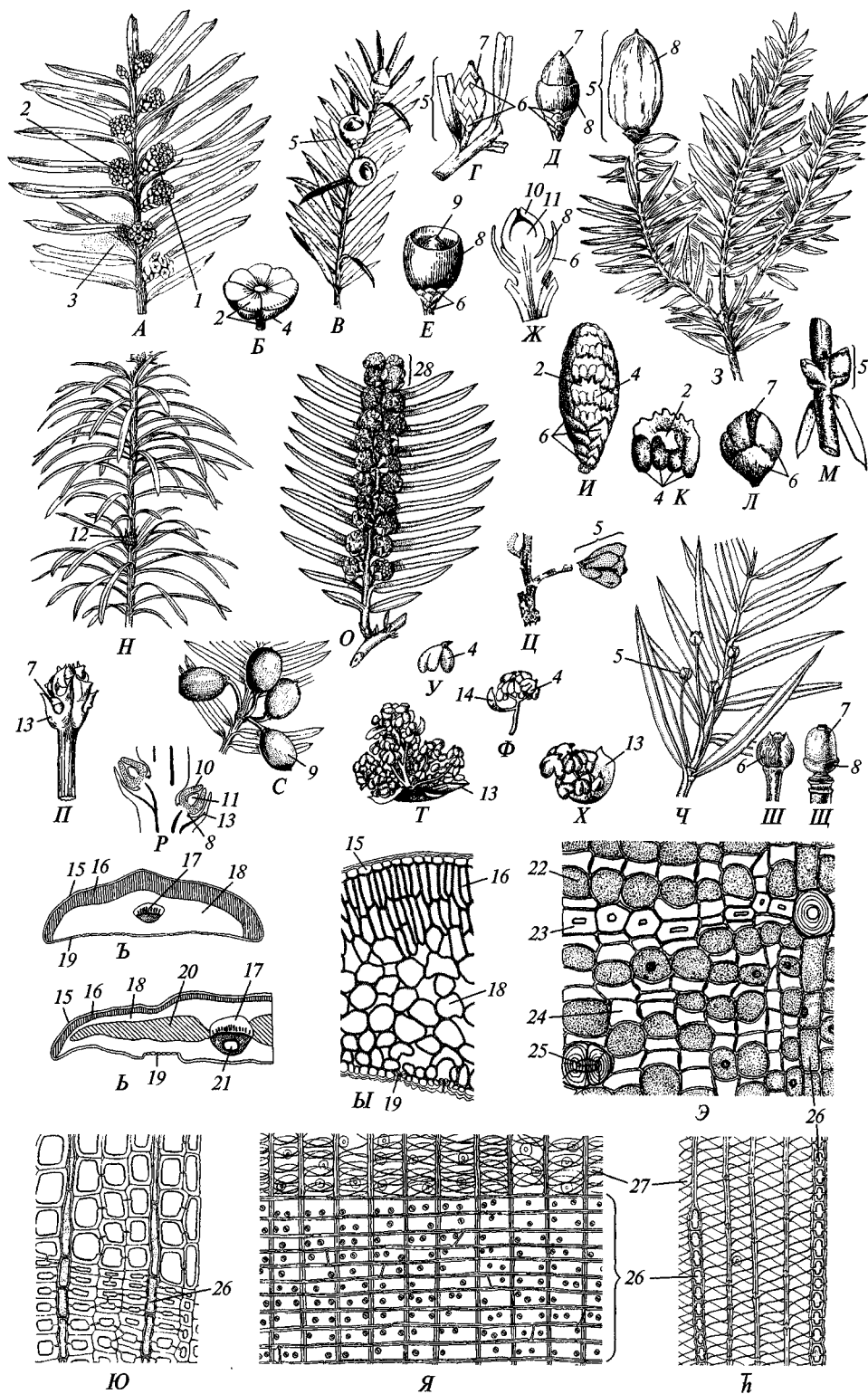
Вторичная ксилема (рис. 198, *Ю—h*) осевых органов без смоляных ходов, но с диффузной тяжелой паренхимой (у *Austrotaxus* и *Taxus* — только в корнях). Трахеиды с абиектоидной поровостью и хорошо выраженными спиральными «третичными» утолщениями стенки. Лучи гомоцеллюлярные, однорядные, многослойные. Поровость полей перекреста купрессоидная или пицеоидная (*Cephalotaxus*). Вторичная флоэма с довольно четкой тангенциальной слоистостью, обусловленной правильным чередованием зон ситовидных клеток и тяжелой паренхимы, а местами — и тангенциальных прослоек флоэмных волокон (рис. 198, *Э*).

Тисовые — двудомные анемофильные растения. Мужские фруктификации разнообразны. У большинства представителей это мелкие пазушные микростробилы с несколькими расположенными по спирали чешуевидными листьями в основании и пельтатными микроспорофиллами, с пластинок которых свисают по 4—8 микроспorangиев (рис. 198, *A, И*). Микроспorangии развиваются либо по всей окружности щитка микроспорофилла (*Taxus* — рис. 198, *Б*), либо по его базископическому краю (*Amentotaxus*, *Torreya* — рис. 198, *К*). Пельтатные микроспорофиллы последнего типа легко сопоставимы с микроспорофиллами таксодиевых. Щиток микроспорофилла может быть очень сильно редуцирован, и тогда кажется, что микроспorangии пучком свисают с верхушки осевого органа.

Пазушные мужские фруктификации у *Cephalotaxaceae* почти шаровидные (рис. 198, *O*) и состоят из короткой оси, несущей по спирали широкие чешуи,

Рис. 198. Taxales:

A—Ж, Б, Ы, Ю—h — *Taxus baccata*, ветвь с микростробилами (*A*), микроспорофилл со стороны щитка (*Б*), ветвь со зрелыми женскими фруктификациями (*В*), стадии созревания женской фруктификации (*Г—Е*), продольный срез молодой фруктификации (*Ж*), схема и деталь анатомического строения листа (*З, Ы*), строение вторичной ксилемы (*Ю—h*); *З—М* — *Torreya nucifera*, ветвь с зрелой женской фруктификацией (*З*), микростробил (*И*), микроспорофилл с адаксиальной стороны (*К*), молодые женские фруктификации (*Л, М*); *Н, С* — *Cephalotaxus harringtoni*, ветвь ювенильного растения (*Н*), ветвь с зрелыми женскими фруктификациями (*С*); *О—Р, Т—Х, Э* — *C. drupacea*, ветвь с мужскими фруктификациями (*О*), внешний вид и продольный срез молодой женской фруктификации (*П, Р*), детали строения мужской фруктификации (*Т—Х*), поперечный срез вторичной флоэмы (*Э*); *Ц* — женская фруктификация среднеюрской *Marskea jurassica*; *Ч—Ш* — *Amentotaxus argotaenia*, ветвь с женскими фруктификациями (*Ч*), женская фруктификация (*Ш*) и отпрепарованное семя (*Ш*); *Б* — схема анатомического строения листа *Torreya californica*; *1* — микростробил; *2* — микроспорофилл; *3* — высеявшаяся пыльца; *4* — микроспorangий; *5* — женская фруктификация; *6* — чешуевидные листья фруктификации; *7* — семяпочка; *8* — ариллус; *9* — семя; *10* — интегумент; *11* — нуцеллус; *12* — почечные чешуи; *13* — кроющий лист; *14* — кроющий лист микростробила или пластинка микроспорофилла; *15* — эпидерма; *16* — палисадная хлоренхима; *17* — проводящий пучок; *18* — губчатая хлоренхима; *19* — устьице; *20* — трансфузионная ткань; *21* — смоляной ход; *22* — тяжелая паренхима; *23* — флоэмные волокна; *24* — ситовидная клетка; *25* — склереида; *26* — луч; *27* — спиральные утолщения на стенках тяжелых трахеид; *28* — мужская фруктификация



которые в совокупности составляют обертку фруктификации. В пазухе каждой такой чешуи находится кистевидная структура из разветвленных осей II порядка (рис. 198, *Т, Х*), несущих узкий чешуевидный лист, выше которого они разветвляются несколько раз (рис. 198, *Ф*). Конечные веточки завершаются 3—8 вислыми микроспорангиями (рис. 198, *У*). Если признать эти веточки за утраченные пластинку пельтатные микроспорофиллы, то несущую их веточку надо считать *микростробилом*, сросшимся ножкой с основанием кроющего листа. Соответственно комплекс в пазухе широкой чешуи будет *костробилом*, а вся мужская фруктификация — стробилом костробилов, или *костробилом II порядка*. По другой версии, мужская фруктификация *Cephalotaxaceae* — это костробил из стробилос *микроспорофиллов*, каждый из которых несет на черешке спорангии на разветвленных ножках (и тем самым подобен микроспорофиллу некоторых вольевых — см. рис. 191, *О*).

Пыльцевые зерна всех тисовых безмешковые с сильно редуцированным сулькусом или безапертурные (*Taxus*). Строение и развитие мужского гаметофита у *Cephalotaxus* сходны с таковыми сосновых, а у всех *Taxaceae* нет проталлиальных клеток. Более того, опыление у собственно тисовых происходит на стадии микроспоры, а не эндоспорического мужского гаметофита (уникальный для всех семенных растений признак).

Женские фруктификации тисовых располагаются поодиночке или парами в пазухе трофофиллов (рис. 198, *В, М, Ч*). Они представлены короткой веточкой с несколькими сидящими по спирали (*Austrotaxus*) или накрест супротивно чешуевидными листьями (рис. 198, *Г, Л, III*). На вершине веточки находится терминальное атропное семя, охваченное сочным *ариллусом* (рис. 198, *Д—З, III*). Внешне такой комплекс семени с ариллусом напоминает атропное семя дакридиума из ногоплодниковых, частично охваченное сочным покровом из трех семенных чешуй шишки. У одних родов (*Taxus*, *Austrotaxus*, *Pseudotaxus*) ариллус полностью свободен от семени, у других — частично (*Amentotaxus*) или практически полностью (*Torreya*) срастается с ним. Некоторые ботаники думают, что семя с ариллусом на самом деле развивается в пазухе одной из верхних чешуй женской фруктификации и лишь кажется терминальным вследствие резкого перевершинивания и смещения вбок ее апекса. Это дает им основание отождествлять ариллус с видоизмененной семенной чешуей, точнее, с эпиматием ногоплодниковых. Однако бесспорных аргументов в пользу признания пазушного положения семени нет. Иногда ариллус тисовых считают производным сросшихся верхних листьев женской фруктификации или вторым, наружным интегументом, чему, впрочем, нет убедительных подтверждений. Судя по развитию ариллуса (рис. 198, *Ж*), он может быть выростом фуникулуса, т.е. вполне оригинальным органом *sui generis*.

Пазушная женская фруктификация *Cephalotaxus* несет 3—4 пары чешуевидных листьев, в пазухах которых находятся по 2 семяпочки (рис. 198, *П*), каждая с небольшим валиком на фуникулусе (рис. 198, *Р*). Этот валик пытаются отождествлять с редуцированным эпиматием. При созревании семени, как полагают некоторые ботаники, он срастается с тестой и становится мясистым.

Проводящие пучки проходят по всей длине интегумента у *Cephalotaxus* и большинства *Taxaceae*.

Женский гаметофит тисовых образует от 1 до 8 архегониев, подобных архегониям сосновых (у *Cephalotaxus* архегонии всего с двумя клетками шейки, как

у представителей *Platyspermae* и *Radiospermae*¹). Стадия ценоцита в развитии зародыша сильно сокращена, и после образования 16 ядер наступает целлюляризация. Зародыш с двумя семядолями.

Тисовые населяют леса влажного субтропического и умеренного теплого климата в Северном полушарии и в Новой Каледонии (*Austrataxus*). У тисовых ценная древесина, но из-за малочисленности популяций они имеют очень небольшое хозяйственное значение. Тис широко используют в озеленении.

Долгое время *Taxales* сближали с *Podocarpaceae* на основании, главным образом, наличия сочного покрова семени. Однако современные молекулярно-филогенетические данные (имеются не для всех представителей тисовых) исключают близкое родство этих порядков и указывают на родственные связи *Taxales* с *Taxodiales*, на представителей которых тисовые похожи по некоторым особенностям вегетативных органов, оболочки пыльцевых зерен, мужского гаметофита, ортотропности семян и др. Данный результат не позволяет гомологизировать ариллус тисовых с эпиматием ногоплодниковых и крайне осложняет интерпретацию строения женской фруктификации *Taxales*, поскольку у *Taxodiales* нет никаких структур, хотя бы отдаленно сопоставимых с ариллусом. Более того, ряд особенностей фруктификаций тисовых настолько специфичен, что их не удастся однозначно сопоставить не только с таковыми таксодиевых, но и остальных современных хвойных растений. Если отказаться от весьма сомнительного отождествления ариллуса с эпиматием (= семенной чешуей), то в женской фруктификации тисовых вообще невозможно найти никаких следов семенной чешуи, а известные ископаемые формы (рис. 198, Ц) не дают оснований предполагать, что таковая была у предков тисовых.

Таким образом, хвойные с ортотропными семенами в ариллусах очень причудливо сочетают признаки современных и во многом загадочных вымерших таксонов древнейших хвойных (*Burkiadiaceae*, *Ferugliocladaeae*).

Изредка у *Cephalotaxus* развиваются уродливые женские фруктификации с несколькими (до 4) семенами, окруженными стерильными чешуями. Такая конструкция по существу идентична аксиллярному комплексу вальхиевых, еще не имевших семенной чешуи. Учитывая сходство *Cephalotaxaceae* со столь примитивными хвойными, их загадочный валик на фуникулусе (и, вероятно, ариллус *Taxaceae*) логично сопоставлять не с семенной чешуей ногоплодниковых или иных шишконосных, а с дистальным расширением фуникулуса, характерным для кордаитовых, с которыми тисовые сходны и по васкулатуре интегумента.

Coniferae представляют собой хорошо отличимую группу «голосеменных» растений, проявляющую по одним признакам большее сходство с *Platyspermae*, а по другим — с *Radiospermae*. При этом один из ключевых признаков — симметрию семян *Coniferae* — интерпретировать оказалось непросто из-за наличия у примитивных представителей радиально-симметричного блюдцеобразного расширения пучка в халазе. Некоторые ботаники считают васкулатуру халазы шишконосных остатком системы проводящих пучков васкуляризованного интегумента. Учитывая, что мегаспорангий семенных растений исходно не содержал проводящих пучков, и васкуляризованный нуцеллус мог возникнуть

¹ Данное сходство не отражает родство этих трех таксонов, а представляет проявление «правила Кренке».

только в результате полного срастания интегумента с нуцеллусом, они утверждают, что шишконосные *первоначально* имели *радиально-симметричный интегумент*. Этот первичный интегумент в ходе эволюции *полностью сросся с нуцеллусом* и утратил проводящую систему, а *билатеральный интегумент* известных нам шишконосных сформировался *вторично из двустворчатой купулы*, окружавшей радиально-симметричные семена. Поэтому родственные формы класса Coniferae надо искать среди лагеностомовых и саговниковых.

Однако по общему облику семянпочек, лептокаульности и пикноксиллии, точечным трахеидам, наличию у ряда представителей диморфных побегов и некоторым другим признакам шишконосные очень сходны с гинкговыми. Родство этих классов подтверждают и многие (но не все!) молекулярные данные. Если придавать им большее значение, то билатеральный интегумент шишконосных следует считать *первичным*, гомологичным интегументу гинкговых (и утраченному внутреннему интегументу саговниковых), а блюдцеобразное расширение пучка в халазе — новообразованием с неясной функцией. Однако объединять Platyspermae и Coniferae невозможно, учитывая масштаб различий между ними по очень многим признакам, включая отсутствие у последних даже тенденции к образованию мегаспорофиллов.

Сильно затрудняет поиски возможных предков Coniferae и то, что все их даже самые древние представители имели слаборасчлененные листья, совершенно непохожие на вайи, свойственные всем более древним семенным растениям. Однако отличие шишконосных от других семенных по этому признаку, возможно, не столь уж и сильное, если предположить, что простые линейные листья примитивных Coniferae представляют собой *филлодии*, гомологичные черешкам вайи древнейших семенных растений. В частности, характерные для листьев многих шишконосных продольные тяжи склеренхимы между жилками отдаленно напоминают склеренхимные тяжи в стеблях и черешках каламопитиевых и лагеностомовых (см. с. 23, 89). Если такая интерпретация листьев шишконосных верна, то их можно признать потомками форм, близких к Calamopityidae и сестринским таксоном по отношению к Platyspermae.

4.2.3. Classis Radiospermae vel Cycadópsida — класс цикадовые

Класс возник, по-видимому, в самом конце девона. Для него специфичны всегда *атропные радиально-симметричные* семянпочки. Исходно они имели многолопастный интегумент, возникший из сравнительно многих стерильных теломов, окружавших мегаспорангий предковых форм. Степень срастания лопастей варьировала в пределах группы (рис. 199, P, C, У), и у самых примитивных представителей микропиле как такового не было. Из фуникулуса в каждую лопасть интегумента проходил проводящий пучок. Нуцеллус был неваскуляризованным. У наиболее примитивных форм семянпочки развивались в односторонней купуле из дихотомирующих несколько раз теломов (рис. 199, У). Характерно было расположение семян компактными группами по 4, так что их односторонние купулы в совокупности составляли общую радиально-симметричную купулу, окружающую четверку семян. У более продвинутых форм три семени редуцировались, и в общей радиально-симметричной купуле развивалось одно семя, занимавшее центральное положение.

В истории класса купула быстро преобразовалась в интегумент, у большинства представителей *заместивший первоначальный*, который *полностью срастался с нуцеллусом*. Так возникал *васкуляризованный нуцеллус*, в ходе последующей эволюции утрачивавший проводящую систему. Для семязачек с васкуляризованным нуцеллусом характерен *блюдцеобразный комплекс трахеид в халазе*, завершающий центральный проводящий пучок семязачки. В эволюции большинства цикадовых появились спорофиллы, возникшие путем *замещения перышек ваий* микросинангиями и семязачками (отличие от *Platyspermae*). В дальнейшем спорофиллы сильно трансформировались, причем мегаспорофиллы в основном сильно упрощались, а микроспорофиллы могли приобретать весьма сложное строение.

Все известные цикадовые — вечнозеленые древесные растения разнообразного облика. По-видимому, в эволюции класса была стадия деревянистой лианы, вторичная ксилема которой не выполняла опорной функции, — особенность, унаследованная почти всеми представителями класса. Хотя среди цикадовых известны достаточно высокие (до 20 м) деревья, вторичная ксилема в их стволах занимает небольшой объем. Прочность стволу придает склерифицированная наружная зона кортекса и «панцирь» из тесно сближенных склерифицированных оснований листьев. Соответственно стволы и ветви относительно толстые (*пахикаульность*). Вторичная ксилема сильно паренхиматизована (*маноксилия*), а свободные от механической функции трахеиды часто имеют многочисленные поры на всех продольных стенках; у ряда форм поровость трахеид лестничная. Замыкающие пленки пор *без торуса*.

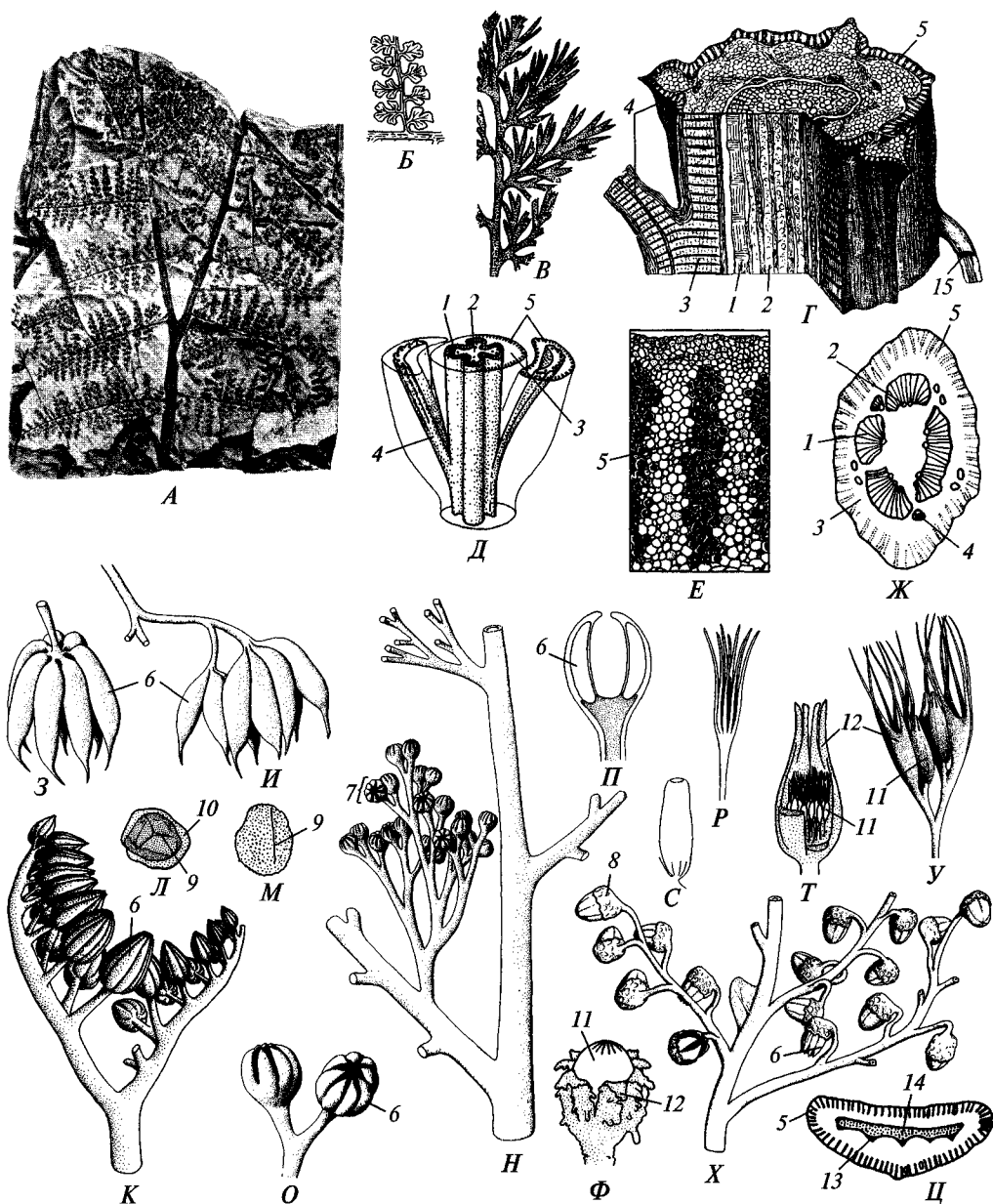
Листья большинства цикадовых крупные перистые и снабжаются *двумя или несколькими пучками листового следа*, ответвляющимися от разных пучков эвстелы. Корни имеют типичное строение. В вегетативных органах развиты схизогенные ходы, у современных представителей заполненные слизью. Апексы побегов и корней с несколькими инициалами, не располагающимися слоями.

Subclassis Lyginopteridae — подкласс лигиноптериевые

В подкласс включены наиболее примитивные формы, не имевшие стробилов, а некоторые, по-видимому, и спорофиллов. Представители подкласса известны с конца девона по пермь.

Ordo Lagenostomales — порядок лагеностомовые

Лагеностомовые существовали с конца девона по средний карбон. Облик целых растений реконструировать не удастся, это были, вероятнее всего, древовидные *лептокаульные*, но преимущественно *маноксильные* формы. Более примитивные лагеностомовые имели протостелические стебли с экзархной протоксилемой и сильно паренхиматизированной метаксилемой (рис. 199, Г, Д). Стебли более продвинутых форм были полистелическими с эндархной протоксилемой, а наиболее продвинутые лагеностомовые имели типичную эвстелу (рис. 199, Ж). Стеллярная организация, вероятно, различалась не только у разных таксонов, но и (в определенных пределах) в побегах разных по-



рядков ветвления. Листовые следы варьировали от однопучковых (но с несколькими тяжами протоксилемы — рис. 199, Д, Ц) до многопучковых, причем оба варианта могли быть у одного вида. Вторичной ксилемы в стеблях было немного (рис. 199, Г, Д, Ж). Она состояла из трахеид с многорядными, как правило, эллиптическими или округлыми (реже — многоугольными) порами на всех или только на радиальных стенках (в зависимости от рода) и лучей, рядность и слойность которых широко варьировали у разных лагеностомовых. По-видимому, большинство лагеностомовых имело в кортексе стебля

Рис. 199. Lagenostomales:

A — вайя *Sphenopteris larischii*; *B* — перо вайи *S. hoeninghausii*; *B* — вайя *Rhedeopteridium* sp.; *Г* — строение стебля *Heterangium grievii*; *Д* — строение стебля *Tetrastichia bupatides*; *Е, Ж* — поперечный срез кортекса и стебля *Lyginopteris oldhamia*; *З, И* — сорус и деталь мужской фрутификации *Zimmermanniella cupulaeformis*; *К, Л* — мужская фрутификация и предпыльцевое зерно *Paracalathiops stachei*; *М—П* — предпыльцевое зерно (*М*), участок мужской фрутификации (*Н*), синангии (*О*) и продольный срез синангия (*П*) *Telangiopsis* sp.; *Р* — семя *Genomosperma kidstonii*; *С* — семя *Stannosoma huttonense*; *Т* — купула *Calathospermum scoticum*; *У* — купула *Archaeosperma arnoldii*; *Ф* — семя *Tylosperma orbiculatum*; *Х* — участок мужской фрутификации *Feraxotheca culcitatus*; *Ц* — анатомия черешка вайи *Schopfiastrum decussatum*; *1* — вторичная ксилема; *2* — первичная ксилема; *3* — кортекс; *4* — листовый след; *5* — пластина кортикальной склеренхимы; *6* — микроспорангий; *7* — микросинангий; *8* — псевдонельтоид; *9* — лета; *10* — кава; *11* — семя; *12* — купула; *13* — протоксилема; *14* — метаксилема; крупными точками на «*Д*» обозначена протоксилема; *15* — адвентивный корень

и черешках радиальные пластины склеренхимы (спаргановая кора — рис. 199, *Г—Е, Ж, Ц*). Некоторым видам были свойственны узловые адвентивные корни (рис. 199, *Г*) с диархной ксилемой радиального пучка. Трофофиллы были представлены вайями (рис. 199, *A—B*) с дихотомическим жилкованием перышек и обычно бифуркирующим рахисом.

Фрутификации представляли собой безлистные спороклады, положение которых в побеговой системе точно неизвестно. В большинстве случаев микроспороклады состояли из оси со спирально расположенными на ней многократно дихотомировавшими веточками (рис. 199, *И, Н*), но микроспороклады *Paracalathiops* напоминали вайю с полностью редуцированными пластинками (рис. 199, *К*). В настоящее время невозможно решить, представляли ли они редуцированный спорофилл или систему теломов. Микроспороклады несли терминальные радиально-симметричные сорусы (рис. 199, *З*) или синангии (рис. 199, *О, П*) микроспорангиев, вскрывавшихся продольной щелью на стороне, обращенной внутрь группы спорангиев. В синангиях спорангии срастались лишь самыми основаниями. Среди поздних, среднекарбоновых лагеностомовых известны формы, у которых синангии располагались по одному на стреловидном или дисковидном расширении верхушки веточки спороклада (рис. 199, *Х*), имитирующем пельтоид ряда пельтаспермовых (см. рис. 178), но, очевидно, не гомологичном ему. В микроспорангиях разных лагеностомовых формировались три- или монолетные предпыльцевые зерна, у некоторых родов имевшие каву (рис. 199, *Л, М*).

Семяносные спороклады были многократно дихотомически или перисто-разветвленными. Их конечные веточки несли терминальные лопастные купулы с семяпочками. В зависимости от рода купулы были односторонними, билатеральными или радиально-симметричными и содержали от 1 до 70 семян (рис. 199, *Т*). Лопастные купулы примитивных лагеностомовых были цилиндрическими (в них легко угадываемы теломы — рис. 199, *У*), а у продвинутых форм они были уплощенными, лентовидными (рис. 199, *Ф*). Интегумент у разных лагеностомовых варьировал от разделенного почти от основания на лопасти до цельного (рис. 199, *Р, С, У*) и у ряда представителей на разном протяжении срастался с нуцеллусом. На верхушке нуцеллуса в большинстве случаев развивался салпинкс с лагеностомом. По мере созревания семена многих лагеностомовых, по-видимому, выпадали из купул.

Гаметофиты и зародыши лагеностомовых неизвестны.

По отдельным вегетативным органам лагеностомовые часто невозможно отличить от современных им каламопитиевых и даже праголосеменных. Мужские фруктификации многих лагеностомовых и каламопитиевых также очень сходны и нередко достоверно неразличимы. Есть даже мнение, что лагеностомовые возникли от самых примитивных каламопитиевых, но вероятнее всего, оба порядка независимо произошли от общего предка, которым мог быть представитель Trimerophytales или примитивнейших Progymnospermae, еще не утративших базальную дихотомию плосковеток.

Ordo Trigonocarpáles (= Medullosáles) — порядок тригонокарповые

Целиком вымерший порядок, был представлен сравнительно тонкоствольными древесными (рис. 200, *А*) и, вероятно, лианоидными формами, существовавшими с нижнего карбона по пермь включительно. Их слабо ветвящиеся ветви несли крупные вайи обычно с характерно дихотомирующими черешками и/или рахисами (рис. 200, *А, Л*). Расчленение некоторых листьев наводит на мысль о дихоподиальном их нарастании (рис. 200, *И*). Известны также перистые вайи и вайи с диморфными перышками (рис. 200, 3, *Л*). Жилкование перышек варьировало от дихотомического до примитивного сетчатого (рис. 200, *К, М*). «Панцирь» из оснований листьев на стволе у тригонокарповых был развит слабо.

Проводящая система стебля была представлена актиностелой (*Quáestora*, рис. 200, *Е*) или — чаще — эвстелой¹ с экзархной протоксилемой (рис. 200, *Б—Д*). Многочисленные пучки многопучковых листовых следов (рис. 200, *Ж*) были очень длинными и не помещались в кольцо пучков эвстелы. В связи с этим проводящая система в поперечном сечении стебля выглядела очень причудливо, напоминая у одних видов полициклическую диктиостелу, а у других — атактостелу. Камбий дифференцировался вокруг ксилемы каждого пучка эвстелы и откладывал вокруг нее небольшое количество вторичной ксилемы (рис. 200, *Б—Д*). Метаксилема сложена *лестничными* и *точечными* трахеидами, а вторичная ксилема — *точечными* трахеидами и однорядными лучами. Общий удельный объем ксилемы был небольшим. В черешках и рахисах проходило множество проводящих пучков, располагавшихся кольцом или по всему поперечному сечению (рис. 200, *В, Е*); для черешков (но не стеблей!) была характерна спаргановая кора. У ряда представителей известны адвентивные узловые воздушные корни с 3—5-архной ксилемой радиального пучка.

Мужские фруктификации представлены синангиями, развивавшимися вместо перышек последнего порядка (рис. 200, *Н*), но не известно точно, замещали ли они все перышки вайи или только некоторые. Спороносные вайи (или участки вайи) выглядели как разветвленные оси (рис. 200, *О, С*) вследствие того, что пластинки на них не развивались. В отличие от лагеностомовых, у тригонокарповых микроспорангии в синангиях срастались на всю длину, причем у большинства форм синангии состояли из сотен и тысяч спорангиев

¹ В стеблях некоторых раннекарбоновых форм, возможно, относящихся к тригонокарповым, описана гаплостела с лопастной в поперечном сечении ксилемой.

и представляли собой очень причудливые агрегаты со сложной системой полостей, в которую вскрывались микроспорангии (рис. 200, *О—Ц*). Возможно, что такие агрегаты возникли в результате срастания более просто устроенных синангиев, т.е. являются синангиями синангиев. В микроспорангиях развивалась предпыльца, эллипсоидальные зерна которой имели, как правило, одну продольную проксимальную ленту и два продольных дистальных сулькуса (рис. 200, *Ч*), хотя известны тригонокарповые и с трилетными предпыльцевыми зернами (рис. 200, *Ш*). У одного из родов (*Parasporotheca*) известны двусаккатные предпыльцевые зерна, причем к саккусам обращены концы сулькуса (отличие от *Platyspermae* и *Coniferae*).

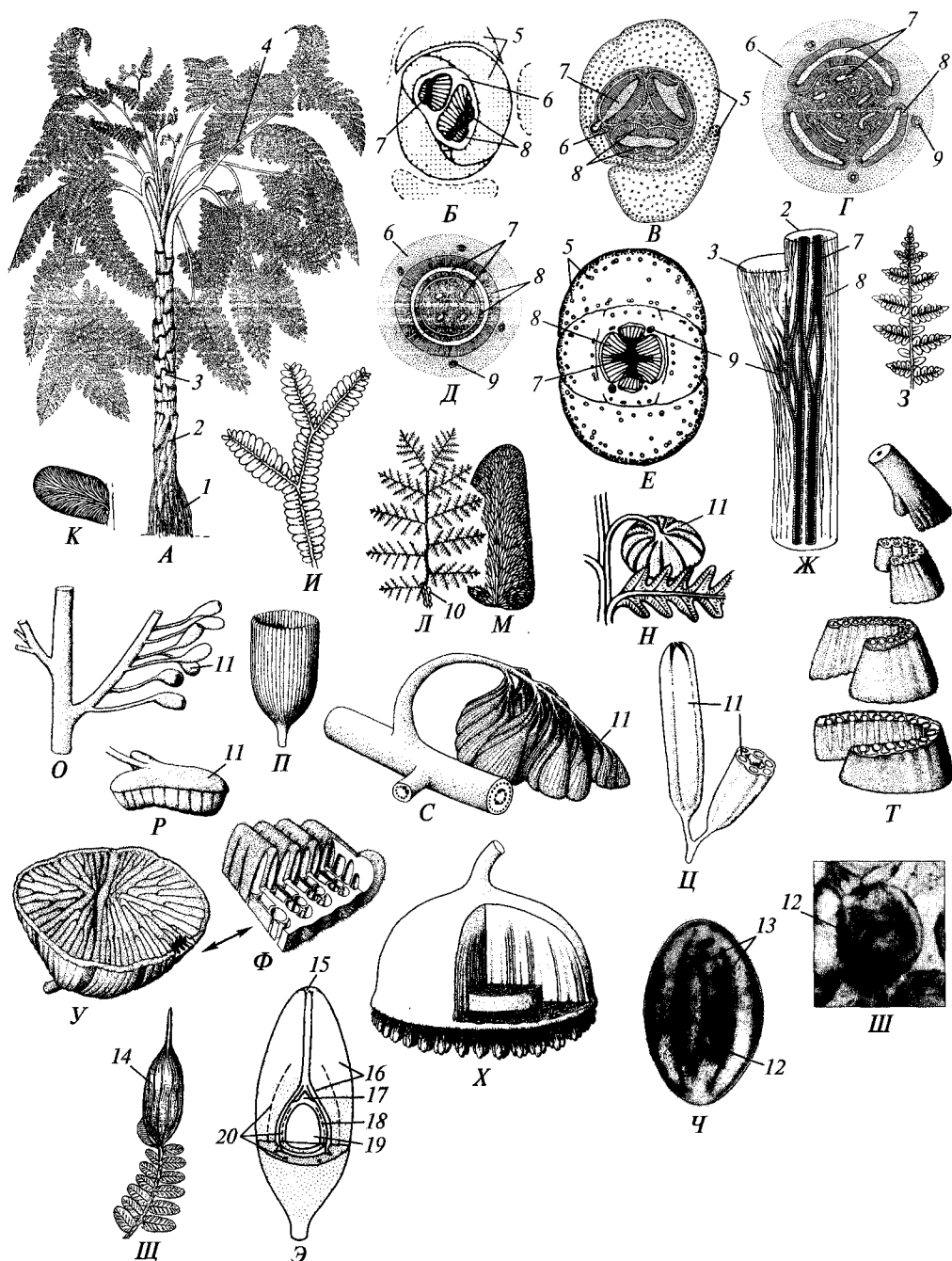
Семяпочки, как и микросинангии, развивались вместо некоторых перышек вайи (рис. 200, *Ш*). Они были крупными (до 11 см длиной и 6 см в диаметре у некоторых видов *Pachytesta*) и имели два интегумента (*битегмальные*) (рис. 200, *Э*). Внутренний тонкий интегумент почти на всю длину прирастал к нуцеллусу и был пронизан многими продольными пучками, располагавшимися эквидистантно. Наружный толстый интегумент был почти полностью свободным. По наличию в нем трех групп проводящих пучков и особенностям гистологического строения можно предположить, что он сформировался из трехстворчатой купулы. У некоторых тригонокарповых (*Stephanospermum*) наружный интегумент был на верхушке лопастным, что указывает на его возникновение из купулы, подобной той, что обнаружена у эволюционно продвинутых лагеностомовых. В наружном интегументе различимы три зоны: наружная, предположительно, саркотеста, средняя склеротеста, у многих форм составляющая трехгранную «косточку», и внутренняя, вероятно, паренхотеста. Судя по строению наружного интегумента, семена распространялись эндозоохорно. На верхушке нуцеллуса находился сальпинкс с лагеностомом.

Гаметофиты и зародыши тригонокарповых неизвестны.

Trigonocarpales имеют много общего с Lagenostomales и, вероятнее всего, произошли от лагеностомовых, реализовав ряд тенденций, сложившихся уже у Lagenostomales. Однако никаких переходов от спорокладов лагеностомовых к спорофиллам тригонокарповых не найдено. По-видимому, как и в классе *Platyspermae*, спорофиллы у представителей Trigonocarpales возникли вследствие гомеозисной мутации.

Subclassis Cycádidae — подкласс саговниковые

Саговниковые известны с нижней перми и были особенно разнообразны в мезозое, причем мезозойские формы удивительно полно повторяли габитуальное разнообразие беннеттитовых (см. ниже). Современные 10 родов и примерно 120 видов саговниковых (порядок Cycadales) менее разнообразны. Все они пахикаульные маноксильные древовидные растения (рис. 201, *А—В, Ж*) со слабо или совсем не разветвленным стволом (нарастающим, однако, у большинства видов *симподиально*) или бочонковидным стеблем (рис. 201, *Г*), у нескольких видов подземным (*Stangeria*, *Bowenia*, некоторые виды *Zamia*; рис. 201, *Д*). Среди мезозойских саговниковых были настоящие лептокаульные ветвистые кустарники (*Nilssoniocladus*, *Leptocycas*; рис. 201, *Е*). Однако и лептокаульные формы были маноксильными. Размеры современных саговни-



ковых варьируют от высоких, 15—20-метровых деревьев (отдельные виды *Macrozamia*, *Dioon*, *Microcycas*) до 10—15-сантиметровых карликов (*Zamia pygmaea*). По-видимому, у всех саговниковых в корневой системе развиваются коралловидные корни (рис. 201, М), в кортексе которых поселяются симбиотические цианеи, способные ассимилировать азот воздуха. На поверхности

Рис. 200. Trigonocarpales:

А—В — реконструкция растения (А), поперечное сечение стебля (Б, В) *Medullósa noei*; Г—Е — поперечные сечения стеблей *M. leuckartii*, *M. stelláta* и *Quaestora amplexa*; Ж — схема васкулатуры стебля *Medullósa primaeva* в области узла; З, И — листья *Neuropteris* sp. и *Parípteris* sp.; К — жилкование перышка *Neuropteris ováta*; Л — схема строения вайи *Neuropteris* sp.; М — жилкование перышка вайи *Linópteris neuropteroides*; Н — часть микроспорофилла *Alethópteris* sp.; О — часть микроспорофилла *Goldenbergia glomeráta*; П — часть микроспорофилла *Whittleseyia elegans*; Р — синангий *Crossothéca sagittáta*; С, Т — часть микроспорофилла и синангий *Parasporothéca leismanii*; У, Ф — внешний вид и деталь строения синангия *Dolerothéca formósa*; Х — синангий *Potonia* sp.; Ц — синангии *Aulacothéca hemingwayi*; Ч, Ш — предпыльцевые зерна *Dolerotheca* sp. и *Potonia* sp. с проксимального полюса; Щ — часть мегаспорофилла *Neuropteris heterophylla*; Э — строение семени *Trigonocarpus* sp.; 1 — адвентивный корень; 2 — ствол; 3 — основание листа; 4 — вайя; 5 — черешок; 6 — стела; 7 — первичная ксилема; 8 — вторичная ксилема; 9 — пучок листового следа; 10 — «афлебия»; 11 — синангий; 12 — лета; 13 — сулькус; 14 — семя; 15 — микропиле; 16 — интегумент; 17 — сальпинкс; 18 — нуцеллус; 19 — женский гаметофит; 20 — проводящий пучок

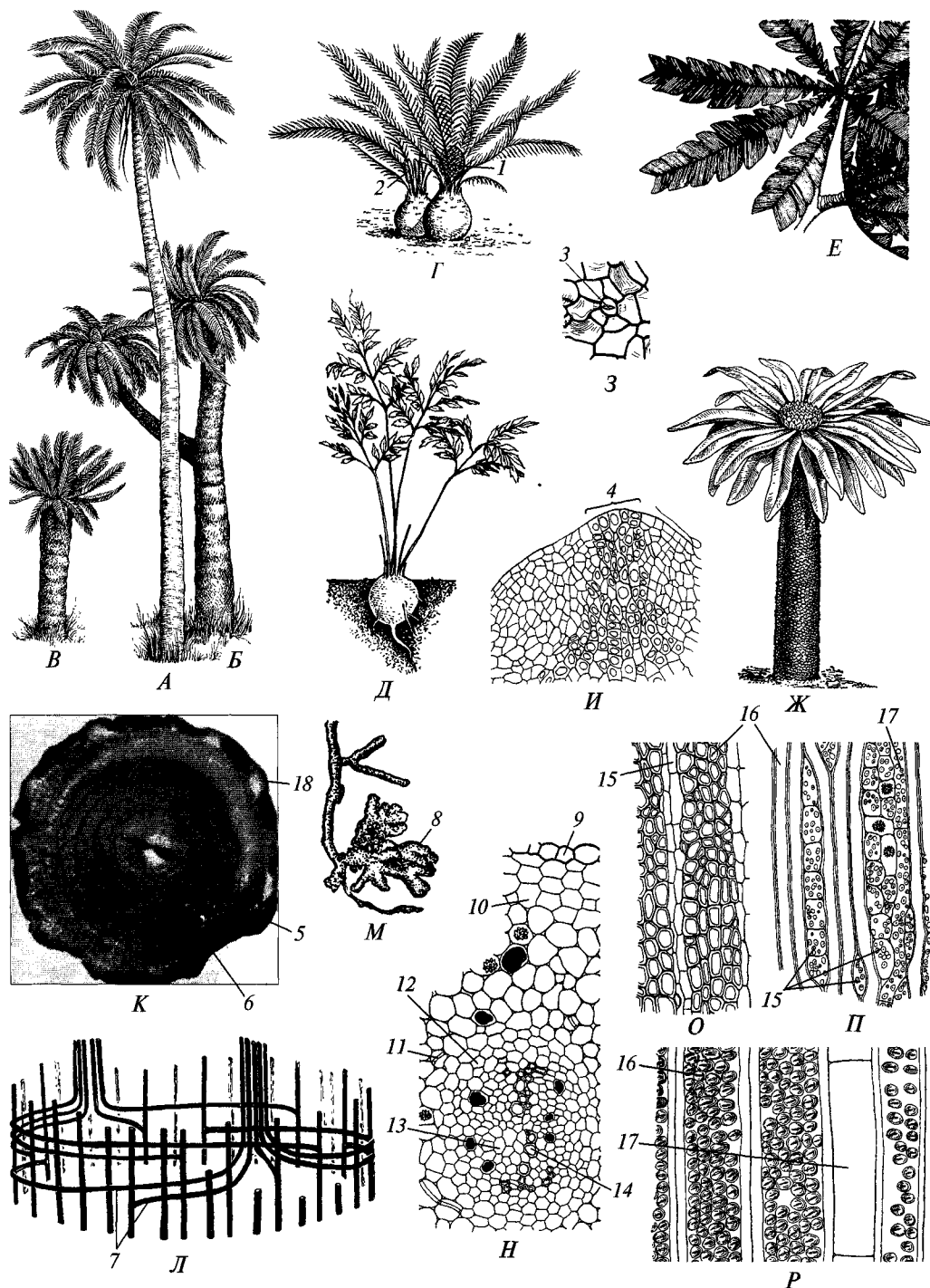
стебля имеется «панцирь» из оснований листьев (рис. 201, К), представляющий главный элемент стереома стебля саговниковых. Крупные листья располагаются терминальной розеткой. Они обычно перистые, но бывают дваждыперистыми (*Bowenia*; рис. 201, Д) и простыми (верхнетриасовая *Bjuvia*; рис. 201, Ж). Жилкование листьев дихотомическое веерное, параллельное, перисто-веерное или перья иннервированы одной медианной жилкой. У многих видов молодые листья улиткообразно закручены подобно вайям папоротников и лигиноптериевых. В коллатеральных пучках жилок перьев протоксилема располагается рядом с флоэмой (экзархно). В рахисе и черешке протоксилема мезархная. В перьях развита склерифицированная гиподерма, а хлоренхима дифференцирована на одно-, двухслойную палисадную ткань и губчатую, клетки которой уплощены в парадермальной плоскости. Устьичные аппараты аномоцитные. Зоны перистых трофофиллов чередуются с зонами бурых неассимилирующих чешуевидных листьев.

В стебле развита эвстела с эндархной протоксилемой и толстой сердцевинной и очень толстый кортекс. Листовые следы многопучковые, причем пучки одного следа ответвляются от разных пучков стебля, находящихся далеко от места прикрепления снабжаемого ими листа. В узле они огибают стелу с противоположных сторон подобно обручу и входят в основание листа (рис. 201, Л). Всем саговниковым, насколько известно, свойственно вторичное утолщение, но вторичной ксилемы (рис. 201, О—Р) немного. Ее водопроводящие элементы представлены точечными трахеидами с многорядными окаймленными порами преимущественно на радиальных стенках. Тяжевая паренхима диффузного типа. Лучи гомоцеллюлярные, одно-, двухрядные, немногослойные. У некоторых родов (*Bowenia*, *Cycas*, некоторые *Encephalartos* и *Macrozamia*) обнаружено поликамбиальное вторичное утолщение, осуществляемое несколькими (до 6) добавочными камбиями, последовательно дифференцирующимися в кортексе и откладывающими тонкие слои добавочных ксилемы и флоэмы (рис. 201, К).

Корни с диархной ксилемой радиального пучка (рис. 201, Н).

В листьях, сердцевине и кортексе стебля развиты схизогенные слизевые ходы.

Все современные саговниковые — двудомные зоидогамные растения (рис. 201, Г). У некоторых форм выявлена энтомофилия и привлечение опылителей (жуков или трипсов) летучими пахучими веществами, несколько различа-



ющимися у разных видов, что обеспечивает опыление насекомыми строго определенного вида. При этом такие насекомые полностью зависят от опыляемых ими саговниковых, так как не только взрослые насекомые, но и их ли-

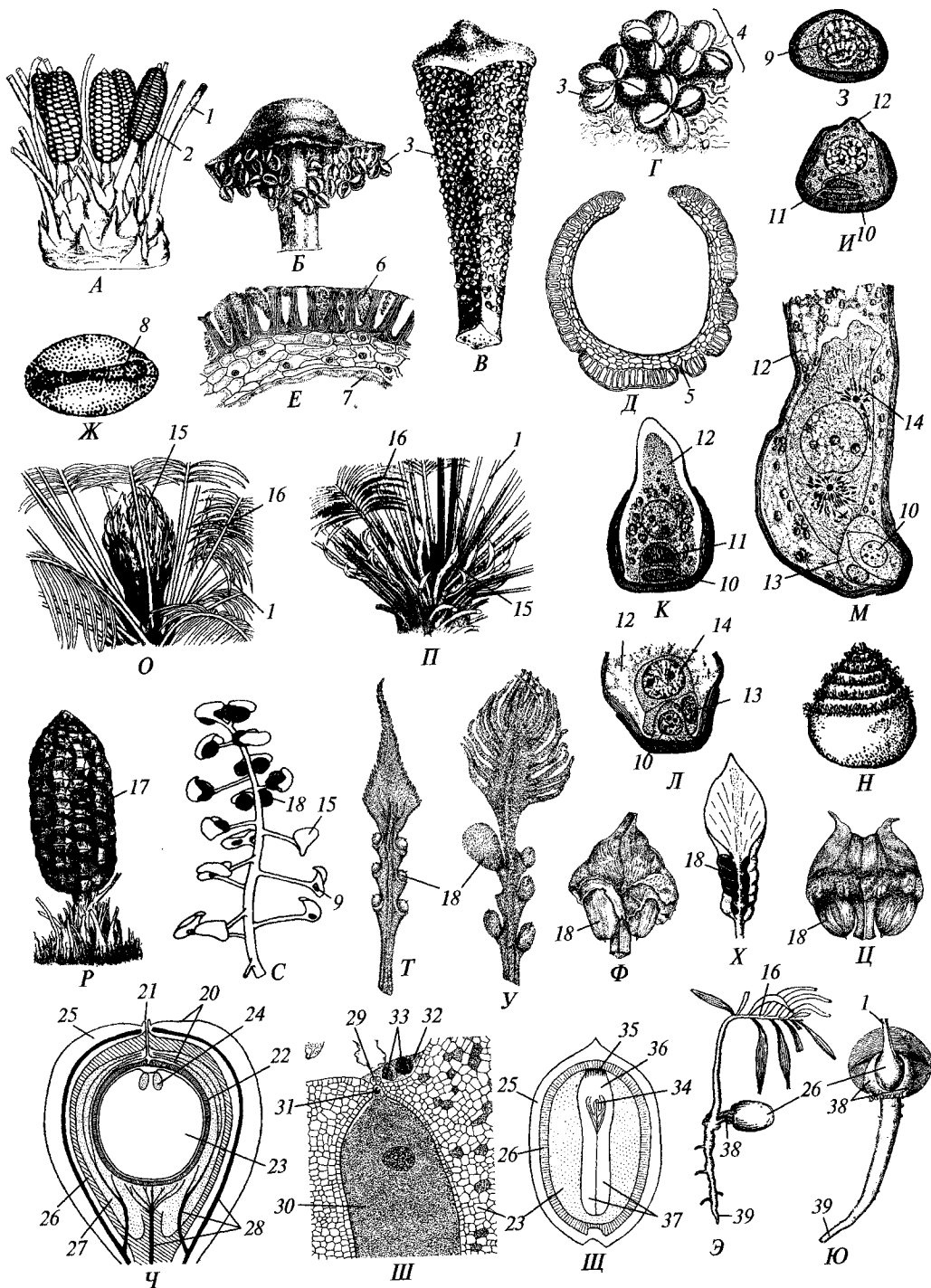
А — *Micrócyas calocóma*; Б — *Encephalartos transvenósus*; В — *Cycas revolúta*; Г — *Macrozamia spirális*; Д — *Bowenia serruláta*; Е — ветвь *Nilssontocládus nipponensis*; Ж — реконструкция растения *Bjuvia simplex*; З — устьичный аппарат листа *Ctenis nathorstii*; И — продольный срез апекса побега *Zamia floridána*; К — поперечный спил ствола *Encephalartos altensteinii*; Л — строение листового следа *Dioon spinulósum*; М — коралловидные корни *Cycas* sp.; Н — поперечный срез корня *C. revoluta* на стадии первичного строения; О, П, Р — соответственно поперечный, тангенциальный и радиальный срезы вторичной ксилемы ствола *Dioon spinulosum*; 1 — мегастробил; 2 — микростробил; 3 — устье; 4 — инициальные клетки; 5 — вторичная ксилема; 6 — вторичная флоэма; 7 — «опоясывающие» пучки листового следа; 8 — коралловидный корень; 9 — ризодерма; 10 — кортекс; 11 — эндодерма; 12 — перицикл; 13 — флоэма; 14 — ксилема; 15 — луч; 16 — тяжевая трахеида; 17 — тяжевая паренхима; 18 — «панцирь» из оснований листьев

чинки питаются исключительно пылью и тканями микростробиллов (у *Lepidozamia* развивающиеся личинки даже полностью съедают микростробил)¹. Мегастробилы, по-видимому, не имеют жизненно важного значения для насекомых, но запах, выделяемый микро- и мегастробилами, одинаков. Вследствие этого опылители регулярно попадают на мегастробилы, но не откладывают в них яйца. Выделение пахучих аттрактантов сопряжено со значительным повышением температуры фруктификаций из-за усиленного дыхания их тканей, которое, возможно, также играет роль в привлечении насекомых.

Фруктификации мужских особей представлены терминальными *микростробилами* (часто очень крупными — до 80 см в длину) (рис. 202, А). Микроспорофиллы цельные дорсовентральные или пельтатные с 2—3-членными сорусами микроспорангиев на абаксиальной стороне или снизу на щитке (рис. 202, Б—Г). У *Cycas* (саговник) микроспорангии срастаются по 2—3 в синангии. Не исключено, что наличие синангиев исходно для саговниковых. Микроспорангии весьма примитивны, так как в их стенке *есть устья*, а вскрывание осуществляют специализированные эпидермальные клетки (*экзотеций*), более сходные с клетками кольца спорангиев папоротников, чем с клетками фиброзного слоя остальных семенных растений (рис. 202, Д, Е). Пыльцевые зерна эллипсоидальные, безмешковые, с широкой *лептомой* вместо сулькуса — участком утонченной экзины, занимающим большую часть дистальной стороны зерна (рис. 202, Ж). Из-за наличия лептомы оболочка зерна при потере тургора сильно прогибается на дистальной стороне, и пыльцевое зерно становится лодочковидным.

Фруктификации женских особей почти всех саговниковых представлены терминальными *стробилами* пельтатных мегаспорофиллов с двумя семяпочками (рис. 202, Р, С, Ф, Ц), а у *Cycas* и некоторых ископаемых представителей (*Palaeócyas*) — *зонами* перистых мегаспорофиллов, чередующихся на *моноподиально* нарастающем стволе с зонами трофофиллов и чешуевидных листьев (рис. 202, О, П, Т, У). У таких мегаспорофиллов *на месте* нескольких *базальных перышек* находятся атропные семяпочки. Такая фруктификация выглядит крайне примитивной, но мегаспорофиллы подобного строения появляются только в верхнем триасе, а достоверные остатки *Cycas* — еще позже: лишь с середины верхнего мела, т.е. значительно позднее, чем остатки других родов,

¹ Столь тесную взаимозависимость разных видов обозначают как *коадаптацию*.



A — верхушка стебля *Zamia floridana* с микростробилами; *B* — микроспорофилл *Z. integrifolia*; *B* — микроспорофилл *Cycas circinalis*; *Г* — сорусы микроспорангиев *C. circinalis*; *Д*, *Е* — продольный срез вскрывшегося микроспорангия и деталь его стенки у *Stangeria schizodon*; *Ж* — пыльцевое зерно *Encephalartos longifolius* с дистального полюса; *З* — *М* — развитие мужского гаметофита *Dioon edule*; *Н* — сперматозоид *Z. floridana*; *О*, *П* — женская фруктификация *C. circinalis* на разных стадиях развития; *Р* — мегастробил *Z. floridana*; *С* — мегастробил *Beania gracilis*; *Т* — *П* — мегаспорофиллы *C. circinalis*, *C. revoluta*, *Macrozamia denisonii*, *Archaeocycas whitei* и *Ceratozamia mexicana* соответственно; *Ч* — схема продольного среза семязпочки *Cycas revoluta*; *Ш* — продольный срез архегония *Dioon edule*; *Щ* — схема продольного среза зрелого семени *D. edule*; *Э*, *Ю* — проросток *C. circinalis* в разных ракурсах; *1* — черешок листа; *2* — микростробил; *3* — микроспорангий; *4* — синангий микроспорангиев; *5* — устье; *6* — экзотейций; *7* — тапетум; *8* — лептома; *9* — микроспора; *10* — проталлиальная клетка; *11* — антеридиальная клетка; *12* — сифоногенная клетка; *13* — клетка-ножка; *14* — генеративная клетка; *15* — мегаспорофилл; *16* — трофофилл; *17* — мегастробил; *18* — семя/семязпочка; *19* — семенной рубец; *20* — интегумент; *21* — микропиле; *22* — нуцеллус; *23* — женский гаметофит; *24* — архегоний; *25* — саркотеста; *26* — склеротеста; *27* — пахитеста; *28* — проводящие пучки; *29* — клетки шейки; *30* — яйцеклетка; *31* — ядро брюшной канальцевой клетки; *32* — жидкость пыльцевой камеры; *33* — сперматозоиды; *34* — почка; *35* — зародышевый корень с колеоризой; *36* — гипокотиль; *37* — семядоли; *38* — черешок семядоли; *39* — главный корень

обладающих более продвинутыми фруктификациями. Мезозойский *Archaeocycas* имел цельные мегаспорофиллы (рис. 202, *X*).

Семязпочки с одним интегументом, почти на всем протяжении приросшим к нуцеллусу и на верхушке вытянутым в короткую микропилярную трубку (рис. 202, *Ч*). Независимо от опыления и задолго до оплодотворения интегумент гистологически дифференцируется на внешнюю ярко окрашенную саркотесту, среднюю склеротесту и внутреннюю пахитесту, в зоне срастания с нуцеллусом не ограниченную от ткани последнего. Организация семян указывает на их приспособление к эндозоохорному распространению.

В пахитесте находится кольцо проводящих пучков, оканчивающихся в месте отхождения интегумента от нуцеллуса. В саркотесте также находится кольцо пучков, проходящих до микропиле. Судя по такой васкулатуре, у саговниковых исходный интегумент полностью слит с нуцеллусом, но сохраняет свою проводящую систему (внутренние пучки), а снабженная собственной проводящей системой купула преобразовалась в интегумент и приросла к первоначальному интегументу. Ее проводящая система составляет систему внешних пучков. Кроме того, в семязпочку из фуникулуса входит центральный пучок, разветвляющийся в халазе на несколько расходящихся радиально коротких веточек, вероятно, гомологичных «трахеидальной чаше» лигиноптериевых. На верхушке нуцеллуса находится сильно редуцированный сальпинкс, от которого сохраняется конический выступ ткани.

Крупная халазальная мегаспора покрывается мегаспоровой мембраной (примитивная особенность), внутри которой развивается женский гаметофит. При прорастании мегаспоры вначале образуется многоядерный ценоцит, впоследствии целлюляризирующийся. В процессе развития женский гаметофит растет и поглощает не только ткань нуцеллуса, но и значительную часть пахитесты. В виде (первичного) эндосперма он представляет основной по объему компонент зрелого семени. Весьма необычна для семенных растений способность извлеченных из семязпочек женских гаметофитов саговниковых зеленеть на свету. Эту особенность считают примитивной. Гаметофит образует 3—5 (до

100) архегониев с двухклеточной шейкой (рис. 202, *Ш*). Шейковых канальцевых клеток нет. Брюшная канальцевая клетка *не отделяется* от яйцеклетки, и ее ядро дегенерирует в цитоплазме яйцеклетки (рис. 202, *Ш*).

При развитии мужского гаметофита (рис. 202, 3—*М*) образуется всего одна проталиальная клетка, в отличие от других голосеменных не отмирающая (рис. 202, *М*). Антеридиальная инициаль делится на сифоногенную и антеридиальную клетки. В таком состоянии пыльцевое зерно высевается из микроспорангия. Попадая с помощью опылительной капли внутрь семязпочки, пыльцевое зерно прорастает неветвящейся пыльцевой трубкой (рис. 202, *И*, *К*), внедряющейся в ткань нуцеллуса. Через 1,5 месяца после опыления антеридиальная клетка делится на клетку-ножку и генеративную клетку (рис. 202, *Л*). Спустя еще 3—5 месяцев из генеративной клетки образуются два многугутиковых *сперматозоида* (рис. 202, *Н*), остающихся в базальной части пыльцевой трубки. В это же время на верхушке нуцеллуса путем разрушения клеток образуется пыльцевая камера. Она постепенно углубляется, и на ее дне обнажается верхушка женского гаметофита с архегониями. Мегаспоровая мембрана над архегониями разрушается. Базальные части пыльцевых трубок свешиваются в пыльцевую камеру и лопаются, изливая содержимое со сперматозоидами на женский гаметофит (рис. 202, *Ш*). Так как концентрация олигосахаров в этой жидкости выше, чем в шейковых клетках, последние теряют тургор и раскрывают шейки, после чего становится возможным оплодотворение яйцеклеток. Само оплодотворение и развитие зародыша происходят уже после опадения семян (очень примитивная особенность).

В каждом семени развивается только один зародыш. Вначале образуется ценоцит примерно с 1000 ядрами. После его целлюляризации начинают дифференцироваться суспензор, две семядоли, апексы корня и побега и массивный гипокотиль между ними (рис. 202, *Ш*). Апекс корня прикрыт *колеоризой*, гомология которой еще точно не выяснена. Вероятнее всего, она представляет собой проксимальную часть суспензора. Семена не имеют периода глубокого покоя и прорастают *гипогейно* (рис. 202, *Э*, *Ю*), как у *Ginkgo*.

Саговниковые встречаются в тропиках и субтропиках обоих полушарий, где они населяют саванны, кустарниковые заросли, редколесья и опушки сухих лесов. Два вида *Zamia* — эпифиты. По-видимому, все саговниковые — слабые конкуренты, встречающиеся на бедных почвах (где они имеют преимущество благодаря симбиозу с азотфиксирующими цианеями) и нарушенных местах. Из сердцевины стволов ряда видов, в первую очередь азиатского *Cycas revoluta*, африканского *Encephalartos caffer* и мексиканского *Dioon edule*, получают крахмалистую крупу саго. Несколько наименее колючих видов широко культивируют как декоративные растения.

Родственные связи Cuscadidae с другими Radiospermae остаются дискуссионными. По габитусу они чрезвычайно сходны с Bennettitidae (см. ниже), но кардинально отличаются от них фруктификациями. По строению спорофиллов саговниковые примитивнее даже Trigonocarpales из подкласса Lyginopteridae. Их спорофиллы могли бы возникнуть путем гомеозисного преобразования из теломных фруктификаций лагеностомовых. Однако Cuscadidae отделены от Lagenostomales слишком большим временным промежутком для того, чтобы их можно было считать непосредственными потомками лагеностомовых. Если же считать Cuscadidae потомками значительно более близких им по времени

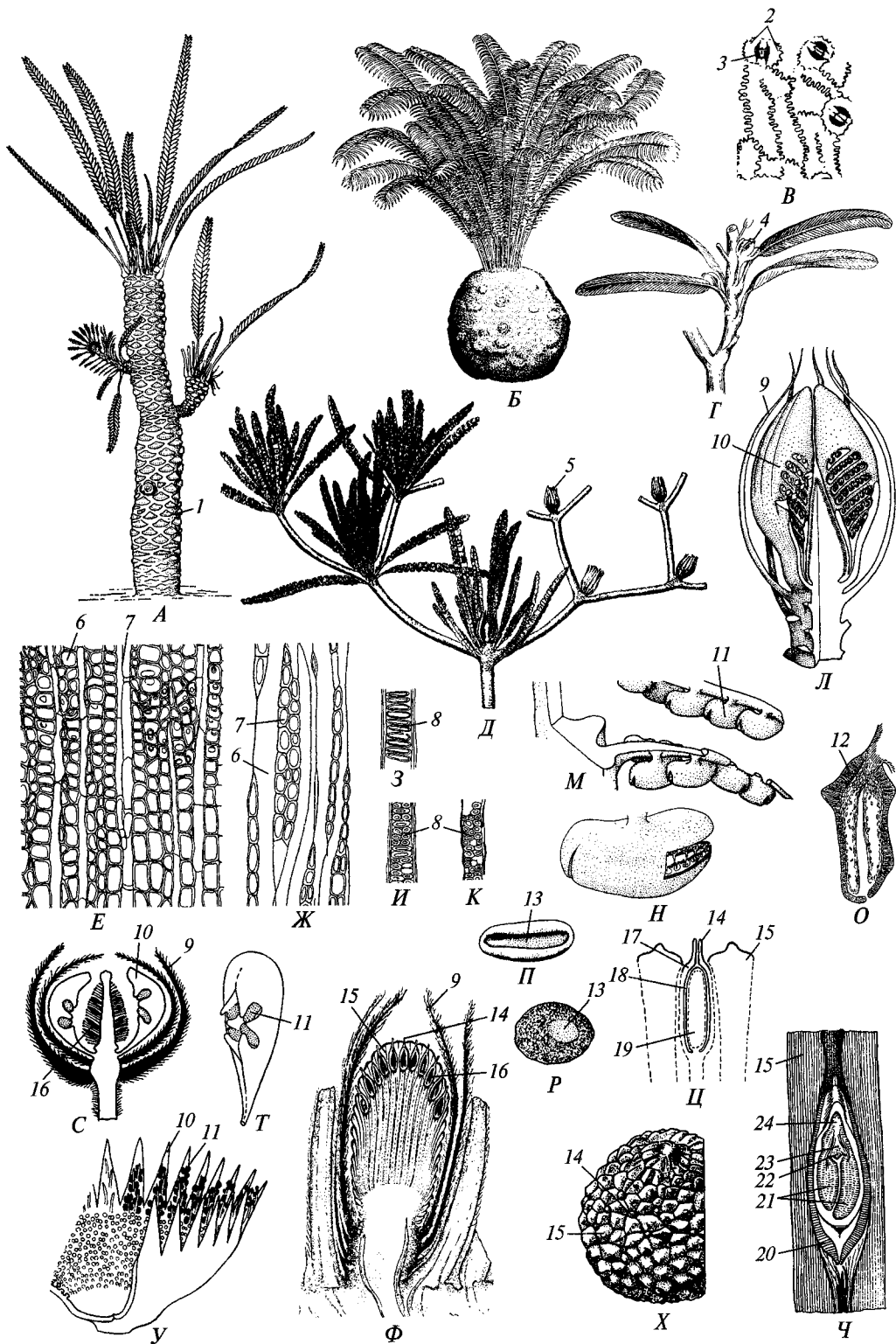
существования Trigonocarpaceae, то придется допустить вторичное уподобление микроспорофиллов саговниковых листьям вопреки закону необратимости эволюции. Кроме того, в семяпочке у представителей Cycadidae невозможно заметить никаких следов симметрии третьего порядка, столь характерной для Trigonocarpaceae.

Subclassis Bennettitidae, i. s. — подкласс беннеттитовые

Единственный порядок подкласса — Bennettitales — существовал с позднего триаса по конец мела и был представлен маноксильными древовидными растениями, одни из которых были, возможно, невысокими слабо ветвящимися лептокаульными кустарниками (рис. 203, Г, Д), а другие — пахикаульными пальмовидными деревьями (рис. 203, А) или своеобразными формами с бочонковидным стволом (рис. 203, Б). Разнообразие габитусов беннеттитовых было практически таким же, как у саговниковых. У пахикаульных форм на стволах имелся механический «панцирь» из оснований листьев, как у саговниковых. Большинство беннеттитовых имело крупные перистые листья, но известны виды с цельными листьями (рис. 203, Г). Листовые следы были многопучковыми, но «опоясывающих» пучков в узлах у беннеттитовых не было. В отличие от саговниковых, беннеттитовые имели *парацитные* устьичные аппараты (рис. 203, В). В стеблях развивалась эвстела с *мезархной* протоксилемой и широкими первичными лучами. Вторичной ксилемы было немного, ее трахеиды имели лестничные, точечные и переходного типа поры на стенках и одно-, двухрядные вторичные лучи (рис. 203, Е—К).

Фруктификации могли быть раздельнополыми (семейство Williamsoniaceae) и обоеполыми (семейства Williamsoniaceae и Bennettitaceae). Они располагались терминально на симподиально нарастающих ветвях или на специализированных укороченных боковых веточках (рис. 203, Г, Д). В основании фруктификации находилась розетка или мутовка стерильных перистых или чешуевидных листьев (рис. 203, Л, С, Ф), сильно отличавшихся от трофофиллов, в том числе по признакам тонкого строения эпидермы. Некоторые исследователи интерпретируют эти листья как элементы околоцветника.

Выше «околоцветника» в мужской и обоеполой фруктификациях находилась розетка или мутовка микроспорофиллов, у ряда родов сросшихся в чашевидное образование (рис. 203, Л, С, У). Микроспорофиллы беннеттитовых разнообразны: простые (рис. 203, У) или перистые (рис. 203, Л, М, Т), тонкие (рис. 203, У) или толстые и мясистые (рис. 203, Л, Т). Перистые микроспорофиллы постоянно оставались сложенными вдоль, а у некоторых беннеттитовых они были к тому же сложены и поперек (рис. 203, Л). *Синангии микроспорангиев* располагались по краю микроспорофиллов (рис. 203, М) или на их *адаксиальной* стороне (рис. 203, У), что не характерно для потомков тримерофитовых. Структура синангиев изучена только у некоторых представителей. Они были двухстворчатыми (рис. 203, Н), микроспорангии вскрывались в срединную щель синангия. Беннеттитовым были свойственны безмешковые пыльцевые зерна, имевшие, по-видимому, дистальную *лептому*, которая у одних представителей была щелевидной (рис. 203, П), а у других округлой, похожей на пору (рис. 203, Р).



A — реконструкция растения *Williamsonia sewardiána*; *B* — реконструкция растения *Cycadeoidea dactensis*; *B* — эпидерма листа *Nilssoniópteris major*; *Г* — ветвь *Williamsoniella coronáta*; *Д* — ветвь *Anomozamites minor*; *E–K* — поперечный и тангенциальный срезы вторичной ксилемы и варианты строения трахeid вторичной ксилемы *Sahnioxylon rajmahalense*; *Л* — реконструкция обо-еполой фруктификации *Cycadeoidea dactensis*; *М* — часть микроспорофилла *C. dactensis*; *Н* — синангий *C. dactensis*; *О* — продольный срез спорангия *C. dactensis*; *П* — пыльцевое зерно *C. dactensis* с дистального полюса; *Р* — пыльцевое зерно *Williamsoniella ligniéri*; *С, Т* — продольный срез обо-еполой фруктификации и микроспорофилл *W. coronata*; *У* — мужская фруктификация *Weltrichia sol*; *Ф* — продольный срез женской фруктификации *Cycadeoidea wielandi*; *Х* — часть женской фруктификации *Williamsonia netzahualcoyotlii*; *Ц* — продольный срез семяпочки *Wielandiella angustifolia*; *Ч* — продольный срез семени *Bennettites gibsonianus*; 1 — листовой рубец; 2 — побочные (околоустьичные) клетки; 3 — устье; 4 — мужская фруктификация; 5 — жен-ская фруктификация; 6 — трахеида; 7 — луч; 8 — пора; 9 — элемент «околоцветника»; 10 — микроспорофилл; 11 — синангий микроспорангиев; 12 — экзотеций; 13 — лептома; 14 — микро-пилярная трубка; 15 — межсеменная чешуя; 16 — семяпочка; 17 — интегумент; 18 — нуцеллус; 19 — мегаспора; 20 — теста; 21 — семядоли; 22 — апекс побега; 23 — гипокотиль; 24 — корень

За «околоцветником» женской фруктификации или за микроспорофилла-ми обо-еполой фруктификации на длинной оси тесно располагались атропные семяпочки попеременно с пельтатными стерильными межсеменными чешуями (рис. 203, *Л, С, Ф*). Семяпочки (рис. 203, *Ц*) разных представителей порядка имели интегумент, почти полностью свободный или на значительном протя-жении слитный с нуцеллусом. У растений из семейства Bennettitaceae семя-почки и семена были продольно-ребристыми, а у растений из семейства Williamsoniaceae — гладкими. Семяпочки некоторых беннеттитовых (*Vardek-loeftia*) имели купулу¹. Васкулатура семяпочек сильно редуцирована: из фуни-кулуса входил один проводящий пучок, в халазе завершавшийся блюдцевид-ным расширением («трахеидальная чаша»). Верхушка интегумента была вытя-нута в длинную микропилярную трубку (рис. 203, *Ф, Ц*), а верхушка нуцеллу-са была оттянута в «клювик». Пыльцевой камеры не было, что позволяет пред-полагать сифоногамию. Дистальные пельтатные части межсеменных чешуй склерифицировались и плотно смыкались друг с другом, оставляя только уз-кие отверстия в местах схождения трех чешуй (рис. 203, *Х*). К этим отверсти-ям подходили микропилярные трубки семяпочек. Природа межсеменных чешуй неясна. Некоторые предполагают, что они представляют собой видоиз-мененные стерилизовавшиеся семяпочки.

Для беннеттитовых весьма вероятно энтомофилия (возможно, *кантарофи-лия*, то есть опыление жуками), хотя нельзя исключить и анемофилию.

Гаметофиты беннеттитовых неизвестны. Двухсемядольный зародыш, по-видимому, довольно быстро потреблял ткань женского гаметофита и запол-нял почти весь объем зрелого семени под тестой (рис. 203, *Ч*). Теста диффе-ренцировалась на наружную саркотесту, среднюю склеротесту и внутреннюю паренхотесту, что свидетельствует об эндозоохорном распространении семян.

По строению фруктификаций беннеттитовые очень сильно отличаются от всех известных «голосеменных» растений, а по расположению микросинанги-ев на адаксиальной стороне микроспорофиллов — вообще от большинства потомков Trimerophytales. Однако поразительное сходство беннеттитовых

¹ Возможно, что ее правильнее интерпретировать как отслоившуюся наружную часть тесты.

с саговниковыми по вегетативным органам, а также радиальная симметрия семязпочек и достаточно сложно устроенные синангии микроспорангиев заставляют помещать Bennettitales в класс Cycadopsida, в котором они занимают весьма изолированное и неопределенное положение.

4.2.4. Classis Chlamydospermae vel Gnetópsida — класс оболочкосеменные, или гнетовые

Класс достоверно известен с нижнего мела, но отдельные признаки, характерные для оболочкосеменных, встречаются и у остатков растений более раннего времени — вплоть до среднепермских. Однако близкое родство всех таких домеловых растений с оболочкосеменными весьма сомнительно. Поэтому пока лучше включать в данный таксон только меловые и современные формы. Большинство меловых оболочкосеменных представляют собой «синтетические типы» или известны по небольшим фрагментам, что не позволяет точно установить их родственные связи с представителями современных порядков.

Все современные и ряд ископаемых оболочкосеменных — древесные растения, некоторые нижнемеловые формы предположительно описывают как травы (*Drewria*, *Ephedra archaeorhytidosperma*). Представителям Chlamydospermae свойственны *накрест супротивные* (изредка — мутовчатые по 3—4) *листья*, причем супротивный филлотаксис известен уже у самых древних достоверно относимых к оболочкосеменным растений (рис. 204, А, В). Жилкование варьирует у разных представителей, но листья, по-видимому, всегда снабжаются *двухпучковыми листовыми следами*; пучки листового следа *ответвляются от разных пучков эвстелы* (рис. 204, Е). Протоксилома эндархная в побеге. Первичные проводящие пучки корней диархные (рис. 205, Д; 206, Б; 207, Д). Во вторичной ксилеме наряду с точечными трахеидами встречаются *сосуды с эфедроидными* и производными от них простыми *перфорационными пластинками* (рис. 204, Ж, З). Апекс побега дифференцирован на *тунику и корпус* (рис. 204, Д), как у покрытосеменных растений.

Представители этого класса — в типе *двудомные растения*, хотя некоторые ископаемые формы рассматривают предположительно как однодомные (рис. 204, Г), а у ряда современных видов изредка встречаются даже обоеполые фруктификации (рис. 205, Щ). Мужские и женские фруктификации оболочкосеменных сильно отличаются от фруктификаций остальных голосеменных растений. Chlamydospermae, вероятно, *не имеют спорофиллов*. Семязпочки оболочкосеменных имеют *неваскуляризованный внутренний интегумент* с *длинной микропиларной трубкой* и *один или два наружных интегумента*, васкулатура и развитие которых указывают на их происхождение из супротивных (мутовчатых) листьев. Отсутствие проводящей системы во внутреннем интегументе не позволяет определить симметрию семязпочек оболочкосеменных. Микроспорангии всегда сросшиеся в *синангии*, вскрывающиеся благодаря *экзотецию*. Мегаспора и женский гаметофит окружены *«мегаспоровой мембраной»*. Половой процесс происходит всегда в форме *сифоногамии*. Генеративная клетка пыльцевого зерна претерпевает только кариокинез, но не цитокинез, вследствие чего у мужского гаметофита возникает *единственный двухъядерный спермий*.

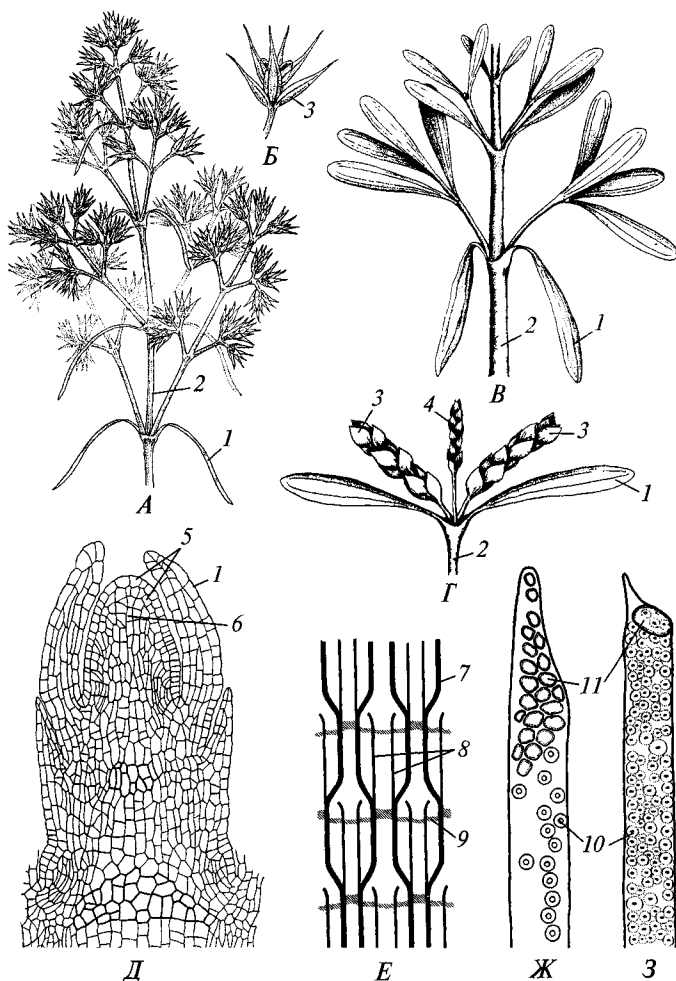


Рис. 204. Chlamydospermae:

A — реконструкция нижнемеловой *Liaoxia chenii*; *Б* — женская фруктификация *L. chenii*; *В* — реконструкция вегетативной ветви нижнемеловой *Drewria potomacensis*; *Г* — фруктификация *D. potomacensis*; *Д* — продольный срез апекса побега *Ephedra fragilis*; *Е* — диаграмма первичной проводящей системы *Ephedra* sp.; *Ж* — эфедроидная перфорационная пластинка сосуда вторичной ксилемы *E. strobilacea*; *З* — простая перфорационная пластинка сосуда вторичной ксилемы *Welwitschia mirabilis*; 1 — лист; 2 — стебель; 3 — женская фруктификация; 4 — предположительно мужская фруктификация; 5 — туника; 6 — корпус; 7 — стеблевой пучок эвстелы; 8 — пучки листового следа; 9 — анастомоз трансфузионной ткани; 10 — окаймленная пора; 11 — перфорация

В составе Chlamydospermae три современных рода, относимых к трем семействам и трем порядкам.

***Ordo Ephedrales* — порядок эфедровые**

Около 35 современных видов *Ephedra* (эфедра) представлены кустарниками, иногда лианоидными, кустарничками (рис. 205, *A*), полукустарниками и низкорослыми деревьями до 5—8 м высотой; среди меловых видов, возмож-

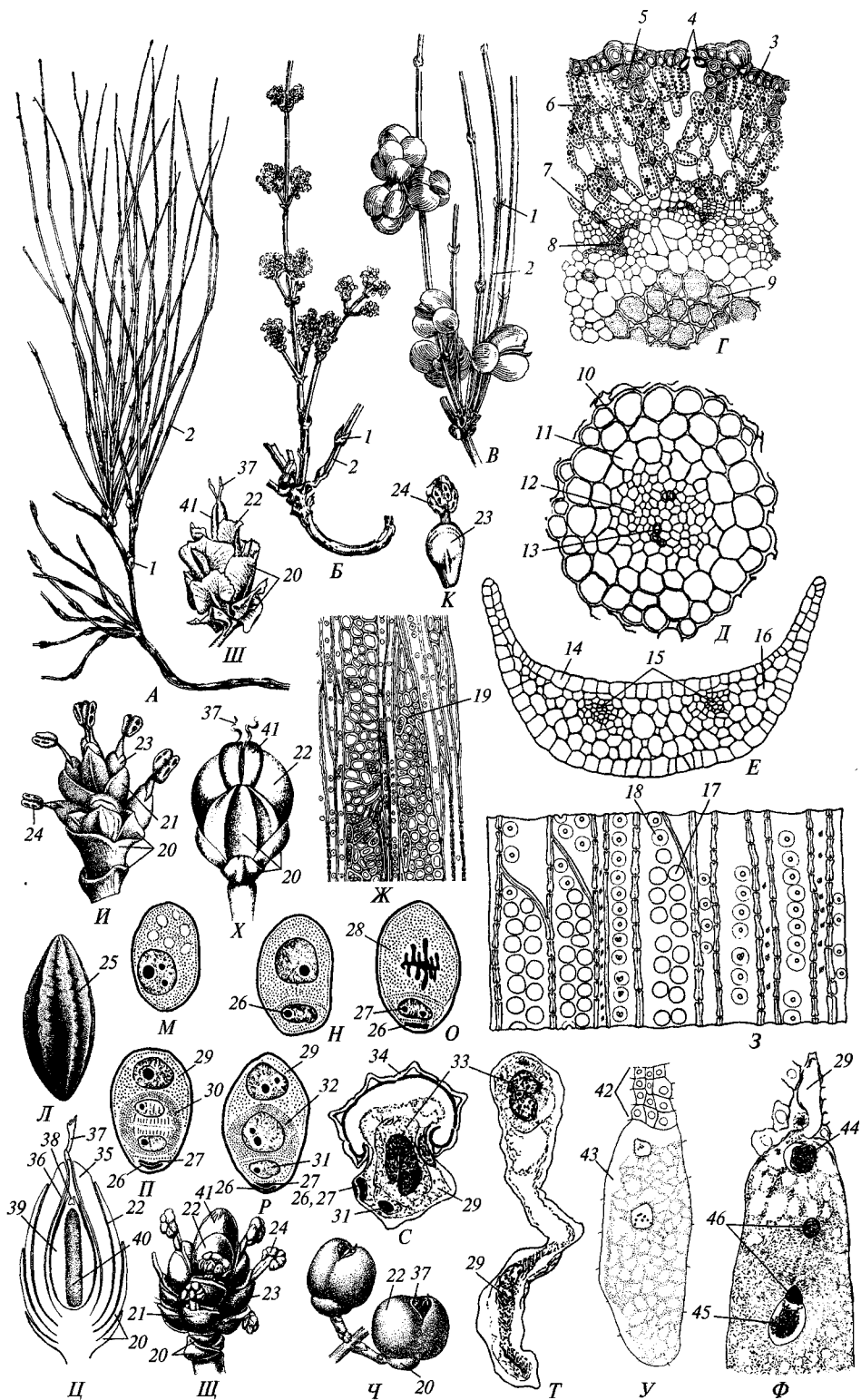


Рис. 205. Ephedrales:

A — внешний вид *Ephedra lomatolépis*; *Б, В* — ветви мужского (*Б*) и женского (*В*) растений *Ephedra* sp.; *Г* — анатомическое строение однолетнего стебля *E. trifurca*; *Д* — первичное анатомическое строение корня *E. intermedia*; *Е* — поперечный срез листа *E. fragilis*; *Ж* — тангенциальный срез вторичной ксилемы *E. trifurca*; *З* — радиальный срез вторичной ксилемы *E. procera*; *И* — мужская фруктификация *E. altissima*; *К* — антерофор *E. fragilis*; *Л* — пыльцевое зерно *E. gláuca*; *М—Р* — развитие мужского гаметофита *E. gerardiána*; *С* — прорастание пыльцевого зерна *E. distáchya*; *Т* — пыльцевая трубка *E. altissima*; *У* — архегоний *E. distachya*; *Ф* — оплодотворение у *E. altissima*; *Х* — женская фруктификация *Ephedra* sp.; *Ц* — продольный срез семязпочки *E. altissima*; *Ч* — женские фруктификации *E. campylopóda* со зрелыми семенами; *Ш* — женская фруктификация *E. aláta* со зрелым семенем; *Щ* — аномальная обоеполая фруктификация *E. campylopoda*; *1* — лист; *2* — стебель; *3* — эпидерма; *4* — устьице; *5* — склеренхима; *6* — хлоренхима; *7* — флоэма; *8* — ксилема; *9* — сердцевина; *10* — кортекс; *11* — эндодерма; *12* — первичная флоэма; *13* — протоксилема; *14* — эпидерма листа; *15* — проводящий пучок; *16* — мезофилл; *17* — перфорация; *18* — пора; *19* — луч; *20* — стерильный лист фруктификации; *21* — кроющий лист антерофора; *22* — кроющий лист семязпочки; *23* — лист антерофора; *24* — синангий; *25* — складчатость поверхности пыльцевого зерна; *26* — первая проталлиальная клетка; *27* — вторая проталлиальная клетка; *28* — антеридиальная инициаль; *29* — сифоногенная клетка; *30* — антеридиальная клетка; *31* — клетка-ножка; *32* — генеративная клетка; *33* — двухъядерный спермий; *34* — экзина; *35* — наружный интегумент; *36* — внутренний интегумент; *37* — микропиллярная трубка; *38* — пыльцевая камера; *39* — нуцеллус; *40* — женский гаметофит; *41* — семязпочка; *42* — шейка архегония; *43* — брюшная клетка архегония; *44* — ядро брюшной канальцевой клетки; *45* — ядро яйцеклетки; *46* — ядра спермий

но, были травянистые формы. Листья в большинстве случаев сильно редуцированные чешуевидные, треугольные (рис. 205, *A—B*), не превышающие в длину 10 мм, но бывают и ассимилирующими с пластинкой до 40 мм длиной (*E. foliáta*). Подобные же различия в строении листьев были присущи и меловым видам *Ephedra*, а также видам *Liaoxia* (рис. 204, *A*). Листья одного узла срastaются своими основаниями в короткое влагалище. Жилкование листьев представлено двумя параллельными неветвящимися пучками, проходящими в однородной паренхиме/хлоренхиме мезофилла (рис. 205, *E*). Основными ассимилирующими органами являются однолетние стебли, в которых развита обильная субэпидермальная хлоренхима, состоящая из палисадных очень рыхло расположенных клеток (рис. 205, *Г*). Характерен выраженный интеркалярный рост в основаниях междоузлий побегов. Вторичное утолщение стеблей и корней монокамбиальное. Вторичная ксилема состоит из узких волокнистых и более широких проводящих трахеид, сосудов и многослойных и многорядных гетероцеллюлярных лучей из склерифицированных паренхимных клеток (рис. 205, *Ж, З*). Сосуды с примитивными эфедроидными перфорационными пластинками со множественными (до нескольких десятков — рис. 205, *З*) перфорациями.

Мужские фруктификации развиваются в пазухах листьев коротких боковых веточек (рис. 205, *Б*). Каждая фруктификация (рис. 205, *И*) представлена укороченным побегом с 2—8 узлами, из которых 1—3 базальных несут только супротивные чешуевидные листья, а остальные — такие же листья и пазушные антерофоры. В основании антерофора находится пара сросшихся друг с другом чешуевидных листьев (рис. 205, *К*), располагающихся в медианной плоскости кроющего листа (рис. 205, *И*). Ось антерофора у одних видов разветвленная, а у других неразветвленная. На ней или ее веточках располагаются парные синангии из 2(3) микроспорангиев каждый (рис. 205, *И, К*). К каждо-

му синангию по оси антерофора проходит отдельный проводящий пучок. Спорангии вскрываются небольшими отверстиями, высвобождая эллипсоидальные безмешковые безапертурные пыльцевые зерна с характерной продольно складчатой поверхностью (рис. 205, *Л*).

Женские фруктификации, подобно мужским, располагаются в пазухах листьев на коротких боковых веточках (рис. 205, *В*). У меловых представителей, в том числе и рода *Ephedra*, нередко встречались также терминальные женские фруктификации (см. рис. 204, *А*). Фруктификация представляет собой укороченный побег с 3—5 парами чешуевидных листьев и 1—2 пазушными семяпочками на последнем узле (см. рис. 204, *Б*; 205, *Х*). Внешний интегумент у современных видов гомологичен паре листьев в основании антерофора. Он закладывается двумя примордиями в медианной плоскости кроющего листа, которые вскоре объединяются. У нижнемеловых эфедровых внешний интегумент состоял, вероятнее всего, из (2)3—4 сросшихся листьев и при созревании семени обычно расщеплялся соответственно на (2)3—4 створки. Во внешнем интегументе проходят проводящие пучки, сопоставимые с пучками жилок листьев антерофора. Внешний интегумент почти на всем протяжении свободен от внутреннего интегумента (рис. 205, *Ц*). Внутренний интегумент слит с нуцеллусом в самом основании семяпочки. На верхушке он разрастается в весьма длинную микропилярную трубку (рис. 205, *Х—Ш*). Верхушка нуцеллуса разрушается с образованием пыльцевой камеры, не доходящей, однако, до женского гаметофита (рис. 205, *Ц*).

У некоторых видов достаточно часто встречаются обоеполые фруктификации, в которых в пазухах листьев верхней пары располагаются не антерофоры, а семяпочки (рис. 205, *Ш*).

В нуцеллусе образуется линейная тетрада мегаспор, из которых халазальная значительно крупнее остальных. Из нее через стадию многоядерного ценоцита вырастает многоклеточный паренхимный женский гаметофит. На своем микропилярном конце он образует два или всего один погруженный архегоний (рис. 205, *У*) с длинной шейкой (до 8 ярусов клеток). По этому признаку эфедровые примитивнее всех остальных семенных растений, у которых известно строение архегониев. Шейковые канальцевые клетки не образуются. В брюшке возникает крупная клетка, в которой происходит кариокинез с образованием ядер яйцеклетки и брюшной канальцевой клетки (рис. 205, *У*). Цитокинез не наступает, и оба ядра остаются в одной клетке, функционирующей далее как яйцеклетка. Слой клеток гаметофита вокруг яйцеклетки дифференцируется в обкладку. Ядра ее клеток становятся ди- или полиплоидными и через расширенные плазмодесмы проникают в яйцеклетку.

Микроспора прорастает в спорангии. При этом последовательно образуются и дегенерируют две мелкие проталлиальные клетки (рис. 205, *М—П*). Возникающая после второго митоза крупная клетка (рис. 205, *О*) — антеридиальная инициаль — позже делится на более крупную сифоногенную и более мелкую антеридиальную клетки (рис. 205, *О, П*). Последняя делится на клетку-ножку и генеративную клетку (рис. 205, *Р*). В таком состоянии пыльцевое зерно высевается из микроспорангия. Дальнейшее развитие гаметофита продолжается в пыльцевой камере семяпочки, куда пыльцевое зерно попадает посредством опылительной капли. Принято считать, что эфедры — анемофильные растения, хотя есть свидетельства переноса их пыльцы насекомыми.

Однако реальное значение энтомофилии в репродуктивной биологии эфедр не известно.

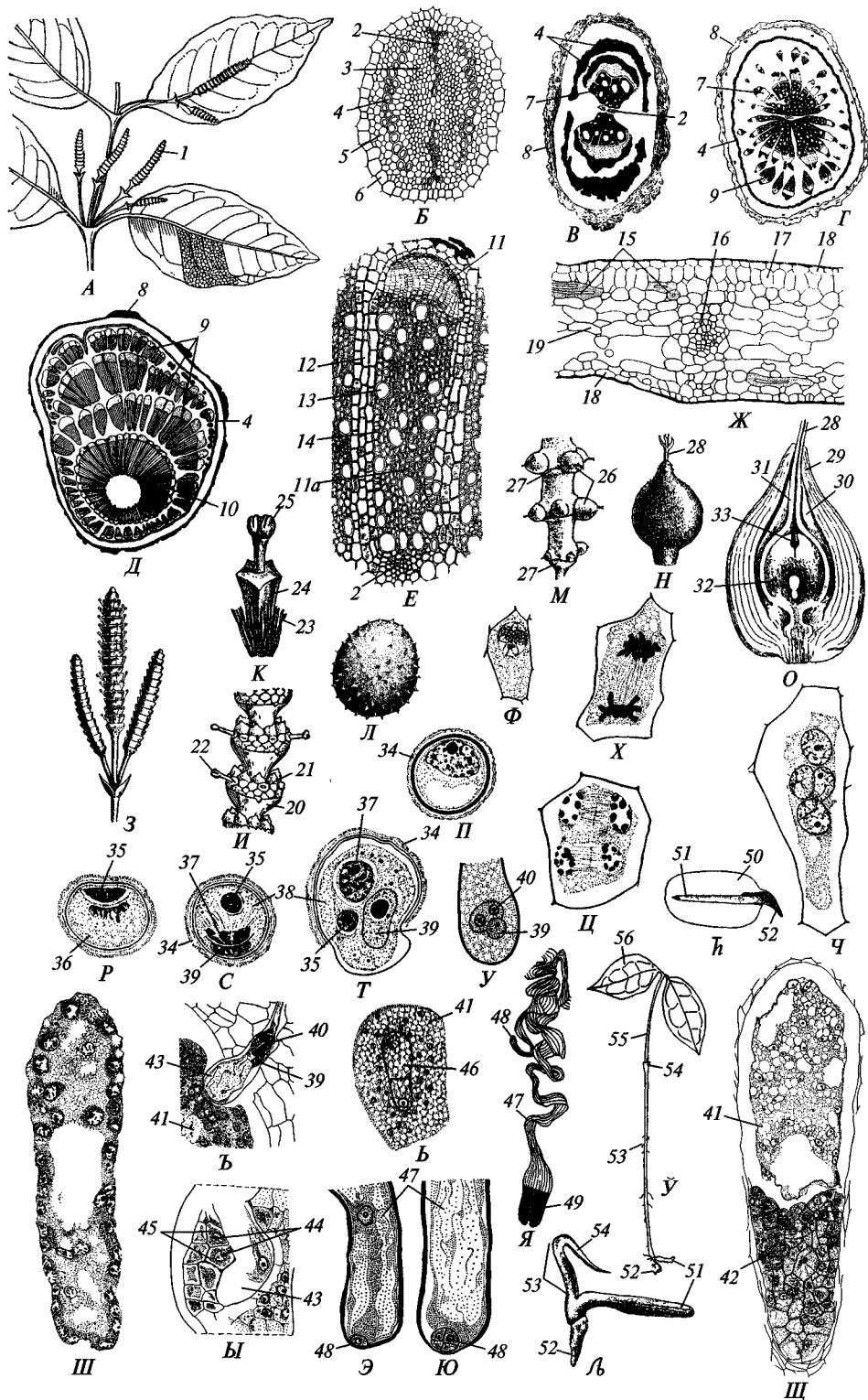
Пыльцевое зерно прорастает через разрыв экзины (рис. 205, С), причем при прорастании мужской гаметофит *сбрасывает* разорванную экзину (уникальная для семенных растений особенность). Сифоногенная клетка вырастает в пыльцевую трубку, растущую сквозь ткань нуцеллуса к архегониям, а в генеративной клетке проходит кариокинез и она превращается в двухъядерный спермий (рис. 205, С), постепенно перемещаемый в кончик пыльцевой трубки внутри сифоногенной клетки. Трубка вырастает в шейку архегония, вскрывается и освобождает спермий, который сливается с яйцеклеткой. Одно из ядер спермия сливается с ядром яйцеклетки (рис. 205, Ф). Второе ядро спермия и ядро брюшной канальцевой клетки дегенерируют или сливаются друг с другом. В последнем случае в яйцеклетке образуются два диплоидных ядра. Соответственно одно или два диплоидных ядра дважды делятся митотически, после чего вокруг каждого из возникших при этом ядер обособляется участок цитоплазмы и возникают четыре или восемь зигот. Оставшаяся часть яйцеклетки вместе с находящимися в ней ядрами клеток обкладки дегенерирует и служит для питания зародышей. Зародыши начинают развиваться из всех зигот, но выживает лишь один.

При развитии зародыша вначале проходят кариокинезы, но уже после образования 8 ядер стадия кариокинезов сменяется стадией регулярных клеточных делений, в ходе которых формируются мощный подвесок и зародыш с двумя семядолями. По мере развития зародыш частично разрушает ткань женского гаметофита, но и в зрелом семени последняя занимает основную часть объема. В зрелых семенах внутренний интегумент приобретает бумажистую консистенцию, а внешний — становится деревянистым. Четыре верхних листа женской фруктификации становятся сочными и ярко окрашенными у одних видов (приспособление к зоохории — рис. 205, Ч) или деревянистыми и крылатыми — у других (приспособление к анемохории — рис. 205, Ш).

Среди меловых эфедровых были мезофиты, населявшие прибрежные биотопы. Современные эфедры — это ксерофиты, обитающие в пустынях, степях и кустарниковых формациях в аридных умеренно теплых и субтропических областях Северного полушария и в некоторых регионах Южной Америки. Некоторые виды имеют хозяйственное значение как источники алкалоида эфедрина.

Ordo Gnetales — порядок гнетовые

Ископаемые гнетовые неизвестны, а 30—35 современных видов рода *Gnetum* (гнетум) — это главным образом деревянистые лианы, но есть кустарники и невысокие деревья. У многих видов имеются брахибласты и ауксисбласты, несущие одинаковые листья. Листья черешковые, их пластинки простые, цельные, с сетчатым жилкованием (рис. 206, А), очень похожим на жилкование листьев двудольных цветковых растений, но возникшим из жилкования особого *шеvronного* типа (см. с. 111). В листьях развиты тонкий адаксиальный слой палисадной хлоренхимы и занимающая бо́льший объем листа губчатая хлоренхима; в мезофилле располагаются многочисленные волокнистые скле-



A — ветвь *Gnetum gnemonoides*; *B* — стела корня *G. gnemon* на стадии первичного строения; *B*, *Г* — поперечный срез корня *G. ula* на стадиях монокамбиального и поликамбиального утолщения; *Д* — поперечный срез стебля *G. ula* на стадии поликамбиального утолщения; *Е* — поперечный срез вторичной ксилемы *G. gnemon*; *Ж* — поперечный срез листа *G. gnemon*; *З* — мужская фруктификация *G. latifolium*; *И* — деталь мужской фруктификации *G. gnemon*; *К* — антерофор *G. gnemon*; *Л* — пыльцевое зерно *G. leptostachyum*; *М* — деталь женской фруктификации *G. africanum*; *Н*, *О* — внешний вид и продольный разрез семечки *G. gnemon*; *П*—*С* — стадии образования эндоспермического мужского гаметофита *G. africanum*; *Т* — прорастание пыльцевого зерна *G. africanum*; *У* — двухъядерный спермий в пыльцевой трубке *G. gnemon*; *Ф*—*Ч* — мегаспорогенез у *G. africanum*; *Ш*, *Щ* — ценоцитный и частично целлюляризовавшийся женские гаметофиты *G. africanum*; *Ъ*, *Ы* — оплодотворение у *G. ula*; *Ь* — первое деление зиготы у *G. gnemon*; *Э*, *Ю* — начальные стадии формирования проэмбрио у *G. ula*; *Я* — молодой зародыш *G. gnemon*; *я* — продольный разрез семени *Gnetum* sp.; *Ъ* — проросток *Gnetum* sp.; *Û* — всход *Gnetum* sp.; *1* — мужская фруктификация; *2* — первичная ксилема; *3* — первичная флоэма; *4* — склеренхима; *5* — перидерма; *6* — эндодерма; *7* — вторичный пучок; *8* — перидерма; *9* — добавочный пучок; *10* — вторичный прирост, обусловленный деятельностью одного камбия; *11* — вторичная флоэма; *11а* — вторичная ксилема; *12* — луч; *13* — сосуд; *14* — трахеида; *15* — волокнистые склеренхимы; *16* — проводящий пучок; *17* — палисадная хлоренхима; *18* — эпидерма; *19* — губчатая хлоренхима; *20* — кроющий лист антерофоров; *21* — стерильная семязпочка; *22* — антерофор; *23* — трихома; *24* — сросшиеся листья антерофора; *25* — микроспорангий; *26* — фертильная семязпочка; *27* — кроющие листья семязпочек; *28* — микропиларная трубка; *29* — наружный интегумент; *30* — средний интегумент; *31* — внутренний интегумент; *32* — нуцеллус; *33* — пыльцевая камера; *34* — экзина; *35* — проталиальная клетка; *36* — антеридиальная клетка; *37* — генеративная клетка; *38* — сифоногенная клетка; *39* — ядро сифоногенной клетки; *40* — спермий; *41* — ценоцитная часть женского гаметофита; *42* — клеточная часть женского гаметофита; *43* — пыльцевая трубка; *44* — ядра спермия; *45* — яйцеклетки; *46* — развивающийся зародыш; *47* — суспензор; *48* — проэмбрио; *49* — зародыш с дифференцированными органами; *50* — эндосперм; *51* — ножка; *52* — корень; *53* — гипокотиль; *54* — семядоля; *55* — эпикотиль; *56* — лист

реиды (рис. 206, *Ж*). Корни с диархной ксилемой радиального пучка и протофлоэмными волокнами (рис. 206, *Б*). В ходе вторичного утолщения формируются два вторичных пучка с мощными склеренхимными «колпачками» снаружи от флоэмы и два массива склеренхимы, вероятно, перидермического происхождения (рис. 206, *В*). Стебли эвстелические, причем пучковое строение сохраняется и в ходе вторичного утолщения. Вторичное утолщение стеблей и корней у прямостоячих форм монокамбиальное, а у лиан — поликамбиальное (рис. 206, *Г*, *Д*). Во вторичной ксилеме (рис. 206, *Е*) наряду с трахеидами есть сосуды с эфедроидными и производными от них простыми перфорационными пластинками.

Гнетовые — двудомные растения с пазушными фруктификациями (рис. 206, *А*). Механизм опыления изучен недостаточно; вероятно, они сочетают анемо- и энтомофилию.

Мужская фруктификация (рис. 206, *З*) представлена разветвленной в основании или неразветвленной веточкой с многочисленными узлами, несущими по паре чешуевидных листьев, сросшихся друг с другом в чашевидную структуру. Над ней находится кольцо из нескольких рядов антерофоров, а выше его — однорядное кольцо нефункционирующих семязпочек (рис. 206, *И*), вероятно, играющих важную роль в привлечении опылителей путем секреции опылительной капли. Каждый антерофор (рис. 206, *К*) в основании имеет пару листьев, полностью слитых друг с другом во влагалище, и несет на верхушке синангий из 2 (1—4) микроспорангиев, вскрывающихся короткой щелью. Микроспорангии гнетумов — эвспорангии, которые необычны тем, что у них

однослойная стенка и двухслойный танетум. Пыльцевые зерна сферические, безмешковые и безапертурные с шиповатой поверхностью (рис. 206, *Л*), причем тонкое строение шипов очень сходно с таковым ребер экзины у пыльцевых зерен эфедр.

Женская фруктификация (рис. 206, *М*) состоит из неразветвленной веточки с многочисленными попарно сросшимися чешуевидными супротивными листьями и однорядными кольцами пазушных семязпочек. Семязпочка имеет три интегумента (рис. 206, *О*), почти полностью свободных от нуцеллуса и друг от друга (у нефункционирующих семязпочек в мужских фруктификациях интегументов два). Внутренний интегумент образует длинную лопастную на конце микропилярную трубку (рис. 206, *Н, О*). В среднем и наружном интегументах развиты множественные проводящие пучки, внутренний интегумент не васкуляризован. Ко времени опыления верхушка нуцеллуса частично разрушается с образованием неглубокой пыльцевой камеры (рис. 206, *О*).

Микроспоры (рис. 206, *П*) прорастают в микроспорангии. В первом делении микроспоры образуются крупная антеридиальная и мелкая проталлиальная клетки (рис. 206, *Р*). Проталлиальная клетка постепенно смещается в глубь антеридиальной клетки, которая делится, в свою очередь, на крупную сифоногенную и мелкую генеративную клетки (рис. 206, *С*). Клетка-ножка не образуется. В таком трехклеточном состоянии пыльцевое зерно высевается из микроспорангия. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит в случае попадания его в пыльцевую камеру семязпочки. Оно включает прорастание пыльцевой трубки (рис. 206, *Т*), перемещение в нее ядра сифоногенной клетки и генеративной клетки с последующим кариокинезом в последней, вследствие чего образуется двухъядерный спермий (рис. 206, *У*).

В нуцеллусе дифференцируется несколько мегаспороцитов, но выживает только один из возникающих гаметофитов. Мегаспорогенез не сопровождается цитокинезами (рис. 206, *Ф—Ц*). В результате возникает ценоцит с 4 гаплоидными ядрами (рис. 206, *Ч*). В нем продолжают (митотические) кариокинезы, вследствие которых образуется многоядерный (512 — более 1500 ядер у разных видов) ценоцитный женский гаметофит (рис. 206, *Ш*). После опыления¹ с халазального конца женского гаметофита начинаются цитокинезы, в ходе которых формируются одно-, многоядерные клетки (рис. 206, *Ш*). В многоядерных клетках на фоне продолжающихся цитокинезов происходит частичное слияние ядер вплоть до появления додекаплоидных ядер. Вследствие этих процессов ткань халазальной части женского гаметофита представляет мозаику 1—12-плоидных клеток. Микропилярная часть гаметофита до оплодотворения сохраняет ценоцитную организацию с гаплоидными ядрами². Пыльцевые трубки прорастают до ценоцитной части гаметофита (рис. 206, *Ъ*) и высвобождают в нее спермии. Обычно в ценоцитную часть женского гаметофита проникают спермии из нескольких пыльцевых трубок, их ядра объединяются с гаплоидными ядрами ценоцита. Вслед за оплодотворением наступает цитокинез, приводящий к обособлению зигот от ценоцита. Позднее цитокинезы в ценоците преобразуют его в ткань из одноядерных клеток.

¹ По другим данным, только после оплодотворения.

² Однако есть данные, что к моменту оплодотворения женский гаметофит становится целиком многоклеточным с яйцеклетками, практически не отличающимися от стерильных клеток микропилярного конца гаметофита (рис. 206, *Ы*).

Вокруг диплоидных ядер образуются клетки и возникают зиготы, первые деления которых могут происходить еще до окончания целлюляризации гаметофита, в ценоците (рис. 206, Б). В отличие от большинства голосеменных растений, у гнетумов в развитии зародыша за кариокинезами всегда сразу следуют цитокинезы (см. рис. 206, Б). При этом вначале образуется короткий ряд клеток, ориентированный вдоль гаметофита. Затем с халазальной конца халазальной клетки ряда отделяется мелкая клетка, дающая начало проэмбрио (рис. 206, Э, Ю). Остальные клетки ряда в ходе поперечных и продольных делений формируют мощный суспензор (рис. 206, Я). Обычно суспензор ветвится, и на концах его ответвлений также дифференцируются проэмбрио (рис. 206, Я). В результате всех этих процессов в женском гаметофите возникает довольно много зародышей, конкурирующих друг с другом. Окончательного развития достигает только один из них. У зародыша наряду с типичными для семенных растений органами формируется *ножка*¹ (рис. 206, *h* — *Ў*), глубоко внедряющаяся в эндосперм и выполняющая гаусториальную функцию (рис. 206, *h*). В зрелом семени внутренний интегумент становится бумажистым, средний — деревянистым, а наружный — мясистым и ярко окрашенным. Прорастание семян эпигейное (рис. 206, Л, *Ў*).

Разные виды гнетумов распространены в экваториальных лесах Камеруна и Анголы, Юго-Восточной Азии, Малайзии, Южной Америки, но нигде не играют большой ценотической роли. *Gnetum gnemon* культивируют в Юго-Восточной Азии как пищевое растение (листья и семена).

Ordo Welwitschiáles — порядок вельвичиевые

Порядок достоверно известен с нижнего мела (*Welwitschiophyllum*, *Welwitschiostrobus*, *Welwitschiella*, *Cratonia*), а в настоящее время представлен единственным видом — *Welwitschia mirabilis* (вельвичия удивительная). Судя по ископаемым остаткам, уже в нижнем мелу вельвичиевые приобрели глубоко преобразованную побеговую систему, очень сходную или идентичную таковой современного вида. У проростка вельвичии образуются три пары накрест супротивных листьев, после чего апекс паренхиматизируется и апикальный рост главного побега прекращается. Мелкие чешуевидные листья двух нижних пар быстро опадают, а листья верхней пары остаются на всю жизнь растения. Они широко линейные и десятилетиями нарастают интеркалярно, постепенно отмирая с верхушки (рис. 207, А). Жилкование листьев (рис. 207, В) шевронного типа: от проходящих параллельно жилок I порядка в обе стороны ответвляются более тонкие жилки II порядка, причем ответвления соседних жилок I порядка сливаются друг с другом в виде буквы Y, обращенной основанием к верхушке листа. В пластинке листа развита гомогенная хлоренхима, пронизанная многочисленными продольными тяжами волокон и отдельными склереидами (рис. 207, Г). В пазухах обоих постоянных листьев активизируется меристема, за многие годы формирующая два подковообразных валика ткани (рис. 207, А), покрытых перидермой. Подковообразные валики, междоузлия главного побега, гипокотиль и главный корень утолщаются вторично поликамбиально (рис. 207, Б, Д). Во вторичной

¹ Ножка типична для зародышей сосудистых споровых растений и не свойственна зародышам других семенных растений.

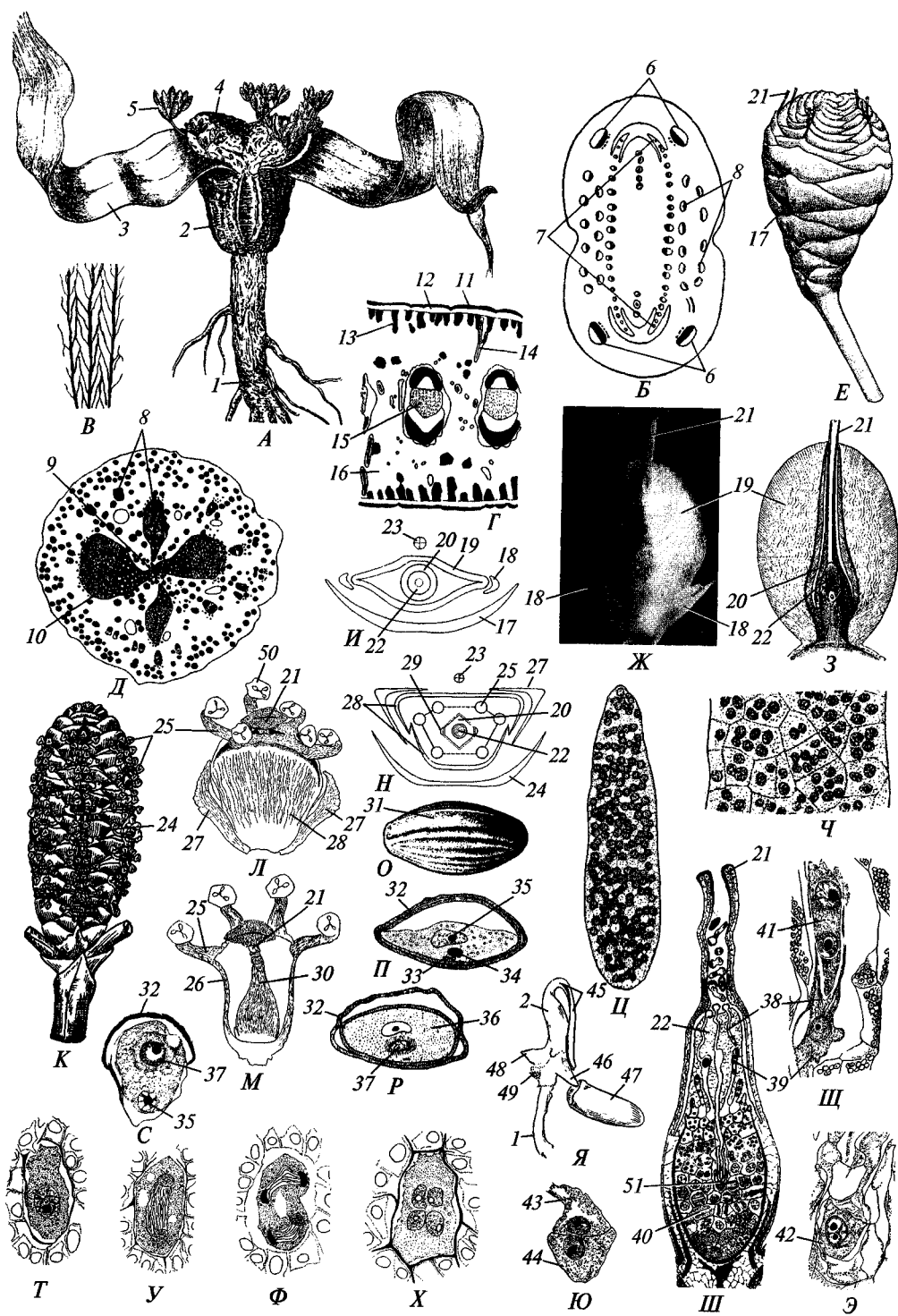


Рис. 207. Welwitschiales. *Welwitschia mirabilis*:

A — внешний вид; *B* — схема поперечного среза стебля под узлом постоянных листьев; *B* — жилкование листа; *Г* — схема поперечного среза листовой пластинки; *Д* — схема поперечного среза главного корня; *Е* — женская фруктификация; *Ж* — семязпочка с парой чешуевидных листьев у основания; *З* — продольный разрез семязпочки; *И* — диаграмма аксиллярного комплекса женской фрутификации; *К* — мужская фруктификация; *Л* — комплекс пазушных органов мужской фруктификации; *М* — продольный разрез трубки антерофоров; *Н* — диаграмма аксиллярного комплекса мужской фруктификации; *О* — внешний вид пыльцевого зерна; *П*, *Р* — молодое и зрелое пыльцевое зерно; *С* — прорастающее пыльцевое зерно; *Т* — мегаспороцит; *У*—*Х* — стадии мегаспорогенеза; *Ц* — женский гаметофит на ценоцитной стадии развития; *Ч* — участок ткани женского гаметофита после прошедшей целлюляризации; *Ш*, *Щ* — оплодотворение; *Э* — зигота; *Ю* — зачатки суспензора и проэмбрио; *Я* — проросток; *1* — главный корень; *2* — гипокотиль; *3* — лист; *4* — подковообразный валик ткани; *5* — ветвь с фруктификациями; *6* — пучки семязольного следа; *7* — пучки листового следа; *8* — добавочные пучки; *9* — первичная ксилема; *10* — вторичный пучок; *11* — кутикула; *12* — эпидерма; *13* — тжж волокон; *14* — склереида; *15* — проводящий пучок жилки; *16* — хлоренхима; *17* — кроющий лист аксиллярного комплекса женской фруктификации; *18* — листья аксиллярного комплекса женской фруктификации; *19* — наружный интегумент; *20* — внутренний интегумент; *21* — микропилярная трубка; *22* — нуцеллус; *23* — ось фруктификации; *24* — кроющий лист аксиллярного комплекса мужской фруктификации; *25* — антерофор; *26* — трубка антерофоров; *27* — наружный трансверсальный лист аксиллярного комплекса; *28* — медианные листья аксиллярного комплекса; *29* — внутренний трансверсальный лист аксиллярного комплекса; *30* — стерильная семязпочка; *31* — сулькус; *32* — экзина; *33* — ядро проталлиальной клетки; *34* — ядро генеративной клетки; *35* — ядро сифоногенной клетки; *36* — сифоногенная клетка; *37* — генеративная клетка; *38* — пыльцевая трубка; *39* — проталлиальная трубка; *40* — женский гаметофит; *41* — спермий; *42* — зигота; *43* — зачаток суспензора; *44* — зачаток проэмбрио; *45* — семяздоли; *46* — ножка; *47* — остаток эндосперма; *48* — остаток нуцеллуса; *49* — остаток суспензора; *50* — микросинангий; *51* — проэмбрио

ксилеме имеются сосуды с эфедровидными и производными от них простыми перфорационными пластинками (рис. 204, 3).

Вельвичии — двудомные растения, опыляемые насекомыми *Odontopus sexpunctulatus* (Hemiptera). Фруктификации располагаются терминально на специализированных побегах (рис. 207, *A*), закладывающихся в меристеме валиков над листьями и многократно ветвящихся ложно-дихотомически из пазух узких чешуевидных неассимилирующих листьев.

