

УДК 582.6/.9(075.8)
ББК 28.592.72я73
Ч-45

Авторы:
**В. В. Черник, М. А. Джус,
Т. А. Сауткина, В. Н. Тихомиров**

Рекомендовано ученым советом
биологического факультета
26 октября 2007 г., протокол № 4

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

Систематика высших растений. Покрытосеменные. Класс Ч-45 Двудольные : пособие для студентов биол. фак. спец. 1-31 01 01 «Биология (по направлениям)», 1-33 01 01 «Биоэкология» / В. В. Черник [и др.]. — Минск : БГУ, 2010. — 311 с.
ISBN 978-985-518-203-1.

В пособии дана общая характеристика отдела Покрытосеменные, приведен систематический обзор таксономических категорий (классов, подклассов, порядков, семейств) по системе А. Л. Тахтаджяна. Детально рассмотрены семейства класса Двудольные. Подробно излагаются особенности строения вегетативных и репродуктивных органов, особенности распространения, экологии, значение в природных экосистемах и хозяйственной деятельности человека, вопросы эволюции и охраны растений.

Предназначено для студентов, обучающихся на биологическом факультете БГУ.

УДК 582.6/.9(075.8)
ББК 28.592.72я73

ISBN 978-985-518-203-1

© БГУ, 2010

ПРЕДИСЛОВИЕ

Покрытосеменные — наиболее важная группа растений. Именно в этой группе появляется особый репродуктивный орган — цветок, в котором происходят процессы спорообразования, формирования мужских и женских гаметофитов, оплодотворения, образуются семена и плоды для размножения и распространения растений. Это позволило покрытосеменным осуществить переход на более высокий адаптационный уровень и занять господствующее положение в формировании современного растительного покрова.

Материал излагается по системе А. Л. Тахтаджяна (1997) с некоторыми исключениями, в основном в объеме учебной программы по дисциплине. Система А. Л. Тахтаджяна является обобщающей, основанной на данных эмбриологии, палинологии, сравнительной анатомии, кариологии, фитохимии, молекулярно-генетических исследований, а также на данных кладистического анализа многих таксонов. В пособии рассмотрены классы, подклассы, основные порядки, наиболее крупные семейства мировой флоры, важнейшие семейства флоры Беларуси, ценные в научном и практическом отношении. Дана характеристика отдела в целом. Описание таксонов включает сведения о морфолого-анатомических особенностях строения вегетативных и репродуктивных органов, распространении, экологии, химическом составе, значении в природных экосистемах и хозяйственной деятельности человека, эволюции, численности, классификации и охране растений. Отмечены пищевые, лекарственные, кормовые, декоративные и технические растения.

Основное внимание уделяется характеристике семейств, поскольку их объем более стабилен, признаки легче воспринимаются и запоминаются студентами. С морфологическими особенностями, условиями обитания многих представителей большинства ведущих семейств флоры Беларуси они достаточно глубоко ознакомились в период зоолого-ботанической практики.

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

Необходимость данной работы вызвана отсутствием в Беларуси современного пособия по систематике высших растений.

Работа по написанию пособия распределилась между авторами следующим образом:

В. В. Черник (Общая характеристика отдела Покрытосеменные, или Цветковые, — *Magnoliophyta*, или *Angiospermae*; класс Магнолиопсида, или Двудольные, — *Magnoliopsida*, или *Dicotyledoneae*; подкласс Дилленииды — *Dilleniidae*),

М. А. Джус (подклассы Гамамелидиды — *Hamamelididae*, Ламииды — *Lamiidae*),

Т. А. Сауткина (подклассы Магнолииды — *Magnoliidae*, Нимфеиды — *Nymphaeidae*, Нелюмбониды — *Nelumbonidae*, Ранункулиды — *Ranunculidae*, Кариофиллиды — *Caryophyllidae*),

В. Н. Тихомиров (подклассы Розиды — *Rosidae*, Корниды — *Cornidae*, Астериды — *Asteridae*).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ (*MAGNOLIOPHYTA*, ИЛИ *ANGIOSPERMAE*)

Цветковые (Покрытосеменные) впервые были выделены в самостоятельную группу французским ботаником Адольфом Броньяром. Он разделяет растения на бесцветковые (споровые — *Cryptogamae*: тайнобрачные, от греч. *cryptos* — невидимый, скрытый) и цветковые (*Phanerogamae*: явнобрачные, от греч. *phaneros* — видимый, открытый, явный). Александр Браун, директор Берлинского ботанического сада, помещает цветковые на самой высокой (третьей) ступени развития под названием *Anthophyta* (от греч. *anthos* — цветок). А. Браун (как и французские ученые Антуан Жюссье, Адольф Броньяр, швейцарец Огюст Декандоль, австриец Стефан Эндлихер) называют цветком репродуктивные органы и голосеменных, и цветковых. Профессор Московского университета И. Н. Горожанкин впервые окончательно разделил голосеменные и цветковые, назвав последние пестичными (*Gyneciatae*). Он, а затем Н. И. Кузнецов (1914) показали, что голосеменные характеризуются большей общностью с архегониальными растениями, чем с покрытосеменными. В совместной статье в 1966 г. немецким ботаником В. Циммерманом, американцем А. Кронквистом и советским ботаником А. Л. Тахтаджяном покрытосеменным дано типологическое название *Magnoliophyta* в соответствии с правилами международной ботанической номенклатуры (по названию характерного рода). Наряду с названием *Magnoliophyta* законным названием является *Angiospermae*.

Покрытосеменные — самая молодая, самая многочисленная, наиболее важная в практическом отношении группа растений. В настоящее время они занимают господствующее положение в сложении растительного покрова. В ходе эволюции у покрытосеменных появился ряд признаков, которые отличают их от других высших растений.

У покрытосеменных возникает новый особый репродуктивный орган — цветок. Он совмещает функции бесполого и полового процессов. Цветок — это своеобразный метаморфизированный спороносный побег. Цветки нередко собраны в соцветия. Подобно одиночным цветкам, по расположению на растении большинство

соцветий подразделяются на терминальные (верхушечные) и пазушные (боковые); по олиственности, морфологии прицветных листьев — на фрондозные, фрондулезные (фрондозно-брактеозные), брактеозные, абрактеозные (голые); по степени разветвленности — на простые и сложные; по типам ветвления и последовательности развития цветков — на цимозные, или верхоцветные (монохазий (завиток, или улитка, извилина), дихазий, плейохазий) и рацемозные, или бакоцветные, ботрические (кисть, колос, початок, щиток, головка, зонтик, корзинка). Сложные соцветия могут быть однородными (сложный зонтик моркови (*Daucus*), сложный колос ржи (*Secale*)), разнородными (сочетание разных типов соцветий в пределах одной (цимозной или рацемозной) группы — сложный щиток из корзинок у тысячелистника (*Achillea*)), смешанными (комбинация цимозных и рацемозных соцветий: дихазий из корзинок у галинзоги мелкоцветковой (*Galinsoga parviflora*)); тирс — сложное соцветие с моноподиально нарастающей главной осью и боковыми соцветиями — цимоидами.

Нередко цветоносная часть растения представлена целой системой соцветий. На верхушке растения развивается главное соцветие, а под ним боковые побеги — паракладии, которые также завершаются соцветием. В процессе эволюции многоцветковые соцветия у представителей многих таксонов преобразовались в малоцветковые или редуцировались до одиночных цветков. Иногда соцветия срастаются с другими частями растения, чаще всего с крюющим листом (липа (*Tilia*), некоторые ароидные (*Araceae*)). Реже срастаются между собой цветки, образуя после цветения соплодия (свёкла (*Beta*), инжир (*Ficus carica*), шелковица (*Morus*), ананас (*Ananas*), монстера (*Monstera*)).

Цветки чрезвычайно разнообразны по строению, величине, форме, окраске. В составе типичного обоеполого цветка имеется цветоложе, обычно околоцветник, а также тычинки и пестики.

Цветоложе может быть вытянутым — коническим (что подтверждает его осевое происхождение) или укороченным — плоским, характерным для большинства видов. Коническое цветоложе имеется у представителей примитивных семейств (Магнолиевые (*Magnoliaceae*), Лютиковые (*Ranunculaceae*)). Иногда цветоложе блюдцевидно расширенное или бокальчато вогнутое (гипантий у розовых (*Rosaceae*)). На цветоложе в определенной последовательности расположены стерильные (околоцветник) и фертильные (тычинки, пестики) элементы цветка.

Околоцветник отличается большим разнообразием — двойной (дифференцированный на чашечку и венчик), простой. Простой околоцветник может быть венчиковидным или чашечковидным. У насекомоопыляемых цветков он чаще крупный, ярко окрашенный (роза (*Rosa*), чубушник (*Philadelphus*), пион (*Paeonia*)). У ветроопыляемых он мал, чашечковидный, зеленоватого оттенка или нередко отсутствует.

Чашелистики имеют листовую природу, что подтверждается анатомическими данными. Для них, как и для вегетативных листьев, характерно наличие трех листовых следов.

Лепестки, по-видимому, возникают двумя путями. У многих примитивных цветковых — магнолия (*Magnolia*), тюльпанное дерево (*Liriodendron*), пион (*Paeonia*) — лепестки, вероятно, образовались из прицветных листьев. Известны также многочисленные случаи возникновения лепестков вместо тычинок. У представителей кувшинковых (*Nymphaeaceae*) наблюдаются постепенные переходы от лепестков к тычинкам. Это подтверждается многочисленными примерами махровости цветков, возникающей за счет тычинок. О тычиночном происхождении свидетельствуют убедительные анатомические данные. Например, у лютиковых лепестки, в отличие от чашелистиков и подобно тычинкам, снабжены лишь одним сосудисто-волокнистым пучком.

По происхождению тычинка цветковых растений представляет собой редуцированный и видоизмененный микроспорофилл, остатком которого является тычиночная нить и связник, с микроспорангиями (находящимися в пыльнике). Микроспорангию соответствует одно гнездо пыльника. Обычно гнезд четыре. Поэтому пыльник тетраспорангиатный (микросинангий, состоящий из четырех микроспорангиев).

Тычинки немногих современных примитивных покрытосеменных (амбореллы (*Amborella*), дегенерии (*Degeneria*), некоторых магнолий (*Magnolia*)) пластинчатого типа. Они плоские, довольно широкие, с тремя жилками и четырьмя линейными микроспорангиями, расположенными по два и ламинально (т. е. на поверхности пластинчатого микроспорофилла), которые впоследствии срастаются в синангии. Дальнейшие эволюционные преобразования микроспорофиллов шли по пути редукции стерильных частей, приведших в итоге к формированию специализированных тычинок, дифференцированных на тычиночную нить с одним проводящим пучком, четырехгнездный пыльник и связник.

Карпеллы, или плодолистики, являются видоизмененными мегаспорофиллами. Они могут быть свободными или сросшимися, образуя простые или сложные пестики. Наличие пестика — характерная особенность покрытосеменных. Пестик может быть образован одним или несколькими плодолистиками.

Строение пестиков разнообразно, им присущи как черты эволюционной продвинутости, так и примитивности. Эти признаки широко используются в систематике, а также при изучении филогенетических взаимоотношений между цветковыми.

У наиболее примитивных покрытосеменных из семейства Дегенериевые (*Degeneriaceae*), отдельных Винтеровых (*Winteraceae*) пестики не дифференцированы на завязь, стилодий и рыльце. Плодолистик представляет собой сложенную вдоль средней жилки (кондупликатную) пластинку. Края плодолистиков срastаются лишь у основания, на остальной части ко времени опыления — только соприкасаются. Края плодолистиков покрыты низбегающими рыльцевыми гребнями, сосочковидные волоски которых улавливают пыльцу. Срастание краев происходит лишь после цветения в процессе развития плода.

В ходе дальнейшей эволюции низбегающий рыльцевый гребень постепенно укорачивается и локализуется в верхней части плодолистика. Средняя часть плодолистика вытягивается в стерильное образование — стилодий. Пестики образуют апокарпный гинецей, одно- или многочленный (характерный для наиболее примитивных семейств). При срастании плодолистиков формируется ценокарпный гинецей (синкарпный, паракарпный и лизикарпный). Срастание плодолистиков ценокарпного гинецея может захватывать только завязь, стилодии остаются свободными — многие гвоздичные (*Caryophyllaceae*), зонтичные, или сельдерейные (*Umbelliferae*, или *Apiaceae*) частично срastаются (яблоня домашняя (*Malus domestica*)). Сросшиеся стилодии образуют столбик. Дальнейшее срастание плодолистиков приводит к формированию единого головчатого рыльца. Иногда столбик не выражен, рыльце — сидячее (например, мак (*Papaver*)).

Наиболее важная часть пестика — завязь. Она с самого начала надежно укрывает семяпочки от неблагоприятных воздействий, а в дальнейшем — семена (до осыпания). Отсюда и название отдела — Покрытосеменные. Исходным типом завязи является верхняя (околоцветник прикреплен под завязью, цветок подпестичный). Если околоцветник находится над завязью, ее называют нижней (цветок надпестичный). При полунижней завязи он при-

креплен в ее центральной части (цветок полунадпестичный). Характерной особенностью многих розовых является наличие гипантия. В отличие от яблони (*Malus*), у вишни (*Cerasus*) он не сростается с завязью, значительно поднимая свободные части околоцветника (завязь средняя, цветок околопестичный).

Цветковые характеризуются разнообразием строения семян. Более примитивные семяпочки с двумя интегументами (битегмальные) и массивным нуцеллусом (крассинуцеллятные); более эволюционно продвинутые — с одним интегументом (унитегмальные) и тонким нуцеллусом (тенуинуцеллятные), когда мегаспороцит сверху и сбоку окружен однорядным слоем клеток нуцеллуса, разрушающихся нередко до оплодотворения. Немало переходных типов. У некоторых растений-паразитов интегументы отсутствуют.

В зависимости от расположения микропиле по отношению к халазе обычно выделяют семяпочки: атропные, или ортотропные (прямые), анатропные (обращенные, наиболее распространенный как среди двудольных, так и среди однодольных исходный тип), гемитропные (полуобращенные), кампилотропные (полусогнутые — к основанию изогнута микропиллярная часть нуцеллуса и интегументов), амфитропные (обратнообращенные — согнуты правильным полукругом). В систематическом отношении также важно, в каком направлении согнуты семяпочки — к верхушке (эпитропные) или к основанию завязи (апотропные).

В соответствии с характером расположения семяпочек в завязи выделяют два основных типа плацентации — ламинальную, или поверхностную, и сугуральную, или шовную, поскольку плаценты располагаются в два ряда вдоль брюшного шва. Сугуральную плацентацию часто называют еще краевой или маргинальной, так как семяпочки прикреплены на внутренней стороне плодолистика вдоль его краев. Она чаще всего встречается у покрытосеменных.

При ламинальной плацентации, свойственной примитивным цветковым, семяпочки располагаются на внутренней поверхности плодолистика и не приурочены к его краям. Частные случаи ламинальной плацентации — латеральная (семяпочки расположены между средней и боковыми жилками плодолистика, наиболее примитивная), диффузная (они рассеяны почти по всей внутренней поверхности плодолистика), дорзальная (семяпочки прикреплены вдоль средней жилки плодолистика).

В синкарпном гинецее сросшиеся боковые (латеральные) части плодолистиков образуют перегородки, разделяющие сформировавшиеся гнезда завязи, число которых соответствует числу

сросшихся плодолистиков. Брюшные швы плодолистиков, несущие плаценты, располагаются в центре завязи, вдоль ее продольной оси. Сутуральная плацентация выглядит как центрально-угловая, или центрально-краевая; ее еще называют осевой или аксиальной. Срастаясь краями, плодолистики образуют одногнездную завязь паракарпного гинецея. Плацентация стенная, или париетальная: стенно-краевая, если плаценты расположены по краям плодолистиков, и стенно-спинная, если они приурочены к дорзальным пучкам плодолистиков. Лизикарпный гинецей в центре имеет колонку, образованную брюшными частями плодолистиков, к которой прикрепляются семяпочки (свободная центральная, или центрально-осевая (колончатая) плацентация).

Эволюционная специализация апокарпного и ценокарпного гинецея различных покрытосеменных нередко сопровождалась большей или меньшей редукцией числа плодолистиков и семязачатков, вплоть до одного. У других видов, наоборот, она сопровождается усложнением строения гинецея. При наличии единственного семязачатка в завязи, кроме двух основных типов плацентации, она бывает апикальной (если он свешивается в полость завязи с ее верхней части, как, например, у видов роголистника — *Ceratophyllum*), и базальной (если он прикреплен ко дну полости завязи, как у маревых (*Chenopodiaceae*)). Проявлением редукции плодолистиков является псевдомономерный гинецей, в котором полностью развит только один фертильный плодолистик, остальные недоразвиваются и стерилизуются (например, вязовые (*Ulmaceae*), крапивные (*Urticaceae*)).

Важным и не менее характерным для покрытосеменных является образование рыльца — пыльцеулавливающего органа. Это не просто площадка для пыльцы. Рыльцем выделяются вещества, которые стимулируют прорастание пыльцы своего вида и задерживают прорастание чужеродной пыльцы. Повышается избирательность оплодотворения. Она может обеспечиваться и структурой столбика.

Покрытосеменные продолжают эволюционную линию разноспоровых. Доминирует спорофит. Мужской и женский гаметофиты крайне редуцированы и отличаются ускоренными процессами развития. Поэтому в цветках покрытосеменных не образуются половые органы: антеридии и архегонии.

Микроспоры возникают в результате редукционного деления (мейоза) ядра материнских клеток микроспор (микроспороцитов) и последующего цитокинеза (формирования клеточных перегородо-

док). Из каждого микроспороцита в результате микроспорогенеза (процесса образования микроспор) формируется тетрада гаплоидных микроспор. Клеточные перегородки, отделяющие одну микроспору от другой, закладываются различными способами: сукцессивным, или последовательным, и симультанным, или одновременным.

При сукцессивном микроспорогенезе (свойственном большинству однодольных) образование клеточных перегородок идет в два этапа. Первое редукционное деление мейоза заканчивается формированием клеточной перегородки между дочерними ядрами разделившегося ядра микроспороцита, и образуются две клетки (диада). После второго, митотического деления ядер диады между образовавшимися четырьмя ядрами формируются перегородки, возникает типичная тетрада. При симультанном типе развития микроспор (распространен у двудольных) после первого деления клеточные перегородки не образуются. Цитокинез происходит после второго деления. Развитие перегородок идет от периферии к центру, и четыре клетки образуются одновременно.

У большинства покрытосеменных стадия тетрады кратковременна. Вскоре после образования тетрады оболочка микроспороцита, окружающая тетраду, разбухает, ослизняется и разрушается. Тетрада распадается на отдельные микроспоры. Микроспоры представляют собой одноядерную гаплоидную клетку с типичным для клетки строением. Содержит густую невакуолизированную цитоплазму со всеми органоидами, ядро располагается в центре. Микроспора покрыта первичной клеточной оболочкой.

С обособлением микроспор заканчивается процесс микроспорогенеза. В микроспорангиях начинается новый процесс — процесс «прорастания микроспор» и образования мужских гаметофитов — пыльцевых зерен (пыльцы). Мужской гаметофит покрытосеменных может быть двуклеточным или трехклеточным.

У большинства тропических растений ядро микроспоры начинает делиться почти сразу после окончания микроспорогенеза. У растений умеренного и особенно холодного климата обычно наблюдается перерыв, который длится от нескольких дней до нескольких недель. При делении ядра микроспоры, в результате асимметричного ахроматинового веретена образуются два неодинаковых ядра. Ядро, расположенное в центре увеличенной делящейся клетки, называют вегетативным, а вблизи оболочки клетки — генеративным. Ядра различаются морфологическими, структурными и физиологическими особенностями. Вегетативное ядро более

крупное, генеративное — более плотное. Имеются также различия в содержании нуклеиновых кислот. Вскоре между ядрами происходит расслоение цитоплазмы, в итоге возникают две неравные клетки — крупная «вегетативная» (сифоногенная, или клетка пыльцевой трубки) и меньшая, погруженная в нее, — генеративная, выполняющая функцию спермиогенной клетки (рис. 1). Пыльца, которая состоит из «вегетативной» и генеративной клеток называется двуклеточной пыльцой или двуклеточным мужским гаметофитом. Образование мужских гамет — спермиев у двуклеточной пыльцы происходит только после того, как она попадает на рыльце пестика и начинает прорастать. В пыльцевой трубке в результате митотического деления ядра генеративной клетки с последующим цитокинезом образуются две одинаковые клетки — спермии.

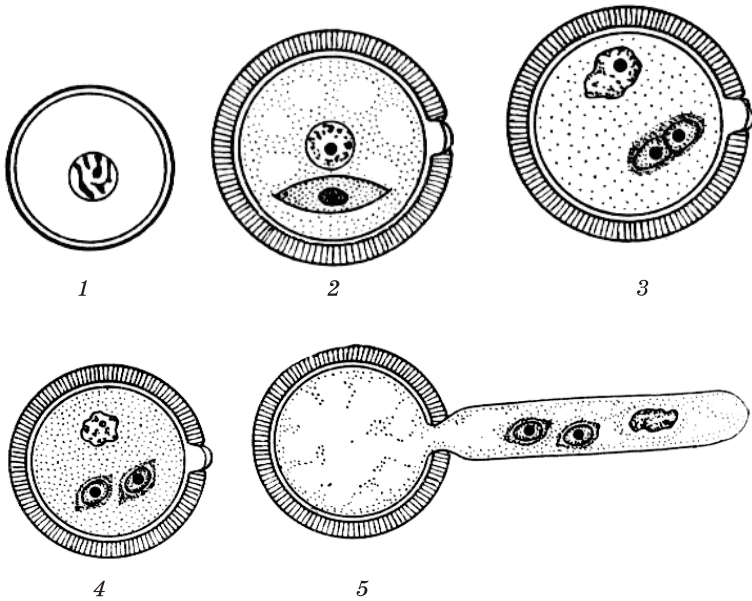


Рис. 1. Схема развития и функционирования мужского гаметофита покрытосеменных:

1 — микроспора; 2 — зрелое пыльцевое зерно (вегетативная, или клетка пыльцевой трубки, и генеративная клетка); 3 — деление генеративной клетки (развитие спермиев); 4 — трехклеточное пыльцевое зерно (клетки-спермии в цитоплазме клетки пыльцевой трубки); 5 — прорастание пыльцевого зерна

Однако деление генеративной клетки может происходить, когда пыльца находится еще внутри микроспорангия (пыльцевой камеры пыльника). Пыльца содержит вегетативную клетку и два спермия (трехклеточная пыльца, или трехклеточный мужской гаметофит). Развитие трехклеточной пыльцы совмещает два процесса. Первое деление (образование вегетативной и генеративной клеток) — это процесс формирования мужского гаметофита. Второе деление (образование двух спермиев в результате деления генеративной клетки) — функционирование зрелого мужского гаметофита.

Спермии разных видов покрытосеменных сильно варьируют по размерам и форме. Они могут быть более или менее шаровидными, эллиптическими, серповидными, веретеновидными, червеобразными, спирально закрученными и др.

Считается, что образование спермиев в пыльцевом зерне, когда оно находится еще в пыльнике, является более прогрессивным признаком, поскольку развитие мужского гаметофита происходит под защитой материнского растения (спорофита) и оболочки пыльцевого зерна. Благодаря этому гаметофит менее подвержен влиянию неблагоприятных условий внешней среды. Для многих представителей, имеющих трехклеточную пыльцу, характерно ее быстрое прорастание (за несколько минут), через 15—45 минут спермии могут попасть в зародышевый мешок. Образование спермиев в пыльцевой трубке, свойственное большинству семейств, происходит через несколько часов после ее прорастания. Таким образом, двуклеточный и трехклеточный типы пыльцевых зерен покрытосеменных отличаются по темпу и ритмике физиологических процессов их клеток (Поддубная-Арнольди, 1976; Мейер — Меликян, 2004). Клетки трехклеточной пыльцы оказываются более подготовленными для быстрого осуществления своих функций в репродуктивном процессе. Трехклеточные пыльцевые зерна возникают независимо во многих линиях эволюции покрытосеменных и характерны для филогенетически продвинутых семейств двудольных (Сложноцветные, или Астровые (*Compositae*, или *Asteraceae*)) и однодольных (Злаки, или Мятликовые (*Gramineae*, или *Poaceae*), Осоковые (*Cyperaceae*), Ситниковые (*Juncaceae*)). Двуклеточные — свойственны представителям относительно примитивных семейств (Дегенериевые (*Degeneriaceae*), Магнолиевые (*Magnoliaceae*), Винтеровые (*Winterales*), Лавровые (*Lauraceae*) и др.).

Параллельно с развитием внутренних структур микроспоры в процессе превращения ее в мужской гаметофит изменяется ее

оболочка. Постепенно под цитоплазматической мембраной формируется целлюлозная оболочка, пропитанная очень стойким в химическом отношении высокополимерным кутинообразным веществом — спорополленином. Спородерма зрелого пыльцевого зерна, как и микроспоры, имеет обычно две оболочки: плотную наружную — экзину и тонкую внутреннюю — интину. Интина обладает эластичностью. При прорастании пыльцевого зерна она, сильно растягиваясь, образует пыльцевую трубку, развивающуюся из вегетативной клетки.

Пыльца покрытосеменных растений разнообразна по размерам, форме, числу апертур, строению экзины. Экзина имеет несколько слоев, ее строение различно. У ветроопыляемых растений она гладкая, у насекомоопыляемых — скульптурированная. На ее поверхности формируются разнообразные выросты в виде бугорков, шипиков, гребней, складок и т. п. Это облегчает прикрепление пыльцы к ее переносчику. Благодаря основному ее компоненту — спорополленину — экзина, в отличие от интины, не растворяется в кислотах и щелочах, выдерживает температуру до 300 °С и сохраняется миллионы лет в геологических отложениях. Благодаря прочности экзины пыльца не только способна сохранять постоянство своей формы, но и длительное время остается жизнеспособной (способность к прорастанию). Экзина имеет утонченные или иногда даже перфорированные (достигающие интины) участки — апертуры, через которые прорастают пыльцевые трубки. По характеру апертур различают бороздные и поровые пыльцевые зерна. Число борозд и пор варьирует у разных видов от одной до многих. У двудольных оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздная (однобороздная только у немногих примитивных групп). Среди однодольных наиболее широко распространены одноапертурные (однобороздные или однопоровые) пыльцевые зерна.

Размеры пыльцы покрытосеменных варьируют от очень мелких (менее 10 мкм у незабудки (*Myosotis*), фикуса (*Ficus*), некоторых видов переромии (*Peperomia*)) до очень крупных (до 400 мкм: семейства Тыквенные (*Cucurbitaceae*), Мальвовые (*Malvaceae*): у мальвы (*Malva*), алтея (*Althaea*), Вьюнковые (*Convolvulaceae*): у ипомеи (*Ipomoea*)). По форме она бывает округлой (семейства Гвоздичные, Маревые), эллиптической (Бобовые), треугольной (лещина обыкновенная, или орешник (*Corylus avellana*)). У водных растений пыльца вытянутая.

Зрелые пыльцевые зерна не всегда располагаются поодиночке. Нередко они остаются собранными в тетрады (группанка (*Pyrola*), вереск (*Calluna*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*)), диады (рябчик (*Fritillaria*)), полиады (некоторые ароидные (*Araceae*)). У многих орхидных (*Orchidaceae*) пыльца гнезда пыльника склеена висцином в крупное компактное образование — поллиний, который вместе с ножкой и расположенным в ее основании прилипальцем (служит для прикрепления к посетившему цветок насекомому) называют поллинарием.

Морфология пыльцы покрытосеменных, строение ее оболочек представляют собой довольно высокие видоспецифические признаки, широко используемые в систематике, геологии (метод споро-пыльцевого анализа), пищевой промышленности (определение состава перги и меда), в медицине (анализ на аллергию).

Развитие женского гаметофита (зародышевого мешка) происходит внутри мегаспорангия (мегасинангия), т. е. внутри нуцеллуса семязпочки. Чаще всего дифференцируется единственная материнская клетка мегаспор (мегаспороцит), которая в результате мейоза дает начало чаще линейной тетраде мегаспор (рис. 2). У большинства покрытосеменных только одна, чаще всего нижняя (халазальная), получает дальнейшее развитие (три верхние, обращенные к микропилярному полюсу семязпочки, постепенно дегенерируют). Зародышевый мешок, развивающийся из одной мегаспоры, называется моноспорическим, или типичным зародышевым мешком, поскольку он выявлен у большинства (примерно у 80 % изученных видов) покрытосеменных растений.

Впервые он был описан у представителей семейства Гречишные (*Polygonaceae*), его называют также мешком *Polygonum*-типа.

Первое митотическое деление ядра функционирующей мегаспоры завершается образованием двух ядер, располагающихся в центре мегаспоры (развивающегося зародышевого мешка). В результате образования крупной вакуоли между ядрами они расходятся к противоположным полюсам. Второе митотическое деление завершается образованием двух ядер на каждом полюсе. В итоге третьего и последнего митоза на каждом полюсе оказывается по четыре ядра. Образовавшиеся восемь ядер зародышевого мешка являются разнокачественными, о чем свидетельствуют их морфологические и физиологические особенности. По одному ядру от каждого полюса мигрирует в центральную зону женского гаметофита и располагается в общей цитоплазме (полярные

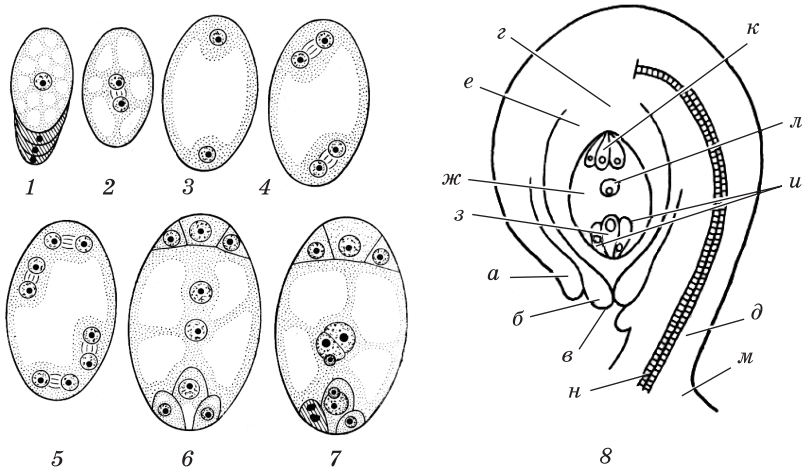


Рис. 2. Схема развития (1–6), двойное оплодотворение (7), строение женского гаметофита (типичного моноспорического зародышевого мешка) и семечки (8) покрытосеменных:

1 — линейная тетрада мегаспор; 2, 3 — первое деление ядра мегаспоры (двухъядерная стадия развития женского гаметофита); 4 — второе деление (четырёхъядерная стадия); 5 — третье деление (восьмиъядерная стадия); 6 — зрелый женский гаметофит (яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три антиподы); 7 — двойное оплодотворение (слияние спермиев с ядром яйцеклетки и с объединившимися ядрами центральной клетки; одна из синергид дегенерирует (заштрихована), и в ней видны остатки пыльцевой трубки); 8 — строение анатропной (обращенной) семечки: *a, б* — покровы семечки, или интегументы (*a* — наружный, *б* — внутренний), *в* — микропиле, *г* — халаза, *д* — фуникулус, *е* — нуцеллус, *ж* — зародышевый мешок, *з* — яйцеклетка, *и* — синергиды, *к* — антиподы, *л* — вторичное ядро, *м* — плацента, *н* — проводящий пучок

ядра). После завершения миграции ядер происходит цитокинез. У микропиллярного полюса формируется яйцевой аппарат (яйцеклетка и две синергиды). Яйцеклетка обычно больших размеров, с более крупным ядром, расположенным в апикальной части. Клетки синергид обычно меньших размеров, с небольшими ядрами в базальных частях. На халазальном полюсе образуются три клетки-антиподы.

Клетки зародышевого мешка четко функционально дифференцированы. Яйцеклетка — женская гамета. Основная функция синергид — хемотропическая (для пыльцевой трубки), они ориентируют ее положение после вхождения в зародышевый мешок. Клетки-антиподы выполняют трофическую функцию, поставляя

питательные вещества из халазальной части семязачатка в зародышевый мешок до образования эндосперма. Начало эндосперму дают полярные ядра после оплодотворения. У многих растений полярные ядра сливаются до оплодотворения, вокруг них обособляется цитоплазма и формируется центральная клетка зародышевого мешка со вторичным диплоидным ядром. У других они остаются свободными вплоть до слияния со спермием.

Почти до конца XIX в. считали, что зародышевый мешок покрытосеменных поразительно однообразен в своем развитии и строении. Позже были выявлены многочисленные отклонения от *Polygonum*-типа зародышевого мешка. У других растений они могут возникать из нижней клетки диады мегаспор (биспорические зародышевые мешки лука — *Allium*) и недифференцированного на клетки четырехъядерного ценоцита (тетраспорические зародышевые мешки адоксы — *Adoxa*). Всего выделяют около 15 типов зародышевых мешков, которые называют по роду, у которого они впервые описаны. Другие отклонения в развитии и строении женских гаметофитов связаны с уменьшением или увеличением числа клеток и числа ядер, их плоидности, их поляризацией. Особенно сильно варьирует число антипод. Зародышевые мешки покрытосеменных различаются также по величине, форме, положению в семязачатке, характеру выростов и включений и другими особенностями.

Таким образом, женский гаметофит покрытосеменных состоит из малого количества клеток — обычно из 7 у *Polygonum*-типа (от 4 у *Schisandra*- и *Oenothera*-типов до 16 клеток у *Drusa*- и *Peperomia*-типов зародышевых мешков других покрытосеменных) и характеризуется ускоренным развитием. Для его формирования требуется от трех до пяти делений ядра материнской клетки мегаспоры и его производных. Наблюдается более раннее созревание женского гаметофита (так же, как и мужского). Эволюционное ускорение развития сопровождалось утратой способности к образованию архегониев и вегетативной части заростка. Однако сильно редуцированный женский гаметофит покрытосеменных успешно справляется со своими функциями. Нет сомнения, что скорость развития женского и мужского гаметофитов покрытосеменных входит в число тех особенностей, которые обеспечили им господство в растительном мире.

Для цветковых характерно большое разнообразие вариантов опыления, их эволюционная лобильность и возможность осуществления нескольких типов опыления в пределах одного вида или

даже одного растения, которое способствовало возрастанию их генетического разнообразия. В этом, собственно, и заключается часто подчеркиваемая «эволюционная пластичность» покрытосеменных. Возрастание генетического разнообразия обеспечивало повышенную изменчивость, что давало материал для возникновения многочисленных новых форм, заселявших самые разнообразные местообитания.

Выделяют самоопыление, или автогамию (случайную и регулярную, контактную и гравитационную), и аллогамию (перенос пыльцы с одного цветка на другой). Последнюю подразделяют на гейтогамию (перенос пыльцы на рыльце пестика другого цветка той же особи) и ксеногамию, или перекрестное опыление (перенос пыльцы с одного растения на другое). Самоопыление может наблюдаться как в открытых (хазмогамных), так и в закрытых (клеистогамных) цветках.

У многих растений возникли приспособления, благоприятствующие успеху перекрестного опыления — дихогамия и гетеростилия. Дихогамия проявляется в форме протероандрии (более раннее созревание тычинок) и протерогинии (более раннее созревание пестиков). При гетеростилии в разных цветках одного и того же вида формируются тычинки и столбики различной длины.

Абиотическое перекрестное опыление осуществляется при помощи ветра (анемофилия), воды (гидрофилия). При биотическом опылении, или зоофилии, перенос пыльцы происходит при участии насекомых (энтомофилия), птиц (орнитофилия), летучих мышей (хироптерофилия) и реже представителей других групп животных — некоторых сумчатых (в Австралии), лемуров (на Мадагаскаре). Биотическое опыление может быть гораздо более адресным, чем абиотическое. В процессе эволюции у животных (особенно у насекомых) и цветковых выработалось множество взаимных приспособлений, содействующих опылению. Во многих случаях изменение их признаков шло совместно, т. е. путем коэволюции. Иногда возникает столь тесная коадаптация между ними, что один из видов не может пройти жизненный цикл без другого. Нередко опыление могут производить несколько или много видов животных. Некоторые цветковые могут сочетать биотическое и абиотическое опыление или биотическое опыление и автогамию в зависимости от климатических условий в период цветения. Лабильность опыления имеет важное эволюционное значение. Самоопыление у перекрестников содействует изоляции новых форм, а значит — видообразованию. При ксеногамии, ко-

торая время от времени наблюдается у самоопылителей, возрастают возможности появления новых сочетаний генов у потомства, что способствует увеличению внутривидового разнообразия и дальнейшей приспособительной эволюции; повышается жизнеспособность вида.

У большинства покрытосеменных быстро протекают также процессы оплодотворения. У представителей многих родов от момента опыления до образования зиготы проходит от 15 минут (некоторые злаки, сложноцветные) до нескольких дней (розовые, лилейные — *Liliaceae*). Двойное оплодотворение — новое важное явление в жизни растений, свойственное только покрытосеменным. Открыто русским ботаником Сергеем Гавриловичем Навашиным в 1898 г., работавшим в то время в Киеве. В результате оплодотворения яйцеклетки (сингамия) формируется зигота, из которой развивается зародыш (начальная стадия спорифита следующего поколения). В ядре зиготы восстанавливается диплоидный набор хромосом. Ядро второго спермия сливается с полярными ядрами или с ядром центральной клетки зародышевого мешка. Возникает первичное ядро эндосперма. При зародышевом мешке *Polygonum*-типа оно триплоидное. Из него образуется особая (гибридная по своей природе) вторичная (после оплодотворения) питательная ткань — триплоидный эндосперм, имеющийся у большинства покрытосеменных. В нем накапливаются питательные вещества, позднее используемые зародышем. У некоторых цветковых (например, у многих орхидных) ядро второго спермия не сливается с полярными ядрами и эндосперм не образуется, что связано с сильной редукцией зародышевого мешка в процессе их эволюционного развития.

После процессов двойного оплодотворения первым обычно делится первичное ядро эндосперма. По характеру развития у покрытосеменных различают три типа эндосперма: нуклеарный, или ядерный, целлюлярный, или клеточный, и гелобиальный, или промежуточный. При нуклеарном типе развития образующиеся многочисленные ядра свободно располагаются в цитоплазме зародышевого мешка. Длительное время деление ядер не сопровождается образованием клеточных перегородок. Эта стадия впоследствии сменяется клеточной: вокруг каждого ядра обособляется цитоплазма и формируется оболочка. Образование клеток чаще происходит центростремительно: вначале образуются периферические, а затем — внутренние клетки эндосперма. Такой тип эндосперма характерен для многих двудольных.

При клеточном типе развития эндосперма каждое митотическое деление ядра сопровождается цитокинезом. Так образуется эндосперм злаков. Гелобиальный тип развития эндосперма получил название благодаря тому, что он впервые был выявлен у представителей ныне упраздненного порядка *Helobiales* (от греч. helos — вода, bios — жизнь). Порядок объединял однодольные растения, обитающие в водной среде или в условиях избыточного почвенного увлажнения. Гелобиальный эндосперм характерен для растений из семейств Сусаковые (*Butomaceae*), Водокрасовые (*Hydrocharitaceae*), Частуховые (*Alismataceae*), Шейхцериевые (*Scheuchzeriaceae*), Рдестовые (*Patamogetonaceae*) и др. Этот тип развития эндосперма является промежуточным между нуклеарным и клеточным типами. Характеризуется тем, что после первого деления ядра эндосперма формируется клеточная перегородка, которая делит зародышевый мешок на две неравные клетки: чаще меньшую халазальную и крупную микропилярную. В дальнейшем ядра делятся чаще только в микропилярной клетке. Сначала образуются свободные ядра и только позднее между ними возникают клеточные перегородки.

Вторичный триплоидный эндосперм цветковых — аналог (но не гомолог) первичного (сформировавшегося до оплодотворения) гаплоидного эндосперма голосеменных (их женского гаметофита). Этот уникальный признак покрытосеменных — важный аргумент их эволюционного единства и монофилетического происхождения.

Деления зиготы, приводящие к образованию зародыша, начинаются вскоре за началом развития эндосперма. Ядро зиготы делится митотически. Каждое деление ядер сопровождается цитокинезом. Зигота имеет четко выраженную полярность. При ее первом делении образуется богатая цитоплазмой апикальная и более крупная базальная клетки. Из первой в результате последующих делений формируется зародыш, а из второй — подвесок, или суспензор. Развитие зародыша происходит в два этапа. Первоначально образуется предзародыш (проэмбрио) — морфологически недифференцированное многоклеточное образование, которое затем дает начало самому зародышу. Суспензор способствует продвижению предзародыша в эндосперм.

У покрытосеменных наблюдается сбалансированное параллельное развитие зародыша и его питательной ткани. Если не развивается зародыш, эндосперм также не формируется. Это имеет важное биологическое значение, поскольку исключает прежде-

временное расходование ресурсов на образование запасающей ткани в семяпочках, в которых не развивается зародыш. У многих видов эндосперм по мере его образования потребляется зародышем, идет перекачка питательных веществ в семядоли. Остатки оболочек клеток эндосперма сохраняются в виде бесструктурной пленки под кожурой зрелых семян (например, у бобовых).

Иногда зародыш развивается без оплодотворения — апомиксисически. Из высших растений апомиксис наиболее широко распространен среди покрытосеменных (установлен у представителей более чем 300 родов из 80 семейств), особенно среди двудольных (сложноцветные, розовые, рутовые (*Rutaceae*), пасленовые (*Solanaceae*)), у которых перекрестное опыление затруднено. Существует несколько форм апомиксиса, когда зародыш развивается из яйцеклетки, синергиды, антиподы, клетки нуцеллуса или интегумента. В природе широко распространен апомиксис с образованием жизнеспособных и фертильных диплоидных растений. Это имеет важное биологическое значение, поскольку позволяет клонировать генотипы с наиболее удачными адаптивными особенностями.

Покрытосеменные отличаются наивысшим разнообразием жизненных форм. Наряду с кустарниковыми и древесными формами преобладают травянистые растения (многолетние и однолетние), в том числе — водные. Немало лиан. Ветвятся цветковые преимущественно моноподиально и симподиально. Размеры спорофита покрытосеменных изменяются в широких пределах. Эвкалипты (*Eucalyptus*) — крупные деревья, вырастающие на 100 и более метров, со стволами 20 м в окружности. Мелкие, сильноредуцированные, простого строения водные рясковые (*Lemnaceae*) из однодольных в цветущем состоянии часто не превышают в длину 1 мм. Травы преобладают среди двудольных и особенно — среди однодольных. Среди однолетних цветковых растений немало эфемеров — растений, завершающих полный жизненный цикл развития за очень короткий период. Время от прорастания семян до формирования нового поколения длится у эфемеров 4—8 недель. В Беларуси это крупка дубравная (*Draba nemorosa*), веснянка весенняя (*Erophila verna*), однолетние виды вероники (*Veronica*).

В холодном и умеренном поясах средний возраст начала плодоношения деревьев составляет 10—25 лет. У однолетников за это время образуется 10—25 поколений. Увеличивается численность потомства, возрастает площадь распространения. В результате

возрастает число мутаций, следствием этого является более высокая эволюционная пластичность травянистых форм. Ускоряется и процесс видообразования. Благодаря этим особенностям травы, особенно однолетние, быстро распространились по поверхности суши, приспособились в процессе эволюции ко всем возможным экологическим условиям. Все эти приспособления оказались существенными при климатических стрессах кайнозоя.

Приспособление покрытосеменных к самым разнообразным экологическим и биологическим факторам среды обитания вызвало формирование огромного разнообразия вегетативных органов (различные формы простых (цельных и расчлененных), сложных листьев). Наблюдается бесконечное разнообразие в строении цветков, соцветий, семян и плодов. Возникают многочисленные метаморфозы вегетативных органов. Эти приспособительные изменения обеспечивают более эффективное эволюционное развитие покрытосеменных.

По сравнению с другими растениями проводящая система цветковых более совершенна. У большинства преобладают сосуды. Повысилась эффективность перемещения веществ. Происходят изменения в процессе совершенствования члеников сосудов. Меняется их форма, возникают новые типы боковой поровости.

Однако среди покрытосеменных встречаются и первично бессосудистые (гомосильные) растения. Это наиболее примитивные древесные двудольные растения, расположенные в основании филогенетической системы А. Л. Тахтаджяна — семейства Амборелловые (*Amborellaceae*), Винтеровые (подкласс Магнолииды — *Magnoliidae*), Троходендровые (*Trochodendraceae*) и Тетрацентровые (*Tetracentraceae*, подкласс Гамамелидиды — *Gamamelididae*). По строению проводящей системы они мало чем отличаются от примитивных представителей голосеменных типа современных Саговниковых (*Cycadaceae*) или вымерших Беннетитовых (*Bennettitaceae*). У представителей этих семейств водопроводящие элементы ксилемы представлены очень длинными толстостенными трахеидами. Бессосудистые формы имеются также среди немногих травянистых двудольных и у ряда однодольных. Преимущественно это вторичные бессосудистые формы (например, ясковые).

Совершенствуется также флоэма. Процесс эволюции проводящих элементов флоэмы аналогичен процессу эволюции водопроводящих элементов ксилемы. Возникают ситовидные трубки с более простыми ситовидными пластинками, формируются и клетки-спутницы.

После оплодотворения из семяпочки развивается семя, завязь разрастается в плод. Как известно, семя состоит из трех основных частей: покровов (семенной кожуры, или спермодермы, интегументального происхождения), питательной ткани (чаще эндосперма, иногда перисперма (нуцеллярного происхождения) или их остатков) и зародыша. Сформированный зародыш имеет зародышевый корешок, гипокотиль, эпикотиль, семядоли (или семядолю), почечку.

Внутреннее строение семян цветковых крайне разнообразно. Многие таксоны сильно различаются по степени сформированности зародыша, его форме (прямые, согнутые, спирально закрученные, кольцевидные, подковообразные) и положению в семени (центральное, периферическое, боковое); по локализации запаса питательных веществ (в эндосперме, перисперме, эндосперме и перисперме, в семядолях зародыша — так называемые «безбелковые семена»). «Безбелковые семена» свойственны крестоцветным, или капустным (*Cruciferae*, или *Brassicaceae*), бобовым (*Fabaceae*), сложноцветным. Одна из основных тенденций эволюции семени состоит в редукции эндосперма и увеличении размеров зародыша, в котором и накапливаются питательные вещества.

Семена покрытосеменных также исключительно разнообразны по размерам, форме, массе, окраске и характеру поверхности. Видоспецифичны особенности семенной кожуры, что также имеет важное значение для систематики и отражает особенности распространения семян. В спермодерме семян вскрывающихся плодов часто формируется склеротеста (защитный слой из склерифицированных клеток), саркотеста (сочный мясистый наружный слой), миксотеста (ослизняющаяся эпидерма). Нередко эпидерма покрыта кутикулой или слоем воска, что делает ее более прочной. У некоторых растений формируются присемянники, или ариллузы, частично или полностью покрывающие семя. Это мясистые, часто ярко окрашенные выросты фуникулуса, богатые сахарами, маслами, белками. Ариллузы способствуют распространению семян птицами, муравьями, ветром, водой. В области микропиле из интегумента иногда развивается небольшой вырост — ариллоид, или карункула, также похожий на ариллузы, также способствующий распространению семян (молочай — *Euphorbia*, истод — *Polygala*, самшит — *Buxus*).

Нередко у одного и того же растения форма и масса семян значительно варьируют (гетероспермия, или разносемянность). Раз-

личие их и по всхожести обеспечивает создание в почве банка семян и способствует длительному сохранению особей вида в местобитании. Преимущества же вида в целом, связанные с генетической изменчивостью, обеспечивает образование семян, сочетающее бесполой и половой процессы.

У цветковых растений широкое распространение получило вегетативное размножение с помощью пазушных и придаточных почек, ползучих стеблей, корневищ, клубней, луковиц, клубнелуковиц.

Помимо завязи нередко в образовании плода принимают участие и другие части цветка (цветоложе, гипантий, мясистая чашечка, венчик, околоцветник в целом). За счет стенки завязи формируется стенка плода, или перикарпий. Плод — новое эволюционное образование, его нет ни у одной другой группы растений, кроме покрытосеменных. Важна роль плода не только в защите семян, но и в процессе диссеминации. Структурные признаки и особенности различных плодов чаще связаны с различными способами распространения семян. Плоды отличаются большим разнообразием, что является результатом приспособления к различным способам диссеминации с целью увеличения эффекта распространения. У односемянных плодов стенка завязи (околоплодник) покрывает зрелые семена и после отделения их от материнского растения.

Структурные особенности плодов чаще всего связаны с защитой и способами рассеивания семян. Различают плоды простые (развиваются преимущественно из завязи одного пестика апокарпного одночленного или ценокарпного гинецея); сложные, или сборные (многолистки, многоорешки, многокостянки), развивающиеся из апокарпного многочленного гинецея; дробные (распадаются на отдельные плодики (мерикарпий) по числу гнезд завязи ценокарпного гинецея: мальва (*Malva*), ценобии бурачниковых (*Boraginaceae*) и губоцветных, или яснотковых (*Labiatae*, или *Lamiaceae*), распадающиеся на четыре орешковидные доли (полумерикарпий), называемые эремами); членистые (распадаются на односемянные невскрывающиеся членики по имеющимся поперечным перетяжкам). Иногда плоды могут развиваться и без оплодотворения и не имеют развитых семян (партенкарпия у части сортов цитрусовых, у пищевых сортов банана — *Musa*).

За счет стенки завязи образуется околоплодник, или перикарпий, дифференцированный чаще на три слоя: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. В зависимости от консистенции перикар-

пия плоды бывают сухие (многосемянные вскрывающиеся — листовка, боб, стручок, стручочек, коробочка и односемянные не вскрывающиеся — орех, орешек, семянка, крылатка, зерновка) и сочные (ягода, сборная группа ягодообразных плодов — тыква, яблоко, померанец, или гесперидий цитрусовых, сочная костянка). Листовки, бобы обычно вскрываются одной или двумя продольными щелями, которые проходят по брюшному шву (по месту срастания краев плодолистика, сутурально), вдоль средней жилки (спинного пучка плодолистика, дорзально). Наиболее разнообразно вскрывание коробочек: створками — септицидно (по перегородкам, т. е. в плоскости срастания боковых частей плодолистиков) и локулицидно (по гнездам, вдоль дорзальных пучков плодолистиков). Характерно также неполное продольное вскрывание коробочек зубчиками, дырочками (порами) на верхушке и поперечно-кольцевое с отделением крышечки.

Наряду с морфологической классификацией плодов разработаны морфогенетические классификации, основанные на типах гинецея и завязи. Коробочки и ягоды бывают верхние синкарпные, паракарпные и лизикарпные; нижние синкарпные и паракарпные. Тыква — нижний паракарпий. Листовки, бобы — верхние апокарпии. Образование одинаковых морфологических типов плодов из гинецея разных типов свидетельствует о конвергентной эволюции, связанной со способами распространения семян.

Наблюдаются случаи неполного срастания плодолистиков, или они срастаются по-разному в нижней и верхней частях ценокарпного гинецея. В результате возникают гемисинкарпные (чернушка — *Nigella* из семейства Лютиковые), гемипаракарпные (Вьюнковые — *Convolvulaceae*), гемилизикарпные (некоторые Гвоздичные), вторично синкарпные (Колокольчиковые — *Campanulaceae*) плоды, природу которых можно определить только в процессе их развития.

У некоторых видов на одном растении развиваются морфологически, а часто и анатомически неоднородные плоды (гетерокарпия), что дает возможность приспособления к более широкому комплексу условий. Разнотипными могут быть целые плоды, как у ноготков (*Calendula*), или их отдельные части. Гетерокарпия часто сопровождается гетероспермией, также имеющей важное адаптивное значение. Особой формой последней является физиологическая неоднородность семян (например, легко набухающие (и быстро прорастающие) и длительно не набухающие семена многих бобовых).

Морфологическая эволюция плодов шла в значительной степени сопряженно с эволюцией различных групп животных, питающихся ими.

Плоды и семена — главнейшие типы диаспор, обеспечивающие расселение покрытосеменных растений. Два основных типа распространения диаспор: автохория (за счет механизмов, возникших в процессе адаптивной эволюции самих растений) и аллохория (с помощью внешних факторов). Автохория осуществляется благодаря барохории (опадение под действием собственного веса) и баллистохории (активное разбрасывание диаспор метанием благодаря резкому вскрыванию плодов и скручиванию его створок, упругими и пружинящими к периоду созревания стеблями, цветоносами и цветоножками). Под действием повышенного осмотического давления активно выбрасывает семена бешеный огурец (*Ecballium*).

Разнообразны способы аллохорного распространения: с помощью ветра (анемохория), воды (гидрохория), животных (зоохория), человека (антропохория) и др. Связи между животными и растениями относятся к числу древнейших, устойчивых и многообразных консортивных связей, сложившихся в биоценозах. Существенно различаются три формы зоохории: эндозоохория (диаспоры проходят неповрежденными через пищеварительный тракт животного), синзоохория (растаскивание диаспор и отложение их про запас), эпизоохория (случайный перенос на поверхности тела прицепившихся или прилипших диаспор). Агентами разных форм зоохории являются животные, принадлежащие к различным систематическим группам: муравьи (мирмекохория), пресмыкающиеся (рептилиохория), птицы (орнитохория), млекопитающие (маммалиохория). Особенности многих растений состоят в сочетании разных способов диссеминации, возникших многократно в процессе эволюции на основе экологических адаптаций. Многообразие способов диссеминации позволяет растениям занять разные экологические ниши.

В различные регионы планеты в результате хозяйственной деятельности человеком заносятся новые растения (сознательно — хозяйственно-полезные, случайно — чаще сорные). Процесс проникновения (инвазий) чужеродных для естественной флоры видов дикорастущих растений значительно ускорился в связи с глобальным потеплением климата, интенсификацией товарных отношений с различными странами и резким увеличением транспортных потоков. Многие из них широко распространились и на-

турализовались в местных условиях. Это приводит к обогащению флоры и растительности многих регионов. Однако среди инвазивных можно выделить агрессивные виды, которые вытесняют местные растения из естественных сообществ. Особую опасность представляет проникновение чужеродных видов в особо охраняемые природные территории, выполняющие функции резерватов аборигенной флоры и фауны. Опасными инвазивными покрытосеменными для природных комплексов и населения Беларуси являются циклахена дурнишниковидная (*Cyclachaena xanthifolia*), борщевик Сосновского (*Heracleum Sosnowskyi*), галинзоги мелкоцветковая (*Galinsoga parviflora*) и реснитчатая (*G. ciliata*) и др.

Сыграв положительную роль в обогащении флоры различных регионов планеты, создав огромное число сортов культурных растений, человечество в то же время в погоне за экономическими выгодами наносит непоправимый вред растительному покрову Земли. На больших площадях уничтожены лесные массивы, почти полностью распаханы степи, непродуманное освоение болот часто приводит к быстрой деградации пахотных земель. Многие популяции растений исчезли, не выдержав воздействия вредных техногенных факторов. Только действенные меры по-настоящему бережного отношения к растительному миру, к природе и биосферным процессам в целом позволят избежать неблагоприятных глобальных экологических последствий.

По сравнению с другими группами высших растений у цветковых более сложными и разнообразными стали химический состав и физиологические реакции — биосинтез и накопление различных веществ, совершенствование выделительных функций, раздражимость, сброс листьев на зиму, покой семян и др. Важная причина успеха покрытосеменных и увеличения их разнообразия — биохимическая коэволюция, связанная с вторичными метаболитами, которые ранее являлись отходами жизнедеятельности растений. Вырабатываются специфические вещества (эфирные масла, алкалоиды, терпеноиды, кумарины, гликозиды, в частности сапонины, флавоноиды и др.), часто характерные для растений конкретных таксонов. Накапливаясь в тканях покрытосеменных, они обеспечивают им биохимическую защиту от фитофагов. Сбрасывая листья, растения резко уменьшают поверхность испарения. Важным приспособительным свойством, выработавшимся у цветковых растений в процессе эволюции, является покой семян. Благодаря покою семена предохраняются от преждевременного прорастания. Покой семян — широко распространенное явление у цветковых, и механизмы его разнообразны.

Цветковые растения образуют наиболее сложные многоярусные сообщества (особенно в равнинных дождевых тропических лесах), что способствует более интенсивному использованию экологических факторов среды, более успешному завоеванию новых территорий и освоению новых местообитаний.

Выработка целой совокупности более совершенных признаков обеспечила цветковым возможность широкого завоевания суши. Не зря профессор Московского университета М. И. Голенкин назвал их победителями в борьбе за существование.

Благодаря выработке новых, более совершенных приспособлений цветковые занимают господствующее положение на поверхности нашей планеты. Они произрастают во всех климатических зонах и в самых разнообразных экологических условиях — от экваториальных лесов до арктических тундр, от пресноводных водоемов до пустынь, от морских побережий до высокогорий. Почти повсюду, кроме хвойных лесов, некоторых типов болот и тундр, покрытосеменные определяют характер ландшафта. В современную геологическую эпоху они составляют основную массу растительного вещества биосферы. Как первичным продуцентам им принадлежит ведущая роль в создании органического вещества суши. Как автотрофные организмы они составляют основу цепи питания наземных животных (первоначально растительоядных, а через них — хищников).

Они также являются важной для человека группой растений. Все важнейшие культурные растения, в том числе хлебные злаки и почти все овощные и плодовые культуры относятся к покрытосеменным. Широкое распространение в культуре получили более 1000 их видов. Всего используется около 30 тысяч видов (около 10 % видового состава). Помимо пищевых это лекарственные, кормовые, технические, декоративные и другие группы хозяйственно полезных растений. С развитием общества использование покрытосеменных возрастает. Введение в культуру новых ценных видов требует глубокого изучения биологических особенностей цветковых растений.

Одной из важнейших биологических проблем является проблема происхождения покрытосеменных и их репродуктивного органа — цветка. Общепринятой гипотезы о происхождении и эволюции покрытосеменных нет (главным образом из-за отсутствия убедительных палеонтологических данных). Проблема происхождения цветка покрытосеменных издавна волнует умы ботаников. Ч. Дарвин в письме к своему соотечественнику Дж. Гуке-

ру проблему происхождения цветковых назвал «жгучей тайной». Эта тайна сохраняется и сейчас. Суть ее выразил советский ботаник Б. М. Козо-Полянский: «Неизвестны ни предки, ни конкретный орган, давший начало цветку, ни геологическое время, ни место, ни условия возникновения цветка». Переходные формы между покрытосеменными и другими группами растений до сих пор не найдены. Имеется много различных точек зрения на проблему происхождения цветка.

За более чем столетний период было предложено множество гипотез, но наиболее признаны две. Чаще рассматриваются три варианта этих двух гипотез (псевдантовая, стробилиарная (эвантовая), теломная). На рубеже XIX и XX вв. была разработана псевдантовая гипотеза известным австрийским ботаником Рихардом Веттштейном. В качестве предковой группы покрытосеменных он рассматривал ископаемые голосеменные: эфедровые из класса Гнетоподобные, или Оболочкосеменные (*Gnetopsida*, или *Chlamydospermatopsida*), для которых характерны своеобразные раздельнополые репродуктивные структуры, называемые микро- и мегастробилами. Отдельный микростробил внешне похож на тычинку покрытосеменных, а группа микростробил, окруженных в основании кроющими листьями, — на их соцветие. Согласно представлениям Веттштейна, цветки возникли в процессе эволюции из раздельнополых стробил. Отдельный микростробил превратился в мужской цветок, а мегастробил — в женский. Процесс сопровождался укорочением осей стробил, видоизменением структурных элементов. Первые покрытосеменные, по его мнению, имели мелкие анемофильные раздельнополые цветки с простым невзрачным околоцветником (или без околоцветника), с мутовчатым расположением немногочисленных частей цветка (однопокровные (*Monochlamydeae*) — примитивно организованные двудольные, давшие начало более совершенным формам). С этих позиций из современных растений наиболее примитивны так называемые сережкоцветные (семейства Казуариновые (*Casuarinaceae*), Березовые (*Betulaceae*), Буковые (*Fagaceae*), Ореховые (*Juglandaceae*), Ивовые (*Salicaceae*), Крапивные (*Urticaceae*), Коноплевые (*Cannabaceae*) и семейства, сходные с ними по строению цветка), которые и должны быть поставлены в основании филогенетической системы цветковых растений. На втором этапе сформировались более сложноустроенные обоеполые цветки в связи с приспособлениями к опылению насекомыми. Посещение насекомыми только тогда полезно растению, когда они соприкасаются

не только с тычинками, но и с пестиком (рыльцем). Согласно гипотезе, раздельнополые соцветия древних цветковых объединились, и возник обоеполый цветок, который рассматривался как видоизмененное соцветие, состоящее из мелких однополых цветков, претерпевших в процессе эволюции ряд преобразований: редукцию, сближение и срастание. Однако убедительно доказать это Веттштейну не удалось. Поскольку обоеполый цветок трактовался как видоизмененное соцветие, эта гипотеза и называется псевдантовой (от греч. *pseudos* — ложь, обман, *anthos* — цветок).

Против этой гипотезы выявились существенные возражения. Неоднократно встречаются факты, свидетельствующие о том, что однополые цветки возникают из обоеполых, а не наоборот. У огурца посевного (*Cucumis sativus*) в мужских цветках есть рудименты пестика. У ивовых встречаются и аномальные обоеполые цветки. Исследования анатомического строения цветков сережкоцветных показали, что простота их строения — вторичная, связанная с приспособлениями к анемофилии. Сохранились остатки проводящих пучков абортированных частей цветка. Анатомические структуры более консервативны, чем морфологические. Да и у представителей гнетовых прослеживаются признаки былой обоеполовости стробилов в виде рудимента мегастробила среди микростробилов или их собраний. У эфедры (*Ephedra*) иногда находят аномальные обоеполые собрания стробилов. Молекулярно-генетические исследования свидетельствуют, что современные голосеменные (включая гнетоподобные) являются монофилетической группой, сестринской по отношению к покрытосеменным, и тем самым подчеркивают невозможность сближения цветковых с гнетоподобными. Псевдантовая гипотеза происхождения цветка имеет лишь историческое значение, но она способствовала активизации работ систематиков и созданию систем цветковых растений, из которых наиболее тщательно разработанной (до рода) является система известного немецкого ботаника Адольфа Энглера.

Уже в конце XIX в. американец Чарльз Бесси (1893 г.) и голландец Гальс Галлир (1896 г.) независимо друг от друга пришли к выводам, диаметрально противоположным взглядам сторонников псевдантовой гипотезы. Они полагали, что первичные цветковые были насекомопопьяемыми, имели обоеполые цветки в ярким околоцветником. Эта гипотеза получила название эвантовой (от греч. *eu* — настоящий, хороший и *anthos* — цветок). Наиболее древней и примитивной группой цветковых считаются не Однопокровные, а Многоплодниковые (*Polycarpicae*) — группа само-

стоятельных порядков с семейством Магнолиевые в основе, для которой характерны крупные энтомофильные цветки с многочисленными, спирально расположенными пестиками, формирующими апокарпный многочленный гинецей. Ч. Бесси и Г. Галлир в своей гипотезе опирались на сравнительно-морфологические данные. По мнению Ч. Бесси, цветок является видоизмененным стробилом, верхушка оси которого метаморфизировалась в цветоложе, на котором располагаются стерильные и спороносные листья. Г. Галлир рассматривал цветок как видоизмененный репродуктивный побег на основании изучения позеленевшего пролиферирующего цветка водосбора обыкновенного (*Aquilegia vulgaris*) из семейства Лютиковые.

В 1906 г. Виландом был описан обоеполый стробил ископаемых голосеменных — представителей порядка Беннеттитовидные (*Bennettitales*). Беннеттитовые занимали господствующее положение в мезозойскую эру (от позднего триаса до середины мелового периода) и вымерли в конце мелового периода, около 70 млн лет назад. Основные положения гипотезы Ч. Бесси и Г. Галлира поддержали в 1907 г. английские палеоботаники Э. Арбер и Дж. Паркин, также изучавшие обоеполые стробилы беннеттитовых. Они окончательно сформулировали стробилиярную (от греч. *strobilos* — шишка) гипотезу происхождения цветка. Согласно этой гипотезе, исходным для цветка покрытосеменных и для стробила беннеттитовых был архаический гипотетический обоеполый стробил, которым обладали вымершие мезозойские голосеменные. Подобный стробил был назван проантостробилом, на удлиненной конической оси которого спирально свободно располагались покровные листья, микро- и мегаспорофиллы. Перистые микроспорофиллы сложного строения, напоминающие спороносные вайи современных папоротников, несли большое количество овальных микроспорангиев. В центре проантостробила располагались зубчатые мегаспорофиллы с несколькими семязачатками по краям.

По сравнению с гипотетическим проантостробилом обоеполые стробилы беннеттитовых несли черты вторичных, более поздних эволюционных изменений. Перистые микроспорофиллы располагались циклически. Мегаспорофиллы в результате неотении (преждевременного созревания), видоизменений и редукции перестали разворачиваться и имели вид коротких ножек, на которых располагались семязачатки.

Дальнейшая эволюционная модификация проантостробила привела к образованию эуантостробила — примитивного цветка. Микроспорофиллы редуцируются и видоизменяются, число микроспорангиев сократилось до четырех, т. е. они превратились в тычинки. Эти видоизменения многие исследователи связывают с приспособлениями покрытосеменных к энтомофилии. Открытые мегаспорофиллы, смыкаясь краями и срастаясь, превращаются в замкнутые пестики с расположенными внутри семязачатками. Наиболее отчетливо сходство со стробилом заметно в обоеполых ярко окрашенных энтомофильных крупных спиральных цветках с удлинённой осью, с большим и неопределённым числом свободных частей некоторых магнолиевых, кувшинковых. Дальнейшая эволюция цветка имела редуциционный характер.

Гипотетическую группу растений, обладавших исходным проантостробилом, в филогенетической системе, очевидно, следует помещать между семенными папоротниками (класс *Lyginopteridopsida*, или *Pteridospermatopsida*), не имевшими стробилов, с одной стороны, и саговникоподобными (класс *Cycadopsida*) и беннеттитоподобными (класс *Bennettitopsida*) — с другой. В связи с отсутствием подобного палеоботанического материала стробилиарная гипотеза подвергалась резкой критике. Структура, полностью соответствующая арберовскому прототипу, вряд ли может быть обнаружена как среди ныне живущих, так и среди ископаемых растений, поскольку стадии развития различных органов не совпадают во времени. Во многих современных цветках можно обнаружить черты как примитивной, так и развитой организации. Это явление гетеробатмии — эволюционной разноступенчатости. Однако подобная исходная модель первичного цветка может быть принята. В настоящее время некоторых положений эвантовой и стробилиарной теорий придерживаются многие современные ботаники, с поправкой, что беннеттитовидные не могли быть прямыми предками покрытосеменных, но филогенетически с ними были связаны. Стробилы голосеменных и цветков покрытосеменных имеют общее происхождение из репродуктивных побегов примитивных, лишенных стробилов семенных папоротников. Эволюции цветка и стробилов разных голосеменных шли параллельными путями.

Открытие и научное осмысление эволюционной значимости ископаемых псилофитовых (сейчас отдел Риниофиты (*Rhyniophyta*)) позволило вновь вернуться к обсуждению происхождения цветка и обосновать теломную теорию (от греч. telos — конец). Риниофи-

ты — наиболее примитивные растения, исходные типы для филогенетических построений. Они дали начало папоротникообразным, а через них — голосеменным, от которых покрытосеменные произошли. Теломная теория — учение об общем происхождении и независимом развитии всех органов высших растений из простых цилиндрических осевых структур — теломов Риниофитов. В процессе эволюции в результате перевершинивания, планации, уплотнения, срастания и редукции надземных осей возникли все органы высших растений. Первоначально возникают синтеломы, стерильные и фертильные (несущие спорангии). В дальнейшем стерильные синтеломы дифференцировались с образованием вегетативных листьев, а фертильные — преобразовались в спорофиллы. Процесс эволюционного формирования цветка шел параллельно процессу формирования вегетативного побега. Основные части цветка (тычинки и пестики) являются производными спороносных теломов и эволюционировали независимо от вегетативных листьев. Создана теломная теория немецким ботаником В. Циммерманом (1930). Общим для многих теломистов является отрицание листовой природы тычинок и плодолистиков. Они никогда не имели филломного облика.

Имеются и комбинированные взгляды на происхождение цветка покрытосеменных (английские ботаники Х. Томас, Р. Мелвилл и др.). Они рассматривают цветок и даже отдельные его элементы как сложные образования, включающие осевые и листовые структуры.

Взгляды многих разработчиков теломной теории (В. Циммермана и др.) вполне согласуются со стробилиарной гипотезой происхождения цветка. Однако из-за отсутствия палеонтологического материала все эти построения более касаются морфологической эволюции. Гипотезы о родстве цветковых с различными ископаемыми группами невозможно напрямую подтвердить молекулярными методами. Поиски предковой группы покрытосеменных продолжаются.

Древнейшие и наиболее достоверные ископаемые остатки магнolioфитов (листья, цветки, плоды, древесина, пыльца) относятся к нижнемеловой эпохе. Меловой период начался 135 млн лет назад. Палеонтологические исследования свидетельствуют о большом разнообразии покрытосеменных мелового периода. Например, только во флорах Португалии обнаружено 140—150 разных таксонов. Вместе с многочисленными травянистыми существовали деревянистые формы. Особенно высоким полиморфизмом характеризовались листья (рис. 3).