Женская фруктификация (рис. 207, *Е*) представляет собой укороченный побег со многими парами накрест супротивных широких чешуевидных листьев, ко времени опыления приобретающих яркую красную окраску. Несколько нижних пар стерильные, в пазухах остальных развиваются по одной семязпочке. В трансверсальной относительно кроющего листа плоскости у основания семязпочки находится пара мелких чешуевидных листьев (рис. 207, *Ж*, *И*). Семязпочка с двумя интегументами, от основания свободными от нуцеллуса и друг от друга (рис. 207, 3, *И*). Наружный интегумент закладывается двумя примордиями в трансверсальной плоскости кроющего листа и васкуляризован четырьмя многократно разветвляющимися проводящими пучками. Внутренний интегумент закладывается кольцевым валиком. Он не васкуляризован и оттянут на верхушке в микропилярную трубку (рис. 207, *Е*, *Ж*, 3).

Мужская фруктификация (рис. 207, *К*) внешне очень похожа на женскую, но кроющие чешуевидные листья в ней тусклые, бурые. В пазухе кроющего листа находится комплекс органов (рис. 207, *Л*). Он включает две пары чешуевидных листьев — внешних трансверсальных, смещенных к стеблю материн-

ского побега, и внутренних медианных, из которых адаксиальный заметно крупнее абаксиального (рис. 207, *Н*). Внутри от чешуй располагается 6 антерофоров, из которых 2 трансверсальных предположительно находятся в наружном кольце антерофоров, а 4 — во внутреннем. Все антерофоры сращены друг с другом основаниями и несут терминальные синангии из 3 микроспорангиев (рис. 207, *Л*, *М*). Микроспорангии вскрываются верхушечной *порой*. В центре комплекса находится *семяпочка*, никогда не дающая семя (рис. 207, *М*). Она состоит из нуцеллуса и почти полностью свободного от него одного интегумента с широко воронковидной микропилярной трубкой (рис. 207, *Л*, *М*). При основании семяпочки в трансверсальной плоскости иногда располагаются две очень мелкие чешуйки (рис. 207, *М*, *Н*). Предполагают, что опылительные капли, которые продуцируют семяпочки как женских, так и мужских фруктификаций, привлекают насекомых, осуществляющих опыление.

В микроспорангиях формируются безмешковые эллипсоидальные моносулькатные пыльцевые зерна с продольно-ребристой поверхностью (рис. 207, *О*). Детали развития пыльцевого зерна известны все еще недостаточно. Обычно отмечают, что кариокинез микроспоры приводит к появлению двухъядерной клетки, одно из ядер которой, отождествляемое с ядром проталлиальной клетки, дегенерирует (рис. 207, *П*, *Р*). В ходе последующего деления возникают сифоногенная и генеративная клетки. После этого пыльцевое зерно высевивается из спорангия и продолжает развитие в случае попадания на верхушку нуцеллуса фертильной семяпочки в женской фруктификации. Там оно прорастает пыльцевой трубкой (рис. 207, *С*), которая сквозь ткань нуцеллуса растет к женскому гаметофиту (рис. 207, *Ш*). При этом ядро сифоногенной клетки дегенерирует, а генеративная клетка смещается в растущий конец трубки. В генеративной клетке происходит кариокинез, в результате которого образуется двухъядерный спермий с различающимися ядрами (рис. 207, *Щ*).

Мегаспорогенез (рис. 207, *Т—Х*) и развитие женского гаметофита до стадии многоядерного ценоцита проходят в целом так же, как у *Gnetum*, но центральная вакуоль не образуется (рис. 207, *Ц*). После образования более 1 000 ядер от халазального конца ценоцита к его микропилярному концу начинаются цитокинезы и происходит полная целлюляризация гаметофита. При этом образуются клетки с разным числом ядер (рис. 207, *Ч*). В клетках микропилярной части гаметофита, занимающей примерно $\frac{1}{4}$ его объема, обычно бывает 2—6 ядер, а в клетках халазальной части — 12 и более. После оплодотворения ядра в многоядерных клетках сливаются друг с другом, вследствие чего возникают ди- и полиплоидные клетки женского гаметофита. Поверхностные клетки на микропилярном конце гаметофита дают выросты — *проталлиальные, или эндоспермальные, трубки*, — растущие навстречу пыльцевым трубкам (рис. 207, *Ш*). Ядра этих клеток переходят в проталлиальные трубки. При встрече пыльцевой и проталлиальной трубок их протопласты соединяются, дистальное ядро проталлиальной трубки перемещается в пыльцевую трубку и сливается с передним ядром спермия. Вокруг возникшего диплоидного ядра обособляется цитоплазма и возникает зигота с единственным (диплоидным) ядром. Первое же деление зиготы проходит по типу цитокинеза с образованием зачатков суспензора и проэмбрио (рис. 207, *Ю*). В результате последующих цитокинезов образуется массивный суспензор, продвигающий развивающийся зародыш в ткань женского гаметофита (рис. 207, *Ш*). Как и у гнетума, у

вельвичии имеет место множественное оплодотворение и конкуренция возникающих зародышей, заканчивающаяся гибелью всех зародышей, кроме одного.

Наряду с семядолями, апексом побега, гипокотилем и корнем у зародыша развивается *ножка* (рис. 207, Я), внедряющаяся в ткань женского гаметофита и функционирующая как гаустория. Зародыш по мере развития разрушает и потребляет значительную часть женского гаметофита, остаток которого в зрелых семенах выглядит как бумажистый чехол вокруг ножки (рис. 207, Я). Однако верхушка нуцеллуса при этом не разрушается и заметна даже на стадии проростка. Наружный интегумент разрастается в трансверсальной плоскости в два широких крыла и приобретает пленчатую консистенцию — приспособление к анемохории. Внутренний интегумент склерифицируется. Прорастание надземное (рис. 207, Я).

Распространение вельвичии ограничено узкой полосой (до 100 км шириной) туманной пустыни Намиб. Экономического значения вельвичии не имеют.

При всем сходстве по ряду важных для систематики признаков три порядка *Chlamydospermae* существенно различаются по организации побеговой системы, типу вторичного утолщения, строению фруктификаций, пыльцевых зерен, женских гаметофитов, особенностям оплодотворения и строению зародышей. По молекулярно-генетическим признакам *Gnetales* и *Welwitschiales* представляют сестринские таксоны. *Ephedrales* более изолированы и примитивны, что проявляется в сохранении у эфедр архегониев, монокамбиальном утолщении корней и стеблей и строении вторичной ксилемы. Однако отсутствие у пыльцевых зерен апертуры и уникальное для семенных растений сбрасывание экзины при прорастании — признаки большей эволюционной продвинутости *Ephedrales*, чем обоих остальных порядков. Порядки *Gnetales* и *Welwitschiales*, хотя и сходны по наличию тетраспорических женских гаметофитов, ножки у зародышей, поликамбиальному вторичному утолщению, отсутствию архегониев, а также молекулярно-генетическим признакам, сильно различаются по организации побеговых систем и фруктификаций, строению пыльцевых зерен и женских гаметофитов, процессу оплодотворения. По совокупности всех известных признаков эти порядки, по-видимому, не следует считать более близкими друг к другу, чем к порядку *Ephedrales*.

Родственные связи *Chlamydospermae* с другими таксонами *Spermatophytina* в настоящее время не удается установить однозначно. По целому ряду признаков их сближали с *Angiospermae*, вместе с которыми как таксон *Anthophyta* противопоставляли остальным семенным растениям. Однако при ближайшем рассмотрении многие черты сходства оказались конвергентными. Молекулярно-филогенетические данные указывают на наиболее тесные связи *Chlamydospermae* с *Coniferae*, но аксиллярные комплексы фруктификаций оболочко-семенных слишком сильно отличаются от таковых шишконосных, да и по многим другим признакам эти группы мало сходны между собой. В строении мужской фруктификации вельвичии видели сходство с фруктификациями беннеттитовых. Однако точные гомологии между их элементами установить не удастся, и родственные отношения между этими таксонами остаются неясными. По строению пыльцевых зерен *Ephedrales* и в особенности *Welwitschiales* напоминают некоторые поздние *Peltaspermales*, но и от этой группы оболочко-семенные отличаются многими таксономически важными признаками.

CLASSIS ANGIOSPERMAE VEL MAGNOLIÓPSIDA — ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ, РАСТЕНИЯ

Покрытосеменные растения — самый крупный класс растений, включающий более 220 000 ныне живущих видов¹. В современной флоре цветковые занимают ведущее положение в значительной части сообществ суши. Подавляющее большинство растений, культивируемых человеком, — покрытосеменные. Учитывая их высокое разнообразие и важнейшую роль в биосфере, многие ученые придают цветковым растениям ранг отдела, который обычно делят на классы однодольные и двудольные. Однако уровень различий и степень обособленности друг от друга крупных групп покрытосеменных меньше, чем между прочими классами семенных растений. Поэтому логично рассматривать покрытосеменные как один класс. В пределах его мы выделяем пять подклассов: Magnoliidae, Ranunculidae, Rósidae, Astéridae, Lilíidae. Первые четыре подкласса образуют группу двудольных растений, а последний соответствует однодольным. Совокупность Ranunculidae, Rosidae и Asteridae обозначают как высшие двудольные («Eudicots» в англоязычной литературе).

5.1. ВАЖНЕЙШИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

5.1.1. Вегетативные органы

Цветковым растениям присуще наивысшее разнообразие жизненных форм. Среди них широко представлены не только разные типы древесных растений, но и разнообразные травы (в том числе — водные); немало среди них и лиан. Характерная особенность многих покрытосеменных — высокая способность к вегетативному размножению.

У многих двудольных листовое расположение на пазушном побеге начинается с пары листьев (их называют *предлистьями* или *профиллами*), расположенных латерально (т.е. справа и слева от плоскости, проходящей через кроющий лист и материнскую ось) и нередко имеющих более простое строение, чем следующие листья. Однодольные часто имеют один профилл, расположенный адаксиально, то есть на стороне бокового побега, обращенной к материнской

¹ Уровень изученности многих групп покрытосеменных растений еще очень низок, и при определении объема этого таксона (а также его порядков и семейств) приходится ограничиваться довольно грубыми оценками. Оценки числа видов покрытосеменных, сделанные разными авторами в начале XXI в., расходятся почти в два раза — от 222 до 421 тыс. видов.

оси. Корреляция между числом семядолей и числом профиллов выражена не всегда. Так, многие магнолииды (как и некоторые другие двудольные) имеют один профилл.

Покрытосеменным свойственно огромное разнообразие листьев. Листья различаются по наличию или отсутствию черешка, характеру и степени расчленения листовой пластинки, очертаниям ее края и т.д. Многие цветковые имеют прилистники или язычок (лигулу). Для значительной части покрытосеменных (особенно двудольных) характерно сетчатое жилкование эволюционно продвинутого типа, когда жилки ветвятся до IV—V порядка, причем сливаются жилки разных порядков, а внутрь замкнутых ареол заходят слепо оканчивающиеся мелкие жилки. Типичный лист цветкового растения обладает большим, чем у голосеменных, относительным объемом хлорохимии.

Инициали в апексах осевых органов цветковых растений расположены *слоями* (отличие от большинства голосеменных). В апексе побега покрытосеменных обычно выделяют две зоны — тунику и корпус. Стебли покрытосеменных имеют *эвстелу* (большинство двудольных) или *атактостелу* (большинство однодольных). У большинства покрытосеменных в ксилеме развиты *сосуды*. Они могут быть единственными ее проводящими элементами или, чаще, присутствуют наряду с трахеидами. У цветковых известны сосуды как с лестничными, так и с простыми перфорационными пластинками; последние, как предполагают, эволюционно возникли из лестничных. У многих однодольных и некоторых примитивных двудольных сосуды развиты только в корнях. Проводящие элементы ксилемы некоторых покрытосеменных, в том числе относящихся к архаичным группам, сочетают черты трахеид и члеников сосудов. Ряду примитивных цветковых присущи только трахеиды. Эти растения часто рассматривают как первично бессосудистые формы, но не исключено, что они утратили сосуды вторично. Проводящими элементами флоэмы у покрытосеменных служат *ситовидные трубки* с сопровождающими клетками.

5.1.2. Расположение цветков на растении

Фруктификации покрытосеменных представлены *цветками*, которые бывают верхушечными (терминальными) и пазушными. Различие между этими типами несколько условно, так как любой цветок завершает побег. Однако побег, несущий пазушный цветок (его называют *цветоножкой*), обычно безлистный или несет лишь 1—2 профилла. Профиллы на цветоножке называют прицветничками, или брактеолами; они обычно чешуевидные. Лист, в пазухе которого расположен цветок, называют кроющим листом цветка; если этот лист чешуевидный, то его также называют прицветником, или брактеей. В англоязычной литературе термином «bract» нередко обозначают все чешуевидные листья в области соцветия независимо от их положения в побеговой системе.

Цветки занимают определенное положение в побеговой системе и нередко собраны в *соцветия*. Если цветоносная, или флоральная зона побеговой системы внешне слабо или совсем не выделяется на растении, то цветки обычно описывают как одиночные. Если флоральная часть побеговой системы существенно отличается от вегетативной части побеговой системы, то ее принято

называть соцветием. Набор этих существенных отличий формулируют по-разному, в зависимости от целей исследования и специфики объекта, но главным критерием остается то, что соцветие чисто внешне выделяется при рассмотрении растения. В области соцветия листья могут иметь иные очертания, цвет или консистенцию, иной может быть длина междоузлий, тип листорасположения (филлотаксис) и т.д. Особое значение придают морфологии листьев в области соцветия. Их отличия от листьев вегетативной сферы могут быть выражены в большей или меньшей степени (рис. 208). В *брактеозных* соцветиях кроющие листья цветков (и другие листья) представлены чешуевидными листьями верховой формации, а во *фрондозных* — листьями срединной формации; во *фрондулезных* соцветиях кроющие листья нижних цветков — листья срединной формации, а верхних — чешуевидные. Выделяют еще *эбрактеозные* соцветия, в которых прицветники полностью редуцированы.

Традиционно соцветия делят на *ботрические* (= рацемозные) и *цимозные*, но некоторые типы цветорасположения не удастся отнести ни к одному из этих двух типов. Ботрические соцветия имеют *главную ось* с расположенными на ней пазушными цветками; терминальный цветок отсутствует. Цветки закладываются и распускаются в акропетальной последовательности, то есть от нижних к верхним. Цимозные соцветия завершаются терминальным цветком и часто имеют много порядков ветвления. Терминальный цветок распускается раньше ближайших к нему боковых цветков. Распускание цветков на боковых осях следует от низких порядков ветвления к более высоким.

Ботрические соцветия классифицируют в первую очередь по длине междоузлий оси соцветия и длине цветоножек (рис. 209). В *кистях* и *колосьях* ось удлиненная, а в *головках* и *зонтиках* — укороченная. В кистях и зонтиках цветоножки удлиненные, а в колосьях и головках — укороченные. *Початки* похожи на колосья, но отличаются сильно утолщенной осью. *Корзинка* похожа на головку, но имеет расширенную уплощенную ось и окружена оберткой

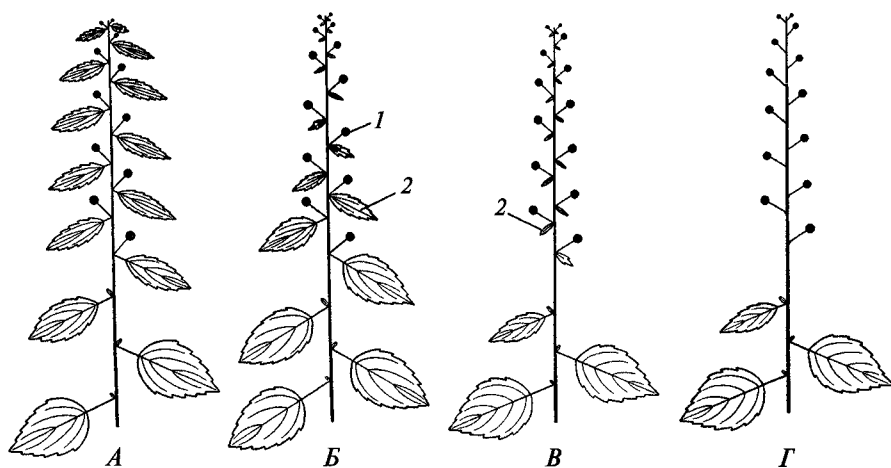


Рис. 208. Типы соцветий по особенностям олистения:

А — фрондозное; Б — фрондулезное (фрондобрактеозное); В — брактеозное; Г — эбрактеозное;
1 — цветок; 2 — кроющий лист цветка

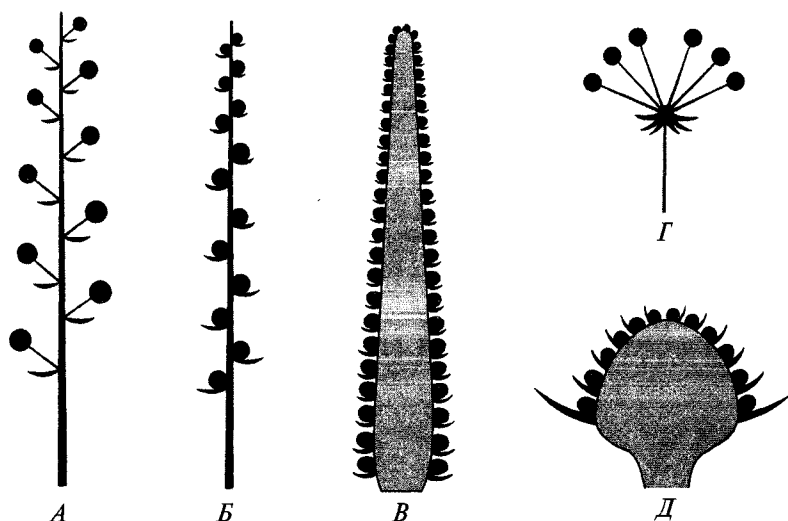


Рис. 209. Ботрические соцветия:

А — кисть; Б — колос; В — початок; Г — зонтик; Д — головка

из листьев (обычно чешуевидных) без пазушных цветков. В редких случаях колосья, кисти и зонтики могут иметь терминальный цветок; иногда такие соцветия считают цимозными и называют *плейохазиями*.

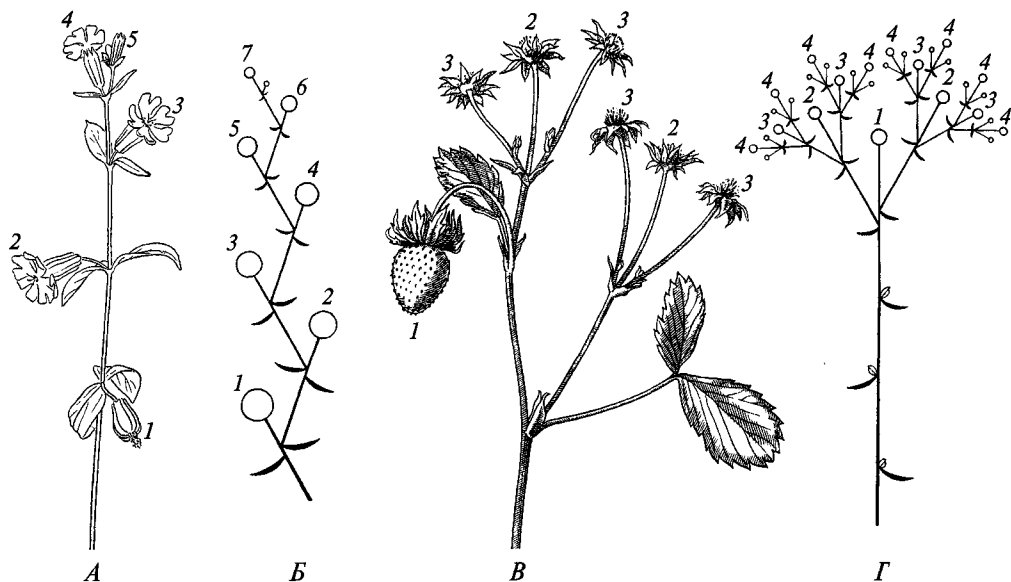


Рис. 210. Многочленный дихазий и многочленный монохазий:

А — многочленный монохазий *Silene pendula* (смолевки поникшей); Б — обобщенная схема строения многочленного монохазия; В — многочленный дихазий *Fragaria* sp. (земляники); Г — обобщенная схема строения многочленного дихазия; цифрами обозначены порядки осей, завершающихся цветком

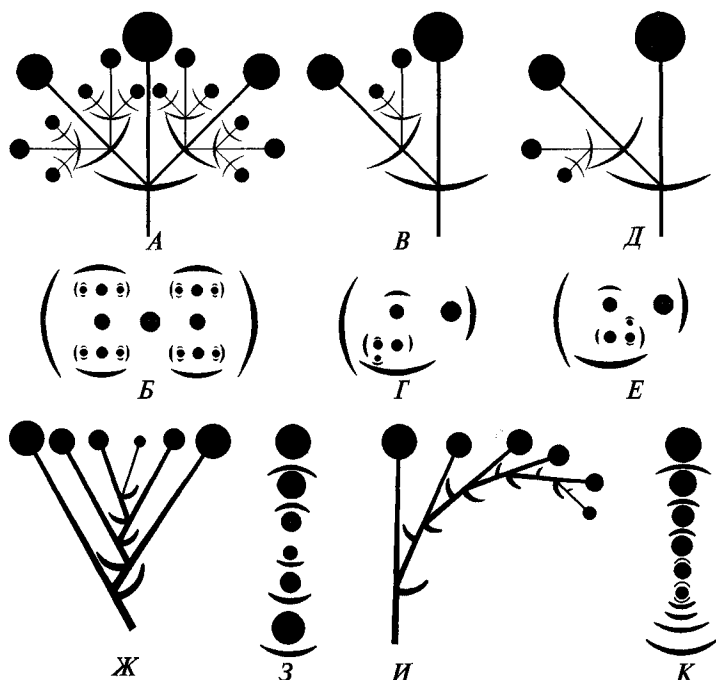


Рис. 211. Схемы (А, В, Д, Ж, И) и диаграммы (Б, Г, Е, З, К) многочленного дихазия (А, Б) и разных типов многочленных монохазиев (В—К):

А, Б — многочленный дихазий; В, Г — извилина (cincinnus); Д, Е — улитка (bostryx); Ж, З — веер (rhpidium); И, К — серп (drepanium). Чем мельче кружок, тем позднее закладывается и распускается цветок. В улитках и извилинах двудольных растений оси каждого порядка имеют парные профили, расположенные трансверзально. Извилины встречаются и у однодольных растений, имеющих единственный профиль в трансверзальном или близком к трансверзальному положении. Веер и серп характерны для однодольных; в этих соцветиях на оси каждого порядка находится один профиль в адаксиальном положении. В веере ветвление идет в пазухе профиля, а в серпе — в пазухе следующего за ним листа. У некоторых растений правильная морфологическая интерпретация многочленных монохазиев затруднена из-за редукции профиллов

Простейшие типы цимозных соцветий — *монохазий* и *дихазий*. Монохазий представляет собой двухцветковое соцветие, в котором один цветок терминальный, а второй — пазушный. Пазушный цветок может иметь один или два прицветничка. Иногда в пазухе этого прицветничка (или одного из двух прицветничков), в свою очередь, развивается цветок, а в пазухе его прицветничка — еще один, и так далее. Такой тип соцветия называют многочленным монохазием (рис. 210, А, Б). В зависимости от пространственного расположения осей разных порядков различают несколько типов многочленных монохазиев, в том числе завиток, извилину, веер (рис. 211; 212).

Дихазий отличается от монохазия наличием двух пазушных, часто супротивных друг другу цветков. Пазушные цветки в дихазии могут иметь пару прицветничков. В их пазухах могут развиваться цветки, также имеющие пару прицветничков. Такое ветвление может повторяться многократно. В результате получается соцветие, получившее название многочленного дихазия (рис. 210, В). Из других типов цимозных соцветий широко распространена *метелка* — соцветие, в котором и главная, и боковые оси заканчиваются цветком, а сте-



Рис. 212. Различия между соцветиями извилина и улитка:

А — извилина *Symphytum officinale*, вид сбоку; Б — извилина *Scrophularia nodosa*; В — улитка *Hypericum perforatum*; Г, Д — макеты, демонстрирующие пространственные взаимоотношения частей соцветия в извилине (Г) и улитке (Д); 1 — цветоножка. При формировании улитки на оси каждого порядка ветвление идет все время в пазухе правого или все время в пазухе левого профилла. В извилине ветвление идет поочередно то в пазухе правого, то (на оси следующего порядка) в пазухе левого профилла. Цветки расположены в извилине вдоль соцветия двумя рядами, а в улитке — по спирали. Спиральная закрученность соцветия до цветения характерна для извилин многих растений, но не для улиток

пень разветвленности боковых осей уменьшается от нижних к верхним, так что верхние боковые оси могут нести одиночные цветки (рис. 213).

Вышеописанные соцветия представляют важнейшие типы *простых* соцветий, поскольку на их осях располагаются отдельные цветки. Однако нередко на осях соцветий расположены не отдельные цветки, а их собрания, которые называют *элементарными соцветиями*. Соцветие, состоящее из нескольких элементарных соцветий, называют *сложным*. Например, у многих мотыльковых элементарные соцветия кисти собраны, в свою очередь, в кисть. Тогда говорят о двойной (сложной) кисти.

Для многих зонтичных характерно соцветие двойной зонтик, а некоторые зонтичные имеют тройной зонтик. Часто сложное соцветие сочетает признаки ботрического и цимозного. У большинства злаков ботрические элементарные соцветия колосья (их принято называть колосками) собраны в цимозные метелки. У представителей семейства березовые цимозные элементарные соцветия дихазии собраны в ботрическое соцветие колос. Кисти или колосья из простых или многочленных дихазиев либо монохазиев называют тирсами (рис. 214). В ряде случаев (например, у многих губоцветных) оси второго порядка в

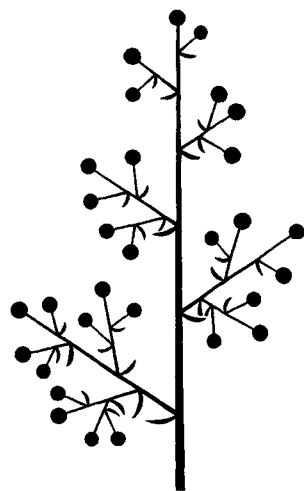


Рис. 213. Схема соцветия-метелки

тирсе ветвятся по типу дихазия, а оси более высоких порядков — по типу монохазия; всё собрание цветков в пазухе листа на главной оси соцветия при этом называют двойным монохазием. Тирс может быть закрытым, если главная ось соцветия заканчивается терминальным цветком (например, у *Hypericum*

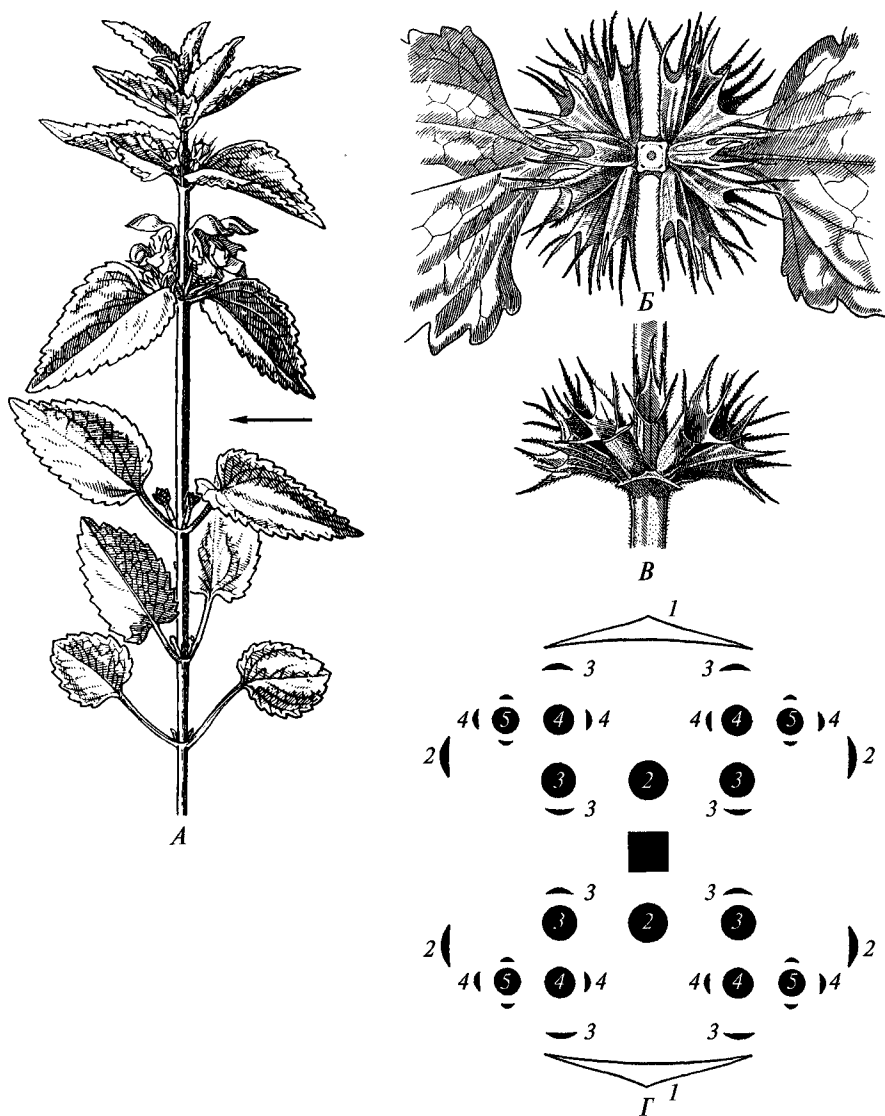


Рис. 214. Соцветие тирс у *Lamium album*:

А — общий вид соцветия; Б — вид сверху на двойные монохазии (двойные извилины) в пазухах двух супротивных листьев главной оси соцветия (вышележащая часть соцветия и венчики цветков удалены); Б' — двойная извилина, вид сбоку, ее кроющий лист удален; Г — диаграмма двойных извилин в пазухах супротивных листьев на главной оси. Стрелка — основное междоузлие; квадрат — главная ось, круги — цветки, залитые дуги — чешуевидные листья (профиллы боковых осей), не залитые дуги — листья срединной формации, цифры — порядок оси, на которой находится лист или которую завершает цветок

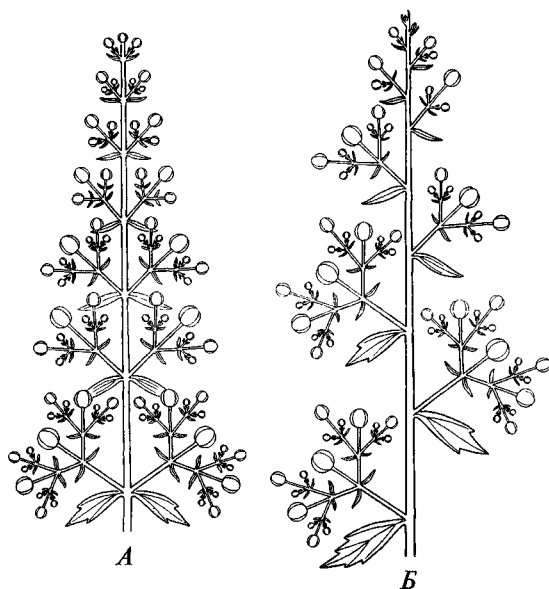


Рис. 215. Схемы закрытого (А) и открытого (Б) тирсов. Боковые оси в тирсах могут ветвиться не только по типу дихазия (как на рисунке), но и по типу монохазия. Как в открытом, так и в закрытом тирсе, листорасположение на главной оси может быть очередным, супротивным или мутовчатым

perforatum — зверобоя продырявленного), или (как у березовых) открытым, если терминального цветка нет (рис. 215). Закрытый тирс отличается от метелки тем, что в тирсе все оси, кроме главной, несут только профиллы и цветки.

Разграничение описанных вариантов соцветий основано на закономерностях ветвления осей в побеговой системе и распределении укороченных и удлиненных междоузлий. Существует и такой подход к классификации соцветий, при котором основное внимание уделяют их общему облику. Так, *щитком* называют соцветие, все цветки которого расположены на одном уровне. Термином *сережка* обозначают повисающие (а не прямостоячие) узкие соцветия деревьев и кустарников. Сережка тополя — это простой колос, а сережка березы — это колос из дихазиев. Широко используют термины типа «колосовидное», «зонтиковидное» или «головчатое» соцветие по отношению к соцветиям, которые по характеру ветвления осей не обязательно соответствуют колосу, зонтику или головке, но похожи на них внешним обликом. Физиономический подход к изучению соцветий важен при распознавании растений в поле и в коллекциях. Он также важен при изучении биологии опыления (поскольку для опылителя важен габитус соцветия), а иногда и характера распространения плодов и семян.

По внешнему виду соцветие не всегда удастся однозначно отграничить от вегетативной части побеговой системы, поскольку у одних растений различия между флоральной и вегетативной частями побеговой системы выражены в большей, а у других — в меньшей степени. Поэтому для выделения конструк-

тивной единицы побеговой системы растения, несущей цветки, можно использовать особенности ритма развития побегов.

По ритмологическому критерию в качестве цветоносного элемента побеговой системы растения выделяют всю систему цветоносных побегов, которая развивается из зародышевой почки или почки возобновления за один период видимого роста и после цветения полностью отмирает, так что никакие ее части не входят в состав многолетней осевой системы растения. Ясно, что этот критерий не позволяет разграничить соцветие и вегетативную сферу у однолетников. Результаты выделения соцветий по внешнему облику и цветоносных элементов побеговой системы по ритмологическому критерию часто не совпадают. Например, широко распространенное в комнатной культуре растение *Noya carnósa* (Аросупасеае s. l.) имеет зонтиковидные собрания цветков, причем каждый год в них развиваются новые цветки. Физиономически это несомненно соцветие, а ритмологически — нет, так как главная ось функционирует в течение нескольких лет. Однако гораздо чаще выделенная по ритмологическому критерию конструктивная единица побеговой системы не выглядит компактной и внешне резко отграниченной структурой и физионо-

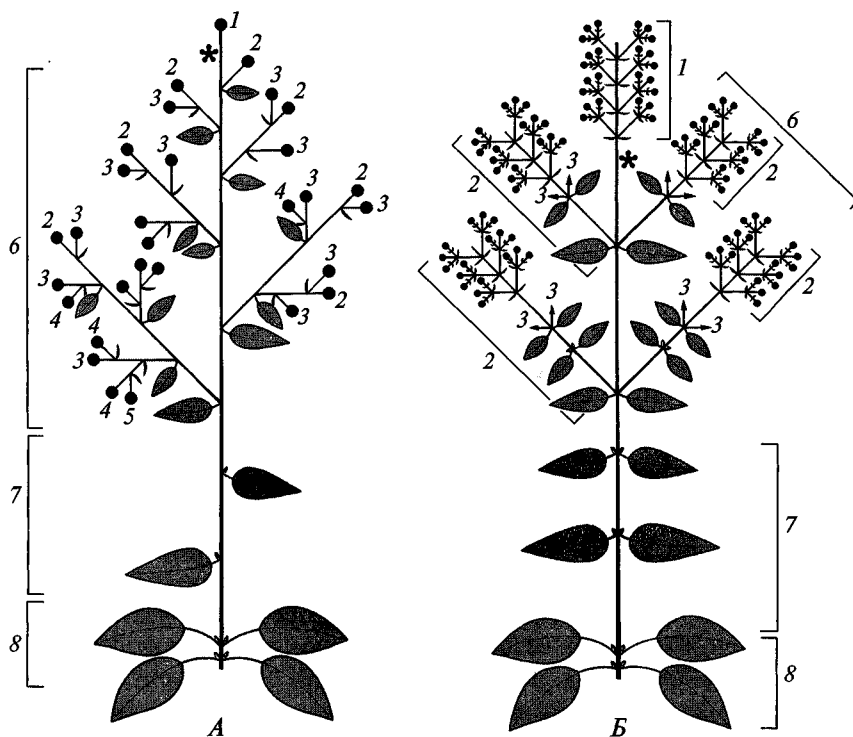


Рис. 216. Схемы синфлоресценций:

А — с флоральной единицей — одиночным цветком; Б — с флоральной единицей — открытым тирсом: 1 — терминальная флоральная единица; 2 — паракладий I порядка; 3 — паракладий II порядка (на рис. Б показан стрелкой); 4 — паракладий III порядка; 5 — паракладий IV порядка; 6 — зона обогащения; 7 — зона торможения; 8 — зона возобновления; звездочка — основное междоузлие

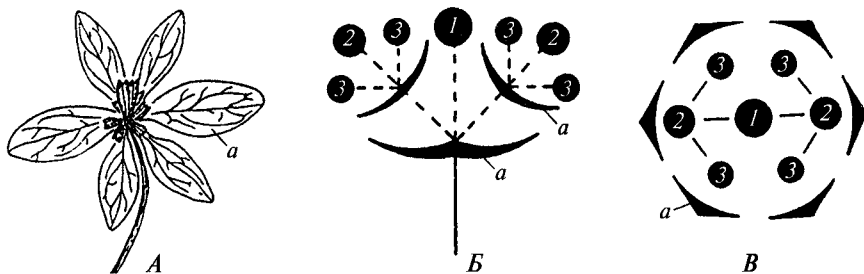


Рис. 217. Внешний вид (А), схема (Б) и диаграмма (В) псевдантия *Symphoréma involocráta* (Verbenaceae, Lamiales): аппарат привлечения опылителей, образованный прицветниками (а); цифры — порядок оси, на которой расположен цветок

мически не представляет собой соцветия. Поэтому для ее обозначения используют другой термин — *синфлоресценция* (рис. 216).

Синфлоресценция в типе состоит из нескольких повторяющихся «блоков» (модулей), в пределах которых ветвление осей имеет сходный характер. Такие модули получили название *флоральные единицы*. Одна из флоральных единиц расположена терминально; междоузлие на главной оси синфлоресценции, лежащее ниже флоральной единицы, называют *основным междоузлием*. Часто оно по длине превышает как вышележащее, так и нижележащее междоузлие. Ниже его в пазухах листьев расположены *паракладии* — боковые побеги, которые также завершаются флоральными единицами. Нередко мощность паракладиев увеличивается базипетально (т.е. по направлению к основанию соцветия), и нижние из них могут нести паракладии II порядка.

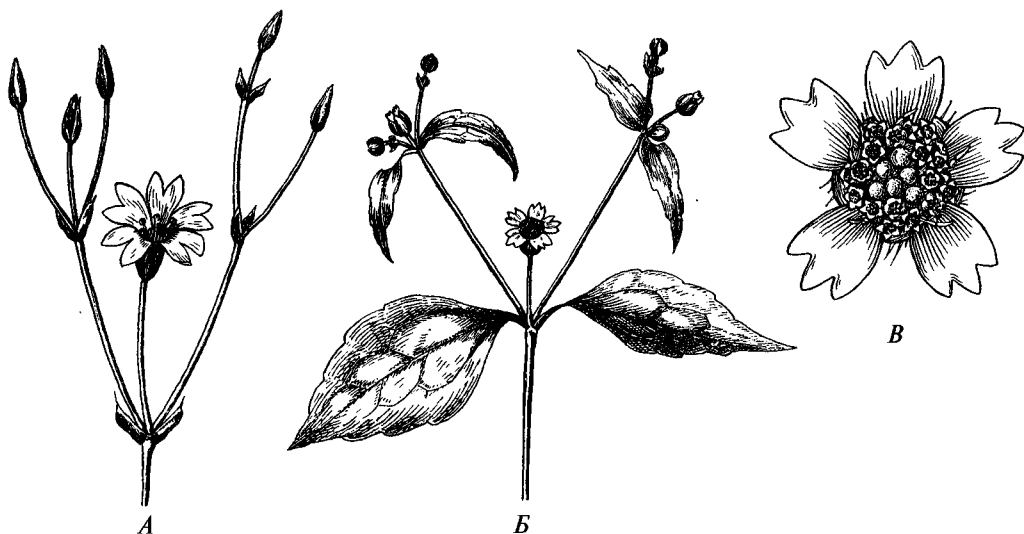


Рис. 218. Псевдоциклическое сходство между соцветиями *Cerastium arvense* из семейства гвоздичные (А) и *Galinsoga parviflora* из семейства сложноцветные (Б). У *Galinsoga* в дихазий собраны не отдельные цветки, а корзинки, одна из которых изображена крупно на рис. В

В богато разветвленных синфлоресценциях флоральные единицы обычно собраны в метелку. Участок главной оси синфлоресценции, несущий паракладии, называют *зоной обогащения*. Ниже ее на главной оси обычно находится *зона торможения*, где в пазухах листьев не развиваются ни паракладии, ни вегетативные побеги. Основание побега может быть представлено *зоной возобновления* с покоящимися почками. Эта зона входит в состав многолетней осевой системы растения и не относится к синфлоресценции. У однолетников зоны возобновления нет.

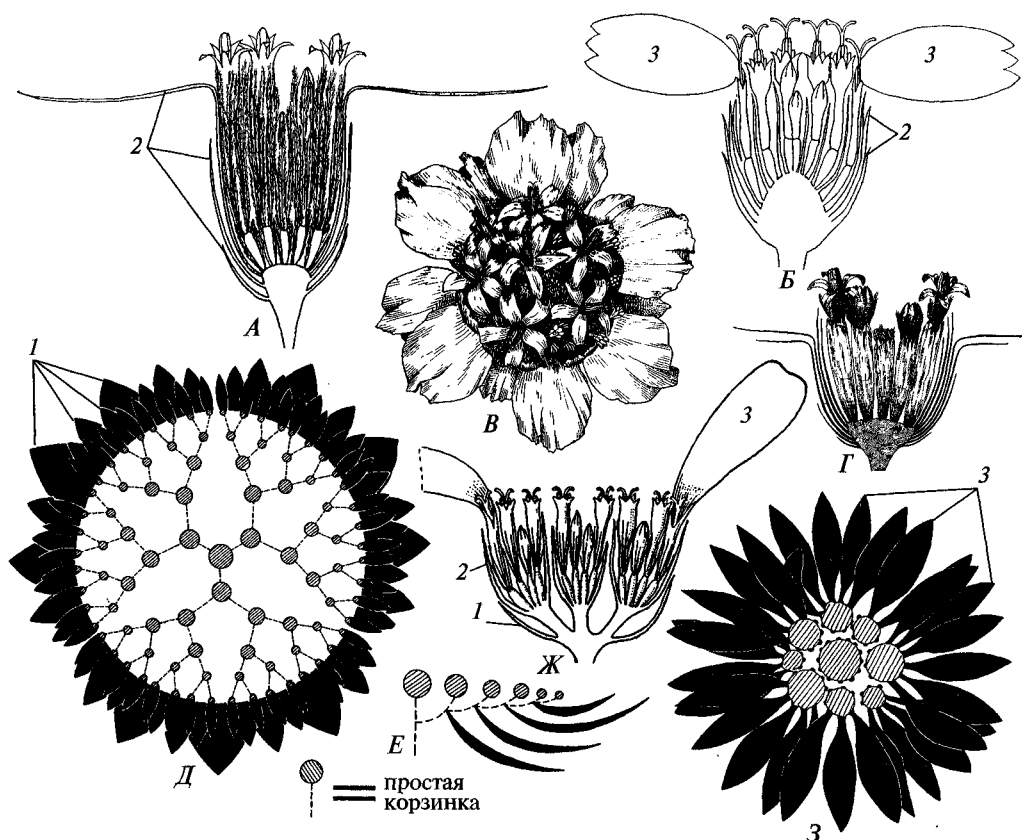


Рис. 219. Псевдантии представителей семейства сложноцветные:

А — простая корзинка *Helipterum corymbiflorum*, венчикообразный аппарат привлечения опылителей образован внутренними листочками обертки; Б — простая корзинка тысячелистника (*Achillea millefolium*), аппарат привлечения опылителей образован венчиками краевых ложноязычковых цветков; В, Г — вид сверху и продольный разрез двойной корзинки *Gilberta tenuifolia*, простые корзинки одноцветковые, двойная корзинка окружена лепестковидными листочками обертки; Д, Е — схематический вид сверху и схема цимозного расположения простых корзинок у *Myriocephalus stuartii*; Ж — продольный разрез собрания корзинок *Syncephalanthus decipiens*; 1 — кроющие листья корзинок; 2 — листочки обертки простой корзинки; 3 — венчики краевых цветков. У *Myriocephalus* аппарат привлечения опылителей образован кроющими листьями корзинок, а у *Syncephalanthus* и *Eroeda* — венчиками краевых цветков периферических корзинок

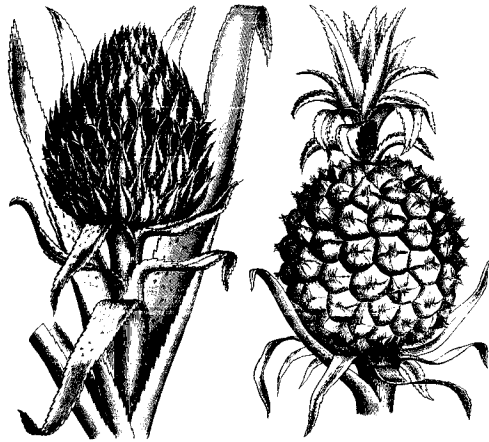


Рис. 220. Интеркалярное соцветие ананаса (*Ananas*, Bromeliaceae) во время (слева) и после цветения (справа)

Строение флоральной единицы специфично для таксона. Это может быть отдельный цветок, кисть, колос, зонтик, головка, сложный зонтик, головка из зонтиков, тирс и т.д. Некоторые синфлоресценции не имеют паракладиев и представлены одной только терминальной флоральной единицей. Если растению свойственно образование паракладиев, то их число часто сильно зависит от условий существования. В неблагоприятных условиях растение может вообще не сформировать паракладиев. Флоральная единица в структурном, функциональном и физиологическом отношении обладает гораздо большей целостностью, чем синфлоресценция в целом. Именно при переходе к флоральной единице обычно имеют место изменения в морфологии листьев, длине междоузлий, характере листорасположения, которые и дают основания для выделения соцветия в рамках физиономического подхода.

Компактные флоральные единицы могут функционировать как единицы привлечения животных-опылителей. Они могут как внешне, так и по отдельным морфологическим особенностям уподобляться цветкам. Такую компактную цветкоподобную структуру называют *псевдантием* (см. рис. 217). Отдельные цветки в псевдантии обычно мелкие, часто сильно редуцированные. Псевдантий зоофильных форм часто имеет по краю ярко окрашенные образования, имитирующие венчик. Это могут быть прицветные листья или увеличенные венчики краевых цветков. Иногда псевдантий настолько напоминает цветок, что его истинная морфологическая природа вскрывается только при специальном изучении. Адаптация к опылению животными, вероятно, не единственная причина возникновения псевдантиев, поскольку псевдантии отмечены не только у зоофильных, но и у некоторых ветроопыляемых форм. Репродуктивные структуры некоторых растений сочетают черты псевдантия и настоящего цветка.

Параллельно с преобразованием флоральной единицы в псевдантий в ходе эволюции, как правило, происходила перестройка структуры и характера развития всей синфлоресценции. Это приводило к формированию новой флоральной единицы, в состав которой в качестве ее элементов входили

псевдантии, а не отдельные цветки. Такие преобразования есть пример псевдоциклической эволюции, так как в их результате получается флоральная единица, напоминающая ту, которую имели предковые формы, но не гомологичная ей (рис. 218). Считают, что псевдоциклические преобразования весьма обычны и в эволюции синфлоресценций с менее компактными флоральными единицами. Различают псевдоциклы первого, второго и более высоких порядков. Так, например, образование корзинки сложноцветных можно описывать в рамках псевдоцикла первого порядка, а образование компактных собраний корзинок, также имитирующих цветок (см. рис. 219), — псевдоцикла второго порядка.

У некоторых растений на моноподиально нарастающем побеге развивается более или менее компактная группа пазушных цветков или разветвленных пазушных цветоносов. Ее называют флоральной зоной, или *интеркалярным соцветием* (см. рис. 220). Флоральная зона некоторых растений имеет много особенностей, свойственных соцветию: листья в ее пределах могут быть сильно видоизменены, а междоузлия укорочены. Примером растения с интеркалярным соцветием служит ананас. Нередко побег приостанавливает рост на время цветения цветков во флоральной зоне. Тогда во время цветения интеркалярное соцветие производит впечатление типичного терминального соцветия, однако после цветения рост побега возобновляется и обычно продолжается в последующие годы. В ходе эволюции может происходить редукция верхушки главной оси, и тогда интеркалярное соцветие дает начало типичной синфлоресценции.

5.1.3. Цветок

Общие сведения

Цветок имеет *цветоложе*, к которому прикрепляются плодолистки, в совокупности составляющие *гинецей*, расположенные снаружи от них тычинки, составляющие *андроцей*, и окружающие их стерильные более или менее листовидные структуры, составляющие *околоцветник*. Цветок, имеющий все перечисленные части, называют *полным*. В цветке может отсутствовать околоцветник, и тогда его называют *ахламидным* (если предполагают первичное отсутствие околоцветника, что, впрочем, доказать исключительно трудно) или *апохламидным* (если считают, что околоцветник утрачен вторично). Если в цветке отсутствуют тычинки, то его называют *женским*. В *функционально женском* цветке все тычинки стерильные, не производящие нормальной пыльцы (их называют *стаминодиями*). Если в цветке отсутствуют плодолистки, то его называют *мужским*, а если все плодолистки стерильные (их называют *пистиллодиями*) — *функционально мужским*. Бывают и *бесполые* цветки (без андроеца и гинецея). Бесполоыми могут быть, например, краевые цветки в компактном соцветии, хорошо развитый околоцветник которых привлекает опылителей к соцветию в целом.

В ходе морфогенеза цветка примордии его элементов обычно закладываются центrostремительно (акропетально), хотя существуют и отклонения от этого правила, особенно часто проявляющиеся в андроеце. Иногда два или

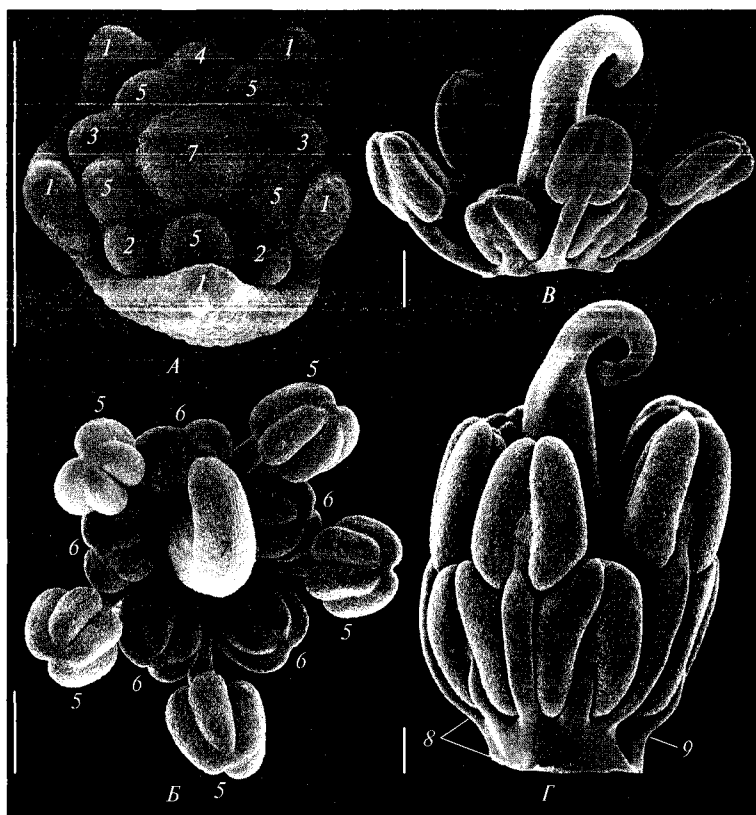


Рис. 221. Развитие цветка *Lotus corniculatus* (семейство бобовые):

А — ранняя стадия развития цветка; появились примордии чашелистиков, лепестков, тычинок наружного круга и плодolistика, внутренний круг тычинок еще отсутствует; Б—Г — более поздние стадии развития, околоцветник удален; Б, В — стадии, когда пыльники всех 10 тычинок сформированы, но тычиночная трубка еще отсутствует; Г — начало развития тычиночной трубки, которая возникает в результате делений клеток, лежащих под основаниями 9 тычинок. Масштабный отрезок везде равен 200 мкм. 1 — чашелистики; 2 — лепестки лодочки; 3 — лепестки-крылья (весла); 4 — лепесток-флаг (парус); 5 — тычинки наружного круга; 6 — тычинки внутреннего круга; 7 — плодolistик; 8 — тычиночная трубка; 9 — нить десятой, свободной тычинки

несколько органов в цветке развиваются из одного примордия. В ходе развития цветков обычны явления срастания органов или их частей, которые можно подразделить на два типа. При *постгенитальном* срастании органы или их части первоначально возникают как свободные, затем их эпидермы контактируют друг с другом, и в этом месте происходит срастание. При *конгенитальном* срастании сросшиеся элементы с самого начала развиваются как единая структура, то есть срастание выявляют в ходе логических умозаключений при сравнении с близкими формами, но как таковое оно непосредственно ненаблюдаемо.

При *раннем конгенитальном* срастании сначала возникают сросшиеся части элементов, а затем — свободные. Так, развитие венчика колокольчиковых и сложноцветных начинается с появления кольцевого валика, который даст на-

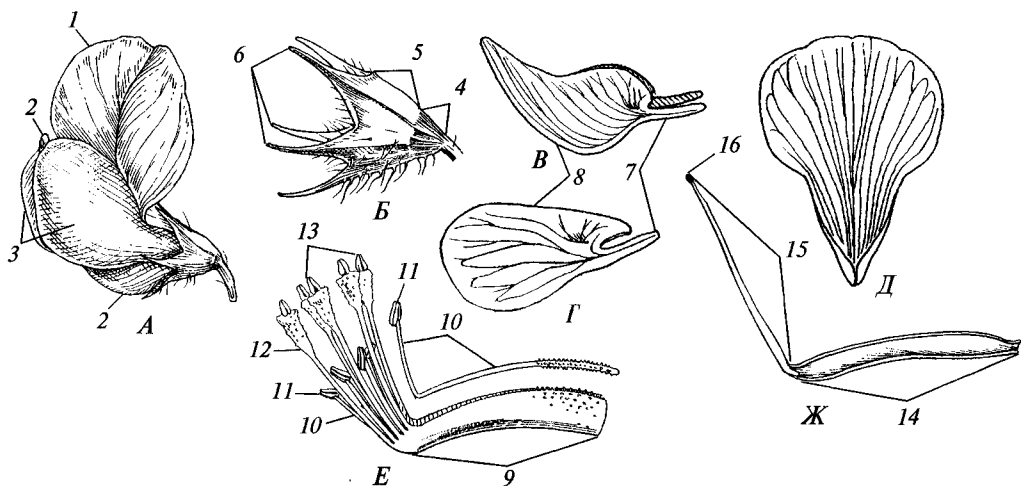


Рис. 222. Сформировавшийся цветок *Lotus corniculatus*:

А — общий вид; Б — чашечка; В — лодочка (образована 2 лепестками, которые имеют свободные ноготки, но постгенитально срослись между собой отгибами); Г — один из двух лепестков крыльев (весел); Д — лепесток-флаг (парус); Е — андроцей из 9 сросшихся и 1 свободной тычинки; Ж — гинецей из одного плодолистика; 1 — флаг; 2 — лодочка; 3 — крылья; 4 — гипантий; 5 — трубка чашечки (возникла в результате позднего конгенитального срастания чашелистиков); 6 — зубцы чашечки (свободные части чашелистиков); 7 — ноготок лепестка; 8 — отгиб лепестка; 9 — тычиночная трубка; 10 — нити тычинок внутреннего круга; 11 — пыльники тычинок внутреннего круга; 12 — нити тычинок наружного круга; 13 — пыльники тычинок наружного круга; 14 — завязь; 15 — стилодий; 16 — рыльце

чало трубке венчика, а зубцы венчика становятся заметными позже. При *позднем конгенитальном* срастании сначала появляются свободные части. Например, в цветке мотыльковых сначала появляются отдельные тычинки, и лишь много позже под их основаниями интеркалярно вырастает тычиночная трубка (рис. 221, 222).

Цветоложе является непосредственным продолжением цветоножки. Оно может быть плоским, выпуклым или вогнутым. Иногда цветоложе может формировать *гинофор* — удлиненную ножку, несущую на верхушке гинецей, или *андрогинофор* — удлиненную ножку, несущую андроцей и гинецей. В редких случаях цветоложе может быть удлиненным между чашечкой и венчиком.

Гипантием (рис. 223) называют трубчатое, чашевидное или блюдцевидное образование, по краю которого прикрепляются околоцветник и тычинки, а в центре — плодолистики. У некоторых растений проводящие пучки, идущие к плодолистикам, делают петлю, заходящую в гипантий. Это позволяет предполагать, что гипантий представляет собой разросшееся цветоложе. Если петьль проводящих пучков в гипантии нет, то часто предполагают, что он образован конгенитально сросшимися основаниями элементов околоцветника и тычинок, однако не исключено, что и в этих случаях он образован разросшимся цветоложем. Гипантий обычно образуется на относительно поздних стадиях развития цветка, после заложения примордиев элементов околоцветника, тычинок и плодолистиков.

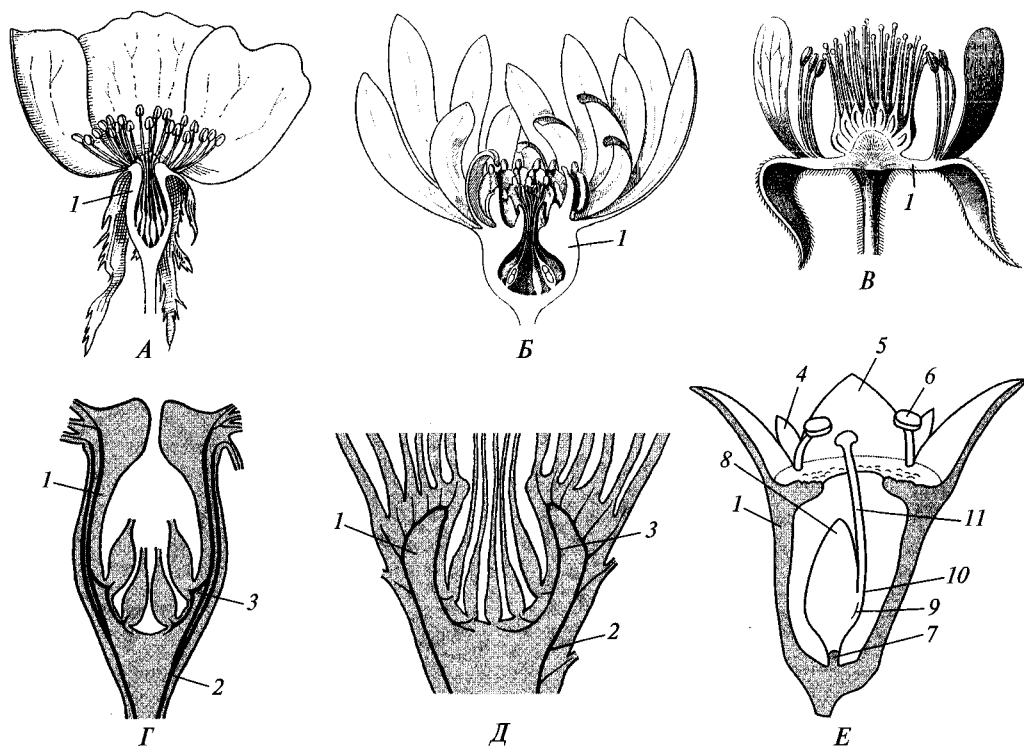


Рис. 223. Цветки с гипантием в продольном разрезе:

А — *Rosa canina* (гипантий вогнутый); Б — *Calycanthus floridus* (гипантий вогнутый); В — *Rubus idaeus* (гипантий блюдцевидный); Г — проводящая система гипантия *Rosa* sp.; Д — проводящая система гипантия *Calycanthus occidentalis*; Е — *Alchemilla micans* (гипантий вогнутый); 1 — гипантий; 2 — проводящий пучок; 3 — петля проводящего пучка в гипантии; 4 — листочек подчашия; 5 — чашелистик; 6 — тычинка; 7 — ножка плодolistика; 8 — завязь; 9 — брюшной шов плодolistика; 10 — морфологическая верхушка завязи; 11 — стилодий

Элементы околоцветника, тычинки и плодolistики могут располагаться на цветоложе по спирали (цветок *спиральный* — рис. 224, А—Г) или мутовками, которые применительно к частям цветка принято называть кругами (цветок *циклический* — рис. 224, Д—Ж). В *гемициклических* цветках одни части расположены по спирали, а другие — кругами. В циклических цветках число элементов во всех кругах нередко бывает одинаковым. Число элементов в круге служит для характеристики *мерности* цветка¹. Элементы соседних кругов обычно чередуются друг с другом. Однако это «правило чередования кругов» может и не соблюдаться: например, у *Chenopodium* (мари) пять тычинок противостоят пяти листочкам околоцветника. Иногда число частей в разных кругах различается. Например, у цветков с пятичленным (пентамерным) околоцветником и андроцеом часто бывает три (*Polemonium* — синюха), два (Boraginaceae — бурачниковые) или даже один плодolistик (Leguminosae — бобовые).

¹ Цветок тюльпана, например, можно характеризовать как пятикруговой тримерный (5 кругов по 3 элемента в каждом).

Цветки считают *актиноморфными* (рис. 225, А), если через них можно провести несколько плоскостей симметрии, *зигоморфными* (рис. 225, Б), если плоскость симметрии одна, и *асимметричными*, если нельзя провести ни одной плоскости симметрии (например, у *Phaseolus* — фасоли, где лодочка закручена набок — рис. 225, Г).

На практике, как правило, тип симметрии цветка определяют только по околоцветнику. Например, у многих представителей семейства Saxifragaceae (камнеломковые) околоцветник и андроцей пентамерные, а гинецей состоит

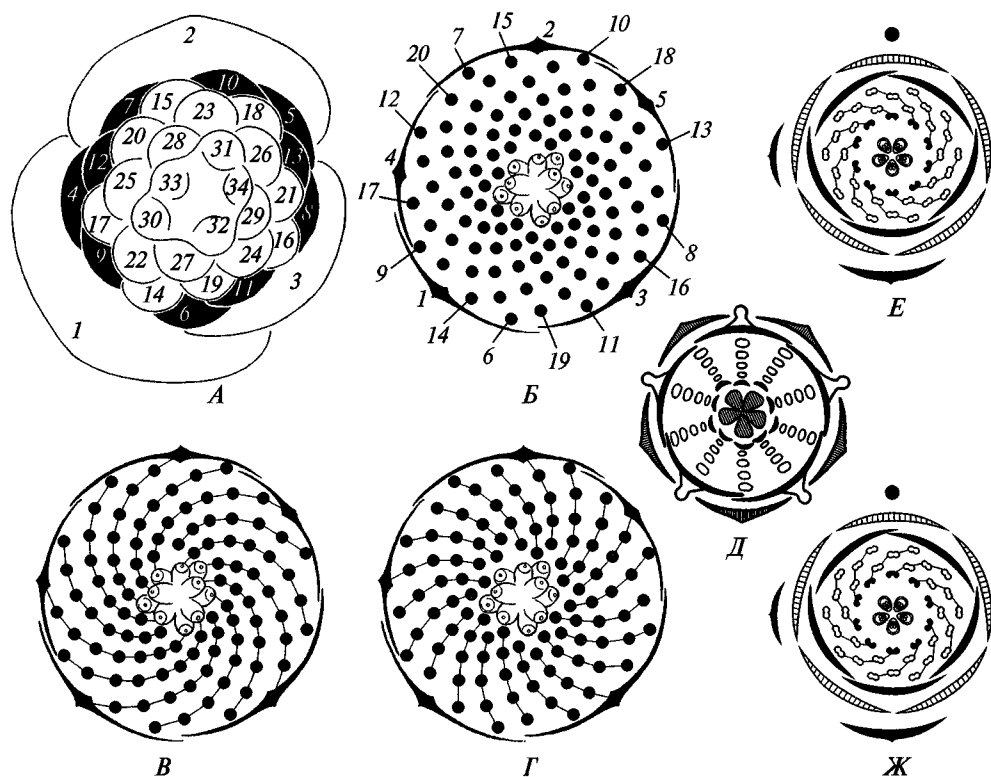


Рис. 224. Расположение органов в спиральных (А—Г) и циклических (Д—Ж) цветках. Цифрами показан порядок появления примордиев органов на меристеме цветка:

А — схема поперечного среза молодого цветка (до заложения гинецея) у *Ficaria verna* (Ranunculaceae) (1—3 — чашелистики, 4—13 — лепестки, 14—34 — тычинки); Б—Г — схематические диаграммы цветка с простым околоцветником у *Caltha palustris* (Ranunculaceae), черные кружки — тычинки; Д — диаграмма циклического цветка *Aquilegia* (Ranunculaceae), хорошо видны ортостихи (воображаемые линии, соединяющие органы, расположенные на одном и том же радиусе цветка); Е, Ж — диаграммы цветка *Spiraea salicifolia* (Rosaceae) с 5-мерными околоцветником и гинецеем и 10-мерным андроцеем. На В и Г, а также на Е и Ж, линиями показаны лево- и правозакрученные контактные парастихи одного и того же цветка. В спиральных цветках ортостихи отсутствуют, а число право- и левозакрученных парастих всегда различается; эти числа представляют собой соседние элементы ряда Фибоначчи (1 — 2 — 3 — 5 — 8 — 13 — 21 — 34 — 55 ...). На рисунках В и Г число парастих равно 13 и 21. При циклическом расположении органов число правых и левых парастих одинаково и равно числу элементов в круге (на рис. Е и Ж их по 10)

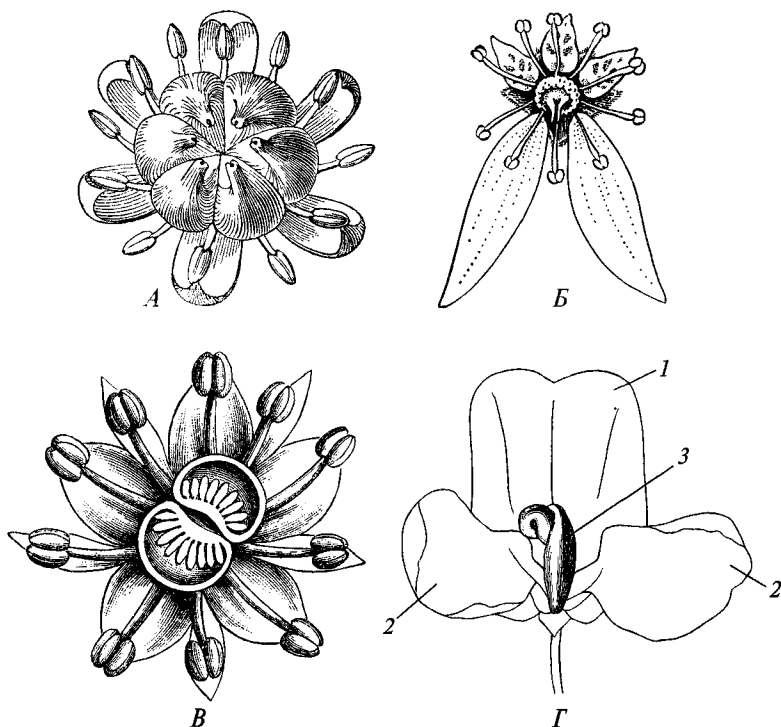


Рис. 225. Цветки с разными типами симметрии:

A — актиноморфный цветок *Penthorum sedoïdes* (Haloragaceae); *Б* — зигоморфный цветок *Saxifraga stolonifera* (Saxifragaceae); *Б* — цветок со срезанной верхней частью гинецея у *Leptarrhena pyrolifolia* (Saxifragaceae), который можно считать актиноморфным, если не принимать во внимание гинецей, или асимметричным, если учитывать все органы цветка; *Г* — цветок фасоли — *Phaseolus coccineus* (Leguminosae), вид спереди; цифры — лепестки; 1 — флаг; 2 — крылья; 3 — спирально закрученная лодочка, которая и делает цветок асимметричным

из двух плодолистиков; если учитывать гинецей, то в таком цветке можно провести лишь одну плоскость симметрии (рис. 225, *Б*), но цветок все равно считают актиноморфным.

Диаграммы и формулы цветка

Для обобщенной характеристики строения цветка используют диаграммы и формулы (рис. 226). Диаграмма цветка основана на схематизации его поперечного среза и представляет собой своеобразную проекцию всех частей на плоскость, проходящую перпендикулярно оси цветка. Кроме цветка показывают (в виде кружка в верхней части) положение оси материнского побега и положение брактеев и брактеол. Тычинки показывают на диаграмме в виде схематичных срезов их пыльников, а пестик(и) — в виде схематичного среза на уровне завязи. При этом в реальном цветке завязь и пыльники часто находятся на разных уровнях. Срастание между элементами цветка (например, образование трубки чашечки или венчика) показывают с помощью линий, соединяющих эти элементы.

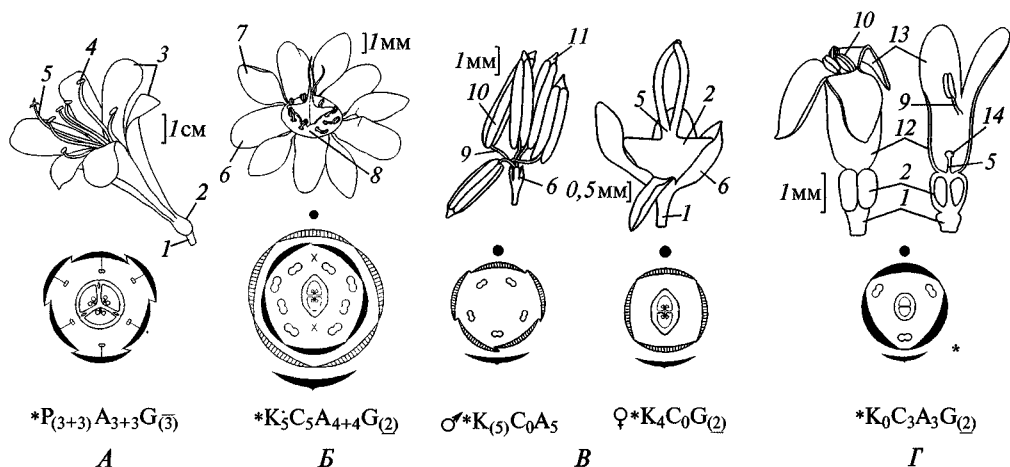


Рис. 226. Внешний вид, диаграммы и формулы цветков:

А — цветок с простым околоцветником у *Clivia miniata* (Alliaceae s.l.); Б — цветок с двойным околоцветником у *Acer platanoides* (Sapindaceae); В — апосепальный мужской и женский цветок *Galium triandrum* (Rubiaceae); 1 — цветоножка, 2 — завязь, 3 — листочки простого околоцветника, 4 — тычинка, 5 — столбик, 6 — чашелистик, 7 — лепесток, 8 — нектарный диск, 9 — тычиночная нить, 10 — пыльник, 11 — надсвязник, 12 — трубка венчика, 13 — отгиб венчика, 14 — рыльце

При составлении формулы цветка используют следующие обозначения. В начале формулы указывают тип симметрии цветка (↑ — зигоморфный, * — актиноморфный, ↗ — асимметричный), иногда вводят особые знаки для цветков с двумя плоскостями симметрии (×) и для спиральных цветков (●). Буквами обозначают разные категории органов, а цифрами — число элементов. Знак бесконечности (∞) используют в том случае, если число элементов нефиксировано и варьирует от цветка к цветку (при этом не обязательно органов должно быть много). Чашечку обозначают как К (от немецкого Kelch), венчик — С (от латинского corolla), простой околоцветник — Р (от латинского слова греческого происхождения perigonium), андроцей — А (лат. из греч. androecium), гинецей — G (лат. из греч. gynoecium). Если цветок циклический, то элементы одного типа, расположенные в разных кругах, перечисляют через знак +, начиная с периферии. Например, $A_{10+10+5}$ означает, что: андроцей трехкруговой, в наружном круге 10 тычинок, в среднем — 10, во внутреннем — 5. Если элементы одного типа срастаются друг с другом, то соответствующую цифру (цифры) заключают в скобки. Если предполагают, что имело место эволюционное расщепление органов, то его обозначают знаком умножения (×). Через запятую отмечают элементы одного круга, которые морфологически отличны друг от друга. Если завязь верхняя, то цифру, обозначающую число плодолистиков, подчеркивают снизу, если верхняя — то проводят черту сверху, а если полунижняя, то прерванную черту проводят слева и справа от цифры.

Примеры диаграмм и формул цветка приведены на рис. 226. Следует помнить, что формулы и диаграммы отражают интерпретацию строения цветка. При наличии различных точек зрения для одного и того же цветка может быть составлено две или несколько формул и диаграмм.

Околоцветник

Околоцветник может быть *простым* или *двойным*. Двойной околоцветник состоит из наружных элементов — *чашелистиков*, слагающих *чашечку*, и внутренних — *лепестков*, составляющих *венчик*. Чашелистики и лепестки одного цветка как правило сильно различаются.

Важная функция чашелистиков — защита развивающегося цветка, поэтому они обычно имеют более плотную консистенцию, чем лепестки. Чашелистики часто бывают зелеными и осуществляют фотосинтез. Иногда чашелистики ярко окрашены и участвуют в привлечении насекомых-опылителей (например, у некоторых лютиковых). Часто чашелистики опадают после цветения, реже — в самом начале цветения, но нередко они сохраняются при плодах и тогда могут способствовать их распространению. Иногда чашелистики срастаются, образуя трубку *сростнолистной чашечки*. Снаружи от чашечки может быть развит дополнительный круг листочков, который называют *подчашием*.

Основная функция венчика — привлечение опылителей и содействие успешному опылению. В бутоне, наряду с чашелистиками, лепестки защищают развивающиеся тычинки и пестики. Лепестки в основном имеют более нежную консистенцию, чем чашелистики, которые обычно ярко окрашены и опадают после цветения. Венчик морфологически очень пластичен, многочисленные варианты его строения связаны с биологией цветения и опыления. У некоторых растений лепесток состоит из нижней узкой части — *ноготка* и расширенной верхней — *отгиба* (см. рис. 222, Г). Это особенно характерно для видов со сростнолистной чашечкой (например, из семейств гвоздичные, бобовые). При основании отгиба на внутренней (адаксиальной) стороне лепестка могут быть развиты выросты, которые формируют так называемый *привенчик*.

Для многих растений характерен венчик со сросшимися лепестками. Если все лепестки срастаются и их основания образуют единую трубку, то венчик называют *спайнолепестным*. Срастание лепестков чаще всего конгенитальное. Постгенитальное срастание лепестков наблюдают, например, при развитии мотылькового венчика, где лодочка состоит из двух лепестков со свободными ноготками и сросшимися отгибами (см. рис. 222, В).

Простой околоцветник состоит из *листочков простого околоцветника*. Если листочки зеленые или бледные, пленчатые, то простой околоцветник называют *чашечковидным*, а если ярко окрашенные — то *венчиковидным*. Листочки околоцветника могут срастаться друг с другом и/или с тычинками.

Циклический простой околоцветник может быть одно- или двухкруговым, редко имеет большее число кругов. Двухкруговой простой околоцветник отличается от двойного околоцветника отсутствием морфологических и функциональных различий между элементами наружного и внутреннего круга (или наличием лишь небольших различий).

В эволюции многих групп покрытосеменных растений простой околоцветник предшествовал двойному. Возможны три пути становления двойного околоцветника: 1) дифференциация элементов простого околоцветника, наружные из которых становятся чашелистиками, а внутренние — лепестками; 2) преобразование простого околоцветника в венчик и возникновение чашечки из приближенных к цветку верховых листьев (рис. 227); 3) преобразование

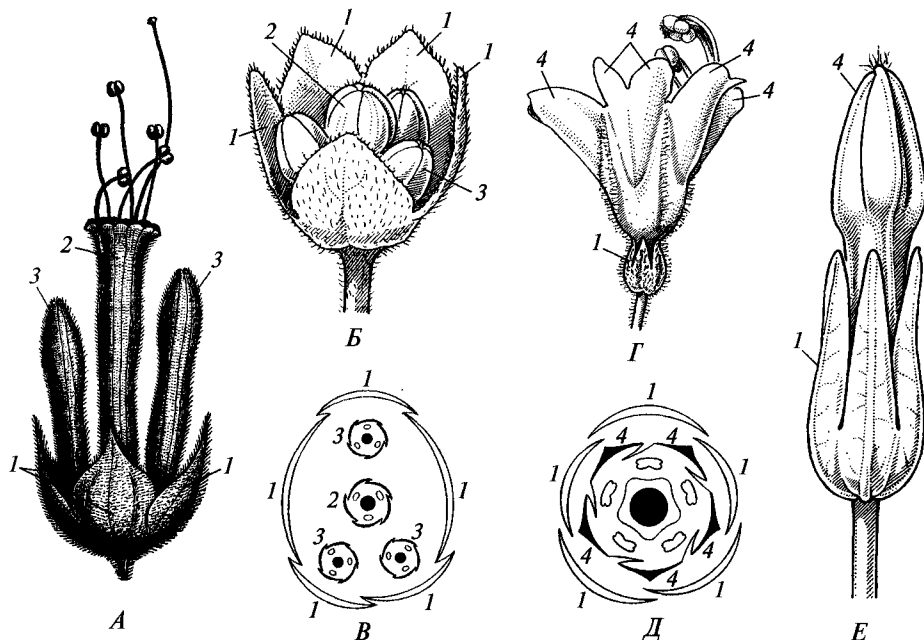


Рис. 227. Преобразование бракт, приближенных к цветку с простым околоцветником, в структуру, напоминающую чашечку, у видов *Mirabilis*, Nyctaginaceae:

А — группа из терминального и двух пазушных цветков у *Mirabilis triflora*; Б, В — группа из терминального и трех пазушных цветков на стадии бутонов (Б) и ее диаграмма (В) у *Mirabilis violacea*; из пяти бракт только три имеют пазушные цветки; Г — цветок с оберткой из 5 бракт у *Mirabilis viscosa*; Д, Е — диаграмма и внешний вид нераспустившегося цветка *Mirabilis jalapa*, окруженного оберткой из 5 бракт. На Г, Д, Е исходный простой околоцветник по строению, положению и функции вполне можно характеризовать как венчик, а обертку из 5 бракт — как чашечку; о происхождении этих структур можно судить путем сравнения с другими представителями рода (А—В), где в пазухах части бракт развиты цветки; 1 — бракт; 2 — терминальный цветок; 3 — пазушные цветки; 4 — листочки простого околоцветника терминального цветка

простого околоцветника в чашечку и формирование венчика из стерильных наружных тычинок — стаминодиев. Вероятно, в разных линиях эволюции были реализованы разные варианты. Дифференциацию элементов можно предположить у однодольных с двойным околоцветником (например, Commelinaceae — коммелиновые). Явно стаминодиальную природу имеют лепестки таких представителей лютиковых, как *Trollius* (купальница — рис. 228, Л—Р) и *Ranunculus* (лютик — рис. 228, З—И). Предполагают, что первоначально лепестки функционировали в основном как нектарники (как у *Trollius europaeus* — купальницы европейской), а затем у них возник хорошо заметный отгиб (как у видов лютика). В другой группе лютиковых можно видеть ряд форм от видов *Anemone* (ветрениц — рис. 228, А—В), имеющих цветонос с мутовкой из трех листьев и цветок с простым венчикообразным околоцветником на длинной цветоножке, до *Hepatica* (печеночницы — рис. 228, Г), у которой цветоножка очень короткая, а три листа, приближенных к цветку с простым околоцветником, по строению и функциям подобны чашелистикам. У части лютиковых реализуются обе рассмотренные тенденции. Так,

у *Nigella* (рис. 228, С—Ф) помимо исходного простого околоцветника есть также мутовка приближенных к цветку верховых листьев и лепестки-нектарники стаминодиального происхождения.

В ряде случаев можно предполагать вторичное исчезновение чашечки (апо-сепальные цветки — см. рис. 226, Г) или венчика (апопестальные цветки — см. рис. 226, В), и тогда околоцветник не называют простым, а его элементы описывают соответственно как лепестки или чашелистики. Утрата лепестков

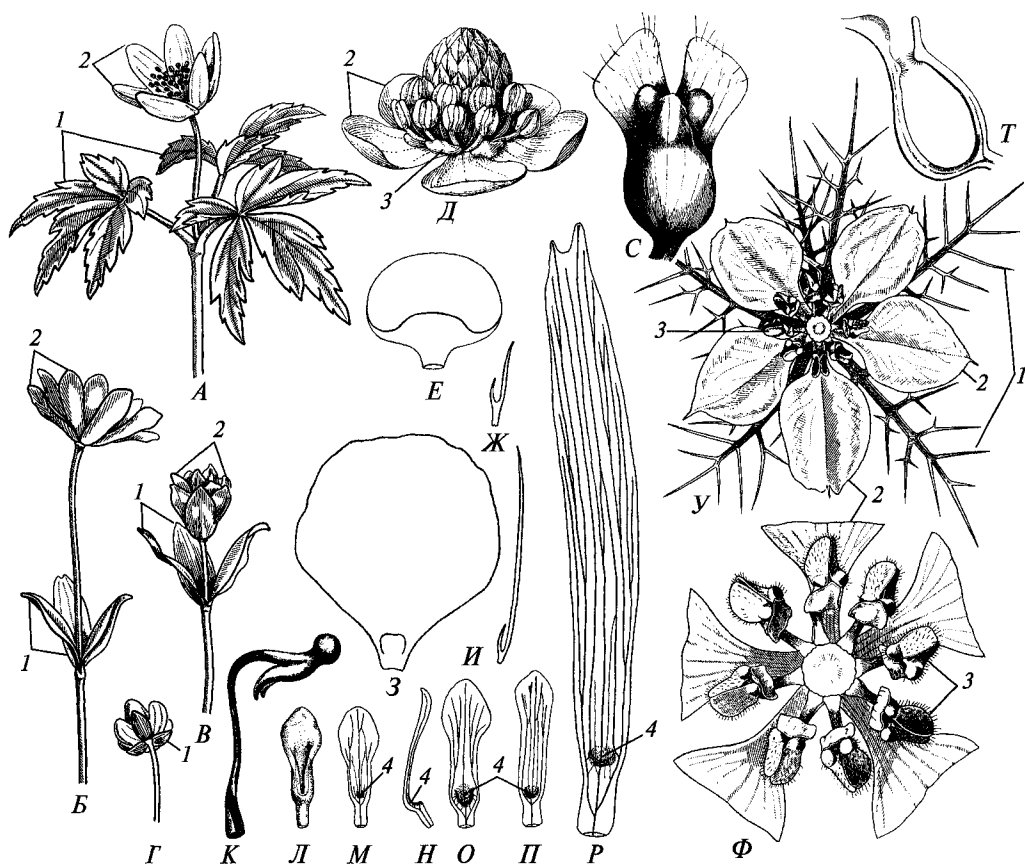


Рис. 228. Строение околоцветника у представителей семейства Ranunculaceae:

А — *Anemone nemorosa*; Б, В — *Anemone hortensis*; Г — *Hepatica nobilis* (= *Anemone hepatica*); Д—Ж — общий вид цветка *Ranunculus ariifolius* с крупными чашелистиками (гомологами листочков исходного простого околоцветника) и мелкими лепестками-нектарниками (Д), лепесток-нектарник с внутренней стороны (Е) и он же в продольном разрезе (Ж); в углублении в основании лепестка скапливается нектар; З—И — вид изнутри и продольный разрез лепестка-нектарника *R. montanus*; К — лепесток-нектарник *Aconitum napellus*; Л—Р — лепестки-нектарники у видов рода *Trollius*: *T. laxus* (Л, М — внешний вид и просветленный препарат, на котором видны проводящие пучки), *T. pumilus* (Н, О — продольный разрез и просветленный препарат), *T. europaeus* (П), *T. chinensis* (Р); С—Ф — *Nigella damascena*: С, Т — вид изнутри и продольный разрез лепестка-нектарника, У — внешний вид цветка с оберткой из приближенных прицветных листьев (андроцей и гинецей удалены); Ф — центральная часть цветка с удаленными оберткой, андроцеом и гинецеом; 1 — прицветные листья; 2 — листочки простого околоцветника и гомологичные им чашелистики двойного околоцветника; 3 — лепестки-нектарники (стаминодии); 4 — нектарная ямка

часто связана с переходом от насекомоопыления к ветроопылению, однако иногда в цветках без лепестков чашечка ярко окрашенная, лепестковидная (например, *Glaux* — *Primulaceae*).

Для выявления морфологической природы элементов околоцветника важны данные о строении их проводящей системы. Так, в лепесток стаминодильной природы, как и в большинство тычинок, из цветоложа обычно входит единственный проводящий пучок. Чашелистики, как правило, имеют то же число пучков листового следа, что и листья данного растения. Для гомологизации элементов околоцветника используют и данные генетики развития. У ряда модельных объектов (особенно у крестоцветного *Arabidopsis thaliana* и *Antirrhinum majus* — львиного зева из норичниковых) удалось выявить гены, экспрессия которых определяет дифференциацию примордия в чашелистик, лепесток, тычинку или плодolistик. Выясняя, какие гены экспрессируются при развитии той или иной части цветка у разных растений, и сравнивая эти гены с генами модельных объектов, пытаются уточнить происхождение органа.

Андроцей

Тычинка в типичном случае дифференцирована на нижнюю удлинненную часть — *нить* и верхнюю — *пыльник*. Обычно пыльник имеет 4 микроспорангия (их называют гнездами пыльника), сближенных или сросшихся в синангии попарно (рис. 229, *А, Б*). Эту пару называют *текой*. Каждая тека обычно вскрывается продольной щелью. Реже пыльники вскрываются не щелями, а особыми клапанами или дырочками на верхушке. Редко пыльник имеет 2 или 1 микроспорангий, очень редко микроспорангии многочисленные; все эти случаи эволюционно вторичны. Пыльник с двумя микроспорангиями в одних группах покрытосеменных возникал при редукции одной из двух тек, а в других — при редукции одного микроспорангия в каждой из двух тек.

Между теками располагается *связник*. В него из тычиночной нити продолжается единственный проводящий пучок. Иногда связник продолжается выше тек в *надсвязник* (см. рис. 226, *В*). У ряда представителей подкласса *Magnoliidae* тычинки плоские, без ясного деления на нить и пыльник, с тремя жилками и расположенными между ними теками. У тычинок некоторых растений нить не развита, и тогда говорят о сидячих пыльниках. Иногда, например у многих *Ericaceae* (вересковых), пыльники несут разнообразные придатки.

Стенка пыльника в типичном случае состоит из эпидермы (экзотекция), эндотекция, средних слоев клеток и тапетума (рис. 229, *В*). Клетки *эндотекция* часто имеют утолщения стенок в виде узких лент, и тогда эндотекций называют *фиброзным слоем*. Он способствует вскрыванию пыльника. *Тапетум* окружает со всех сторон гнездо пыльника. Клетки тапетума способствуют формированию, росту и развитию пыльцевых зерен (в том числе — образованию их оболочек); они содержат ферменты и питательные вещества. Ядра клеток тапетума могут быть гигантскими, полиплоидными.

Андроцей называют *диплостемонным*, если он состоит из двух чередующихся кругов, причем тычинки наружного круга чередуются с лепестками (или листочками простого околоцветника). В *обдиплостемонном* андроее тычинки

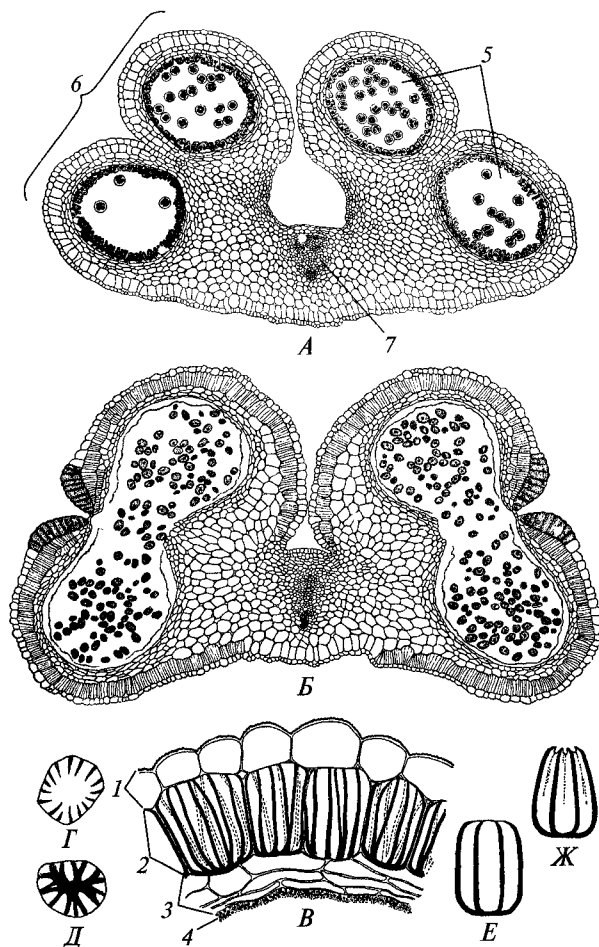


Рис. 229. Строение пыльника *Lilium* (лилии):

А, Б — поперечный срез пыльника на более ранней (*А*) и на более поздней (*Б*) стадиях развития; *В* — детали строения стенки пыльника; *Г—Ж* — строение клеток фиброзного слоя, толстые черные линии — утолщения стенки: *Г* — вид клетки с верхней, или наружной стороны, *Д* — она же с нижней, или внутренней стороны, *Е* — клетка фиброзного слоя сбоку, до вскрывания пыльника, *Ж* — она же после вскрывания пыльника; *1* — эпидерма, *2* — эндотеций (фибrousный слой), *3* — средние слои, *4* — тапетум, *5* — гнездо пыльника, *6* — тека, *7* — связник

наружного круга противостоят лепесткам, а тычинки внутреннего круга — чередуются с лепестками, то есть имеет место нарушение правила чередования кругов. Иногда говорят о «ложной обдиплостемонии», имея в виду, что у некоторых растений противостоят лепесткам тычинки, по своей морфологической природе относящиеся к внутреннему кругу андрогнея, вторично смещены в наружное положение (например, из-за наличия рядом с их основанием нектарников). Андрогней из одного круга тычинок называют *гапlostемонным*, если тычинки чередуются с элементами околоцветника (или с элементами внутреннего круга околоцветника, если кругов несколько), либо *обгапlostемонным*, если тычинки противостоят им. В ходе эволюции в циклическом

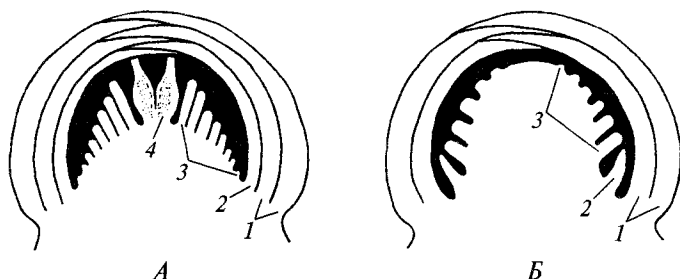


Рис. 230. Схемы продольных разрезов бутонов цветков с центробежно (А) и центростремительно (Б) закладывающимися тычинками полимерного андроеца:

1 — чашелистик; 2 — лепесток; 3 — тычинки; 4 — плодolistик

андроец часть тычинок может исчезать, что в основном обычно для цветков с зигоморфным околоцветником.

Полимерный андроец может быть спиральным, циклическим, иметь более сложный симметричный план строения; иногда тычинки расположены без видимого порядка. Заложение примордиев тычинок может проходить центростремительно или центробежно (рис. 230). Нередко при развитии полимерного андроеца первоначально возникает единое меристематическое кольцо, на котором появляются примордии отдельных тычинок (например, у *Nelumbo* — лотоса). Полимерный андроец может закладываться и в виде нескольких первичных бугорков, на которых затем появляются вторичные, дающие начало тычинкам. Предполагают, что наличие первичных бугорков или меристематического кольца говорит об эволюционной производности многотычинкового андроеца в соответствующем таксоне.

В андроеце нередко явления срастания. Нити тычинок могут срастаться в единую трубку (например, у *Malvaceae* — мальвовых) или в пучки (например, у *Hypericum* — зверобоя). У сложноцветных пыльники слипаются (или постгенитально срастаются) в трубку, а нити свободны. В спайнолепестном венчике основания тычиночных нитей обычно прирастают к трубке венчика. Андроец может срастаться с гинецеем, образуя гиностемий либо гиностегий. *Гиностемий* (например, у *Orchidaceae* — орхидных, части *Aristolochiaceae* — кирказоновых) возникает при конгенитальном срастании, а *гиностегий* (например, у *Asclépias* и других представителей *Arosynaceae* — кутровых) — при постгенитальном.

Гинецей

Структурные элементы гинецея называют *плодolistиками* или *карпеллами*. Гинецей называют *мономерным*, если он состоит из одного плодolistика, и *полимерным*, если он состоит из нескольких плодolistиков. Мономерный гинецей и полимерный гинецей из свободных плодolistиков называют *апокарпным*. Полимерный гинецей из сросшихся плодolistиков называют *ценокарпным*. Термином *пестик* обозначают плодolistик или плодolistики в апокарпном гинецее, а также весь ценокарпный гинецей. Пестик — чисто описательный термин (в отличие от плодolistика!), и ботаники не подразумевают обязательной гомологии между пестиками разных растений.

Ценокарпный гинецей, по определению, не может быть мономерным. Однако иногда в нем лишь один из плодolistиков содержит функционирующие семечки. Такой гинецей (например, у *Ulmaceae* — вязовых) называют *псевдомономерным*. Если редукция стерильных плодolistиков зашла очень далеко (например, у *Urtica* — крапивы), то псевдомономерный гинецей непросто отличить от истинно мономерного.

Выделяют различные морфологические типы плодolistиков.

У некоторых растений примордий плодolistика быстро принимает форму подковообразного валика. Позже молодой плодolistик выглядит как вдоль сложенная на адаксиальную (морфологически верхнюю) сторону пластинка. Края развивающегося плодolistика смыкаются и в результате постгенитального срастания образуют *брюшной шов*. На противоположной — спинной — стороне плодolistика проходит средняя жилка. Такой плодolistик называют *кондуликатным* (рис. 232, *O—T*).

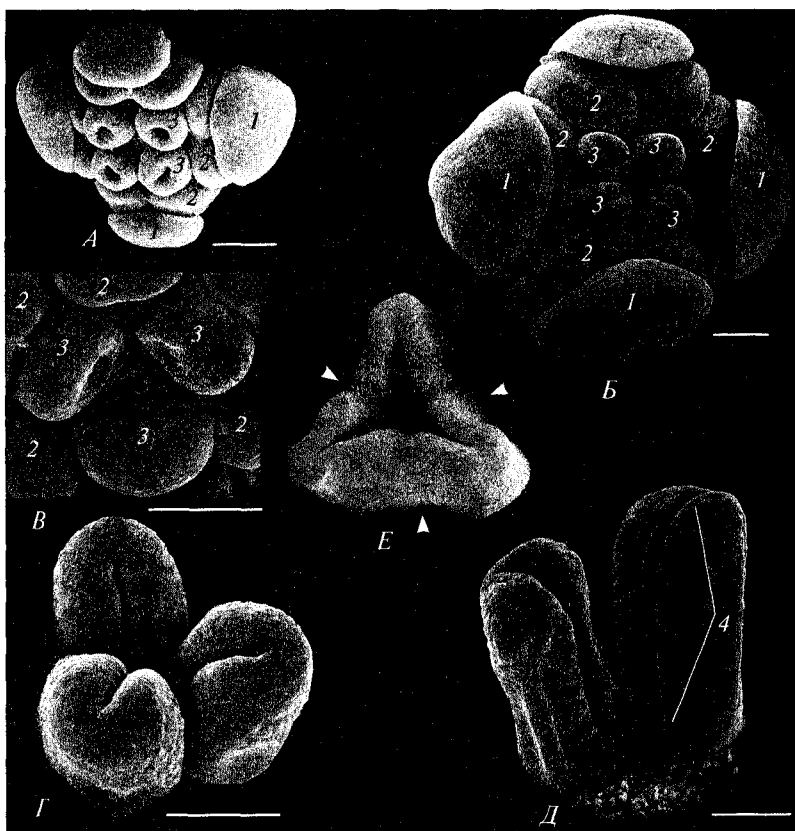


Рис. 231. Развитие плодolistиков:

A, Б — *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) с асцидиатными плодolistиками; *В—Д* — *Tofieldia coccinea* (*Tofieldiaceae*); *Е* — ранняя стадия развития гинецея из трех конгенитально сросшихся между собой пликатных плодolistиков у *Tricyrtis hirta* (*Liliaceae*); стрелочками показаны границы между плодolistиками (т.е. места срастания брюшных частей соседних плодolistиков); *1* — листочки околоцветника, *2* — тычинки, *3* — плодolistики, *4* — брюшной шов. Масштабный отрезок везде равен 100 мкм

Многие растения имеют *асцидиатные* плодолистики, которые нередко называют еще *пельтатными* (щитовидными). Примордий такого плодолистика быстро приобретает вид кольцевого валика (рис. 231, А, Б). В полностью асцидиатных плодолистиках дальнейший рост приводит к образованию плодо-

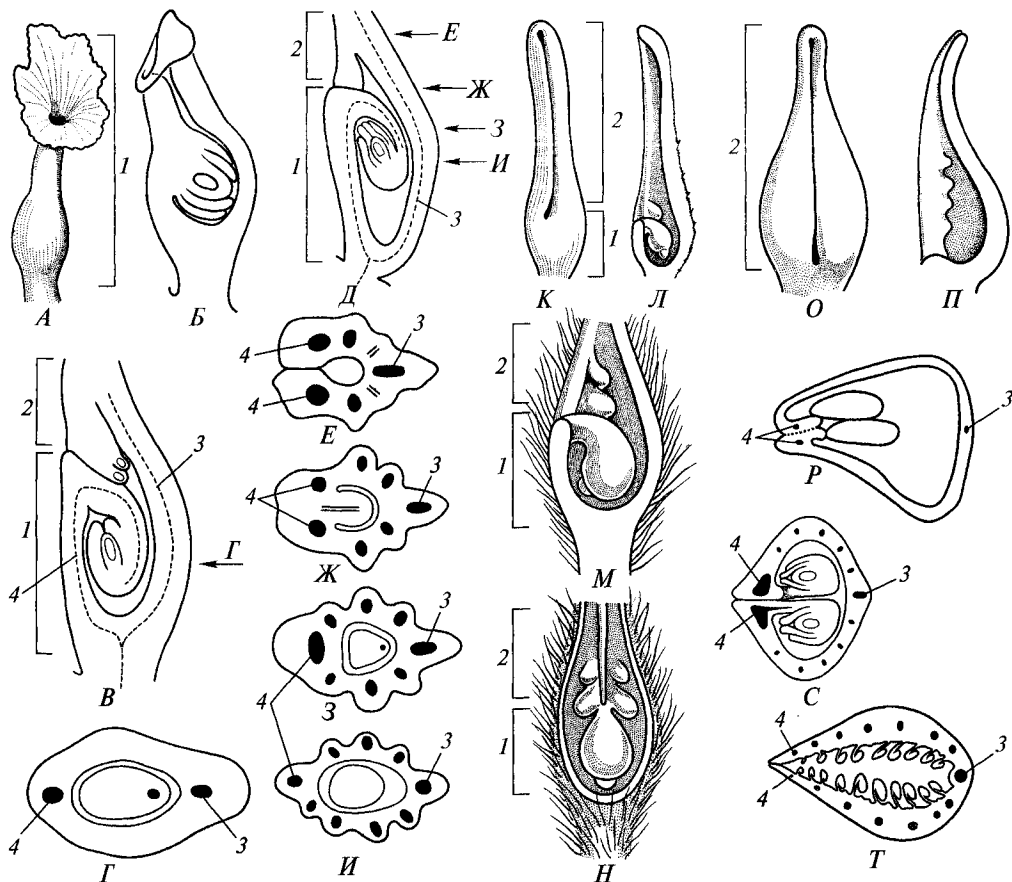


Рис. 232. Разнообразие плодолистиков:

А—Б — внешний вид и продольный разрез асцидиатного плодолистика без пликтатной зоны у *Zannichellia palustris* (Potamogetonaceae); В—Н — плодолистики с выраженными асцидиатной и пликтатной зонами; О—Т — кондупликатные плодолистики. На всех срезах (кроме Н) брюшная (вентральная) сторона плодолистика *слева*, а спинная (дорзальная) — *справа*. Проводящие пучки показаны пунктиром на В и Д и черной заливкой на Е—И и Р—Т; В, Г — *Clematis vitalba* (Ranunculaceae): продольный срез через нижнюю часть плодолистика (В) и поперечный срез через асцидиатную зону (Г) на уровне, отмеченном стрелкой на В; Д—И — *Thalictrum flavum* (Ranunculaceae): продольный срез через нижнюю часть плодолистика (Д) и серия поперечных срезов на уровнях, отмеченных стрелками на Д; К—Н — *Clematis cirrhosa*: К — внешний вид плодолистика с брюшной стороны, брюшной шов не доходит до основания плодолистика, Л — плодолистик в продольном разрезе, М — нижняя часть плодолистика в разрезе, Н — вид плодолистика изнутри с удаленной спинной стенкой, брюшной шов на заднем плане; О, П — внешний вид молодого плодолистика *Delphinium requienii* (Ranunculaceae), с брюшной стороны и его продольный разрез; Р, С — поперечные срезы через плодолистики *Spiraea salicifolia* (Rosaceae) (Р) и *Delphinium elatum* (С), маргинальная плацентация; Т — поперечный срез через плодолистик *Butomus umbellatus* (Butomaceae), ламинальная плацентация; 1 — асцидиатная зона; 2 — пликтатная зона; 3 — дорсальный пучок; 4 — вентральный пучок

листика, по форме напоминающего кувшин, «горлышко» которого постгенитально зарастает или заполняется слизью; в таких плодолистиках брюшной шов не образуется (рис. 232, *A, B*). В большинстве же случаев примордий плодолистика из-за более сильного роста на спинной стороне рано приобретает форму косо срезанной пиалы (рис. 231, *B*). В дальнейшем неравномерный рост приводит к тому, что отверстие плодолистика становится вертикальным, а затем и щелевидным (рис. 231, *Г, Д*), и наконец, края срастаются друг с другом. В результате плодолистик имеет нижнюю *асцидиатную* часть с конгенитально сросшимися краями и верхнюю — *пликатную* с постгенитально сросшимися в брюшной шов краями (рис. 232, *B—H*). Относительные размеры этих зон сильно различаются у разных видов. Например, у одних представителей семейства Winteraceae (винтеровые) более развита пликатная зона, а у других — асцидиатная.

Одни авторы считают исходным типом плодолистика кондупликатный, а другие — асцидиатный.

Плодолистик имеет завязь, в полости которой находятся семязачатки, и рыльце — участок, воспринимающий пыльцевые зерна и регулирующий процессы их прорастания. Рыльце может быть расположено на верхушке завязи (например, у *Ranunculus* — лютика) или даже избегать вдоль брюшного шва (у *Degeneria* — см. рис. 317, *Г*, а также у некоторых Winteraceae рыльцевая поверхность протягивается почти по всей зоне постгенитального срастания краев плодолистика). Нередко между рыльцем и завязью находится узкая удлиненная не имеющая семязачатков часть плодолистика — *стилодий*. Плодолистики со стилодием считают эволюционно более продвинутыми. Стилодий всегда прикреплен к морфологической верхушке завязи, однако у некоторых растений завязь односторонне разрастается со спинной стороны плодолистика, а ее брюшная сторона остается очень короткой. Тогда кажется, что стилодий прикреплен при основании плодолистика, и такой стилодий называют *гинобазическим* (см. рис. 223, *Е*). Иногда плодолистик имеет *ножку*, что считают чертой примитивности (например, у *Degeneria*). Однако у некоторых форм очень длинная ножка плодолистика, несомненно, возникла вторично.

Место прикрепления семязачатков называют *плацентой*, а характер их расположения в завязи — *плацентацией*. В апокарпном гинецее плацентация чаще всего *краевая*, или *маргинальная*, то есть семязачатки прикреплены на внутренней стороне плодолистика вдоль его краев. В кондупликатном плодолистике семязачатки расположены на внутренней стороне брюшного шва (см. рис. 232, *P, C*). Если у плодолистика выражены асцидиатная и пликатная зоны, то краевая плацента часто принимает U-образную форму (см. рис. 232, *Н*). Если в таком плодолистике семязачаток один, то он обычно находится на брюшной стороне в месте перехода асцидиатной зоны в пликатную (см. рис. 232, *Д*). Если ширина области срастания краев плодолистика велика, то семязачатки могут располагаться несколько отступая от края, т. е. *субмаргинально*, как у дегенерии, многих винтеровых. При *ламинальной* плацентации семязачатки не приурочены к краю плодолистика, а расположены на его внутренней поверхности (см. рис. 232, *Т*). Частные случаи ламинальной плацентации — *диффузная*, при которой семязачатки расположены почти *по всей* внутренней поверхности завязи, и *дорзальная*, при которой семязачаток или семязачатки прикреплены вдоль средней жилки плодолистика.

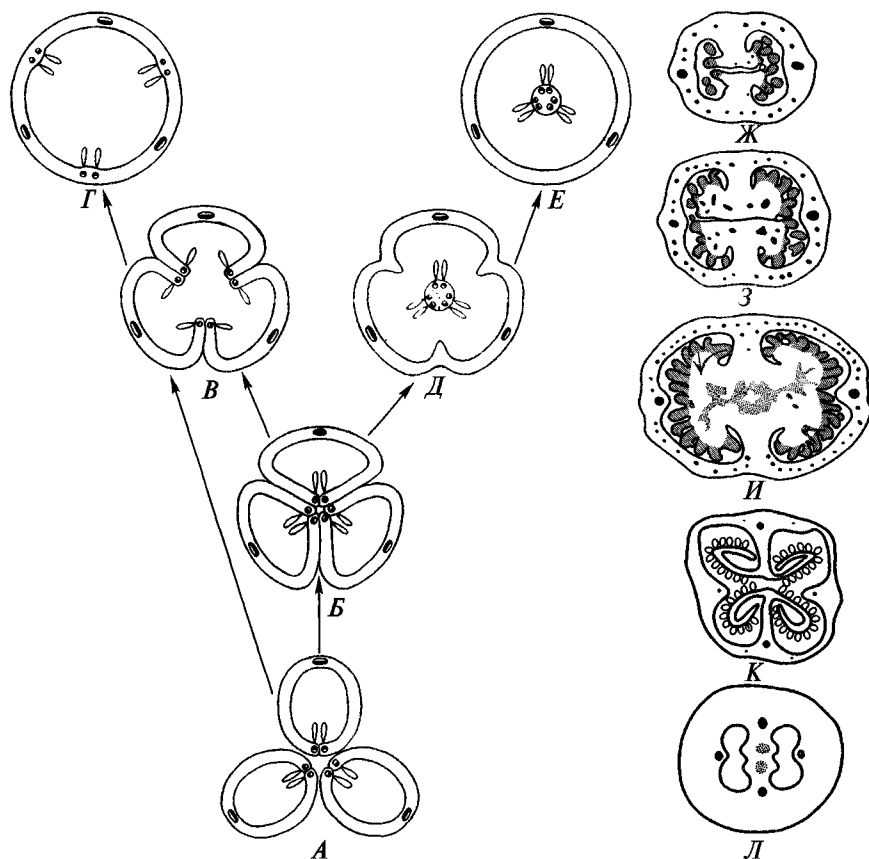


Рис. 233. Поперечные срезы завязей:

А—Е — типы гинецея и их вероятные эволюционные взаимоотношения (по А.Л.Тахтаджяну): А — апокарпный, Б—Е — ценокарпный, Б — синкарпный, В, Г — паракарпный, Д, Е — лизикарпный; Ж—И — серия поперечных срезов через гинецей из двух плодolistиков у *Digitális lutea* (Scrophulariaceae); Ж, З — симпликатная зона, И — расположенная ниже ее синасцидиатная зона (обе зоны фертильные); К, Л — срезы гинецея из двух плодolistиков у *Columnea* sp. (Gesneriaceae); К — симпликатная зона, Л — расположенная ниже ее стерильная синасцидиатная зона

Срастание плодolistиков в ценокарпном гинецее может захватывать только завязи (например, у *Caryophyllaceae* — гвоздичных), а может распространяться и на стилодии (например, у *Compositae* — сложноцветных). Сросшиеся стилодии называют *столбиком*¹. Дальнейшее срастание плодolistиков ведет к объединению рылец и формированию единого головчатого рыльца. Чаще всего срастание плодolistиков друг с другом конгенитальное (см. рис. 231, Е). Постгенитальное срастание плодolistиков характерно для многих однодольных, для представителей порядка *Gentianales* и некоторых других двудольных. При постгенитальном срастании плодolistики иногда срастаются только в области рылец, а их завязи остаются свободными (например, у многих *Arosynapseae* — кутровых).

¹ Как и стилодий, столбик может быть гинобазическим, если имело место одностороннее разрастание завязей плодolistиков со спинной стороны.

Согласно классификации А.Л.Тахтаджяна (рис. 233, А—Е), по строению завязи среди ценокарпных гинецеев различают синкарпные, паракарпные и лизикарпные гинецеи. Эта весьма удобная и широко используемая классификация основана на представлении о том, что гинецей состоит из кондупликатных плодолистиков. В *синкарпном* гинецее замкнутые плодолистики срастаются своими боковыми поверхностями так, что каждый из них формирует отдельное гнездо завязи. Краевая плацентация в синкарпном гинецее выглядит как *центрально-угловая*. В *паракарпном* гинецее каждый плодолистик раскрыт и сросся с соседними плодолистиками краями, в результате чего завязь одногнездная. Краевая плацентация в паракарпном гинецее выглядит как *постенная*, или *париетальная*. Предполагают, что паракарпный гинецей в ходе эволюции возник из синкарпного путем «размыкания» брюшных швов уже сросшихся между собой боковыми поверхностями плодолистиков либо из апокарпного при «размыкании» брюшных швов плодолистиков в ходе их срастания краями или в результате срастания исходно раскрытых плодолистиков. В ряде эволюционных линий имело место и возникновение синкарпного гинецея из паракарпного. *Лизикарпным* называют одногнездный гинецей, имеющий в центре колонку, к которой прикрепляются семяпочки (*колончатая* плацентация). Поскольку принимается, что лизикарпный гинецей возникает из синкарпного вследствие разрушения перегородок между гнездами, колончатую плацентацию считают производной от центрально-угловой плацентации. У представителей семейства Caryophyllaceae (гвоздичные) с лизикарпным гинецеем разрушение перегородок можно наблюдать в ходе морфогенеза цветка. В семействе Primulaceae (первоцветные) перегородки в морфогенезе цветка не образуются, поэтому об их разрушении можно говорить лишь в эволюционном плане.

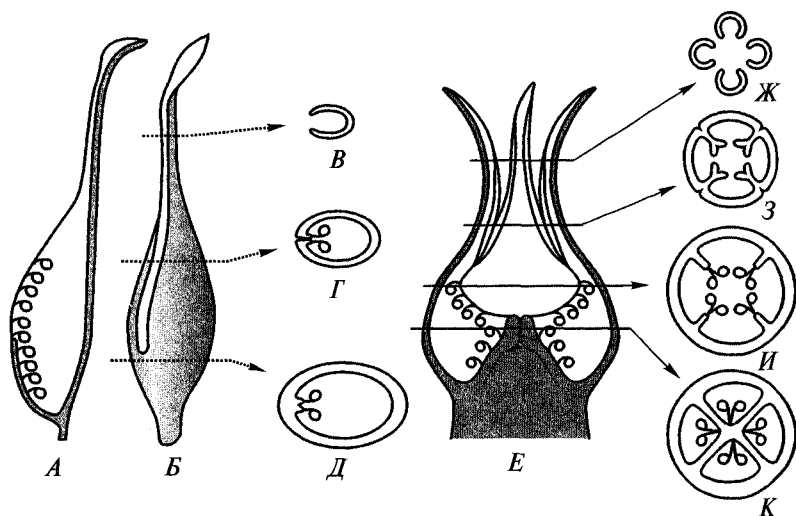


Рис. 234. Строение свободного плодолистика с фертильной асцидиатной и пликатной зонами (А—Д) и гинецея из сросшихся плодолистиков такого типа (Е—К):

А — плодолистик в продольном сечении, брюшная сторона слева; Б — внешний вид плодолистика со стороны брюшного шва; В, Г — поперечные срезы через пликатную зону; Д — через асцидиатную зону (В — стилодий, Г, Д — завязь); Е — гинецей в продольном разрезе; Ж—К — он же на серии поперечных срезов (И — симпликатная зона, К — синасцидиатная зона)

Для описания структуры гинецея из сросшихся плодолистиков часто используют и другую систему понятий, предложенную В.Ляйнфельнером, который исходил из того, что плодолистик обычно имеет нижнюю асцидиатную и верхнюю пликатную зоны (рис. 234). Все гинецеи из сросшихся плодолистиков в рамках этой системы понятий называют синкарпными. При срастании плодолистиков в завязи могут быть представлены соответственно нижняя *синасцидиатная* и верхняя *симплекатная* зоны. Синасцидиатная зона исходно многогнездная (число гнезд равно числу плодолистиков), но может становиться одногнездной при вторичном исчезновении перегородок (у гвоздичных). Симплекатная зона исходно одногнездная, поскольку плодолистики здесь не замкнуты. Иногда в ходе развития цветка края плодолистиков заворачиваются внутрь и постгенитально срастаются друг с другом, делая и симплекатную зону завязи многогнездной.

Поперечный срез, проведенный через синасцидиатную зону завязи, выглядит как срез завязи синкарпного (по терминологии А.Л. Тахтаджяна) гинецея,

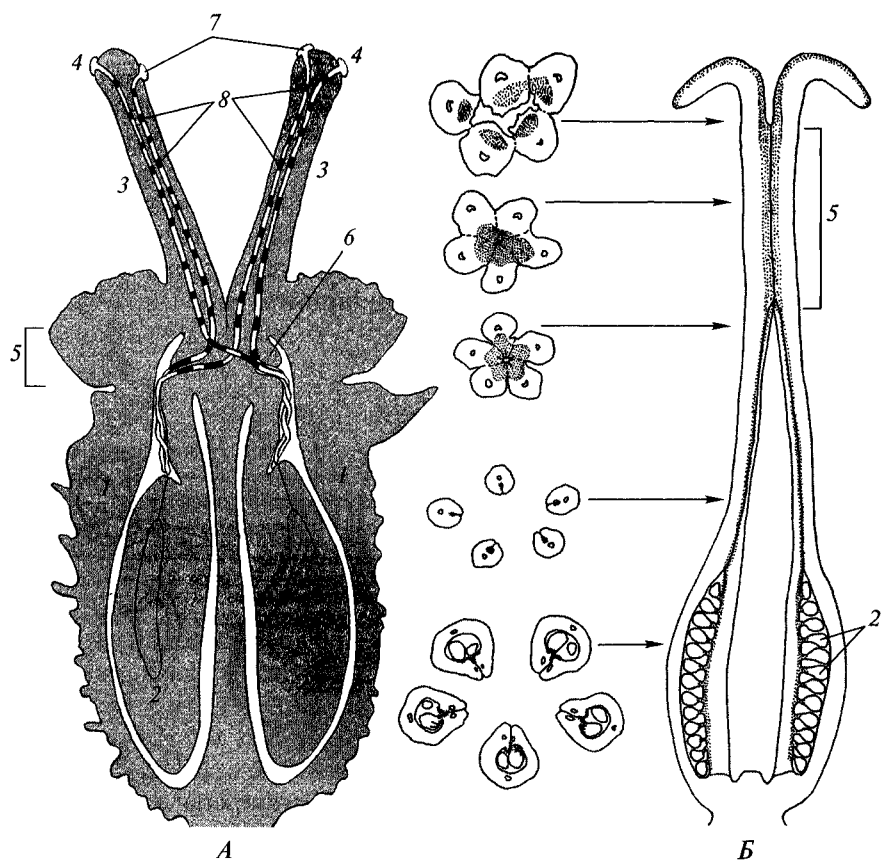


Рис. 235. Компитум в гинецеях с разными вариантами срастания плодолистиков:

А — продольный срез гинецея из двух плодолистиков у *Daucus carota* (Umbelliferae); Б — *Brachychiton bidwillii* (Malvaceae) — продольный и серия поперечных срезов через гинецей, проводниковая ткань показана точками; 1 — стенка завязи; 2 — фертильные семязпочки; 3 — стилодии; 4 — рыльца; 5 — компитум; 6 — стерильные семязпочки; 7 — проросшие на рыльце пыльцевые зерна; 8 — отложения каллозы в пыльцевых трубках

а поперечный срез через симпликатную зону — как срез паракарпного гинецея (см. рис. 233, Ж—Л). Различия между этими типами гинецея, таким образом, отражают специфику вертикальной зональности в структуре завязи. Фертильными, то есть несущими семяпочки, бывают обе зоны, но в типичном синкарпном гинецее сильно развита и фертильна синасцидиатная зона, а в типичном паракарпном — симпликатная.

Наличие в гинецее стерильной симпликатной зоны имеет большое функциональное значение. К симпликатной зоне приурочен так называемый *компитум* — особый участок, в котором на некотором протяжении объединяются пути роста пыльцевых трубок, проросших на рыльцах разных плодолистиков (рис. 235). В результате пыльцевые трубки, начавшие рост на одном рыльце, могут достичь семяпочек во всех гнездах завязи. Это существенно повышает надежность опыления. Кроме того, все пыльцевые трубки, растущие в одном гинецее, получают возможность конкурировать друг с другом. Первыми к семяпочкам попадают пыльцевые трубки, имеющие большую скорость роста, независимо от того, на каком рыльце они проросли. Считают, что наличие компитума — одно из важнейших адаптивных преимуществ ценокарпного гинецея по сравнению с апокарпным.

Васкулатура плодолистиков весьма разнообразна. В апокарпном гинецее у кондупликатных плодолистиков в типичном случае развиты три главных проводящих пучка (см. рис. 232, Р, С) — один спинной (дорзальный) и два брюшных (вентральных); параллельно им могут проходить и другие пучки. Пучки, идущие к семяпочкам, обычно ответвляются от брюшных пучков. При срастании плодолистиков между собой их проводящие системы могут оставаться независимыми, но нередко брюшные пучки соседних плодолистиков попарно объединяются друг с другом. В асцидиатной зоне плодолистика часто развит, помимо дорзального, лишь один вентральный пучок (см. рис. 232, Г).

Верхней называют завязь, которая не срастается с другими частями цветка (рис. 236, А, Б). Цветок с верхней завязью может быть *подпестичным*, если элементы околоцветника и андроеца прикрепляются к цветоложу ниже завязи (рис. 236, А), или *околопестичным*, если гинецей расположен свободно в центре вогнутого гипантия, по краю которого прикрепляются прочие части цветка (рис. 236, Б). *Нижней* называют завязь, от верхушки которой отходят тычинки, элементы околоцветника или гипантий (рис. 236, Г). Цветок в этом случае называют *надпестичным*. Выделяют также *полунижнюю* завязь (рис. 236, В), лишь в верхней части свободную от других элементов цветка.

Цветки с апокарпным гинецеем, как правило, имеют верхнюю завязь. У цветков с ценокарпным гинецеем наблюдаются все три типа. Исходным типом завязи покрытосеменных считают верхнюю. Нижняя (и полунижняя) завязь могла возникнуть тремя способами: 1) конгенитальное срастание стенки завязи с основаниями элементов околоцветника и тычинок (рис. 236, Д—К); 2) конгенитальное срастание стенки завязи с гипантием; 3) инвагинация цветоложа (рис. 236, Л—Н). В последнем случае участок цветоложа, к которому прикреплены плодолистики, преобразуется из выпуклого в вогнутый. Выяснение того, какой из трех вариантов реализовался в конкретной линии эволюции, — весьма сложная и не всегда решаемая задача.

Семяпочки покрытосеменных могут иметь два или один интегумент. Соответственно их называют *битегмальными* и *унитегмальными*. Первые считают

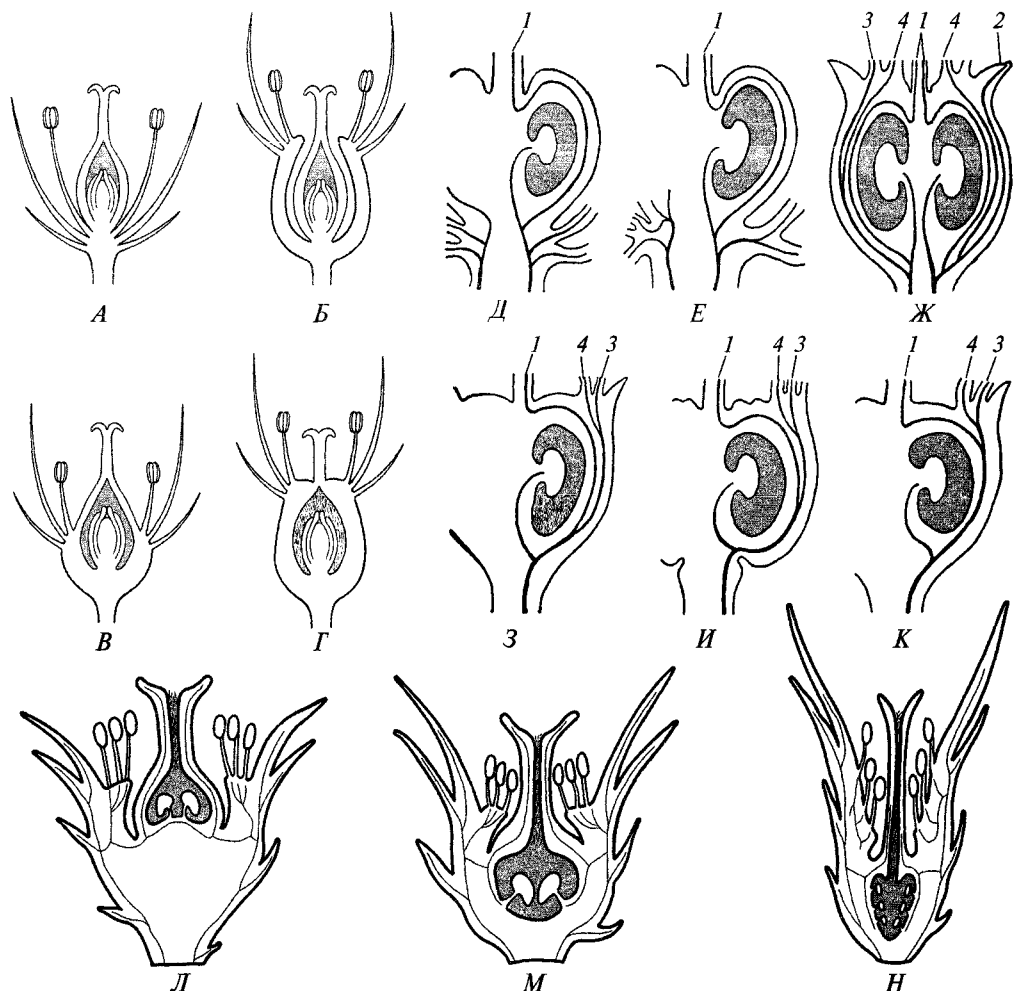


Рис. 236. Нижняя завязь и пути ее формирования:

А—Г — схемы продольных срезов цветков с верхней (А, Б), полунижней (В) и нижней (Г) завязью; Д—К — схемы продольных срезов цветков представителей семейства Ericaceae, показывающие возникновение нижней завязи путем прирастания оснований чашелистиков, лепестков и тычинок к гинецею (Д — *Orthilia secunda*, Е — *Andróméda glaucophylla*, Ж — *Gaylussacia frondosa*, З — *Vaccinium vacillans*, И — *V. pennsylvanicum*, К — *V. macrocarpon*). На Д и Е завязь верхняя, на Ж—К — нижняя; в ряду Е—К проводящие пучки элементов околоцветника и тычинок все более срастаются с пучками плодolistиков и между собой; 1 — дорсальный (спинной) пучок плодolistика; 2 — средняя жилка чашелистика; 3 — проводящий пучок, ведущий к лепестку; 4 — пучок, ведущий к тычинке; Л—Н — схемы продольных срезов цветков Sactaceae, показывающие происхождение нижней завязи путем инвагинации цветоложа: Л, М — виды архаичного рода *Pereskia*, Н — типичный представитель семейства. Полость завязи везде показана серым цветом

более примитивными. Переход от битегмальных к унитегмальным семязпочкам у цветковых не связан с прирастанием внутреннего интегумента к нуцеллусу (как у голосеменных). Он может быть результатом утраты одного из двух интегументов или их полного конгенитального срастания. Семязпочки делят

на *красинуцеллятные* (с массивным нуцеллусом; более примитивный тип) и *тенуинуцеллятные* (мegasпороцит сверху и сбоку окружен единственным слоем клеток нуцеллуса, причем эти клетки нередко разрушаются до оплодотворения). Существуют семязпочки, сочетающие черты красси- и тенуинуцеллятных.

По форме выделяют несколько типов семязпочек (рис. 237, А—Е). В *ортотропной*, или прямой, семязпочке фуникулус, халаза и микропиле находятся на одной прямой. *Анатропная* семязпочка (наиболее обычный тип) изогнута в области халазы, ее фуникулус срастается с интегументом, а микропиле обращено

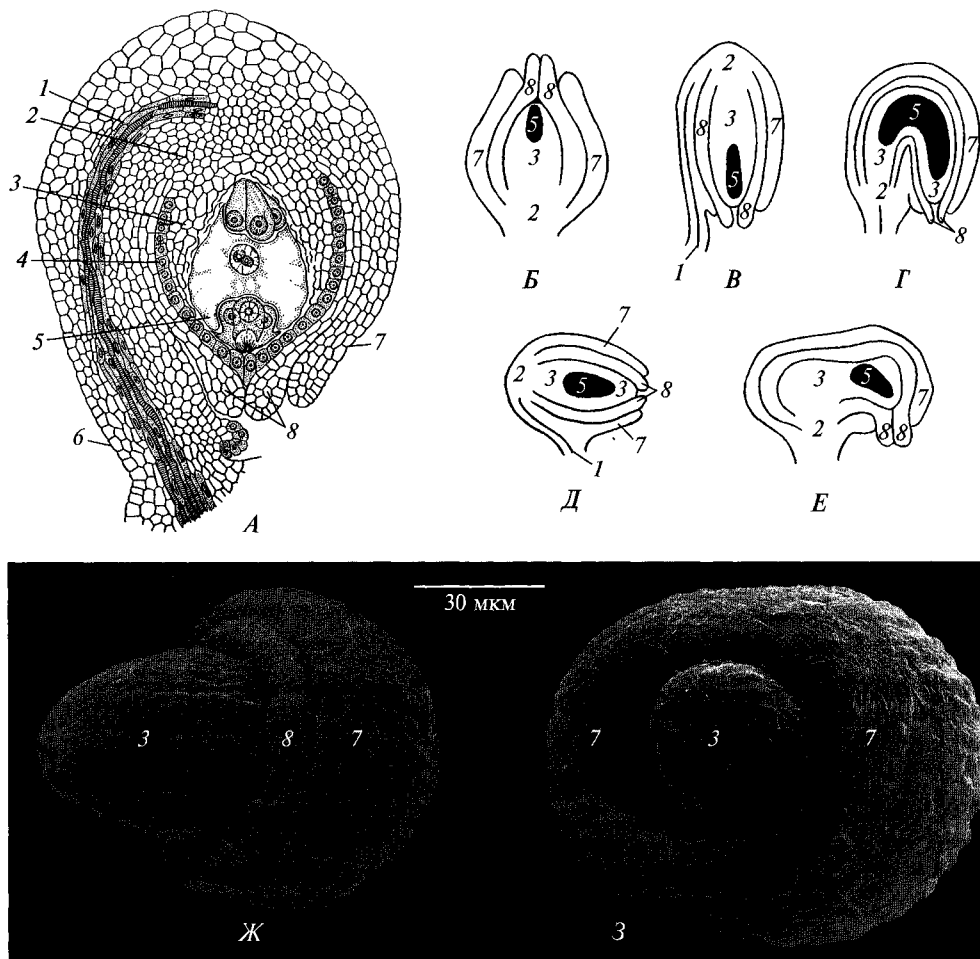


Рис. 237. Строение и развитие семязпочек:

А — анатропная семязпочка *Scilla sibirica* на продольном срезе; Б—Е — схемы продольных срезов ортотропной (Б), анатропной (В), амфитропной (Г), гемитропной (Д), кампилотропной (Е) семязпочек; Ж, З — последовательные стадии развития семязпочки *Coronilla securidaca* (на З наружный интегумент сильно увеличился и скрывает внутренний); 1 — проводящий пучок; 2 — халаза; 3 — нуцеллус; 4 — эпидерма нуцеллуса; 5 — женский гаметофит; 6 — фуникулус; 7 — наружный интегумент; 8 — внутренний интегумент

к плацете. В *амфитропной* семязпочке микропиле обращено к плацете из-за того, что сильно изогнуты интегументы и нуцеллус. В *гемитропной* семязпочке, в отличие от анатропной, фуникулус прирастает к наружному интегументу лишь на часть длины последнего. В *кампилотропной* семязпочке фуникулус расположен перпендикулярно основанию нуцеллуса, а верхняя часть нуцеллуса и интегументов изогнута так, что микропиле обращено к плацете. Ориентация микропиле в сторону плаценты связана с тем, что вдоль нее обычно растут пыльцевые трубки. У растений с ортотропными семязпочками их микропиле прилегает к противоположной плацете (у форм с паракарпным гинецеем) или к верхушке завязи (у форм с единственной базальной семязпочкой), либо полость завязи занята слизью, через которую могут расти пыльцевые трубки. Проводящая система семязпочки в целом развита слабо. Часто единственный пучок выражен только в фуникулусе. Это не позволяет уверенно судить о симметрии семязпочек, но скорее всего покрытосеменные — радиоспермические растения.

В ходе развития семязпочек интегументы возникают в виде кольцевых валиков, окружающих нуцеллус (рис. 237, Ж, З)

5.1.4. Гаметофиты и половой процесс

Мужской гаметофит

Большинству двудольных присущ симультанный тип микроспорогенеза, в результате которого обычно формируется тетраэдрическая тетрада микроспор. Для однодольных более характерен сукцессивный тип, приводящий к формированию изобилатеральных, крестообразных, ромбических, Т-образных или линейных тетрад.

Находясь в гнезде пыльника, микроспора делится на более крупную сифоногенную и гораздо более мелкую, погруженную в нее спермиогенную клетки, образуя сильно редуцированный эндоспорический мужской гаметофит, или пыльцевое зерно (рис. 238, А—З). Спермиогенная клетка дает начало двум *спермиям*. Если деление спермиогенной клетки происходит до вскрывания пыльника, то пыльцу называют *трехклеточной* (например, у злаков), а если после прорастания пыльцевого зерна на рыльце — то *двухклеточной* (например, у лилии).

Пыльцевые зерна покрытосеменных чаще всего сфероидальные или эллипсоидальные и почти всегда безмешковые. Экзина покрытосеменных имеет чрезвычайно разнообразную скульптуру и довольно сложное и разнообразное внутреннее строение, резко отличающее ее от экзины других семенных растений. Полости, которые обычно имеются в экзине, могут содержать вещества, играющие важную роль в процессе узнавания пыльцевых зерен и регуляции их прорастания на рыльце. Характер поверхности и особенности тонкой структуры экзины широко используют в систематике, а также в диагностике дисперсных пыльцевых зерен. На поверхности экзины может быть развит дополнительный слой — *трифина*.

В оболочках пыльцевых зерен большинства покрытосеменных развиты апертуры. Их положение — один из важных таксономических признаков (рис. 238, Л—Р). У большинства однодольных и наиболее примитивных двудольных развита единственная апертура на дистальном полюсе пыльцевого зерна. Бо-

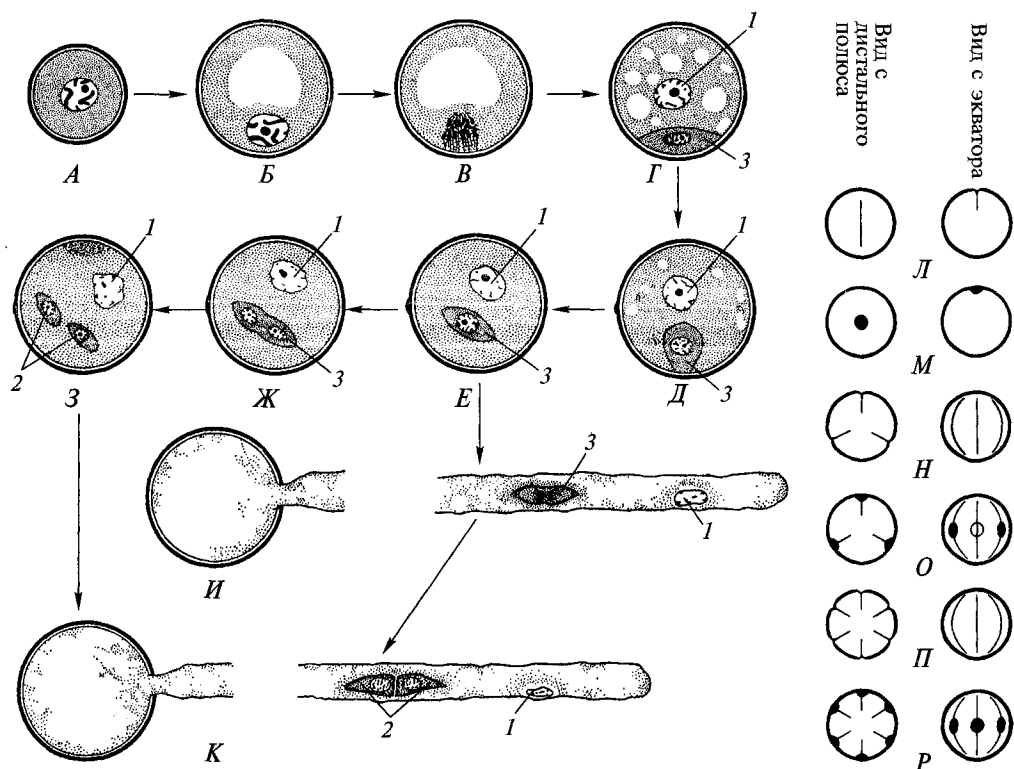


Рис. 238. Развитие мужского гаметофита (А—К) у растений с двухклеточной пыльцой (А—Е, И, К) и у растений с трехклеточной пыльцой (А—З, К). Разнообразие апертур пыльцевых зерен (Л—Р): Л — дистально-однобороздное, М — дистально-однородное, Н — зонально-трихбороздное, О — зонально-трихбороздноорое, П — зонально-многобороздное, Р — зонально-многобороздноорое пыльцевое зерно; 1 — ядро сифонгенной клетки; 2 — спермии; 3 — спермиогенная клетка

лее примитивный тип дистальной аперттуры — удлиненная *дистальная борозда* (сулькус), как у магнолии, лилии или ландыша (рис. 238, Л; 239, А, Б), а эволюционно продвинутый — округлая *пора* (рис. 238, М). Наиболее обычный тип пыльцевых зерен высших двудольных — с тремя аперттурами, расположенными зонально (т.е. между дистальным и проксимальным полюсами). Среди зонально-апертурных пыльцевых зерен более примитивны те, которые имеют вытянутые меридионально борозды (*кольны*), как у платана, лотоса, крестоцветных (рис. 238, Н; 239, В, Г).

Нередки и зонально-трихпоровые пыльцевые зерна (рис. 239, Ж). Многие представители высших двудольных имеют сложные аперттуры, которые состоят из различающихся по очертаниям экзоаперттуры и эндоаперттуры (первая захватывает наружные слои экзины, а вторая — внутренние). Так, в трихбороздноорых пыльцевых зернах (рис. 238, О; 239, Д, Е) экзоаперттура вытянута меридионально (борозда), а эндоаперттура (ора) — округлая или эллиптическая. К числу эволюционно продвинутых типов относят зонально-многоаперттурные (238, П, Р) и глобально-многоаперттурные пыльцевые зерна. При глобальном расположении аперттур они равномерно распределены по поверхно-

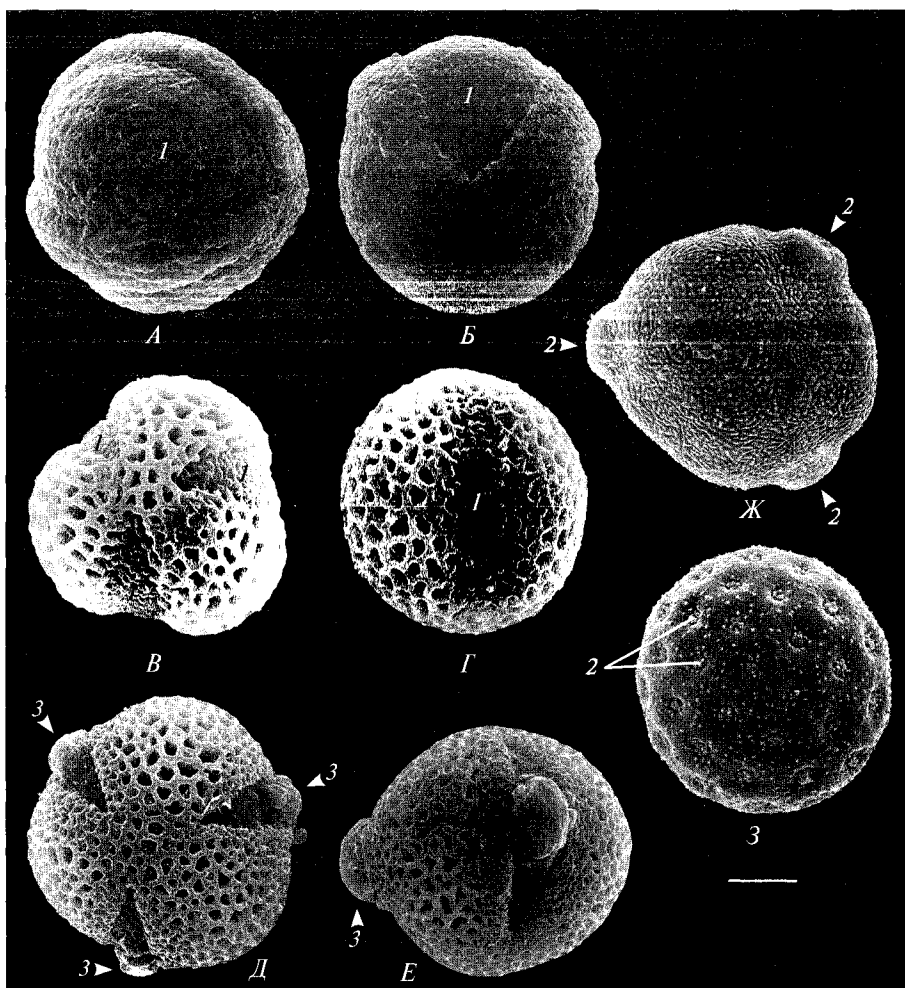


Рис. 239. Пыльцевые зерна:

А, Б — дистально-однобороздчатое (*Convallaria majalis*, Asparagaceae) с дистального полюса (А) и с экватора (Б); В, Г — зонально-трехбороздчатое (*Bunias orientalis*, Cruciferae) с полюса (В) и с экватора (Г); Д, Е — зонально-трехбороздноороевое (*Euonymus verrucosa*, Celastraceae) с полюса (Д) и с экватора (Е); Ж — зонально-трехпорчатое (*Betula pubescens*, Betulaceae) с полюса; 3 — глобально-многопорчатое (*Chenopodium* sp., Amaranthaceae); 1 — борозда; 2 — пора; 3 — выступающий из оры участок растянувшейся интины. Масштабный отрезок (единый для всех изображений) равен 5 мкм

сти пыльцевого зерна (например, у видов *Chenopodium* — мари, рис. 239, 3). Пыльцевые зерна, обладающие плохо развитой по всей поверхности экзиной, обычно называют безапертурными, но точнее их можно охарактеризовать как омниапертурные. Таковы пыльцевые зерна многих водных растений (например, *Zostera*).

Обычно тетрады микроспор или пыльцевых зерен распадаются еще внутри пыльника. Однако есть немало растений, пыльца которых распространяется в тетрадах (например, Winteraceae — винтеровые, большинство Ericaceae — верес-

ковых, Juncaceae — ситниковые). Очень редко пыльца распространяется в диадах (Scheuchzeriaceae — шейхцериевые). У ряда растений несколько или много тетрад образуют единую структуру, которую называют *полиадой*. Иногда все пыльцевые зерна в гнезде пыльника объединяются в так называемый *поллиний*.

Женский гаметофит

В нуцеллусе семязпочки чаще всего дифференцируется единственный мегаспороцит, из которого в результате мейоза и цитокинеза возникает, как правило, линейная тетрада мегаспор (рис. 240, А—Г). Одна из них, обычно та, что лежит ближе к халазе семязпочки, прорастает, образуя женский гаметофит, а остальные три отмирают (рис. 240, Д—Л; рис. 241). В этом случае говорят

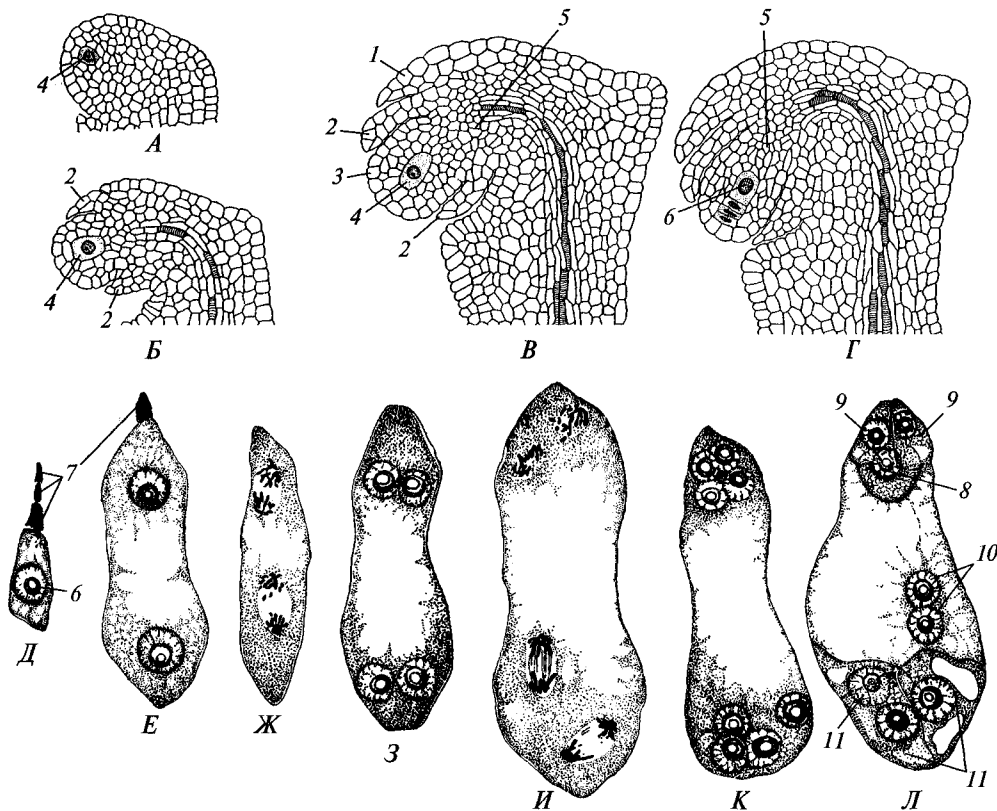


Рис. 240. Мегаспорогенез (А—Д) и развитие женского гаметофита (Е—Л) у *Beschorneria bracteata* (А—Г) и *Papaver somniferum* (Д—Л):

А — семязпочка до заложения интегументов; Б — она же после заложения интегументов; В — она же перед мейозом в мегаспороците; Г — тетрада мегаспор в нуцеллусе; Д — тетрада мегаспор с тремя отмершими халазальными мегаспорами; Е — гаметофит после первого митоза; Ж — второй митоз; З — гаметофит после второго митоза; И — третий митоз; К — гаметофит после третьего митоза; Л — сформированный зародышевый мешок; 1 — наружный интегумент; 2 — внутренний интегумент; 3 — нуцеллус; 4 — мегаспороцит; 5 — халаза; 6 — халазальная мегаспора; 7 — отмирающие мегаспоры на микропиллярной стороне тетрады; 8 — яйцеклетка; 9 — синергиды; 10 — полярные ядра; 11 — антиподы

Типы женского гаметофита	Мегаспорогенез			Развитие женского гаметофита			
	1	2	3	4	5	6	7
Моноспорический (<i>Polygonum</i> -типа)							
Биспорический (<i>Allium</i> -типа)				×			
Тетраспорический (<i>Adoxa</i> -типа)				×	×		

Рис. 241. Развитие моно-, би- и тетраспорических женских гаметофитов:

1 — материнская клетка мегаспор; 2 — после первого деления мейоза; 3 — после второго деления мейоза; 4—6 — развитие женского гаметофита; 7 — сформированный гаметофит

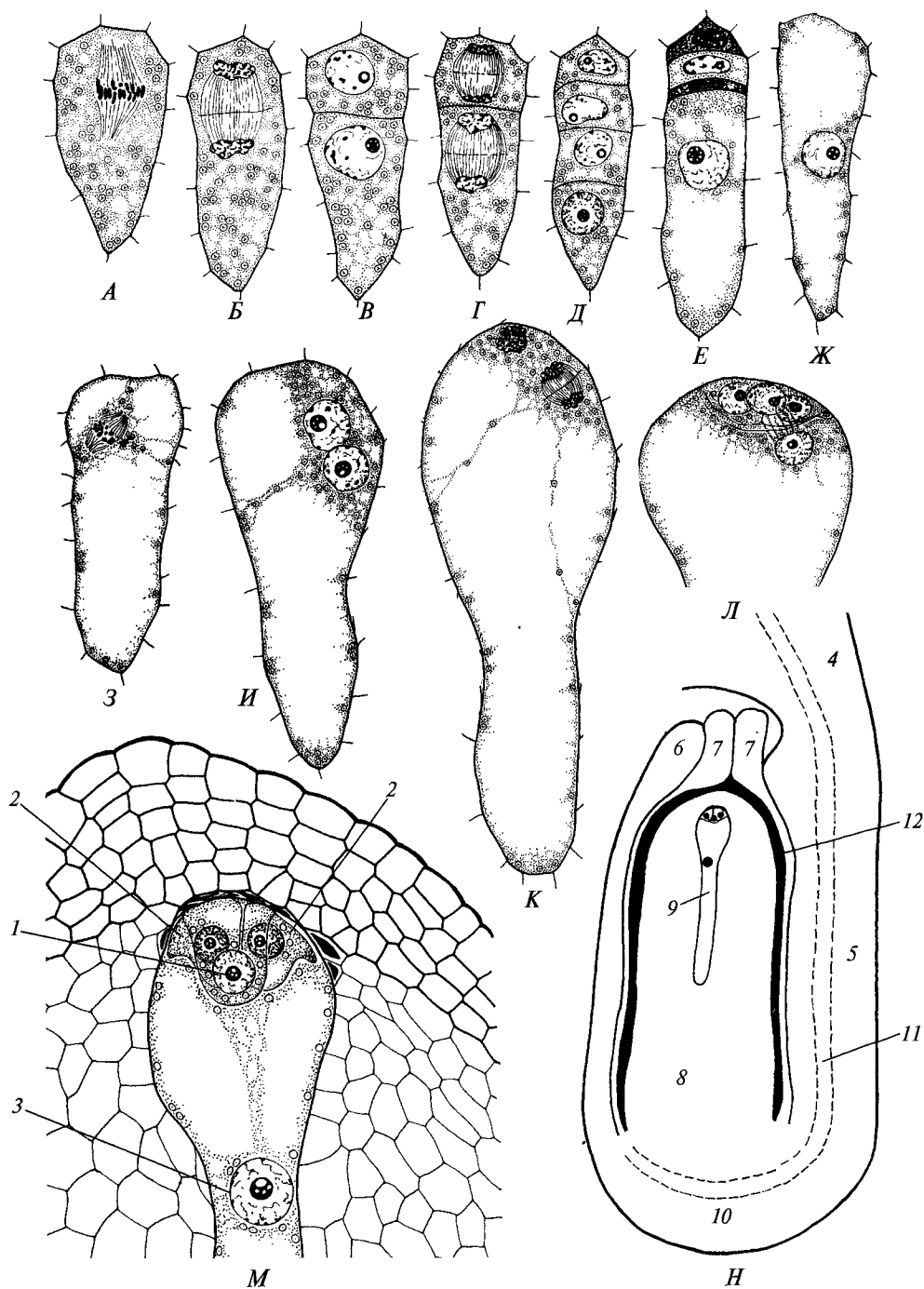
о *моноспорическом* женском гаметофите. У растений, имеющих *биспорический* женский гаметофит, лишь первое деление мейоза сопровождается цитокинезом, и в результате образуются две двухядерные клетки (см. рис. 241). Одна из них, обычно халазальная, дает начало гаметофиту. При образовании *тетраспорического* женского гаметофита мейоз вообще не сопровождается цитокинезом (см. рис. 241), и клетка, содержащая 4 гаплоидных ядра, непосредственно дает начало женскому гаметофиту.

Женский гаметофит покрытосеменных называют *зародышевым мешком*. На ранних этапах развития он всегда имеет ценоцитное строение (см. рис. 240, *К*). Разделение его на клетки обычно происходит лишь после завершения всех митозов. Женские гаметофиты покрытосеменных весьма разнообразны. Выделяют около 15 типов зародышевых мешков, которые называют по роду, у которо-

Рис. 242. Мегаспорогенез и формирование женского гаметофита *Schisandra*-типа у *Nuphar lutea* (кубышки):

А, Б — первое деление мейоза; *В* — диада клеток после первого деления мейоза; *Г* — второе деление мейоза; *Д* — тетрада мегаспор; *Е* — халазальная мегаспора тетрады сильно увеличена; *Ж* — халазальная мегаспора перед первым митозом; *З* — первый митоз; *И* — гаметофит после первого митоза; *К* — второй митоз; *Л* — микропилярная часть гаметофита после второго митоза; *М* — микропилярная часть сформированного гаметофита; *Н* — схема продольного среза через семязпочку с зародышевым мешком; *1* — яйцеклетка; *2* — синергиды; *3* — единственное полярное ядро; *4* — свободная часть фуникулуса; *5* — часть фуникулуса, приросшая к наружному интегументу; *6* — наружный интегумент; *7* — внутренний интегумент; *8* — нуцеллус; *9* — зародышевый мешок; *10* — халаза; *11* — проводящий пучок; *12* — пространство между нуцеллусом и интегументом

го они были впервые описаны. Примерно 80 % изученных видов покрытосеменных имеют зародышевый мешок Polygonum-типа (см. рис. 240, Д—Л; 241; 244, А). Это моноспорический зародышевый мешок, при образовании которого ядро мегаспоры трижды митотически делится, давая начало 8 гаплоидным яд-



рам, составляющим две группы: 4 ядра находятся в микропиларном конце зародышевого мешка и 4 — в халазальном (см. рис. 240, К). Затем одно ядро из каждой группы смещается к центру гаметофита. Это — *полярные ядра*. После завершения миграции ядер происходит цитокinesis. Сформированный зародышевый мешок состоит из 7 клеток. На его микропиларном конце находится небольшая *яйцеклетка*, к которой с двух сторон примыкают *синергиды*. Основной объем женского гаметофита занимает сильно вакуолизированная *центральная клетка*, исходно имеющая два *полярных ядра*, которые могут сливаться друг с другом, образуя *вторичное*, или *центральное* ядро зародышевого мешка. На халазальном конце симметрично яйцеклетке с синергидами расположены три *антиподы*. Они могут играть важную роль в получении зародышевым мешком питательных веществ. Строение антипод очень разнообразно. Иногда это крупные клетки с гигантскими ядрами с политенными хромосомами. Клетки антипод могут также становиться многоядерными. Иногда, напротив, антиподы мелкие и быстро отмирают. У некоторых растений антиподы образуют выросты, выполняющие гаусториальную функцию. В ряде случаев похожие преобразования претерпевают синергиды (или одна из синергид).

Для целого ряда архаичных покрытосеменных растений характерен моноспорический зародышевый мешок *Schisandra*-типа (рис. 242). В зародышевом мешке *Schisandra*-типа 4 ядра и 4 клетки (центральная клетка с одним полярным ядром, две синергиды, яйцеклетка).

Половой процесс

Проращивание пыльцевого зерна на рыльце начинается с его набухания. Затем сифоногенная клетка образует вырост — пыльцевую трубку, которая выходит из оболочки пыльцевого зерна через аперттуру. Пыльцевая трубка по-

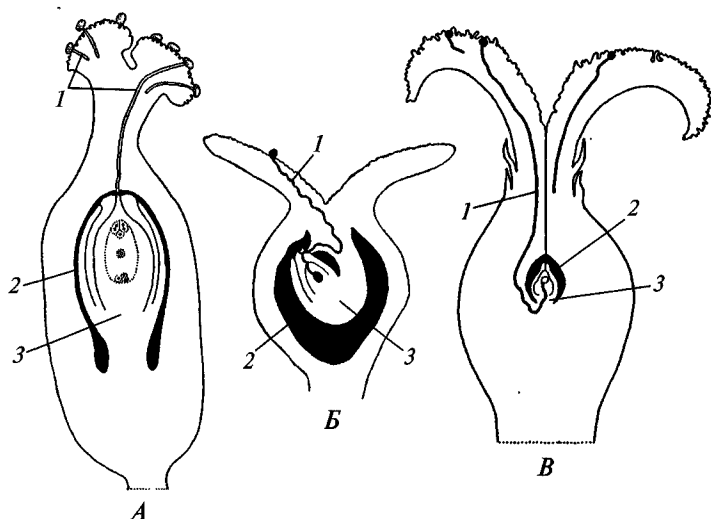


Рис. 243. Типы вставания пыльцевой трубки в семяпочку:

А — порогамия (*Polygonum* sp.); Б — мезогамия (*Ulmus* sp.); В — халазогамия (*Juglans* sp.); 1 — пыльцевая трубка; 2 — полость завязи; 3 — халаза семяпочки

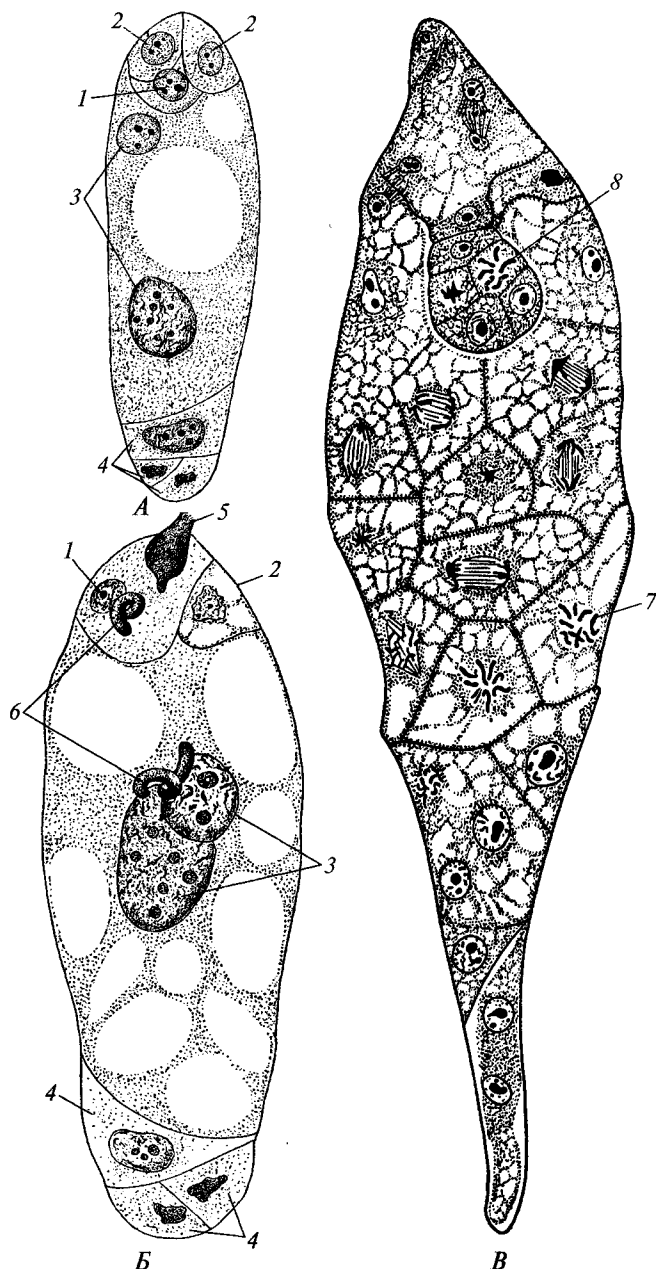


Рис. 244. Двойное оплодотворение и начало развития зародыша и эндосперма у растений с женским гаметофитом *Polygónum*-типа (А, Б — *Lilium mártagon*, В — *Crepis capilláris*):

А — зрелый зародышевый мешок; Б — двойное оплодотворение; В — ранняя стадия развития зародыша и эндосперма; 1 — ядро яйцеклетки; 2 — синергиды; 3 — полярные ядра; 4 — антиподы; 5 — пыльцевая трубка; 6 — ядро спермия; 7 — метафазная пластинка в клетке эндосперма; 8 — метафазная пластинка в клетке зародыша. На метафазных пластинках видно, что клетки зародыша диплоидные (6 хромосом), а клетки эндосперма триплоидные (9 хромосом)

крыта растягивающейся интиной (помимо простого растяжения, очевидно, имеет место и синтез нового материала оболочки). В трубку переходит ядро сифоногенной клетки и спермии (у видов с трехклеточной пыльцой) или спермиогенная клетка (у видов с двухклеточной пыльцой — см. рис. 238, *И*); в последнем случае образование спермиев происходит в процессе роста пыльцевой трубки. Материал для роста пыльцевой трубки первоначально поступает из пыльцевого зерна, а затем из окружающих трубку тканей пестика. При формировании очень длинной трубки протопласт ее смещается вслед за растущим концом, а в самой трубке возникают «пробки» из полисахарида каллозы (см. рис. 235, *А*), которые отделяют протопласт сифоногенной клетки от опустевшего участка трубки. Рост пыльцевой трубки идет по специальной *проводниковой ткани* или по внутренней поверхности нередко заполненного слизи канала в столбике (стилодии). Процессы регуляции прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок весьма сложны и изучены недостаточно. Они основаны на молекулярных взаимодействиях между пыльцевым зерном и растущей пыльцевой трубкой и тканями пестика.

Обычно пыльцевая трубка вырастает в семяпочку через микропиле (*порогамия*, рис. 243, *А*), реже в районе халазы (*халазогамия*, рис. 243, *В*) или сбоку, через интегумент (*мезогамия*, рис. 243, *Б*). Внедрившись в семяпочку, пыльцевая трубка растет к зародышевому мешку и через разрушающуюся одну синергиду проникает в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка, где вскрывается, высвобождая спермии. Ядро одного из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, образуя диплоидное ядро зиготы (рис. 244, *Б*). Из зиготы затем развивается диплоидный (рис. 244, *В*) зародыш. Ядро второго спермия сливается с полярными ядрами, в результате чего возникает первичное ядро эндосперма (рис. 244, *Б*). Часто полярные ядра сливаются сначала друг с другом, а уже потом — с ядром спермия. В зависимости от типа зародышевого мешка первичное ядро эндосперма содержит от 2 (*Schisandra*-тип) до 5 (редко даже до 15) хромосомных наборов; при зародышевом мешке *Polygonum*-типа оно триплоидное. Из центральной клетки развивается эндосперм (рис. 244, *В*). В нем накапливаются питательные вещества, позднее используемые зародышем. У некоторых покрытосеменных (например, у многих орхидных) ядро второго спермия не сливается с полярными ядрами и эндосперм не образуется.

Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого — с центральной клеткой зародышевого мешка называют *двойным оплодотворением*. Это явление было открыто С. Г. Навашиным в 1898 г. Двойное оплодотворение — один из ключевых признаков, отличающих покрытосеменные от большинства групп голосеменных.

Эмбриогенез и эндоспермогенез

Обычно первым делится первичное ядро эндосперма и несколько позже — ядро зиготы. Развитие эндосперма может идти разными путями. В одном случае вначале проходят кариокинезы, а цитокинезы наступают на более поздней стадии (*нуклеарный эндосперм*). В другом случае с самого начала за цитокинезами следуют кариокинезы (*целлюлярный эндосперм*). В третьем случае

(гелобияльный эндосперм) после первого митоза образуются две клетки. Одна из них (обращенная к микропиле) далее становится многоядерной и лишь позже разделяется на отдельные клетки; производные второй клетки либо сразу развиваются по целлюлярному типу, либо сначала из второй клетки, как и из первой, образуется многоядерная клетка.

Эндосперм покрытосеменных (вторичный эндосперм), в отличие от эндосперма других семенных растений (первичного эндосперма), не гомологичен женскому гаметофиту, так как формируется в результате оплодотворения центральной клетки женского гаметофита спермием. Поэтому эндосперм развивается только в оплодотворенных семязпочках. Это имеет большое биологическое значение, поскольку исключает преждевременное расходование ресурсов на образование запасющей ткани в неоплодотворенных семязпочках, где нет зародышей.

Относительные размеры эндосперма и зародыша зависят от вида растения и от стадии развития семени. Например, у некоторых растений на ранних стадиях развития эндосперм значительно превышает по объему зародыш (см. рис. 254, Д), но в зрелом семени занимает небольшой объем, так как питательные вещества запасены в основном в зародыше (см. рис. 254, Ж). У других растений и в зрелом семени основной запас питательных веществ содержится в эндосперме (см. рис. 256, И). У некоторых покрытосеменных растений запас питательных веществ содержится в *перисперме* — ткани, которая развивается из клеток нуцеллуса и соответственно относится к спорофиту материнского растения. Перисперм может быть развит наряду с эндоспермом (см. рис. 252, Л; 259, Г).

В развитии зародыша покрытосеменных *нет ценоцитной стадии*¹ (рис. 245). Особенности первых делений клеток и судьба их производных неодинаковы у разных покрытосеменных, но слабо связаны со строением сформированного зародыша. В любом случае формируется шаровидный предзародыш (*проэмбрио*) и обращенный к микропиле подвесок (*суспензор*), который способствует продвижению предзародыша в эндосперм (рис. 245, Ж). Из обращенной к подвеску части проэмбрио дифференцируется главный корень, на противоположной стороне — зачатки одной или двух семядолей (рис. 245, 3—К) (очень редко семядолей 3—9 или, наоборот, они отсутствуют). Между семядолями или рядом с единственной семядолей формируется апекс главного побега (рис. 245, Л). Впоследствии становится заметным и гипокотиль.

Иногда зародыш развивается без оплодотворения, то есть апомиктически. Существует несколько форм *апомиксиса*. Зародыш может развиваться из яйцеклетки, синергиды, антиподы или одной из клеток нуцеллуса или интегумента. Если женский гаметофит формируется из нормальной гаплоидной споры, то возникший из его клетки апомиктический зародыш также гаплоиден. Вырастающие из гаплоидных зародышей растения, как правило, стерильны и недолговечны. Однако апомиксису может предшествовать формирование диплоидного зародышевого мешка (из диплоидной споры, мегаспороцита или какой-либо другой клетки семязпочки). В этом случае зародыш, образующийся из неоплодотворенной клетки гаметофита, будет диплоидным, а выросшее из него растение — жизнеспособным и фертильным.

¹ Лишь у пиона первые деления ядра зиготы не сопровождаются цитокинезами.

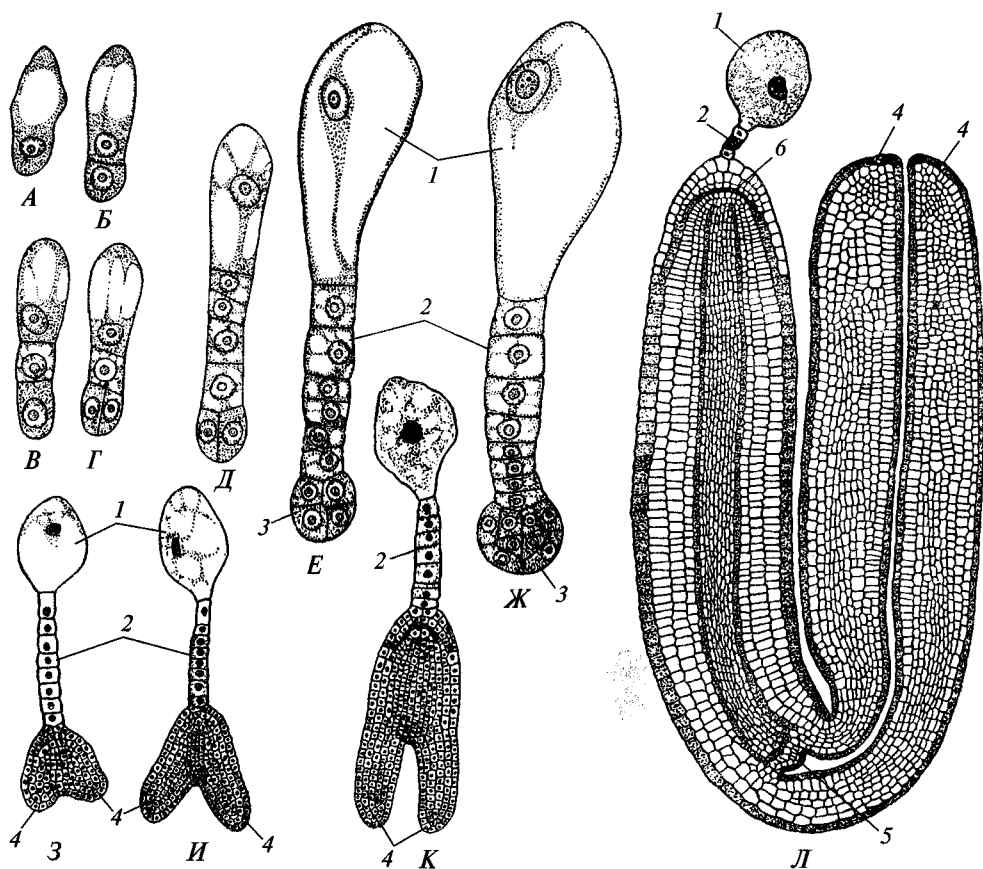


Рис. 245. Развитие зародыша *Capsella bursa-pastoris*.

Ранние стадии (А—Ж) увеличены сильнее, чем более поздние (З—Л); 1 — базальная клетка суспензора; 2 — прочие клетки суспензора; 3 — проэмбрио; 4 — семядоли; 5 — апекс главного побега; 6 — апекс главного корня

Апомиксис с образованием диплоидных растений широко распространен в природе и имеет большое биологическое значение, поскольку позволяет многократно клонировать «удачные» в адаптивном отношении генотипы. С генетической точки зрения он эквивалентен вегетативному размножению, но имеет перед ним преимущества, связанные с формированием плода и семени, которые дают возможность более эффективной защиты и распространения зародышей.

Морфологическая природа частей зародышевого мешка и происхождение двойного оплодотворения

Большинство ученых считают, что редукция женского гаметофита покрытосеменных зашла настолько далеко, что в нем невозможно выделить архегонии. Однако некоторые исследователи проводят гомологии между элементами зародышевого мешка и архегониями голосеменных, хотя и не сходятся

между собой в интерпретации происхождения тех или иных клеток и ядер зародышевого мешка. Согласно одной из наиболее распространенных точек зрения, зародышевый мешок Polygonum-типа состоит из двух редуцированных архегониев. К одному относятся яйцеклетка, синергиды и одно из полярных ядер, а к другому — три антиподы и второе полярное ядро.

Покрытосеменные резко отличаются от всех прочих современных семенных растений более мелкими яйцеклетками. Яйцеклетка голосеменных мно-

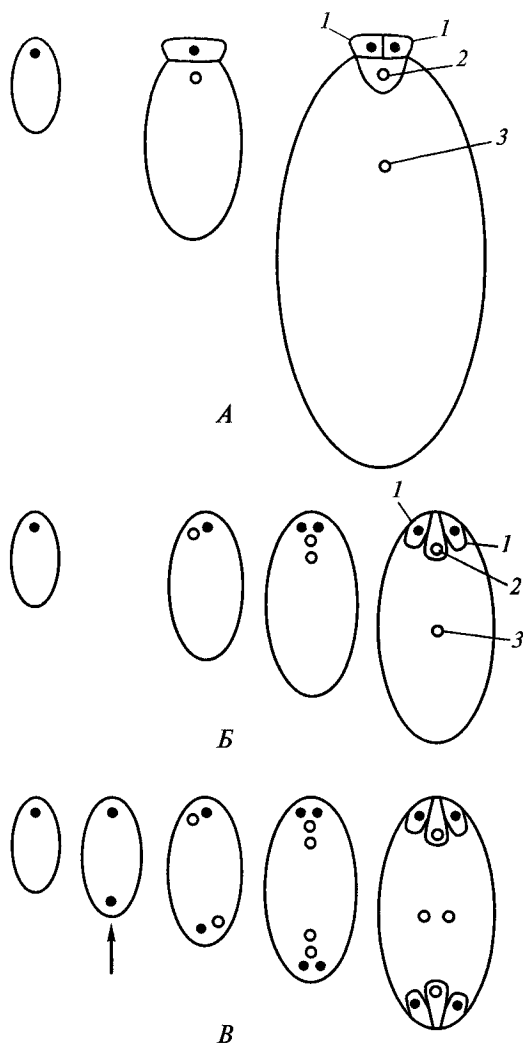


Рис. 246. Интерпретация структуры зародышевого мешка:

А — развитие архегония голосеменных растений с двухклеточной шейкой; Б — развитие женского гаметофита Schisandra-типа у архаичных покрытосеменных растений; В — развитие самого распространенного у цветковых растений женского гаметофита Polygonum-типа; 1 — клетки шейки архегония голосеменных и клетки синергиды покрытосеменных; 2 — ядро брюшной канальцевой клетки архегония голосеменных растений и ядро яйцеклетки покрытосеменных растений; 3 — ядро яйцеклетки голосеменных растений и полярное ядро зародышевого мешка покрытосеменных. Ядра 2 и 3 со светлыми кружками — сестринские

гократно превышает по объему окружающие ее клетки и в этом отношении сопоставима скорее с центральной клеткой зародышевого мешка цветковых. Женский гаметофит *Schisandra*-типа (рис. 246, Б) по строению и развитию похож на наиболее просто устроенные архегонии голосеменных, имеющие яйцеклетку, брюшную канальцевую клетку и две клетки шейки (рис. 246, А). Не исключено, что яйцеклетка покрытосеменных соответствует брюшной канальцевой клетке голосеменных (рис. 246). Существует мнение, что зародышевый мешок *Polygonum*-типа возник из зародышевого мешка *Schisandra*-типа. При этом одна и та же программа развития стала реализовываться дважды, что объясняет сходство халазальной и микроплярной частей зародышевого мешка *Polygonum*-типа¹. На рис. 246, В стрелкой показана стадия, появление которой могло обусловить повторение на халазальном полюсе женского гаметофита процесса развития группы из 4 ядер, которая первоначально имела место только на его микропилярном полюсе.

Ряд исследователей пытались объяснить морфологическую природу частей зародышевого мешка, исходя из сравнения с оболочкосеменными, которые имеют много общего с цветковыми растениями в строении женского гаметофита и характере полового процесса². У эфедры и гнетума оба ядра спермия участвуют в половом процессе. У оболочкосеменных нередко слияния ядер женского гаметофита между собой, что напоминает слияние полярных ядер у цветковых. У вельвичии и гнетума женский гаметофит не имеет архегониев. У эфедры, имеющей архегонии, в двойном оплодотворении участвуют сестринские ядра женского гаметофита — ядро яйцеклетки и ядро брюшной канальцевой клетки. У покрытосеменных одно из полярных ядер — сестринское по отношению к ядру яйцеклетки. У тех из архаичных представителей цветковых растений, которые имеют *Schisandra*-тип женского гаметофита (кувшинковые, лимонниковые и др.), при двойном оплодотворении, как и у эфедры, возникают два диплоидных ядра. Не исключено, что исходно покрытосеменные имели диплоидный эндосперм, в эволюционном плане соответствующий второму зародышу, материал которого используется для развития основного зародыша.

Каким бы ни было возникновение зародышевого мешка покрытосеменных, его эволюция изобиливала параллелизмами.

5.1.5. Адаптации, связанные с различными типами опыления

Покрытосеменным свойственно большое разнообразие вариантов опыления, их эволюционная лабильность и возможность реализации нескольких типов опыления в пределах одного вида или даже одного растения.

¹ Этому, однако, противоречат новые данные о зародышевом мешке одного из наиболее архаичных покрытосеменных — *Amborella*, который описан как 8-клеточный с тремя антиподами и тремя (а не двумя!) синергидами, окружающими яйцеклетку, причем ядро яйцеклетки — сестринское не одному из полярных ядер, а ядру одной из синергид.

² Гаметофиты оболочкосеменных имеют и важные отличия от гаметофитов покрытосеменных. У оболочкосеменных формируется одна двухъядерная мужская гамета (а не две одноядерные). Современные данные говорят против происхождения цветковых непосредственно от оболочкосеменных.

Различают *автогамию*, или самоопыление, которое происходит в пределах одного обоеполого цветка, и *аллогамию* — перенос пыльцы с одного цветка на другой. Аллогамию делят на *гейтогамию* (перенос пыльцы на рыльце другого цветка того же экземпляра) и *ксеногамию*, или перекрестное опыление (перенос пыльцы с одного растения на другое). Генетические следствия гейтогамии и самоопыления идентичны. Поскольку наличие обоеполых репродуктивных структур (цветков, соцветий) у многих представителей покрытосеменных отличает эту группу от большинства голосеменных, возникновение автогамии и гейтогамии можно отнести к числу важных эволюционных приобретений цветковых растений.

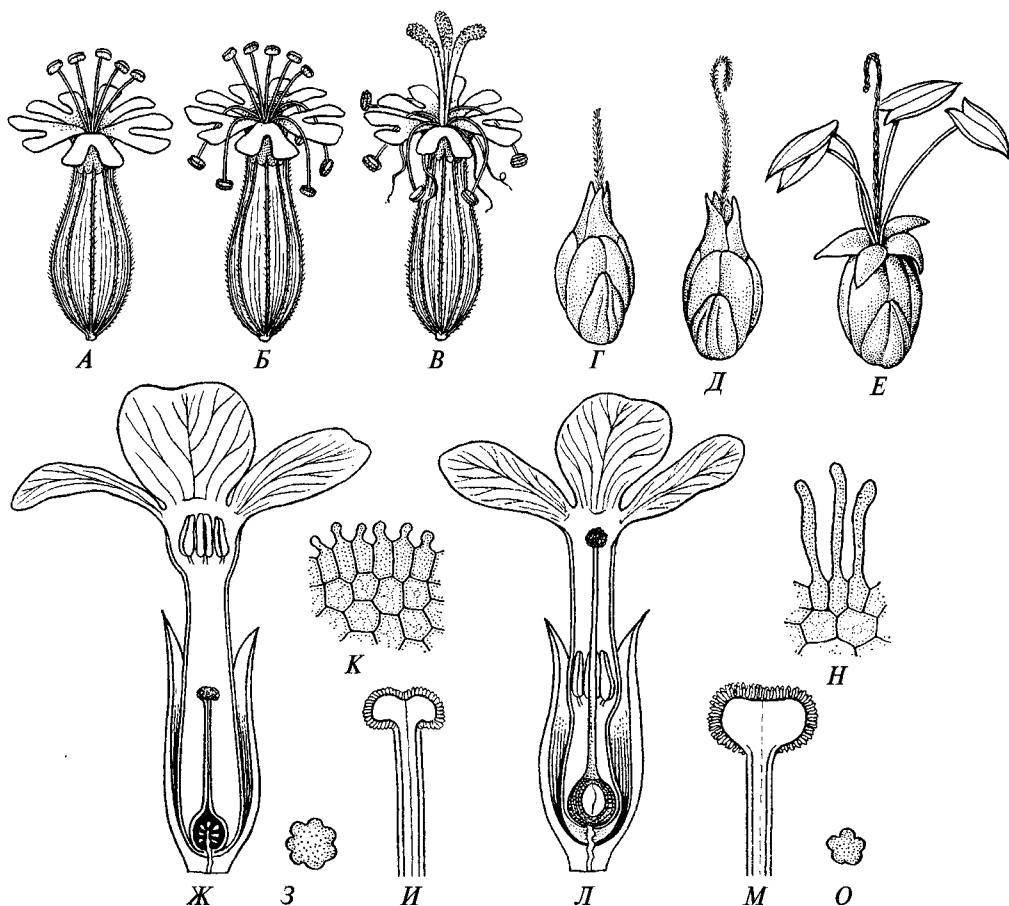


Рис. 247. Адаптации, способствующие успеху перекрестного опыления:

А—В — протандрия у *Silene dichotoma*: А — цветок в тычиночной стадии первого дня цветения, В — он же в тычиночной стадии второго дня цветения, В — он же в женской стадии третьего дня цветения, все тычинки увяли; Г—Е — протогиния у *Plantago cornuti*: Г — начало женской фазы цветения, Б — увядание рыльца, Г — тычиночная стадия; Ж—О — гетеростилия у *Primula* sp.: Ж—К — цветок короткостолбчатого растения, Л—О — цветок длинностолбчатого растения: Ж, Л — продольный разрез цветка; З, О — пыльцевые зерна; И, М — столбик и рыльце; К, Н — сосочки на рыльце

Нередко автогамия сочетается с аллогамией. В ряде случаев автогамия носит регулярный характер или резко преобладает. Растение может иметь особые адаптации к самоопылению. При *контактной* автогамии пыльники касаются рыльца, а при *гравитационной* — пыльца, высыпаясь из пыльников, под действием силы тяжести падает на рыльце. В так называемых *клеистогамных* цветках самоопыление происходит в бутоне, при этом цветки часто не раскрываются вовсе и имеют сильно редуцированный околоцветник. В таких цветках пыльца может прорасти в пыльниках, откуда пылевые трубки растут к пестику. Известны случаи роста пылевых трубок из одного цветка в другой. Нередко у растений часть цветков *клеистогамные*, а часть — *хасмогамные*, то есть такие, которые опыляются в открытом виде (как у *Oxalis acetosella* — кислицы обыкновенной).

Самоопыление позволяет производить плоды и семена с затратой меньшего количества пластических веществ и с гарантированным успехом по сравнению с перекрестным опылением. В отличие от вегетативного размножения при этом происходит образование плода и семени, способствующих распространению и защите зародыша, а также есть ограниченная возможность генетической рекомбинации (из-за наличия кроссинговера в ходе мейоза при образовании спор). Самоопыление нередко свойственно растениям, обитающим в неблагоприятных для них или для опылителей условиях, позволяя в этом случае образовать семена. Самоопыление может происходить в цветках, приспособленных к аллогамии, если перекрестное опыление по тем или иным причинам не состоялось. Самоопыление в ряду поколений позволяет закрепить в чистых линиях наиболее удачные адаптивные особенности.

Ксеногамия имеет большое эволюционное значение, так как предоставляет более широкие возможности для генетической рекомбинации и часто ведет к гетерозису у потомства. Поэтому у многих растений возникли адаптации, способствующие успеху перекрестного опыления. *Дихогамия* — явление, при котором тычинки и пестики обоеполого цветка созревают в разное время, и опыление возможно только между цветками, находящимися на разных стадиях развития. Дихогамия делится на *протандрию* и *протогинию*. В первом случае сначала функционирует андроцей, а потом гинецей (рис. 247, *А—В*), а во втором — сначала рыльца становятся способными воспринимать пыльцу, а позже вскрываются пыльники (рис. 247, *Г—Е*). Протогиния и протандрия широко распространены у покрытосеменных, но протогиния в целом характеризует более примитивные группы. При *херкогамии* (которая может сочетаться с дихогамией) самоопыление затруднено пространственной разобщенностью пыльников и рылец. Это связано с разной длиной столбика и тычиночных нитей, с наличием крупных стаминодиев между андроцеем и гинецеем (например, у *Eupomatia*) и т.д. *Самонесовместимость* — это явление, при котором прорастание пылевых зерен на рыльцах цветков того же растения невозможно или сильно затруднено по физиологическим причинам. Самонесовместимость может сочетаться с *гетеростилией* (рис. 247, *Ж—О*). Гетеростильные растения имеют две или три морфологические формы цветков, приспособленные к разным особям. Они различаются по длине столбиков и тычиночных нитей, строению оболочки пылевых зерен и рыльцевой поверхности. Завязывание семян у гетеростильных растений происходит только в том случае, когда тычинки и пестики в переопыляемых цветках находятся в оди-

наковом положении (например, длинный пестик — длинные тычинки). Такое опыление всегда перекрестное. Еще один тип диморфизма обоеполых цветков — *энантиостилия* (см. рис. 309, 3—Л, а также текст на с. 326).

Наиболее надежно перекрестное опыление обеспечено у *двудомных* растений, то есть таких, у которых одни экземпляры имеют только женские цветки, а другие — только мужские. Помимо двудомных растений существуют также *однодомные* (мужские и женские цветки на одном растении) и *полигамные* (мужские, женские и обоеполые цветки могут находиться на одном растении или в различных сочетаниях на разных растениях одного вида). При женской двудомности (*гинодиэции*) одни экземпляры имеют обоеполые цветки, а другие — женские (или функционально женские). При *андродииэции* одни экземпляры имеют обоеполые цветки, другие — мужские (функционально мужские).

При абиотическом опылении перенос пыльцы идет при помощи агентов неживой природы. Весьма широко распространена *анемофилия* — опыление ветром (рис. 248). Для древесных анемофильных растений часто характерно цветение до появления листьев. Цветки анемофильных растений с небольшим, обычно простым околоцветником или без околоцветника, часто однополые. Пыльники и рыльца нередко далеко выступают из цветка, а рыльца могут быть рассеченными (как у злаков), что обеспечивает более надежное улавливание пыльцы из воздуха. Пыльцевые зерна чаще всего мелкие, не склеенные между собой, с гладкой или слабо скульптурированной поверхностью оболочки. Многие анемофильные растения производят большое количество пыльцы, что позволяет компенсировать ее ненаправленный перенос ветром. У многих видов злаков цветение растений в популяции наступает синхронно в определенное время суток (что обусловлено соответствующей температурой и влажностью воздуха) и продолжается недолго. В следующие сутки раскрываются новые цветки. При синхронном цветении концентрация пыльцы в воздухе в короткое время становится большой, что существенно повышает вероятность опыления. У близких видов время цветения может различаться (выделяют утренние, дневные и вечерние злаки), что способствует репродуктивной изоляции видов при их совместном обитании.

В большинстве крупных групп ветроопыляемых покрытосеменных преобладают односеменные плоды, так как вероятность попадания на рыльце большого числа пыльцевых зерен и, следовательно, оплодотворения большого числа семязачек при анемофилии ниже, чем при зоофилии.

Гидрофилия — опыление с помощью воды — более редкий тип абиотического опыления. Цветки гидрофильных растений обычно имеют простой околоцветник или не имеют околоцветника. Если опыление происходит в толще воды, то пыльцевые зерна обычно не имеют сплошного слоя нормально развитой экзины, иногда они сильно вытянутые, нитевидные. Опыление может также происходить на поверхности воды, если пыльцевые зерна плавают на поверхностной пленке.

Интересный вариант опыления имеет *Vallisneria* (валлиснерия; семейство Hydrocharitaceae). Мелкие мужские цветки валлиснерии отделяются от растения и всплывают. Они плавают по поверхности воды на отогнутых вниз трех листочках околоцветника и имеют две направленные вверх тычинки. Женские цветки гораздо крупнее. Они выносятся к поверхности воды на длинных

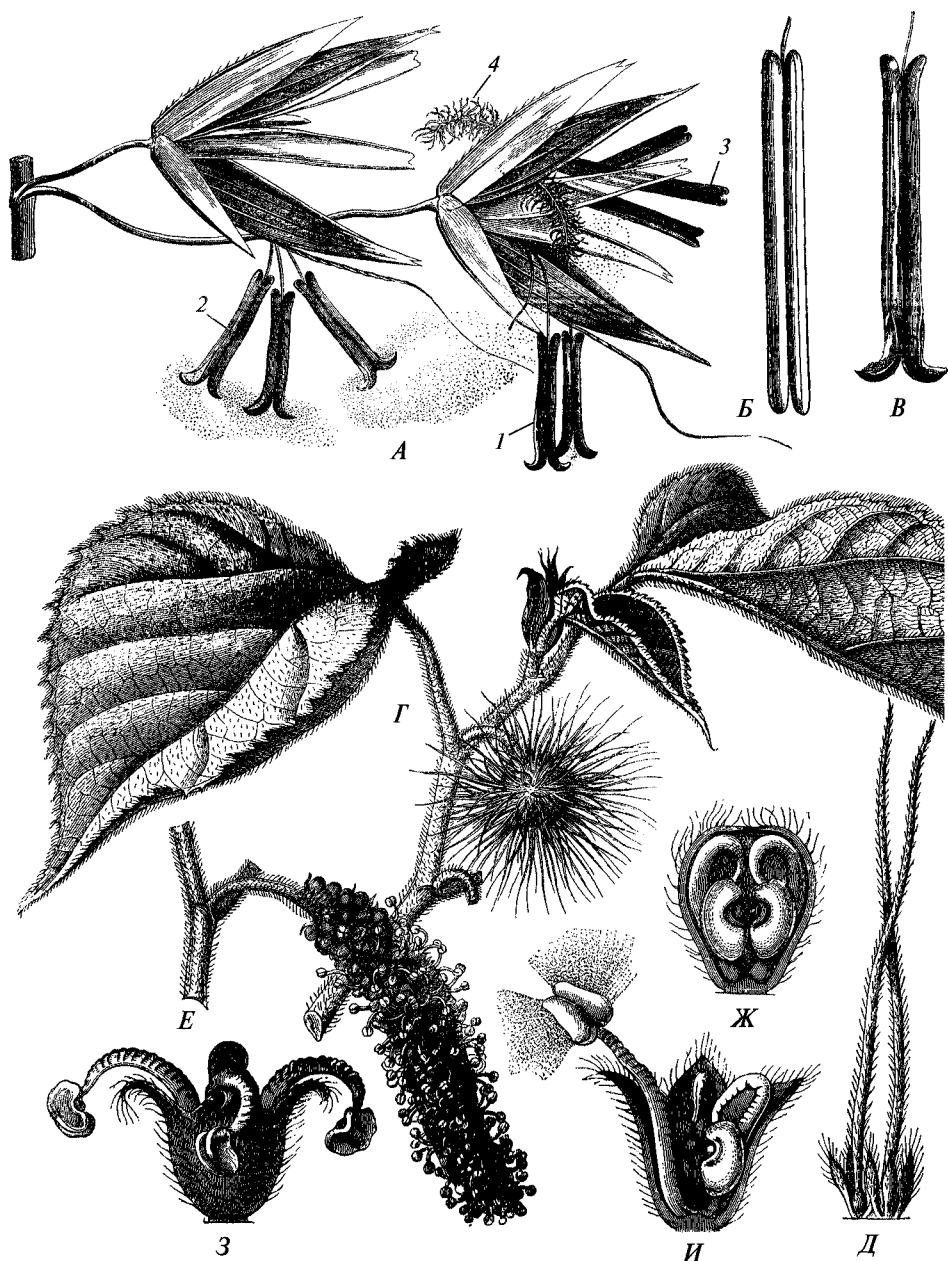


Рис. 248. Анемофилия:

А—В — *Arrhenatherum elatius* (Gramineae): А — часть соцветия с двумя колосками во время цветения, Б — нескрывшийся пыльник, В — вскрывшийся пыльник; Г—И — *Broussonetia papyrifera* (Moraceae): Г — побег с женским соцветием, Д — два женских цветка, Е — соцветие мужского растения, Ж — разрез бутона мужского цветка с загнутыми внутрь тычинками, З — раскрывшийся мужской цветок, все тычинки которого уже выбросили пыльцу, И — разрез мужского цветка с одной раскрывшейся тычинкой, выбрасывающей пыльцу; 1 — пыльники цветка, закончившего пыление, один из трех пыльников этого цветка уже отвалился; 2 — пылящие тычинки; 3 — тычинки до пыления; 4 — рыльце

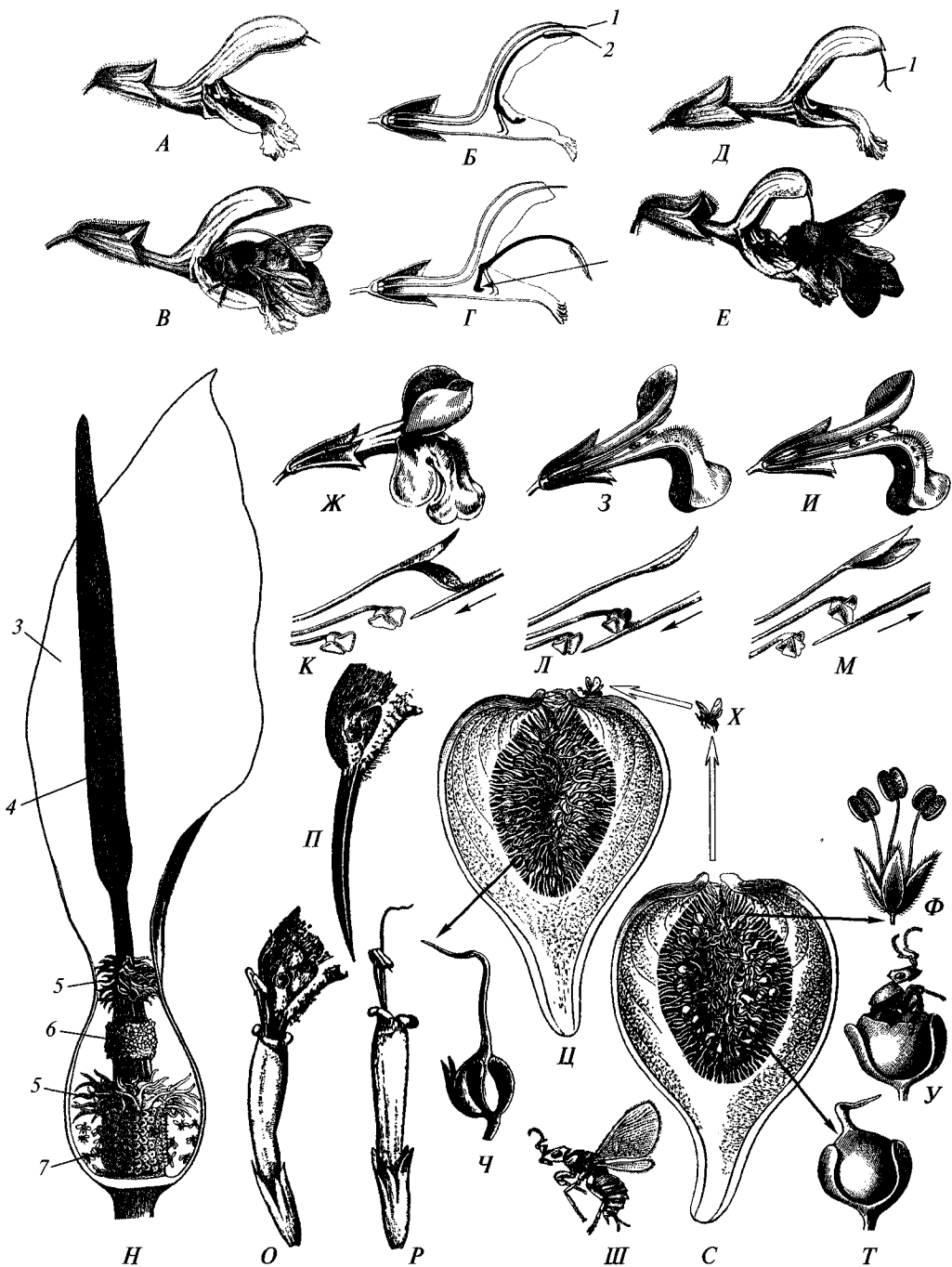
цветоносах. Подплывая к женским цветкам, мужские цветки могут соприкасаться вскрывшимися пыльниками с рыльцем. В этом случае происходит перенос пыльцы, который, таким образом, идет в воздушной среде.

При биотическом опылении, или *зоофилии*, перенос пыльцы на рыльце происходит при участии животных-опылителей (рис. 249). Опылителями могут быть насекомые (*энтомофилия*), птицы (*орнитофилия*), летучие мыши (*хироптерофилия*), реже представители других групп животных. В некоторых случаях существует столь тесная коадаптация между животным-опылителем и опыляемым растением, что ни один из видов не может пройти жизненный цикл без другого. В других случаях опыление могут производить несколько или много видов животных. Некоторые растения могут сочетать биотическое и абиотическое опыление или биотическое опыление и автогамию. В целом биотическое опыление может быть гораздо более адресным, чем абиотическое. У многих зоофильных растений в силу специфики адаптаций, связанных с конкретным типом опыления, почти полностью исключено попадание на рыльце пыльцы с цветков других видов растений.

Важнейшая особенность зоофильных растений — наличие специальных аттрактантов, которые привлекают агентов опыления. Появление аттрактантов происходит синхронно с периодами активности опылителя. Первичные аттрактанты позволяют опылителю удовлетворить свои физиологические потребности, прежде всего кормовые. Наиболее распространенные первичные аттрактанты — пыльца, нектар и жировые вещества. Пыльца — один из наиболее широко распространенных аттрактантов. В цветках некоторых растений есть два типа пыльников. В одних образуется пыльца, которая может быть перенесена на рыльце, а в других — пыльца, предназначенная для питания насекомых-опылителей.

Интересны адаптации к опылению цветков перепончатокрылыми, собирающими пыльцу с помощью вибрации (*buzz-pollination*). В таких цветках пыльники, которые интересуют опылителей, обычно крупные, удлиненные, ярко-желтые и хорошо заметные, вскрываются верхушечными порами. Опылитель цепляется за пыльники и совершает вибрирующие движения, которые передаются тычинкам; возникает резонанс. Резонирующей камерой при таком типе опыления может быть целый андроцей (например, у видов *Solanum* — паслена) или отдельная тычинка. В результате пыльца выступает из пыльника и попадает на волоски на теле насекомого. Электростатические взаимодействия могут иметь значение как при оседании облака пыльцы на теле опылителя, так и при перенесении ее на рыльце (которое у рассматриваемых растений обычно маленькое, точечное). В зигоморфных цветках тычинки (или часть их) могут быть дугообразно изогнуты, с изгибом, направленным вниз (как у представителей семейства *Melastomataceae*, видов *Cassia*, *Senna* и *Swartzia* из бобовых). Цветки, приспособленные к опылению перепончатокрылыми с помощью вибрации, возникали многократно в разных линиях эволюции. Они известны у представителей примерно 50 семейств как однодольных, так и высших двудольных растений, но не встречаются в подклассе *Magnoliidae*, основными опылителями которых являются жуки и мухи.

Появление нектара в эволюции, возможно, изначально было связано не с аттракцией, а с выделением. Однако способность к выделению нектара сыграла очень большую роль в становлении репродуктивной биологии многих



групп покрытосеменных. *Нектарники* делят на флоральные (приуроченные к частям цветка) и экстрафлоральные (на прицветниках, вегетативных листьях и т.д.). В цветке нектарники могут быть приурочены к чашелистикам, лепесткам, тычинкам, пестикам или гипантию. На цветоножке могут быть разви-

Рис. 249. Зоофилия:

A—E — опыление цветков *Salvia glutinosa* (Labiatae) шмелем: *A* — цветок в мужской фазе цветения, *B* — его продольный разрез, *B* — он же при посещении шмелем (пыльник касается дорзальной части тела шмеля и обсыпает ее пылью), *Г* — его продольный разрез (стрелка показывает место, где насекомое упирается в связник тычинки, после чего пыльник наклоняется, обсыпая шмеля пылью), *Д* — цветок в женской фазе цветения, *E* — он же при посещении шмелем (рыльце касается дорзальной части шмеля, где может находиться пыльца, принесенная с другого цветка); *Ж—М* — механизм опыления у *Mimulus luteus* (Scrophulariaceae): *Ж* — внешний вид цветка, *З*, *И* — цветок в продольном разрезе с закрытым и открытым рыльцем, *К* — игла, имитирующая хоботок опылителя, вводится по направлению стрелки, находящаяся на ней пыльца счищается нижней лопастью рыльца, *Л* — вследствие этого движения иглы рыльце закрывается, продолжая его, игла касается пыльника, вскрывает его и оказывается обсыпанной пылью, *М* — когда игла вынимается из цветка, пыльца не попадает на рыльце; *H* — соцветие-ловушка *Arum conocephaloïdes* (Araceae) со вскрытой трубчатой частью прицветного листа, образующей камеру, в которой видны опылители (комары), выход которым преграждают щетинки. *O—P* — опыление *Sanchezia nobilis* (Acanthaceae) птицей *Arachnothera longirostris*. *O* — голова птицы при посещении цветка, *П* — голова птицы, *P* — цветок; *C—Ш* — опыление инжира *Ficus carica* (Moraceae): *C* — каприфига, соцветие с мужскими и короткостолбчатыми женскими цветками, *T* — короткостолбчатый женский цветок, *У* — выход насекомого-опылителя (*Blastophaga*) из завязи короткостолбчатого цветка, где оно развивалось, *Ф* — мужской цветок, *X* — опылитель на пути из каприфиги на фиго, *Ц* — фиго — соцветие с длинностолбчатыми женскими цветками, *Ч* — длинностолбчатый женский цветок, *Ш* — самка *Blastophaga*; *1* — пестик; *2* — тычинка; *3* — прицветный лист (покрывало); *4* — длинная верхняя часть соцветия, функционирующая как осмофор (т. е. выделяющая запах); *5* — кольцо щетинок; *6* — мужские цветки; *7* — женские цветки

ты нектарники в виде отдельных выростов либо цельного или лопастного нектарного диска. Нектар у ряда форм скапливается в *шпорцах* — полых выростах чашелистиков, лепестков, цветоноса либо вогнутого гипантия.

Иногда насекомое-опылитель откладывает яйца внутри цветка опыляемого растения, а его личинки развиваются и питаются здесь же, причем возможность развития личинок в цветке — основной ресурс, предоставляемый растением опылителю. Так, виды рода *Ficus* (фикус, сем. Moraceae — тутовые, рис. 249, *C—Ш*) имеют два типа женских цветков — с короткими и с длинными столбиками. В завязях короткостолбчатых цветков развиваются личинки опылителя, а из завязей длинностолбчатых цветков — односеменные плоды (подробнее см. с. 243).

Вторичные аттрактанты указывают опылителям на наличие первичных аттрактантов. Важнейшие из них — запах и общий облик цветка или соцветия. Многие зоофильные растения имеют хорошо заметные цветки с двойным или венчикообразным простым околоцветником, яркая окраска которого привлекает опылителей. Если единицей привлечения насекомых служит соцветие (или его часть), то ярко окрашенными и крупными могут быть прицветные листья. Иногда выражена дифференциация цветков в компактных соцветиях, так что лишь часть из них, обычно расположенные на периферии соцветия, играют существенную роль в визуальном привлечении опылителя. Часть зоофильных растений не имеет выраженного аппарата визуального привлечения опылителей, но их цветки обладают сильным запахом.

Некоторые растения привлекают насекомых-опылителей обманым путем, поскольку они не предоставляют опылителю какого-либо полезного для него ресурса. Иногда такой цветок яркой окраской, формой и т. д. напоминает цветки, имеющие нектар, но на самом деле нектара не содержит. При половой

аттракции цветов или его части имитируют полового партнера (например, у *Ophrys* из орхидных) или выделяют вещества, похожие на половые аттрактанты насекомых. Соцветия многих Агасеае (ароидных, рис. 249, *Н*) функционируют как ловушки, привлекая опылителей (обычно двукрылых) с помощью запаха разлагающегося мяса. К тому времени, когда насекомым удастся выбраться из образованной прицветным листом ловушки, они обсыпаны пылью растения. Попадая в новое соцветие, они производят опыление. Широко распространены и цветки-ловушки, например у *Aristolochia* (кирказонов) (см. рис. 259, *О*).

В целом для растений с биотическим типом опыления более характерны обоеполые, чем однополые цветки. Отчасти это связано с тем, что в цветках, где нет андроея, не может формироваться важный аттрактант — пыльца. Важно и то, что редукция андроея в силу морфогенетических причин часто влечет за собой редукцию или недоразвитие венчика, что также уменьшает привлекательность женских цветков для опылителей.

5.1.6. Семя и плод

Семя

При формировании семени из семязпочки ее интегумент или интегументы дают начало семенной коже, или *спермодерме*. Она играет важную роль при защите и распространении семян, регулирует поступление воды в семя, что очень важно для его прорастания. Анатомическое строение спермодермы исключительно разнообразно и часто является важным таксономическим признаком. Иногда (особенно часто у растений с односемянными плодами) функции защиты и обеспечения распространения семян выполняет исключительно околоплодник, а спермодерма сильно редуцирована.

Семена разных видов различаются по степени сформированности зародыша. Он может быть с хорошо развитыми корнем, гипокотилем, семядолями (или одной семядолей) и почкой с зачатками первых листьев. В других случаях зачатки листьев в почке не дифференцированы. Иногда зародыш вовсе не дифференцирован на органы (например, у орхидных). Запас питательных веществ может содержаться в основном в зародыше (фасоль), в основном в эндосперме (пшеница — см. рис. 308, *О*), в мощно развитом перисперме и отчасти в эндосперме (кувшинковые, перечные — см. рис. 252, *Л*; 259, *Г*), в основном в перисперме (гвоздичные). У некоторых растений семена имеют присемянники, или *ариллусы* — мясистые, часто ярко окрашенные выросты фуникулуса, богатые питательными веществами. Они привлекают животных, способствующих распространению семян. На ариллусы похожи *ариллоиды*, которые развиваются из интегументов в области микропиле.

Плод

Плод содержит семена (или одно семя), окруженные околоплодником (*перикарпием*); он образуется после цветения из гинецея, нередко с участием других частей цветка, а иногда и структур, прилегающих к цветку. У некото-

рых растений (особенно из числа культивируемых, например у части сортов цитрусовых, у пищевых сортов банана) плоды не имеют развитых семян (*парте-нокарпия*). В пределах околоплодника принято выделять наружный слой — *экзокарпий* (производное наружной эпидермы стенки завязи), средний — *мезокарпий* и внутренний — *эндокарпий* (производное внутренней эпидермы стенки завязи). Важнейшие функции плода — защита семян и содействие их распространению. Эти функции реализованы у покрытосеменных множеством различных способов, обуславливая тем самым огромное разнообразие плодов.

При классификации плодов основными являются четыре признака: 1) положение завязи и тип гинецея, из которых формируется плод (в соответствии с положением завязи различают плоды верхние и нижние); 2) характер вскрывания плода (самопроизвольного растрескивания перикарпия, которое обычно ведет к освобождению семян) или его отсутствие; 3) консистенция перикарпия и отдельных его слоев (прежде всего выделяют сухие и сочные плоды); 4) число семян.

Выделяют следующие основные типы плодов.

Плоды растений с апокарпным гинецеом. *Листовка* — сухой, обычно многосеменной плод, вскрывающийся по брюшному шву плодолистика (рис. 250, *А*). *Боб* — характерный для многих бобовых (*Leguminosae*) сухой плод, вскрывающийся не только вдоль брюшного шва, но и вдоль средней жилки (дорзального пучка), так что перикарпий разделяется на две створки (рис. 250, *Б*). *Орешек* — сухой невскрывающийся односеменной плод с плотным сухим околоплодником. *Костянка* — невскрывающийся односеменной плод с сочным мезокарпием и твердым эндокарпием (косточкой). Из каждого плодолистика апокарпного гинецея формируется обычно отдельный *плодик* (листовка, орешек, костянка и т.д.). Если гинецей полимерный, то формируются многолисточки, многоорешки (рис. 250, *Г*), многокостянки и т.д. Боб, за редкими исключениями, — мономерный плод. Плоды растений с апокарпным гинецеом почти всегда верхние.

Существуют модификации многоорешка, связанные с разрастанием цветоложа. У *Fragaria* (земляники и клубники, рис. 250, *Д*) выпуклое цветоложе разрастается и становится сочным. У плодов *Rosa* (шиповника), называемых *цинародиями*, сочный вогнутый гипантий окружает орешки. У *Nelumbo* (лотоса, рис. 250, *Е*) каждый орешек находится в углублении разросшегося цветоложа.

Плоды растений с ценокарпным гинецеом. *Коробочка* — сухой вскрывающийся плод, обычно многосеменной. Различают множество вариантов коробочек в соответствии с характером вскрывания. В *локулицидных* коробочках (см. рис. 250, *З*) вскрывание идет вдоль дорзальных пучков плодолистиков (*Iris* — ирис, *Viola* — фиалка). *Септицидные* коробочки (см. рис. 250, *Ж*) вскрываются вдоль мест срастания плодолистиков друг с другом (*Hypericum* — зверобой, гвоздичные). Вскрывание коробочек может быть и поперечно-кольцевым, приводящим к отделению крышечки (*Plantago* — подорожник). У *Papaver* (мака) подковообразная линия вскрывания расположена вблизи верхушки каждого плодолистика, так что плод вскрывается отдельными порами; *поруцидное* вскрывание (вскрывание дырочками) характерно и для ряда других растений.

Коробочки бывают верхними и нижними, могут возникать из синкарпного, паракарпного или лизикарпного гинецея. Одна из форм верхней коробоч-

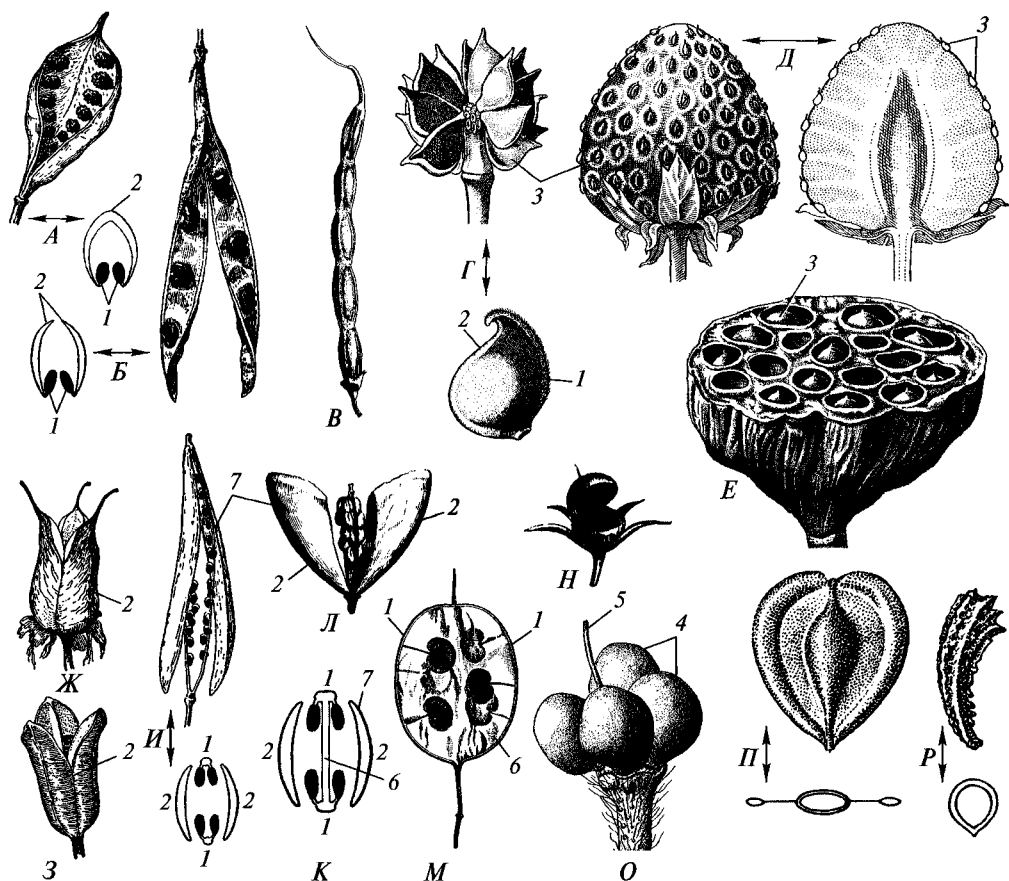


Рис. 250. Плоды растений с апокарпным гинецеем (А—Е) и плоды растений с ценокарпным гинецеем (Ж—Р):

А — вскрывшаяся листовка *Delphinium consolida* (Ranunculaceae) и схема ее поперечного среза; Б — вскрывшийся боб *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) и схема его поперечного среза; В — членистый плод *Coronilla varia* (Leguminosae); Г — многоорешек и отдельный орешек *Ranunculus*; Д — внешний вид и продольный разрез многоорешка с сочным цветоложем у *Fragaria*; Е — многоорешек *Nelumbo*; Ж — септицидная коробочка *Hypericum perforatum*; З — локулицидная коробочка *Iris sibirica*; И — стручовидная коробочка и схема ее поперечного среза у *Chelidonium majus* (Papaveraceae); К — схема поперечного среза стручка (стручочка); Л — вскрывшийся стручочек *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae); М — стручочек *Lunaria biennis* (Cruciferae) с опавшими створками; Н — коробочка, вскрывающаяся крышечкой у *Anagallis arvensis* (Primulaceae); О — ценобий из 4 эремов у *Lithospermum officinale* (Boraginaceae); П, Р — гетерокарпия у *Dimorphotheca pluviális* (Compositae): П — общий вид и схема поперечного среза семянки, образованной трубчатым цветком корзинки, Р — то же семянки, образованной краевым ложноязычковым цветком корзинки. Краевые семянки корзинки (Р) при созревании опадают на землю под действием силы тяжести, центральные (П) распространяются ветром; 1 — брюшная сторона плодолистика; 2 — спинная сторона плодолистика; 3 — плодик (орешек); 4 — эремы; 5 — столбик; 6 — перегородка; 7 — створка плода

ки — *стручок*¹ (см. рис. 250, *И—М*), характерный для многих *Cruciferae* (крестоцветных). Стручок развивается из паракарпного гинецея из двух плодолистиков, в котором имеется дополнительная перегородка, соединяющая противоположные париетальные плаценты. Плод вскрывается, отделяя две створки таким образом, что на растении остаются только перегородка с плацентами и семенами.

Ягода — невскрывающийся, обычно многосеменной плод с тонким кожистым экзокарпием и сочными мезо- и эндокарпием. Ягоды бывают верхними и нижними, могут возникать из синкарпного, паракарпного или лизикарпного гинецея. К нижним ягодам близок тип плода *яблоко*, характерный для яблони и близких родов из семейства розоцветные. Яблоко отличается от ягоды прежде всего более твердым пергаментообразным эндокарпием. *Пиренарий* — одно- или многосеменной плод с твердым (каменистым) эндокарпием, окружающим каждое семя или все семена сочным мезокарпием и тонким экзокарпием. *Тыквина* — нижний паракарпный плод с жестким экзокарпием и мясистыми мезо- и эндокарпием; полость плода заполнена мощно развитыми плацентами, иногда очень сочными. *Гесперидии* — верхние сочные плоды цитрусовых (группа родов семейства *Rutaceae* — рутовые) — возникают из синкарпного гинецея. Экзокарпий их желтый, плотный, кожистый, с крупными вместилищами эфирных масел; мезокарпий белый, губчатый, при созревании плода дегенерирующий; эндокарпий образует многочисленные выросты, развивающиеся в сочные мешочки, заполняющие гнезда завязи и врастающие между семенами.

Орех — сухой невскрывающийся односеменной нижний плод с твердым перикарпием. Он формируется из завязи с несколькими семяпочками, лишь одна из которых развивается в семя (например, у *Corylus* — лещины). Плод *семянка*, характерный для сложноцветных, отличается от ореха прежде всего тем, что формируется из завязи, содержащей только одну семяпочку, семянки часто имеют менее плотный околоплодник, чем орехи. *Зерновка* — характерный для злаков односеменной невскрывающийся верхний плод, в котором тонкая спермодерма прирастает к околоплоднику.

Ценокарпные плоды могут распадаться на односеменные части. У некоторых крестоцветных плод распадается по поперечным перегородкам на односеменные невскрывающиеся *членики*. Иногда плод, развивающийся из синкарпного гинецея, распадается на части (*мерикарпии*), каждая из которых образуется из тканей одного плодолистика. *Вислоплодник* — двусеменной плод, характерный для многих *Umbelliferae* (зонтичных). При его созревании от центральной колонки, образованной брюшными частями двух сросшихся плодолистиков, отделяются два односеменных мерикарпия. Колонка в верхней части разделяется на две ветви. Каждый мерикарпий остается прикрепленным к вершине одной из ветвей колонки. *Ценобий* (см. рис. 250, *О*) — верхний плод, характерный для многих *Boaginiaceae* (бурачниковых) и *Labiatae* (губоцветных), — возникает из гинецея, состоящего из двух плодолистиков, каждый из которых образует по два крупных выроста, содержащих по одному семени.

¹ В таксономической литературе по крестоцветным различают стручки в узком понимании и стручочки; последние отличаются от стручков лишь пропорциями (длина не превышает ширину или превышает ее не более чем в 4 раза). Иногда плоды всех крестоцветных называют стручками независимо от того, вскрываются ли они описанным способом или не вскрываются.

При созревании ценобия от него отделяются 4 односеменных части, называемые *эремами*. При основании эрема бурачниковых может быть развит сочный придаток (ариллоид), служащий для распространения животными. Апокарпные плоды также иногда бывают членистыми. Так, у некоторых бобовых (например, *Coronilla* — вязель) плод распадается по поперечным перегородкам на замкнутые односеменные нескрывающиеся членики (см. рис. 250, В).

Далеко не все плоды вписываются в изложенную классификацию. Плоды *Amygdalus* (миндаля) похожи на костянки родственных форм из семейства розоцветные (персика, абрикоса, сливы), но сухие и вскрывающиеся. Плод *Phoenix* (финиковой пальмы) похож на костянку, но не имеет твердого эндокарпия. У *Cocos* (кокосовой пальмы) плоды односеменные, развиваются из ценокарпного гинецея с верхней завязью, имеют мощный сухой волокнистый мезокарпий и твердый каменистый эндокарпий.

Соплодием называют преобразованную часть побеговой системы, несущую группу плодов, структурно или функционально объединенных друг с другом в единое целое. Иногда соплодиями называют только такие структуры, в которых происходит срастание плодов между собой. Чаще всего в соплодие преобразуется соцветие (синфлоресценция) или его часть (например, у *Ficus carica* — инжира). У ананаса (*Ananas*, Bromeliaceae) срастаются плоды, образовавшиеся не в синфлоресценции, а в интеркалярном соцветии (интеркалярном колосе). Побег ананаса продолжает рост после образования соплодия (рис. 220).

В эволюции плодов и соплодий нередки явления конвергентного сходства. Так, соплодие *Morus* (шелковицы), состоящее из многочисленных односеменных плодов, окруженных сочными разрастающимися околоцветниками, очень похоже на плод *Rubus caesius* (ежевика), состоящий из многочисленных плодиков с сочным мезокарпием. Пиренарий *Viburnum* (калины) очень похож на костянку, но формируется из ценокарпного гинецея. Подобных примеров — множество, и они говорят о параллельной адаптации разных покрытосеменных к сходным типам распространения плодов и семян, а возможно — также и о сходных механизмах регуляции морфогенеза негомологичных структур.

Способы распространения плодов и семян

Диаспора — часть растения, которая служит единицей распространения, или диссеминации — может представлять собой семя (если плоды вскрывающиеся), часть плода (например, эремы бурачниковых), целый плод, плод, окруженный чашечкой или прицветными листьями, соплодие. В редких случаях, как у растений «перекати-поле» (например, виды *Gypsophila* из гвоздичных или *Crambe* из крестоцветных), вся надземная часть растения после плодоношения отмирает и перемещается под действием ветра. Адаптивное значение диссеминации состоит в расширении территории, занимаемой популяцией и видом, а также в снижении конкуренции потомства с материнским растением. Вторая задача может быть достигнута и благодаря формированию долго не прорастающих семян, сохраняющихся в семенных банках. Они могут образовывать проростки уже после смерти материнского растения.

Способы диссеминации классифицируют по факторам распространения диапор. Очень часто одни и те же диапоры распространяются под действи-

ем нескольких факторов, поэтому при определении типа диссеминации учитывают главный фактор.

Автохория — распространение семян в результате активности каких-либо структур самого растения либо под влиянием силы тяжести. Например, створки бобов нередко резко скручиваются при вскрывании плода и отбрасывают семена. Опадение диаспор под действием силы тяжести называют *барохорией*.

Баллистохория — разбрасывание диаспор в результате упругих движений стеблей растений, вызванных порывами ветра, или возникающих, когда какое-либо животное или человек при движении задевает растение. У баллистохорных гвоздичных диаспорами служат семена, а у зонтичных — мерикарпии.

Анемохория — распространение диаспор при помощи ветра. Диаспоры могут при этом распространяться в толще воздуха, по поверхности грунта или воды. Для анемохорных растений адаптивно выгодно увеличение парусности диаспор. Это может достигаться путем уменьшения их размеров. Так, семена *Ryugoloideae* (грушанковых, одно из подсемейств вересковых — *Ericaceae*) и орхидных очень мелкие, пылевидные и могут подхватываться даже конвективными потоками воздуха в лесу. Семена грушанковых и орхидных содержат недостаточно питательных веществ для нормального развития проростка. Наличие у этих растений столь мелких семян возможно только потому, что их проростки микотрофны. Другой способ увеличения парусности диаспор — возникновение разнообразных волосков, хохолков, крыльев и т.д. Плоды с крыловидными выростами, которые развиты у ряда древесных растений, в процессе падения с дерева вращаются, что замедляет их падение и позволяет им удаляться от материнского растения. Аэродинамические свойства плода одуванчика и некоторых других сложноцветных таковы, что позволяют ему подниматься в воздухе под действием ветра благодаря тому, что разросшийся хохолок волосков в форме зонтика отделен от тяжелой содержащей семена тяжелой части семянки так называемым носиком. Поэтому под действием ветра плод наклоняется, и возникает подъемная сила. Впрочем, у многих других сложноцветных носика нет, а их снабженные волосками плоды также успешно распространяются ветром.

Гидрохория — перенос диаспор с помощью воды. Диаспоры гидрохорных растений имеют приспособления, повышающие их плавучесть и защищающие зародыш от попадания воды.

Зоохория — распространение диаспор животными. Наиболее важные группы животных, распространяющих плоды и семена — птицы, млекопитающие и муравьи. Муравьи обычно разносят односеменные диаспоры или отдельные семена (*мирмекохория*). Для диаспор мирмекохорных растений характерно наличие элайосом — богатых питательными веществами придатков, которые могут привлекать муравьев также своим внешним видом и запахом. Муравьи не поедают сами семена разносимых диаспор.

Распространение диаспор позвоночными животными можно разделить на три типа. При *эндозоохории* животные поедают целые диаспоры (обычно сочные) или их части, причем семена проходят через пищеварительный тракт, но не перевариваются там и выводятся наружу. Содержимое семени защищено от переваривания плотной оболочкой. Это может быть спермодерма (в ягодах) или внутренний слой перикарпия (в костянках, пиренариях). Семена некоторых растений не способны к прорастанию до тех пор, пока не пройдут

через пищеварительный тракт животного. При *синзоохории* животные употребляют в пищу непосредственно содержимое семени, богатое питательными веществами. Diasпоры синзоохорных растений обычно окружены достаточно прочной оболочкой (например, орехи), разгрызание которой требует усилий и времени. Некоторые животные создают запасы таких плодов в особых местах или уносят их в гнезда, либо просто предпочитают поедать их вдали от продуцирующего растения. Часть diasпор животные теряют или не используют, что и обеспечивает расселение растения. *Эпизоохория* — перенос diasпор на поверхности животных. Diasпоры могут иметь выросты, шипы и другие структуры, позволяющие зацепиться за шерсть млекопитающих, перья птиц и т.д. Нередки и клейкие diasпоры.

Под *антропохорией* понимают распространение diasпор человеком. Хотя большинство растений естественных фитоценозов практически не имеют исторически сложившихся адаптаций к распространению плодов и семян именно человеком, хозяйственная деятельность людей способствовала расширению ареала многих видов. Многие растения были впервые — отчасти преднамеренно, отчасти случайно — завезены на континенты, где они ранее не встречались. Некоторые сорняки по ритму развития и размеру diasпор очень близки к возделываемым растениям, поля которых они засоряют. Это можно рассматривать как адаптацию к антропохории. В результате совершенствования техники земледелия некоторые из таких сорных растений стали очень редкими и заслуживают охраны.

Для некоторых растений характерна *гетерокарпия* (см. рис. 250, П, Р) — способность к образованию на одном растении плодов различного строения. Иногда неоднородными оказываются не плоды, а части, на которые распадается плод. Гетерокарпия часто сопровождается *гетероспермией* — разнокачественностью семян, производимых одним растением. Гетерокарпия и гетероспермия могут проявляться как в морфологическом, так и анатомическом строении плодов и семян, а также в физиологических особенностях семян. Эти явления имеют важное адаптивное значение. Нередко одна часть производимых растением diasпор имеет приспособления к разносу на далекие расстояния, а другая таких приспособлений не имеет. Первые часто содержат семена, способные к прорастанию на следующий год, а вторые — семена, находящиеся в более глубоком покое и входящие в почвенный банк семян. Гетероспермия и гетерокарпия более обычны у однолетних растений.

5.2. SUBCLASSIS MAGNOLÍDAE — ПОДКЛАСС МАГНОЛИИДЫ

К подклассу отнесена часть так называемых многоплодниковых, т.е. представителей порядка Polycárpicae, как его понимали систематики XIX — начала XX в. Подкласс включает менее 4 % от общего числа видов покрытосеменных растений. Сюда входят наиболее архаичные современные представители цветковых, хотя ни один конкретный вид не обладает полным набором признаков древнейших покрытосеменных. Магнолиидам свойственна гетеробатмия — мозаичное сочетание черт примитивности и эволюционной продвинутости.

Вымершие представители подкласса Magnoliidae дали начало двум крупнейшим эволюционным линиям покрытосеменных — однодольным (Liliidae, или Monocotyledones) и высшим двудольным (подклассы Ranunculidae, Rosidae и Asteridae). Следовательно, подкласс Magnoliidae — парафилетическая группа (рис. 251).

Магнолииды мозаично сочетают признаки высших двудольных и однодольных. Как и высшие двудольные, магнолииды обычно имеют зародыш с двумя семядолями. Среди магнолиид представлены как типичные древесные формы (обычные среди высших двудольных), так и травы, в том числе с закрытыми проводящими пучками (что характерно для однодольных). Подобно большинству однодольных, многие магнолииды имеют тримерные цветки с простым околоцветником. Для магнолиид, как и для однодольных, типичны моносулькатные (дистально-однобороздные) пыльцевые зерна. Одни магнолииды имеют структуру апикальной меристемы корня, характерную для однодольных (кувшинка), а другие — характерную для высших двудольных (магнолия).

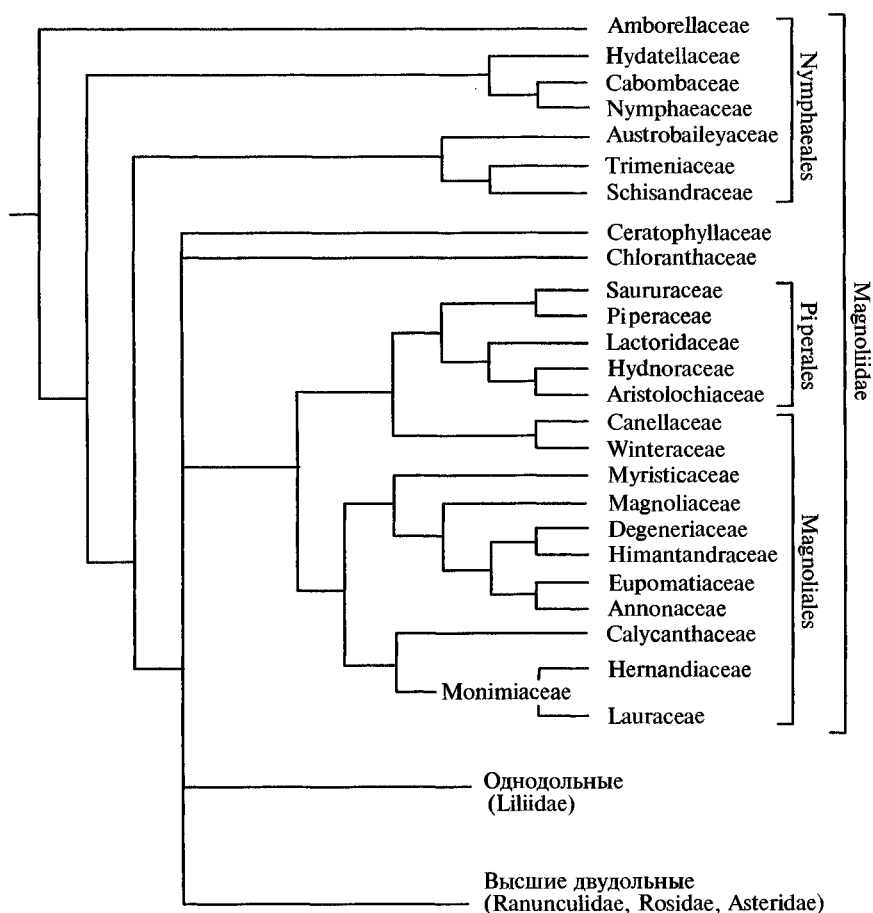


Рис. 251. Родственные связи между представителями подкласса Magnoliidae и другими покрытосеменными растениями по данным молекулярной филогенетики

Характерная черта многих магнолиид — идиобласты с эфирными маслами в паренхиме листьев, а часто и других органов, наличие которых обуславливает практическое использование ряда представителей подкласса (*Láurus* — лавр, *Piper* — перец и др.). У большинства магнолиид членики сосудов с лестничными перфорационными пластинками; некоторые представители подкласса имеют бессосудистую ксилему. За очень редкими исключениями магнолииды имеют простые листья, часто без прилистников. Если прилистники развиты, то либо сростаются в раструб, либо прирастают к черешку листа.

Большинство магнолиид имеет энтомофильные цветки. Среди насекомых-опылителей наиболее обычны жуки (*кантарофилия*) и мухи (*миофилия*). Для ряда магнолиид характерна лабильность типа опыления, есть также немного анемофильных и гидрофильных форм. Для магнолиид с обоеполыми цветками характерна протогиния.

Кантарофилию часто рассматривают как черту примитивности. Действительно, жуки, вероятно, были одними из первых опылителей цветков покрытосеменных растений. Вместе с тем кантарофилия многих современных магнолиид связана с глубокими коадаптациями опылителей и растений. Так, виды рода *Eupomatia* опыляют долгоносики из рода *Elleschodes*. Никаких других опылителей на цветках этих растений не найдено, а долгоносики-опылители не были найдены нигде, кроме цветков *Eupomatia*. С каждым видом *Eupomatia* ассоциирует особый вид *Elleschodes*. Опылители получают защиту и питание в цветках *Eupomatia*. После того как происходит опыление, тычинки и стаминодии цветка опадают и уже на поверхности почвы ими питаются развивающиеся личинки *Elleschodes*.

Цветки магнолиид исключительно разнообразны как по плану строения и числу частей, так и по размерам. Многие авторы предполагали, что крупные цветки с очень большим числом частей (как, например, у магнолии, кувшинки) являются чертой примитивности в данной группе. Однако в палеоботанической «летописи» магнолиид очень мелкие цветки предшествуют крупным. Лабильность структуры цветка, которая нередко проявляется даже на уровне вида¹, — показатель примитивности магнолиид, она отражает низкий уровень функциональной интеграции частей цветка друг с другом. Части цветка могут располагаться спирально, циклически (в этом случае цветки нередко тримерные) или без видимого порядка, причем характер расположения элементов околоцветника, андроеца и гинецея может различаться в пределах одного цветка (у *Magnolia* — см. рис. 316 — листочки околоцветника обычно расположены кругами, а тычинки и плодолистики — по спирали). Весьма разнообразно цветоложе, которое бывает удлинненным уже на стадии цветения (как у магнолии) или многократно удлинняется при созревании плода (как у *Schisandra* — лимонника), либо, наоборот, сильно вогнутое (например, у каликантовых, лавровых, монимиевых), зачастую разрастающееся при плодах.

Листочки околоцветника почти у всех магнолиид свободные. Околоцветник, как правило, простой. Иногда внутренние элементы околоцветника резко отличаются от наружных и напоминают лепестки типичных двудольных (например, у *Cabomba*), однако, вероятно, не гомологичны им.

¹ У *Tasmannia piperita* (Winteraceae) число листочков околоцветника варьирует от 0 до 15, тычинок — от 7 до 109, плодолистиков — от 1 до 15 и семян в завязи — от 2 до 46.

Тычинки магнолиид исключительно разнообразны, но в целом существенно отличаются от тычинок однодольных и высших двудольных. Они, как правило, имеют достаточно массивные нити и часто — широкие связники; нередко хорошо выражен и надсвязник. Массивные тычинки магнолиид часто богаты питательными веществами и участвуют в выделении запаха. В нескольких семействах представлены своеобразные плоские листовидные тычинки, не дифференцированные на нить и связник (см. рис. 253, А, В). Такие тычинки нередко считают наиболее примитивными, но вероятнее всего, что они формировались параллельно в разных линиях эволюции магнолиид как одна из адаптаций к опылению цветков жуками, так как в одних случаях они вскрываются с адаксиальной стороны (*Austrobaileya* — см. рис. 253, А, В, Г), а в других — с абаксиальной (*Degeneria* — рис. 317, Б, Ж).

Ряд представителей подкласса (из порядков Nymphaeales и Magnoliales) имеют стаминодии, расположенные *между* тычинками и плодолистиками (см. рис. 253, Б; 258, В, Ж; 317, З). В других группах покрытосеменных подобные структуры встречаются крайне редко. Обычно внутренние стаминодии после завершения женской фазы цветения изгибаются внутрь цветка и закрывают гинецей. Кроме того, они могут выделять запах (например, у *Austrobaileya* — запах тухлой рыбы) и быть ярко окрашенными, участвуя в привлечении опылителей.

Для значительной части магнолиид характерен полимерный апокарпный гинецей — особенность, определившая популярное в прошлом название «многоплодниковые». У целого ряда магнолиид с полимерным апокарпным гинецеем (*Austrobaileaceae*, *Schisandraceae*, *Amborellaceae*, *Calycanthaceae*, часть *Annonaceae* и *Monimiaceae*) формируется «*внепестичный компитум*». Он представляет собой скопление слизи, соединяющей воспринимающие поверхности рылец одного цветка. Пыльцевые трубки способны расти в этой слизи, что обеспечивает их свободное перераспределение между пестиками.

Плодолистики магнолиид варьируют от полностью кондупликатных до полностью асцидиатных.

5.2.1. Ordo Nymphaeales — порядок кувшинкоцветные

Порядок включает семь семейств: *Amborellaceae* — амборелловые (1/1¹), *Hydatellaceae* — гидателловые (1/12), *Cabombaceae* — кабомбовые (2/6), *Nymphaeaceae* — кувшинковые (6/60 или более), *Austrobaileaceae* — австробэйлиевые (1/1—2), *Trimeniaceae* — тримениевые (1/8), *Schisandraceae* — лимонниковые (3/90). Они распространены на всех континентах, кроме Антарктиды, но на большей части умеренной зоны и в Арктике встречаются только кувшинковые. *Amborella* — эндемик Новой Каледонии. *Austrobaileya* и большинство гидателловых — эндемики Австралии.

Водные, реже — прибрежно-водные травы (кабомбовые — рис. 252, А; кувшинковые — рис. 252, Ж; гидателловые — рис. 252, М), кустарники, небольшие деревья (*Illicium* из лимонниковых; амборелла, тримения), древесные лианы (*Schisandra* и *Kadsúra* из лимонниковых; австробэйлия, тримения). У вод-

¹ Здесь и далее в скобках указано число родов и видов в семействе.

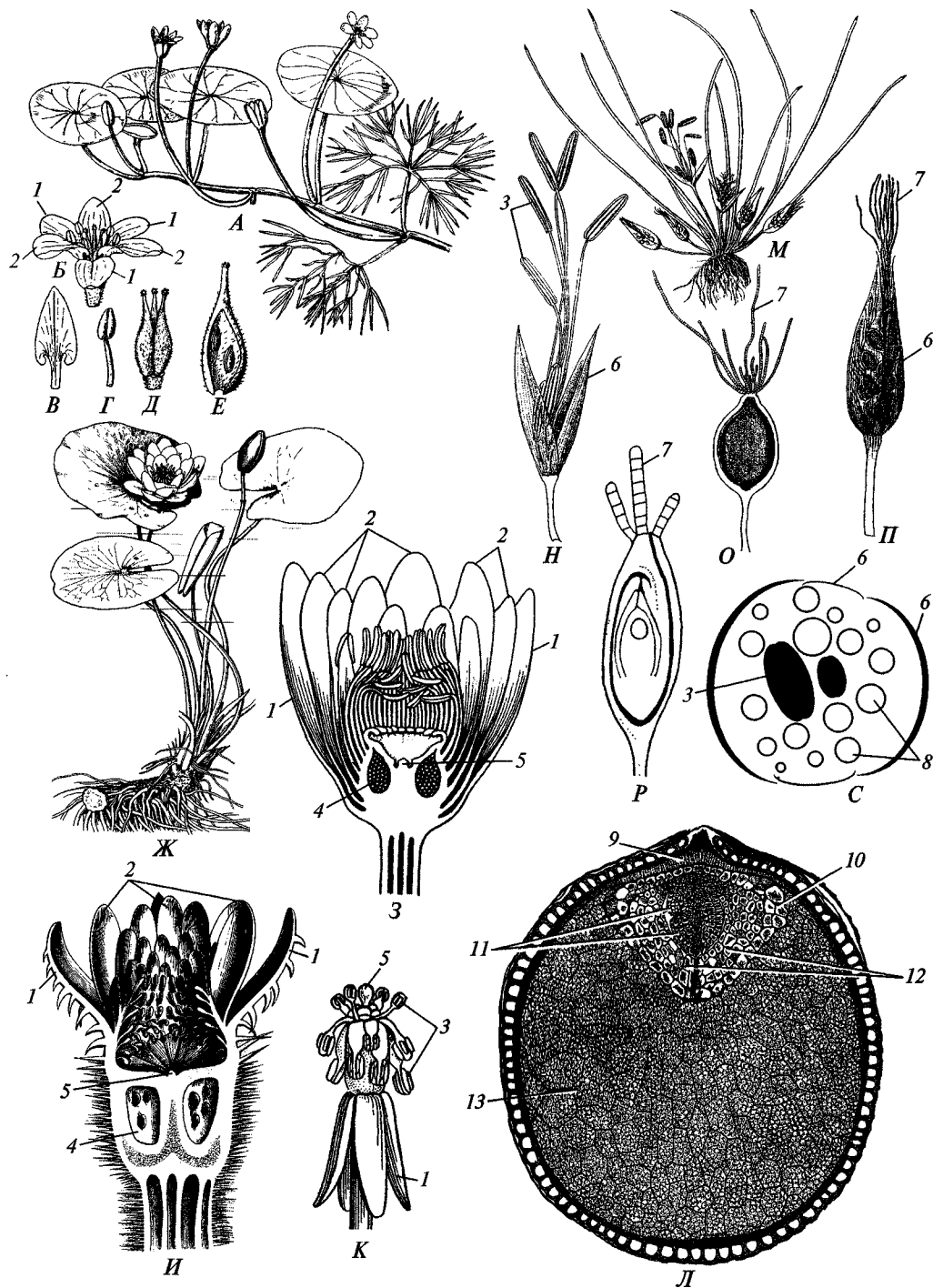


Рис. 252. Водные представители порядка Nymphaeales:

A—E — *Cabomba* sp. (Cabombaceae): *A* — общий вид растения, *Б* — цветок, *В* — лепесток, *Г* — тычинка, *Д* — гинецей из 3 свободных плодolistиков, *Е* — продольный разрез плодolistика; *Ж—Л* — семейство Nymphaeaceae: *Ж*, *З* — общий вид растения и цветок *Nymphaea alba*; *И* — продольный разрез цветка *Euryale ferox* с вогнутым цветоносом и нижней завязью; *К*, *Л* — цветок и продольный разрез семени *Ondinea purpurea*; *М—С* — Hydatellaceae: *М* — общий вид *Trithuria australis* (высота растения 5—7 см), его мужское соцветие (*Н*), плодolistик (*О*), женское соцветие (*П*); *Р* — продольный разрез плодolistика *Trithuria inconspicua*; *С* — диаграмма обоеполого соцветия *T. submersa*; *1* — чашелистик; *2* — лепесток; *3* — тычинка; *4* — гнездо завязи; *5* — продолжение оси цветка выше места прикрепления плодolistиков; *6* — прицветные чешуи; *7* — волоски рыльца; *8* — плодolistик; *9* — оперкулум (образованная производными внутреннего интегумента «крышечка», отделяющаяся при прорастании семени); *10* — эндосперм; *11* — почечка зародыша; *12* — семядоли; *13* — перисперм

ных растений камбия нет. У *Amborella* и немногих Nymphaeaceae ксилема бессосудистая. Листья простые, цельные (кроме подводных листьев *Cabomba* — рис. 252, *A*), обычно очередные.

Цветки энтомофильные, как у *Cabomba*, Nymphaeaceae, Austrobaileya, Schisandraceae (опыление обычно мухами и жуками), редко анемофильные (*Brasenia* из Cabombaceae) либо сочетающие черты анемо- и гидрофилии (Hydatellaceae). У гидателловых (рис. 252, *М—С*) околоцветника нет; мужской цветок представлен единственной тычинкой, а женский — одним плодolistиком. У остальных представителей порядка цветки с околоцветником, актиноморфные, мелкие (у *Amborella* 3—5 мм), средних размеров (как у Schisandraceae) или крупные (у *Austrobaileya* и большинства кувшинковых), обоеполые или реже однополые (например, у *Schisandra* — лимонника). Околоцветник простой, реже двойной (*Cabomba* — рис. 252, *Б*, *В*; большинство кувшинковых — рис. 252, *И*). У всех сухопутных форм цветки спиральные (рис. 253, *A*, *И—Н*), а у кабомбовых (рис. 252, *Б*) и кувшинковых — в типе циклические. В крупных цветках большинства кувшинковых чашелистики расположены в одном круге (кроме *Nuphar* — кубышки), лепестки и наружные тычинки закладываются циклически (число кругов может быть велико), внутренние тычинки — без видимого порядка (но не по спирали!), а плодolistики — в одном круге. Наружные круги в циклических цветках обычно трехчленные (кабомбовые) или четырехчленные (большинство кувшинковых), но начиная с третьего (четвертого) круга, число элементов в круге обычно увеличивается. У *Nuphar* чашелистики закладываются по спирали, обычно 5 или 6, а наружный круг венчика состоит обычно из 6 лепестков.

Тычинки от широких, плоских, лентовидных, не дифференцированных на нить и связник (*Austrobaileya* — рис. 253, *В*, *Г*) до имеющих хорошо выраженную цилиндрическую нить и обособленный пыльник (кабомбовые — рис. 252, *Г*; гидателловые — рис. 252, *Н*). Пыльники обычно вскрываются продольными щелями. В мужских цветках Schisandraceae тычинки могут срастаться в синандрий (рис. 253, *Т—Х*). Стаминодии могут быть развиты снаружи от фертильных тычинок (как у *Victoria* из кувшинковых) или между фертильными тычинками и гинецеем (как у *Austrobaileya* — рис. 253, *Б*, *Д*). У некоторых крупноцветковых кувшинок выражен полный ряд переходов от тычинок к лепесткам. Пыльцевые зерна моносультатные (дистально-однобороздные) у *Austrobaileya*, кубышки, гидателловых и кабомбовых, с кольцевой апертурой



(у части кувшинковых), трех-, шестикольчатные (Schisandraceae) и других типов. Трехкольчатная (зонально-трехбороздная) пыльца некоторых лимонниковых похожа на пыльцу высших двудольных, но возникла в этой группе параллельно и независимо.

Гинецей ценокарпный у кувшинковых (рис. 252, 3, И) и апокарпный у остальных представителей (рис. 252, Д; 253, И). В ценокарпном гинецее кув-

Рис. 253. Сухопутные представители порядка Nymphaeales:

A—И — *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae): *A* — вид цветка сверху (диаметр 5—6 см), *Б* — гинецей с двумя самыми внутренними стаминодиями (остальные части цветка удалены), *В*, *Г* — тычинка изнутри и сбоку, *Д* — стаминодий изнутри, *Е* — полностью асцидиатный плодolistик с двуплодной верхушкой, *Ж* — продольный разрез плодolistика (пунктиром показана лопасть на верхушке плодolistика, не попавшая в плоскость среза), *З* — плод из сочных оранжевых плодolistиков, *И* — диаграмма цветка; *К—П* — *Amborella trichópoda* (Amborellaceae): *К*, *Л* — функционально женский цветок с двумя стаминодиями и его диаграмма, *М*, *Н* — мужской цветок и его диаграмма, *О* — продольный разрез полностью асцидиатного плодolistика с одной семяпочкой, *П* — 4 плода; *Р—Т* — семейство Schisandraceae: *Р—Т* — гинецей во время цветения, плоды и андроец *Schisandra glabra*. *У—Х* — разная степень срастания тычинок в андроецах других видов *Schisandra*, *Ц*, *Ч* — многолистовка и часть растения с цветками *Illicium anisátum*; *1—7* — порядок спирального заложения листочков околоцветника; *8* — листочек околоцветника; *9* — тычинка; *10* — внутренний стаминодий; *11* — масса слизи, окружающей рыльца, в которой прорастают пыльцевые зерна (внепестичный компитум); *12* — заполненный слизью канал, которым плодolistик открывается наружу

шинковых всегда отсутствует внутренний компитум. Завязь обычно верхняя (нижняя только у кувшинковых, кроме кубышки). У некоторых кувшинковых завязь необычна тем, что является нижней только по отношению к андроецу (рис. 252, *К*). У *Nymphaea* чашелистики отходят при основании завязи, элементы каждого следующего круга околоцветника и андроеца — на все более высоком уровне, и самые внутренние тычинки — от верхушки завязи (рис. 252, *З*). У гидателловых (рис. 252, *Р*) и обычно у *Trimenia* плодolistик один, у остальных представителей их от нескольких до многих. Плодolistики часто полностью асцидиатные, с заполненным слизью каналом, соединяющим полость завязи и отверстие на рыльце (амборелла — рис. 253, *О*; кабомбовые, гидателловые — рис. 252, *Р*; австробэйлия — рис. 253, *Ж*; тримения). У кувшинковых и лимонниковых плодolistики могут быть устроены иначе, но детальное изучение их структуры и характера развития позволяет предположить их происхождение от описанного выше типа.

У кувшинковых (кроме кубышки) цветоложе продолжается в виде узкоконического или булавовидного придатка выше участка, на котором к нему прирастают плодolistики (рис. 252, *З*, *И*); у *Illicium* цветоложе продолжено в виде уплощенной на верхушке структуры выше места прикрепления свободных плодolistиков. Этой особенности придают большое значение, так как она, вероятно, не встречается у других двудольных. Семяпочки битегмальные, обычно анатропные, от одной (*Amborella*, *Trimenia*, *Illicium*, гидателловые) до нескольких (*Kadsúra*, *Schisandra*, *Austrobaileya*, кабомбовые, часть кувшинковых) или многих (кувшинковые) в плодolistике. У кувшинковых плацентация диффузная, у *Cabomba* семяпочки расположены на брюшной и боковых стенках плодolistика, у *Brasenia* — в основном на его спинной стороне, а у остальных представителей — на брюшной стороне. Плоды сухие или сочные, вскрывающиеся (рис. 253, *Ц*) или не вскрывающиеся (рис. 253, *П*). У лимонника при созревании плода цветоложе очень сильно удлиняется (рис. 253, *С*). Семена с обильным периспермом и скудным эндоспермом (кувшинковые — рис. 252, *Л*; кабомбовые, гидателловые) или с обильным эндоспермом и без перисперма (остальные представители), с маленьким зародышем.

Часто в порядок Nymphaeales включают только Cabombaceae и Nymphaeaceae. Их представители отличаются от входящих в семейства Amborellaceae,

Trimeniaceae, Schisandraceae и Austrobaileyaceae травянистой жизненной формой и водным образом жизни, преимущественно циклическими цветками, семенами с периспермом и т.д. Однако молекулярно-филогенетические данные свидетельствуют о единстве всей группы. Кроме того, в пользу родства кабомбовых и кувшинковых с амборелловыми, тримениевыми, лимонниковыми и австробэйлиевыми говорят данные по строению гинецея. Все изученные к настоящему времени представители порядка, за исключением *Amborella*, характеризуются не отмеченным пока у других магнолиид 4-клеточным женским гаметофитом *Schisandra*-типа (см. рис. 242; 246, Б). У *Amborella*, как и у кувшинковых и кабомбовых, нет характерных для подавляющего большинства магнолиид идиобластов с эфирными маслами.

Близкое родство между гидателловыми, кабомбовыми и кувшинковыми было установлено только в 2006 г. на основании молекулярных данных. До этого гидателловые считались одной из эволюционно продвинутых групп однодольных. Гидателловые — миниатюрные, иногда крошечные растения, обитающие в озерах (иногда на глубине 1—2 м) или, чаще, в пересыхающих в сухой сезон водоемах; в последнем случае это однолетники. Все листья нитевидные, в прикорневой розетке. Тычинки и пестики расположены в очень компактных однополых или обоеполых собраниях, окруженных одним или несколькими кругами чешуй. Такое собрание внешне очень похоже на цветок, но в ходе его развития тычинки и пестики развиваются в центробежной последовательности, а в обоеполых собраниях плодолистики находятся снаружи от тычинки (или тычинок). Поэтому репродуктивные структуры гидателловых описывают как псевдантии из женских и мужских цветков без околоцветника (по другой гипотезе они возникли из цветков с околоцветником в результате гомеозиса).

Гидателловые имеют уникальное строение рыльца, которое состоит из очень длинных (до 5 мм) волосков из одного ряда клеток. Пыльца может прорасти на любой из клеток волоска, а пыльцевая трубка растет по его поверхности вплоть до завязи. Хотя внешне гидателловые сильно отличаются от кабомбовых и кувшинковых, все три семейства характеризуются четырехклеточным зародышевым мешком, единым планом строения спермодермы, хорошо развитым периспермом. Листья гидателловых похожи на первый лист проростков кувшинковых. Наличие полностью асцидиатных открытых на верхушке плодолистиков и моносультатных пыльцевых зерен хорошо согласуется с отношением гидателловых к магнолиидам.

Вероятно, порядок *Nymphaeales* является парафилетической группой (см. рис. 251) и объединяет формы, относящиеся к самым древним из сохранившихся до наших дней эволюционных линий покрытосеменных растений. Однако неясно, какие из морфологических особенностей современных *Nymphaeales* были свойственны предкам покрытосеменных. Молекулярные данные говорят о монофилии огромной группы, включающей все современные цветковые кроме *Nymphaeales*.

Многие авторы сближали кувшинковые и кабомбовые с однодольными. Наряду с другими важными признаками указывали, что проводящая система корневища кувшинковых похожа на атактостелу однодольных, поскольку на поперечном срезе корневища видны многочисленные, расположенные без ясного порядка закрытые проводящие пучки. Однако на самом деле кувшин-

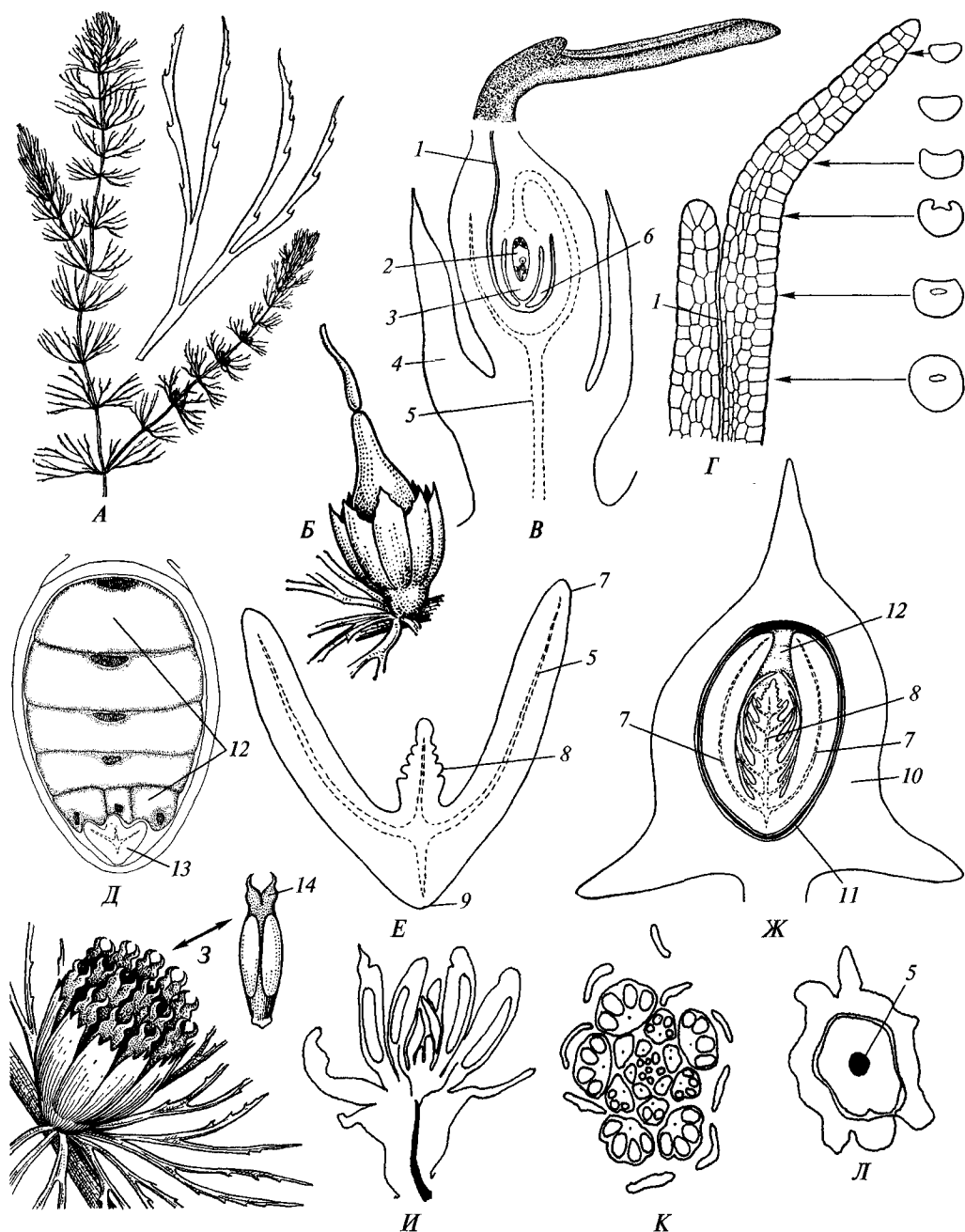
ковые имеют весьма своеобразный вариант эустелы. В отличие от однодольных, у кувшинковых в лист отходят только три (а не множество) проводящих пучка, которые в узле сливаются друг с другом, а потом снова разделяются. Необычная особенность корневищ кувшинок и кубышек заключается и в том, что цветки на них развиваются не терминально и не пазушно, а как бы замещающая часть листьев в основной генетической спирали листорасположения.

Наличие в крупных цветках кувшинок полной серии переходов между лепестками и тычинками часто рассматривают как доказательство происхождения венчика из стерильных наружных элементов андроея. Однако сам по себе факт наличия переходов не может служить доказательством гомологии между тычинками и лепестками. Органы переходного типа могут возникать в результате перекрывания в развивающемся цветке зон экспрессии генов, регулирующих судьбу примордиев в ходе морфогенеза цветка. Такое перекрывание более вероятно, если число органов в цветке велико.

Не исключено, что двойной околоцветник кувшинковых возник в результате дифференциации элементов исходного простого околоцветника. У сухопутных представителей порядка со спиральными цветками и полимерным околоцветником наблюдается постепенный переход от наружных чашелистиковидных ко внутренним лепестковидным листочкам. Становление циклического околоцветника могло способствовать более резкому проявлению различий между листочками разных кругов. Двухкруговой простой околоцветник *Brasenia* имеет много общего с двойным околоцветником *Cabomba*. У *Cabomba* и многих кувшинковых как в лепестки, так и в чашелистики входит один проводящий пучок. Нередко чашелистики окрашенные, лепестковидные (например, у кубышки). Каким бы ни было происхождение двойного околоцветника у кувшинковых и кабомбовых, он возник у них независимо от прочих двудольных.

5.2.2. Ordo Ceratophyllales — порядок роголистникоцветные

Порядок включает одно широко распространенное семейство Ceratophyllaceae с одним родом и 2—10 видами. Полностью погруженные в воду травы с побегами, несущими мутовки дважды-, трижды вильчато расчлененных листьев (рис. 254, А). Корней, функционирующих проводящих элементов ксилемы и устьиц нет. Своеобразно ветвление побегов (рис. 255). С каждой мутовкой листьев ассоциирована одна почка бокового побега и один цветок. Почка расположена в пазухе одного из листьев, а цветок — между двумя листьями нижележащей мутовки. Почки и цветки расположены вдоль двух ортостих (на рисунке — пунктир), сближенных на одной стороне материнского побега. Цветки однополые (рис. 254, Б, В, З—К), с невзрачным околоцветником (листочки которого иногда считают видоизмененными прицветными листьями). Тычинки в мужском цветке многочисленные, без выраженных нитей, на верхушке двурогие (рис. 254, З); плодолистик в женском цветке один, асцидиатный, с заполненным слизью каналом, соединяющим полость завязи с наружной средой (рис. 254, В, Г). Семяпочка в завязи одна, унитегмальная (рис. 254, В), женский гаметофит 7-клеточный, Polygonum-типа. Семена (рис. 254, Ж) с крупным зародышем, имеющим хорошо развитую почечку (рис. 254, Д—Ж)



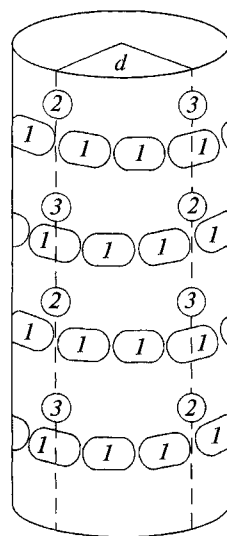
и основным запасом питательных веществ в семядолях. Эндосперм в зрелом семени скудный (хотя на ранних стадиях развития семени он значительно превышает по объему зародыш — рис. 254, Д), перисперма нет. Роголистник имеет оригинальный тип подводного опыления, при котором имеющие аэренхиму тычинки отрываются и всплывают на поверхность воды, где вскрываются и освобождают постепенно тонущие пыльцевые зерна.

Рис. 254. *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae) — *C. demersum* (А, Б, Г—Л) и *C. pentacanthum* (В):

А — внешний вид растения и лист; Б — внешний вид женского цветка; В — продольный разрез женского цветка; Г — продольный и серия схематичных поперечных срезов через верхнюю часть плодolistика; Д — развитый эндосперм и молодой, гораздо более мелкий по размерам зародыш; Е — зародыш на более поздней стадии; Ж — продольный разрез плода; З — общий вид мужского цветка и тычинка; И — продольный срез через мужской цветок; К — поперечный срез через среднюю часть мужского цветка, тычинки в центре еще не сформировались, они разовьются после опадения наружных тычинок; Л — срез через нижнюю часть цветка; 1 — канал, открывающийся на верхушке завязи; 2 — зародышевый мешок; 3 — нуцеллус; 4 — околоцветник; 5 — проводящий пучок; 6 — интегумент; 7 — семядоля; 8 — почечка зародыша; 9 — зародышевый корешок, который не получит дальнейшего развития; 10 — перикарпий; 11 — спермодерма; 12 — эндосперм; 13 — зародыш; 14 — надсвязник

Роголистники традиционно считали родственниками кабомбовых и кувшинковых, объясняя отличия роголистников от представителей Nymphaeales тем, что они ушли гораздо дальше по пути приспособления к жизни в воде (редукция проводящей системы, корней, упрощение строения цветка). Однако такие особенности роголистника как строение зародыша и женского гаметофита трудно связать с подводным образом жизни. Молекулярные данные о родственных связях *Ceratophyllum* противоречивы, но они не подтверждают идею о его ближайшем родстве с кабомбовыми и кувшинковыми.

Рис. 255. Схема расположения боковых органов на побеге у *Ceratophyllum submersum*: 1 — место прикрепления листа; 2 — место прикрепления цветка; 3 — место прикрепления вегетативных почек. Угол $d = 70-90^\circ$



5.2.3. Ordo Chlorantháles — порядок хлорантоцветные

Порядок включает одно семейство — хлорантовые (Chloranthaceae) (4/70). Места распространения его представителей: тропическая Америка, Океания, Мадагаскар, Южная, Юго-Восточная и Восточная Азия. По палеоботаническим данным, это одно из самых древних семейств цветковых. В меловом периоде они были распространены на всех материках, в том числе в Антарктиде.

Порядок представлен деревьями и кустарниками (*Ascarina*, большинство видов *Hedyosmum*), полукустарниками (*Hedyosmum*, *Sarcandra*, *Chloranthus*), многолетними, редко однолетними травами (большинство видов *Chloranthus*) (рис. 256). Сосуды всегда развиты в корнях, а обычно и в стеблях, часто лишь немного превышают по толщине трахеиды, с лестничной перфорационной пластинкой, имеющей большое число перекладин (до 200). Паренхима обычно с идиобластами, содержащими эфирные масла. Листья супротивные, со сросшимися в разной степени между собой основаниями, с прилистниками, че-



Рис. 256. Chloranthaceae:

А — цветonoсный побег с 4 вегетативными листьями и колосом *Chloranthus japonicus*, цветок на оси соцветия и корневище; Б — цветок *Ch. henryi* сбоку; В — цветок *Ch. spicatus* спереди (схема); Г—Ж — схема вероятного происхождения тычинок *Chloranthus* от тычинок типа *Sarcandra*: Г — тычинка *Sarcandra*, Д — начало образования складок на тычинке и разделение каждой теки надвое (пунктир), Е — тычинки большинства современных видов *Chloranthus*, Ж — тычинка *Ch. japonicus* с редуцированными теками на средней лопасти тычинки; 3—И — внешний вид соцветия и продольный разрез молодого плода *Sarcandra chloranthoides*; (1 — лишенный механических тканей перикарпий; 2 — проводящий пучок; 3 — производные наружного интегумента семяпочки (теста) с механическими тканями, показанными точками; 4 — остатки канала, соединяющего полость завязи с внешней средой; 5 — место, где прикреплялась тычинка; 6 — эндосперм; 7 — зародыш); К — внешний вид побега *Hedyosmum nutans* с соцветиями, мужской цветок (слева) и женский цветок с опавшим рыльцем (справа) *H. orientale*; Л—Н — схемы продольных срезов гинецея (проводящие пучки не показаны, жирная линия — рыльце) *H. mexicanum* (Л) (8 — околоцветник, 9 — рыльце), *Ascarina lucida* (М) и *Ch. erectus* (Н); О — продольный срез рыльца *Ch. spicatus* с каналом, идущим в полость завязи

решковые, простые, цельные, по краю зубчатые, причем зубчики всегда несут на конце железку. Такой тип зубчатости получил название хлорантоидной. Он весьма обычен у дисперсных листьев из меловых отложений. Цветки в колосьях, собраниях колосьев или тирсах, очень мелкие (до 7 мм), энтомофильные (*Chloranthus*, *Sarcandra*, иногда *Hedyosmum*) или анемофильные (*Ascarina*, большинство видов *Hedyosmum*), обоеполые и зигоморфные (*Sarcandra*, *Chloranthus* — рис. 257, А, Б) или однополые и актиноморфные (*Ascarina*, *Hedyosmum* — рис. 257, Д—Ж), циклические. Околоцветника нет или он простой и состоит из 3 небольших чешуек (развит только в женских цветках *Hedyosmum* — рис. 257, В; рис. 256, К, Л). Строение андроеца весьма разнообразно. У *Chloranthus* он в виде трехлопастной структуры (рис. 257, Б; 256, А—В), прикрепленной к завязи со стороны брактеи. Средняя лопасть с 2 парами микроспорангиев (у *Ch. japonicus* стерильная — рис. 256, Ж), а боковые — каждая с одной парой микроспорангиев. Микроспорангии погружены в ткань лопастей. Степень срастания лопастей друг с другом у современных видов варьирует, иногда они почти свободные. Каждая лопасть продолжена выше микроспорангиев в короткий или длинный, широкий или узкий вырост. У очень близких к *Chloranthus* ископаемых цветков из меловых отложений лопасти андроеца полностью свободные, либо сросшиеся только при основании, либо свободные при основании и сросшиеся между собой на верхушке. Андроец *Chloranthus* интерпретируют как результат срастания трех тычинок

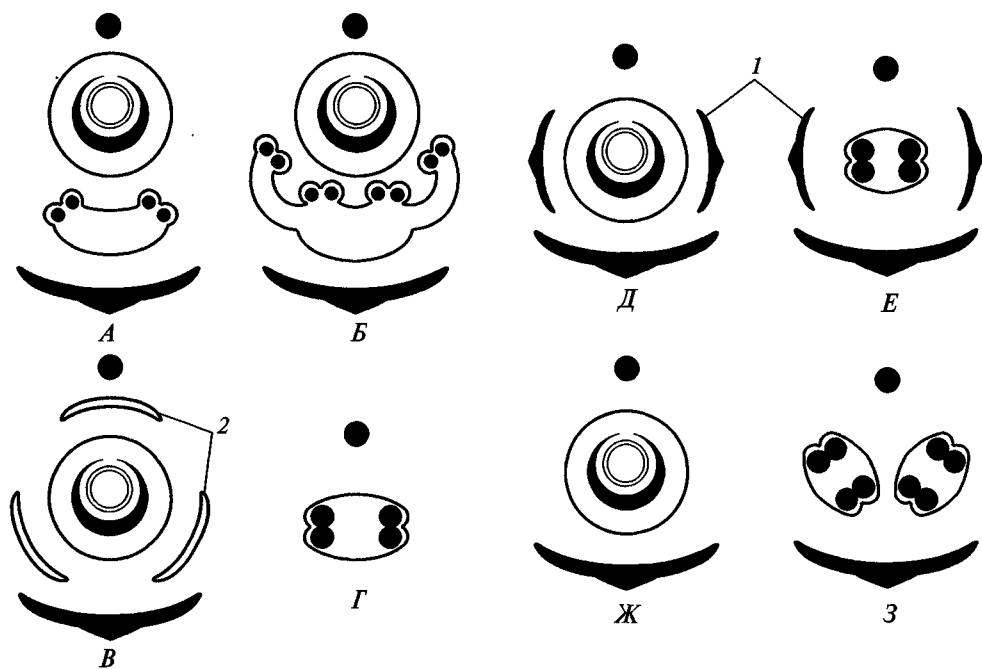


Рис. 257. Диаграммы цветков представителей семейства Chloranthaceae:

А — *Sarcandra chloranthoides*; Б — *Chloranthus* sp.; В, Г — женский и мужской цветки *Hedyosmum mexicanum* соответственно; Д, Е — женский и мужской цветки *Ascarina rubricaulis*; Ж, З — женский и мужской цветки *A. solmsiana*; 1 — прицветничек (брактеола); 2 — листочек околоцветника

или (что более вероятно — рис. 256, Г—Ж) расщепления одной тычинки. У *Sarcandra* (см. рис. 256, З) тычинка 1, расположена со стороны брактей, имеет 2 пары боковых микроспорангиев, погруженных в массивный связник, плохо отграниченный от короткой тычиночной нити. У *Ascarina* и *Hedyosmum* пыльники сидячие, с 2 парами микроспорангиев, связник обычно узкий. У *Hedyosmum* (рис. 256, К) тычинка всегда 1, а у *Ascarina* их 1—5. Пыльцевые зерна с одной дистальной бороздой или трехлопастной апертурой (*Ascarina*), с дистальной (4)5—6-лопастной апертурой (*Hedyosmum*), многопоровые (*Sarcandra*, *Chloranthus erectus*), многобороздные (виды *Chloranthus*), возможно, иногда безапертурные. Гинецей хлорантовых всегда из одного асцидиатного плодолистика без пликатной зоны, на верхушке которого ко времени цветения сохраняется отверстие, ведущее в заполненный слизью канал, соединяющий рыльце с полостью завязи (рис. 256, Л—О). Завязь верхняя (*Ascarina*), полунижняя (*Sarcandra*, *Chloranthus*) или нижняя (*Hedyosmum*). Единственная битегмальная ортотропная семяпочка прикреплена в верхней части завязи и обращена микропиле вниз. Плоды — костянки, редко орешки (*Hedyosmum*) или с сочным околоплодником без твердого слоя (остальные роды). Семена с обильным эндоспермом, богатыми маслами, и очень маленьким зародышем с едва выраженными семядолями.

Хлорантовые имеют морфологические черты сходства как с *Nymphaeales* (особенно с семействами *Trimeniaceae* и *Amborellaceae*), так и с *Piperales*. Однако в целом семейство *Chloranthaceae* обладает уникальным сочетанием морфологических признаков, что позволяет выделить его в особый порядок. Обобщенное положение *Chloranthaceae* подтверждают и молекулярные данные.

Согласно одной из точек зрения, цветки *Chloranthaceae* были исходно обоеполыми, актиноморфными, с 3 листочками простого околоцветника, чередующимися с ними 3 тычинками и плодолистиком с верхней завязью. Согласно другой точке зрения, цветки хлорантовых были исходно однополыми, женские — с простым околоцветником из трех листочков и верхней завязью, а мужские — с единственной тычинкой. Некоторые ученые считают, что обоеполые цветки *Sarcandra* и *Chloranthus* представляют собой сильно редуцированные собрания однополых цветков (псевдантии) или разветвленных фруктификаций предцветкового строения. Особняком стоит гипотеза французского ботаника Ж.Ф.Леруа (1983), который трактует мужскую фруктификацию *Hedyosmum* не как колос из множества редуцированных до 1 тычинки цветков, а как гомолог неразветвленного стробила голосеменных с расположенными по спирали микроспорофиллами, то есть как одну из наиболее примитивных цветкоподобных структур. При редукции числа тычинок (микроспорофиллов) из мужской фруктификации *Hedyosmum* можно «вывести» малотычинковый мужской цветок типа *Ascarina*. Большинство других специалистов по хлорантовым к этой трактовке относится скептически.

5.2.4. Ordo Magnoliáles — порядок магнолиецветные

Порядок *Magnoliales* (рис. 258) включает 12 семейств: *Canellaceae* — канелловые (6/16), *Winteraceae* — винтеровые (8/90), *Myristicaceae* — мускатниковые (20/400), *Degeneriaceae* — дегенериевые (1/1), *Himantandraceae* — гиман-

тандровые (1/2), Magnoliaceae — магнолиевые (7/215), Eupomatiaceae — эупоматиевые (1/3), Annonaceae — анноновые (135/2 500), Calycanthaceae — каликантовые (4/11), Monimiaceae — монимиевые (33/320), Hernandiaceae — эрнандиевые (4/60), Lauraceae — лавровые (50/2750). Они распространены преимущественно в тропических и субтропических районах земного шара, лишь некоторые роды заходят в умеренно теплые области Северного и Южного полушарий. Особенно богата представителями порядка Юго-Восточная Азия.

Представители Magnoliales — деревья (иногда очень крупные, как *Liriodendron* — тюльпанное дерево, Magnoliaceae), кустарники или древесные лианы. Лишь стеблевой паразит из лавровых *Cassytha* можно назвать травянистым растением. Мезофилл листа обычно с идиобластами, содержащими эфирные масла. Проводящая система стебля представлена эустелой. В древесине развиты сосуды с простой или лестничной перфорацией. Исключение составляют винтеровые, у которых древесина бессосудистая, однако и у них иногда отмечают проводящие элементы ксилемы, сочетающие черты трахеид и члеников сосудов. Неясно, является ли бессосудистая древесина винтеровых примитивным признаком.

Листья почти всегда простые, очередные, черешковые, цельнокрайние (см. рис. 317, А). Прилистники отсутствуют за исключением Magnoliaceae, у которых колпачковидный прилистник целиком охватывает терминальную почку. После распускания листьев прилистник магнолиевых опадает.

Цветки чаще всего актиноморфные и обоопольные, реже раздельнополюе (у монимиевых и канелловых) или функционально однополюе (например, у *Laurus* — лавра). Цветоложе удлинненное (рис. 316), плоское или вогнутое (см. рис. 223, Б, Д). Околоцветник магнолиецветных в большинстве случаев 3-мерный (см. рис. 316, А), реже (например, у лавра) 2-мерный, очень редко 5- или 4-мерный. Андроей спиральный, циклический или с неупорядоченным расположением тычинок (как у многих винтеровых). У Monimiaceae и Canellaceae в мужских цветках тычинки срастаются между собой, образуя подобие колонки. У многих магнолиецветных тычинки с надсвязником (см. рис. 316, Е, Ж). Очень своеобразны тычинки у представителей рода *Degeneria*: они почти листовидные, с длинными узкими гнездами пыльников и тремя проводящими пучками (см. рис. 317, Ж). Тычинки части монимиевых и лавровых имеют парные придатки у основания, функционирующие как нектарники. Иногда считают, что предки этих растений имели тычинки с 3 пыльниками, два из которых стали стерильными и превратились в придатки. Пыльники вскрываются *клапанами*, отгибающимися наверх (как у лавровых) или в стороны (как у дегенерии), либо *продольными щелями*. Пыльца часто моносулькатная (дистально-однобороздная), но может быть и других типов. Так, у лавровых она безапертурная; у винтеровых пыльца в нераспадающихся тетрадах, дистально-однородная.

Часть представителей порядка (Myristicaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Degeneriaceae) имеет мономерный гинецей, тогда как у остальных многочисленны плодолистики расположены на значительно удлиненном (как у магнолиевых) или вогнутом (например, у эупоматии, монимиевых) цветоложе. Плодолистики чаще всего свободные, хотя некоторые представители имеют ценокарпный или почти ценокарпный гинецей (как Canellaceae, некоторые Annonaceae и Winteraceae). Соотношение пликатной и асцидиатной зон не-

А, Б — цветущая ветвь и диаграмма цветка *Drimys winteri* (Winteraceae); В—Ж — *Eupomatia* (Eupomatiaceae): В — диаграмма цветка *E. bennetti*, Г — ветвь *E. bennetti* с терминальным цветком, от которого отделяется калиптра, Д, Е — внешний вид и продольный разрез плода *E. laurina*; Ж — тычинка и цветок *E. laurina*; З, И — Lauraceae: З — тычинка внутреннего круга *Sassafras albidum*, И — диаграмма цветка *Cinnamomum camphora*; К — диаграмма цветка *Calycanthus floridus* (Calycanthaceae); Л—Р — Annonaceae: Л—Н — *Clathropermum bartéri* (Л — тычинка, М — продольный разрез цветка с частично удаленным околоцветником, Н — внешний вид цветка с удаленным околоцветником); О — диаграмма цветка *Orophea corymbosa*; П — плод *Cananga pohliana*, Р — цветок *Cymbopetalum penduliflorum*; С—Х — Monimiaceae: мужской (С) и женский (Т — в продольном разрезе) цветок *Hennecartia omphalandra*; У — продольный разрез женского цветка *Monimia rotundifolia*; Ф — продольный разрез мужского цветка *M. citrina* до цветения; Х — мужской цветок *M. rotundifolia* во время цветения; 1 — калиптра, 2 — придаток тычинки, 3 — тычиночная нить, 4 — клапаны, которыми вскрывается пыльник, 5 — тычинка, 6 — внутренние стаминодии, 7 — надсвязник, 8 — плодолистик, 9 — гиперстигма, 10 — рыльце

одинаково в плодолистиках разных магнолиецветных, но обычно пликатная зона развита хорошо; канал, соединяющий полость завязи с наружной средой, формируется редко. Каждый плодолистик содержит от одной до нескольких сотен семязпочек. У некоторых магнолиецветных (эрандиевые) развивается нижняя завязь. Интересная особенность цветков некоторых монимиевых — формирование гиперстигмы («сверхрыльца»). В этом случае края вогнутого цветоложа смыкаются над плодолистами, не срастаясь с ними. На цветоложе формируется особая ткань, улавливающая пыльцу. Пыльцевые зерна прорастают на этой ткани, и пыльцевые трубки растут в направлении рылец плодолистиков.

Можно выделить два важнейших типа цветков магнолиецветных, которые связаны между собой полным рядом переходных форм. Первый тип («магнолиевый» — см. рис. 316) представляет собой довольно крупный цветок с удлиненным цветоложем, ярко окрашенными листочками околоцветника, многочисленными, расположенными по спирали, часто уплощенными тычинками и многочисленными спирально расположенными плодолистами. Второй тип («лавровый») — это мелкий, невзрачный, полностью циклический тримерный (реже — димерный) цветок с вогнутым или плоским цветоложем, небольшим двухкруговым простым околоцветником, 3—9 тычинками и мономерным гинецеом. Своеобразен цветок *Eupomatia*, имеющий опадающий колпачок (калиптру), сформированный прицветным листом, за которым следуют многочисленные тычинки, ближе к центру цветка преобразованные в лепестковидные стаминодии, так что создается впечатление, будто околоцветник и тычинки поменялись местами в цветке.

Плоды магнолиецветных чаще всего сочные, хорошо приспособленные к распространению животными, но иногда (например, у большинства магнолиевых) функцию привлечения животных выполняет ярко окрашенная саркотека семени, а плоды вскрывающиеся. Плоды магнолии обычно описывают как многолистовки, хотя плодики нередко вскрываются только или преимущественно вдоль средней жилки (а не только по брюшному шву, как у типичных листовок). Это обусловлено тем, что плодолистки прирастают брюшной стороной к цветоложу. Тюльпанное дерево имеет редкий для порядка плод — крылатку. Этот односемянной невскрывающийся сухой плод распространяется ветром. Зародыш магнолиецветных часто маленький, а эндосперм — хоро-

шо развитый, богатый маслами и/или крахмалом; реже, наоборот, зародыш очень крупный, а эндосперм отсутствует (например, у лавровых). Зародыш обычно с 2 семядолями, но иногда семядолей 3—4, как у *Idiospermum* (Calycanthaceae) и *Degeneria*.

Многие ботаники считали магнолиецветных самой примитивной группой покрытосеменных, ключевой для понимания их происхождения и ранней эволюции. В настоящее время приходится признать, что такие признаки «примитивности» магнолиецветных, как крупные цветки, плоские тычинки, удлинненное цветоложе, кондупликатные плодолистики — вторичны и возникли, вероятно, как адаптации к конкретным формам опыления; кроме того, упомянутые особенности свойственны лишь части представителей порядка. Упомянем также, что плодолистик дегенерии, который часто рассматривают как классический пример кондупликатного, имеет хорошо выраженную асцидигатную зону и закладывается в виде кольцевого валика (см. рис. 317, К—О).

В принятом нами объеме порядок Magnoliales является парафилетической группой, так как от его примитивных представителей берет начало порядок Piperales.

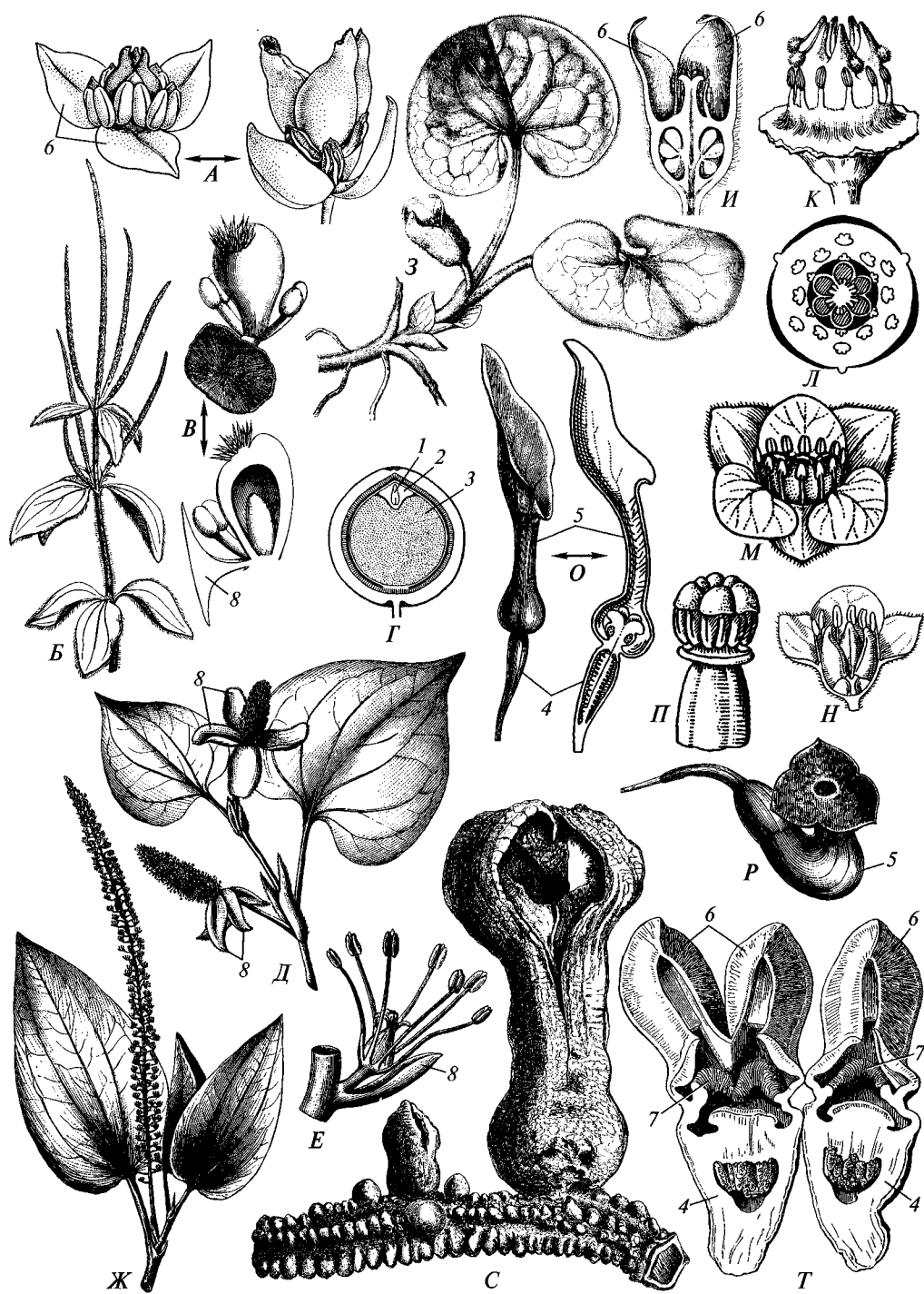
5.2.5. Ordo Piperáles — порядок перечноцветные

Порядок включает пять семейств: Lactoridaceae — лакторисовые (1/1), Aristolochiaceae — кирказоновые (7/600), Hydnoraceae — гидноровые (2/7), Saururaceae — савруровые (4/6), Piperaceae — перечные (5/3000). Они распространены в основном в тропиках, лишь некоторые роды, например *Asarum* (копытень, рис. 259, 3), *Aristolochia* (кирказон), заходят в умеренный пояс. Лакторис (рис. 259, А) встречается только на островах архипелага Хуан-Фернандес к западу от Чили и в последние годы находится на грани вымирания.

Большинство перечноцветных — травянистые растения нижнего яруса тропических лесов (иногда эпифиты), встречаются также древесные лианы, кустарники (например, лакторис) и даже небольшие деревья. Типичных водных растений нет, хотя некоторые савруровые способны длительное время расти под водой. Все гидноровые — бесхлорофилльные корневые паразиты

Рис. 259. Piperales:

А — цветок (слева) и отцветший цветок с молодым плодом (справа) *Lactoris fernandeziana* (Lactoridaceae); Б—Г — Piperaceae: Б — общий вид побега *Peperomia blanda* с несколькими соцветиями; В — цветок и его продольный разрез у того же растения; Г — продольный разрез плода и семени черного перца, *Piper nigrum*; Д—Ж — Saururaceae: Д — побег *Houttuynia cordata* с двумя соцветиями, каждое из которых окружено четырьмя лепестковидными прицветниками (кроющими листьями нижних цветков), Е — цветок *Saururus cernuus*, Ж — побег с соцветием *S. chinensis*; З—Р — Aristolochiaceae: З — побег с цветком *Asarum europaeum*, И — продольный разрез этого цветка, К — цветок *A. sieboldi* с удаленным околоцветником, Л — диаграмма цветка *A. europaeum*, М — цветок *Saruma henryi*, Н — его продольный разрез, О — внешний вид и продольный разрез цветка *Aristolochia clematitis*, П, Р — гиностемий и внешний вид цветка *A. siphon* соответственно; С, Т — *Hydnora africana* (Hydnoraceae): С — внешний вид участка растения с несколькими развивающимися и одним раскрывшимся цветком, Т — разрез цветка; 1 — зародыш, 2 — эндосперм, 3 — перисперм, 4 — завязь, 5 — трубка околоцветника; 6 — листочек околоцветника, 7 — андроцей, 8 — кроющий лист цветка



деревьев и кустарников. Эти растения настолько видоизменены в связи с паразитизмом, что не имеют даже рудиментов листьев (рис. 259, С). Для гидноровых характерны растущие горизонтально под землей «направляющие корни», благодаря которым происходит поиск новых растений-хозяев. Цветки гидноровых закладываются по одному эндогенно на «направляющих корнях».

У многих перечноцветных стебель имеет одно кольцо проводящих пучков, нередко разделенных широкими лучами. У части савруровых и перечных пучки расположены двумя концентрическими кольцами, а у многих перечных — несколькими кольцами или без видимого порядка. В этом проявляется сходство с атактостелой однодольных, но, в отличие от однодольных, у перечных обычно функционирует пучковый, а иногда — и межпучковый камбий (между пучками наружного круга). Сосуды обычно с простыми, реже с лестничными (как у савруровых) перфорационными пластинками. В паренхиме стеблей и листьев, а нередко и репродуктивных органов обычно развиты идиобласты с эфирными маслами. В силу этого многие представители порядка — ароматические растения. Листья простые, цельные (рис. 259, Б, Д, Ж), реже лопастные, очередные, без прилистников или с прилистниками, расположенными с адаксиальной стороны и, как правило, приросшими к черешку. У большинства представителей листовые пластинки широкие, часто сердцевидные, с характерным пальчатым жилкованием и замкнутыми петлями жилок второго порядка, не достигающих до краев листа.

Цветки кирказоновых, гидноровых и лакторисовых мелкие или достаточно крупные и не образуют компактных соцветий. Они циклические, обычно тримерные (рис. 259, А, З, Л, М, Р, Т), с околоцветником, обоеполые (у лакториса на одном растении обоеполые и женские). Околоцветник гидноровых и лакторисовых однокруговой. В семействе кирказоновых у китайского рода *Sáruma* околоцветник двойной (рис. 259, М), а у некоторых видов копытня есть рудименты лепестков. Поэтому однокруговой околоцветник остальных кирказоновых часто считают чашечкой. Иногда считают, что предки перечноцветных имели простой околоцветник, а лепестки *Saruma* — стаминодиального происхождения.

У савруровых и перечных цветки мелкие, обоеполые или реже однополые, не имеющие ясно выраженного околоцветника и собранные в компактные соцветия — початки, колосья или кисти (рис. 259, Д, Е, Ж). У представителей двух родов савруровых кроющие листья нижних цветков в соцветии очень крупные и лепестковидные (рис. 259, Д). Это придает всему соцветию облик цветка с околоцветником. В верхней части компактного соцветия савруровых граница между отдельными цветками часто выражена нечетко. Поэтому создается впечатление, что на верхушке соцветия находится необычно устроенный терминальный цветок.

Тычинки в цветках перечноцветных расположены в 1—3(4) круга. У некоторых перечных в цветке только одна тычинка. Тычинки могут иметь хорошо развитый надсвязник, например у лакториса и копытня. Несколько уплощенные тычинки лакториса похожи на тычинки некоторых магнолиецветных. У многих кирказоновых тычинки полностью или только основаниями прирастают к гинецею, в результате чего формируется *гиностемий* (рис. 259, П). У гидноровых пыльники срастаются друг с другом в кольцевую (рис. 259, Т) или

колпачковидную структуру, окружающую рыльце. Пыльники гидноровых необычны тем, что имеют множество гнезд. Это — эволюционно вторичная особенность.

Пыльцевые зерна перечноцветных обычно моносулькатные (дистально-однобороздные) или безапертурные. У лакториса зрелые пыльцевые зерна соединены в тетрады. Интересная особенность оболочки пыльцевых зерен лакториса — наличие образований, напоминающих воздушные мешки (саккусы).

Число плодолистиков варьирует: 3 — у лакториса, чаще всего 6 — у кирказоновых, 3—5 — у савруровых, 1—7 — у перечных. Форм с типичным апокарпным гинецеем среди перечноцветных нет. Мономерный гинецей *Peperomia* (Piperaceae, рис. 259, В), вероятно, возник из ценокарпного путем редукции числа плодолистиков. У лакториса, *Saruma* и *Saururus* плодолистики срastaются лишь при основании завязи. Завязь верхняя (лакторис, большинство перечных и часть савруровых) либо нижняя (редко полунижняя) — у кирказоновых, гидноровых, части савруровых. Плодолистики обычно с несколькими или многими семязпочками, но у перечных гинецей с единственной семязпочкой, прикрепленной к основанию одногнездной завязи. Семязпочки анатропные у лакториса и кирказоновых и ортотропные у гидноровых, савруровых и перечных. У большинства представителей интегументов два, но у гидноровых и у части перечных интегумент один.

Гинецей гидноровых, вероятно, состоит из 3-4(5) плодолистиков (по числу листочков околоцветника). Завязь одногнездная, но в ее полость вдаются многочисленные плаценты, несущие семязпочки. Плаценты свисают с крыши завязи (*Hydnóra*) или отходят от ее боковых стенок (*Prosopanche*). Большое число плацент у гидноровых обуславливает формирование множества семязпочек (у одного из видов около 35 000) и представляет собой адаптацию к паразитическому образу жизни.

У *Saruma* и *Lactóris* плоды — гемисинкарпные многолистówki, у большинства кирказоновых и савруровых — коробочки (иногда с сочным эндокарпием), у *Saururus* каждый плодолистик образует односеменной невскрывающийся плодик, у перечных (очень редко и у кирказоновых) плоды односеменные и невскрывающиеся, сочные или сухие. Довольно крупные плоды гидноровых имеют деревянистый снаружи и мясистый внутри перикарпий. Твердый слой может разламываться поперечной трещиной. У многих кирказоновых семена имеют придатки, поедаемые муравьями, которые распространяют семена.

Семена небольшие, с маленьким зародышем. Нередко в зрелом семени зародыш еще без выраженных семядолей. У гидноровых не только зародыш, но и проросток не имеет семядолей. У некоторых видов *Peperomia* семядоли резко неравные (рис. 295, В). Запасающей тканью в семенах кирказоновых и лакториса служит эндосперм. Савруровые и перечные имеют обильный перисперм и скудный эндосперм (рис. 259, Г). У гидноровых хорошо развитый эндосперм окружен тонким слоем перисперма.

Перечноцветные, очевидно, относятся к числу древнейших покрытосеменных. Листья с жилкованием, типичным для перечных, хорошо известны из меловых отложений. По современным данным, перечноцветные ближе к магнолиецветным, чем к хлорантовым, с которыми их ранее нередко сближали. Неясно, были ли предки перечноцветных травами или древесными растениями. Хотя самые крупные семейства порядка (кирказоновые и перечные) силь-

но различаются по целому комплексу признаков, как молекулярные, так и сравнительно-морфологические данные говорят о том, что порядок *Piperales* представляет собой монофилетическую группу.

Цветки гидноровых и многих кирказоновых адаптированы к опылению преимущественно мухами и жуками, которые питаются падалью. Такие цветки выделяют неприятный запах, а листочки околоцветника по окраске напоминают куски гниющего мяса. У видов рода *Aristolochia* (кирказон) околоцветник имеет хорошо развитую, иногда сильно изогнутую трубку и нередко резко зигоморфный отгиб. Трубка при основании обычно вздута и служит ловушкой для насекомых, выход которым закрывают многочисленные направленные вниз волоски. Так как цветок протогиничен, то сначала насекомое, передвигаясь внутри ловушки в поисках выхода, переносит принесенную им пыльцу на рыльце, а затем оказывается обсыпанным пылью данного цветка. После этого волоски в трубке начинают вянуть и опадать, и насекомые получают выход наружу. Некоторые виды кирказона имеют еще более сложные цветки-ловушки.

Плоды черного перца (*Piper nigrum*) используют как пряность. Большую популярность в странах Южной Азии и Африки имеет *P. betle* — один из компонентов «бетеля». Плоды гидноровых охотно используют в пищу не только различные млекопитающие, но и люди. Многие представители родов *Peperomia* и *Aristolochia* известны как декоративные растения.

5.3. SUBCLASSIS RANUNCÚLIDAE — ПОДКЛАСС РАНУНКУЛИДЫ

Самый маленький подкласс покрытосеменных растений, включает около 3% общего числа видов цветковых. Несмотря на небольшой объем, этот подкласс важен для понимания филогении покрытосеменных. Он занимает промежуточное положение между группой наиболее архаичных покрытосеменных (*Magnoliidae*), имеющей многочисленные черты сходства с однодольными, и группой «типичных двудольных» (подклассы *Rosidae* и *Asteridae*). Происхождение *Ranunculidae* от *Magnoliidae* не вызывает сомнений (см. рис. 251, 260). Представители *Ranunculidae* и *Magnoliidae* имеют много общего. Только в этих двух подклассах встречаются древесные формы с бессосудистой древесиной (*Amborellaceae*, *Winteraceae*, *Trochodendraceae*¹). Среди *Ranunculidae* представлены формы с циклическими, спироциклическими и спиральными цветками; возможно и неупорядоченное расположение частей цветка. Обычны формы с простым околоцветником. Мерность цветка варьирует в широких пределах. Многие представители *Ranunculidae* имеют апокарпный гинецей, причем иногда, как и у ряда *Magnoliidae*, развит «внепестичный компитум» (некоторые *Lardizabalaceae*).

Важнейшее отличие *Ranunculidae* от большей части магнолиид, однодольных, и голосеменных — пыльцевые зерна трикольный (зонально-трехбороздного) или — реже — производных от него типов (многопоровые, много-

¹ Недавно сосуды обнаружены у *Tetracentron* из *Trochodendraceae*.

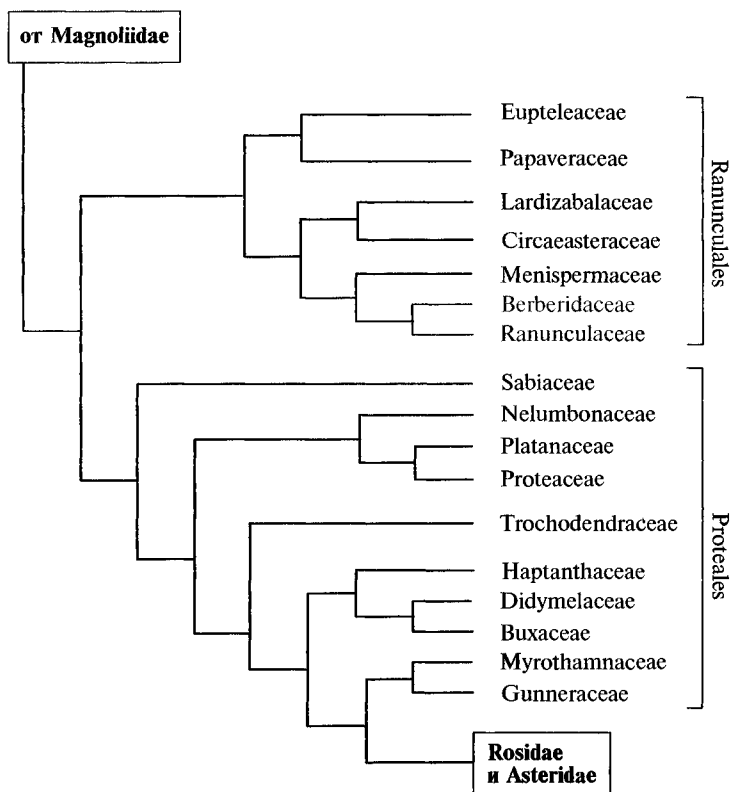


Рис. 260. Эволюционные взаимоотношения между представителями подкласса Ranunculidae и другими покрытосеменными растениями по данным молекулярной филогенетики

бороздные, трикольпоратные). По этому признаку ранункулиды сходны с Rosidae и Asteridae. Молекулярно-филогенетические данные говорят о том, что «типичные двудольные» произошли от ранункулид (рис. 260). Следовательно, Ranunculidae — парафилетическая группа.

Существует еще несколько особенностей, которые хотя и не разграничивают строго Ranunculidae и Magnoliidae, важны для характеристики ранункулид. У большинства ранункулид нет характерных для магнолиид клеток с эфирными маслами в паренхиме вегетативных органов. Тычинки ранункулид (как и большинства «типичных двудольных») обычно имеют ясно выраженные цилиндрические тонкие нити. Среди ранункулид нет форм с сильно вогнутым цветоложем или хорошо развитым гипантием. Циклические цветки Ranunculidae обычно 2- или 3-мерные, реже 4- и 5-мерные, причем в ряде эволюционных линий, вероятно, исходна димерия (как у маковых, троходендроновых, лото-совых).

Наиболее существенные отличия Ranunculidae от Rosidae и Asteridae связаны со строением цветка. В подклассе Ranunculidae практически нет форм с характерными для большинства «типичных двудольных» цветками с 5 чашелистиками, 5 чередующимися с ними лепестками, одним или двумя кругами андроцея и ценокарпным гинецеем. Даже те из ранункулид, которые облада-

ют пятичленным двойным околоцветником, не удовлетворяют вполне остальным критериям. Так, у лютиковых обычно развит многочленный андроцей и апокарпный гинецей. В пентамерных цветках представителей семейства *Sabiaceae* лепестки противолежат чашелистикам, а не чередуются с ними. Впрочем, и в пределах *Rosidae* нередки «отклонения» (иногда — несомненно вторичные) от типичного для этой группы плана строения цветка. В целом, морфологические различия между подклассами основаны скорее на тенденциях в изменчивости признаков, чем на дискретных различиях.

Подкласс *Ranunculidae* включает часть бывших многоплодниковых (*Polygaricaceae*), как их понимали авторы ранних систем покрытосеменных, а также достаточно разнородную группу семейств, которые ранее относили к разным порядкам и даже подклассам.

5.3.1. Ordo Ranunculáles — порядок лютикоцветные

Порядок включает семь семейств: *Eupteleaceae* — эвптелейные (1/2), *Paraveraceae* — маковые (41/760), *Ranunculaceae* — лютиковые (60/2 500), *Berberidaceae* — барбарисовые (16/660), *Circaeasteraceae* — цирцеастровые (2/2), *Lardizabalaceae* — лардизабаловые (9/35), *Menispermaceae* — луносемянниковые (70/420), они распространены практически по всему земному шару. Лютиковые, маковые и барбарисовые широко представлены в умеренной и субтропической зонах Северного полушария, луносемянниковые — в тропиках.

Эти семейства представлены преимущественно травянистыми растениями, реже древесными лианами (большинство *Menispermaceae* и *Lardizabalaceae*), кустарниками (как *Berberis* — барбарис) и даже небольшими деревьями (*Euptelea*). У многих травянистых форм активность пучкового камбия очень слабая, а проводящие пучки на поперечном срезе стебля расположены без видимого порядка или в несколько кругов. У древесных лиан и некоторых кустарников стебель имеет пучковое строение и мощную сердцевину. Ксилема всегда содержит сосуды, как правило, с простыми и очень редко — с лестничными (*Euptelea* и некоторые *Lardizabalaceae*) перфорационными пластинками. Паренхима без идиобластов с эфирными маслами (кроме *Menispermaceae* и *Eupteleaceae*). Листья обычно очередные, без прилистников.

Цветки энтомофильные (или даже орнитофильные), реже преимущественно анемофильные (как у *Euptelea*, части видов *Thalictrum* — василисник из *Ranunculaceae*), обоеполые (рис. 261, *A, E, Ж, К—М*; рис. 262), реже однополые (рис. 261, *Б, В*), спиральные, гемициклические или циклические, в последнем случае часто не пентамерные (как у *Aquilegia* — водосбора из *Ranunculaceae*), а тримерные (барбарис и близкие роды, большинство *Menispermaceae*) или димерные (*Epimedium* из *Berberidaceae* — рис. 261, *Ж*, большинство *Paraveraceae*); очень редко они мономерные (женские цветки *Cissampelos* из *Menispermaceae* — рис. 261, *В*). Околоцветник простой или двойной (см. рис. 228), актиноморфный или реже зигоморфный (*Corýdalis* — хохлатка и близкие роды из *Paraveraceae*; *Delphinium* — живокость, *Aconitum* — борец из *Ranunculaceae* — рис. 262, *Ж, З*). Лепестки при основании часто с нектарником (лютиковые) или парой нектарников (многие барбарисовые); свободные или редко сросшиеся (некоторые луносемянниковые и немногие

лютиковые). Иногда цветки без околоцветника (*Euptelea* — рис. 262, К; *Achlys* из *Berberidaceae*).

Тычинки в большом и неопределенном числе (*Ranunculus* — лютик, *Papaver* — мак), в небольшом и определенном числе (например, 6 в двух кругах у барбариса) или редко в небольшом и неопределенном числе (например, у *Circaeaster*¹). Обычно тычинки свободные, но у растений с однополыми цветками (многие *Menispermaceae* и *Lardizabalaceae*) они часто сростаются в *синандрий*. Особое строение имеет андроей *Fumaria* (дымянка), *Corydalis* (хохлатка) и близких родов семейства *Ranunculaceae*. Каждая из двух тычинок одного круга расщеплена надвое (рис. 261, К, М). Возникшие в результате тычинки имеют пыльники с 2 микроспорангиями. Они прирастают к двум разным тычинкам другого круга, которые не расщепляются². Тычинки часто с хорошо выраженной тонкой нитью и обычно без надсвязника (исключения — многие *Lardizabalaceae* и *Euptelea*). Пыльники вскрываются продольными (у *Menispermaceae* иногда поперечными) щелями или (большинство *Berberidaceae*) двумя отгибающимися кверху клапанами. Пыльцевые зерна с (2)3-многими аперттурами; часто трикопчатные (трехбороздные). Гинецей обычно апокарпный, но у немногих лютиковых (как у *Nigella* — чернушка) гемисинкарпный, а у маковых — паракарпный. Завязь верхняя. Плоды очень разнообразные. У лютиковых это чаще всего многолисточки (борец, живокость, *Trollius* — купальница, *Caltha* — калужница) или многоорешки (лютик, василисник, *Pulsatilla* — сон-трава), а у маковых — коробочки. У большинства луносемянниковых плоды — многокостянки, причем семена серповидно изогнутые (отсюда название). Для многосеменных плодов барбарисовых трудно подобрать подходящие термины. Они могут быть сочными, не вскрывающимися (барбарис, *Podophyllum* — подофилл) или сухими, вскрывающимися сбоку (не по брюшному шву), например, у *Epimedium*.

Часто считают, что в порядке *Ranunculales* (особенно в семействе барбарисовые) кустарниковые жизненные формы вторичны, а травянистые — первичны. В пользу этого говорит не вполне типичное анатомическое строение стебля многих кустарников. Однако такие особенности строения стебля могут указывать на эволюционные связи не только с травами, но и с древесными лианами. Против гипотезы о примитивности трав в порядке лютикоцветные свидетельствуют данные по семейству *Eupteleaceae*. Виды *Euptelea* — деревья 5—12 м высотой, напоминающие по облику липу. Пока не найдено каких-то необычных для деревьев особенностей строения стебля *Euptelea*.

В пределах *Ranunculales* можно наблюдать большое разнообразие вариантов строения цветка, причем различия захватывают весьма существенные признаки. Так, в семействе лютиковых у калужницы (см. рис. 224, Б, Г) цветок актиноморфный, все части в неопределенном и большом числе расположены по спирали, околоцветник простой, плодолистики со многими семяпочками, развиваются в плодики-листочки. Цветок купальницы отличается от цветка калужницы наличием лепестков с нектарниками, также расположенных по

¹ Интересно, что у этого растения сумма числа тычинок и плодолистиков почти постоянна, и поэтому изменчивость в соотношении числа тех и других органов цветка рассматривают как проявление гомеозиса.

² Есть и другие интерпретации своеобразного андроея дымянки и хохлаток.

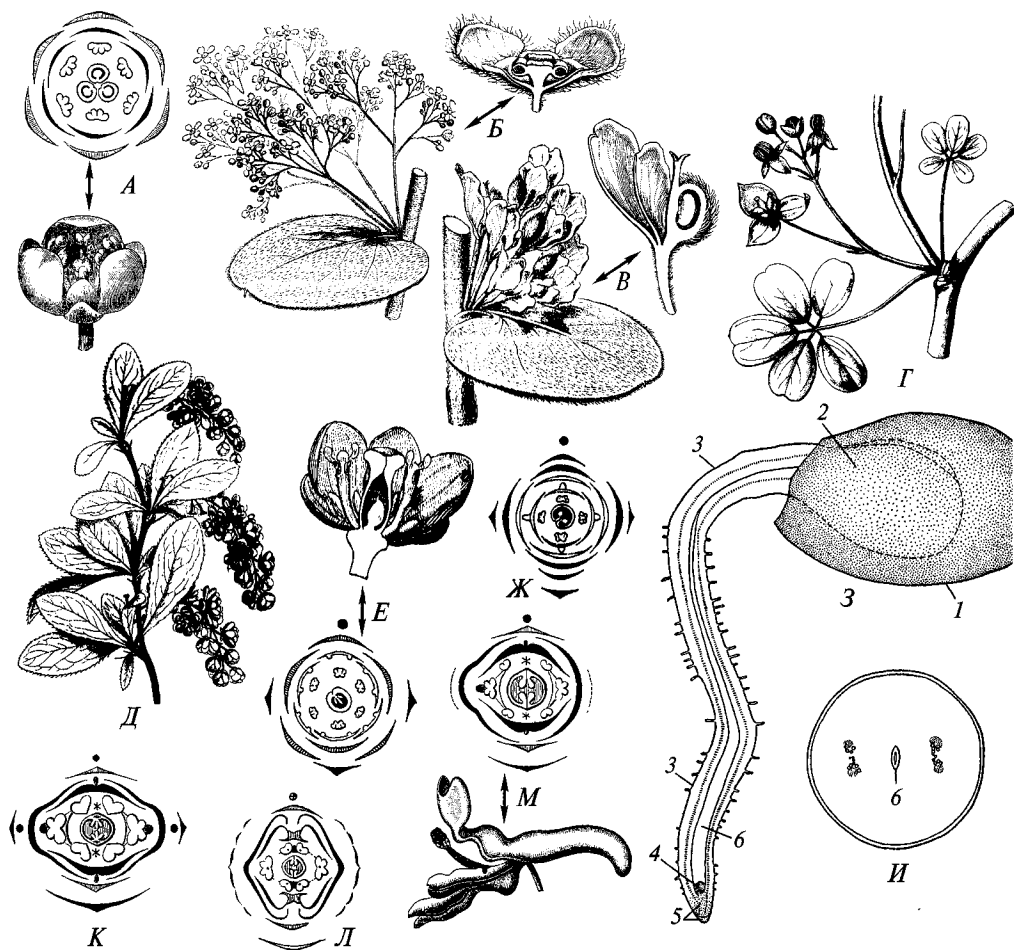


Рис. 261. Ranunculales:

A—B — Menispermaceae: A — внешний вид и диаграмма цветка *Cocculus carolinus*; *B —* мужское соцветие и мужской цветок в разрезе *Cissampelos pariera*; *B —* женское соцветие, женский цветок в разрезе того же растения; *Г —* Lardizabalaceae: ветвь с мужскими и женским цветком *Akebia quinata*; *Д—И —* Berberidaceae: цветущая ветвь (*Д*), диаграмма цветка и цветок в разрезе (*Е*) *Berberis vulgaris*; *Ж —* диаграмма цветка *Epimedium alpinum*, *З, И —* продольный и поперечный разрез семядольной трубки проростка *Podophyllum* соответственно; *1 —* спермодерма, *2 —* пластинки семядолей, *3 —* семядольная трубка, покрытая всасывающими волосками, похожими на корневые волоски, *4 —* почка, *5 —* гипокотиль и главный корень, *6 —* канал внутри семядольной трубки; *К—М —* Papaveraceae: диаграммы цветков *Dicentra formosa* (*К*) и *Hyrcosum procumbens* (*Л*); *М —* диаграмма и вид сбоку цветка *Corydalis cava*. Звездочка на *К* и *М —* гипотетическое исходное положение расщепившейся тычинки

спирали. Лепестки у одних видов короче и уже ярко окрашенных чашелистиков, у других — равны им по длине. Лепестки купальницы (см. рис. 228, *Л—Р*), как и у многих других лютиковых, вероятно, имеют стаминодиальное происхождение. У водосбора (см. рис. 224, *Д*) цветок циклический, пентамерный, актиноморфный, с двойным околоцветником; лепестки крупные, каждый с длинным шпорцем; адросей из многих (обычно 10) кругов, причем два

внутренних представлены стаминодиями; плодолистиков обычно 5, развивающихся в листовки. У *Delphinium consolida* (сокирки) цветки зигоморфные, чашелистиков 5, ярко окрашенных, один из них с крупным шпорцем, в который входит шпорец венчика, состоящего из двух сросшихся лепестков; тычинки в неопределенном числе расположены по спирали; плодолистик один, образует листовку. У *Anemone* (ветреницы) и *Pulsatilla* (прострела) околоцветник простой, венчикообразный, в типе из 6 листочков в 2 кругах, тычинки и плодолистики многочисленные, плод — многоорешек. У воронца (*Actaea*) чашечка обычно из 4 листочков, венчик отсутствует или состоит из 1—6 лепестков, тычинки многочисленные, а гинецей мономерный, формирующий многосеменной невскрывающийся сочный плод. Василисник интересен простым околоцветником из 4 листочков и плодолистиками на ножках, а мышехвостник (*Myosurus*) — сильно вытянутым цветоложем. У монотипного японского рода *Glaucidium*, который часто выделяют в особое семейство, околоцветник простой, венчикообразный, из четырех листочков в двух кругах, тычинки многочисленные (до 500), причем закладываются они, в отличие от тычинок большинства лютиковых, центробежно, плодолистиков два, в основании сросшихся; при плодах каждый из них вскрывается как по брюшному шву, так и по средней жилке.

Не исключено, что цветок типа калужницы с неопределенным и большим числом членов, расположенных по спирали, иллюстрирует исходный тип строения цветка лютикоцветных. Согласно другой точке зрения, исходными для этой группы были циклические цветки с небольшим числом частей. Против примитивности спирального многотычинкового андроеца говорит большое разнообразие многотычинковых андроецев лютикоцветных: тычинки могут развиваться центростремительно или центробежно, быть расположенными по спирали, кругами, изомерными венчику (водосбор) или в более сложном порядке (многие маковые). У лардизабаловых, которые по многим признакам особенно близки к представителям порядка *Magnoliales*, цветки чаще циклические. В семействе маковые цветки с большим числом тычинок и плодолистиков (как у мака), скорее всего, эволюционно вторичны, поскольку, по молекулярным данным, сестринское положение ко всем прочим маковым занимает *Pteridophyllum*, у которого цветки с 4 тычинками и 2 плодолистиками.

При первом знакомстве с представителями семейств лютиковые и маковые заметны серьезные различия между ними, прежде всего в строении гинецея (во всем порядке только у маковых он паракарпный) и мерности цветков (часто 3- или 5-мерные у лютиковых и димерные у большинства маковых). Однако естественность отнесения маковых к *Ranunculales* подтверждает их сравнение с барбарисовыми. У *Berberidaceae* одинаково широко представлены формы с димерными и тримерными цветками. Общая черта многих барбарисовых и маковых — быстро опадающие чашелистики. Хотя гинецей барбарисовых, вероятно, следует считать мономерным, апокарпным, развитие гинецея у *Berberidaceae* и *Ranunculaceae* имеет много общего. Он закладывается в виде кольцевого валика, рост которого обеспечивает формирование всей завязи. Иногда гинецей барбарисовых рассматривают как ценокарпный, псевдомономерный, в котором из 3 (или 2) плодолистиков лишь один остался фертильным; полости других плодолистиков исчезли. На псевдомономерную природу гинецея указывает, в частности, кольцо проводящих пучков, проходящих в

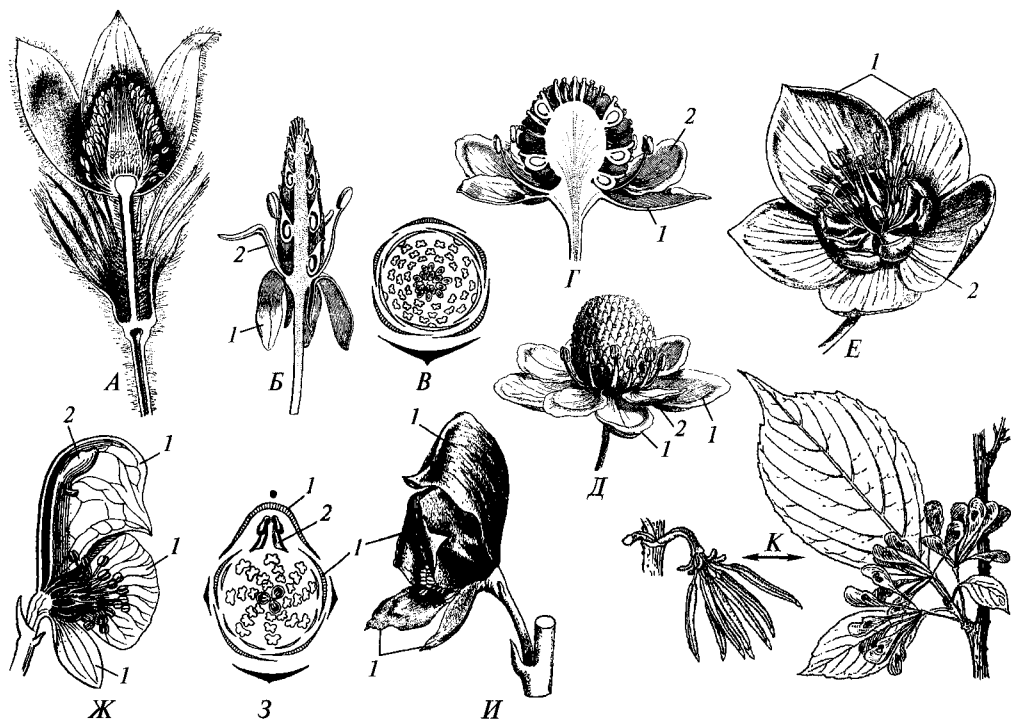


Рис. 262. Порядок Ranunculales: семейства Ranunculaceae (А—И) и Eupteleaceae (К): А — продольный разрез цветоноса *Pulsatilla patens* с терминальным цветком; Б — продольный разрез цветка *Myosurus minimus*; В—Д — диаграмма, продольный разрез и внешний вид цветка *Ranunculus sceleratus*; Е — внешний вид цветка *Helléborus viridis*; Ж—И — продольный разрез, диаграмма и внешний вид цветка *Aconitum napellus*; К — цветок и ветвь с плодами *Euptelea polyandra*; 1 — чашелистики; 2 — лепестки-нектарники

стенке завязи вблизи плаценты. У некоторых маковых имеется сходное расположение проводящих пучков вблизи плацент, что говорит против гипотезы о псевдомономерности гинецея барбарисовых, но само по себе указывает на их сходство с маковыми. Существует большое сходство в характере вскрывания сухих плодов барбарисовых и маковых (хотя число линий вскрывания различается соответственно числу плодолистиков).

Высокая эволюционная пластичность цветка, вероятно, говорит о примитивности лютикоцветных и сближает их с представителями Magnoliidae. Однако представители Ranunculales имеют и ряд признаков, сближающих их с другими высшими двудольными. Помимо обычно зонально-трехапругурных пыльцевых зерен, это — отсутствие форм с бессосудистой древесиной и эволюционно продвинутый тип сосудов у большинства представителей, наличие у некоторых барбарисовых, лютиковых и маковых цветков с длинными шпорцами, широкое распространение форм с узкими тычиночными нитями.

Лютикоцветные имеют также ряд общих черт с однодольными: широкое распространение травянистых жизненных форм, слабая активность пучкового камбия и отсутствие видимого порядка в расположении проводящих пучков на поперечном срезе стебля у ряда представителей, цветки исходно с простым

околоцветником, в ряде случаев тримерные и т.д. У некоторых лютикоцветных зародыш семени с 1 семядолей (в результате срастания двух семядолей — см. рис. 261, 3, *И*, или редукции одной из них). Травянистые лютикоцветные резко отличаются от примитивных однодольных сосудами более продвинутого типа — с простыми перфорационными пластинками. Лютикоцветные, в отличие от однодольных, имеют пыльцевые зерна характерного для высших двудольных типа.

Для лютикоцветных характерно наличие разнообразных алкалоидов, что делает многие растения сильно ядовитыми. Многие алкалоиды используют в медицине. С ними связаны наркотические свойства опийного мака.

5.3.2. Ordo Platanáles — порядок платаноцветные

Порядок насчитывает 10 семейств: *Sabiaceae* — сабиевые (3/52), *Nelumbaceae* — лотосовые (1/2), *Platanaceae* — платановые (1/10), *Proteaceae* — протейные (80/1700), *Trochodendraceae* — троходендровые (2/2), *Haptanthaceae* — гаптантовые (1/1), *Didymelaceae* — дидимелесовые (1/2), *Buxaceae* — самшитовые (5/130), *Gunneraceae* — гуннеровые (1/60) и *Myrothamnaceae* — миротамновые (1/2). Протейные распространены преимущественно в Южном полушарии и особенно характерны для растительности средиземноморского типа в Австралии и Южной Африке. Дидимелесовые и миротамновые растут на Мадагаскаре, последние также в Африке. Гуннеровые широко распространены в тропиках и внетропических областях Южного полушария. Платановые, троходендровые и многие самшитовые приурочены к Северному полушарию, причем некоторые формы заходят в умеренную зону; троходендровые растут в Восточной и Юго-Восточной Азии. Сабиевые имеют центры разнообразия в тропической Южной Америке и в Южной и Юго-Восточной Азии.

Большинство платаноцветных — вечнозеленые, реже листопадные (как платан, *Meliosma* из сабиевых, *Tetracentron* из троходендровых) древесные растения. Травянистыми являются гуннеровые и лотосовые. Древесина с сосудами или (троходендровые) бессосудистая. Некоторые представители порядка имеют очень тяжелую и прочную древесину, которая до изобретения пластмасс находила широкое применение в промышленности для производства ткацких челноков, музыкальных инструментов и пр. (самшиты и некоторые протейные — *Banksia*, *Hakea*).

Листья у представителей порядка, как правило, простые, очередные и цельные (рис. 263, *Л*), однако существует множество исключений. Есть представители с пальчатолопастными (как у большинства видов платана, рис. 263, *Д*), перистосложными (мелиосма), перистолопастными (многие протейные) листьями. Супротивные листья имеются у многих самшитовых, гаптантуса и миротамнуса. Прилистники отсутствуют либо срастаются между собой, отходят от расширенного основания листа или прирастают к черешку.

Большинство платаноцветных (кроме лотоса) имеет небольшие, нередко просто устроенные цветки. Тем не менее большинство видов платаноцветных (кроме анемофильных тетрацентрона и платанов) опыляют насекомые или (некоторые протейные) другие животные (птицы и нелетающие сумчатые млекопитающие). Очень интересны способы опыления протейных: большин-

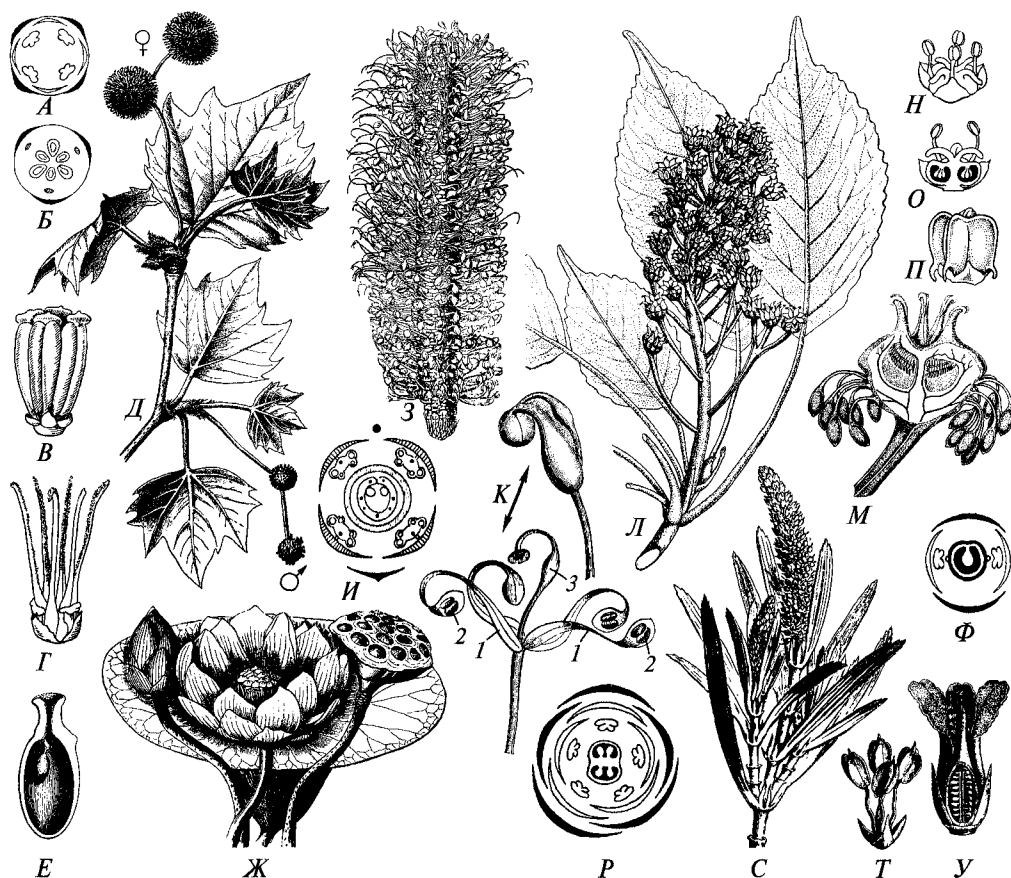


Рис. 263. Platanales:

А—Д — *Platánus occidentális* (Platanaceae): диаграммы и внешний вид мужского (А, В) и женского (Б, Г) цветков, Д — ветвь с мужскими и женскими соцветиями; Е, Ж — *Nelumbo lutea* (Nelumbonaceae): Е — продольный разрез одного из плодолистиков, Ж — лист, бутон, цветок и плод; 3—К — Proteaceae: 3 — соцветие *Banksia ericaefolia*; И—К — диаграмма цветка, бутон и раскрывшийся цветок *Lomatia longifolia*; 1 — сросшиеся основания листочка околоцветника и тычинки, 2 — пыльник; 3 — плодолистик; Л—П — Trochodendraceae: Л, М — ветвь с плодами (Л) и цветок в продольном разрезе (М) *Trochodendron aralioides*, Н—П — цветок (Н), его продольный разрез (О) и плод (П) *Tetracentron sinense*; Р — диаграмма цветка *Sabia lanceolata* (Sabiaceae); С—У — *Myrothamnus moscháta* (Myrothamnaceae): ветвь с мужскими цветками (С), мужской цветок (Т), женский цветок с частично вскрытой завязью (У); Ф — диаграмма цветка *Gunnéra* (Gunneraceae)

ство представителей семейства имеет мелкие цветки, объединенные в хорошо заметные соцветия, часто производящие впечатление единого цветка. Кроме того, среди протейных широко распространено вторичное преподношение пыльцы, когда опылители получают ее не из пыльников, а из специальных кармашков или вздутий на столбике. Есть у протейных и цветки, работающие по принципу сжатой пружины, разбрасывающие пыльцу при малейшем прикосновении. Компактные собрания цветков, помимо протейных, характерны и для ряда других платаноцветных, таких как гуннера и платан. Головчатые собрания цветков платана (рис. 263, А—Д) настолько плотные, что, даже изу-

чая развитие цветка с помощью сканирующего электронного микроскопа, трудно понять, где проходит граница между цветками.

Цветки платаноцветных могут быть как обоеполыми (лотос, троходендровые — рис. 263, *М—О*, большинство протейных — рис. 263, *И, К* и сабиевых — рис. 263, *Р*), так и раздельнополыми (рис. 263, *А, Б*), иногда с рудиментами противоположного пола (платан, гуннера, миротамнус, дидимелес, самшитовые). Цветки обычно циклические, часто с 2 или 4 листочками простого околоцветника. Для платаноцветных (за исключением протейных и лотоса) очень характерно отсутствие четкой границы между околоцветником и прицветными листьями, в результате в разных источниках можно встретить весьма непохожие описания цветков одних и тех же растений. Листочки околоцветника зеленые, невзрачные и свободные или, как у большинства протейных, ярко окрашенные и сросшиеся в трубку. В цветках протейных развит обычно четырехлопастный нектарный диск, который иногда считают видоизмененным венчиком. Двойной околоцветник с окрашенным венчиком характерен для лотоса и сабиевых. Цветок сабии (рис. 263, *Р*) по набору частей ($K_5C_5A_5G_{(2)}$) похож на цветки многих типичных двудольных из подклассов *Rosidae* и *Asteridae*, однако в нем нет чередования кругов: лепестки противостоят чашелистикам, а тычинки — лепесткам. Цветки у видов рода *Meliosma* из сабиевых имеют более сложное строение. В цветках сабиевых есть нектарный диск. Наличие у сабиевых и диска, и венчика, заставляет усомниться в интерпретации диска протейных как редуцированного венчика.

Тычинки у платаноцветных часто в числе 4, они противостоят листочкам околоцветника (протейные, тетрацентрн, многие самшитовые), реже в числе 2 (гуннера, дидимелес), или их более 4 (до 70 и более у троходендрона, где их расположение может быть как спиральным, так и циклическим, более 300 у лотоса). Пыльники вскрываются продольными щелями. Пыльцевые зерна 3(-5)-кольчатые (или кольпоратные) или (у многих самшитовых) многопоровые.

Гинецей апокарпный из нескольких плодolistиков (у платана, лотоса), мономерный (у протейных и дидимелеса) либо ценокарпный (остальные представители). Ценокарпный гинецей обычно состоит из 2—4 плодolistиков, но у троходендрона он полимерный. Завязь верхняя, реже нижняя (гуннера) или полунижняя (троходендрон). Каждый плодolistик несет одну или несколько, реже — много семян с 2 интегументами.

Плоды платаноцветных сухие, вскрывающиеся (самшит, миротамнус, некоторые протейные) или односеменные и не вскрывающиеся: сухие (платан, лотос, многие протейные) либо сочные (дидимелес, гуннера, некоторые самшитовые). У протейных, растущих в районах с частыми пожарами, плоды имеют очень толстый деревянистый околоплодник, вскрывающийся лишь под воздействием высоких температур. Семена обычно небольшие, с крупным зародышем и небольшим эндоспермом или, наоборот, с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. У некоторых протейных зародыш может иметь до 9 семядолей.

До появления молекулярных данных систематики никогда не соединяли вместе семейства платаноцветных. Особенно неожиданным результатом применения молекулярных методов стал вывод о большой филогенетической близости между гуннерой и миротамнусом. Трудно найти более непохожие по общему облику, экологическим предпочтениям и важным деталям морфоло-

гии вегетативных и репродуктивных органов растения. Миротамнусы (рис. 263, С—У) — приуроченные к очень сухим условиям мелколистны кустарники. Они способны практически нацело высухать в безводный период, не сбрасывая листья, а затем снова «оживать» в начале сезона дождей (редчайший среди цветковых растений пример пойкилогидридности). Известны случаи оживания гербарных образцов миротамнуса годичной давности! Гуннеры — обитатели влажных местообитаний с прикорневой розеткой мелких или чаще крупных, иногда пельтатных листьев (пластинка у одного из видов до 3 м в диаметре, а черешок одного из видов до 2,5 м длиной). Толстые растущие горизонтально или приподнимающиеся стебли гуннер имеют большое число ориентированных в разных направлениях стел (каждая со своей эндодермой), анастомозирующих друг с другом. В стеблях и придаточных корнях поселяются симбиотические колонии цианобактерий из рода *Nostoc*. У гуннеры завязь нижняя, гинецей из 2 плодолистиков, зародышевый мешок тетраспорический, плод односеменной, не вскрывающийся. У миротамнуса завязь верхняя, гинецей из 3—4 плодолистиков, зародышевый мешок биспорический, плод многосеменной, вскрывающийся. На основании одних только сравнительно-морфологических данных ботаники не могли выдвинуть убедительных гипотез о родственных связях такого своеобразного растения с весьма просто устроенными цветками, как гуннера.

Особого рассмотрения заслуживает род *Nelumbo* (лотос — см. рис. 263, Е, Ж), родственные связи которого были кардинально пересмотрены по данным молекулярной систематики. Из двух видов рода *N. lutea* (лотос желтый) распространен на севере Южной Америки, юге и востоке Северной Америки и на островах Карибского моря, а *N. nucifera* (лотос орехоносный) — в Старом Свете от северо-востока Австралии до Японии, Хабаровского края и Прикаспийской низменности. В третичном периоде лотос был распространен гораздо шире и встречался также в Европе и Египте. Вероятно, во многих современных местонахождениях лотос присутствует лишь благодаря человеку, так как его издавна выращивают как пищевое (используют утолщенные участки корневища и семена), декоративное и священное растение.

Лотосы — водные многолетние длиннокорневищные травы. Корневища со схизогенными воздухоносными полостями, с многочисленными закрытыми проводящими пучками. Все листья расположены на корневище, часть из них чешуевидные, а часть — с длинными (до 1—2 м) черешками и крупными (до 75 см в диаметре) щитовидными пластинками, плавающими на поверхности воды или возвышающимися над ней, редко погруженными. Прилистники сросшиеся друг с другом и с черешком в подобие раструба. Цветки надводные, одиночные на длинных безлистных цветоносах, крупные (до 25 см в диаметре), энтомофильные (опыляются в основном мухами и жуками), обоеполые, гемициклические, актиноморфные, с двойным околоцветником. Два чашелистика расположены в медианной плоскости. Лепестки в числе (10)18—30 расположены спирально. В сформированном цветке несколько наружных лепестков часто напоминают чашелистики. При раскрытии бутона они могут отгибаться раньше внутренних лепестков и иметь зеленую окраску. Внутренние лепестки обычно ярко-розовые, реже — белые (*N. nucifera*) и желтые (*N. lutea*). Развитие андроеца начинается с формирования кольцевого меристематического валика. Затем на нем акропетально (центростремительно) кругами

закладываются примордии тычинок (обычно 7—8 кругов примерно по 50 тычинок каждый). Сформированная тычинка с хорошо выраженной цилиндрической нитью, четырехгнездным пыльником и надсвязником в виде крупного расширенного на верхушке придатка, изогнутого в сторону гинецея. Гинецей апокарпный, завязь верхняя. Плодолистики в числе (2—)8—40, обычно расположенные в 1—4 круга, асцидиатные, без выраженной пликатной зоны, на верхушке с отверстием, ведущим в заполненный слизью канал, соединяющий сидячее блюдцевидное рыльце с полостью завязи. Канал не зарастает и при плоде, сохраняясь в виде так называемого «дыхательного отверстия». Цветоложе выше места прикрепления тычинок ко времени цветения разрастается и принимает обратноконическую форму. Верхняя часть цветоложа плоская, с углублениями, в которые погружены (не срастаясь с цветоложем!) основания плодолистиков. Семяпочки в числе 1(2) прикреплены в верхней части завязи, анатропные, битегмальные. Плод — погруженный многоорешек (см. рис. 250, E): каждый плодик свободно расположен в углублении разросшегося сухого губчатого обратноконического цветоложа. Семена очень долго сохраняют всхожесть.

Интересная особенность лотоса — способность поддерживать высокую (более 30 °C) и относительно постоянную температуру внутри цветка. Часто считают, что основной вклад в выделение тепла вносят придатки тычинок, но тепло выделяют все части цветка. Кроме того, цветки лотоса обладают положительным гелиотропизмом, т.е. всегда обращены в сторону солнца.

Лотос долгое время относили к семейству *Nymphaeaceae* или сближали с этим семейством на основании сходства в жизненной форме и общем облике крупных цветков с большим числом частей. При более детальном анализе становится ясно, что различия между лотосом и кувшинковыми весьма значительны. *Nymphaeaceae* отличается от *Nelumbonaceae* цветками с 4—6 чашелистиками и циклическим венчиком, тычинками без придатков, моносулькатными пыльцевыми зернами, ценокарпным гинецеем, большим числом семяпочек в завязи, зародышевым мешком без антипод (у лотоса антипод 5—8), обильным периспермом, очень мелким зародышем и т.д. Морфологические данные указывают на определенную близость лотоса к *Ranunculales*, но ближайшими его родственниками, согласно молекулярным данным, являются семейства платановые и протейные. Представители этих семейств — деревья и кустарники, которые по многим морфологическим признакам отличаются от лотоса.

Порядок платаноцветные в принятом здесь объеме представляет собой парафилетическую группу. От нее берет начало эволюционная линия, ведущая к «типичным двудольным» — розидам и астеридам. Согласно молекулярным данным, к «типичным двудольным» ближе всего гуннера и миротамнус.

5.4. SUBCLASSIS ROSIDAE — ПОДКЛАСС РОЗИДЫ

Второй по числу видов подкласс покрытосеменных, он лишь немного уступает астеридам. Для розид типичны следующие морфологические особенности: двусемядольный зародыш, циклические пентамерные цветки с двойным околоцветником, нередко хорошо развитый гипантий, раздельнолепестный

венчик, тычинки с узкими нитями, пыльцевые зерна с зональным или глобальным расположением апертур, часто ценокарпный гинецей, семяпочки с двумя интегументами и массивным нуцеллусом. Однако по каждому из этих признаков есть очень много исключений.

Согласно молекулярно-филогенетическим данным (рис. 264), подклассы Rosidae и Asteridae составляют монофилетическую группу «типичных двудольных» (Core Eudicots в англоязычной литературе), происхождение которой связано с древними представителями подкласса Ranunculidae. Важнейшее отличие «типичных двудольных» от ранункулид — более эволюционно продвинутое строение цветка. У большинства «типичных двудольных» цветки пентамерные с двойным околоцветником (причем лепестки *чередуются* с чашелистиками), андроцей из двух или одного круга тычинок, а гинецей — циклический и ценокарпный. Хотя в целом эти различия достаточно существенны, руководствуясь только морфологическими признаками, провести четкую границу между типичными двудольными и ранункулидами непросто.

Большие сложности возникают с разграничением подклассов Rosidae и Ranunculidae. В отдельных группах розид доминируют формы с простым околоцветником и 3- или 4-мерными цветками. Иногда есть основания считать такие цветки у розид вторично утратившими лепестки в связи с переходом к ветроопылению. Примером может служить порядок Fagales (букоцветные). Не исключено, что в некоторых других группах розид, например в семействе Polygonaceae, и тримерность цветка, и простой околоцветник —

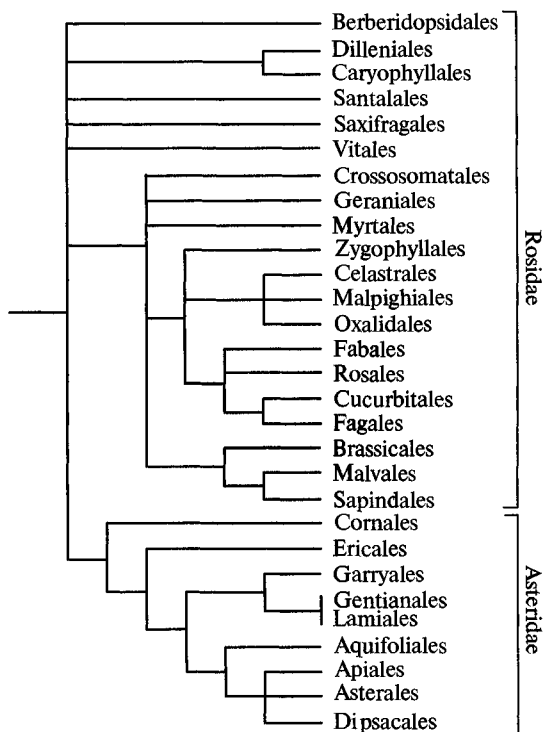


Рис. 264. Эволюционные взаимоотношения между порядками подклассов Rosidae и Asteridae по данным молекулярной филогенетики

черты исходные. Некоторые розиды, в том числе многие розовые (*Rosaceae*) и все бобовые (*Leguminosae*), имеют апокарпный гинецей. Неясно, следует ли считать их апокарпию примитивным признаком. Важно, что большинство бобовых и розовых имеет типичный для розид пятичленный двойной околоцветник; все они имеют циклический андроцей.

Большая часть порядков подкласса *Rosidae* (исключая *Caryophyllales*, *Dilleniales*, *Santalales*, *Berberidopsidales*, *Saxifragales*, *Vitales*) образуют монофилетическую группу, которая фигурирует под названием «*Rosids*» в ряде современных сводок. В принятом здесь объеме розиды представляют собой парафилетическую группу, так как от древнейших розид возникли астериды.

Широко понимаемый нами подкласс *Rosidae* объединяет группы, которые в очень популярных во второй половине XX в. системах А. Л. Тахтаджяна и А. Кронквиста входили в состав четырех подклассов — *Rosidae*, *Dilleniidae*, *Hamamelididae* и *Caryophyllidae*. Основным различием между *Rosidae* в узком понимании и *Dilleniidae* считали тип развития андроея. У представителей *Dilleniidae* с полимерным андроцеом (как у *Paeoniaceae* — пионовых, *Dilleniaceae* — диллениевых) тычинки закладываются центробежно. У представителей *Rosidae* в узком понимании, имеющих полимерный андроцей (как у *Rosaceae* — розовых), тычинки закладываются центростремительно. Многие представители бывших *Rosidae* и *Dilleniidae* имеют андроцей из одного круга тычинок. Эти растения относили к тому или иному подклассу исходя из сходства с другими представителями по комплексу признаков, однако положение некоторых семейств оставалось спорным. Дальнейшие исследования показали, что иногда центробежный и центростремительный типы развития андроея встречаются у близких по комплексу признаков форм. Молекулярные исследования свидетельствуют о невозможности разграничения подклассов *Rosidae* и *Dilleniidae*. Раньше полимерные андроцеи в этих группах часто считали примитивным признаком. Теперь нередко склоняются к мысли о примитивности двухкругового андроея.

К подклассу *Hamamelididae* относили ряд групп преимущественно ветроопыляемых древесных двудольных с цветками без околоцветника или с простым околоцветником (так называемые «однопокровные»), а также семейство гаммелисовых (*Hamamelidaceae*), включающее как анемофильные, так и типичные зоофильные формы. Предполагали, что гаммелисовые могут служить связующим звеном между ветроопыляемыми высшими *Hamamelididae* и наиболее примитивными группами покрытосеменных. В основание системы подкласса *Hamamelididae* помещали и еще несколько небольших семейств (*Trochodendraceae*, *Platanaceae* и др.), представители которых мозаично сочетают черты наиболее архаичных покрытосеменных и высших *Hamamelididae*. Данные молекулярной систематики не согласуются с выделением подкласса *Hamamelididae*. Семейство *Hamamelidaceae*, по которому подкласс получил свое название, не родственно большинству других семейств, включавшихся в этот подкласс. Молекулярные признаки позволяют отнести семейства *Trochodendraceae*, *Platanaceae* и некоторые другие формы к подклассу *Ranunculidae* (см. с. 205—208). Растения, которые ранее рассматривали как высшие *Hamamelididae*, образуют, по новым данным, монофилетическую группу, которую принято теперь рассматривать как порядок *Fagales*, проявляющий родственные связи с порядками *Rosales* и *Cucurbitales*.

Все семейства, которые ранее включали в подкласс Caryophyllidae, относят теперь к порядку Caryophyllales. Молекулярные данные заставляют отнести к этому порядку и несколько других семейств, родство которых с гвоздичными ранее никто не предполагал (тамарисковые, росянковые, непентесовые, анцистрокладовые). В таком расширенном понимании порядок Caryophyllales уже не имеет столь весомых отличий от других порядков Rosidae, которые позволили бы выделить его в особый подкласс.

5.4.1. Ordo Caryophyllales — порядок гвоздичноцветные

Порядок насчитывает более 20 семейств, в том числе Tamaricaceae — тамарисковые (7/160); Droseraceae — росянковые (3/150); Nepenthaceae — непентесовые (1/85); Ancistrocladaceae — анцистрокладовые (5/25); Polygonaceae — гречишные (49/1 100); Plumbaginaceae — свинчатковые (25/840); Simmondsiaceae — симмондсиевые (1/1); Amaranthaceae — амарантовые (167/2 200, включая Chenopodiaceae — маревые); Caryophyllaceae — гвоздичные (86/2 200); Molluginaceae — моллюгиновые (11/90); Portulacaceae — портулаковые (40/520); Cactaceae — кактусовые (100/2000); Aizoaceae — аизооновые (135/1 850); Phytolaccaceae — фитолакковые (4/31); Nyctaginaceae — ночецветные (30/400). Первые 7 семейств мы относим к подпорядку Polygonineae (гречишноцветные), а семейства начиная с амарантовых и кончая ночецветными — к подпорядку Caryophyllineae, или Centrospermae (центросеменные).

Большинство семейств распространено в тропических и субтропических областях земного шара, преимущественно в аридных, однако часть представителей встречается и в умеренной зоне и даже в полярных районах. Практически космополитно распространены семейства гречишные и амарантовые. Некоторые семейства являются узкими эндемиками, например *Simmondsia chinensis* (жожоба, жидкий воск из семян которой используют в производстве косметики), ошибочно названная китайской, растет лишь в Калифорнии. На первом месте по разнообразию гвоздичноцветных стоит, по-видимому, Южная и Центральная Америка, на втором — Африка и Мадагаскар. Многие семейства порядка хорошо известны из-за хозяйственной важности (гречишные, амарантовые) или оригинальности (росянковые, кактусовые).

Для некоторых семейств порядка характерны такие своеобразные эволюционные тенденции, как формирование насекомоядности, приспособление к жизни на засоленных субстратах и в условиях нехватки воды, благодаря чему некоторые исследователи делают вывод о приуроченности гвоздичноцветных к экстремальным местообитаниям.

Насекомоядными являются представители родственных друг другу семейств анцистрокладовые, росянковые и непентесовые. Насекомоядность возникает у растений, испытывающих недостаток минеральных солей (прежде всего азота и фосфора). Три типа местообитаний «провоцируют» насекомоядность: олиготрофные водоемы, верховые болота и верхние ярусы тропических лесов (в двух последних случаях растениям часто помогает микориза, но у гвоздичноцветных образование микоризы практически не известно). Главная морфологическая тенденция насекомоядных гвоздичноцветных — формирование ловушек, основой для которых служат видоизмененные листья. Среди насе-

комоядных гвоздичноцветных известно большинство отмеченных у покрыто-семенных в целом типов ловушек: «кувшины» (непентесовые, рис. 265, Д), «липучки» (анцистрокладовые), «полукапканы-полулипучки» (росянка) и «капканы» (альдрованда и венерина мухоловка из росянковых).

Приспособления к жизни в условиях избытка солей очень характерны для тамарисковых, айзооновых, плюмбаговых и амарантовых, причем тамарисковые являются типичными солевывделяющими галофитами склерофитного облика, в то время как айзооновые чаще всего бывают соленакапливающими галофитами. Замечательная способность расти на засоленных субстратах привела к тому, что большая часть солончаков, солонцов и морских побережий Земного шара покрыта представителями гвоздичноцветных.

Многие представители портулаковых, айзооновых (рис. 265, И) и в особенности кактусовых являются стеблевыми и/или листовыми суккулентами, а многие гречишные и амарантовые — склерофитами. Амарантовые и кактусовые являются ландшафтообразующими растениями многих пустынных и полупустынных районов.

Большинство гвоздичноцветных не является древесными растениями (хотя и настоящими травами многие из них, например, кактусы, назвать нельзя), однако древовидные формы встречаются почти в каждом семействе. Многие как древесные, так и травянистые формы обладают характерной (хотя и не уникальной) для этой группы особенностью: поликамбиальным типом вторичного утолщения осевых органов. Возможно, что этот признак имеет большее таксономическое значение, чем представлялось ранее, поскольку это один из немногих ясных морфологических признаков, сближающих симмондсиевые с остальными представителями порядка.

Очень характерным биохимическим признаком подпорядка центросеменные является способность образовывать своеобразные пигменты *беталаины*. Среди других организмов лишь грибы-мухоморы (род *Amanita*) имеют подобные пигменты. Функция у них в принципе та же, что и у типичных для остальных групп цветковых антоциановых пигментов, и они также способны менять окраску при изменении кислотности среды. Однако беталаины гораздо медленнее выцветают, а главное, имеют принципиально иную химическую структуру: это производные гетероциклических соединений, близкие к азотистым основаниям нуклеиновых кислот и образующиеся на основе биосинтеза аминокислоты тирозина, тогда как антоцианы — это производные бензола, чей биосинтез не связан ни с аминокислотами, ни с азотистыми основаниями. Возможно, что способность к синтезу беталаинов возникала неоднократно в ходе эволюции подпорядка центросеменные, потому что представители двух не связанных непосредственным родством семейств (гвоздичные и моллюгиновые) не синтезируют беталаины (зато у них встречаются антоцианы). Не исключено, что кроме пигментной функции, беталаины имеют еще и бактери- и фунгицидную активность. В этом случае легче объяснить их неоднократное возникновение «на фоне» существующих у остальных семейств порядка антоцианов, а также слабое развитие или даже полное отсутствие микоризы у гвоздичноцветных (фунгицидная активность беталаинов должна препятствовать симбиозу с грибами). Органы и ткани, в клетках которых накапливаются беталаины, неодинаковы у разных гвоздичноцветных. Беталаины придают яркую окраску элементам околоцветника многих видов (например, у как-

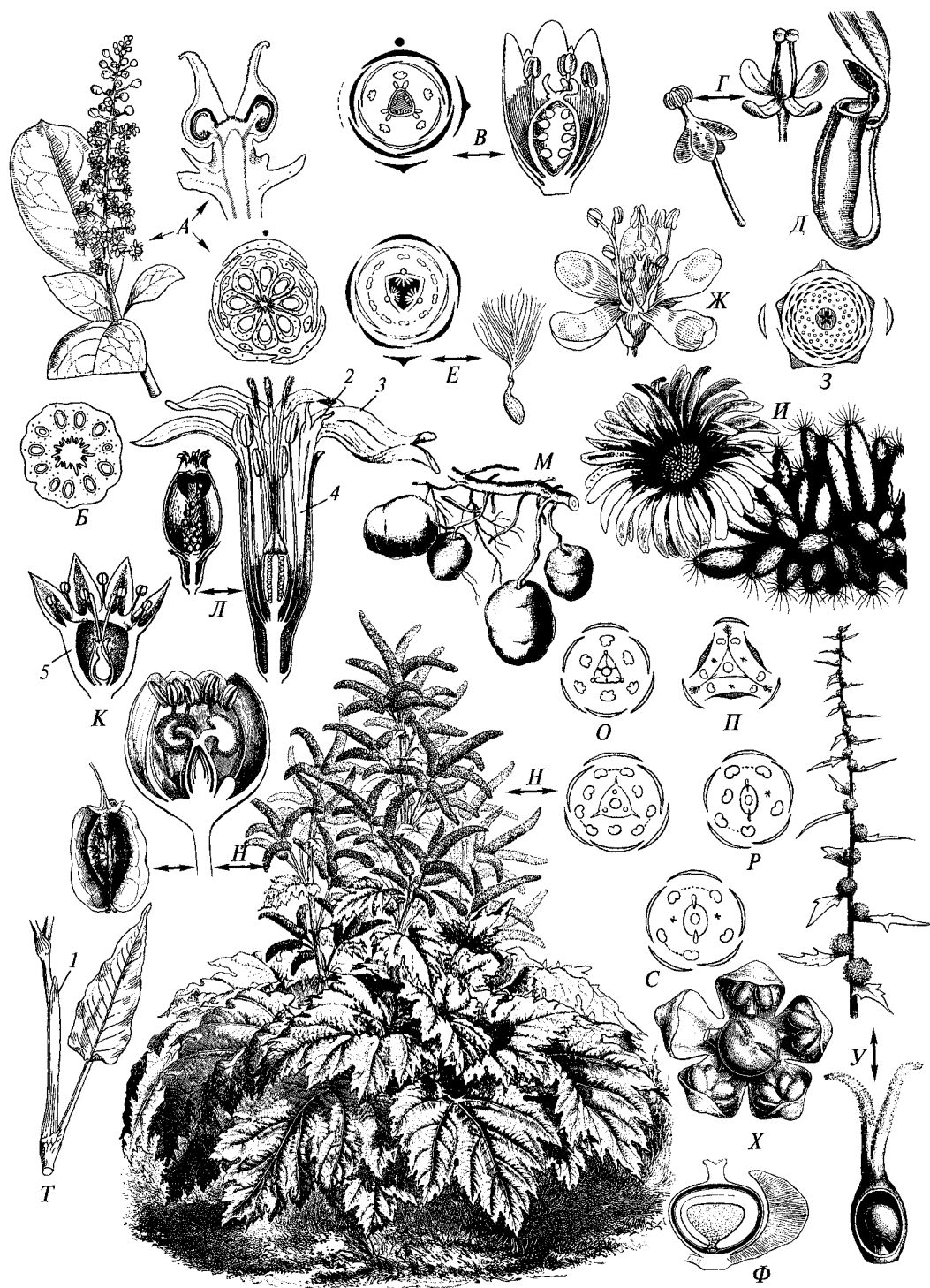


Рис. 265. Caryophyllales:

А, Б — Phytolaccaceae: А — ветвь, продольный и поперечный разрезы цветка *Phytolacca acinósa* на уровне семян, Б — поперечный разрез цветка *Ph. americana* на уровне семян; В — Droseraceae: диаграмма цветка и цветок *Drosera rotundifolia* в продольном разрезе; Г, Д — Nepenthaceae: Г — мужской и женский цветки *Nepenthes mirabilis*, Д — верхушка листа *N. mastersiana* с ловчим кувшинчиком; Е, Ж — Tamaricaceae: Е — диаграмма цветка и семя *Myricaria germanica*, Ж — цветок *Tamarix gallica*; З, И — Aizoaceae: З — диаграмма цветка *Mesembryanthemum violaceum*, И — общий вид растения *M. densum* с цветком; К, Л — Caryophyllaceae: К — продольный срез цветка *Scleranthus annuus*, Л — вскрытый плод и продольный разрез цветка *Silene nutans*; М — Portulacaceae: клубни *Ulucus tuberosus*; Н — Т — Polygonaceae: Н — плод, продольный разрез цветка, общий вид растения и диаграмма цветка *Rheum officinale*, О — С — диаграммы цветков *Pterostegia* (О), *Rumex* (П), *Polygonum* (*Persicaria*) *lapathifolium* (Р), *Polygonum* (*Bistorta*) *amphibium* (С); Т — лист с раструбом у *P. amplexicaule*; У, Ф — Amaranthaceae: У — цветущий побег и вскрытая завязь *Chenopodium capitatum*, Ф — продольный разрез плода *Ch. foliosum*; Х — цветок *Ch. rubrum*, одна из 5 тычинок удалена; 1 — раструб; 2 — зубцы привенчика; 3 — отгиб лепестка; 4 — ноготок лепестка; 5 — гилантий

тусов); это те самые пигменты, которые окрашивают в красный цвет корнеплод свеклы (само название “беталаины” происходит от латинского названия свеклы — *Beta*). Беталаины делят на *бетаксантины* (желтые и оранжевые) и *бетацианины* (красноватые и фиолетовые).

Представители порядка могут иметь также красные или желтые антоксантины, а иногда (росянковые и свинчатковые) и хиноновые пигменты.

Большинство гвоздичноцветных имеет простые цельнокрайние очередные (реже супротивные, например в семействе гвоздичные) листья. У немногих гвоздичноцветных развиты прилистники. У гречишных сросшиеся вокруг стебля прилистники образуют характерные для семейства раструбы (рис. 265, Т). У представителей семейства гвоздичные, имеющих прилистники (подсемейство *Ranunculioideae*), прилистники противолежащих листьев попарно срастаются.

У представителей порядка преобладают цимозные соцветия, часто дихазального типа (см. рис. 218, А). Для гвоздичноцветных характерны циклические цветки. Число частей цветка сильно варьирует в пределах порядка и не исключено, что эта вариабельность носит примитивный характер. Некоторые представители имеют цветки с неопределенным (иногда неопределенно большим, как у кактусовых и айзооных — см. рис. 265, З, И) числом частей. Большинство гвоздичных имеет 5-мерные цветки, а многие гречишные — тримерные. Изменчивость общего плана строения цветка, наличие форм с 3-мерными цветками и с простым околоцветником согласуются с базальным положением гвоздичноцветных в системе подкласса *Rosidae*, большинство представителей которого характеризуется пентамерными цветками с двойным околоцветником. Большинство гвоздичноцветных — энтомофильные растения (хотя большинство амарантовых анемофильны). Околоцветник у одних представителей порядка (например, фитолакковых, амарантовых, гречишных) простой, а у многих других — двойной. Двойной околоцветник возникал в ходе эволюции порядка несколько раз, но детали этого процесса еще не вполне ясны (см. также рис. 227). Так, в семействе гвоздичные чашелистики могут иметь листовое происхождение, а венчик — соответствовать исходному простому околоцветнику, либо, по мнению других авторов, лепестки гвоздичных возникли из стаминодиев, а чашечка гомологична первичному простому околоцветнику. В семействе айзооных часть представителей имеет простой око-

лоцветник, а часть (например, виды *Mezembryanthémum*) — двойной, причем лепестки возникают из наружных элементов андроея. Иногда опылителей привлекают ярко окрашенные прицветники, как у ночесветных и некоторых амарантовых. У некоторых гвоздичноцветных (свинчатковые) возникает спайнолепестность. Андроей состоит обычно из 5—10 тычинок, расположенных в один или два круга. У кактусовых и айзооновых произошло вторичное увеличение числа тычинок, и у некоторых кактусов их может быть до нескольких тысяч. Пыльца большинства гвоздичноцветных многопоровая (см. рис. 239, 3), но некоторые из них имеют трикольпатные (зонально-трехбороздные) пыльцевые зерна, что, видимо, является исходным для порядка состоянием признака. Не исключено, что многопоровая пыльца возникала параллельно в разных эволюционных линиях порядка.

Завязь обычно верхняя (но у кактусовых — см. рис. 236, *М—Н*, и айзооновых в результате инвагинации цветоложа — нижняя завязь). Семяпочки чаще всего прикреплены к центральной колонке (у многих представителей подпорядка центросеменные, который отсюда и получил свое название) или ко дну завязи, но иногда плацентация постенная, как, например, у тамарисковых, или центрально-угловая, как у непентеса. Большинство представителей порядка образует сухие (вскрывающиеся либо чаще не вскрывающиеся) плоды, но, например, у кактусовых они сочные ягодообразные. Семена, как правило, содержат согнутый зародыш, а запасавшей питательной тканью у представителей подпорядка центросеменные служит перисперм (у гречишноцветных обычно развит эндосперм).

Наличие пентамерных цветков у значительной части представителей *Caryophyllales* сближает этот порядок с другими порядками «типичных двудольных» (*Rosidae* и *Asteridae*) и отличает его от представителей подкласса *Ranunculidae*. Однако молекулярно-филогенетические данные говорят об обособлении эволюционной линии, ведущей к современным *Caryophyllales*, на самых ранних этапах эволюции «типичных двудольных». Поскольку пентамерия характерна не для всех современных гвоздичноцветных, она могла возникнуть в данном порядке независимо от прочих «типичных двудольных».

При обсуждении этого вопроса важно коснуться разнообразия цветков в семействе гречишные (см. рис. 265, *О—С*, 266, *А, Б*). Например, у *Rheum* (ревеня) цветок тримерный, с 6 листочками простого околоцветника в двух кругах. Тычинок наружного круга 6, они по 2 противостоят наружным листочкам околоцветника. Три тычинки внутреннего круга противостоят внутренним листочкам околоцветника и чередуются с 3 плодolistиками. У *Rumex* (щавеля), в отличие от ревеня, нет внутреннего круга андроея, а у *Pterostegia* (птеростегии) тычинок наружного круга не 6, а 3. У *Polygonum* (горца), *Fagopyrum* (гречихи) и некоторых других гречишных листочков околоцветника 5, причем 2 из них соответствуют 2 (из 3) листочкам внутреннего круга у ревеня, 2 соответствуют 2 (из 3) листочкам наружного круга у ревеня, а 1 соответствует одновременно 2 листочкам у ревеня — 1 внутреннему и 1 наружному (рис. 266, *Б*). Хотя этот листочек может иметь 2 кия, в ходе развития цветка он закладывается как единая структура, а не как результат объединения двух зачатков. У гречихи 5 тычинок в наружном круге и 3 во внутреннем. У гречихи в наружном круге на одну тычинку меньше, чем у ревеня, причем отсутствует одна из двух тычинок, которые могли бы располагаться

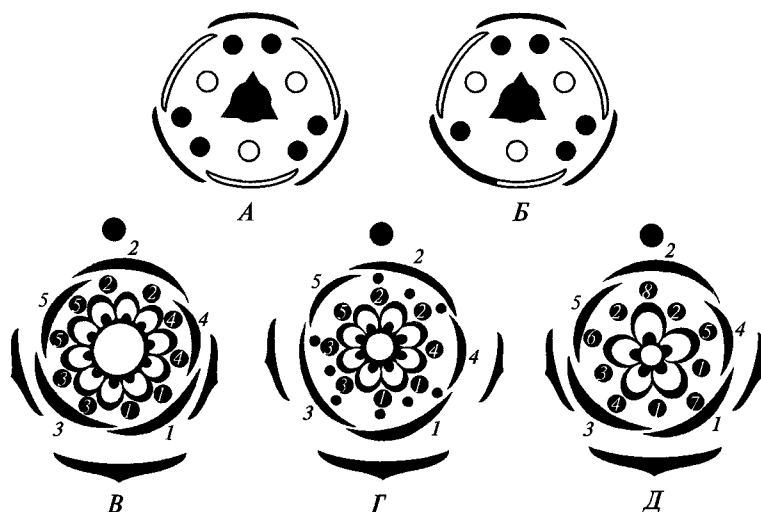


Рис. 266. Диаграммы цветков некоторых представителей семейств Polygonaceae (А, Б) и Phytolaccaceae (В—Д):

А — *Rheum*, Б — *Fagopyrum*; В — *Phytolacca americana*, Г — *Ph. acinosa*, Д — *Ph. dodecandra* (на А листочки околоцветника и тычинки наружного круга черные, а внутреннего — белые; на Б обозначения те же, листочек, сочетающий черты элемента наружного и внутреннего круга, показан двумя цветами; на В—Д черными цифрами обозначен порядок заложения листочков околоцветника, белыми — тычинок; мелкие кружки без цифр на Г показывают тычинки, которые закладываются в последнюю очередь)

напротив листочка околоцветника наружного круга, который объединился с листочком внутреннего круга. У многих видов рода *Polygonum* s.l. отсутствует внутренний круг андроея и тычинок всего 5. Тогда тычинки чередуются с 5 листочками околоцветника, и цветок производит впечатление пентамерного с правильным чередованием кругов (см. рис. 265, С), хотя изложенные выше факты не согласуются с такой точкой зрения. Предполагают, что цветки гречишных с 5 листочками околоцветника не гомологичны пентамерным цветкам большинства типичных двудольных. При просмотре большого материала у гречишных даже на одном растении можно обнаружить разные типы строения цветка, поэтому в эволюции, вероятно, менялись лишь частоты разных типов цветков.

Представители многих других семейств порядка имеют пентамерные цветки. Однако детальное изучение таких цветков приводит некоторых исследователей к выводу, что и они принципиально отличаются от 5-мерных цветков большинства типичных двудольных. В частности, порядок заложения тычинок некоторых гвоздичных нетипичен для пентамерных цветков и напоминает порядок заложения тычинок у гречишных. Еще ярче эти черты сходства с цветками гречишных в цветках фитолакки с 5 листочками простого околоцветника (рис. 266). Сходство в конструкции цветка можно видеть, например, сравнивая рис. 266, Б и 266, Д: положение листочков околоцветника одинаково, первые пять тычинок на рис. 266, Д (1, 1, 2, 2, 3) сравнимы с черными тычинками на рис. 266, Б. Первые 8 тычинок на рис. 266, Г (1, 1, 2, 2, 3, 3, 4, 5) сравнимы по положению с 8 тычинками на рис. 266, Б.

5.4.2. Ordo Dilleniáles — порядок дилленицветные

Порядок включает единственное семейство — Dilleniaceae (12/335), широко распространенное в тропиках, представленное древесными или травянистыми растениями. Листья очередные, простые, без прилистников. Цветки от мелких до крупных, актиноморфные, однополые или обоеполые. Околоцветник двойной, 5- или 4-мерный либо с иным числом элементов. Тычинки обычно многочисленные, андроцей развивается центробежно. Завязь верхняя, с 1—5 или большим числом сросшихся или свободных плодолистиков. Плоды сухие (вскрывающиеся или не вскрывающиеся) или сочные. Для диллениевых характерны раскрывающиеся только на один день не выделяющие нектар цветки, опылителей которых привлекает пыльца. У видов диллений (*Dillenia* — рис. 267) бывают очень крупные цветки, достигающие 20 см в диаметре и имеющие иногда более 650 тычинок. Хотя крупные цветки диллений с полимерным андроцеем иногда считали примитивной особенностью, вряд ли с этим можно согласиться. Они имеют сложные адаптации к опылению крупными перепончатокрылыми из рода *Xylocopa*. У многих диллений тычинки диморфные: внутренние, менее многочисленные тычинки менее за-

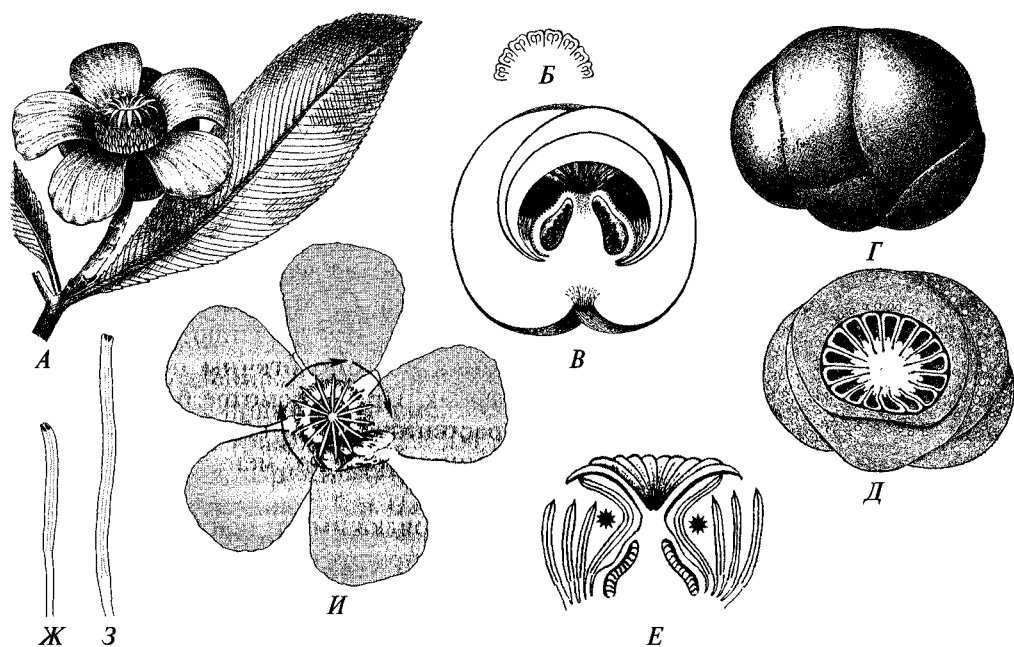


Рис. 267. Dilleniaceae: цветки и плоды *Dillenia indica* (A—E) и *D. philippinensis* (Ж—И):

A — общий вид побега с крупным цветком; Б — участок поперечного среза завязи; В—Д — плод с разросшимися сочными чашелистиками в продольном разрезе (В), вид сверху (Г), в поперечном разрезе (Д) (характер налегания чашелистиков отражает порядок их спирального заложения); Е — продольный разрез андроцея и гинецея (звездочки — положение, которое занимает опылитель); Ж — наружная тычинка с пылью для питания опылителя; З — внутренняя тычинка с пылью для опыления; И — положение опылителя в цветке и направление его движения

метны, их пыльца служит для опыления; наружные тычинки, хотя и короче внутренних, более заметны опылителю и образуют пыльцу для его питания.

5.4.3. Ordo Santalales — порядок санталовцветные

Порядок включает около пяти семейств, в том числе Loranthaceae — ремнецветниковые (73/1 000), Santalaceae — санталовые (44/990) и Balanophoraceae — баланофоровые (17/45). Встречаются они на всех континентах, кроме Антарктиды, более разнообразны в тропиках. Большинство Loranthaceae и Santalaceae — полупаразиты, а баланофоровые — бесхлорофилльные паразиты. Санталовцветные могут паразитировать на подземных либо на надземных органах дру-

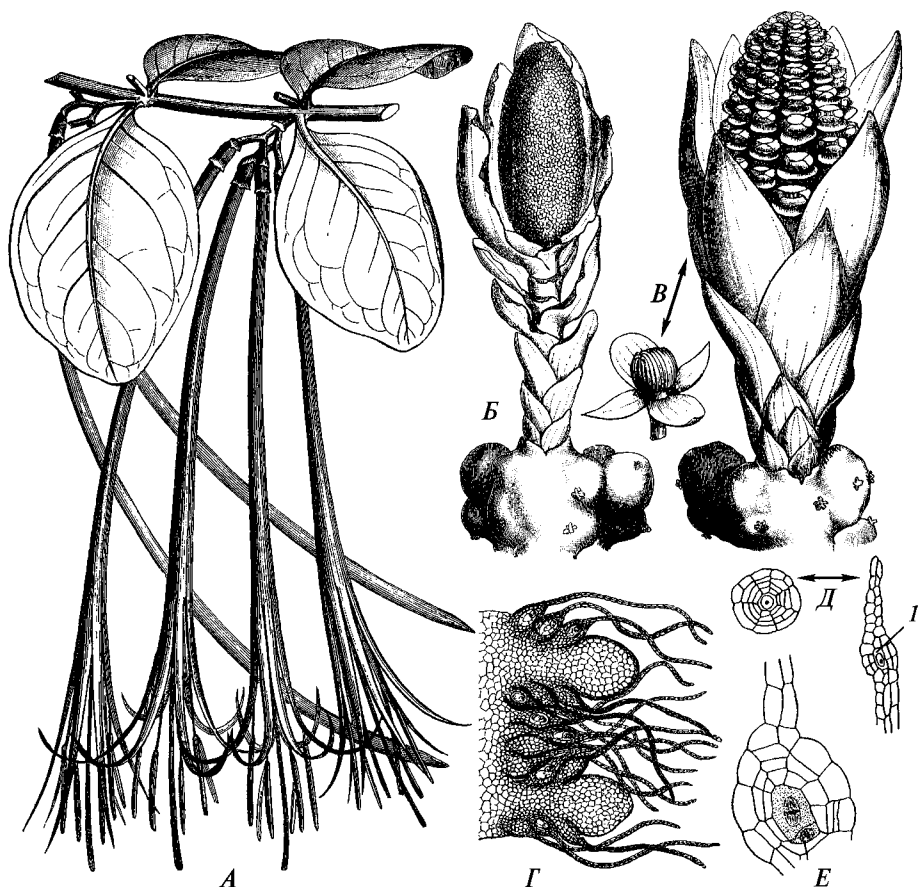


Рис. 268. Santalales:

A — *Aetanthus mutisii* (Loranthaceae), стеблевой паразит из Эквадора, ветвь с крупными цветками, имеющими длинную трубку венчика; *Б—Г* — *Balanophora elongata* (Balanophoraceae), корневой паразит из Индонезии: *Б* — женское растение с соцветием, *В* — мужское растение и отдельный цветок, *Г* — участок женского соцветия (показаны две боковые веточки с многочисленными цветками); *Д* — поперечный и продольный срезы через женский цветок; *Е* — продольный разрез женского цветка на стадии второго деления мейоза; *И* — материнская клетка мегаспор

гих растений. В последнем случае они являются эпифитами, как *Viscum* (омела). Более примитивные представители порядка — крупные деревья с хорошо развитыми зелеными листьями, например достигающая 10-метровой высоты западноавстралийская *Nuytsia* (нуйтсия). Цветки более примитивных санталовых 3—5-мерные, с двойным околоцветником. Чашечка часто незаметная. Лепестки в почкосложении створчатые, может быть развита трубка венчика (иногда длинная, как у форм, опыляемых птицами или летучими мышами, — рис. 268, А), тычинки в равном числе с лепестками и противостоят им или более многочисленные, завязь верхняя или часто нижняя, плоды — орехи или костяновидные. По строению венчика и семяпочек примитивные санталовые имеют много общего с астеридами. Порядок занимает изолированное положение; молекулярные данные не исключают родства с астеридами.

В пределах порядка можно выстроить морфологический ряд, иллюстрирующий редукцию околоцветника, интегумента, вращение нуцеллуса в плаценту, зарастание тканью полости завязи и т.д. Особенно сильная редукция как репродуктивных, так и вегетативных органов имела место в семействе баланофоровых. Цветки *Balanóphora* (баланофоры — рис. 268, Б—Е) однополые, причем женский цветок представляет собой не более чем небольшой сосочек, внутри ткани которого развивается зародышевый мешок. Необычны многие биологические особенности баланофоры. Так, в клетках стебля обильно запасается не крахмал, а воскоподобное вещество.

5.4.4. Ordo Berberidopsidales — порядок берберидопсисовые

Порядок включает два семейства: Berberidopsidaceae — берберидопсисовые (2/3) и Aextoxicaceae — эктоксиковые (1/1), которые встречаются в Чили и Австралии. Порядок установлен по данным молекулярной систематики, которые согласуются с данными по анатомии древесины и морфологии пыльцы.



Рис. 269. Berberidopsidaceae: диаграмма цветка *Berberidopsis corallina*.

Цветок имеет кроющий лист и два прицветничка. Листочки околоцветника и тычинки расположены по спирали, цифры указывают порядок их закладки в морфогенезе. Окружность между околоцветником и андроцеом — нектарник

Aextoxicon — высокие двудомные вечнозеленые деревья с циклическими, обычно пентамерными цветками с двойным околоцветником, 5 тычинками, чередующимися с лепестками, верхней завязью, 2 плодолистиками, один из которых стерильный; плод сухой, односеменной. *Berberidopsis corallina* — вечнозеленая древесная лиана с обоеполыми, спиральными цветками (рис. 269) с простым, венчиковидным околоцветником обычно из 12 листочков, обычно 8 тычинками (у *Streptothamnus* их около 70), 3 плодолистиками, паракарпным гинецеем; завязь верхняя, плод — ягода. Большие различия между цветками *Aextoxicon* и *Berberidopsis* говорят о высокой эволюционной лабильности цветка у примитивных розид.

5.4.5. Ordo Saxifragáles — порядок камнеломкоцветные

Порядок включает более 10 семейств, в том числе Cercidiphyllaceae — багрянниковые (1/2), Hamamelidaceae — гамамелисовые (27/107), Altingiaceae — алтингиевые (3/12), Cynomoriaceae — циномориевые (1/2), Saxifragaceae — камнеломковые (33/690, включая Grossulariaceae — крыжовниковые), Paeoniaceae — пионовые (1/33), Crassulaceae — толстянковые (33/1 500), Haloragaceae — сланоягодниковые (8/150). Распространены они практически по всему земному шару вплоть до Крайнего Севера (камнеломковые), но многие своеобразные таксоны приурочены к Восточной Азии и Австралии. Слабо представлен порядок в тропической зоне Африки и особенно в Южной Америке.

Большинство камнеломкоцветных — травы или небольшие кустарники, но встречаются и небольшие, часто многоствольные, деревья. Лишь представители алтингиевых могут быть крупными деревьями. Большинство древесных представителей листопадные. Многие травы из семейства камнеломковые — розеточные многолетники, тогда как представители семейства толстянковые — листовые (иногда также и стеблевые) суккуленты с характерным фотосинтезом САМ-типа. Многие сланоягодниковые (например, *Myriophyllum* — уруть) — водные растения. Циномориевые (рис. 270, Д) — своеобразные бесхлорофилльные паразиты; их включение в порядок носит предварительный характер.

Листорасположение часто очередное, но у многих толстянковых и у багрянниковых листья супротивные, а у сланоягодниковых часто мутовчатые. Листья, как правило, простые, цельные, с перистым или, чаще, пальчатым жилкованием. Рассеченные листья известны у пионовых и сланоягодниковых. Хорошо развитые прилистники встречаются лишь у гамамелисовых, алтингиевых и багрянниковых. По общему виду побегов некоторые гамамелисовые (*Corylopsis*) похожи на *Corylus* (лещину) из семейства Betulaceae (березовые), что наряду с другими признаками служило поводом для сближения двух семейств, не подтверждаемого современными данными.

Соцветия камнеломкоцветных могут быть компактными, как у багрянниковых, алтингиевых, части гамамелисовых, или рыхлыми, типа кистей или метелок, например у толстянковых, камнеломковых. Кисти у древесных представителей часто повисающие, сережковидные. У некоторых представителей порядка — как зоофильных (рис. 270, А), так и анемофильных (рис. 270, Г) — формируются псевдантии.

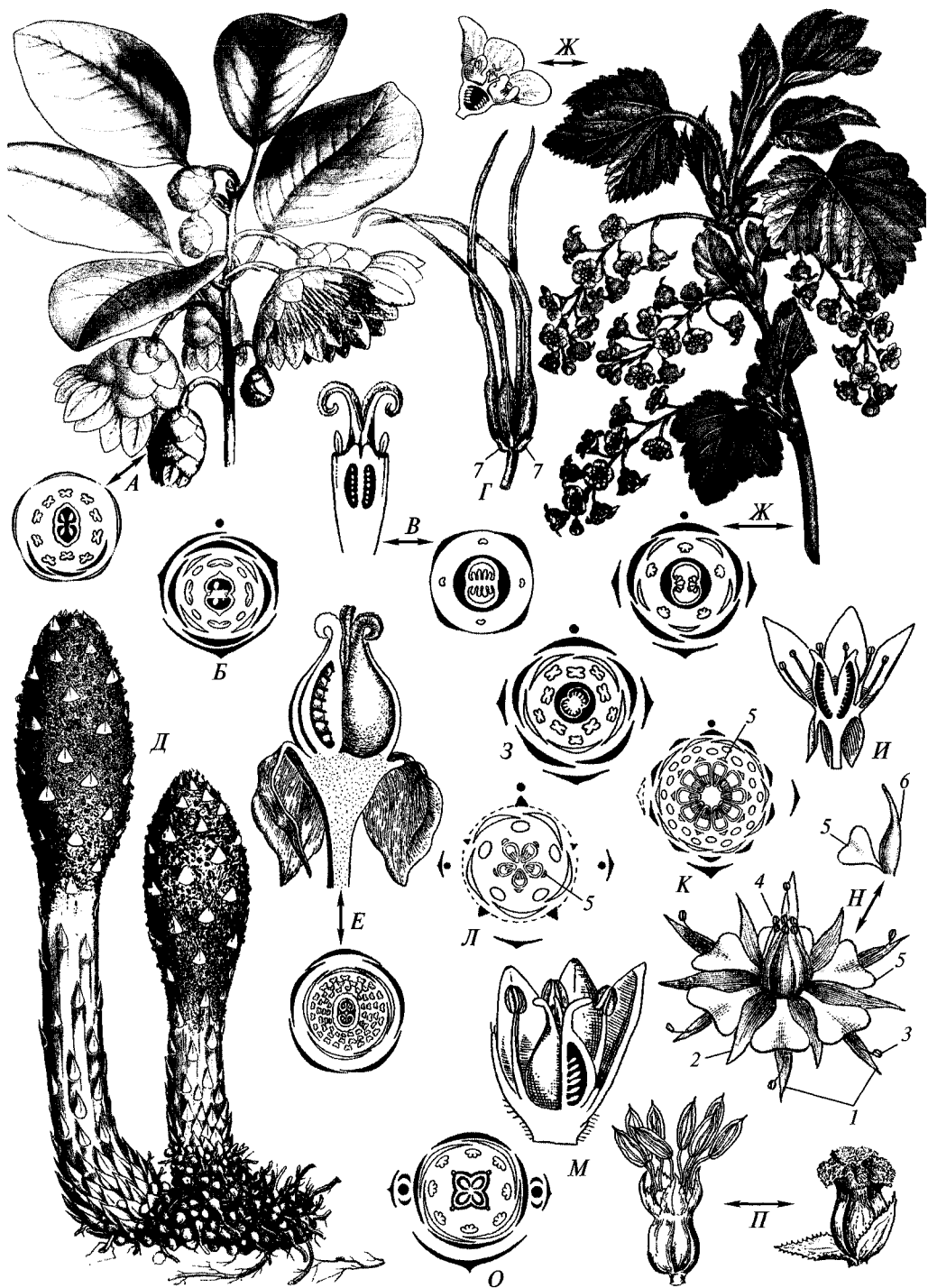


Рис. 270. Saxifragales:

A, B — Hamamelidaceae: *A* — ветвь растения с соцветиями и диаграмма цветка *Rhodoleia champióni*, *B* — диаграмма цветка *Hamamelis virginiana*; *B* — Altingiaceae: продольный разрез и диаграмма женского цветка *Liquidambar styraciflua*; *Г* — Cercidiphyllaceae: женское соцветие *Cercidiphyllum japonicum*; *Д* — Synomoriaceae: общий вид *Synomorium coccineum*; *Е* — Paeoniaceae: диаграмма цветка *Paeonia officinalis* и продольный разрез цветка *P. suffruticosa*; *Ж—И* — Saxifragaceae; *Ж* — ветвь с соцветиями, продольный разрез и диаграмма цветка *Ribes rubrum* (смородина красная); *З* — диаграмма цветка *Saxifraga granulata*; *И* — продольный разрез цветка *S. stellaris*; *К—Н* — Crassulaceae: *К* — диаграмма цветка *Sempervivum montanum*, *Л* — диаграмма цветка *Crassula lactea*, *М* — продольный разрез цветка *C. illichiana*, *Н* — цветок *Monanthes polyphylla* и извлеченный из цветка плодolistик с лепестковидно-увеличенной нектарной чешуйкой; *О, П* — Halorhagaceae: *О* — диаграмма цветка *Haloragis alata*; *П* — мужской и женский цветки *Myriophyllum spicatum*; *1* — чашелистик; *2* — лепесток; *3* — тычинка, расположенная на радиусе чашелистика; *4* — тычинка, расположенная на радиусе лепестка; *5* — нектарная чешуйка; *6* — плодolistик; *7* — кроющий лист женского цветка

Багрянниковые, алтингиевые и сланоягодниковые — анемофильные растения, для пионовых, цинномориевых, большинства камнеломковых и толстянковых характерна энтомофилия. У гаммелисовых встречаются оба типа опыления. Цветки (см. рис. 270), как правило, актиноморфные, циклические, часто ди- или тетрамерные, реже пентамерные и с большей мерностью (до 32), часто имеют двойной околоцветник. Изменчивость мерности цветка характерна для толстянковых — даже в одной популяции или на одном растении некоторых видов *Sedum* (очитка) можно встретить 4-, 5- и 6-мерные цветки. В редких случаях, например у камнеломки *Saxifraga stolonifera*, развивается зигоморфия (в данном случае из-за увеличения размеров двух лепестков — см. рис. 225, *Б*). Венчик раздельнолепестный или реже спайнолепестный, иногда с длинной трубкой (некоторые толстянковые). У многих ветроопыляемых представителей порядка цветки не имеют лепестков (многие гаммелисовые, сланоягодниковые, алтингиевые) или всего околоцветника (багрянниковые, некоторые гаммелисовые). Безлепестные цветки изредка развиваются и у насекомоопыляемых форм, например у *Chrysosplenium* (селезеночника) из камнеломковых.

У большинства камнеломкоцветных тычинки расположены в один или чаще в два круга, причем в последнем случае может быть выражена обдиплостемония (у многих камнеломковых и толстянковых). Пыльники прикрепляются к тычиночной нити своим основанием, открываются продольными щелями или (у алтингиевых и гаммелисовых) створками. Пыльцевые зерна обычно с 3—5 апертурами.

В некоторых группах порядка имела место олигомеризация андроеца. Так, у американского рода *Tolmiea* из камнеломковых всего 3 тычинки, хотя околоцветник пентамерный. У цинномориевых тычинка в цветке одна. Можно наблюдать и полимеризацию: пионовые, например, имеют до 150 тычинок (рис. 270, *Е*). Вторичность полимерного андроеца пионовых доказывают тем, что он закладывается в виде 5 первичных примордиев, на которых затем возникают зачатки отдельных тычинок. Многотычинковые андроецы есть и у некоторых гаммелисовых.

Гинецей камнеломкоцветных (см. рис. 270) устроен очень разнообразно: варьируют число и степень срастания плодolistиков, а также положение завязи. Даже в пределах одного рода камнеломка завязь может быть от почти

верхней до почти нижней. В последнее время накапливается все больше фактов, говорящих о том, что у древнейших представителей порядка был ценокарпный гинецей с нижней или полунижней завязью. Если это так, то придется допустить эволюцию не только от ценокарпии к апокарпии, но и от нижней завязи к верхней. Чаще всего нижняя завязь встречается у представителей камнеломковых и сланоягодниковых. У представителей части семейств гинецей практически апокарпный (например, пионовые, многие толстянковые) или даже мономерный (багрянниковые). Плодолистиков чаще всего 2–3–5, каждый содержит множество (более сотни у некоторых видов пиона) или несколько семян с 2 интегументами и массивным нуцеллусом. Плоды чаще всего сухие, вскрывающиеся; семена с небольшим зародышем и довольно хорошо выраженным маслянистым эндоспермом или почти без эндосперма (как у *Crassulaceae*). У толстянковых на спинной стороне плодолистиков развиваются своеобразные нектарные чешуйки, которые у канарского рода *Monanthes* (рис. 270, H) весьма похожи на лепестки.

Семейство камнеломковые — самое крупное семейство порядка. В семействе встречаются формы с почти апокарпным и ценокарпным гинецеем, с актиноморфным и зигоморфным околоцветником, с чашечкой и венчиком или только с простым околоцветником. Благодаря этому многие систематики помещали камнеломковые в «узловое положение» в своих схемах родственных связей покрытосеменных. Разнообразие представителей камнеломковых в прошлом было поводом для присоединения к семейству групп, оказавшихся впоследствии весьма далекими даже от порядка *Saxifragales*. В настоящее время принята достаточно узкая трактовка камнеломковых. Многие семейства, которые ранее не выделяли из состава *Saxifragaceae*, теперь включены в состав подкласса *Asteridae*. Это не случайно, так как предки порядка *Saxifragales* были не так далеки от предков астерид. Показательно, что у некоторых камнеломкоцветных встречается спайнолепестный венчик.

Родственные связи семейства пионовые были предметом жарких споров до тех пор, пока не появились данные молекулярной филогенетики. Пион долгое время включали в семейство лютиковые в силу внешнего сходства в строении цветка. Особенно бросается в глаза сходство в наличии большого числа тычинок. Однако тычинки пионовых развиваются не центростремительно, как у большинства *Ranunculaceae*, а центробежно, на основании чего была выдвинута гипотеза о родстве пионовых с другими двудольными, имеющими центробежное развитие андрогнея, в том числе с *Dilleniaceae*. Сейчас показано, что такой тип строения и развития андрогнея возникал неоднократно в эволюции двудольных. По молекулярным признакам пионовые близки к камнеломковым и толстянковым. При основании плодолистиков у пиона расположен диск, который можно сравнить с нектарными чешуйками толстянковых. Уникальный признак пионовых — их эмбриогенез, на первых этапах которого деления ядер не сопровождаются цитокинезами. Подобное явление характерно почти для всех голосеменных, а среди покрытосеменных известно только у пиона. Некоторые ботаники считают, что такой характер эмбриогенеза говорит о глубокой древности пионовых.

В целом современное понимание объема порядка *Saxifragales* возникло только после появления результатов молекулярных исследований, которые, впрочем, не согласуются с результатами работ палеоботаников.

5.4.6. Ordo Vitáles — порядок виноградоцветные

Порядок включает единственное семейство Vitaceae — виноградные (14/800), широко распространенное в тропиках и субтропиках. Виноградоцветные — чаще всего лианы (с усиками побегового происхождения), редко прямостоячие деревья, кустарники или травы. Листья очередные, с прилистниками. Цветки (рис. 271, А—В) мелкие, актиноморфные, обычно обоеполые, циклические, (3-)4-5(-7)-мерные, с двойным околоцветником, чашелистики обычно короткие, сросшиеся (иногда полностью, образуя цельную трубку), лепестки в почкосложении створчатые, свободные или постгенитально сросшиеся с образованием опадающего колпачка (калиптры), тычинки в числе лепестков и противостоят им, гинецей часто окружен нектарным диском, всегда ценокарпный, состоящих из 2 (у *Leea* из 3) плодолистиков, завязь верхняя, плод — малосеменная ягода. На основании общего плана строения цветка с одним кругом тычинок, противостоящих лепесткам, виноградные традиционно сближали с крушиновыми (*Rhamnaceae*), что совершенно не согласуется с молекулярными данными, по которым крушиновые включены в порядок Rosales. Родственные связи виноградных остаются дискуссионными.

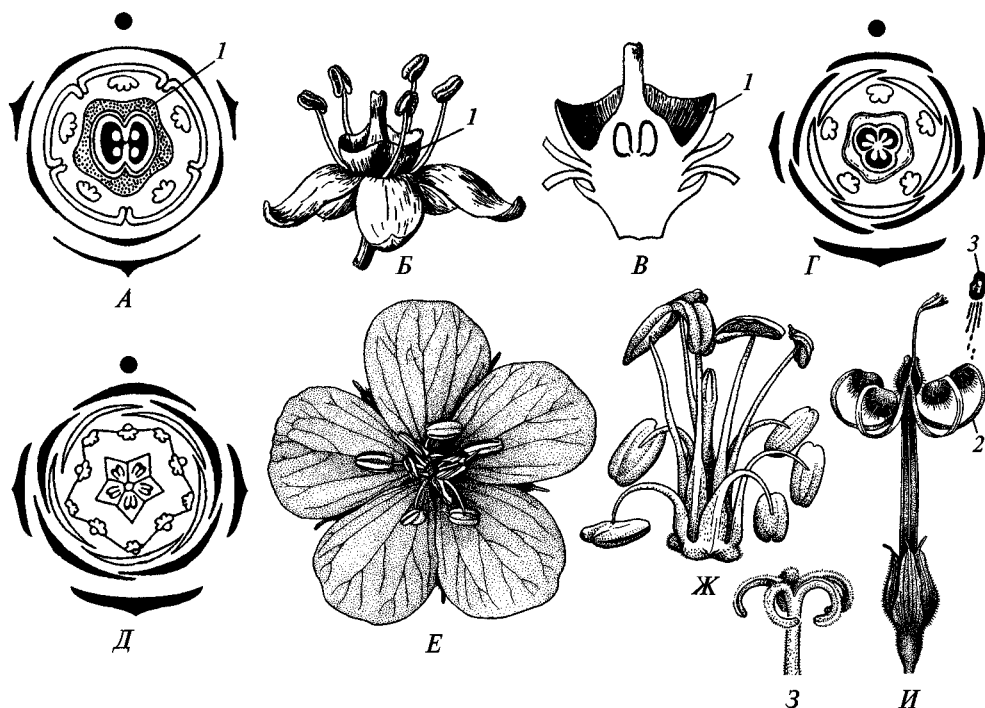


Рис. 271. Порядки Vitales (А—В), Crossosomatales (Г), Geraniales (Д—И):

А — диаграмма цветка *Parthenocissus* (Vitaceae); Б, В — общий вид цветка *Ampelopsis* (Vitaceae) и продольный разрез его основания; Г — диаграмма цветка *Staphyléa* (Staphyleaceae); Д—И — *Geranium* (Geraniaceae): Д — диаграмма цветка, Е — цветок сверху, Ж — андроцей и гинецей в первой, мужской фазе цветения, рыльца сомкнуты, З — рыльца в женской фазе цветения, И — вскрывшийся плод; 1 — нектарный диск; 2 — створка плода; 3 — семя

5.4.7. Ordo Crossosomatáles — порядок кроссосомоцветные

Порядок включает около 65 видов и 6—8 семейств, из которых самое большое — Staphyleaceae — клекачковые (2-3/45). Это единственное семейство порядка, ареал которого заходит в южную Европу и на Кавказ. Клекачковые — деревья или кустарники с перисто- или тройчатосложными супротивными листьями; цветки (см. рис. 271, Г) обоеполые или однополые, актиноморфные, с 5 чашелистиками, 5 свободными белыми или зеленоватыми лепестками, 5 тычинками, чередующимися с лепестками; гинецей окружен нектарным диском, завязь верхняя, 2-3(4) плодолистика свободные или сросшиеся между собой. Плодолистики могут быть свободными в области завязи, но срастаться постгенитально в области рыльца, где развит компитум (эта довольно необычная особенность характерна и для некоторых других кроссосомоцветных). В целом цветки представителей порядка весьма разнообразны, хотя при более детальном рассмотрении между ними и удастся обнаружить черты сходства (например, чашелистики расположены черепитчато и никогда — створчато). Важная общая черта всех изученных видов — семена, в которых ткани, образованные производными наружного интегумента, склерифицированы.

5.4.8. Ordo Geraniáles — порядок гераниецветные

Порядок включает одно крупное и широко распространенное (кроме влажных тропиков) семейство Geraniaceae — гераниевые (6/800) и несколько небольших экзотических семейств (суммарно около 30 видов). Geraniaceae — травы и кустарники; листья с прилистниками, обычно черешковые, часто пальчатые или перистые; цветки (рис. 271, Д—З) обоеполые, от актиноморфных до сильно зигоморфных (у *Pelargonium* со шпорцем), 5-мерные, с двойным околоцветником; лепестки свободные, ноготковые; тычинок (5)10(15), причем тычинки наружного круга расположены напротив лепестков (обдиплостемония); завязь верхняя, гинецей синкарпный, плодолистиков 5. Характерен плод *стеригма* (рис. 271, И) с длинной, не имеющей семян дистальной частью и пятью небольшими односеменными гнездами при основании. При созревании плод снизу вверх разделяется на 5 односеменных частей, соединенных на верхушке с центральной колонкой; обособившиеся части спирально закручиваются и освобождают семена либо отрываются от колонки.

5.4.9. Ordo Myrtáles — порядок миртоцветные

Крупный порядок; основные семейства — Combretaceae — комбретовые (20/500), Myrtaceae — миртовые (140/5 800), Vochysiaceae — вошизиевые (7/200), Lythraceae — дербенниковые (32/600, включая *Púnica* — гранат и *Trapa* — водяной орех), Onagraceae — кипрейные (18/660), Melastomataceae — меластомовые (166/4 570). Они широко распространены прежде всего в тропических и субтропических областях Земли. Разнообразие меластомовых, вошизиевых, комбретовых сосредоточено почти исключительно в пределах влажных тропи-

ческих лесов и саванн. Миртовые, помимо этих биомов, богато представлены в сухих субтропиках Южной Африки и Австралии; кроме того, один вид (*Myrtus communis*) обитает в Средиземноморье. Дербенниковые имеют центр разнообразия в тропиках и субтропиках, но заходят и в умеренную зону, а кипрейные почти космополитны, хотя и имеют центр разнообразия в Новом Свете.

Большинство миртоцветных — деревья и кустарники. Древесные формы представлены во всех семействах порядка, хотя, например, подавляющее большинство кипрейных — травы. Среди травянистых представителей порядка есть и водные растения, например водяной орех из дербенниковых и виды *Ludwigia* (людвигии) из кипрейных.

Своеобразно строение корневой системы у мангровых и некоторых водных миртоцветных. У мангровых деревьев из рода *Sonneratia* (Lythraceae) на длинных горизонтальных подземных корнях образуются многочисленные вертикальные выступающие над поверхностью грунта способные ко вторичному утолщению пневматофоры. Считают, что их главное значение — образование многочисленных мелких боковых корней, растущих в верхнем, плодородном слое грунта. У водно-болотных видов людвигии наряду с обычными (положительно геотропичными) корнями есть еще отрицательно геотропичные пневматофоры, а также «плавательные» корни, содержащие аэренхиму и поддерживающие стебель растения в воде. У водяного ореха на узлах удлинённой подводной части побега развиваются в варьирующем числе обычные поглощающие и закрепляющие корни, а также по паре корней с ограниченным ростом, несущих по четыре ряда коротких неветвящихся фотосинтезирующих боковых корней.

Листья миртоцветных простые, цельные, цельнокрайние или реже зубчатые, чаще супротивные, реже очередные или мутовчатые, обычно сидячие или на очень коротком черешке, чаще всего с небольшими быстро опадающими прилистниками. У представителей семейства миртовых хорошо развиты секреторные каналы, содержащие эфирные масла.

Соцветия весьма разнообразные. Соцветие австралийского миртового *Actinodium* сильно напоминает корзинку сложноцветных. Большинство миртоцветных имеет относительно крупные, яркие цветки, хорошо приспособленные к энтомофилии — преобладающему у представителей порядка способу опыления (часть представителей опыляют птицы, а некоторые австралийские миртовые — сумчатые млекопитающие). Цветки обычно обоеполые, хотя довольно часто встречаются функционально женские или мужские (как у граната) цветки. У дербенниковых известен *триморфизм цветков*, при котором есть растения с тремя типами взаимного расположения пыльников тычинок первого и второго кругов и рыльца.

Цветки миртоцветных (рис. 272) чаще всего 4-мерные, реже 5-мерные, еще реже 3- или 6-мерные или даже (у немногих меластомовых) полимерные. Обычно они актиноморфные или (как, например, у *Chamaenerion* — иван-чая — из кипрейных) слегка зигоморфные, либо с актиноморфным околоцветником и резко изогнутыми в одну сторону тычинками (многие меластомовые). Резко зигоморфны цветки вошизиевых, где из 5 лепестков часто развиваются только 3 или даже 1, а также лопесии (*Lopezia*) из кипрейных.

Гипантий хорошо развит и иногда формирует длинную трубку (как у многих комбретовых). Околоцветник двойной, реже цветки безлепестные, как у

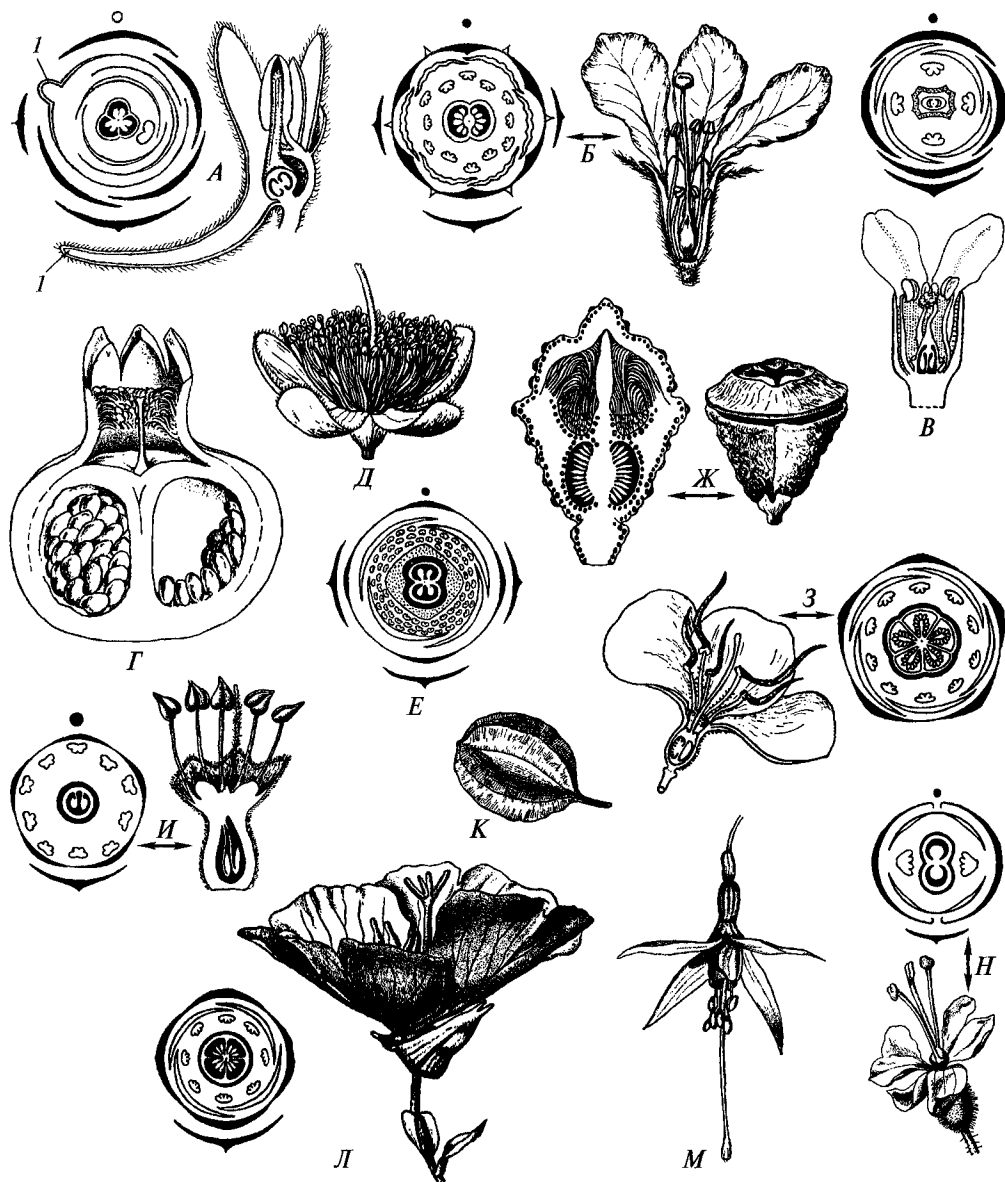


Рис. 272. Myrtales:

А — Vochysiaceae: диаграмма цветка *Vochysia oppungata* и продольный срез цветка *V. tucanorum*; Б—Г — Lythraceae: Б — диаграмма и продольный разрез длинностолбикового цветка *Lythrum salicaria*, В — диаграмма и продольный разрез цветка *Trapa natans*, Г — продольный разрез плода *Punica protopunica*; Д—Ж — Myrtaceae: Д — цветок *Myrtus communis*, Е — диаграмма цветка *Eugenia caryophyllea*, Ж — продольный разрез бутона и плод *Eucalyptus globulus*; З — Melastomataceae: продольный разрез и диаграмма цветка *Tibouchinia semidecandra*; И, К — Combretaceae: И — диаграмма и продольный разрез цветка *Terminalia buceras*, К — плод *Combretum holstii*; Л—Н — Onagraceae: Л — цветок *Oenothera odorata*; диаграмма цветка *O. biennis*, М — поникающий цветок *Fuchsia gracilis*, Н — цветок *Circaea lutetiana* и его диаграмма; 1 — шпорец

некоторых дербенниковых. У многотычинковых представителей миртовых (например, у эвкалипта) часто развивается *калитра*, или крышечка из сросшихся лепестков венчика (и/или чашелистиков); в момент распускания цветка калитра опадает, а роль аттрактанта переходит к андроцею.

Исходным для порядка был, вероятно, двухкруговой андроцей. У некоторых представителей (например, у водяного ореха) выпадает один из кругов, у других (например, у многих миртовых, у граната из дербенниковых) число тычинок, напротив, увеличено. У многих миртовых, кроме того, происходит срастание тычинок в пучки. У миртоцветных с зигоморфными цветками может развиваться всего одна тычинка. У меластомовых в связи с опылением с помощью вибрации (*buzz-pollination*) пыльники вскрываются верхушечными порами, часто они крупные, хорошо заметные, дугообразно изогнутые. Как и у ряда других, не родственных им растений с подобным типом опыления, у некоторых меластомовых наблюдается диморфизм тычинок.

Гинецей — паракарпный или синкарпный, причем перегородки могут развиваться не полностью. Гинецей граната обыкновенного имеет уникальное двухъярусное строение, поскольку часть плодолистиков в результате разрастания цветоложа смещается вверх. Завязь бывает как верхней (у меластомовых, вошизиевых, части дербенниковых), так и нижней либо полунижней (у большинства миртовых, кипрейных, комбретовых). Большинство миртоцветных имеет сухие плоды с сохраняющейся чашечкой, у представителей меластомовых, миртовых и комбретовых встречаются и сочные плоды, некоторые из них используют в пищу. Сухие плоды многих миртовых (например, *Callistémon*) имеют прочный околоплодник, не пропускающий необходимую для прорастания семян воду; он разрушается лишь под действием высокой температуры. В результате размножение таких растений оказывается связанным с пожарами.

Семена миртоцветных имеют прямой крупный зародыш и обычно практически не имеют эндосперма. У водяного ореха двойное оплодотворение не происходит, и в результате эндосперм просто не образуется. Сочный наружный слой семенной кожуры граната съедобен — редкий случай среди цветковых растений.

Один из самых крупных родов порядка — австралийский род *Eucalyptus* — эвкалипт (более 500 видов) из семейства миртовые. К нему принадлежат самые крупные древесные цветковые растения: высота некоторых экземпляров эвкалипта гигантского (*E. gigantéus*) достигала 150 м, что близко к физическому пределу размеров деревьев. Однако среди эвкалиптов немало и небольших кустарников. Многие эвкалипты имеют диморфную листву: листья ювенильных растений сидячие и супротивные, тогда как у взрослых они очередные, с повисающей на черешке пластинкой и эквивацисные. Поскольку эвкалипты растут очень быстро (к концу первого года жизни высота сеянцев некоторых видов достигает 2,5 м), их широко интродуцировали в субтропические и умеренно теплые области Северного полушария. После интродукции ритм сезонного развития у одних растений перестраивается (они начинают цвести в июле — августе), тогда как другие экземпляры продолжают цвести южнополушарным летом, т. е. в январе — феврале. Крупные плантации эвкалиптов были заложены в Грузии, где их использовали для осушения болот, что сыграло большую роль в ликвидации малярии.

5.4.10. Ordo Zygophyllales — порядок парнолистникоцветные

Порядок включает семейства Zygophyllaceae — парнолистниковые (24/275) и Krameriaceae — крамериевые (1/18), сближение которых проведено на основе молекулярных признаков. Цветки обоеполые, реже однополые, 4—5-мерные, обычно с двойным околоцветником, венчик раздельнолепестный (иногда отсутствует), гинецей ценокарпный, завязь верхняя. Парнолистниковые имеют широкий ареал (кроме умеренных и холодных областей Северного полушария), но наиболее разнообразны в пустынях и полупустынях. Это травы, кустарники и деревья (*Balanites* из влажных экваториальных лесов Африки — до 50 м высотой), нередко колючие. Листья обычно супротивные, с прилистниками, чаще всего перистосложные, цветки (рис. 273, Г) актиноморфные, тычинок обычно вдвое больше, чем чашелистиков, а плодолистки обычно в числе чашелистиков, плоды разнообразны, но нередко — коробочки. Крамерии (рис. 273, А—В) — полупаразитические кустарники и травы сухих тропиков и субтропиков Нового Света. Листья очередные, без прилистников, чаще всего простые, цветки резко зигоморфные, чашелистики лепестковидно-окра-

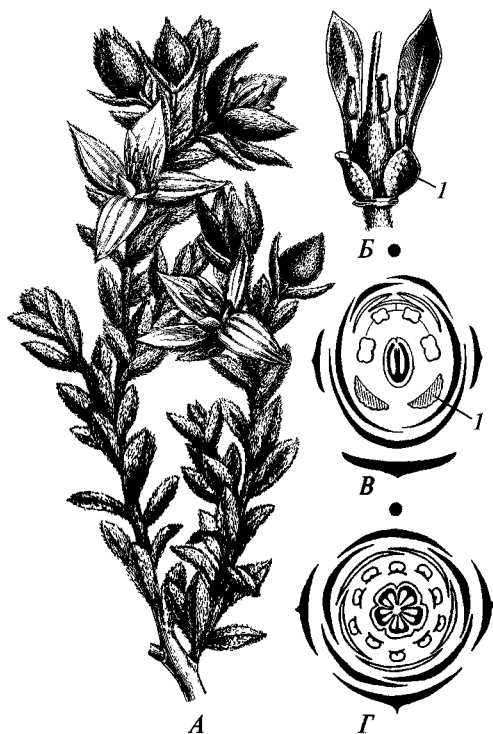


Рис. 273. Zygophyllales:

А, Б — *Krameria triandra* (Krameriaceae), внешний вид растения и цветок с удаленной чашечкой (4 лепестка, 3 тычинки); В — диаграмма цветка *K. secundiflora* с 5 лепестками и 4 тычинками; Г — диаграмма цветка *Zygophyllum fabago* (Zygophyllaceae); 1 — видоизмененные лепестки, выделяющие масло

шенные, в числе 4—5, лепестков 4—5, тычинок 3—4, плодолистиков 2, один из них стерильный, плод ореховидный.

Оригинальные зигоморфные цветки крамерий имеют общие черты с цветками бобовых. Например, если лепестков 5, то непарный лепесток задний (адаксиальный), как у бобовых из подсемейств цезальпиниевые и мотыльковые. Крамерию раньше относили к цезальпиниевым, но наличие ценокарпного (псевдомономерного) гинецея резко отличает ее от Leguminosae. После детального изучения гинецея крамерию сближали с истодовыми, а иногда и с некоторыми другими семействами, но ни один из этих взглядов не согласуется с молекулярными данными. Крамерии свойствен довольно редкий способ опыления цветка, когда опылитель (перепончатокрылые из рода *Centris*) собирает не нектар или пыльцу, а капли масла, выделяемые двумя сильно видоизмененными передними лепестками. Тот же тип опыления и того же основного опылителя имеют многие представители неродственного, по современным представлениям, семейства мальпигиевые, которое ранее нередко сближали с крамериевыми.

5.4.11. Ordo Fabáles — порядок бобовоцветные

Порядок включает четыре семейства: Quillajaceae — квилаховые (1/4); Surianaceae — суриановые (5/9); Polygalaceae — истодовые (19/1 045); Leguminosae, или Fabaceae — бобовые (730/19 000). Истодовые и особенно подсемейство мотыльковые семейства бобовые практически космополитны, остальные группы распространены почти исключительно в тропиках и субтропиках.

Представители порядка — деревья, кустарники, полукустарники, травы. Среди бобовых нередки лазающие или цепляющиеся лианы, как травянистые, так и древесные. Членики сосудов с простыми перфорационными пластинками. Характерно почти полное отсутствие настоящих водных растений, хотя представители суриановых встречаются на морских побережьях, а среди бобовых *Neptunia* (нептуния, подсемейство мимозовые) способна расти под водой. Возможно, что отсутствие водных форм связано с развитой у многих бобовых способностью к симбиозу с азотфиксирующими протеобактериями (*Rhizobium* и близкие роды), которые обитают в характерных клубеньках на корнях представителей семейства.

Для обеспечения бактериям-симбионтам анаэробной среды бобовые вырабатывают акцептор молекулярного кислорода — леггемоглобин, весьма похожий на гемоглобин позвоночных животных (таким же образом используют гемоглобин и глубоководные черви-вестиментиферы, которые находятся в симбиозе с анаэробными серобактериями). Среди вторичных метаболитов у представителей порядка обычны гликозиды (в том числе цианогенные, как и у Rosaceae) и алкалоиды.

Листья простые (истодовые, квилаховые — рис. 274, В, Ж, очень немногие бобовые) или у большинства бобовых — сложные (наиболее распространены непарноперистые — см. рис. 276, З), очередные (реже супротивные или мутовчатые), черешковые, реже сидячие. У большинства видов развиты парные прилистники. Иногда встречаются экстрафлоральные нектарники, которые располагаются на вегетативных органах (например, на прилистниках у части видов *Vicia* — горошка).

Цветки собраны в соцветия различных типов (элементарные соцветия чаще всего кисти и их производные). У подавляющего большинства представителей порядка цветки опыляются насекомыми, но среди бобовых (как древесных, так и травянистых) немало и орнитофильных форм, а некоторые виды



Рис. 274. Fabales:

A—B — *Quillaja saponaria* (Quillajaceae): цветок сверху, продольный разрез цветка и ветвь с цветками и вскрывшимся плодом; Г—Ж — *Polygala* (Polygalaceae): Г — внешний вид цветка *P. senega*, Д — диаграмма цветка *P. myrtifolia* (звездочки — исчезнувшие тычинки, пунктир — рудиментарные лепестки), Е — развернутые венчик и трубка из 8 тычинок у *P. eriocarpa*, вид изнутри, Ж — общий вид *P. comosa*; 1—5 — чашелистики в порядке их заложения; 6 — абаксиальный лепесток; 7 — адаксиальные лепестки

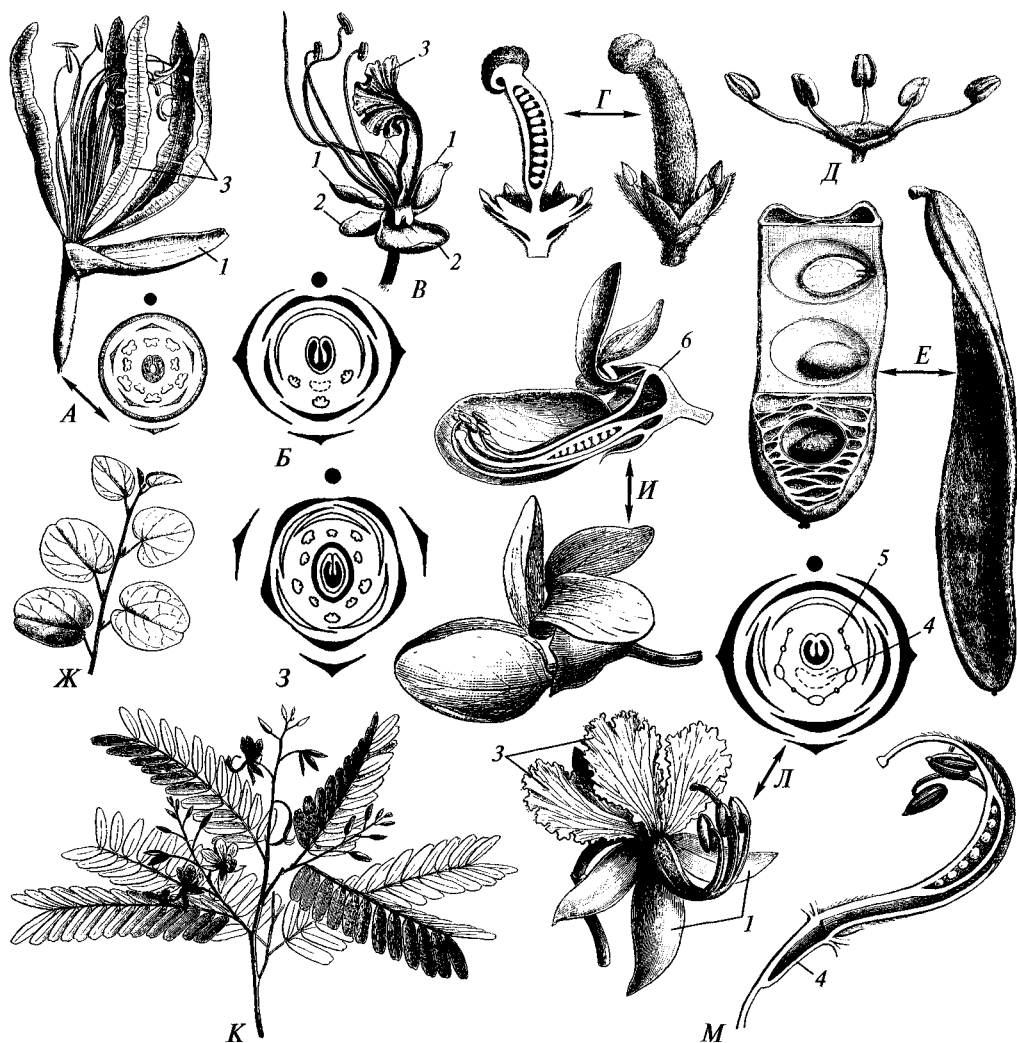


Рис. 275. Leguminosae — Caesalpinioideae:

A — цветок *Bauhinia forficata* и его диаграмма; *B, B* — диаграмма и цветок *Macrolobium*; *Г—E* — *Ceratonia siliqua*: *Г* — функционально женский цветок и его продольный разрез, *Д* — мужской цветок, *E* — продольный разрез и внешний вид плода; *Ж—И* — *Cercis siliquastrum*: *Ж* — ветвь с листьями, *3* — диаграмма цветка, *И* — цветок сбоку и в продольном разрезе; *К—М* — *Tamarindus indica*: *К* — побег с соцветиями, *Л* — цветок и его диаграмма, *М* — продольный разрез андроеца, гинецея и цветоложа; *1* — чашечка; *2* — прицветнички; *3* — венчик; *4* — шпорец, образованный прирастанием ножки плодolistика к гипантию; *5* — стаминодий; *6* — гипантий

опыляются летучими мышами. Цветки чаще всего обоеполые, 5-мерные (рис. 274, *A, Д*; 275, 276, *Д, О—Р*), редко 4-мерные (рис. 276, *В, Г*), в большинстве случаев зигоморфные (но у суриановых, квилаховых — см. рис. 274, *A* — и части бобовых, в том числе у подсемейства мимозовые — актиноморфные — рис. 276, *A, В, Г*). У многих представителей есть гипантий. У бобовых он обычно выделяет нектар и иногда развивается в виде длинной и узкой трубки. Околоцветник обычно двойной. Чашечка сростно- или свободнолистная. Вен-

чик из 5 нередко различным образом видоизмененных лепестков, иногда редукция приводит к уменьшению числа лепестков до одного (как у *Amorpha* из мотыльковых). Характерной особенностью подсемейства мотыльковые и боль-

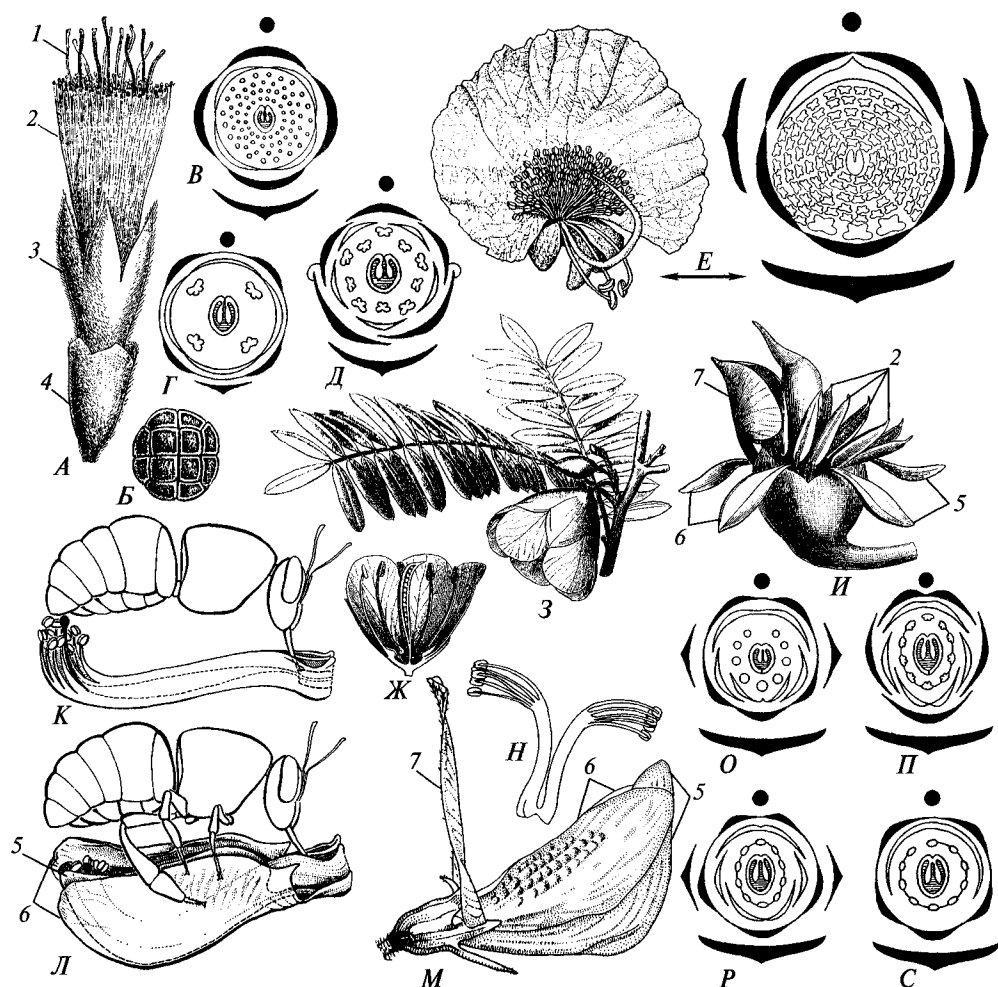


Рис. 276. Leguminosae — Mimosoideae (A—Д) и Papilionoideae (E—С):

A, Б — цветок *Archidendron vaillantii* с полимерным гинецеем и полиада пыльцевых зерен; В—Д — диаграммы цветков *Acacia latifolia* (В), *Mimosa pudica* (Г), *Parkia biglobosa* (Д); Е — вид спереди и диаграмма цветка *Swartzia aureosericea*, имеющего единственный лепесток; Ж, З — продольный разрез почти актиноморфного цветка *Cadia purpurea* со свободными лепестками и тычинками и ветвь с соцветием, в котором распустился один цветок; И — цветок *Myroxylon balsatum* со свободными лепестками, из которых флаг крупнее остальных, и свободными тычинками; К — схема поведения опылителя (ноги и крылья удалены) в наиболее типичном цветке мотылькового типа; Л — то же, но показаны конечности насекомого, лодочка и весла цветка; М, Н — цветок *Aeschynomene soniae* сбоку и андроцей; О—С — диаграммы цветков *Chorizema cordatum* (О), *Vicia faba* — наиболее типичный вариант цветка мотылькового типа (П), *Laburnum anagyroides* (Р), *Amorpha fruticosa* (С); 1 — стилодии с рыльцами; 2 — тычинки; 3 — лепестки; 4 — чашелистики; 5 — лодочка (на Л, М) и гомологичные ей свободные лепестки (на И); 6 — весла (на Л, М) и гомологичные им лепестки (на И); 7 — флаг

шинства цезальпиниевых из бобовых является адаксиальное (заднее) положение одного из лепестков (парус), в то время как у большинства двудольных с пентамерными цветками адаксиальных лепестков два. Лепестки свободные либо изредка срастаются в короткую, реже длинную трубку, а у большинства мотыльковых два передних лепестка формируют так называемую лодочку.

Андроцей чаще всего двухкруговой. У бобовых он обычно состоит из 10 тычинок (рис. 275, З; 276, Д, П, Р, С), а у истодовых — из-за выпадения одной тычинки наружного круга и одной внутреннего — обычно из 8 тычинок (см. рис. 274, Д). Иногда андроцей однокруговой, состоящий из 5 тычинок, как у *Ceratonia* (рис. 275, Д). У многих представителей подсемейства мимозовые и у некоторых цезальпиниевых андроцей вторично полимерный (рис. 276, А, В, Е). Общий облик цветков с полимерным андроцеем определяют именно многочисленные тычинки, а венчик обычно имеет второстепенное значение для привлечения опылителей. Тычинки часто конгенитально срастаются нитями (общая эволюционная тенденция истодовых и бобовых — рис. 274, Д, Е; 275, Л; 276, Н, П—С). У многих представителей подсемейства мотыльковые одна тычинка остается при этом свободной. Пыльники вскрываются продольными щелями либо порами.

Гинецей у бобовых, как правило, из одного плодолистика (хотя в каждом из трех подсемейств есть формы с полимерным апокарпным гинецеем — см. рис. 276, А), у суриановых — из 1—5 свободных плодолистиков, у квилаховых — из 5 сросшихся при основании плодолистиков, а у истодовых — синкарпный из 2(-8) плодолистиков с центрально-угловой плацентацией либо реже псевдомономерный или паракарпный. Завязь верхняя. У бобовых в завязи обычно несколько (до 100, но изредка 1) семян, тогда как у большинства истодовых в каждом гнезде их по одной. У суриановых семян в плодолистике 1—5, а у *Quillaja* (квилахи) они многочисленные.

Плоды сухие (у большинства представителей порядка), реже сочные (у некоторых бобовых, истодовых и суриановых), чаще вскрывающиеся (бобы у бобовых, коробочки у истодовых). В сухом плоде квилахи (см. рис. 274, В) каждый плодолистик вскрывается как вдоль брюшного шва, так и вдоль средней жилки (сходство с бобом). Хотя нередко плоды всех представителей семейства Leguminosae называют бобами, типичный боб — плод, вскрывающийся двумя створками, — имеется не у всех видов этого крупного семейства. У некоторых из них плоды не вскрывающиеся (одно- или многосеменные), вскрывающиеся только вдоль брюшного шва (листовки) или разламывающиеся поперечно на содержащие по одному семени членики; известны и случаи сочетания продольного вскрывания с поперечным разламыванием, когда, например, односеменной членик в дальнейшем вскрывается. Кроме того, односеменные членики могут отделяться от плода, оставляя на растении рамку, образованную вентральными и дорсальными частями плодолистика.

Семена без эндосперма или со скудным эндоспермом (квилаха, многие бобовые) или с хорошо развитым маслянистым эндоспермом (суриановые, многие истодовые).

У бобовых и квилаховых встречаются крылатые семена. Зародыш, как правило, крупный.

Семейство бобовые — одно из трех крупнейших семейств цветковых растений, сопоставимое по числу видов с орхидными и несколько уступающее слож-

ноцветным; оно заслуживает более подробного рассмотрения. Многие бобовые — древесные растения тропических широт, причем почти треть видов семейства относятся к практически не встречающимся в средних широтах подсемействам мимозовые и цезальпиниевые. Разнообразие бобовых очень велико, и даже среди подсемейства мотыльковые есть множество форм с «нетипичным» строением цветка. Традиционно семейство делят на три подсемейства, которые часто рассматривают как отдельные семейства.

Подсемейство *Caesalpinioideae* (цезальпиниевые, 171/2 250 — см. рис. 275) — парафилетическая группа, от которой берут начало два других подсемейства. Как правило, это деревья и кустарники или древесные лианы. Листья обычно перистосложные или дваждыперистосложные. Цветки очень разнообразны, но чаще всего зигоморфные с двойным околоцветником и двухкруговым андроцеом. Зародыш в семени прямой.

Цветки *Cercis* (рис. 275, 3, *И*) внешне напоминают цветки типичных мотыльковых: они резко зигоморфные, и два передних лепестка, хотя и не срастаются между собой, охватывают 10 тычинок и пестик. Однако у *Cercis* два боковых лепестка направлены вверх, а не вперед, как крылья у типичных мотыльковых. Род *Cercis* не связан близким родством с мотыльковыми. Он входит в своеобразную группу цезальпиниевых, для которой характерны листья, состоящие из 2 сросшихся между собой листочков (рис. 275, *Ж*). У другого известного представителя этой группы — *Bauhinia* — цветки выглядят совсем иначе, так как отгибы всех лепестков (часто почти одинаковых) расходятся в разные стороны (рис. 275, *А*).

Некоторые цезальпиниевые имеют резко зигоморфные цветки, облик которых имеет мало общего с цветками мотыльковых. Например, у *Tamarindus* (рис. 275, *Л*) 4 чашелистика, лишь 3 лепестка (задний и боковые) из 5 развиты нормально, тычиночные нити срослись в открытую на адаксиальной стороне трубку, на верхушке которой хорошо заметны пыльники лишь трех фертильных (передних) тычинок, плодолистик на длинном гинофоре, прикрепленный на уровне тычинок с одной стороны хорошо развитого гипантия (подобное эксцентричное прикрепление пестика и длинный гинофор характерны и для многих других цезальпиниевых). Тамаринд широко культивируют в тропиках ради съедобных плодов с сочным нескрывающимся перикарпием. Некоторые цезальпиниевые имеют лишь один лепесток (рис. 275, *Б*, *В*).

Цветки сенны (*Senna*), кассии (*Cassia*) и некоторых других цезальпиниевых приспособлены к опылению с помощью вибрации (buzz-pollination) и имеют пыльники, вскрывающиеся дырочками. У большинства видов сенны из 10 тычинок 3 задние превращены в небольшие стаминодии, 4 средние используются опылителями для активного сбора пыльцы, а 3 передние (часто более длинные) образуют пыльцу, которая попадает на тело опылителя и переносится на рыльца других цветков. Для части видов сенны характерна энантиостилия: у одних цветков в соцветии рыльце сильно отогнуто влево, а у других — вправо. Односторонне изогнуты могут быть и нити передних тычинок. Иногда в таких цветках и парные лепестки сильно различаются между собой, что усиливает асимметрию цветка.

Некоторые цезальпиниевые имеют однополые или функционально однополые актиноморфные цветки. У *Gleditsia* (гледичии) околоцветник двухкруговой, но слабо дифференцированный на чашечку и венчик, андроцей двух-

круговой. У *Ceratonia* (цареградские рожки), известной плодами со съедобным сладким околоплодником и семенами, по которым установлен вес одного карата, околоцветник (из очень маленьких зеленых листочков) и андроцей однокруговые (рис. 275, Г, Д).

Большая часть видов подсемейства *Mimosoideae* (мимозовые, 78/3 250 — см. рис. 276, А—Д) — сосредоточено в трех крупных родах: *Inga* (300), *Mimosa* (500) и *Acacia* (1 450, сейчас разбивают на несколько родов). Акации — важнейший компонент растительности саванн и редколесий Африки и Австралии¹. Так называемая мимоза, цветущие ветви которой продают у нас весной, — один из субтропических видов акации (*A. dealbata*), интродуцированный на Кавказе.

Мимозовые — деревья и кустарники с дважды или редко однажды перистосложными листьями. У некоторых акаций развиваются филлодии. Цветки обычно некрупные и актиноморфные, 4-, 5-мерные. Лепестки нередко при основании сросшиеся в трубку. Тычинки часто многочисленные, с окрашенными выдающимися из цветка нитями, представляющими собой наиболее заметную часть обычно компактных элементарных соцветий. Пыльца часто объединена в полиады. Зародыш в семени обычно прямой. Многие представители рода *Mimosa* (например, травянистая *Mimosa pudica*) имеют чувствительные листья, складывающиеся при прикосновении, а представители рода *Entada* — самые длинные (до полутора метров) плоды среди цветковых растений.

Подсемейство *Papilionoideae* (мотыльковые, 478/более 13 500 — см. рис. 276, Е—С) — наиболее знакомая жителям средних широт группа бобовых. К мотыльковым относят самый крупный род растений *Astragalus* (астрagal) с более чем 2 400 видами и центром разнообразия в Западной и Центральной Азии, а также целый ряд важнейших культурных растений: *Pisum* (горох), *Glycine* (соя), *Phaseolus* (фасоль), *Lens* (чечевица), *Vicia faba* (бобы), *Arachis* (арахис). По сельскохозяйственному значению мотыльковые уступают только злакам.

Мотыльковые — древесные и травянистые растения с однаждыперистыми, пальчатыми, тройчатыми, однолисточковыми или простыми листьями. Зародыш в семени, как правило, изогнутый; есть и другие важные отличия от прочих подсемейств в строении семян. Характерная черта, по которой группа получила свое название, — цветок с *мотыльковым венчиком* (см. рис. 222; 276, М, О, П, Р). Это резко зигоморфный цветок со сростнолистной чашечкой и венчиком из 5 лепестков с выраженными ноготками и отгибами. Все лепестки закладываются в виде отдельных примордиев, но два передних (абаксиальных) лепестка на поздних стадиях развития постгенитально срастаются между собой отгибами, образуя *лодочку*, в которой скрыты андроцей и гинецей. Два боковых лепестка называют веслами или крыльями, а задний (адаксиальный) лепесток, обычно отогнутый вверх или назад, обозначают как парус или флаг. Андроцей состоит из 10 тычинок в 2 кругах, из которых 9 конгенитально срастаются нитями в трубку, а десятая, обращенная к флагу тычинка остается свободной. Гинецей мотылькового цветка представлен одним плодолистиком. Чаще всего мотыльковые цветки опыляют перепончатокрылые насекомые (см.

¹ Так называемые желтая (*Caragana*) и белая (*Robinia*) акации не имеют отношения к настоящим акациям и принадлежат к мотыльковым.

рис. 276, К, Л). Обычно в цветке есть нектарник, расположенный на внутренней стороне гипантия. Флаг играет важную роль в визуальном привлечении опылителя. Насекомое, как правило, садится на крылья, которые особым образом сочленены с лодочкой. Лодочка отгибается вниз, освобождая андроей и гинецей. При этом пыльца попадает на брюшко насекомого, а та, что уже была там, — на рыльце. Насекомое в это время получает доступ к нектару через особые отверстия между основанием нити свободной тычинки и основанием тычиночной трубки¹. У тех мотыльковых, которые не имеют нектара (насекомые здесь собирают только пыльцу), все 10 тычинок срастаются в замкнутую трубку, как у *Lupinus* (люпина), *Genista* (дрока). У некоторых мотыльковых все 10 тычинок свободные.

В типичном случае мотыльковые отличаются от цезальпиниевых и мимозовых по расположению лепестков в бутоне. У мимозовых лепестки в почкосложении створчатые, причем один из них находится в переднем положении, два — в боковом и два — в заднем (а иногда цветки 4-мерные). У мотыльковых и большинства цезальпиниевых лепестки в почкосложении черепитчатые, причем один из них в заднем положении, два — в боковом и два — в переднем. У мотыльковых задний лепесток (флаг) в бутоне охватывает все остальные лепестки, а боковые лепестки (крылья) охватывают передние (лодочку). Такое расположение лепестков не встречается у других покрытосеменных. Только оно дало возможность возникновения мотылькового венчика. У цезальпиниевых передние лепестки охватывают в бутоне боковые, а те, в свою очередь, охватывают задний лепесток — гомолог флага мотыльковых. В подсемействе цезальпиниевые формирование типичного мотылькового венчика невозможно из-за того, что гомологи лепестков лодочки охватывают в бутоне все другие лепестки, однако внешне похожие цветки возникли у *Cercis* (см. рис. 275, И).

Далеко не все представители подсемейства мотыльковые имеют мотыльковый венчик. У некоторых из них он может быть почти актиноморфным (рис. 276, Ж, З), при этом характер почкосложения лепестков может варьировать. Одни авторы рассматривают такое строение цветка как примитивное для подсемейства, другие считают актиноморфность вторичным явлением.

Происхождение бобовых — одна из наиболее интересных проблем систематики цветковых растений. Часть авторов сближала бобовые с семейством Rosaceae в целом или с хризобалановыми, которые считали подсемейством розовых (в настоящее время Chrysobalanaceae рассматривают как семейство в порядке Malpighiales). Это — наиболее традиционная точка зрения, основанная прежде всего на сопоставлении с подсемейством мимозовые, где распространены актиноморфность и полиандрия. Но мимозовые — эволюционно продвинутая группа бобовых (например, очевидно производным признаком — апоморфией — является пыльца в полиадах), так что подобное сближение неправомерно. Кроме того, бобовые сближали с семейством Connaraceae (ныне из порядка Oxalidales) и с представителями порядка Sapindales. Одной из самых старых и, казалось, уже давно отвергнутых была гипотеза о близости бобовых к истоковым, высказанная еще П. Гизеке,

¹ Не все растения с мотыльковым венчиком имеют такой тип опыления. Некоторые из них, например, опыляют птицы.

учеником К. Линнея. Весьма нетривиальным результатом применения молекулярных методов в систематике цветковых как раз и стало подтверждение последней, «безнадежно устаревшей» точки зрения. Выявление близкого родства между истодовыми и бобовыми ставит вопрос о причинах внешнего (а отчасти и функционального) сходства между морфологически очень разными цветками истода и мотыльковых. Вероятно, появление внешне похожих цветков у этих растений (и у *Cercis*) не было простой случайностью, но его предпосылки пока остаются неясными.

Результаты анализа молекулярных данных не отвергают полностью и гипотезу о связи бобовых с розовыми. В обоих семействах есть растения, способные к симбиотической азотфиксации (хотя азотфиксирующие розовые, например *Dryas* — дриада, в качестве симбионта имеют представителей актиномицетов *Frankia*, а не протеобактерий *Rhizobium*), а близкий к бобовым род квилаха долгое время рассматривали в составе розовых.

Вообще, все семейства цветковых, в которых возникла способность к симбиотической азотфиксации, оказались близки по молекулярным признакам. Эта группа, включающая порядки Rosales, Fagales, Cucurbitales и Fabales, получила название «nitrogen-fixing clade». Судя по тому, что далеко не все представители этих порядков способны к азотфиксации, а также по наличию разных групп симбионтов, эта особенность формировалась многократно в ходе эволюции клады. Очевидно, что у предков этой группы (и только у них из покрытосеменных!) возникли какие-то предпосылки к формированию симбиоза с азотфиксирующими микроорганизмами. Есть веские основания полагать, что симбиоз с азотфиксирующими микроорганизмами возникал неоднократно даже в пределах семейства бобовые.

5.4.12. Ordo Rosáles — порядок розоцветные

Порядок включает девять семейств, в том числе Rosaceae — розовые (100/2 000¹); Elaeagnaceae — лоховые (3/50); Rhamnaceae — крушинные (52/925); Ulmaceae — вязовые (6/35); Cannabaceae — коноплевые (11/100); Urticaceae — крапивные (43/1 700); Moraceae — тутовые (37/1 050). Последние четыре семейства составляют подпорядок Urticineae (крапивные); лоховые и крушинные входят в подпорядок Rhamnineae (крушинные); третий подпорядок Rosineae включает единственное семейство розовые.

Представители порядка распространены преимущественно в тропических и особенно в субтропических областях Старого и Нового Света, некоторые (особенно семейств розовые и лоховые) — в средних и даже в арктических широтах.

Среди представителей порядка преобладают древесные растения, нередко доминанты тропического леса (виды *Ficus* из тутовых), а также быстрорастущие деревья нижних ярусов (*Cecropia* из крапивных). Представители крушин-

¹ В целом ряде родов розовых выделяют многочисленные «микровиды», морфологические различия между которыми незначительны (например, детали опушения), но считаются устойчивыми. Микровиды возникают в группах, где свободное скрещивание в популяциях ограничено из-за широкого распространения апомиксиса или по другим причинам. При учете микровидов число видов розовых значительно возрастет.

ных, лоховых и отчасти вязовых широко представлены в формациях жестко-листных кустарников, характерных для многих аридных субтропических областей. Травянистыми растениями являются конопля (*Cánnabis*) и хмель (*Húmulus*) из коноплевых и многие крапивные, часть розовых и тутовых. Встречаются травянистые (хмель) и древесные (часть фикусов) лианы.

Листья чаще простые (см. рис. 248, *Г*; 277, *А*, *В*) (но у розовых нередко сложные листья), очередные или супротивные; край листа обычно зубчатый. Асимметричные (неравнобокие) листья характерны для многих представителей подпорядка крапивные. Из растений умеренных широт они хорошо выражены у вяза (*Ulmus*). Обычно развиты парные прилистники (иногда срастающиеся друг с другом, как у фикусов).

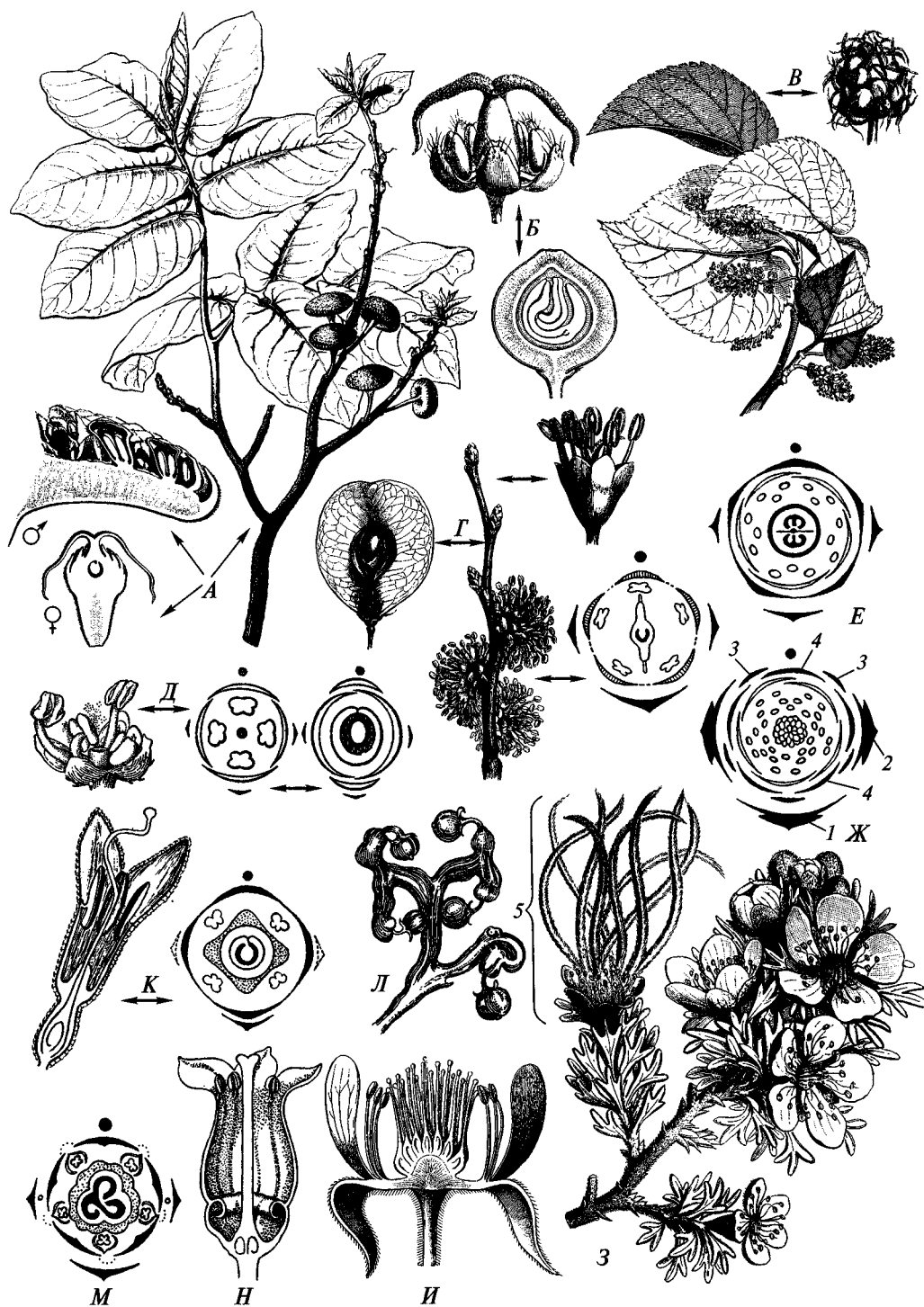
Членики сосудов обычно с простыми перфорационными пластинками. Образование длинных флоэмных волокон (которые используют для изготовления тканей) — характерный признак семейств коноплевые и крапивные. Довольно часто встречаются млечники, например растения рода фикус выделяют при повреждении обильный млечный сок, который применяли для замены каучука. Для представителей подпорядка крапивные характерно наличие цистолитов.

Соцветия чаще цимозные. У части тутовых ось соцветия сильно утолщается и принимает форму головки, блюдца (рис. 277, *А*) и даже полого шара с отверстием (иногда затем зарастающим) на верхушке (соцветия-сиконии у фикусов, см. рис. 249, *С*, *Ц*). У представителей подпорядка крапивные цветки в большинстве случаев однополые (обоеполые у вязовых), тогда как у розовых и крушинных однополость — скорее исключение. Цветки актиноморфные, мелкие или (у многих розовых) крупные, обычно 5- или 4-мерные, насекомоопыляемые (почти у всех розовых, крушинных, у части лоховых и тутовых, см. рис. 249, *С—Ш*) или ветроопыляемые (у большинства представителей прочих семейств — см. рис. 248, *Г—И*).

У представителей большинства семейств околоцветник простой, чашечковидный (см. рис. 223, *Е*; 277, *Б*, *Г*, *Д*), вероятно, возникший из двойного в результате редукции венчика. Двойной околоцветник развит у большинства розовых (см. рис. 223, *А*, *В*), а также у крушинных, хотя у последних лепестки мелкие (см. рис. 277, *М*). Венчик раздельнолепестный, чашечка — обычно раздельнолистная. Для многих представителей порядка характерны цветки с хорошо развитым плоским или чаще вогнутым гипантием, по краю которого прикрепляются элементы околоцветника и тычинки (см. рис. 223, *А*, *В*, *Г*, *Е*). У энтомофильных форм внутренняя поверхность гипантия обычно выделяет

Рис. 277. Rosales:

А, *В* — Moraceae: *А* — *Antiáris toxicaria*, ветвь, часть мужского соцветия и женское соцветие в разрезе, *В* — *Morus alba*, ветвь и женское соцветие; *Б* — Cannabaceae: *Celtis occidentális*, цветок и плод с семенем в продольном разрезе; *Г* — Ulmaceae: *Ulmus campestris*, ветвь с цветками, цветок, плод, диаграмма цветка; *Д* — Urticaceae: *Urtica dióica*, мужской цветок, диаграммы мужского и женского цветков; *Е—И* — Rosaceae: *Е* — *Raphiolépis indica*, диаграмма цветка, *Ж* — *Potentilla fruticósa*, диаграмма цветка, *З* — *Cowania mexicána*, ветвь с цветками и плодом, *И* — *Rubus idaeus*, продольный разрез цветка; *К* — Elaeagnaceae: *Elaeagnus angustifolia*, продольный разрез цветка, диаграмма цветка; *Л—Н* — Rhamnaceae: *Л* — *Hovenia dulcis*, плоды на разросшихся плодоножках, *М* — *Rhamnus frángula*, диаграмма цветка, *Н* — *Colletia cruciáta*, продольный разрез цветка; *1* — кроющий лист цветка; *2* — брактеола; *3* — листочек подчашия; *4* — чашелистик; *5* — плод



нектар. Гипантий может участвовать в формировании плода (например, у *Rosa* — шиповника). У форм с простым околоцветником непросто решить, имеем ли мы дело с трубкой околоцветника, к которой приросли тычинки, или с хорошо развитым трубчатым гипантием; особенно длинная, превышающая свободные части чашелистиков такая трубка встречается у ряда лоховых. После цветения у лоховых она входит в состав плода и образует, в частности, съедобную часть плодов *Hippophaë* (облепихи).

У некоторых розовых из подсемейства *Rosoideae* (розовые) развито подчашие (например, у земляники, у *Potentilla* — лапчатки). Листочки подчашия обычно в числе чашелистиков и чередуются с ними (см. рис. 223, *Е*; 277, *Ж*). Согласно традиционной точке зрения, листочки подчашия возникли в результате преобразования прилистников чашелистиков. Предполагают, что при становлении двойного околоцветника у предков *Rosales* исходный простой околоцветник преобразовался в венчик, а чашелистики возникли из приближенных к цветку верховых листьев (затем в ряде линий эволюции венчик исчез). Так как листья у розоцветных обычно имеют прилистники, легко представить себе их наличие и у чашелистиков. Считают, что каждый листочек подчашия возник из полностью сросшихся друг с другом прилистников соседних чашелистиков. В пользу этой точки зрения говорит то, что иногда у лапчатки между двумя соседними чашелистиками развивается не один, а два листочка подчашия. Однако иногда между двумя чашелистиками можно найти целых три листочка подчашия, что едва ли можно объяснить исходя из теории прилистникового происхождения подчашия. У *Agrimonia* (репешка), который также относится к подсемейству розовые, снаружи от чашечки расположены многочисленные загнутые на верхушке щетинки, по-видимому, гомологичные листочкам подчашия. Щетинки сохраняются при плодах (которые у репешка заключены в гипантий) и способствуют их распространению животными, в шерсти которых легко запутываются. Вероятно, листочки подчашия розовых представляют собой эволюционное новообразование, а не прилистники чашелистиков.

У большинства форм с простым околоцветником (см. рис. 277, *Б*, *Г*, *Д*) тычинки в числе листочков околоцветника и противостоят им (но у облепихи, например, тычинки в двух кругах, а у лоха тычинки единственного круга чередуются с листочками околоцветника — см. рис. 277, *К*). У крушинных тычинки в числе лепестков и противостоят им (см. рис. 277, *М*). У большинства розовых тычинки многочисленные, однако расположенные циклически, а не по спирали. Пыльники двугнездные, вскрываются продольными щелями, реже порами. Пыльца двухклеточная, пыльцевые зерна в большинстве случаев трехапертурные.

Гинецей апокарпный (значительная часть розовых) или ценокарпный, из 2—5(-8) плодolistиков. В ценокарпном гинецее стилодии чаще свободные, реже сросшиеся при основании в столбик (например, у *Malus* — яблони). У представителей подпорядка крапивные два плодolistика, причем один из них фертильный, а второй стерильный. Степень редукции стерильного плодolistика может быть различной. Например, у вяза он ясно выражен и имеет заметное рыльце, а у крапивы практически незаметен, и гинецей является псевдомономерным. Истинно мономерный гинецей (апокарпный из одного плодolistика) имеют многие розовые (все виды подсемейства *Prunoideae* —

сливовые и некоторые представители других подсемейств — см. рис. 223, *E*). Мономерным, вероятно, следует считать и гинеец лоховых. Для представителей порядка характерны плодолистики с небольшим числом семян, очень часто с единственной семянкой. Завязь исходно верхняя, но у части розовых и крушинных — нижняя, возникшая путем срастания гинецея со стенками гипантия. Плоды весьма разнообразны (сухие или сочные, вскрывающиеся или не вскрывающиеся и т.д.). Чашечка и/или гипантий, как правило, сохраняются при плоде. В ходе эволюции лоховых и подсемейства яблоневые из розовых сухой плод превращается в сочный из-за полного или частичного обрастания гипантием. Многие представители тутовых (например, фикус, *Artocarpus* — хлебное дерево) развивают соплодия, которые распространяются как единое целое. Семена с развитым эндоспермом и крупным прямым (согнутом у коноплевых и тутовых) зародышем.

Самый крупный род порядка — *Ficus*, насчитывающий до 750 видов, причем многие относятся к жизненным формам, не встречающимся в умеренных широтах. Это, например, «баньяны», т.е. многоствольные деревья, добавочные стволы которых образуются путем укоренения воздушных корней; а также «душители», которые начинают свою жизнь как эпифиты, а затем, постепенно обрастая растение-хозяина, губят его. Своеобразная черта фикусов — их опыление. Например, широко культивируемый инжир (*Ficus carica*) образует два типа соцветий (фиги и каприфиги) и три типа цветков (галловые, длинностолбиковые и мужские). Каприфиги в отличие от фиг не вызревают в съедобные соплодия и у культурных сортов чаще развиваются на особых деревьях (которые также называют каприфигами). Еще в древности было замечено, что для нормального развития фиг необходимы каприфиги, ветки с которыми подвешивали к культурным деревьям-фигам, однако причины этого выяснили лишь в XIX в. Инжир опыляет оса *Blastophaga psenes* из сем. Agaonidae (см. рис. 249, *C—III*). Ранней весной самка бластофаги проникает через отверстие в каприфигу и откладывает яйца в семяпочки короткостолбиковых галловых цветков. В начале лета из отложенных яиц развиваются взрослые особи, причем самцы очень недолговечны и оплодотворяют самок, не выходя из сикония. Оплодотворенные самки покидают сиконий-каприфигу, проползая на этом пути сквозь многочисленные пылящие тычинки мужских цветков. В поисках каприфиг с галловыми цветками самки бластофаги заползают и в обычные фиги, где они опыляют длинностолбиковые цветки и при этом пытаются отложить яйца в их семяпочки, но безуспешно — длина яйцеклада насекомого значительно короче столбиков этих цветков. В конце концов самка либо погибает, либо находит каприфиги следующей (летней) генерации. Осенние каприфиги служат для перезимовки бластофаг и не содержат мужских цветков.

5.4.13. Ordo Fagales — порядок букоцветные

Порядок насчитывает семь семейств, в том числе Fagaceae — буковые (8/750); Betulaceae — березовые (6/130); Casuarinaceae — казуариновые (4/98); Myricaceae — мириковые (4/60); Juglandaceae — ореховые (8/64). В целом порядок некрупный, но его представители играют значительную роль в растительных

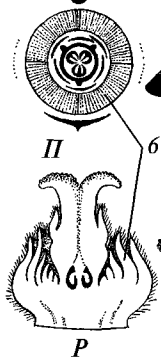
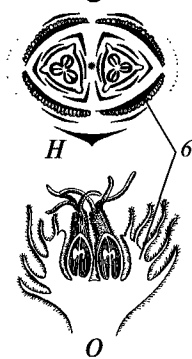
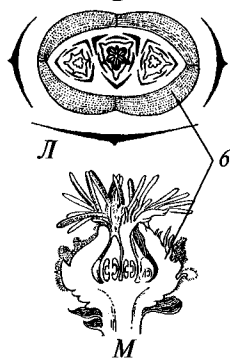
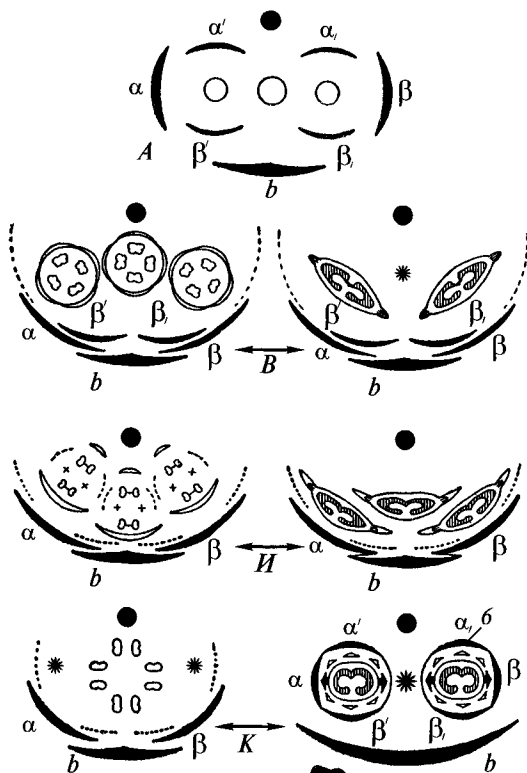
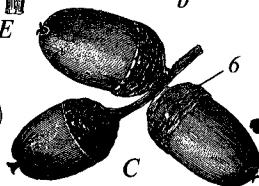
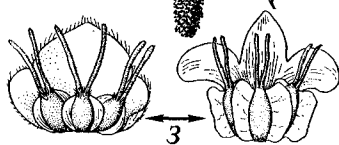
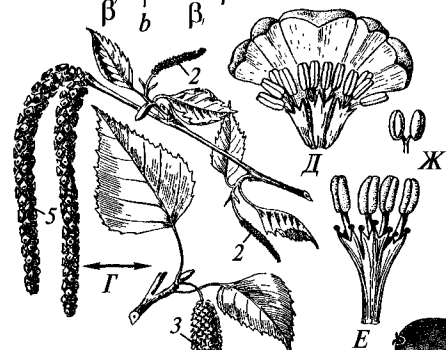
сообществах как основные лесообразующие древесные породы умеренных широт Северного и Южного полушарий.

Букоцветные — деревья и кустарники, травы в этом порядке совсем не встречаются. Очень своеобразны распространенные сейчас преимущественно в Австралии казуариновые — эти деревья или кустарники мутовками маленьких чешуевидных листьев больше всего напоминают эфедру из оболочкосеменных или даже хвощи (необычность казуарин еще более подчеркивают довольно крупные шишкообразные соплодия). Сейчас не вызывает сомнений, что в этом случае мы видим характерный пример конвергенции, приведшей к развитию общего ксероморфного комплекса признаков. Среди представителей порядка много листопадных форм, причем в некоторых родах (например, в роде *Quercus* — дуб) встречаются и вечнозеленые, и листопадные формы. Многие букоцветные (например, *Alnus* — ольха, *Casuarina* — казуарина) — азотфиксирующие растения, у которых развиваются коралловидные корни, содержащие актиномицет *Frankia*. Кроме того, часто образуется эктомикориза, причем ассоциации с теми или иными видами почвенных грибов (чаще всего базидиомицетами) очень устойчивы. Сосуды древесины букоцветных с простыми или лестничными перфорационными пластинками. У букоцветных широко распространены флавоноиды (наличие таких флавоноидов как кверцетин и мирецетин — характерный таксономический признак всего порядка), а также таннины (дубильные вещества, производные флавоноидов). Листорасположение очередное (кроме казуариновых); листья обычно простые (у ореховых — непарноперистосложные), как правило, с зубчатым или городчатым краем. Могут быть развиты быстро опадающие парные прилистники.

Для букоцветных характерно развитие так называемого анемофильного синдрома в строении цветков и соцветий (хотя и не все букоцветные опыляются ветром, энтомофилы, например, *Castanea* — настоящий каштан из буковых). В результате приспособления к ветроопылению цветение обычно происходит в ранние сроки (до распускания листьев или после весеннего листопада

Рис. 278. Fagales:

А—К — Betulaceae: А — обобщенная диаграмма пазушного дихазия (принятые здесь обозначения использованы и на других рисунках; черный кружок — главная ось сережки, белые кружки — цветки), Б — *Alnus glutinosa*, общий вид побега с соцветиями во время цветения, лист, женский дихазий на фоне его кроющего листа (1), женская сережка во время цветения (2) и с плодами (3), общий вид мужского дихазия (4), В — диаграмма мужского и женского дихазиев *Alnus*, Г—З — *Bétula péndula*: Г — ветвь с цветущими женскими (2) и мужскими (5) сережками, ветвь с женской сережкой при плодах (3), Д — мужской дихазий с адаксиальной стороны, Е — мужской цветок, Ж — раздвоенная тычинка, З — женский дихазий во время цветения (слева) и после созревания плодов (справа), И — диаграмма мужского и женского дихазиев *Betula*, К — диаграмма мужского и женского дихазиев *Corylus*; Л—У — Fagaceae: Л, М — диаграмма и продольный разрез женского дихазия *Castanea satíva*, Н, О — диаграмма и продольный разрез женского дихазия *Fagus sylvática*, П—У — *Quercus robur*: диаграмма и продольный разрез одноцветкового женского дихазия (П, Р), женская сережка с плодами (С), ветвь с мужскими и женскими сережками во время цветения (Т), участок мужской сережки (У). Звездочки на диаграммах — неразвитые цветки; 1 — кроющий лист дихазия; 2 — женская сережка во время цветения; 3 — она же с плодами; 4 — мужской дихазий; 5 — мужская сережка; б — плюска; б — кроющийся лист дихазия; α, β — прицветнички центрального цветка; α', β' — прицветнички левого бокового цветка; α, β — прицветнички правого бокового цветка



ние дихазиев является ключевым признаком в систематике группы (рис. 278). Мерность цветка варьирует, но в некоторых группах (например, у буковых) преобладают тримерные цветки. Характерная особенность буковых (рис. 278, *Л—С*) и части березовых (орешник — *Corylus* — рис. 278, *К*) — наличие *плюски*. Это образование похоже на околоцветник, но окружает целые цветки (у орешника) или целые дихазии (у буковых). У орешника плюска образуется в результате срастания окружающих цветков прицветника и пары прицветников, а у буковых — в результате срастания стерильных веточек соцветия, на которых обычно заметны кроющие листья редуцированных цветков. У многих родов буковых плюска заключает плоды целиком и при их созревании вскрывается створками, но у дуба плюска заключает плод лишь частично и не вскрывается.

Число тычинок в цветке довольно изменчиво. Если есть околоцветник, то тычинки часто противолежат его листочкам и в равном с ними числе, но тычинок может быть и значительно больше (вплоть до 40, а у некоторых ореховых их может быть более 100). Полиандрия у букоцветных эволюционно вторична. Для многих березовых (но не для ольхи), как и для представителей родственного им семейства казуариновые, характерна тенденция к продольному расщеплению пыльников на части, содержащие по одной теке. Пыльники букоцветных вскрываются продольными щелями. У березовых, казуариновых, мириковых, ореховых пыльца зонально-2—7-поровая (у некоторых ореховых число пор достигает 20), часто характерной сплюсненной формы (полярная ось короче экваториального диаметра), с гладкой или почти гладкой поверхностью и с гранулами вместо столбиков (или вместе со столбиками) в эктэктине оболочки пыльцевого зерна. Для *Fagaceae* характерен типичный для многих групп высших двудольных вариант строения пыльцы: зонально-3-борозднопоровая, обычно с длинной полярной осью, с нормально выраженным столбиковым слоем в эктэктине.

Гинецей ценокарпный, из двух (типично для большинства семейств), трех (большинство *Fagaceae*) или шести (*Castanea*) плодолистиков, обычно с нижней завязью. У большинства березовых в каждом плодолистике 1 (рис. 278, *В, И, К*), а у буковых 2 (рис. 278, *Н, П*) анатропные семяпочки. У казуариновых лишь один из двух плодолистиков фертильный, он несет 2 семяпочки (рис. 313, *И*). У мириковых и ореховых во всем гинецее одна ортотропная семяпочка, расположенная центрально. Семяпочки с одним (ореховые, мириковые, большинство березовых) или двумя (буковые, казуариновые) интегументами, красинуцеллятные. Семяпочки букоцветных к моменту опыления, как правило, еще недоразвиты. Казуариновым, березовым, ореховым (см. рис. 243, *В*) свойственна халазогамия; пыльцевая трубка перед вращением в семяпочку обычно долго растет и ветвится в тканях пестика, в это время семяпочка заканчивает свое формирование¹.

¹ Явление халазогамии впервые описано М.Трейбом (1891) у казуарины (см. рис. 313). Это, а также наличие в семяпочке до 20 зародышевых мешков, просто устроенные цветки и специфический габитус казуарин послужили основанием для выделения особого класса цветковых растений — халазогамных и отнесения всех прочих покрытосеменных к классу порогамных. Вскоре халазогамия была открыта С.Г.Навашиным у обыкновенной березы, а затем и у некоторых других покрытосеменных из разных порядков. Деление цветковых на халазогамные и порогажные потеряло смысл.

Плоды букоцветных всегда односеменные и обычно (кроме плодов казуарины — см. рис. 313, К) нескрывающиеся. Для буковых и березовых характерны орехи (плоды *Corylus máxima* известны как фундук) или ореховидные плоды. У части ореховых плоды крылатые. Сочная оболочка плода грецкого ореха (*Juglans*) образована приросшими к завязи прицветни(ч)ками. Семена с хорошо развитым крупным зародышем.

Семейства, которые теперь относят к букоцветным, в ряде систем XIX — начала XX в. составляли «ядро» группы однопокровных (или сережкоцветных). А. Энглер, Р. Веттштейн и другие авторы рассматривали простоту строения цветка этих растений как черту примитивности и располагали их в начале системы покрытосеменных. Существовала и противоположная точка зрения, согласно которой однопокровные являются производными какой-то группы (или даже групп) продвинутых двудольных, и, таким образом, простая структура их цветков на самом деле является вторичной и связанной с адаптацией к анемофилии. Современные данные в целом свидетельствуют о правильности второй точки зрения. Хотя отдельные группы так называемых однопокровных (перечные, хлорантовые, платановые, миротамновые) и занимают достаточно низкие позиции на молекулярно-филогенетическом древе покрытосеменных, большую их часть, в том числе букоцветные, признают в настоящее время производными форм с цветками обычного для большинства типичных двудольных строения.

Многие авторы, принимавшие эволюционную производность просто устроенных цветков букоцветных, связывали происхождение этих растений с семейством гаммелисовых (порядок Saxifragales). Сейчас эта точка зрения оставлена, так как молекулярные данные говорят о близости букоцветных к розоцветным, бобовоцветным и в особенности — к тыквоцветным.

Накапливается все больше свидетельств того, что в геологическом прошлом разнообразие букоцветных было гораздо большим, чем ныне. В отложениях верхнего мела (с сеномана) и третичного периода (вплоть до олигоцена) находят дисперсные пыльцевые зерна, известные под собирательным названием *Normapolles*¹. Они настолько разнообразны и обильны в сантонских и кампанских (подразделения мелового периода) отложениях Западной Сибири, Европы и востока Северной Америки, что выделяют специальную палеогеографическую провинцию *Normapolles*. Пыльцевые зерна сплюснутые (с короткой полярной осью), при рассмотрении с полюса треугольные, с выдающимися в углах треугольника апертурами весьма сложного строения, с гладкой или почти гладкой поверхностью и с гранулами вместо столбиков в эквине. По многим признакам пыльца *Normapolles* похожа на пыльцу современных букоцветных (кроме буковых). Описано несколько цветков (относимых к шести родам), продуцировавших пыльцу *Normapolles*. Их структура согласуется с гипотезой о родстве с Fagales. Это мелкие цветки с простым околоцветником, обычно нижней завязью, мелкими нескрывающимися плодами и т. д.

¹ Группа объединяет более 80 вымерших родов. Современные букоцветные включают 33 рода. Впрочем, сравнение не совсем корректное, так как роды дисперсных пыльцевых зерен — это так называемые «формальные» роды, выделяемые только на основании строения пыльцы. В силу обычно раздельного захоронения листьев, пыльцы, плодов и т. д. для каждого типа остатков выделяют свои формальные таксоны, которые лишь при большом везении можно сопоставить друг с другом.

Большинство описанных цветков обоеполые (очень большая редкость у современных букоцветных), а некоторые — с нетипичными для современных *Fagales* 5-мерным околоцветником и андроцеом. Однако из мела Португалии описан род *Endressianthus*, сближаемый с березовыми, имевший однополые цветки. В отличие от современных березовых, дихазии *Endressianthus* были многочленные, причем цветки развивались только на осях третьего порядка (см. рис. 311, 3—K). Пыльца этого растения может служить хорошим примером пыльцы типа *Notarolles* со сложно устроенными апертурами (см. рис. 311, Л—Н). В данном случае каждая из 3 эндоапертур вела в широкую полость внутри экзины, открывавшуюся 2 экзоапертурами.

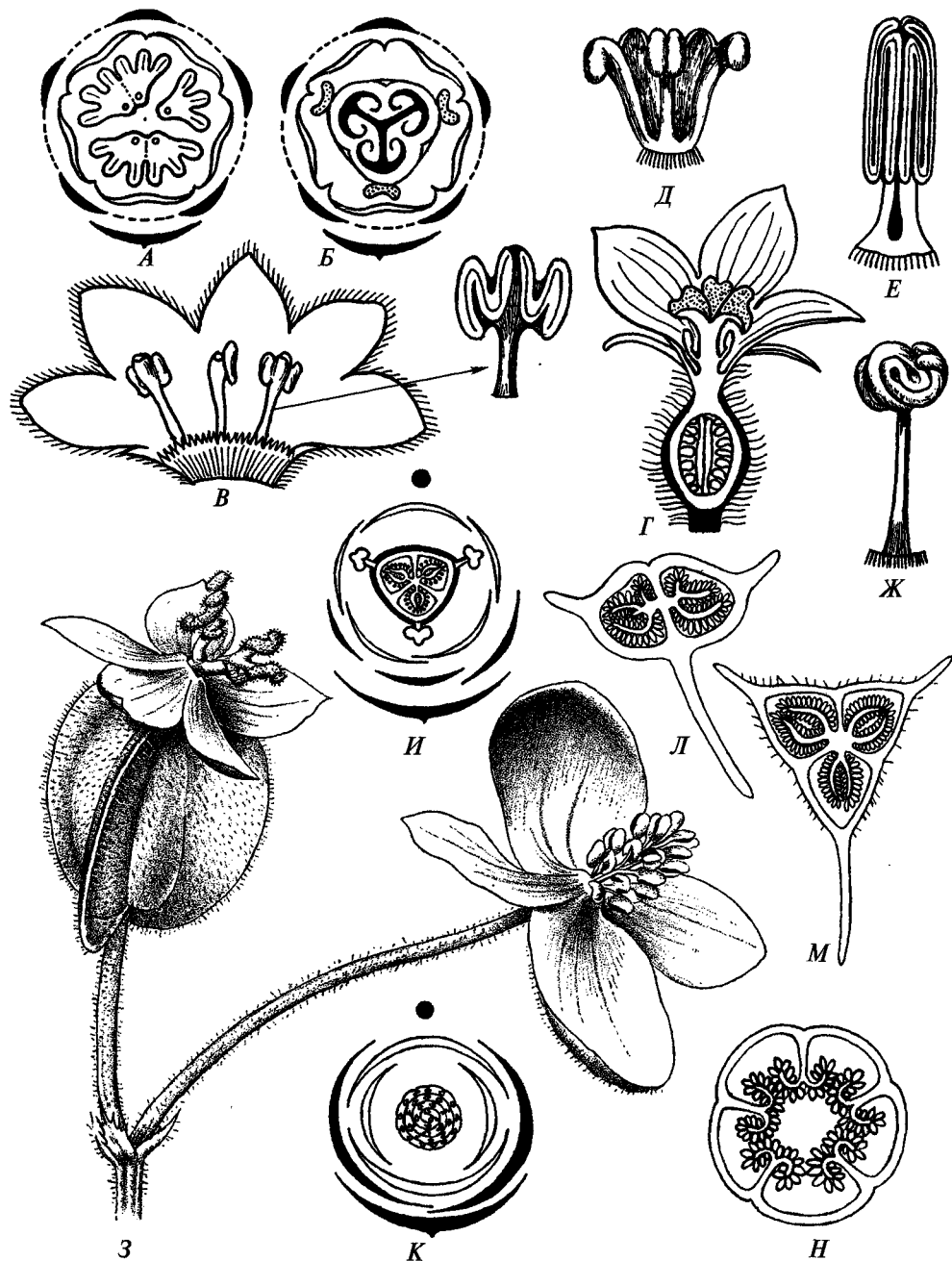
5.4.14. Ordo Cucurbitales — порядок тыквенноцветные

Порядок включает семь семейств, из которых самые крупные Cucurbitaceae — тыквенные (120/800) и Begoniaceae — бегониевые (2/1400). Основное разнообразие — в тропиках. Тыквенные и бегониевые — главным образом травы, но представители остальных семейств — преимущественно деревья и кустарники; тыквенные — обычно лианы с усиками (есть разные мнения о морфологической природе усиков). Листья обычно очередные, с прилистниками (как у бегониевых) или без них (как у тыквенных). Листья бегониевых резко неравнобокие. Цветки в типе актиноморфные (у бегонии могут быть зигоморфными), часто однополые. Для большинства тыквенноцветных характерна энтомофилия, но есть и анемофильные формы. Мерность цветков сильно варьирует (у бегонии часто околоцветник мужских цветков димерный, а женских — пентамерный — рис. 279, 3—K). Околоцветник исходно двойной, с раздельнолепестным венчиком, но у тыквенных венчик спайнолепестный, а у бегонии все листочки околоцветника лепестковидные. У тыквенных исходно было, вероятно, 5 тычинок, чередовавшихся с 5 лепестками, но характерно глубокое срастание тычинок между собой с образованием *синандриев* (рис. 279, А, В, Е, Ж). У бегониевых тычинок 4 или больше (нередко много), иногда срастающихся друг с другом. Характерна нижняя завязь (рис. 279, Г, З), часто из 3 плодолистиков; плаценты нередко интрузивные (т. е. вдающиеся в полость завязи — рис. 279, И, Л—Н). Плоды односеменные или чаще многосеменные (как у большинства бегониевых и тыквенных). У бегониевых это обычно коробочки, а плоды большинства тыквенных невскрывающиеся, сочные, с твердым экзокарпием. К тыквенным относятся такие культурные растения, как *Cucurbita* (тыква), *Citrullus* (арбуз), *Cucumis* (огурец и дыня) и др.

Рис. 279. Cucurbitales:

А—Ж — Cucurbitaceae: А, Б — диаграммы мужского и женского цветков *Ecballium elaterium*, В, Г — развернутый венчик с андроцеом мужского цветка и продольный разрез женского цветка *Citrullus colocynthis*, Д — андроцей *Fevillea*, все 5 тычинок свободные, Е — андроцей *Cucurbita pepo*, Ж — андроцей *Sicyos*; З—Н — Begoniaceae: З — мужской (справа) и женский (слева) цветки *Begonia* sp., И, К — диаграммы женского и мужского цветков *B. pannosa*, Л—Н — поперечные срезы завязей *B. rubrovenia* (Л), *B. gaudichaudii* (М), *Hillebrandia sandwicensis* (Н)

При первом взгляде на тыкву с ее крупными цветками и спайнолепестным венчиком кажется невероятным родство порядка с букоцветными. Однако порядок Cucurbitales близок к Fagales не только по молекулярным данным, но и тенденцией к наличию однополых (нередко мелких!) цветков в типе с нижней завязью, частой тримерностью цветка (по крайней мере в гинецее). Для двух семейств Cucurbitales характерна анемофилия.



5.4.15. Ordo Celastrales — порядок бересклетоцветные

Порядок включает три семейства, из них главные Celastraceae — бересклетовые (93/1 200, в основном тропики и субтропики) и Parnassiaceae — белозоровые (2/70, в основном в Северном полушарии, вплоть до Крайнего Севера, но большая часть видов в Китае). Эти два семейства никогда не сближали друг с другом до появления молекулярно-филогенетических данных. Белозоровые — небольшие травы с довольно крупными цветками, берескле-



Рис. 280. Celastrales:

А—Г — *Parnassia palustris* (Parnassiaceae): А — диаграмма цветка, Б — стаминодий с адаксиальной стороны, В — общий вид растения, Г — цветок; Д—И — Celastraceae: Д, Е — диаграмма цветка и плод *Celastrus paniculatus*, Ж — цветок и продольный разрез гинецея *Euonymus europaea* (1 — нектарный диск, он же показан точками на Д и З), З, И — диаграмма цветка, общий вид растения и плод *Euonymus verrucosa*

товые — деревья, кустарники, древесные лианы, обычно с мелкими и невзрачными цветками. Цветки белозора (рис. 280, А—Г) имеют 4 (у некоторых видов 2—3) плодолистика, а в остальном — 5-мерные; помимо 5 тычинок, в них есть 5 необычных нектарников, которые считают стаминодиями. Нектарники *Parnassia palustris* (белозора болотного) имеют несколько расположенных на длинных ножках шаровидных структур (рис. 280, Б), которые кажутся секретизирующими, но не выделяют нектар. Нектар выделяется на внутренней стороне расширенной части основания стаминодия. Вероятно, шаровидные структуры привлекают опылителей.

Цветки белозоровых и бересклетовых (см. рис. 280) близки не только по наличию двойного обычно актиноморфного околоцветника со свободными лепестками, одного круга фертильных тычинок, ценокарпного гинецея, но и по таким менее тривиальным особенностям, как полное срастание плодолистиков и наличие комиссуральных рылец (т.е. расположенных на радиусах, чередующихся со средними жилками плодолистиков), выраженная протандрия, часто с опадением пыльников после мужской фазы цветения и т.д. Некоторые бересклетовые имеют лопастные структуры, напоминающие нектарники белозора, хотя их традиционно описывали не как стаминодии, а как лопастной нектарный диск.

5.4.16. Ordo Oxalidales — порядок кисличноцветные

Шесть семейств (в основном в тропиках и субтропиках), в том числе Oxalidaceae — кисличные (5/850, рис. 281, А—Е) и Connaraceae — коннарковые (12/190, рис. 281, Ж—Н). До появления результатов молекулярных исследований никто не предполагал близкое родство между этими двумя семействами. Коннарковые имеют апокарпный гинецей, а кисличные — ценокарпный. Наряду с другими различиями это заставляло помещать два семейства в разных частях системы двудольных. Между тем коннарковые и кисличные близки не только по таким общим для большинства типичных двудольных признакам, как актиноморфные циклические пентамерные цветки с двойным околоцветником, обычно двухкруговым андроцеом и верхней завязью и т.п., но и по наличию сложных листьев без прилистников, цельнокрайние листочки которых в ряде случаев способны к движениям (например, складываются на ночь у многих видов *Oxalis* — кислицы и *Rourea mimosoides* — руреи мимозовидной из коннарковых). В обоих семействах нередко гетеростилия или тристилия, лепестки часто образуют трубочку путем постгенитального срастания, но свободны у самого основания (рис. 281, Н), противолежащие лепесткам тычинки могут быть преобразованы в стаминодии; лепестки, тычинки и плодолистики часто с многоклеточными железистыми волосками. В семействе кисличные, кроме трав, есть древесные формы (в том числе в роде кислица). Один из видов кислицы из высокогорий Анд индейцы выращивают наряду с видами картофеля ради съедобных клубней. К кисличным относится и тропический род *Averrhoa*, оба вида которого — деревья со съедобными плодами (у билимби плод в сечении округлый, а у карамболы — звездчатый).

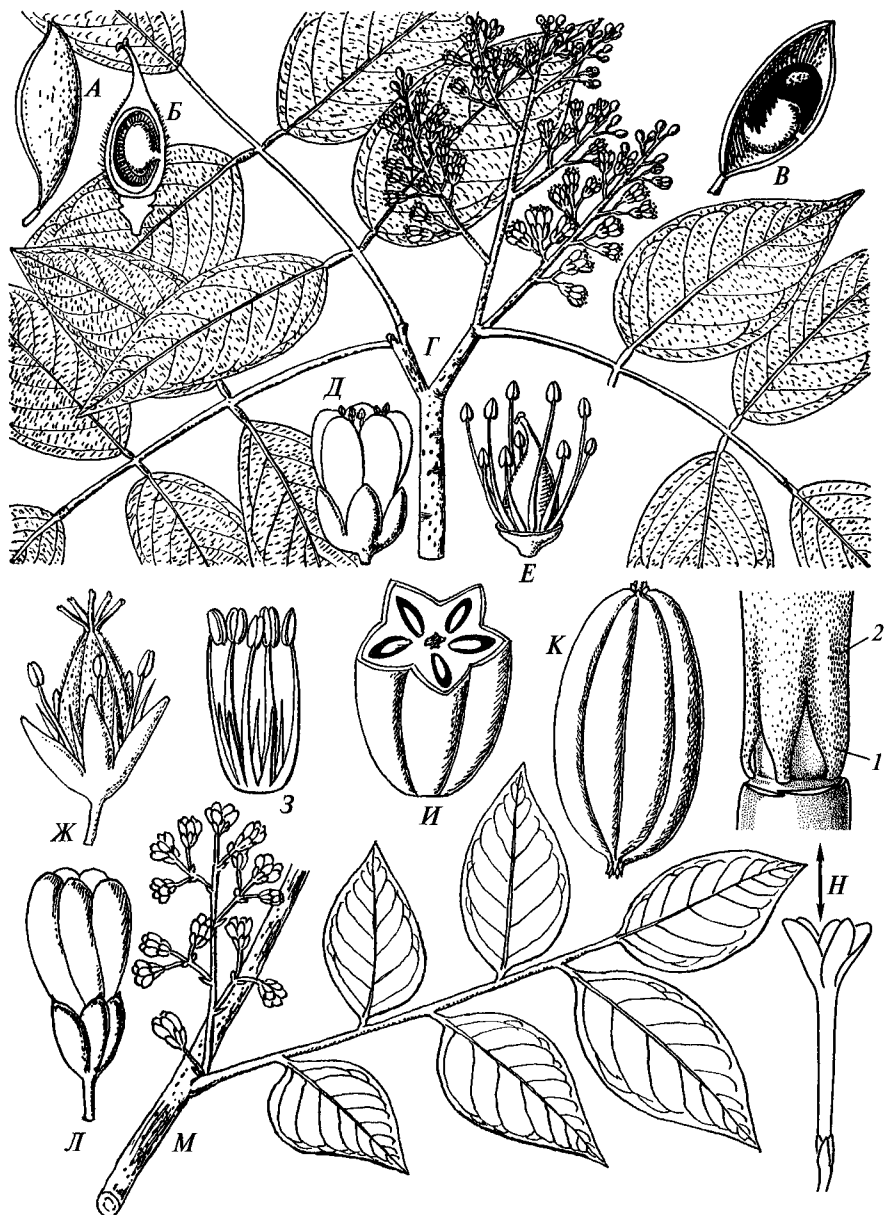


Рис. 281. Oxalidales:

A—E — Connarus monocarpus (Connaraceae): *A* — плод, *Б* — продольный разрез завязи, *В* — продольный разрез плода (единственное семя с ариллусом), *Г* — ветвь с соцветием, *Д* — цветок, *Е* — андроцей и гинецей; *Ж—Н — Oxalidaceae*: *Ж—М — Averrhoa carámbola*: *Ж* — цветок с удаленным венчиком, *З* — андроцей (5 тычинок, 5 стаминодиев), *И* — поперечный разрез плода, *К* — внешний вид плода, *Л* — цветок, *М* — соцветие в пазухе листа; *Н — Oxalis tubiflora*: раскрывающийся цветок и нижняя часть цветка с удаленной чашечкой, лепестки при основании свободные (1), а выше постгенитально срастаются в трубку (2)

5.4.17. Ordo Malpighiales — порядок мальпигиецветные

Крупный порядок, включает более 20 семейств, в том числе Violaceae — фиалковые (23/900); Salicaceae — ивовые (60/1 130, сюда включена часть родов бывшего семейства Flacourtiaceae — флакуртиевые); Passifloraceae — страстоцветные (29/661); Ochnaceae — охновые (44/650); Euphorbiaceae — Моло-

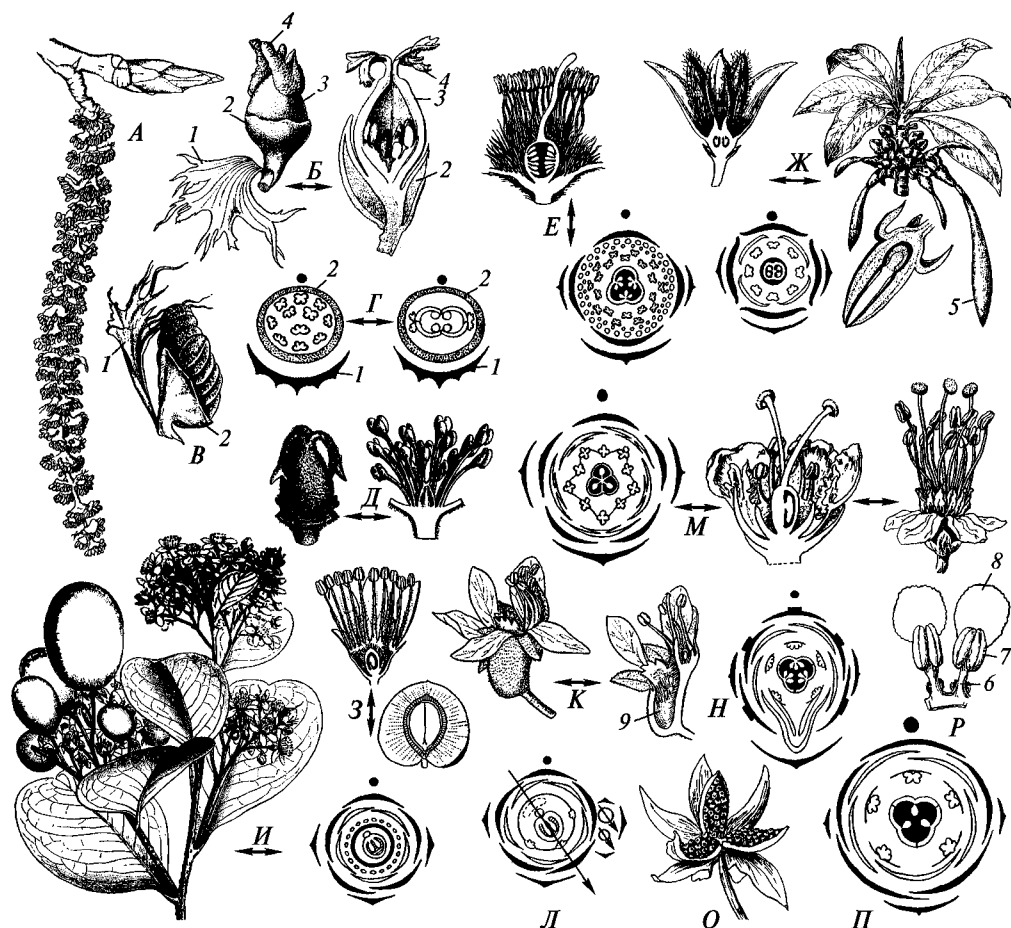


Рис. 282. Malpighiales:

A—E — Salicaceae: A—Г — *Populus*: A — мужское соцветие *P. deltoides*, Б, В — женский и мужской цветки *P. nigra*, Г — диаграммы мужского и женского цветков *P. tremula*; Д — женский и мужской цветки *Poliothyrsis sinensis*; Е — часть продольного среза и диаграмма цветка *Abatia tomentosa*; Ж — *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae); продольный срез и диаграмма цветка, ветвь с начавшими развиваться дочерними растениями, продольный срез плода; 3—Л — Chrysobalanaceae: 3, И — *Chrysobalanus icaco*: 3 — продольные срезы плода и цветка, И — ветвь с плодами и цветками и диаграмма цветка; К — цветок *Hirtella butayéri* и его продольный срез; Л — диаграмма цветка *H. triandra*; М — *Erythroxylon coca* (Erythroxylaceae); диаграмма, продольный срез и внешний вид цветка; Н—Р — Violaceae: Н, О — диаграмма цветка и вскрытый плод *Viola tricolor*, П — диаграмма цветка *Rinorea maximilliani*, Р — тычинки с придатками у *R. convallariifolia*; 1 — кроющий лист цветка; 2 — нежелезистая чашевидная структура; 3 — завязь; 4 — рыльце; 5 — проросток, начавший развиваться из семени в плоде на растении; 6 — тычиночная нить; 7 — пыльник; 8 — придаток тычинки; 9 — шпорец

Рис. 283. Malpighiales:

A—B — Euphorbia (Euphorbiaceae): *A* — целое растение *E. cereiformis*, *B* — продольный срез цветка *E. láthyris*, мужской цветок, *B* — диаграмма соцветия; *Г—Ж — Hypericaceae*: *Г* — диаграмма цветка, андроцей и гинецей *Hypericum quadrángulum*, *Д—Ж — Garcinia*: *Д* — диаграмма цветка *G. vilersiana*, *Е* — андроцей и гинецей *G. delpyana*, *Ж* — плод мангустана в поперечном разрезе (*G. mangostana*); *З — Elatine alsinastrum* (Elatinaceae): участок побега с цветками; *И—Л — Phyllanthus speciosus* (Euphorbiaceae): *И* — цветок в разрезе, *К* — цветок, *Л* — цветущая ветвь; *М — Linum usitatissimum* (Linaceae): диаграмма цветка и цветок в продольном разрезе; *Н, О — Podostemaceae*: *Н* — диаграмма цветка *Lawia ramosissima*, *О* — растение *Podostemum olivaceum*; *П, Р — Passiflora* (Passifloraceae): *П* — продольный разрез цветка *P. coerulea*, *Р* — диаграмма цветка *P. villosa*; *С, Т — Ochna* (Ochnaceae): *С* — цветок в продольном разрезе и плод *O. mossambicensis*, *Т* — диаграмма цветка *O. leucophloeos*; *У, Ф — Camarea hirsuta* (Malpighiaceae): *У* — диаграмма цветка; *Ф* — продольный разрез цветка; *1* — цветоножка мужского цветка; *2* — тычиночная нить; *3* — пыльник; *4* — нектарник; *5* — кроющий лист извилины из однотычинковых мужских цветков; *6* — мужской цветок; *7* — терминальный женский цветок; *8* — цветоножка женского цветка; *9* — пучок сросшихся между собой тычинок; *10* — корона; *11* — андрогинофор; *12* — слоевищеподобное вегетативное тело, возможно, видоизмененная корневая система

чайные (325/7 980); Linaceae — льновые (18/340); Chrysobalanaceae — хризобалановые (24/610); Rhizophoraceae — ризофоровые (17/400); Malpighiaceae — мальпигиевые (75/1 300); Elatinaceae — повойничковые (2/33); Clusiaceae — клузиевые (36/1 630, включая Hypericaceae — зверобойные); Podostemaceae — подостемовые (47/300).

Представители порядка — преимущественно тропические растения, лишь некоторые семейства (например, фиалковые, повойничковые, роды *Salix* — ива и *Rópululs* — тополь из ивовых) представлены в умеренных и иногда даже арктических областях. Мальпигиецветные — это в основном деревья и кустарники; травы в целом редки, хотя в наших широтах большая часть семейств (кроме ивовых¹) представлена именно травянистыми растениями. В роде зверобой, например, имеются все переходы от небольших деревьев к травам, причем один вид (*Hypericum elódes*) — типичное водное растение. Многие ризофоровые — своеобразные мангровые деревья, опирающиеся на ходульные корни и обладающие рядом других адаптаций к экологическим условиям мангровых. В частности, их семена прорастают прямо в плоде на материнском растении (рис. 282, *Ж*), что позволяет падающим с дерева проросткам сразу заякориться в грунте. Млечный сок у представителей большинства семейств отсутствует, но у части молочайных развиты млечники. Из вторичных метаболитов широко распространены флавоноиды и сапонины.

Листья чаще всего черешковые, простые и очередные (реже супротивные или мутовчатые, например у большинства клузиевых, мальпигиевых и повойничковых), обычно зубчатые, с жилками, заходящими в зубцы. Часто встречаются остающиеся или опадающие прилистники.

Цветки, как правило, небольшие (реже, как у пассифлоры, очень крупные), циклические, обычно 4-5-мерные, актиноморфные или реже зигоморфные (как у *Viola* — фиалок — рис. 282, *Н* — и хризобалановых — рис. 282, *К, Л*). У части представителей порядка (например, у ивы и тополя из ивовых, *Euphorbia* — молочая) цветки сильно редуцированные и однополые. Иногда,

¹ У некоторых арктических и горных ив стволы почти полностью спрятаны в мох или в почву, а на поверхности находятся только листья и соцветия.

как у тополя (рис. 282, *A—Г*), редукцию можно связать с приспособлением к анемофилии. Ивы опыляются насекомыми, но их очень близкое родство с тополями позволяет предположить вторичный переход от анемофилии к энтомофилии. Для молочаев также характерно биотическое опыление, но здесь просто устроенные цветки собраны в компактные элементарные соцветия, где центральный пестичный цветок окружен несколькими тычиночными, так что вся эта структура уподобляется одному цветку: возникает *псевдант*. Псевдант молочая (рис. 283, *Б, В*) получили особое название — *циатии*.

Околоцветник у мальпигиецветных большей частью двойной (но у многих молочайных и ивовых простой или вовсе отсутствует). Чашечка раздельнолистная, венчик чаще всего раздельнолепестный. У большинства пассифлоровых внутри от андроея развита *корона*, состоящая из одного или нескольких рядов обычно ярко окрашенных нитей или чешуек неясной морфологической природы (рис. 283, *П, Р*).

Исходным для порядка, как и для многих других групп розид, был, возможно, андроей с 10 тычинками в 2 кругах (как, например, у многих современных *Malpighiaceae*). В ряде случаев тычинки одного из кругов превращаются в стаминодии или вовсе исчезают (как у многих льновых). Нередко имело место, напротив, увеличение числа тычинок, например в семействах хризобалановые, клузиевые, в некоторых тропических группах ивовых. У форм с полимерным андроеем его развитие может быть как центростремительным, так и центробежным; тычинки расположены кругами или группами (иногда срастаясь основаниями нитей в пучки, как у части зверобойных, рис. 283, *Г—Е*), но никогда — по спирали. Может быть развит андрогиниофор (у части охновых и пассифлоровых, рис. 283, *П*). Пыльники вскрываются продольными щелями. Пыльцевые зерна 3-многоапертурные. Часто (но не всегда) присутствует подпестичный нектарный диск или отдельные нектарные железки.

Гинецей ценокарпный, довольно часто 3-членный, с центрально-угловой или (чаще) постенной плацентацией. Стилodium свободные или рыльце сидячее, реже развит столбик (у охновых, ризофоровых, некоторых мальпигиевых). У немногих мальпигиевых плодолистики свободные. У части хризобалановых гинецей псевдомономерный (исходно ценокарпный, из 3 плодолистиков). Завязь обычно верхняя, но у ризофоровых — нижняя. Плоды чаще всего сухие, вскрывающиеся или разламывающиеся на отдельные гнезда, реже сочные, например у пассифлоры (плоды представителей этого рода продают под названием маракуйя и гранадила). Семена с хорошо развитым прямым зародышем и эндоспермом.

К семейству ивовые традиционно относили два рода — тополь и ива, а его родственные связи долгое время вызвали споры. Многие ботаники высказывались в пользу глубокой примитивности этого семейства. Однако постепенно накапливались данные в пользу сближения ивовых с родами *Idesia* (идезия), *Itoa* (итоа) и *Poliothyrsis* (полиоти́рсис, см. рис. 282, *Д*), которые традиционно относили к семейству флакуртиевые. У представителей этих родов однополые безлепестные цветки и характерное для тополя и ивы жилкование листа, при котором в зубцы входят жилки второго порядка. Ива и тополь, как и большинство флакуртиевых (в традиционном понимании этого семейства), имеют паракарпный гинецей с многочисленными семяпочками. Несмотря на это, различия между флакуртиевыми и ивовыми выглядели достаточно весомыми.

мыми, так как даже у безлепестных флакуртиевых развита чашечка (неясно, гомологична ли ей своеобразная нежелезистая чашевидная структура, окружающая цветок тополя, см. рис. 282, *Б—Г*), есть также различия в строении плодов (например, у идезии они мясистые, ягодообразные, а у ивы и тополя это коробочки с семенами, снабженными пучком волосков для распространения ветром). Окончательному решению вопроса помогли установление связей между упомянутыми родами по молекулярным данным и открытие в эоценовых отложениях Северной Америки ископаемого рода *Pseudósálix*, который по многим морфологическим признакам оказался промежуточным между ивами, с одной стороны, и представителями бывших флакуртиевых — с другой. Так, например, у *Pseudósálix* плод — коробочка, которая, как и у ивовых, вскрывается апикально, семена с пучком волосков, но есть хорошо развитая четырехлистная чашечка и цветки собраны в метельчатые соцветия, как у флакуртиевых. В настоящее время близость ив и тополей к упомянутым тропическим и субтропическим родам можно считать доказанной, и поэтому здесь семейство ивовые принято в широком смысле, с включением многих представителей бывшего семейства флакуртиевые. Роды семейства флакуртиевые, неестественность которого уже много лет признавали систематики, в последнее время распределены среди других семейств порядка, прежде всего среди ивовых, ахариевых (*Achariaceae*) и пассифлоровых.

Семейство молочайные (см. рис. 283, *А—В, И—Л*) также чрезвычайно разнообразно. Это одно из самых больших семейств цветковых растений, представители которого встречаются в основном в тропических областях. Для многих представителей характерна редукция цветка, а иногда, напротив, усложнение его структуры (как у *Rícínus* — клещевины, где отдельные тычинки благодаря многократному ветвлению нитей приобретают необычный облик). Есть и растения с более типичным для розид строением цветка, например *Aleurítes* (тунг), широко культивируемый для получения невысыхающего тунгового масла. К этому семейству принадлежит и знаменитое каучуковое дерево *Hevea*, сок которого в настоящее время применяют в основном для изготовления жевательной резинки. Молочайные в современной литературе все чаще рассматривают как группу семейств, лишь отдаленно родственных друг другу. Так, например, подсемейство *Phyllanthoideae* (филлантовые, см. рис. 283, *И—Л*) по молекулярным данным стоит довольно далеко от прочих молочайных, и поэтому многие исследователи рассматривают его как отдельное семейство.

Долго не могло найти место в системе очень своеобразное семейство подостемовые (см. рис. 283, *Н—О*), представители которого обитают в быстро текущих пресных водах тропических областей. Вегетативное тело подостемовых настолько глубоко видоизменено в связи с подводным образом жизни, что его можно спутать с печеночниками или даже лишайниками. Оно напоминает таллом, не дифференцированный на корни, листья и стебли, хотя, возможно, представляет собой своеобразно устроенную корневую систему. В пору цветения на «талломе» возникают генеративные побеги, несущие весьма просто устроенные цветки. Молекулярные характеристики вначале не могли указать на «правильное» положение подостемовых, поскольку у них в ходе эволюции существенным преобразованиям подверглись не только структура вегетативных и репродуктивных органов, но и нуклеотидные последовательности ДНК (в том числе и в участках генома, которые не кодируют белки).

Сейчас показано, что подостемовые близки к клузиевым (особенно к зверобую и близким родам), среди которых есть водные представители.

Родственные связи специализированных бесхлорофилльных паразитических покрытосеменных выявляются с еще бóльшим трудом, чем специализированных водных форм, особенно в силу больших изменений в пластидном геноме, данные по которому особенно широко используют в филогенетических построениях. Целый ряд особенностей ядерного генома говорит о том, что к порядку *Malpighiales* следует относить семейство *Rafflesiaceae* (раффлезиевые), широко известное из-за очень крупных цветков раффлезий. Это семейство понимают теперь гораздо уже, чем раньше, поскольку оказалось, что традиционное понимание раффлезиевых было основано на признаках, вызванных общими чертами редукции вегетативных органов и специализации цветков в связи с приспособлением к паразитизму. Семейства, выделенные из состава раффлезиевых, относят теперь к нескольким далеким друг от друга порядкам.

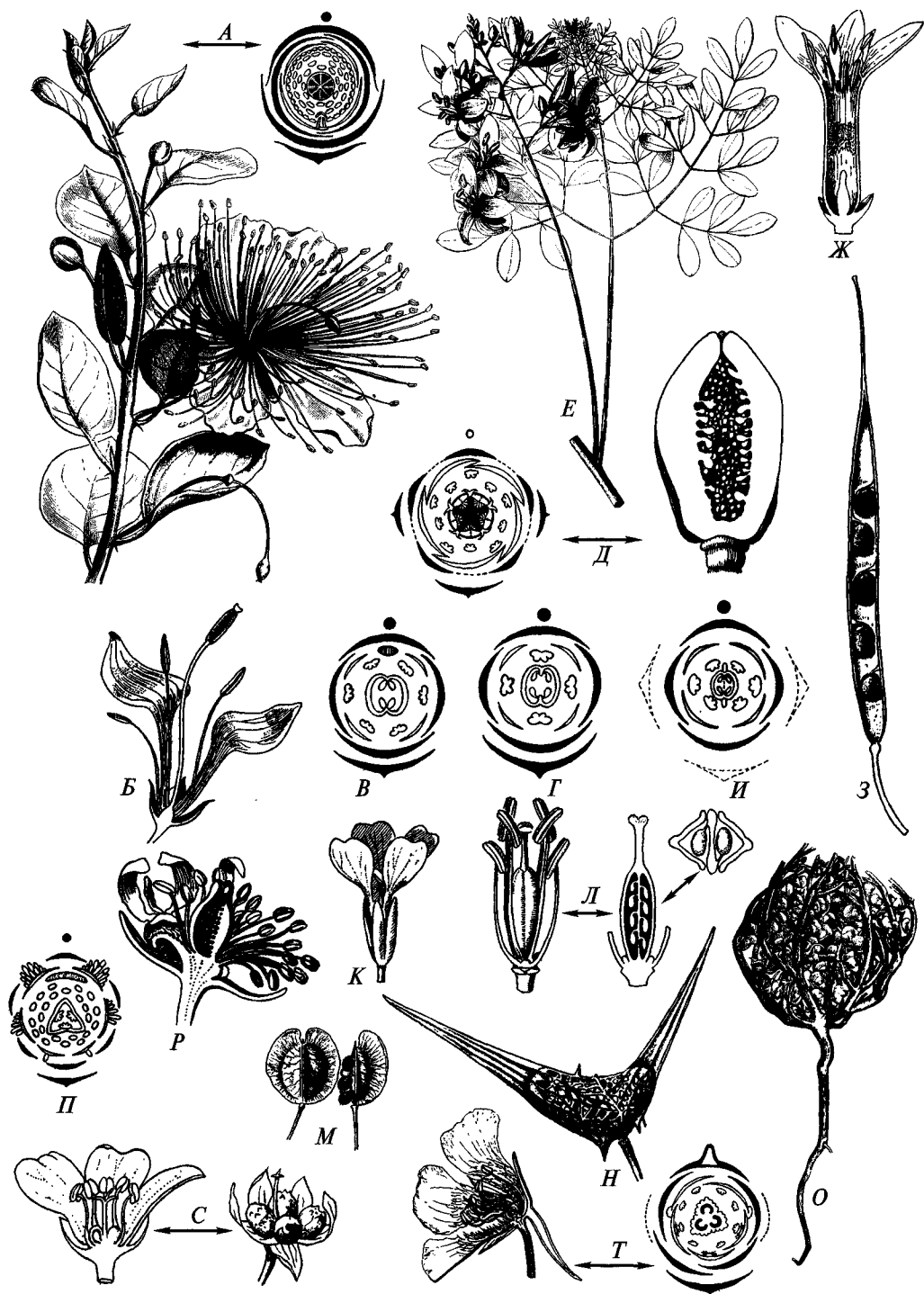
Несмотря на описанное разнообразие и большую морфологическую разнообразность, порядок мальпигиецветные все-таки обнаруживает некоторый комплекс общих черт и тенденций. Это — обычно очередные зубчатые листья, часто трехчленный гинецей, тенденция к образованию однополых, упрощенных цветков и тенденция к увеличению числа тычинок. По молекулярным данным, мальпигиецветные близки к *Oxalidales* и *Celastrales*, чему есть и отдельные морфологические свидетельства. Например, у представителей всех трех порядков обычны семяпочки с достаточно тонким нуцеллусом, переходные к tenuинуцеллятным, тогда как у большинства розид нуцеллус массивный.

5.4.18. Ordo Brassicales vel Capparales — порядок каперсоцветные

Порядок объединяет 15 семейств, в том числе *Cruciferae*, или *Brassicaceae*, — крестоцветные, или капустные (340/3 350, рис. 284, 3—O); *Capparaceae* — каперсовые (30/780, рис. 284, A—Г); *Resedaceae* — резедовые (8/80, рис. 284, П, Р); *Limnanthaceae* — лимнантовые (2/10, рис. 284, С); *Moringaceae* — моринговые (7/47, включая *Cárica* — папайю, рис. 284, Д—Ж); *Tropaeolaceae* — настурциевые (1/90, рис. 284, Т). Большая часть видов порядка сосредоточена в умеренных и субтропических областях Северного полушария. В особенности богаты каперсоцветными Западная и Центральная Азия, а также аридные

Рис. 284. Brassicales:

A—Г — *Capparaceae*: A — ветвь с цветком и незрелым плодом, диаграмма цветка *Capparis spinosa*, Б, В — цветок *Cleóme spinosa* в продольном разрезе и его диаграмма; Г — диаграмма цветка *C. tetrandra*; Д—Ж — *Moringaceae*: Д — диаграмма обоополого цветка и плод в продольном разрезе *Cárica papaya*, Е — цветущая ветвь *Moringa oleífera*, Ж — продольный разрез мужского цветка *Jacaratia hassleriana*; 3—O — *Cruciferae*: 3 — рамка стручка с семенами *Dentaria enneaphyllos*, И—Л — диаграмма цветка, цветок, цветок без околоцветника, продольный и поперечный разрезы гинецея *Brássica nigra*, М — целый и вскрывшийся стручок *Thlaspi arvense*, Н — стручок *Pugionium cornútum*, О — растение *Anastásica hierochúntina* («иерихонская роза») в покоем состоянии; П, Р — *Resedaceae*: П — диаграмма цветка *Reséda odoráta*, Р — продольный разрез цветка *R. lutea*; С — *Limnanthaceae*: цветок и плод *Limnanthes douglasii*; Т — *Tropaeolaceae*: диаграмма и продольный разрез цветка *Tropaeolum majus*



области Северной Америки. Из остальных континентов наиболее богата видами порядка Африка, а наименее — Австралия. В целом виды порядка приурочены к аридным и семиаридным областям, хотя есть немало видов, растущих в условиях с нормальным и даже избыточным увлажнением. Настоящих водных растений очень мало, таковы *Subularia* (шильница) и некоторые представители рода *Rorippa* (жерушник) из крестоцветных.

Представители порядка — в основном травянистые растения, реже полукустарники или небольшие кустарники; настоящие деревья редки (например, многие моринговые). Листья в основном очередные, простые (реже сложные), чаще всего цельные и цельнокрайние. У многих представителей есть небольшие прилистники, часто расположенные в пазухе листа (как у крестоцветных и резедовых). Нередко листья и остальные части растения опушены. Детали опушения (волоски простые, звездчатые и т.д.) важны в систематике крестоцветных.

Соцветия чаще всего рацемозные. Кисти крестоцветных обычно эбрактеозные. Цветки каперсоцветных чаще всего 2- или 4-мерные, встречаются также 5- или 6-мерные цветки, у крестоцветных плодолистиков всегда 2, а у представителей других семейств их может быть 2, 3 или 5. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или реже зигоморфные, обычно энтомофильные. Околоцветник обычно двойной, чашелистики и лепестки свободные или сросшиеся при основании (например, у папайи). Часто развивается гинофор или андрогинофор (особенно выражен у каперсовых). Тычинки в числе элементов околоцветника или более многочисленные; многотычинковый андроцей особенно характерен для части каперсовых. Пыльники вскрываются продольными щелями. Изредка встречаются стаминодии. Между андроцеем и основанием плодолистиков может развиваться нектарный диск или отдельные нектарники. Завязь верхняя, гинецей синкарпный или гораздо чаще паракарпный (у крестоцветных развивается ложная перегородка, но плаценты с семязачатками все равно расположены так же, как в паракарпном гинецее). У резедовых завязь часто открыта на верхушке.

Плоды сухие, как у крестоцветных, резедовых, настурциевых, или сочные, как у моринговых и многих каперсовых. Строение плода — основной признак в систематике крестоцветных. У большинства крестоцветных это — стручок (если длина стручка не превышает его ширину или превышает ее не более чем в 4 раза, то плод называют стручочком). Иногда верхняя и нижняя части плода устроены по-разному (верхняя, так называемый носик, не вскрывается, хотя и может содержать одно или несколько семян). Некоторые крестоцветные имеют односеменные не вскрывающиеся плоды (например, *Bunias* — свербига) или плоды, распадающиеся поперечно на односеменные членики (как у *Rhaphanus* — редьки). У лимнантовых в каждом гнезде завязи по одной семязпочке, столбик гинобазический, а плод — дробный, очень напоминающий ценобий бурачниковых и губоцветных (подкласс *Asteridae*). Плоды настурции обычно также дробные, но столбик у нее отходит от верхушки завязи. Семена каперсоцветных с эндоспермом и развитым, часто складчатым или скрученным зародышем.

Наиболее существенный цитолого-биохимический признак каперсоцветных, объединяющий подавляющее большинство его представителей, — наличие *мирозиновых клеток*. Они содержат фермент мирозиназу, который выс-

вобождается при повреждении растения и расщепляет имеющиеся в тканях глюкозинолаты на глюкозу и изотиоцианаты (горчичные масла — соединения, в которых присутствует группа $-N=C=S$). Горчичные масла едки и летучи и потому играют большую роль в защите растений от фитофагов; со способностью выделять горчичные масла, возможно, связано и слабое развитие микоризы у представителей порядка. Система мирозиназа/глюкозинолаты в эволюции цветковых растений формировалась несколько раз, но большая часть таксонов, продуцирующих горчичные масла, принадлежит к одной группе — порядку каперсоцветных¹. Свойство каперсоцветных выделять горчичные масла издавна используют в кулинарии: широко известны как приправы корни хрена (*Armoracia*) и семена горчицы (виды *Sinápis* и *Brassica*) из крестоцветных, а также почки и бутоны каперсов (*Cápparis*) и настурции (*Tropáeolum*).

Замечательный во многих отношениях представитель порядка — папайя (*Cárica* — см. рис. 284, Д). Папайя — пахикаульное маноксильное дерево: ее ствол имеет тонкое кольцо древесины и мощную сердцевину, а своей прочностью обязан главным образом коре, содержащей очень крепкие толстостенные волокна. Папайя начинает плодоносить очень рано: в наиболее жарких тропических областях растения некоторых сортов образуют первые цветки в трехмесячном возрасте. В то же время она очень недолговечна и обычно живет не более пяти лет. У папайи обнаружено несколько типов цветков: есть типично женские цветки со свободными лепестками и гинецеем из 5 плодolistиков, расположенные прямо на стволе (каулифлория); мелкие мужские цветки со сросшимися наполовину лепестками, 10 тычинками и рудиментарным гинецеем, собранные в малоцветковые пазушные соцветия; обоеполые цветки с 5 тычинками и гинецеем, а также типы цветков, переходные от обоеполых к типично мужским, у которых может быть от 2 до 10 тычинок и в различной степени развитый гинецей. Большинство деревьев развивает типично мужские или типично женские цветки, а часть растений несет обоеполые цветки нескольких типов. Папайя может опыляться и ветром, и насекомыми, в зависимости от погоды, а обоеполые цветки способны к самоопылению. Плоды папайи внешне похожи на дыню, но содержат млечный сок, который у незрелых плодов ядовит. Плоды папайи широко используют в пищу, а экстракты плодов и листьев — в медицине, косметологии и пищевой промышленности. Папайя содержит папаин (известный и у других моринговых) — фермент, близкий к желудочному пепсину, поэтому его добавляют к мясным блюдам.

Широко распространенное в средних широтах семейство крестоцветные (см. рис. 284, З—О) издавна привлекало внимание систематиков проблемой своего происхождения. Наиболее распространенными были точки зрения об их родстве с маковыми (порядок лютикоцветные) и каперсовыми. Несмотря на многочисленные черты морфологического сходства (например, димерные цветки, похожие плоды некоторых представителей), маковые в настоящее время уже нельзя считать даже отдаленными родственниками крестоцветных. В час-

¹ Кроме них, глюкозинолаты встречаются еще лишь у некоторых молочайных (порядок мальпигиецветные), лаконосовых (порядок гвоздичноцветные) и смолосемянниковых (порядок аралиецветные).

тности, маковые не имеют мирозиновых клеток, зато у них есть алкалоиды, близкие к алкалоидам лютиковых, с которыми маковые и сближают на основании молекулярных данных (см. ранее). Таким образом, здесь мы сталкиваемся с примером конвергентной эволюции двух различных групп. Зато каперовые настолько тесно связаны с крестоцветными, что некоторые роды перенесли из одного семейства в другое. В сущности каперовые отличаются от крестоцветных лишь отсутствием ложной перегородки в плодах и хорошо развитым (андро)гинофором. Одна из групп каперовых — клеомовые (чаще всего рассматриваемая в качестве подсемейства) по молекулярным данным ближе к крестоцветным, чем к остальным каперовым. Если следовать принципам кладизма, то нужно либо рассматривать клеомовые и крестоцветные как одно семейство, либо все три группы — как отдельные семейства. Здесь каперовые приняты в традиционном объеме как парафилетическая группа.

Для крестоцветных характерна очень высокая стабильность признаков цветка: почти все они имеют 4 чашелистика, 4 ноготковых, крестообразно расположенных лепестка и 6 (2 коротких и 4 длинных) тычинок (такую же структуру имеют цветки и некоторых каперовых). Самое популярное модельное растение, используемое в физиологических и молекулярно-биологических исследованиях, — *Arabidopsis thaliana*, принадлежащее к крестоцветным. Кроме упомянутых выше горчицы и хрена, к крестоцветным относят многие другие важные культурные растения, в том числе капусту (виды *Brassica*), рапс (*Brassica napus* var. *napus*), брюкву (*Brassica napus* var. *napobrassica*), репу (*Brassica rapa*) и редис (*Raphanus sativus*).

5.4.19. Ordo Malváles — порядок мальвоцветные

Порядок включает 11 семейств, в том числе Thymelaeaceae — волчегодниковые (45/800), Cistaceae — ладанниковые (8/175), Dipterocarpaceae — диптерокарповые (17/500), Malvaceae — мальвовые (250/4 700). Большинство представителей порядка обитает в тропических широтах, хотя семейство мальвовые представлено также в умеренно теплых и субтропических регионах.

Наиболее крупное семейство — мальвовые, к которому в настоящее время принято относить все роды, ранее выделяемые в особые семейства липовые (Tiliaceae), баобабовые (Bombacaceae) и стеркулиевые (Sterculiaceae). Большие трудности в разграничении этих семейств уже давно отмечены морфологами, и современные молекулярно-биологические исследования оказались «последней каплей», приведшей к их окончательному объединению. Для Malvaceae (рис. 285) характерны простые, очередные листья с прилистниками, опушение звездчатыми или чешуйчатыми волосками. Чашечка мальвовых, как правило, сростнолистная, а венчик — раздельнолепестный. Тычинки чаще многочисленные (вторичная полиандрия), реже их 5 или 10. Гинецей исходно ценокарпный, но у части мальвовых завязи плодолистиков вторично свободные, как у стеркулии и *Brachychiton* (см. рис. 235, Б). Мальвовые — зоофильные растения. Для ряда тропических видов характерна каулифлория. Плоды мальвовых часто имеют опушение на внутренней стороне перикарпия (семена часто также опушены). Мальвовые имеют большое хозяйственное значение, к ним принадлежат известные пищевые растения (*Theobroma* — какао, *Cola* —

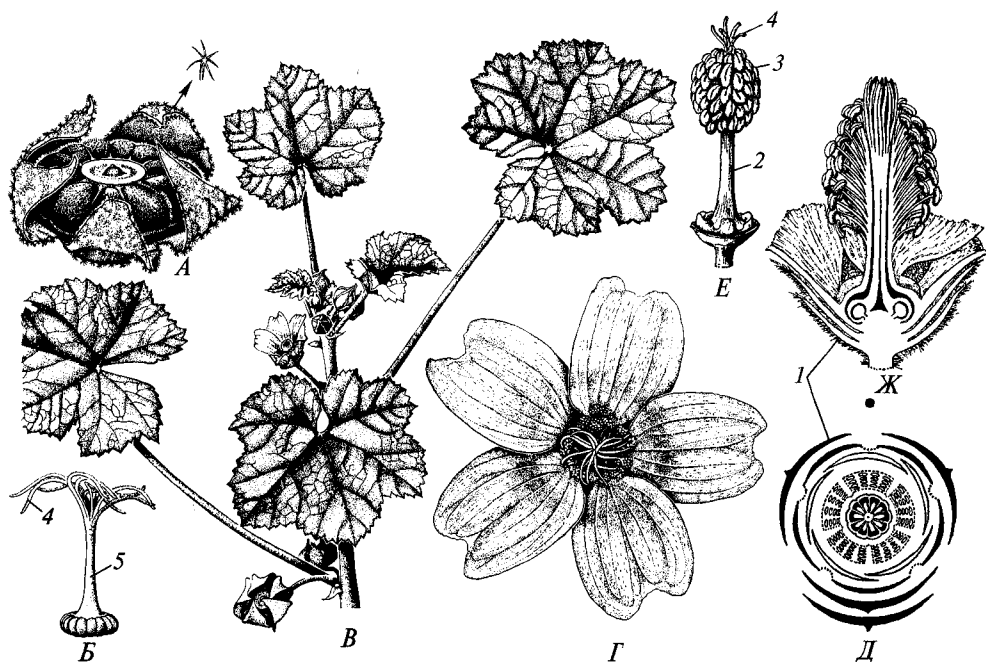


Рис. 285. Malvales. Семейство Malvaceae:

А — Г — *Malva neglecta*: А — плод с остающейся чашечкой и звездчатый волосок на чашелистике, Б — гинецей, В — общий вид побега, Г — цветок; Д — диаграмма цветка *Malva*; Е — андроцей *Malva*, образующий окружающую гинецей трубку; Ж — *Althaea rosea*, продольный разрез цветка (верхушки лепестков удалены); 1 — подчашие; 2 — тычиночная трубка; 3 — пыльники; 4 — рыльца; 5 — столбик

кола, *Durio* — дуриан), волокнистые культуры (*Gossypium* — хлопчатник, *Hibiscus cannabínus* — кенаф, *Abútilon* — канатник, *Córchorus* — джут), множество декоративных растений (например, *Alcaea rosea* — шток-роза и почти все виды рода *Hibiscus*). Многие мальвовые — доминанты тропических саванн (*Ceiba* — сейба, *Bombax* — бомбакс, *Adansonia* — баобаб). Некоторые виды диптерокарповых — доминанты лесов в тропиках Старого Света.

5.4.20. Ordo Sapindáles — порядок сапindoцветные

Порядок включает 9 семейств, в том числе Burseraceae — бурзеровые (18/700); Anacardiaceae — сумаховые (82/800); Sapindaceae — сапиндовые (145/1900, включая *Acer* — клен и *Aesculus* — конский каштан); Rutaceae — рутовые (158/1700) и Meliaceae — мелиевые (50/550). Некрупный порядок, многие представители которого, однако, имеют серьезное хозяйственное значение и/или широко представлены в растительных сообществах. Большинство сапindoцветных — тропические растения, но некоторые представители заходят в умеренные широты. Наибольшее число родов сосредоточено в тропиках Старого Света.

Представители порядка — преимущественно деревья и кустарники, лишь некоторые — полукустарники или травы. Членики сосудов, как правило, с

простыми перфорационными пластинками. Листья очередные (редко супротивные, как у клена и конского каштана из сапиндовых), чаще всего непарноперистосложные (бывают также пальчатосложными, тройчатыми и простыми), без прилистников или со слабо развитыми прилистниками. В пределах одного рода клен можно встретить большинство морфологических типов листа, отмеченных для порядка в целом (рис. 286, Б—Е).

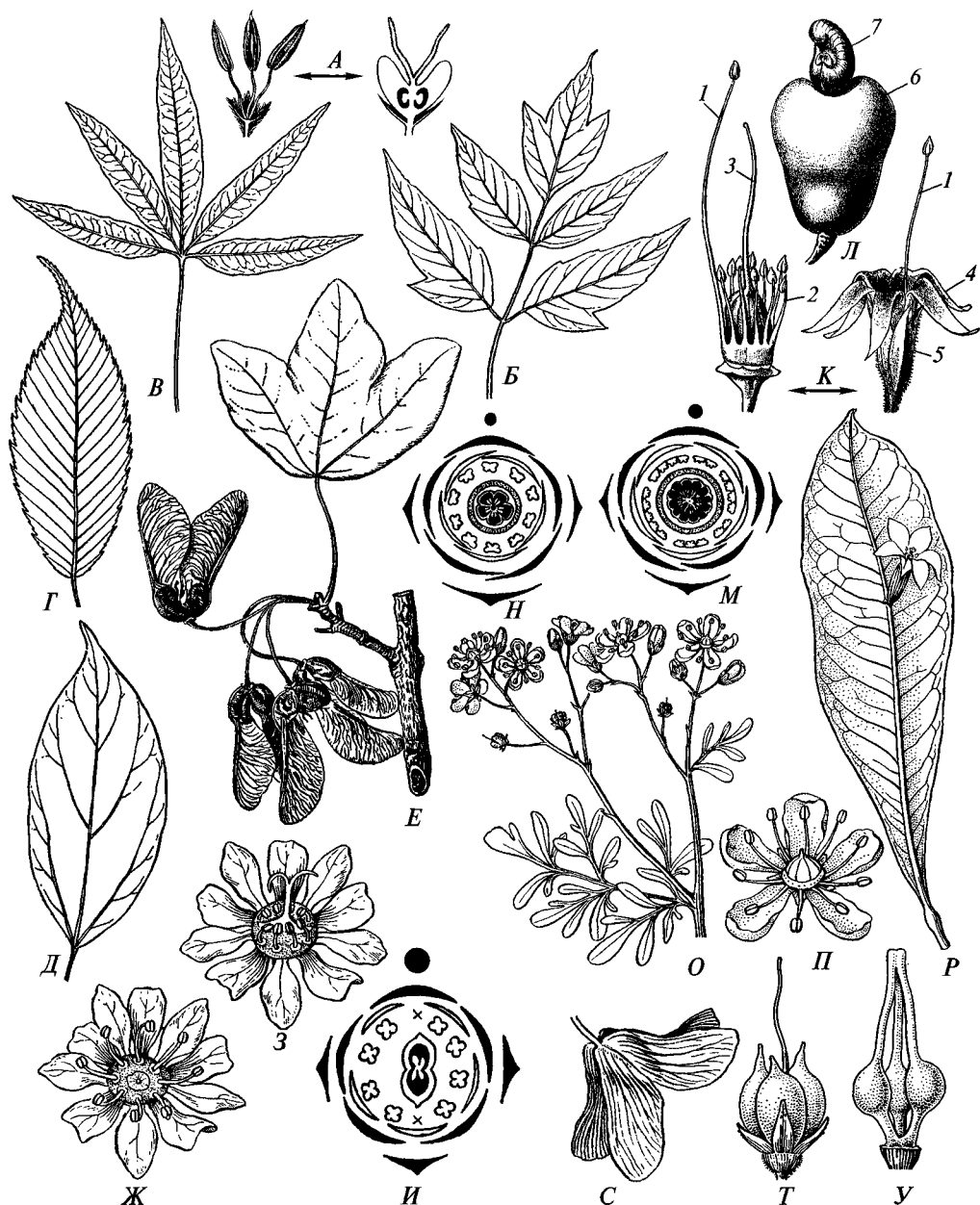
Часто (особенно у сумаховых и бурзеровых) в древесине много диоксида кремния. В тканях нередко развиты вместилища эфирных масел и смол. Особенно богаты эфирными маслами представители семейства рутовые, а смолами — семейств сумаховые и бурзеровые. Эти смолы находят широкое применение как ароматические вещества, например смолы *Boswellia sancta* (босвеллии священной) и *Commiphora abyssinica* (коммифоры абиссинской) из бурзеровых известны как «ладан» и «мирра». Представители порядка богаты и другими вторичными метаболитами: флавоноидами и тритерпеноидами, такими как лимонин у рутовых и сапонины у мелиевых и сапиндовых, благодаря чему плоды, корни (а иногда и листья) представителей двух последних семейств издавна используют как мылящие средства.

Цветки сапиндоцветных, как правило, собраны в различные кистевидные или метельчатые соцветия, реже одиночные (представители рода *Citrus* — цитрус). У *Erythroxylon hypophyllum* (эритрохитона подлистного) из рутовых цветки развиваются на нижней поверхности листа (рис. 286, Р). Цветки чаще всего актиноморфные (хотя у Sapindaceae нередко зигоморфия), обоеполые, 4—5-мерные. В однополых цветках часто сохраняются хорошо развитые рудименты противоположного пола, но их может и не быть (см. рис. 226, В). Большинство сапиндоцветных опыляется насекомыми, ветроопыление встречается очень редко (например, у некоторых сумаховых и у *Acer negundo* — клена американского — см. рис. 226, В). Чашечка, как правило, небольшая, обычно сростнолистная. Лепестков в основном 4—5, свободных (часто с ноготками) или (у некоторых рутовых, мелиевых и сапиндовых) сросшихся при основании. У некоторых сумаховых и сапиндовых лепестков нет. Тычинки обычно в двух кругах (тогда их в два раза больше, чем чашелистиков, рис. 286, Н), реже часть тычинок редуцируется (см. рис. 226, Б, В, 286, И) или, наоборот, происходит увеличение числа тычинок (например, у цитрусовых, в цветке которых многочисленные тычинки собраны в несколько пучков, рис. 286, М). У мелиевых тычинки срастаются в характерную трубку, а у нескольких

Рис. 286. Sapindales:

А—И — Sapindaceae, виды рода *Acer*: А — мужской и женский цветки *A. negundo* в продольном разрезе, Б — лист *A. negundo*, В — лист *A. pentaphyllum*, Г — лист *A. carpinifolium*, Д — лист *A. laurinum*, Е — ветвь *A. ibericum* с листом и плодами, Ж, З — функционально мужской (Ж) и функционально женский (З) цветок *A. platanoides*, И — диаграмма цветка *A. pseudoplatanus*; К, Л — *Anacardium occidentale* (Анакардиевые): К — цветок с удаленным околоцветником (гинеей мономерный) и внешний вид цветка, Л — плод на разросшейся сочной съедобной цветоножке (в плоде одно семя, известное как «орех кешью»); М—У — Rutaceae: М — диаграмма цветка *Citrus aurantium*, Н—П — диаграмма цветка, часть растения и цветок *Ruta graveolens*; Р — цветок *Erythroxylon hypophyllum* на нижней стороне листа, С — плод *Helietta parvifolia*, Т — лопастной плод *Agathosma apiculata* (столбик отходит почти от основания плода), У — гинеей *Zanthoxylum fraxineum* (плодолистики, сросшиеся только в верхней части); 1 — фертильная тычинка; 2 — стаминодии; 3 — стилодий; 4 — лепесток; 5 — чашелистик; 6 — разросшаяся цветоножка; 7 — плод

семейств (рутовые, мелиевые и сумачовые) развиты стаминодии (у мелиевых — до сотни стаминодиев в одном цветке). Пыльники вскрываются продольными щелями. Почти всегда присутствует нектарный диск, расположенный обычно снаружи от андрогнея, реже — между андрогнеем и гинецеем. Гинецей чаще всего синкарпный, иногда псевдомонотный. У рутовых и сумачовых нередко встречается апокарпия (скорее всего, вторичная). У рутовых, например, можно проследить весь ряд переходов от типичных синкарпных гинецеев



(рис. 286, *П*) через гинецеи с лопастной завязью и гинобазическим столбиком (рис. 286, *Т*) к гинецеям, где завязи плодолистиков свободны друг от друга. Характерно, что в последнем случае стилодии часто срастаются между собой на верхушке, что, вероятно, обеспечивает более эффективное распределение пыльцевых трубок из-за формирования компитума (рис. 286, *У*). Завязь у сапиндоцветных чаще всего верхняя, двух-, трех- или пятигнездная (у представителей рода цитрус число гнезд в завязи может быть около сотни). В каждом гнезде завязи — от одной до нескольких десятков (у рутовых) семязпочек.

Плоды сапиндоцветных бывают как сочными, костянковидными (обычно с одной косточкой) либо ягодовидными (гесперидий — плод цитрусовых), так и сухими: ореховидными, коробочками или листовками. Встречаются и дробные сухие плоды. Довольно часто (например, у части рутовых и сапиндовых) возникают плоды-крылатки. Семена, как правило, крупные, с крупным и часто зеленым зародышем и почти без эндосперма. У рутовых (и у некоторых кленов) в семенах обычна полиэмбриония.

Одни из наиболее известных представителей порядка сапиндоцветных — так называемые цитрусовые — группа родов семейства рутовых. Цитрусовые известны прежде всего как плодовые растения, урожай которых составляет, по некоторым оценкам, до 40 % всех свежих фруктов на мировом рынке. Наиболее популярны представители рода *Citrus* (цитрус), к которому относят *C. sinensis* (апельсин), *C. limon* (лимон), *C. paradisi* (грейпфрут) и *C. reticulatus* (мандарин). Из других родов следует назвать *Fortunearia* (кинкан, или кумкват), у плодов которого съедобна кожура, и *Poncirus* (понцирус), который используют как подвой для цитрусовых культур на Черноморском побережье России и Грузии.

5.5. SUBCLASSIS ASTÉRIDAE — ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ

Самый крупный подкласс покрытосеменных растений, включает, по некоторым оценкам, около 45 % всех видов цветковых. Для астерид типичны следующие морфологические особенности: двусемядольный зародыш, циклические пентамерные цветки с двойным околоцветником, спайнолепестный венчик, одно- или двухкруговой андроцей, тычинки с узкими нитями, пыльцевые зерна с зональным расположением апертур, ценокарпный гинецей, тениюцеллятные унитегмальные семязпочки.

Подкласс Asteridae представляет собой монофилетическую группу и берет начало от каких-то вымерших представителей Rosidae. Важнейшие отличия астерид от розид — спайнолепестный венчик, а также тениюцеллятные унитегмальные семязпочки. Исключения из этого правила известны, но их относительно немного и обычно они касаются одного признака. Так, у Cucurbitaceae (тыквенных), которые относят к розидам, венчик спайнолепестный, но семязпочки красинуцеллятные битегмальные. Araliaceae (аралиевые) и Umbelliferae (зонтичные), относимые к астеридам, обычно имеют раздельнолепестный венчик, но семязпочки унитегмальные и нередко тениюцеллятные. У Primulaceae (первоцветных) из астерид венчик спайнолепестный, а семязпочки битегмальные (но тениюцеллятные!).

У некоторых астерид со свободными лепестками при развитии цветка венчик закладывается в виде единого кольцевого валика, на котором затем развиваются лепестки. Это очень похоже на развитие спайнолепестного венчика таких несомненных астерид, как *Compositae* (сложноцветные) и *Campanulaceae* (колокольчиковые). Возможно, спайнолепестный венчик возникал неоднократно в различных линиях эволюции астерид. Не исключено также, что раздельнолепестность некоторых астерид имеет вторичную природу.

Большинство астерид — зоофильные, преимущественно энтомофильные растения. Возникновение спайнолепестности имело большое значение для биологии опыления цветков. Трубка венчика позволяет ограничить число насекомых, имеющих доступ к нектару, который у астерид обычно выделяют нектарники (иногда нектарный диск) в основании завязи или на ее верхушке. Почти у всех астерид нет гипантия. Многие розиды, напротив, имеют гипантий, внутренняя поверхность которого нередко выделяет нектар.

У астерид, как и у розид, тычинки, вероятно, никогда не располагаются по спирали. Чаще всего они расположены в один или два круга. В тех редких случаях, когда представители *Asteridae* имеют цветки с многочисленными тычинками (например, у *Theaceae* — чайных), полиандрия, по-видимому, вторична. У подавляющего большинства астерид гинецей циклический и ценокарпный, причем число плодолистиков не превышает число чашелистиков того же цветка. Полимерный гинецей (как у *Actinidia chinensis* — киви, *Actinidiaceae*) в этой группе, несомненно, вторичен. Даже при очень большом числе плодолистиков (у *Tupidanthus calypttratus* из *Araliaceae* их может быть более 100!) они никогда не располагаются по спирали. У многих представителей семейства *Arosynaceae* (кутровые) завязи плодолистиков свободные, однако есть основания считать, что предки этих растений, как и всех астерид, имели ценокарпный гинецей.

Астериды в целом имеют много общего между собой и по составу вторичных метаболитов, которые, вероятно, играют большую роль в защите растений от патогенных организмов и фитофагов. У многих астерид присутствуют иридоидные соединения¹, которые очень редки за пределами этой группы. У представителей других подклассов двудольных «химическая защита» обычно осуществляется путем накопления других групп веществ: таннинов (дубильных веществ), эллаговой кислоты, алкалоидов, горчичных масел и т.д. Впрочем, корреляции между набором вторичных метаболитов и таксономическим положением растений не абсолютны. Так, в самом крупном семействе астерид — сложноцветные — иридоидные соединения не отмечены. По мнению А.Кронквиста, приобретение астеридами нового класса защитных соединений, к которым не были приспособлены фитофаги, предопределило эволюционный успех этой группы, диверсификация которой произошла несколько позже, чем диверсификация магнолиид и розид. Сложноцветные, занявшие важное место в биосфере еще позже, чем астериды в целом, имеют уже новый набор вторичных метаболитов. Для них характерны полиацетилены и сесквитерпеновые лактоны.

¹ Иридоидные соединения — производные терпеноида гераниола. Терпеноиды — производные терпенов — ненасыщенных углеводородов, которые можно представить как продукты полимеризации изопрена, хотя путь их биосинтеза иной.

Традиционно спайнолепестные двудольные по числу кругов в цветке делили на две большие группы: «четырехкруговые» и «пятикруговые». Пятикруговые спайнолепестные имеют два круга андроея (как *Ericaceae* — вересковые) или вследствие редукции наружного круга андроея один круг тычинок, противоположащих лепесткам (*Primulaceae* — первоцветные). У четырехкруговых спайнолепестных тычинки в одном круге и чередуются с лепестками. Большинство пятикруговых спайнолепестных форм объединено сейчас в широко понимаемый порядок *Ericales*, к которому приходится относить и отдельные четырехкруговые формы (например, *Polemoniaceae* — синюховые — рис. 287, *П*). Это указывает на сложную картину эволюции андроея в подклассе *Asteridae*.

5.5.1. *Ordo Ericales* — порядок верескоцветные

К порядку относят около 20 семейств, в том числе *Marcgraviaceae* — маркгравиевые (7/130, рис. 287, *А—Б*); *Balsaminaceae* — бальзаминовые (2/950, рис. 287, *Г—Ж*); *Fouquieriaceae* — фукьериевые (1/11); *Polemoniaceae* — синюховые (20/360); *Styracaceae* — стираксовые (11/150); *Diapensiaceae* — диапенсиевые (5/13); *Lecythidaceae* — лецитисовые (25/310, рис. 287, *Т*); *Sapotaceae* — сапотовые (35—75/800); *Primulaceae* — первоцветные (65/2 450, рис. 287, *Ф—Щ*); *Ebenaceae* — эбеновые (4/500, рис. 287, *У*); *Symplocaceae* — симплоковые (1/320); *Theaceae* — чайные (7/200, рис. 287, *Р—С*); *Ericaceae* — вересковые (124/4 050, включая *Empetraceae* — водяниковые, *Rybolaceae* — грушанковые и *Monotropaceae* — поддельниковые, рис. 287, *З—О*); *Actinidiaceae* — актинидиевые (3/350); *Sarraceniaceae* — саррацениевые (3/20); *Roridulaceae* — роридуловые (1/2). Верескоцветные распространены преимущественно в субтропических и умеренных широтах Северного полушария, есть и тропические группы — лецитисовые, сапотовые, симплоковые, маркгравиевые; немало представителей первоцветных, синюховых, диапенсиевых и вересковых свойственно горным и арктическим районам. Среди семейств порядка только южноафриканские роридуловые являются узкими эндемиками, остальные семейства распространены довольно широко.

Представители порядка — деревья и кустарники, реже травы (бальзаминовые, синюховые, часть первоцветных, некоторые вересковые и диапенсиевые), подушковидные растения (некоторые вересковые, диапенсиевые и первоцветные), иногда лианы (маркгравиевые и актинидиевые). Среди древесных представителей преобладают вечнозеленые растения, листопадные формы редки (например, *Diospyros* — хурма из семейства эбеновые; часть стираксовых). Своеобразную «кактусовидную» жизненную форму имеют характерные для пустынь юго-запада Северной Америки фукьерии — деревья или кустарники со слабо разветвленными стволами; удлинённый побег несет многочисленные колючки, образующиеся из черешков листьев; в пазухах колючек — укороченные побеги с неколючими листьями; листья мелкие, цельнокрайние, обычно вырастают после дождя и быстро опадают, когда почва высыхает. В порядке есть и водные растения, например *Hottonia* (турча) из первоцветных. Саррацениевые и роридуловые — специализированные насекомоядные растения, причем, как и в порядках *Caryophyllales* и *Lamiales*, близкие семейства насекомо-

ядных растений имеют разные типы ловушек: у саррацениевых — кувшинчатые ловчие листья, у *Roríduła* (роридулы) — клейкие волоски на листьях.

Для представителей порядка очень характерна микориза, причем у вересковых семена обычно не прорастают без участия гриба-микоризообразователя, а часть представителей этого семейства (например, *Monótropha* — подбельник) — бесхлорофилльные микопаразиты. Растения *Monotropsis odoráta* (монотропис пахучий) вообще не появляются на поверхности почвы, весь их цикл развития (как и у некоторых микопаразитических орхидей) проходит в подстилке. Для *Ardisia* (ардисия) и близких родов первоцветных характерно образование на листьях и других органах узелков, в которых обитают симбиотические бактерии.

Ткани верескоцветных богаты таннинами (вспомим хотя бы вяжущие плоды хурмы и листья *Thea* — чайного куста), многие представители содержат также алкалоиды и типичные для астерид иридоидные соединения. Представители семейства сапотовые часто имеют млечный сок, который застывает, образуя каучукоподобное вещество — гуттаперчу; *Palaquium gutta* (гуттаперчевое дерево) из этого семейства долгое время культивировали как промышленный каучуконос. У *Stryax benzoin* (стиракс бензойный) часто развиваются раневые смоляные вместилища, содержимое которых известно как «бензойная смола». Смолистая древесина встречается и у вересковых. Ядровая древесина некоторых африканских видов хурмы отличается своеобразным черным цветом.

Листья простые (но у синюховых бывают сложными), обычно очередные и цельные, цельнокрайние или с хрящеватыми зубцами, без прилистников (за исключением актинидиевых). У вересковых встречается несколько типов листьев: типичный плоский лист (как у *Vaccinium uliginósum* — голубика), «эрикоидный» лист с подвернутыми на нижнюю сторону краями (*Empetrum* — водяника, *Callúna* — вереск), игловидный лист, внешне напоминающий хвоинку сосновых (*Erica* — эрика, *Harrimanella* — гарриманелла) и линейный лист с влагалищным основанием и параллельным жилкованием, внешне похожий на лист однодольных (*Dracophyllum* — змеелистник). Подобные листья свойственны в основном растениям, живущим в условиях недостатка воды, тогда как вересковые чаще всего живут в условиях ее избытка¹. Одно из наиболее распространенных объяснений этого состоит в том, что эрикоидный габитус связан с нехваткой азотистых соединений в местах произрастания вересковых (оксифиты, см. т. 3). Для многих верескоцветных характерно плотное рыжеватое опушение нижней стороны листа и молодых побегов.

Цветки обычно одиночные или собранные в немногочетковые соцветия, пентамерные и часто 5-круговые, обоеполые, редко однополые (как хурма и некоторые вересковые), актиноморфные (зигоморфные у бальзаминовых — рис. 287, В—Д, некоторых синюховых и вересковых). В соцветии маркгравиевых часть брактеей преобразована в нектароносные кувшинчики (рис. 287, А, Б). У бальзаминовых и маркгравиевых есть экстрафлоральные нектарники на листьях. Крупные цветки чайных и лецитисовых часто имеют полимерный околоцветник и/или андроцей (у *Gustavia* — густавия — из лецитисовых тычинок больше тысячи).

¹ Избыток воды даже на верховых болотах не является постоянным, поскольку летом верхняя часть торфа, где в основном расположены всасывающие корни, может сильно высыхать.

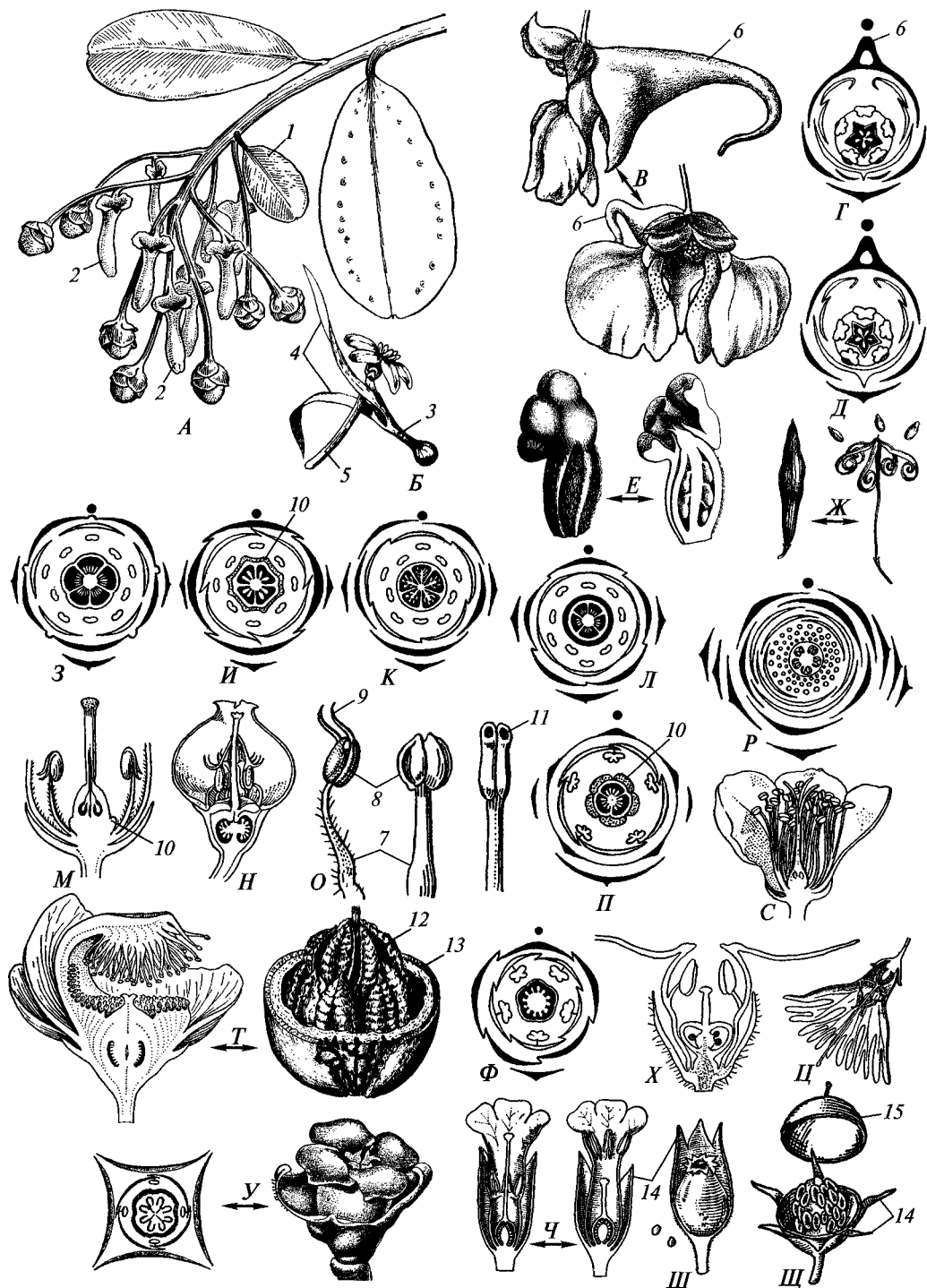


Рис. 287. Ericales:

А, Б — Marcegraviaceae: А — соцветие *Norantea pedunculáris*, Б — цветок *Souroubea exauriculáta* с приближенным к нему кроющим листом; В—Ж — *Impatiens* (Balsaminaceae): В — цветок *I. nolitángere* сбоку и спереди, Г — диаграмма цветка *I. glandulífera*, Д — диаграмма цветка *I. scábrida*, Е — андроцей и гинецей *I. balsámina*, внешний вид и продольный разрез, Ж — невоскрывшийся и вскрывшийся плод *I. nolitangere*; З—О — Ericaceae: диаграммы цветков *Ledum palustre* (З), *Erica carnea* (И), *Rhododendron hirsútum* (К), *Vaccinium vitis-idaea* (Л), М — продольный разрез цветка *Arctostáphylos uva-ursi*, Н — продольный разрез цветка черники *Vaccinium myrtillus*, О — тычинки вересковых, слева направо: *Andrómeda polifolia*, *Loiseleuria procumbens*, *Rhododendron hirsútum*; П — диаграмма цветка *Polemonium* (Polemoniaceae); Р, С — Theaceae: Р — диаграмма цветка *Camellia japónica*, С — продольный разрез цветка *C. sinensis*; Т — Lecythidaceae: слева — продольный разрез цветка *Couroupita guineensis*, справа — плод *Bertholletia excelsa* с отделившейся крышечкой; У — Ebenaceae: слева — диаграмма функционально женского цветка *Embryópteris* sp., справа — цветок *Diospyros lotus*; Ф—Щ — Ericaceae: Ф — диаграмма цветка *Prímula acáulis*, Х — продольный разрез цветка *Andróсace chamaejasme*, Ц — продольный разрез цветка *Soldanella alpína*, Ч — два типа цветков с разной длиной тычинок и пестика у *Primula elatior*, Ш — раскрывшаяся зубчиками коробочка и семена *Primula veris*, Щ — раскрывшаяся крышечкой коробочка *Anagallis arvensis*; 1 — кроющий лист цветка; 2 — кроющий лист цветка, смещенный на цветоножку и преобразованный в трубчатый нектарник; 3 — нектароносный шпорец кроющего листа; 4 — ремневидные лопасти кроющего листа; 5 — цветоножка; 6 — шпорец, образованный одним из чашелистиков; 7 — тычиночная нить; 8 — пыльник; 9 — придатки пыльника; 10 — нектарный диск; 11 — дырочки, которыми вскрывается пыльник; 12 — семя; 13 — перикарпий; 14 — чашечка; 15 — крышечка

Околоцветник чаще всего двойной; чашечка обычно раздельнолистная, черепитчатая, причем у чайных часто можно наблюдать органы промежуточного между брактями и чашелистиками строения. Венчик бывает как раздельно-, так и (чаще) спайнолепестным. У *Impatiens* (недотрога) из бальзаминовых 4 лепестка из 5 сростаются попарно. Кроме того, недотрога имеет окрашенную лепестковидную чашечку, и один из чашелистиков образует содержащий нектар шпорец (рис. 287, В—Д).

Тычинки в двух, реже в одном круге или в трех и более кругах; многочисленные тычинки могут быть также собраны в пучки. По-видимому, исходным состоянием для верескоцветных были два круга по 5 тычинок, а однокруговой андроцей возник путем редукции внешнего (синюховые, диапенсиевые) либо внутреннего круга (первоцветные). Представителям семейства лецитисовые присущи различные, часто довольно необычные варианты строения андрогнея. Например, у *Napoleóna* цветки безлепестные, а роль венчика выполняют три наружных круга андрогнея, элементы которых срстаются в многоярусную венчиковидную структуру; у *Couroupita* многочисленные тычинки срстаются в чашевидный андрогнеф, одна из лопастей которого, изгибаясь, нависает над завязью в виде капюшона (рис. 287, Т). Пыльники вскрываются продольными щелями, реже верхушечными порами, как у вересковых и близких к ним семейств. У части вересковых пыльники имеют парные роговидные придатки, отсюда их старинное название *Vicognes* — двурогие. Пыльцевые зерна одиночные или собраны в тетрады (у большинства вересковых и некоторых актинидиевых).

Гинецей синкарпный (например, многие вересковые), лизикарпный (например, первоцветные) или парикарпный (некоторые вересковые), чаще всего из 3—5 плодолистиков. Завязь (см. рис. 236, Д—К) обычно верхняя, иногда полунижняя (симплоковые) или нижняя (лецитисовые, стираксовые, некоторые

вересковые, в частности род *Vaccinium*, куда включают чернику, бруснику и т.п.). Семяпочки обычно с двумя интегументами, но тенуинуцеллятные.

Плод — чаще всего коробочка, реже ягода (актинидия, часть вересковых, эбеновые). Некоторые вересковые (*Gaultheria* — гольтерия) имеют своеобразный «двойной» плод, образованный завязью вместе с разросшейся чашечкой. Некоторые первоцветные и лецитисовые имеют плод-крыночку (коробочку, вскрывающуюся поперечной кольцевой щелью).

Верескоцветные — достаточно естественный порядок, и большинство семейств, относимых к нему в настоящее время, так или иначе соединяли и ранее. В основании порядка, по молекулярным данным, стоят не симплоковые, лецитисовые и чайные, для которых характерны цветки с полимерным андроцеом, а маркгравиевые и бальзаминовые. Этот факт, а также данные о развитии цветка заставляют считать полимерию цветка у верескоцветных вторичной. Морфологи ранее никогда не сближали между собой семейства маркгравиевые и бальзаминовые, хотя между ними много общего, например обоим семействам свойственна тенденция к образованию экстрафлоральных нектарников. В пределах порядка только у представителей этих двух семейств развиты содержащие нектар шпорцы. Трудно расценивать это сходство как случайное совпадение, хотя шпорец маркгравиевых образован прицветником, а шпорец бальзаминовых — чашелистиком.

Представители порядка имеют широкое практическое значение как декоративные (многие первоцветные, синюховые, вересковые), технические и плодовые культуры. Особенно богаты плодовыми растениями тропические сапотовые (*Manilkara zapota* — саподилла, *Pouteria sapota* — мармеладное дерево), эбеновые (хурма), вересковые из подсемейства черничных (*Vaccinioideae*) и актинидиевые («киви» — *Actinidia sinensis*). Трудно переоценить практическое значение *Camelia sinensis*, листья которой используют для получения чая; ранее это растение называли *Thea sinensis*, но сейчас род *Thea* не выделяют из рода *Camelia*.

5.5.2. Ordo Cornáles — порядок кизилоцветные

Порядок насчитывает 6 семейств, в том числе *Cornaceae* — кизилловые (7/105, рис. 288, *И—С*); *Loasaceae* — лоазовые (20/330, рис. 288, *Е—З*); *Hydrangeaceae* — гортензиевые (17/220, рис. 288, *Т—Х*); *Hydrostachyaceae* — гидростахиевые (1/22, рис. 288, *А—Д*). Распространены почти по всему земному шару, от тропиков до Крайнего Севера (виды кизила), слабо представлены в Австралии. Некоторые роды имеют дизъюнктивное распространение, например *Nyssa* (нисса) из кизилловых встречается в Восточной Азии и на востоке Северной Америки. Деревья (иногда крупные), кустарники, травы, иногда лианы.

Гидростахиевые — очень своеобразные африканские (с центром разнообразия на Мадагаскаре) однолетние или многолетние погруженные водные растения с розеткой «листьев» до 50 (100) см длиной. «Листья» (рис. 288, *А*) состоят из узких цилиндрических структур до 2 мм толщиной, которые бывают неразветвленными или чаще однажды- или дваждыперистыми, имеющими до 60 регулярно расположенных пар папоротниковидных перышек; весь «лист»

густо покрыт маленькими чешуйками, в которые заходят проводящие пучки. Не исключено, что так называемые листья гидростихиевых — это видоизмененные побеги. Включение семейства в порядок Cornales основано только на

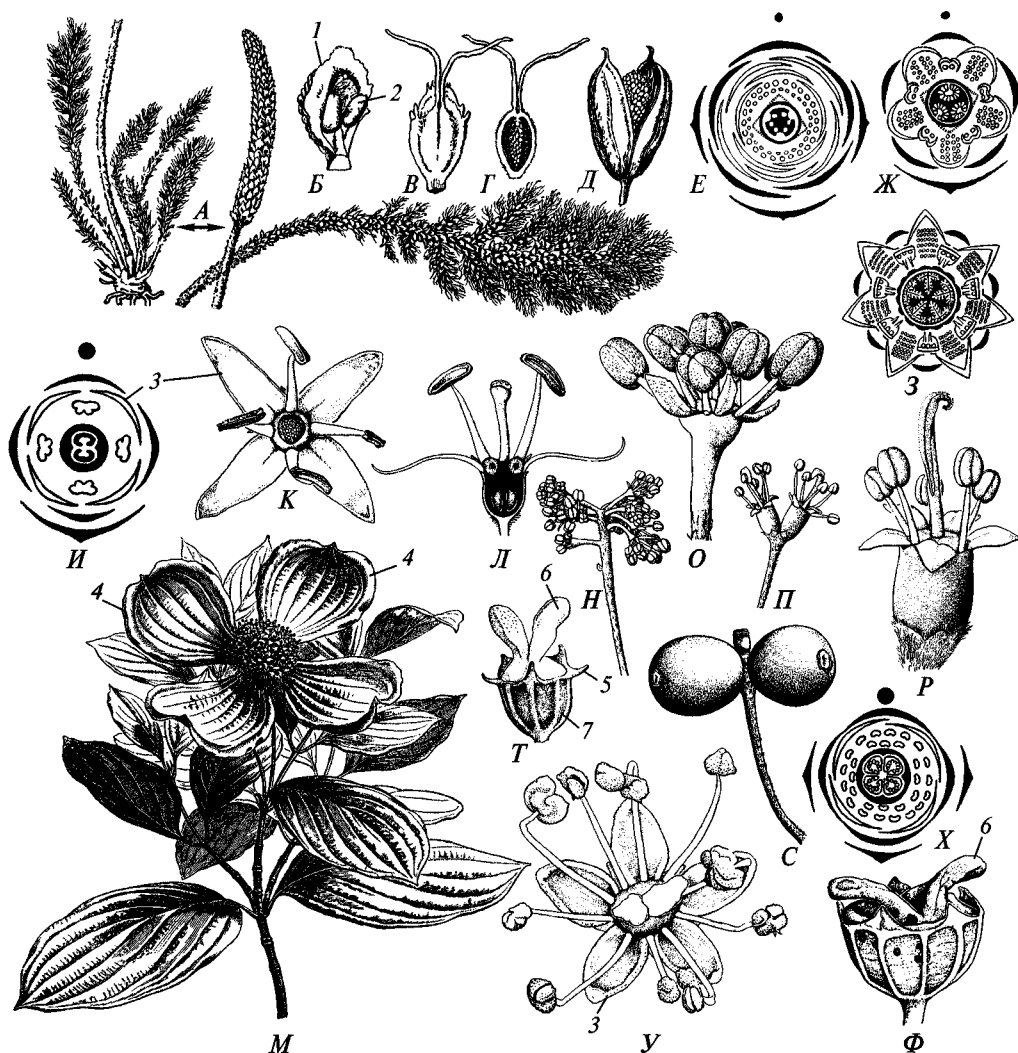


Рис. 288. Cornales:

А—Д — Hydrostachyaceae: А — общий вид растения, колос и «лист» *Hydrostachys longipoda*, Б—Д — *H. verruculosa*: мужской цветок (Б), женский цветок с кроющим листом (В), продольный разрез пестика (Г), вскрывшийся плод (Д); Е—З — Loasaceae: диаграммы цветков *Mentzelia albescens* (Е), *Loasa urens* (Ж), *Cajophora orbignyana* (З); И—С — Cornaceae: И — диаграмма цветка *Cornus mas*, К, Л — вид сверху и продольный разрез цветка *C. stolonifera*, М — ветвь *C. flórida* с соцветием, окруженным четырьмя ярко окрашенными прицветными листьями, Н—С — *Nyssa sylvatica*: мужское соцветие (Н), мужской цветок (О), соцветие из обоеполюх цветков (П), обоеполюх цветок (Р), плоды (С); Т—Х — Hydrangeaceae: Т—Ф — *Hydrangea arborescens*: гинецей и чашечка (венчик и андроцей удалены) (Т), цветок сверху (У), плод (Ф); Х — диаграмма цветка *Philadelphus coronarius*; 1 — кроющий лист цветка; 2 — тычинка; 3 — лепесток; 4 — прицветный лист; 5 — чашелистик; 6 — рыльце; 7 — нижняя завязь

молекулярных данных. Прочие представители порядка имеют очередные или (часто!) супротивные цельные или расчлененные листья всегда без прилистников и древесину с сосудами, имеющими лестничные (кизильные, большинство гортензиевых) или простые (лоазовые) перфорационные пластинки. У многих лоазовых встречаются жгучие волоски, очень напоминающие таковые у крапивы, а также щетинистые волоски, расположенные на подставках — многоклеточных выростах эпидермы, как у бурачниковых.

Соцветия исходно, вероятно, цимозные, но у гидростахиевых — колосья, напоминающие соцветие подорожника. Для многих кизильных характерны компактные соцветия, имитирующие цветок. У части видов кизила (рис. 288, *M*) компактное собрание очень мелких цветков окружено обычно 4 крупными лепестковидными прицветными листьями, причем молекулярно-генетические исследования показали, что лепестковидность брактеев кизила — следствие экспрессии генов, которые в норме определяют формирование настоящих лепестков. У *Davidia* (давидия) из кизильных один обоеполый или женский цветок окружен несколькими сидячими мужскими цветками без околоцветника (которые трудно отграничить друг от друга), а весь псевдангий — двумя крупными лепестковидными брактеевыми.

Цветки обоеполые, реже однополые (немногие гортензиевые, часть кизильных и гидростахиевые), обычно актиноморфные. Краевые цветки в соцветиях части гортензиевых бесполое, с увеличенной лепестковидной чашечкой и бывают зигоморфными. Цветки 4-5(-12)-мерные. Околоцветник исходно двойной, но у гидростахиевых отсутствует, а у части кизильных чашечка (изредка даже весь околоцветник) редуцирована. Венчик обычно раздельнолепестный (спайнолепестный у части лоазовых). Мужской цветок гидростахиевых состоит из одной тычинки. В обоеполых цветках кизильных тычинки в числе лепестков и чередуются с ними, в мужских цветках строение андрогнея более разнообразно. У части гортензиевых и немногих лоазовых тычинки расположены в два (редко даже в один) круга, но у остальных представителей этих семейств андрогней вторично многотычинковый (до 200 тычинок), иногда развита тычиночная трубка. Особенно разнообразны многотычинковые андрогнеи лоазовых: заложение тычинок может быть как центростремительным, так и центробежным, часть тычинок может быть преобразована в лепестковидные, чешуевидные или нектароносные стаминодии.

Тычинки у представителей порядка вскрываются 2 щелями. Пыльцевые зерна (2)3(-6)-борозднооровые (=кольпоратные) или 3-бороздные (=кольчатые). Гинецей ценокарпный, из (2)3—5(12) плодolistиков (иногда псевдомономерный, как у *Nyssa*), завязь обычно нижняя (верхняя или полунижняя у части гортензиевых; у гидростахиевых положение завязи определить нельзя, так как женский цветок состоит только из гинецея). Для многих кизильных и гортензиевых характерен интрастаминальный нектарный диск. Семяпочки унителигмальные и тинуинуцеллятные (красинуцеллятные у части кизильных). У кизильных гинецей синкарпный с одной свисающей семяпочкой в каждом гнезде, а плод — пиренарий. У лоазовых, гортензиевых и гидростахиевых гинецей паракарпный, часто с интрузивными плацентами, или синкарпный, часто с многочисленными семяпочками, а плоды чаще всего коробочки.

В составе подкласса *Asteridae* есть несколько семейств, представителей которых (преимущественно деревья и кустарники) ранее сближали с *Cornaceae*

или включали в это семейство, в том числе и на основании сходства в строении цветка и плода. Сейчас их, вместе с рядом других форм, относят к небольшим не рассматриваемым нами порядкам *Garryales* — *гарриецветные* и *Aquifoliales* — *падубоцветные*. Однако особенно много растений с цветками и плодами, похожими на таковые кизиловых, среди представителей порядка *Apiales*.

5.5.3. Ordo Apiales vel Araliáles — порядок аралиецветные

Порядок насчитывает 7 семейств, в том числе *Pennantiaceae* — пеннантиевые (1/4, рис. 289, А), *Torricelliaceae* — торричеллиевые (3/10, рис. 289, Б, В), *Araliaceae* — аралиевые (50/1 450, рис. 289, И—Л), *Pittosporaceae* — смолосемянниковые (10/200, рис. 289, Г—З), *Umbelliferae*, или *Apiaceae*, — зонтичные (430/3 700, рис. 289, М—У). Аралиецветные распространены по всему земному шару, но аралиевые и смолосемянниковые наиболее разнообразны в тропиках, а зонтичные — в субтропиках, умеренной зоне и в горных областях.

Представители порядка в тропиках и отчасти субтропиках — деревья, кустарники, древесные лианы, травы; зонтичные умеренных и холодных областей — в основном травы. Сосуды с простыми или лестничными перфорационными пластинками. Для аралиевых, зонтичных и смолосемянниковых характерны схизогенные секреторные каналы и вместилища, содержащие эфирные масла и смолы; для этих трех семейств, образующих «ядро» порядка, характерно также отсутствие типичных для астерид в целом иридоидных соединений. Листорасположение в основном очередное. Листья большинства аралиевых, зонтичных и торричеллиевых стеблеобъемлющие. Для одних представителей порядка характерны различным образом расчлененные, нередко крупные листья (большинство зонтичных, аралиевых), а для других — простые цельные (часто цельнокрайние) листья, например смолосемянниковые, *Bupleurum* — володушка из зонтичных, пеннантия, *Melanophylla* из торричеллиевых. Своеобразные цельные щитовидные листья имеет *Hydrocotyle* (щитолистник) из аралиевых.

Строение соцветий весьма разнообразно. Терминальный цветок может быть развит или (чаще) отсутствует. Для зонтичных и многих аралиевых характерны элементарные соцветия зонтики (реже головки), которые обычно собраны в более сложные, иногда очень крупные соцветия (у многих зонтичных — в сложные зонтики). Околоцветник краевых цветков зонтика некоторых *Umbelliferae* может быть увеличен, привлекая внимание опылителя к соцветию в целом. Явления синорганизации в компактных соцветиях особенно выражены у зонтичных из подсемейства *Saniculoideae* (подлесниковые), где окружающие головку прицветные листья могут быть ярко окрашены; у *Petagnia* к завязи терминального женского цветка прирастают цветоножки боковых мужских цветков.

Типичный для порядка план строения цветка (рис. 289, В, И, Л, Н, О, П) выражен у большинства зонтичных, многих аралиевых и отчасти торричеллиевых. Это цветок с двойным пентамерным околоцветником, с небольшой, иногда совершенно незаметной чашечкой, раздельнолепестным, раскрытым во время цветения венчиком, с 5 тычинками, которые чередуются с лепестками, с 2—5

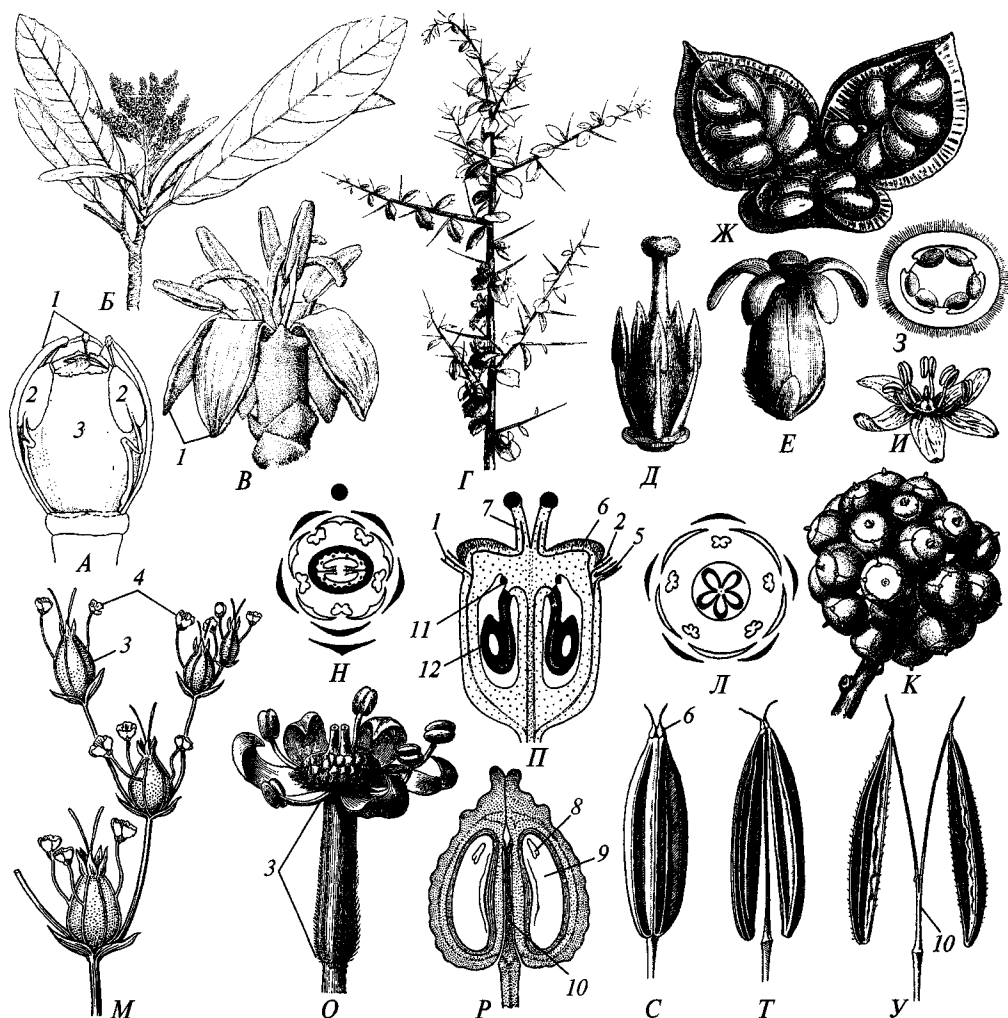


Рис. 289. Apiales:

А — *Pennantia baylisiána* (Pennantiaceae): цветок сбоку, два лепестка и одна тычинка удалены; В — *Melanophylla angustior* (Torricelliaceae): побег с соцветием и цветком; Г — 3 — *Pittosporaceae*: Г — Е — *Citriobátus multiflorus*: цветущая ветвь с колючками (Г), цветок с удаленным околоцветником (Д), внешний вид цветка (Е); Ж, 3 — *Pittosporum tóbira*: вскрывшаяся коробочка и поперечный срез одногнездной верхней завязи; И — Л — *Araliaceae*; И, К — цветок и плоды *Hédera helix*, Л — диаграмма цветка *Aralia édulis*; М — У — *Umbelliferae*: М — соцветие *Petagnia saniculifolia* с цветоножками мужских цветков, приросшими к завязям женских, Н — диаграмма цветка *Laser trlóbum*, О — цветок *Scandix pecten-véneris*, П — общая схема строения гинецея зонтичных на продольном срезе, Р — продольный срез плода *Contium maculátum*, С — У — плод *Myrrhis odoráta* на разных стадиях разделения мерикарпиев; 1 — лепесток; 2 — тычинка; 3 — завязь; 4 — мужской цветок; 5 — чашелистик; 6 — стилоподий; 7 — стилодий; 8 — зародыш семени; 9 — эндосперм; 10 — колонка; 11 — стерильная семяпочка; 12 — фертильная семяпочка

плодолистиками, формирующими нижнюю или полунижнюю завязь; число гнезд завязи по числу плодолистиков (иногда гинецей псевдомономерный), в каждом гнезде одна свисающая фертильная унитегмальная красси- или тену-

инуцеллярная семяпочка (может быть еще одна стерильная); свободные стилодии (или столбик) расширены при основании в *стилоподий*, который слит с нектарным диском.

Отклонения от этого плана строения нередки у аралиевых и в основном, вероятно, вторичны. Так, лепестки части аралиевых постгенитально (редко конгенитально, как у *Tupidanthus* — тупидантуса) срстаются в опадающий при распускании цветка колпачок — калиптру. Если венчик при цветении раскрывается и не опадает, то в бутоне лепестки могут быть очень плотно створчато соединены своими краями (венчик выполняет в бутоне защитную функцию, так как чашечка сильно редуцирована — эта особенность может быть примитивной для порядка, так как похожее строение имеет и венчик пеннантии). У некоторых аралиевых увеличена мерность цветка, причем иногда число тычинок не всегда равно числу лепестков. Наиболее выделяется в этом отношении тупидантус, у которого число тычинок может достигать 172, а число плодолистиков — 138. Цветоложе тупидантуса многократно складчатое. Это позволяет довольно компактно разместить все органы так, что андроцей и гинецей остаются однокруговыми. Для немногих аралиевых характерна полиандрия с увеличением числа кругов тычинок.

Один из представителей аралиевых (гавайская *Tetraplasandra gymnocarpa*) имеет верхнюю завязь, и есть веские основания считать, что верхняя завязь в данном случае возникла вторично из (полу)нижней. Цветки с близким планом строения и верхней завязью имеет пеннантия (рис. 289, А). Так как пеннантия занимает базальное положение на молекулярно-филогенетических деревьях *Apiales*, то здесь верхняя завязь может быть исходным признаком. Плоды большинства представителей порядка нескрывающиеся (но могут распадаться на мерикарпии — рис. 289, Т—У), с числом семян по числу гнезд завязи (реже, если гинецей псевдомономерный, односеменные). Они могут быть сухими или сочными. Во внутренней части перикарпия может быть развит слой механической ткани. Его наличие или отсутствие, как и другие особенности строения плода, очень важны в систематике порядка.

Смолосемянниковые (рис. 289, Г—З) резко отличаются от аралиевых и зонтичных по строению репродуктивных органов. Цветки обычно с хорошо развитой опадающей после цветения чашечкой; лепестки при основании нередко сросшиеся в трубку, гинецей из 2-3(5) плодолистиков с простым столбиком и головчатым или лопастным рыльцем, завязь верхняя, обычно одногнездная, с несколькими или чаще многочисленными семяпочками на постенных плацентах. Плод — коробочка или ягода.

Для аралиецветных характерны семена с обильным эндоспермом и маленьким, часто недифференцированным к моменту диссеминации зародышем. Проростки обычно с двумя семядолями, но в нескольких группах зонтичных независимо возникла односемядольность, а у *Pittósporum* может быть до пяти семядолей.

Много сложных проблем остается в систематике самых крупных семейств порядка — зонтичные и аралиевые. Наиболее ярко характерные признаки зонтичных выражены у представителей подсемейства *Apioideae*, к которому относят целый ряд важных для человека растений (*Dáucus* — морковь, *Petroselinum* — петрушка, *Anethum* — укроп, *Foeniculum* — фенхель, *Apium* — сельдерей, *Coriandrum* — кориандр, *Carum* — тмин). Это прежде всего сухой плод-вис-

лоплодник (распадающийся на 2 мерикарпия, прикрепленных на верхушке к ветвям центральной колонки), отсутствие склеренхимы во внутренней части перикарпия, важно также наличие и определенный характер расположения схизогенных секреторных каналов в перикарпии. Большая часть типичных зонтичных — травы; характерны сложные зонтики. Типичные представители аралиевых имеют нераспадающийся, обычно сочный плод с механической тканью во внутренней части перикарпия (пиренарий) или без нее (ягода); в отличие от зонтичных число плодолистиков часто равно числу лепестков; жизненные формы разнообразны, но преобладают древесные растения; сложные зонтики не характерны. Есть большое число растений, которые в разных комбинациях сочетают черты типичных зонтичных и аралиевых. Молекулярные данные заставили несколько пересмотреть границы между двумя семействами. Например, род *Hydrocotyle* перенесен в семейство аралиевые. Считают, что зонтичные связаны в своем происхождении с аралиевыми.

Идея о близости смолосемянниковых к аралиевым и зонтичным была высказана более 100 лет назад на основании сходства в анатомическом строении вегетативных органов, в частности наличия схизогенных секреторных каналов. Позже были получены дополнительные подтверждения родства этих групп, в том числе из области сравнительной биохимии, эмбриологии и, наконец, молекулярной филогенетики. Смолосемянниковые определенно ближе к зонтичным и аралиевым, чем торричелиевые. Было высказано мнение, что смолосемянниковые ближе к зонтичным, чем зонтичные к аралиевым, но этот вопрос не решен окончательно.

Возможны два взгляда на морфологические особенности смолосемянниковых. 1. Хотя верхнюю завязь и плод-коробочку традиционно считают примитивными особенностями, эти признаки появились у смолосемянниковых вторично, а их предки имели (полу)нижнюю завязь и плод пиренарий, как современные торричелиевые и многие аралиевые. 2. Морфология смолосемянниковых отражает существенные особенности древнейших представителей *Apiales*, а сходство в строении цветков, плодов и листьев между зонтичными, аралиевыми и торричелиевыми — результат параллельной эволюции. Наконец, у аралиевых и зонтичных многогнездная часть завязи представлена синасцидиатной зоной гинецея, а семяпочка прикреплена в месте перехода к очень короткой симпликатной зоне. У смолосемянниковых иногда также развита свободная от плацент синасцидиатная зона, а семяпочки расположены в очень мощной симпликатной зоне. Отличия смолосемянниковых от других семейств связаны с варьированием пропорций между размером симпликатной и синасцидиатной зон.

Аралиевые и зонтичные имеют много общего с семейством *Cornaceae* из порядка *Cornales*: обычно небольшие цветки, тенденция к формированию компактных (элементарных) соцветий, имитирующих один цветок, тенденция к редукции чашечки, раздельнолепестный венчик, однокруговой андроцей, нектарник, расположенный внутри от андрогнея, нижняя или полунижняя завязь, синкарпный гинецей с одной фертильной семяпочкой в каждом гнезде, семяпочка свисающая, унитегмальная, нескрывающиеся плоды, нередко типа пиренария (у кизиловых и многих аралиевых), семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. Многие авторы предполагали родство между двумя группами. Некоторые роды, относимые теперь к *Apiales* (напри-

мер, *Melanophylla*), ранее нередко включали в семейство Cornaceae. Молекулярные признаки говорят, однако, о том, что порядок Apiales ближе к Asterales и особенно Dipsacales, чем к Cornales. Представители Cornales в современном понимании отличаются от Apiales тенденцией к супротивному листорасположению, нередко тетрамерными цветками, отсутствием схизогенных секреторных вместилищ и биохимическими особенностями.

Можно предположить, что признаки цветка и плода, положенные ранее в основу выделения семейства Cornaceae, или, по крайней мере, часть из них отражают особенности, примитивные для астерид в целом (плезиоморфии). Это в первую очередь раздельнолепестный венчик, мелкие цветки с небольшим числом частей и, возможно, наличие нектарного диска и нижняя завязь. Если это так, то спайнолепестность возникла независимо по крайней мере в 4 крупных группах астерид (Ericales; Asterales; Dipsacales; Lamiales+Gentianales). Однако не следует считать, что предки астерид (или хотя бы порядка Cornales) непременно имели цветки и плоды, очень похожие на таковые у современных Cornaceae. Не исключено, что архаичными для астерид особенностями являются многосеменные плоды типа коробочек и, возможно, андроцей из 2 кругов тычинок (как у части современных Hydrangeaceae из порядка Cornales). В любом случае очевидно, что эволюция астерид изобиловала параллелизмами.

5.5.4. Ordo Dipsacáles — порядок ворсянкоцветные

Небольшой порядок насчитывает 6 семейств, в том числе Adoxaceae — адоксовые (4/165, включая *Sambucus* — бузина и *Viburnum* — калина; рис. 290, A—B); Caprifoliaceae — жимолостные (10/250, рис. 290, Г—Д); Dipsacaceae — ворсянковые (8/250, рис. 290, E) и Valerianaceae — валериановые (13/350, рис. 290, Ж). Представители порядка распространены прежде всего в умеренных и субтропических районах, преимущественно в Северном полушарии и Андах; ворсянковые отсутствуют в Америке. Ворсянкоцветные — это кустарники (редко небольшие деревья), древесные лианы, многолетние травы, редко однолетники. Листья обычно супротивные, иногда стеблеобъемлющие и тогда попарно срастающиеся основаниями (например, у *Lonicera caprifolium* — каприфоли из жимолостных). Цветки в типе собраны в цимозные соцветия, пазушные (как у многих жимолостных) или верхушечные (прочие семейства порядка). У ворсянковых соцветие очень компактное, внешне сильно напоминает корзинку сложноцветных, часто с увеличенными краевыми цветками. Цветки обоеполые (реже раздельнополые), с 5(4)-мерным двойным околоцветником, актиноморфные или почти актиноморфные (адоксовые) или чаще зигоморфные либо, как у валерианы, асимметричные. У ворсянковых и некоторых других представителей порядка цветки с подчашием. Для валериановых характерна редукция или видоизменение чашечки, которая может формировать летучку при односеменном плоде (конвергентное сходство со сложноцветными). Венчик спайнолепестный, иногда двугубый. Тычинки в одном круге, исходно в числе лепестков и чередующиеся с ними, но у адоксы тычинки продольно расщеплены надвое, а у многих других представителей порядка тычинок меньше, чем лепестков. Плодолистиков 2—5 (но в ряде случаев фертилен лишь один из них), завязь обычно нижняя. Плоды сочные или сухие,

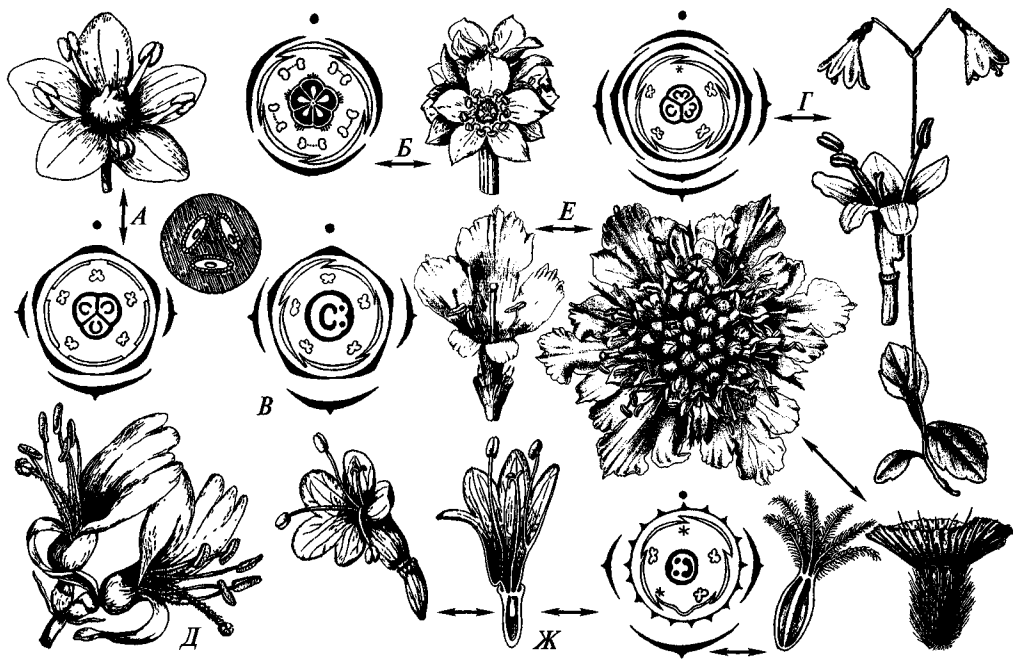


Рис. 290. Dipsacales:

A—B — Adoxaceae: A — цветок, его диаграмма и поперечный срез плода Sambucus nigra, Б — соцветие и диаграмма цветка Adoxa moschatellina, В — диаграмма цветка Viburnum lantana; Г, Д — Caprifoliaceae: Г — диаграмма цветка, отдельный побег и цветок Linnaea borealis, Д — соцветие Lonicera nigra; E — Dipsacaceae: соцветие, краевой цветок и плод Scabiosa graminifolia; Ж — Valerianaceae: цветок Valeriana officinalis сбоку и в продольном разрезе, диаграмма цветка, плод

вскрывающиеся или чаще нескрывающиеся. У видов *Lonicera* (жимолость) пазушные элементарные соцветия часто в виде дихазиев с редуцированным терминальным цветком; завязи двух боковых цветков частично (как у *L. xylosteum*) или полностью (как у *L. caerulea*) сростаются друг с другом, а после цветения развивается сочное соплодие из двух плодов. В состав соплодий части жимолостей входят и сочные прицветнички. Dipsacales — весьма естественный порядок, объем которого мало изменился после появления молекулярных данных.

5.5.5. Ordo Asteráles — порядок астровые

Порядок объединяет 10 семейств, в том числе Campanulaceae — колокольчиковые (90/2 550, рис. 291, *A—3*); Stylidiaceae — стилидиевые (5/275, рис. 291, *П, Р*); Menyanthaceae — вахтовые (5/62); Goodeniaceae — гудениевые (12/420, рис. 291, *И—О*); Compósitae, или Asteraceae, — сложноцветные, или Астровые (1 600/25 000, рис. 292). Один из самых крупных порядков цветковых растений, поскольку к нему относят крупнейшее семейство сложноцветные. Прочие семейства порядка (за исключением колокольчиковых) бедны видами и распространены преимущественно в Южнотихоокеанском регионе и Авст-

ралии. Лишь вахтовые широко встречаются в Северном полушарии. Астроцветные — молодой порядок, ископаемые остатки его представителей широко появляются лишь в неогене.

Представители порядка — в основном травы, реже кустарники или деревья. Водные формы встречаются у вахтовых (род *Nymphoides* — щитolistник, в нецветущем состоянии похожий на водокрас или мелкую кувшинку), колокольчиковых и сложноцветных. Есть лианы (как *Mutisia* из сложноцветных), а также подушковидные растения (представители стилидиевых и сложноцветных). Своеобразна гавайская *Brighamia* — брайамия (колокольчиковые), растущая в трещинах скал: ее мясистый стебель сильно утолщен в нижней части, а сверху несет розетку листьев; такое строение позволяет выдерживать силь-

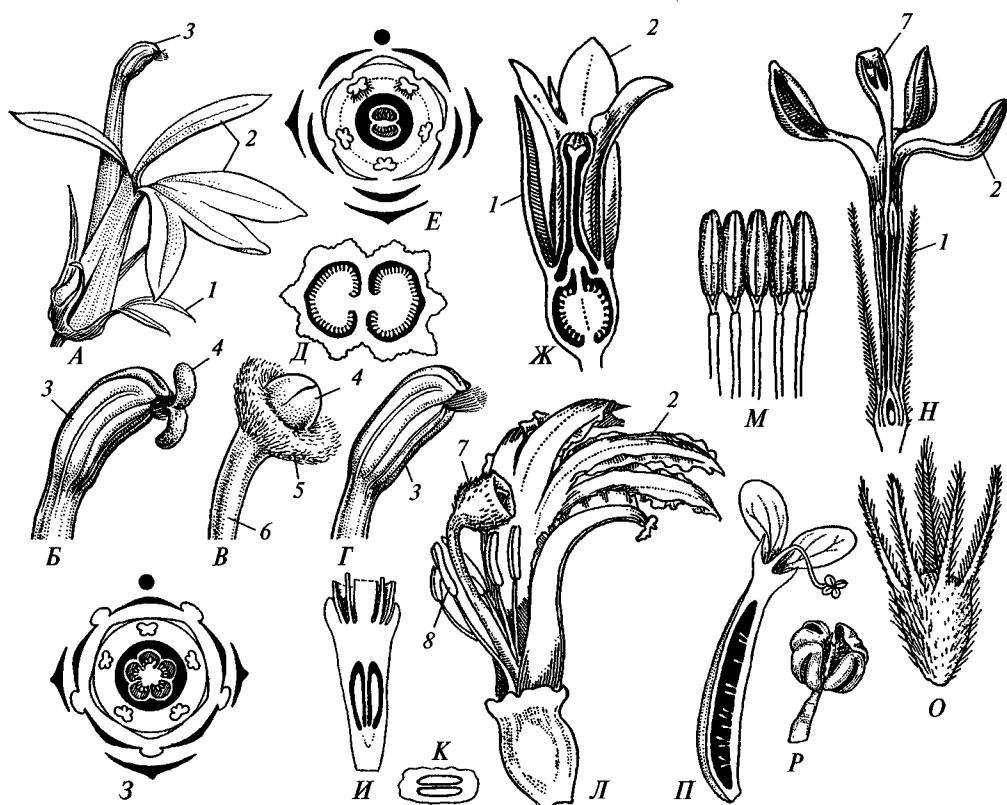


Рис. 291. Asterales:

А—З — Campanulaceae: А—Д — *Lobelia cardinalis*: А — внешний вид цветка, Б — выступающее из тычиночной трубки раскрывшееся рыльце, В — верхушка столбика с нераскрывшимся рыльцем, Г — верхняя часть андроеца (два пыльника на верхушке с пучком волосков), Д — поперечный срез завязи, Е — диаграмма цветка *L. cordigera*, Ж — продольный разрез цветка *L. inflata*, З — диаграмма цветка *Campanula medium*; И—Л — *Scaevola plumieri* (Goodeniaceae): И — продольный разрез нижней завязи, К — поперечный срез завязи, Л — внешний вид цветка; М—О — *Brunonia australis* (Goodeniaceae): М — андроец в развернутом виде, Н — продольный разрез цветка, О — плод с остающейся чашечкой; П, Р — *Stylidium adnatum* (Stylidiaceae): П — продольный разрез цветка, Р — гиностемий; 1 — чашелистик; 2 — лепесток; 3 — трубка, образованная пыльниками; 4 — рыльце; 5 — кольцо волосков; 6 — столбик; 7 — пыльцевая чаша; 8 — пыльник

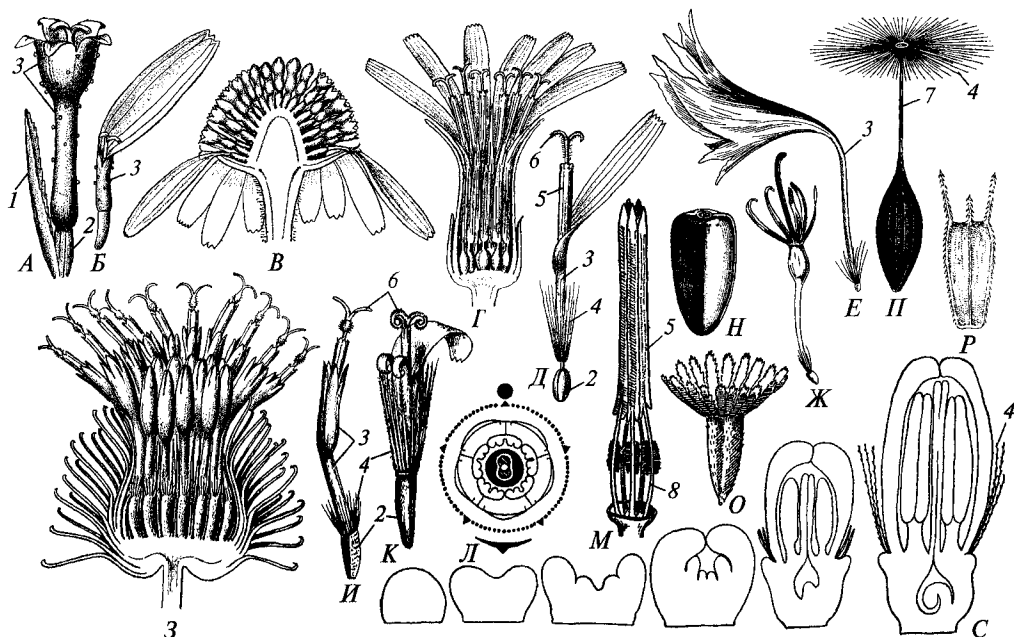


Рис. 292. Compositae:

А — В — *Chamæmelum nobile* (*Anthemis nobilis*): А — трубчатый обоеполый цветок без паппуса, В — краевой ложноязычковый женский цветок без паппуса, В — продольный разрез корзинки с краевыми ложноязычковыми и центральными трубчатыми цветками; Г, Д — *Lactuca serriola*: продольный разрез корзинки, в которой все цветки язычковые (Г), цветок (Д); Е, Ж — *Centaurea cyanus*: краевой бесполой воронковидный (Е) и центральный трубчатый (Ж) цветки; 3, И — *Arctium lappa*: продольный разрез корзинки, все цветки в которой трубчатые (3), цветок (И); К — двугубый цветок *Nassauvia spicata*; Л — диаграмма трубчатого цветка *Arnica*; М — андроцей *Carduus crispus* (бодяка); Н — плод *Helianthus annuus*; О — плод *Galinsoga parviflora*; П — плод *Lactuca serriola*; Р — плод *Bidens tripartita*; С — последовательные стадии развития цветка *Taraxacum kok-saghyz*, в продольном разрезе; 1 — кроющий лист цветка; 2 — завязь; 3 — трубка венчика; 4 — паппус; 5 — трубка, образованная пыльниками; 6 — рыльце; 7 — носик плода; 8 — свободные тычиночные нити

ные порывы ветра, при которых растение не ломается, а раскачивается как игрушка «ванька-встанька». Среди сложноцветных есть стеблевые и листовые суккуленты, а также пальмовидные розеточные деревья; все эти жизненные формы, наряду с травами «обычного» облика, встречаются в роде *Senecio* (крестовник). Некоторые колокольчиковые и сложноцветные имеют запасующие клубни (например, *Helianthus tuberosus* — топинамбур). Ткани часто содержат эфирных масел, некоторые сложноцветные и колокольчиковые имеют млечный сок. Наиболее существенная биохимическая особенность порядка — полимер фруктозы инулин и родственные ему соединения в качестве запасного вещества вместо крахмала. Листья очередные, реже супротивные, без прилистников; простые, цельные или различным образом расчлененные (порой очень сильно, как у многих видов *Artemisia* — полыней из сложноцветных).

Цветки обычно обоеполые, энтомофильные (некоторые сложноцветные, например полынь, *Ambrosia* — амброзия — вторично анемофильны); пентамерные (реже 4—6-мерные) и 4-круговые. У некоторых колокольчиковых

(*Jasione* — букашник), гудениевых (*Brunonia* — брунония) и у всех сложноцветных развиваются компактные соцветия корзинки, окруженные оберткой из прицветных листьев. Внутри корзинки нередко имеет место дифференциация цветков: краевые цветки женские или бесплодные, но с крупным венчиком. Иногда корзинки, в свою очередь, образуют компактные собрания (см. рис. 219).

Околоцветник в типе двойной, но у сложноцветных чашечка редуцирована либо чаще видоизменена в паппус — пучок волосков или щетинок. Паппус в процессе развития цветка обычно закладывается позже венчика. Венчик обычно спайнолепестный, закладывается в виде единого меристематического кольца (раннее конгенитальное срастание). Он может быть актиноморфным, как в трубчатых цветках сложноцветных или в цветках *Campánula* (колокольчиков). Цветки с зигоморфным венчиком составляют 3 группы. В первой группе трубка разомкнута с одной стороны, как у *Lobelia* из колокольчиковых (см. рис. 291, *A, E*) и у многих гудениевых (см. рис. 291, *Л*), а также в язычковых цветках сложноцветных, где отгибы всех 5 лепестков срастаются почти нацело. Есть формы с двугубым венчиком, где 2 лепестка образуют верхнюю губу, а 3 — нижнюю (иногда 1 лепесток в верхней губе, а 4 в нижней). Если верхняя губа редуцирована и отгиб образован 3 сросшимися лепестками, то цветок называется ложноязычковым. У сложноцветных с язычковыми цветками все цветки в корзинке язычковые (например, *Taraxácut* — одуванчик), а ложноязычковые цветки обычно находятся в одной корзинке с трубчатыми, располагаясь по ее краю (например, *Helianthus* — подсолнечник). Для вахтовых характерны бахромчатые лепестки. У многих представителей порядка есть интрастаминальный нектарный диск.

Тычинки обычно в числе лепестков, прикрепленные к цветоложу, часто слипаются друг с другом пыльниками. В отличие от многих ясноткоцветных зигоморфия венчика не коррелирует здесь с редукцией части тычинок, что, вероятно, связано с иными преобладающими способами опыления. Представители многих семейств имеют своеобразный механизм опыления, который связан с вторичным преподношением пыльцы. В распространении пыльцы тычинки принимают участие лишь на первом этапе, а затем эта функция переходит к столбику или даже к рыльцу, которые имеют специальные приспособления, например выметающие волоски (см. рис. 291, *B*) или пыльцевую чашу (см. рис. 291, *Л, H*). В цветках колокольчиков, например, к моменту раскрытия бутона тычинки уже завядают, а вся пыльца, удерживаемая особыми волосками, сосредоточивается на поверхности столбика, откуда ее и захватывают насекомые-опылители. При визите насекомого волоски активно сокращаются и освобождают пыльцу. Поскольку цветки строго протандричны, то на стадии разноса пыльцы рыльце не способно к ее восприятию. Пыльцевые зерна трехклеточные, трех- и более бороздные или борозднопоровые; у гудениевых и сложноцветных экзина очень толстая, с многочисленными полостями.

Гинецей паракарпный или синкарпный, из 2, реже из 3—5 плодолистиков, с длинным столбиком и лопастным рыльцем. Завязь почти всегда нижняя. У сложноцветных завязь одногнездная, с одной базальной семязпочкой. Семязпочки у астроцветных унитегмальные, tenuinuцеллярные. У представителей большинства семейств плод — ягода либо коробочка, а у сложноцветных развивается особый тип односемянного нижнего плода — семянка. Важную роль

в распространении семян многих видов играет паппус, обеспечивающий парусность семян и тем самым способствующий анемохории. У некоторых родов он образует крючки и шипы, цепляющиеся за шерсть животных. У *Centaurea cyanus* — василька синего семянка из-за гигроскопических движений хохолка способна самостоятельно «отползать» по поверхности почвы от материнского растения. Некоторые сложноцветные не имеют паппуса (ромашка, подсолнечник). Семена с крупным прямым зародышем и с эндоспермом. В нескольких родах сложноцветных (*Hieracium* — ястребинка, одуванчик) широко распространен апомиксис.

5.5.6. Ordo Lamiales — порядок ясноткоцветные

Порядок насчитывает более 20 семейств, в том числе Boraginaceae — бурачниковые (150/2 700, рис. 293, *Е*); Convolvulaceae — вьюнковые (56/1 840, включая *Cuscuta* — повилику, рис. 293, *В—Д*); Solanaceae — пасленовые (90/2 500, рис. 293, *Ж—З*); Oleaceae — маслиновые (25/570, рис. 293, *А—Б*); Scrophulariaceae — норичниковые (300/5 800, рис. 293, *И*); Gesneriaceae — геснериевые (150/3 500, рис. 293, *М—Н*); Hippuridaceae — хвостниковые (1/4); Callitrichaceae — болотниковые (1/75), Plantaginaceae — подорожниковые (3/260, рис. 293, *О*); Byblidaceae — библисовые (1/6); Lentibulariaceae — пузырчатковые (3/320, рис. 293, *Р*); Labiatae, или Lamiaceae, — губоцветные, или яснотковые (233/6 870, рис. 293, *П*); Acanthaceae — акантовые (220/3 000, рис. 293, *К—Л*). Один из самых крупных порядков цветковых растений. Из перечисленных семейств первые три представляют подпорядок Solanineae (пасленовые), их часто не включают в порядок Lamiales, семейство маслиновые — особый подпорядок Oleineae, а остальные перечисленные семейства — подпорядок Lamiineae (яснотковые). Многие крупные семейства (бурачниковые, пасленовые, норичниковые и губоцветные) распространены широко, но в целом в умеренных широтах ясноткоцветные представлены значительно беднее, чем в тропиках и субтропиках.

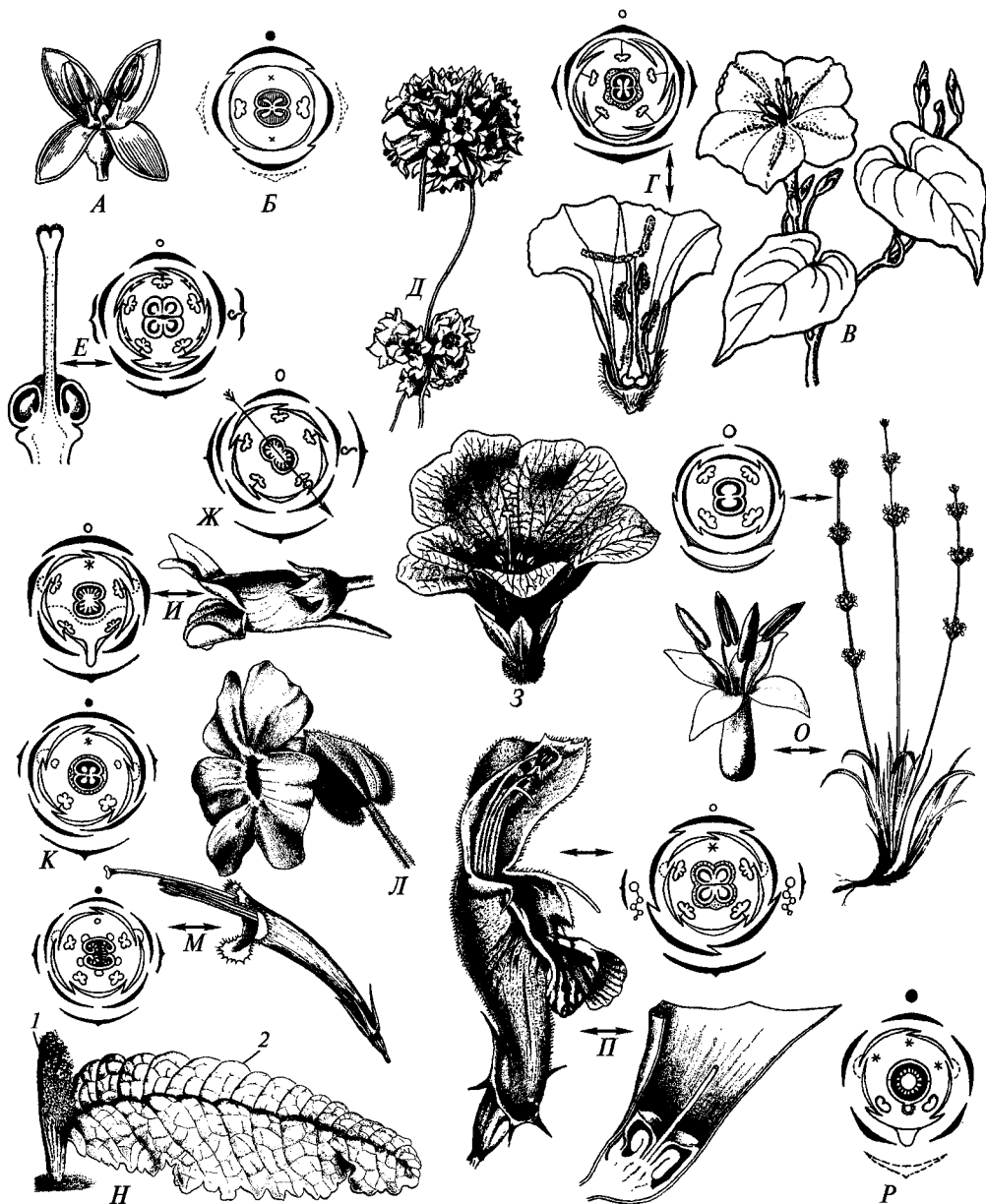
Представители порядка — преимущественно травянистые растения, реже полукустарники (многие губоцветные), кустарники или деревья (много древесных представителей в семействе бурачниковые, трав нет среди маслиновых), встречаются лианы и эпифиты. У части скальных и эпифитных геснериевых Старого Света одна из двух семядолей сильно увеличена (до 1 м длиной)

Рис. 293. Lamiales:

А, Б — Oleaceae: *А* — цветок *Olea europaea*, *Б* — диаграмма цветка *Syringa vulgaris*; *В—Д* — Convolvulaceae: *В* — цветущий побег *Exogonium purga*, *Г* — продольный разрез и диаграмма цветка *Convolvulus arvensis*, *Д* — побег с соцветиями *Cuscuta epithymum*; *Е* — Boraginaceae (*Anchusa officinalis*): продольный разрез гинецея и диаграмма цветка; *Ж, З* — Solanaceae: диаграмма цветка *Hyoscyamus albus* (*Ж*) и цветок *H. niger* (*З*); *И* — Scrophulariaceae: диаграмма цветка и цветок *Linaria vulgaris*; *К, Л* — Acanthaceae: *К* — диаграмма цветка *Eranthemum nervosum*, *Л* — цветок *Thunbergia alata*; *М, Н* — Gesneriaceae: *М* — цветок и диаграмма цветка *Gesneria angustior*, *Н* — *Streptocarpus dunnii*; *О* — Plantaginaceae: целое растение, отдельный цветок без чашечки и диаграмма цветка *Plantago gayana*; *П* — Labiatae: цветок, продольный разрез основания цветка и диаграмма цветка *Lamium album*; *Р* — Lentibulariaceae: диаграмма цветка *Pinguicula alpina*; *1* — соцветие; *2* — семядоля

и представляет собой основной фотосинтезирующий орган; растение не имеет листьев срединной формации, а сразу переходит к формированию соцветия. Многие представители норичниковых, пузырчатковых, подорожниковых (*Litorella* — прибрежница), хвостник, болотник, некоторые выюнковые — водные растения. Библисовые и пузырчатковые — плотоядные растения.

Строение вегетативных органов *Utricularia* (пузырчаток) весьма своеобразно; корни у них отсутствуют, а четко разграничить листья и стебли невозможно. Часть бурачниковых (подсемейство *Lennooideae*) и норичниковых (подсемейство *Orobanchioideae* — заразиховые) — паразитические и полупаразити-



ческие травы, образующие гаустории, которые внедряются в корни растений-хозяев. Есть паразитические растения и среди вьюнковых (повилика), и среди пасленовых (эпифитные полупаразиты из рода *Juannuloa* — жуаннулоа). Повилики в связи с приспособлением к стеблевому паразитизму утратили и корни, и ассимилирующие листья. Один из видов повилики, американская *Cuscuta alba*, — водное растение, способное паразитировать на харовых водорослях.

Сосуды с простыми перфорационными пластинками. У представителей подпорядка пасленовые часто развивается внутренняя флоэма, что сближает их с *Gentianales* (такому сближению не противоречит и ряд других данных, в том числе молекулярных). У ясноткоцветных широко распространены вторичные метаболиты: типичные для астерид в целом иридоидные соединения, различные флавоноиды, гликозиды и эфирные масла (которыми особенно богаты губоцветные); млечники, однако, не встречаются. Большинство пасленовых настолько богаты алкалоидами, что их надземная часть сильно ядовита для человека. Листья и другие части растения очень часто покрыты волосками различных типов, в особенности характерны железистые волоски с многоклеточными головками. Листья очередные (у бурачниковых, пасленовых, части норичниковых) либо супротивные (маслиновые, губоцветные и др.), обычно простые (но у многих маслиновых, например у *Fraxinus* — ясеня, сложные), без прилистников. Листорасположение и ветвление побегов многих бурачниковых и пасленовых можно вписать в общий план строения побега покрытосеменных, только предполагая конгенитальное срастание между разными структурами; боковые побеги у них зачастую отходят без видимой связи с кроющим листом, а стебли иногда крылатые из-за низбегающих листьев (как у *Symphytum officinale* из бурачниковых).

Цветки часто в цимозных группировках, которые (как у большинства губоцветных) могут входить в состав соцветия-тирса. Для бурачниковых очень характерны цветки, собранные в извилины, которые до цветения скручены. В ряде групп цветки, напротив, в ботрических группировках — кистях или колосьях, как у подорожниковых и родственных им *Verónica* (вероник) из норичниковых.

Обычно цветки обоеполые, энтомофильные. Строение цветка весьма стабильно в пределах большинства видов. Ветроопыляемых растений среди представителей порядка немного: наиболее известны ясень и представители семейств хвостниковые и подорожниковые. У представителей подпорядка яснотковые цветки в типе зигоморфные (исключение — некоторые норичниковые, все подорожниковые), у остальных семейств — в основном актиноморфные.

Околоцветник двойной, в типе 5- или реже 4-мерный, обычно с небольшой сростнолистной чашечкой и спайнолепестным венчиком с длинной неширокой трубкой (отсюда старое название порядка — трубкоцветные). Характерно позднее конгенитальное срастание лепестков. Если цветки зигоморфные, то венчик обычно двугубый, с верхней губой из двух и нижней — из трех лепестков. Многие ясноткоцветные имеют сложные приспособления для энтомофилии, особенно развитые у ряда губоцветных. Редко околоцветник очень маленький и едва заметный (хвостник) или отсутствует (болотник).

Тычинок чаще всего 5, 4 или 2 (редко 1, как в сильно редуцированных цветках хвостника и болотника), чередующихся с лепестками, при этом в

зигоморфных цветках тычинки часто различаются по форме и функциям, как в двусильном (две длинные и две короткие тычинки) андроэе губоцветных и заразиховых. В цветках норичниковых могут быть стаминодии. У многих бурачниковых и повилики из вьюнковых между основаниями тычинок развиваются своеобразные чешуевидные придатки, часто закрывающие вход в цветочную трубку. Пыльцевые зерна 3-, многоапертурные.

Гинецей синкарпный, лизикарпный (подорожниковые) или паракарпный (например, у геснериевых), из двух, редко из большего числа плодолистиков, часто с 1 или немногими семяпочками в каждом гнезде, цельным столбиком и рыльцем. Семяпочки с одним интегументом и, как правило, tenuinuцеллятные. Многим (не связанным между собой близким родством!) ясноткоцветным свойственно разделение завязи на 2 или, чаще, 4 лопасти, каждая из которых содержит по одному семени: дихондра (*Dichondra*) из вьюнковых, многие бурачниковые, болотниковые, некоторые норичниковые, практически все губоцветные. Чаще всего такой структуре завязи сопутствует образование дробного плода-ценобия (см. рис. 250, *O*). Завязь обычно верхняя (нижняя у части геснериевых и у хвостника). Плоды чаще сухие, вскрывающиеся (коробочки) либо дробные (ценобий), у многих представителей (например, у многих пасленовых) — сочные (ягоды). Коробочки подорожника (крыночки) вскрываются поперечной кольцевой щелью. Зрелые семена содержат прямой или согнутый зародыш (плохо развит у паразитических групп) и маслянистый эндосперм. Семена акантовых имеют своеобразный крючковидный вырост фуникулуса, который способствует активному разбрасыванию семян из открывшихся плодов.

Несмотря на наличие исключений, представители порядка *Lamiales* отличаются от *Asterales* преимущественно верхней завязью и поздним (а не ранним) конгенитальным срастанием лепестков. Для *Lamiales* не характерно формирование компактных соцветий, имитирующих цветок (типа корзинок сложноцветных). Многие ясноткоцветные имеют зигоморфные цветки, причем, в отличие от *Asterales*, в зигоморфных цветках часто менее 5 тычинок.

Представители ясноткоцветных находят широкое применение в хозяйстве прежде всего как декоративные и лекарственные растения. К пасленовым относятся пищевая культура мирового значения картофель (*Solanum tuberosum*), табак (*Nicotiana*) и овощные культуры (различные виды родов *Solanum*, *Physalis* и *Capsicum*), к вьюнковым — батат (*Ipomoea batatas*), также одна из основных пищевых культур, к маслиновым — маслина европейская (*Olea europaea*), источник оливкового масла, многие губоцветные (*Mentha* — мята, *Ocimum* — базилик, *Thymus* — чабрец, *Origanum* — душица и др.) выращивают как пряно-ароматические растения.

Сложнейшая проблема систематики порядка — объем семейства норичниковые. Его традиционно рассматривали как парафилетическую группу, один из основных диагностических признаков которой — плезиоморфный тип строения плода (коробочка) и синкарпный (а не лизикарпный или паракарпный) гинецей. Эта (даже несколько более широкая из-за включения заразиховых) трактовка принята и нами. Молекулярно-филогенетические исследования подтвердили парафилию норичниковых: от их вымерших представителей, вероятно, берут начало геснериевые, хвостниковые, болотниковые, подорожниковые, библисовые, пузырчатковые, губоцветные, акантовые и ряд не упомя-

нутых здесь семейств. Если следовать принципам кладизма, то все эти группы можно объединить в одно огромное семейство, которое будет приближаться по числу видов к сложноцветным. Другой вариант — разместить растения, которые традиционно относили к норичниковым, по нескольким строго монофилетическим семействам. Например, показана монофилия группы, объединяющей все паразитические и полупаразитические норичниковые, и ее можно рассматривать как семейство *Orobanchaceae* (заразиховые). В семейство подорожниковые предлагают включать вероники и родственные им таксоны, а в некоторых классификациях также *Hippuris*, *Callitriche* и многие другие растения. При таком подходе в семейство норичниковые в узком смысле из распространенных в России крупных родов входят только коровяк (*Verbascum*) и норичник (*Scrophularia*). Недостаток этого подхода в том, что не удается указать ясные морфологические различия между семействами, выделенными из состава норичниковых. Традиционный подход также не лишен недостатков, так как, например, трудно указать ясные диагностические отличия от норичниковых традиционно признаваемого семейства геснериевые. Сложности в систематике группы, возможно, связаны с ее молодым возрастом. Так, формирование семейства подорожниковые началось, по-видимому, не ранее 3 млн лет назад, т.е. уже после появления первых людей. Таким образом, образование таксонов ясноткоцветных скорее всего еще не завершилось, отсюда такое разнообразие переходных форм и промежуточных таксонов. С этим же связано и то, что несмотря на большие усилия ученых, многие вопросы молекулярной филогенетики порядка остаются нерешенными.

5.5.7. Ordo Gentianales — порядок горечавкоцветные

Порядок включает 5 семейств, в том числе *Rubiaceae* — мареновые (615/13 150 — четвертое по числу видов семейство цветковых, рис. 294, 3—Ф); *Loganiaceae* — логаниевые (15/420); *Gentianaceae* — горечавковые (87/1 650, рис. 294, А—Ж); *Asclepiadaceae* — ластовневые). Распространены почти повсеместно, но наибольшее число видов в тропических областях. Это очень естественная группа, которая выделяется на основании как морфологических, так и молекулярных данных.

Жизненные формы горечавкоцветных разнообразны: преобладают древесные растения (в основном кустарники и небольшие деревья), довольно много трав (особенно среди горечавковых), есть также лианы (особенно среди кутровых), эпифитные и суккулентные, иногда даже кактусовидные растения (многие представители кутровых, например *Stapelia*). Некоторые мареновые крайне специализированы в связи с сожительством с муравьями, образуя полые стебли или специальные утолщенные клубни гипокотильного происхождения, в которых поселяются муравьи. Горечавкоцветные богаты алкалоидами. Наиболее известны *Coffea* (кофе) и *Cinchóna* (хинное дерево) из мареновых, а также ядовитейшая *Strychnos* (чилибуха) из логаниевых. Характерная особенность логаниевых, кутровых и горечавковых — наличие внутренней флоэмы в стебле. Листья простые и обычно цельные, чаще всего цельнокрайние, в типе супротивные (редко мутовчатые, как у *Nerium* — олеандра из кут-

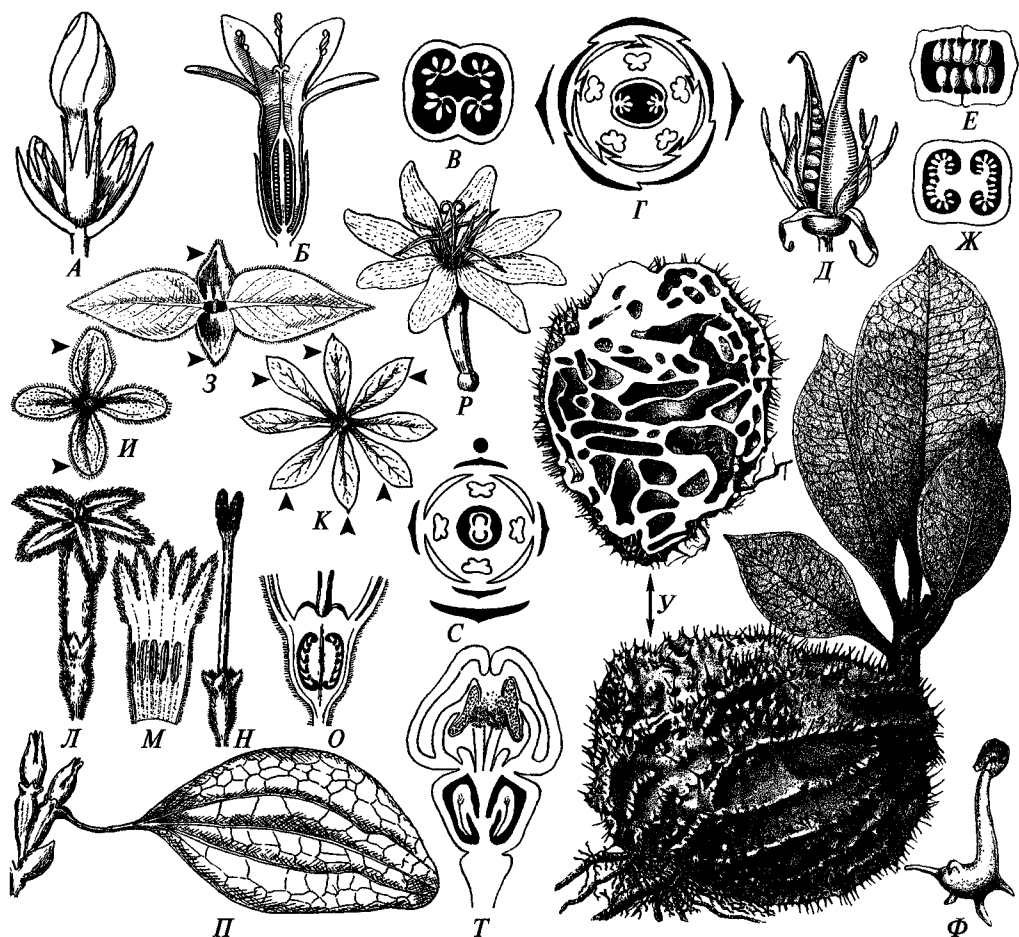


Рис. 294. Gentianales:

А—Ж — Gentianaceae: А — дихазий *Centaurium* sp. с нераспустившимися цветками (венчик в почкосложении скрученный), Б — продольный разрез цветка *C. minus*, В — поперечный срез завязи *Centaurium*, Г — диаграмма цветка *Gentiana verna*, Д, Е — вскрывшийся плод и поперечный разрез завязи *G. lutea*, Ж — поперечный разрез завязи *Exacum affine*; З—Ф — Rubiaceae: З—К — листовые органы одного узла побега (вид сверху, прилистники и их гомологи показаны стрелками): *Rondeletia odorata* (З), *Galium cruciata* (И) и *G. odoratum* (К); Л—О — *Cinchona officinalis*: цветок сбоку (Л), развернутая трубка венчика с тычинками (М), гинецей и чашечка после удаления венчика и андроеца (Н), продольный разрез завязи (О); П — два цветка *Warszewiczia coccinea*, у одного из них один чашелистик листовидно увеличен, Р — цветок *Coffea liberica*, С — диаграмма цветка *Asperula arvensis*, Т — продольный разрез цветка *Galium hercynicum*, У, Ф — *Myrmecodia* sp.: У — общий вид растения и утолщенный гипокотиль в разрезе, Ф — проросток, у которого уже начал утолщаться гипокотиль

ровых; очень редко очередные). У части мареновых (в том числе у наших *Galium* — подмаренников) листорасположение ложномутовчатое: на месте прилистников образуются (у разных видов в разном числе) органы, почти идентичные настоящим листовым пластинкам; у мареновых с супротивными листьями прилистники одного листа обычно срастаются с прилистниками противоположащего, так что на два листа приходится два прилистника.

Характерны цимозные соцветия и актиноморфные цветки (есть исключения!). Околоцветник двойной, (3)4-5(-10)-мерный. У части мареновых чашечка редуцирована (см. рис. 226, Г). Редко, наоборот, один из чашелистиков увеличен, ярко окрашен и участвует в привлечении опылителей (эта особенность возникла независимо в семействах логаниевые и мареновые). Венчик спайнолепестный, причем у мареновых срастание лепестков раннее конгенитальное, а у представителей других семейств — позднее конгенитальное. Лепестки в почкосложении створчатые или черепитчатые, либо венчик в бутоне скрученный так, что один край каждого лепестка расположен снаружи от соседнего, а другой край — внутри от соседнего лепестка. Направление скрученности (правое или левое) — таксономически значимый признак, важный при выделении подсемейств Аросупасеае. Скрученный венчик отмечен во всех семействах порядка, но более характерен для горечавковых, логаниевых и кутровых. Это важный признак порядка горечавкоцветные, который ранее нередко называли «скрученные» — *Contortae*.

Тычинки, как правило, прикрепленные к трубке венчика, в числе лепестков (очень редко более многочисленные) и чередуются с ними. У многих кутровых (подсемейство ластовневые — *Asclepiadoideae*) пыльца собрана в полинии, как у орхидных. Плодолистиков обычно два (редко больше). Завязь обычно нижняя у мареновых и верхняя в остальных семействах. Для семейств с верхней завязью характерно постгенитальное срастание между плодолистиками, причем у многих кутровых завязи свободные, а срастаются только рыльца (где развит компитум), к которым могут прирастать также и пыльники (в этом случае формируется *гиностегий*). У большинства кутровых плод состоит из двух свободных листовок, для горечавковых характерны коробочки, плоды мареновых очень разнообразны, нередко распадаются на односеменные мерикарпии.

Как видно, мареновые по многим признакам отличаются от остальных семейств порядка. Это согласуется с молекулярными данными, по которым мареновые — сестринская группа по отношению к прочим представителям *Gentianales*. По типу развития венчика (ранее конгенитальное срастание лепестков) мареновые напоминают представителей порядков *Dipsacales*, *Asterales* и некоторых *Apiales*; прочие горечавкоцветные в этом отношении сходны с большинством *Lamiales*. Однако большинство астерид с «ранней спайнолепестностью» имеет нижнюю завязь, а «поздняя спайнолепестность» более характерна для астерид с верхней завязью. Необычный для горечавкоцветных тип развития венчика у мареновых, — возможно, не более чем следствие наличия нижней завязи. По молекулярным признакам *Gentianales* определенно близки к *Lamiales* (возможно, даже происходят от древнейших ясноткоцветных).

5.6. SUBCLASSIS LILÍIDAE VEL MONOCOTYLEDÓNES — ПОДКЛАСС ОДНОДОЛЬНЫЕ

К однодольным относят, по разным оценкам, от 1/4 до 1/7 всего видового разнообразия покрытосеменных. Однодольные ясно отграничены от других подклассов покрытосеменных (*Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Rosidae* и *Asteridae*),

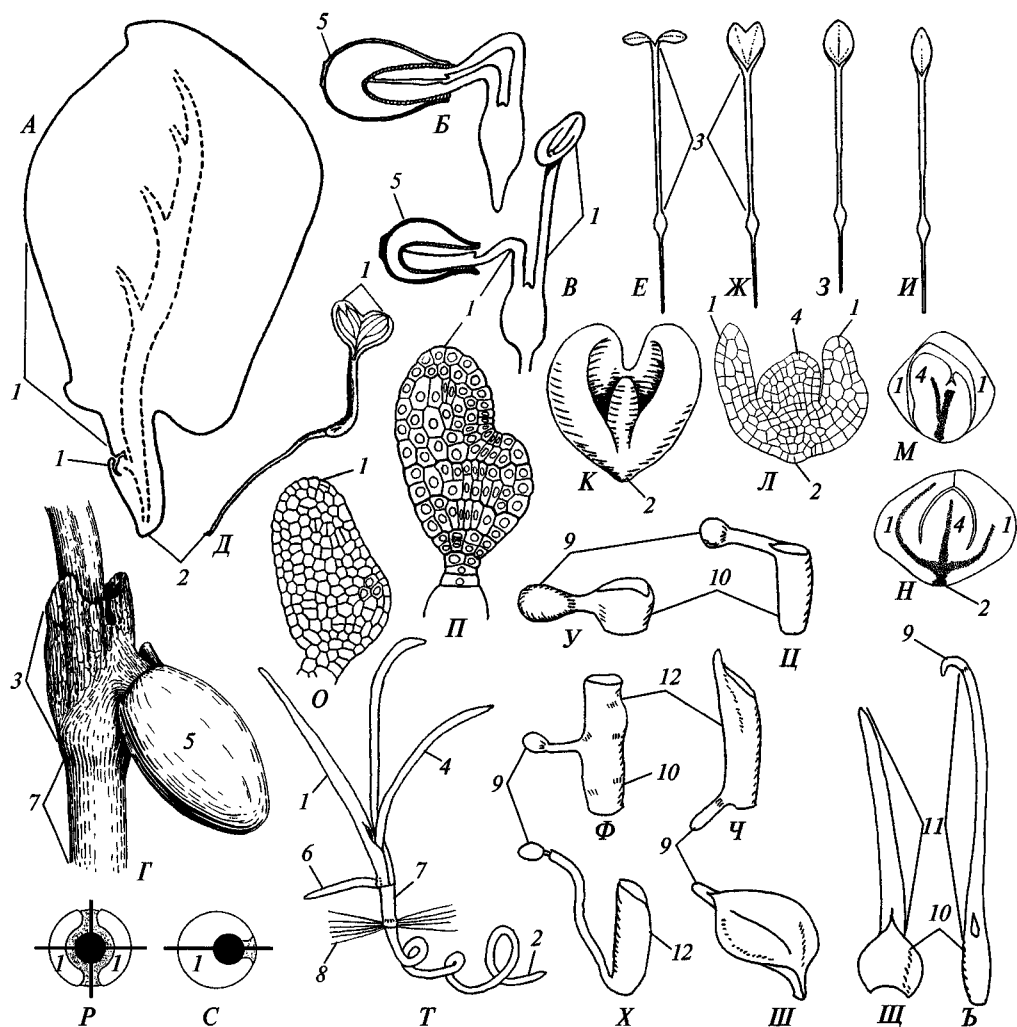
которые объединяют в группу двудольных. Важнейшее отличие однодольных от двудольных — наличие в зародыше семени одной, а не двух семядолей (рис. 295). Впрочем, есть немало исключений из этого правила. Иногда (как у злаков) морфологическая интерпретация частей зародыша сопряжена с большими трудностями. Немногие представители двудольных также имеют односемядольный зародыш (у отдельных видов, как у *Degeneria* из Magnoliales или *Nuytsia* из Santalales, наоборот, может быть 3—4 семядоли, а в редких случаях семядолей еще больше, как у некоторых Proteaceae из Platanales или *Pittosporum* из Apiales). У ряда микотрофных и паразитических покрытосеменных зародыш очень маленький, не имеющий семядолей.

Двусемядольный зародыш обычно считают исходным для покрытосеменных. Предложено много гипотез о том, как мог возникнуть односемядольный зародыш. Зародыш однодольных мог сформироваться, например, в результате полного исчезновения одной из двух семядолей. У некоторых двудольных (например, у *Cyclámen* из Primulaceae) одна из семядолей превышает другую по размерам (гетерокотилия). Иногда гетерокотилия выражается в том, что семядоли различаются по строению и функциям. У некоторых видов *Peperomia* (Piperaceae) одна семядоля при прорастании остается в оболочке семени, а вторая — выносится на поверхность и фотосинтезирует (рис. 295, Б, В). У некоторых двудольных одна семядоля прикрепляется несколько выше другой. Поэтому иногда считают, что при переходе к однодольному зародышу вторая семядоля могла не исчезнуть, а стать первым листом на главном побеге. Семядоля однодольных может быть и результатом полного срастания двух семядолей, в пользу чего говорит срастание семядолей у некоторых двудольных, ведущее, например, к формированию семядольной трубки, охватывающей почечку (у многих лютикоцветных, у части Hydatellaceae¹).

Семядоля однодольных обычно располагается терминально, а у двудольных семядоли явственно латеральные. Поэтому иногда считают, что семядоля однодольных — орган осевой природы, не гомологичный семядолям двудольных, а из почечки односемядольного зародыша развивается боковой, а не верхушечный побег. Однако детальные эмбриологические исследования показали, что семядоля однодольных обычно закладывается не непосредственно на верхушке зародыша, а несколько сбоку. Поэтому с морфологической точки зрения ее нельзя считать терминальной структурой. Для понимания происхождения зародыша однодольных были важны данные о зародыше кувшинковых, в котором первый лист почечки, как и семядоля однодольных, занимает псевдотерминальное положение. Возникла гипотеза о происхождении зародыша однодольных путем утраты настоящих семядолей и о гомологии между первым листом почечки двудольных и семядолей однодольных.

Есть и другие взгляды на происхождение односемядольного зародыша. Иногда считают, что односемядольные зародыши дали начало двусемядольным. Не исключено, что у предков покрытосеменных число семядолей было

¹ Двухлопастная на верхушке семядольная трубка гидателловых (см. рис. 295, Г) исключительно похожа на единственную семядолю однодольных растений, которая у некоторых однодольных также имеет две боковые лопасти. Вывод о том, что гидателловые имеют две сросшиеся семядоли, а не единственную, двухлопастную, основан исключительно на представлениях о близком родстве гидателловых с кувшинковыми, имеющими две семядоли.



изменчивым. У большинства Magnoliales 2 семядоли, а у *Degeneria* — 3 или 4. Это варьирование числа семядолей рассматривают как не требующее дальнейших морфологических объяснений (например, не предполагают, что четырехсемядольный зародыш является результатом продольного расщепления каждой из семядолей двусемядольного зародыша). Варьирование числа семядолей в сторону уменьшения дает односемядольный зародыш. В таком случае наличие одной семядоли — лишь один из вариантов изменчивости числа семядолей в зародыше покрытосеменных растений.

Важно, что у большинства однодольных основание листа полностью охватывает стебель. Супротивное листорасположение при этом структурно невозможно. Так как семядоли в морфологическом отношении имеют много общего с листьями, то неудивительно, что семядоля однодольных снабжена широким, обычно охватывающим стебель основанием и развита в единственном числе.

Рис. 295. Семядоли двудольных (А—О, Р) и однодольных (П, С—Ъ) растений:

А — продольный разрез зародыша *Trapa* (Lythraceae), семядоли резко неравные; Б, В — последовательные стадии прорастания у *Peperomia peruviana* (Piperaceae), пластинка одной семядоли остается в семени, а пластинка второй функционирует как ассимилирующий орган; Г — семядольная трубка у проростка *Trithuria filamentosa* (Hydatellaceae); Д — проросток *Ficaria verna* (Ranunculaceae) со сросшимися пластинками семядолей; Е—И — проростки *Eranthis hiemalis*: Е — нормальный проросток; Ж—И — тератологические проростки, выращенные на среде с веществами ауксиновой природы или ингибиторами их транспорта (в ряду Ж—И увеличивается степень одностороннего срастания пластинок); К — зародыш с односторонне сросшимися семядолями в семени *Nuphar advena* (Nymphaeaceae); Л—Н — зародыш в семени *Nymphaea candida*: Л — зародыш на ранней стадии развития в продольном разрезе, М, Н — зародыши на более поздней стадии, разрезанные продольно в разных плоскостях; О — ранняя стадия развития зародыша *Claytonia virginica* (Portulacaceae), представителя подкласса Rosidae, имеющего одну семядолю; П — ранняя стадия развития зародыша однодольного растения *Ottelia alismoides* (Hydrocharitaceae); Р, С — диаграммы поперечных срезов проростков типичного двудольного (Р) и однодольного (С) растения на уровне отхождения семядолей (черный кружок — почечка, прямые линии — плоскости симметрии); Т — проросток *Butomus umbellatus* (Butomaceae); У—Ъ — разнообразие семядолей однодольных: У — *Chasmanthe aethiopica* (Iridaceae), Ф — *Asphodelus lusitanicus* (Xanthorrhoeaceae), Х — *Sabal palmetto* (Palmae), Ц — *Leucójum vernum* (Alliaceae), Ч — *Kobresia myosuroides* (Cyperaceae), Ш — *Dyckia sulphurea* (Bromeliaceae), Щ — *Alisma plantágo-aquática* (Alismataceae), Ъ — *Allium cepa* (Alliaceae); 1 — семядоля, 2 — главный корень, или корневой полюс зародыша, 3 — семядольная трубка, 4 — первый лист почечки, 5 — спермодерма и перикарпий односемянного плода, 6 — придаточный корень, 7 — гипокотиль, 8 — ризоиды на корневой шейке (нижней части гипокотилия), 9 — гаусториальная часть семядоли, 10 — влагалище семядоли, 11 — унифациальная ассимилирующая часть семядоли, 12 — coleoptиле

У однодольных обычно развит один профилл, который расположен адаксиально и часто имеет два снабженных проводящими пучками киля. Подобно тому как семядолю однодольных иногда считают результатом срастания двух семядолей, двухкилевой профилл однодольных нередко рассматривают как продукт срастания двух латеральных профиллов, характерных для двудольных.

Другая характерная особенность однодольных — отсутствие нормально функционирующего пучкового камбия. Вследствие этого подавляющее большинство однодольных — травянистые растения. Древесные и кустарниковые однодольные сильно отличаются от двудольных деревьев и кустарников. Они либо не имеют вторичного утолщения стебля, либо вторичное утолщение носит аномальный характер и связано с функционированием особой унилатеральной меристемы, которая откладывает внутрь ткани, содержащие добавочные проводящие пучки (как у *Dracaena* из Asparagaceae).

Из-за отсутствия камбия гипокотиль обычно не в состоянии обеспечить необходимую взрослому растению пропускную способность ксилемы и флоэмы (взрослое растение гораздо крупнее проростка, но имеет тот же диаметр гипокотилия). Поэтому для однодольных очень характерно придаточное укоренение побегов и как следствие — мочковатая, а не стержневая, как у многих двудольных, корневая система. С отсутствием камбия связано и то, что корни однодольных (в отличие от корней большинства двудольных) имеют обычно полиархное строение. Так как они не способны к вторичному утолщению, корни сразу вырастают относительно толстыми и имеют достаточно мощный тяж прокамбия, где может разместиться много массивов протоксилемы и протофлоэмы.

В апексе корня однодольных иначе, чем в корнях большинства двудольных, идет заложение корневого чехлика и ризодермы. Ксилема корней у од-

нодольных нередко характеризуется более эволюционно продвинутыми типами проводящих элементов, чем ксилема стеблей и листьев тех же растений. Нередко сосуды развиты только в корнях.

Листья однодольных с широкими основаниями, обычно имеют многопучковые листовые следы. Ход следования этих пучков в стеле стебля достаточно сложен, и на поперечном срезе междоузлия пучки расположены кольцами либо выявляется множество пучков, расположенных без видимого порядка (атактостела). Листья однодольных часто имеют параллельное или дуговое жилкование, что связано с вхождением в лист большого числа проводящих пучков. У многих однодольных листья не расчленены на черешок и пластинку, а когда такое расчленение выражено, то неясно, можно ли гомологизировать черешок и пластинку с теми же частями листа двудольных. Возможно, что листья однодольных соответствуют лишь основанию и черешку листа двудольных. Для однодольных, как и для большинства магнолиид, не характерны сложные листья. Расчлененные листья пальм развиваются совершенно иначе, чем сложные листья высших двудольных (см. с. 311).

По-видимому, у однодольных не бывает спиральных цветков. Для них типичны цветки с двумя тримерными кругами простого околоцветника, двумя тримерными кругами андроцея и тремя плодолистиками. Возможно, что этот тип был исходным для однодольных. Пыльцевые зерна большинства однодольных дистально-однобороздные или дистально-однопоровые, но есть немало исключений. У подавляющего большинства однодольных гинецей ценокарпный. У многих зоофильных форм срастание плодолистиков постгенитальное (или постгенитальное срастание имеет место наряду с конгениталь-

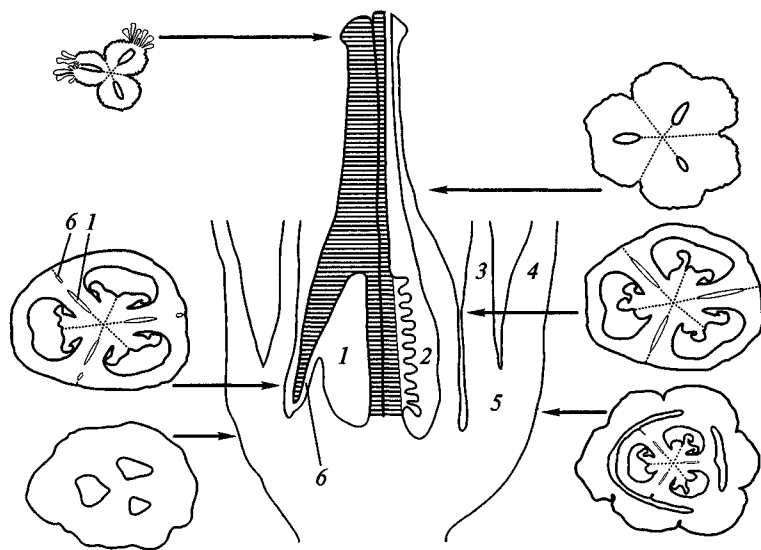


Рис. 296. Гинецей *Metanartheceum luteo-viride* (Nartheciaceae, Dioscoreales).

Схема продольного и серии поперечных срезов: 1 — септальный нектарник; 2 — гнездо завязи; 3 — основание тычиночной нити; 4 — основание листочка околоцветника; 5 — гипантий; 6 — канал, отводящий нектар. Зоны постгенитального срастания показаны штриховкой на продольном срезе и пунктиром на поперечных срезах

ным), причем прилегающие друг к другу края соседних плодolistиков сливаются не полностью, оставляя полости в перегородках (септах) между гнездами завязи. Каждая полость связана каналом или отверстием с поверхностью пестика. Полости функционируют как нектарники, которые получили название *септалных* (рис. 296). Этот тип нектарника не выявлен у двудольных.

В тримерных цветках однодольных возникают большие, чем в пентамерных цветках типичных двудольных, предпосылки для секторальной дифференциации, т. е. формирования морфологически или морфолого-функционально единых комплексов органов, находящихся на одних и тех же радиусах (ортостихах). У целого ряда однодольных тычинка и находящийся с ней на одном радиусе листочек околоцветника развиваются из единого примордия. (То же самое имеет место и у некоторых двудольных с тримерными цветками, например у *Berberis* — барбариса из *Ranunculales*.) Иногда основания листочков околоцветника и противолежащих им тычинок сростаются на значительном протяжении; при этом листочки околоцветника могут и не срастаться друг с другом (*Potamogeton* — рдест из *Alismatales*; *Bulbocodium* — брандушка из *Liliales*). Изредка листочек околоцветника в бутоне охватывает противолежащую ему тычинку так, что края листочков околоцветника не налегают друг на друга (*Kuntheria* — кунтерия из *Liliales* — рис. 300, *Б, В*). Одна из форм секторальной дифференциации — образование *мерантиев*, т. е. секторов цветка, функционирующих при опылении относительно независимо друг от друга. Например, у *Iris* (ирис, *Iridaceae*, *Asparagales* — рис. 297) под каждой из трех дугообразно согнутых лепестковидных лопастей рыльца скрыт пыльник; на одних радиусах с рыльцами и тычинками расположены наружные листочки околоцветника, функционирующие как посадочные площадки для насекомых-опылителей. Каждый из трех секторов цветка ириса при посещении опылителем функционально сходен с целым двугубым цветком (лепестковидная лопасть рыльца может быть уподоблена верхней губе, а листочек наружного круга — нижней губе).

Из всех двудольных к однодольным ближе всего магнолииды. Обе группы характеризуются широким распространением дистально-одноапертурных пыльцевых зерен и тримерных цветков с простым околоцветником. Анализ сравнительно-морфологических, молекулярно-филогенетических и других данных приводит к выводу о происхождении однодольных от вымерших представителей подкласса *Magnoliidae*. Неясно, однако, какие из ныне живущих магнолиид ближе всего к предкам однодольных и морфология каких современных однодольных лучше отражает существенные особенности этих предковых форм.

Многие авторы указывали на архаичность группы семейств однодольных, которая в ранних системах составляла порядок *Helobiae* (водолубы, по приуроченности растений к влажным местообитаниям). В системах А.Л. Тахтаджяна и ряда других авторов эта группа составляет подкласс *Alismatidae*, а в принятой здесь системе — часть порядка *Alismatales*. *Helobiae* — одна из немногих групп однодольных, где широко представлены формы с апокарпным гинецеем. Это считают чертой примитивности водолубов. Среди *Helobiae* немало форм с полимерным андроцеем — черта, сближающая их с магнолидами. В целом по структуре цветка водолубы гораздо разнообразнее, чем большинство других групп однодольных. *Helobiae* имеют особенно много общих черт с *Nymphaeaceae* и *Sabombaseae* из подкласса *Magnoliidae*. Кув-

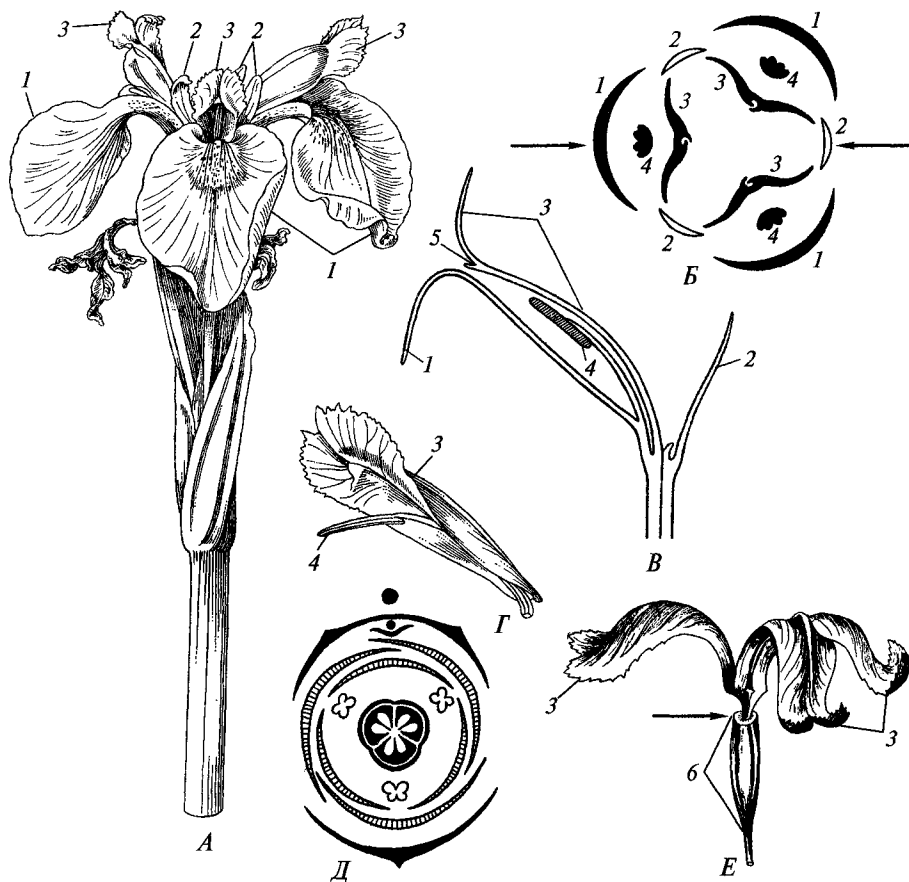


Рис. 297. Мерантии в цветке *Iris* (Iridaceae, Asparagales):

А — Г — *Iris pseudacorus*: А — общий вид соцветия с одним распустившимся и двумя отцветшими цветками (в распустившемся цветке один мерантий дан анфас, один обращен налево и один — направо), Б — схема поперечного среза цветка на уровне пыльников и стилодиев, стрелками показана плоскость продольного среза верхней части цветка, изображенного на В; Г — лепестковидно расширенный стилодий с рыльцем и расположенная на одном с ним радиусе тычинка; Д — обобщенная диаграмма цветка *Iris*; Е — гинецей *I. sibirica*, стрелкой показано место прикрепления удаленных листочков околоцветника и тычинок; 1 — листочки околоцветника наружного круга, 2 — листочки околоцветника внутреннего круга, 3 — лепестковидные стилодии с рыльцами, 4 — тычинки, 5 — воспринимающий участок рыльца, 6 — нижняя завязь

шинковые и кабомбовые — водные травы. Для некоторых *Helobiae*, как и для кувшинковых, характерны плодолистники с ламинальной плацентацией — очень редкая среди однодольных особенность. Многие авторы указывали на сходство зародышей однодольных и кувшинковых¹. Кувшинковые имеют закрытые проводящие пучки, расположенные на срезе стебля без видимого по-

¹ Поскольку эти ботаники придерживались разных представлений о происхождении односемядольного зародыша, то одни из них обращали внимание на то, что семядоли кувшинковых слегка срослись при основании (рис. 295, К), другие — на то, что две семядоли несколько различаются размерами (рис. 295, Л) и одна прикреплена несколько выше другой, а третьи — на то, что первый лист почечки кувшинковых (рис. 295, М) напоминает семядолю однодольных.

рядка. Апикальная меристема корней кувшинки функционирует по «однодольному» типу. У *Sabomba* цветки могут иметь типичный для однодольных набор частей. Многие авторы считали, что кувшинковые и кабомбовые — группа, сестринская по отношению к однодольным, а *Helobiae* — сестринская группа по отношению ко всем прочим однодольным. Считали также, что предки однодольных были водными или по крайней мере прибрежными растениями. Однако гипотеза об особо близком родстве однодольных с кувшинковыми и кабомбовыми не согласуется с молекулярно-филогенетическими данными. Она имеет и другие недостатки. Кувшинковые и кабомбовые имеют не известный у однодольных тип зародышевого мешка и, в отличие от *Helobiae*, семена с массивным периспермом. «Беспорядочное» расположение проводящих пучков в стебле кувшинковых и однодольных имеет различную морфологическую природу (см. с. 184—185).

Семейства *Agaseae* и *Asogaseae* (аронниковые и айровые) из однодольных имеют черты сходства с перечными (*Piperaceae*) из магнолиид, прежде всего в облике соцветий — початков или колосьев с мелкими цветками с невзрачным околоцветником или без него. Для этих групп типичны сочные плоды. Многие перечные — травянистые растения, проводящие пучки их стеблей могут быть расположены на срезе без видимого порядка, как у однодольных, но при этом открытые. Листья аронниковых и перечных имеют много общего, однако перечные отличаются от большинства однодольных обильным периспермом и идиобластами с пахучими эфирными маслами. *Acorus* является ароматическим растением и имеет перисперм (хотя перисперм *Acorus* устроен иначе, чем перисперм перечных).

Другие представители *Piperales* также проявляют черты сходства с однодольными. Так, *Lactoris* имеет цветки с 2 тримерными кругами андроеца и 3 плодолистиками, как у многих однодольных; в то же время *Lactoris* — кустарник с развитой вторичной ксилемой. Семейство *Aristolochiaceae*, в котором широко представлены травы, имеет много общего с семейством *Dioscoreaceae* (диоскорейные) и рядом других однодольных. Цветки некоторых диоскорейных и кирказоновых, приспособленные к опылению навозными и падальными мухами, имеют большое внешнее сходство. Для кирказоновых и диоскорейных типичны тычинки с надсвязниками, ценокарпный гинецей и нижняя завязь. Для большинства однодольных характерен особый тип тонкой структуры лейкопластов ситовидных трубок (с треугольными белковыми кристаллами). В лейкопластах ситовидных трубок двудольных белковые кристаллы либо отсутствуют, либо имеют иные очертания, и лишь у некоторых кирказоновых найдены такие же кристаллы, как у однодольных. В то же время большая часть данных молекулярной систематики говорит о том, что порядок *Piperales* не является сестринской группой однодольных.

Сравнительный анализ наиболее архаичных однодольных и магнолиид показывает обилие параллелизмов в эволюции этих групп. Многие черты сходства кувшинковых и кабомбовых с *Helobiae* отражают параллельно возникшие адаптации к водному образу жизни; сходство перечных и аронниковых — приспособления к существованию во влажных тропических лесах, где обе группы обильны. Морфологическая близость цветков *Aristolochiaceae* и *Dioscoreaceae* во многом обусловлена адаптациями к одному типу опыления. По молекулярным данным, и *Helobiae*, и аронниковые, и диоскорейные расположены в

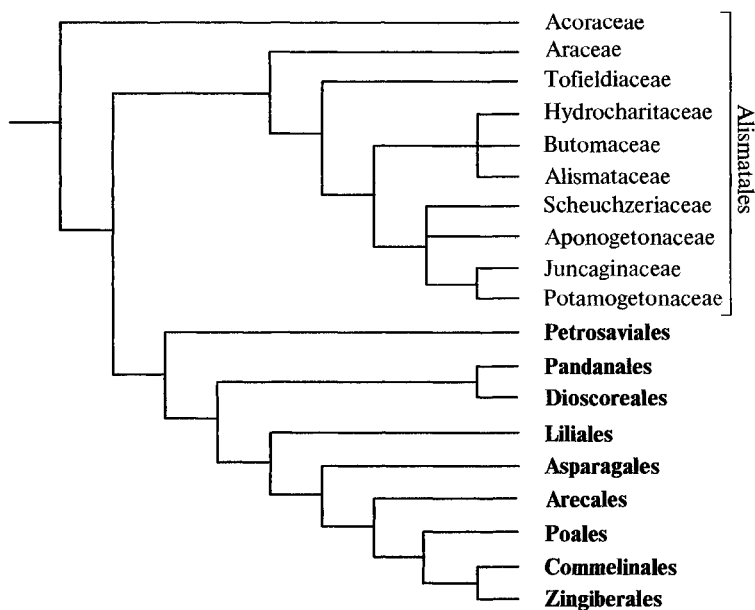


Рис. 298. Родственные связи между семействами порядка Alismatales и представителями других порядков однодольных растений по молекулярно-филогенетическим данным

основании родословного древа однодольных, однако ни одна из этих групп не занимает строго базального положения (рис. 298).

Поскольку однодольные возникли от двудольных на ранних этапах эволюции покрытосеменных, то некоторые признаки, обычные у современных однодольных и редкие у двудольных, унаследованы однодольными от древнейших цветковых. Таковы дистально-однобороздные пыльцевые зерна и простой околоцветник, а возможно — и травянистая жизненная форма. Сравнивая однодольные с двудольными, необходимо учитывать, что комплекс признаков, характеризующих двудольные, складывался в ходе эволюции постепенно. У Magnoliidae мы видим лишь часть этих признаков (например, двусемядольный зародыш). Берущий начало от магнолиид подкласс Ranunculidae характеризуется уже типичным для двудольных строением пыльцевых зерен, а формы с типичным для двудольных планом строения цветка встречаются только у розид и астерид.

5.6.1. Ordo Alismatáles — порядок частухоцветные

Порядок объединяет 10 семейств: Acoraceae — аириновые (1/2, рис. 299, А—Д), Araceae — аронниковые (110/3 200, рис. 299, Р—Б), Tofieldiaceae — тофилдиевые (5/25), Alismataceae — частуховые (14/88, рис. 299, И), Butomaceae — сусаковые (1/1, рис. 299, К—Л), Hydrocharitaceae — водокрасовые (18/116), Scheuchzeriaceae — шейхцериевые (1/1, рис. 299, З), Juncaginaceae — ситниковидные (4/15, рис. 299, Ж), Aponogetonaceae — апоногетоновые (1/45, рис. 299, Е), Potamogetonaceae — рдестовые (16/145, рис. 299, М—П). Распространены практически по всему земному шару; аронниковые редки в умеренных

и холодных областях. Традиционно выделявшаяся группа *Helobiae* включает все семейства порядка, за исключением айровых, аронниковых и тофилдиевых; монофилия *Helobiae* четко подтверждается молекулярными данными (см. рис. 298).

Представители порядка — травы, часто с ползучим корневищем. Некоторые аронниковые — гигантские травы, лианы (иногда древовидные), эпифиты. Большинство представителей обитает во влажных местообитаниях, являясь прибрежными, болотными или пресноводными или даже морскими растениями. У рясковых (подсемейство *Lemnoideae* семейства *Araceae*) в результате далеко зашедших редуционных процессов побег представлен филлокладиями; у *Wolffia* из рясковых нет корней. Сосуды полностью отсутствуют (преимущественно у специализированных водных форм), развиты только в корнях или реже в корнях и стеблях (в основном у лиан из *Araceae*). Перфорационные пластинки лестничные, реже простые.

Листья обычно очередные, часто двурядные. Они могут быть плоскими линейными либо мечевидными (*Acoraceae*, *Tofieldiaceae*), в сечении треугольными (*Butomus*), округлыми или эллиптическими. Линейные листья могут иметь влагалище, часто с язычком в месте перехода в пластинку. У многих аронниковых, частуховых, водокрасовых и части видов *Potamogeton* и *Aponogeton* листовая пластинка широкая. У *Aponogeton madagascariensis* и немногих *Araceae* пластинка имеет отверстия, а у части аронниковых она расчлененная. Широкие листья могут быть сидячими или черешковыми. Ниже черешка может быть развито влагалище, а в месте его перехода в черешок — язычок (например, *Calla* из *Araceae*). Структура, похожая на язычок, может развиваться и при основании листьев без влагалища (как у видов *Potamogeton*). Пара свободных прилистников, развитая у некоторых частухоцветных (например, *Hydrócharis*), также гомологична язычку. У некоторых растений (особенно из семейства частуховых) подводные, плавающие и надводные листья резко различаются между собой (гетерофилия). У *Helobiae*, *Acoraceae* и немногих *Araceae* в пазухе листа развиты небольшие, обычно выделяющие слизь чешуйки (рис. 299, П). У шейхцерии чешуйки преобразованы в волоски.

Соцветия разнообразны. У *Alismataceae*, *Butomaceae* и *Hydrocharitaceae* они обычно цимозные и рыхлые. У *Araceae*, *Acoraceae*, *Aponogetonaceae* и части *Potamogetonaceae* цветки в эбрактеозных початках или колосьях, у *Juncaginaceae* — в эбрактеозных кистях. У *Acoraceae*, *Araceae*, *Aponogetonaceae* и некоторых рдестовых (например, *Zóstera*) соцветие имеет один крупный прицветный лист (покрывало). У аронниковых покрывало обычно отличается от вегетативных листьев, часто ярко окрашено, нередко окружает початок (см. рис. 249, Н).

Цветки преимущественно энтомофильные у аронниковых (см. рис. 249, Н), тофилдиевых, частуховых, сусаковых, апоногетоновых и части водокрасовых, анемофильные у ситниковидных, шейхцерии, немногих водокрасовых и большинства *Potamogeton*. Некоторые рдестовые и водокрасовые гидрофильны. У аира, сусака, шейхцерии и всех тофилдиевых цветки обоеполые, в остальных семействах есть формы как с однополыми, так и с обоеполыми цветками. Цветки обычно актиноморфные, реже зигоморфные. Околоцветник три-, ди- или редко мономерный, одно- или двухкруговой, либо отсутствует. Двухкруговой околоцветник простой (например, *Tofieldiaceae*, *Acoraceae*), со слабо различающимися чашелистиками и лепестками (*Butomus*) или двойной (у боль-



Рис. 299. Alismatales:

A—Д — *Аcorus calamus* (Аcoraceae): *A* — внешний вид цветка, извлеченного из початка, *B* — диаграмма цветка, *B* — продольный разрез гинецея, *Г* — верхняя часть цветоноса, початок и основание мечевидного прицветного листа, *Д* — общий вид растения; *E* — диаграмма цветка *Aponogéton madagascariensis* (Aponogetonaceae); *Ж* — диаграмма цветка *Triglóchin palustris* (Juncaginaceae); *З* — цветок *Scheuchzeria palustris* (Scheuchzeriaceae); *И* — диаграмма цветка *Alisma plantágo-aquática* (Alismataceae); *K, Л* — диаграмма (*K*) и цветок (*Л*) *Butomus umbellánu*s (Butomaceae); *М* — *Posidonia oceanica* (Potamogetonaceae), цветок сбоку; *Н—П* — виды *Potamogeton* (Potamogetonaceae): *Н* — цветок, *О* — побег с терминальным соцветием, *П* — чешуйки в пазухе удаленного листа; *P—Б* — Agaceae: *P* — цветок *Lysíchiton americanum*, *C* — продольный разрез цветка *Anthurium crassinervium*, *T—Ф* — *Pothos seemannii* (*T* — початок с прицветным листом, *У* — цветок, *Ф* — тычинка); *X—Ш* — *Arisaema atrorubens* (*X* — женский початок с частично удаленным покрывалом, *Ц* — продольный разрез женского цветка, *Ч* — мужской початок с частично удаленным покрывалом, *Ш* — участок мужского початка с цветками без околоцветника); *Щ, Ъ* — виды ряски (*Lemna*): *Щ* — общий вид растения *L. gibba*, *Ъ* — початок с одним мужским и одним обоеполым цветками у *L. trisulca*; *1* — плацента; *2* — семяпочка; *3* — цветонос; *4* — прицветный лист; *5* — крыловидный вырост на внутренней стороне тычинки; *6* — общее основание тычинки и листочка околоцветника; *7* — листочек околоцветника; *8* — пыльник; *9* — плавающий лист; *10* — подводный лист; *11* — чешуйки в пазухе листа; *12* — место прикрепления листовой пластинки; *13* — чашелистик; *14* — лепесток; *15* — стерильная часть соцветия, выделяющая запах (осмофор); *16* — рыльце; *17* — корень

шинства частуковых, многих водокрасовых). Элементы околоцветника свободные или редко сросшиеся.

У форм с простым околоцветником тычинки обычно в числе листочков околоцветника и противостоят им. Иногда основания тычиночной нити и противостоящего листочка околоцветника срастаются друг с другом. У форм с двойным околоцветником андроцей полимерный или олигомерный, в последнем случае тычинки расположены группами напротив лепестков (по две напротив лепестка, как у *Alisma*, и по три — у *Butomus*), причем лепесток и противостоящие тычинки обычно развиваются из единого примордия. Тычинки с более или менее выраженной нитью или пыльники сидячие. Необычны тычинки *Posidonia* из рдестовых, состоящие из плоской пластинки, на наружной стороне которой находятся гнезда пыльника (рис. 299, *М*). В мужских цветках аронниковых тычинки часто срастаются в синандрии, а их число и способ вскрывания (продольными щелями, верхушечными порами) варьируют. Синандрии развиты и у некоторых рдестовых. У сильно редуцированных водных форм мужской цветок может быть представлен единственной тычинкой (у *Najas flexilis* из водокрасовых — только с одним микроспорангием!). Пыльцевые зерна дистально-однородные (*Аcorus*, *Aponogeton*, *Butomus*), многопоровые (многие частуковые), двухбороздные (у некоторых *Tofieldia* одна борозда проксимальная, а вторая — дистальная) или безапертурные. У ряда морских форм (например, *Cymodocea*, *Zostera* из рдестовых) пыльцевые зерна без сплошного слоя экзины, длинные (до 2 мм), нитевидные.

Гинецей апокарпный (большинство частуковых и рдестовых) или ценокарпный с конгенитально (айровые, большинство аронниковых) либо постгенитально (например, *Tofieldia*, *Butomus*) сросшимися плодолистиками, в последнем случае формируются септальные нектарники. Иногда срастание захватывает только нижнюю часть завязей, как у *Butomus*. Плодолистики от почти полностью пликатных (*Butomus*) до полностью асцидиатных (*Potamogeton* — см. рис. 231, *A, Б*). Завязь обычно верхняя, реже нижняя. Нижняя завязь

может быть погруженной в ось початка (некоторые аронниковые) или возникшей путем инвагинации цветоложа (водокрасовые). Плодолистики часто в числе листочков околоцветника (*Butomus*, большинство Juncaginaceae) или их вдвое меньше (Acoraceae, Tofieldiaceae, часть Agaceae), либо они многочисленные (до 47 у некоторых представителей рода *Philodendron* из Agaceae, до 660 у *Sagittaria* — стрелолиста из частуховых); иногда плодolistик один. Характер плацтации весьма разнообразен; иногда она диффузная, например у *Butomus*. Плоды сухие или чаще сочные, одно-, реже многосеменные, вскрывающиеся или не вскрывающиеся. Семена обычно с основным запасом питательных веществ в зародыше, но у *Acorus*, Tofieldiaceae и некоторых Agaceae хорошо развит эндосперм, а у *Acorus* есть и перисперм.

Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям, представители порядка Alismatales, за исключением *Acorus*, образуют монофилетическую группу. Молекулярные данные о родственных связях *Acorus* несколько противоречивы, но анализ ряда участков ДНК показывает, что этот род представляет собой группу, сестринскую по отношению ко всем прочим однодольным; следующая дихотомия на молекулярно-филогенетическом древе ведет к отчленению группы, объединяющей представителей Alismatales (кроме *Acorus*). Ранее *Acorus* включали в семейство Agaceae, однако морфологическое своеобразие этого рода достаточно для выделения его в самостоятельное семейство. Acoraceae отличается от Agaceae отсутствием в клетках рафид оксалата кальция, мечевидными листьями, наличием перисперма, 2—4-ядерными (а не одноядерными) клетками тапетума, тримерным околоцветником, в котором один из листочков наружного круга занимает абаксиальное положение, в процессе развития цветка закладывается раньше других листочков и сильно обгоняет их в развитии (у Agaceae, если околоцветник тримерный, то абаксиальное положение занимает листочек внутреннего круга).

Аронниковые традиционно сближали с пальмами, рогозовыми (Typhaceae) и некоторыми другими однодольными, имеющими початковидные соцветия. Эти семейства объединяли в порядок початкоцветные (Spadiciflorae) или в подкласс Arecidae. Однако детальные сравнительно-морфологические исследования указывали на существенные различия между семействами початкоцветных, в том числе и в деталях строения соцветий, что позволило выдвинуть гипотезу о сборном характере этой группы. Позже молекулярно-филогенетические данные подтвердили эту гипотезу. Вероятно, становление специализированных типов початковидных соцветий происходило неоднократно в достаточно далеких друг от друга линиях эволюции однодольных. Формирование компактных соцветий имело то экологическое преимущество, что целый початок, а не отдельный цветок стал выступать как функциональная единица опыления (см. рис. 249, Н). В семействе Agaceae это привело к формированию очень специализированных типов энтомофилии. У эволюционно продвинутых представителей Agaceae початок может состоять из верхней стерильной части, выделяющей запах, а иногда и тепло, зоны мужских цветков, зоны стерильных мужских цветков и нижней зоны женских цветков. Окружающее соцветие покрывало может функционировать как «ловушка» для опылителей, которыми часто являются навозные или падальные мухи (см. рис. 249, Н).

Включение семейства Agaceae в широко понимаемый порядок Alismatales в целом согласуется с морфологическими данными. Представители Aponogetona-

сеае и некоторые рдестовые близки к аронниковым по строению соцветий. Некоторые аронниковые имеют в пазухе листа чешуйки. В стеблях и листьях большинства аронниковых и прочих частухоцветных не развиты сосуды (в отличие, например, от пальм и рогозовых). У некоторых аронниковых семена с крупным и богатым запасными питательными веществами зародышем — признак, очень редкий у однодольных за пределами порядка Alismatales. Многие аронниковые, как и остальные частухоцветные, предпочитают влажные местообитания. Сильно специализированными водными аронниковыми, утратившими побеговую организацию вегетативных органов и имеющими сильно редуцированные 2—4-цветковые початки, являются представители подсемейства рясковые. Указывали, что связующим звеном между рясковыми и типичными аронниковыми может служить *Pistia stratiotes* — свободно плавающее у поверхности воды растение с развитыми листьями. Однако по современным данным, многочисленные черты сходства между *Pistia* и рясковыми — результат параллельной эволюции.

Важнейшая особенность порядка Alismatales — исключительно высокая эволюционная пластичность структуры цветка. Лишь немногие представители порядка (как *Acorus*, *Tofieldia*) имеют «типичные» для однодольных цветки с формулой $P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$. Не исключено, что такие цветки были исходными для частухоцветных. У Butomaceae, Alismataceae, Hydrocharitaceae сформировались крупные энтомофильные цветки с двойным околоцветником и нередко многочисленными андроцеем и гинецеем. Переход к специализированным типам энтомофилии (Araceae) и к гидрофилии (многие Potamogetonaceae и Hydrocharitaceae) был связан с редукцией околоцветника, формированием однополых цветков и обычно уменьшением числа частей в андроцее и гинецее.

Заслуживает внимания тесная связь между листочками околоцветника и тычинками, свойственная многим частухоцветным. Основываясь на этом, предполагали, что «цветок» всех или некоторых частухоцветных представляет собой на самом деле компактное собрание однополых цветков (псевдантний). Тычинку рассматривали как редуцированный мужской цветок, а противолечащий ей листочек околоцветника — как его кроющий лист. В пользу этой гипотезы говорит строение цветка *Triglóchin* (триостренника, Juncaginaceae), где снаружи находятся три листочка околоцветника и противолечащие им тычинки, а внутри от них — еще три таких же листочка околоцветника и ассоциированные с ними тычинки (рис. 299, Ж). В «нормальном» цветке круг околоцветника «не должен» располагаться между двумя кругами андроцея. Поэтому кажется логичным принять фруктификации триостренника не за цветки, а за псевдантии. Однако у относительно близкого рода *Scheuchzeria* (рис. 299, З) при том же наборе листочков околоцветника и тычинок околоцветник расположен снаружи от андроцея. Иногда считают, что листочек околоцветника является на самом деле своеобразным выростом тычинки, поскольку основания тычинки и противолечащего ей листочка нередко срастаются. Однако подобное срастание отмечено и у некоторых однодольных, не относящихся к Alismatales. Поэтому едва ли околоцветник частухоцветных имеет иную природу, чем у других однодольных. У *Potamogeton* крупный листочек околоцветника прикрепляется снаружи непосредственно к связнику пыльника. В ходе развития цветка пыльник и листочек закладываются в виде отдельных примордиев (см. рис. 231, А), а конгенитальное срастание этих структур

идет на поздней стадии развития. Это говорит о том, что у рдеста развит настоящий околоцветник.

5.6.2. Ordo Liliáles s. str. — порядок лилиецветные

В принятом здесь узком понимании порядок включает около 1530 видов, и его важнейшими семействами являются Alstroemeriaceae — альстрёмериевые (3/160), Colchicaceae — безвременниковые (18/225, рис. 300, А—В), Melan-



Рис. 300. Liliales:

А—В — Colchicaceae: А — *Gloriosa virescens*, цветущее растение, Б, В — *Kuntheria pedunculata*: Б — бутон и поперечный срез через тычинку, окруженную листочком околоцветника, В — цветок, в котором раскрылись листочки околоцветника наружного круга; Г — диаграмма цветка *Veratrum* (Melanthiaceae); Д—З — *Daiswa polyphylla* (Trilliaceae): Д — общий вид растения, Е — тычинка, Ж — листочек околоцветника внутреннего круга, З — гинецей; И—Л — *Smilax siamensis* (Smilacaceae): И — участок побега с листом, имеющим пару усиков, К — женский цветок, Л — мужской цветок; 1 — листочек околоцветника наружного круга; 2 — листочек околоцветника внутреннего круга

thiaceae — мелантиевые (11/90, рис. 300, *Г*), Trilliaceae — триллиевые (5/80, рис. 300, *Д*—*З*), Smilacaceae — смилаксовые (2/320, рис. 300, *И*—*Л*) и Liliaceae — лилейные (16/640). Группа распространена весьма широко.

Представители порядка — травы (как правило, многолетние), иногда лианы. Одни формы образуют луковицы или клубнелуковицы, другие имеют корневища. Сосуды часто развиты только в корнях, реже также в стеблях, очень редко — в корнях, стеблях и листьях. Листья очередные, гораздо реже супротивные или собранные в мутовку (Trilliaceae). Влагалище листа развито или отсутствует; влагалищно-пластиночное сочленение без язычка. Черешка обычно нет, реже он развит. Пластинки от округлых до узколинейных (у Smilacaceae иногда с копьевидным или сердцевидным основанием). Для выющихся форм характерны усики. В семействе Colchicaceae у *Gloriosa* усик образован верхушкой листа, а у *Petermannia* — стерильным соцветием. У многих Smilacaceae усики расположены по два при основании хорошо выраженного черешка.

Соцветия весьма разнообразны, они могут быть как ботрическими, так и цимозными; иногда цветки одиночные. Цветки лилиецветных обычно опыляются насекомые. Как правило, они обоеполые, чаще всего актиноморфные, редко слегка (как у *Alstroemeria*) или резко (*Chionographis* из Melanthiaceae) зигоморфные, тримерные, реже (у *Paris* — вороньего глаза и близких родов из Trilliaceae) 4-8(10)-мерные. Околоцветник двухкруговой, венчиковидный или реже чашечковидный (двойной у части Trilliaceae), листочки его обычно свободные. Нередко листочки околоцветника несут нектарники, а септальные нектарники всегда отсутствуют. Тычинки обычно в числе листочков околоцветника и противолежащие им (многочленный андроцей имеют немногие смилаксовые и триллиевые). Иногда тычиночная нить на значительном протяжении сростается с основанием противолежащего листочка. У *Kuntheria* из Colchicaceae в бутоне каждая тычинка полностью укрыта завернутыми вверх краями противолежащего ей листочка околоцветника, а гинецей располагается вполне открыто. Пыльцевые зерна лилиецветных дистально-однобороздные, реже других типов. Плодолистики всегда конгенитально сростаются друг с другом (гинецей паракарпный или чаще синкарпный. Завязь верхняя (например, у Liliaceae, Melanthiaceae, Trilliaceae), реже полунижняя или нижняя (например, у Alstroemeriaceae). Как правило, плоды коробочки разных типов или ягоды. Семена с обильным эндоспермом, в качестве запасных веществ обычно выступают жиры, масла, алейрон, редко — крахмал.

5.6.3. Группы, сближаемые с Liliales

Морфологически к лилиецветным близки порядки **Petrosaviáles** (петросавиецветные, три вида), **Dioscoreáles** (диоскореецветные, 1 070 видов), **Pandanáles** (пандануоцветные, 1 430 видов) и **Asparagáles** (спаржецветные, до 27 000 видов). Возможна трактовка этих групп как подпорядков в составе широко понимаемого порядка Liliales. Важнейшие семейства самого крупного порядка Asparagales: Orchidaceae — орхидные (800/18 000—22 000), Iridaceae — ирисовые (70/1 800), Xanthorrhoeaceae — ксанторреевые (36/900, включая роды *Heimerocallis*, *Aloë*, *Hawortia*), Alliaceae — луковые (73/1600; включая Amaryllidaceae — амариллисовые), Asparagaceae — спаржевые (122/более 2 400, в том

числе и такие роды, как *Agave*, *Anthéricum*, *Asparagus*, *Chlorophytum*, *Convallaria*, *Dracaena*, *Hosta*, *Hyacinthus*, *Maiáanthemum*, *Muscari*, *Ornithogalum*, *Polygonatum*, *Ruscus*, *Scilla*, *Yucca*). Дать ясную морфологическую характеристику порядка Asparagales, показывающую его отличия от лилиецветных в узком понимании, практически невозможно. Объем этих групп установлен на основании данных молекулярной систематики, которые указывают на эволюционную близость Asparagales к группе коммелиноидных однодольных (злакоцветные, пальмоцветные, коммелиноцветные и имбирноцветные).

Вообще система рассматриваемой группы однодольных подверглась в последнее время коренному пересмотру. Ранее обычно принимали очень широкую трактовку порядка Liliales и семейства Liliaceae. В состав Liliaceae включали не только Colchicaceae и Melanthiaceae, но и множество растений, относимых ныне к порядкам Petrosaviales, Dioscoreales, Alismatales (Tofieldiaceae) и особенно Asparagales. Традиционно принимали самостоятельность семейства амариллисовые. А.Энглер (1888), авторитету которого многие десятилетия следовало большинство ученых, считал практически единственным различием между Liliaceae и Amaryllidaceae положение завязи: верхняя (реже полунижняя) у первых и нижняя у вторых.

Дальнейшие исследования показали большую эволюционную лабильность положения завязи у однодольных. Оказалось, что амариллисовые в понимании Энглера объединяют представителей нескольких не связанных близким родством групп, в каждой из которых становление нижней завязи шло независимо. Поэтому из состава амариллисовых было выделено несколько самостоятельных семейств, например включаемое ныне в Liliales семейство Alstroemeriaceae. Затем было показано, что семейство амариллисовые в узком понимании очень близко к *Allium* (луку) и родственным ему растениям, которые традиционно относили к Liliaceae. Сейчас предложено выделять семейство Alliaceae (луковые), объединяющее все эти формы (рис. 301). Таким образом, луковые включают формы как с верхней, так и с нижней завязью, а важнейшими признаками этого семейства являются двурядное листорасположение, обычное присутствие луковиц и зонтиковидных цимозных соцветий, окруженных оберткой и т.д.

При разграничении семейств, выделенных из состава лилейных и амариллисовых, большое значение придают и строению нектарников. Для большинства ксанторреевых, луковых и спаржевых (семейства, относимые ныне к Asparagales), в отличие от лилиецветных в узком понимании, характерно наличие септалных нектарников. Однако этот признак не является ключевым при выделении порядка Asparagales, так как септалные нектарники отсутствуют, в частности, у орхидных.

Орхидные (рис. 302) — самое крупное семейство однодольных, распространенное от тундровой до экваториальной зоны, но особенно богатое видами во влажных тропических лесах. Орхидные — зеленые или бесхлорофилльные наземные или эпифитные травы с хорошо развитой микоризой. Листья цельные, цельнокрайние, с хорошо развитыми влагалищами. Цветки собраны в колосья, реже кисти, обычно энтомофильные, обоеполые, резко зигоморфные. Листочков околоцветника 6 в двух кругах. Все листочки свободные или (подсемейство Cypripedioideae — башмачковые) два листочка наружного круга срастаются друг с другом. Самым заметным элементом околоцветника обычно

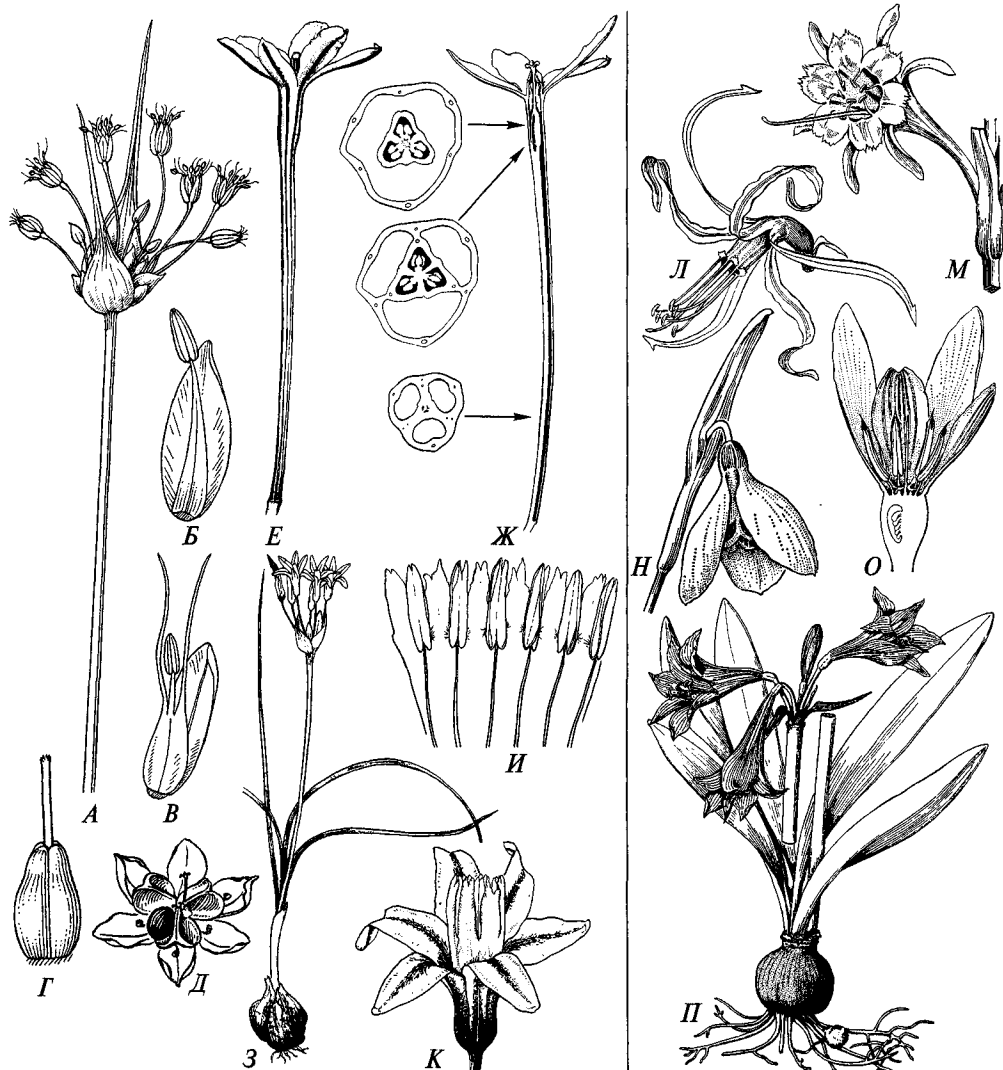


Рис. 301. Порядок Asparagales. Семейство Alliaceae: слева от вертикальной линии — растения, которые традиционно относили к Alliaceae (или Liliaceae), справа — растения, которые включали в Amaryllidaceae:

A—Г — *Allium vineale*: соцветие (*A*), листочек околоцветника наружного круга и противлежащая ему тычинка (*B*), листочек околоцветника внутреннего круга и противлежащая ему тычинка с двумя длинными зубцами (*B*), пестик с верхней завязью (*Г*); *Д* — раскрывшаяся коробочка с сохранившимся околоцветником *Allium paradoxum*; *Е, Ж* — цветок *Milla magnifica* (*Е*), его продольный и серия поперечных разрезов (*Ж*); полунижняя завязь на очень длинной ножке, которая по всей длине соединена тремя продольными перемычками с цветочной трубкой (гипантием), перемычки сохраняются и при основании самой завязи, а выше завязь совершенно свободная; *З—К* — *Androstephium breviflorum*: общий вид растения (*З*), развернутая тычиночная трубка с придатками между тычинками (*И*), цветок сбоку (*К*); *Л* — цветок *Eltsene longipetala*, тычиночная трубка с небольшими придатками между тычинками (корона); *М* — цветок *Hymenocallis calathina*, андроей с крупной короной; *Н* — *Galanthus woronowii*, одноцветковое соцветие с покрывалом из двух сросшихся прицветных листьев; *О* — продольный разрез цветка *Galanthus*; *П* — общий вид *Hippeastrum rutilum*

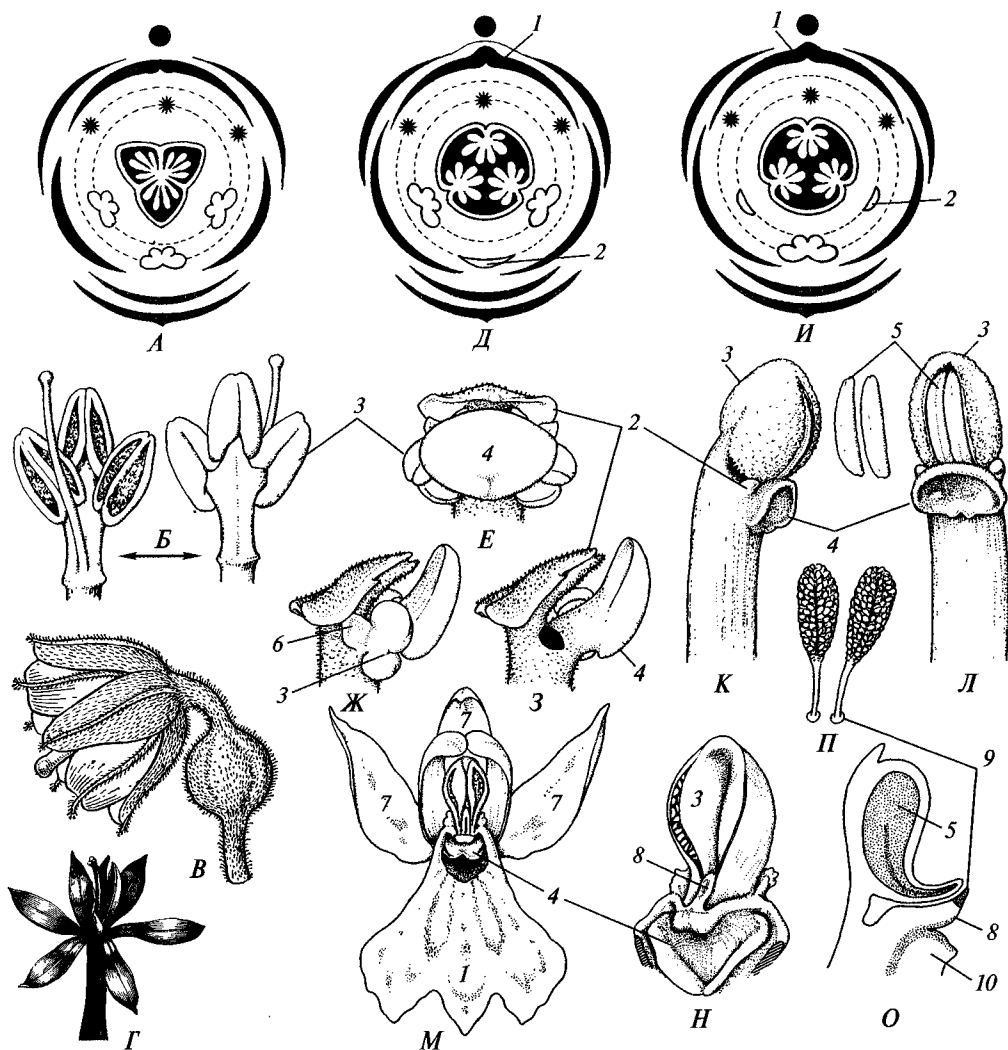


Рис. 302. Orchidaceae:

А—Г — Apostasioideae: А — диаграмма цветка *Neuwiedia*, Б — *N. inae*, андроцей и столбик (виды с двух сторон), В — цветок *N. inae*, Г — цветок *Apostasia wallichii* (листочки околоцветника отогнуты); Д—З — Cypripedioideae: Д — диаграмма цветка с двумя фертильными тычинками, Е—З — гиностемий *Paphiopedium appletonianum*: вид спереди (Е), сбоку (Ж) и сбоку после удаления одной из тычинок, место прикрепления показано черным (З); И—П — орхидные с одной фертильной тычинкой: И — диаграмма цветка, К, Л — гиностемий *Cephalánthera longifolia* (вид с двух сторон) и извлеченные поллинии, М—П — *Dactylorhiza maculata*: цветок спереди (М), гиностемий (Н), гиностемий в продольном разрезе (О), поллинии (П); 1 — губа; 2 — стаминодий; 3 — пыльник; 4 — рыльце; 5 — поллиний; 6 — тычиночная нить; 7 — наружный круг околоцветника; 8 — клювик рыльца; 9 — прилипальце; 10 — боковая лопасть рыльца

является средний листочек внутреннего круга, который получил название губы. Очертания губы могут быть самыми разными; часто она трехлопастная. Губа обычно функционирует как посадочная площадка для насекомого-опылителя; при основании она может иметь несущий нектар шпорец. Морфологиче-

ски губа является задним (адаксиальным) листочком околоцветника. Реально, однако, она часто занимает нижнее положение, что достигается разными способами. У эпифитных орхидей соцветия часто поникают и цветки оказываются перевернутыми. У многих наземных форм нижняя завязь или цветоножка ко времени цветения перекручиваются на 180°, обеспечивая нижнее положение губы. Орхидные имеют 1, 2, редко 3 фертильные тычинки. У *Neuwiedia* (один из самых архаичных родов) развита одна (абаксиальная) тычинка наружного круга и две — внутреннего. В подсемействе башмачковые передняя тычинка наружного круга стерильная (стаминодий), так что цветок имеет только 2 фертильные тычинки (внутреннего круга). У большинства орхидных, наоборот, фертильна только одна тычинка — передняя наружного круга.

Характерная особенность большинства орхидных — объединение пыльцевых зерен в группы — поллинии, число которых в пыльнике может быть от 2 до 8. Гинецей паракарпный (реже синкарпный — в результате срастания между собой в центре завязи интрузивных плацентов), с нижней завязью. В результате конгенитального срастания тычиночных нитей и столбика образуется *гиностемий*. У большинства орхидных это срастание полное или почти полное, но у примитивного подсемейства *Apostasioideae* (*Apostasia*, *Neuwiedia*) тычинки срастаются только с основанием столбика. Плоды коробочки с многочисленными очень мелкими семенами без эндосперма и с очень маленьким недифференцированным зародышем. Семена прорастают в *протокормы*, которые растут только за счет веществ, получаемых от гриба, на котором они паразитируют.

Орхидные отличаются огромным разнообразием вариантов опыления (рис. 303). Например, у *Cypripedium* (башмачка) крупная желтая губа, имеющая форму туфельки с завернутыми внутрь краями, прикрыта сверху щитковидным стаминодием, под которым расположено рыльце с обращенной вниз воспринимающей поверхностью, а по обе стороны от рыльца — фертильные тычинки. Цветок функционирует как ловушка. Насекомые (обычно одиночные пчелы), привлеченные запахом и цветом губы, соскальзывают в губу и начинают искать из нее выход. Они не могут ни взлететь, ни вылезти через завернутые края губы. Насекомые обращают внимание на участки ткани в задней стенке губы, не имеющие пигментации и пропускающие свет. Принимая их за выходы, насекомое ползет в сторону гиностемия и видит настоящие отверстия справа и слева от гиностемия вплотную к пыльникам. Проползая через эти отверстия, опылитель сначала касается рыльца, особые изгибы которого счищают с его груди пыльцу, если она там есть. Проползая далее мимо тычинки, насекомое получает большую порцию пыльцы, прилипающей к его груди. Весь процесс опыления у башмачка построен на обмане, так как нектара цветок не выделяет.

Другой вариант опыления обычен среди орхидных с одной фертильной тычинкой (например, *Orchis* — ятрышников). Насекомое садится на губу и просовывает голову в направлении шпорца в надежде найти нектар. При этом оно касается выроста средней лопасти рыльца (*клювика*), который от прикосновения расщепляется и в конечном счете обнажает 2 прилипальца, которые очень быстро приклеиваются к голове опылителя. Каждое прилипальце соединяется особой ножкой с поллинием. Извлекая голову из цветка, насекомое вытаскивает из пыльника поллинии. В течение небольшого времени ножки

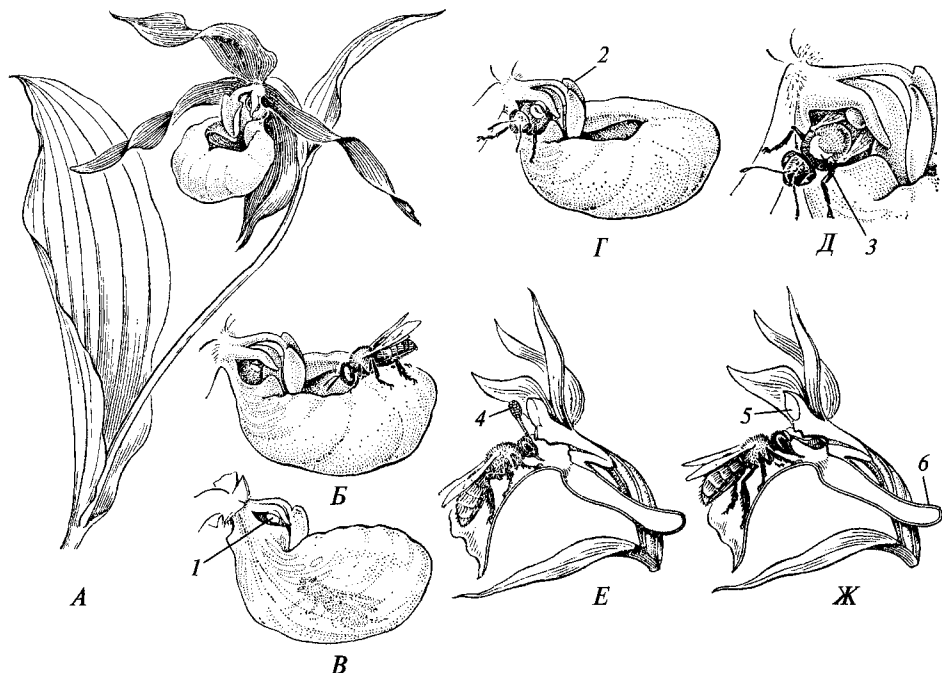


Рис. 303. Опыление орхидных:

A—Д — Cypripedium calceolus: *A* — побег с цветком, *Б* — насекомое на краю губы, откуда оно соскользнет вовнутрь, *В* — насекомое внутри губы (*1* — пыльник), *Г* — голова опылителя показалась из отверстия, расположенного вплотную к пыльнику, (*2* — стаминодий), *Д* — комок пыльцы (*3*) на насекомом, вылетающем из цветка; *Е, Ж — Dactylorhiza aristata* (часть листочков околоцветника удалена, губа со шпорцем разрезана вдоль): *Е* — опылитель сидит на губе, к его голове только что прикрепился поллиний (*4*), *Ж* — тот же опылитель на другом цветке: за время полета поллиний наклонился и теперь попадает в рыльцевую ямку, (*5* — гнездо пыльника, из которого извлечен поллиний, *6* — полый вырост губы, или шпорец)

поллиний в результате неравномерного подсыхания сильно изгибаются. Поэтому при посещении насекомым следующего цветка поллинии оказываются как раз напротив воспринимающей поверхности рыльца, к которой прилипает часть пыльцы. Наличие сложных способов опыления (иногда — только каким-то одним видом насекомых) сочетается у орхидных с отсутствием физиологических механизмов, препятствующих прорастанию чужой пыльцы на рыльце. Если в силу необычного стечения обстоятельств такая пыльца попадает на рыльце, она нередко прорастает. Поэтому у орхидных несколько чаще, чем во многих других группах, встречаются не только межвидовые, но и межродовые гибриды.

Традиционно орхидные выделяли в особый монотипный порядок Orchidales. Однако несомненно их происхождение от растений, имевших типичное для однодольных строение цветка ($P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$). Важнейшие особенности, характерные для орхидных, отмечены у представителей отдельных семейств Asparagales и Dioscoreales (хотя они никогда не имеют всего набора признаков орхидных). Это и очень мелкие семена с недифференцированным зародышем (что стоит в связи с микотрофностью по крайней мере проростков), и резкая

зигоморфность цветка, и гиностемий, и андроцей с небольшим числом тычинок, и паракарпный гинецей. У некоторых примитивных орхидных тычинки лишь слегка приросли к столбику, поллиниев нет, а околоцветник почти актиноморфный (*Apostasia*).

5.6.4. Ordo Arecáles — порядок пальмоцветные

Порядок представлен одним семейством — Arecaceae, или Palmae, — пальмы (190/2000, рис. 304, 305). Пальмоцветные широко распространены в тропиках; отдельные представители заходят в субтропики и немногие — в умеренную зону.

Деревья, реже лианы или кустарники, редко травы с розетками прикорневых листьев (например, мангровая пальма *Nyra*). Прямостоячие стволы до 60 м высотой и 1 м в диаметре (но далеко не всегда такие крупные!), чаще всего неразветвленные и несущие на верхушке розетку листьев. Стебли лиан (например, ротанговых пальм — *Cálamus*) достигают 180 м в длину и имеют удлиненные междоузлия. Лианы цепляются за опору с помощью видоизмененных верхушек листьев или модифицированных стерильных соцветий; те и другие несут обращенные назад шипы. Некоторые пальмы (как *Nyra*) имеют ползучие корневища, луковичы же у них всегда отсутствуют. Многолетние стволы не способны к активному вторичному утолщению и образованию новых проводящих тканей. Поэтому большинство прямостоячих толствоствольных пальм сначала имеют укороченный побег с розеткой прикорневых листьев; лишь после того как растение начнет образовывать междоузлия характерной для взрослого растения толщины, начинается активный рост побега в длину. В результате подземная часть ствола имеет форму перевернутого конуса. Соуды развиты во всех органах. Обычно в корнях они с простыми перфорационными пластинками, а в листьях и стеблях — с лестничными (но у *Nyra*, например, перфорационные пластинки всегда лестничные).

Листья нередко очень крупные (до 25 м у африканской *Raphia regális* — это вообще самые крупные листья, известные у растений), обычно с ясно разграниченными влагалищем, черешком и пластинкой. Основания отмерших листьев у многих пальм долго остаются на стебле; нередко сохраняются только остатки многочисленных проводящих пучков. Пластинки листьев взрослых растений обычно расчлененные: перистые, пальчатые либо (*Caryóta*) дваждыперистые. Расчлененные листья пальм похожи на сложные листья двудольных, но развиваются совершенно иначе. Молодые листья цельные и многократно складчатые. Затем в результате запрограммированной гибели клеток возникают продольные разрывы либо вдоль направленных вверх ребер, либо вдоль ребер, обращенных вниз. В первом случае образуются V-образные в сечении сегменты листа, а во втором — они ^-образные (складчатость лучше заметна у основания сегмента). Отмершие участки могут сохраняться в виде волокон или нитей, расположенных между сегментами или по краю листа, соединяя между собой верхушки сегментов.

Цветки в колосовидных или початковидных (реже головчатых) элементарных соцветиях, которые в свою очередь обычно собраны в более или менее богато разветвленные синфлоресценции. Соцветия имеют обычно крупные

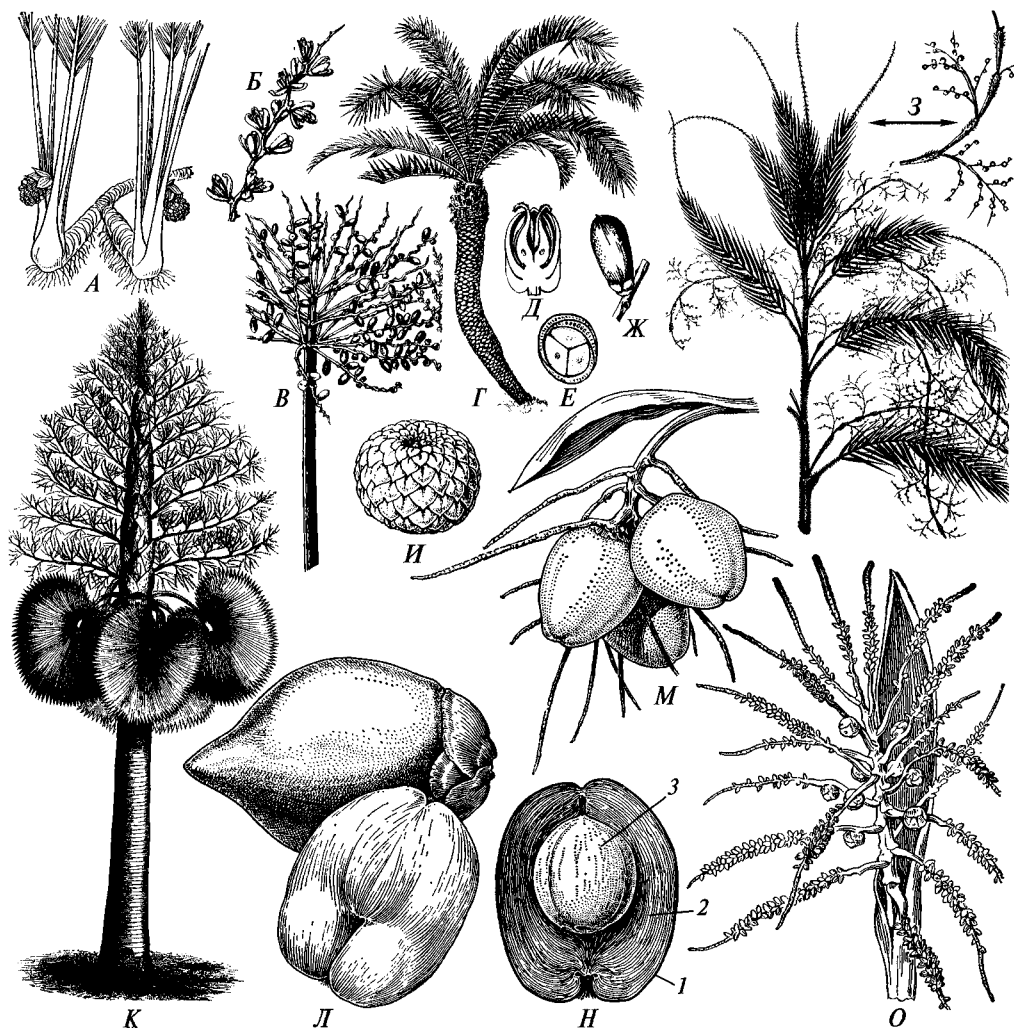


Рис. 304. Формы роста, соцветия и плоды пальм:

A — ветвящееся корневище мангровой пальмы *Nypa fruticans* с основаниями листьев и соцветиями; *Б—Ж* — финиковая пальма *Phoenix hanceana*: *Б* — веточка мужского соцветия, *В* — женское соцветие в плодах, *Г* — общий вид растения, *Д, Е* — функционально женский цветок в продольном и поперечном сечениях (гинеей апокарпный), *Ж* — плод, развившийся из одного плодолистика; *З* — участок побега с соцветиями *Calamus adspersus* и увеличенный фрагмент *Corypha taliéra* во время цветения; *Л* — плод с остающимися листочками околоцветника сейшельской пальмы *Lodoicea maldivica* (сверху) и двухлопастный эндокарпий, заключающий семя (снизу); *М—О* — кокосовая пальма *Cocos nucifera*: *М* — женское соцветие в плодах, *Н* — плод с разрезанными вдоль мезо- (2) и экзокарпием (1), в центре — заключающий семя эндокарпий (3), *О* — соцветие во время цветения

прицветные листья (покрывала), а кроющие листья отдельных цветков часто малозаметные или отсутствуют. Обычно синфлоренции занимают боковое положение на стволе и развиваются на нем многократно в течение ряда лет. Представители 16 родов имеют терминальные синфлоресценции; после цве-

тения их стволы отмирают. Эти пальмы накапливают перед цветением большое количество крахмала в паренхиме ствола. 15-летний ствол «саговой пальмы» *Metroxylon sagu* содержит до 400 кг крахмала. Крахмал саговой пальмы — один из важнейших продуктов питания папуасов Новой Гвинеи.

Цветки энтомофильные или реже анемофильные, на цветоножках или чаще сидячие, нередко несколько «вдавленные» в мясистую ось соцветия. За редкими исключениями (например, сейшельская пальма — *Lodoicea*) цветки мелкие и невзрачные; обычно они актиноморфные. Широко распространены и, вероятно, более примитивны цветки с типичным для однодольных набором частей ($P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$). Исходно цветки обоеполые, но у большей части видов однополые или чаще функционально однополые. Листочки наружного и внутреннего кругов околоцветника нередко сильно различаются по морфологии (наружные — мельче внутренних). Срастание листочков околоцветника, нередкое у пальм, обычно происходит в каждом круге отдельно (реже, как у *Phytélephas*, срастаются все листочки). Тычинок обычно 6 в 2 кругах, нередко срастающихся нитями в единую трубку, которая может прирастать к основаниям листочков околоцветника внутреннего круга. Немногие пальмы имеют 3 тычинки, а некоторые, наоборот, множество (до 950) тычинок. Многотычинковый андроцей формировался независимо в нескольких линиях эволюции пальм. У одних пальм его развитие в морфогенезе центробежное, у других — центростремительное. Тычиночные нити от довольно тонких до массивных, расширенных. Пыльца дистально-однобороздная или с трехлучевой дистальной апертурой, реже других типов. Гинецей апокарпный (*Phoenix* — финиковая пальма) или ценокарпный (*Cocos* — кокосовая пальма). Завязь верхняя. Каждый плодолистик, как правило, с 1 семязпочкой. Нередко семя развивается только в одном плодолистике. У форм с синкарпным гинецеем нередки септальные нектарники. У части пальм (из подсемейства *Lepidocaryoideae*, в том числе *Raphia*, *Calamus*, *Metroxylon*, *Eugeissóna*) завязь синкарпного гинецея и плод покрыты многочисленными чешуйками неясной морфологической природы. Рыльца у пальм сидячие или почти сидячие.

Плоды обычно нескрывающиеся, ягодовидные, костянковидные или сухие, размером от нескольких миллиметров до полуметра (у сейшельской пальмы, плоды которой принадлежат к числу самых крупных в растительном мире). В отличие от типичных ягод ягодовидные плоды пальм могут формироваться из апокарпного гинецея и иметь лишь одно семя (у финиковой пальмы). Костянковидные плоды в отличие от типичных костянок могут формироваться из ценокарпного гинецея. Кроме того, их мезокарпий иногда не сочный, а образованный губчатой массой волокон (у кокосовой пальмы). Семенная кожура тонкая или мясистая (как у большинства представителей подсемейства *Lepidocaryoideae*). Зародыш маленький, погруженный в обильный эндосперм. В качестве запасных веществ в эндосперме откладываются жиры, масла, белок или гемицеллюлоза. В молодых семенах эндосперм нередко жидкий, позже он становится твердым. Семена пальм не имеют периода покоя.

Согласно молекулярно-филогенетическим исследованиям, пальмы ближе всего к представителям порядков *Poales*, *Commelinales* и *Zingiberales*. Все четыре таксона имеют общее происхождение от лилиецветных в широком понимании, вероятно, от предков, близких к *Asparagales*. Черты сходства между пальмами и представителями порядков *Poales*, *Commelinales* и *Zingiberales* от-



мечали и до появления молекулярной систематики. Для всех этих групп характерно наличие в вегетативных органах частиц кремнезема — черта, редкая у прочих однодольных. Общий признак *Arecales* и *Poales* — наличие сосудов в стеблях и листьях, а не только в корнях; сближает эти группы и тенденция к формированию односемянных плодов. У веерных (т. е. пальчатолостных) пальм при основании пластинки листа часто развит язычок, напоминающий язычки многих *Poales*. Существенное отличие пальм от *Poales* и *Zingiberales* — эндосперм, никогда не содержащий крахмал.

Пальмы, наряду с некоторыми частухоцветными и, возможно, некоторыми *Pandanales*, — единственные однодольные, у которых отмечен апокарпный гинецей, состоящий более чем из одного плодолистика. Свободные плодолистки пальм имеют черты сходства с плодолисками некоторых магнолиид. Апокарпию у пальм традиционно считали чертой примитивности. Следуя этой точке зрения, мы должны предположить многократный переход к ценокар-

Рис. 305. Строение цветков пальм (на диаграммах наружный круг околоцветника и расположенные напротив его листочки тычинки черные, а внутренний круг околоцветника и расположенные напротив него тычинки — белые):

A, B — *Chamaerops humilis*: *A* — функционально женский цветок с апокарпным гинецеем и 6 сросшимися в трубку стаминодиями, *B* — мужской цветок и развернутый андроцей; *B* — диаграмма функционально женского цветка финиковой пальмы (*Phoenix*) с 3 свободными плодолистиками и 6 стаминодиями; *Г—К* — *Nypa fruticans*: *Г* — общий вид женского цветка с 3+3 листочками околоцветника и тремя свободными плодолистиками, *Д* — он же с удаленными плодолистиками (видны их свободные основания), *Е* — плодолистик сбоку, *Ж* — он же в продольном разрезе, *З* — мужской цветок с 3+3 листочками околоцветника и тремя сросшимися тычинками, *И* — андроцей, *К* — поперечный срез сросшихся пыльников после вскрывания; *Л* — поперечный срез завязи *Latania* с трехлучевым в сечении септальным нектарником; *М* — внешний вид и продольный разрез мужского цветка *Chamaedoréa lanceolata* (в центре пистиллодий); *Н* — продольный разрез женского цветка *Wettinia augusta* с псевдомономерным гинецеем; *О* — псевдомономерный гинецей *W. quinaria* (внешний вид и поперечный разрез на уровне семязпочки); *П* — диаграмма обоеполого цветка *Eugeissona* (цифры — порядок заложения органов в морфогенезе, пунктиром обведены тычинки, возникающие из общего примордия); *Р—У* — *Eugeissona minor*: *Р* — обоеполый цветок, листочки внутреннего круга околоцветника раздвинуты, пыльники большинства тычинок опали, *С* — гинецей в продольном разрезе, *Т* — внешний вид гинецея, покрытого чешуйками, *У* — мужской цветок (два из трех листочков околоцветника внутреннего круга удалены); *Ф* — диаграмма цветка *Caryota* (цифры указывают порядок заложения органов); *Х* — мужской цветок *Phytelephas microcarpa*; *Ц* — диаграмма мужского цветка *Palandra*, показана лишь часть тычинок (стрелки — направление их заложения); *Ч—Щ* — функционально женский цветок *P. aequatorialis*: *Ч* — листочек околоцветника (всего 4+4), *Ш* — окруженный стаминодиями гинецей, поперечные срезы завязи и рылец, *Щ* — продольный срез завязи

пии в разных группах однодольных. Хотя представители Liliales, Asparagales и Dioscoreales, которые ранее помещали в широко понимаемое семейство лилейные, имеют очень сходные между собой цветки, приходится принять, что их гипотетический общий предок не имел существенной черты цветка «лилейного типа» — ценокарпного гинецея. Следует предположить и неоднократное возникновение такой уникальной черты однодольных, как септальные нектарники. Неясно, чем был вызван столь ярко выраженный эволюционный параллелизм.

Возможен и другой эволюционный сценарий, предполагающий очень раннее (может быть, у предков всех однодольных) становление ценокарпии и септальных нектарников. Тогда апокарпия у пальм вторична. У пальм с ценокарпным гинецеем срастание плодолистиков постгенитальное и происходит на поздней стадии развития. Небольших изменений в ритмике развития цветка достаточно для того, чтобы плодолистики перестали срастаться.

5.6.5. Ordo Poáles — порядок злакоцветные

Порядок включает около 20 000 видов по всему земному шару. Важнейшие семейства: Bromeliaceae — бромелиевые (56/2 600, рис. 306, *A—B*), Typhaceae — рогозовые (2/25, рис. 306, *Г—М*), Eriocaulaceae — эриокаулоновые (10/1 200, рис. 306, *Н—О*), Juncaceae — ситниковые (8/440, рис. 306, *П—Х*), Cyperaceae — осоковые (100/около 4 500, рис. 307), Restionaceae — рестиевые (58/500), Gramineae, или Poaceae, — злаки (675/около 10 000, рис. 308). Бромелиевые растут почти исключительно в тропиках Нового Света. Преимущественно тро-

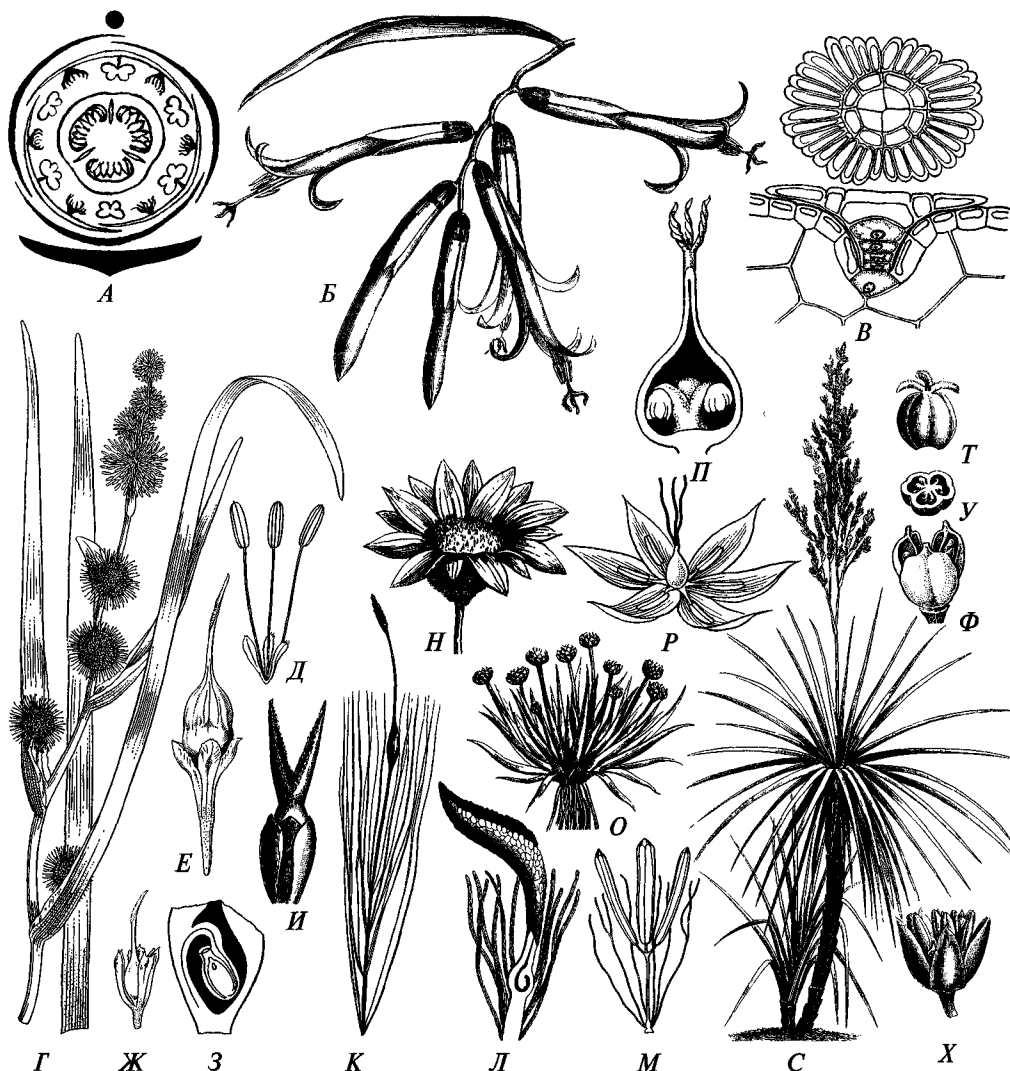


Рис. 306. Poales:

A—B — Bromeliaceae: A — диаграмма цветка *Billbergia amoena*, *Б —* соцветие *B. bakeri*, *В —* вид сверху и продольный разрез чешуйки на листе *Vriesea* sp.; *Г—М — Typhaceae: Г—З — Sparganium simplex*: общий вид соцветия и лист (*Г*), мужской цветок (*Д*), плод (*Е*), женский цветок (*Ж*), продольный разрез завязи (*З*); *И —* женский цветок *S. erectum* с двумя рыльцами; *К, Л — Typha latifolia* плод (*К*) и женский цветок с завязью в продольном разрезе (*Л*); *М —* мужской цветок *Typha angustifolia*; *Н, О — Eriocaulaceae: Н —* соцветие *Mesanthemum prescottianum*, *О —* общий вид растения *Eriocaulon rugelaeum*; *П—Х — Juncaceae: П —* продольный разрез гинецея *Luzula luzuloides*, *Р —* цветок *L. spicata*, *С—Х — Prionium serratum*: общий вид растения (*С*), гинецей (*Т*), поперечный разрез завязи (*У*), вскрывшийся плод — коробочка (*Ф*), цветок (*Х*)

пическое и семейство эриокаулоновые. Осоковые и ряд других представителей порядка — характерные компоненты растительности влажных и заболоченных местообитаний по всему земному шару. Злаки определяют облик таких безлесных биомов, как степи, прерии, пампа и т.д. В Австралии и Южной

Африке заметную роль в растительном покрове играют рестиевые, которые по общему облику напоминают некоторые осоковые, а по экологическим предпочтениям ближе к злакам. Зерновые злаки (*Triticum* — пшеница, *Oryza* — рис, *Zea* — кукуруза, *Hordeum* — ячмень, *Panicum* — просо) — важнейшие для человека культурные растения.

Большинство злакоцветных — многолетние (реже однолетние) травянистые корневищные или дерновинные растения. За немногими исключениями, для них не характерно образование луковиц или клубнелуковиц. Многие бромелиевые — эпифиты или растения скальных трещин. Как и ряд наземных бромелиевых, они обладают приспособлениями к жизни в условиях дефицита воды. Так, их листья могут быть покрыты особыми щитовидными трихомами, состоящими из ножки и однослойного щитка. При понижении влажности ножка чешуи сморщивается, щиток прижимается к листу и испарение воды уменьшается. Другое приспособление некоторых бромелиевых — образование так называемых листовых цистерн — расширенных листовых влагалищ, в которых скапливается вода. В этих цистернах формируются уникальные биоценозы. Хотя многие злакоцветные растут во влажных местообитаниях, полностью погруженных в воду растений довольно мало. Немногие представители порядка — древовидные или кустарниковидные растения; их стебли увенчаны розеткой листьев (как у *Prionium* из ситниковых) или имеют удлинённые междоузлия (как у древовидных бамбуковых — подсемейство *Vambusoideae* семейства злаки). Лианы очень редки. Бесхлорофильных форм нет; микориза развита или (осоковые, ситниковые) отсутствует.

Многие злаки и некоторые другие растения имеют стебель (соломину) с полыми междоузлиями и выполненными тканью узлами. Не менее обычны и полностью выполненные стебли. Сосуды обычно развиты во всех органах (у части бромелиевых — только в корнях). Листья очередные, располагающиеся на стебле двумя (как у большинства злаков), тремя (как у большинства осоковых) рядами (ортостихами) или не образующие ясно выраженных ортостих, обычно с хорошо развитым влагалищем, с язычком в месте его перехода в пластинку или без язычка. Пластинки чаще всего линейные, но иногда (в том числе и у злаков!) могут быть широкими. Изредка листья мечевидные. В почке листья свернутые либо, чаще, складчатые или (сходство с пальмами!) многократно складчатые. В нескольких семействах параллельно возникли растения, у которых все листья редуцированы до влагалищ (многие рестиевые, некоторые осоковые и ситниковые и др.).

Соцветия разнообразны, часто с многочисленными мелкими цветками. У осоковых, злаков и ряда других форм цветки обычно в элементарных соцветиях — колосках, собранных в метельчатые, кистевидные или колосовидные общие соцветия. У эриокаулоновых элементарные соцветия очень компактные, окружены оберткой и нередко похожи на корзинки сложноцветных. Крупные початковидные соцветия имеет, например, *Typha* (рогоз).

Большинство злакоцветных анемофильны, нередко встречаются также самоопыление (как у пшеницы) и апомиксис. Зоофилия характерна, например, для бромелиевых. Их опыляют насекомые, птицы и летучие мыши. Бромелиевые занимают положение вблизи основания филогенетического дерева *Poales* и, вероятно, унаследовали зоофилию от предков злакоцветных. Бромелиевые имеют типичные для зоофильных однодольных септальные нектарники.

Цветки злакоцветных обоеполые или однополые, актиноморфные или зигоморфные. Исходным для порядка был, вероятно, актиноморфный обоеполый цветок с типичным для однодольных набором частей ($P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$). Такие цветки типичны для бромелиевых и ситниковых. В эволюции цветка различных групп злакоцветных имели место редукционные явления. У некоторых форм они стали не тримерными, а димерными. В связи с приспособлением к анемофилии листочки околоцветника часто приобретали вид пленок, чешуй, волосков или исчезали вовсе. Если в цветках злакоцветных хорошо развиты оба круга околоцветника, то обычно их листочки сильно различаются (исключение — многие ситниковые). У зоофильных форм околоцветник обычно дифференцирован на чашечку и венчик. Явления срастания в околоцветнике идут независимо в двух кругах. Так, у ряда бромелиевых и эриокаулоновых формируется спайнолепестный венчик.

У части злакоцветных (например, бромелиевые, большинство ситниковых) сохранилось исходное число тычинок (6), но у многих из них тычинок менее 6, иногда 2 или даже 1. У некоторых злаков андроей полимерный. Пыльцевые зерна злакоцветных однопоровые (например, у злаков), дистально-однобороздные (например, у многих бромелиевых), реже — других типов (у эриокаулоновых — спирально-бороздные). Особый тип строения пыльцевых зерен имеют большинство осоковых (рис. 307, *A—E*). После образования не распадающейся тетрады микроспор лишь одна из них дает начало полноценному мужскому гаметофиту. Формируется *критотетрада*, в которой под единой оболочкой находится мужской гаметофит и остатки трех отмерших микроспор.

Для большинства семейств характерен ценокарпный гинецей из 2-3(4) плодolistиков. В некоторых группах (как у рогозов, злаков) гинецей псевдомономерный. Завязь обычно верхняя, но у части бромелиевых — нижняя. Вероятно, исходным для порядка типом плода была коробочка (как у ситниковых и многих бромелиевых). У злаков, осоковых и ряда других форм плоды односеменные, невскрывающиеся. В плодах злаков (зерновках) перикарпий обычно сростается с семенной кожурой. Ягоды нередки у бромелиевых, причем, например, у ананаса (*Ananas*) они сростаются в соплодие (см. рис. 220). Сочные односеменные плоды редки, но отмечены даже в семействах злаковые и осоковые. Семена обычно с небольшим зародышем и массивным эндоспермом. Клетки эндосперма богаты крахмальными зернами (важнейший диагностический признак порядка!), а наружные клетки эндосперма — часто также белками (алеуроновый слой). Зародыш в семени занимает краевое положение (например, у злаков) или погружен в эндосперм (например, у осоковых).

Порядок злакоцветные объединяет подавляющее большинство анемофильных однодольных и близкие к ним зоофильные формы. Современное понимание объема порядка основано на использовании молекулярно-филогенетических данных. Систематическое положение и родственные связи ветроопыляемых однодольных давно вызывают споры. Многие авторы считали два крупнейших семейства, злаки и осоковые, очень близкими друг к другу. Общие их черты — просто устроенные цветки, обычно собранные в колоски¹, односе-

¹ Элементарные соцветия злаков и осоковых представляют собой колосья, но их принято называть колосками, так как они имеют небольшие размеры и обычно собраны в более сложные соцветия.

менные нескрывающиеся плоды и т.д. Другая точка зрения состояла в том, что комплекс общих признаков злаков и осок сформировался параллельно в двух линиях эволюции в ходе адаптации к анемофилии. Молекулярные данные говорят в пользу «промежуточного» решения: многие черты сходства злаков и осоковых — результат параллельной эволюции, но оба семейства связаны относительно близким родством и могут быть включены в широко понимаемый порядок Poales. Неясно, были ли ближайшие общие предки злаков и осок анемофильны.

По современным данным, осоковые, вероятно, произошли от древних ситниковых. Ситниковые обычно имеют пыльцу в нераспадающихся тетрадах, покрытых единой оболочкой. Из них могли возникнуть криптотетрады осоковых. Для осоковых и ситниковых характерен редкий тип организации хромосом: они не имеют локализованной центромеры, и нити веретена деления могут подходить к хромосоме в разных точках. Ситниковые отличаются от осоковых рядом примитивных признаков: цветки с хорошо развитым пленчатым околоцветником, плоды-коробочки и др. По общему плану строения цветка (формула $P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$) большинство ситниковых не отличается от лилиецветных, но ситниковые — уже анемофильные растения.

У многих осоковых (например, у *Scirpus* — камыш) цветки, как и у ситниковых, обоеполые, но листочки околоцветника обычно малозаметные, в виде щетинок, и тычинок только 3. В ряде групп осоковых цветки претерпели еще большую редукцию (рис. 307). У видов рода *Carex* (осока¹) цветки всегда однополые и без околоцветника. Мужской цветок расположен у осоки в пазухе кроющей чешуи, а женский — заключен в особый орган — мешочек, который находится в пазухе кроющей чешуи. Мешочек имеет отверстие, через которое выступают рыльца. Мешочек с заключенным внутри него цветком представляет собой одноцветковый пазушный колосок. Сам мешочек — видоизмененный кроющий лист цветка (прицветник) и одновременно — первый лист (профилл) пазушного побега (как это часто бывает у профиллов однодольных, мешочек в типе имеет две главные жилки, иногда выступающие в виде килей, а верхушка его может быть раздвоенной). Предки осок, вероятно, имели обоеполые колоски с несколькими цветками. У близкого рода *Kobresia* (кобрезия) нижний цветок в колоске пестичный, а 1—3 верхних — тычиночные; кроющий лист пестичного цветка с широким основанием, иногда со сросшимися при основании краями.

Верхние колоски у кобрезии могут быть целиком мужскими. Соцветия такого типа, как у осок, могли возникнуть от соцветий, подобных соцветиям кобрезий, в результате эволюционной утраты тычиночных цветков в обоеполых колосках (тычиночные цветки сохранились только в мужских колосках). Край кроющего листа пестичного цветка у осок полностью срослись, образовав замкнутый мешочек (точнее, у кроющего листа хорошо развито лишь трубчатое влагалище, а пластинка отсутствует). У немногих видов осок ось одноцветкового женского колоска продолжается внутри мешочка выше места прикрепления женского цветка. Этот рудимент ясно говорит о морфологической природе мешочка. На молекулярно-филогенетических деревьях виды *Kobresia*

¹ Семейство *Cyperaceae* принято по-русски называть осоковые, а род *Cyperus* — сыть. К этому роду относят нильский папирус (*Cyperus papyrus*) и чуфу (*C. esculentus*), которую выращивают ради содержащих масло клубней.

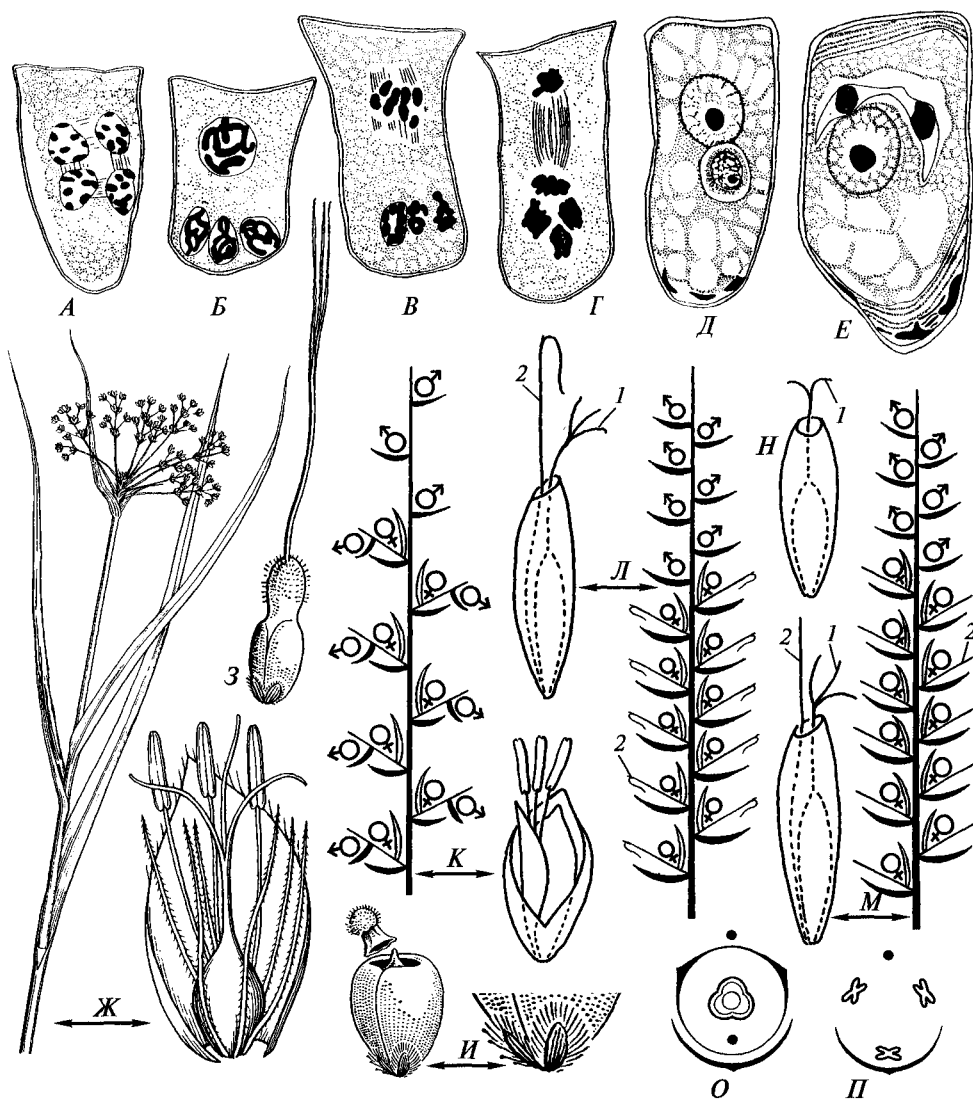


Рис. 307. Cyperaceae:

А—Е — микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у *Eleocharis palustris*: А — телофаза второго деления мейоза, Б — три ядра микроспор отошли к одному из концов клетки, в центре — сохраняющееся ядро, В, Г — митоз сохранившегося ядра, остальные три ядра в процессе отмирания, Д — криптотетрада с сифоногенной и генеративной клетками (ядро сифоногенной клетки вверху, генеративная клетка под ним), Е — генеративная клетка в результате митоза образует два спермия; Ж — побег с соцветием и цветок на фоне его кроющего листа у *Scirpus sylvaticus* (зазубренные щетинки — листочки околоцветника); 3, И — женский цветок (3) и плод (И) *Cephalocarpus dracénula* (справа крупно дано основание мешочка и реснитчатые по краю листочки околоцветника, от мешочка отделяется булавовидный носик); К—М — схемы строения соцветий и мешочки осок и представителей родственных осоке родов: К — *Kobresia myosuroides*, Л — *Uncinia* sp., М — *Carex microglóchin*; Н — мешочек *Carex pulicáris*; О, П — диаграммы двухкильевого мешочка с женским цветком и мужского цветка у *Carex* sp. (у части видов рода 2 плодолистика, у немногих осок 2 тычинки). Светлые дуги — профили боковых колосков, они же кроющие листья женских цветков, они же мешочки: 1 — рыльца; 2 — ось элементарного колоска, продолжающаяся выше места прикрепления женского цветка

(и еще нескольких родов) оказываются внутри большой группы, составленной видами *Carex*. Не исключено поэтому, что типичные для осок мешочки возникали в этой группе неоднократно.

У части видов осок мужские цветки и мешочки собраны в разные колоски. У других осок образуются смешанные колоски, причем в одних случаях в нижней части колоска находятся мешочки, а в других — тычиночные цветки. Эти и другие различия в строении соцветий — один из основных признаков в систематике рода осока, включающего до 2 000 видов.

Самое крупное по числу видов, наиболее значительное по роли в природе и значению для человека семейство порядка — злаки (рис. 308). В силу своеобразия строения цветков и соцветий злаков для их описания используют особые термины. На оси колоска в два ряда расположены чешуи. В типичном случае две нижние чешуи расположены почти супротивно друг другу и не несут в пазухах цветков. Это — колосковые чешуи (*glumae*). Далее на оси колоска следуют нижние цветковые чешуи. В пазухе нижней цветковой чешуи (*lemma*) развивается цветок, так что морфологически она представляет собой прицветник. Число цветков в колоске — от одного до многих. Нижние цветковые, реже колосковые чешуи злаков могут нести ости. Ость представляет собой жилку с окружающими тканями, которая выходит за пределы чешуи. Она может выходить из верхушки или спинки чешуи, быть длинной или короткой, прямой или согнутой, гладкой, зазубренной или опушенной. Эти признаки, как и особенности строения самих чешуй, очень важны в систематике злаков. Первой на оси цветка расположена верхняя цветковая чешуя (*palea*); изредка она редуцирована. Она обращена к оси колоска и в отличие от всех других чешуй обычно имеет два киля, в которых расположены две самые крупные жилки. Выше верхней цветковой чешуи на оси цветка расположены лодикулы, далее — тычинки и пестик. Лодикулы обычно в числе 2 и обращены к нижней цветковой чешуе. Редко развита третья лодикула, обращенная к оси колоска. Иногда лодикула одна или лодикул нет. Ко времени цветения лодикулы набухают и вызывают расхождение цветковых чешуй, что дает возможность выставить наружу тычинки и рыльца. При этом тычиночные нити очень быстро (за минуты) удлиняются, а пыльники вскрываются. Тычинок обычно 3, реже 2 либо, наоборот, их 4, 6 или много. Пестик с верхней завязью, несущей одну семязпочку, и (1)2(3) перистыми рыльцами.

Своеобразие и простота строения цветка злаков затрудняют морфологическую интерпретацию его частей. Лодикулы, вероятно, представляют собой листочки околоцветника внутреннего круга. По одной точке зрения, верхняя цветковая чешуя — это профилл (= прицветничек). Как и профиллы в вегетативной сфере злаков, она обращена к материнской оси и имеет два киля. По другой точке зрения, двукилевое строение верхней цветковой чешуи говорит о том, что она возникла при срастании двух листочков околоцветника наружного круга. В этом случае следует предположить редукцию третьего (переднего) листочка наружного круга. Цветок злаков в этой трактовке резко зигоморфный. Обычно считают, что 3 тычинки большинства злаков — это тычинки наружного круга, реже — что медианная тычинка относится к наружному кругу, а боковые — к внутреннему.

Неясно, говорит ли наличие у большинства злаков двух рылец о том, что их гинецей состоит из двух плодолистиков (поскольку двойное рыльце может

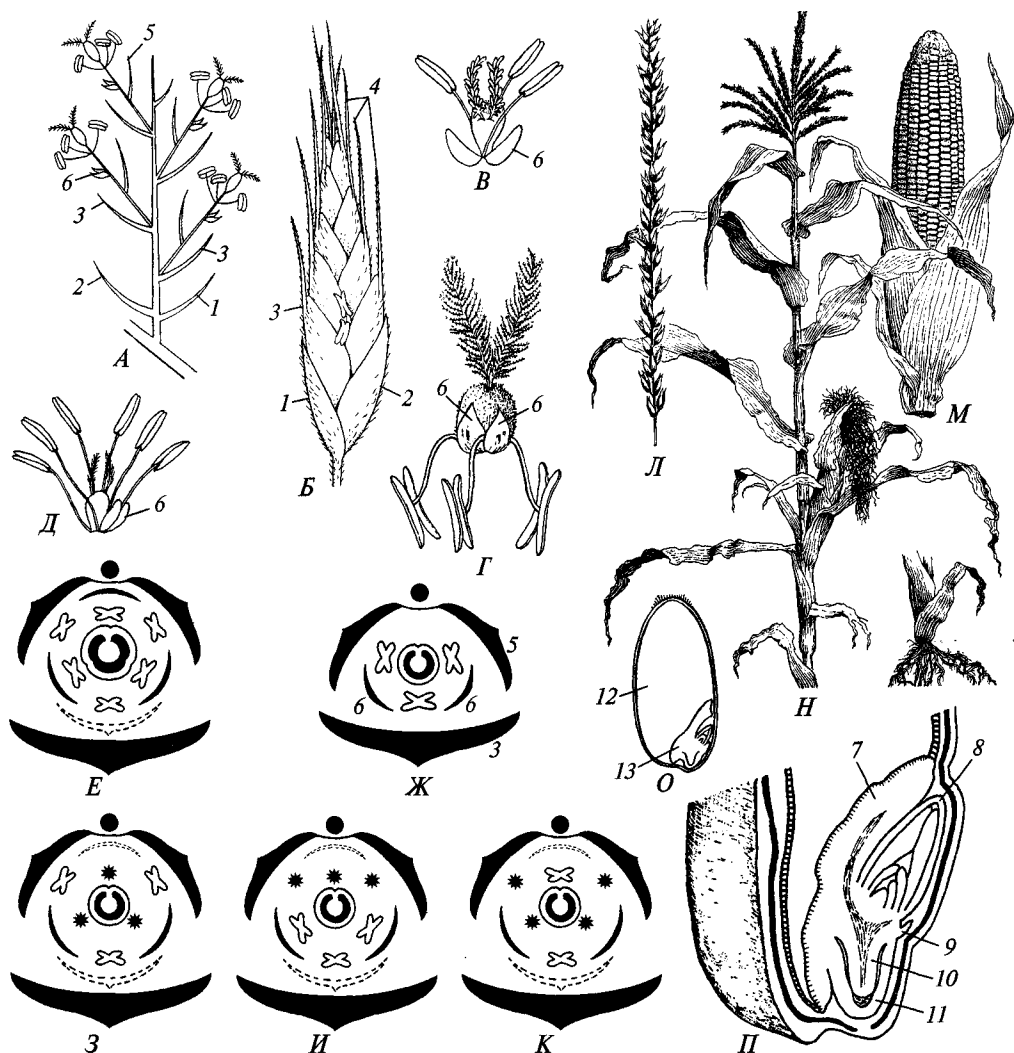


Рис. 308. Gramineae:

А — обобщенная схема типичного колоска; Б — вид сбоку колоска *Bromus mollis*; В—Д — гинецей, андроцей и лодикеры *Bromus* sp. (В), *Triticum* sp. (Г), *Oryza* sp. (Д); Е — возможная диаграмма примитивного типа цветка злаков; Ж — диаграмма цветка большинства злаков; З, И — интерпретации цветка злаков с тремя тычинками; К — интерпретация цветка *Anthoxanthum* (пунктир — утраченные листочки околоцветника, звездочки — утраченные тычинки); Л—Н — *Zea mays*: Л — соцветие из мужских колосков, М — соцветие из женских колосков, Н — общий вид растения; О, П — зерновка пшеницы в продольном разрезе (О — общий вид среза, П — зародыш); 1 — нижняя колосковая чешуя; 2 — верхняя колосковая чешуя; 3 — нижняя цветковая чешуя; 4 — ость нижней цветковой чешуи; 5 — верхняя цветковая чешуя; 6 — лодикеры; 7 — щиток; 8 — coleoptile; 9 — эпибласт; 10 — корешок; 11 — coleorhiza; 12 — эндосперм; 13 — зародыш

быть развито и у единственного плодолостика). Гинецей злаков считают псевдомономерным в основном потому, что ценокарпия характерна для всех близкородственных злакам семейств, представители которых имеют менее реду-

цированные цветки. Если рассматривать гинеей злаков как таковой, то в силу вторичной простоты строения стенки завязи трудно опровергнуть гипотезу о его истинно мономерной природе.

Своеобразен и зародыш злаков (рис. 308, П). Он имеет *щиток* — орган, связанный с получением питательных веществ из эндосперма, расположенный напротив него небольшой орган — *эпибласт* (его наличие отмечено у представителей половины родов злаков), почечку, прикрытую колпачковидной структурой, — *колеоптиле* и корешок, окруженный, в свою очередь, *колеоризой*. Наиболее обоснованной представляется следующая трактовка зародыша злаков (Н.-Ж. Tillich, 2006)¹. Щиток — гаусториальная часть семядоли; другая часть семядоли — колеоптиле. Наличие колеоптиле характерно для семядолей целого ряда однодольных растений; семядоля однодольных, имеющая колеоптиле, часто также имеет влагалище, но может быть развито только влагалище или только колеоптиле (см. рис. 295 У—Б). Эпибласт — односторонний вырост корневой шейки. Корневая шейка (англ. *collar*; самая нижняя часть гипокотилиа на границе с главным корнем) многих растений покрыта всасывающими ризоидами (например, см. рис. 295, Т), которые отличаются от корневых волосков тем, что развиваются из клеток эпидермы стебля, а не из клеток ризодермы. Эпибласт злаков, как и вся корневая шейка, часто покрыт ризоидами. Гипокотиль злаков очень короткий и представлен только корневой шейкой. Главный корень у злаков отсутствует, но в гипокотиле рано закладывается один (реже несколько) придаточный корень; так как заложение придаточного корня эндогенное, он оказывается окруженным разросшимися тканями корневой шейки — колеоризой. У некоторых злаков проросток имеет *мезокотиль* — удлинённый участок оси между местом прикрепления щитка и колеоптиле. Появление мезокотилиа объясняют интеркалярным удлинением семядольного узла или конгенитальным срастанием нижней части эпикотилиа и основания колеоптиле. Мезокотиль известен и у части осоковых.

Важное отличие зародыша семени злаков от зародышей других представителей порядка — его значительная дифференциация на органы. У большинства других Poales формирование почечки происходит уже при прорастании семени.

Односеменные плоды злакоцветных очень часто отделяются от растения вместе с теми или иными окружающими их структурами, которые способствуют распространению плодов. Например, у *Eriophorum* (пушицы) из семейства осоковые многочисленные щетинки околоцветника, незаметные во время цветения, позже сильно удлинняются и образуют так называемую пуховку, которая способствует распространению плодов ветром. Похожее приспособление независимо возникло у рогозов. У осок плод при созревании остается заключенным в мешочек, который способствует его распространению и защите, т.е. выполняет ряд функций, свойственных обычно перикарпию. У видов со вздутыми мешочками они могут плавать на поверхности воды. У неко-

¹ Есть множество других интерпретаций зародыша злаков. Например, одни авторы считают эпибласт рудиментом второй семядоли, другие — частью влагалища семядоли (щитка). В пользу последней точки зрения говорит то, что при изучении целого проростка (а не только его продольных срезов) некоторых злаков видно, что эпибласт окружает ось проростка с трех сторон, исключая только место прикрепления щитка. Выдвинута гипотеза о том, что семядоля в зародыше злаков отсутствует, щиток — главная ось зародыша, а его почечка — боковой побег, расположенный в пазухе кроющего листа — эпибласта; в этом случае колеоптиле — профили бокового побега.

торых тропических осоковых с обоеполыми цветками развиваются мешочки, похожие на таковые у осок, но имеющие совершенно иное эволюционное происхождение (они развиваются внутри от андроея и поэтому, возможно, представляют собой производное цветоложа).

У видов близкого к осоке рода *Uncinia* выступающее из мешочка продолжение оси колоска, имеющее крючковидно загнутую верхушку, легко цепляется за шерсть животных. У злаков нередко диаспорой является целый колосок с заключенной в него зерновкой (зерновками). Ось многоцветковых колосков нередко разламывается на членики, содержащие по одному плоду, окруженному цветковыми чешуями. То, что плод окружен обычно прочными чешуями, коррелирует со значительной редукцией перикарпия у злаков.

Ости на цветковых чешуях могут играть важную роль при распространении диаспор. Например, длинные ости *Stipa* (ковыля) — приспособление к анемохории. У дикорастущих видов *Avéna* (овса) и у ряда других злаков коленчато изогнутая ость ниже места изгиба перекручена и степень закрученности изменяется при изменении влажности. В результате гигроскопических движений ости диаспора может приобретать вертикальное положение и вбуравливаться в субстрат. У видов рода *Mélica* (перловник) колоски опадают целиком, верхний цветок в них стерильный и видоизменен в особое тело, которое вызывает интерес у муравьев, распространяющих эти диаспоры. Таким образом, бесчисленные вариации в строении колосков, которые так важны в систематике и диагностике злаков, во многом имеют адаптивную природу. Однако наши знания об адаптивной ценности отдельных признаков еще очень неполны.

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

В эволюции злаков, как дикорастущих, так и культурных, большую роль играла межродовая гибридизация, которая вела к возникновению аллотетраплоидов и аллополиплоидов. Так, пшеница мягкая — аллогексаплоид. Считают, что сначала при гибридизации между одним из диплоидных видов пшеницы и одним из диплоидных видов близкого рода *Aegilops* возник аллотетраплоид, потомки которого претерпели скрещивание с другим диплоидным видом *Aegilops*, в результате чего появились гексаплоидные формы.

5.6.6. Ordo Commelináles — порядок коммелиноцветные

Порядок включает около 800 видов в тропиках и субтропиках, отдельные представители заходят в умеренную зону. Важнейшие семейства: Commelinaceae — коммелиновые (40/650, рис. 309, А—Г), Haemodoridae — гемодоровые (13/100, рис. 309, Д), Pontederiaceae — понтедериевые (9/33, рис. 309, Е—Л).

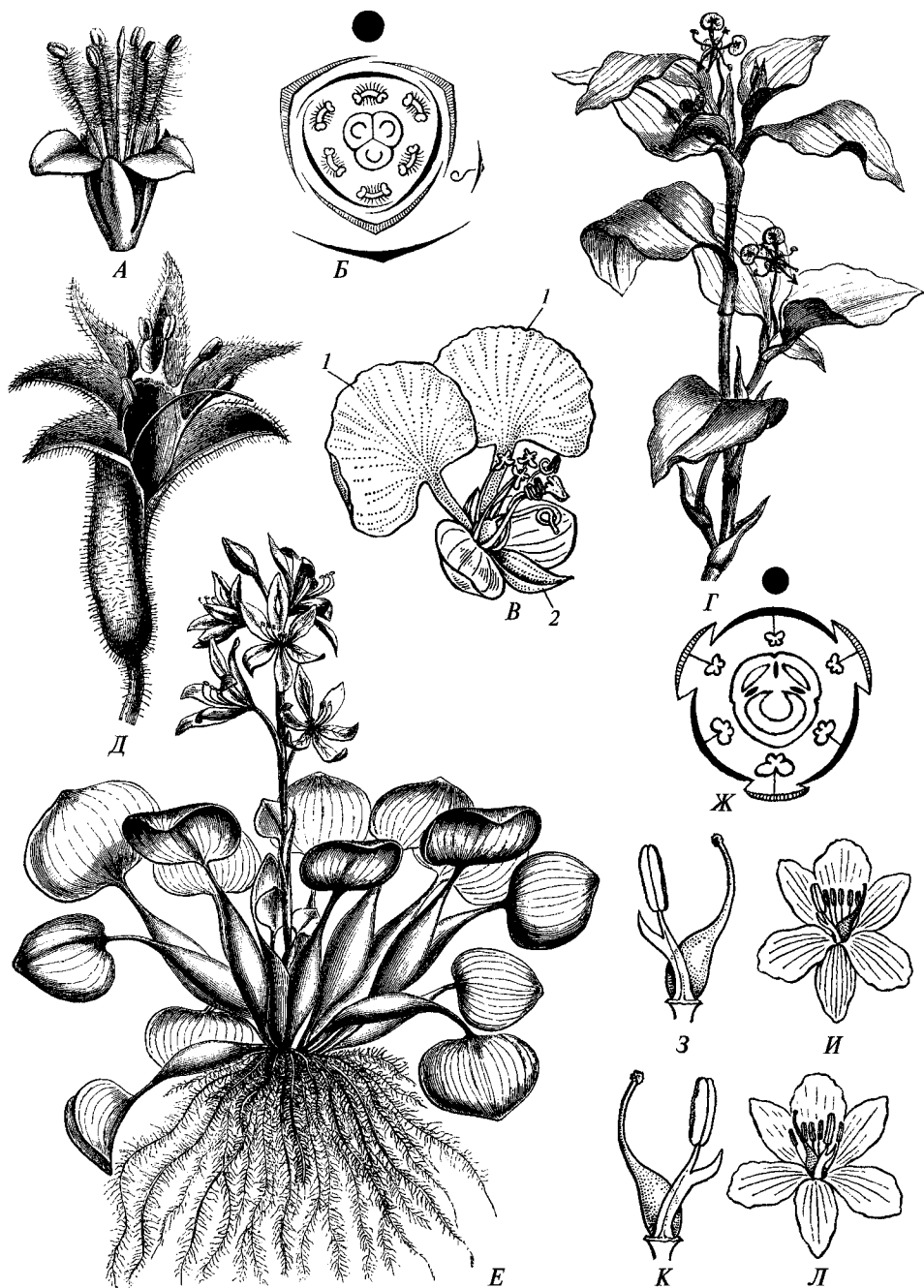


Рис. 309. Commelinales:

А—Г— Commelinaceae: А — цветок *Cyanotis nodiflora*, Б — диаграмма цветка *Tradescantia virginiana*, В — цветок *Commelina sellowiana* с двумя крупными (1) и одним маленьким (2) лепестками, Г — побег *C. benghalensis* с двумя распустившимися цветками; Д — цветок *Anigosanthus pulcherrimus* (Haemodoraceae); Е—Л — Pontederiaceae: Е — плавающее на поверхности воды растение *Eichhornia crassipes*, Ж — диаграмма цветка *Pontederia*, З—Л — два типа строения цветка *Monochoria vaginallis* и соответствующие им варианты расположения фертильной тычинки и рыльца

Представители порядка — травы (обычно многолетние), редко — лианы или эпифиты. Многие представители приурочены к влажным или сезонно влажным местообитаниям либо растут в пресных водоемах. Из плавающих форм особенно известен так называемый водный гиацинт (*Eichhornia crassipes*), происходящий из Южной Америки. Завезенный человеком на другие континенты, он буквально заполонил водоемы в тропических странах, представляя серьезную опасность как для естественных биоценозов, так и для деятельности человека (в том числе для судоходства). Листья коммелиноцветных очередные, влагалищные, обычно с параллельным или дуговым жилкованием, с черешком или без него.

Цветки, собранные в разнообразные соцветия, обычно энтомофильны. Исходным является типичный для однодольных цветков с 6 лепесточками околоцветника в 2 кругах, 6 тычинками в 2 кругах, 3 плодolistиками и ценокарпной верхней завязью. Однако весьма обычны отклонения от этого плана строения, что коррелирует с зигоморфией или асимметрией цветка. У злостного сорняка рисовых полей монокории влагалищной (*Monochoria vaginata*, Pontederiaceae) единственная фертильная медианная тычинка наружного круга крупнее остальных стерильных и имеет с одной стороны (в одних цветках — справа, а в других — слева) крупный направленный вверх вырост. Тычинка отогнута в сторону этого выроста, а столбик пестика — в противоположную сторону, что делает цветок асимметричным. Когда опылитель (обычно пчела) садится на цветок, пыльник и рыльце касаются его с двух сторон. Опыление возможно только в том случае, если в другой раз пчела попадет на зеркально-симметричный цветок.

Подобный тип диморфизма цветков называют *энантиостилией* (рис. 309, 3—Л). Он характерен и для ряда других коммелиноцветных. Его функциональное значение такое же, как и у гетеростилии (которая, кстати, также известна в семействе понтедериевые).

Для коммелиновых типична четкая дифференциация околоцветника на травянистую чашечку и ярко окрашенный венчик, который после цветения образует желеобразную массу. У некоторых видов (рис. 309, В) 2 лепестка крупные, а 1 — маленький¹. У немногих Commelinaceae развиты и фертильны все 6 тычинок. У части представителей семейства отсутствуют или стерильны тычинки наружного или внутреннего круга, у части — 3 задние или 3 передние тычинки; иногда нормально развита только одна тычинка.

Принятый сейчас объем порядка Commelinales основан на молекулярно-филогенетических признаках. Порядки Commelinales, Poales и Zingiberales отличаются от большинства прочих однодольных семенами, в которых запасным веществом является крахмал. В отличие от большинства Zingiberales у коммелиноцветных запасующей тканью служит только эндосперм (перисперма нет), а завязь верхняя (кроме части гемодоровых). Трудно указать ясные морфологические различия между Commelinales и энтомофильными Poales; важно, что среди коммелиноцветных много форм с зигоморфным околоцветником и особенно — андроцеом.

¹ Род *Commelina* назван К. Линнеем в честь трех братьев-ботаников — Коммелинов, два из которых оставили гораздо больший след в науке, чем третий.

5.6.7. Ordo Zingiberáles — порядок имбирноцветные

Порядок включает восемь семейств: Musaceae — банановые (2/40, рис. 310, *A—B*), Strelitziaceae — стрелитциевые (3/7, рис. 310, *Г—Д*), Lowiaceae — лавиновые (1/20), Heliconiaceae — геликониевые (1/200, рис. 310, *Е—Ж*), Zingiberaceae — имбирные (50/1 300, рис. 310, *З—К*), Costaceae — костусовые (4/120), Cannaceae — канновые (1/10—25, рис. 310, *Л—М*), Marantaceae — марантовые (31/550). Первые четыре семейства часто рассматривают как «группу банановых», остальные — как «группу имбирных». Группа имбирных возникла от группы банановых. Имбирноцветные широко распространены в тропических и субтропических районах Земли. Большинство представителей населяют дождевые тропические леса и другие влажные местообитания.

Представители порядка — многолетние травы, иногда гигантские (например, виды банана — *Musa*), редко — деревья с неразветвленным стволом (*Ravenala madagascariensis* — «дерево путешественников» из Strelitziaceae). Корневища часто утолщенные, запасующие крахмал. Сосуды чаще с лестничными перфорационными пластинками, только в корнях, реже в корнях и стеблях, очень редко также и в листьях. Листья очередные, часто двурядные, в почкосложении всегда скрученные, с хорошо развитым влагалищем и обычно крупной, часто широкой пластинкой, имеющей хорошо развитую среднюю и отходящие от нее многочисленные боковые жилки. Между влагалищем и пластинкой может быть развит черешок. У многих представителей (например, у бананов) длинные влагалища прикорневых листьев образуют «ложный стебель», сквозь который позже прорастает ось соцветия. У имбирных влагалище продолжено в язычок.

У марантовых, как и у ряда других растений влажных тропиков, при основании пластинки развито утолщение — «подушечка». Изменение тургора клеток подушечки дает возможность оптимально ориентировать пластинку по отношению к свету. Пластинка листа имбирноцветных всегда закладывается как цельная, но очень крупные листья, особенно у банановых и стрелитциевых, на ветру разрываются между боковыми жилками, так что напоминают сложные. В отличие от листьев пальм, которые также закладываются как простые, в данном случае не происходит запрограммированного отмирания групп клеток и разрывы листа носят чисто механический характер. В оранжереях, где нет ветра, можно встретить бананы и стрелитции с крупными цельными листьями.

Соцветия, часто крупные, обычно представляют собой колосья из цимозных элементарных соцветий или простые колосья. Кроющие листья на главной оси могут быть крупными и яркими, привлекая опылителей: насекомых, птиц, летучих мышей. Опыление летучими мышами характерно для большинства видов банана; цветки этих растений функционируют лишь одну ночь. Цветки у представителей порядка обычно обоеполые, реже, как у банановых, функционально однополые. Они зигоморфные либо асимметричные. Околоцветник из 6 листочков в двух кругах. Листочки наружного и внутреннего кругов в большей (группа имбирных) или меньшей (группа банановых) степени отличаются друг от друга. Все или часть листочков могут срастаться между собой. Тычинок исходно 6 в двух кругах (как у *Ravenala*), но обычно фертильных тычинок только 5 или 1.

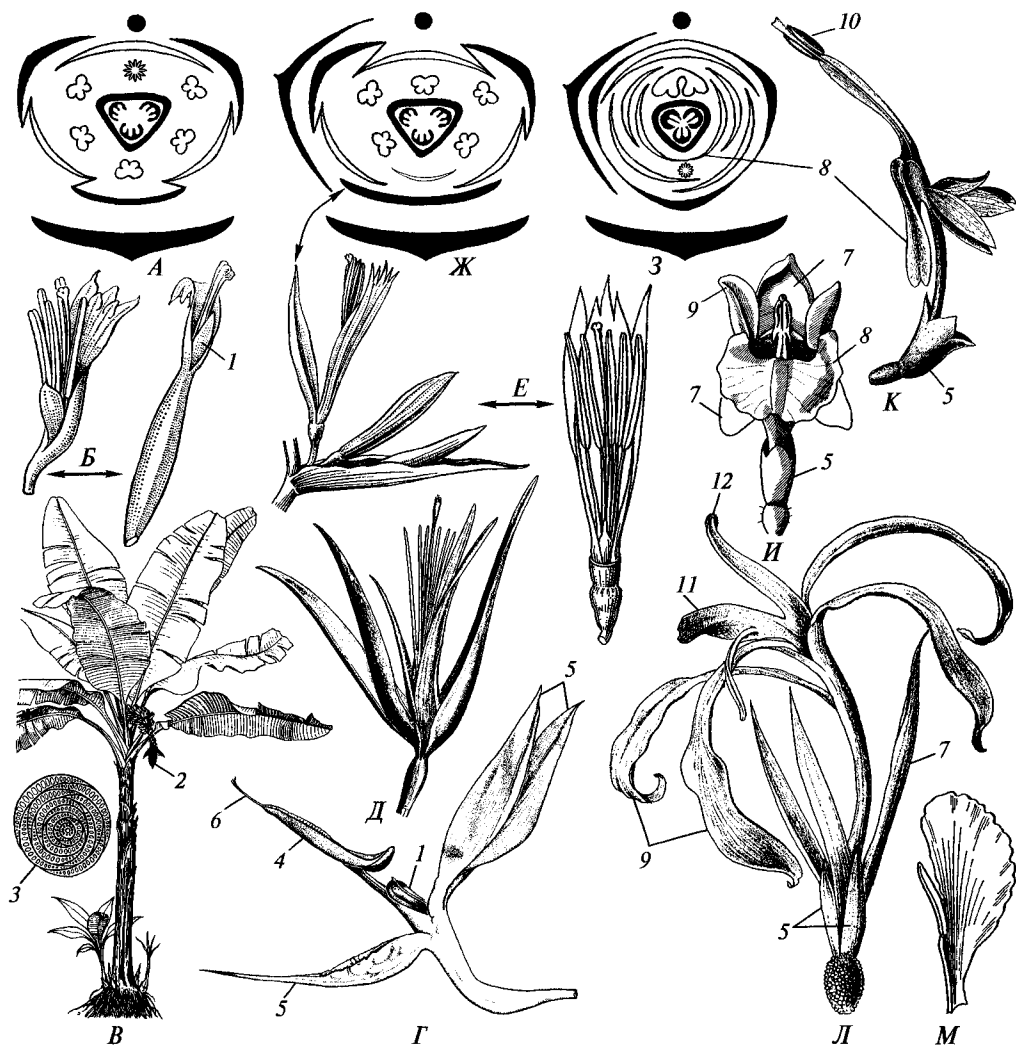


Рис. 310. Zingiberales:

А—В — Musaceae: А — диаграмма цветка *Musa rosacea*, Б — функционально мужской (слева) и женский цветки *M. acuminata* (1 — свободный листочек околоцветника внутреннего круга), В — *M. sapientum*, внешний вид растения с соцветием (2) и разрез «ложного стебля» из листовых влагалищ (3); Г, Д — Strelitziaceae: Г — цветок *Strelitzia reginae* (4 — стреловидный орган из двух сросшихся листочков околоцветника внутреннего круга, 5 — листочки околоцветника наружного круга, 6 — столбик), Д — цветок *Ravenala madagascariensis* (6 листочков околоцветника в двух кругах, 6 фертильных тычинок); Е, Ж — Heliconiaceae: Е — *Heliconia cannoidea*: элементарное соцветие с одним ракрывшимся цветком (слева) и цветок с удаленным свободным листочком околоцветника, Ж — диаграмма цветка; 3—К — Zingiberaceae: 3 — диаграмма цветка *Kaempferia ovalifolia*, звездочка — положение утраченной тычинки), И — цветок *Curcuma australasica* (5 — наружный круг околоцветника, 7 — внутренний круг околоцветника, 8 — губа (два сросшихся стаминодия), 9 — стаминодий), К — цветок *Globba orixensis* (10 — пыльник единственной тычинки, охватывающий столбик, остальные обозначения, как на И); Л, М — Cannaceae: Л — цветок *Canna indica* (11 — тычинка с обращенной вниз фертильной текой, 12 — рыльце; остальные обозначения, как на И), М — тычинка *Canna polyclada* (слева — фертильная тека, справа — стерильный лепестковидный вырост)

У ловиевых, банановых и стрелитциевых средний листочек внутреннего круга заметно отличается по морфологии от прочих листочков околоцветника, а противолежащая ему тычинка часто отсутствует или представлена стаминодием, так что в цветке обычно 5 фертильных тычинок. Ловиевые имеют средний внутренний листочек, который очень крупный и образует губу, причем весь цветок внешне напоминает цветок орхидеи. У банановых все листочки, кроме направленного вниз среднего листочка внутреннего круга, срастаются основаниями.

У стрелиции два боковых листочка внутреннего круга срастаются в своеобразный стреловидный заостренный орган с продольным килем и окружают пять тычинок и столбик; птицы-опылители садятся на края ярко окрашенного стреловидного органа, отгибают их и освобождают упругие тычинки, которые выгибаются, растрескиваются и обдают птицу пылью.

Геликониевые, как и большинство остальных представителей «группы банановых», имеют 5 фертильных тычинок, но здесь в стаминодий преобразована средняя тычинка наружного, а не внутреннего круга. Противолежащий ей листочек околоцветника наружного круга шире остальных 5 листочков, которые срастаются в единый пятизубчатый орган.

У представителей «группы имбирных», вероятно, имеющей общее происхождение с геликониевыми, только 1 фертильная тычинка — средняя внутреннего круга. Остальные члены андроеца — все или часть из них — присутствуют в виде лепестковидных стаминодиев. У имбирных 2 стаминодия внутреннего круга образуют крупный лепестковидный орган, называемый губой.

У костусовых губа образуется в результате срастания 5 стаминодиев. Эти структуры не гомологичны губе ловиевых. Строение фертильной тычинки очень варьирует и имеет важное значение для механизма опыления. У имбирных и костусовых она симметричная, у костусовых при этом крупная, лепестковидная. У канновых и марантовых фертильна лишь одна половина пыльника, а другая сторона тычинки — лепестковидная. Это делает цветок асимметричным. Преобразование стаминодиев в лепестковидные органы — пример гомеозиса. У канновых в результате гомеозиса и столбик пестика лепестковидный.

У большинства имбирноцветных пыльца с плохо развитой экзиной и без локализованной апертуры, реже с 1—6 апертурами. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, с нижней завязью. Развита септальные нектарники. Плоды — часто коробочки, реже других типов. Семена часто с ариллусом. Основное запасное вещество семени — крахмал. У стрелитциевых развит только эндосперм, но у остальных имбирноцветных значительная или основная часть крахмала откладывается в перисперме.

Порядок Zingiberales близок Commelinales и имеет с ним общее происхождение. Возможно объединение этих порядков друг с другом. Имбирноцветные — морфологически ясно очерченная и более эволюционно продвинутая группа, чем коммелиноцветные. Зигоморфия и асимметрия цветка, которые проявляются у коммелиноцветных в виде тенденции, характерна для всех имбирноцветных. Апоморфиями можно считать также безапертурную пыльцу, нижнюю завязь, наличие перисперма, преобразование стаминодиев в лепестковидные органы.

5.7. ДРЕВНЕЙШИЕ ИСКОПАЕМЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Достоверные остатки покрытосеменных известны начиная с нижнего мела. Неоднократно сообщали о домеловых находках цветковых, но те из них, которые сохранились достаточно хорошо, чтобы изучить существенные детали, по комплексу признаков нельзя относить к данному таксону. Имели место и ошибки в определении возраста отложений. Судя по палеоботаническим данным, покрытосеменные — самая молодая крупная группа высших растений. Хвойные, например, по данным палеоботаники, имеют примерно в 2,5 раза более длинную историю, чем цветковые растения.

Самым древним ярусом нижнего мела является берриас, далее следуют валанжин, готерив, баррем, апт, альб. Древнейшие достоверные находки покрытосеменных (140—130 млн лет) — дисперсные пыльцевые зерна из валанжина Израиля. В самых древних отложениях пыльца цветковых растений исключительно редка и достаточно однообразна. Пыльцевые зерна безапертурные, несколько позднее (в готериве) наряду с безапертурными появляются моносулькатные (дистально-однобороздные) пыльцевые зерна. В позднем барреме впервые зафиксированы трикольпатные (трехбороздные) пыльцевые зерна, характерные для высших двудольных. В барреме и апте такие пыльцевые зерна редки, а начиная с альба преобладают во многих отложениях. Тогда же появляются и другие типы пыльцевых зерен, характерные для высших двудольных (трехпоровые, трехборозднооровые и т. д.).

Достоверные мезо- и макроостатки покрытосеменных (листья, цветки, плоды) известны начиная с рубежа баррема и апта (130—115 млн лет), причем в сильно удаленных друг от друга регионах (на востоке Северной Америки, в Португалии, Бразилии, на северо-востоке Китая и т. д.). Нередко вместе с ними встречаются достаточно многочисленные остатки вымерших оболочкосеменных. Покрытосеменные этих ископаемых флор достаточно разнообразны; только во флорах Португалии обнаружено 140—150 разных таксонов.

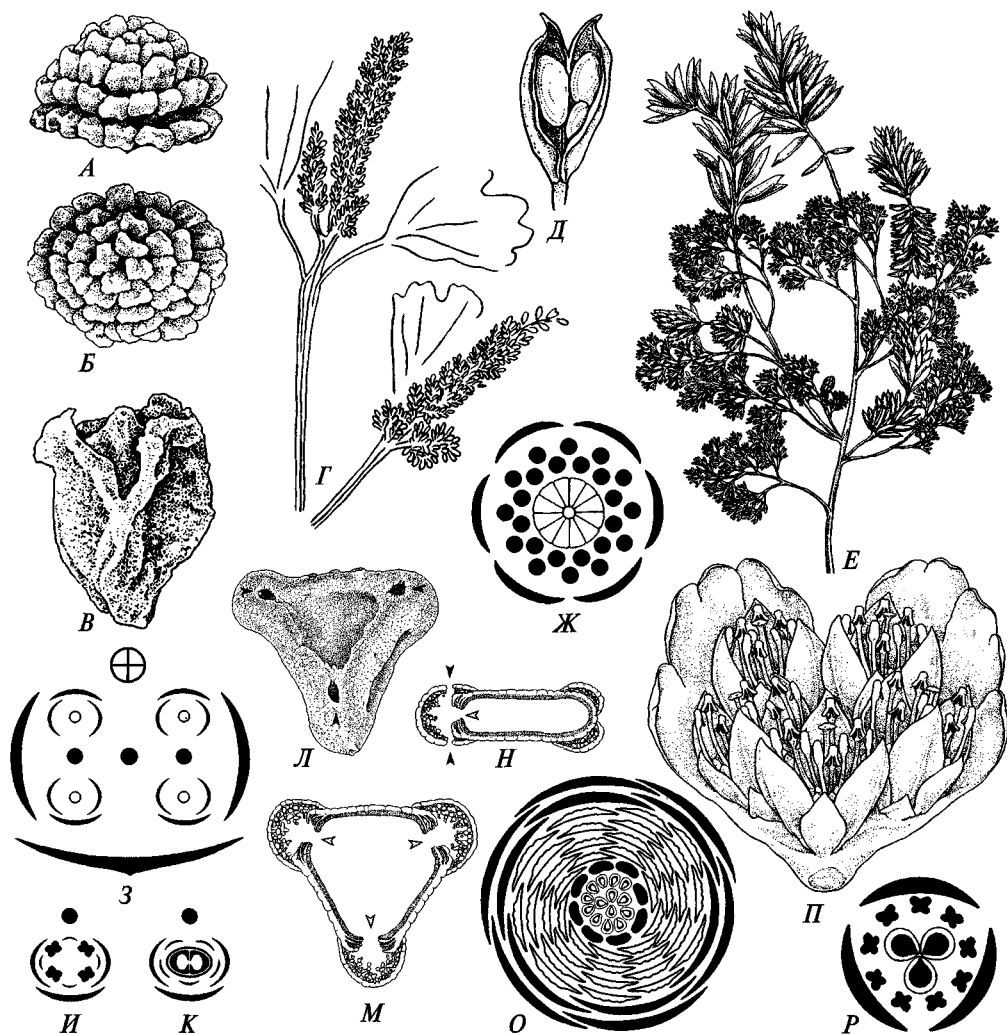
Среди них есть как водные, так и наземные растения. Судя по отсутствию ископаемых древесин, бесспорно принадлежавших цветковым, и относительной редкости остатков их листьев в аптских и более древних отложениях, среди древнейших покрытосеменных преобладали травы (возможно, наряду с небольшими кустарниками). Древнейшие из найденных цветков и плодов были мелкими, до нескольких миллиметров длиной (хотя в апте — альбе Бразилии найдено немало крупных плодов). Среди цветков выявлены обоопольные и однопольные, спиральные и циклические, с простым околоцветником и без него, с плохо выраженными и (реже) длинными тычиночными нитями, с верхней и нижней завязью, с апокарпным и (реже) ценокарпным гинецеем (в последнем случае — без хорошо выраженного столбика). Для одних цветков можно предположить опыление насекомыми, для других — ветром. Семяпочки были обычно анатропными, но иногда ортотропными или кампилотропными. Часто (но не всегда) в завязи была лишь одна семяпочка. Плоды были как сухие, так и сочные, как вскрывающиеся, так и не вскрывающиеся. По некоторым признакам все древнейшие цветки сходны друг с другом. Например, тычинки всегда имели 4 микроспорангия.

Подавляющее большинство цветковых растений из барремских и аптских отложений можно отнести к подклассу Magnoliidae или (в меньшей степени) к примитивным группам однодольных. Древнейшие цветки представителей высших двудольных известны с рубежа апта—альба, но многочисленными остатками высших двудольных становятся лишь в более молодых отложениях.

Лишь небольшую часть остатков из барремских и аптских отложений удастся связать с семействами, представленными в современной флоре. Больше всего данных о древнейших ископаемых представителях семейства Chloranthaceae. В частности, в Португалии найдены цветки, очень похожие на цветки современных видов *Hedyosmum* (рис. 311, *A—B*), и изолированные тычинки с пыльцевыми зернами, очень похожими на таковые современного рода *Ascarina*. В более молодых отложениях Швеции и США найдены цветки и тычинки, похожие на таковые *Chloranthus*. Хотя цветки современных видов *Chloranthus* и *Hedyosmum* сильно различаются (см. стр. 188—190), ископаемых переходных форм между этими родами не найдено. Данные палеоботаники не позволяют установить исходный для семейства Chloranthaceae тип строения цветка. Некоторые из древнейших дисперсных пыльцевых зерен (готерив) похожи на пыльцу *Ascarina*. Они были описаны под названием *Clavatipollenites*. На основании этих данных нельзя говорить об исключительной древности *Ascarina*, так как в более поздних отложениях найдена пыльца *Clavatipollenites* в органической связи с остатками (*Virginianthus*, рис. 311, *O*), не относящимися к Chloranthaceae.

В барремских или аптских отложениях Португалии найдены остатки цветка растения, близкого к современным кувшинковым (рис. 311, *Ж*). Цветок реконструирован как мелкий (длиной менее 1 см), с 6 листочками простого околоцветника, с 24 тычинками с узкими нитями в двух кругах и 12 плодолистиками, противлежащими внутренним тычинкам. Гинецей синкарпный, завязь полунижняя, в каждом гнезде — несколько семян. Как и у современных кувшинок, на верхушке гинецея есть вырост, образованный осью цветка. Не доказано, что растение, имевшее такие цветки, было водным. Дисперсные семена, похожие на семена современных кувшинковых, неоднократно находили в столь же древних отложениях в Португалии и на востоке Северной Америки. В верхнемеловых (туронских) отложениях Северной Америки найден ископаемый цветок, имеющий много общих признаков (в том числе сильно вогнутое цветоложе) с цветками современной *Victoria* из кувшинковых. В отличие от крупных цветков современной виктории (до 35 см в диаметре), ископаемый цветок был мелким (менее 3 мм). Вероятно, крупные цветки в семействе кувшинковые вторичны и возникали параллельно в разных линиях эволюции семейства.

Примером вымершего семейства покрытосеменных служит Archaeofructaceae, включающее род *Archaeofructus* (баррем—апт, Китай) (рис. 311, *Е*). Его виды были однолетними водными травами с очередными, многократно перисторассеченными на узкие сегменты листьями с открытым жилкованием. По общему облику листья похожи на листья некоторых папоротников. Листья не имели устьиц и были, вероятно, погружены в воду. Фруктификации завершали главный и боковые побеги. Они были представлены удлиненными осями (несколько сантиметров длиной), на которых в нижней части по спирали располагались группы из двух или нескольких тычинок, а в верхней — плодоли-



стики, прикрепленные обычно парами. Тычинки с довольно тонкими нитями и ясно ограниченными пыльниками после цветения опадали. Плодолистики на коротких ножках, удлинненные, довольно крупные, с несколькими семязачатками. Плодики описаны как листовки, хотя следов их вскрывания не обнаружено. Каких-либо кроющих чешуй или листочков околоцветника фруктификации не имеют. Предполагали, что фруктификации *Archaeofructus* имеют «предцветковое» строение, а находка этого растения позволяет судить об исходной для покрытосеменных структуре репродуктивных органов. Не исключено, однако, что *Archaeofructus*, как и многие современные водные растения, имел вторично упрощенные цветки, и в таком случае его фруктификации можно описывать как не имеющие брактеев колосья с мужскими и женскими цветками без околоцветника. Некоторые исследователи считают, что *Archaeofructus* имеет сходство с описанным из Казахстана *Caspiocarpus* (рис. 311, Г, Д) и другими ископаемыми, сближаемыми с древнейшими ранункулидами.

Рис. 311. Ископаемые меловые покрытосеменные:

A—B — ископаемые, сближаемые с современным родом *Hedyosmum* (Chloranthaceae) (Португалия, поздний баррем или ранний апт): *A*, *B* — вид сбоку и сверху тычиночного соцветия, *B* — женский цветок с нижней завязью и тремя листочками околоцветника; *Г, Д* — *Caspiocarpus paniculiger*, ископаемое, сближаемое с представителями ранункулид (Казахстан, средний альб): *Г* — побег с листьями и женскими соцветиями, *Д* — раскрывшаяся листовка; *Е* — реконструкция растения *Archaeofructus sinensis* (Китай, баррем — апт); *Ж* — диаграмма цветка ископаемого растения, сближаемого с представителями семейства Nymphaeaceae (Португалия, поздний апт или ранний альб); *З—Н* — *Endressianthus miraensis*, ископаемое, сближаемое с представителями Betulaceae (Португалия, кампан — маастрихт): *З* — обобщенная диаграмма строения дихазия в мужских и женских сережках (перечеркнутый кружок — главная ось сережки, черные кружки — оси, на которых цветки не развиваются, белые кружки — цветки), *И* — диаграмма мужского цветка (кроющий лист, 2 прицветничка, 4 листочка околоцветника, 4 тычинки), *К* — диаграмма женского цветка, *Л—Н* — пыльцевое зерно: внешний вид (*Л*), срез в экваториальной плоскости (*М*), срез в плоскости, проходящей через полюса и через одну из апертур (черные стрелки — экзоапертуры, белые — эндоапертуры); *О* — диаграмма цветка ископаемого растения *Virginianthus calycanthoides*, которое сближают с представителями семейства Calycanthaceae (США, штат Вирджиния, альб); околоцветник и внутренние стаминодии даны черным, подобно современным каликантовым, растение имело сильно вогнутое цветоложе; *П* — часть соцветия *Mauldinia mirabilis* (Lauraceae) (США, штат Мэриленд, верхний мел); *Р* — диаграмма цветка с верхней завязью ископаемого растения, сближаемого с представителями однодольных (Португалия, поздний баррем или ранний апт)

В альбе и последовавшем за ним сеномане разнообразие цветковых растений, число их местонахождений и обилие остатков в захоронениях резко возросло. Процесс диверсификации цветковых продолжался и далее, но события, имевшие место в середине мелового периода (альб — сеноман) в силу своей быстроты и значения для биосферы Земли представляют особый интерес. Предполагают, что покрытосеменные расселялись, продвигаясь преимущественно по долинам рек. Они занимали участки с несомкнутым, нарушенным растительным покровом, где, по мнению В. В. Жерихина, с их участием сформировался новый тип пионерных фитоценозов. Такие ценозы легко распространялись по местам нарушений растительного покрова с преобладанием различных групп голосеменных и препятствовали его восстановлению в прежнем виде. Функционирование сукцессионных систем, характерных для нижнего мела, было парализовано, и многие группы семенных растений вымерли или резко сократили разнообразие и роль в растительном покрове (Bennettitales, Leptostroboles, Caytoniales, Ginkgoales и др.).

С широкой экспансией покрытосеменных растений совпала радикальная перестройка фауны насекомых и некоторых других групп животных (в том числе динозавров). Большое значение для эволюции покрытосеменных и насекомых имели установившиеся между ними многообразные связи, обусловившие появление многочисленных коадаптаций. Покрытосеменные, видимо, обладали гораздо более быстрым ростом вегетативных органов, чем другие растения того времени. Их листья были весьма богаты мезофиллом. Вероятно, это впервые сделало энергетически выгодным для насекомых питание листьями, что поставило перед растениями задачу защиты от фитофагов. По мнению В. А. Красиловой, защитой могли служить не только химические вещества, но и зубчатость или пильчатость края листа, поскольку насекомые приступают к поеданию пластинки с края. Во всяком случае, время возникновения зубчатых листьев примерно совпадает с возникновением листогрызущих насекомых.

Начиная с альба — сеномана широкое распространение получают древесные цветковые, и в захоронениях появляется большое число их весьма разнообразных листьев. Первоначально, ориентируясь на макроморфологические признаки, эти листья сравнивали с листьями представителей современных семейств и даже родов. Изучение эпидермально-кутикулярных признаков во многих случаях говорит против сближения листьев меловых цветковых и представителей современных таксонов. Тем не менее, используя более надежные свидетельства — остатки репродуктивных структур, удалось показать, что в середине-конце мела сформировались все важнейшие эволюционные линии покрытосеменных.

Процесс диверсификации цветковых был быстрым, но не одномоментным. Наряду с ним имели место и процессы вымирания. Например, во многих остатках пыльцы верхнего мела Европы и восточных районов Северной Америки доминируют неизвестные у современных растений пыльцевые зерна группы «Normapolles», в которой по изолированным пыльцевым зернам описано более 80 родов. Те немногие цветки, продуцировавшие пыльцу Normapolles, которые удалось обнаружить, имеют сходство с цветками современных Fagales, однако многие из них были обоеполыми (в отличие от цветков подавляющего

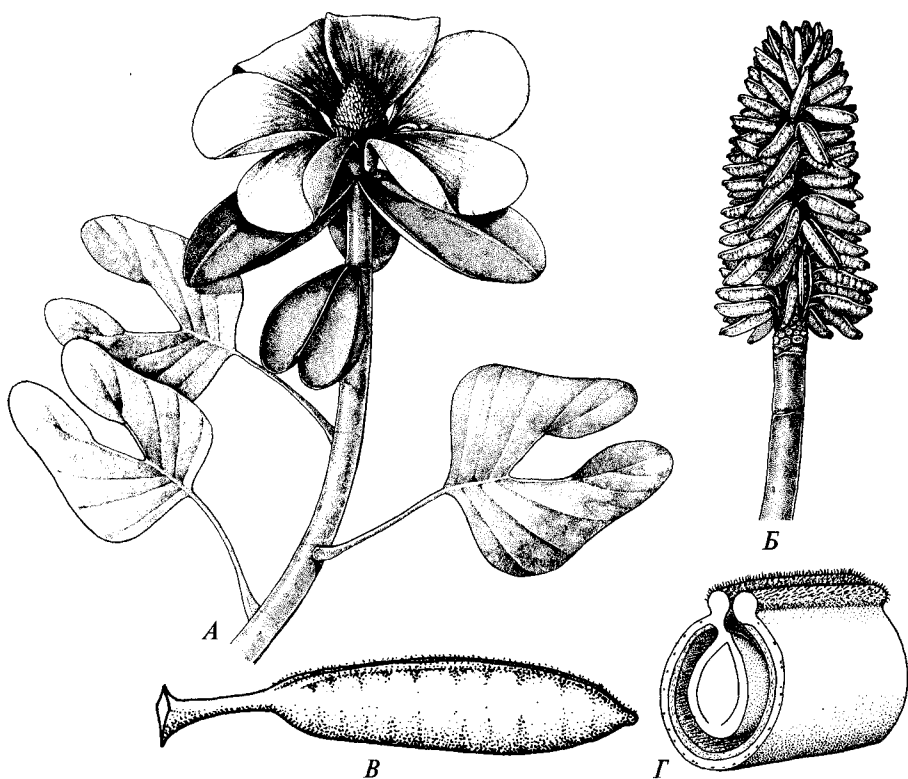


Рис. 312. Реконструкция ископаемого растения *Archaeanthus linnenbergéri*, сближаемого с представителями семейства Magnoliaceae:

А — побег с цветком; Б — плод — многолистовка; В — одна из листовок; Г — схема листовки в поперечном разрезе

большинства современных букоцветных). Примером ископаемого из данной группы, имевшего однополые цветки, служит *Endressianthus* (рис. 311, 3—H).

Самые ранние достоверные находки семейства Magnoliaceae, которое некоторые ботаники считали одним из самых архаичных среди цветковых, относятся к верхнему мелу. Кроме того, на рубеже нижнего и верхнего мела (альб — сеноман, США) найдены остатки растения (*Archaeanthus*), имеющего много общих черт с Magnoliaceae (рис. 312). Однако *Archaeanthus* отличается от магнолиевых по ряду существенных признаков (например, его плодолистки имели около сотни семян). Известны несколько более древние (апт — альб) ископаемые цветки, сближаемые с другими семействами Magnoliales. Например, цветки *Endressinia brasiliána* подпестичные, полимерные, с плоским или слегка вогнутым цветоложем. Их плодолистки были свободными и, вероятно, кондупликатными. Гинецей окружен многочисленными покрытыми железками стаминодиями. Растение сближают с современными Eupomatiaceae и Himantandraceae. На рубеже нижнего и верхнего мела были многочисленны и широко распространены представители семейства Lauraceae, цветки которых имели тот же характерный план строения, что и у современных лавровых. Наиболее обычные в отложениях формы древнейших лавровых (см. рис. 311, Л) имеют очень сложно устроенные соцветия, не известные ни у одного современного представителя.

Среди древнейших мезо- и макроостатков покрытосеменных очень мало ископаемых однодольных, а достоверность отнесения к однодольным имеющихся находок (например, см. рис. 311, Р) вызывает дискуссии. Вероятно, что остатки древнейших однодольных плохо сохранялись в ископаемом состоянии, а по фрагментарным остаткам однодольные трудно отличить от магнолиид. Косвенные данные говорят о раннем происхождении однодольных. Пыльца, похожая на пыльцу некоторых Agaceae, найдена в барреме — апте Португалии.

Резюмируя данные по древнейшим ископаемым покрытосеменным, следует отметить, что их большое разнообразие не позволяет однозначно реконструировать облик предка цветковых растений. Кроме того, накопленные данные — весьма предварительные, так как описание мелких, но хорошо сохранившихся цветков древнейших ископаемых покрытосеменных началось лишь около 25 лет назад.

5.8. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Происхождение покрытосеменных — одна из самых сложных и при этом наиболее популярных проблем эволюционной биологии. Переходные формы между цветковыми растениями и другими группами до сих пор не найдены. Древнейшие известные ископаемые цветковые уже обладали комплексом существенных признаков покрытосеменных. Они, несомненно, принадлежат этому таксону и резко отличаются от всех прочих современных им и более древних семенных растений.

Первые гипотезы о происхождении покрытосеменных были сформулированы на рубеже XIX и XX вв. Из них наибольшую известность получили так

называемые псевдантовая и эвантовая теории. Обе они сфокусированы на проблеме происхождения цветка.

Псевдантовую теорию предложил Р.Веттштейн (1901), считавший, что из современных растений к предкам покрытосеменных ближе всего оболочкосеменные. Среди покрытосеменных наиболее примитивны однопокровные (*Monochlamydeae*), т. е. преимущественно ветроопыляемые двудольные с простым плохо заметным околоцветником или без околоцветника, часто с однополыми цветками. К однопокровным относили, в частности, семейства *Casuarinaceae* (рис. 313), *Betulaceae* (рис. 278, А—К), *Fagaceae* (рис. 278, Л—У), *Juglandaceae*, *Salicaceae* (рис. 282, А—Г), *Urticaceae*, *Ulmaceae*. Простоту строения их цветков Веттштейн считал первичной. Опыление ветром и однополые фруктификации он рассматривал как примитивные особенности покрытосеменных, так как они же характерны для голосеменных. В семяпочке *Casuarina* (казуарины, рис. 313) развивается до 20 женских гаметофитов, что также казалось признаком большой примитивности, так как почти у всех семенных растений число мегаспор, формируемых в нуцеллусе, сокращено до 4. Пыльцевая трубка попадает в семяпочку ряда однопокровных не через микропиле, а через халазу (халазогамия) и вообще растет достаточно долго, проникая сквозь ткань пестика и семяпочки (эндотропный рост). Веттштейн считал халазогамию примитивным признаком, так как эндотропный рост пыльцевой трубки характерен и для голосеменных, где она растет сквозь нуцеллус. Долгое функционирование мужского гаметофита у халазогамных форм казалось более примитивным в силу общей тенденции к редукции гаметофита у сосудистых растений.

По мнению Р.Веттштейна, разнообразие репродуктивных структур однопокровных можно расположить в ряд от фруктификаций, очень сходных с репродуктивными структурами оболочкосеменных, до типичных цветков покрытосеменных (рис. 314). Наиболее сходны с фруктификациями *Chlamydospermae* соцветия *Casuarina*, причем и побеги казуарин с редуцированными листьями внешне напоминают побеги эфедры из оболочкосеменных (ср. рис. 205, А). Веттштейн предположил, что мужской цветок казуарины, состоящий из одной, часто раздвоенной тычинки и двух листочков околоцветника (рис. 314, А), гомологичен микростробилу (он называл его цветком) эфедры, состоящему из двух листочков покрова и антерофора. В самых простых случаях антерофор эфедры несет два двухгнездных микросинангия и легко сопоставим с раздвоенной тычинкой. Цветки казуарины имеют пару прицветничков и, подобно стробилам эфедры, расположены в пазухах листьев, образуя колосовидные собрания.

Мужской цветок большинства однопокровных (рис. 314, В) Р.Веттштейн считал гомологичными одной мутовке цветков в соцветии казуарины (рис. 314, Б). Для перехода к нему надо только предположить редукцию колосовидного соцветия типа казуарины до одной терминальной мутовки цветков, а также исчезновение развитых у казуарины небольших прицветничков и листочков околоцветника. Кроющие листья отдельных цветков казуарины, по этой теории, соответствуют листочкам простого околоцветника большинства других однопокровных, цветки которых представляют собой, таким образом, *псевдантии*.

Женские цветки казуарины, состоящие из двух сросшихся плодолистиков (рис. 314, Е), могли возникнуть в результате срастания двух мегастробил

(по Р.Веттштейну — цветков) типа эфедры (рис. 314, Д). При этом стенка завязи соответствует покрову, окружающему семязпочку в мегастробиле эфедры (рис. 314, Д, Е), или кроющему листу мегастробила (рис. 314, М—П; 315, В, Г). Следовательно, плодолистик *не может быть* интерпретирован как *мегаспорофилл*. Исходно в завязи цветковых была одна семязпочка.

По Р.Веттштейну, образование псевдантиев было прямым продолжением редуционных процессов в эволюции стробиллов голосеменных. Они вели к уменьшению количества производимой пыльцы, что обусловило появление

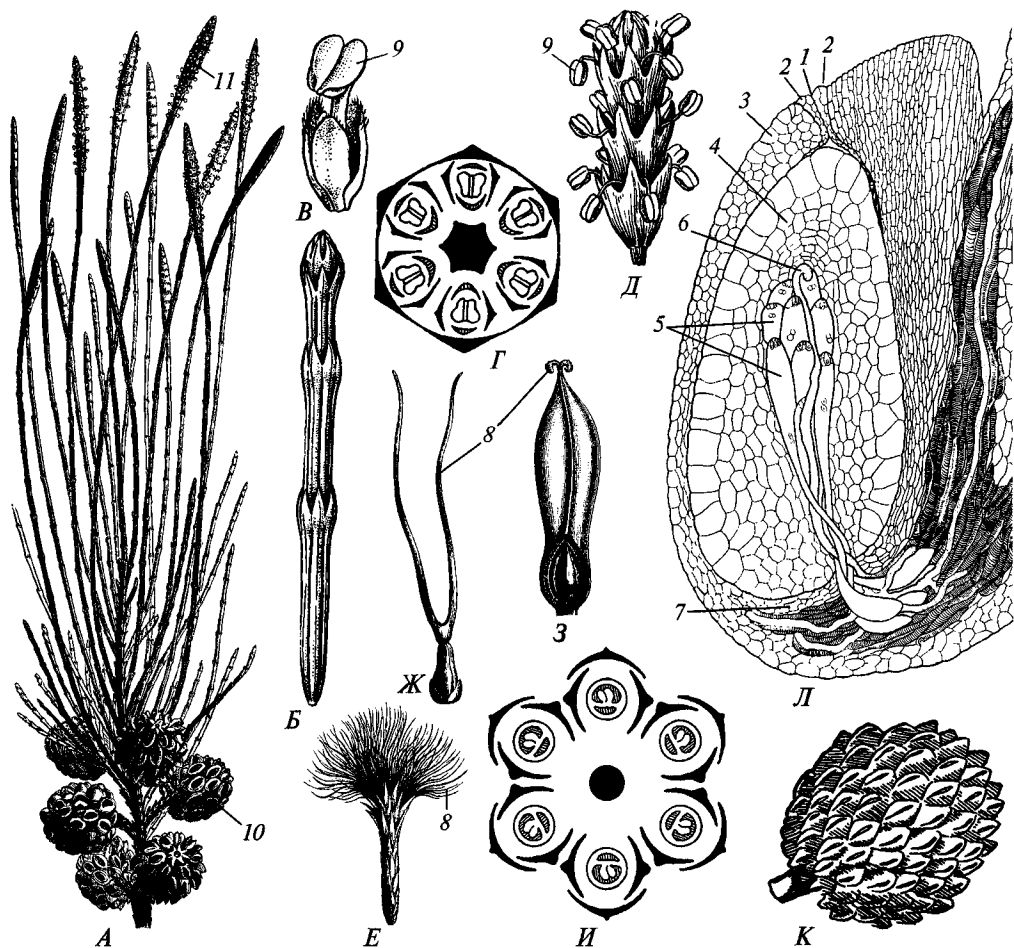


Рис. 313. *Casuarina equisetifolia* (Casuarinaceae, Fagales):

А — общий вид ветви с мужскими соцветиями и вскрывшимися плодами предыдущего сезона; Б — участок побега; В — мужской цветок; Г — диаграмма мутовки цветков в мужском соцветии; Д — участок мужского соцветия; Е — женское соцветие во время цветения; Ж — женский цветок; З — нескрывшийся плод (перикарпий частично удален, чтобы показать семена); И — диаграмма мутовки цветков в женском соцветии; К — женское соцветие в плодах; Л — семязпочка с многочисленными зародышевыми мешками в продольном разрезе; 1 — микропиле; 2 — внутренний интегумент; 3 — наружный интегумент; 4 — нуцеллус; 5 — зародышевые мешки; 6 — пыльцевая трубка; 7 — халаза; 8 — рыльце; 9 — пыльник; 10 — вскрывшиеся прошлогодние плоды; 11 — мужское соцветие

рыльца, более эффективно улавливавшего пыльцу. На следующем этапе эволюции цветка в нем увеличилось число тычинок, которые по чисто механическим причинам не могли все противолежать листочкам околоцветника; появились тычинки, которые чередовались с ними (рис. 314, Г). Умножение тычинок было связано с тем, что цветки стали регулярно посещать насекомые, поедавшие пыльцу. Это привело к энтомофилии, которая содействовала преобразованию части тычинок в органы привлечения насекомых: яркие лепестки и нектарники, тогда как исходный простой околоцветник стал чашечкой. Так появились цветки с двойным околоцветником (рис. 314, К, Л). Женские цветки не имели средств привлечения насекомых в виде пыльцы или возникших из тычинок лепестков. Это повлекло формирование обоеполых цветков путем закрепления первоначально тератологического (аномального) развития пестика в центре мужского цветка. Возникновение таких тератоло-

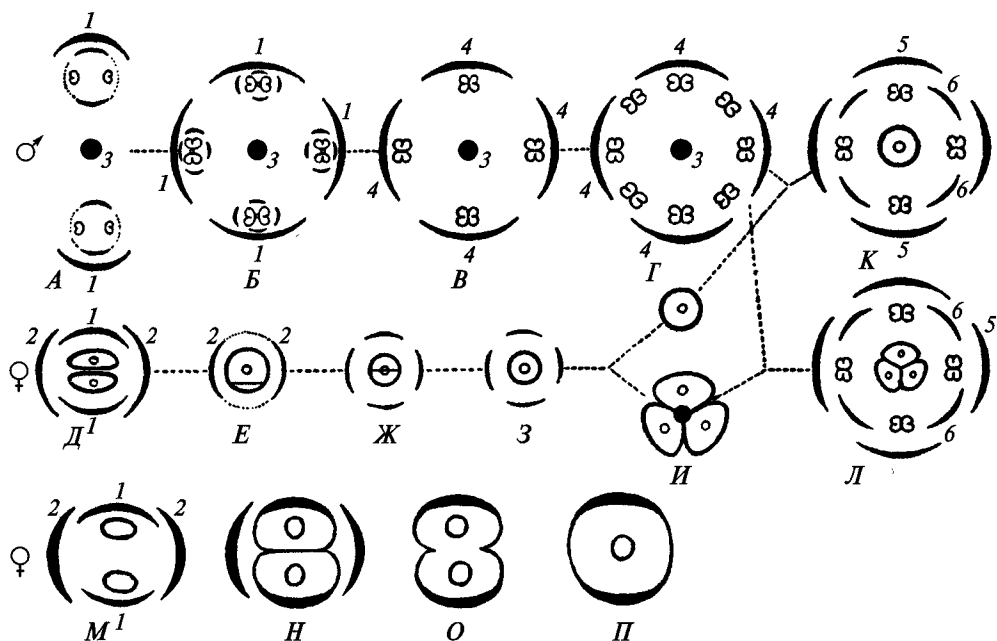


Рис. 314. Схема Р. Веттштейна (1912), иллюстрирующая псевдантовую теорию:

А—Г — происхождение мужского цветка; Д—И — происхождение женского цветка и гинецея; К, Л — обоеполые цветки: А, Д — уровень организации, сравнимый с уровнем организации *Ephedra*, Б, Е — уровень организации, сравнимый с уровнем организации *Casuarina*, В — строение мужского цветка, сравнимое с мужским цветком ольхи и многих других однопокровных; К, Л — типичные двудольные растения с обоеполыми цветками и двойным околоцветником: 1 — кроющие листья цветков (на А — по современной терминологии — мегастробилов), 2 — чешуевидные листья, приближенные к женским репродуктивным структурам, 3 — ось соцветия (на В и Г ее апекс перестает функционировать после образования изображенных на диаграмме структур), 4 — листочки простого околоцветника, 5 — чашелистики, 6 — лепестки; М—П — альтернативная гипотеза возникновения плодolistика покрытосеменных согласно более поздним представлениям Р. Веттштейна (Wettstein, 1924). На рис. Д в пазухе каждого кроющего листа 1 изображена семязпочка, окруженная покровом, который рассматривается как гомолог стенки плодolistика. На рис. М в пазухе кроющего листа изображена лишь семязпочка, поскольку покров рассматривается как гомолог наружного интегумента покрытосеменных, а стенка завязи покрытосеменных — как гомолог кроющего листа 1 у эфедры

гических вариантов строения должно было быть облегчено тем, что мужской цветок по природе своей был исходно «соцветием». Возможность подобного сценария подтверждают редко встречающиеся фруктификации эфедры с мужскими стробилами в нижней части и женскими — в верхней (рис. 205, III). У некоторых однопокровных среди нормальных однополых цветков также изредка попадаются обоеполые. То, что сейчас возникает как случайное, могло возникать и раньше (принцип актуализма) и закрепиться как типичное.

Р. Веттштейн иллюстрировал псевдантовую теорию только путем обращения к современным формам, причем сравнивал, по его мнению, наиболее высокостоящие голосеменные с самыми примитивными покрытосеменными, за что псевдантовую теорию много критиковали. Он и его современник А. Энглер создали филогенетические системы покрытосеменных, в которых изложение материала по двудольным начинали с однопокровных.

Эвантовую, или стробильную, теорию происхождения цветка детально обосновали Э. А. Н. Арбер и Дж. Паркин (1907): по их мнению, простота строения цветков однопокровных (как и халазогамия) вторична и связана с переходом к опылению ветром. Соответственно древнейшие покрытосеменные имели довольно крупные энтомофильные обоеполые цветки с удлинненным цветоложем, большим и неопределенным числом спирально расположенных частей, хорошо развитым околоцветником, выполнявшим до цветения функцию защиты тычинок и пестиков, а во время цветения — привлечения опылителей, апокарпным гинецеем, плодолистиками без стилодиев, с маргинальной плацентацией и многочисленными семяпочками, плодиками-листочками. Наиболее примитивная группа покрытосеменных — многоплодниковые (примерно соответствует подклассам Magnoliidae и частично Ranunculidae в этом томе), среди которых цветок магнолии (см. рис. 316) особенно близок к исходному для покрытосеменных типу строения.

Согласно эвантовой теории (рис. 315, А—Б), цветок соответствует *стробилу* голосеменных, т. е. представляет собой исходно *одноосевую* структуру. Цветоложе — видоизмененная ось стробила; тычинка — гомолог микроспорофилла, а плодолистик — мегаспорофилла. Цветок есть особая форма стробила — *антостробил*, точнее *эуантостробил*. Существенные особенности типичного цветка — наличие замкнутых плодолистиков и улавливание пыльцы рыльцем, наличие как микро-, так и мегаспорофиллов (причем мегаспорофиллы сидят выше, чем микроспорофиллы), а также присутствие околоцветника. Из других семенных растений только многие беннеттитовые имели обоеполые стробилы. При основании стробилов беннеттитовых были развиты стерильные листья, сопоставимые с околоцветником покрытосеменных.

Э. А. Н. Арбер и Дж. Паркин рассматривали стробилы беннеттитовых как *проантостробилы*, так как в отличие от типичных цветков пыльцу в них улавливали сами семяпочки. По их мнению, беннеттитовые близкородственны предкам покрытосеменных. Однако производить цветковые непосредственно от беннеттитовых нельзя, поскольку у беннеттитовых семяпочки прикреплялись не к мегаспорофиллам, а к оси стробила, вперемешку с межсеменными чешуями. Было неясно, как на базе такой структуры могли возникнуть плодолистики покрытосеменных. Арбер и Паркин предположили, что общий предок беннеттитовых и цветковых по строению стробилов был похож на беннеттитовые, но имел плоские мегаспорофиллы, на верхней стороне которых, близ

края, были расположены семяпочки (рис. 315, А). Ископаемых растений с такими признаками до сих пор не найдено. Взглядов, близких к представлениям Арбера и Паркина, придерживались их современники Г.Галлир и Дж.Бесси, создавшие эволюционные системы покрытосеменных, в которых изложение материала начинали с многоплодниковых.

Н.И. Кузнецов сделал попытку «примирить» эвантовую теорию с псевдантовой, предположив независимое происхождение многоплодниковых и однопокровных от разных групп голосеменных. Были предложены и другие «компромиссные» решения. Э.Андерсон (1934) обратил внимание на то, что магнолиевые имеют гаплоидное число хромосом $X=19$. Он предположил, что они произошли от скрещивания беннеттитов (их число хромосом неизвестно, но у саговников $X=12$) и оболочкосеменных с $X=7$. Расщепление гибридов могло привести к быстрой диверсификации покрытосеменных. М.Г. Попов позже утверждал, что вся невероятность столь отдаленной гибридизации должна быть соотнесена с очень долгим периодом, отпущенным природой на ее реализацию. Тем не менее эта остроумная гипотеза не нашла поддержки у большинства исследователей.

В течение XX в. было собрано много данных в пользу примитивности многоплодниковых. Труды последователей Арбера и Паркина, Галлира и Бесси (И. Бейли, А. Имса, А.Л. Тахтаджяна и др.) были дополнены и существенно развиты представления о примитивных и эволюционно продвинутых морфологических признаках покрытосеменных, о важнейших направлениях морфологической эволюции цветковых растений, а также об опылении жуками как об исходном типе энтомофилии. Был сделан вывод о том, что первые цветко-

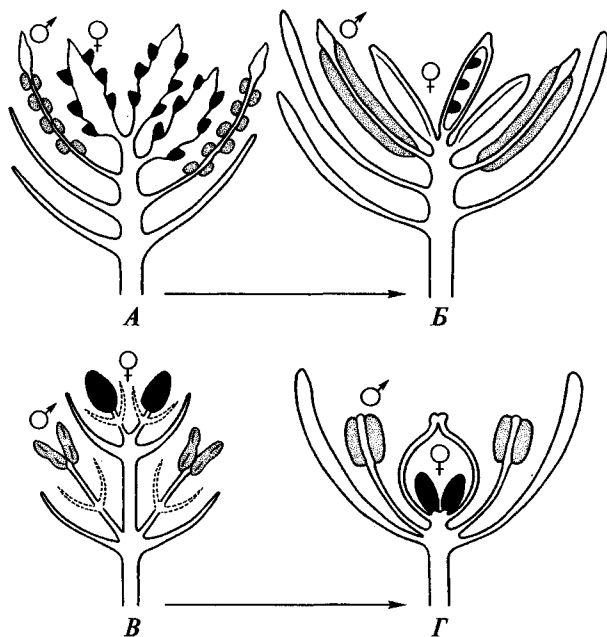


Рис. 315. Схемы, иллюстрирующие происхождение цветка покрытосеменных согласно эвантовой (А, Б) и псевдантовой (В, Г) теориям

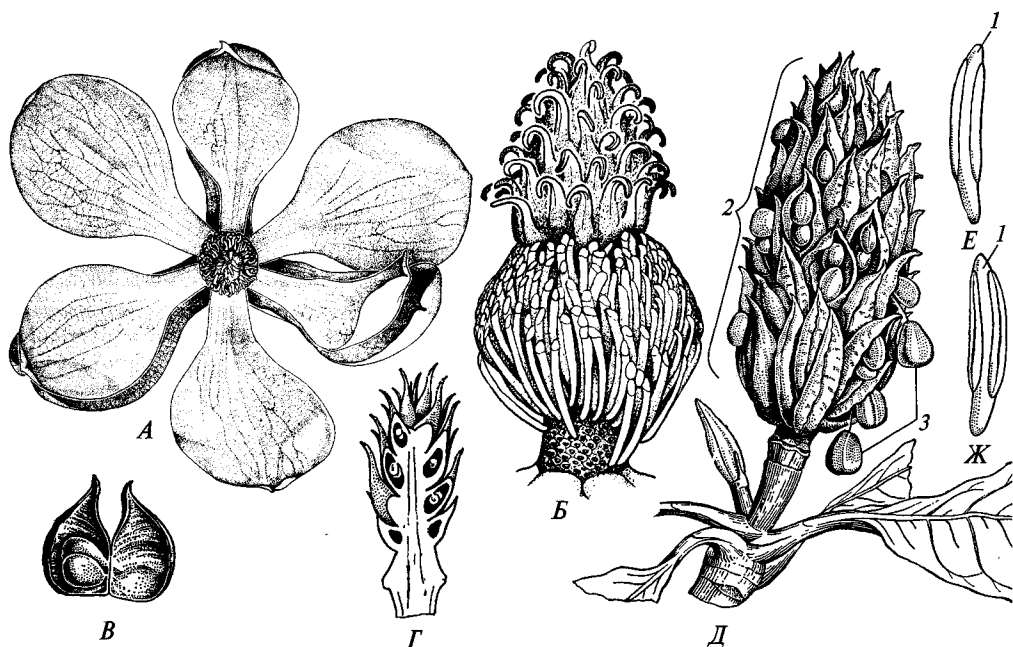


Рис. 316. Виды рода *Magnolia* (Magnoliaceae):

A, Б — *Magnolia grandiflora*: *A* — цветок сверху (околоцветник из 9 листочков в трех кругах), *Б* — андроцей и гинецей, нижние тычинки опали и видно, что их рубцы образуют парастихи; *В–Ж* — *M. tripetala*: *В* — раскрытый плодолистик, *Г* — продольный разрез гинецея, *Д* — веточка со вскрывшимся плодом, *Е* — тычинка (вид спереди), *Ж* — тычинка (вид сзади); *И* — надсвязник; *2* — плод; *3* — семя

вые были деревьями или кустарниками с бессосудистой древесиной (как у современных Winteraceae, Trochodendraceae). Плоские тычинки, не дифференцированные на нить и связник, с 3 главными жилками, погруженными микроспорангиями (как у современной *Degeneria* — рис. 317 — и некоторых других многоплодниковых), были признаны наиболее примитивными, поскольку их можно рассматривать как связующее звено между листовидными микроспорофиллами гипотетических предков и типичными тычинками цветковых (рис. 318, *A*). Примитивным типом плодолистика (рис. 318, *Б*) был признан кондупликатный с низбегающим вдоль брюшного шва рыльцем (как у *Tasmannia* из Winteraceae и *Degeneria* — рис. 317, *Г*).

Исторически эвантовая теория стала развитием идей И.-В. Гёте и ряда ботаников XIX в. о цветке как о метаморфизированном побеге, части которого — чашелистики, лепестки, тычинки, плодолистки — представляют собой видоизмененные листья. Однако Гёте не вкладывал в свои рассуждения эволюционного смысла, поэтому нельзя говорить о создании им фолиарной концепции происхождения цветка.

Развитие теломной теории внесло большой вклад в дискуссию о природе частей цветка. Согласно ей, вегетативные листья и спорофиллы развивались параллельно друг другу в результате сходных преобразований систем теломов. Цветок — репродуктивный побег особого типа, эволюционное развитие которого происходило параллельно развитию вегетативного побега. Поэтому не-

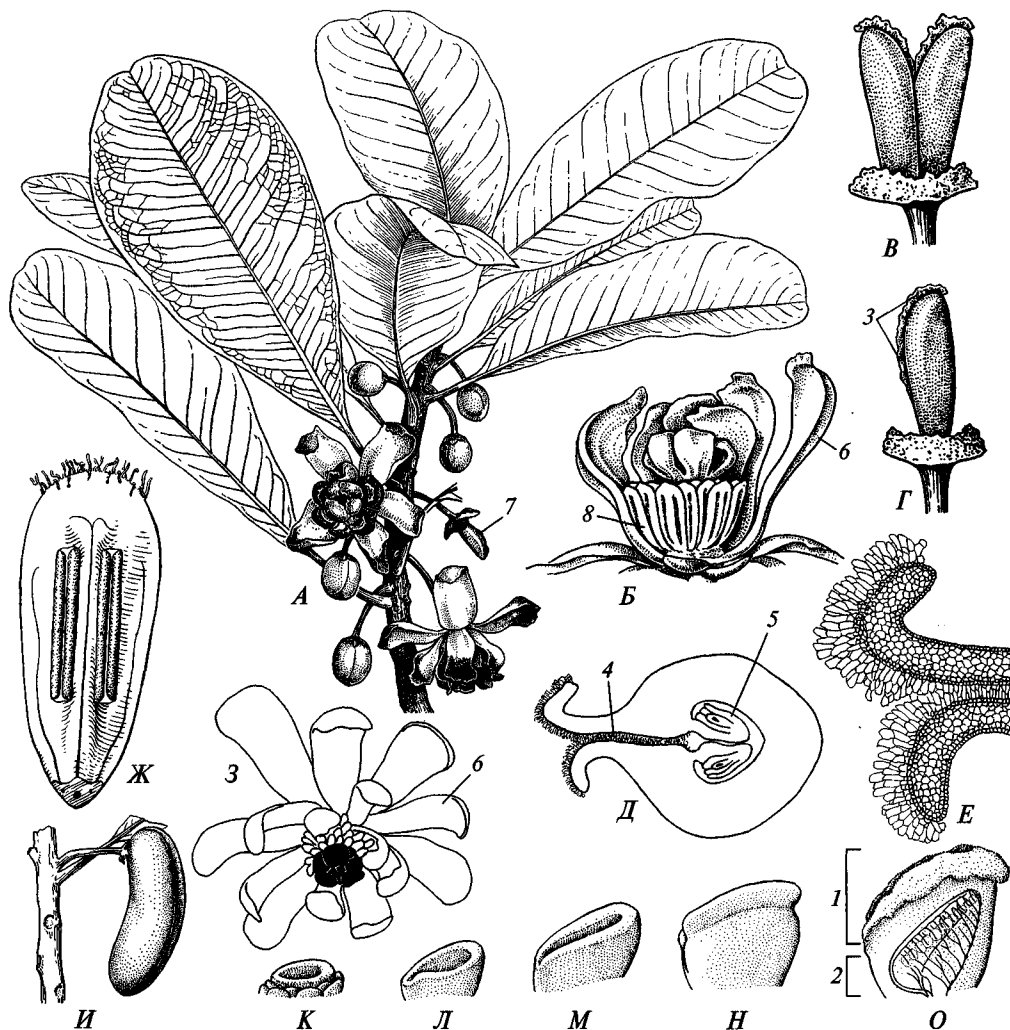


Рис. 317. *Degeneria vitiensis* (Degeneriaceae):

A — ветвь с цветками, бутонами и молодым плодом; *B* — цветок сбоку с частично удаленными листочками околоцветника, видны плоские тычинки; *B'* — нетипичный гинецей из 2 плодolistиков; *Г* — типичный гинецей; *Д* — плодolistик в поперечном сечении; *Е* — участок поперечного среза, показывающий рыльцевую поверхность и брюшной шов; *Ж* — тычинка, вид с абаксиальной стороны; 3 — схематический рисунок цветка сверху, черным цветом изображены стаминодии, расположенные между андроцеом и гинецеом; *И* — плод; *К* — *О* — развитие плодolistика, которое начинается с кольцевого зачатка; 1 — пликатная зона; 2 — асцидиатная зона плодolistика; 3 — нитевидное рыльце; 4 — брюшной шов; 5 — семечка; 6 — листочек околоцветника; 7 — плод; 8 — тычинки

допустима гомологизация между вегетативными листьями, тычинками и плодolistиками. Сторонники теломной теории придерживались очень разных взглядов на природу цветка. Многие из них отстаивали независимое формирование цветков на различной структурной основе в разных эволюционных линиях покрытосеменных, которые, по мнению некоторых авторов, имели

полифилетическое происхождение от разных голосеменных. В рамках теломной теории тычинку нередко рассматривают как орган синтеломной природы, исходно не имевший уплощенной формы.

Х.Томас в 1910-х гг. обосновал самостоятельность группы кейтониевых и позже предположил их близость к предкам покрытосеменных. Кейтониевые имели листья с сетчатым жилкованием, похожим на таковое у цветковых, но более примитивного типа. Четырехгнездные микросинангии кейтониевых, по Томасу, гомологичны пыльникам цветковых. Срастание двух капсул кейтониевых могло дать начало плодолистику. Вместе с тем у кейтониевых не было компактных стробилов, которые можно было бы сравнить с цветком. В противоположность тому, как Арбер и Паркин предположили, что цветки первоначально не имели завязи, предполагалось формирование покрытосемянности задолго до появления оформленных цветков. На связь между цветковыми и кейтониевыми указывали позже и другие исследователи, которые, однако, гомологизировали капсулы кейтониевых с семяпочками цветковых, предполагая редукцию числа семяпочек в капсуле до одной и преобразование стенки капсулы в наружный интегумент. Однако по многим признакам (например, по строению пыльцы) кейтониевые сильно отличались от покрытосеменных.

По мнению А.Мёузе (1965), покрытосеменные исходно имели фруктификации, представленные *антокормами*. Антокорм — это многократно ветвящийся репродуктивный побег, на котором в пазухах кроющих чешуй были расположены веточки с микроспорангиями (синангиями) и/или купулами с семяпочками. Плодолистик соответствует модифицированной купуле голосеменных или группе сросшихся купул. В одних линиях эволюции антокормы целиком преобразовывались в цветки, в других линиях начало цветкам давали отдельные боковые веточки.

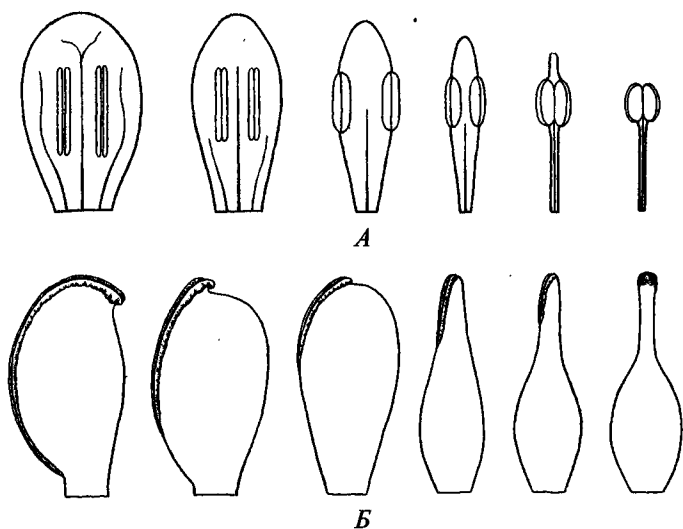


Рис. 318. Морфологические ряды от наиболее примитивных к эволюционно продвинутым типам тычинок (А) и плодолистиков (Б) согласно представлениям А.Л. Тахтаджяна (1959)

В 1980-е и 1990-е гг. потерявшая было популярность гипотеза о близком родстве между оболочкосеменными и цветковыми растениями испытала ренессанс. Результаты кладистических анализов на основе морфологических признаков с привлечением данных по ископаемым формам указывали на близкое родство между оболочкосеменными, цветковыми и беннеттитовыми. Эта гипотеза получила название *антофитной*. Ее сторонники считали, что похожая на цветок организация репродуктивных структур возникла очень рано — еще у предков оболочкосеменных, беннеттитовых и цветковых. Она представляла собой стерильные чешуи, окружающие мужские структуры, в свою очередь окружавшие женские структуры.

Под влиянием антофитной гипотезы было проведено тщательное исследование эмбриологии эфедры и гнетума, подтвердившее, что у этих растений имеет место двойное оплодотворение, похожее на таковое у цветковых. Некоторые авторы пришли к выводу, что цветковые не просто родственны оболочкосеменным, а происходят от этой группы. Это заставило вернуться (в модифицированной форме) к представлениям о происхождении цветка покрытосеменных из многоосевых фруктификаций оболочкосеменных. Новая теория получила название *неопсевдантовой*. Как и псевдантовая теория Р. Веттштейна, она отрицает происхождение тычинки покрытосеменных из единственного, исходно уплощенного микроспорофилла и предполагает, что тычинка гомологична антерофору оболочкосеменных. Плодолистик рассматривают как сильно модифицированный и редуцированный пазушный мегастробил (типа эфедры) с кроющим листом, причем кроющий лист дал начало стенке завязи, ось стробила — плаценте, а покров семяпочки — ее наружному интегументу. Как и в псевдантовой теории, предполагается, что цветковые не имеют мегаспорофиллов. В качестве наиболее примитивной группы цветковых неопсевдантовая теория рассматривает, в частности, семейство хлорантовых. Интересно, что сторонники псевдантовой теории сближали хлорантовые с однопокровными, а сторонники эвантовой — с многоплодниковыми. В целом неопсевдантовая теория признает большую примитивность многоплодниковых.

Начиная с 1990-х гг. в филогенетике растений очень широко применяют анализ нуклеотидных последовательностей различных участков ДНК. Данные молекулярной систематики убедительно подтвердили гипотезу о монофилии покрытосеменных растений. Подтвердилось и мнение о том, что подкласс Magnoliidae включает наиболее архаичные группы современных цветковых. От Magnoliidae берут начало, с одной стороны, однодольные, а с другой — высшие двудольные. Это находится в соответствии со взглядами сторонников эвантовой и неопсевдантовой концепций. Молекулярные исследования позволили существенно скорректировать представления о том, какие семейства в пределах Magnoliidae занимают более низкое положение на филогенетическом древе, — это семейства, включенные в принятой здесь системе в порядок Nymphaeales; не исключена и примитивность хлорантовых. Для всех указанных растений характерны плодолистики с хорошо выраженной асцидиатной зоной, часто вовсе без пликатной зоны, что ставит под сомнение гипотезу о примитивности кондупликатного плодолистика. Часть представителей Chloranthaceae и Nymphaeales — травы. В пределах Magnoliidae есть и другие травянистые формы. Травами является большинство однодольных. В палеонтологической летописи цветковых травы зафиксированы раньше деревьев.

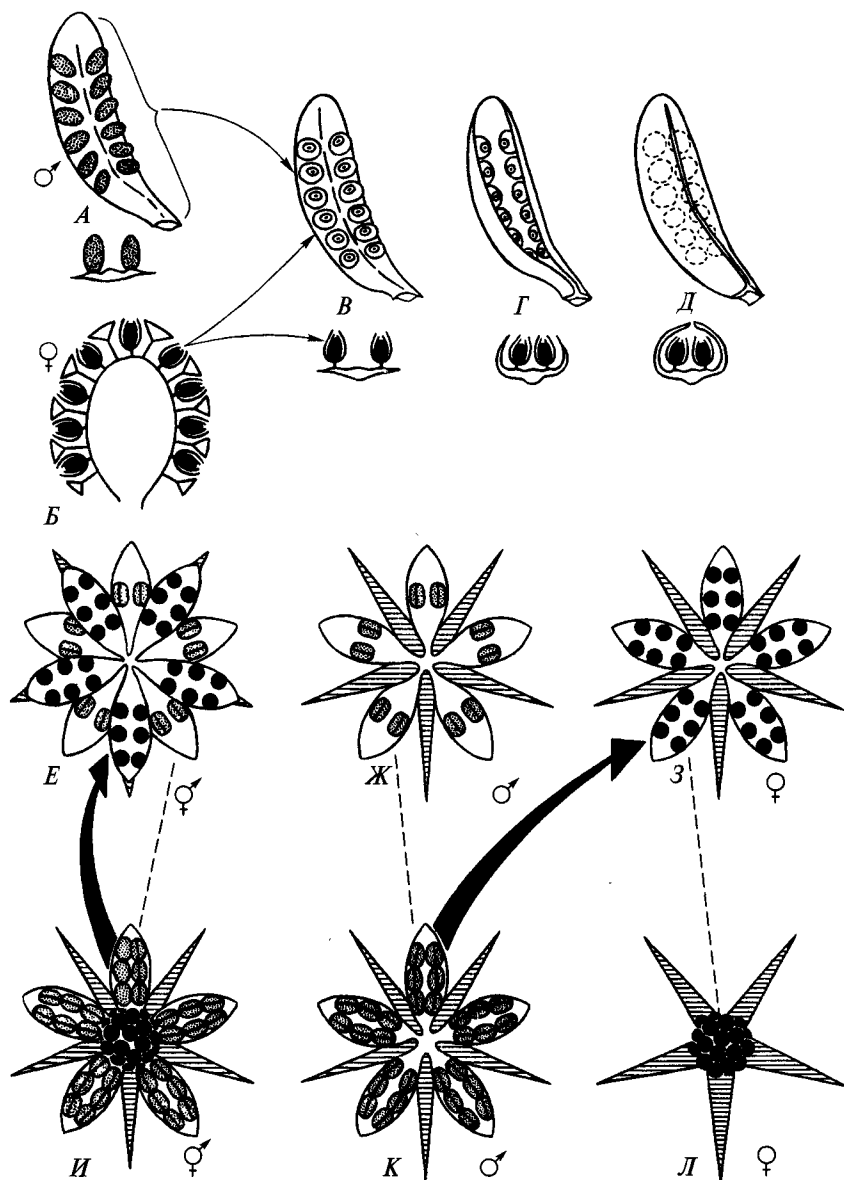


Рис. 319. Схема возникновения цветка в соответствии с представлениями С. В. Мейена (1986):

А—Д — схема гамогетеротопного образования плодолостика покрытосеменных (Д) из фруктификаций беннеттитовых (А, Б): А — микроспорофилл *Weltrichia setosa* (вид с адаксиальной стороны и поперечный разрез), Б — продольный разрез женской фруктификации (или женской части фруктификации) беннеттитовых с семяпочками, разделенными межсеменными чешуями (стрелки — передача признаков), В — открытый плодолостик с семяпочками на адаксиальной стороне (в плане и в поперечном сечении), Г — края плодолостика подвернуты на адаксиальную сторону, Д — типичный кондупликатный плодолостик в плане и в поперечном сечении; Е—Л — схема гамогетеротопного преобразования обоеполых (И) и однополых (К, Л) фруктификаций беннеттитовых в обоеполые (Е) и однополые (Ж, З) цветки покрытосеменных; перенос признаков с одного пола на другой показан стрелками, синангии и пыльники — крапом, семяпочки — черными кружками, элементы обертки и листочки околоцветника заштрихованы

В силу этого многие ботаники пришли к выводу, что первые цветковые были травянистыми растениями.

Данные молекулярной систематики говорят о том, что современные голосеменные (включая оболочкосеменные) представляют собой монофилетическую группу, сестринскую по отношению к цветковым (рис. 320), и тем самым свидетельствуют о невозможности сближения покрытосеменных с оболочкосеменными и соответственно против антофитной и неопсевдантовой теорий. Гипотезы о родстве цветковых с различными ископаемыми группами невозможно протестировать молекулярными методами напрямую. Отсутствие молекулярных показателей по вымершим группам семенных растений делает анализируемую молекулярными методами выборку таксонов существенно нерепрезентативной. Не исключено, что в силу этого молекулярно-филогенетические представления о взаимоотношениях между классами современных семенных растений оказываются искаженными и неточно отражают реальное положение дел.

Особая группа гипотез о происхождении цветковых растений связана с предположениями о мутациях генов, регулирующих морфогенез. Единичные мутации в таких генах могут вызывать резкие фенотипические изменения (сальтации). Этим можно объяснять отсутствие переходных форм между покрытосеменными и другими группами. Так, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1964), кондупликатный плодolistик мог возникнуть при эволюционной фиксации ранних стадий развития мегаспорофилла. Гомеозис, по мнению С. В. Мейена (1986), лежал в основе возникновения цветка покрытосеменных от фруктификаций беннеттитовых (см. рис. 319). При этом произошла резкая перестройка морфогенеза и важные элементы программы морфогенеза мужской сферы стали реализовываться при развитии женских репродуктивных органов. В результате в центральной части стробила возникли структуры, напоминавшие микроспорофиллы, но имевшие вместо микроспorangиев семязпочки. Поскольку у беннеттитовых микроспorangии располагались на адаксиальной стороне мик-



Рис. 320. Эволюция генов, родственных гену *LFY*, у семенных растений (по M.W. Frohlich, 2003).

У папоротников имеется одна копия такого гена (*сплошная линия*). При возникновении семенных растений произошла его дупликация и формирование двух паралогов, образовавших семейства Needle (*пунктирная линия*) и Leaf (*штриховая линия*). При возникновении покрытосеменных растений паралог из семейства Needle (обозначено крестиком) был утрачен, что обусловило резкую трансформацию строения репродуктивных органов и появление плодolistика и цветка. Этот же паралог независимо утрачен также в линии, ведущей к *Gnetum*, эволюционные последствия этого события неясны

роспорофиллов, то и семяпочки покрытосеменных оказались на адаксиальной стороне листовидных структур, давших начало кондупликатным плодолистикам.

В 1990-е гг. были выявлены особенности важнейших генов, регулирующих развитие цветка у покрытосеменных, и начат поиск сходных с ними генов у голосеменных. В рамках этого подхода М. Фролик и Д. Паркер (2000) предложили «преимущественно мужскую» теорию происхождения покрытосеменных. У изученных видов цветковых необходимым условием развития цветка является экспрессия в апикальной меристеме гена *Floricaula/LEAFY* (LFY). У голосеменных и оболочкосеменных (кроме гнетума) выявлены две копии (паралог) этого гена, которые получили названия «Leaf family» и «Needle family». Они возникли, по-видимому, путем дупликации исходного гена на ранних этапах эволюции семенных растений. Было установлено, что у сосны копия Leaf экспрессируется на ранних стадиях развития мужских фруктификаций, а копия Needle — женских¹. У покрытосеменных копия Needle была утеряна, а единственная копия LFY соответствует (ортологична) генам Leaf голосеменных (рис. 320). После утраты гена Needle у предков цветковых женские фруктификации как таковые формироваться перестали, а семяпочки стали развиваться в необычном положении — на верхней стороне плоских микроспорофиллов. Развитие семяпочек на вегетативных листьях можно наблюдать у мутантов различных покрытосеменных по некоторым генам, регулирующим развитие растения.

«Преимущественно мужская» теория по духу близка представлениям С. В. Мейена, однако ее авторы не выводят покрытосеменные из беннеттитовых. Это связано с тем, что беннеттитовые имеют много общего с оболочкосеменными, а последние, как показывают молекулярно-филогенетические данные, далеки от цветковых.

М. Фролик и Д. Паркер предполагают, что предками покрытосеменных были Umkomasiaceae (=Corystospermataceae, користоспермовые), у которых пельтатные микроспорофиллы в большом числе располагались по спирали на главной оси фруктификации. Верхние микроспорофиллы после появления на них семенных капсул дали начало плодолистикам, а нижние — тычинкам. Допустив уменьшение числа унитегмальных семяпочек в капсуле користоспермовых до одной, легко представить себе возникновение битегмальной семяпочки, характерной для цветковых.

Одно из слабых мест «преимущественно мужской» теории — выведение битегмальной семяпочки покрытосеменных из капсул користоспермовых. Анализ экспрессии в наружном интегументе покрытосеменных одного из генов, детерминирующих дорсовентральность структуры, показал, что наружная поверхность интегумента является морфологически абаксиальной стороной, а поверхность, обращенная ко внутреннему интегументу, — адаксиальной. Однако в капсулах користоспермовых внутренняя сторона морфологически абаксиальная. Следовательно, наружный интегумент покрытосеменных

¹ Эти данные были ключевыми при создании «преимущественно мужской» теории. В последнее время показано, что некоторые другие голосеменные характеризуются иными паттернами экспрессии генов LFY. Это существенно ослабляет позиции сторонников «преимущественно мужской» теории.

как бы вывернут наизнанку по сравнению с капсулой користоспермовых и, значит, не гомологичен ей. «Подходящее» для выведения наружного интегумента строение стенки имеют капсулы кейтониевых, но мужские фруктификации кейтониевых не имеют плоских, листовидных частей, поэтому приложение к ним «преимущественно мужской» теории не позволяет «вывести» плодолистик покрытосеменных.

В целом приходится признать, что ни одна из предложенных к настоящему времени теорий происхождения покрытосеменных растений и возникновения цветка не лишена «слабых мест» и не является общепринятой. Происхождение и ранняя эволюция цветковых — по-прежнему одна из наиболее увлекательных областей современной ботаники.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ЧАСТЬ II

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

ГЛАВА 4. НИЗШИЕ SPERMATOPHYTES — НИЗШИЕ СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ (А. К. Тимонин)	3
4.1. Subdivisio Progymnospermae — подотдел праголосеменные	4
4.1.1. Classis Progymnospermopsida — класс праголосеменные	4
Ordo Protopteridiales — порядок протоптеридиевые	5
Ordo Archaeopteridales — порядок археоптериевые	8
4.1.2. Classis Noeggerathiopsida, i. s. — класс нёггератиевые	11
4.2. Subdivisio Spermatophytina — подотдел семенные растения	13
4.2.1. Classis Platyspermae vel Ginkgoopsida — класс билатерально-семенные, или гинкговые	22
Subclassis Calamopityidae — подкласс каламопитиевые	23
Subclassis Arberitidae — подкласс арбериевые	25
Subclassis Ginkgoidae — подкласс гинкговые	28
Ordo Callistophytales — порядок каллистофитовые	29
Ordo Gigantonomiales — порядок гигантономиевые	31
Ordo Peltaspermatales — порядок пельтаспермовые	33
Ordo Ginkgoales — порядок гинкговые	38
Ordo Leptostrobales — порядок лептостробовые	44
Genus Schweitzeria (= Irania), i. s. — род швейцерия	45
Subclassis Caytonifidae, i. s. — подкласс кейтониевые	46
Subclassis Pentoxylidae, i. s. — подкласс пентоксилевые	48
4.2.2. Classis Coniferae vel Pinopsida — класс шишконосные, или сосновые	49
Subclassis Cordaitanthidae — подкласс кордаитовые	51
Ordo Dicranophyllales, i. s. — порядок дикранофилловые	55
Subclassis Pinidae — подкласс хвойные, или сосновые	56
Древнейшие хвойные	57
Ordo Pinales — порядок сосновые	63
Ordo Araucariales — порядок араукариевые	69
Ordo Taxodiales — порядок таксодиевые	73
Ordo Podocarpaceae — порядок ногоплодниковые	78
Ordo Taxales — порядок тисовые	81
4.2.3. Classis Radiospermae vel Cycadopsida — класс цикадовые	86
Subclassis Lyginopteridae — подкласс лигиноптериевые	87
Ordo Lagenostomales — порядок лагеностомовые	87
Ordo Trigonocarpaceae (= Medullosales) — порядок тригонокарповые	90
Subclassis Cycadidae — подкласс саговниковые	91
Subclassis Bennettitidae, i. s. — подкласс беннеттитовые	99
4.2.4. Classis Chlamydospermae vel Gnepopsida — класс оболочкосеменные, или гнетовые	102

Ordo Ephedrales — порядок эфедровые	103
Ordo Gnetales — порядок гнетовые	107
Ordo Welwitschiáles — порядок вельвичиевые	111

ГЛАВА 5. CLASSIS ANGIOSPERMAE VEL MAGNOLIÓPSIDA — ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ, РАСТЕНИЯ 116

5.1. Важнейшие морфологические и биологические особенности покрытосеменных растений (Д. Д. Соколов)	116
5.1.1. Вегетативные органы	116
5.1.2. Расположение цветков на растении	117
5.1.3. Цветок	128
Общие сведения	128
Диаграммы и формулы цветка	133
Околоцветник	135
Андроцей	138
Гинецей	140
5.1.4. Гаметофиты и половой процесс	150
Мужской гаметофит	150
Женский гаметофит	153
Половой процесс	156
Эмбриогенез и эндоспермогенез	158
Морфологическая природа частей зародышевого мешка и происхождение двойного оплодотворения	160
5.1.5. Адаптации, связанные с различными типами опыления	162
5.1.6. Семя и плод	170
Семя	170
Плод	170
Способы распространения плодов и семян	174
5.2. Subclassis Magnoliidae — подкласс магнолииды (Д. Д. Соколов, А. Б. Шипунов)	176
5.2.1. Ordo Nymphaeáles — порядок кувшинкоцветные	179
5.2.2. Ordo Ceratophylláles — порядок роголистникоцветные	185
5.2.3. Ordo Chlorantháles — порядок хлорантоцветные	187
5.2.4. Ordo Magnoliáles — порядок магнолиецветные	190
5.2.5. Ordo Piperáles — порядок перечноцветные	194
5.3. Subclassis Ranunculidae — подкласс ранункулиды (Д. Д. Соколов, А. Б. Шипунов)	198
5.3.1. Ordo Ranunculáles — порядок лютикоцветные	200
5.3.2. Ordo Platanáles — порядок платаноцветные	205
5.4. Subclassis Rósidae — подкласс розиды (Д. Д. Соколов, А. Б. Шипунов)	209
5.4.1. Ordo Caryophylláles — порядок гвоздичноцветные	212
5.4.2. Ordo Dilleniáles — порядок диллениецветные	218
5.4.3. Ordo Santaláles — порядок санталоецветные	219
5.4.4. Ordo Berberidopsidáles — порядок берберидопсисоцветные	220
5.4.5. Ordo Saxifragáles — порядок камнеломкоцветные	221
5.4.6. Ordo Vitáles — порядок виноградоцветные	225
5.4.7. Ordo Crossosomatáles — порядок кроссосомоцветные	226
5.4.8. Ordo Geraniáles — порядок гераниецветные	226
5.4.9. Ordo Myrtáles — порядок миртоцветные	226
5.4.10. Ordo Zygophylláles — порядок парнолистникоцветные	230
5.4.11. Ordo Fabáles — порядок бобовоцветные	231
5.4.12. Ordo Rosáles — порядок розоцветные	239

5.4.13. Ordo Fagáles — порядок букоцветные	243
5.4.14. Ordo Cucurbitáles — порядок тыквенноцветные	248
5.4.15. Ordo Celastráles — порядок бересклетоцветные	250
5.4.16. Ordo Oxalidáles — порядок кисличноцветные	251
5.4.17. Ordo Malpighiáles — порядок мальпигиецветные	253
5.4.18. Ordo Brassicáles vel Capparáles — порядок каперсоцветные	258
5.4.19. Ordo Malváles — порядок мальвоцветные	262
5.4.20. Ordo Sapindáles — порядок сапindoцветные	263
5.5. Subclassis Astéridae — подкласс астериды (Д.Д. Соколов, А.Б. Шипунов)	266
5.5.1. Ordo Ericáles — порядок верескоцветные	268
5.5.2. Ordo Cornáles — порядок кизиоцветные	272
5.5.3. Ordo Apiáles vel Araliáles — порядок аралиецветные	275
5.5.4. Ordo Dipsacáles — порядок ворсянкоцветные	279
5.5.5. Ordo Asteráles — порядок астроцветные	280
5.5.6. Ordo Lamiáles — порядок ясноткоцветные	284
5.5.7. Ordo Gentianáles — порядок горечавкоцветные	288
5.6. Subclassis Liliidae vel Monocotyledónes — подкласс однодольные (Д.Д. Соколов)	290
5.6.1. Ordo Alismatáles — порядок частухоцветные	298
5.6.2. Ordo Liliáles s. str. — порядок лилиецветные	304
5.6.3. Группы, сближаемые с Liliales	305
5.6.4. Ordo Arecáles — порядок пальмоцветные	311
5.6.5. Ordo Poáles — порядок злакоцветные	315
5.6.6. Ordo Commelináles — порядок коммелиноцветные	324
5.6.7. Ordo Zingiberáles — порядок имбирноцветные	327
5.7. Древнейшие ископаемые цветковые растения (Д.Д. Соколов)	330
5.8. Происхождение цветковых растений (Д.Д. Соколов)	335

Учебное издание

**Тимонин Александр Константинович,
Соколов Дмитрий Дмитриевич,
Шипунов Алексей Борисович**

БОТАНИКА

В 4 ТОМАХ

ТОМ 4

В 2 кн.

Книга 2

Систематика высших растений

Учебник

Редактор *Н.А. Соколова*
Технический редактор *О.Н. Крайнова*
Компьютерная верстка: *Л.А. Смирнова*
Корректоры *В.А. Жилкина, Г.Н. Петрова*

Изд. № 101114577. Подписано в печать 12.02.2009. Формат 70×100/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 28,6.
Тираж 2500 экз. Заказ № 6795

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495) 330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.

ОАО "Тверской полиграфический комбинат", 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.
Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс (4822) 44-42-15
Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru