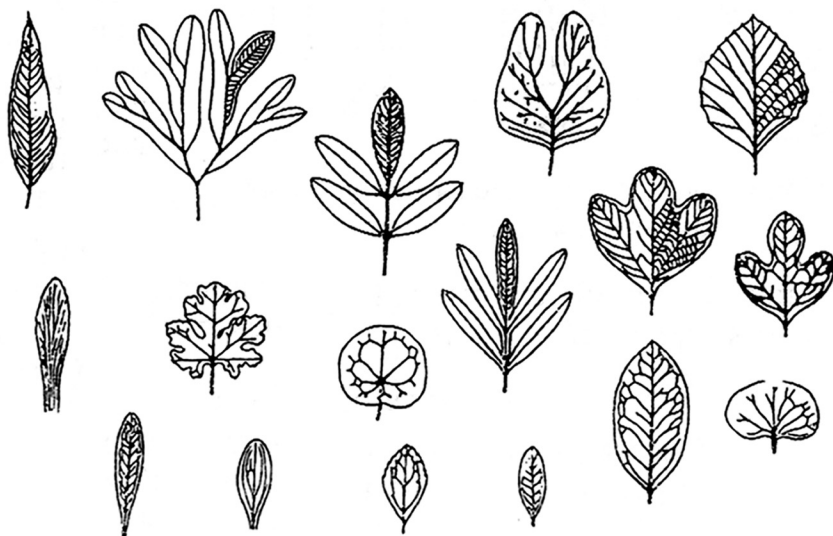


Рис. 3. Листья некоторых ископаемых меловых покрытосеменных

Если самые ранние из известных магнolioфитов имели небольшие цельные овальные или продолговатые листья с сетчатым жилкованием, то вскоре увеличивается разнообразие их форм — от овально-сердцевидных до сильно специализированных щитовидных. Появляются простые расчлененные листья с тройчатым, перистым расположением лопастей, долей и сегментов, а в дальнейшем — типично перисто-сложные и дихотомически сложные. Формируются другие типы жилкования — пальчатое, перистое и др. В верхнем мелу разнообразие листьев продолжает увеличиваться — появляются почти все основные типы, характерные для магнolioфитов. Часто листья цветковых мелового периода напоминают листья современных фикусов, дуба (*Quercus*), акации (*Acacia*), аралии (*Aralia*), подорожника (*Plantago*), протейных (*Proteaceae*) и др.

Большое разнообразие свойственно также цветкам, соцветиям (рис. 4) и плодам «меловых» покрытосеменных. Цветки были как одиночные и относительно крупные, так и мелкие (в разнообразных соцветиях). Околоцветник простой или двойной, завязь верхняя или нижняя, гинецей апокарпный или ценокарпный. Обнаружены также растения со вскрывающимися (типа листовок) и невскрывающимися плодами.

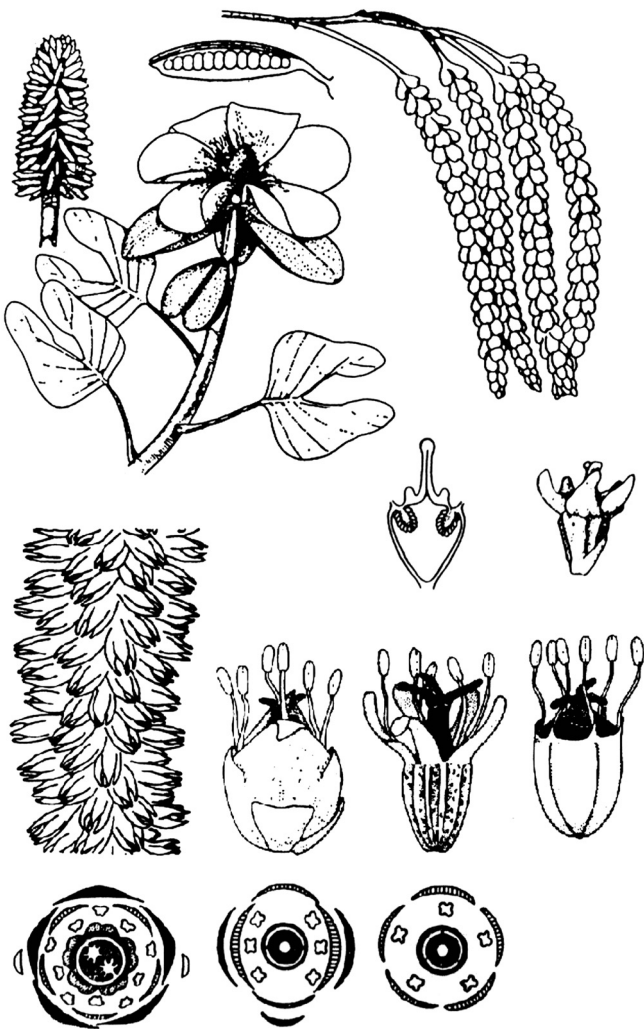


Рис. 4. Соцветия, цветки, диаграммы цветков и плоды ископаемых покрытосеменных

Крайне разнообразны пыльцевые зерна ископаемых цветковых — по размерам, форме, по скульптурированности и характеру поверхности в целом, типу поровости, числу и строению апертур. Прослеживается сходство с пыльцой различных поряд-

ков и семейств современных растений. Нередко пыльца древнейших покрытосеменных была несколько более специализированного типа, чем пыльца типа дегенерии, наиболее примитивных ныне живущих двудольных (подкласс Магнолииды).

Таким образом, вегетативные и репродуктивные органы древних покрытосеменных уже достигли значительного разнообразия и заметной специализации, а некоторые из них имеют вполне современный облик. Магнолиофиты мелового периода сравнительно продвинуты, и пока не удастся найти среди них более низкоорганизованных представителей. По всей вероятности, магнолиофиты возникли еще до мелового периода. К концу мела наступает вспышка видообразования, сформировались все важнейшие эволюционные линии покрытосеменных, они окончательно завоевывают сушу. Господство цветковых продолжается в течение всей кайнозойской эры до настоящего времени. В эволюции и широком распространении покрытосеменных большую роль сыграли крупные ароморфозы (от греч. *ago* — поднимать, *morpha* — форма): возникновение цветка, плода, формирование новых типов стели, позволившие им быстро подняться на новый, более высокий адаптационный уровень. Новые потенциальные возможности, приведшие к возникновению многочисленных разнообразных таксонов, реализовывались в процессе приспособительной, адаптивной эволюции. Согласно другим версиям, цветковые возникли гораздо раньше мела — в триасе (мезозойская эра) или даже в перми (конец палеозоя). Считалось, что они первоначально играли подчиненную роль в растительных сообществах того времени, поэтому следы их существования в ископаемых остатках не сохранились. Полагали также, что первоначально небольшая группа *Angiospermae* обитала, возможно, в таких условиях, которые не способствовали сохранению их остатков (например, в пустынях, горных районах). Однако эти версии не подтверждаются данными палеоботаники.

Высказываются разнообразные мнения относительно вероятно первичного центра возникновения древнейших цветковых. Еще в 1875 г. Ч. Дарвин высказал предположение, что цветковые «должны были широко развиваться в какой-то изолированной области, откуда им благодаря географическим переменам удалось, наконец, вырваться и быстро распространиться по свету». Скорее всего, этой изолированной областью были острова, или микроконтинент, где в силу изолированности эволюционные процессы протекают быстро и имеются благоприятные условия для макроэволюционных изменений. Чтобы цветковые растения быстро распространились, эти острова должны были занимать удобное «стратегическое положение»

(между древними суперконтинентами Лавразией и Гондваной). Анализ географического распространения наиболее примитивных групп ныне живущих цветковых растений, проведенный А. Л. Тахтаджяном, привел к выводу, что первичный центр формирования и дифференциации *Magnoliophyta* располагался в тропиках Юго-Восточной Азии и Меланезии (одна из основных островных групп Океании). Эти территории с юго-запада прилегают к Тихому океану. Здесь произрастает наибольшее количество древних и считающихся примитивными таксонов покрытосеменных, а также наиболее примитивные представители многих более эволюционно продвинутых семейств и родов как двудольных, так и однодольных. Отсюда сравнительно хорошо прослеживаются возможные пути былой миграции архаичных форм цветковых в другие области земного шара. Известный американский эволюционист Дж. Стеббинс считает, что, наиболее вероятно, цветковые возникли в достаточно засушливых условиях открытых склонов на древнем суперконтиненте Южного полушария — Гондване, в условиях экологического стресса, поскольку неотения обычно связана с ограничивающими факторами среды обитания. В этих местообитаниях господствовали двудольные. Напротив, первые однодольные обитали вокруг водных пространств. Покрытосеменные успели широко распространиться на нем до окончательного разделения Гондваны в меловом периоде на четыре современных континента — Африку, Южную Америку, Австралию и Антарктиду. Эта гипотеза позволяет объяснить сходство и своеобразие флор материков Южного полушария, разделенных практически непреодолимыми для цветковых растений океаническими пространствами.

Сходство флор Восточной Азии и приатлантической Северной Америки объясняется наличием в прошлом «мостов суши» (Берингия и др.) между материками Северного полушария, позволивших покрытосеменным мигрировать в обоих направлениях, а по горным цепям проникнуть в Южное полушарие.

Большинство современных исследователей при разработке филогенетической системы покрытосеменных придерживаются их монофилетического происхождения. Группа порядков с семейством Магнолиевые в основе характеризуется наибольшим числом примитивных признаков. Системы американцев А. Кронквиста (1968, 1981), Р. Торна (1976), датчанина Р. Дальгрена (1980), российского ботаника А. Л. Тахтаджяна (1987, 1997, 2009) различаются преимущественно неоднозначным толкованием вероятных родственных связей между отдельными группами. Например, во многих линиях эволюции *Magnoliophyta* происходит упрощение структур, что

сопровождается утратой целого ряда признаков. Значительная утрата исходных признаков и приобретение новых, производных характерны для некоторых семейств паразитных растений. Поэтому их систематическое положение остается предметом разногласий.

По мнению современных ботаников «московской школы», возникновение цветковых было результатом мощного и быстрого по времени арогенеза, создавшего возможности для интенсивной адаптивной эволюции и дифференциации. Большинство порядков современных покрытосеменных возникло в итоге эволюционной дифференциации общего предкового комплекса, поэтому они представляют собой как бы лучи одного веера, исходящие из «одной точки» и практически одновозрастные в эволюционном отношении. По существу, это сестринские эволюционные ветви (филы), берущие начало от общего предка — древнепокрытосеменных (*Palaeoangiospermae*), монофилетичных по происхождению (Еленевский и др., 2004). Необычный полиморфизм цветковых сформировался в основном уже в процессе быстрой эволюции древнепокрытосеменных.

Создание филогенетической системы цветковых растений — одна из наиболее важных задач систематики растений. Построению системы должно предшествовать изучение путей и направлений эволюции возможно большего числа структур вегетативных и репродуктивных органов таксона. Довольно широко используют эволюционно-морфологические ряды, на основании которых можно судить о направлениях структурной специализации органов и частей растений. Они также применяются в качестве «критериев примитивности и эволюционной продвинутости» таксонов. Эволюционно-морфологические ряды могут быть двух типов — обратимые и необратимые. К первому типу относятся, например, эволюционные ряды в морфологии листа, где цельный лист может дать начало расчлененному листу, из которого иногда снова возникает цельный лист. В процессе эволюции из полимерного андроцея возникает олигомерный, который может дать начало вторично-полимерному. Ко второму типу относятся, например, ряды в эволюции перфорационной пластинки члеников сосудов (лестничная перфорация дает начало простой, но из простой перфорации никогда вновь не возникает лестничная). К необратимому типу относятся эволюционно-морфологические ряды в эволюции структур обочечек пыльцевых зерен. Естественно, что в качестве надежных «критериев примитивности и продвинутости» могут быть использованы только необратимые эволюционные ряды. Начальные члены каждого ряда рассматриваются как относительно примитивные, а конечные — как эволюционно продвинутые.

Анализ конкретных таксонов на примитивность и продвинутость признаков по эволюционным рядам позволяет оценить их положение в системе.

Примеры эволюционно-морфологических рядов, используемые в современных филогенетических системах покрытосеменных.

Жизненные формы

1. Растения с прямостоячими стеблями → растения со стелющимися, цепляющимися и вьющимися стеблями.
2. Наземные растения → водные растения.
3. Вечнозеленые растения → листопадные растения.
4. Автотрофные растения → гетеротрофные растения.

Проводящая система

1. Первично бессосудистая ксилема → сосудистая ксилема → вторично бессосудистая.
2. Лестничная перфорационная пластинка члеников сосудов с многочисленными перекладинами → лестничная перфорация с несколькими перекладинами → простая перфорация члеников сосудов.
3. Поровость боковых члеников сосудов лестничная → промежуточная → супротивная → очередная.
4. Сложные ситовидные пластинки → простые ситовидные пластинки.

Подобные эволюционно-морфологические ряды создаются по направлениям эволюции различных структур и тканей, вегетативных и репродуктивных органов (узловая зона стебля, устьичный аппарат, лист и листорасположение, цветок и соцветие, семязачаток, мужской и женский гаметофиты, семя, плод и др.). Создаются не только эволюционно-морфологические ряды, но и эволюционные ряды кариотипов, биохимического состава растений, их экологических реакций и т. д. В последние десятилетия эволюционные процессы исследователи США, Западной Европы стремятся представить в виде кладограмм (древовидных структур, показывающих характер ветвления родословных). Однако более информативной в построении филогенетических систем (классификаций) является эволюционная систематика.

Как и в большинстве современных систем, покрытосеменные в последней системе А. Л. Тахтаджяна (1997) подразделены на два класса: Магнолиопсида, или Двудольные (*Magnoliopsida*, или *Dicotyledoneae*) и Лилиопсида, или Однодольные (*Liliopsida*, или *Monocotyledoneae*). Деление на двудольные и однодольные произошло уже на заре эволюции покрытосеменных в недрах предкового комплекса.

Классы, в свою очередь, подразделяются на подклассы. Подклассы объединяют порядки, имеющие общее происхождение. По этому же принципу в порядки объединяют семейства. Всего в системе А. Л. Тахтаджяна насчитывается 17 подклассов покрытосеменных (11 из них входят в класс Двудольные и 6 — в класс Однодольные), 232 порядка и 580 семейств.

Система покрытосеменных, по А. Л. Тахтаджяну (до основных порядков и семейств, без надпорядков и одноименных с названием порядков семейств), приведена ниже.

КЛАСС *MAGNOLIOPSIDA*

Подкласс *Magnoliidae* (*Magnoliales* (*Degeneriaceae*, *Magnoliaceae*), *Winterales*, *Illiciales*, *Austrobaileyales*, *Eupomatiales*, *Annanales*, *Myristicales*, *Aristolochiales*, *Piperales*, *Laurales* (*Monimiaceae*, *Lauraceae*), *Calycanthales*, *Rafflesiales*, *Balanophorales*).

Подкласс *Nymphaeidae* (*Hydropeltidales* (*Hydropeltidaceae*, *Cabombaceae*), *Nymphaeales* (*Nupharaceae*, *Nymphaeaceae*, *Barclaya-ceae*), *Ceratophyllales*).

Подкласс *Nelumbonidae* (*Nelumbonales*).

Подкласс *Ranunculidae* (*Menispermiales*, *Berberidiales*, *Ranunculales*, *Hydrastidales*, *Glaucidiales*, *Paeoniales*, *Papaverales*).

Подкласс *Caryophyllidae* (*Caryophyllales* (*Phytolaccaceae*, *Nyctaginaceae*, *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Caryophyllaceae*, *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*), *Polygonales*, *Plumbaginales*).

Подкласс *Hamamelididae* (*Trochodendrales* (*Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*), *Cercidiphyllales*, *Eupteleales*, *Hamamelidales* (*Hamamelidaceae*, *Platanaceae*), *Barbeyales*, *Balanopales*, *Buxales*, *Fagales* (*Fagaceae*, *Nothofagaceae*), *Corylales* (*Betulaceae*, *Corylaceae*), *Casuarinales*, *Myricales*, *Rhoipteleales*, *Juglandales*).

Подкласс *Dilleniidae* (*Dilleniales*, *Theales* (*Theaceae*, *Marcgraviaceae*, *Caryocaraceae*), *Hypericales* (*Clusiaceae*, *Hypericaceae*), *Ochnales*, *Elatiniales*, *Sarraceniales*, *Nepenthales*, *Droserales*, *Actinidiales*, *Ericales* (*Clethraceae*, *Ericaceae*, *Epacridaceae*, *Empetraceae*), *Diapensiales*, *Bruniales*, *Fouquieriales*, *Styracales*, *Sapotales*, *Myrsinales*, *Primulales*, *Violales*, *Passiflorales*, *Caricales*, *Salicales*, *Tamaricales*, *Cucurbitales*, *Begoniales*, *Capparales* (*Capparaceae*, *Brassicaceae*, *Resedaceae*), *Cistales* (*Bixaceae*, *Cistaceae*), *Malvales* (*Tiliaceae*, *Sterculiaceae*, *Bombacaceae*, *Malvaceae*), *Urticales* (*Ulmaceae*, *Moraceae*, *Cannabaceae*, *Cecropiaceae*, *Urticaceae*), *Euphorbiales*, *Thymelaeales*).

Подкласс **Rosidae** (*Cunoniales, Saxifragales (Crassulaceae, Saxifragaceae, Grossulariaceae), Cephalotales, Rosales, Myrtales (Combretaceae, Melastomataceae, Lythraceae, Sonneratiaceae, Onagraceae, Trapaceae, Myrtaceae), Fabales, Sapindales (Staphyleaceae, Sapindaceae, Hippocastanaceae, Aceraceae), Tropaeolales, Connarales, Rutales (Rutaceae, Simaroubaceae, Meliaceae), Burserales (Burseraceae, Anacardiaceae), Linales (Linaceae, Erythroxylaceae), Oxalidales, Geraniales, Balsaminales, Zygophyllales, Vochysiales (Malpighiaceae, Vochysiaceae), Polygalales, Parnassiales, Celastrales, Icacinales (Aquifoliaceae, Icacinaceae), Santalales (Olacaceae, Santalaceae, Loranthaceae, Viscaceae), Rhamnales, Elaeagnales, Proteales, Vitales*).

Подкласс **Cornidae** (*Hydrangeales (Escalloniaceae, Hydrangeaceae), Cornales (Nyssaceae, Cornaceae), Aucubales, Eucommiales, Araliales (Araliaceae, Apiaceae), Pittosporales, Biblidales, Viburnales, Adoxales (Sambucaceae, Adoxaceae), Dipsacales (Caprifoliaceae, Valerianaceae, Dipsacaceae, Morinaceae)*).

Подкласс **Asteridae** (*Campanulales (Campanulaceae, Lobeliaceae), Goodeniales, Menyanthales, Asterales*).

Подкласс **Lamiidae** (*Gentianales (Loganiaceae, Strychnaceae, Gentianaceae), Rubiales, Apocynales, Solanales, Convolvulales (Convolvulaceae, Cuscutaceae), Polemoniales, Boraginales (Hydrophyllaceae, Boraginaceae), Loasales, Oleales, Scrophulariales (Scrophulariaceae, Gesneriaceae, Plantaginaceae, Bignoniaceae, Pedaliaceae, Myoporaceae, Acanthaceae, Lentibulariaceae), Lamiales (Verbenaaceae, Avicenniaceae, Viticaceae, Lamiaceae), Callitrichales, Hydrostachyales, Hippuridales*).

КЛАСС LILIOPSIDA

Подкласс **Liliidae** (*Melanthiales (Tofieldiaceae, Melanthiaceae), Colchicales, Trilliales, Liliales, Alstroemeriales, Iridales, Burmanniales, Hypoxidales, Orchidales, Amaryllidales (Hemerocallidaceae, Hyacinthaceae, Alliaceae, Hostaceae, Agavaceae, Amaryllidaceae), Asparagales (Convallariaceae, Ruscaceae, Asparagaceae, Dracaenaceae, Nolinaceae, Phormiaceae, Asteliaceae, Asphodelaceae, Aloaceae), Xanthorrhoeales, Smilacales, Dioscoreales, Taccales*).

Подкласс **Commelinidae** (*Bromeliales, Velloziales, Pontederiales, Haemodorales, Musales (Strelitziaceae, Musaceae, Heliconiaceae), Zingiberales (Zingiberaceae, Costaceae), Cannales (Cannaceae, Ma-*

rantaceae), *Commelinales*, *Xyridales*, *Eriocaulales*, *Juncales* (*Juncaceae*, *Thurniaceae*), *Cyperales*, *Restionales*, *Centrolepidales*, *Poales*).

Подкласс *Arecidae* (*Arecales*).

Подкласс *Alismatidae* (*Butomales*, *Hydrocharitales*, *Najadales*, *Alismatales*, *Aponogetonales*, *Juncaginales* (*Scheucheriaceae*, *Juncaginaceae*), *Potamogetonales*, *Zosteriales*).

Подкласс *Triurididae* (*Petrosaviales*, *Triuridales*).

Подкласс *Aridae* (*Arales* (*Araceae*, *Pistiaceae*, *Lemnaceae*), *Acorales*, *Cyclanthales*, *Pandanales*, *Typhales* (*Sparganiaceae*, *Typhaceae*)).

Наиболее крупные семейства мировой флоры, флоры умеренного пояса Евразии и наиболее важные в научном и практическом отношении будут рассмотрены подробно. Мировая флора насчитывает свыше 253 тысяч видов покрытосеменных, объединенных в более чем 13 тысяч родов. По численности видов они во много раз превосходят все остальные, вместе взятые группы растений. Согласно «Определителю высших растений Беларуси» (1999), в нашей флоре свыше 1730 видов покрытосеменных, объединенных в более чем 600 родов из 107 семейств. В Красную книгу Республики Беларусь (2005) включен 161 вид цветковых, 118 видов нуждаются в профилактической охране.

КЛАСС МАГНОЛИОПСИДА, ИЛИ ДВУДОЛЬНЫЕ (*MAGNOLIOPSIDA*, ИЛИ *DICOTYLEDONEAE*)

Более раннее название этого класса — Двудольные — демонстрирует, что для представителей характерно наличие у зародыша семени двух семядолей. Однако этот признак не является абсолютным, поскольку у некоторых двудольных, например из семейства Лютиковые, имеется одна семядоля, у некоторых очень древних растений их 3—4.

Семядоли чаще всего с тремя главными проводящими пучками и, как правило, надземные. Располагаются супротивно и в боковом положении. Центральное положение занимает апекс побега.

Зародышевый корешок развивается обычно в главный корень, от которого отходят боковые корни первого и последующих порядков. Корневая система (до образования корневища) обычно стержневая. Но у многих травянистых форм, чаще из числа более примитивных семейств (например, лютиковых), корневая систе-

ма мочковатая. Чехлик и эпиблема корня чаще имеют в онтогенезе общее происхождение.

Характерно разнообразие жизненных форм. Преимущественно современные травянистые формы, скорее всего, возникли из древесных вследствие снижения камбиальной активности и задержки онтогенеза. В результате развилась способность к половому процессу на более ранних стадиях индивидуального развития (неотения). Некоторые травянистые дали начало вторично-древовидным формам.

Проводящая система первичной структуры стебля обычно состоит из одного круга открытых коллатеральных проводящих пучков (эустела). Характерен вторичный латеральный рост осевых органов за счет камбия. Кора и сердцевина стебля обычно хорошо выражены.

Листья с перистым или реже пальчатым жилкованием. Окончания проводящих пучков обычно свободные (жилкование незамкнутое). Черешок обычно хорошо выражен; редко листья имеют влагалищное основание (например, зонтичные — *Umbelliferae*). Простые и сложные, обычно с прилистниками. Листья с небольшим числом листовых следов (1—3, иногда больше). Листорасположение различных типов — очередное, супротивное, мутовчатое.

Цветки двудольных чаще 5-членные (редко 4-, еще реже 3-членные).

Микроспорогенез преимущественно симультанного типа.

Пыльцевые зерна обычно двуклеточные, трехбороздные или производных типов.

Эндосперм целлюлярный или нуклеарный (редко промежуточного типа — гелобиаальный).

Класс Двудольные включает свыше 195 тысяч видов, объединенных в почти 105 тысяч родов, 440 семейств, 125 порядков и 8 подклассов. Во флоре Беларуси свыше 1340 видов двудольных из 465 родов и 89 семейств. В Красную книгу включено 104 вида двудольных, 83 вида нуждается в профилактической охране.

ПОДКЛАСС МАГНОЛИИДЫ (*MAGNOLIIDAE*)

Подкласс Магнолииды включает 18 порядков, из которых наибольший интерес представляют порядки Магнолиецветные (*Magnoliales*), Винтероцветные (*Winterales*), Лавроцветные (*Laurales*). Среди представителей магнолиид преобладают виды с при-

знаками примитивного строения как вегетативных органов (отсутствие сосудов в ксилеме у ряда представителей, наличие лестничной поровости боковых стенок элементов ксилемы и лестничной перфорации члеников сосудов, окаймленные поры в либриформе, простые листья и др.), так и цветка (актиноморфность, ацикличность, апокарпность гинецея, кондупликатность плодolistика и др.). Однако наряду с признаками архаичности (древности) подкласса имеются признаки вторичные, более совершенные (встречается ценокарпный гинецей, полунижняя завязь), т. е. подкласс характеризуется чрезвычайной гетеробатмичностью, и, очевидно, у различных его представителей выработались специальные признаки как результат приспособления к условиям существования.

ПОРЯДОК МАГНОЛИЕЦВЕТНЫЕ (*MAGNOLIALES*)

Самый примитивный порядок отдела Покрытосеменные. Включает только деревья и кустарники, объединяемые в три семейства: Дегенериевые — *Degeneriaceae*, Гимантандровые — *Himantandraceae* и Магнолиевые — *Magnoliaceae*. На архаичность порядка указывают следующие признаки: сосуды ксилемы с лестничной (реже простой) перфорацией, либриформ с окаймленными порами, лентовидные тычиночные нити с тремя жилками (трехнервные), тычинки с надсвязником, апокарпный гинецей.

Семейство Дегенериевые (*Degeneriaceae*)

Дегенериевые — монотипное семейство. В состав его входит только род Дегенерия (*Degeneria*) с одним видом — Дегенерия фиджийская (*Degeneria vitiensis*) — эндемиком островов Фиджи. Впервые это растение было обнаружено американским ботаником Альбертом Смитом в 1934 г. на острове Вануа-Лефу, а затем в 1941 г. Отто Дегенером на острове Вити-Лефу. Оно не было похоже ни на одно из известных к тому времени растений тихоокеанских островов. В 1942 г. американские ботаники И. Бейли и А. Смит описали род, назвав его в честь О. Дегенера, и вид, название которого отражает место произрастания, и выделили его в особое семейство (рис. 5).

Дегенерия — невысокое дерево, около 10—15 м, с простыми кожистыми листьями без прилистников. Цветки одиночные, обое-

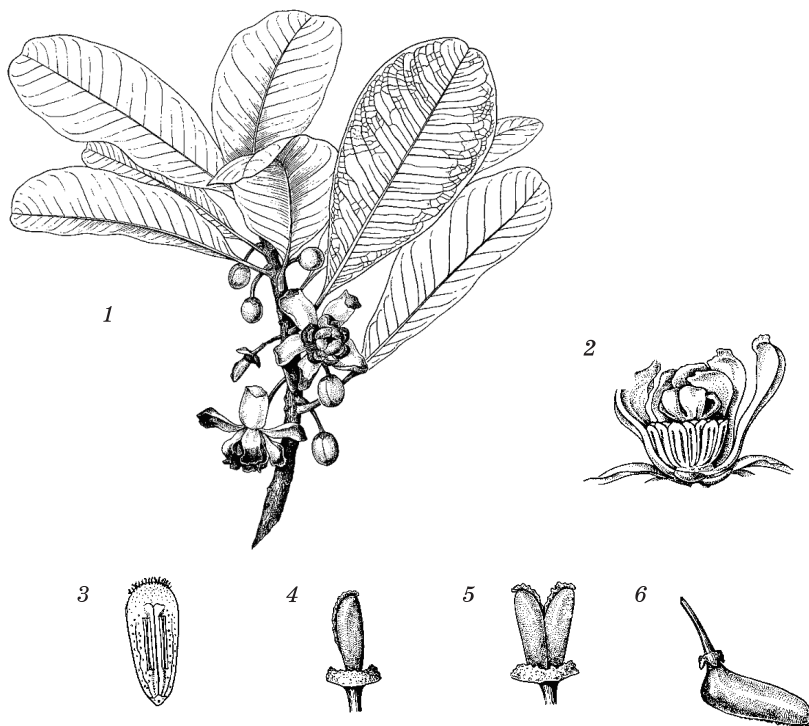


Рис. 5. Семейство Дегенериевые:
 дегенерия фиджийская (*Degeneria vitiensis*): 1 — ветвь с цветками и бутонами;
 2 — цветок; 3 — тычинка; 4 — пестик с рыльцевым гребнем; 5 — гинецей;
 6 — незрелый плод

полые с двойным околоцветником, поникающие, на длинных цветоножках. Три чашелистика значительно мельче лепестков, число которых варьирует и доходит до 12. Тычинок много, они не дифференцированы на тычиночную нить и связник, широкие, мясистые, с тремя жилками, из которых центральная в верхней части дихотомически ветвится. Длинные пыльники располагаются между центральной и боковыми жилками. Для дегенерии характерно перекрестное опыление. Опылителями являются мелкие жучки из рода Гаптонкус.

Пестик образован кондупликатным плодолистиком, т. е. сложенным вдоль центральной жилки и с несросшимися краями. Гинецей апокарпный из одного, реже двух пестиков. На прими-

тивность гинецея также указывает наличие трех жилок в плодолистике, отсутствие стилодия и хорошо выраженный рыльцевый гребень, т. е. особая железистая ткань, способная воспринимать пыльцу. Завязь верхняя. Семяпочки многочисленные, расположены в два ряда на стенках плодолистика. Такая плацентация называется ламинально-латеральной, она тоже подчеркивает примитивность дегенерии.

Плод у дегенерии — многосемянная листовка с прочным околоплодником — располагается под углом к плодоножке. После созревания плод опадает на землю, где через некоторое время раскрывается.

Семена имеют двухслойную кожуру, наружный слой ярко окрашенный, мясистый, а внутренний твердый, что связано с отвердением содержимого клеток этого слоя. В семенах хорошо развит эндосперм, однако зародыш мал и недоразвит. В отличие от большинства двудольных растений, зародыш семени дегенерии имеет три или четыре семядоли, что явно указывает на примитивность и сходство по этому признаку дегенериевых с голосеменными.

На примитивность дегенериевых указывает и анатомическое строение ксилемы. Сосуды ксилемы с лестничной поровостью на боковых стенках, а членики сосудов — с лестничной перфорацией.

Практическое значение дегенерии не изучено, однако открытие ее имело большое научное значение. Дегенерию можно рассматривать как «живое ископаемое», как «осколок древней жизни».

Семейство Магнолиевые (*Magnoliaceae*)

Семейство Магнолиевые включает 14 родов и около 230 видов, распространенных в Восточной и Юго-Восточной Азии, южной, центральной и юго-восточной частях Северной Америки, Новой Гвинее.

Представители семейства встречаются в различных экотопках — от болот до высокогорных лесов. Большинство магнолиевых — довольно крупные деревья, реже кустарники. Некоторые виды магнолий (*Magnolia*) достигают 30—40 м в высоту (рис. 6), а тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*), растущее в восточных районах Северной Америки, имеет высоту до 75 м и до 10 м в диаметре (рис. 7).

Среди магнолиевых есть как вечнозеленые, так и листопадные растения. Листья простые, цельные, цельнокрайные, реже расчлененные (лопастные), с прилистниками.

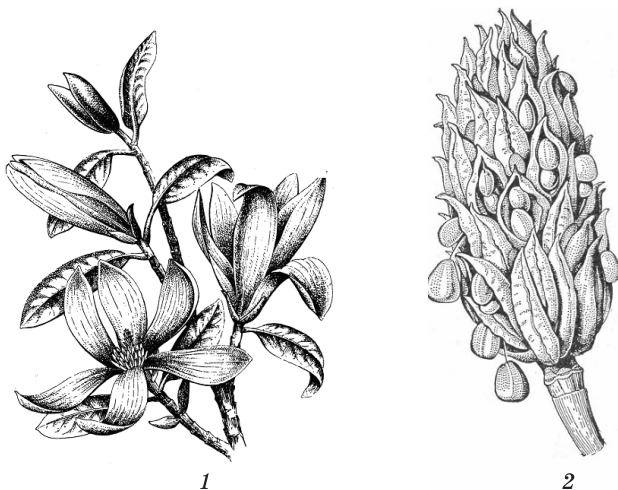


Рис. 6. Семейство Магнолиевые:
 1 — магнолия кобус (*Magnolia kobus*), ветвь с цветками;
 2 — магнолия трехлепестная (*Magnolia tripetala*), плод —
 сборная листовка



Рис. 7. Семейство Магнолиевые:
 тюльпанное дерево (*Liriodendron tulipifera*):
 1 — ветвь с цветком; 2 — сборный плод

Магнолиевые — более продвинутое по сравнению с дегенерированными семейство, но, как и у дегенерированных, у магнолиевых сосуды ксилемы примитивные, их членики с лестничной перфорацией.

Цветки магнолиевых одиночные, крупные, обоеполые (магнолия, тюльпанное дерево), реже однополые (кмерия — *Kmeria*), актиноморфные, гемициклические. Цветоложе сильно вытянутое, коническое. Околоцветник простой, венчиковидный, состоит из нескольких трехчленных кругов. Однако иногда наружный круг листочков околоцветника окрашен в зеленый цвет и похож на чашечку.

Андроцей многочленный. Тычинки имеют примитивное строение и расположены по спирали. Дифференцировки тычинки на тычиночную нить и связник нет, иногда имеется надсвязник. Пыльники латеральные, глубоко погруженные в стерильную ткань тычинки. Пыльца примитивная, одноапертурная с дистальной бороздой.

Гинецей чаще всего апокарпный, многочленный, реже состоит из нескольких пестиков. У примитивных представителей (михелия — *Michelia*, манглиета — *Manglietia*) плодолистик, образующий пестик, кондупликатный. У более продвинутых родов края плодолистика срастаются по всей длине. Есть представители с ценокарпным гинецеем (кмерия — *Kmeria*).

Магнолиевые — перекрестноопыляемые растения, причем у большинства представителей наблюдается протероандрия. У магнолии Делавэ (*Magnolia delavayi*), растущей в Китае, выявлена протерогиния.

Плоды у магнолиевых различного типа. У магнолий — сборная листовка, у тюльпанного дерева — сборный крылатый орешек, у пахиларнакс (*Pachylarnax*) — примитивная локулицидная коробочка.

У всех магнолиевых, кроме тюльпанного дерева, семена с саркотестой (мясистым придатком).

Магнолиевые широко используются как декоративные растения. Особенно большой популярностью пользуются виды рода Магнолия и тюльпанное дерево. Из вечнозеленых магнолий чаще разводят именно магнолию крупноцветковую (*Magnolia grandiflora*), родом из Америки. Из листопадных магнолий выращивают ряд японских и восточноазиатских видов.

Тюльпанное дерево дает ценную древесину, а кора его находит применение в медицине. Целебными свойствами обладают кора, листья, бутоны ряда магнолий, особенно магнолии аптечной (*Magnolia officinalis*). Цветки магнолии крупноцветковой используются в парфюмерной промышленности.

ПОРЯДОК ВИНТЕРОЦВЕТНЫЕ (*WINTERALES*)

Порядок монотипный, включает только семейство Винтеровые — *Winteraceae*. На примитивность представителей порядка указывают отсутствие сосудов в ксилеме (древесина гомоксильная), водопроводящую функцию выполняют трахеиды; лентовидные тычинки с одной жилкой без надсвязника или с надсвязником; кондупликатные плодолистки с рыльцевым гребнем, идущим по всей длине плодолистика.

Семейство Винтеровые (*Winteraceae*)

Семейство насчитывает около 100 видов (4—8 родов), которые распространены на Малайском архипелаге (кроме Суматры, Явы, Тимора), в Новой Гвинее, Новой Зеландии, на Соломоновых островах, Новой Каледонии, Восточной Австралии и Тасмании, на о. Фиджи, в Америке (от Мексики до Магелланова пролива), а также на о. Мадагаскар.

Два рода винтеровых являются эндемичными. Псевдовинтера (*Pseudowintera*) произрастает только в Новой Зеландии и на о. Стюарт, а род Тахтаджания (*Takhtajania*), выявленный в 1963 г. французским ботаником Р. Капуроном и выделенный в 1978 г. в монотипный род, — на о. Мадагаскар.

Винтеровые — деревья и кустарники, произрастающие в нотофаговых, дубовых, сосновых, эвкалиптовых лесах как на равнинах, так и в горах, доходя до высоты 3000—4000 м над уровнем моря. Некоторые виды тасмании (*Tasmannia*) — эпифиты.

Листья у винтеровых цельные, кожистые, без прилистников, с перистым жилкованием.

Цветки собраны в соцветия (род Дримис — *Drimys*) (рис. 8) или одиночные (род Зигогинум — *Zygoginum*). Цветоложе укороченное, асимметричное. Цветки обоеполые с двойным или простым околоцветником. У растений, имеющих двойной околоцветник, число чашелистиков варьирует от двух до шести, а количество лепестков — от двух до двадцати пяти. Андроцей у большинства представителей многочисленный, циклический. Тычинки уплощенные, с одной жилкой. У примитивных видов пыльники расположены в центральной части тычинки, по обе стороны от жилки, у более продвинутых видов они смещены и занимают терминальное положение.



Рис. 8. Семейство Винтеровые:
дримис Винтера (*Drimys winteri*), ветвь с цветками

Строение гинецея у представителей семейства винтеровых различно. Гинецей может быть апокарпным одночленным (псевдовинтера — *Pseudowintera*), тогда плодолистики, образующие пестик, кондупликатные. Пестик не дифференцирован на завязь, стилодий и рыльце. Вдоль несросшихся краев плодолистика развивается рыльцевый гребень.

В то же время у дримиса края плодолистика частично срастаются в период цветения. Частично сросшиеся края плодолистика наблюдаются и у экзоспермума (*Exospermum*), а у тахтаджании происходит полное срастание двух плодолистиков и образуется паракарпный гинецей. Самый сложный тип гинецея — синкарпный, состоящий из многих плодолистиков, обнаружен у зигогинума (*Zygozinum*).

Винтеровые — перекрестноопыляемые растения. Опылителями являются двукрылые, трипсы, жуки, бабочки.

Плоды — листовки различных размеров (от 6—15 мм до 4 см), строения (обратнойяцевидные, эллипсоидальные, шаровидные) и окраски (черные, зеленовато-желтые, красные, темно-пурпурные). У зигогинума плод — синкарпная многолистовка.

Семена мелкие (3—5 мм), погружены в мякоть плода (пульпу), которая образуется из эндосарпия и плацент. Зародыш семени маленький, с двумя семядолями, эндосперм хорошо развит и содержит большое количество липидов (маслянистый эндосперм).

Практическое значение винтеровых невелико. Некоторые виды дримиса используются как тонизирующие, стимулирующие, противогинготные средства. Древесина псевдовинтеры пазушной (*Pseudowintera axillaris*) находит применение при отделочных мозаичных работах.

ПОРЯДОК ЛАВРОЦВЕТНЫЕ (*LAURALES*)

Порядок Лавроцветные близок к порядку Магнолиецветные, но представители его более совершенны как по морфологическому, так и по анатомическому строению. В порядке 6 семейств, из которых самое крупное семейство — Лавровые (*Lauraceae*).

Семейство Лавровые (*Lauraceae*)

Семейство Лавровые насчитывает от 2500 до 3000 видов. Число родов, приводимых разными авторами, варьирует от 24 до 45. Подавляющее большинство лавровых приурочено к тропическим и субтропическим областям Юго-Восточной Азии и Америки, и лишь некоторые произрастают в умеренных областях Северного и Южного полушарий.

Жизненные формы — деревья и кустарники, и только род Кассита (*Cassytha*) представлен травянистыми многолетними безлистными паразитными растениями, внешне похожими на повилику, но с зелеными стеблями (рис. 9).

Большинство лавровых — вечнозеленые растения, но есть и листопадные. Листья простые, цельные или лопатные, без прилистников. Жилкование листьев у большинства видов перисто-сетчатое, однако встречается и дуговидное (коричник цейлонский, коричное дерево — *Cinnamomum zeylanicum*) с тремя хорошо развитыми основными жилками и сетью мелких, пронизывающих всю листовую пластинку.

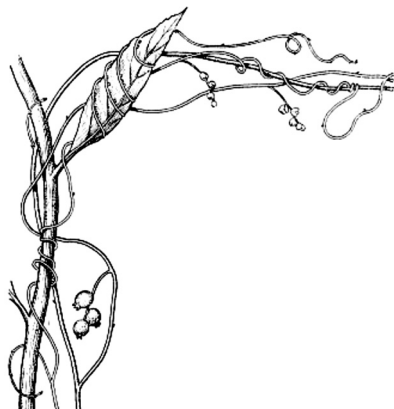


Рис. 9. Семейство Лавровые:
касита нитевидная (*Cassytha filiformis*),
общий вид растения с плодами

В вегетативных органах лавровых, а также в цветках, плодах содержатся эфирные масла, поэтому различные растения обладают различным ароматом.

Цветки лавровых мелкие, обоеполые (коричник цейлонский, авокадо американское — *Persea americana*) или раздельнополые (лавр благородный — *Laurus nobilis*), собраны в соцветия. Околоцветник простой, чашечковидный, двухкруговой из шести или четырех листочков, более или менее сросшихся в основании (рис. 10).

Тычинки расположены в 3—4 круга, причем тычинки внутренних кругов имеют по две нектарные железки. Пыльники с четырьмя (коричник камфорный, камфорное дерево — *Cinnamomum camphora*) или двумя (лавр благородный) пыльцевыми камерами вскрываются при помощи клапанов.

Гинецей апокарпный. Края плодолистика срастаются на поздних стадиях развития, что указывает на примитивность гинецея. Завязь верхняя.

Плоды сочные ягодообразные (авокадо) или сухие костянковидные (лавр). Иногда плоды окружены купулой — чашевидным цветоложем, которое ко времени созревания становится мясистым.

Наибольшее практическое значение имеют виды родов Лавр, Коричник, Авокадо.

Лавр благородный — единственный европейский представитель семейства *Lauraceae*. Естественно произрастает в Средиземноморье, Западной Турции, Западном Закавказье. Широко разво-



Рис. 10. Семейство Лавровые:
 лавр благородный (*Laurus nobilis*):
 1 — цветущий побег; 2 — побег с плодами

дится как декоративное и пряное растение. Листья его используются в пищевой промышленности, из плодов получают масло.

Род *Сунпатотит* включает около 100 видов, произрастающих в Индии и на о. Цейлон (рис. 11). Кора *Сунпатотит zeylanica* используется как пряность — кора, а из листьев *Сунпатотит camphora* получают камфару, которая находит широкое применение в медицине.



Рис. 11. Семейство Лавровые:
 1 — коричник цейлонский (*Сунпатотит zeylanica*): цветущий побег;
 2 — камфорный лавр (*Сунпатотит camphora*): побег с плодами

Авокадо широко известно в культуре в тропических и субтропических странах как ценное пищевое растение. Плоды его крупные, 10—20 см длиной и содержат от 10 до 30 % масла. Имеется большое разнообразие сортов.

ПОДКЛАСС НИМФЕИДЫ (*NYMPHAEIDAE*)

Небольшой подкласс, включающий три порядка исключительно водных растений. Порядок *Hydropentidales* с семействами *Hydropentidaceae* и *Cabombaceae* представлен в субтропиках и тропиках. Представители порядков Кувшинкоцветные (*Nymphaeales*) и Роголистникоцветные (*Ceratophyllales*) распространены более широко и встречаются как в Южном, так и в Северном полушариях. Наибольший интерес с научной и практической точек зрения представляет порядок Кувшинкоцветные — *Nymphaeales*.

ПОРЯДОК КУВШИНКОЦВЕТНЫЕ (*NYMPHAEALES*)

В порядок *Nymphaeales* входят водные бессосудистые травянистые растения с крупными цельными почковидными или щитовидными листьями, плавающими на поверхности воды. У некоторых растений есть подводные цельные или рассеченные листья.

Цветки одиночные, обоеполые, гемициклические, на длинных цветоножках.

На примитивность представителей порядка указывают отсутствие в ксилеме сосудов (водопроводящую функцию выполняют трахеиды), большое количество спирально расположенных тычинок и пестиков в цветках, верхняя завязь.

В состав порядка входит три семейства, из которых наиболее значимо семейство Кувшинковые (*Nymphaeaceae*).

Семейство Кувшинковые (*Nymphaeaceae*)

Одно из древнейших семейств покрытосеменных, на что указывают как анатомическое строение стебля, так и строение цветка.

Кувшинковые представлены 5 родами (кувшинка — *Nymphaea*, кубышка — *Nuphar*, виктория — *Victoria*, эвриала — *Euryale*, ондинея — *Ondinea*), 60—80 видами. Представители семейства обитают в пресных, проточных водоемах и встречаются на всех континентах (рис. 12).



Рис. 12. Семейство Кувшинковые:
 1 — кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida*);
 2 — ондинея пурпуровая (*Ondinea purpurea*)

Кувшинковые — многолетние растения с мощными ползучими или клубневидными корневищами, от которых отходят придаточные корни и поочередно расположенные листья, и только *Euryale ferox* (эвриала устрашающая) — однолетник.

По анатомическому строению корневище кувшинковых сходно со стеблями однодольных. Для них характерна атактостель. Сосудисто-волокнистые пучки коллатерального типа, однако, в отличие от однодольных, ксилема состоит не из трахей, а из кольчатых, спиральных и лестничных трахеид. Во всех частях растений имеются крупные воздушные полости.

Цветки различной окраски, варьируют от 2 см в диаметре (кубышка малая — *Nuphar pumila*) до 35 см (виктория амазонская — *Victoria amazonica*). Строение цветков у разных представителей несколько отличается по типу гинецея, положению завязи, но почти у всех представителей цветки гемициклические с двойным околоцветником (у ондинеи с простым) и большим количеством тычинок.

Наиболее крупным является род Кувшинка, он насчитывает около 40—50 видов. Кувшинки распространены от тундры до Латинской Америки. Виды европейских кувшинок белоцветковые,

африканские — с желтыми (кувшинка желтая — *Nymphaea lutea*), розовыми (к. гигантская — *Nymphaea gigantea*), голубыми (к. капская — *Nymphaea capensis*) цветками. Восточно-индийская кувшинка красная (*Nymphaea rubra*) имеет ярко-красные цветки.

У кувшинок листья с прилистниками, цветки гемициклические. Чашечка из четырех чашелистиков, лепестки и тычинки в неопределенно большом числе, гинецей синкарпный из неопределенного числа плодолистиков. Завязь полунижняя.

Плод кувшинок — губчатая синкарпная ягодообразная коробочка.

На африканском континенте с давних времен приобрели культовое значение египетский лотос (*Nymphaea lotus*) с крупными белыми цветками и кувшинка голубая (*N. coerulea*) с голубыми цветками. Бутоны и цветки голубой кувшинки нашли в 1881 г. при раскопках гробницы фараона Рамсеса II и принцессы Нси-Хонсу. Пролежав 3000 лет, они сохранили окраску лепестков.

Объем рода Кубышка (*Nuphar*) точно не установлен. В умеренных областях Северного полушария произрастает 10—25 видов кубышек. В отличие от кувшинок и других родов семейства, у кубышек листья без прилистников. Цветки желтые, 1,5—5 см в диаметре. Завязь верхняя. Строение вегетативных и репродуктивных органов кубышек сходно с таковыми у кувшинок, однако А. Л. Тахтаджян выделяет род *Nuphar* в самостоятельное семейство Кубышковые (*Nupharaceae*).

В Беларуси произрастает два вида кубышек — кубышка желтая (*Nuphar lutea*) и малая (*N. pumila*).

Род Виктория (*Victoria*) представлен всего двумя видами — Виктория амазонская (*V. amazonica*) и Виктория Круса (*V. cruziana*), характерными только для Южной Америки и о. Ямайка. У виктории листья щитовидные с загнутыми вверх краями до 2 м в диаметре. По краю листа имеются мощные колючие зубцы, а на нижнем эпидермисе — шипики. По строению цветки виктории сходны с цветками кувшинки, но они очень крупные и отличаются биологией цветения. Цветок виктории раскрывается вечером и имеет снежно-белые лепестки. Через несколько часов он закрывается и погружается в воду. На следующий день вечером он вновь раскрывается, но его лепестки уже ярко-розовые. Постепенно окраска лепестков становится более интенсивной, затем они опада-

ют. Цветок вновь погружается в воду, где и созревает плод. Таким образом, цветение длится всего два дня.

У эвриалы листья сходны с листьями виктории, но они меньших размеров (до 1,2 м в диаметре) и покрыты, как и все части растения, острыми колючими шипами. Род представлен одним видом — эвриалой устрашающей (*Euryala ferox*), распространенной в Юго-Восточной Азии (Индия, Китай, Япония, Тайвань, Приморье, Дальний Восток, оз. Ханка). Обитает эвриала в болотистых местах. Болота с эвриалой практически непроходимы.

Монотипный род *Ondinea* выявлен только на северо-западе Австралии. В отличие от других кувшинковых, у ондинеи пурпуровой (*Ondinea purpurea*) цветки мелкие, с простым чашечковидным околоцветником. Листочки околоцветника розовые.

У всех кувшинковых цветение происходит над водой, а плоды у всех, кроме кубышки, развиваются под водой. Самые крупные плоды у виктории, самые мелкие — 2 см в длину и 1 см в ширину — у ондинеи.

Семена кувшинковых со слабо развитым эндоспермом и массивным периспермом.

Кувшинковые имеют определенное практическое значение. Многие из них служат кормом для водных животных. Заросли кувшинковых часто служат местом гнездования водоплавающих птиц.

С лекарственной целью употребляют корневища и цветки кувшинки белой и кубышки желтой, а также плоды кубышки. Корневища входят в состав микстуры (по прописи Здренко М. Н.), которая используется для лечения папилломатоза мочевого пузыря и анацидных гастритов. Из кубышки получен препарат «Лютенурин», применяемый при острых и хронических трихомонадных заболеваниях и как противозачаточное средство. Кувшинка и кубышка — ядовитые растения, поэтому при приеме отваров и настоев из них надо соблюдать осторожность.

Семена эвриалы и виктории используют в пищу.

Находят применение кувшинковые и в ландшафтном дизайне. Это великолепные растения для украшения водоемов.

В Республике Беларусь естественно произрастает три вида кувшинок: кувшинка белая (*Nymphaea alba*), чисто-белая (*N. candida*), четырехгранная (*N. tetragona*) и два вида кубышек: кубышка желтая (*Nuphar lutea*) и малая (*Nupha pumila*). *Nymphaea alba* и *Nuphar pumila* занесены в Красную книгу Республики Беларусь (2005 г.).

ПОДКЛАСС НЕЛУМБОНИДЫ (*NELUMBONIDAE*)

Монотипный подкласс, в состав которого входят водные растения, лишенные типичного стебля, с хорошо развитым корневищем, от которого отходят длинночерешковые листья.

ПОРЯДОК ЛОТОСОЦВЕТНЫЕ (*NELUMBONALES*)

Монотипный порядок Лотосоцветные по анатомо-морфологическим и биологическим особенностям сходен с порядком Кувшинкоцветные, однако отличается от него по строению цветка и плода.

Семейство Лotosовые (*Nelumbonaceae*)

Семейство Лotosовые включает только род Лотос — *Nelumbo* с двумя видами: лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*) и лотос желтый (*N. lutea*) (рис. 13). Виды географически разобщены. Лотос орехоносный распространен в Южной и Юго-Восточной Азии, на Дальнем Востоке, в северо-восточной части Австралии, на Филиппинских островах и островах Малайского архипелага. Изолированные местонахождения находятся также по берегам Каспийского моря в дельте Волги и устье Куры.

Лотос желтый характерен для Нового Света. Он произрастает в юго-восточных районах Северной Америки, в Центральной Америке и северной части Южной Америки.

Лотосы — водно-болотные растения с толстыми горизонтальными симподиально ветвящимися корневищами. На узлах корневищ образуются придаточные корни и почки, из которых развиваются длинночерешковые щитовидные листья, возвышающиеся над водой, и цветки. У основания надводных листьев и цветков на корневище сохраняются подводные широколанцетные чешуевидные листья (почечные чешуи). Анатомическое строение вегетативных органов отражает особенности экологии лотосов. Сосудисто-волокнистые пучки в корневищах, черешках листьев, цветоносах расположены беспорядочно, что характерно для атактостели, присущей однодольным растениям. Имеется много воздухоносных полостей, особенно крупных в корневищах.

Цветки одиночные, крупные, обоеполые, гемициклические, с двойным околоцветником. У лотоса орехоносного лепестки ярко-розовые, у лотоса желтого — темно-желтые или оранжево-желтые.

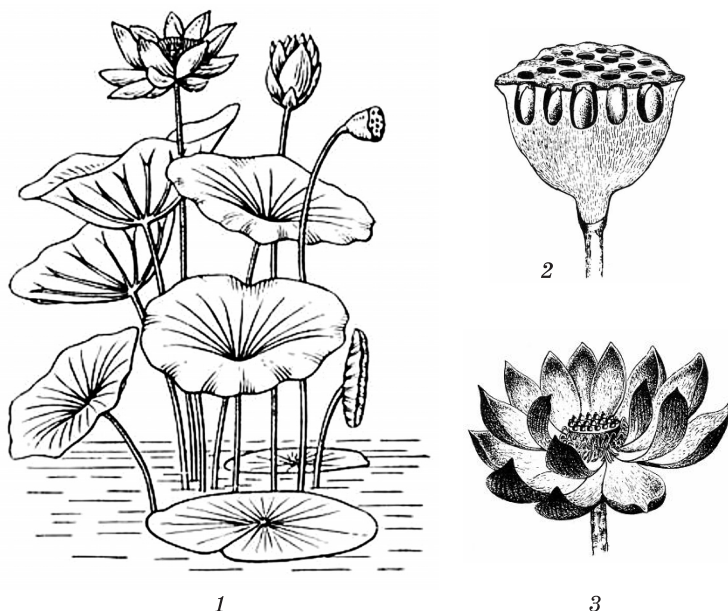


Рис. 13. Семейство Лotosовые:
 лотос орехоносный (*Nelumbo nucifera*):
 1 — общий вид; 2 — сборный плод; 3 — цветок

Строение цветка и отдельных его элементов подчеркивает примитивность лотосов. Чашечка образована двумя чашелистиками. Число лепестков у лотоса варьирует от 20 до 30. Андроцей многочленный, тычинки с надсвязником. Пыльники периферических и внутренних тычинок вскрываются по-разному. Периферические тычинки вскрываются экстрорзно, а внутренние — интрорзно. Гинецей апокарпный, многочленный. Пестики бочковидной формы с сидячим блюдцевидным рыльцем погружены в сильно разросшееся зонтиковидно расширенное цветоложе. Плод — сборный орешек. Околоплодник орешков темный, деревянистый, с дыхательным отверстием, расположенным вблизи остающегося рыльца. На ранних этапах развития в семени формируется целлюлярный эндосперм, однако в зрелом семени эндосперм фактически отсутствует, и запасные питательные вещества откладываются в массивных семядолях.

Семена лотоса обладают удивительной жизнеспособностью. В 1951 г. близ Токио в торфяном болоте на глубине 5,5 м нашли

три семени лотоса, возраст которых определили в 2000 лет. Специалисту по лотосу доктору Итиро Ока удалось из этих семян вырастить два растения. Многочисленные семена и черенки от этих растений были разосланы ботаническим учреждениям всего мира.

В Индии и Китае лотос издавна использовался как культовое, пищевое, лекарственное растение. В древнем Египте как культовое растение под названием «лотос» использовалась кувшинка *Nymphaea lotus*. В корневищах лотоса содержится до 50 % крахмала, достаточно много сахаров, жиров, витамина С. В странах Юго-Восточной Азии лотос разводят как сельскохозяйственную культуру. Плоды лотоса орехоносного используют для получения муки, крахмала, сахара, масла. Все части лотоса в народной медицине с давних пор применяют при лечении нервных и сердечно-сосудистых заболеваний.

Лотосы — великолепные декоративные растения, которые в южных районах можно использовать для декорирования искусственных водоемов. Они выращиваются также в оранжереях многих ботанических садов.

ПОДКЛАСС РАНУНКУЛИДЫ (*RANUNCULIDAE*)

Подкласс Ранункулиды включает девять порядков, из которых наиболее значимы порядки Барбарисоцветные — *Berberidales*, Лютикоцветные — *Ranunculales*, Пионоцветные — *Paeoniales* и Макоцветные — *Papaverales*. Общими признаками для всех таксонов, включенных в этот подкласс, являются обоеполые цветки с верхней завязью, семена с маленьким зародышем и массивным эндоспермом, наличие у всех представителей в ксилеме сосудов, аномоцитный тип устьичного аппарата, отсутствие одноапертурных пыльцевых зерен.

Прочие признаки, касающиеся как вегетативных, так и репродуктивных органов, варьируют в широких пределах.

В ходе эволюции представители подкласса *Ranunculidae*, очевидно, произошли от каких-то древних представителей подкласса *Magnoliidae*, но у них по сравнению с магнолиидами выработался ряд специализированных приспособлений в строении цветка, плодов, семян, что значительно повысило уровень их структурной организации. В отличие от магнолиид, в подклассе *Ranunculidae* преобладают травянистые формы.

ПОРЯДОК БАРБАРИСОЦВЕТНЫЕ (*BERBERIDALES*)

Порядок *Berberidales* А. Л. Тахтаджян рассматривает как самостоятельный и включает в него четыре семейства, из которых наибольший научный интерес представляет семейство Барбарисовые — *Berberidaceae*. Раньше его включали в порядок Лютикоцветные — *Ranunculales*.

Семейство Барбарисовые (*Berberidaceae*)

Систематическое положение и объем семейства Барбарисовые разными авторами трактуется по-разному, так как виды, входящие в него, разнообразны по жизненным формам, строению надземных и подземных вегетативных органов, цветка и плодов.

В данном случае барбарисовые, несмотря на явную гетерогенность, рассматриваются в широком смысле слова. В таком понятии семейство Барбарисовые насчитывает 14 родов и около 600 видов.

Большинство представителей барбарисовых произрастает в различных типах леса. Они характерны для горных лесов Азии, Северной Африки, Северной Америки. Некоторые виды встречаются в Южной и Центральной Европе.

Среди барбарисовых преобладают травянистые формы. Они встречаются у представителей родов Подофилл — *Podophyllum*, Эпимедиум (горянка) — *Epimedium*, Ранзания — *Rhansania*. Деревянистые растения представлены тремя родами. Два рода — Барбарис (*Berberis*) и Магония (*Mahonia*) — листопадные или вечнозеленые кустарники. Род Нандина — *Nandina* с единственным видом нандина домашняя (*Nandina domestica*) представлен маленькими вечнозелеными деревцами (рис. 14). Если барбарисы и магонии довольно широко распространены на земном шаре, то нандина встречается только в Японии и Китае.

Подземные части травянистых растений сформированы тонкими разветвленными (эпимедиум) или длинными неразветвленными (подофилл) корневищами. Иногда формируются клубневидные корневища (леонтика — *Leontice*), достигающие 15 см в диаметре. У деревянистых растений корневая система стержневого типа.

Листья варьируют как по строению, так и по степени сложности. Простые листья могут быть цельными (барбарис) или в разной степени расчлененными (подофилл). Среди барбарисовых,



1



2



3



4

Рис. 14. Семейство Барбарисовые:

- 1 — барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*): ветвь с соцветиями;
 2 — нандина домашняя (*Nandina domestica*): ветвь с плодами;
 3 — подофилл щитовидный (*Podophyllum peltatum*): общий вид растения;
 4 — ранзания японская (*Rhansania japonica*): часть растения с цветками

имеющих сложные листья, встречаются растения как с пальчато-сложными (ранзания), так и с перисто-сложными (нандина, эпимедиум) листьями.

Цветки барбарисовых актиноморфные, обоеполые, циклические, одиночные (подофилл) или собраны в соцветия — простые (барбарис, ранзания) или сложные (нандина).

Околоцветник двойной (барбарис, магония) или простой (нандина). У видов рода Ахлис (*Achlys*) цветки без околоцветника. Листочки околоцветника расположены трехчленными или двухчленными кругами. Тычинки расположены в два, реже три круга. Число их равно числу лепестков и варьирует от 4 до 9. Для барбарисовых характерна обдиплостемония (тычинки наружного круга располагаются против лепестков венчика). Пыльники крупные, вскрываются двумя клапанами (барбарис, магония, эпимедиум) или двумя продольными трещинами (нандина, подофилл).

Строение пестика не вполне ясно. По мнению одних авторов, пестик образован одним плодолистиком, по мнению других — двумя или тремя сросшимися плодолистиками. Столбик короткий, иногда почти незаметный, рыльце массивное. Завязь верхняя, число семязпочек у разных представителей различно, от многих (подофилл) до одной (ахлис).

Барбарисовые — перекрестноопыляемые растения с хорошо выраженными приспособлениями, препятствующими самоопылению. У некоторых представителей наблюдается протерогиния (эпимедиум), а у барбариса — своеобразная раздражимость тычиночных нитей. У многих представителей есть нектарники, что характерно для перекрестников, однако если перекрестное опыление не произойдет, то в цветках происходит самоопыление.

Плоды — ягоды (барбарис, подофилл), коробочки или орешки (леонтика). Для представителей, имеющих сочные плоды, характерна зоохория. Сухие плоды распространяются с помощью ветра (анемохория). У некоторых растений семена снабжены ариллусом (покрывальцем), как у эпимедиума, и разносятся муравьями (мирмекохория).

Для барбарисовых характерно наличие алкалоидов. К настоящему времени их обнаружено более 40, но преобладает берберин, который накапливается главным образом в вегетативных органах.

Хозяйственное значение барбарисовых разнообразно. Они используются как пищевые растения (плоды барбариса и подофилла, семена магонии Сваней, клубни и листья бонгардии), лекарст-

венные (плоды, листья, корни, кора барбариса, корневища подофилла), технические (корни джефферсонии, древесина барбариса). Как декоративные растения выращиваются различные виды магонии и барбариса. Из рода Магония, насчитывающего около 50 видов, в Беларуси хорошо зарекомендовала себя только магония падуболистная (*Mahonia aquifolium*) — вечнозеленый кустарник родом из Северной Америки. Из 175 видов барбариса в Беларуси естественно произрастает только один — барбарис обыкновенный. Этот вид и его садовая форма с темно-пурпурными листьями и темно-вишневыми ягодами широко используются в зеленом строительстве для одиночных и групповых посадок, для устройства живых изгородей. Однако барбарис обыкновенный является промежуточным хозяином ржавчины (*Puccinia graminis*), поэтому наличие больших зарослей барбариса в местах культивирования злаков может способствовать поражению хлебных злаков и значительно снизить их урожайности. Не поражается ржавчиной барбарис Тунберга (*Berberis thunbergii*), интродуцированный из Японии и Китая, поэтому он является весьма перспективной культурой для озеленения населенных пунктов.

Учитывая явную гетерогенность семейства *Berberidaceae*, некоторые авторы рассматривают его в меньшем объеме и выделяют из него в качестве самостоятельных семейств семейства Подофилловые (*Podophyllaceae*), Нандиновые (*Nandinaceae*) и Ранзаниевые (*Ransaniaceae*).

ПОРЯДОК ЛЮТИКОЦВЕТНЫЕ (*RANUNCULALES*)

Монотипный порядок в подклассе *Ranunculidae* включает только семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*). В порядке преобладают травянистые растения, но имеются кустарники, небольшие деревца и лианы. Строение цветков разнообразно, но общими признаками являются наличие большого количества тычинок, апокарпный гинецей, верхняя завязь. Пыльцевые зерна трехбороздные.

Семейство Лютиковые (*Ranunculaceae*)

Семейство Лютиковые включает около 70 родов, объединяющих около 2000 видов. Представители этого семейства распространены в умеренных широтах Северного и Южного полушарий.

В тропиках и субтропиках они предпочитают горные массивы, где встречаются на высоте свыше 2000 м над уровнем моря (рис. 15, 16, 17).

В экологическом отношении лютиковые довольно разнообразны. Большинство из них мезофиты (ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*), перелеска благородная (*Hepatica nobilis*), лютик едкий (*Ranunculus acris*) и др.), однако встречается значительное количество гигромезофитов (лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus*), л. жгучий (*R. flammula*), калужница болотная (*Caltha palustris*) и др.). Сравнительно небольшое количество лютиковых является гидрофитами (лютик длиннолистный (*Ranunculus lingua*), виды рода Шелковник (*Batrachium*)). Еще реже встречаются лютиковые, предпочитающие бедные, песчаные или супесчаные, слабоувлажненные почвы (прострел раскрытый, или сон-трава (*Pulsatilla patens*), п. луговой (*P. pratensis*)).



Рис. 15. Семейство Лютиковые:
1 — чистяк весенний (*Ficaria verna*); 2 — лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus*)



Рис. 16. Семейство Лютиковые:
 1 — ветреница лютиковидная (*Anemone ranunculoides*);
 2 — морозник черный (*Helleborus nigrum*)



Рис. 17. Семейство Лютиковые:
 1 — горичвет весенний (*Adonis vernalis*);
 2 — чернушка полевая (*Nigella arvensis*)

Как правило, лютиковые — это травянистые растения со спирально расположенными листьями без прилистников или с перепончатыми прилистниками (равноплодник василистниковый — *Isopyrum thalictroides*). Листья цельные (лютики жгучий, длиннолистный) или в разной степени расчлененные (перелеска благородная, лютики едкий, ползучий). Реже листья сложные (клопогон европейский — *Cimicifuga europaea*). У некоторых видов лютиковых наблюдается гетерофиллия (шелковник водный — *Batrachium aquatile*, лютик кашубский — *Ranunculus cassubicus*, л. золотистый — *R. auricomus*).

Род Ломонос (*Clematis*) представлен лианами с травянистыми или деревянистыми стеблями.

Большинство лютиковых — многолетние растения. Однолетники (роды Чернушка — *Nigella*, Сокирки — *Consolida*) и одно-двулетники (мышехвостник маленький — *Myosurus minimus*, лютик ядовитый — *Ranunculus sceleratus*) встречаются редко.

Подземные органы представлены стержневой (живокость высокая — *Delphinium excelsum*) или мочковатой (лютик едкий) корневой системой, корневищем (ветреница лютичная — *Anemone ranunculoides*), корневыми шишками (чистяк весенний — *Ficaria verna*, лютик иллирийский — *Ranunculus illiricus*). У лютика луковичного (*Ranunculus bulbosus*) основание стебля клубневидно утолщено, и от него отходят придаточные корни.

У большинства растений надземные части на зиму отмирают, а у эфемероидов (чистяк весенний, ветреница лютичная) засыхают вскоре после плодоношения. Среди лютиковых встречаются зимне-зеленые растения, которые под зиму уходят с зелеными листьями (перелеска благородная).

Цветки у лютиковых одиночные (ветреница лесная — *Anemone sylvestris*, водосбор обыкновенный — *Aquilegia vulgaris*) или чаще собраны в более или менее сложные соцветия. Соцветия бывают кистевидные (живокость крылатая — *Delphinium elatum*, воронец колосистый — *Actaea spicata*, василистник желтый — *Thalictrum flavum*) или щитковидные (ломонос прямой — *Clematis recta*, василистник водосборолистный — *Thalictrum aquilegifolium*).

Строение цветков чрезвычайно разнообразно, что подчеркивает гетеробатмичность семейства (сочетание признаков примитивности и высокой организации). У некоторых видов число элементов цветка (число лепестков, пестиков) не установилось и варьирует в довольно широких пределах (перелеска, калужница, ветреница).

Цветоложе цветка чаще всего коническое, при плодах сильно вытягивающееся (мышехвостник маленький, прострел луговой),

но может быть и уплощенным (борец аптечный — *Aconitum napellus*, водосбор обыкновенный).

подавляющее большинство лютиковых имеет актиноморфные цветки с простым (калужница, печеночница, борец, водосбор) или двойным (лютики, чистяк) околоцветником. Простой околоцветник может быть образован как лепестками венчика (калужница, печеночница), так и ярко окрашенными чашелистиками (борец, водосбор). У некоторых лютиков чашечка в двойном околоцветнике окрашена в тон венчика. На примере перелески благородной, у которой верхушечные листья приближены к цветку и имеют сходство с чашелистиками, можно представить, как в ходе эволюции шло формирование двойного околоцветника.

У живокости, борца цветки зигоморфные (рис. 18). Переход от актиноморфных цветков к зигоморфным связан с приспособлением к опылению определенными насекомыми-опылителями и ведет к уменьшению репродуктивных элементов цветка (числа тычинок, пестиков, семяночек в завязи), а также к изменению расположения элементов цветка на цветоносе. Актиноморфные цветки ациклические (купальница европейская — *Trollius europaeus*) или чаще гемициклические (ветреницы, лютики). Зигоморфные цветки, как правило, циклические.

Окраска цветков разнообразная: белая (ветреницы дубравная и лесная), желтая (лютики, купальница европейская, чистяк весенний), синяя (водосбор обыкновенный, живокость высокая), оранжевая (купальница азиатская — *Trollius asiaticus*), бледно-розовая (ветреница японская — *Anemone japonica*). У некоторых, преимущественно культивируемых декоративных видов (водосборы, борцы), цветки двуцветно окрашенные.

Андроцей многочленный с неопределенно большим числом тычинок, но у зигоморфных цветков количество тычинок меньше, чем у актиноморфных. Тычинки у некоторых представителей имеют пластинчаторасширенные тычиночные нити (борец), а у воронца пыльники с коротким надсвязником. Эти признаки являются примитивными.

Примитивностью характеризуется и гинецей лютиковых. У всех представителей гинецей апокарпный: многочленный (лютики, ветреницы, василистники), реже с 5—3 (живокость, борец) или одним (сокирки — *Consolida*) пестиком. У чернушки (*Nigella*) 5 пестиков в основании незначительно сращены, что впоследствии отражается на формировании своеобразного плода — гемисинкарпной многолистовки.



Рис. 18. Семейство Лютиковые:
 1 — борец аптечный (*Aconitum napellus*);
 2 — сокирки полевые (*Consolida regalis*)

В завязи пестика образуется различное число анатропных семяпочек (от многих у купальницы, калужницы до одной у лютиков и ветрениц). У примитивных представителей на стилодии достаточно хорошо выражен рыльцевый гребень (калужница болотная — *Caltha palustris*), у более продвинутых — рыльце. У всех лютиковых завязь верхняя.

Большинство лютиковых являются перекрестноопыляемыми растениями, поэтому у некоторых наблюдается протероандрия (живокость кардинальская — *Delphinium cardinale*) или протерогиния (морозник — *Helliborus*, василистник малый — *Thalictrum minus*). У василистника малого цветки опыляются при помощи ветра, у некоторых североамериканских водосборов опыление производят бабочки-бражники, а также колибри. У большинства же лютиковых опыление происходит при помощи мелких жуч-

ков, мух, пчел, шмелей, которых привлекает пыльца или нектар. Нектар выделяется особыми образованиями — нектарниками. Простейший нектарник представляет собой углубление в основании лепестка, открытое (род Шелковник) или прикрытое чешуйкой (род Лютик). В углублении образуется железистая ткань, выделяющая нектар. В специализированных цветках нектарники в виде шпорцев (живокость, водосбор, сокирки, мышехвостник) или улиткообразных структур (борец). Такие нектарники образованы видоизмененными лепестками венчика. Нектарники могут образовываться и из тычинок, утративших пыльники. Таковы лепестковидные нектарники купальницы.

Плоды лютиковых сухие, вскрывающиеся (сборная листовка, листовка) или невскрывающиеся (сборный орешек). Очень редко встречаются сочные ягодообразные листовки (воронец колосистый — *Actaea spicata*). У видов рода Чернушка (*Nigella*) формируется своеобразный тип плода — гемисинкарпная многолистовка, который рассматривают как тип плода, переходный от апокарпных к ценокарпным плодам.

Распространение плодов и семян у лютиковых осуществляется с помощью ветра (анемохория — ветреницы, ломоносы), воды (гидрохория — калужница, шелковники), животных (зоохория), птиц (орнитохория), муравьев (мирмекохория — перелеска). В связи с типом распространения у плодов выработались различные приспособления на перикарпии: перистые столбики, воздухоносные клетки, крючковидные выросты, элайсомы. Привлекает распространителей плодов и сочная мякоть.

Для многих лютиковых характерно наличие различных алкалоидов и гликозидов, которые накапливаются как в надземных, так и в подземных органах растений и делают их ядовитыми. Это свойство иногда отражается в видовых названиях растений (лютик едкий, л. жгучий, л. ядовитый). Обычно лютиковые не поедаются скотом, но есть сведения, что при поедании лютиков отмечались случаи отравления крупного рогатого скота.

Благодаря наличию алкалоидов и гликозидов многие лютиковые широко используются как в научной, так и в народной медицине. Из растений, содержащих гликозиды, в научной медицине используются живокость сетчатоплодная (*Delphinium dictiocarpum*) и живокость полубородатая (*D. semibarbatum*) для получения препарата мелликтина, который обладает курареподобным действием и используется при ряде заболеваний для снижения мышечного тонуса. Ряд видов лютиковых содержит сердечные

гликозиды и используется для лечения сердечной недостаточности. Из растений этой группы широко применяются горичвет весенний (*Adonis vernalis*) и морозники — кавказский (*Helliborus caucasicus*) и красноватый (*H. purpurascens*). Настой травы горичвета входит в состав микстуры Бехтерева, комплексного препарата кардиовален, таблеток «Адонис-бром», новогаленового препарата «Аденозид» и других лекарственных таблеток и настоев. Из морозников выделены сердечные гликозиды «корельборин К» и «корельборин П», по характеру и скорости действия сходные со строфантином. Разрешен к применению препарат «Корельборин», который выпускается в виде таблеток и в ампулах для внутривенного введения. В народной медицине широко используют лютики едкий и ползучий (*Ranunculus repens*), калужницу, живокость.

Среди лютиковых много красиво цветущих растений, которые находят применение в промышленном и любительском цветоводстве (горичветы, купальницы, водосборы, дельфиниумы, клематисы и др.).

Дикорастущие лютиковые входят в состав травостоя естественных фитоценозов — лугов, лесов, низинных болот. Встречаются они также в водоемах (шелковник — *Batrachium*), в агрофитоценозах как сорные растения (сокирки полевые — *Consolida regalis*, мышехвостник) и в нарушенных местообитаниях.

Во флоре Беларуси семейство *Ranunculaceae* представлено 19 родами, которые (по данным «Определителя высших растений Беларуси», 1999) включают свыше 50 видов. Так как флора — понятие динамичное, последняя цифра, естественно, не может быть постоянной. Она меняется в связи с пересмотром таксономического ранга отдельных таксонов (перевод таксона в ранге подвида в вид, дробления видов-агрегатов), а также с обнаружением на территории республики заносных видов, выхода из культуры и натурализации возделываемых видов и т. п.

В Красную книгу Республики Беларусь (2005) занесено девять видов лютиковых: борец обыкновенный — *Aconitum lycoctonum*, борец шерстистый — *Aconitum lasiostomum*, ветреница лесная — *Anemone sylvestris*, живокость высокая — *Delphinium elatum*, клопогон европейский — *Cimicifuga europaea*, купальница европейская — *Troilus europaeus*, ломонос прямой — *Clematis recta*, прострел луговой — *Pulsatilla pratensis* и равноплодник василистниковый — *Isopirum thalictroides*. Тринадцать видов включено в список растений, нуждающихся в профилактической охране.

Классификация семейства разработана недостаточно. Различные авторы на основании особенностей строения цветка, плодов, химического состава растений выделяют в семействе от двух до шести подсемейств.

ПОРЯДОК МАКОЦВЕТНЫЕ (*PAPAVERALES*)

Порядок Макоцветные объединяет четыре семейства, из которых нами рассматривается два: Маковые — *Papaveraceae* и Дымянковые — *Fumariaceae*. Общие признаки представителей семейств, входящих в состав порядка, следующие: цветки циклические с двойным околоцветником, рано опадающей чашечкой, состоящей всего из двух чашелистиков; гинецей паракарпный; завязь верхняя с большим количеством семян; семяпочки красинуцеллятные с двумя интегументами; эндосперм развивается по нуклеарному типу. Прочие признаки, касающиеся как репродуктивных, так и вегетативных элементов, варьируют.

Семейство Маковые (*Papaveraceae*)

Семейство Маковые включает 24 рода и 250 видов, распространенных в умеренных и субтропических зонах Северного полушария. Наибольшее количество представителей сосредоточено в Средиземноморье. Характерной особенностью маковых является наличие млечников с желто-оранжевым или бесцветным латексом. Большинство маковых — ксеро-мезофиты (эшшольция — *Eschscholtzia*, мачок — *Glaucium*) и произрастают в местах с недостаточным увлажнением почвы (рис. 19). К типичным мезофитам относится чистотел большой (*Chelidonium majus*).

Среди маковых преобладают травянистые растения, многолетние (мак восточный — *Papaver orientalis*) или однолетние (мак снотворный — *Papaver somniferum*, эшшольция калифорнийская — *Eschscholtzia californica*). В то же время многие виды мексиканского рода Боккония (*Bocconia*) являются кустарниками, а боккония древовидная (*Bocconia arborea*) — небольшое дерево. Среди видов рода Адлюмия (*Adlumia*) встречаются лианы, стебель которых достигает до 3 м длины и цепляется за опору при помощи черешков листьев.

Листья у маковых простые, цельные (мак снотворный) или в разной степени расчлененные (чистотел, эшшольция) без прили-



Рис. 19. Семейство Маковые:
 1 — мачок рогатый (*Glaucium corniculatum*);
 2 — эшшольция калифорнийская (*Eschscholtzia californica*)

стников. Листорасположение очередное, у некоторых маков (мак восточный, мак альпийский — *Papaver alpinum*) образуется прикорневая розетка.

Цветки актиноморфные или слегка зигоморфные, одиночные или собранные в кистевидные или щитковидные соцветия. Размеры цветков варьируют от 20—25 см в диаметре у маков восточного и снотворного до 1,0—1,5 см у чистотела. Окраска цветков разнообразная — от белой, желтой, оранжевой, красно-фиолетовой у разных видов мака до голубой у меконописца ошестиненного (*Meconopsis horridula*).

У большинства маковых цветки с двойным околоцветником (рис. 20). Чашечка образована двумя чашелистиками, венчик — четырьмя лепестками, расположенными в два круга. У представителей родов Макклея и Боккония околоцветника нет. Тычинок много, пыльники экстрозные, вскрываются продольной щелью. Гинецей паракарпный. Число сросшихся плодолистиков варьирует от двух (чистотел, эшшольция) до многих (мак, ромерия — *Roemeria*). У маков число сросшихся плодолистиков не установи-

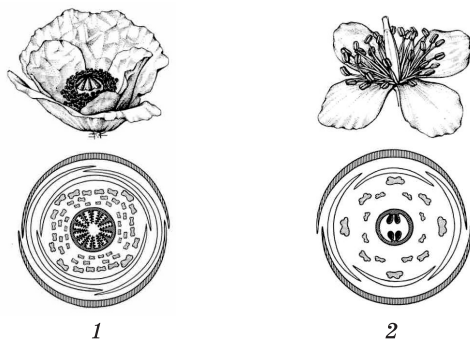


Рис. 20. Семейство Маковые:
цветки и диаграммы:

- 1 — мак снотворный (*Papaver somniferum*);
2 — чистотел большой (*Chelidonium majus*)

лось и варьирует даже в пределах одного вида. Столбик очень короткий или его нет, и тогда рыльце сидячее. Завязь у всех представителей верхняя, с большим количеством семяпочек.

Представители семейства Маковые — перекрестноопыляемые растения. Для многих из них характерна протероандрия, препятствующая самоопылению, однако при неблагоприятных погодных условиях у многих маковых происходит самоопыление. У видов, образующих много пыльцы, опыление производится в основном жуками. У макклеи и бокконии наблюдается анемофилия.

Плод маковых — коробочка — имеет различную форму и размеры. Округлые коробочки маков, ромерии вскрываются отверстиями, расположенными под рыльцем. Длинные, стручковидные коробочки эшшольции, мачка (*Glaucium*) раскрываются створками, а округло-продолговатая коробочка аргемоны мексиканской (*Argemone mexicana*) — зубцами.

Семена маковых распространяются разными способами. Среди маковых есть растения-баллисты, разбрасывающие семена самостоятельно (эшшольция). У маков семена распространяются с помощью ветра. У чистотела семена снабжены крупными элайосомами и разносятся муравьями. Кроме мирмекохории для некоторых маковых характерна эндозоохория. В этом случае распространителями семян являются полевки, суслики, тушканчики, которые разносят семена ромерии и некоторых маков.

Все маковые содержат алкалоиды, производные изохинолина, поэтому многие из них используются как лекарственные растения. Наиболее ценен в этом плане мак снотворный, издавна применяемый для получения опиума-сырца. Он содержит алкалоиды морфин, папаверин, пантопон, кодеин, дионин и другие, которые широко используются в официальной медицине. Производные морфина и пантопона входят в состав более пятисот медицинских препаратов. Мак с повышенным содержанием опиума-сырца (опийный мак) выращивают в горах на высоте 1500—2000 м над уровнем моря. Пищевой (масличный мак), семена которого используются в кондитерской промышленности, широко культивируется практически во всех регионах. В связи с ростом наркомании посев мака снотворного на территории Беларуси запрещен законом.

Чистотел большой содержит 6—7 алкалоидов и широко используется в научной медицине как компонент мази «Плантозан Б», которая применяется для лечения различных кожных заболеваний. В народной медицине трава чистотела используется при болях в сердце, дизентерии, при кожных и некоторых глазных заболеваниях. Находит применение чистотел и в ветеринарии.

Многие маковые получили широкую известность благодаря своей декоративности. В садовую культуру введены различные маки (мак восточный, м. альпийский, м. голостебельный — *Papaver nudicaule*), эшшольции.

Во флоре Беларуси семейство Маковые представлено четырьмя родами — *Papaver* (рис. 21), *Chelidonium*, *Roemeria*, *Glaucium*, семью видами.

Система и филогения семейства *Papaveraceae* разработаны недостаточно, поэтому в разных источниках, как научных, так и учебных, семейство Маковые может представляться как в большем, так и в меньшем объеме.

Семейство Дымянковые (*Fumariaceae*)

Семейство Дымянковые включает 17 родов и 470 видов, произрастающих главным образом в умеренной зоне Северного полушария и в юго-восточной части Африки. Млечники отсутствуют, но имеются гомологичные им клетки — идиобласты. Дымянковые — мезофиты, произрастающие в естественных (хохлатка — *Corydalis*) или синантропных местообитаниях (дымянка — *Fumaria*) (рис. 22).



Рис. 21. Семейство Маковые:
 1 — мак снотворный (*Papaver somniferum*);
 2 — мак самосейка (*P. rhoeas*);
 3 — мак сомнительный (*P. dubium*);
 4 — мак полевой (*P. argemone*)



Рис. 22. Семейство Дымянковые:
 1 — хохлатка плотная (*Corydalis solida*);
 2 — дымянка лекарственная (*Fumaria officinalis*)

Дымянковые представлены травянистыми многолетними (хохлатки, дицентры) или однолетними (дымянки) растениями с сильно расчлененными листьями без прилистников. У хохлаток формируются довольно крупные корневые шишки, служащие местом отложения запасных питательных веществ, у дымянков — корневая система стержневого типа.

Цветки дымянковых зигоморфные (рис. 23), обоеполые, собраны в кистевидные соцветия. Строение цветков очень своеобразное. Чашечка состоит из двух маленьких, рано опадающих чашелистиков. Венчик — из четырех разных по форме и размерам лепестков, расположенных в два круга. У видов хохлатки и дымянки нектарники в виде шпорца, у дицентры (*Dicentra*) они мешковидные. Кроме того, у дымянковых в основании тычинок имеется по одной или две нектарные железки. Это свидетельствует о том, что дымянковые — насекомоопыляемые растения. В цветках дымянковых по две тычинки оригинального строения. В основании тычиночная нить цельная, вверху она разветвляется на три части. Цен-

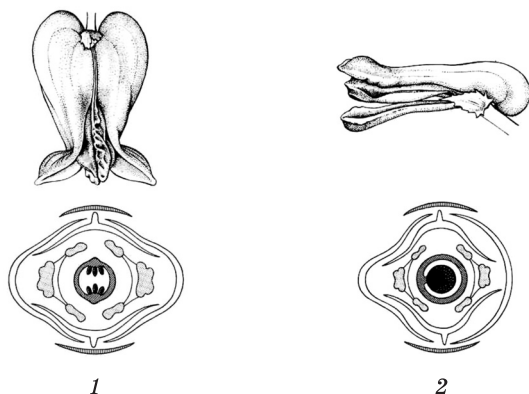


Рис. 23. Семейство Дымянковые:
цветки и диаграммы:

- 1 — дицентра великолепная (*Dicentra spectabilis*);
2 — дымянка лекарственная (*Fumaria officinalis*)

тральная часть тычинки несет типичный пыльник из двух половинок (тек), боковые — монотекковые. Некоторые ботаники полагают, что такой андроцей мог возникнуть в результате расщепления медианных тычинок и последующего прирастания половинок разных тычинок к трансверсальным тычинкам, которые остались нерасщепленными. Гинецей паракарпный, из двух сросшихся плодolistиков. Завязь верхняя с большим количеством семяночек.

Плоды дымянковых — стручковидные многосемянные коробочки (хохлатка, дицентра), вскрывающиеся двумя створками, или односемянные орешки (дымянка). Семена с присемянником.

Во всех частях дымянковых, как и у маковых, содержатся алкалоиды, но в значительно меньшем количестве, поэтому некоторые виды используют как лекарственное сырье.

Широкое применение в народной медицине находят различные виды дымянков (дымянка лекарственная — *Fumaria officinalis*, д. Вайяна — *F. vaillantii*, д. Шлейхера — *F. schleicheri*) для лечения кожных заболеваний (чесотка, лишай), язвы желудка, туберкулеза, как ранозаживляющее и кровоостанавливающее средство.

Хохлатки обратили на себя внимание медиков после того, как в корневых клубнях некоторых видов был найден алкалоид сангвинарин, который обладает широким спектром антимикробной активности.

Виды рода Дицентра — *Dicentra* (д. великолепная — *D. spectabilis*, д. красивая — *D. formosa*) издавна используются как весеннецветущие декоративные растения и широко распространены в любительском, а в последнее время и в промышленном цветоводстве. На альпийских горках и в скальных садах можно выращивать и некоторые виды хохлаток (х. полая — *Corydalis cava*, х. плотная — *C. solida*) с нежно-розовыми цветками, которые образуют пышные заросли и цветут рано весной. Эти виды являются эфемероидами. В то же время хохлатка желтая (*Corydalis lutea*) имеет растянутые сроки цветения и цветет с весны до осени.

Во флоре Республики Беларусь семейство *Fumariaceae* представлено двумя родами — *Corydalis* и *Fumaria*, которые включают по три вида каждый.

В Красную книгу Республики Беларусь занесена хохлатка промежуточная — *Corydalis intermedia*. В список растений, нуждающихся в профилактической охране, включена хохлатка полая — *Corydalis cava*.

ПОДКЛАСС КАРИОФИЛЛИДЫ (CARYOPHYLLIDAE)

Подкласс Кариофиллиды включает всего три порядка, из которых наиболее интересными и значимыми с практической точки зрения являются порядки Гвоздицветные — *Caryophyllales* и Гречихоцветные — *Polygonales*. Представители подкласса обладают целым рядом признаков (обдиплостемония — расположение тычинок наружного круга против лепестков венчика, наличие запасной питательной ткани — перисперма, образующейся из нуцеллуса семяпочки, согнутый в разной степени зародыш, занимающий в семени периферическое положение, диацитный тип устьичного комплекса, ценокарпный гинецей разного типа (лизикарпный, паракарпный, синкарпный) и др.), подчеркивающих их своеобразие и уровень филогенетической продвинутости. В то же время все представители подкласса характеризуются актиноморфными цветками, иногда с простым чашечковидным (семейство *Chenopodiaceae*) или венчиковидным (семейство *Cactaceae*) околоцветником, имеется большое количество тычинок, преобладает верхняя завязь, т. е. признаки, рассматриваемые как относительно примитивные.

Среди кариофиллид преобладают травянистые растения, однако встречаются небольшие кустарники и деревья.

ПОРЯДОК ГВОЗДИКОЦВЕТНЫЕ (CARYOPHYLLALES)

Самый крупный в подклассе порядок. В него входит 17 семейств, включающих свыше 580 родов и около 9600 видов. Строение как вегетативных органов, так цветков и плодов различно. Общими признаками представителей порядка являются такие эмбриологические признаки, как тапетум секреторного типа, симультанный микроспорогенез, зародышевый мешок *Polygonum*-типа (моноспорический, трехмитозный, двухполюсной, восьмиядерный), нуклеарный эндосперм, формирующийся на ранних стадиях развития. В зрелых семенах эндосперм отсутствует, запасной питательной тканью является перисперм. Зародыш семени имеет согнутую или кольцевидную форму.

Наиболее крупные семейства порядка — Кактусовые (*Cactaceae*), Гвоздичные (*Caryophyllaceae*), Щирицевые (*Amaranthaceae*) и Маревые (*Chenopodiaceae*).

Семейство Кактусовые (*Cactaceae*)

Семейство Кактусовые, представители которого весьма своеобразны по внешнему виду, в систематическом плане изучено не вполне досконально. Об этом свидетельствуют данные по видовому составу кактусов и числу родов в семействе. Если количество видов в семействе указывают от 2000 до 2200, что можно рассматривать как близкие данные, то представление о числе родов варьирует в широких пределах. Одни авторы считают, что семейство включает всего 50 родов, а другие доводят этот показатель до 200—220.

Родина кактусов — Америка, где они распространены в аридных и близких к ним по почвенно-климатическим условиям районах. Наибольшее разнообразие кактусов выявлено в Мексике. За пределами американского континента естественно произрастает только несколько видов рода Рипсалис (*Rhipsalis*). Они встречаются в Африке, на о. Мадагаскар, а также на Сейшельских островах и о. Шри-Ланка.

Все кактусы являются стеблевыми суккулентами (рис. 24). Большинство из них — наземные растения, но есть и эпифиты (рипсалис крепкостебельный — *Rhipsalis handromosa*, шлюмбергера усеченная — *Schlumbergera truncata*).



Рис. 24. Семейство Кактусовые:
 1 — пениocereус хиопский (*Peniocereus chiopensis*);
 2 — рипсалис канатовидный (*Phipsalis funalis*);
 3 — переския sp. (*Pereskia* sp.);
 4 — лофофора Уильямса (*Lophophora williamsii*)

Экологические факторы наложили отпечаток не только на морфологические, но и на анатомические особенности кактусов.

Стебли кактусов имеют различную форму (от шаровидной до столбовидной) и различные размеры (от нескольких сантиметров до 20 метров). Они могут быть неразветвленными, колоннообразными (цефалocereус старческий — *Cephalocereus senili*) или бо-

лее-менее разветвленными (пахичереус Прингла — *Pachycereus pringlei*, опунция густая — *Opuntia picnantha*, рипсалисы). Стебли кактусов чаще всего ребристые, но число ребер варьирует от 4—5 ребер у молодых растений астрофитума (*Astrophytum*) до многочисленных у цереусов, эхинокактусов. Встречаются и безреберные кактусы (*Astrophytum asterias*). Идеальной формой стебля для кактусов, растущих в экстремальных условиях, считается шаровидная форма. В этом случае при максимальном объеме тела испаряющая поверхность оказывается минимальной, что важно в условиях высокой температуры и дефицита воды. Уменьшению испарения способствует и ребристость стеблей, а также другие особенности кактусов (редукция листьев, опушенность, восковой налет и др.).

Ребра на стеблях кактусов образуются благодаря срастанию подариев — разрастающихся оснований редуцированных листьев, так что ребра фактически соответствуют ортостихам. На подариях возникают особой структуры ареолы (от лат. *areola* — площадочка) — образования в виде бугорков, которые представляют собой видоизмененные пазушные почки. Ареолы сохраняются в течение всей жизни кактусов. На ареолах образуются колючки — видоизмененные листья, цветки, плоды, а у опунциевых также и глохидии — легко обламывающиеся многочисленные волоски, шипики эпидермального происхождения.

Настоящие листья характерны только для представителей двух родов — Перескии (*Pereskia*) и Перескиопсиса (*Pereskiaopsis*). Рано опадающие сочные шиловидные мелкие листья присущи опунциевым, поэтому у большинства кактусов функцию фотосинтеза выполняет стебель.

Условия существования наложили существенный отпечаток и на строение корневой системы кактусов. У наземных кактусов корневая система стержневого типа, но главный корень служит преимущественно для закрепления растений в почве. У некоторых видов (неопортерия реповидная — *Neoporteria napina*) он сильно разрастается в ширину и превращается в запасающий орган. Функцию почвенного питания у наземных кактусов выполняют боковые корешки, лишенные корневых волосков и расположенные на глубине 5—6 см от поверхности почвы.

Под влиянием экологических факторов у кактусов сформировалось особое анатомическое строение стебля. Разрастание стебля в толщину происходит главным образом за счет первичной коры, которая состоит из крупных тонкостенных паренхимных клеток. Из таких же клеток состоит и сердцевина стебля. Перифериче-

ские клетки коры выполняют ассимиляционную функцию, а большая часть клеток коры и клетки сердцевины — водозапасающую функцию. Вода хорошо удерживается в клетках благодаря высокому содержанию в клеточном соке органических кислот, сахаров, наличием слизистых веществ.

Для кактусов характерно слабое развитие водопроводящей системы. В сосудисто-волокнистых пучках хорошо развита флоэма, по которой идет отток ассимилятов, а элементы ксилемы немногочисленны.

Экономному расходованию воды способствуют строение эпидермиса и расположение устьиц. Клетки эпидермиса имеют сильно утолщенные оболочки, особенно наружные. На эпидермисе часто образуется восковой налет. Устьица глубоко погружены в гиподерму. У кактусов особый тип фотосинтеза — С-тип.

Цветки у кактусов различных размеров и окраски, чаще одиночные, а у перескии собраны в небольшие соцветия. Цветение отдельного цветка — от нескольких часов до нескольких суток. Среди кактусовых есть растения, цветки которых открыты в дневное время, а есть ночецветные растения.

У подавляющего большинства кактусов цветки актиноморфные, но у некоторых родов встречаются слегка зигоморфные (шлюмбергера). Околоцветник простой венчиковидный. Листочки околоцветника чаще всего многочисленные, расположены по спирали, в основании сращены между собой и образуют хорошо или слабовыраженную трубку.

Андроцей многочисленный, тычинки, как и листочки околоцветника, расположены по спирали. Гинецей паракарпный, количество плодолистиков варьирует от трех до неопределенного числа. У большинства кактусовых завязь нижняя, а у некоторых переский — полунижняя.

Практически все кактусовые — перекрестноопыляемые растения. Цветки опыляются пчелами, шмелями, жуками, муравьями, мухами, а также птицами и летучими мышами. Только у видов рода Фрайлея (*Frailea*) образуются клейстогамные цветки и происходит самоопыление.

Плоды у кактусовых ягодообразные, величиной от 1 до 10 см, сочные или сухие. Плоды имеют различные приспособления к распространению (яркую окраску, сочные и липкие плодоножки, волоски, колючки) и распространяются насекомыми, птицами, животными.

В местах естественного произрастания кактусы широко используются как пищевые, лекарственные, кормовые растения.

Многие виды кактусов, не имеющие колючек и глохидий, — ценные кормовые растения. В результате селекционной работы получены безглохидиевые виды опунций.

Стебли различных видов кактусов используются для изготовления легкой мебели, окон, дверей. Колючие кактусы применяют для устройства живых изгородей.

Во многих странах мира кактусы получили широкую известность как оранжерейные и комнатные растения.

Из кактусов с утолщенными стеблями выращивают некоторые виды опунций (*Opuntia*). Из кактусов, не имеющих колючек, широко распространены в культуре гибридные формы зигокактуса и эпифиллюма с листовидными, хорошо разветвленными стеблями и крупными цветками красной, розовой, реже белой окраски. Прекрасно чувствует себя в комнатной культуре шлюмбергера усеченная, названная «декабристом». Она имеет красивые поникающие темно-розовые цветки и цветет в зимний период, когда цветущих растений мало.

Семейство Гвоздичные (*Caryophyllaceae*)

Семейство Гвоздичные насчитывает около 2000 видов, относящихся к 80 родам (рис. 25). Подавляющее большинство видов — многолетние травянистые растения. Реже встречаются однолетники или двулетники (тысячеголов испанский — *Vaccaria hispanica*, куколь обыкновенный — *Agrostemma githago*) и еще реже — невысокие кустарники (виды рода Шидея — *Schiedea* — эндемики Гавайских островов). Представители семейства распространены практически по всему земному шару, но наиболее разнообразно они представлены в Средиземноморье. Гвоздичные произрастают в различных географических широтах (от Арктики до Антарктики, где обнаружен один вид — *Colobanthus quitensis*), в различных климатических зонах (от тундры до пустыни) и встречаются в различных биотопах. Среди гвоздичных преобладают мезофильные виды, произрастающие на лугах (горичвет кукушкин — *Coronaria flos-cuculi*, смолка обыкновенная — *Viscaria vulgaris*, гвоздика травянка — *Dianthus deltoides* и др.), в лесах разного типа (звездчатка злаковидная — *Stellaria graminea*, дрема двудомная — *Melandrium dioicum*, ясколка обыкновенная — *Cerastium holosteoides*, мягковолосник водный — *Myosoton aquaticum*

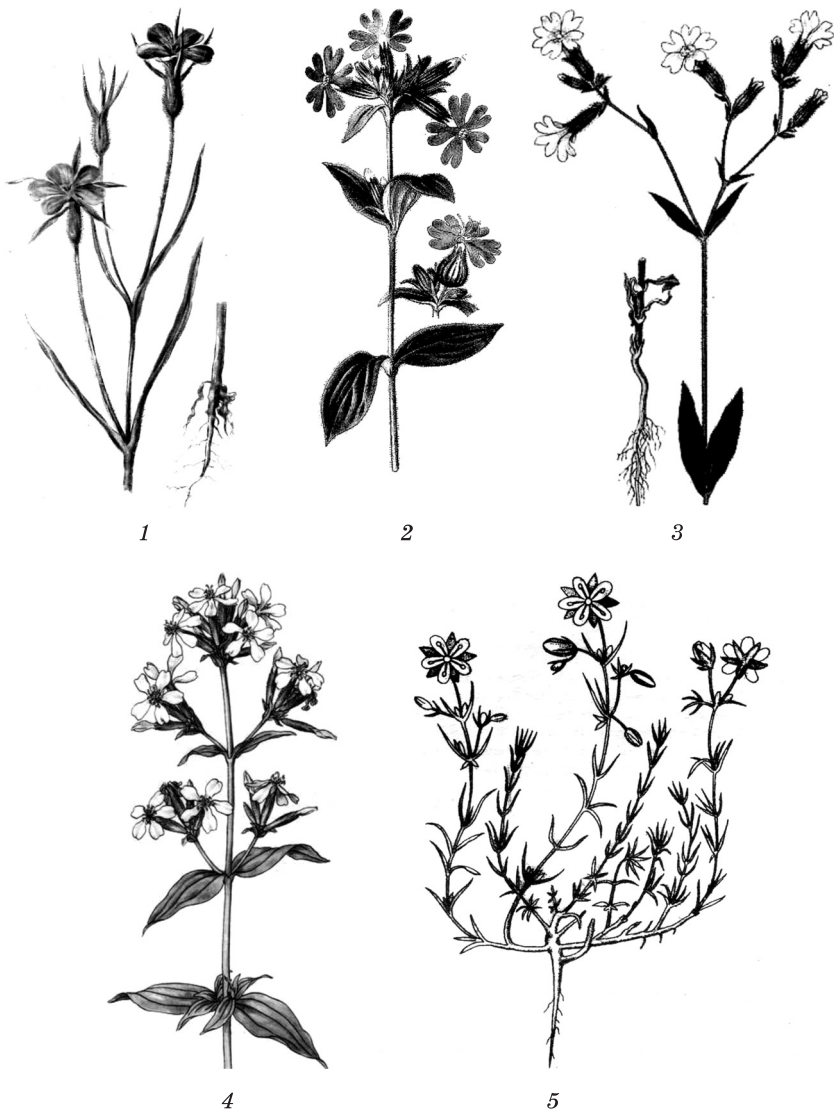


Рис. 25. Семейство Гвоздичные:
 1 — куколь посевной (*Agrostemma githago*); 2 — дрёма двудомная (*Melandrium dioicum*); 3 — дрёма белая (*Melandrium album*); 4 — мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*); 5 — торичник красный (*Spergularia rubra*)

и др.), по песчаным обочинам дорог, вересковым пустошам (качим пучковатый — *Gypsophila fastigiata*, гвоздика Борбаша — *Dianthus borbasii*, мыльнянка лекарственная — *Saponaria officinalis*, торица Морисона — *Spergula morisonii*, грыжник голый — *Herniaria glabra* и др.). Среди гвоздичных есть виды, приуроченные к агрофитоценозам (торица полевая — *Spergula arvensis*, звездчатка средняя, или мокрица, — *Stellaria media*).

У гвоздичных четкие признаки как вегетативных органов, так и репродуктивных элементов (цветка, плодов, семян). Стебли с хорошо выраженными плотными вздутыми узлами, похожими на узлы злаков. Особенно типичны они у растений, имеющих относительно толстые стебли (гвоздика, смолка, дрёма). У растений с тонкими стеблями (дивала многолетняя — *Scleranthus perennis*, грыжник голый — *Herniaria glabra*, мерингия трехжилковая — *Moehringia trinervia*) вздутия узлов развиты слабее. Стебли прямостоячие (эремогоне скальная — *Eremogone saxatilis*, смолевка обыкновенная — *Silene vulgaris*, смолка обыкновенная — *Viscaria vulgaris*) или распростертые (грыжник голый — *Herniaria glabra*, мшанка узловатая — *Sagina nodosa*), неразветвленные (куколь обыкновенный — *Agrostemma githago*, смолёвка поникшая — *Silene nutans*) или сильно ветвистые (волдырник ягодный — *Cucubalis baccifer*, псаммофилиелла постенная — *Psammophiliella muralis*). При сильном разветвлении стебля могут формироваться плотные подушковидные формы тела у некоторых песчанок (песчанка четырехгранная — *Arenaria tetraquetra*), мшанок (мшанка лежащая — *Sagina procumbens*), гвоздик (гвоздика альпийская — *Dianthus alpinus*) или формы перекаати-поле (качим метельчатый — *Gypsophyla paniculata*).

Листья супротивные, простые, цельные, сидячие, без прилистников. Только у представителей некоторых родов (грыжник, торица, торичник — *Spergularia*) формируются маленькие пленчатые прилистники.

Цветки у гвоздичных разной величины и окраски, обоеполые, реже раздельнополые (*Melandrium album* — дрёма белая, *Silene borysthena* — смолёвка днепровская). Крупные цветки одиночные (гвоздика садовая — *Dianthus caryophyllus*, куколь обыкновенный — *Agrostemma githago*), более мелкие собраны в соцветия дихазии, которые формируют сложные кисти или щитки. Сложные соцветия могут быть рыхлыми (волдырник ягодный — *Cucubalis baccifer*, звездчатка дубравная — *Stellaria nemorum*) или

плотными (гвоздика бородатая — *Dianthus barbatus*, зорька халкедонская — *Lichnis chalconica*).

Цветки актиноморфные с двойным, реже простым чашечковидным околоцветником (роды Грыжник, Дивала). Цветки с двойным околоцветником пятичленные, полные, т. е. элементы цветка образуют пять кругов (круг чашелистиков, круг лепестков, два круга тычинок, пестик). В пятичленных цветках десять тычинок, причем тычинки наружного круга располагаются против лепестков венчика. Редко встречаются четырехчленные цветки с двойным околоцветником и четырьмя тычинками (мшанка лежащая — *Sagina procumbens*), а также четырехчленные цветки с простым чашечковидным околоцветником и восьмью тычинками (грыжник многобратственный — *Herniaria polygama*).

Гинецей лизикарпный. В образовании пестика принимают участие от двух до пяти плодолистиков, о чем свидетельствует соответствующее число стилодиев. У представителей родов Гвоздика, Тысячеголов, Мыльнянка, Качим два стилодия. У волдырника, смолёвок, дрёмы — три, у куколя, горицвета, смолки — пять. Завязь верхняя с большим количеством семян. Плацентация семян центрально-осевая. Исключения составляют представители родов Грыжник и Дивала, у которых завязи содержат по одной семечке и плацентация париетальная.

Гвоздичные — перекрестноопыляемые растения. У некоторых видов (гвоздика травянка — *Dianthus deltoides*, смолёвка зеленоватая — *Silene chlorantha*) известна протероандрия, что является специальным приспособлением, препятствующим самоопылению. В то же время в хазмогамных (раскрывающихся) цветках при неблагоприятных для перекрестного опыления условиях иногда может происходить самоопыление (куколь обыкновенный). У звездчатки лежащей (*Stellaria procumbens*) наряду с хазмогамными образуются клейстогамные (невзрачные, нераскрывающиеся) цветки, в которых всегда происходит самоопыление. Перекрестное опыление осуществляется преимущественно ночными и дневными бабочками, а у видов, имеющих невзрачные цветки, — ветром.

У большинства представителей плоды — лизикарпные коробочки, вскрывающиеся различным числом створок (пятью у куколя и мшанки узловатой; четырьмя у мшанки лежащей; тремя у торицы и торичника) или зубцов (шестью зубцами у звездчаток; десятью — у ясколок). Редко плоды невскрывающиеся ореховидные (дивала, грыжник) либо ягодообразные (волдырник).

Плоды и семена гвоздичных разнообразны по строению и имеют различные приспособления для распространения. Для многих гвоздичных характерна анемохория (торица Морисона) и зоохория (дивала однолетняя — *Scleranthus annuus*). У мерингии трехжилковой благодаря наличию у семян присемянника наблюдается мирмекохория, а у волдырника ягодного — орнитохория.

В зависимости от морфологических особенностей цветка и вегетативных органов семейства *Caryophyllaceae* делится на три подсемейства: Смолевковые — *Silenoideae*, Мокричные — *Alsinoideae* и Приноготковые — *Paronychioideae*.

У представителей подсемейства *Silenoideae* чашечка сростнолистная с хорошо выраженной трубкой и пятичленным отгибом в виде зубцов различной длины и формы. Лепестки венчика дифференцированы на ноготок, резко суженную часть, находящуюся в трубке чашечки, и отгиб лепестка. У некоторых видов (горичвет кукушкин — *Coronaria Flos-cuculi*, гвоздика песчаная — *Diathus arenarius*) в основании отгиба лепестка образуются рассеченные выросты, так называемый привенчик. Формулы и диаграммы обоеполюх цветков для представителей этого подсемейства практически однотипны, варьирует только число сросшихся плодолистиков, формирующих пестик:

* $K_{(5)}C_5A_{5+5}G_{(5)}$ — цветок куколя;

* $K_{(5)}C_5A_{5+5}G_{(2)}$ — цветок гвоздики.

Редко среди представителей подсемейства *Silenoideae* встречаются растения двудомные (дрёма белая — *Melandrium album*). У них формулы женского и мужского цветков отличаются типом репродуктивных элементов:

♀* $K_{(5)}C_5A_0G_{(5)}$;

♂* $K_{(5)}C_5A_{5+5}G_0$.

У представителей подсемейства *Alsinoideae* чашечка свободная, лепестки венчика без ноготков. Строение и размеры лепестков различны. Они бывают цельными (песчанка — *Arenaria*) или в разной степени расчлененными (ясколка — *Cerastium*, звездчатка — *Stellaria*, мягковолосник — *Myosoton*), короче (песчанка) или длиннее (эремогоне — *Eremogone*) чашечки. У некоторых родов (Дивала — *Scleranthus*) околоцветник простой.

Формулы цветков отличаются от формул цветков предыдущего подсемейства незначительно:

* $K_5C_5A_{5+5}G_{(3)}$ — цветок звездчатки;

* $K_5C_5A_{5+5}G_{(5)}$ — цветок ясколки.

Гвоздичные находят различное применение. Как лекарственное растение в фармакопею ряда стран Западной Европы включе-

на мыльнянка лекарственная, отвар корневищ которой применяют как отхаркивающее средство. В народной медицине ее используют более широко, не только как отхаркивающее, но и как желчегонное, мочегонное, слабительное средство, а также для лечения различных кожных заболеваний.

В корнях и корневищах мыльнянки содержится до 15 % сапонинов, благодаря чему она наряду с другими растениями находит применение как пенообразователь при производстве пива, шипучих напитков, халвы, а также при изготовлении жидких инсектицидных средств, пенообразовательных огнетушителей. Используется мыльнянка и как декоративное растение

Особое место в промышленном и любительском цветоводстве занимает род Гвоздика — *Dianthus*. Гибридные сорта гвоздики садовой (*Dianthus caryophyllus*) занимают ведущее место в промышленном цветоводстве закрытого грунта. В цветоводстве открытого грунта часто используют гвоздику бородатую (*Dianthus barbatus*). В связи с бурным развитием в ландшафтном дизайне особого направления — создания каменистых цветников — стали широко использоваться и низкорослые виды гвоздики (гвоздика травянка — *Dianthus deltoides*, г. перистая — *D. plumarius* и др.). Многие гвоздичные — хорошие медоносы (смолка обыкновенная, горицвет кукушкин, гвоздики пышная и перистая).

Среди гвоздичных есть и ряд злостных сорняков. Особенно широко распространена мокрица, или звездчатка средняя (*Stellaria media*). Этот вид обладает коротким циклом развития, дает за один вегетационный период большое количество семян и несколько поколений и имеет сезонные расы: яровую, озимую и зимующую. Благодаря этому мокрица способна засорять посевы с ранней весны до поздней осени. В то же время мокрица находит применение в народной медицине как обезболивающее средство и используется при лечении суставов.

Не менее злостными сорняками являются и представители рода Торица (*Spergula*). Как и мокрица, торицы дают большое количество семян, часть которых может прорасти вскоре после диссеминации.

До сравнительно недавнего времени большой вред наносил куколь. Семена куколя ядовиты, они содержат гликозид гитагин, обладающий нервно-паралитическим действием. Примесь размолотых семян в муке опасна для человека и животных. В настоящее время в Беларуси куколь стал редким растением. Из-за красивых цветков его иногда выращивают как декоративное растение. В на-

родной медицине куколь применяется как мочегонное, отхаркивающее, противоглистное, кровоостанавливающее средство.

Во флоре Беларуси гвоздичные представлены 23 родами и 61 видом аборигенных и заносных растений.

В Красную книгу Республики Беларусь (2005 г.) занесены волдырник ягодный, гвоздика армериевидная (*Dianthus armeria*), звездчатка толстолистная (*Stellaria crassifolia*), мерингия бокоцветная (*Moehringia lateriflora*).

Семейство Щирицевые, или Амарантовые (*Amaranthaceae*)

Семейство Щирицевые — относительно небольшое семейство подкласса Кариофиллиды, представители которого распространены преимущественно в Африке и Америке. Однако благодаря непреднамеренному заносу, а также интродукции многие виды распространены и на Евроазиатском континенте.

Семейство включает 850 видов из 65 родов. Все амарантовые — светолюбивые растения — обитатели открытых мест. Жизненные формы разнообразны, но преобладают травянистые однолетники. Среди многолетников подавляющее большинство — травянистые растения. Небольшие вечнозеленые деревья представлены видами родов Нототрихиум (*Nototrichium*) и Шанпентьера (*Chanpentiera*) — эндемиками Гавайских островов. Артрерва Лейбница (*Arthraerva leubnitziae*) — единственный стеблевой суккулент — эндемик пустыни Намиб в Южной Африке (рис. 26). Три вида эндемичного для тропической Африки и о. Мадагаскар рода Серикорема (*Sericorema*) являются полукустарниками. Есть полукустарники в австралийском роде Птилотус (*Ptilotus*). Кустарники встречаются у американского рода Гомфрена (*Gomphrena*) (рис. 27) и распространенного в тропиках Америки и Австралии рода Ирзине (*Iresine*).

У большинства видов листья крупные, очередные, длинночерешковые (щирица запрокинутая — *Amaranthus retroflexus*) или сидячие (птилотус возвышенный — *Ptilotus exaltata*), реже мелкие супротивные (*Arthraerva leubnitziae*) (см. рис. 26).

Строение цветков разнообразное, но они у всех представительей мелкие, собраны в дихазальные соцветия, которые, в свою очередь, формируют крупные сложные кистевидные (щирица хвостатая — *Amaranthus caudatus*), головчатые (гомфрена шаровидная — *Gomphrena globosa*) (рис. 27) или гребневидные (целизия гребенчатая — *Celosia argentea* var. *cristata*) соцветия.



Рис. 26. Семейство Щирицевые:
 1 — артрерва Лейбница (*Arthroa leubnitziae*);
 2 — птилотус возвышенный (*Ptilotus exaltata*)



Рис. 27. Семейство Щирицевые:
 1 — щирица запрокинутая (*Amaranthus retroflexus*);
 2 — гомфрена шаровидная (*Gomfrena globosa*)

Цветки актиноморфные с простым пленчатым околоцветником. Листочки околоцветника зеленые или ярко окрашенные (желтые, оранжевые, розовые, красные), но образованы чашелистиками. У амарантовых цветки обоеполые (гомфрена) или однополые (щирица). Растения с однополыми цветками чаще однодомные (щирица хвостатая), реже двудомные (иризине, щирица Палмера).

Пять тычинок расположены между листочками околоцветника, они свободные (щирица, птилотус) или в разной степени срастаются в тычиночную трубку (гомфрена, артрерва).

Пестик образован двумя (гомфрена) или тремя (щирица) сросшимися плодолистиками. Гинецей паракарпный или лизикарпный, завязь верхняя одногнездная.

Возле каждого цветка есть зеленые или ярко окрашенные прицветнички и прицветники.

Амарантовые — перекрестноопыляемые растения. Так как у многих видов в цветках есть различные нектарники, они опыляются насекомыми, которых, кроме нектара, привлекает еще и яркая окраска цветков.

Большинству видов щирицевых свойственны своеобразные сухие плоды — односемянные коробочки, открывающиеся крышечкой (щирицы, целозия). Семена мелкие, блестящие, линзовидные или сферические без эндосперма, но с хорошо развитым периспермом, богатые белком и лизином. Зародыш семени кольцевидно согнутый, расположен на периферии семени и со всех сторон окружает перисперм.

Плоды и семена распространяются путем барохории, зоохории и антропохории. Распространению щирицевых с помощью животных и человека способствуют крючковидные придатки на листочках околоцветника, который остается при плодах. У некоторых видов имеются придатки и на прицветниках.

В настоящее время практическое значение щирицевых невелико, хотя раньше аборигены Южной Америки широко использовали некоторые виды щириц (щирицу хвостатую, щирицу мельчатую) как зерновые культуры. В XIX в. с аналогичной целью в странах Средней Европы выращивали щирицу синиющую (*Amaranthus caesius*). И по сей день, кроме вышеназванных регионов, щирицы как ценные зерновые культуры выращивают в горных районах Китая, Индии, в Гималаях, а также в Восточной Африке.

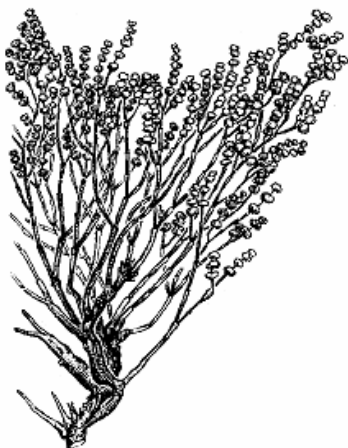
Чаще всего щирицы известны как сорные и декоративные растения. Из декоративных растений широко распространены в промышленном цветоводстве виды рода Иризине, которые характеризуются разнообразной окраской листьев, хорошо поддаются стрижке и используются как бордюрные и ковровые растения. С такой же целью применяются и многочисленные виды альтернантеры. С середины XVI в. в Европе культивируются различные разновидности целозии и амаранта хвостатого (латинские названия рода, транслитерированные на русский язык, обычно используют цветоводы). С XVIII в. в культуре возделывается гомфрена шаровидная, которая используется как сухоцвет для зимних букетов и флористических композиций.

Все виды щириц, которые выявлены на территории Беларуси, являются заносными (адвентивными) видами. Из сорных растений наиболее широко распространена щирица запрокинутая. По железнодорожным и шоссевым насыпям, вдоль дорог, на свалках, пустырях редко встречаются щирицы белая (*Amaranthus albus*), жминдовидная (*A. blitoides*), зеленая (*A. viridis*). Всего в Беларуси отмечено 11 видов рода *Amaranthus*. Вполне вероятно, что число их благодаря непреднамеренному заносу или введению в культуру может со временем возрасти.

Семейство Маревые (*Chenopodiaceae*)

Семейство Маревые по количеству родов превосходит семейство Гвоздичные, но уступает ему по числу видов. В настоящее время в семействе выделяют 105 родов, которые объединяют 1600 видов. Среди маревых преобладают травянистые однолетники: марь — *Chenopodium* (около 250 видов), лебеда — *Atriplex* (около 200 видов), солянка — *Salsola* (около 200 видов) и сведа — *Suaeda* (около 100 видов). Редко встречаются кустарники и полукустарники (анабазис безлистный — *Anabasis aphylla*, хенолеодес арабский — *Chenoleodes arabica*), небольшие деревья (саксаул черный — *Haloxylon aphyllum*) (рис. 28), а три рода — кавказский — Габлиция (*Hablicia*) (рис. 29), австралийский — Рагодия (*Ragodia*) и южноамериканский — Хольмбергия (*Holmbergia*) имеют лиановидные лазающие стебли.

Маревые распространены по всему земному шару. Представители родов Марь, Лебеда практически являются космополитами, однако среди представителей семейства есть и эндемичные роды,



1

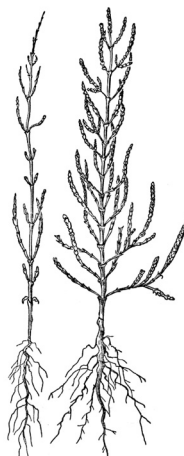


2

Рис. 28. Семейство Маревые:
1 — анабазис безлистный (*Anabasis aphylla*);
2 — саксаул черный (*Haloxylon aphyllum*)



1



2

Рис. 29. Семейство Маревые:
1 — габлиция тамусовидная (*Hablicia tamusoides*);
2 — солерос европейский (*Salicornia europaea*)

а также виды. Так, в Австралии из 130 видов 120 являются эндемиками. В Средней Азии выявлено 16 эндемичных родов, в Северной Америке — 8, в Южной Америке — 3.

Среди маревых много сорных и рудеральных растений, они являются мезофитами. Однако большинство маревых произрастает на аридных и сильнозасоленных территориях и является типичными ксерофитами и галофитами

Под влиянием условий существования у различных представителей семейства сформировались особенности морфологического строения и своеобразный внешний вид. У мезофитов имеются хорошо развитые листья без прилистников. У ксерофитов и галофитов листья редуцированы до чешуй или вообще абортированы (саксаул) и функцию фотосинтеза выполняют стебли. У некоторых солеросов (солерос европейский — *Salicornia europaea*) стебель членистый, а у многих солянок, растущих в пустынях Африки, стебли сильноразветвленные, благодаря чему формируются плотные подушковидные формы тела.

Вегетативные органы маревых, а также элементы цветков покрыты различными волосками: пузыревидными (марь, лебеда), членистыми (солянка), ветвистыми (верблюдка) и т. д. Эти волоски — одно из приспособлений к условиям существования. Они защищают растения от перегрева, уменьшают испарение воды, а также выводят из организма избыток солей. Характер волосков у маревых является таксономическим признаком и имеет большое систематическое значение.

Анатомическое строение стеблей маревых также связано с особенностями их существования. У многих однолетних видов развивается мощная перидерма, что делает их похожими на многолетники (солерос кустарниковый — *Salicornia fruticosa*). Сосудисто-волокнистые пучки расположены не в один круг, как у всех остальных двудольных, а несколькими концентрическими кругами. В силу этого утолщение стеблей происходит атипично, как у древесных однодольных (пальмы, юкки, драцены.)

Корневая система маревых стержневого типа сильноразветвленная, что способствует проникновению корней на большую глубину. У видов некоторых родов (свёкла — *Beta*, бассия — *Bassia*, сведа — *Suaeda*) образуются клубневидные и веретеновидные корни, выполняющие запасную функцию.

Для маревых характерны сложные кистевидные или колосовидные соцветия, состоящие из малоцветковых соцветий — «клубочков».

Цветки у маревых невзрачные с простым чашечковидным, чаще всего пятичленным, околоцветником, обоеполые или однополые. Только у рода Антохламис (*Anthochlamis*) околоцветник окрашен в белый или розовый цвет, хотя образован чашелистиками. У женских цветков шпината (*Spinacia*), терескена (*Ceratoides*) и некоторых других околоцветник абортирован. Среди маревых есть растения однодомные (североамериканский род Саркобатус — *Sarcobatus*), двудомные (*Atriplex*) и полигамные. Тычинок столько, сколько листочков околоцветника. Для всех представителей характерна обдиплостемония.

Гинецей чаще всего из двух сросшихся плодолистиков, реже число их более двух (3—5). Стилодии свободные или у основания сросшиеся в столбик. Завязь верхняя, только у рода *Beta* (свёкла) она полунижняя.

Для большинства маревых характерна анемофилия. Как приспособления к этому типу опыления у растений образуются длинные тычинки и стилодии, выдвигающиеся из цветка, крупные пузыревидные придатки пыльников, которые под действием ветра вибрируют и способствуют вытряхиванию пыльцы, крупные многоцветковые соцветия. У насекомоопыляемых растений (свёкла, марь) образуется особый нектарник — подпестичный диск.

Плоды маревых имеют различное строение. Плоды окружены остающимися листочками околоцветника. Для многих маревых (лебеда садовая — *Atriplex hortensis*, марь белая — *Chenopodium album*) характерны гетерокарпия (различное строение плодов) и гетероспермия (различное строение семян). Чаще плоды нераскрывающиеся с планчатым околоплодником, реже околоплодник открывается крышечкой (свёкла) или сочный, ягодообразный (марь многолистная — *Chenopodium foliosum*). В период плодоношения листочки околоцветника маревых приобретают различную окраску: золотисто-желтую, оранжевую, красную, что делает растения в это время весьма декоративными.

Так как у многих маревых цветки собраны в соцветия «клубочки», такие соцветия превращаются в соплодия, которые тоже называют клубочками.

Способы распространения плодов и семян различны. Ряд видов имеет жизненные формы «перекати-поле» (солянка южная — *Salsola australis*, марь остистая — *Chenopodium aristatum*, лебеда розовая — *Atriplex rosea*, верблюдка остистая — *Corispermum declinatum* и др.). В этом случае плоды и семена рассеиваются пассивно при «перекатывании» растений. У некоторых растений на

плодах образуются крыловидные придатки (саксаул), пучки волосков (терескен), что способствует анемохории. У многих видов развита зоохория. Сочные плоды распространяются птицами (марь многолистная), колючие, цепляющиеся (шпинат туркестанский — *Spinaceae turkestanica*, бассия иссополистная — *Bassia hyssopifolia*), а также съедобные — различными животными.

Благодаря тому, что многие маревые способны произрастать в экстремальных условиях (высокая сухость воздуха и почвы, засоленность и перегрев субстрата, интенсивная инсоляция и др.), они становятся эдификаторами растительного покрова в пустынях, на горных плато, на пухлых и мокрых солончаках.

Маревые играют различную роль в жизни человека. Среди них есть пищевые, кормовые, лекарственные растения. Среди хозяйственно полезных растений наибольшее значение имеет свёкла обыкновенная (*Beta vulgaris*). В систематическом отношении В. Т. Красочкин подразделяет *Beta vulgaris* на семь подвидов, из которых два подвида — *B. vulgaris* L. subsp. *cicla* L. (мангольд — листовая свёкла) и *B. vulgaris* L. subsp. *rapacea* Krass. (корнеплодная свёкла) — возделываются в культуре. По хозяйственному использованию среди корнеплодной свёклы выделяют столовые, сахарные и кормовые сорта.

В качестве технической культуры наибольшее значение имеет сахарная свёкла, высокоурожайные сорта которой содержат в корнеплодах до 25 % сахара. В Республике Беларусь под эту культуру отведены значительные площади.

Как овощное растение широко используется столовая свёкла, представленная большим количеством сортов. Столовая свёкла с давних пор ценится также как лекарственное растение. Уже в трудах древнегреческого врача Гиппократ (ок. 460—377 г. до н. э.) это растение упоминается как средство для лечения всевозможных заболеваний. Лекарки Киевской Руси рекомендовали использовать свекольный сок для остановки кровотечений, рассасывания опухолей, лечения заболеваний легких, снижения кровяного давления. Не утратила своего лечебного значения свёкла и в наши дни: сок свёклы рекомендуют принимать при авитаминозах, анемии, сердечно-сосудистых заболеваниях, расстройствах желудочно-кишечного тракта.

Особую ценность свёкле придает витамин Р, который обладает способностью повышать эластичность кровеносных сосудов, предупреждать склероз и внутренние кровотечения. Кроме того, содержащиеся в свёкле соли железа, кальция, магния, фосфора, ко-

бальта активизируют процессы кроветворения и регулируют обмен веществ. Бетаин — органическое вещество свёклы — способствует ускорению роста, участвует в образовании холина, который улучшает работу печени и предотвращает ее от жирового перерождения. Пектиновые вещества, содержащиеся в свёкле, подавляют деятельность гнилостных кишечных бактерий.

Листовая свёкла (мангольд), богатая витаминами А, В, С и минеральными солями, как овощное растение в Беларуси используется редко. Этот подвид свёклы первым появился в культуре. Как культурное широко используемое растение мангольд известна с VIII в. до н. э.

Широкое промышленное использование в сельском хозяйстве находят многочисленные сорта кормовой свёклы. Она отличается высокой урожайностью. Корнеплоды отдельных сортов могут достигать 5—7 кг и являются прекрасным кормом для крупного рогатого скота, свиней и других животных.

Ценным витаминоносным растением является шпинат (*Spinacea oleracea*). Кроме витаминов, в нем содержится большое количество белка (34 % от сухой массы), по содержанию которого он уступает только мясу. Поэтому шпинат считается важным диетическим продуктом и рекомендуется для использования при малокровии и истощении организма.

В качестве пищевых овощных растений в разных странах используют некоторые виды лебеды. Во Франции лебеда блестящая (*Atriplex nitens*) используется в квашеном виде, а листья лебеды татарской (*A. tatarica*), молодые побеги лебеды портулаковой (*A. portulacoides*) употребляют в маринованном виде. В пищу используют также различные виды сведы (сведа морская — *Suaeda maritima*, с. высокая — *S. altissima*). Как приправа вместе с корнеплодами, как овощное растение используется солерос европейский (*Salicornia europaea*), также ряд других видов.

Во многих странах мира некоторые мари издавна культивируют как зерновые культуры. В Гималаях выращивают на зерно марь стенную (*Chenopodium murale*), в Южной Америке (Перу, Чили, Боливия, Колумбия) — один из видов мари — киноа (*Chenopodium quinoa*) — чрезвычайно богатое белками, жирами, крахмалом и витамином В. Киноа на корм скоту выращивают также в США, Южной Африке и на о. Шри-Ланка.

Многие мари обладают ценными лекарственными свойствами и используются как в официальной, так и в народной медицине. Из семян южноамериканских марей (марь амброзиевидная —

Chenopodium ambrosioides, м. противоглистная — *Ch. anthelminticum*) получают эфирное масло аскоридол, которое известно как сильное противоглистное средство. Трава мари амброзиевидной под названием «мексиканский чай» применяется при простудных и желудочных заболеваниях.

Из некоторых видов мари (марь белая, м. зловонная — *Ch. vulvaria*) и лебеды (лебеда садовая — *Atriplex hortensis*) получают стойкие красители для окраски тканей и кож, пищевые красители.

Многие виды солянок (*Salsola*) используют для получения соды и поташа.

Ценным инсектицидным растением является инсегек (анабазис безлистный — *Anabasis aphylla*), из которого получают препарат анабазин-сульфат, широко используемый для борьбы с вредителями сельскохозяйственных и декоративных растений.

В аридных областях многих стран, где развито отгонное скотоводство, многие маревые являются ценными кормовыми пастбищными растениями для верблюдов, коз, овец. Для улучшения пастбищ многие засухоустойчивые и солеустойчивые представители семейства вводятся в культуру.

Ряд маревых (саксаул, солянки Рихтера (*Salsola richterii*) и Палецкого — *S. paletziana*) используется с экологической целью — для закрепления сыпучих песков.

Есть среди маревых и декоративные растения. В умеренной зоне культивируют кохию венечную (*Kochia laciniata* var. *trichophylla*). Из-за красивых пестрых листьев иногда разводят марь багрянистую (*Ch. purpurascens*).

В то же время среди маревых много сорных растений из родов Марь и Лебеда. В силу своих биологических особенностей (огромной плодовитости, способности семян длительное время сохранять жизнеспособность, растянутому прорастанию семян, высокой устойчивости к пониженным температурам и т. д.) они являются широко распространенными, злостными, трудно искоренимыми сорняками полей и огородов.

Маревые чрезвычайно экспансивные растения. Во флоре Беларуси, кроме видов мари и лебеды, появились виды родов Хрущевник (*Polycnemum*), Аксирис (*Axyris*), Кохия (*Kochia*), Верблюдка, Солянка, Сведа, которые характерны для степей, солончаков и приурочены к южным районам. В Гомельской области выявлен шпинат туркестанский, ранее этот вид на территории Беларуси не отмечался.

ПОРЯДОК ГРЕЧИХОЦВЕТНЫЕ (*POLYGONALES*)

Монотипный порядок, близкий к порядку *Caryophyllales*, но отличающийся от него наличием в семенах эндосперма, а не перисперма, а также особой модификацией лизикарпного гинецея. У представителей порядка в пестике редуцируется колонка и в одногнездной завязи развивается одна ортотропная крассинуцеллярная семяпочка с двумя интегументами.

Семейство Гречишные (*Polygonaceae*)

Характерная особенность семейства — наличие раструба (сросшихся пленчатых прилистников), который у разных видов имеет разную форму и величину и в большей или меньшей степени охватывает основание каждого междоузлия. Исключение составляет род Эригонум (*Eriogonum*), распространенный в западных районах Северной Америки и Мексики. У представителей этого рода раструбов нет.

Семейство Гречишные насчитывает от 30 до 35 родов, очевидно, эти цифры неокончательные, так как в последние годы в связи с критической обработкой разных таксонов семейства и появлением новых данных выделяются новые роды и даже виды. Так, род Горец (*Polygonum*) разделен и из него выделены роды Спорыш (*Polygonum*), Горец (*Persicaria*), Змеевик (*Bistorta*), Рейнуртия (*Reynouria*), Гречишка (*Fallopia*), Таран (*Aconogon*). Нельзя считать точно установленным и число видов. В настоящее время насчитывают около 1000 представителей семейства (рис. 30—33).

Гречишные распространены по всему земному шару, где занимают различные экологические ниши. Представители семейства произрастают не только на равнинных пространствах, но и в горных районах, как кисличник двупестичный (*Oxyris digina*) (рис. 33), встречающийся по скалистым и каменистым местам в Заполярье, или ревеня благородный (*Rheum nobile*), который в Восточных Гималаях достигает высоты 5100 м над уровнем моря.

Подавляющее большинство гречишных — мезофиты (щавель кислый — *Rumex acetosa*, горец развесистый — *Persicaria lapathifolia*, змеевик большой — *Bistorta major*). Есть мезогигрофиты (спорыш многолистный — *Polygonum foliosum*), типичные гидрофиты (горец земноводный — *Persicaria amphibia*) и типич-

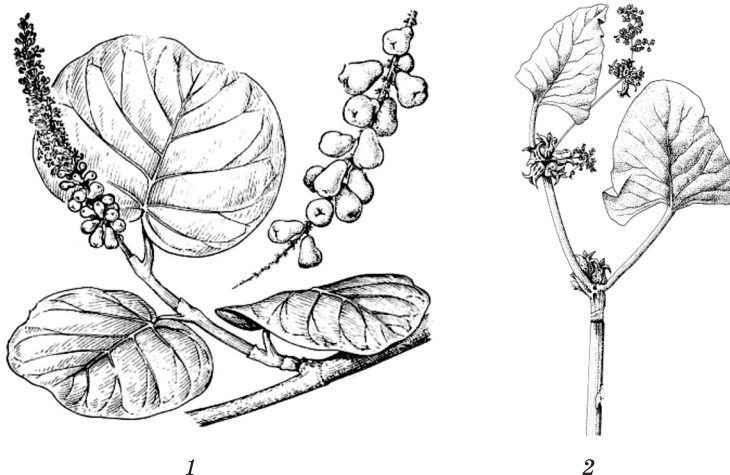


Рис. 30. Семейство Гречишные:

1 — кокколоба ягодоносная (*Coccoloba unifera*); а — побег, б — плоды;
2 — эмекс колючий (*Emetex spinosa*)



Рис. 31. Семейство Гречишные:

1 — спорыш птичий (*Polygonum aviculare*);
2 — горец перечный (*Persicaria hydropiper*)

ные ксерофиты, растущие на слабозакрепленных песках (спорыш морской — *Polygonum maritimum*, виды рода Джужгун — *Calligonum*).

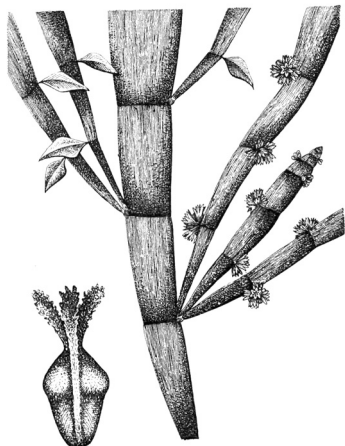


Рис. 32. Семейство Гречишные:
горец бальджуанский (*Polygonum baldschuanicum*):
1 — общий вид растения; 2 — цветок

Среди гречишных нередки и растения-галофиты, распространенные по солонцам и солонцеватым местам (спорыш солонцеватый — *Polygonum salsugineum*, с. тонкий — *P. gracilis*).

Жизненные формы гречишных разнообразны. В умеренных широтах преобладают травянистые однолетники (горец малый — *Persicaria minor*, спорыш птичий — *Polygonum aviculare*, гречишка вьюнковая — *Fallopia convolvulus*) и многолетники (горец земноводный — *Persicaria amphibia*, щавель густой — *Rumex confertus*, ревень обыкновенный — *Rheum rhabarbarum*). В южных широтах, в субтропиках и тропиках встречаются полукустарники и кустарники (мюленбекия охватывающая — *Muehlenbeckia complexa*, курчавка кустарниковая — *Atraphaxis frutescens*, джужгун безлистный — *Calligonum aphylla*), а также небольшие деревья от пяти (*Coccoloba unifera*) до двадцати метров (*Coccoloba pubescens*) высотой. Изредка встречаются лианы (горец бальджуанский — *Polygonum baldschuanicum*).

У большинства гречишных листья хорошо развиты и расположены поочередно. У растений, обитающих в крайне засушливых регионах, листья редуцированы, функцию фотосинтеза выполняют типичные зеленые (джужгун безлистный) или метаморфизированные и превращенные в филлокладии (мюленбекия плосковеточная — *Muehlenbeckia platyclados*) стебли.



1



2

Рис. 33. Семейство Гречишные:

1 — мюленбекия плосковеточная (*Muehlenbeckia platyclados*);

2 — кисличник двупестичный (*Oxyris digina*)



1



2

Рис. 34. Семейство Гречишные:

1 — гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*);

2 — гречиха татарская (*Fagopyrum tataricum*)

Цветки гречишных мелкие, собраны в редкие (*Fallopia convolvulus*, горец перечный — *Persicaria hydropiper*) или плотные (*Persicaria amphibia*) колосовидные, а также густые метельчатые (щавель курчавый — *Rumex crispus*, ревень рапонтиковый — *Rheum raponticum*, гречиха татарская — *Fagopyrum tataricum*) или щитковидные (гречиха съедобная — *Fagopyrum esculentum*) соцветия. У всех представителей семейства цветки актиноморфные с простым венчиковидным или чашечковидным околоцветником. Число листочков околоцветника варьирует. У многих представителей (щавель курчавый — *Rumex crispus* и др.) околоцветник трехчленный, двухкруговой, а у оксирии, гречихи татарской, спорыша птичьего он состоит из пяти листочков, расположенных в один круг. Как правило, цветки обоеполые, однако среди щавелей (щавель кислый — *Rumex acerosa*, щ. малый — *R. acetosella*, щ. пирамидальный — *R. thyrsoiflorus*), рейннутрий (рейнутрия сахалинская — *Reynoutria sachalinensis*) есть виды с раздельнополыми цветками, развивающимися на разных особях (растения двудомные). Количество тычинок варьирует незначительно, причем тычинки расположены в один круг. У растений с трехчленным двухкруговым околоцветником образуется шесть тычинок, у растений с пятичленным околоцветником тычинок восемь. Гинецей сформирован двумя или тремя сросшимися плодолистиками, в зависимости от этого плоды приобретают разную форму.

Гречишные — перекрестноопыляемые растения. Перенос пыльцы осуществляется ветром (щавели) или насекомыми (горцы, гречиха, ревень). Как приспособление, препятствующее самоопылению, у многих насекомоопыляемых растений развита гетеростилия. Насекомые посещают цветки гречишных преимущественно из-за нектара, который выделяется нектарниками, расположенными в основании тычинок, или нектарными дисками у основания завязи. Особенно хорошие медоносы — гречиха и горец земноводный.

Плоды гречишных — плоские или трехгранные семянки (иногда их называют орешками), заключенные в остающиеся при плодах листочки околоцветника. Семена с хорошо развитым эндоспермом.

Остающиеся при плодах листочки околоцветника способствуют распространению плодов и семян. Для многих гречишных характерна анемохория. У курчавки (*Atraphaxis*) анемохорными приспособлениями служат сильно разросшиеся листочки околоцветника. У анемохорных видов, у которых плоды не заключены в околоцветник (ревень — *Rheum*, джужгун — *Calligonum*), раз-



Рис. 35. Семейство Гречишные:
1 — щавель малый (*Rumex acetosella*);
2 — щавель кислый (*Rumex acetosa*)

личные крыловидные придатки образуются как выросты околоплодника. Для некоторых щавелей, растущих возле воды, присуща гидрохория. У них на листочках околоцветника образуются особые выросты — «желвачки», состоящие из воздухоносной паренхимы (аэренхимы). У древесных растений неотропического рода Кокколоба околоцветник при зрелых плодах разрастается, становится мясистым, ярким, что способствует орнитохории и зоохории. Мермекохория встречается редко, она выявлена у горца головчатого (*Polygonum capitatum*), плоды которого имеют придатки, богатые жирными маслами, что и привлекает муравьев.

У гречишных, обитающих в арктических районах и в горах, где условия для нормального формирования семян неблагоприятны, распространено вегетативное размножение в виде вивипарии (живорождения). Так, у горца живородящего (*Polygonum viviparum*) в основании соцветия образуются особые почки, которые уже на растении начинают формировать корни, а при попадании на субстрат быстро укореняются и развиваются в новое растение.

Практическое значение гречишных велико. Как пищевое и медоносное растение широко используется гречиха посевная. Родина гречихи — Гималаи и Тибет, однако в древней Руси она была известна как крупяная культура уже в XV в.

Многие виды находят широкое применение как дубильные растения, так как у них во всех частях растения содержатся таниды. Наибольшее количество танидов (35 %) содержится в одном из видов щавеля — Канегре (*Rumex hymenoccephalos*), естественно произрастающем в Мексике и юго-западных районах Северной Америки. Хорошими танидоносами являются и некоторые щавели, растущие на Евро-Азиатском континенте (щавель пирамидальный — *Rumex thyrsoiflorus*, щ. тьяншанский — *R. tianschanicum*), а также некоторые виды горцев (таран дубильный — *Polygonum cariarium*) и все виды ревеня.

Ревень используется как овощное растение благодаря высокому содержанию в черешках листьев яблочной и лимонной кислоты, витаминов А и С, а также солей железа и калия. Как овощные растения во многих странах употребляются листья щавелей кислого и пирамидального. В Индии аналогично щавелю употребля-



Рис. 36. Семейство Гречишные:

- 1 — джужгун безлистный (*Calligonum aphyllum*) (ветви с плодами);
2 — джужгун голова медузы (*Calligonum caput-medusae*) (ветви с плодами)

ют многие виды горца (горец бородатый — *Polygonum barbatum*, г. голый — *P. glabrum*, г. топяной — *P. stagninum*). В Индокитае в качестве салата используют листья горца войлочного (*P. tomentosum*), а в Японии употребляют «как спаржу» ростки многолетнего вида рейнутрии японской (*Reynoutria japonica*).

Как лекарственные растения в китайской и тибетской медицине с незапамятных времен используются различные виды ревеня. В научной медицине многих стран используется водяной перец (*Polygonum hydropiper*). В отечественной медицине экстракт его входит в состав противогеморройных свечей «Анестезол». Горец змеиный, или змеевик большой (*Bistorta major*), применяют как вяжущее средство при воспалениях слизистой оболочки ротовой полости и внутрь при желудочно-кишечных расстройствах. Он входит в состав многих желудочных чаев. Настой травы спорыша (*Polygonum aviculare*) эффективно применяют при заболеваниях почек и мочевого пузыря. При продолжительном использовании спорыш способствует выведению камней.

Из различных видов гречишных получают великолепные стойкие естественные красители. Горец красильный (*Polygonum tinctorium*) дает синюю краску — индиго, щавель конский (*Rumex confertus*) — желтую, щавель абиссинский (*Rumex abyssinicum*) — красную.

Как декоративные растения гречишные используют нечасто. Изредка выращивают рейнутрию сахалинскую как фоновое растение, перед которым на переднем плане высаживают более низкорослые красиво цветущие виды. Очень редко как декоративные культивируются горец восточный (*Persicaria orientalis*) с яркими розово-малиновыми соцветиями и таран Вейриха (*Aconogonum weyrichii*) с красивыми метельчатыми соцветиями из беловатых мелких цветков.

В Республике Беларусь семейство *Polygonaceae* представлено восьмью родами и 43 видами. В связи с интродукцией или преднамеренным заносом число видов может увеличиться.

ПОДКЛАСС ГАМАМЕЛИДИДЫ (НАМАМЕЛИДИДАЕ)

Преимущественно древесные растения — деревья и кустарники. Сосуды обычно имеются, с лестничными или реже простыми перфорациями. Пластиды ситовидных элементов обычно S-типа. Листорасположение очередное, реже супротивное или мутовча-

тое. Цветки мелкие, циклические, обоеполые или однополые, часто безлепестные или вообще без околоцветника, собраны в различные типы соцветий. Гинецей синкарпный или реже апокарпный, иногда псевдомономерный. Плоды сухие, различных типов. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный.

Подкласс включает около 20 порядков и семейств, более 1600 видов.

Гамамелидиды представляют очень древнюю группу двудольных растений. Некоторые наиболее примитивные семейства подкласса имеют много общих черт с магнолиидами. Имеются черты сходства с примитивными диллениидами и розидами, однако многие представители гамамелид сильно специализированы. Главным направлением их эволюции был переход от энтомофилии к анемофилии.

ПОРЯДОК ТРОХОДЕНДРОЦВЕТНЫЕ (*TROCHODENDRALES*)

Троходендрозветные — это вечнозеленые или листопадные деревья. Сосуды отсутствуют, водопроводящие элементы представлены исключительно трахеидами. Листья очередные, простые, цельные, с прилистниками или без них. Цветки мелкие, собраны в кистевидные или метелковидные соцветия, обоеполые или полигамные, обычно актиноморфные. Околоцветник простой (чашечковидный) или отсутствует. Тычинок четыре или они многочисленны, свободные. Гинецей гемисинкарпный, из 4—17 сросшихся боковыми краями плодолистиков со свободными стилодиями. Завязь полунижняя. Плод — гемисинкарпная многолистовка. Семена с хорошо развитым эндоспермом и маленьким прямым зародышем.

К порядку относятся два монотипных семейства (включающие в свой состав по одному роду и одному виду каждое) — Тетрацентровые (*Tetracentraceae*) и Троходендрозветные (*Trochodendra-ceae*). Некоторыми исследователями они объединяются в одно семейство.

Троходендрозветные по многим признакам занимают промежуточное положение между представителями порядков Магнолиецветные (*Magnoliales*) и Гамамелисоцветные (*Hamamelidales*). Их систематическое положение достаточно изолировано.

Семейство Троходендровые (*Trochodendraceae*)

Троходендровые являются монотипным семейством и включают один род и один вид — Троходендрон японский (*Trochodendron aralioides*), который распространен в широколиственных вечнозеленых тропических лесах Восточной Азии от Южной Кореи и Японии до Тайваня (рис. 37).

Троходендрон — вечнозеленое дерево до 25—30 м высотой (иногда произрастает в виде высокого кустарника), только с удлиненными побегами (укороченные побеги отсутствуют). Водопроводящие элементы ксилемы представлены длинными лестничными и поровыми трахеидами с окаймленными порами. Сосуды отсутствуют. Это считается примитивным признаком, который редко встречается у двудольных растений. Паренхимные лучи гетерогенные. Аксиальная древесная паренхима диффузная (апотрахеаль-

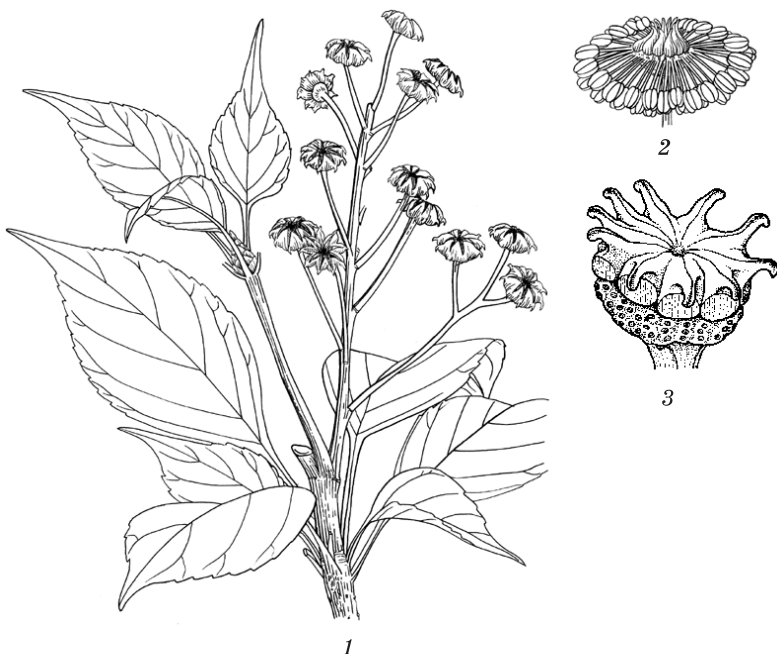


Рис. 37. Семейство Троходендровые:
троходендрон японский (*Trochodendron aralioides*):
1 — внешний вид плодоносящего побега; 2 — цветок; 3 — плод

ная). Узлы от многолакунных до однолакунных (в зависимости от размера листьев). Почки крупные, с многочисленными черепитчатыми чешуями.

Листорасположение спиральное, но на верхушках конечных побегов листья тесно сближены и образуют ложные мутовки. Листья простые, цельные, голые, кожистые, черешчатые, без прилистников. Листовая пластинка яйцевидная или широколанцетная, в верхней части по краю городчато-пильчатая, обычно до 12 см длиной и 7 см шириной. Жилкование перистое. Черешок листа с тремя сосудистыми пучками. В листьях, реже в других частях растения, содержатся удлиненные и часто ветвящиеся идиобласты. Устьичные комплексы латероцитные (с двумя подковообразными побочными клетками, образующими кольцо вокруг замыкающих клеток).

Цветки 1—2 см в диаметре, обоеполые, изредка полигамные, на длинных цветоножках. Собраны по 10—30 в короткие, верхушечные прямостоячие кистевидные или метелковидные рацемозные соцветия, заканчивающиеся конечным цветком. Цветоножка с прицветником и несколькими прицветничками. Околоцветник отсутствует (рудиментарные листочки околоцветника обнаруживаются на начальных стадиях развития цветка).

Тычинок 40—70 и более, расположенных по спирали (по другим данным они расположены в несколько кругов) и прирастающих основаниями нитей к нижней части плодолистиков. Пыльники вскрываются продольными створками, латрорзные, с небольшим остроконечием на верхушке. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна двуклеточные, мелкие, округлые, трехкольчатые. Опыление энтомофильное.

Пестиков чаще всего 6—11, однако их количество может варьировать от 4 до 17. Гинцей гемисинкарпный, пестики сросшиеся с боков и свободные в верхней части. На спинной части плодолистиков наблюдается обильное выделение нектара. Пестики расположены в один круг. Завязь с многочисленными (15—30) анатропными, битегмальными, крассинуцелятными семязачатками, расположенными вдоль брюшного шва. Стилодии короткие, отогнутые наружу, с низбегающим рыльцем. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм целюлярный.

Плод — гемисинкарпная многолистовка около 1 см в диаметре, отдельные элементы которого срастаются между собой с бо-

ков. Семена с хорошо развитым эндоспермом и маленьким прямым зародышем. Семядолей две.

Характерно наличие проантоцианидов и флавоноидов (кверцетина и кемферола).

Троходендрон изредка культивируется (с 1894 г.) в качестве декоративного растения в странах, где температура самого холодного месяца не опускается ниже 0 °С.

Отсутствие сосудов у троходендровых обычно считается первичным признаком, на основании чего их часто рассматривают как одну из наиболее примитивных групп двудольных растений. Изолированное положение семейства подтверждается молекулярными данными, которые, однако, свидетельствуют о большей эволюционной продвинутости этого семейства (при этом отсутствие сосудов у них возможно вторично).

ПОРЯДОК БУКОЦВЕТНЫЕ (*FAGALES*)

Деревья, реже кустарники и кустарнички. Листья очередные, простые, от цельных до перисто-лопастных, с рано опадающими прилистниками. Цветки в редуцированных дихазиях, мелкие, невзрачные, однополые. В цветках часто имеются рудименты органов противоположного пола. Растения однодомные или редко двудомные. Околоцветник простой, сильно редуцирован, из шести более или менее сросшихся листочков. Тычинок 4—40, большей частью 6—12. Гинецей синкарпный, из трех плодолистиков, реже из 5—9 (12) плодолистиков, завязь нижняя. Женские цветки окружены у основания чашевидной плюской. Плод — односемянный орех. Семена без эндосперма, с крупным зародышем. Порядок включает два семейства: Буковые (*Fagaceae*) и Нотофагусовые (*Nothofagaceae*).

Семейство Буковые (*Fagaceae*)

Семейство насчитывает 7—12 родов и около 1000 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и умеренных странах преимущественно Северного полушария (в Южной Америке и Юго-Восточной Азии пересекает экватор), но отсутствующих в тропической и Южной Африке и большей части Южной Америки. Самым примитивным родом, по-видимому, являет-

ся бук (*Fagus*), который распространен исключительно во внетропических странах Северного полушария. Хотя *Fagaceae* имеют, скорее всего, внетропическое происхождение, дифференциация семейства происходила главным образом в Юго-Восточной Азии, где сосредоточено наибольшее разнообразие его представителей.

Вечнозеленые или листопадные деревья, достигающие в высоту 40—50 м, реже кустарники и кустарнички, не превышающие 30—40 см (каштан ольхолистный — *Castanea alnifolia*).

Листья очередные, редко мутовчатые (тригонобаланус мутовчатый (*Trigonobalanus verticillata*)), простые, перисто-нервные, цельные или расчлененные, с линейными, обычно рано опадающими прилистниками. У некоторых видов дуба (*Quercus*) встречается гетерофиллия. Устьичные комплексы обычно аномоцитные. Узлы трехлакунные.

Членики сосудов с лестничной и простой (бук, каштан (*Castanea*) и кастанопсис (*Castanopsis*)) или чаще с простой перфорацией. Поровость боковых стенок промежуточная, супротивная или реже очередная. Древесинная паренхима диффузная или в тонких полосках. Лучи гомогенные или слегка гетерогенные. Волокна с простыми или окаймленными порами.

Цветки мелкие, невзрачные, актиноморфные, циклические, безлепестные, однополые, или некоторые из них обоеполые, с простым чашечковидным околоцветником из 4—7 (чаще 6) чешуевидных, более или менее сросшихся листочков, расположенных в два круга. Околоцветник наиболее развит в мужских цветках рода *Fagus*. Цветки одиночные, обычно собраны в более или менее редуцированные дихазии. Дихазии собраны в однополые сережковидные или головчатые соцветия. Растения однодомные.

Мужские дихазии собраны в сережковидные или реже головчатые соцветия. В мужских цветках от 4 до 40 тычинок, но чаще их 6—12, расположенных в два круга. Тычиночные нити свободные, тонкие. Пыльники интрорзные, вскрываются продольно. Микроспорогенез симультанный. Тапетум секреторный. Пыльцевые зерна двуклеточные. Оболочка пыльцевых зерен обычно трехкошпчатая или трехкошпоратная. В мужских цветках некоторых родов имеется рудиментарный гинецей, особенно крупный у литокарпуса (*Lithocarpus*). Опыление анемофильное или вторично-энтомофильное (*Castanea*, *Lithocarpus*).

Женские дихазии состоят из одного или нескольких (1—7) цветков и окружены у основания чашевидной плюской. Плюска

образована видоизмененными конечными стерильными укороченными ветвями цимозного соцветия и обычно снабжена видоизмененными прицветниками в виде чешуек, шипов, бугорков, щетинок. Число лопастей плюски обычно зависит от числа цветков в дихазии. Строение плюски у буковых — важный систематический признак. Гинецей синкарпный, состоящий из трех плодолистиков, но у *Castanea* из 6 или иногда даже 7—9 плодолистиков, у некоторых видов рода *Lithocarpus* очень редко из 5—6 плодолистиков. Завязь нижняя, 3-, реже 6- (5, 7—9)-гнездная, с двумя висячими семязачатками в каждом гнезде (обычно из двух семязачатков развивается только один). Стилодии свободные. Семязачатки анатропные или гемитропные, с двойным интегументом, крассинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Обычна халазогамия. Эндосперм нуклеарный. В женских цветках иногда имеются недоразвитые тычинки.

Плод — односемянный орех (у многих видов называется желудем) с кожистым или твердым околоплодником, полностью или частично заключенный в плюску. Распространение плодов осуществляется животными, а также водой. Семена с крупным зародышем и без эндосперма.

В семействе выделяют от двух до четырех подсемейств. Отличительные признаки подсемейств — строение соцветий, мужских и женских цветков, плюски и плодов.

В Беларуси естественно произрастает два вида рода *Quercus*. Некоторые виды встречаются в культуре.

К подсемейству **Буковые (*Fagoideae*)** относится только один род — *Fagus*. Этот род включает 8—10 видов, распространенных в умеренных, субтропических и тропических (в горах) регионах Северной Америки, Европы, Западной, Восточной и Юго-Восточной Азии. Это листопадные деревья до 40—50 м высотой, с гладкой сероватой корой. Листья широкоэллиптические, цельные, цельнокрайные или зубчатые. В молодом возрасте легко дают поросль от пня, некоторые виды образуют корневые отпрыски.

Цветение бука происходит одновременно с распусканием листьев.

Тычиночные цветки собраны в головчатые соцветия, расположенные на длинных цветоножках. Мужские цветки с 4—7-лопастным, сильноредуцированным околоцветником и 6—16 тычинками. Иногда наблюдается рудиментарная завязь.

Пестичные цветки с 4—7-лопастным, сильноредуцированным околоцветником, сросшимся с нижней завязью, располагаются по два в неполных дихазиях (центральный цветок дихазия редуцирован), окруженных четырехлопастной плюской. Женские цветки с трехгнездной завязью и тремя стилодиями. Оплодотворение происходит спустя 2—3 недели после опыления. Плюска полностью охватывает плоды (которых обычно два), одревесневающая, несет шиповидные выросты. Плоды — трехгранные острорребристые орехи 10—15 мм длиной, созревают на первый год.

Многие виды бука — важные лесообразующие породы. В буковых лесах (букняках) летом кроны пропускают очень мало света, в нижних ярусах почти полностью отсутствует подлесок, а напочвенный покров представлен в основном эфемероидами. Древесина бука белая или красноватая, твердая, легко колется, характеризуется высокой устойчивостью в воде. Широко используется в строительстве (особенно для подводных сооружений), внутренней отделке помещений, для производства шпал, бочек, колес, музыкальных инструментов, в машинном производстве. Очень ценятся буковые дрова и древесный уголь. Плоды многих видов используются в пищу и на корм скоту. В сыром виде в большом количестве вредны (так как содержат ядовитые органические соединения, например алкалоид фагин). В поджаренном — съедобны и могут быть использованы для приготовления суррогата кофе. Из плодов получают полувысыхающее желтое масло, которое применяется для пищевых и технических целей. Плоды и побеги бука — хороший корм для диких животных и домашнего скота.

Наиболее широким распространением характеризуется бук лесной, или европейский (*Fagus sylvatica*), распространенный в центральной и западной частях Восточной Европы, странах Средиземноморья (рис. 38). Широко культивируется во многих регионах и за пределами естественного ареала. Является ценной технической и орехоплодной породой. Древесина используется для изготовления гнутой мебели, производства смолы, дегтя и креозота, применяется в пивоваренной промышленности. Бук очень декоративен. Это одна из лучших пород для садов и парков. Ценится монументальностью облика, красивой осенней окраской листьев в желтый и желто-коричневый цвета. Хорошо переносит стрижку. Длительное время культивируется в Беларуси (преимущественно в южной части республики, так как в морозные зимы

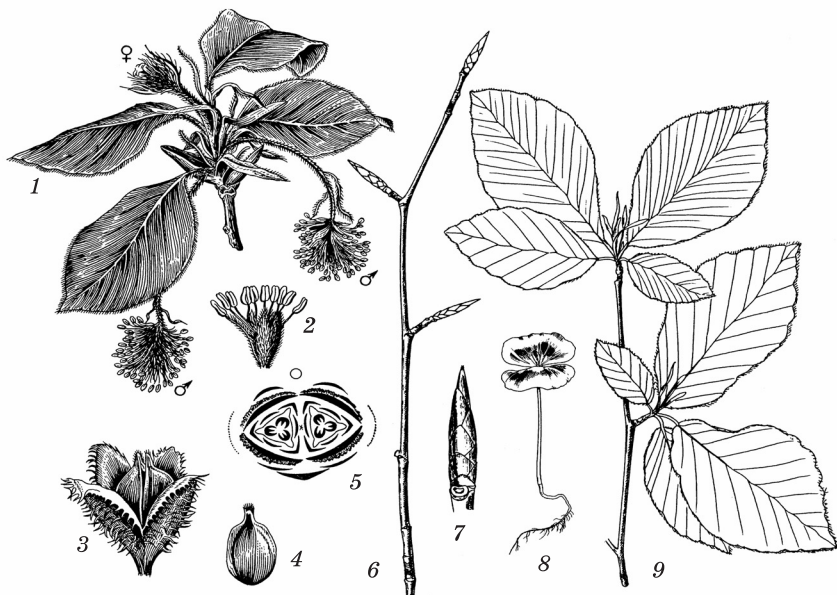


Рис. 38. Семейство Буковые:
 бук лесной (*Fagus sylvatica*):

- 1 — цветущий побег с мужскими и женскими соцветиями;
 2 — мужской цветок; 3 — плюска с орехами; 4 — орех;
 5 — диаграмма женского дихазия; 6 — побег в безлистном состоянии;
 7 — вегетативная почка; 8 — проросток; 9 — облиственный вегетативный побег

иногда подмерзает). Для введения в широкую культуру необходим отбор зимостойких рас. К почвам нетребователен, но влаголюбив. Отличается высокой теневыносливостью. Устойчив к вредителям и болезням. Возмужалость наступает поздно, в 20—40 лет, а в насаждениях — после 50 лет. Долговечность — до 500 лет. Цветет в конце апреля сразу после распускания листьев. Плодоносит с сентября, обильно, через 3—6 лет. Плоды созревают в начале осени. В условиях Беларуси иногда образует самосев. Известны многочисленные садовые формы с пестролистной, темно-пурпурной окраской листьев, колоновидной и плакучей кроной, перисто-лопастной и линейной листовой пластинкой, а также другие, однако в Беларуси они пока встречаются редко. Кроме бука лесного, в Беларуси интродуцированы бук крупнолистный (*Fagus grandifolia*) и бук восточный (*F. orientalis*).

К подсемейству **Тригонобаланусовые** (*Trigonobalanoideae*) относится одноименный род Тригонобаланус (*Trigonobalanus*). К этому роду относятся от одного до трех видов тропических вечнозеленых деревьев, распространенных в северной части Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Этот род иногда делят на три монотипных: Тригонобаланус, Коломбобаланус (*Colombobalanus*) и Форманодендрон (*Formanodendron*).

Подсемейство **Каштановые** (*Castaneoideae*) включает четыре рода: Кастанописис (*Castanopsis*), Хризолепис (*Chrysolepis*), Каштан (*Castanea*) и Литокарпус (*Lithocarpus*).

Почти все виды рода Кастанописис — вечнозеленые деревья, достигающие в высоту 40 м. Около 120—130 видов этого рода широко распространены в Восточной и Юго-Восточной Азии. Иногда являются лесообразующими породами. По внешнему виду напоминают представителей рода Каштан. Плоды многих видов кастанописиса используются в пищу. Древесина широко применяется для строительства. Кора содержит таниды и используется для окраски тканей.

Род Хризолепис (иногда рассматриваемый в составе рода Кастанописис) включает 1—2 вида, распространенных в западных регионах США. Это также крупные вечнозеленые деревья высотой 20—30 м.

Род Каштан насчитывает от 8 до 14 морфологически довольно сходных между собой видов, распространенных в умеренно теплых и субтропических областях Северной Америки, странах Средиземноморья, Восточной и Юго-Восточной Азии. Каштаны — это листопадные деревья до 40 м в высоту или реже кустарники. Листья простые, цельные, ланцетные или широколанцетные, заостренные, до 30 см длиной, по краю зубчатые.

Мужские цветки собраны в 3—7-цветковые дихазии, расположенные в пазухах кроющих чешуй. Дихазии собраны в прямостоячие колосовидные сережки. Тычиночные цветки состоят из 5—6-членного сростного у основания околоцветника и 6—20 тычинок. В мужских цветках нередко бывает рудиментарная завязь.

Женские цветки собраны в 1—3-цветковые дихазии, которые окружены 2—4-створчатой плюсковой. Пестичные цветки состоят из 5—8-надрезного околоцветника, срастающегося с 6—9-гнездной завязью. Стилодиев 6—9. Иногда есть рудиментарные тычинки. Цветки энтомофильные. Цветет каштан после распускания листьев. Шаровидная плюска покрыта колючими ветвистыми иглами,

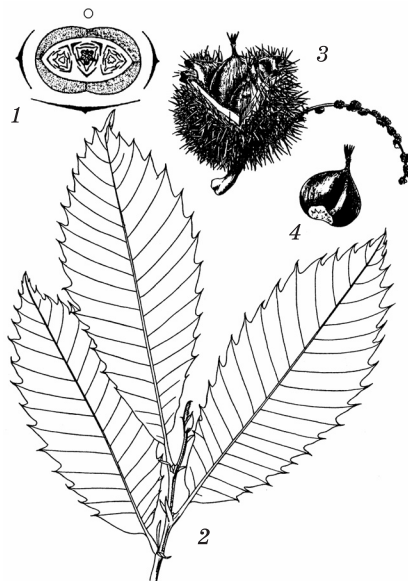


Рис. 39. Семейство Буковые:
 каштан посевной (*Castanea sativa*): 1 — диа-
 грамма женского дихазия; 2 — облиствен-
 ный побег; 3 — плюска с орехами; 4 — орех

полностью заключает в себе плоды, вскрывается 2—4 створками. Плоды (каштаны) созревают на первый год. Плоды большинства видов съедобны и используются в пищу. Многие виды каштанов культивируются как орехоплодные культуры, а также в качестве источника ценной древесины. Являются хорошими медоносами и декоративными породами.

Каштан съедобный, благородный, или посевной (*Castanea sativa*) распространен в Южной Европе, Западной Азии, Закавказье и Предкавказье (рис. 39). Широко культивируется во многих странах. Листопадное дерево до 30—35 м высотой. Цветет в июне—июле, плоды созревают в октябре. Плодоносить в лучших условиях роста начинает с 3—5 лет, в насаждениях с 40—50 лет. Растет быстро. Доживает до 500 и более лет. Диаметр ствола наиболее старых деревьев может превышать 10 м. Светолюбив. Ценная орехоплодная культура. Отличается большим сортовым разнообразием. Плоды каштана содержат более 60 % крахмала, до

17 % сахаров, 7 % жирного масла, органические кислоты. Используют как пищевой продукт в сыром, печеном, жареном и вареном виде, как суррогат кофе, какао и шоколада. Из них готовят муку, применяемую в хлебопечении и кондитерском деле, используют для производства спирта, сахара, масла. Очень прочная (прочнее дубовой) древесина с беловатой или светло-коричневой заболонью и темно-коричневым ядром, стойкая к гниению, используется в строительстве, кораблестроении, мебельном и столлярном производстве, для изготовления музыкальных инструментов и токарных изделий. Древесина, кора, листья, плюски богаты дубильными веществами, флавоноидами, тритерпеноидами, органическими кислотами, благодаря чему используются в дубильной промышленности, служат источником черной и бурой краски. Лекарственные препараты из листьев используются как вяжущее, противокашлевое средство, обладают кровоостанавливающими свойствами, применяются для лечения лихорадки и малярии. Каштан — одна из наиболее декоративных пород для озеленения. В Беларуси вид испытывается давно, однако по причине недостаточной зимостойкости распространения не получил. В холодные годы подмерзает, восстанавливается и часто растет порослью в виде куста. Плодоносящие деревья есть в южной части республики, например в г. Бресте.

В быту каштаном часто ошибочно называют конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum*), который относится к семейству Конскокаштановые (*Hippocastanaceae*), или Сипиндовые (*Sapindaceae*). Родина конского каштана — Балканский полуостров. Листья конского каштана, в отличие от настоящего, пальчато-сложные, цветки обоеполые, плод — колючая коробочка, которая вместе с семенами отдаленно напоминают колючую плюску и плоды настоящего каштана (*Castanea*). Семена конского каштана несъедобны.

Наиболее крупный род подсемейства Каштановые — Литокарпус, насчитывает от 250 до 340 видов, которые распространены главным образом в тропических, субтропических, реже умеренных областях Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии. Один вид (литокарпус густоцветный (*Lithocarpus densiflorus*)) произрастает в западной части США (штаты Калифорния и Орегон). Литокарпусы — это вечнозеленые деревья, реже кустарники с толстыми кожистыми листьями. У некоторых видов несколько типов соцветий: мужские, женские, «обоеполые» (с женскими цветками — в основании, мужскими — в верхней части) и

смешанные (мужские и женские цветки располагаются поочередно на оси). В отличие от других родов подсемейства, плюска литокарпусов незамкнутая и не бывает покрыта иглами, шипами или бугорками. На ней развиваются чешуйки (как у многих видов дуба). Древесину литокарпусов используют для строительства, изготовления мебели, столярных работ, в качестве топлива и в других целях. Кора многих видов содержит таниды. Плоды (желуди) некоторых видов богаты крахмалом и используются в пищу.

К подсемейству **Дубовые (*Quercoidae*)** относится единственный род *Quercus*, который насчитывает от 300 до 600 видов, распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях Северного полушария. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в Северной и Центральной Америке, Восточной и Юго-Восточной Азии. В Юго-Восточной Азии произрастают наиболее древние представители рода, обитатели горных дождевых лесов. Дубы — это листопадные и вечнозеленые деревья, реже кустарники. Многие виды скрещиваются между собой с образованием плодовых гибридов. Некоторые подроды дубов иногда выделяют в качестве самостоятельных родов, например Циклобаланопсис (*Cyclobalanopsis*).

Листья простые, у вечнозеленых видов мелкие, цельные, цельнокрайные, пильчатые или зубчатые. У листопадных видов листья более крупные (до 40 см в длину), расчлененные, лопастные или лопастно-зубчатые. Высота наиболее крупных представителей достигает 30—40 м (изредка до 50—55 м). Растут медленно. Максимальный прирост в высоту наблюдается до 20—80 лет. Продолжительность жизни — до 500 лет (некоторые дубы живут 1000 и более лет). Цветение начинается у различных видов с 15—60 лет. Листопадные виды цветут одновременно с распусканием листьев. Дубы — анемофильные растения.

Мужские цветки собраны в соцветия — свисающие сережки. Тычиночные цветки с 4—8-раздельным или лопастным простым околоцветником и 4—12 (чаще 6) тычинками. Формула мужского цветка дуба черешчатого (*Quercus robur*):

$$\sigma^*P_{(3+3)}A_{3+3}G_0.$$

Женские цветки одиночные или собраны в немногочетковье соцветия. Пестичные цветки с 4—7-лопастным околоцветником, сросшимся с 3(6)-гнездной нижней завязью и 3(6) стилодиями. Формула женского цветка дуба:

$$\varphi^*P_{(3+3)}A_0\bar{G}(\bar{3}).$$

В момент опыления завязь часто еще не сформирована, а семязачатки заканчивают развитие только спустя 1—2 и более месяцев после опыления. Каждый цветок у основания окружен чашевидной или блюдцевидной плюской. Форма и размер плюски у дубов разнообразны. Плюска снаружи имеет придатки различной формы. Созревание плодов происходит у разных видов на первый или второй год после опыления. Плод — эллипсоидальный, яйцевидный или почти округлый орех (желудь), заключенный нижней частью в плюску. Распространение плодов производится преимущественно животными, а также водой.

Древесина дубов отличается прочностью, устойчивостью к гниению, красивой текстурой. Особенно ценится «мореный» дуб (древесина которого долгое время пролежала в воде и стала черная), а также красноватая или розоватая древесина некоторых американских дубов. Древесина дуба применяется для наиболее ответственных работ, где нужны прочность, твердость, упругость и стойкость к факторам внешней среды, — в судостроении, авиационной промышленности, транспорте, строительстве, а также широко используется в мебельной промышленности. Древесина почти всех видов дает прекрасное топливо, хорошим качеством отличается дубовый уголь. Кора, древесина (особенно у молодых деревьев), листья, плюски — сырье для получения таннидов, используемых в кожевенной промышленности и медицине. Пробконосные виды дубов — источник промышленной пробки, которая используется для закупорки бутылок, в холодильной промышленности, судостроении, медицине, изготовлении линолеума. С этой целью специально разводятся дуб пробковый (*Quercus suber*) в Европе и Северной Африке, а также дуб изменчивый (*Q. variabilis*) в Китае и других странах. Листья некоторых видов, например дуба зубчатого (*Quercus dentata*), служат кормом для выкармливания гусениц дубового шелкопряда. Листья дубов используются в приготовлении солений и маринадов. Галлы на листьях иногда используются для получения чернил. Желуди служат кормом для многих зверей (кабанов, оленей, медведей, мелких грызунов) и птиц, для откорма домашних животных. Плоды некоторых видов издавна используют в пищу. В молотом виде их добавляли в муку при выпечке хлеба в неурожайные годы, широко применяют их при изготовлении суррогата кофе. Плоды некоторых американских, африканских и азиатских дубов приятны на вкус и используются в национальной кулинарии.

Дуб является эдификатором и формирует лесные формации — дубняки, или дубравы, в которых он выступает основной лесообразующей породой. Дубовые леса распространены в Европе, Восточной Азии, Северной Америке, на Дальнем Востоке, преимущественно в горных и предгорных районах. В качестве лесообразователей в разных регионах выступают различные виды: дуб черешчатый, дуб скальный (*Q. petraea*), дуб каменный (*Q. ilex*), дуб пробковый (*Q. suber*), дуб зубчатый (*Q. dentata*), дуб монгольский (*Q. mongolica*), дуб красный (*Q. rubra*), дуб болотный (*Q. palustris*) и другие.

В Беларуси два дикорастущих вида дуба: дуб обыкновенный, черешчатый, или летний (*Quercus robur*) и дуб скальный, зимний, или сидячецветный (*Q. petraea*).

Дуб черешчатый (рис. 40) встречается в большей части Европы, на Кавказе, в Малой Азии, Северной Америке.

Дуб черешчатый — одна из наиболее долговечных пород. Средняя продолжительность жизни — 400—500 лет. К этому времени дуб достигает высоты 40 м и диаметра 1,5 м. Известны деревья, достигшие возраста 1500 и даже 2000 лет. В Беларуси возраст самых старых дубов-долгожителей достигает 650 и более лет. Возраст Царь-дуба в Малоритском районе Брестской области оценивается в 800 лет (диаметр ствола — около 2 м, высота дерева — более 35 м). Такие уникальные деревья объявлены памятниками природы и взяты под государственную охрану. Некоторые из них вошли в историю и связаны с именами известных людей: А. В. Суворова, Т. Костюшко, А. Мицкевича. До 8—10 лет дуб растет очень медленно, так как в этот период формируется его корневая система. Цветет в мае — начале июня. Плодоношение наступает с 20—40 лет. Плоды созревают в начале осени. Семенные годы повторяются через четыре-пять лет. Рост в высоту прекращается в 120—200 лет. Дуб теплолюбив, зимостоек и засухоустойчив, требователен к плодородию почв, не выносит длительного затопления, плохо переносит засоление. Относительно светолюбив, не переносит затенения сверху (любит расти «в шубе, но с открытой головой»). В молодом возрасте «шуба» служит для ускорения его роста («подгон»), а в последующем — для улучшения формы ствола.

Крона мощная, шатровидная. У дуба черешчатого в пределах ареала выделяют несколько форм и экотипов. Из них наиболее известны фенологические ранне- и позднераспускающиеся фор-

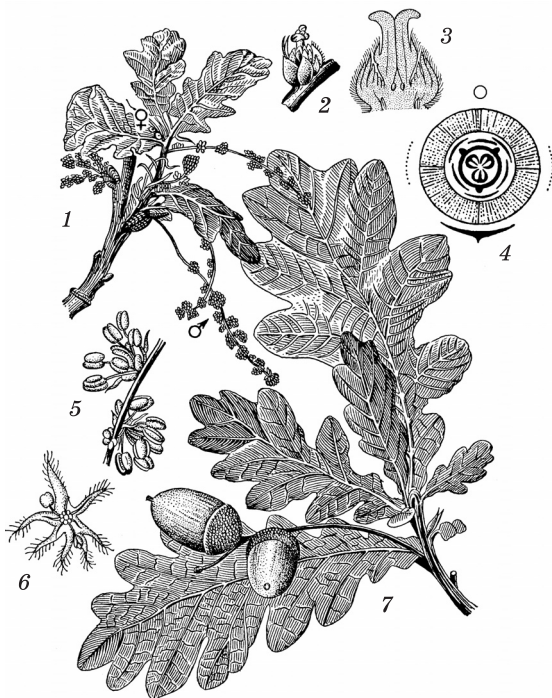


Рис. 40. Семейство Буковые:
 дуб черешчатый (*Quercus robur*): 1 — цветущий побег с мужскими и женскими соцветиями; 2 — женский цветок с кроющимися листьями; 3 — строение женского цветка на продольном срезе; 4 — диаграмма женского цветка; 5 — фрагмент мужского соцветия; 6 — мужской цветок; 7 — облиственный плодоносящий побег

мы, которые часто называются дуб ранний, или «летний», и дуб поздний, или «зимний». Различие в сроках цветения и распускания листьев между формами составляет 2—3 недели. Позднераспускающаяся форма, по сравнению с раннераспускающейся, быстрее растет, меньше повреждается заморозками, устойчивее к повреждению насекомыми, имеет более плотную древесину. У позднего дуба долгое время (вплоть до весны) на ветвях сохраняется неопавшая листва. Кроме того, известны формы с различным строением коры (глубоко-продольнотрещиноватой, квадратно-поперечнотрещиноватой и др.). Эти признаки коррелируют с пря-

мизной ствола, быстротой роста и другими признаками и используются в селекции.

В Беларуси дубравы занимают около 4 % всей лесопокрытой площади. Дубовые леса характерны для наиболее плодородных дерново-подзолистых супесчаных и суглинистых гумифицированных почв. Их площадь, как и широколиственных лесов в целом, резко снижается к северу: в Полесье она составляет 7,0 %, в центральной геоботанической подзоне — 3,0 %, а в северной подзоне — 1,4 % лесопокрытой площади. Дубовые леса образованы в основном дубом, в качестве примеси иногда встречаются ясень, клен, граб, липа, сосна, ель, береза, осина, ольха черная. Дубравы имеют важное природоохранное, санитарно-гигиеническое и эстетическое значение. К сожалению, в последнее время дубы почти повсеместно сильно поражаются мучнистой росой (возбудитель — *Microsphaera alphitoides*).

Кора дуба с молодых ветвей, тонких стволов и поросли является лекарственным сырьем. Она содержит дубильные вещества, флавоноиды, тритерпеноиды. Ее применяют как вяжущее средство для полосканий при воспалительных процессах полости рта, зева, гортани, глотки. В гомеопатии она используется при опухоли селезенки и печени, а также при алкоголизме.

Дубы, особенно старые деревья, отличаются высокими эстетическими качествами и издавна используются в парках, аллеиных посадках, в виде солитеров. Дуб черешчатый газоустойчив, хорошо растет в городских условиях и широко используется в зеленом строительстве для формирования пейзажных композиций, создания аллей, массивов, клумб, групповых посадках. Известно несколько садовых форм дуба: с золотисто-желтыми, перисто-рассеченными листьями, пирамидальной и плакучей кронами. Дуб — символ мужества, силы и стойкости, его изображением часто украшают памятники героям, гербы и флаги.

Дуб скальный произрастает в Атлантической, Центральной и Восточной Европе, Средиземноморье и на Кавказе. В Беларуси встречается в островных участках за восточной границей ареала и включен в Красную книгу. Естественно в республике произрастает только в Беловежской пуще, а кроме того, изредка выращивается в парках и дендрариях, искусственно введен в некоторых местах в лесные насаждения. Отличается от дуба черешчатого формой листовой пластинки, сидячими желудями, более поздними сроками цветения.

В Беларуси интродуцировано более 10 видов дубов. Из них наиболее широко распространен дуб красный (*Quercus rubra*). Этот североамериканский вид в Европе культивируется с конца XVII в., в Беларуси — с конца XVIII в. Он широко используется в озеленении (в виде одиночных деревьев и групп) по всей территории республики, но особенно распространен в юго-западных районах. Введен в посадки вдоль шоссе и дорог, испытывается в лесокультурах. Дуб красный менее требователен к условиям произрастания по сравнению с дикорастущими видами, отличается большей скоростью роста, морозо- и засухоустойчивостью. Возмужалость наступает раньше (примерно в 15 лет). Цветение происходит в более сжатые сроки, поэтому плодоносит почти ежегодно (плоды созревают на второй год после опыления) и дает самосев. Желуди горькие, поэтому мало поедаются животными. Более устойчив к энтомовам и болезням. Продолжительность жизни до 300 лет. Очень декоративен осенью, когда листва окрашивается в красновато-коричневые, желтовато-красные и алые цвета. В некоторых странах этот и другие виды так называемых красных дубов (подрод Эритробаланус (*Erythrobalanus*)) инвазивны, вытесняют аборигенные виды деревьев из растительных сообществ.

Из других интродуцированных видов в Беларуси изредка выращиваются дуб болотный (*Quercus palustris*), дуб бархатный (*Q. velutina*), дуб крупнопольниковый (*Q. macranthera*) и некоторые другие.

К буковым ранее относили род Нотофагус (*Nothofagus*), который в настоящее время рассматривается в ранге самостоятельного семейства Нотофагусовые (*Nothofagaceae*).

ПОРЯДОК ЛЕЩИНОЦВЕТНЫЕ (*CORYLALES*)

Деревья и кустарники с очередными простыми листьями и обычно опадающими прилистниками. Цветки мелкие, невзрачные, анемофильные, собраны в мужские и женские дихазальные соцветия. Растения однодомные. Тычинок 1—14. Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков. Завязь, если околоцветник имеется, нижняя. Плод — орех. Семена без эндосперма, с крупным зародышем.

Порядок включает 2—3 семейства, около 8 родов и 130—210 видов.

Семейство Березовые (*Betulaceae*)

Семейство насчитывает 6—7 родов и 130—150, а по некоторым оценкам более 200 видов, широко распространенных во вне-тропических, умеренных областях Северного полушария (особенно в Восточной Азии и Северной Америке). Наибольшее видовое разнообразие (около 70 % всех видов семейства) и число эндемичных таксонов произрастает в Центральном Китае. Некоторые виды ольхи (*Alnus*) встречаются в горах Южной Америки (Чили и Аргентина) и Восточной Азии (Тайвань, Юго-Восточный Китай, Северный Вьетнам). В Африке встречается только один представитель семейства — ольха черная (*Alnus glutinosa*).

Дерево и кустарники обычно недолговечные. Продолжительность жизни — от 50—60 до 150 лет. Изредка отдельные деревья доживают до 300 лет. Узлы трехлакунные. Сосуды с лестничной и простой перфорациями. Поровость боковых стенок супротивная (*Alnus*) или очередная (остальные роды). Древесинная паренхима диффузная и терминальная. Лучи гомогенные или реже слегка гетерогенные (лещина (*Corylus*) и остриопсис (*Ostryopsis*)). Для большинства видов характерна микориза.

Листья очередные, простые, чаще цельные, пильчатые или зубчатые, черешчатые или сидячие, с опадающими довольно крупными прилистниками. Жилкование перисто-нервное. Устьичные комплексы аномоцитные.

Цветки мелкие, невзрачные, циклические, безлепестные, иногда голые (если околоцветник имеется, то цветки зигоморфные или актиноморфные), однополые. Лишь как аномалии известны обоополые цветки. Растения однодомные. Мужские и женские цветки расположены в разных соцветиях и по внешнему виду отличаются. Мужские соцветия — висячие, сережковидные тирсы. Женские соцветия различные: головчатые, шишковидные, сережковидные, прямостоячие или поникающие.

Как мужские, так и женские соцветия сложные, состоят из сильноредуцированных дихазиев, расположенных спирально на оси соцветия. Ось дихазия первого порядка расположена в пазухе кроющего листа — первичной брактей (рис. 41, *a*) и заканчивается центральным, или средним, верхушечным цветком дихазия (рис. 41, *1*). На оси первого порядка имеются два прицветных чешуйчатых кроющих листа — вторичные брактей (рис. 41, *б*), которые являются прицветничками центрального цветка и одновременно кроющими листьями боковых разветвлений дихазия, т. е.

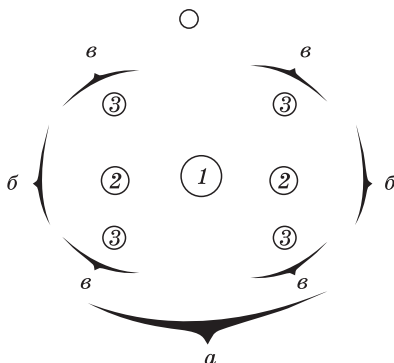


Рис. 41. Схема дихазияльного соцветия березовых

его осей второго порядка. Оси второго порядка заканчиваются боковыми цветками дихазия (рис. 41, 2). На них, как и на оси первого порядка, располагаются по две третичных брактей, или брактеоли (рис. 41, в), которые являются прицветничками боковых цветков. Из пазух третичных брактей теоретически могут развиваться боковые оси дихазия третьего порядка, также заканчивающиеся цветками (рис. 41, 3). Однако более двух осей ветвления в дихазиях березовых обычно не наблюдается. Кроме того, средний цветок дихазия часто отсутствует, реже отсутствуют боковые цветки и имеется лишь один средний цветок. Оси всех порядков сильно укорочены, поэтому цветки дихазия и их кроющие листья — брактей — образуют плотную группу.

Мужские соцветия состоят из трехцветковых дихазиев, но у березы (*Betula*), лещины, граба (*Carpinus*) и хмелеграба (*Ostrya*) третичные брактей не развиваются, у *Alnus* не развивается одна пара третичных брактей, а у *Ostryopsis* развита одна только первичная брактей. Мужские цветки прирастают к первичной брактей дихазия. Чашечковидный околоцветник сильно редуцирован и имеется только у *Alnus* и *Betula*, у которых он состоит из четырех маленьких листочков. У других родов отсутствует.

Женское соцветие у *Betula* состоит из трехцветковых дихазиев, а у всех остальных родов дихазии двухцветковые. У *Carpinus*, *Ostrya* и *Ostryopsis* развиты все брактей дихазия, но у *Betula* утрачены все третичные брактей, а у *Alnus* и *Corylus* утрачена одна пара третичных брактей. Чашечковидный околоцветник женских цветков *Corylus* сильно редуцирован и состоит из четырех

или меньше сросшихся между собой и приросших к завязи чешуевидных листочков, в то время как у *Alnus* и *Betula* он полностью редуцирован.

Тычинок 2—14, редко имеется лишь одна тычинка. Если тычинок четыре (*Alnus*), то они расположены супротивно листочкам околоцветника. Тычиночные нити короткие, свободные или сросшиеся у основания. Пыльники крупные, продолговатые, вскрываются продольно. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна обычно двухклеточные, 2—7-поратные; поры экваториальные, орнаментация мелкобугорчатая или угловато-морщинистая. Опыление анемофильное, часто происходит весной, до распускания или одновременно с распусканием листьев. Свое развитие у большинства видов мужские цветки начинают в начале лета и к зиме уже полностью развиты и готовы к цветению. Во время цветения ось сережки мужского соцветия сильно удлиняется (в 10 и более раз). После цветения опадают. Женские же цветки к зиме часто развиты слабо. Даже весной, во время цветения и опыления семязачаток в завязи еще не полностью сформирован, а у некоторых видов цветение наступает лишь в начале мегаспорогенеза. Сроки наступления цветения некоторых видов березовых (например, лещины, ольхи, березы) — важные фенологические ориентиры наиболее оптимальных сроков для проведения различных сельскохозяйственных работ.

Гинецей синкарпный, из двух (трех) плодолистиков, со свободными или почти свободными стилодиями. Завязь нижняя (если околоцветник имеется), в нижней части двух-(трех)-гнездная, в верхней части одногнездная, с 1—2 висячими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные или кампилотропные (*Corylus*), эпитропные, обычно унитегмальные (битегмальные у *Carpinus*), крассинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Характерна халазогамия. Эндосперм нуклеарный.

Плод — орех, бескрылый или с двумя (тремя-четырьмя) перепончатыми крыльями (*Alnus*, *Betula*). Орех расположен в основании или полностью скрыт перепончатыми или листовидными обертками, образованными двумя или тремя кроющими листьями (брактеолями). Листовидные обертки березовых часто называют плюской. Важно помнить, что это образование не гомологично плюске буковых, у которых она имеет не листовое, а побеговое происхождение. Семена без эндосперма, с большим прямым заро-

дышем. Распространение плодов анемохорное или зоохорное (*Corylus*). Как и у многих анемохорных видов, семена быстро прорастают и быстро теряют всхожесть.

Семейство обычно делят на два подсемейства: Березовые (*Betuloideae*) и Лещиновые (*Carpinoideae*). Такое традиционное деление на подсемейства подтверждается и современными молекулярными данными. Некоторыми исследователями эти подсемейства иногда рассматриваются в качестве самостоятельных семейств. Из лещиновых в ранге самостоятельного подсемейства иногда выделяется также подсемейство Грабовые (*Carpinoideae*).

Подсемейство Березовые включает два-три рода — Береза и Ольха. Из рода Ольха иногда выделяют род Ольховник, или Дюшекия (*Duschekia*). Плоды у представителей этого подсемейства анемохорные (мелкие орехи с двумя перепончатыми крыльями с боков).

Подсемейство Грабовые включает роды Граб, Хмелеграб и Остриопсис. Женские цветки здесь в повисающих немногочетковых сережковидных соцветиях. Плоды — небольшие бескрылые анемохорные орехи, заключенные в листовидные обертки и опадающие вместе с ними.

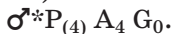
В подсемейство Лещиновые входит лишь один род — Лещина. Женские цветки у представителей этого рода заключены в почки, из которых во время цветения выступают только их рыльца. Плоды — крупные бескрылые орехи, заключенные в листовидные обертки, но при созревании выпадающие из них. Характерна зоохория.

В Беларуси естественно произрастают представители четырех родов (Береза, Ольха, Граб, Лещина) и девяти видов. В культуре редко выращиваются представители родов Хмелеграб и Дюшекия. С учетом культивируемых растений в Беларуси встречается более 30 видов березовых.

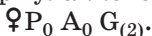
Наиболее примитивный и древний род березовых — Ольха. Он насчитывает 30—40 видов, широко распространенных в холодных, умеренно теплых и субтропических областях Евразии и Северной Америки. Несколько видов встречается в тропиках Центральной и Южной Америки (ольха заостренная (*Alnus acuminata*)) и горных областях Китая, Вьетнама, Японии и Тайваня (ольха непальская (*A. nepalensis*), ольха тайваньская (*A. formosana*) и др.). Представители рода — листопадные деревья до 35 м высотой (ольха красная — *Alnus rubra*) или реже кустарники, в

крайних условиях произрастания до 1—1,5 м высотой. Ольхи растут по берегам рек и водоемов, предпочитая хорошо увлажненные, богатые почвы. Некоторые виды, например ольха серая (*Alnus incana*) и ольха сердцелистная (*A. cordata*), являются пионерными, производными породами, заселяя вырубку, пожарища, заброшенные сельскохозяйственные угодья. У некоторых видов ольхи, например ольхи черной, помимо микоризы, на корнях образуются клубеньки диаметром до 5 см, которые образованы актиномицетами из родов Франкиелла (*Frankiella*), Франкия (*Frankia*), виды которых способны усваивать атмосферный азот воздуха. Ольхи дают обильную пневую поросль, а некоторые виды образуют корневые отпрыски. Большинство внетропических видов обладают высокой зимостойкостью, светолюбивы, требовательны к богатству, влажности и хорошей аэрации почвы. Ольха — быстрорастущая порода. Продолжительность жизни составляет 50—100 (иногда до 300) лет. Древесина ольхи беловатая, позже становится буровато-красной, устойчива к гниению в воде.

Цветение ольхи происходит рано весной (в конце марта — начале апреля), до распускания листьев и является одним из фенологических указателей пробуждения весны. У некоторых видов цветение происходит одновременно с распусканием листьев (*Duschekia*) или даже осенью (ольха морская (*Alnus maritima*), *A. formosana*). Мужские цветки собраны в соцветия сережки. Тычиночные дихазии трехцветные с четырехчленным простым сростнолистным околоцветником и четырьмя тычинками, которые расположены напротив листочков околоцветника. В составе мужского дихазия сохраняется пять прицветных листьев. Боковые цветки дихазия имеют каждый только по одному прицветничку (два других редуцированы). Формула мужского цветка ольхи (*Alnus*):



Пестичные цветки собраны в головчатые шишковидные соцветия. Женские дихазии, в отличие от мужских, двухцветковые. Средний (центральный) цветок дихазия редуцирован. Как и в мужских цветках, отсутствуют два прицветничка боковых цветков дихазия. Имеющиеся брактей срастаются в плотную кроющую пятилопастную чешую. Женские цветки без околоцветника и содержат по одному пестику, с двумя нитевидными рыльцами. Формула женского цветка ольхи:



Соплодия ольхи в виде темно-бурой шишки не распадаются и долго сохраняются на растении. Плоды (мелкие крылатые орехи) созревают осенью и зимой и, выпадая, разносятся ветром по насту, а весной — тальми водами. Плодоношение обильное и почти ежегодное с 30—40 лет (при одиночном стоянии деревьев — с 8—10 лет). Соплодия ольхи благодаря содержащимся в них дубильным веществам используют в качестве лекарственного сырья при желудочно-кишечных заболеваниях как вяжущее средство. Виды ольхи за счет поселяющихся на корнях азотфиксаторов, а также листового высокозольного опада способствуют повышению естественного плодородия почвы. Поселяясь в избыточно увлажненных или нарушенных местообитаниях, непригодных для роста других древесных пород, она часто применяется для лесовосстановления и лесозащиты. Используется в посадках как ветрозащитная порода. Производя большое количество пыльцы, являются хорошими перганосами. Это особенно важно весной, когда цветущих растений немного. Ольховые леса, или ольсы, наиболее распространены в странах Северной Америки, Восточной Азии, Центральной (в горах) и Восточной Европы.

Древесина ольхи используется в строительстве, для изготовления музыкальных инструментов (например, считается одним из лучших материалов для корпусов электрогитар), мебели, как топливо и для приготовления угля. Часто используется для копчения мяса и рыбы. Виды ольхи выращиваются в качестве декоративных растений в открытом грунте. Известны многочисленные их декоративные формы. Некоторые виды выращиваются в бонсаях.

В Беларуси естественно произрастают два вида ольхи — ольха черная (*Alnus glutinosa*) и ольха серая (рис. 42). Интродуцировано более 10 видов, которые, однако, пока редко выращиваются в ботанических садах, парках и дендрариях.

Ольха черная, или клейкая, — широко распространенный, преимущественно европейский вид. Культивируется во многих странах за пределами первичного ареала. Достигает в высоту 25—30 (35) м. У этого вида кора темно-коричневая, с возрастом трещиноватая, листья округлые, сверху блестящие, голые, клейкие (особенно в молодом возрасте), на верхушке закругленные или с выемкой. Ольха черная отличается интенсивным ростом, особенно до 20—30 лет, дает обильную пневую поросль, в редких случаях — корневые отпрыски (после 40 лет). Возмужалость наступает с 10—15 лет. Продолжительность жизни — 100—120 лет

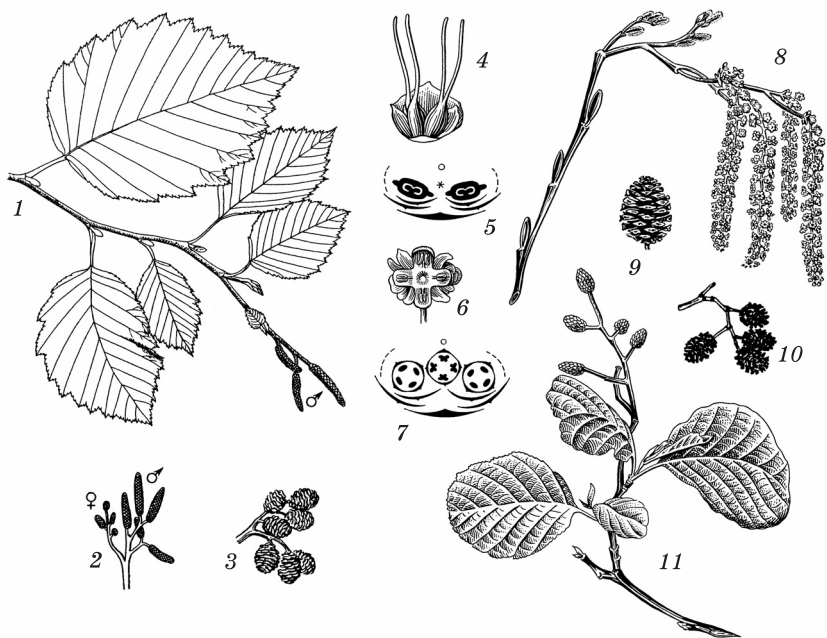


Рис. 42. Семейство Березовые:

ольха серая (*Alnus incana*): 1 — облиственный побег; 2 — мужские и женские соцветия; 3 — побег с соплодиями («шишечками»); ольха черная (*Alnus glutinosa*): 4 — женский дихазий; 5 — диаграмма женского дихазия; 6 — мужской дихазий; 7 — диаграмма мужского дихазия; 8 — цветущий побег с мужскими и женскими соцветиями; 9 — соплодие («шишечка»); 10 — побег с соплодиями («шишечками»); 11 — облиственный побег с молодыми соплодиями

и более. Отдельные деревья могут достигать возраста 300 лет. Хорошо растет на гумусированных почвах с достаточным или избыточным проточным увлажнением. Не переносит застойного увлажнения. Морозостойка, среднетребовательна к свету. Цветет в начале апреля до распускания листьев. Плоды созревают осенью (с октября). Обильно плодоносит через один-два года. Ценная лесообразующая порода, формирующая на низинных болотах чистые коренные черноольховые насаждения (ольховые топи), а также смешанные древостои с елью, осинкой, ясенем и другими породами. Черноольховые древостои часто характеризуются высокой продуктивностью (I—II класс бонитета). В Беларуси площадь черноольховых лесов увеличивается в направле-

нии с севера на юг, составляя около 10 % от площади всех лесов республики. Черноольшанники имеют большое водоохранное (почвозащитное, берегоукрепляющее, водорегулирующее) и хозяйственное значение. В лесоразведении иногда используется как порода, повышающая плодородие почвы. Древесина черной ольхи легкая, мягкая, легко колется, устойчива к гниению в воде. Используется на дрова, в целлюлозно-бумажной промышленности, столярно-мебельном и токарном производстве: для изготовления фанеры, тары, спичек, мебели, свай, колодезных срубов и др. Кора содержит таниды и применяется для дубления кож, получения черной, красной и желтой красок. Соплодия (реже листья) используются в медицине. В зеленом строительстве применяется для озеленения переувлажненных участков вблизи прудов, озер, рек и ручьев, реже — в защитных линейных полосах вдоль дорог. Декоративна весной во время цветения, а также летом и осенью — ажурными, темно-зелеными блестящими листьями, сохраняющимися до поздних заморозков. Имеются садовые формы с пирамидальной кроной, желтоватыми, перисто-раздельными и перисто-лопастными листьями.

Ольха серая, или белая (*Alnus incana*) — дерево до 20 м высотой. Листья продолговатые, на верхушке заостренные, опушенные, неклеякие. Растет быстро, особенно до 10—15 лет. Экземпляры семенного происхождения начинают цвести и плодоносить с 8—10 лет, порослевого происхождения — с 5—7 лет. Недолговечна. Продолжительность жизни — 50—70 лет. Легко вытесняется другими породами, особенно елью. Цветет на 1—2 недели раньше черной ольхи. Пыление является фенологическим индикатором начала весны. Хорошо размножается вегетативно (дает обильные корневые отпрыски). Зимостойка, светолюбива. Серая ольха произрастает в Европе, Западной Сибири, Северной Америке. Образует производные сероольховые насаждения, которые сменяют коренные леса (чаще всего еловые). Успешно возобновляется на вырубках и бросовых сельскохозяйственных землях, которые в результате этого трансформируются в лесные. В Беларуси ольха серая — зональная порода и произрастает на южной границе своего ареала, которая проходит по следующим населенным пунктам: Ошмяны — Воложин — Минск — Борисов — Могилев — Климовичи. Продвижение ольхи серой на юг ограничивается недостаточной влажностью воздуха и дефицитом почвенной влаги. Площадь сероольшанников в Беларуси составляет около 3 %. Древесина по своим свойствам и применению сходна с древесиной

черной ольхи. Ольха серая — почвоулучшающая порода, ценная для рекультивации земель, закрепления берегов рек, оврагов и склоновых участков благодаря обильной корнеотпрысковой способности. Используется в зеленом строительстве для обсадки околородных участков, эффектна как в виде солитеров, так и в живых изгородях (при регулярной стрижке). Известны декоративные формы (с плакучей кроной, перисто-рассеченными листьями и др.).

Род Ольховник, или Дюшекия, выделяемый из рода Ольха, отличается острыми сидячими почками, широкими крыльями у плодов, краем листовой пластинки и цветением одновременно с распусканием листьев. Включает около 10 видов, встречающихся преимущественно в горных областях Северного полушария. Все дюшекии — кустарниковые растения. В Беларуси дико не произрастают, но редко культивируются в ботанических садах и дендрариях (дюшекия курчавая (*Duschekia crispa*), дюшекия зеленая (*D. viridis*), дюшекия выемчатая (*D. sinuata*)).

Род Береза насчитывает около 100 видов, распространенных преимущественно во внетропических регионах Северного полушария. Немногие виды произрастают в горах тропиков Юго-Восточной Азии. Распространены березы от болотистых тундр до сухих каменистых склонов и степей. Многие виды — пионерные породы и поселяются на пожарищах, обнажениях почвы и пустующих землях. Березы — это листопадные деревья высотой 10—25 м, реже кустарники и кустарнички. Продолжительность жизни различных видов — от 40 до 120 (150) лет. Редко отдельные деревья доживают до 300—400 лет. Березы светолюбивы, морозостойки, засухоустойчивы, малотребовательны к плодородию почвы, устойчивы к дыму и загазованности воздуха. Своеобразный белый цвет коры некоторых (но не всех!) видов берез связан с наличием в клетках перидермы коры особого порошкообразного вещества — бетулина. Со временем клетки пробки разрушаются и бетулин, возможно, играющий антисептическую роль, высыпается. По твердости древесина большинства видов занимает промежуточное положение между твердыми и мягкими породами. Однако у некоторых видов, например березы Шмидта (*Betula schmidtii*), древесина по твердости в несколько раз превосходит дуб. Этот и другие темнокорые, медленно растущие виды берез с очень прочной древесиной иногда называют каменными.

Цветение у берез начинается с 8—15 лет, в насаждениях — с 20—30 лет. Цветут обычно одновременно с распусканием листь-

ев. Мужские соцветия сережковидные. Дихазии трехцветковые. Мужской цветок состоит из двух листочков околоцветника (причем наружный мельче внутреннего) и расположенных напротив их двух двухгнездных (в результате расщепления) тычинок. Из прицветных чешуй сохраняются только три — кроющий лист дихазия и два прицветничка 1-го порядка. Формула мужского цветка березы:

$$\sigma^{\uparrow} P_2 A_2 G_0.$$

Женские цветки собраны в сережки (более короткие, чем мужские). Женские дихазии, как и мужские, трехцветковые и с тремя прицветными чешуями. В женских дихазиях прицветные чешуи срастаются в одну кроющую трехлопастную чешую. Женский цветок голый, представлен пестиком с двумя длинными стилодиями. Завязь одногнездная с двумя семязачатками. Формула женского цветка березы: $\text{♀} P_0 A_0 G_{(2)}$. Плоды (мелкие крылатые орехи) созревают в середине лета, сережки рассыпаются, и плоды разносятся ветром на значительное расстояние.

Многие виды берез являются важными лесообразующими породами, образуя чистые березовые насаждения, а кроме того, часто растут в качестве составляющей породы в смешанных древостоях. В тундре они формируют кустарниковые и кустарничковые заросли — ерники. Березы находят широкое применение в деревообрабатывающей, химической, топливной и пищевой промышленности. Используются в защитном лесоразведении (для полезащитных полос, укрепления оврагов) и зеленом строительстве для групповых, аллейных и одиночных посадок. Известны многочисленные декоративные садовые формы берез, размножающиеся преимущественно прививкой.

Формация березовых лесов широко распространена в Беларуси. Их общая площадь составляет более 1 млн га и занимает второе место после сосняков. Наиболее распространенные в республике виды — береза бородавчатая и береза пушистая, образуют самостоятельные лесные формации со своим доминированием — производные бородавчатоберезовые леса, сменяющие хвойные или широколиственные на минеральных почвах, и коренные пушистоберезовые древостои, формирующиеся преимущественно в болотных эдафотопах. Березнякам свойственно большое разнообразие типов леса, а их типология наиболее сложная по сравнению с другими лесными формациями.

Береза бородавчатая, или повислая (*Betula pendula*) — один из наиболее широко распространенных видов берез (рис. 43). Она

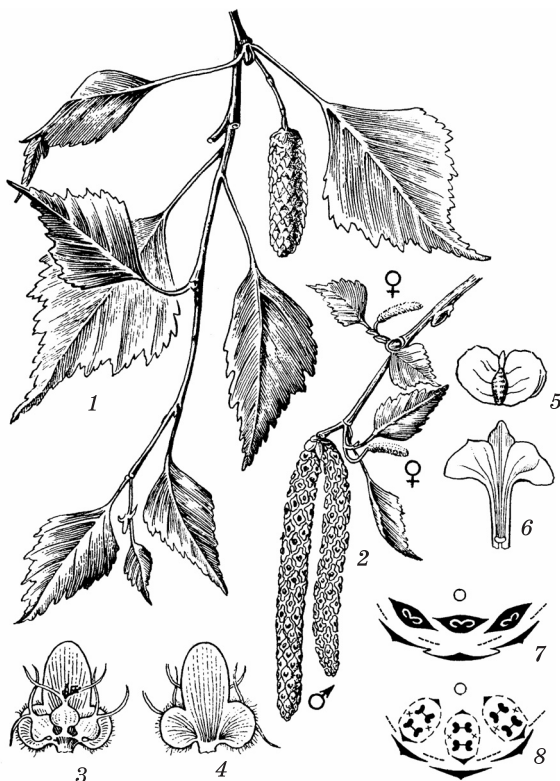


Рис. 43. Семейство Березовые:

береза бородавчатая (*Betula pendula*):

- 1 — облиственный плодоносящий побег; 2 — цветущий побег с мужскими и женскими соцветиями; 3 — женский дихазий; 4 — женский дихазий со стороны прицветных чешуй; 5 — плод; 6 — кроющаяся чешуя плода; 7 — диаграмма женского дихазия; 8 — диаграмма мужского дихазия

распространена по всей лесной и лесостепной зоне в Европе, Западной Сибири и Алтае, широко распространена по всей территории Беларуси (площадь составляет около 17 % всей лесопокрытой площади республики). Береза бородавчатая — дерево до 20—30 м высотой, с ажурной кроной, свисающими вниз побегами и гладкой, белой, отслаивающейся корой. Молодые побеги голые, с многочисленными бородавчатыми железками. К условиям про-

израстания нетребовательна. Отличается высокой степенью зимостойкости. Устойчива к вредителям и болезням. Светолюбивая и быстрорастущая порода. Максимальный прирост наблюдается в 5—25 лет. Долговечность составляет 100—120 лет. В естественных насаждениях доживает до 250—250 лет. Цветет береза бородавчатая в мае, плодоносит ежегодно и обильно с июля. Мелкие крылатые ореховидные плоды легко распространяются ветром, быстро прорастают и быстро теряют всхожесть.

Береза бородавчатая быстро заселяет пустующие земли и является типичным эксплерентом. Широко применяется в лесоводстве, в чистых и смешанных насаждениях, как подгон и защита для более ценных древесных пород. Бородавчатоберезовые леса — важный источник грибов и ягод, а в период весеннего сокодвижения — березового сока. Выделение сока происходит при среднесуточных температурах выше 0 °С (в Беларуси обычно с конца марта — начала апреля) и продолжается 25—30 дней. За один сезон с одного дерева можно получить до 100—130 литров сока, который используется в народной медицине для лечения подагры, ревматизма, цинги и других заболеваний, служит сырьем для пищевой (приготовление кваса, алкогольных напитков) и парфюмерной (лосьюны, мыло, шампуни) промышленности. Древесина белого цвета с легким желтоватым и красноватым оттенками, крепкая, упругая. Легко подвергается механической обработке, лущению и строганию, полировке и широко используется на всевозможные поделки в столярном деле, для производства бумаги, лыж, зубочисток, музыкальных инструментов, мебели, фанеры, строительного материала для отделки помещений и др. Редко используется в постройках, так как легко подвергается гниению. Дрова из березы — отличное топливо (с этой целью ее даже иногда специально разводят в лесных насаждениях). Из древесины добывают уголь и деготь. Молодые побеги используют на веники, метлы, веточный корм для животных. Из бересты (наружной части коры) изготавливают посуду, коробки и корзины. Береза бородавчатая — почвоулучшающая порода, особенно в хвойных лесах, а также предотвращает заболачивание вырубок и пожарищ. Искусственные бородавчатоберезовые насаждения играют важную роль в защитном лесоразведении: в полегающих полосах, склоноукрепляющих посадках, защитных полосах вдоль железных и шоссейных дорог, вокруг водоемов. Береза бородавчатая — одна из наиболее декоративных древесных пород, используемых в озеленении. В Беларуси еще со времен Екатерины II является основной породой в обсадке дорог, которые строились в стратеги-

ческих целях («Екатерининские тракты»). В парках применяется в виде разреженных массивов, групп, солитеров, букетных посадок. В последнее время широко используется в озеленении крупных городов и промышленных центров. У этого вида известны формы с плакучими, пирамидальными, шаровидными кронами, рассеченной, красновато или желтовато окрашенными листьями.

В лекарственных целях заготавливают березовые почки (до их распускания) и молодые листья. Они содержат смолистые вещества, алкалоиды, эфирные масла, флавоноиды, аскорбиновую кислоту, дубильные вещества. Их применяют в виде настоев и в сборах как диуретическое, желчегонное и бактерицидное средство. На стволах березы развивается ценный лекарственный гриб — трутовик скошенный, или чага (*Inonotus obliquus*). Пыльца берез — сильный аллерген.

Для производства мебели, различных поделок и народных промыслов широко используют древесину карельской березы. Стволы и основные ветви у нее имеют узловидные вздутия в виде желваков, а древесина характеризуется скоплением сердцевидных лучей и паренхимы темно-коричневой окраски, с сильноизвилистыми волокнами, которые образуют на срезе красивый рисунок. Таксономический статус карельской березы спорный. Чаще ее рассматривают как разновидность березы бородавчатой (*Betula pendula* var. *carelica*). В народе она получила название березы-чечетки. В природе карельская береза бывает в виде высокоствольной, короткоствольной или кустовидной формы. Карельская береза произрастает на всей территории Беларуси, но чаще — в более возвышенной центральной части (редко встречается на юге и юго-востоке республики). По мнению некоторых исследователей, в Беларуси сосредоточены ее основные запасы в Восточной Европе.

Береза пушистая отличается от березы бородавчатой опушенными молодыми побегами, формой плодов и кроющих чешуй, более поздним весенним развитием, однако по многим морфологическим признакам оба вида сходны. Береза пушистая растет на сильно увлажненных и болотистых местах, часто на переходных и низинных болотах, по берегам рек. Этот вид широко распространен по всей Европе, а на восток его ареал доходит до Сибири. В Беларуси площадь пушистоберезовых лесов составляет около 5 % от суммарной площади всех лесов. Используется сходно с березой бородавчатой.

С березами бородавчатой и пушистой ведется селекционная работа. У них в зависимости от строения коры выделяют несколь-

ко морфологических форм, имеющих различную хозяйственную ценность. Так, например, у березы бородавчатой форма с ромбовидно-трещиноватой корой отличается ускоренным ростом (более чем в два раза), у грубокорой рост замедлен, но у древесины более красивая текстура.

В Красную книгу Беларуси включена береза карликовая (*Betula nana*). В Беларуси это очень редкий, реликтовый вид, произрастающий на юго-западной границе ареала. Произрастает на верховых и переходных болотах в северной части республики (преимущественно в Витебской области). В списке профилактической охраны береза приземистая, или низкая (*Betula humilis*) и береза темнокорая (*B. obsura*). Береза низкая рассеянно произрастает почти по всей территории Беларуси, встречаясь на низинных и переходных болотах. Распространение темнокорой березы изучено недостаточно. Она распространена по всей территории Беларуси, но чаще встречается в южной части республики. Рассматривается лишь как разновидность березы повислой, однако отличается от нее формой листовой пластинки, более ранними сроками цветения, темно-бурой корой (за счет отсутствия бетулина внешне напоминает кору ольхи черной).

В Беларуси интродуцировано около 40 видов берез, однако большинство из них встречается лишь в ботанических садах и дендрариях. Для озеленения используются береза даурская (*Betula davurica*), береза бумажная (*B. papyrifera*) и береза желтая (*B. alleghaniensis*).

Род Граб включает 30—40 видов, произрастающих в умеренно теплых и субтропических областях Европы, Восточной Азии и Северной Америки. Род представлен листопадными деревьями и кустарниками. Высота деревьев от 5 до 25—30 м. Ствол с гладкой или малотрещиноватой корой (корка, или ритидом, развивается поздно). Древесина серовато-белая, тяжелая, плохо колющаяся и обладающая высокими физико-механическими свойствами (в том числе большим сопротивлением на излом). Граб растет медленно, предпочитает увлажненные, рыхлые и богатые почвы. Граб — лесобразующая порода, образует чистые древостои — грабняки (часто антропогенного происхождения) — или произрастает вместе с другими, обычно широколиственными породами — дубом, кленом, вязом. Многие виды граба теневыносливы, поэтому часто растут во втором ярусе или подлеске широколиственных лесов. Большинство видов морозоустойчивы, образуют обильную пневую поросль, корневые отпрыски дают редко.

Цветение граба происходит одновременно с распусканием листьев в конце весны — начале лета. Мужские цветки собраны в соцветия сережки. Тычиночные дихазии одноцветковые. Мужские цветки без околоцветника с 4—12 двураздельными тычинками, расположенными в пазухах трех прицветных листьев (кроющий лист дихазия и два прицветничка 1-го порядка). Формула мужского цветка граба: $\sigma^{\uparrow}P_0A_{4-12}G_0$. Пестичные цветки собраны в более короткие, немногочетковые сережки. Женские дихазии двухцветковые, с тремя прицветными чешуями. Женский цветок состоит из пестика с двумя стилодиями. Завязь двухгнездная, нижняя, с двумя семязачатками. Околоцветник сильно редуцирован. Формула женского цветка граба: $\text{♀}^{\uparrow}P_0A_0G_{(2)}$. Ко времени созревания плодов прицветные чешуи сильно разрастаются и образуют цельную или трехлопастную листовидную обертку, которая выполняет роль летательного приспособления при распространении плодов и опадает вместе с ними. Плод — ребристый, односемянный орех до 10 мм длиной.

В Беларуси единственный аборигенный вид — граб обыкновенный (*Carpinus betulus*). Этот вид широко распространен в странах Западной, Центральной и Восточной Европы. Представляет собой дерево, достигающее высоты до 25 м с густой цилиндрической кроной, ребристым стволом со светло-серой, гладкой корой (рис. 44). Листья заостренные, почти голые, темно-зеленые. Листовидные обертки обычно трехраздельные с более длинной средней долей. До 4—5 лет граб растет очень медленно, далее прирост ускоряется. Доживает до 100—150 (иногда 300—400) лет. Предпочитает свежие богатые почвы. Кислых и заболоченных почв не переносит. Теневынослив. Цветет в конце апреля — мае, плоды созревают в сентябре—октябре. Плодоносит обильно почти ежегодно. В Беларуси граб произрастает в южной половине республики. Северная граница его сплошного распространения определяет в республике границу широколиственных лесов европейского типа. Она проходит примерно через следующие населенные пункты: Ивье — Узда — Кировск — Корма. На границе своего распространения граб часто приобретает кустовидную форму и входит в состав подлеска. В Беларуси грабовые леса встречаются редко, их площадь составляет всего 0,2 % от лесопокрытой площади республики.

Древесина серовато-белого цвета, дает имитацию черного дерева. Обладает большой прочностью и твердостью. Используется в сельскохозяйственном и текстильном машиностроении: для производства деталей (винтов, шестерен, клиньев), токарных из-

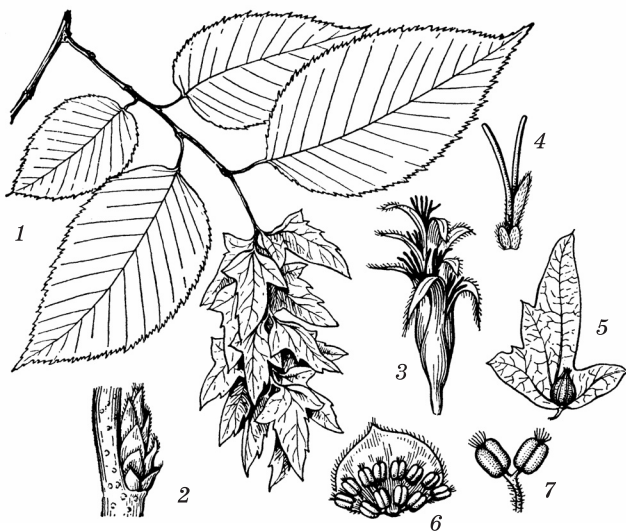


Рис. 44. Семейство Буковые:

граб обыкновенный (*Carpinus betulus*):

- 1 — облиственный плодоносящий побег; 2 — вегетативная почка;
 3 — часть женского соцветия; 4 — женский цветок; 5 — зрелый
 плод в пазухе листовидной обертки; 6 — мужской дихазий;
 7 — тычинка с раздвоенной тычиночной нитью

делий, рукояток инструментов и т. п. Древесина применяется также на различные поделки. В строительных целях используется мало в связи с кривизной стволов и малой устойчивостью против гниения. Дрова из граба характеризуются высокой теплотворной способностью и дают хороший уголь. Молодые побеги применяют для дубления кож и на корм скоту. Граб используется для выращивания в полезащитных лесных полосах и в зеленом строительстве, особенно для создания живых изгородей, шпалер, зеленых беседок (хорошо выдерживает стрижку и формовку кроны). Лучшая порода для создания формованных фигурных композиций. Перспективен для массовой культуры в виде групп, массивов, аллей, солитеров. Декоративен благодаря плотной, низко посаженной кроне и темно-зеленой листве, которая осенью окрашивается в красивый желтый и багряный цвета. В Беларуси с XVII в. наряду с липой наиболее популярная порода в садах и парках. Для солитеров ценны садовые формы граба (с пирамидальной, колоновидной или плакучей кроной, надрезаннолист-

ная, пурпурнолистная и другие). В Беларуси интродуцировано еще несколько видов этого рода (граб восточный (*Carpinus orientalis*), граб кавказский (*C. caucasica*), граб каролинский (*C. caroliniana*)), однако широкого распространения в озеленении пока не получили.

Род Хмелеграб представлен четырьмя видами: один распространен в странах Средиземноморья и Юго-Западной Азии, два — в Северной Америке и один в Китае и Японии. Это деревья или высокие кустарники высотой 10—25 м. Листья напоминают листья граба, а сережковидные женские соцветия похожи на соцветия хмеля (отсюда название рода). Древесина коричневато-бурая, тяжелая, твердая и прочная. Используется для производства токарных и столярных изделий. Декоративен и применяется в озеленении. В культуре в Беларуси редко встречаются хмелеграб граболистный (*Ostrya carpinifolia*) и хмелеграб виргинский (*O. virginiana*).

Род Остриопсис — самый маленький род семейства — насчитывает всего два вида, произрастающих в Китае и Монголии. В других странах этот кустарник высотой до трех метров иногда культивируется.

Лещина, или орешник (*Corylus*) насчитывает 15—20 видов, встречающихся в умеренно теплых и субтропических областях Евразии и Северной Америки. Наибольшее число видов — в Восточной Азии. Лещины — это листопадные кустарники, реже деревья до 30 (40) м высотой. Большинство видов теневыносливы и требовательны к влажности и плодородию почвы.

Цветение происходит до распускания листьев. Тычиночные соцветия сережковидные. Мужские дихазии одноцветковые. Околоцветник отсутствует. Четыре тычинки расщеплены на две, и поэтому кажется, что их восемь. Прицветных чешуй, как у березы, три, однако они сростаются друг с другом. Формула мужского цветка лещины: $\sigma^{\circ}P_0A_{4x2}G_0$. Женские дихазии двухцветковые (центральный цветок дихазия редуцирован), собраны в группы и расположены на верхушке годичного побега. Околоцветник пестичных цветков сильноредуцирован, с зубчатым отгибом на верху нижней завязи. Цветки содержат по одному пестику с двумя нитевидными рыльцами. Пестичные цветки расположены в пазухах трех прицветных чешуй, которые, срастаясь, образуют зеленую лопастную обертку, окружающую завязь и развивающийся плод. Формула женского цветка лещины: $\text{♀}^*P_{-}A_0G_{(2)}$. Цветение происходит примерно в те же сроки, что и у ольхи (в начале апреля), и служит указателем наиболее благоприятного времени для начала

лесохозяйственных работ. Плод — односемянный орех с деревянистой оболочкой, окруженный превышающей его по длине бахромчатой в верхней части оберткой. Плоды созревают в конце лета — осенью. Некоторые виды лещины — ценные орехоплодные культуры, которые выращивают во многих странах. Виды и формы лещины (главным образом лещины крупноплодной — *Corylus maxima*), культивируемые с пищевыми целями, — фундук. Плоды используются в пищевой, кондитерской и лакокрасочной промышленности. Древесина имеет значение как поделочный и строительный материал.

Наиболее широко распространенный по всей Европе вид — лещина, или орешник обыкновенный (*Corylus avellana*) (рис. 45). Он единственный аборигенный вид рода в Беларуси. Лещина — быстрорастущий кустарник высотой до 6 м. Живет до 60—70 лет. Интенсивно размножается корневыми отпрысками, отводками. Лещина теневынослива, предпочитает богатые плодородные почвы, не выносит избыточного увлажнения. Это характерный вид подлеска в различных типах смешанных и особенно широколиственных лесов. Иногда образует чистые заросли антропогенного происхождения. Плоды и побеги служат пищей для многих лесных животных. Лещина хорошая почвоулучшающая порода. Иногда используется как подгон для дуба, применяется в ползащитных полосах, для закрепления оврагов, склонов, балок. Древесина белая с розовато-коричневым оттенком, используется для изготовления гнутой мебели, тростей, на поделки. Ценная орехоплодная культура. С этой целью культивируется (имеются культурные сорта) в странах Азии, Северной и Южной Америки.

Лещина имеет лекарственное значение. Ветви, кора и листья содержат дубильные вещества, флавоноиды и гликозиды. Используются при лечении экзем, нейродермитов, псориаза и других кожных заболеваний, как вяжущее, жаропонижающее, антибактериальное средство. Плоды содержат до 50—70 % невысыхающего жирного масла и углеводы. Широко используются в кондитерской и пищевой промышленности. Их можно применять в пищу в сыром, сушеном и жареном виде. Масло орехов используется при желчнокаменной болезни, для приготовления красок и лаков.

В декоративных целях выращивают краснолиственную, желтолиственную и разрезнолиственную формы лещины обыкновенной. Декоративны формы с извилистыми ветвями (*Corylus avellana* «Contorta») и плакучей кроной (*Corylus avellana* «Pendula»).



Рис. 45. Семейство Березовые:

лещина обыкновенная (*Corylus avellana*):

- 1 — цветущий побег с мужскими и женскими соцветиями;
 2 — облиственный побег; 3 — зрелый плод, заключенный в
 плюску; 4 — мужской дихазий; 5 — диаграмма мужского
 дихазия; 6 — развивающийся плод; 7 — диаграмма жен-
 ского дихазия

В Беларуси изредка выращивается также лещина древовидная, или орешник медвежий (*Corylus colurna*) — пищевое и декоративное дерево высотой до 20—30 м с ценной древесиной (так называемое кавказское розовое дерево). В ботанических садах, дендрариях и парках республики культивируют еще пять видов лещин.

В обиходе лещину иногда называют орехом, что неверно. Род Орех (*Juglans*) относится к одноименному семейству Ореховые (*Juglandaceae*). Несколько видов этого рода выращиваются в Беларуси как интродуцированные древесные растения.

ПОДКЛАСС ДИЛЛЕНИИДЫ (*DILLENIIDAE*)

Деревья, кустарники и травянистые растения. Клетки с эфирными маслами отсутствуют. Сосуды с лестничной или простой перфорацией. Пластиды ситовидных элементов *S*-типа или редко *P*-типа. Узлы трех-, многолакунные или однолакунные. Листья простые или реже сложные, с прилистниками или без. Устьица большей частью аномоцитные. Цветки обычно с двойным околоцветником и обоеполые, чаще гемициклические и циклические. Лепестки свободные или реже венчик сростный. Зрелая пыльца двуклеточная или реже трехклеточная. Оболочка пыльцевых зерен трехбороздная или производная от этого типа. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный. Стилодии свободные или в разной степени сросшиеся. Завязь верхняя или нижняя. Семязачатки битегмальные или реже с одним интегументом, большей частью красинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или реже целлюлярный. Плоды разных типов. Семена обычно с эндоспермом.

Дилленииды — один из наиболее крупных подклассов двудольных (в его составе 40 порядков, 108 семейств и свыше 36 тысяч видов). В филогенетическом отношении это одна из центральных групп двудольных, примитивные представители которой имеют много общих особенностей с магнолиидами.

ПОРЯДОК ВЕРЕСКОЦВЕТНЫЕ (*ERICALES*)

Преобладают кустарники и деревья. Листья очередные, реже супротивные или мутовчатые, простые, цельные, без прилистников; часто вечнозеленые. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, сростно-, иногда свободноплепестные; чаще обдиплостемонные; часто в кистях. Тычинки и лепестки прикрепляются к цветоложу или реже к трубке венчика. Пыльники чаще вскрываются апикальными порами или продольными щелями, инвертированные (с основанием, обращенным кверху); часто с двумя придатками. Пыльца обычно в тетрадах, двуклеточная, трехбороздная. Гинецей ценокарпный, из двух и более плодолистиков. Завязь верхняя или нижняя; 1—10-гнездная, чаще с многочисленными семяпочками в каждом гнезде. Семяпочки с одним интегументом, tenuinucellатные. Плоды — ягоды, коробочки, костянки. Семена мелкие, с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

По мнению различных систематиков, в составе порядка 5—8 семейств, крупнейшее — Вересковые (*Ericaceae*). Представители порядка широко распространены по земному шару, обитая в разных природных зонах и разнообразных экологических условиях.

Семейство Вересковые (*Ericaceae*)

Характерно разнообразие жизненных форм деревянистых растений. Большинство — кустарники (багульник болотный — *Ledum palustre*, болотный мирт — *Chamaedaphne*, голубика — *Vaccinium uliginosum*, рододендрон желтый — *Rhododendron luteum*), кустарнички (брусника — *Vaccinium vitis-idaea*, черника обыкновенная — *Vaccinium myrtillus*, клюква — *Oxycoccus*, вереск обыкновенный — *Calluna vulgaris*, толокнянка обыкновенная — *Arctostaphylos uva-ursi*, подбел многолистный — *Andromeda polifolia*). Среди них есть стелющиеся формы — клюква, отдельные рододендроны (*Rhododendron*). Некоторые кустарники с длинными цепляющимися побегами — виды маклинки (*Macleania*), агапетеса (*Agapetes*). Среди видов черники (*Vaccinium*) встречаются полукустарнички. Иногда это деревья, достигающие высоты 15—20 м в тропиках и субтропиках (эрика древовидная — *Erica arborea*, рододендрон древовидный — *Rhododendron arbo-reum*). Более низкие — представители рода Земляничное дерево (*Arbutus*), немало их среди рододендронов. Небольшим деревцем или крупным кустарником является черника кавказская (*Vaccinium arctostaphylos*). Встречаются деревянистые лианы. Среди азиатских рододендронов, вакциниевых (*Vaccinioideae*) имеются эпифиты, обитающие в тропических дождевых лесах, а также в высокогорных мшистых лесах Юго-Восточной Азии. В эколого-морфологическом отношении вересковые — цельное семейство. Преобладают кустарнички — хамефиты.

Древесина плотная и часто смолистая, напоминающая древесину хвойных. Смолы имеются и в листьях, иногда выступая на поверхность.

Растения чаще вечнозеленые (многие рододендроны: кэтевбинский — *Rhododendron catawbiense*, понтийский — *Rh. ponticum*, кавказский — *Rh. caucasicum*, Смирнова — *Rh. smirnovii*; багульник — *Ledum*, вереск — *Calluna*, эрика — *Erica*, брусника, клюква, подбел — *Andromeda*, болотный мирт, толокнянка — *Arctostaphylos*). Многие рододендроны: желтый, даурский — *Rhododendron dahuricum*, японский — *Rh. japonicum*, канадский —

Rh. canadense; черника обыкновенная, голубика — листопадные. Встречаются полувечнозеленые формы, часто это связано с климатическими особенностями мест обитания. Вечнозеленые листья невысоких кустарников и кустарничков вересковых, не свойственные умеренным широтам, — своеобразный отголосок тропического и субтропического происхождения этих растений.

Листья обычно простые, цельные, очередные, реже супротивные, без прилистников (рис. 46). Они обычно сидячие или на коротких черешках. По строению листовой пластинки выделяют три основных типа листьев вересковых. Листья первого типа пло-

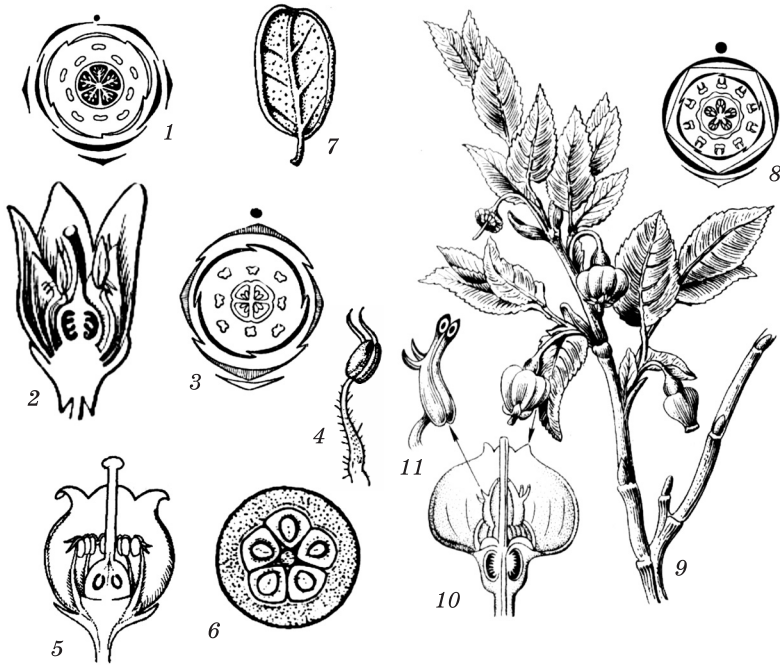


Рис. 46. Семейство Вересковые:

- рододендрон волосистый (*Rhododendron hirsutum*): 1 — диаграмма цветка; вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*): 2 — продольный разрез; 3 — диаграмма цветка; подбел многолиственный (*Andromeda polifolia*): 4 — тычинка; толокнянка обыкновенная (*Arctostaphylos uva-ursi*): 5 — продольный разрез цветка; 6 — поперечный разрез плода; брусника (*Vaccinium vitis-idaea*): 7 — лист с нижней стороны; черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*): 8 — диаграмма цветка; 9 — репродуктивный побег; 10 — продольный разрез цветка; 11 — тычинка

ские, от тонких, довольно мягких (как у черники, голубики) до кожистых со слегка завернутыми книзу краями (как у брусники, толокнянки). По форме они ланцетные, эллиптические, обратно-йцевидные, иногда линейные. Листья второго типа заостренные, игольчатые. Распространена эрикоидная форма листьев — мелкие, чешуевидные, линейные, с сильно завернутыми книзу краями и с бороздкой на нижней стороне, где расположены устьица — вереск, многие эрики. Нередко листья вересковых ксероморфного облика, что свойственно растениям засушливых местообитаний. У одних видов они гладкие с глянцевой поверхностью, у других — по-разному опушены. Опушение чаще развивается на нижней поверхности, где обычно имеются устьица.

Цветки обоеполые, циклические, с ярко и разнообразно окрашенным венчиком. Околоцветник двойной, реже четверного (вереск, клюква) или чаще пятерного плана строения (багульник, рододендрон, подбел, болотный мирт, толокнянка, черника). Цветки обычно актиноморфные. У вереска, рододендронов — слегка зигоморфные. Нижний лепесток цветков вереска отгибается несколько больше остальных. В отличие от других видов семейства флоры Беларуси, у вереска чашелистики окрашены, как и лепестки, и даже длиннее их. Цветки чаще со сросшейся чашечкой и спайнолепестным венчиком; реже свободные — вереск, некоторые рододендроны. Почти свободные лепестки также у багульника. Раздельнолепестность у вересковых обычно признается вторичным признаком. Чаще чашечка, а у эриковых (*Ericoideae*) — венчик, а иногда и весь околоцветник (вереск) остаются при плодах.

Тычинки чаще располагаются в два круга, поэтому их число в два раза превышает число лепестков, наружные противостоят лепесткам (обдиплостемония). Реже их столько, сколько лепестков, редко только 2, иногда до 20. Поскольку преобладают пятимерные цветки, тычинок чаще всего 10. Они не срастаются с лепестками или соединяются только с их основаниями. Часто формируется подпестичный (при верхней завязи) или надпестичный нектарный диск (при нижней завязи).

Пыльники обычно двухгнездные. У эриковых и вакциниевых часто наверху снабжены характерными рожковидными выростами, имеющими значение при насекомопылении. Пыльники вскрываются порами (у эриковых очень крупными) или продольными щелями. Фиброзный слой (эндотеций) в стенках пыльников отсутствует.

Пыльцевые зерна обычно соединены в тетрады, у широко раскрытых повисающих цветков рододендронов и других родов пыль-

ца склеивается в довольно крупные липкие комочки, что наряду с окрашенным венчиком — признак насекомоопыления. У ветроопыляемых пыльца из одиночных зерен. В тропиках и субтропиках произрастают виды, опыляемые птицами. Приспособления для опыления насекомыми разнообразны. Как отмечено, часто формируется нектарный диск. При его отсутствии обильный нектар выделяется внутренней стенкой чашечки (бежария — *Bejaria*). У растений с повисающими цветками рожковидные выросты пыльников при касании насекомыми служат плечами рычага, способствующего высыпанию пыльцы на них. Благодаря тому, что столбик и рыльце многих вересковых созревают после высыпания пыльцы, уменьшается вероятность самоопыления. Широко распространено явление функциональной однополовости цветков. У одних видов наблюдается протероандрия, у других — протерогиния.

Пестик сложный. Гинецей синкарпный, образован 2—10, чаще 5 или 4 сросшимися плодолистиками. Завязь чаще 4—5-гнездная, обычно верхняя (рододендровые — *Rhododendroideae* и эриковые) или нижняя, редко полунижняя (брусничные); часто с многочисленными анатропными или кампилотропными семязпочками с двумя интегументами. Плацентация центрально-угловая. Столбик с маленьким головчатым рыльцем.

Примеры формул цветков:

вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* — подсемейство *Eri-coideae*) — $*K_{(4)}C_{(4)}A_{4+4}G_{(4)}$;

багульник болотный (*Ledum palustre* — подсемейство *Rhododendroideae*) — $*K_{(5)}C_5A_{5+5}G_{(5)}$;

черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*, подсемейство *Vaccinioideae*) — $*K_{(5)}C_{(5)}A_{5+5}G_{(5)}$.

Нередко цветки собраны в кистевидные, зонтиковидные и щитковидные соцветия, иногда одиночные.

Плоды — многосемянные ценокарпии: верхние — продольно вскрывающаяся септицидная или локулицидная коробочка, реже ягода или костянка (рододендровые и эриковые), нижняя ягода (вакциниевые). Красная несъедобная мучнистая верхняя костянка толокнянки обыкновенной с мясистым мезокарпием внешне напоминает нижнюю ягоду брусники. Красные, черно-пурпурные ягодовидные сочные костянки образуются также у арктоуса (*Arc-tous*), оранжевые, оранжево-красные с мучнистой мякотью — у земляничного дерева (*Arbutus*). Верхние ценокарпии нередко окружают чашечка, у эриковых — венчик, а иногда и весь околоцветник (вереск). Чашечка, окружающая коробочку, иногда сильно разрастается, становится мясистой и ярко окрашенной

(виды гаультерии — *Gaultheria*, дипликосии — *Diplycosia*). Из-за мясистой чашечки верхняя ягода пернеттии крупнорыльцевой (*Pernettya macrostigma*) выглядит двухъярусной. Нижние ягоды вакциниевых часто с остатками чашечки на верхушке и также разнообразны по окраске: белые (хиогенес — *Chiogenes*); зеленоватые, ярко- и темно-красные (брусника, клюква); синеватые с сизым налетом (голубика), черные (черника обыкновенная). Зрелые ягоды черники пенсильванской (*Vaccinium pennsylvanicum*) от черных до красных, редко белые. Семена мелкие, с эндоспермом и развитым прямым зародышем, расположенным в центре семени. Семена ягод, мясистых костянок распространяются птицами, млекопитающими (брусника, черника, голубика, клюква, толокнянка). После раскрытия сухих коробочек их семена распространяются ветром (рододендрон, багульник, вереск).

Многим свойственно вегетативное размножение благодаря формированию длинных корневищ, укореняющихся в узлах и достигающих у черники обыкновенной 3 м, у других видов черники — до 10 м. Корневища характерны для подбела, брусники, болотного мирта обыкновенного (*Chamaedaphne calyculata*). Укореняются также лежащие ветви вереска, толокнянки.

Вересковые широко распространены по земному шару, особенно в субтропиках. В тропиках обитают преимущественно в высокогорьях. Некоторые представители — характерные растения умеренного и субарктического поясов. Здесь особенно хорошо известны ягодные растения — черника, брусника, клюква, голубика, а также вереск и багульник. Не встречаются вересковые только в пустынях и степях.

Многие произрастают в весьма неблагоприятных условиях, на кислых почвах. Вереск обитает на сухих песках, среди ковров лишайников, где способны выжить немногие растения. На верховых и переходных болотах произрастают багульник обыкновенный, голубика, клюква. Преодолению неблагоприятных условий способствует симбиоз с грибами в форме экто- и эндотрофной микоризы. Вересковые нередко склонны к образованию чистых зарослей.

Среди вересковых много хозяйственно-полезных растений. Дикорастущие плодово-ягодные — черника, брусника, голубика, клюква болотная. Богатые сахарами, витаминами, азотистыми и др. веществами, ягоды весьма полезны, их употребляют в пищу свежими, а черники и голубики — и в сушеном виде. Благодаря содержанию бензойной и других органических кислот сырые и моченые ягоды клюквы, брусники могут сохраняться в течение

всей зимы. Ягоды используются также в кондитерском производстве, виноделии, для приготовления соков, молочных продуктов (йогуртов), в кулинарии.

Многие виды ягодных растений введены в культуру. В США культивируется клюква крупноплодная (*Oxycoccus macrocarpa*), естественно произрастающая в хвойных лесах Северной Америки. Выведены ее более высокоурожайные сорта, реестр которых превышает более 200 наименований. Небольшие промышленные плантации есть в Беларуси (Ганцевичский, Пинский и Гомельский районы). Издавна в США, в странах Западной Европы, а сейчас и у нас выращивают американскую голубику высокую (*Vaccinium corymbosum*). Имеются культурные плантации брусники, черники. Съедобны также плоды средиземноморского земляничного дерева крупноплодного (*Arbutus unedo*). Это довольно крупные (до двух сантиметров), многосемянные, округлые, оранжево-красные костянки с бугорчатой поверхностью, похожие на землянику по внешнему виду, но не по вкусу. На Кавказе и на севере Малой Азии местное население использует в пищу черные ягоды древовидной черники кавказской, схожей по вкусу с нашей черникой обыкновенной.

Некоторые вересковые — ценные медоносы (брусника, вереск, рододендрон, земляничное дерево).

У многих выявлены моно- и полисахариды, органические кислоты, эфирные масла, тритерпеноиды, дубильные вещества, антоцианы, витамины, макро- и микроэлементы, и они используются как лекарственные растения. Издавна населением выявлено, что отвар ягод черники действует закрепляюще, ее побеги входят в состав противодиабетических сборов. Листья толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi*) назначаются в виде отвара как антисептическое и мочегонное средство при заболеваниях почек и мочевыводящих путей. В виде экстрактов, морса, отваров и киселей в качестве противолихорадочного и противовоспалительного средства используют ягоды клюквы болотной (*Oxycoccus palustris*). Установлено, что они усиливают действие антибиотиков и сульфамидных препаратов (особенно при лечении пиелонефрита). Настои олиственных неодревесневших молодых побегов текущего года багульника болотного применяют как отхаркивающее, противокашлевое средство при бронхитах и других заболеваниях легких. Растение ядовито, и препараты применяют только по назначению врача. Лекарственные настои и экстракты готовят также из ягод и листьев брусники. Широкое применение официально и в народной медицине находят цветки и цветущие побеги ве-

реска обыкновенного. В лечебных целях население использует ягоды голубики. Черника, вереск, толокнянка, багульник, гаультерия применяются в гомеопатии.

Ягодами черники регулярно питается около 25 видов птиц — глухари, тетерева, рябчики, синицы, дрозды. Их поедают медведи, лисицы, куницы, олени, зайцы. Народные названия толокнянки обыкновенной — медвежьи ушки, медвежий виноград — обусловлены тем, что ее мясистыми костянками питаются медведи.

Большинство — высокодекоративные растения. Красиво и обильно цветущими, широко используемыми, в первую очередь на родине, являются виды кальмии (*Kalmia*), энкиантуса (*Enkianthus*), пиериса (*Pieris*), агапетеса. В наших условиях теплолюбивые виды этих родов можно выращивать в условиях защищенного грунта. Декоративны в период плодоношения виды земляничного дерева. В садоводстве используется около 600 видов рододендронов (выведено более 10 тысяч сортов), некоторые из них, выращиваемые в прохладных оранжереях, называют азалиями (*Azalia*). Рододендроны и азалии обильно цветут красными, розовыми, лиловыми и белыми цветками. Побеги вереска используют при создании сухих букетов и композиций, настенных панно. Благодаря обилию мелких цветков и продолжительному периоду цветения декоративны различные виды рода Эрика. Создание эрикариев в открытом грунте — модное направление современного декоративного садоводства. Как и некоторые другие вересковые, они предпочитают условия приморского климата. Издавна завезены в Великобританию и широко здесь культивируются. Находясь в благоприятных экологических условиях, растения пышно разрастаются и обильно цветут. В этот период нередко местные холмы напоминают картины художников-импрессионистов благодаря богатому разнообразию цветов и оттенков отдельных куртин цветущих растений. По названию этого рода и дано название семейства Вересковые. В составе рода свыше 500 видов, 90 % которых естественно произрастает на крайнем юге Африки (в Капском флористическом царстве). Однако род Эрика европейского происхождения. Вторую родину растения нашли на юге Африки, когда были вытеснены из долин Европы наступающими ледниками. В новых условиях происходили интенсивные процессы видообразования, что и привело к возникновению множества новых видов.

Черника и толокнянка находят также применение как красильные и дубильные растения. Дубильные вещества содержат ветви и листья эрик, багульника, земляничного дерева. Плотная, твердая древесина некоторых рододендронов используется для

изготовления мебели, столярных и токарных изделий, древесина земляничного дерева, древесных эрик — на мелкие поделки.

Как отмечено, ядовитым растением является багульник болотный.

Семейство включает более 80 родов и 2500 видов. По наличию нижней завязи у многих видов подсемейство Вакциниевые нередко выделяют в самостоятельное семейство Брусничные (*Vacciniaceae*). А. Л. Тахтаджян в вересковые включает также подсемейства *Pyroloideae* и *Monotropoideae*, рассматриваемые часто как самостоятельные семейства Грушанковые (*Pyrolaceae*) и Вертляницевые (*Monotropaceae*).

Во флоре Беларуси 11 видов из 8 родов (вместе с брусничными). Они играют значительную роль в сложении растительных сообществ, являясь нередко доминантами напочвенного покрова хвойных (сосняки вересковый, брусничный, черничный; ельник черничный), иногда смешанных лесов. Обильно представлена на верховых болотах клюква, на верховых и переходных — багульник, подбел, болотный мирт, голубика. В Красной книге Республики Беларусь — рододендрон желтый (*Rhododendron luteum*) и клюква мелкоплодная (*Oxycoccus microcarpus*). Уязвимые виды. Рододендрон желтый — листопадный декоративный кустарник высотой 2 м и более. Обитает в сосновых и сосново-широколиственных лесах на юге Полесья. Клюква мелкоплодная — вечнозеленый кустарничек высотой 10—30 см с тонкими нитевидными стелющимися побегами. Произрастает на верховых болотах. Встречается микрогруппировками среди клюквы болотной.

ПОРЯДОК ИВОЦВЕТНЫЕ (*SALICALES*)

Включает одно семейство Ивовые (*Salicaceae*).

Семейство Ивовые (*Salicaceae*)

Семейство объединяет свыше 480 видов, относящихся к трем родам: Тополь (*Populus*, не менее 120 видов), Ива (*Salix*, 350—370 видов) и монотипный род Чозения (*Chosenia*).

Ивовые — листопадные древесные растения. Тополя и чозения — всегда деревья. Ивы бывают как деревьями, так и кустарниками, а нередко в тундре и альпийском поясе — даже кустарничками и полукустарничками (ива травянистая — *Salix her-*

bacea). Деревья тополя белого, или серебристого (*Populus alba*) могут достигать 40 м в высоту и нескольких метров в обхвате.

Листья простые (рис. 47), цельные (цельнокрайные, зубчатые, пильчатые), реже лопастные, очередные (у некоторых ив листья

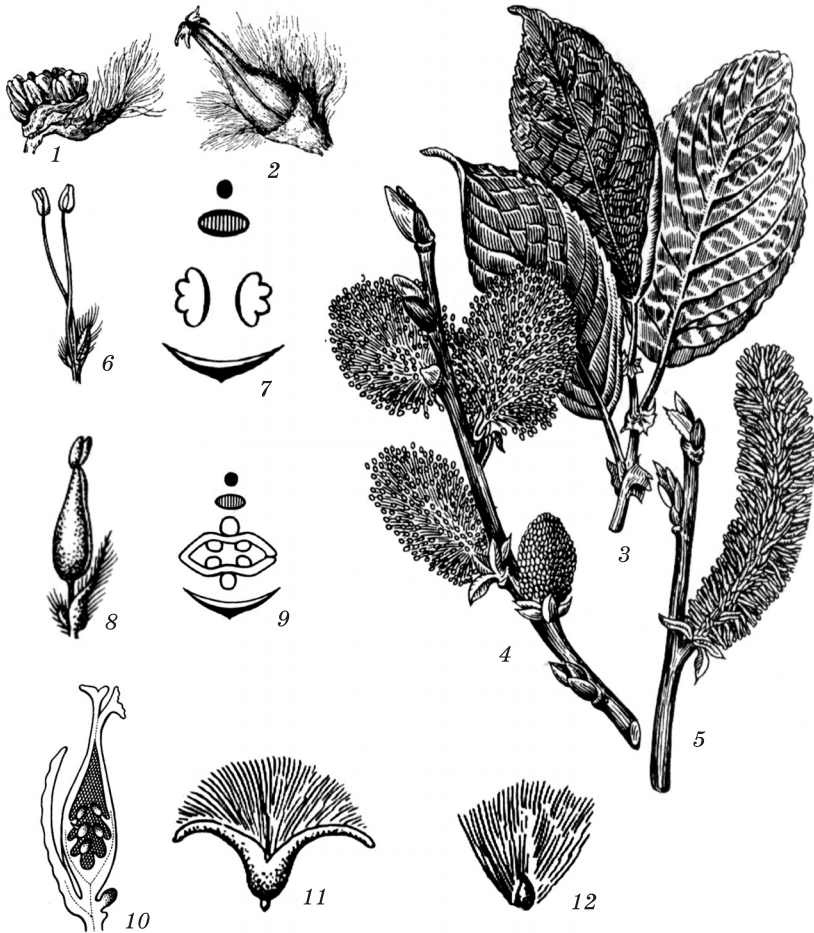


Рис. 47. Семейство Ивовые:

осина, или тополь дрожащий (*Populus tremula*): 1 — мужской и 2 — женский цветки; ива козья (*Salix caprea*): 3 — олистный побег; 4 — побег с мужскими соцветиями; 5 — побег с женским соцветием; 6 — общий вид и 7 — диаграмма мужского цветка; 8 — общий вид; 9 — диаграмма и 10 — продольный разрез женского цветка; 11 — раскрывшийся плод; 12 — семя

бывают попарно сближенные), с прилистниками, иногда рано опадающими. Устьица парацитные.

Все ивовые двудомны и имеют мелкие пазушные раздельнополюе цветки. Цветки собраны в однополые густые простые ботрические соцветия, так называемые сережки. Это кисти или колосья с укороченными цветоножками и мягкой, часто поникающей осью (тополь, чозения, отдельные ивы). Мужские соцветия целиком опадают после цветения, женские — после созревания и рассеивания семян. Цветки тополей на цветоножках имеют диско-видный или бокальчатый околоцветник и располагаются в пазухах бахромчато-надрезанных прицветников (кроющих чешуй). Сидячие цветки ив и чозении лишены околоцветника, прицветники цельные. Вместо околоцветника в цветках ив имеется 1—3 нектарные железки (нектарники) — его видоизменения. У чозении нектарники отсутствуют. Мужские цветки тополей имеют различное число свободных тычинок с короткими нитями — (4), 6—40 (70), у ив — 1—12 (обычно 2—5, у большинства видов 2), у чозении — 3—6. Пыльники вскрываются продольно. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна 2-клеточные (у некоторых тополей — 3-клеточные), обычно 3-кольпоратные или безапертурные (тополь). У тополя и чозении пыльца сухая и разносится ветром, у большинства ив — липкая, и опыление осуществляется насекомыми, которых привлекает нектар, выделяемый небольшими нектарниками. Их душистые соцветия посещают пчелы, шмели, перезимовавшие ночные бабочки — совки. Цветение обычно ранее, часто до или во время распускания листьев.

Гинецей паракарпный, чаще из 2 сросшихся плодолистиков, редко из трех-четырёх (отдельные виды тополя). Столбик очень короткий, завершающийся 2—4 цельными или 2 раздельными, а у тополей еще и окрашенными рыльцами. Они обычно сидячие, каринальные (расположены над спинкой каждого плодолистика, как у тополей и многотычинковых видов ив) или комиссуральные (расположены над линией срастания соседних плодолистиков, как у большинства ив). Завязь у тополей верхняя или по происхождению верхняя (ива), сидячая или на короткой, редко длинной ножке, одногнездная, обычно со многими семязачатками. Семязачатки анатропные, с одним или двумя (некоторые виды тополя) интегументами, крассинуцеллятные. Известны халазогамия и многоклеточный археспорий. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм нуклеарный.

Примеры формул цветков:

ива козья (*Salix caprea*): мужской — $*P_0A_2G_0$; женский — $*P_0A_0G_{(2)}$ (по происхождению завязь верхняя).

Плод — вскрывающаяся 2—4 створками паракарпная коробочка. Семена чаще многочисленные, относительно мелкие (длиной 1—2 мм), с очень тонкой полупрозрачной семенной кожурой, лишены эндосперма или с очень скудным эндоспермом, с развитым прямым зародышем, снабженные базальным хохолком из тонких волосков. У большинства видов созревают в начале лета. Семена типично анемохорные, далеко разносятся ветром. Они не имеют покоя, прорастают сразу после созревания, но быстро теряют всхожесть.

Распространены главным образом в умеренном и холодном поясах Северного полушария (вплоть до полярных и высокогорных пределов растительности), а также в южных областях Южной Америки, Южной Африки и Юго-Восточной Азии. Нередко образуют крупные заросли вдоль рек и водоемов. К обычным лесным породам Евразии относится осина, или тополь дрожащий (*Populus tremula*) — быстрорастущее дерево. Размножается осина чаще корневой порослью и образует чистые или смешанные обычно вторичные древостои.

У исследованных представителей выявлены фенольные гликозиды, встречаются флавоноиды. В коре содержатся дубильные и смолистые вещества.

Ивовые имеют важное хозяйственное значение. Древесина идет для строительных целей, на мебель, фанеру, спички, используется на топливо. Древесина тополей служит сырьем для целлюлозно-бумажной промышленности, гидролизом древесины получают этиловый спирт, из тополевой целлюлозы изготавливают ткани, кордные волокна. Сухая древесина осины обладает прочностью и устойчивостью к гниению, ее используют для тарного производства, для изгородей, как кровельный материал в деревянном зодчестве. Однолетние ивовые прутья — превосходный материал для плетения корзин. Из коры ив изготавливают дубитель для кож. Многие ивы успешно используют для закрепления подвижных грунтов, откосов и берегов водоемов, а их побеги служат кормом для диких и домашних травоядных животных. Гликозид салицин, получившийся из ивовых, ранее использовался в медицине как противовоспалительное средство. Почки тополя черного (*Populus nigra*) применяют как противоревматическое средство.

Тополя и ивы широко используются в озеленении. Отличаются неприхотливостью, быстрым ростом, нередко легко размножаются черенкованием. Многие тополя хорошо переносят стрижку при формировании кроны. Выделены разнообразные декоративные формы ив. Наиболее широко используются плакучие формы ивы белой (*Salix alba*) с длинными узкими, сизыми и серебристыми листьями; у ивы пятитычинковой (*S. pentandra*) форма с лакированными листьями. Получены декоративные гибриды ив, различающиеся строением кроны, окраской побегов, опушенностью листьев. Часто производят гибриды ивы вавилонской (*S. babylonica*) с ивой белой, имеющие плакучую форму кроны и высаживаемые в парках и по берегам водоемов. Многие тополя устойчивы к засухе и засолению.

Во флоре Беларуси естественно произрастает 19 видов (16 видов ив и три вида тополя). Обитают они чаще в долинах рек, вдоль ручьев, на болотах, лугах, лесах (в подлеске, на вырубках), у дорог. Немало культивируется декоративных ив и тополей (тополя — бальзамический (*Populus balsamifera*), канадский (*P. canadensis*), пирамидальный (*P. nigra* var. *italica*)). Для борьбы с «пухом» семян проводят сильную обрезку деревьев или высаживают мужские экземпляры.

В Красную книгу Беларуси занесена ива черничная (*Salix myrtilloides*), в профилактической охране нуждается ива лопарская, или лапландская (*S. lapponum*). Обитают чаще на переходных болотах. Уязвимые виды, находящиеся вблизи южной границы ареала. Кустарники до 70—80 см высотой. Ветви ивы черничной восходящие с серой корой и сизыми снизу листьями. Верхние части побегов ивы лопарской с паутинистым опушением и густо-беловойлочными снизу листьями.

ПОРЯДОК ТЫКВОЦВЕТНЫЕ (*CUCURBITALES*)

Включает одно семейство Тыквенные — *Cucurbitaceae*.

Семейство Тыквенные (*Cucurbitaceae*)

Семейство объединяет 850 видов из около 100 родов. Чаще — стелющиеся, лазающие или вьющиеся травянистые растения (рис. 48); но известны полкустарники, кустарники, небольшое дерево необычного вида. Среди травянистых растений в природных условиях больше многолетников (переступень, или бриония —

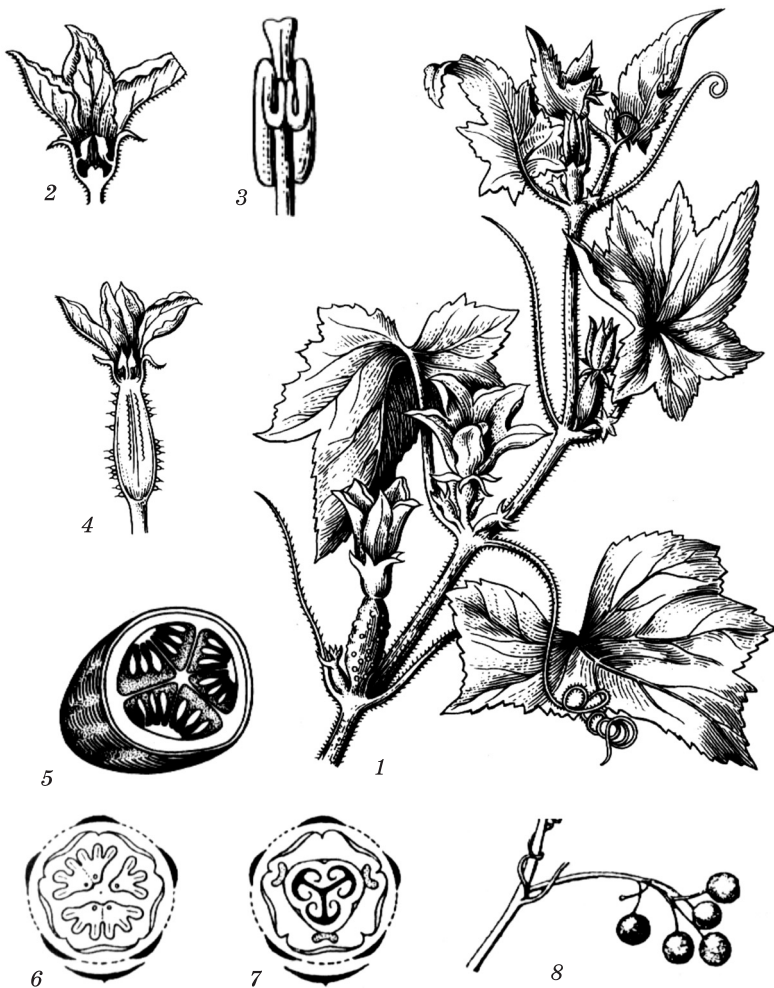


Рис. 48. Семейство Тыквенные:

огурец посевной (*Cucumis sativus*): 1 — репродуктивный побег; 2 — продольный разрез мужского цветка; 3 — тычинка; 4 — продольный разрез женского цветка; 5 — плод тыквины (поперечный разрез); бешеный огурец обыкновенный (*Ecballium elaterium*): 6 — диаграмма мужского и 7 — женского цветков; переступень белый (*Bryonia alba*): 8 — ветвь с плодами

Bryonia, гладианта — *Thladiantha*, бешеный огурец — *Ecballium*, многие тыквы — *Cucurbita*, отдельные виды палеотропического

рода Момордика — *Momordica*). Дикорастущие однолетники — виды эхиноцистиса (*Echinocystis*), сициоса (*Sicyos*). Однолетники преобладают среди широко культивируемых: огурец посевной (*Cucumis sativus*), тыква обыкновенная, или твердокорая (*Cucurbita pepo*), гигантская, или крупноплодная (*C. maxima*), мускусная (*C. moschata*); арбуз столовый, или съедобный (*Citrullus lanatus*), дыня чарджоуская (*Melo zard*), люффа (*Luffa*), лагенария, или тыква-горлянка (*Lagenaria*), палеотропическая бенинкаса, или «восковая тыква» (*Benincasa hispida*), пантропический трихозант огурцовый (*Trichosanthes cucumerina*), виды момордики. Культивируемых многолетних растений немного. Это в основном тропические и субтропические американского континента — чайот съедобный, или «мексиканский огурец» (*Sechium edule*), тыквы фиголистная (*Cucurbita ficifolia*) и вонючая, или «бизонова тыква» (*C. foetidissima*); Африки — колоцинт обыкновенный (*Citrullus colocynthis*). В сухих песчаных пустынях Южной Африки обитают оригинальные кустарники рода Акантосициос (*Acanthosicyos*). В Африке также распространены деревянистые лианы из рода Телфайрия (*Telfairia*) и там же культивируемые. Единственное невысокое дерево (до 2,5 м высотой) — дендросициос сокотранский, или «огуречное дерево» (*Dendrosicyos socotranus*). Облик его своеобразен из-за мягкого и сочного, слегка конусовидного стебля со светлой корой. Он служит резервуаром влаги на долгий засушливый период.

Растения, обитающие на засушливых пустынных территориях, часто формируют мощную мясистую корневую систему. Утолщенный деревянистый корень акантосициоса иногда достигает длины до 12 м. У брионии, «бизоновой тыквы» корень редькообразный.

Стебли нередко длинные (часто называемые плетями), особенно у лиан. Тонкие побеги однолетней североамериканской лианы, занесенной в Европу, эхиноцистиса шиповатого (*Echinocystis echinata*) на опорах поднимаются на 10-метровую высоту. Сходной длины стелющиеся побеги некоторых тыкв. Еще более длинные стебли формируются у многолетних травянистых лиан — у чайота съедобного до 12 м. Гибкий стебель тыквы окичобе (*Cucurbita okeechobeensis*), обитающей во влажных тропических лесах юга Флориды, достигает 50-метровой длины и взбирается на высокие деревья.

Травянистые формы обычно снабжены усами (часто ветвистыми); это видоизмененные побеги (рис. 48). Нижняя часть по про-

исхождению стеблевая, а тонкие разветвления, обладающие раздражимостью и легко закручивающиеся вокруг опоры, — видоизмененные листья. Усики иногда превращены в колючки или отсутствуют.

Листья очередные, без прилистников, простые: пальчато- (огурец, тыква, чайот, момордика), реже перисто-лопастные (люффа, бенинкаса — *Benincasa*, лагенария) или перисто-раздельные (арбуз столовый), нередко цельные (тладианта, дыня — *Melo*, восточноазиатский схизопепон — *Schizopepon*).

Часто встречаются цистолиты. Устьица большей частью аномотные. Проводящие пучки осевых органов почти всегда билатеральные.

Цветки актиноморфные, чаще средних размеров или крупные, в пазушных цимозных соцветиях (иногда редуцированных до одного цветка). Цветки, по-видимому, часто вторично-раздельнополые (нередко содержат рудименты противоположного пола). Наряду с однополыми у восточноазиатских родов Актиностемма (*Actinostemma*) и Схизопепон, а также у арбуза (*Citrullus*), дыни встречаются обоеполые цветки. Растения обычно однодомные (огурец (*Cucumis*), тыква, арбуз, дыня, эхиноцистис), редко двудомные (переступень двудомный (*Bryonia dioica*), тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia*), занония (*Zanonia*), акантосициос).

Околоцветник двойной, чаще пятичленный; чашечка более или менее сростнолистная; венчик за редким исключением спайнолепестный (от лопастного до рассеченного). Лепестки желтые, белые, реже зеленоватые (циклантера — *Cyclanthera*), редко оранжевые (отдельные виды тыквы), пурпурные (телфайрия). Небольшие зеленоватые лепестки брионии имеют ультрафиолетовый рисунок, привлекающий насекомых и невидимый глазу человека. Тыквенные не образуют антоцианов, поэтому их цветки не бывают розовыми, голубыми или лиловыми. В цветках формируются крупные нектарники, наполненные очень сладким нектаром. Они чаще располагаются в основании лепестков.

Тычинок чаще 5, чередующихся с лепестками венчика, иногда 3, редко 2. Редко они свободные, чаще срастаются попарно, одна тычинка остается свободной или редуцируется. Иногда срастаются все 5 тычинок (вплоть до образования единой шиловидной колонки) или срастаются только пыльники. Пыльники обычно петлеобразные, изогнутые, иногда прямые; вскрываются продольно. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный.

Пыльцевые зерна 2-клеточные, разных типов (самые примитивные из них 3-бороздные).

Околоцветник, срастаясь с основаниями тычиночных нитей, образует короткую цветочную трубку различной формы, приросшую к завязи, поэтому завязь нижняя (очень редко полунижняя). Гинецей паракарпный, образован 3, реже 4, 5 сросшимися плодолистиками. У циклантеры и близких родов, вероятно, в результате редукции гинецей из одного плодолистика. Полость завязи обычно почти полностью заполнена разросшимися постенными плацентами. При срастании плацент в центре завязи она разделяется на гнезда, с многочисленными семяпочками в каждом гнезде. Очень редко в завязи одна семяпочка — сициос, чайот (*Sechium*) и близкие им роды. Стилодии чаще более или менее сросшиеся в столбик, с утолщенными мясистыми комиссуральными рыльцами. Их число соответствует числу плодолистиков. Семяпочки анатропные, с двумя интегументами, красинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Пыльцевые трубки часто очень длинные. Эндосперм нуклеарный.

Примеры формул цветков:

тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo*):

мужской — $*K_{(5)}C_{(5)}A_{(2),(2),1}G_0$;

женский — $*K_{(5)}C_{(5)}A_0G_{(3)}$.

Плоды чаще нераскрывающиеся. У подавляющего большинства видов это особая разновидность толстостенной ягоды, получившая название «тыквина», с мощным кожистым, нередко твердеющим, экзокарпием, сочными мезо- и эндокарпием. Типичными примерами подобного типа плода могут служить плоды широко культивируемых тыквенных (огурец, тыква, арбуз, дыня). Редко плод — настоящая нижняя паракарпная ягода (бриония) или коробочка (занония). Зрелые ягоды разнообразной окраски — красные, желтые, зеленовато-черные. Коробочки сочные или сухие. Наибольшее разнообразие характерно для основного типа плодов в семействе — тыквины. Они различаются по форме (шаровидные (арбуз), овально-вытянутые (дыня), удлиненные (огурец), грушевидные (чайот), цилиндрические (трихозант — *Trichosanthes*, люффа), веретеновидные (момордика), бутылевидные (лагенария, или тыква-горлянка), шиповатые (эхиноцистис)); по характеру поверхности (гладкие (арбуз, лагенария, тыква обыкновенная), шероховатые (дыня, огурец), бугорчатые (момордика), ребристые (чайот, тыква крупноплодная, люффа острорребристая — *Luffa acutangula*)); по окраске — белые, зеленые, желтые, оранжевые; по внутреннему строению (от 1-гнездных до 5-гнездных); по раз-

мерам (от мелких до очень крупных). У культивируемых растений плоды достигают до 20—25 кг у арбуза съедобного, дыни чарджоуской, телфайрии, до 40 кг у бенинказы, или «восковой тыквы». Однако самые крупные по массе плоды среди всех растений у тыквы крупноплодной — нередко более 50 кг, отдельные могут достигать массы более 700 кг.

Семена обычно многочисленны, с плотной семенной кожурой, без или почти без эндосперма, не имеют покоя. Зародыш хорошо развит, прямой с большими плоскими семядолями.

Насекомоопыляемые растения. По строению цветки доступны многим насекомым, и их посещают около 150 видов. Основные опылители — пчелы, степные муравьи, а также осы и шмели. Насекомых привлекают часто яркий венчик, обильный нектар. Пыльца мужских цветков служит отличным кормом — в ней обнаружено более сотни полезных веществ. Для некоторых растений характерно ветроопыление наряду с насекомопылением. У лазящего эхиноцистиса шиповатого мужские цветки всегда находятся выше женских. Даже при слабом ветре пыльца легко слетает вниз на рыльца женских цветков (гравитационная автогамия).

Округлые мелкие невскрывающиеся плоды дикорастущих арбузов и других тыквенных перекатываются ветрами, ливневыми потоками нередко на дальние расстояния. Плоды растрескиваются под влиянием внутреннего давления, возникающего при созревании, или их поедают животные, способствуя рассеиванию непереваривающихся семян. Ярко окрашенные ягоды тыквенных склевывают птицы. Мелкие семена, как броней, покрыты настолько прочной и крепкой склеродермой, что зародыши семян, прошедшие через пищеварительный тракт птиц, остаются неповрежденными и способны к прорастанию. Перезревшие ягоды раздавливаются при малейшем прикосновении, семена приклеиваются к шерсти задевших их животных.

Односемянные плоды сициоса угловатого (*Sicyos angulatus*) также разносятся животными на большие расстояния, цепляясь за их шерсть клювообразными шипами. Широко известен бешеный огурец обыкновенный (*Ecballium elaterium*) — сорное растение Кавказа, Крыма, Малой Азии, Средиземноморья, естественно обитающее в прибрежных районах. К моменту созревания в плодах возникает колоссальное гидростатическое давление (почти 6 атмосфер).

У вскрывающихся тыквин формируется крышечка, колпачок (эхиноцистис, люффа). Иногда зрелые тыквины могут внезапно вскрываться двумя клапанами (циклантера), тремя заворачиваю-

щимися наружу створками (момордика, схизопепон). Нередко семена заключены в окрашенный ариллус (момордика и другие), богатый крахмалом, каратиноидами. Выброшенные растениями из плодов, такие семена растаскиваются муравьями. Крахмал остатков ариллуса используется зародышем прорастающего семени. Легкие крылатые сплюснутые семена занонии, высыпающиеся из вскрытых булавовидных коробочек, распространяются ветром.

Пустотелые зрелые плоды лагенарии, покрытые толстым одревесневшим околоплодником, способны более 200 дней находиться в морской воде без повреждений и без потери семенами всхожести. Подхватываемые океаническими течениями, они распространились на всех континентах. Благодаря этому лагенария является единственным культурным растением, известным с древнейших времен в Старом и Новом Свете. Распространение в доколумбовую эпоху других широко культивируемых видов (батата — *Ipomoea batatas*, кокосовой пальмы — *Cocos nucifera*) датируется более поздним временем.

При выпадении дождя семена тыквенных, не имеющие покоя, быстро прорастают. Наиболее спелые и жизнеспособные семена прорастают внутри сочного плода. Когда перезрелый плод трескивается, из него выпадают не только семена, но и вполне развитые проростки, быстро укореняющиеся. У чайота съедобного, или «мексиканского огурца», наблюдается «живорождение». Проросток, выросший из единственного крупного семени внутри зрелого плода, прорастает через перикарпий, образуя побег с листьями и усами. Молодое растение часто связано с плодом до тех пор, пока не исчерпает его питательные вещества.

Многие виды хорошо размножаются вегетативно, за счет быстро распространяющейся корневой системы («бизонова тыква»). У тладианты сомнительной на каждом низко нависающем над землей участке надземного побега и на всех подземных побегах формируются цепочки клубней. Следующей весной из каждого клубня развивается новый побег.

Тыквенные широко распространены в тропических и субтропических областях, от влажно-тропических лесов до пустынь. В умеренных широтах их сравнительно мало, в холодных — отсутствуют.

Семейство включает множество хозяйственно полезных растений. Некоторые широко культивируются как пищевые растения (тыква, огурец, дыня, арбуз). Тыква происходит из тропиков Америки. Хорошо известны кабачки, патиссоны, цуккини и

крукнеки — формы тыквы твердокорой. Огурец посевной — одна из самых популярных овощных культур — возделывается в открытом грунте примерно до 60° с. ш., севернее — только в теплицах. Родина его — Индия. Вероятно, из тропической Африки происходит дыня. Африка — также родина и арбузов. Крупные плоды арбуза столового отличаются высокой сахаристостью (до 11 %). Как ценная овощная культура в тропиках и субтропиках известен чайот. В Индии, странах Юго-Восточной Азии в пищу употребляют незрелые горьковатые плоды момордики, которые предварительно жарят или отваривают. Богаты кальцием, микроэлементами и витаминами незрелые плоды, молодые побеги и листья лагенарии.

Многие сорта тыквы крупноплодной и твердокорой являются кормовыми. На силос разводят также арбуз кормовой (*Citrullus colocynthoides*) с сахаристостью до 3 %. Немало сортов декоративных — с пестрыми по окраске, чалмовидными по форме плодами. Как декоративные выращиваются многие вьющиеся растения.

При созревании крупных продолговатых плодов люффы цилиндрической, или мочалочной (*Luffa cylindrica*) формируется мощная сеть прочных сосудисто-волоконистых пучков. После вымачивания плодов в воде пучки полностью освобождаются от мякоти и используются для изготовления мочалок. Из причудливых зрелых плодов лагенарии делают посуду.

Во флоре Беларуси семейство представлено семью культивируемыми и заносными видами, особи которых изредка встречаются по синантропным местообитаниям, в ивняковых зарослях по долинам крупных рек. Ценными пищевыми растениями являются огурец посевной, тыква обыкновенная. Как декоративные растения иногда разводят эхиноцистис, редко гладианту, переступень, сициос. Культивируется также тыква крупноплодная.

ПОРЯДОК КАПЕРСОЦВЕТНЫЕ (*CAPPARALES*)

Деревья, кустарники или чаще многолетние и однолетние травы. Листья очередные или редко супротивные, простые или реже сложные, обычно без прилистников. Устьица аномоцитные или (реже) анизоцитные. Узлы однолакунные. Сосуды с простой перфорацией. Характерно наличие горчично-масляных глюкозидов и мирозиновых клеток. Цветки чаще в терминальных кистях, иногда в метелках. Обоеполые или иногда однополые, актиноморфные или зигоморфные, обычно с двойным околоцветником, иногда безлепестные, с нектарниками. Околоцветник четырех-

реже пятичленный, его части свободные. Тычинок 2—4 и больше, в основном возникающих из ограниченного числа (чаще всего 4) примордиев. Пыльники вскрываются продольно. Пыльцевые зерна 2-, 3-клеточные, большей частью 3-кольчатые или 3-кольпоратные. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Гинецей паракарпный, состоит из 2 или реже 3—6 (12) сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, обычно с несколькими или многими семяпочками. Семяпочки анатропные или чаще кампилотропные, с двумя интегументами, краси- или реже тенуинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм нуклеарный. Плоды — коробочки, стручки, стручочки или ягоды, иногда орехи или костянки. Семена с крупным, более или менее изогнутым или складчатым зародышем. Зрелые семена без эндосперма или со скудным эндоспермом, редко с хорошо развитым эндоспермом.

В порядке шесть семейств. Наиболее крупное — Крестоцветные, или Капустные (*Cruciferae*, или *Brassicaceae*). Из семейства Каперсовые (*Capparaceae*) известны каперсы обыкновенные или колючие (*Capparis spinosa*). Бутоны этого растения как приправу широко используют жители Кавказа и Средиземноморья. Представителем семейства Резедовые (*Resedaceae*) является резеда душистая (*Reseda odorata*) — декоративное растение, широко культивируемое во многих странах.

Семейство Крестоцветные, или Капустные (*Cruciferae*, или *Brassicaceae*)

Крупное семейство, насчитывающее 350 родов и свыше 3200 видов. Преимущественно однолетние и многолетние травы, редко полукустарники (одревесневает нижняя часть стебля) и кустарники. Полукустарники — средиземноморский ветвистый декоративный бурачок колючий (*Alyssum spinosum*), южноевропейский лекарственный и декоративный лакфиоль обыкновенный (*Cheiranthus cheiri*), средиземноморские левкой двурогий (*Matthiola bicornis*) и седой (*M. incana*), выращиваемые в культуре как декоративные однолетники. Кустарники единичны (чаще африканские и макаронезийские виды) и достигают в высоту 1,5—2 м (синапидендрон — *Sinapidendron*, гелиофила — *Heliophila*, фoleyола — *Foleyola*, катран кустарниковый — *Crambe fruticosa*). Листопадные и вечнозеленые ветвистые низкорослые кустарники с желтыми цветками рода Велла (*Vella*) обитают в Западном Средиземноморье. Гелиофила лазящая (*Heliophila scandens*) и виды южноамериканского рода Кре-

молобус (*Cremolobus*) внешним обликом сближаются с лианами. Многие высокогорные крестоцветные имеют подушковидную форму, что способствует задержанию тепла.

Многолетние растения белорусской флоры — зубянка клубне-носная (*Dentaria bulbifera*), лунник оживающий (*Lunaria rediviva*), хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana*), сердечники луговой (*Cardamine pratensis*) и горький (*C. amara*), жирушники земноводный (*Rorippa amphibia*) и лесной (*R. sylvestris*). Немало двулетников — чесночница черешковая (*Alliaria petiolata*), вайда красильная (*Isatis tinctoria*), желтушник седоватый (*Erysimum canescens*). Многие широко культивируемые растения также двулетники — капуста огородная (*Brassica oleracea*), репа (*B. rapa*), брюква (*B. napobrassica*), редька посевная (*Raphanus sativus*). Многие виды представлены многолетними и двулетними формами: сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris*), свербига восточная (*Bunias orientalis*), ярутка альпийская (*Thlaspi alpestre*), из культивируемых декоративных — вечерница дамская, или ночная фиалка (*Hesperis matronalis*).

Среди крупных семейств растений крестоцветные отличаются максимальным участием однолетников. Немало их среди дикорастущих (дескурайния Софии — *Descurainia sophia*, редька дикая — *Raphanus raphanistrum*, крупка дубравная — *Draba nemorosa*, горчица полевая — *Sinapis arvensis*, клоповники мусорный — *Lepidium ruderales* и густоцветный — *L. densiflorum*) и культивируемых растений (рапс — *Brassica napus* ssp. *oleifera*, изредка выращиваются: капуста сарептская, или сарептская горчица — *B. juncea*, капуста черная, или черная горчица — *B. nigra*, горчица белая — *Sinapis alba*). Среди однолетников имеются эфемеры — веснянка весенняя (*Erophila verna*), редко встречающийся в Полесье бурачок пустынный (*Alyssum desertorum*). Некоторые виды имеют однолетние и двулетние формы и широко распространены — сумочник обыкновенный, или пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), икотник серый (*Berteroa incana*), гулявник лекарственный (*Sisymbrium officinale*), желтушник мелкоцветный (*Erysimum cheiranthoides*). Почти все сорные крестоцветные — одно- и малолетние растения.

Корневая система стержневая. Иногда корни крупные, крахмалистые, съедобные, как у хрена обыкновенного, среднеазиатского катрана Кочи (*Crambe kotschyana*). Нередко подземная часть растения представлена тонким коротким (лунник оживаю-

щий, сердечники луговой и горький) или длинным горизонтальным корневищем (зубянка клубненосная, гулявник волжский — *Sisymbrium wolgensse*), корневой частью корнеплода (репа, брюква, редька посевная).

Листья очередные, без прилистников, простые (цельные или в разной степени расчлененные). Цельные листья у капусты (*Brassica*), ярутки (*Thlaspi*), чесночницы (*Alliaria*), лунника (*Lunaria*). Листья дескурайнии (*Descurainia*) 2—3-перисто-рассеченные на узкие линейные сегменты, подобно листьям укропа душистого (*Petroselinum crispum*). Часто нижние листья образуют прикорневую розетку (резуховидка — *Arabidopsis*, резуховидник — *Cardaminopsis*, хрен — *Armoracia*, свербига — *Bunias*, сердечник луговой, крупка дубравная). Иногда стебли безлистные, а все листья в прикорневой розетке — веснянка весенняя. Наблюдается гетерофиллия, например у редкого заносного клоповника пронзеннолистного (*Lepidium perfoliatum*). Нижние листья 2-перисто-рассеченные на узкие линейные сегменты, верхние — цельные, стеблеобъемлющие с глубокосердцевидным основанием.

Листья, как и стебли, нередко покрыты характерными одно-клеточными или многоклеточными; простыми, двураздельными, звездчатыми или якоревидными волосками; иногда с примесью железистых. Устьица анизоцитные.

Обоеполые цветки собраны в весьма единообразные ботрические соцветия. Чаще это верхушечная кисть (рис. 49) или ее модификации. При укорочении осей они становятся щитковидными или почти головчатыми. Строение цветка у подавляющего большинства видов однотипно, и поэтому крестоцветные — одно из самых легкораспознаваемых семейств. Околоцветник двойной, четырехчленный. Чашелистики в двух кругах, свободные. У основания иногда мешковидные (приспособление для накопления нектара). Свободные лепестки располагаются в одном круге, крестообразно (отсюда и происходит название семейства). Лепестки чаще желтые или белые, но нередки растения с фиолетовыми, розовыми (вплоть до пурпурных) цветками. Иногда встречаются темно-бурые лепестки. Лепестки обычно с выраженными ноготками, более широкие в верхней части; цельные или выемчатые. Редко встречаются виды с лопастными, перисто-рассеченными и даже реснитчато-бахромчатыми лепестками. Цветки правильные (двусторонне-симметричные), с медианной и трансверсальной плоскостями симметрии. Очень редко вследствие неодинакового

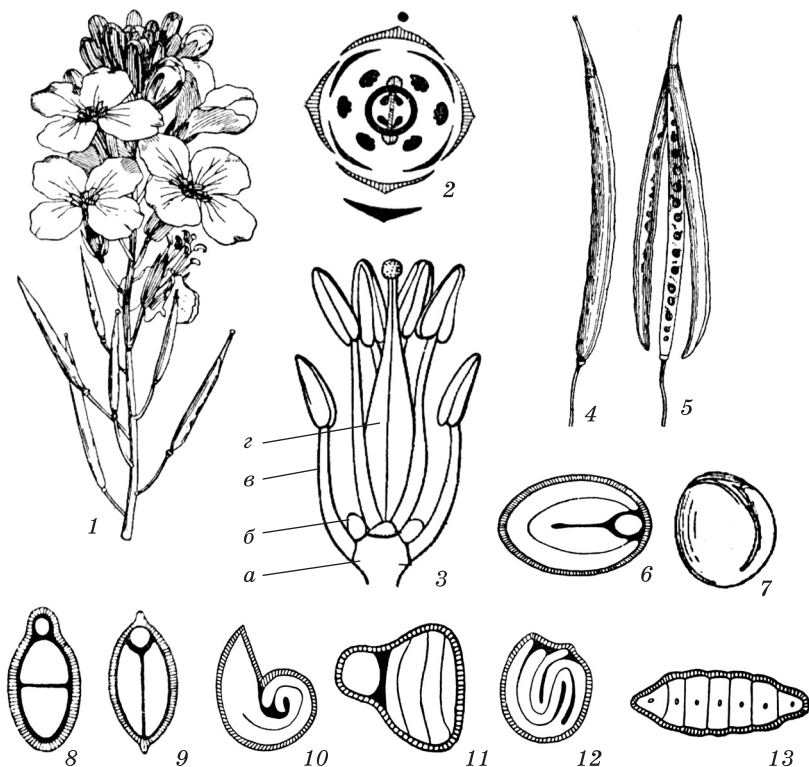


Рис. 49. Семейство Крестоцветные:

капуста огородная (*Brassica oleracea*): 1 — соцветие кисть; 2 — диаграмма цветка; 3 — цветок с удаленным околоцветником: а — цветоложе, б — нектарник, в — тычинка, z — пестик; 4, 5 — плод стручок; капуста черная (*Brassica nigra*): 6 — поперечный разрез семени; 7 — зародыш; тетрактидион бухарский (*Tetracmidion bucharicum*): 8 — поперечный разрез семени; лакфиоль обыкновенный (*Cheiranthus cheiri*): 9 — поперечный разрез семени; свербига восточная (*Bunias orientalis*): 10 — продольный и 11 — поперечный разрезы семени; гелиофила (*Heliophila*): 12 — продольный и 13 — поперечный разрезы семени

развития лепестков цветок зигоморфный (иберис — *Iberis*). Редко лепестки отсутствуют.

Тычинок чаще шесть, из них две с более короткими нитями относятся к наружному кругу и располагаются в трансверсальной плоскости цветка, а четыре с более длинными нитями — ко внутреннему. Исследования процессов развития цветков показали, что во внутреннем круге закладываются только два меристемати-

ческих бугорка, в дальнейшем раздваивающихся. Это позволяет считать, что у предков крестоцветных внутренний круг андроея состоял из двух медианных микроспорофиллов, которые впоследствии расщепились вдоль. У современных представителей расщепление меристематических бугорков не всегда полное, и тогда нити тычинок внутреннего круга остаются с более или менее сросшимися попарно основаниями. В редких случаях все тычинки одинаковой длины. У некоторых видов наблюдается уменьшение (до 4 и даже до 2) и, наоборот, увеличение числа тычинок. Так, у сердечника шершавого (*Cardamine hirsuta*) в результате подавления тычинок наружного круга в цветке только 4 тычинки внутреннего круга. Иногда, помимо двух наружных тычинок, внутренние попарно полностью срастаются. Очень редко в цветке остается 2 тычинки (внешние отсутствуют, и не происходит удвоения внутренних) — *Coronopus didymus*. У некоторых видов крупноплодника (*Megacarpaea*) и долгонога (*Macropodium*) число тычинок достигает 16. Нередко тычинки снабжены придатками, или же их нити разрастаются в виде зубцов или крыльев. В основании тычинок часто имеются нектарники, являющиеся выростами цветоложа. Пыльцевые зерна чаще 3-клеточные, 2—4-кольчатые.

Гинецей паракарпный, из двух сросшихся плодолистиков. Они срастаются краями и расположены в трансверсальной плоскости. Краевые (сутуральные) участки плодолистиков с плацентами формируют рамку (perlum). От плацент вырастает лишенная проводящих пучков ложная перепончатая продольная перегородка, разделяющая по вертикали полость завязи на два ложных гнезда. Иногда завязь оказывается разделенной еще и поперечно — на несколько или много изолированных друг от друга полостей. Завязь верхняя, с двумя, несколькими или многочисленными семязпочками на постенных плацентах. Семязпочки чаще кампилотропные или анатропные с двумя интегументами. Завязь сидячая, но у некоторых видов она располагается на длинном гинофоре. Столбик часто нерезко отграничен от завязи, заканчивается головчатым или двулопастным обычно комиссуральным рыльцем. Редко лопасти располагаются над срединными частями плодолистиков (левкой, или маттиола, — *Matthiola*).

Пример формулы цветка:

редька дикая (*Raphanus raphanistrum*) — $*K_{2+2}C_4A_{2+2 \times 2}G_{(2)}$.

Плоды — стручки и стручочки, однотипные по происхождению, но морфологически крайне разнообразны. Основным и исход-

ным типом является стручок. Стручок и стручочек различаются между собой соотношением длины и ширины плода. Если его длина превышает ширину в 3—4 и более раз, плод называют стручком; если длина равна ширине, меньше или немного превышает ее (до трех раз) — стручочком. И те и другие могут быть вскрывающимися двумя «створками» или невскрывающимися. У первых вскрывание происходит ламинально (по пластинке плодолистика, вдоль рамки). После опадения створок на плодоножке остается рамка вместе с перегородкой и прикрепленными к ней семенами. Плоды крестоцветных сильно варьируют по размерам, форме створок, по различным выростам на них. Выделяют несколько типов стручков. По-видимому, исходный тип — многосемянный длинный линейный стручок, однородный по строению на всем протяжении, вскрывающийся вдоль рамки двумя створками (левкой, башенница — *Turritis*, сурепка — *Barbarea*). Остальные типы стручков и стручочков рассматриваются как производные от него. Укорачивание стручка и уменьшение числа семян привели к образованию стручочка. Другое направление эволюции стручка выразилось в его дифференциации по длине. В результате нередко формируются стручки со специализированной невскрывающейся верхней частью в виде носика, не содержащего семян (капуста, горчица — *Sinapis*). Иногда стручки членистые (например, у редьки дикой). Они не вскрываются, а поперечно распадаются на части по перетяжкам.

Стручочки также довольно разнообразны по величине и по очертаниям: округлые, овальные, грушевидные, треугольные. Они подразделяются на две основные группы. У одних створки слабовыпуклые, наибольшая ширина их располагается в плоскости перегородки (широкоперегородчатые стручочки бурачка (*Alysum*), икотника (*Berteroa*), крупки (*Draba*), лунника). У других створки сильновыпуклые, и поэтому наибольшая ширина плода перпендикулярна плоскости перегородки (узкоперегородчатые стручочки пастушьей сумки, клоповника (*Lepidium*), ярутки). У многих крестоцветных число семян в плоде сократилось до одного, сформировались односемянные невскрывающиеся, орешковидные стручочки — вайда (*Isatis*), свербига, катран (*Crambe*). Нередко они снабжены хорошо развитыми крыловидными (вайда, крылотычинник (*Achionema*), крупноплодник) и крючковидными выростами, способствующими их распространению.

Нередко встречаются двучленные плоды, состоящие из верхнего нераскрывающегося членика и раскрывающегося или нерас-

крывающегося нижнего. Чаще оба членика, иногда один из них, содержат семена. Среди двучленных плодов различают стручки (морская горчица ланцетная — *Cakile lanceolata*) и стручочки (репник — *Rapistrum*).

Многим видам свойственна гетерокарпия, которая значительно повышает их приспособительные возможности. У крестоцветных на одном растении могут образовываться плоды не только различной формы и размеров (среднеазиатские однолетники: серпоносик песчаный — *Spirorhyncus sabulosus*, самерария Буассье — *Sameraria boissieriana*, виды крылотычинника), но и разных типов — стручки и стручочки (бразильский сердечник марьелистный — *Cardamine chenopodiifolia*, гетерокарпус фернадесский — *Heterocarpus fernandezianus*, обитающий на островах Хуан-Фернадес). У двух последних видов наряду с обычными раскрывающимися стручками верхушечного соцветия образуются прикорневые клейстогамные цветки. Благодаря длинным цветоножкам они зарываются в землю, и развитие плодов (многочисленных односемянных нераскрывающихся стручочков) происходит подземно (геокарпия). В неблагоприятные годы надземные соцветия зачастую не достигают плодоношения, геокарпные плоды всегда вызревают. Плоды гетерокарпных крестоцветных могут характеризоваться также разными способами распространения, существенно различаться по срокам созревания, глубине покоя и интенсивности прорастания семян и другими особенностями.

Семена часто многочисленные, располагаются в плоде в два или четыре ряда, без или почти без эндосперма. Семенная кожура нередко содержит особые слизистые клетки. Зародыш крупный, всегда согнутый. У одних видов зародышевый корешок прилегает к поверхности одной из плоских семядолей (спиннокорешковый зародыш семени капусты огородной, тетракарпидиона бухарского — *Tetracmidion bucharicum*), у других — располагается вдоль краев обеих плоских семядолей (краекорешковый зародыш семени лакфиоля обыкновенного). Нередко семядоли сложены вдоль средней жилки, и зародышевый корешок находится в ложбинке, образованной продольной складкой одной из семядолей (зародыш с вдоль сложенными семядолями чесночницы черешковой, капусты черной). У некоторых видов семядоли закручены спирально и поперечный срез семени пересекает их дважды (зародыш со спирально закрученными семядолями свербиги восточной), у других — семядоли поперечно дважды сложены и в разных направлениях, поперечный срез семе-

ни пересекает их трижды (зародыш с поперечно сложенными семядолями гелиофилы). Особенности строения плодов и семян часто используются при выделении более мелких таксонов внутри семейства, для диагностики родов и видов.

Многие перекрестноопыляемые — энтомофильные растения. Основными опылителями являются пчелы, шмели, мухи. Пчелы и шмели привлекаются запахом нектара, яркими цветками. Некоторые виды маттиолы, вечерницы (*Hesperis*) в ночное время опыляются бабочками. Мелкие невзрачные цветки преимущественно посещают мухи. Перекрестное опыление обеспечивается благодаря диогогамии. Для большинства характерна протерогиния. Протероандрия наблюдается крайне редко. При наступлении неблагоприятных условий для перекрестного опыления (отсутствие опылителей, обильные дожди, сильная жара) происходит самоопыление. Комбинированное опыление присуще горчице полевой, сердечнику луговому, чесночнице черешковой, кресс-салату, или клоповнику посевному (*Lepidium sativum*). Иногда наблюдается клейстогамия у шилолистника водяного (*Sabularia aquatica*), горчицы полевой, отдельных видов клоповника. Нередко в пределах одного рода у одних видов преобладает самоопыление (например, ярутка альпийская), а у других — перекрестное (ярутка горная — *Thlaspi montana*). У подобных растений вероятность самоопыления исключается также и биохимической несовместимостью пыльцы и поверхности рыльца — своя пыльца не прорастает. Как редчайшее явление встречается анемофилия (безлепестная кергеленская капуста субантарктическая, или принг-лея, — *Pringlea antiscorbutica*).

Разнообразны приспособления к распространению плодов и семян. У анемохорных видов образуются вздутые (пузыреплодник — *Coluteocarpus*), крылатые (крылотыччинник, крупноплодник, вайда Бессера — *Isatis bessi*) плоды; мелкие и легкие, часто крылатые семена. Из группы «перекасти-поле» известна иерихонская роза, или анастатика (*Anastatica hierochuntica*) — небольшой однолетник пустынных областей Западной Азии и севера Африки.

У зоохорных видов часто имеются крючководные выросты на плодах (тетракмидион якорный — *Tetracmidion glochidiatum*), с помощью которых они цепляются за шерсть животных. Клоповник пузырчатый (*Lepidium vesicarium*) распространяется муравьями. Гидрохорное распространение плодов наблюдается у катрана морского (*Crambe maritima*), морской горчицы приморской

(*Cakile maritima*). Немало автохоров. Например, у сердечников шершавого и недотроги (*Cardamine impatiens*) створки стручков растрескиваются с большой силой, и семена отбрасываются на значительные расстояния.

Свойственная крестоцветным гетерокарпия обеспечивает комбинированные способы распространения, более надежную сохранность семян и возможность их прорастания при изменяющихся условиях.

Семена нераскрывающихся плодов защищены плотным перикарпием и прорастают после его сгнивания. Для многих видов, обитающих в засушливых условиях, характерно ослизнение семенной кожуры. К ней прилипают частички почвы, закрепляя семена, предотвращая от заноса их в неблагоприятные условия.

Наряду с семенным некоторым видам свойственно вегетативное размножение.

У многих видов в вегетативных органах и соцветиях синтезируется серосодержащее соединение аллиллизотиоцианат, даже незначительное количество которого определяет своеобразные вкусовые качества растений, а в особых, так называемых мирозиновых клетках, — фермент мирозиназа, необходимый для его гидролиза.

Представители семейства встречаются по всему миру, но крайне неравномерно. Наибольшее их видовое многообразие отмечается в зонах умеренного и холодного климата Северного полушария, главным образом в Старом Свете. Максимальная концентрация родов и видов — в Средиземноморье, Юго-Западной и Центральной Азии. Многочисленны также в Андах.

Успешно приспосабливаются к разнообразным местообитаниям. Растут в лесах, степях, на лугах. Многие виды — обитатели пустынь и полупустынь. Крестоцветные продвинулись далеко на север и характерны для арктических областей. Они произрастают по морским побережьям, на увлажненных местообитаниях и даже в воде (шилолистник водяной), однако преобладают растения засушливых и сухих местообитаний. Немало высокогорных видов, приспособившихся к жизни на таких неблагоприятных для многих растений местообитаниях, как осыпи и скалы. В тропиках представлены немногими родами, приуроченными к горным областям. Отдельные виды достигают рубежей растительности высокогорий (4500—5700 м над уровнем моря). Немногочисленные виды Южного полушария имеют узколокальную приуроченность.

По своему значению для человека крестоцветные уступают лишь злакам, бобовым и пасленовым. Многие растения — известные овощные культуры. Наиболее важная — капуста огородная. Отличается необычной морфологической изменчивостью, что позволило отобрать несколько полезных разновидностей с множеством форм — листовая, или кормовая (*Brassica oleracea* var. *acephala*), кочанная (*B. o.* var. *capitata*), савойская (*B. o.* var. *sabauda*), брюссельская (*B. o.* var. *gemmifera*), цветная (*B. o.* var. *botrytis*), брокколи (*B. o.* var. *botrytis* f. *italica*), репная, или кольраби (*B. o.* var. *gongylodes*) и др. Иногда их выделяют в самостоятельные близкородственные виды. Капуста листовая наиболее близка к родительской форме. Она не образует кочанов, с мясистыми плоскими или сильно курчавыми листьями. Преимущественно кормовые сорта, но имеются и овощные. Гладкие сближенные листья капусты кочанной образуют крупный плотный кочан (массой до 16 кг), представляющий собой гигантскую верхушечную почку с утолщенным и укороченным стеблем внутри (кочерыга). У савойской капусты листья более тонкие, курчавые, неплотно прилегают друг к другу, образуя рыхлый кочан меньшего размера. В пазухах листьев удлиненного стебля капусты брюссельской имеются мелкие кочаны — это разросшиеся пазушные почки и рыхлый верхушечный, завершающий стебель. Цветная капуста с сильно разросшимся разветвленным сжатым верхушечным беловатым соцветием с мясистыми осями и цветоножками, цветки недоразвиты. Брокколи — форма цветной капусты («стеблевая капуста»). В отличие от цветной капусты, она высокая (55—100 см высотой) и ветвистая. При удалении верхушечного головчатого соцветия в пазухах листьев развиваются боковые соцветия, что увеличивает урожай. Кольраби отличается коротким, сильно утолщенным реповидным или шаровидным надземным стеблем, с высоким содержанием витамина С.

Капуста кочанная — одна из древнейших овощных культур, выращиваемых в Средиземноморье и Южной Европе не менее 4—4,5 тыс. лет. Широко распространена как в тропиках, так и в умеренной зоне. Растет даже в приполярных областях. Во многих странах Европы занимает первое место среди овощных культур как по площади возделывания, так и по валовому производству. В северных широтах семена заблаговременно высевают в парники для получения рассады. Как овощное растение повседневного использования отличается высоким содержанием питательных ве-

ществ, витаминов, минеральных солей, особенно фосфора и калия, варьирующих в зависимости от сорта. По окраске листьев различают белокочанную — с зелеными листьями и краснокочанную формы — с темно-фиолетовыми листьями. Капуста кочанная — двухлетнее растение. После зимнего хранения, на втором году жизни развиваются цветоносные побеги с многочисленными цветками, плодами и семенами. В Восточной Азии окультурены местные виды *Brassica*, в частности виды капуста китайская (*B. chinensis*) и пекинская (*B. pekinensis*). К роду Капуста относятся также репа, брюква, рапс.

Репа — двухлетнее растение. Представляет собой корнеплодную форму дикой репы, засорявшей посевы на юге Европы и Западной Азии. Она родственна капусте полевой (*Brassica campestris*). К кормовым подвидам репы относится турнепс (*Brassica rapa* ssp. *rapa*) с удлиненным корнеплодом, достигающим нередко массы 16 кг. Также двухлетним кормовым растением является брюква. Это культура европейского происхождения. Репа, турнепс и брюква дают основную массу корнеплодов в мировом овощеводстве.

Рапс — однолетнее культурное озимое или яровое растение. Естественный амфидиплоид капусты кочанной и капусты полевой. Возделывают чаще как масличное растение. В семенах до 50 % масла, используемого в технических целях. Озимый рапс — кормовое растение. Масличными культурами являются также рыжик посевной (*Camelina sativa*) и катран абиссинский (*Crambe abyssinica*).

Пряные растения — хрен и горчица. Утолщенные корни хрена обыкновенного используют в качестве приправы, обладающей фитонцидным действием. Горчичный порошок, идущий на изготовление горчичников, и жирное пищевое горчичное масло получают из семян культивируемой сарептской горчицы (*Brassica juncea*). Наряду с ней в качестве лекарственных и пищевых растений применяют горчицу белую (*Sinapis alba*), черную горчицу (*Brassica nigra*).

Ради корнеплодов выращивают разновидности редьки посевной (*Raphanus sativus*), в качестве известных культур — редиса (*R. s. var. sativus*), редьки белой (*R. s. var. albus*) и черной (*R. s. var. niger*). Помимо высокого содержания минеральных веществ, витаминов, незаменимых аминокислот, имеются эфирные масла и гликозиды с фитонцидными свойствами. Именно они придают

корнеплодам свойственный вкус и запах. Редис ценится как самый ранний овощ с коротким (около месяца) периодом развития ярко окрашенного корнеплода.

Пряной салатной однолетней культурой является кресс-салат. В пищу также можно использовать листья ряда дикорастущих видов — сурепки обыкновенной, жирухи лекарственной и др. Некоторые из них культивируют — эрика посевная, или индау (*Eruca sativa*), пастушья сумка (в Китае). Молодые побеги и черешки листьев катрана морского, или морской капусты (*Crambe maritima*) употребляют подобно спарже.

Многие культивируемые растения используются в лечебной практике — корнеплоды редьки, брюквы, репы; семена горчиц; листья капусты огородной белокочанной (выявлено противоязвенное (желудка, двенадцатиперстной кишки) соединение, названное витамином U); надземная часть, листья и семена индау посевного. Из дикорастущих используют надземную часть пастушьей сумки, гулявника лекарственного, икотника серого, желтушника седоватого и мелкоцветного, лакфиоля обыкновенного; корни хрена.

Большинство масличных культур, особенно рапс, — прекрасные медоносы. Немало их среди декоративных и дикорастущих видов (сурепка обыкновенная, катран, вайда красильная). Вайда красильная — одно из древнейших красильных растений Европы и Азии, где ее особо ценили за великолепную синюю окраску (подобную индиго). Ею традиционно раскрашивали свои лица и тела кельтские воины.

Турнепс, брюква, иногда кормовая капуста используются для получения высококачественных зеленых и сочных кормов.

Немало декоративных растений. Привлекательна вечерница дамская, или ночная фиалка, за пурпурные, фиолетовые или белые цветки, вечером источающие сильный аромат. Хороши как на клумбах, так и в срезке благодаря душистым простым и махровым цветкам разнообразной окраски сорта левкоев двурогого и седого. Прекрасные растения для альпинариев, каменистых садов, клумб и бордюров — декоративные виды и сорта иберисов, бурачка, резухи (*Arabis*), обриеты (*Aubrieta*), крупки, желтушника. Для окаймления клумб, для балконных контейнеров подходят средиземноморские малькольмия приморская (*Malcolmia maritima*), лобулярия приморская (*Lobularia maritima*). В качестве листовенно-декоративных растений хороши садовые формы капусты

огородной кудрявой, или капусты декоративной (*Brassica oleracea* var. *acephala* f. *crispa*). В букетах сухих цветов применяют серебристые перегородки стручочков лунников однолетнего (*Lunaria annua*) и оживающего, или многолетнего. Великолепные растения для садов камней, альпинариев субтропиков — листопадные или вечнозеленые невысокие средиземноморские кустарники рода Велла.

Многие растения — сорняки. Из группы стручковых — редька дикая, сурепка обыкновенная, капуста полевая, дескурайния Софии, виды гулявника (*Sisymbrium*), желтушника (*Erysimum*), из стручочковых — пастушья сумка, ярутка полевая, икотник серый, некоторые виды рыжика (*Camelina*), жирушника (*Rorippa*), крупки, клоповника. Почти все сорняки — однолетние растения. У многих соцветия функционируют в течение всего вегетационного периода. Некоторые сорняки (пастушья сумка и др.) успевают произвести два семенных поколения за сезон. Семена нередко длительное время сохраняют всхожесть и прорастают в течение ряда лет. Двухлетние формы сурепки обыкновенной могут стать многолетними, размножающимися с помощью корневых отпрысков.

Во флоре Беларуси около 90 видов из 45 родов. Среди них немало овощных, масличных, пряных, медоносных и декоративных растений. В Красной книге Беларуси — многолетники зубянка клубненосная и лунник оживающий, потенциально уязвимые виды. Зубянка клубненосная в Беларуси находится на северо-восточной границе ареала. Обитает на богатых гумусом почвах в сырых тенистых широколиственных и смешанных лесах. Лунник оживающий — реликтовый вид, в Беларуси находится в островных участках вблизи северо-восточной границы ареала. Предпочитает покрытые лесом береговые склоны больших и малых рек, склоны оврагов, пойменные местообитания.

ПОРЯДОК МАЛЬВОЦВЕТНЫЕ (*MALVALES*)

Деревья, кустарники, древесные лианы и травы с очередными или редко супротивными простыми или реже сложными листьями, обычно с прилистниками. Молодые части растений часто покрыты многочисленными звездчатыми, ветвистыми волосками или пельтатными чешуйками. В паренхимных тканях обычны слизевые клетки, полости или каналы. Устьица парацитные,

чаще аномоцитные или энциклоцитные. Сосуды большей частью с простой перфорацией.

Цветки в различных цимозных соцветиях, но нередко одиночные. Большой частью обоеполые, обычно актиноморфные, в большинстве случаев пятичленные, обычно с двойным околоцветником. Чашелистики свободные или сросшиеся. Нередко формируется подчашие, образованное свободными или сросшимися верхушечными листочками (по происхождению — прицветниками). Лепестки обычно свободные, в бутоне часто скрученные.

Тычинки многочисленные, в результате ветвления (расщепления) тычиночных нитей. Нити тычинок срастаются в пучки или тычиночную трубку, окружающую гинецей. Пыльники двухкамерные (монотековые). Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна двуклеточные.

Гинецей ценокарпный, обычно из многих плодолистиков. Завязь верхняя, чаще многогнездная, с одной и более семяпочками в каждом гнезде или на каждой плаценте. Семяпочки анатропные, с двумя интегументами, крассинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм нуклеарный. Плоды обычно сухие, раскрывающиеся или нераскрывающиеся, иногда костянковидные или ягоды. Семена с эндоспермом или без эндосперма, с прямым или реже согнутым зародышем, иногда с ариллуcom.

Порядок объединяет 12 семейств, из которых во флоре Беларуси два: Липовые (*Tiliaceae*) и Мальвовые (*Malvaceae*). Остальные семейства — тропические и субтропические.

Семейство Мальвовые (*Malvaceae*)

Довольно крупное семейство, включает 1600 видов из 80 родов.

Травы, кустарники, редко небольшие деревья. Последние — преимущественно в тропиках и субтропиках, где сосредоточено большинство видов. В равнинных лесах Новой Зеландии произрастает плагиантус березовый (*Plagianthus betulinus*), достигающий 18 м в высоту и 0,9 м в диаметре. По морским побережьям тропиков широко распространено небольшое дерево теспезия обыкновенная (*Thespesia populnea*). Вечнозеленые и листопадные деревья имеются среди видов крупного рода Гибискус (*Hibiscus*), небольшие деревья — в роде Канатник (*Abutilon*). Небольшими деревьями, нередко кустовидными, являются гибискусы китайский, или китайская роза (*Hibiscus rosa-sinensis*), естественно обитающий в

Юго-Восточной Азии и на островах Тихого океана, и сирийский (*H. syriacus*), родом из Китая и Индии, средиземноморская хатьма древовидная (*Lavatera arborea*), чилийский канатник виноградолистный (*Abutilon vitifolium*). Немало кустарников среди других известных декоративных растений — бразильские канатники амазонский (*A. megapotamicum*) и Селлова (*A. sellovianum*), павония многоцветковая (*Pavonia multiflora*), гётея (*Goethea*). Кустарником является лекарственный канатник индийский (*Abutilon indicum*), широко распространенный в тропиках Африки и Индии.

Мальвовые умеренно теплых областей — многолетние и однолетние травянистые растения. Многолетники — алтей лекарственный (*Althaea officinalis*), произрастающие в Беларуси мальвы вырезанная (*Malva excisa*) и заносный вид — мавританская (*M. mauritiana*). Многолетник также и широко культивируемая шток-роза розовая (*Alcea rosea*), выращиваемая как двухлетник или чаще как однолетник. В природных условиях двух- и однолетние формы у мальвы лесной (*Malva sylvestris*), много- и малолетние — у мальвы незамеченной (*M. neglecta*). Однолетники — дикорастущие мальвы низкая (*M. pusilla*) и мутовчатая (*M. verticillata*), декоративные — хатьма трехмесячная (*Lavatera trimestris*), малопа трехнадрезная (*Malope trifida*), волокнистое растение кенаф (*Hibiscus cannabinus*), овощное — абельмошус съедобный, или бамия (*Abelmoschus esculentus*).

Листья простые, очередные (рис. 50), с прилистниками, пальчато-лопастные и раздельные и иногда цельные (китайская роза, павония многоцветковая, гётея, канатник китайский — *Abutilon sinense*); лишь у обитателя высокогорий чилийских Анд мальва-струма мытниколистного (*Malvastrum pediculariifolium*) — глубоко перисто-рассеченные. Листья и стебли иногда густо опушены звездчатыми волосками, но встречаются простые одноклеточные, многоклеточные однорядные неветвистые, щитовидные и железистые. Устьица аномоцитные. В паренхиме коры и сердцевины обильны слизистые клетки, полости или каналы, лубяные волокна — в коре.

Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, реже слегка зигоморфные, крупные или средних размеров, часто ярко окрашенные. У обитающих в Новой Зеландии, Тасмании и Австралии плагиантусов (*Plagianthus*) они мелкие беловатые, часто однополые. Новозеландский плагиантус березовый и американская напея двудомная (*Napaea dioica*) — немногие двудомные. Нередко цвет-



Рис. 50. Семейство Мальвовые:

мальва лесная (*Malva sylvestris*): 1 — репродуктивный побег; 2 — продольный разрез; 3 — диаграмма цветка (a — подчашие); 4 — плод; 5 — мерикарпий; шток-роза розовая (*Alcea rosea*): 6 — продольный разрез цветка; хлопчатник (*Gossypium*): 7 — вскрывающаяся коробочка

ки располагаются по одному или пучками в пазухах стеблевых листьев. Часто формируются сложные цимозные соцветия: кистевидные, метельчатые, колосовидные. Бразильский кустарник гётея стеблецветная (*Goethea cauliflora*) отличается хорошо выраженной каулифлорией.

Околоцветник двойной, обычно пятичленный. Чашечка из пяти сросшихся или редко свободных чашелистиков. Часто формируется подчашие из двух и более свободных или сросшихся верхушечных листочков (хлопчатник — *Gossypium*, гибискус, алтей — *Althaea*, шток-роза — *Alcea*, мальва — *Malva*, хатьма, или лаватера, — *Lavatera*). Иногда подчашие не развито (канатник,

плагиантус). Венчик образован пятью свободными или сросшимися в основании лепестками, в бутоне часто скрученными. В результате многократного ветвления тычинки многочисленные (вторичная полиандрия). Нити их на значительном протяжении срастаются между собой в тычиночную трубку, при основании кольцом прирастающую к лепесткам. Поэтому венчик опадает целиком. Часто наружные тычинки превращены в стаминодии. В результате расщепления пыльники двухгнездные (монотековые). Пыльцевые зерна крупные, редко гладкие (некоторые виды гётеи), обычно со сложно скульптурированным наружным слоем экзины (часто с выростами в виде шипиков), трехкольпоратные или многопоровые.

Гинецей окружен тычиночной трубкой, синкарпный, образован различным числом плодолистиков (от 2—5 и более), со стилодиями, свободными или чаще сросшимися в столбик, заканчивающийся рыльцевыми ветвями (по числу плодолистиков). Рыльца нередко головчатые или дисковидные. Завязь верхняя, двух- — многогнездная, с одной — многими анатропными семязпочками в каждом гнезде. Семязпочки с двумя интегументами. Плацентация центрально-угловая.

Пример формулы цветка:

мальва лесная (*Malva sylvestris*) — $*K_{3+(5)}C_5A_{(\infty)}G_{(\infty)}$.

Плоды — ценокарпная локулицидная коробочка (хлопчатник, гибискус) или распадающиеся при созревании на отдельные вскрывающиеся (канатник) или не вскрывающиеся односемянные мерикарпии (мальва, алтей, шток-роза, хатьма); иногда ягодообразные (мальвавискус — *Malvaviscus*). При плодах часто сохраняется чашечка, редко даже разрастается. Семена с эндоспермом, часто маслянистым, или эндосперм скудный. Зародыш прямой или согнутый. Часто семена опушенные, иногда снаружи они покрыты длинными волосками (хлопчатник). Каждый волосок представляет вытянутую клетку наружного слоя семенной кожуры.

Характерна протероандрия, препятствующая самоопылению преобладающих обоеполых цветков. Однако у многих видов в конце цветения происходит самоопыление. Рыльцевые ветви часто загибаются вниз, касаясь пыльников. Мальва мелкоцветковая (*Malva parviflora*) имеет факультативно клейстогамные цветки. У бразильской павонии копьевидной (*Pavonia hastata*) первоначально образуются мелкие клейстогамные цветки с сомкнутыми чашечками, а затем более крупные хазмогамные, но редко плодоносящие.

Опыление осуществляется преимущественно насекомыми. Однако в тропиках Америки ярко окрашенные, чаще в красные, пурпурные тона, цветки опыляют колибри, привлекающие их (гётея багряная — *Goethea coccinea*, павония многоцветковая, мальвавискус древовидный — *Malvaviscus arboreus*). Канатник индийский опыляется птицами — нектарницами, некоторые другие виды рода, цветущие ночью, — летучими мышами. Преимущественно ими опыляется и обычный на морских побережьях тропиков гибискус липовидный (*Hibiscus tiliaceus*). Его раскрывшиеся желтые цветки в дальнейшем становятся красными. На одном дереве одновременно имеются цветки разной окраски.

Разнообразны способы распространения плодов и семян. Мерикарпии с различными приспособлениями к зоохории (снабжены цепкими щетинками, клейкими волосками, шипами). Мерикарпии и семена вместе с комочками почвы часто разносятся животными, человеком. Эндозоохорно распространяются ягодообразные плоды мальвавискуса. Легкие мерикарпии многих видов распространяются анемохорно; у новозеландских хохерий (*Hoheria*) и американской кристарии (*Cristaria*) они крылатые, что существенно увеличивает их парусность. Легко разносятся ветром на большие расстояния, окутанные длинными волосками семена хлопчатника. Нераскрывающиеся коробочки тропической теспезии обыкновенной способны несколько месяцев находиться в морской воде, сохраняя жизнеспособность.

Распространены преимущественно в тропических, субтропических, немногие — в умеренно теплых областях обоих полушарий. Особенно обильны в Южной Америке. Они отсутствуют в Арктике и слабо представлены в северной части лесной зоны. В высокогорья (до 4600 м) поднимаются только виды южноамериканского рода Мальваструм (*Malvastrum*).

Экологически преимущественно теплолюбивые мезофильные растения. Среди них нет настоящих водных растений и типичных ксерофитов, но некоторые виды обитают даже в пустынях.

Высокая хозяйственная ценность семейства определяется хлопчатником — в настоящее время главнейшая техническая культура. Он дает свыше 50 % мирового производства волокна. Введен в культуру независимо разными народами в Южной Азии, Африке и Центральной Америке еще 2000—3000 лет до н. э. Культивируют чаще четыре вида. Хлопчатники травянистый (*Gossypium herbaceum*) и древовидный (*G. arboreum*) афро-азиат-

ского происхождения, а обыкновенный (*G. hirsutum*) и барбадосский (*G. barbadense*) — американского. В природных условиях это кустарники, полукустарники и небольшие деревья, распространенные преимущественно в тропиках Старого и Нового Света, обитающие в солнечных засушливых условиях. В культуре хлопчатник выращивают в тропиках, субтропиках и в южных районах умеренного пояса, в основном при орошении. Кустарниковые формы разводят только в тропиках. Внетропическое хлопководство базируется на однолетней культуре хлопчатника. Наибольшие площади в Индии, Египте, США, Китае, Узбекистане.

Во второй половине I тысячелетия до н. э. культура хлопчатника была распространена в Закавказье, Средней Азии. Это наиболее северные хлопкосеющие районы. Хлопководство поливное. В культуру вошли преимущественно скороспелые однолетние сорта. Листья пальчато-лопастные, крупные, очередные, черешковые. Цветки одиночные, многочисленные, диаметром более 4 см. Подчашие состоит из трех крупных, острозубчатых по краю листочков, перекрывающих сравнительно недлинную чашечку из 5 сросшихся чашелистиков. Лепестков 5, они желтые с коричневым пятном в основании, либо светло-кремовые. Многочисленные тычинки срастаются в трубку. Крупные коробочки с большим количеством семян. После удаления волокон семена имеют темно-коричневую, почти черную окраску.

Многие мальвовые дают прочное лубяное волокно. Второе место среди тропических лубоволокнистых культур после джута (*Corchorus*, семейство Липовые — *Tiliaceae*) занимает кенаф (*Hibiscus cannabinus*). Волокно получают из стеблей. При хорошей обработке оно по качеству приближается к льняному. Прочные лубяные волокна применяются и для производства грубых тканей (мешковины, брезента), веревок и канатов. Древесинные волокна используются для изготовления бумаги, картона. Центр культуры растения — Индия. Его выращивают также в некоторых районах Средней Азии и Казахстана. В качестве волокнистого растения в Китае особенно широко культивируется канатник Теофраста (*Abutilon theophrasti*). Семена кенафа и канатника, подобно семенам хлопчатника, содержат техническое масло.

Многие виды богаты полисахаридами. Встречаются сапонины, таниды, фенолокислоты и флавоноиды. В научной медицине ряда стран используют корни, траву алтея лекарственного в качестве

отхаркивающего, смягчительного и противовоспалительного средства при острых и хронических заболеваниях дыхательных путей благодаря наличию во всех частях растения разнообразных полисахаридов. Корни применяют в форме порошка, настоя, сухого экстракта и сиропа, траву — для получения препарата «Муколитин». Алтей используется и в гомеопатии. Название происходит от греческого слова *Althaea*, что значит «лечить», и связано с использованием растения в традиционной медицине со времен Теофраста и Diosкорида.

Листья и молодые побеги некоторых мальв, особенно мутовчатой и незамеченной, богаты витаминами и могут использоваться в пищу. Бамя — овощное растение. Употребляют цветочные почки, молодые длинные крахмалоносные завязи и плоды в вареном, жареном, сушеном и консервированном виде. Культура широко распространена в Южной Азии (Индии, Иране, Пакистане). Центр происхождения — Африка, где ее возделывают прежде всего в аридных зонах в сухой период. Абельмошус мускусный (*Abelmoschus moschatus*) содержит мускусоподобное вещество, употребляемое в парфюмерии.

Многие мальвовые — декоративные растения. Широко с этими целями в странах с теплым климатом, а также в комнатах и оранжереях культивируются виды рода Гибискус — китайский, или «китайская роза», сирийский рассеченнолепестный (*Hibiscus schizopetalus*), гибридный (*H. hybridus*). В настоящее время известно свыше 1000 разновидностей и сортов гибискуса с разнообразной формой и окраской простых и махровых цветков. Китайская роза — символ тропиков. Ее крупные, ярко-красные цветки природных форм особенно эффектны на фоне темных причесок смуглянок Юго-Восточной Азии. Гибискус сирийский отличается длительным и пышным цветением. В открытом грунте культивируют в парках Крыма, Кавказа и Средней Азии. Оригинальный африканский гибискус рассеченнолепестный с загнутыми назад рассеченными лепестками. Гибискус гибридный получен в результате гибридизации нескольких видов. Немало красиво цветущих разновидностей и форм среди видов рода Канатник (*Abutilon*), нередко называемого в быту «комнатным кленом», — бразильские: амазонский, Селлова; гватемальский: полосатый (*A. pictum*). Высокодекоративны бразильские кустарники из рода Гётея и павония многоцветковая с интенсивно окрашенными листочками подчасия. У павонии венчик снаружи темно-фиолетовый, а

внутри темно-красный. Одновременно раскрывающиеся крупные красные цветки эффектного американского мальвовискуса древесного покрывают всю наружную поверхность кроны дерева. Близким к гибискусу является монотипный род Лагунария (*Lagunaria*). Тонкие деревья восточного побережья Австралии с многочисленными розовыми цветками, напоминающими цветки шиповника (*Rosa canina*). Идеально подходят для морских побережий, поскольку кожистые листья устойчивы к соленым брызгам. Однако коробочки — с шипами или крошечными иголочками, которые могут вызвать очень сильное раздражение кожи.

Многочисленная группа травянистых декоративных растений открытого грунта. Благодаря высоким соцветиям (растения до 3 м высоты) популярностью пользуется шток-роза розовая с разнообразной окраской крупных (диаметром до 10 см) простых и реже махровых цветков. Из-за красивых, довольно крупных цветков многие дикорастущие мальвовые встречаются в культуре — лаватеры тюрингенская и трехмесячная, малопе трехнадрезная, мальвы вырезанная, лесная, курчавая (*Malva crispa*), мавританская и мускусная (*M. moschata*).

Во флоре Беларуси аборигенным является один вид — мальва вырезанная, обитающая по склоновым суходолам, по обочинам дорог. Встречается 12 адвентивных видов из родов Мальва, Алтей, Хатьма. Как декоративное растение открытого грунта наиболее известна шток-роза розовая. Сравнительно недавно стали культивировать малопу трехнадрезную. В помещениях выращивают виды гибискуса, «комнатного клена».

ПОРЯДОК МОЛОЧАЙНОЦВЕТНЫЕ (*EUPHORBIALES*)

Деревья, кустарники или реже травы, часто с млечным белым или окрашенным соком. Листья обычно очередные, простые или реже сложные, с перистым или пальчатым жилкованием, чаще с прилистниками. Сосуды с простой или иногда лестничной перфорацией. Цветки однополые, обычно актиноморфные, с двойным околоцветником, безлепестные, нередко без околоцветника; в соцветиях различных типов. Околоцветник чаще пятичленный. Чашелистики и лепестки обычно свободные. Тычинок пять и более, или число их редуцировано до одной, свободные или различным образом и в разной степени сросшиеся. Пыльники вскрываются

продольно, поперечно, редко апикальными порами. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна дву- или трехклеточные. В многотычинковых цветках обычно развит межтычиночный нектарный диск.

Гинецей синкарпный, производный от паракарпного, редко псевдомономерный, из двух и более плодолистиков. Завязь обычно верхняя, двух- — многогнездная, с двумя или одной висячими семяпочками в каждом гнезде. Семяпочки анатропные, гемитропные, редко ортотропные, с двумя интегументами, краССИнуцеллятные или тенуинуцеллятные. Женский гаметофит моно-, би- или тетраспорический. Эндосперм нуклеарный. Семена с прямым или редко согнутым зародышем и обильным эндоспермом, редко без эндосперма.

К порядку относится четыре семейства, из которых наибольший интерес представляют Молочайные (*Euphorbiaceae*).

Семейство Молочайные (*Euphorbiaceae*)

Крупное и чрезвычайно гетерогенное семейство, объединяющее более 7500 видов из 300 родов. Распространение почти космополитное, за исключением Арктики и холодных высокогорий, но особенно многочисленны молочайные в тропиках, где играют значительную роль в растительном покрове. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в тропической Южной Америке, тропической Африке, Южной и Юго-Восточной Азии. В умеренных областях Северного полушария их численность заметно уменьшается, но травянистые растения из рода Молочай (*Euphorbia*) встречаются довольно часто (рис. 51). Травянистые формы произрастают даже в холодных регионах.

Жизненные формы молочайных разнообразны, что определяется экологическими условиями, в которых они обитают. Это высокие деревья влажных тропических лесов, кустарники и вьющиеся формы, водные растения и реже травы (многолетние и однолетние). Деревья западноафриканских влажных тропических лесов — олдфилдия африканская (*Oldfieldia africana*), южноамериканских — гевея бразильская (*Hevea brasiliensis*), достигающая высоты 36 м, и бентама (*H. benthamiana*). Тунг, или масличное дерево (*Aleurites*) обитает в тропиках и субтропиках Азии. Кустарники — секуринага (*Securinega*), каперония (*Caperonia*). Древесными и кустарниковыми формами представлен род Сапи-

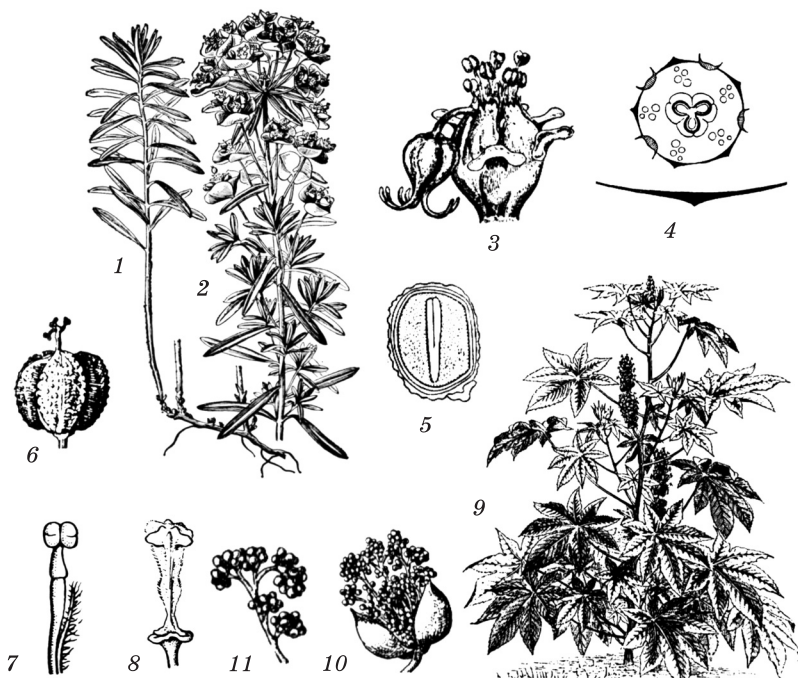


Рис. 51. Семейство Молочайные:

молочай лозный (*Euphorbia virgata*): 1 — вегетативный побег; 2 — верхняя часть репродуктивного побега с соцветием; молочай чинovidный (*E. lathyris*): 3 — циатий; 4 — его диаграмма; 5 — продольный разрез семени; молочай полевой (*Euphorbia agraria*): 6 — плод; молочай венчиковосный (*Euphorbia corollata*): 7 — мужской цветок с реснитчатым прицветничком; 8 — колонка плода; клещевина обыкновенная (*Ricinus communis*): 9 — общий вид; 10 — мужской цветок; 11 — тычинка

ум (*Sapium*). Крупные роды Кодирум, или Кротон (*Codiaeum (Croton)*), Филлантус (*Phyllanthus*), Акалифа (*Acalypha*), Маниок (*Manihot*) включают деревья, кустарники и травы. Отдельные виды маниока — лианы. Южноамериканский филлантус плавучий (*Phyllanthus fluitans*) — свободноплавающее водное растение, внешне напоминает водный папоротник сальвинию (*Salvinia*).

Наиболее богат жизненными формами самый обширный в семействе, широко распространенный на земле и один из крупнейших среди цветковых растений (1600 видов) род Молочай. Он представлен низкорослыми деревьями, колючими кустарниками, стеблевыми суккулентами, многолетними и однолетними травами.

Низкорослыми колоннообразными деревьями и довольно крупными кустарниками с тонкими побегами изобилуют южноафриканские пустыни Намиб и Карру. Многие безлистные стеблевые суккуленты рода, обитающие чаще в засушливых областях Африки, похожи на американские кактусы, что является результатом конвергентного развития неродственных форм под влиянием сходных экологических условий. В южноафриканских пустынях много низкорослых молочаев — многолетников, часто с довольно крупными подземными органами, запасующими воду, что позволяет растениям переносить длительные периоды засухи. Формами оригинального строения являются также многие австралийские молочайные, имеющие эрикоидный облик и похожие на вересковые.

В умеренных широтах они малозначительны в сложении растительного покрова и представлены многолетними (пролесник многолетний — *Mercurialis perennis*, молочай кипарисовый — *Euphorbia cyparissias*, глянцеви́тый, или блестящий, — *E. lucida*, лозный — *E. virgata*) и однолетними (молочай-солнцегляд — *E. helioscopia*) травами. Однако в целом трав среди молочайных значительно меньше, чем деревьев и кустарников.

Листья простые, реже сложные, с перистым или пальчатым жилкованием. Простые листья — цельные (пролесник многолетний; молочай лозный, блестящий, молочай-солнцегляд; секуринага; сапиум; андрахна, а чаще в разной степени пальчато-расчлененные (клещевина, тунг, маниок). Тройчатосложные листья у гевеи. Листья чаще с прилистниками, иногда превращенными в волоски, железки или колючки. Листорасположение очередное (молочай лозный, блестящий, молочай-солнцегляд; клещевина; со сближенными листьями у пролесника многолетнего), иногда супротивное (молочай пятнистый — *Euphorbia maculata*, приземистый — *E. humifusa*) или редко мутовчатое. У представителей влажных тропических лесов листья крупные мезофильные, а у растений засушливых местообитаний — мелкие, даже чешуевидные, или почти редуцированные. У некоторых образуются филлокладии (филлантус). Стебли побегов уплощаются, приобретают листовидную форму, листья превращены в чешуйки. Цветки развиваются по краям филлокладиев.

Крайне разнообразны типы волосков, устьичных аппаратов. У наиболее примитивных родов (Антидесма, Секуринага, Бриделя) членики сосудов с лестничной перфорацией. Чаще перфорация простая. Поровость боковых стенок очередная, редко супротивная. Растения часто с внутренней флоэмой. Млечный сок (ла-

текс) встречается примерно у трети видов семейства и нередко ядовит (центральноамериканский род Гиппомане — *Hippomane*). Млечный сок манцинеллового дерева (*Hippomane mancinella*) используется для отравления стрел. Сок агаллохового дерева (*Excoecaria agallocha*), обитателя береговых мангровых зарослей от Индии до островов Фиджи, при надрезах сильной струей вытекает из коры и, попадая на слизистые оболочки глаз, вызывает их сильнейшее воспаление, часто заканчивающееся полной слепотой. Анатомические структуры, несущие млечный сок, крайне разнообразны — это млечники, отдельные клетки или вместилища, локализованные во всех частях растений. У большинства видов — нечленистые млечники, представленные гигантскими многоядерными клетками, как у молочаев. Они возникают из одной клетки, которая в результате продолжительного роста развивается в трубчатые, нередко сильно разветвленные системы, пронизывающие все органы растения. У геваи, маниока — членистые млечники. Они развиваются в обширные трубчатые структуры не за счет роста отдельных клеток, а путем вовлечения в эти структуры близлежащих клеток.

Цветки всегда раздельнополые. Многие — двудомные растения — пролесник многолетний, секуринега, ятрофа (*Jatropha*), многие маллотусы (*Mallotus*); однодомные — маниок, андрахна колхидская (*Andrachne colchica*), филлантус эмблика (*Phyllanthus emblica*), клещевина обыкновенная (*Ricinus communis*). Редко цветки с двойным околоцветником, актиноморфные (ятрофа, некоторые андрахны). Часто редуцируется венчик (пролесник, филлантус), а нередко и чашечка: цветок становится голым (молочай).

Околоцветник обычно пятичленный, редко 3- или 4-членный. Чашелистики и лепестки чаще свободные. Нередко на них развиваются нектарные железки или формируется нектарный диск. Тычинок пять — много, или они редуцируются до одной (молочай и близкие ему роды). Иногда тычинки многократно разветвляются (мужские цветки клещевины). Если разветвление доходит до основания, то ветви выглядят как самостоятельные тычинки, и их число неопределенно большое (до 400). Пыльники обычно 2-, редко 3-, 4-гнездные. Вскрываются продольно или поперечно (молочай), редко апикальными порами. Пыльца разных типов — бороздная (чаще 3-бороздная), бороздно-поровая, многопоровая, безапертурная. В мужских цветках часто сохраняется рудиментарный гинецей.

Женские цветки часто со стаминодиями. Гинецей синкарпный, обычно состоит из трех сросшихся плодолистиков, реже 2 или 4, иногда многих (до 25), как у южноамериканской хуры (*Hura*). Стилодии свободные или у основания сросшиеся, часто двухлопастные. Вследствие их полного срастания завязь с одним столбиком и 3 или 6 линейными, расширенными или иногда рассеченными на нитевидные сегменты рыльцами; верхняя, обычно трехгнездная (редко двух — многогнездная), с одной-двумя семяпочками в каждом гнезде. Семяпочки чаще анатропные, с двумя интегументами. Обычно развит obturator — вырост плаценты, прикрывающий микропиле, через который происходит проникновение пыльцевой трубки. Плацентация центрально-угловая.

Цветки собраны в разнообразные простые или сложные общие соцветия (кистевидные, зонтиковидные, метельчатые, колосовидные). Сложные соцветия чаще тирсоидные и сочетают разные способы ветвления осей: главная ось моноподиальна, боковые — симподиальны. Парциальные соцветия чаще цимозные. Прослеживается тенденция к крайней редукции и агрегации парциальных соцветий, приводящая к образованию особого, высокоспециализированного сложного соцветия — циатия (от греч. *kyathos* — чаша), характерного для молочая и близких к нему родов. Циатий состоит из центрального женского цветка, окруженного многими мужскими цветками, собранными в четыре или часто пять пучков (редуцированных верхоцветных соцветий). В пучке 1—10 или больше цветков. Мужской цветок расположен на короткой цветоножке и состоит из одной тычинки, нить которой является продолжением цветоножки. Граница между цветоножкой и тычиночной нитью бывает заметна в виде сочленения. Женский цветок часто на длинной цветоножке и представлен пестиком, образованным тремя сросшимися плодолистиками. Цветки молочаев обычно лишены околоцветника (в редуцированном виде его можно обнаружить в женских цветках некоторых видов), но циатий окружен колокольчатым, часто ярко окрашенным покровом (оберткой) из пяти сросшихся листочков (прицветников, расположенных против мужских соцветий (пучков)). Прицветники чередуются с 4—5 (редко меньше) полулунными или овальными нектарными железками. Иногда железки снабжены лепестковидными придатками.

Изложенная трактовка строения циатия молочая подтверждается тем, что у других молочайных (например, у близкородствен-

ного рода Антостема — *Anthostema*) при той же степени упрощения цветков каждый однотычиночный мужской и однопестичный женский цветки имеют свой простой чашечковидный околоцветник. Молочай превосходит все остальные роды семейства по богатству жизненных форм, однако наблюдается удивительное однообразие в структуре циатия. Внешне он похож на обоеполый энтомофильный цветок. Циатии собраны в общие сложные соцветия, окруженные часто зеленовато-желтыми прицветными листьями, сидящими обычно парами, и отличающиеся от вегетативных листьев, как правило, меньшей длиной и широкими очертаниями. Собрания циатиев, в свою очередь, образуют зонтиковидные верхоцветные сложные соцветия, окруженные мутовкой верхушечных листьев. Прицветные или верхушечные листья некоторых тропических видов окрашены в яркие цвета (молочай Миля, или «терновый венец», — *Euphorbia milii*, красивейший, или пуансеттия, — *E. pulcherrima*).

Примеры формул цветков:

молочай-солнцегляд (*Euphorbia helioscopia*):

мужской — $*P_0A_1G_0$;

женский — $*P_0A_0G_{(3)}$ (по происхождению завязь верхняя).

Плод — чаще особый тип дробной коробочки (регма), при созревании распадающейся на фрагменты (по происхождению — гнезда завязи), которые отделяются от центральной колонки и вскрываются вентрально двумя створками. Реже плоды нераскрывающиеся — мясистые ягодообразные (филлантусы кислый — *Phyllanthus acidus* и эмблика, бишофия — *Bischofia*) или редко костянковидные с несколькими семенами (тунг, гиппомане). Семена довольно крупные, с прямым или согнутым зародышем и обильным эндоспермом. У многих молочайных (например, клещевины) семена на верхушке с небольшим присемянником (карункулой), возникающей в результате разрастания интегумента в области микропиле. Она способствует отделению семени от плаценты, привлекает муравьев.

Молочайные — чаще ветро- и насекомоопыляемые растения. Насекомых привлекают нектарные железки, часто ярко окрашенные листочки покрова циатия, прицветные, а также верхушечные листья, окружающие общее сложное соцветие. Большинство молочаев опыляются мухами, пчелами, тараканами. Самоопылению обоеполых циатиев некоторых видов препятствует протерогиния. Главными опылителями пуансетий являются птицы, привлекаемые ярко-красными или оранжевыми верхушеч-

ными листьями и нектарниками, вырабатывающими богатый глюкозой и фруктозой нектар. Многие виды с невзрачными цветками (пролесник, клещевина) — преимущественно ветроопыляемые. Присемянники богаты жирными маслами и служат хорошей приманкой для муравьев, поэтому многие виды, у которых семена имеют карункулу, как правило, — мирмекохоры.

Эффективному распространению семян способствуют птицы, летучие мыши (маллотус, некоторые молочаи, педилантус, гиппомане). Плоды последних хорошо сохраняются в морской воде и волнами разносятся на дальние расстояния. Крупные тыквидные плоды южноамериканского тропического дерева хуры взрывающейся (*Hura crepitans*) — яркий пример эффективной автохории. Они состоят из 15 гнезд и при созревании с шумом растрескиваются, энергично разбрасывая семена в стороны на 14—15 м. Своеобразные биологические особенности присущи многим видам палеотропического рода Макаранга (*Macaranga*), которые являются мирмекофильными растениями. В полых вздутых междуузлиях, в дуплистых полостях, образующихся при отмирании и опадении прилистников, поселяются муравьи. В основании прилистников и на нижней стороне молодых листьев расположены богатые маслами железки, являющиеся хорошим кормом для личинок муравьев. Муравьи защищают деревья от нападения гусениц и участвуют в опылении растений.

Молочайные богаты различными продуктами вторичного метаболизма, которые наряду с крахмалом часто накапливаются в млечном соке. Он нередко биологически очень активный и даже ядовитый, содержит различные вещества — протеины, сахара, аминокислоты, стерины, сапонины, каучук и др. Латекс отдельных молочаев богат витамином В1, у других содержит крахмальные зерна, которые у отдельных молочаев могут достигать очень крупных размеров и иметь различную форму (шарообразную, в виде палочек, гантелей). Это так называемый «сберегаемый крахмал», который растения не используют даже на стадии голодания. В целом химизм веществ чрезвычайно разнообразен. Помимо млечников, в других частях растений выявлены сапонины, алкалоиды разных типов, полифенольные соединения, эфирные масла, гликозиды и даже гликозид горчичного масла. В семенах нередко содержатся растительные жиры в значительном количестве. Благодаря богатому химическому составу растения находят разнообразное применение.

Важнейшее растение — гевея бразильская, или каучуковое дерево, из латекса которой получают каучук (содержание каучу-

ка достигает 50 %). Каучук гевеи наилучший. Отходы, остающиеся после отделения каучука, содержат протеин и могут быть использованы для кормления животных. Латекс обильно выделяется при косых надрезах коры стволов. Основную часть каучука составляет полимер углеводорода изопрен. Родина гевеи — Бразилия, наиболее известный поставщик естественного каучука. Несмотря на увеличение производства искусственного каучука гевея широко культивируется на специальных плантациях в тропиках Азии (остров Шри-Ланка, полуостров Малакка, Индонезия), а также в Африке. Гевея бразильская — главное каучуконосное растение на земном шаре. Ее каучук составляет до 90 % мирового производства натурального каучука. В Бразилии, Перу и Боливии как каучуконос культивируется гевея Бентама. Известны они среди американских видов рода Сапиум. Каучук высокого качества содержится в млечном соке молочая интиси (*Euphorbia intisy*) — кустарника или невысокого дерева из Мадагаскара. Многие другие виды молочаев также содержат каучук в млечном соке, но в незначительном количестве и с большим содержанием смолы и не представляют интереса как каучуконосы.

Плоды, семена и корнеклубни многих видов съедобны и имеют большое значение как пищевые продукты в тропиках.

Повсеместно в тропиках возделывается маниок съедобный, или кассава (*Manihot esculenta*) — многолетний клубненосный кустарник бразильского происхождения с пальчато-рассеченными листьями. Сердцевина крупных продолговатых, сильно утолщенных (достигающих в длину до 1,2 м и массы до 15 кг) боковых корнеклубней исключительно богата крахмалом (до 40 %). Их используют в пищу в вареном, жареном и сухом виде (по вкусу отдаленно напоминают картофель). В свежем виде они нередко ядовиты, но вредные вещества легко разрушаются при нагревании. Из крахмала получают особую питательную муку и крупу, аналогичную саго (тапиока, или маниоковое саго). Кассаву широко культивируют в Южной и Центральной Америке, Африке, Азии (особенно в Индонезии). Ее значение в питании жителей тропической зоны сравнимо со значением картофеля для умеренных широт.

Известностью пользуются плоды тропического азиатского филлантуса эмблика, культивируемого в тропиках Старого и Нового Света. Богатые витамином С, их используют для приготовления различных соков, напитков, в производстве мармелада. Ради ягодовидных плодов выращивают также филлантус кислый. Для

приготовления джемов и потребления в сыром виде пригодны плоды видов рода Антидесма. Кодиеумы элютерия (*Codiaeum eluteria*) и каскарильный (*C. cascarilla*) — поставщики каскарильной коры — ароматного продукта, применяемого в производстве ликеров.

Из семян тунга моллукского, или моллукского дерева (*Aleurites moluccana*) получают вкусное съедобное масло. Его используют также как бездымное горючее и смазочное, на производство свечей и мыла. Семена настолько богаты маслом (до 60 %), что, нанизанные на лучину, они сами горят как свечи. Семена тунгов Форда, или китайского (*A. fordii*) и сердцевидного (*A. cordata*) декоративных листопадных деревьев из Юго-Восточной Азии, дают ценное тунговое масло, используемое в технике и для производства высококачественных эмалей, лаков и красок. Для получения подобных масел в странах с умеренным климатом выращивают в виде однолетней культуры клещевину обыкновенную — невысокое (до 13 м) однодомное древесное восточноафриканское растение. В наших условиях достигает высоты до 2 м. Листья крупные с черешками до 60 см длиной, щитовидные, пальчато-раздельные. Соцветия в пазухах листьев с раздельнополыми цветками. Мужские и женские цветки расположены в одном соцветии: мужские — в основании соцветия, женские — наверху. Семена крупные, с небольшим присемянником, характерным для многих молочайных. Они гладкие, имеют красивую мраморную расцветку, используются для изготовления бус и других украшений. Наряду с маслом (до 60 %) семена содержат ядовитые белковые соединения (в частности, ядовитый белок рицин). Масло находит также применение как горючее. Клещевина — одно из наиболее ценных не только технических, но и лекарственных растений. С древнейших времен масло семян применяется как хорошее слабительное (известное «касторовое масло»). Сильным аналогичным действием обладает масло семян кодиеума слабительного (*Codiaeum tiglium*). Его применяют по 1—2 капли, в большем количестве вызывает рвоту, 20 капель — смертельны; нанесенное на кожу масло вызывает ее воспаление с образованием пузырей. Используется и в ветеринарии. Кроме слабительного, масло клещевины в азиатской и западноевропейской медицинах применяют как контрацептив, при кожных заболеваниях, как антидот при пищевых отравлениях. Как слабительное и рвотное средство используется также масло семян тунга китайского. Его еще включают в состав мазей от нарывов и ожогов.

Лекарственное растение — секуринога полукустарниковая (*Securinega suffruticosa*), преимущественно в листьях которой содержится алкалоид секуринин. Он оказывает возбуждающее действие на центральную нервную систему, подобно стрихнину, но слабее и менее токсично. Крахмал клубней маниока съедобно-го употребляют как лечебно-пищевой продукт при болезнях обмена веществ и как диетическое средство для выздоравливающих, при болезненном исхудании, анемии кишечника, в виде отваров. Его также используют в присыпках, мазях, при таблетировании. Застывший на воздухе кроваво-красный сок («драконова кровь»), выделяющийся при подсочке тропических деревьев из рода Кротон, обитающих в Южной Америке и Китае, обладает выраженным притивослабительным и противоопухолевым действием. Одним из самых распространенных противораковых лекарственных средств являются плоды филлантуса эмблика. Их применяют в виде лечебных пастилок и таблеток. В индийской медицине используют при лечении воспаления и туберкулеза легких, а также в качестве стимулятора пищеварения, для лечения диабета, геморрагии, диареи. Плоды служат сырьем для получения витамина С и различных экстракционных препаратов.

Многие тропические виды используются как красильные, дубильные и волокнистые растения. Некоторые дают ценную древесину. В тропиках Западной Африки существенное значение имеет олдфилдия африканская, ценная древесина которой используется в кораблестроении и является предметом экспорта. Бумеранги и метательные орудия коренных жителей Австралии изготавливают из древесины дисселиарии (*Dissiliaria*). «Драконова кровь» американских тропических кротонов драконового (*Croton draco*) и колючеплодного (*C. echinocarpus*) находят применение при изготовлении лаков. Семена сапиума салоносного (*Sapium sebiferum*), произрастающего в Восточной Азии, покрыты слоем тугоплавкого жира, похожего на воск. Из него получают так называемое китайское растительное сало, используемое в различных технических целях, чаще при изготовлении свечей и мыла. Масло, получаемое при прессовании семян, идет на изготовление лаков, красок и на освещение. Из листьев добывают черную краску. Млечный сок многих тропических и субтропических молочаев используют в парфюмерии.

В семействе немало декоративных растений. Одним из наиболее популярных является кодиеум пестролистный (*Codiaeum va-*

riegatum). Имеется большое число сортов с пестрой разноцветной окраской листьев. Они широко культивируются как в тропических (в открытом грунте), так и в умеренных и холодных странах (как комнатное растение). К известным декоративным растениям тропиков относятся некоторые виды акалифы — щетинистая (*Acalypha hispida*), Уилкса (*A. wilkesiana*), с цветками, собранными в более или менее крупные поникающие окрашенные колосья. Из-за ярко окрашенных прицветных и верхушечных листьев в оранжереях и комнатах также выращивают некоторые молочаи (Миля, красивейший, или пуансеттию). Большим своеобразием отличаются суккулентные молочайные — молочаи многогранный (*Euphorbia polygona*), крупнорогий (*E. grandicornis*), тучный (*E. obesa*), трехгранный (*E. trigona*), дынеобразный (*E. meloformis*), цереусовидный (*E. cereiformis*), смолоносный (*E. resinifera*), ятрофа подагрическая (*Jatropha podagrica*). В открытом грунте в качестве декоративных растений культивируют молочаи кипарисовый, разнолистный (*E. heterophylla*), окаймленный (*E. marginata*), многоцветный (*E. polychroma*), миртолистный (*E. myrsinites*), Гриффита (*E. griffithii*). Нередко с этой целью выращивают крупную однолетнюю клещевину, особенно формы и сорта с пестро окрашенными листьями. Клещевина пригодна для одиночных и групповых посадок.

Среди травянистых молочаев много рудеральных и сорных растений. Часто смолы млечного сока содержат ядовитые вещества, такие как эуфорбин. Отравления молочаями вызывают ожоги, долго не заживающие язвы, воспаления слизистых оболочек, нарушение функций желудочно-кишечного тракта с одновременным нарушением нервной регуляции. Для животных молочаи опасны при попадании в сено, на пастбищах животные избегают их.

В Беларуси встречается 18 видов молочайных, из которых только один вид относится к роду Пролесник (*Mercurialis*), а остальные — к роду Молочай (как аборигенные, так и адвентивные растения). Пролесник многолетний (*M. perennis*) встречается нередко в еловых, широколиственных и сероольховых лесах. Молочай кипарисовый (*Euphorbia cyparissias*) и глянецватый (*E. lucida*) чаще встречаются в южной половине Беларуси, а лозный (*E. virgata*) — обычное растение по всей территории. Обитает по зарослям кустарников, суходольным лугам, обочинам дорог, рудеральным местообитаниям, на пастбищах. В качестве декоративного растения выращивается молочай окаймленный (*E. marginata*), отличающийся широкой белой каймой по краю верхних стеблевых и

прицветных листьев. Как сорное на полях и огородах, а также по обочинам дорог встречается молочай-солнцегляд. Остальные виды редкие. В Красной книге м. мохнатый (*E. villosa*), находящийся на грани исчезновения.

ПОДКЛАСС РОЗИДЫ (*ROSIDAE*)

Это наиболее крупный подкласс покрытосеменных растений. Он включает 45 порядков, 130 семейств, более 2600 родов и около 52 000 видов.

Деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Сосуды с точечной или реже с лестничной перфорацией. Цветки обычно с двойным околоцветником, но иногда лепестки могут быть сильно редуцированы или даже отсутствовать. Чашелистики и лепестки свободные или более или менее сросшиеся. Тычинки от многочисленных до нескольких, редко могут быть единичными. Тапетум главным образом секреторный, редко амебодный. Микроспорогенез в подавляющем большинстве случаев симультанный. Пыльцевые зерна 2-клеточные или реже 3-клеточные, чаще всего 3-кольпоратные. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный, часто лишь с 1 или 2 семязачатками в каждом гнезде завязи. Стилодии свободные или срастаются и формируют столбик. Семязачатки обычно анатропные, апотропные или эпитропные, с двумя интегументами, гораздо реже с одним интегументом или атегмические, чаще всего красинуцеллятные.

Rosidae демонстрируют родство как с *Dilleniidae*, так и с *Hamamelididae*, но все же более близки к последним. Прimitивные *Rosidae* и *Hamamelididae* имеют целый ряд общих признаков, касающихся строения проводящих тканей и проводящей системы, формирования листьев, строения цветков и плодов. Эволюция большинства розид выразилась в постепенном уменьшении числа частей цветка и их срастании, формировании зигоморфных цветков, срастании плодолистиков и в конечном итоге формировании нижней завязи.

ПОРЯДОК КАМНЕЛОМКОЦВЕТНЫЕ (*SAXIFRAGALES*)

Порядок включает 9 семейств, 70 родов и около 2200 видов, распространенных почти повсеместно, но преимущественно в Северном полушарии, в Африке, главным образом в Капской про-

винции, в Южной Америке — в Андах. В Австралии и Юго-Восточной Азии порядок представлен лишь отдельными видами. Наиболее важными и многочисленными в пределах данного порядка являются семейства Толстянковые (*Crassulaceae*) и Камнеломковые (*Saxifragaceae*), представленные во флоре Беларуси и рассматриваемые ниже.

Многолетние или однолетние травы, реже полукустарники и кустарники. Листья очередные или супротивные, очень редко мутовчатые, простые, цельные или лопастные, обычно без прилистников. Цветки обоеполые, актиноморфные или редко слегка зигоморфные, обычно с двойным околоцветником. Лепестки свободные, реже в большей или меньшей степени сросшиеся, иногда отсутствуют. Тычинки свободные, их столько же, сколько и лепестков венчика, или же в два раза больше. Гинецей апокарпный, синкарпный или паракарпный в случае срастания плодолистиков. Стилodium остаются свободными. Завязь верхняя, полунижняя или верхняя, с несколькими или большим числом семязачатков. Плод — коробочка, многокостянка или ягода.

Порядок *Saxifragales* является одной из узловых групп в пределах подкласса *Rosidae*. Этот порядок чрезвычайно важен в эволюционном отношении, так как, по-видимому, является одним из наименее специализированных в пределах подкласса. Предполагается, что древние примитивные представители *Saxifragales* (или очень близкие к ним) были возможными предками для многих высокоспециализированных групп двудольных растений.

Семейство Толстянковые (*Crassulaceae*)

Семейство включает 35—40 родов и примерно 1400—1500 видов, имеющих почти космополитное распространение. Наиболее широко семейство представлено в засушливых регионах, имея центры разнообразия в Капской провинции (Южная Африка) и Центральной Америке. Крайне скудно семейство представлено в Южной Америке и Австралии.

Многолетние, реже однолетние травянистые растения, полукустарники, кустарники и даже небольшие деревца, в подавляющем большинстве имеющие сочные мясистые листья (лиственные суккуленты). Листья простые, цельные или реже перисто-лопастные до рассеченных, например у представителей родов Каланхоэ (*Kalanchoe*), Бриофиллум (*Bryophyllum*), без прилистников (рис. 52). Довольно часто у представителей этого семейства встречаются

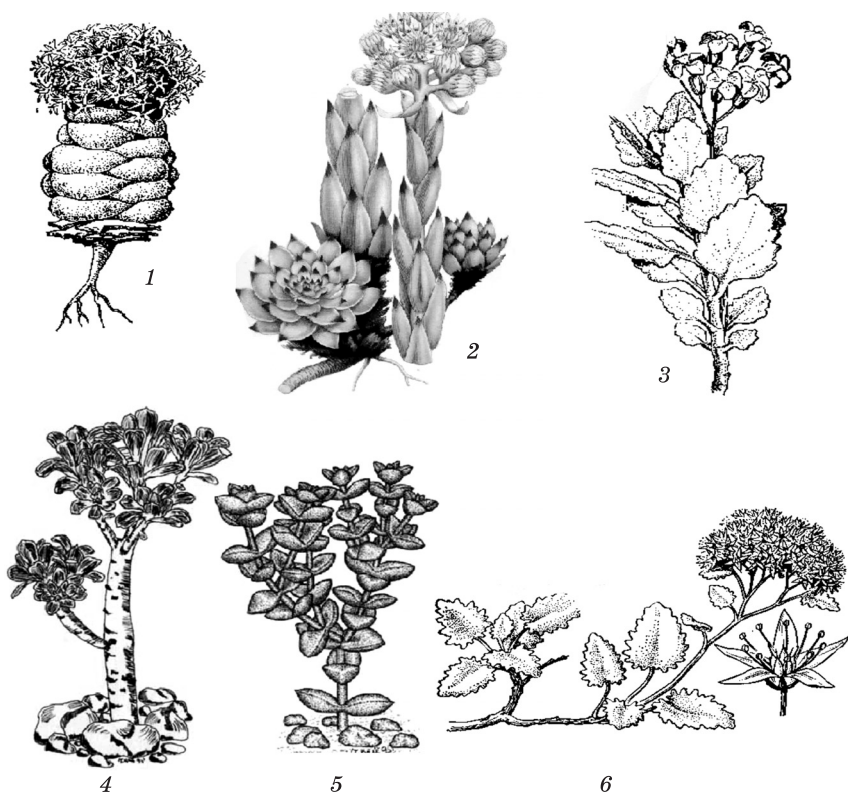


Рис. 52. Семейство Толстянковые:

- 1 — толстянка колончатая (*Crassula columnaris*); 2 — семпервивум кровельный (*Sempervivum tectorum*); 3 — каланхоэ Блоссфельда (*Kalanchoe blossfeldiana*); 4 — эониум древовидный (*Aeonium arboreum*); 5 — толстянка коротколистная (*Crassula brevifolia*); 6 — очиток тополелистный (*Sedum populifolium*)

изолатеральные и унифациальные листья. Для многих толстянковых характерен так называемый САМ-цикл (crassulacean acid metabolism), при котором происходит разобщение процессов фотосинтеза и фиксации углекислого газа.

Энтомофильные растения с обоеполными (очень редко однополными), актиноморфными, пятичленными цветками, чаще всего в цимозных соцветиях различного типа. Цветоложе часто может блюдцевидно расширяться, формируя зачатки гипантия, к которому прикрепляются остальные элементы цветка. Чашелистиков чаще всего пять (но может быть от 3 до 32), они свободные или ред-

ко могут срастаться у основания (у представителей рода Эхеверия (*Echeveria*)). Лепестков столько же, сколько и чашелистиков, они тоже чаще всего свободные, но могут срастаться в трубку, например у видов рода Каланхое. Тычинки свободные или редко тычиночными нитями прирастающие к трубке венчика, их обычно в два раза больше, чем лепестков, они располагаются в два круга, редко тычинки могут располагаться в одном круге, но тогда их столько же, сколько и лепестков. Для толстянковых характерна обдиплостемония (тычинки наружного круга прилежат к лепесткам). Пыльники неподвижные, интрорзные. Плодолистиков столько же, сколько и лепестков, они свободные (гинецей апокарпный), реже плодолистики у основания (иногда до середины) могут срастаться, но в этом случае стилодии всегда свободные. На дорзальной (спинной) стороне каждого плодолистика имеется нектарник в виде небольшой чешуйки, иногда нектарники могут быть крупными лепестковидными, например у видов рода Монантес (*Monanthes*), произрастающего на Канарских островах. Плод — многолистовка, очень редко коробочковидная гемисинкарпная многолистовка, образованная наполовину сросшимися листовками (у североамериканского рода Диаморфа (*Diamorpha*)) (рис. 53).

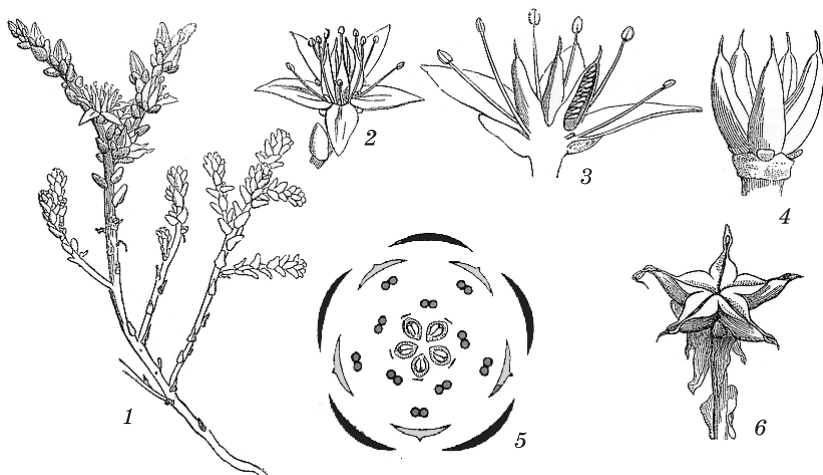


Рис. 53. Очиток едкий (*Sedum acre*):
 1 — общий вид; 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; 4 — гинецей;
 5 — формула цветка; 6 — плоды

Довольно характерная биологическая особенность многих представителей семейства — очень легкое вегетативное размножение. Придаточные почки могут образоваться на стебле, в пазухах, у основания и по краю листа, а иногда и в пазухах прицветников прямо на соцветии. Так, у произрастающего на территории нашей республики молодила отпрыскового (*Jovibarba globifera*) в пазухах листьев образуется большое число коротких пазушных столонов, заканчивающихся мелкими детками, которые легко отрываются, откатываются в сторону и укореняются. Типичным примером растения, формирующего выводковые почки по краю листовой пластинки, является каланхое Дегремона (*Kalanchoe daigremontiana*), которое часто выращивают в комнатных условиях как декоративное и лекарственное растение. В то же время многие представители семейства являются монокарпическими растениями, т. е. плодоносят только раз в жизни, после чего отмирают.

Многие виды толстянковых, главным образом из родов Очиток (*Sedum*) — заячья капуста (*Hylotelephium*), Молодило (*Jovibarba*), Семпервивум (*Sempervivum*) — культивируются как декоративные растения открытого грунта чаще всего на альпийских горках. Многочисленные виды таких родов, как Эхеверия (*Echeveria*), Толстянка (*Crassula*), Каланхое (*Kalanchoe*), Эониум (*Aeonium*), Пахифитум (*Pachyphytum*) и другие часто выращиваются в качестве оригинальных декоративных комнатных растений. Некоторые африканские и мадагаскарские по происхождению виды рода Каланхое выращиваются как лекарственные растения.

На территории Беларуси данное семейство представлено 4 родами и 12 видами, многие из которых являются одичавшими растениями. Один вид семейства — Семпервивум русский (*Sempervivum ruthenicum*), произрастающий на крайнем юго-востоке республики, занесен в Красную книгу Республики Беларусь.

Семейство *Crassulaceae* является гетеробатмичной группой. Толстянковые имеют много примитивных черт в строении цветка: апокарпный гинецей, часто большое количество элементов цветка. В то же время в вегетативной сфере данное семейство является довольно высокоспециализированным, что выражается прежде всего в суккулентности, особом типе фотосинтеза. Согласно молекулярным данным, формирование семейства в процессе эволюции произошло около 70 млн лет назад.

Семейство Камнеломковые (*Saxifragaceae*)

Семейство включает около 30 родов и примерно 525—600 видов, распространенных главным образом в умеренных и холодных регионах Северного полушария. В тропиках представители семейства встречаются почти исключительно в горах. В Южном полушарии камнеломковые произрастают только в горах Южной Америки.

Многолетние или однолетние травы с простыми, очередными или редко супротивными листьями без прилистников. Обычны гидатоды, которые у некоторых горных и ксерофильных видов камнеломок (*Saxifraga*) могут выделять на поверхность листа известь. Цветки обоеполые, реже раздельнополые, как, например, у японо-китайского рода Танакея (*Tanakea*), актиноморфные или редко зигоморфные за счет разрастания обращенных наружу лепестков, чаще всего протерандричные, собранные в различного рода цимозные соцветия (рис. 54). Околоцветник двойной, но иногда, например у селезеночника очереднолистного (*Chrysosplenium alternifolium*), лепестки могут быть редуцированы. Чашелистиков и лепестков чаще всего по 5, реже по 3, 4 или 10. Чашелистики могут быть как свободными, так и сросшимися. Лепестки чаще всего свободные. Тычинок обычно 10, располагающихся в 2 круга, реже 5, 4 или даже 3 (у североамериканского рода Толмия (*Tolmiea*)). Характерна обдиплостемония (тычинки прилежат к лепесткам). Одной из особенностей, типичных для представителей семейства, является наличие гипантия, который возникает в результате разрастания цветоложа и прирастания к нему оснований элементов околоцветника и тычиночных нитей. Гинецей апокарпный или ценокарпный (синкарпный или паракарпный) в результате прирастания гипантия к основанию плодолистиков, состоящий чаще всего из двух плодолистиков (иногда плодолистиков может быть до пяти). В зависимости от степени прирастания гипантия к гинецею может формироваться верхняя (почти свободная), полунижняя или нижняя завязь. Семязачатки многочисленные (9—30 в каждом гнезде завязи), анатропные, обычно краснинуцеллятные, с двойным интегументом. Плод — чаще всего раскрывающаяся по перегородкам коробочка. Семена с мелким прямым зародышем и обильным маслянистым эндоспермом. Помимо семенного, для камнеломковых характерно активное вегетативное размножение за счет выводковых почек, столонов, корневых отпрысков.

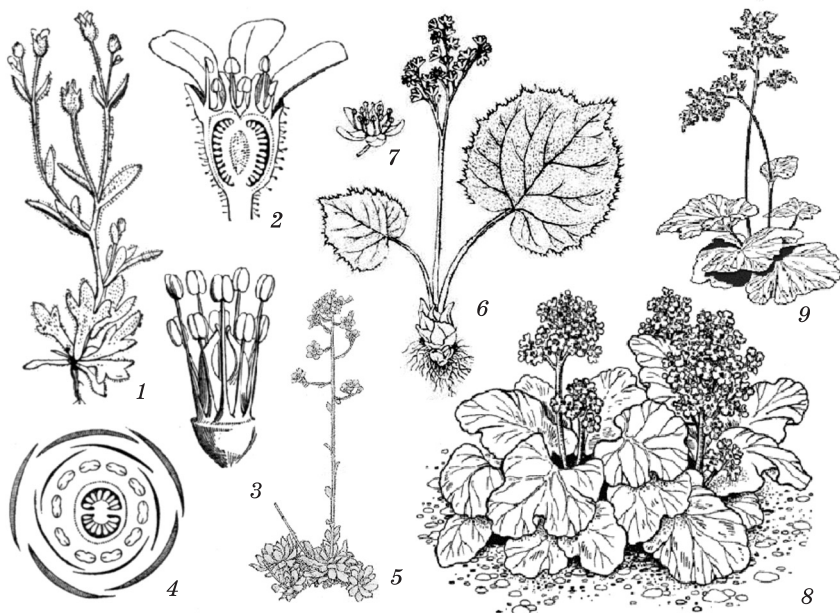


Рис. 54. Семейство Камнеломковые:

камнеломка трехлопастная (*Saxifraga tridactylites*): 1 — общий вид растения; 2 — поперечный разрез через цветок; 3 — цветок с удаленным околоцветником; 4 — диаграмма цветка; камнеломка метельчатая (*Saxifraga paniculata*): 5 — общий вид растения; ореситрофе скалоломный (*Oresitrophe rupifraga*): 6 — общий вид растения; 7 — цветок; бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia*): 8 — общий вид растения; астильбоидес таблитчатый (*Astilboides tabularis*): 9 — общий вид растения

Камнеломковые играют значительную роль в формировании растительного покрова высокогорий: каменистых осыпей, галечников, нередко они поселяются в трещинах скал. Важного практического значения представители семейства не имеют. Многие виды камнеломок (*Saxifraga*) культивируют в качестве декоративных растений на альпийских горках, а виды родов Астильбе (*Astilbe*), Бадан (*Bergenia*), Гейхера (*Heuchera*) — как цветочные и декоративно-лиственные растения. Бадан толстолистный, в диком виде произрастающий на юге Сибири, но широко культивируемый в Европе, содержит в листьях и корневищах до 27 % танинов и широко используется в медицине. Его потемневшие перезимовавшие листья могут служить заменителем чая.

На территории Беларуси семейство представлено четырьмя видами, относящимися к двум родам. Селезеночник очереднолистный является обычным растением сырых и заболоченных лесов, берегов рек, озер и ручьев. Его мелкие невзрачные четырехчленные цветки окружены желтыми прицветными листьями. Из трех произрастающих в Беларуси видов камнеломок два вида — камнеломка зернистая (*Saxifraga granulata*) и камнеломка болотная (*Saxifraga hirculus*) — занесены в Красную книгу Республики Беларусь.

Семейство *Saxifragaceae* занимает важное, узловое положение в системе подкласса *Rosidae*. Представители семейства имеют большое число примитивных признаков в строении, но с другой стороны, в пределах данной группы можно наблюдать реализацию многих важных направлений морфологической эволюции, свойственных покрытосеменным. Это формирование ценокарпного гинецея, образование гипантия, переход от верхней к нижней и нижней завязи.

ПОРЯДОК РОЗОЦВЕТНЫЕ (*ROSALES*)

Порядок включает два семейства: крупное семейство Розовые (*Rosaceae*) и мелкое (1 род и 9 видов) семейство Неурадовые (*Neuradaceae*), распространенное в Евразии от Средиземноморья до Индии.

Семейство Розовые (*Rosaceae*)

Семейство содержит 90—110 родов и не менее 3100 видов, распространенных по всему земному шару, но особенно широко в умеренных и субтропических областях Северного полушария.

Вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, кустарнички, многолетние и однолетние травы. Листья очередные, редко супротивные, простые или сложные, чаще с прилистниками, которые могут быть свободными или прирастать к черешку.

Цветки собраны в цимозные или ботрические (кисть, щиток, зонтик, колос, головка) соцветия, редко цветки одиночные. Цветки циклические или гемициклические, с двойным околоцветником, актиноморфные, обычно с 5-членным околоцветником (редко с 3—4-членным или более чем с 5-членным). Для семейства характерно наличие гипантия, нижняя часть которого представляет

собой разросшееся цветоложе, а верхняя — сросшиеся основания чашелистиков, лепестков и тычиночных нитей. Степень участия этих частей цветка в формировании гипантия у разных видов различная. Цветки чаще всего обоеполые, но могут быть и функционально раздельнополыми за счет недоразвития тычинок или пестиков, например у сибирки (*Sibiraea*).

Чашелистиков обычно 5, они свободные, но неоппадающие и остающиеся при плодах, редко чашелистиков 4, например у лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta*), или более 5 (до 10). Для многих представителей этого семейства характерно формирование подчашия, которое образуется в результате срастания попарно прилистников соседних чашелистиков.

Венчик свободнолепестный, состоящий чаще всего из 5, редко из 4 (лапчатка прямостоячая) или большего числа (до 10) белых, желтых или розовых, но никогда не бывающих синими лепестков. Иногда венчик может быть редуцирован, например у манжеток (*Alchemilla*) и кровохлебок (*Sanguisorba*).

Тычинки свободные, их чаще всего много (иногда до 100 тычинок и даже больше), но они расположены несколькими кругами по 5, 10 или 15 в каждом круге. У некоторых растений количество тычинок может уменьшаться, например у сиббальдии (*Sibbaldia*) их 5, у манжеток — 4, а у невзрачницы (*Aphanes*) их может быть от 1 до 3. У целого ряда декоративных культивируемых растений часть тычинок может превращаться в лепестковидные стаминодии, за счет чего возникают так называемые махровые цветки, например у роз (*Rosa*). Пыльники прикрепляются к тычиночной нити своим основанием, или же формируются качающиеся пыльники, вскрываются они чаще всего интрорзно продольной щелью, реже верхушечной порой.

Гинецей у розовых довольно разнообразен. Он может состоять из большого и неопределенного числа плодолистиков, либо же их число стабилизируется и уменьшается до трех—пяти и даже одного плодолистика. Если плодолистики многочисленные, то они, как правило, располагаются на выпуклом цветоложе по спирали, формируя таким образом гемисинкарпные цветки. Гинецей может быть апокарпным, гемисинкарпным или синкарпным. При формировании гемисинкарпного гинецея плодолистики могут срастаться лишь в самом основании, например у пузыреплодника (*Physocarpus*), или же до половины и больше, как у рябинника (*Sorbaria*). При формировании синкарпного гинецея стилодии могут быть как свободными, так и частично срастаться, формируя

короткий столбик. Стилодии могут быть верхушечными, боковыми и даже базальными (так называемый гинобазический столбик) в результате неравномерного разрастания завязи. Стилодии могут оставаться при плодах, в этом случае они чаще всего участвуют в распространении плодов. У целого ряда представителей семейства плодолистки частично или полностью срастаются с гипантием, в этом случае формируется полунижняя или нижняя завязь. Семязачатки чаще всего анатропные, красинуцеллятные, с одним или двумя интегументами, их число в каждой камере завязи обычно невелико (от 1 до нескольких), и лишь изредка их может быть много, например у хеномелеса, или японской айвы (*Chaenomeles*).

Между андноцеом и гинецеом у многих видов розовых имеется нектарный валик, возникающий чаще всего из стаминодиев (стерильных тычинок, выполняющих функцию нектарников).

Пример формул цветка:

спирея дубровколистная (*Spiraea chamaedryfolia*) — $*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_5$;

шиповник собачий (*Rosa canina*) — $*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_{\infty}$;

сабельник болотный (*Comarum palustre*) — $*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_{\infty}$;

яблоня домашняя (*Malus domestica*) — $*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_5$;

черешня (*Cerasus avium*) — $*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_1$.

Плоды у розовых чрезвычайно разнообразны: многолистовка, орешек, многоорешек, сочная и сухая костянка, многокостянка, яблоко. При частичном срастании плодолистиков может формироваться гемисинкарпная многолистовка. Иногда при разрастании цветоложа или гипантия могут формироваться ложные плоды. Например, у розы разрастается и становится сочным кувшинчатый гипантий, в результате чего формируется ложный плод цинарродий, внутри которого располагаются истинные плоды — орешки. У видов рода Земляника (*Fragaria*), Дюшенея (*Duchesnea*) сильно разрастается и становится мясистым цветоложе, формируя ложный плод фрагу. Истинные плоды у этих растений так же, как и у роз, — орешек. Гипантий участвует также при формировании яблока. Он срастается с плодолистиками и формирует нижнюю завязь, а при созревании плода становится сочным. На разрезе плода яблони или груши хорошо видна граница тканей гипантия и тканей собственно завязи, очерченная окружностью более плотно расположенных клеток и сосудистых пучков. При этом наружная часть плода, употребляемая в пищу, образована гипантием, а внутренняя — плодолистиками. При этом хорошо различимые в центре яблока хрящеватые «листочочки» являются эндокарпием плодолистиков.

Семена без эндосперма или с остаточным эндоспермом.

Характерной чертой семейства является очень широкое распространение гибридизации и апомиксиса, при котором зародыши в семенах могут образовываться из неоплодотворенных диплоидных яйцеклеток или клеток тапетума. Это приводит к формированию крайне сложных в таксономическом отношении комплексов, например в родах Роза (*Rosa*), Рубус (*Rubus*), Лапчатка (*Potentilla*), Манжетка (*Alchemilla*) и др.

В настоящее время система семейства *Rosaceae* подвергается коренному пересмотру. В зависимости от наличия прилистников, строения чашечки, гипантия, гинецея, плода и других признаков различные авторы выделяют в его составе от 3 до 12 подсемейств. Наиболее широко распространены и представлены на территории Беларуси следующие группы, рассматриваемые нами в ранге подсемейств.

Подсемейство Спирейные (*Spiraeoideae*). Кустарники, редко травы. Листья почти всегда без прилистников. Гипантий вогнутый. Гинецей из пяти, реже из 1—8 плодолистиков, апокарпный или гемисинкарпный. В завязи или в каждом из ее гнезд по несколько семязачатков. Плод — апокарпная или гемисинкарпная многолистовка, вскрывающаяся по брюшному шву или реже и по средней жилке плодолистика (рис. 55). К этому подсемейству принадлежат такие широко выращиваемые на территории Беларуси декоративные кустарники, как различные виды спирей (*Spiraea*), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolius*), рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*). А такое травянистое растение, как волжанка обыкновенная (*Aruncus vulgaris*), произрастающая в Беловежской пуще, на Новогрудской и Копыльской грядах, занесено в Красную книгу Республики Беларусь.

Подсемейство Розовые (*Rosoideae*). Кустарники. Листья с прилистниками, прирастающими к черешкам. Гипантий кувшинчатый, формирующий цинарродий. Гинецей состоит из большого числа плодолистиков, апокарпный. В каждом из плодолистиков развивается только по одной семяпочке. Плод — орешек.

К этому подсемейству относится род Роза, или Шиповник (*Rosa*), включающий более 250 видов. На территории Беларуси встречается около 25 диких и дичающих видов этого рода. В культуре встречается огромное количество (по некоторым данным, свыше 50 000) сортов роз, возникших в результате скрещивания нескольких исходных видов, прежде всего розы китайской



Рис. 55. Семейство Розовые:

подсемейство Спирейные: спирея лежачая (*Spiraea decumbens*): 1 — ветвь с цветками; 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; 4 — плод; 5 — диаграмма цветка; подсемейство Розовые: роза собачья (*Rosa canina*): 6 — ветвь с цветками; 7 — цветок в разрезе; 8 — плод; 9 — плод в разрезе; 10 — диаграмма цветка; подсемейство Рубусовые: малина (*Rubus idaeus*): 11 — ветвь с плодами; 12 — цветок в разрезе;

13 — плод в разрезе; морошка (*Rubus chamaemorus*):

14 — общий вид растения

(*Rosa chinensis*), розы галльской (*Rosa gallica*) и розы дамасской (*Rosa damascena*). Цветки некоторых роз дают так называемое розовое эфирное масло, широко используемое в парфюмерии и медицине. Плоды многих видов шиповников — ценное витаминное сырье.

Подсемейство Рубусовые (*Ruboideae*). К этому подсемейству относится крупный род Рубус, или Малина. Листья сложные, редко простые в результате редукции боковых листочков. Плод —

многокостянка. Это своеобразные кустарники с сокращенным циклом жизни надземных осей. Они имеют длительно живущий подземный стебель, на котором ежегодно формируются вегетативные побеги — турионы. Вначале они почти травянистые, но к концу лета происходит их одревеснение. На следующий год из пазух листьев туриона формируются короткие генеративные побеги, дающие цветки и плоды. После плодоношения весь побег отмирает, оставляя у своего основания почку возобновления побега следующего года. Таким образом, рубусы являются как бы переходными между типичными кустарниками и многолетними травами.

Наиболее известным представителем рода является малина (*Rubus idaeus*) — широко распространенное растение лесов, вырубок и гарей с вкусными и целебными плодами. Большинство современных сортов садовой малины произошло от гибридов европейской дикой малины и североамериканской малины черноволосистой (*Rubus melanolasius*). Широко используются в пищу и культивируются также различные виды ежевик, имеющие черные плоды и относящиеся к преимущественно европейской секции *Idaeobatus*. Несколько видов этой секции, такие как ежевика сизая (*Rubus caesius*), ежевика неская, или куманика (*Rubus nessensis*) и другие, встречаются в лесах Беларуси в диком виде. Морошка (*Rubus chamaemorus*), произрастающая на верховых болотах в северных регионах нашей республики, — реликт ледникового периода и занесена в Красную книгу Республики Беларусь.

Подсемейство Лапчатковые (*Potentilloideae*). Травянистые растения, реже полукустарники или кустарники. Листья чаще с прилистниками. Цветки с подчашием. Гинецей апокарпный, из многих или небольшого числа плодолистиков, иногда плодолистик всего один, как у манжеток и невзрачниц. Каждый пестик с одним, редко с двумя семязачатками. Гипантий разнообразной формы: плоский, вогнутый или кувшинчатый, как, например, у манжеток или репешков (*Agrimonia*), но при этом он не бывает сочным. Плод — орешек или многоорешек (рис. 56). К данному подсемейству относится основное число родов, произрастающих на территории Беларуси.

В качестве пищевых растений, относящихся к данному подсемейству, наиболее широко известны виды рода Земляника (*Fragaria*). В диком виде на территории Беларуси произрастают земляника лесная (*Fragaria vesca*) и земляника зеленая, или полунница (*Fragaria viridis*). Широко культивируются многочисленные

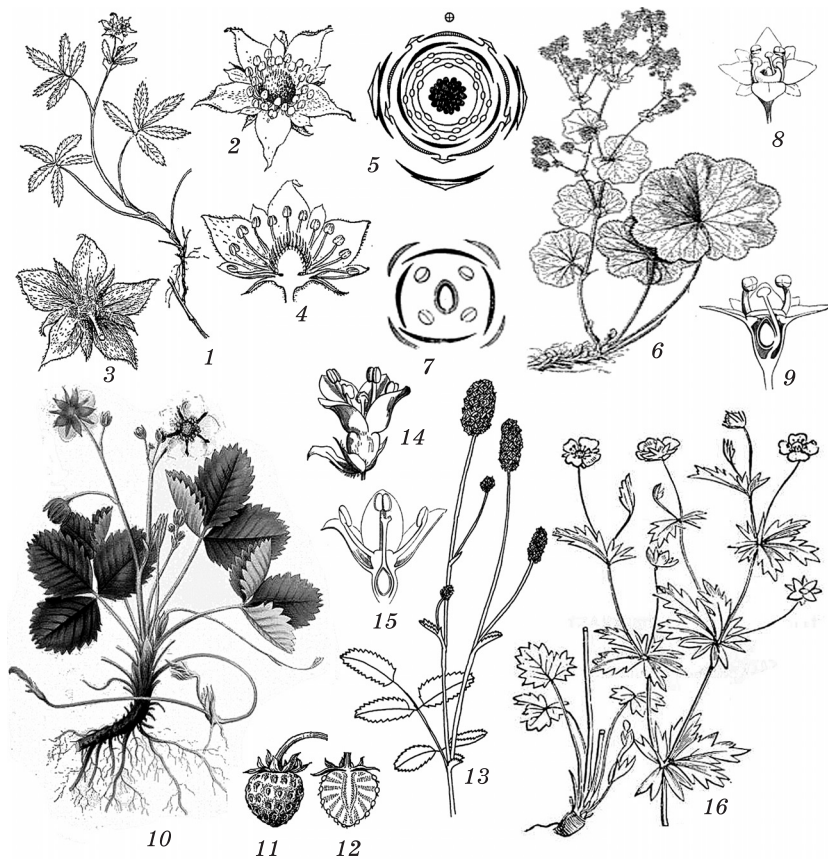


Рис. 56. Семейство Розовые:

подсемейство Лапчатковые: сабельник болотный (*Comarum palustre*): 1 — побег с цветком; 2 — цветок; 3 — цветок снизу: видна чашечка с подчашием; 4 — поперечный разрез цветка; 5 — диаграмма цветка; манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* s. l.): 6 — внешний вид; 7 — диаграмма цветка; 8 — цветок; 9 — цветок в разрезе; земляника лесная (*Fragaria vesca*): 10 — внешний вид; 11 — плод; 12 — плод в разрезе; кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*): 13 — ветвь с цветками; 14 — цветок; 15 — цветок в разрезе; лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*): 16 — внешний вид

сорта земляники ананасной, или клубники (*Fragaria* × *ananasa*), которые возникли в культуре в результате гибридизации между двумя американскими видами: земляникой чилийской (*Fragaria*

chiloensis) и земляникой виргинской (*Fragaria virginiana*). Помимо пищевого, земляника лесная является еще и лекарственным растением, ее плоды, цветки и листья используются при лечении простуд. Лекарственными являются также корни кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis*) и лапчатки прямостоячей, или калгана (*Potentilla erecta*), содержащие большое количество дубильных веществ. Интересны биологические особенности очень сложного в систематическом отношении рода Манжетка (*Alchemilla*). В этом большом роде, включающем около 400 видов, преобладает апомиктический способ размножения, а виды, размножающиеся половым путем, крайне немногочисленны и произрастают на ограниченных территориях. В связи с переходом к апомиксису у манжеток произошла сильная редукция цветка: редуцировались лепестки, осталось четыре тычинки, которые практически не производят фертильную пыльцу, остался всего лишь один плодолистик, заключенный в гипантий. Лапчатка белая (*Potentilla alba*) и скальная (*Potentilla rupestris*), принадлежащие к данному подсемейству, занесены в Красную книгу Республики Беларусь.

Подсемейство Миндалевые (*Amygdaloideae*). Деревья и кустарники, вечнозеленые и листопадные. Листья с рано опадающими прилистниками. Чашечка без подчашия. Гинецей бокаловидный, не прирастающий к единственному плодолистiku с одним развитым семязачатком, в результате чего формируется околопестичный цветок. Плод — костянка. Гипантий в образовании плода не участвует, он засыхает и обычно опадает (рис. 57).

Данное подсемейство важно в хозяйственном отношении, так как к нему принадлежит большое число растений, плоды которых человек использует в пищу. Это слива (*Prunus domestica*), алыча (*Prunus divaricata*), терн (*Prunus spinosa*), вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris*), черешня (*Cerasus avium*), абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris*), персик обыкновенный (*Persica vulgaris*), нектарин (*Persica vulgaris* var. *nectarina*), миндаль обыкновенный (*Amygdalus communis*) и другие. У этих растений в плодах формируется сочный мясистый мезокарпий, употребляемый в пищу. Лишь у миндаля мезокарпий сухой, растрескивающийся ко времени созревания плода, поэтому в пищу у миндаля употребляются семена. На территории Беларуси данное подсемейство представлено лишь двумя дикорастущими видами: широко распространенной черемухой обыкновенной (*Padus avium*) и терном, который занесен в Красную книгу Республики Беларусь и произрастает главным образом по югу республики.

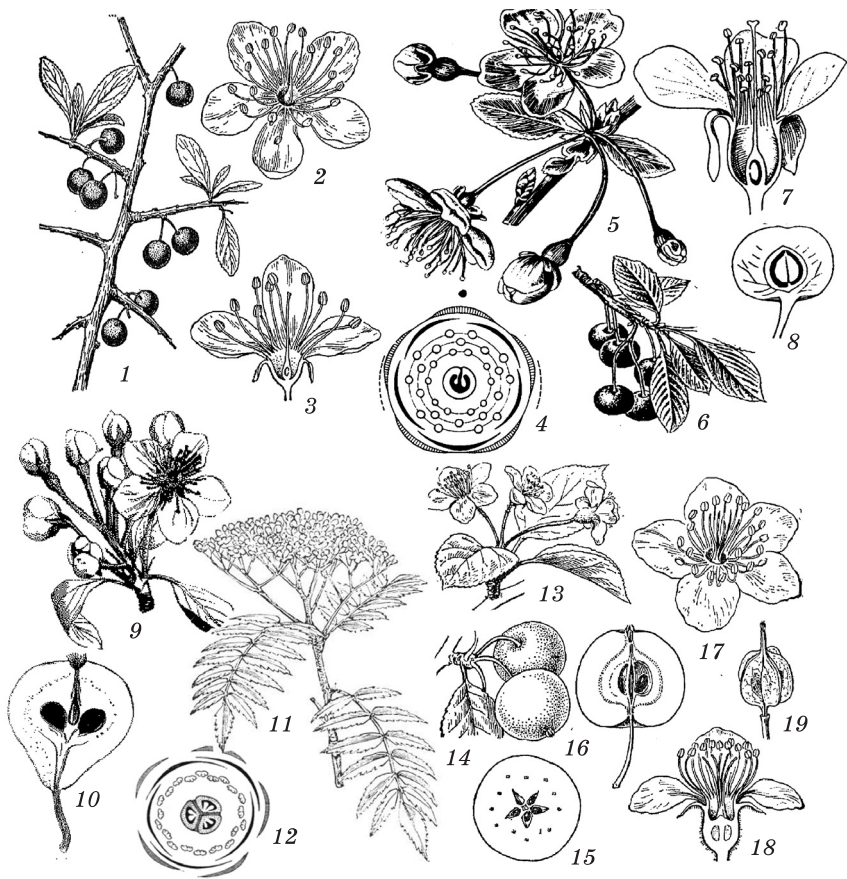


Рис. 57. Семейство Розовые:

подсемейство Миндалевые: терн (*Prunus spinosa*): 1 — ветвь с плодами; 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris*): 4 — диаграмма цветка; 5 — ветвь с цветками; 6 — ветвь с плодами; 7 — цветок в разрезе; 8 — плод в разрезе; подсемейство Грушевые: груша обыкновенная (*Pyrus communis*): 9 — ветвь с цветками; 10 — плод в разрезе; рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*): 11 — ветвь с цветками; 12 — диаграмма цветка; яблоня лесная (*Malus sylvestris*): 13 — ветвь с цветками; 14 — ветвь с плодами; 15 — поперечный разрез плода; 16 — продольный разрез плода; 17 — цветок; 18 — цветок в разрезе; 19 — отпрепарированная внутренняя часть плодолистиков

Подсемейство Грушевые (*Pyroideae*). Деревья и кустарники. Листья с прилистниками, у многих видов рано опадающими. Гинецей из пяти, реже из 1—4 плодолистиков, в большей или мень-

шей степени сросшихся между собой (синкарпный или гемисинкарпный). Гипантий прирастает к плодолистикам, в результате чего формируются нижняя завязь и плод — яблоко.

Представители данного подсемейства широко используются человеком в пищу. Яблоня домашняя (*Malus domestica*), яблоня сливолистная, она же китайка, или райские яблочки (*Malus prunifolia*), груша (*Pyrus communis*), айва (*Cydonia oblonga*), хеномелес, или японская айва (*Chaenomeles japonica*), мушмула (*Mespilus germanica*), японская мушмула (*Eriobotrya japonica*), ирга (виды рода *Amelanchier*), арония, или черноплодная рябина (*Aronia mitschurinii*) и другие менее распространенные растения — ценные плодовые культуры. Лекарственными являются плоды многих видов боярышников (*Crataegus*) и рябин (*Sorbus*). Такие растения, как яблоня Недзведцкого (*Malus niedzwetzkyana*) с красными цветками и красноватой листвой, многие виды боярышников (*Crataegus*) и кизильников (*Cotoneaster*), культивируются как высокодекоративные растения. В Красную книгу Республики Беларусь занесен кизильник черноплодный (*Cotoneaster melanocarpus*), в диком виде произрастающий на севере республики.

ПОРЯДОК МИРТОЦВЕТНЫЕ (*MYRTALES*)

Порядок включает 17 семейств, более 550 родов и около 10—12 тыс. видов, распространенных почти повсеместно, но преимущественно в тропиках и субтропиках, в умеренных широтах Северного полушария порядок представлен лишь небольшим числом представителей семейств Кипрейные (*Onagraceae*) и Дербенниковые (*Lythraceae*), а в умеренной зоне Австралии еще и представителями семейства Миртовые (*Myrtaceae*). Наиболее важными и многочисленными в пределах данного порядка являются семейства Миртовые (*Myrtaceae*) и Меластомовые (*Melastomaceae*).

Деревья, кустарники и травы с супротивным или реже очередным или мутовчатым листорасположением, простыми, чаще всего цельными листьями, которые имеют в большей или меньшей степени редуцированные прилистники.

Цветки обоеполые, актиноморфные или в большей или меньшей степени зигоморфные, чаще всего четырех- или пятичленные, с более или менее развитым гипантием, с двойным околоцветником, но лепестки иногда могут редуцироваться. Тычинок столько же или в два раза больше, чем лепестков, или же тычин-

ки многочисленными. Они могут быть свободными, а могут срастаться в пучки. Гинецей паракарпный или часто вторично-синкарпный, состоящий из 2—5 (иногда до 16) плодолистиков. Стилодии полностью срастаются и образуют столбик с лопастным или цельным рыльцем. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя, от многогнездной до одногнездной, с одной-двумя или же многочисленными семязпочками. Плоды различных типов.

Семейство Миртовые (*Myrtaceae*)

Семейство содержит около 130 родов и не менее 4500 видов, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках, причем наибольшее видовое разнообразие отмечено в Южной Америке и Австралии.

Вечнозеленые деревья или кустарники, среди которых можно встретить как гигантские растения, например некоторые виды эвкалиптов (*Eucalyptus*), так и небольшие стелющиеся кустарники. Большинство миртовых имеет в молодом состоянии четырехгранный стебель. Для многих древесных растений, принадлежащих к данному семейству, характерно отслаивание и ежегодное сбрасывание наружных слоев коры. Листья простые, супротивные, как правило, цельные, без прилистников. Очень часто на листьях имеются эфиромасляные железки, в которых образуются эфирные масла, содержащие большое количество терпенов.

Цветки правильные, обоеполые, обычно с двумя прицветниками у основания, собраны в ботрические или цимозные соцветия (рис. 58). Иногда цветки могут быть одиночными, например у мирта обыкновенного (*Myrtus communis*).

Околоцветник двойной, четырех- или пятичленный. У многих миртовых околоцветник формирует особую структуру, называемую калиптрой. Она может формироваться как из всего околоцветника, так и только из чашечки или из венчика. При этом элементы околоцветника срастаются и образуют колпачковидную структуру, которая при открывании цветка отпадает. У целого ряда видов эвкалиптов могут образовываться две калиптры, причем наружная образуется в результате срастания чашелистиков, а внутренняя — лепестков. При открывании цветков в таком случае первая отпадает наружная калиптра.

Тычинки чаще многочисленные, свободные или срастаются в пучки. У тех видов миртовых, у которых не формируется калиптра, тычинок немного — столько же или в два раза больше числа



Рис. 58. Семейство Миртовые:

мирт обыкновенный (*Myrtus communis*): 1 — ветвь с цветками; 2 — цветок в разрезе; 3 — диаграмма цветка; гвоздичное дерево (*Syzygium aromaticum*): 4 — ветвь с цветками; 5 — цветок; 6 — цветок в разрезе; 7 — диаграмма цветка; фабриция гладкая (*Fabricia laevigata*): 8 — ветвь с цветками; 9 — плод; эвкалипт крупноплодный (*Eucalyptus macrocarpus*): 10 — бутон; 11 — раскрывающийся бутон и опадение крышечки; 12 — цветок; 13 — цветок в разрезе; 14 — плод

лепестков. У видов, у которых формируется калитра, тычинки многочисленные, они могут быть как свободными, так и срастаться между собой (до пяти пучков с 20 и более тычинками в каждой

группе). При опадении калиптры именно тычинки, которые зачастую имеют яркую и часто контрастную окраску пыльников и тычиночных нитей, выполняют функцию привлечения опылителей.

Гинецей паракарпный или вторично-синкарпный, состоящий чаще всего из 2—5 плодолистиков (иногда их бывает до 16), образующих нижнюю или полунижнюю 1—16-гнездную завязь. В каждой камере завязи формируется большое число гемиянатропных или анатропных крассинуцеллятных семязачатков с двумя интегументами. Плацентация чаще всего париетальная, редко могут формироваться интрузивные плаценты, например у рода Фейхоа (*Feijoa*). Столбик один, он длинный, тонкий, с головчатом рыльцем.

Примеры формул цветков:

каллистемон лимонный (*Callistemon citrinus*) — $*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_{(\bar{3})}$;
эвкалипт крупноплодный (*Eucalyptus macrocarpa*) —

$*K_{(5)}C_5A_{\infty}G_{(\bar{3})}$.

Подавляющее большинство миртовых — перекрестноопыляемые растения. Мелкие цветки с заметным околоцветником чаще всего опыляются насекомыми. Окрашенные в красный цвет и имеющие довольно длинные тычинки цветки опыляются птицами. Крупные цветки или соцветия с сильным запахом и обильным выделением нектара опыляются мелкими нелетающими млекопитающими. Активное участие в опылении миртовых принимают также рукокрылые: крыланы и летучие мыши. Опыление может быть как узкоспециализированным, осуществляемым только одним опылителем или группой близких видов опылителей, так и неспециализированным, когда цветки одного и того же вида растений могут опыляться различными группами опылителей: насекомыми, птицами и даже летучими мышами, как, например, у мелалеку пятинервной (*Melaleuca quinquinervia*).

Плоды миртовых разнообразны. Они могут быть как сухими (коробочка, орешковидный плод), так и сочными (ягода, костянка). Семена со скудным эндоспермом или вообще без него.

Миртовые играют очень важную роль в формировании различных типов растительных сообществ в тропиках и субтропиках. Значительное число видов очень крупного (более 650 видов) рода Эвкалипт (*Eucalyptus*) обладают ценной древесиной и очень быстрым ростом: к концу первого года высота сеянцев может достигать 2,5 м, а через 10 лет — 25—30 м. Эвкалипты являются самыми высокими цветковыми растениями на Земле. Самыми высокими эвкалиптами, существующими сейчас, считаются два де-

рева эвкалипта царственного (*Eucalyptus regnans*): один из них имеет высоту 99,4 м, а другой — 98,1 м. В то же время в литературе имеется информация о том, что в середине и конце XIX в. вырубались эвкалипты высотой до 155 м при диаметре ствола до 25 м. Помимо древесины, у эвкалиптов широко используется кора, содержащая дубильные вещества, а также листья, из которых добывают ценное эвкалиптовое масло, широко применяемое в парфюмерии и медицине. Эфирные масла получают и из листьев мирта обыкновенного, который с древнейших времен культивируется для этих целей. Очень ценное гвоздичное эфирное масло содержится во всех частях растения гвоздичного дерева (*Syzygium aromaticum*). Гвоздичное масло используют в парфюмерии, для приготовления некоторых лекарственных препаратов, а также для производства ванилина. Сухие измельченные плоды мирта так же, как и высушенные бутоны гвоздичного дерева, известны под названием «гвоздика», используются как пряность. Многие виды рода Псидиум (*Psidium*), особенно широко гуайява (*Psidium guajava*), а также фейхоа Селлова (*Feijoa sellowiana*), широко культивируются в тропических и субтропических странах ради вкусных ароматных плодов. Отдельные представители данного семейства культивируются (в условиях Беларуси только в закрытом грунте) как декоративные растения. Это прежде всего мирт обыкновенный, а также виды родов Каллистемон (*Callistemon*), Мелалеука (*Melaleuca*), Лептоспермум (*Leptospermum*) и др.

ПОРЯДОК БОБОВОЦВЕТНЫЕ (*FABALES*)

Монотипный, т. е. включающий только одно семейство Бобовые, порядок Бобовоцветные является наиболее крупным в пределах подкласса *Rosidae* и охватывает более трети его видового разнообразия.

Семейство Бобовые (*Fabaceae*)

Огромное семейство, содержащее не менее 18 000 видов и около 650 родов. Семейство разделяется на три подсемейства: Цезальпиниевые (*Caesalpinioideae*), Мимозовые (*Mimosoideae*) и Собственно бобовые (*Faboideae*, или *Papilionoideae*), которые иногда рассматриваются в ранге отдельных семейств. Подсемейство Бобовые распространено по всему земному шару, хотя наибольшее ви-

довое разнообразие отмечено в тропиках и субтропиках. Мимозовые и цезальпиниевые — исключительно тропические и субтропические растения.

В семействе представлены все жизненные формы: от очень крупных, до 80 м в высоту деревьев до крошечных, всего несколько сантиметров в высоту, однолетних травянистых растений. Исключение составляют паразиты и эпифиты, которые в пределах данного семейства не обнаружены. На корнях около 70 % видов подсемейства бобовых, у 10—15 % мимозовых и у некоторых цезальпиниевых можно увидеть клубеньки, которые формируются в результате прониновения в ткани коры корня и размножения бактерий рода Ризобиум (*Rhizobium*). При этом бактерии фиксируют большое количество атмосферного азота, синтезируя азотистые соединения, часть которых затем используется растением. Отличительной чертой бобовых является и то, что у большинства представителей данного семейства во всех органах растений содержится большое количество белков.

Листья чаще всего очередные, редко супротивные, с сохраняющимися в течение всей жизни листа прилистниками, которые чаще всего бывают свободными. Иногда прилистники могут прирастать к черешку, как это происходит, например, у клеверов (*Trifolium*), или видоизменяться в колючки, как у робинии (*Robinia pseudoacacia*). Листья обычно сложные: парно- и непарноперистые, тройчатые, реже пальчатые. Редко листья могут быть вторично упрощенными и редуцированными до одного верхушечного листочка, например у дроков (*Genista*). У видов рода Баугиния (*Bauhinia*) два верхушечных листочка двойчатосложного листа срастаются в одну цельную пластинку, в результате чего формируется ложнопростой лист. У некоторых травянистых растений этого семейства верхние доли листа, а иногда и весь лист, могут превращаться в цепляющиеся усики, как, например, у чины безлисточковой (*Lathyrus aphaca*), у которой функцию фотосинтеза выполняют крупные прилистники. Иногда листовая пластинка может полностью редуцироваться, как, например, у многих австралийских пустынных акаций (*Acacia*), при этом функция фотосинтеза переходит к уплощенным черешкам листьев — филлодиям. У многих видов бобовых у основания черешков и черешочков имеются особые утолщения — подушечки, клетки которых способны, иногда очень быстро, изменять свое тургорное давление, что приводит в движение всю листовую пластинку или же только листочки. Это явление отмечено у всех цезальпиние-

вых и мимозовых, а также примерно у половины бобовых. Листья и листочки таких растений способны складываться на ночь, а иногда совершать и более сложные настические движения. Общеизвестным примером в данном случае может служить мимоза стыдливая (*Mimosa pudica*), у которой листья резко складываются и поникают даже от легкого прикосновения.

Соцветия бобовых очень разнообразны. Чаще всего это ботрические соцветия типа кисти или метелки, но иногда они могут преобразовываться в головки, как у клеверов (*Trifolium*), или же редуцироваться до одного цветка. Для многих тропических и некоторых субтропических представителей семейства характерны различные формы рамифлории и каулифлории, когда соцветия возникают на толстых ветках и даже стволах деревьев.

Цветки пятичленные или реже четырехчленные, с двойным околоцветником. У представителей подсемейства мимозовых цветки актиноморфные, а у цезальпиниевых и бобовых — зигоморфные. Кроме того, у цезальпиниевых и бобовых в результате срастания части ткани цветоложа, оснований чашелистиков, лепестков и тычиночных нитей формируется гипантий, чаще всего кубковидный.

Чашечка состоит из пяти, реже четырех сросшихся между собой чашелистиков. Она неправильная или почти правильная, в виде более или менее широкой трубки со свободными зубцами на верхушке и заметными продольными жилками.

Лепестков чаще всего пять, но у части представителей мимозовых и цезальпиниевых их может быть четыре. Особенности строения венчика являются основным признаком, на котором основано разделение данного семейства на подсемейства.

У представителей подсемейства *Mimosoideae*, которые считаются наиболее примитивной группой семейства, цветки актиноморфные, их лепестки могут быть свободными, но чаще всего у основания они сросшиеся в трубку (рис. 59). В почке лепестки сложены створчато.

У представителей подсемейства *Faboideae* формируется так называемый мотыльковый тип венчика. Верхний лепесток, наружный по положению и обычно самый крупный, способствующий привлечению опылителей, получил название флага, или паруса. Боковые лепестки, которые используются насекомыми в качестве посадочной площадки, получили название крыльев, или весел. Нижние, самые внутренние по положению в почке лепестки обычно срастаются в верхней части вдоль нижнего края, обра-



Рис. 59. Подсемейство Мимозовые:

мимоза стыдливая (*Mimosa pudica*): 1 — ветвь с цветками; 2 — плод; 3 — диаграмма цветка; акация чернодревесная (*Acacia melanoxylon*): 4 — ветвь с филлодиями; 5 — диаграмма цветка; акация шароголовая (*Acacia sphaerocephala*): 6 — лист с прилистниками, видоизмененными в колочки; акация подбеленная (*Acacia dealbata*): 7 — ветвь с цветками; 8 — мужской цветок; 9 — обоеполый цветок

зую лодочку (рис. 60). Лодочка обычно тупая, но иногда может быть вытянута в виде клюва, как, например, у лядвенцев (*Lotus*). У некоторых видов могут быть различные отклонения от общего плана строения цветка. Так, например, у аморфы (*Amorpha*) редуцируются все лепестки, кроме паруса, а у клеверов все лепестки сростаются своими основаниями в длинную узкую трубку.

У представителей подсемейства *Caesalpinioideae* венчик также более или менее зигоморфный, но верхний лепесток, гомологичный флагу представителей подсемейства бобовых, занимает в почке не наружное, а внутреннее положение (рис. 61).

Андроцей представлен 10 тычинками, которые расположены в два круга. Тычинки могут быть свободными (у представителей подсемейства *Caesalpinioideae* и у некоторых *Faboideae*) или различным образом сростаться (у большинства *Faboideae*). При сростании тычинок андроцей может быть одно- или двубратственным. При формировании однобратственного андроцея все тычинки сростаются тычиночными нитями, формируя замкнутую трубку. При формировании двубратственного андроцея сростаются тычиночные нити девяти тычинок, а самая верхняя тычинка внутреннего

круга остается свободной, что приводит к формированию незамкнутой тычиночной трубки. У клевера тычиночная трубка двубратственного андроеца прирастает к трубке венчика. У представителей подсемейства *Mimosoideae* изначально также закладывается десять (редко восемь) тычинок, но у большинства видов (не у всех) на ранних стадиях развития дающие начало тычинкам меристематические бугорки расщепляются, и количество тычинок увеличивается во много раз. Пыльники интрорзные.

Гинецей апокарпный, чаще всего состоящий из одного плодolistика. В то же время известно несколько родов, у которых гинецей состоит из 2—16 свободных плодolistиков, обычно сидящих на общей подставке — карпофоре. Таковы, к примеру, роды Архидендрон (*Archidendron*) и Афонсея (*Affonsea*) из мимозовых,

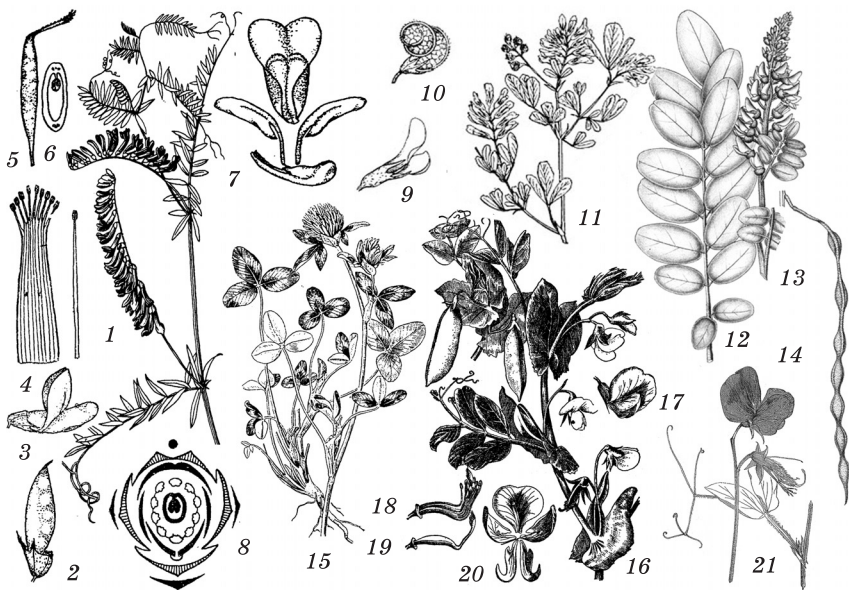


Рис. 60. Подсемейство Бобовые:

горошек мышиный (*Vicia cracca*): 1 — участок побега с соцветиями; 2 — плод; 3 — цветок; 4 — андроец; 5 — завязь; 6 — завязь в разрезе; 7 — околоцветник; 8 — диаграмма цветка; люцерна посевная (*Medicago sativa*): 9 — цветок; 10 — плод; 11 — участок побега с соцветиями; софора войлочная (*Sophora tomentosa*): 12 — лист; 13 — соцветие; 14 — плод; клевер луговой (*Trifolium pratense*): 15 — внешний вид; горох посевной (*Pisum sativum*): 16 — участок побега с соцветиями; 17 — цветок; 18 — андроец; 19 — завязь; 20 — околоцветник; чина душистая (*Lathyrus odoratus*): 21 — участок побега с соцветиями

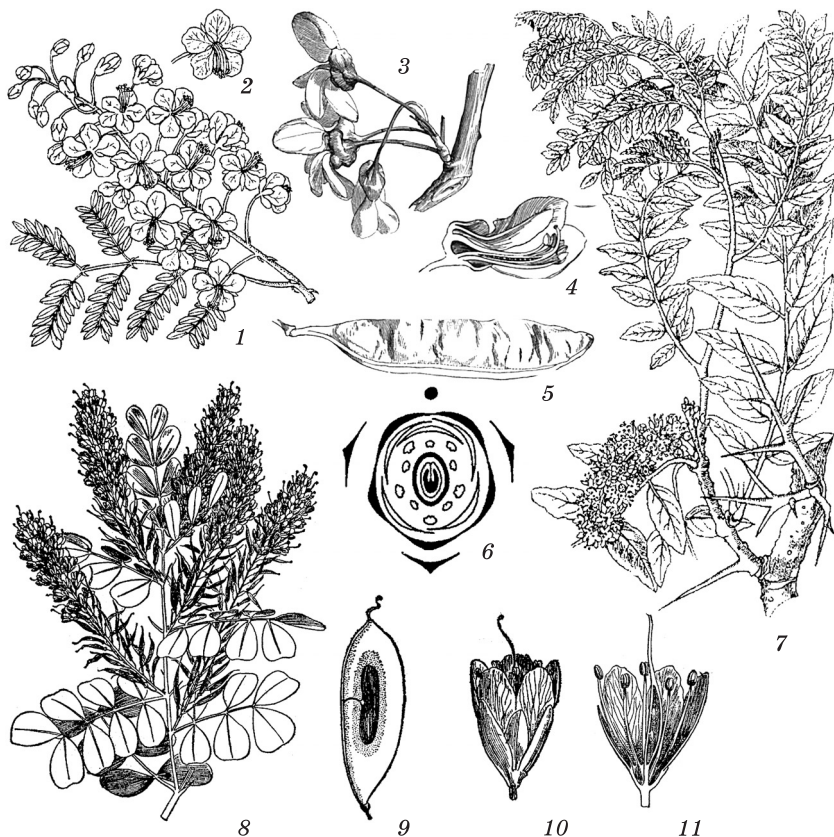


Рис. 61. Подсемейство Цезальпиниевые:

цезальпиния японская (*Caesalpinia japonica*): 1 — ветвь с соцветием; 2 — цветок; цертис рожковый (*Cercis siliquastrum*): 3 — ветвь с цветками; 4 — цветок в разрезе; 5 — плод; 6 — диаграмма цветка; гледичия трехколючковая (*Gleditsia triacanthos*): 7 — ветвь с соцветием; кампешевое дерево (*Haematoxylon campechianum*): 8 — ветвь с соцветиями; 9 — плод; 10 — цветок; 11 — цветок в разрезе

некоторые кассии (*Cassia*) из цезальпиниевых и даже некоторые примитивные виды подсемейства Бобовых. Завязь верхняя, одногнездная или ложнодвухгнездная, возникающая в результате развития продольной перегородки, как, например, у многих видов астрагалов (*Astragalus*), чаще всего с 2—20 семязачатками, но иногда может оставаться только один семязачаток, например у

эспарцетов (*Onobrychis*). У *Mimosoideae* и *Caesalpinioideae* семязачатки обычно анатропные, а у *Faboideae* — кампилотропные или реже гемитропные, чаще всего с двумя интегументами.

Примеры формул цветков:

карагана древовидная (*Caragana arborescens*, подсемейство *Faboideae*) — $\uparrow K_{(5)} C_{1,2,(2)} A_{1,(9)} G_1$;

акация подбеленная (*Acacia dealbata*, подсемейство *Mimosoideae*) — $*K_{(5)} C_5 A_{\infty} G_1$;

цертис рожковый (*Cercis siliquastrum*, подсемейство *Caesalpinioideae*) — $\uparrow K_{(5)} C_5 A_{10} G_1$.

Для всех бобовых характерен только один тип плода — боб. В зависимости от числа семян и способа вскрывания различают несколько типов бобов.

1. Многосемянные, вскрывающиеся двумя створками сверху вниз по брюшному шву и средней жилке бобы. Это исходный тип плода, характерный для большинства видов семейства.

2. Невскрывающиеся бобы, содержащие небольшое количество семян, например у клеверов.

3. Ложнодвухгнездные, вскрывающиеся створками, например у некоторых астрагалов.

4. Односемянные, нескрывающиеся, орешковидные бобы, характерные, например, для эспарцетов.

5. Членистые бобы, у которых между семенами развиваются ложные поперечные перегородки. Такие бобы не вскрываются, а разламываются на отдельные односемянные членики, как это происходит, например, у вязаля (*Coronilla*), копеечника (*Hedysarum*) и др.

Семена бобовых относительно крупные, без эндосперма или редко со скудным эндоспермом. Запасные питательные вещества в семени находятся в толстых мясистых семядолях. Зародыш прямой (у цезальпиниевых и мимозовых) или согнутый (у представителей подсемейства Бобовые). В семенах в качестве запасных питательных веществ содержится большое количество белков, а также крахмал и масла, что определяет их большую питательную и кормовую ценность. Бобовым принадлежит своеобразный рекорд: самые крупные в мире семена — 15—17 см в длину — имеет мора маслоносная (*Mora oleifera*), относящаяся к подсемейству Мимозовых.

На территории Беларуси произрастает в диком виде и культивируется не менее 100 видов данного семейства, относящихся к 27 родам. Они играют значительную роль в формировании растительных сообществ нашей республики, а также широко используются человеком.

Наряду со злаками семена многих бобовых являются с древнейших времен значительной составной частью пищевого рациона человека. Наиболее широко культивируемым растением среди бобовых является соя (*Glicina max*). Это однолетнее растение, неизвестное в диком виде, но происходящее, по-видимому, из Китая, где она культивируется не менее 4—5 тыс. лет. Белки семян сои по своему аминокислотному составу очень близки к белкам мяса, а соевое масло широко используется в пищевой, парфюмерной промышленности, а также для приготовления лаков и красок.

Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*) — одно из главных растений древнего земледелия в Южной и Центральной Америке. В настоящее время широко культивируется во всех странах мира. В пищу употребляются как семена, так и недозревшие плоды (так называемая спаржевая фасоль).

Арахис, или земляной орех (*Arachis hypogaea*) широко культивируется в тропических и субтропических странах, прежде всего из-за содержащегося в семенах масла невысыхающего типа, широко используемого в пищевой промышленности. Целые поджаренные семена арахиса употребляются в пищу. Очень интересны биологические особенности арахиса. Перекрестное опыление у арахиса почти полностью утрачено, и на растении преобладают самоопыляющиеся, цветущие всего один день цветки. После оплодотворения цветоножка и гинофор начинают расти сначала вертикально, затем изгибаются и растут по направлению к земле. Достигнув почвы, гинофор внедряется в нее, на нем появляется мицелий симбиотического гриба, после чего рост гинофора прекращается. В результате образующиеся бобы оказываются на глубине 8—10 см, где они и созревают.

Горох посевной (*Pisum sativum*) культивируется главным образом во внетропических регионах. Зрелые семена гороха являются ценным пищевым продуктом. В пищу употребляются также недозрелые бобы и семена главным образом мозговых сортов, которые консервируют. Широко культивируются ради съедобных семян также такие растения, как конские бобы (*Faba bona*), нут (*Cicer arietinum*), чечевица (*Lens culinaris*), маш (*Vigna radiata*) и многие другие. Сочные мясистые плоды средиземноморского рожкового дерева (*Ceratonia siliqua*) и тамаринда индийского (*Tamarindus indica*) содержат большое количество сахаров, органических кислот, витаминов и употребляются в качестве фруктов.

Очень велико кормовое значение бобовых. Как кормовые растения выращивают несколько видов клеверов, люцерны (*Medicago*), эспарцета (*Onobrychis*), люпина (*Lupinus*), сераделлу полевную (*Ornithopus sativus*), вику (*Vicia sativa*) и др. При культивировании бобовых, помимо получения ценного богатого белками сена и силоса, заметно улучшается плодородие почвы. Некоторые виды бобовых за счет симбиоза с клубеньковыми бактериями способны возвращать в почву до 250 кг/га азота (в пересчете на атмосферный азот). Многие представители семейства, например клевера, донники (*Melilotus*), эспарцеты, — прекрасные медоносы.

Многие тропические растения данного семейства имеют плотную и исключительно красивую древесину. Это такие виды, как кампешевое дерево (*Haematoxylon campechianum*), сандаловое дерево (виды рода *Pterocarpus*), перикопсис (*Pericopsis*), дальбергия (*Dalbergia*) и многие другие. Их нередко душистая древесина, окрашенная в розовые, красные, темно-коричневые и даже почти черные тона, почти не подвержена гниению и очень ценится на мировом рынке. Из древесины кампешевого дерева, кроме того, получают широко используемый в биологии краситель гематоксилин.

Целый ряд красивоцветущих растений этого семейства широко культивируется в качестве декоративных. Такие деревья, как делоникс королевский (*Delonix regia*), сарака индийская (*Saraca indica*), амхерстия благородная (*Amherstia nobilis*), баугинии (*Bauhinia*), являются украшением городов в тропиках. Удивительно красивы поникающие соцветия глицинии (*Wisteria sinensis*), древесной лианы, происходящей из Китая и в настоящее время широко культивируемой преимущественно в тропиках и субтропиках. Одним из символов весны можно назвать относящуюся к подсемейству Мимозовых широко культивируемую на Черноморском побережье Кавказа акацию подбеленную (*Acacia dealbata*), более известную под неправильным названием мимоза. Из однолетних декоративных растений стоит отметить так называемый душистый горошек, или, правильнее, чину душистую (*Lathyrus odoratus*), которая широко культивируется в умеренной зоне Северного полушария и имеет множество сортов.

Многие бобовые — ценные лекарственные растения. Из таких растений, как термопсис ланцетный (*Thermopsis lanceolata*), солодки голая (*Glycyrrhiza glabra*) и уральская (*G. uralensis*), изготавливают лекарства от кашля. Кассии узколистная (*Cassia angustifolia*) и остролистная (*C. acutifolia*) дают так называемый

«александрийский лист», содержащий антрагликозиды и широко используемый как слабительное средство. Софора японская (*Styphnolobium japonicum*) — промышленный источник получения рутина.

ПОРЯДОК РУТОЦВЕТНЫЕ (*RUTALES*)

Порядок включает 10 семейств, более 230 родов и около 2500 видов, распространенных преимущественно в аридных и субаридных регионах тропиков и субтропиков и очень редких в регионах с умеренным климатом. Наиболее важным и многочисленным в пределах данного порядка является семейство Рутовые (*Rutaceae*).

Преимущественно деревья и кустарники, редко травянистые растения. Вегетативные органы характеризуются наличием эндогенных вместилищ секреторных выделений: эфирных масел, бальзамов, смол. Листья очередные или значительно реже супротивные, чаще всего перисто-сложные, почти всегда без прилистников. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные, пяти- или четырехчленные, с двойным околоцветником. Тычинок чаще вдвое больше, чем лепестков. Гинецей ценокарпный, состоящий из 2—5 (редко больше) плодолистиков, обычно с более или менее сросшимися стилодиями. Завязь обычно верхняя, реже нижняя, с двумя семязачатками в каждом гнезде. Характерно наличие в цветках хорошо выраженных дисковидных нектарников. Плоды различных типов.

Семейство Рутовые (*Rutaceae*)

Семейство содержит примерно 150 родов и около 1600—1800 видов, распространенных главным образом в субтропиках Южной Африки и Австралии, в меньшей степени — в других теплых регионах. Крайне редко представителей этого семейства можно встретить в регионах с умеренным климатом. Так, к примеру, бархат амурский (*Phellodendron amurense*) в диком виде произрастает в Приморье, виды ясенца (*Dictamnus*) и цельнолистника (*Haplophyllum*) произрастают в Предкавказье, на Алтае и Дальнем Востоке.

Деревья и кустарники, очень редко многолетние и однолетние травы, например, рута (*Ruta*), ясенец (*Dictamnus*), цельнолистник (*Haplophyllum*). У многих деревьев, кустарников и лиан, принадлежащих к данному семейству, формируются крепкие колюч-

ки и шипы. Листья чаще всего очередные, перисто- или тройчато-сложные, редко простые, без прилистников. У представителей рода Цитрус (*Citrus*) листья простые, цельные, но листовая пластинка имеет сочленение с черешком, что говорит о вторичной упрощенности такого листа. Характерная особенность рутовых — наличие лизигенных или многоклеточных вместилищ, в которых накапливается большое количество эфирных масел, придающих растениям характерный запах. Эти вместилища образуются на листьях в виде многочисленных мелких железок, но могут быть также в коре и плодах. У ясенца белого (*Dictamnus albus*) эфирных масел образуется и выделяется так много, что прикосновение к нему вызывает ожоги, а в жаркую безветренную погоду воздух вокруг него может вспыхнуть от зажженной спички. Само растение при этом не страдает, за что и получило народное название «неопалимая купина».

Цветки рутовых небольшие, собраны в различного рода простые и сложные соцветия. Они большей частью актиноморфные, редко зигоморфные (у ясенца), чаще обоеполые. Околоцветник двойной, 4—5-членный, у руты и фагары (*Fagara*) верхние цветки в соцветии обычно 5-членные, остальные 4-членные. Чашелистики свободные или сросшиеся, нередко образующие бокаловидную чашечку. Лепестки чаще свободные, но иногда могут срастаться и образовывать длинную трубку. Тычинок 10 или 8, свободных и располагающихся в два круга. Тычинки наружного круга часто могут превращаться в стаминодии и даже полностью редуцироваться. У рода Цитрус тычинки многочисленные (до 60), возникшие в результате расщепления андроея в процессе онтогенеза. Они чаще всего спаяны в группы по несколько штук. Гинецей гемисинкарпный или синкарпный, состоящий чаще всего из 4—5 плодолистиков. Плодолистики часто срастаются только столбиками, иногда могут срастаться основаниями или верхушками (рис. 62). Формирование полностью синкарпного гинецея характерно, например, для цитрусовых, у которых он образуется из большого числа плодолистиков (до 20). Завязь, как правило, лопастная, обычно верхняя, редко нижняя или полунижняя, чаще всего с двумя анатропными семязачатками в каждом гнезде. Плацентация центрально-угловая. Между андроеем и гинецеем часто имеется нектарный диск разнообразной формы. Иногда вместо нектарного диска развивается гинофор, к которому прикрепляется гинецей.



Рис. 62. Семейство Рутовые:

рута душистая (*Ruta graveolens*): 1 — участок побега с соцветиями; 2 — плод; 3 — цветок; 4 — цветок в разрезе; 5 — диаграмма цветка; померанец (*Citrus aurantium*): 6 — ветвь с цветками; 7 — диаграмма цветка; 8 — поперечный разрез гесперидия (показаны разные стадии развития соковых мешочков); ясенец белый (*Dictamnus albus*): 9 — ветвь с соцветием; 10 — цветок без околоцветника; 11 — плод; бархат амурский (*Phellodendron amurense*): 12 — ветвь с плодами

Примеры формул цветков:

рута душистая (*Ruta graveolens*) — $*K_5C_5A_{5+5}G_{(4-5)}$;

апельсин (*Citrus sinensis*) — $*K_5C_5A_\infty G_{(\infty)}$.

Плоды рутовых разнообразны: как сухие, так и сочные. Сухие плоды — примитивные лопастные коробочки, как у руты, или же они распадаются на несколько орешковидных или крылатковидных плодиков. Сочные плоды ягодовидные или костянковидные, например у бархата. Кроме того, у рутовых встречается особый

тип сочного плода — гесперидий, свойственный цитрусовым. Для него характерно наличие толстой двухслойной кожуры и мякоти плода. В наружном слое кожуры (экзокарпии) находятся многочисленные многоклеточные эфиромасличные железки, а внутренний (мезокарпий) — губчатый. Гнезда завязи заполнены сочной мякотью, в которой располагаются семена. Эта мякоть, употребляемая у многих видов в пищу, формируется в результате того, что клетки внутреннего эпидермиса плодолистиков образуют выросты, так называемые соковые мешочки. При формировании плода они возникают вначале как незаметные сосочки, которые быстро растут и превращаются в многоклеточные волоски, врастающие в полость гнезда и заполняющиеся соком.

Семена с крупным прямым или изогнутым зародышем, чаще всего без эндосперма или с небольшим его количеством. Для многих цитрусовых характерен апомиксис и полиэмбриония (образование нескольких зародышей в одном семени).

В хозяйственном отношении среди рутовых наиболее важны представители рода Цитрус. Культурные виды этого рода в диком виде неизвестны и возникли в результате длительной селекции каких-то дикорастущих, к настоящему времени не сохранившихся видов, происходящих, по-видимому, из тропиков Азии. Из цитрусовых наиболее известны апельсин (*Citrus sinensis*), лимон (*C. limon*), мандарин (*C. reticulata*) и ряд близких видов), грейпфрут (*C. paradisi*). Из менее известных стоит упомянуть настоящий, или кислый, лайм (*C. aurantiifolia*), сладкий лайм (*C. limetta*), а также помпельмус, помело, или шеддок (*C. grandis*) и цитрон (*C. medica*), которые являются рекордсменами среди цитрусовых по размерам плодов, достигающих величины небольшого арбуза. Плоды цитрусовых богаты сахарами, органическими кислотами, витаминами, пектиновыми веществами и широко используются в пищу. Ценные эфирные масла, активно используемые в парфюмерии, получают из широко культивируемых в Средиземноморье бергамота (*C. bergamia*) и померанца, или горького апельсина (*C. aurantium*).

Целый ряд рутовых имеет ценную древесину. Это прежде всего произрастающее в сухих листопадных лесах Индии и Шри-Ланки шелковое, или атласное, дерево (*Chloroxylon swietenia*), а также африканское шелковое дерево (*Fagara macrophylla*). Среди рутовых довольно много лекарственных и пряно-ароматических растений. С древних пор в Европе культивируется рута душистая (*Ruta graveolens*), высушенные листья которой используются в качестве приправы, возбуждающей аппетит. Пользуются извест-

ностью и плоды так называемого японского перца (*Zanthoxylum piperita*). Целый ряд видов данного семейства используется как декоративные растения.

ПОРЯДОК ЛЬНОЦВЕТНЫЕ (*LINALES*)

Порядок включает 6 семейств, 29 родов и около 650 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках, за исключением семейства *Linaceae*, представители которого встречаются также и в умеренном поясе Северного полушария.

Деревья, кустарники или травы с очередными, реже супротивными простыми листьями с мелкими прилистниками. Цветки четырех- или пятичленные, обоеполые или реже раздельнополые, актиноморфные или слегка зигоморфные (иногда бывают неравными чашелистиками), собраны в верхушечные или пазушные, чаще всего цимозные соцветия. Чашелистики обычно черепитчатые, свободные или более или менее сросшиеся. Лепестки свободные, часто разделены на ноготок и отгиб. Тычинки в одном или двух кругах (второй круг часто преобразуется в стаминодии), реже трех- или четырехкруговые, иногда многочисленные. Тычиночные нити у основания почти всегда срастаются. Имеется нектарный диск, который может быть экстра- или интрастаминальным, иногда чашевидным или состоящим из 2—5 экстрастаминальных железок. Гинецей ценокарпный, состоящий из 2—5 плодолистиков. Завязь верхняя, с одним-двумя висячими семязачатками в каждом гнезде. Стилдии свободные или в большей или меньшей степени сросшиеся. Плоды костянокопдобные или коробочки, иногда мерикарпии, распадающиеся на отдельные орешковидные плодики.

Семейство Льновые (*Linaceae*)

Семейство включает восемь родов и 240—250 видов, широко распространенных по всему земному шару, но наиболее обычных в умеренных и субтропических областях Северного полушария.

Травы, редко полукустарники, очень редко кустарники и небольшие деревца с простыми, цельными, очередными или редко супротивными листьями. Листья с прилистниками, которые часто видоизменяются в железки.

Цветки с двойным околоцветником, обоеполые, правильные, собранные в верхушечные цимозные соцветия. Чашечка состоит из пяти, редко четырех свободных чашелистиков, которые часто

остаются при плодах. Лепестки свободные, в числе пяти, реже четырех, например у радиолы льновидной (*Radiola linoides*). Тычинок восемь или десять, расположенных в два круга и сросшихся основаниями тычиночных нитей, при этом тычинки внутреннего круга чаще всего редуцируются и превращаются в стаминодии, имеющие вид зубцов. Тычиночная трубка снаружи у основания несет нектарные железы. Гинецей синкарпный, состоящий из 5, редко 4 плодолистиков со свободными или в различной степени срастающимися стилодиями. Завязь верхняя, 5-гнездная, в каждом гнезде с одним-двумя анатропными семязачатками с двумя интегументами. Часто, например у льна (*Linum*), в завязи дополнительно формируются неполные или почти полные ложные, т. е. не связанные с плацентой, перегородки.

Пример формулы цветка:

лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*) — $*K_5C_5A_{(5)}G_{(5)}$.

Плод — локулицидная малосемянная коробочка или реже 1-семянная костянка. Семена с прямым зародышем, окруженным незначительным количеством эндосперма. У многих видов наружный слой клеток семенной кожуры способен легко ослизниться при намокании, что способствует распространению семян (рис. 63).

На территории Беларуси произрастает два дикорастающих вида этого семейства: радиола льновидная (*Radiola linoides*) и лен слаби-

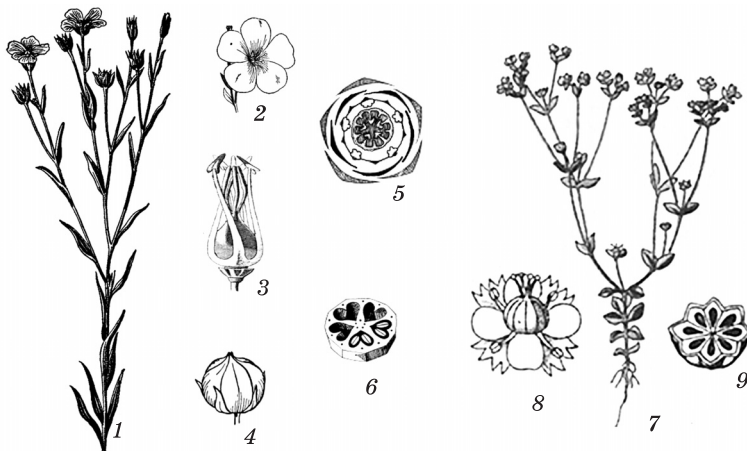


Рис. 63. Семейство Льновые:

лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*): 1 — верхняя часть цветущего растения; 2 — цветок; 3 — андроцей и гинецей; 4 — плод; 5 — диаграмма цветка; 6 — плод в разрезе; радиола льновидная (*Radiola linoides*): 7 — цветущее растение; 8 — цветок; 9 — плод в разрезе

тельный (*Linum catharticum*). Лен желтый (*Linum flavum*), который в конце XIX в. был найден в окрестностях г. Турова, по-видимому, к настоящему времени уже исчез. Кроме того, широко культивируется лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*), имеющий большое хозяйственное значение как одна из основных прядильных культур. В диком виде лен культурный нигде не встречается. Вероятно, он произошел от льна узколистного (*L. angustifolium*), который произрастает и поныне в странах, прилежащих к Средиземному морю. Лен — одно из древнейших культурных растений, его возраст не менее 7000 лет. Во всяком случае, льноводство процветало в Древнем Египте, Месопотамии, Ассирии, на землях теперешней Индии, Китая, в Закавказье еще в V—IV тысячелетии до н. э. Славянские племена разводили лен в большом количестве еще задолго до возникновения Киевской Руси.

В настоящее время известно большое количество сортов льна, которые разделяются на три группы: лен-долгунец, лен-кудряш и промежуточный по своим признакам лен-межеумок. Лен-долгунец имеет высокий стебель (70—125 см), слабоветвящийся лишь на верхушке. Эти сорта льна дают наиболее ценное, длинное волокно, ради которого их и возделывают. Культивируется лен-долгунец почти исключительно в Европе, главным образом в черноземных областях России и Беларуси. У льна-кудряша стебли более короткие, обильноветвящиеся в нижней трети или почти от основания, с большим количеством цветков и более крупными корбочками и семенами, которые содержат до 35 % быстровысыхающего масла, которое используется в производстве олиф, лаков, красок и др. Возделывается он главным образом в более южных районах: горных областях Индии, странах Западной и Средней Азии, степных регионах России и Украины. Лен-межеумок занимает промежуточное положение между долгунцом и кудряшом, и возделывают его преимущественно на семена.

Некоторые виды льнов, например лен крупноцветковый (*L. grandiflorum*), культивируются в качестве декоративных растений. В медицине в качестве обволакивающего средства применяются семена льна обыкновенного, которые в семенной кожуре содержат большое количество слизи.

ПОРЯДОК ГЕРАНИЕЦВЕТНЫЕ (*GERANIALES*)

Порядок включает пять семейств, 13 родов и около 850 видов, распространенных по всему земному шару. Наиболее важным и многочисленным в пределах данного порядка является се-

мейство Гераниевые (*Geraniaceae*), представленное и во флоре Беларуси.

Преимущественно травянистые растения, в тропиках очень редко встречаются кустарники или даже небольшие деревца. Листья очередные, реже супротивные, сложные или простые, но в этом случае чаще всего сильноорассеченные, с прилистниками. Цветки обоеполые, реже раздельнополые, актиноморфные или зигоморфные, собранные в цимозные соцветия. Околоцветник двойной, пяти- или реже четырехчленный, свободный. Тычинок 10, расположенных в двух кругах, реже 15, расположенных в трех кругах. Тычиночные нити у основания в большей или меньшей степени срастаются. Гинецей ценокарпный, состоящий чаще из 5 плодолистиков, со стилодиями, обычно сросшимися в столбик. Завязь верхняя, с одним, двумя или несколькими семязачатками в каждом гнезде. Плоды коробочковидные.

Семейство Гераниевые (*Geraniaceae*)

Семейство включает пять родов и более 800 видов, широко распространенных по всему земному шару. В Беларуси семейство представлено 18 видами, относящимися к двум родам.

Большинство гераниевых — многолетние травянистые растения, редко полукустарники, как некоторые виды тропических гераней (*Geranium*). Виды рода Саркокаулон (*Sarcocaulon*), обитающие в пустынях Юго-Западной Африки, — своеобразные ксерофильные суккулентные полукустарники с толстыми мясистыми стеблями, покрытыми смолистой корой. Листья очередные, реже супротивные, например у аистника (*Erodium*), с прилистниками, которые часто довольно быстро опадают, обычно с пальчато-расчлененными пластинками, реже листья сложные. Характерная особенность представителей семейства — опушение листьев и стебля простыми и железистыми волосками. Железистые волоски выделяют эфирное масло, придающее характерный запах многим представителям гераниевых.

Цветки в монохазиях или других более сложных цимозных соцветиях, актиноморфные, иногда у некоторых представителей рода Пеларгония (*Pelargonium*) они могут быть слегка зигоморфными.

Околоцветник двойной. Чашелистиков пять, они свободные, остающиеся при плодах. У зигоморфных цветков пеларгоний задний чашелистик вытягивается в длинную полу нектароносную

шпору, присосшую к цветоножке. Лепестков тоже пять, коротконоготковых, свободных, они все одинаковые, или (у некоторых видов аистника и почти всех пеларгоний) два верхних лепестка отличаются по размерам и окраске от трех нижних.

Тычинок чаще 10, расположенных в два круга, иногда тычинки наружного круга могут быть превращены в стаминодии (у аистника), или же могут формироваться три круга по пять тычинок, как это происходит у монсонии (*Monsonia*). Тычинки наружного круга противостоят лепесткам (обдиплостемония), у основания внутреннего круга тычинок находится пять нектарников в виде маленьких железок. Тычиночные нити в нижней части расширенные, часто срастаются своими основаниями (рис. 64).

Гинецей синкарпный, состоит из пяти, реже трех плодолистиков, формирующих верхнюю завязь. В каждом гнезде закладывается по два анатропных семязачатка с двумя интегументами, но развивается только один. Верхняя часть завязи стерильна, сужается кверху и переходит в столбик, заканчивающийся рыльцами плодолистиков. Внутренние (брюшные) стенки плодолистиков формируют колонку, которая проходит через фертильную и стерильную части завязи и слегка заходит в основание столбика.

Пример формулы цветка:

герань луговая (*Geranium pratense*) — $*K_5C_5A_{(5+5)}G_{(5)}$.

Плод — сильно вытянутая дробная коробочка (стеригма), в каждом из гнезд которой развивается по одному семени. При созревании семян такой плод разделяется на пять мерикарпиев, которые акропетально отделяются от цветоложа и колонки. Сначала отделяется нижняя часть с семенем, затем верхняя суженная, которая может закручиваться в виде часовой пружины (герань) или в виде штопора (аистник). У гераней и пеларгоний при скручивании плодика семена выбрасываются на расстояние до 2,5 м через щель на его брюшной стороне. У аистника семена не выпадают из мерикарпия, а осыпаются вместе с ним, причем верхняя стерильная закрученная штопором часть мерикарпия способна к гигроскопическим движениям и не только способствует распространению плодика ветром, но и заглубляет его в почву.

Хозяйственное значение гераниевых невелико. Пеларгонию розовую (*Pelargonium roseum*) культивируют преимущественно в странах Средиземноморья для получения эфирного гераниевого масла, которое широко используется в парфюмерной промышленности в качестве заменителя дорогого розового масла. Благодаря крупным ярко окрашенным цветкам в комнатной и оранже-



Рис. 64. Семейство Гераниевые:

герань болотная (*Geranium palustre*): 1 — общий вид; 2 — андроцей и гинецей; 3 — диаграмма цветка; 4 — плод после растрескивания; аистник цикутный (*Erodium cicutarium*): 5 — общий вид; 6 — диаграмма цветка; 7 — плод после растрескивания; 8 — отдельный мерикарий; пеларгония крупноцветковая (*Pelargonium grandiflorum*): 9 — общий вид; 10 — плод после растрескивания

рейной культуре довольно популярны пеларгонии. Наиболее широко распространены многочисленные сорта так называемых «зональных» пеларгоний, возникшие в результате скрещивания пеларгоний зональной (*P. zonale*) и пачкающей (*P. inquinans*). Культивируются «душистые» пеларгонии, имеющие приятный лимонный запах и возникшие в результате гибридизации и селекции

пеларгонии душистой (*P. graveolens*), а также ампельные пеларгонии со свисающими стеблями, происходящие от пеларгонии щитковидной (*P. peltatum*).

ПОДКЛАСС КОРНИДЫ (*CORNIDAE*)

Подкласс включает 17 порядков, 41 семейство, около 600 родов и 6900—7500 видов. Около 70 % родов и более половины видов относятся к наиболее крупному в данном подклассе семейству Сельдерейные (*Apiaceae*). Значительное видовое разнообразие представлено и в семействах Аралиевые (*Araliaceae*), Гортензиевые (*Hydrangeaceae*), Кизилые (*Cornaceae*), Ворсянковые (*Dipsacaceae*) и Валериановые (*Valerianaceae*).

Деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Растения сильно варьируют по большинству морфологических признаков: имеют различные по строению листья и стеблевые узлы, цветки, собранные в различные типы соцветий, различные типы плодов. Сосуды обычно с лестничной или точечной перфорацией. Пластиды ситовидных элементов обычно S-типа (имеют крахмальные зерна). Цветки различного строения. Пыльники тычинок открываются вдоль, их тапетум чаще всего секреторный. Пыльцевые зерна трикольпоратные (трехборздорные) или производных типов. Гинецей состоит из 2—5 (редко до 12) сросшихся плодолистиков, чаще всего образующих нижнюю завязь; стилодии могут быть как свободными, так и в различной степени сросшимися. Семяпочки анатропные, с одним интегументом, как крассинуцеллятные, так и tenuинуцеллятные. Семена чаще всего с эндоспермом.

В ископаемом состоянии примитивные представители этого подкласса, которые, вероятно, являются предками кизилых и гортензиевых, известны с мелового периода (70—87 млн лет назад). Предполагается, что возможными предками для данного подкласса были древние розиды, вероятнее всего, близкие к примитивным камнеломковым.

ПОРЯДОК КИЗИЛОЦВЕТНЫЕ (*CORNALES*)

Порядок включает пять семейств, 8—14 родов и около 115—120 видов, распространенных преимущественно в Юго-Восточной Азии, тропической Африке и Центральной Америке. Наиболее важным и

многочисленным в пределах данного порядка является семейство Кизиловые (*Cornaceae*), представленное и во флоре Беларуси.

Деревья, кустарники, полукустарники и очень редко травы. Листья чаще всего супротивные, простые, чаще всего цельные, без прилистников. Цветки мелкие, собранные в цимозные соцветия, обоеполые, четырех- или реже пятичленные. Элементы чашечки довольно сильно редуцированы. Тычинок столько же, сколько и лепестков, реже в 2—4 раза больше. Тычиночные нити свободные. Цветки имеют нектарный диск. Гинецей синкарпный, иногда псевдомономерный, состоящий из двух плодолистиков (редко больше). Стилodium в различной степени сросшиеся между собой. Завязь нижняя, с одним семязачатком в каждом гнезде. Плоды — костянки, редко ягоды (аукуба — *Aucuba*).

Порядок Кизилоцветные является одним из наиболее примитивных порядков в пределах подкласса Корниды.

Семейство Кизиловые (*Cornaceae*)

Семейство содержит 6 родов (которые довольно часто объединяются в один род Кизил — *Cornus*) и примерно 60 видов, распространенных в умеренных областях Северного полушария, Китае, Юго-Восточной Азии, северо-востоке Австралии, тропиках Западной Африки (рис. 65).

Деревья, кустарники, столонообразующие полукустарники, очень редко многолетние корневищные травы. Листья супротивные, цельные, черешковые. Цветки в цимозных соцветиях, чаще всего четырехмерные, актиноморфные, четырехкруговые, часто окруженные окрашенными прицветными листьями. Чашечка в виде четырех (редко пяти) свободных зубчиков. Венчик состоит из четырех (редко пяти) свободных лепестков. Тычинок столько же, сколько и лепестков, они присоединяются к краю нектарного диска и чередуются с лепестками. Гинецей синкарпный, состоит из 2—4 сросшихся плодолистиков, образующих нижнюю 2-гнездную завязь. Стилodium полностью сростаются, и на вершине столбика формируется головчатое рыльце.

Пример формулы цветка:

кизил обыкновенный (*Cornus mas*) — $*K_4C_4A_4G_{(\bar{2})}$.

Плоды — чаще синкарпные костянки, которые иногда могут сростаться, образуя соплодия, как, например, у кизила головчатого (*Cornus capitata*), или клубничного дерева, которое можно встретить в культуре на Черноморском побережье Кавказа.



Рис. 65. Семейство Кизиловые:

свидина кроваво-красная (*Swida sanguinea*): 1 — ветвь с соцветием; 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; 4 — диаграмма цветка; кизил обыкновенный (*Cornus mas*): 5 — ветвь с плодами

Хозяйственное значение кизиловых невелико. Плоды кизила обыкновенного (*Cornus mas*) и кизила головчатого используются в пищу и идут на приготовление варенья, сухофруктов, соков, сиропов. Плотную и красивую древесину некоторых видов кизила используют для мелких поделок. Некоторые виды, например свидина белая (*Swida alba*), широко культивируются в садах и парках, используются в качестве живых изгородей.

На территории Беларуси данное семейство представлено только одним дикорастущим видом: свидиной кроваво-красной (*S. sanguinea*). Кроме того, несколько видов данного семейства культивируются как декоративные растения.

ПОРЯДОК АРАЛИЕЦВЕТНЫЕ (*ARALIALES*)

Порядок включает три семейства: Аралиевые (*Araliaceae*), Щитовидниковые (*Hydrocotylaceae*) и Сельдерейные, или Зонтичные (*Apiaceae*, или *Umbelliferae*), 480—510 родов и около 5000 видов. Порядок имеет космополитное распространение. Наиболее важным и многочисленным в пределах данного порядка является семейство Сельдерейные, широко представленное во флоре Беларуси.

Деревья, кустарники, многолетние или однолетние травы с очередными, реже с супротивно или мутовчато расположенными листьями. Листья простые, с цельными или пальчато- и перисто-сложными листьями. Имеются прилистники, или же основание черешка листа расширено во влагалище. Цветки обычно мелкие, чаще всего пятичленные, собраны в простые или сложные зонтики, реже сережки или колоски. Чашечка, приросшая к завязи, имеет вид пяти зубцов или может быть полностью редуцирована. Лепестки чаще свободные, мелкие, чередуются с зубцами чашечки. Тычинки свободные, их столько же, сколько лепестков, с которыми они чередуются, вдвое больше, или тычинки многочисленные (у некоторых представителей семейства *Araliaceae*). Гинецей синкарпный, редко псевдомономерный, состоящий из 2, реже из 3—5 и даже большего числа плодolistиков, со свободными или более или менее сросшимися стилодиями. Часто столбик или отдельные стилодии у основания расширены в подстолбие, из которого формируется нектарный диск. Завязь нижняя, очень редко полунижняя или верхняя, в каждом гнезде завязи закладывается по два семязачатка, из которых развивается только один. Плоды — костянки, ягоды или вислоплодники.

Аралиецветные очень близки к порядку *Cornales* и имеют общее с ним происхождение. От порядков *Cornales* и *Hydrangeales*, помимо морфологических и анатомических признаков, отличаются отсутствием иридоидных соединений, флавонолов, танинов и некоторых других веществ. В то же время для многих представителей порядка характерно наличие большого количества тритерпеноидных эфирных масел, кумаринов, полиацетиленов.

Семейство Аралиевые (*Araliaceae*)

Семейство содержит около 50 родов и 1150—1275 видов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Лишь небольшое число видов аралиевых произрастает во вне-тропических регионах.

Деревья, кустарники, лианы или довольно редко травы. Листья чаще всего очередные, довольно крупные, пальчатые или перистые; особенно часто встречаются пальчато-сложные листья. Имеются мелкие прилистники, чаще всего в виде перепончатых краев черешков. Черешки охватывают побег широким основанием, оставляющим при опадении листа серповидный след. Побеги нередко покрыты шипами. В коре стебля имеются секреторные вместилища в виде каналов или железок.

Цветки мелкие, собранные в сложные соцветия, состоящие из зонтиков, головок или колосьев. Цветки актиноморфные, чаще всего обоеполые, редко бывают раздельнополыми или полигамными, пятичленные. Чашечка в виде пяти зубчиков, цельной или зубчатой окраины на верхушке завязи, часто недоразвитая. Венчик представлен пятью (редко десятью) свободными лепестками, нередко рано опадающими. Тычинок столько же, сколько и лепестков, или в два раза больше, редко они многочисленны (у тупидантуса колпачковидного (*Tupidanthus calyptratus*), произрастающего в Юго-Восточной Азии). Гинецей синкарпный, состоит из 2—5 плодолистиков, редко гинецей псевдомономерный. Завязь нижняя, реже полунижняя, очень редко — верхняя. На верхушке завязи обычно развито подстолбие (или несколько подстолбий по числу плодолистиков), формирующее нектарный диск. Число гнезд завязи соответствует числу плодолистиков. В каждом гнезде закладываются две семяпочки, но лишь одна из них нормально развивается (рис. 66).

Примеры формул цветков:

плющ обыкновенный (*Hedera helix*) — $*K_{(5)}C_5A_5G_{(5)}$;

женьшень (*Panax ginseng*) — $*K_{(5)}C_5A_5G_{(2)}$.

Плод — ягода или сложная костянка, распадающаяся на отдельные плодики. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом, который часто руминирован.

Экономическое значение аралиевых невелико, но среди них известно несколько ценных лекарственных растений. Прежде всего это женьшень, в диком виде произрастающий на Дальнем Востоке, а также довольно широко культивирующийся в промышленных масштабах, в том числе и в Беларуси. Это многолетнее травянистое растение с цилиндрическим мясистым корнем, имеющим на конце два или несколько ответвлений, что часто придает ему отдаленное сходство с телом человека. В корнях женьшеня содержится целый ряд физиологически активных веществ, которые обладают сильным тонизирующим и стимули-

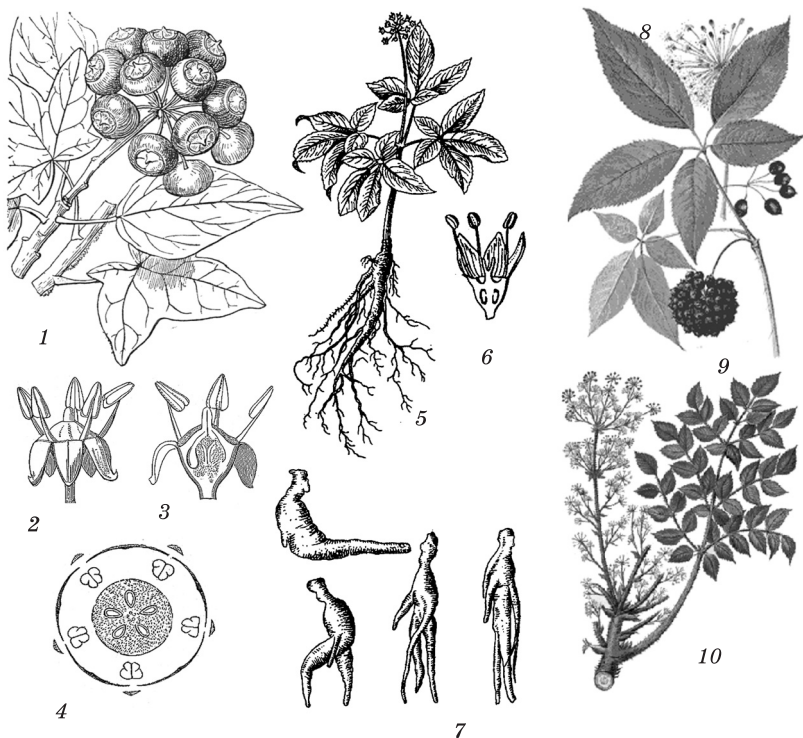


Рис. 66. Семейство Аралиевые:

плющ обыкновенный (*Hedera helix*): 1 — ветвь с плодами; 2 — цветок; 3 — цветок в разрезе; 4 — диаграмма цветка; женьшень (*Panax ginseng*): 5 — общий вид растения; 6 — цветок в разрезе; 7 — разные формы корней; элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*): 8 — соцветие; 9 — ветвь с плодами; аралия маньчжурская (*Aralia mandshurica*): 10 — ветвь с соцветием

рующим эффектом. Помимо женьшеня, в официальной медицине в настоящее время используются элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*), аралия маньчжурская (*Aralia mandshurica*) и ряд других аралиевых, препараты из которых по действию близки к женьшеню.

В Китае и Японии довольно широко культивируется китайское бумажное дерево (*Tetrapanax papyrifera*), из сердцевины которого делают так называемую китайскую «рисовую» бумагу.

Некоторые виды аралиевых широко культивируются как декоративные растения. В закрытом грунте часто выращивают шеф-

флеры (*Schefflera*), фатсию японскую (*Fatsia japonica*), фатсхедеру (*Fatshedera*) и, конечно же, плющ обыкновенный (*Hedera helix*), у которого известно несколько сотен сортов. Плющ обыкновенный встречается на территории Беларуси и в диком виде, преимущественно в западных районах республики, и занесен в Красную книгу Республики Беларусь.

Семейство Зонтичные, или Сельдерейные (*Umbelliferae*, или *Apiaceae*)

Семейство содержит около 420—435 родов и 3300—3800 видов, распространенных повсеместно, но особенно многочисленных во внетропических регионах Северного полушария с сухим климатом.

Преимущественно многолетние или однолетние травы, реже полукустарники, подушковидные кустарники и даже (в тропиках) небольшие деревца. Стебли часто с полыми в результате раннего разрушения сердцевины бороздчатыми или ребристыми междоузлиями и выполненными узлами. В стебле часто формируются хорошо развитые тяжи колленхимы. Листья очередные, главным образом сложно расчлененные. Основания черешков листьев часто расширены и формируют влагалище, которое охватывает стебель. У большинства растений во всех органах имеются секреторные вместилища, содержащие эфирные масла и смолистые вещества.

Цветки мелкие, пятичленные, актиноморфные или (краевые в зонтике) зигоморфные из-за неравномерного разрастания лепестков, например у борщевика (*Heracleum*). Цветки, как правило, обоеполые, собранные в сложные или простые зонтики, реже в головки (у синеголовника — *Eryngium*). У основания простых зонтиков из прицветников наружных цветков формируется оберточка, а у основания сложных зонтиков — обертка из кроющих листочков его лучей. Иногда или обертка, или оберточка, или обе структуры отсутствуют; их наличие или отсутствие являются важным диагностическим признаком (рис. 67).

Строение цветков Сельдерейных довольно однообразно. Околоцветник двойной, прикрепленный, как и тычинки, к верхушке завязи. Чашечка представлена пятью зубцами, но может сильно или даже почти полностью редуцироваться. Венчик из пяти свободных лепестков с коротким узким ноготком и широким отгибом, которые часто кажутся выемчатыми из-за того, что верхушки отгибов обычно завернуты внутрь цветка.

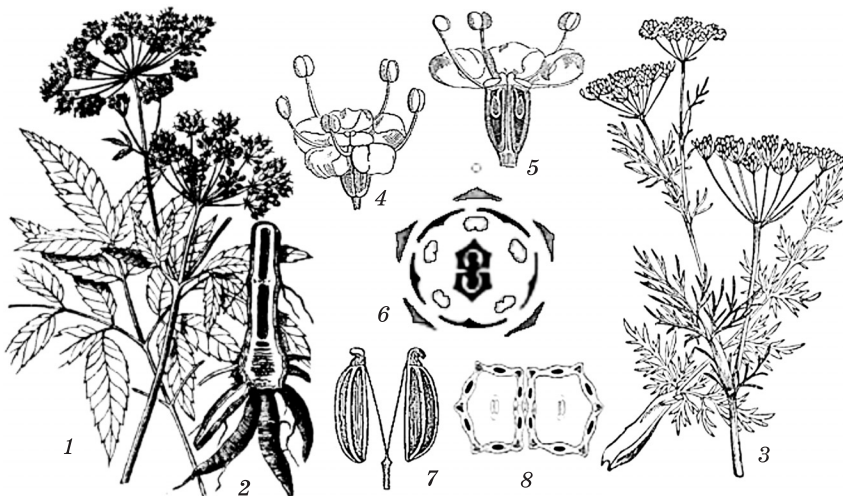


Рис. 67. Семейство Зонтичные:

вех ядовитый (*Cicuta virosa*): 1 — участок стебля с соцветием; 2 — продольный разрез через корневище; тмин обыкновенный (*Carum carvi*): 3 — участок стебля с соцветием; 4 — цветок; 5 — цветок в разрезе; 6 — диаграмма цветка; 7 — плод; 8 — поперечный разрез через мерикарпий

Андроцей представлен пятью тычинками, которые чередуются с лепестками. Цветки протерандричны. Тычиночные нити длинные, в бутоне загнутые внутрь цветка, при распускании они очень быстро разворачиваются, и пыльники вскрываются интрорзно. Вскоре после распускания цветка пыльники опадают.

Гинецей синкарпный, состоит из двух плодолистиков, завязь нижняя, двухгнездная, в каждом гнезде содержится только по одному нормально развитому анатропному семязачатку с одним интегументом. Силодиев два, имеющих у основания расширенные подстолбия — нектарники, из которых формируется нектарный диск. В молодом цветке стилодии короткие или крючковидно изогнутые и плотно прижатые к нектарному диску. При опадении пыльников стилодии выпрямляются и вытягиваются. Рыльца головчатые или булавовидные.

Пример формулы цветка:

омежник водный (*Oenanthe aquatica*) — $*K_5C_5A_5G_{(2)}$.

Плод — вислоплодник. Он распадается на два односемянных мерикарпия, которые висят на ветвях двураздельной колонки, образующейся из вентральных проводящих пучков сросшихся

краев плодолистика. Каждый мерикарпий обычно имеет пять продольных первичных ребер, в которых проходят проводящие пучки. Они могут иметь различную форму: быть тонкими нитевидными, килевидными или даже крылатыми, причем краевые ребра могут довольно сильно отличаться от спинного и промежуточных. Иногда в ложбинках между первичными ребрами развиваются вторичные. Околоплодник часто с секреторными каналами, которые развиваются либо под каждой ложбинкой и в месте спайки соседних плодолистиков, либо кольцом вокруг семени. В силу того что строение цветка в пределах данного семейства однообразно, строение плода, особенно степень развития первичных и вторичных ребер, очертания поперечных сечений секреторных каналов и особенности их расположения имеют важное систематическое строение.

Семена с маленьким недоразвитым зародышем и обильным маслянистым эндоспермом. В зависимости от степени развития фуникулуса эндосперм на поперечном срезе плода может иметь различную форму:

1) прямой — эндосперм по поверхности, обращенной к плоскости расщепления плода, плоский, так как фуникулус слабо развит;

2) согнутый — эндосперм по поверхности, обращенной к плоскости расщепления плода, имеет глубокую борозду, возникающую в результате сильного развития фуникулуса;

3) «выдолбленный» — эндосперм и на поперечном, и на продольном срезе мерикарпия имеет форму часового стекла, возникающую в результате равномерного разрастания фуникулуса.

На территории Беларуси произрастает 33 рода и более 50 видов данного семейства. Они играют значительную роль в формировании некоторых типов растительных сообществ нашей республики, а также широко используются человеком.

Одной из важных пищевых культур является морковь посевная (*Daucus sativus*), корнеплоды которой широко используются в пищу. Человек употребляет в пищу также корнеплоды петрушки (*Petroselinum crispum*) и сельдерея (*Apium graveolens*). Из-за богатства эфирными маслами это семейство дает основную массу приправ и пряностей жителям стран умеренного климата: петрушка, сельдерей, укроп (*Anethum graveolens*), анис (*Pimpinella anisum*), тмин (*Carum carvi*), кориандр, или кинза (*Coriandrum sativum*), фенхель (*Foeniculum vulgare*) и др.

Многие Сельдерейные, главным образом благодаря высокому содержанию кумаринов и их производных, являются ценными

лекарственными растениями. Плоды многих видов данного семейства входят в состав сборов, широко применяющихся в медицине в качестве отхаркивающих, противовоспалительных, желчегонных средств (анис, фенхель, тмин, кориандр).

Как ядовитые растения широко известны веж ядовитый (*Cicuta virosa*) и болиголов пятнистый (*Conium maculatum*), вызывающие иногда смертельные отравления. Для болиголова, встречающегося главным образом по рудеральным местообитаниям, характерны красноватые пятна на стебле. Особенностью водно-болотного вежа является укороченное клубневидное корневище, разделенное на полые, заполненные ядовитым соком камеры поперечными перегородками. Ядовитые свойства этих растений обусловлены синтезируемыми ими алкалоидами, что в целом для семейства не характерно.

Семь видов растений семейства Сельдерейные занесены на территории Беларуси в Красную книгу Республики Беларусь: астранция большая (*Astrantia major*), берула прямая (*Berula erecta*), гирчовник татарский (*Conioselinum tataricum*), горичник олений (*Peucedanum cervaria*), дудник болотный (*Angelica palustris*), пусторебришник обнаженный (*Cenolophium denudatum*) и реброплодник австрийский (*Pleurospermum austriacum*).

Сельдерейные очень близки к Аралиевым и происходят либо от общего с ними предка, либо от какой-то примитивной и мало специализированной группы *Araliaceae*.

ПОРЯДОК ВОРСЯНКОЦВЕТНЫЕ (*DIPSACALES*)

Порядок включает пять семейств, 33—36 родов и 900—1100 видов. Наиболее крупными семействами порядка являются Жимолостные (*Caprifoliaceae*), Валериановые (*Valerianaceae*) и Ворсянковые (*Dipsacaceae*). Представители порядка распространены главным образом в умеренных областях Северного полушария, Средиземноморье, Африке, Южной Америке (в Андах), Юго-Восточной Азии и Новой Гвинее

Небольшие деревца, кустарники (иногда лиановидные) или травы с супротивным, реже очередным или мутовчатым листорасположением. Листья простые, цельные или иногда перистые, обычно без прилистников или с рудиментарными прилистниками. Цветки собраны в разнообразных соцветиях, обоополые, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник двойной. Чашелистиков 4—5, чаще всего сросшихся, или же чашечка сильно реду-

цируется. Лепестков тоже 4—5, они срastаются и образуют трубку. Тычинок столько же, сколько лепестков, или меньше, они прирастают к трубке или зеву венчика. Гинецей ценокарпный (очевидно, исходно паракарпный), иногда псевдомономерный, состоящий из 2—5 плодолистиков со сросшимися стилодиями. Завязь нижняя, с одним или многими семязачатками в каждом гнезде. Плоды — коробочки, костянки, ягоды, орешкообразные.

Порядок *Dipsacales* очень близок к *Hydrangeales* и происходит, вероятнее всего, от одного из наиболее древних его представителей. Он также близок к *Cornales* и имеет общее с ним происхождение. Наиболее архаичным в пределах порядка является семейство *Caprifoliaceae*, которое имеет большое число примитивных в пределах порядка признаков: лестничную перфорацию сосудов, плоды с большим числом семязачатков в каждом гнезде и др.

Семейство Ворсянковые (*Dipsacaceae*)

Семейство содержит 8—14 родов и 250—300 видов, распространенных в Евразии и Африке, но главным образом в Западной Азии и Средиземноморье, где находится центр видообразования данного семейства.

Многолетние и однолетние травы с супротивными листьями (рис. 68). Цветки мелкие, собранные в головчатые или корзинковидные соцветия, окруженные по краю оберткой, состоящей из многочисленных зеленых редуцированных листочков. Общее цветоложе чаще всего покрыто пленчатыми или щетинистыми прицветниками, реже голое. В целом соцветие ворсянковых напоминает соцветия астровых, но отличается возникновением в процессе эволюции. Соцветие ворсянковых сформировалось в результате сближения большого числа элементарных дихазиальных соцветий, в каждом из которых остается только один конечный цветок. Он окружен так называемой внешней чашечкой, которая формируется в результате срастания двух внутренних прицветников и охватывает завязь.

Настоящая чашечка, формирующаяся над завязью, сильно редуцируется, она имеет вид зубцов или щетинок, сросшихся у основания и отходящих от верхушки завязи. Венчик трубчатый, зигоморфный, с пятилопастным или чаще четырехлопастным в результате полного срастания двух задних лепестков, чаще всего двугубым отгибом. Для семейства характерно то, что венчики наружных в соцветии, нередко стерильных цветков часто значи-



Рис. 68. Семейство Ворсянковые:

скабиоза бледно-желтая (*Scabiosa ochroleuca*): 1 — участок стебля с соцветием; 2 — нижняя часть стебля; 3 — диаграмма цветка; 4 — срединный цветок; 5 — срединный цветок в разрезе; 6 — краевой цветок; 7 — краевой цветок в разрезе; 8 — плод; 9 — плод в разрезе; сивец луговой (*Succisa pratensis*): 10 — участок стебля с соцветием; 11 — нижняя часть стебля; 12 — срединный цветок; короставник полевой (*Knautia arvensis*): 13 — участок стебля с соцветием; 14 — нижняя часть стебля; 15 — плод; 16 — срединный цветок; 17 — краевой цветок; ворсянка лесная (*Dipsacus sylvestris*): 18 — участок стебля с соцветием; 19 — супротивные стеблевые листья, сросшиеся основаниями; 20 — срединный цветок с прицветником

тельно крупнее, чем у остальных цветков в соцветии. Тычинок 4 (очень редко 2—3), пятая (задняя) тычинка всегда редуцирована; тычиночные нити прирастают к трубке венчика. Псевдомоно-

мерный гинецей состоит из двух плодолистиков, которые образуют одногнездную нижнюю завязь. В завязи развивается лишь один анатропный повислый семязачаток. Рыльце цельное или двураздельное.

Плод — небольшой орех, окруженный пленчатой оберткой, формирующейся из наружной чашечки, на верхушке ореха из остатков чашечки часто формируется летучка. Распространяются плоды преимущественно ветром, но иногда вместо летучки формируется мясистый придаток, и в этом случае плоды распространяются муравьями.

Практическое значение ворсянковых невелико. Некоторые представители семейства, например виды родов Скабиоза (*Scabiosa*) и Головчатка (*Cephalaria*), выращиваются как декоративные растения. Очень интересное применение имеют соцветия выращиваемой на юге Европы и в Крыму ворсянки посевной (*Dipsacus sativus*), которые по внешнему виду напоминают шишку и несут острые, гибкие прицветники (так называемая ворсовальная шишка). Они применяются в текстильной промышленности для нанесения ворса на ткани.

На территории Беларуси произрастает пять видов, принадлежащих к четырем родам. Наиболее широко распространены короставник полевой (*Knautia arvensis*) и сивец луговой (*Succisa pratensis*), которые являются обычными опушечными и луговыми травами. Скабиоза голубиная (*Scabiosa columbaria*) на территории Беларуси является исчезающим видом растений, произрастает преимущественно в центральных районах республики и занесена в Красную книгу Республики Беларусь.

Ворсянковые являются высокоспециализированной группой, одной из наиболее эволюционно продвинутых в пределах подкласса *Cornidae*. Они имеют значительное конвергентное сходство с Астровыми: формирование соцветий, похожих на корзинки *Asteraceae*, специализация цветков в пределах соцветия, формирование псевдомономерного гинецея с нижней завязью. В то же время они имеют уникальную внешнюю чашечку, а по строению цветков наиболее близки к валериановым.

ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ (ASTERIDAE)

Подкласс включает шесть порядков: *Campanulales* — Колокольчиковые, *Goodeniales* — Гудениецветные, *Stylidiales* — Стилидиецветные, *Menyanthales* — Вахтовоцветные, *Calycera-*

les — Калицеровоцветные и *Asterales* — Астроцветные, 14 семейств, около 1700 родов и свыше 27 000 видов (при этом представители семейства Астровые включают более 90 % родов и видов подкласса). Астериды представляют собой хотя и не самую большую, но в целом наиболее высокоспециализированную группу двудольных покрытосеменных растений.

Преимущественно травы, реже полукустарники, еще реже древесные лианы, кустарники и небольшие деревца. По мнению большинства систематиков, древесная жизненная форма для представителей данного подкласса является вторичной. Для представителей данного подкласса характерно наличие запасного углевода инулина, в отличие от крахмала, образованного остатками D-глюкозы. В вегетативных органах довольно часто встречаются млечники или схизогенные смоляные ходы. Цветки собраны в разнообразные соцветия, реже одиночные, актиноморфные или вторично-зигоморфные, обоеполые или реже раздельнополые и обоеполые в пределах одного соцветия. Чашечка из пяти сростшихся листочков, часто может быть редуцирована или видоизменена и превращена в хохолок, щетинки и др. Венчик сростнолепестный, из пяти лепестков. Тычинок пять, они прикреплены к основанию трубки венчика. Гинецей, как правило, состоит из двух плодолистиков. Завязь, за редким исключением, нижняя. Семязпочка с одним интегументом, тенуинуцеллятные.

Ископаемые остатки астерид (вероятные предки семейств *Melnyanthaceae* и *Asteraceae*) известны из Олигоцена (около 29 млн лет назад). Наиболее вероятными предками астерид являются корниды (вероятнее всего, растения, близкие к наиболее примитивным представителям современных порядков *Cornales* и *Hydrangeales*). Согласно молекулярным данным, разделение корнид и астерид в процессе эволюции произошло 82—96 млн лет назад.

ПОРЯДОК КОЛОКОЛЬЧИКОЦВЕТНЫЕ (*CAMPANULALES*)

Порядок включает 6—7 семейств, из которых наиболее крупными являются Колокольчиковые (*Campanulaceae*) и Лобелиевые (*Lobeliaceae*), часто объединяемые в одно семейство, 85 родов и порядка 2350—2400 видов.

Травы, реже кустарники и даже небольшие деревца. Листья чаще всего очередные, редко супротивные или мутовчатые. У мно-

гих в листьях и стеблях есть членистые млечники. Характерно наличие инулина.

Цветки собраны в цимозные или ботрические соцветия, с тенденцией к образованию головок, редко одиночные, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, чаще всего пятичленные четырехкрупные. Чашечка из пяти сросшихся чашелистиков, венчик также пятичленный, сростнолепестный. Тычинок 5, они чередуются с лепестками и прикреплены или к основанию венчика, или к его трубке. Гинецей из двух-трех (пяти) плодолистиков, паракарпный, однако в результате срастания интрузивных плацент часто вторично-синкарпный. Завязь нижняя, редко полунижняя или даже верхняя, с большим числом семязачатков. Плоды — коробочки, иногда сочные, ягодообразные или типа семянки.

Семейство Колокольчиковые (*Campanulaceae*)

Семейство объединяет примерно 50 родов и около 1050 видов. В настоящее время многими систематиками объединяется с Лобелиевыми (около 30 родов, 1200 видов). В таком широком объеме Колокольчиковые включают более 95 % всего видового разнообразия порядка *Campanulales*.

Распространены практически повсеместно, но собственно колокольчиковые встречаются преимущественно в умеренных областях Северного полушария, а лобелиевые — в тропиках и в Южном полушарии.

В подавляющем большинстве Колокольчиковые — корневищные многолетние травы, но встречаются среди них и полукустарники (валенбергия — *Wahlenbergia*), и даже небольшие деревца (ригиофиллум — *Rigiophyllum*). Растения часто опушены жесткими волосками, стенки клеток которых содержат кремнезем или углекислую известь. Листья цельные, очередные, реже супротивные или мутовчатые, без прилистников.

Довольно крупные синие, голубые, лиловые или белые (лишь в качестве исключения желтые) цветки Колокольчиковых собраны в кистевидные, тирсоидные или головчатые соцветия, редко цветки могут быть одиночными или располагаться в пазухах листьев. Цветки чаще всего обоеполые, 5-членные, актиноморфные или слабозигоморфные (кольник — *Phyteuma*). Чашечка сростнолистная, иногда вторично рассеченная почти до основания, чаще всего из пяти чашелистиков, приросших к завязи, выше завязи зубцы чашечки свободные, узкие (рис. 69). Венчик также

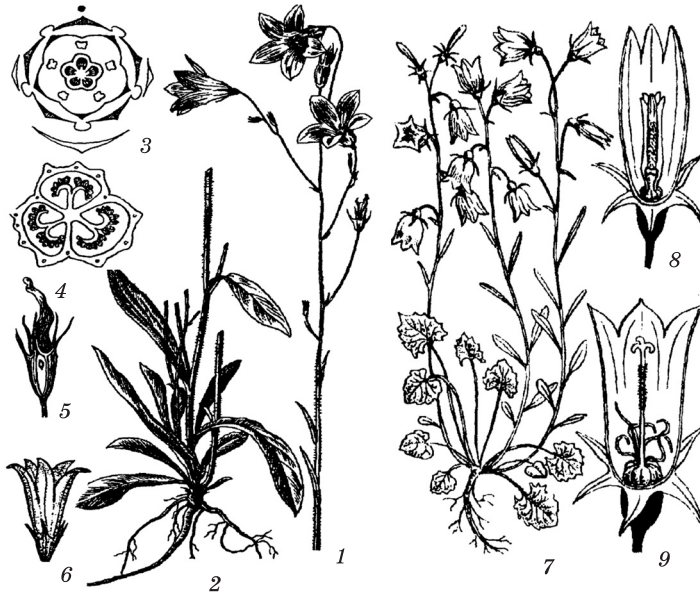


Рис. 69. Семейство Колокольчиковые:
 колокольчик раскидистый (*Campanula patula*): 1 — участок стебля с соцветием; 2 — нижняя часть стебля; 3 — диаграмма цветка; 4 — завязь в разрезе; 5 — плод; 6 — цветок; колокольчик круглолистный (*Campanula rotundifolia*): 7 — внешний вид; 8 — поперечный разрез цветка в начале цветения; 9 — поперечный разрез цветка в середине цветения

сростнолепестный, колокольчатый, с более или менее длинной трубкой и пятью зубцами или лопастями, иногда может быть расчленен почти до основания или даже раздельнолепестным, например у мишоксии (*Michauxia*). У кольника лепестки в основании свободные, а на верхушке соединены. В отдельных случаях число чашелистиков и лепестков меньше (3—4 у гетерокодона — *Heterocodon*) или больше пяти (6—10 у канарины — *Canarina*, 7—10 у мишоксии).

Количество тычинок соответствует числу лепестков, обычно они прикреплены к трубке венчика или к верхушке завязи. Тычиночные нити плоские, в основании иногда расширенные и прикрывающие нектарный диск. Пыльники неподвижные, длинные, в бутоне склеенные в трубку и вскрывающиеся внутрь ее, после вскрывания подсыхающие и расходящиеся.

Гинецей вторично-синкарпный, обычно состоящий из трех плодолистиков, редко их может быть два (букашник — *Jasione*), пять (некоторые виды колокольчиков — *Campanula*) или 7—10 (мишоксия). Завязь чаще всего нижняя, у валенбергии — полунижняя, а у цианантуса (*Cyananthus*) — верхняя. Число гнезд завязи, которые образуются при срастании интрузивных плацент, равно числу плодолистиков, в каждом гнезде содержится большое число анатропных семязачатков с одним интегументом. Плацентация или центрально-угловая, или семяпочки прикреплены к перегородкам, реже плацентация постенная. Столбик один, с трехраздельным (реже двух- или многораздельным) рыльцем, у многих видов в верхней части под рыльцами несущий кольцо так называемых выметающих волосков, которые выталкивают пыльцу из тычиночной трубки. На верхушке завязи вокруг столбика часто имеется нектарный диск в виде выпуклого кольца.

Цветки протерандричны. В начале цветения доли рыльца прижаты одна к другой. После освобождения пыльцы пыльники опадают или увядают, при этом насекомые получают доступ к нектару, выделяемому нектарным диском на дне цветка. В это время столбик удлиняется, вынося пыльцу наружу. После этой так называемой «мужской» стадии цветения наступает «женская». Через некоторое время лопасти рыльца постепенно расходятся и отгибаются наружу, благодаря чему воспринимающая пыльцу поверхность становится доступной для опыления. Если не произошло перекрестного опыления, то лопасти рыльца разрастаются, изгибаются вниз, что обеспечивает самоопыление остатками пыльцы. Пыльцевые зерна поратные.

Плоды — коробочки, вскрывающиеся дырочками, клапанами или створками. Очень редко (у канарины) плод — ягода.

Семена многочисленные, с эндоспермом.

Хозяйственное значение Колокольчиковых невелико. Утолщенные корни колокольчика рапунцеля (*Campanula rapunculus*) используются в пищу. Среди представителей семейства довольно много декоративных красивоцветущих видов. В частности, это колокольчики персикolistный (*C. persicifolia*), широколистный (*C. latifolia*), средний (*C. media*), карпатский (*C. carpatica*), равнолистный (*C. isophylla*). Очень крупные, до 8 см в диаметре, цветки имеет ширококолокольчик крупноцветковый (*Platycodon grandiflorum*).

Четыре вида растений семейства Колокольчиковые занесены на территории Беларуси в Красную книгу Республики Беларусь:

кольник черный (*Phyteuma nigrum*), колокольчики сибирский (*Campanula sibirica*) и широколистный, а также бубенчик лилие-листный (*Adenophora lilifolia*).

Семейство Лобелиевых по морфологическим особенностям очень близко к Колокольчиковым и часто рассматривается как их подсемейство. В отличие от Колокольчиковых, для Лобелиевых характерен резко зигоморфный, часто двугубый венчик, гинецей, состоящий лишь из двух сросшихся плодolistиков, и пыльцевые зерна с сетчато-струйчатой орнаментацией экзины.

Для Колокольчиковых характерен целый ряд признаков, общих с Астровыми, с которыми они, без сомнения, имеют общее происхождение. Это сходство в строении венчика, наличие нижней завязи, срастание или слипание у многих Колокольчиковых пыльников. Есть у этих семейств значительное сходство и в химическом составе.

ПОРЯДОК АСТРОЦВЕТНЫЕ (*ASTERALES*)

Монотипный, т. е. включающий только одно семейство Астровые, порядок Астроцветные является одной из вершин энтоморфной линии развития двудольных и наиболее совершенным в пределах подкласса.

Семейство Сложноцветные, или Астровые (*Compositae*, или *Asteraceae*)

Астровые — самое крупное семейство двудольных растений. В нем выделяется от 1500 до 1650 родов и порядка 23,5—25 тыс. видов. В настоящее время семейство является крупнейшим среди двудольных и, включая более 10 % всего видового состава отдела *Magnoliophyta*, одним из наиболее крупных семейств среди покрытосеменных растений. Среди однодольных по числу видов с Астровыми могут соперничать только Орхидные, у которых известно примерно такое же число видов.

Астровые являются одним из немногих семейств, для которых характерно космополитное распространение. Астровые нигде не являются доминантами (за исключением, пожалуй, полынных и пустынных степей), но тем не менее почти везде составляют значительную часть растительного покрова. Исключение составляют лишь влажные тропические леса, где представители данного семейства довольно редки.

В отношении жизненных форм Астровые разнообразны. Наиболее широко представлены в семействе одно- и многолетние травы, сильно варьирующие по своим размерам. Значительно реже встречаются среди астровых полукустарники (например, многие виды рода Полынь — *Artemisia*), кустарники от 1 до 8 м и даже небольшие деревца. Следует отметить, что древесные формы приурочены главным образом к тропикам. Например, на Галапагосских островах произрастают виды рода Скалезия (*Scalesia*) со стволами, достигающими в высоту более 20 м при диаметре 25—30 см, образующие настоящие леса. На Мадагаскаре произрастает брахилена мерана (*Brachylena merana*), достигающая в высоту 40 м и диаметром до 1 м; древесина ее устойчива к гниению и высоко ценится. Среди древовидных Астровых встречаются так называемые розеточные деревья, например представители родов Крестовник (*Senecio*), Уилксия (*Wilkesia*) и др. Ствол у них не ветвится или слабо ветвится и несет на верхушке крону листьев наподобие пучка или розетки. Они характерны для ландшафтов высокогорий африканских тропиков.

Очень редко среди Астровых встречаются древесные лианы. Крупные лианы известны в родах Вернония (*Vernonia*), Микания (*Mikania*), Мутисия (*Mutisia*) и немногих других. Все они — обитатели теплых стран.

Среди сложноцветных немало листовых и стеблевых суккулентов, например большое число видов очень крупного рода Крестовник. Наибольшее число суккулентных сложноцветных обитает на южной оконечности Африки и далее на северо-восток до Эфиопии, а также на Мадагаскаре. В связи с переходом к суккулентной жизненной форме у некоторых Астровых стебли видоизменены в филлокладии и принимают на себя функцию фотосинтеза. Это наблюдается, в частности, у нескольких американских видов рода Бакхарис, например у бакхариса членистого (*Baccharis articulata*).

Для представителей семейства характерно наличие члеников сосудов с точечной и лестничной перфорацией. Для многих Астровых характерно наличие в вегетативных органах склерифицированных идиобластов, а также млечников или схизогенных смоляных ходов, содержащих богатый тритерпенами латекс. Для химического состава Астровых характерно наличие в качестве запасного углевода инулина, горьких сесквитерпеновых лактонов и тритерпенов. В то же время у представителей данного семейства отсутствуют танины и иридоидные соединения.

Листья Астровых без прилистников, простые, от цельных до очень сильнорассеченных (многие виды полыней, трехреберник непахучий — *Tripleurospermum inodorum*), очень редко сложные. Листорасположение обычно очередное, реже супротивное. У многих видов листья могут быть собраны в прикорневую розетку.

Характернейшим признаком Астровых являются их соцветия — корзинки, одиночные или чаще собранные в различные сложные ботрические или цимозные соцветия. Ложе соцветия, представляющее собой расширенную и укороченную ось соцветия, может быть плоским, выпуклым или вогнутым. Чаще всего оно выполненное, но может быть и полым (например, у ромашки аптечной — *Chamomilla recutita*, циннии изящной — *Zinnia elegans*). Цветоложе может быть гладким (виды рода Девясил — *Inula*), ямчатым (одуванчик — *Taraxacum*), голым или несущим пленчатые (Тысячелистник — *Achillea*), щетинистые (Василек — *Centaurea*) или волосковидные (некоторые виды полыней) чешуи, которые чаще всего рассматриваются в качестве рудиментов прикорневых листьев. Считается, что наиболее примитивным типом цветоложа у Астровых является цветоложе без чешуй, которые возникали независимо в разных группах данного семейства. В онтогенезе чешуи часто появляются в виде общего с цветком зачатка или после появления зачатка самого цветка, редко зачатки чешуй появляются первыми.

Снаружи ложе соцветия окружено оберткой, состоящей из листочков обертки, которые представляют собой более или менее сильно видоизмененные верхушечные листья. Самые внутренние листочки обертки часто рассматриваются как прицветные листья самых наружных цветков корзинки, а срединные и наружные — либо как сильно видоизмененные присоцветные листья, либо как прицветники, у которых цветки редуцировались в процессе эволюции. Листочки обертки могут быть травянистыми или пленчатыми, с придатками (например, васильки) или без них, зелеными, бурыми или ярко окрашенными, голыми или опушенными, одно-, двух- или многорядными. В простейшем случае обертка играет роль защиты для развивающихся цветков соцветия, но нередко она может нести и дополнительные функции. У некоторых видов листочки обертки могут становиться сухими, часто ярко окрашенными (эдельвейс — *Leontopodium*, цмин — *Helichrysum*), выполняя рекламную функцию. У чертополохов (виды рода *Carduus*) и некоторых других родов листочки обертки становятся колючими и защищают соцветие от поедания животными. У ви-

дов рода Лопух (*Arctium*) листочки обертки заканчиваются крючками, и при созревании семян целые корзинки легко отламываются от растений и пристают к шерсти животных и одежде людей. Несмотря на сильное разнообразие строения корзинок Астровых наиболее примитивным типом соцветия считается отдельная, простая, многоцветковая корзинка с оберткой из многих свободных, очередных, черепитчатых листочков.

Корзинки могут быть разных размеров: от 1—2 мм до 30—40 см в диаметре и состоять как из большого количества цветков (у подсолнечника — *Helianthus annuus* — их может быть более 1000), так и из одного (виды рода Мордовник — *Echinops*) или двух (Дурнишник — *Xanthium*) цветков. В биологическом отношении корзинка Астровых представляет собой аналог цветка, а ее обертка — аналог чашечки. Это сходство часто возрастает благодаря тому, что у многих представителей этого семейства краевые цветки в корзинке могут резко отличаться от срединных.

Отдельные цветки Астровых невелики, часто невзрачны, внешне могут довольно сильно отличаться друг от друга, но тем не менее все они возникли от цветков единого плана строения. Цветки Астровых сидячие, надпестичные, обоопольные или однопольные, редко стерильные, актиноморфные или зигоморфные, 4-круговые, 5-членные.

Предполагается, что исходным типом цветка для Астровых был цветок с двойным околоцветником, но в ходе эволюции чашечка подверглась сильной трансформации и редукции. При этом трубка чашечки срастается с завязью, а ее лопасти могут превращаться в различное число чешуек, щетинок, волосков, формируя паппус, или летучку, или же иметь вид цельной или зубчатой по краю коронки на верхушке завязи. Иногда зубцы чашечки могут полностью редуцироваться. Однако до сих пор не ясно, можно ли полностью соотнести паппус с чашечкой или нет. В ряде случаев связь чашечки и паппуса не вызывает сомнений. Например, у видов родов Козлобородник (*Tragopogon*) и Бархатцы (*Tagetes*) в ходе онтогенеза паппус формируется из пяти зачатков, которые чередуются с зачатками лопастей венчика. В некоторых же случаях зачатки паппуса могут появляться очень поздно в онтогенезе цветка в виде выростов вокруг вершины завязи. Такой паппус, по мнению ученых, представляет собой новообразование и должен рассматриваться как гомолог не самой чашечки, а скорее ее периферических структур (энациев или выростов). Кроме того, окончательно гомологизировать паппус с чашечкой

не позволяет и тот факт, что паппус никогда не имеет проводящих пучков, даже в тех случаях, когда он представлен крупными чешуйками.

Венчик пятичленный, спайнолепестный. В зависимости от морфологических особенностей венчика (типа симметрии, характера сростания лепестков), наличия или отсутствия андроцея и гинецея в семействе выделяется шесть типов цветков (рис. 70).

1. Трубоччатые — обоеполые, актиноморфные, венчик в виде длинной трубки, обычно расширяющейся кверху, и с коротким пятизубчатым отгибом, образованным свободными верхушками

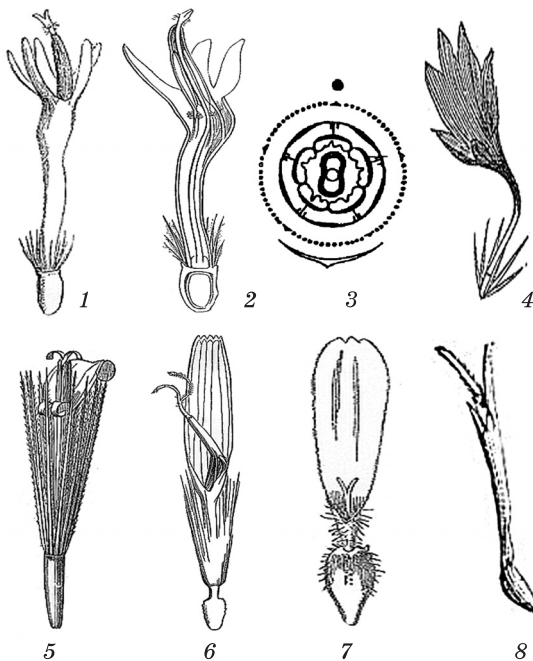


Рис. 70. Различные типы цветков представителей семейства Астровые:

василек синий (*Centaurea cyanus*): 1 — трубчатый цветок; 2 — продольный разрез трубчатого цветка; 3 — диаграмма трубчатого цветка; 4 — воронковидный цветок; нассавия (*Nassauvia*): 5 — двугубый цветок; одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*): 6 — язычковый цветок; календула лекарственная (*Calendula officinalis*): 7 — ложноязычковый цветок; полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*): 8 — узкотрубчатый, или нитевидный, цветок

лепестков. Редко цветки могут быть однополыми, например у кошачьей лапки двудомной (*Antennaria dioica*), но в этом случае в цветке всегда остаются рудименты противоположного пола.

2. Язычковые — обоеполые, зигоморфные, с короткой трубкой и пластинчатым пятизубчатым отгибом, который перед началом цветения целиком трубчатый, но впоследствии трубка раскалывается вдоль.

3. Двугубые — обоеполые или однополые, зигоморфные, с довольно длинной трубкой, от которой отходят верхняя губа из двух свободных зубцов и нижняя губа в виде язычка с тремя зубцами на верхушке, или же верхняя губа может быть образована лишь одним зубцом, а нижняя — четырьмя.

4. Воронковидные — бесполое, зигоморфные, с длинной, изогнутой, кверху сильно расширенной трубкой венчика, с таким же или большим, чем у трубчатых цветков, числом зубцов, вероятно, вследствие расщепления свободных верхушек лепестков.

5. Ложноязычковые — обычно пестичные, реже бесполое, зигоморфные, с короткой трубкой и трехзубчатым отгибом; перед началом цветения такие венчики никогда не бывают спаяны в трубку, а только лишь свернуты.

6. Узкотрубчатые, или нитевидные, — пестичные, актино- или слабозигоморфные, с очень длинной трубкой и 2—5 не всегда заметными зубцами венчика, часто с сильно выступающим из него столбиком.

Данные шесть типов цветков образуются из зачатков, которые также имеют различающееся строение. Обоеполые трубчатые, язычковые и двугубые цветки возникают из радиально-симметричных, обычно пятиугольных или кольцевидных зачатков, порядок появления которых на цветоложе строго акропетальный. Различия между этими типами строения цветка возникают довольно поздно в ходе развития цветка и не представляют собой фундаментального изменения онтогенеза. Воронковидные и ложноязычковые цветки, формирующиеся всегда как краевые в корзинке, возникают из треугольных или билатерально-симметричных зачатков; развитие, а иногда и появление этих зачатков задерживается по сравнению с остальными цветками. И, наконец, узкотрубчатые цветки возникают из мелких кольцевидных зачатков, не имеющих никаких следов тычинок.

Тесное сближение в корзинке мелких, но многочисленных цветков делает ее гораздо более заметной для насекомых-опылителей. При этом корзинки Астровых могут быть образованы

как одним типом цветков (гомоморфные корзинки), так и двумя (гетероморфные корзинки). В гомоморфных корзинках все цветки в соцветии могут быть либо трубчатыми, либо двугубыми, либо язычковыми. Гетероморфные корзинки более разнообразны: для них характерно сочетание ложноязычковых, узкотрубчатых или воронковидных цветков по периферии и трубчатых в середине, ложноязычковых по периферии и двугубых в центре. При этом краевые ложноязычковые или воронковидные цветки зачастую имеют гораздо более крупные венчики, чем срединные цветки, вследствие чего диаметр раскрывшейся корзинки значительно увеличивается. Они являются «рекламными», привлекающими опылителей и часто оказываются стерильными. Это явление — завершение того процесса дифференциации цветков в плотном соцветии, начало которого можно наблюдать в семействах *Caprifoliaceae* (у калины — *Viburnum opulus*) и *Dipsacaceae* (у скабиозы — *Scabiosa*, короставника — *Knautia*).

Андроцей в цветках Астровых состоит из пяти тычинок, чередующихся с лепестками. Основания тычиночных нитей прирастают к трубке венчика. Пыльники неподвижные, линейные, интрорзные, раскрывающиеся продольно, склеенные или иногда слегка сросшиеся своими стенками и образующие пыльниковую трубку, через которую проходит столбик. Иногда, например у некоторых полыней (*Artemisia*) и амброзий (*Ambrosia*), пыльники свободные, а нити тычинок сросшиеся, что, вероятнее всего, является приспособлением, возникшим в связи с переходом данных растений к ветроопылению. Нередко пыльники снабжены придатками, возникающими из связника или из оснований пыльников. Пыльцевые зерна двухъядерные.

Гинецей Астровых состоит из двух медианных плодолистиков, паракарпный. Завязь нижняя, 1-гнездная, имеет один анатропный прямостоячий семязачаток (очень редко два) с одним интегументом, который расположен на коротком семяносе (фуникулусе). Столбик длинный, нитевидный, разделенный наверху на две лопасти, под лопастями часто снабженный выметающими волосками, которые способствуют удалению пыльцы из пыльниковой трубки. Расположение этих волосков (в виде кольца под рыльцевыми лопастями или на более или менее значительном протяжении наружной стороны лопастей), их количество и длина могут быть весьма разнообразны; в некоторых трибах выметающие волоски не развиваются. Рылец два, расположенных на внутренних сторонах лопастей столбика. На верхушке завязи во-

круг столбика обычно развивается кольцевидный или короткотрубчатый нектарный диск.

Цветки у подавляющего большинства видов протерандричные. Пыльца при созревании пыльников высыпается внутрь пыльниковой трубки, что может происходить еще в бутоне, а затем выносятся наружу вследствие сокращения тычиночных нитей и удлинения столбика, выталкивающего пыльцу наружу, где она легко может попасть на насекомых-опылителей. Самоопыление при этом предотвращается за счет того, что пыльца оказывается на внешней поверхности столбика, а воспринимающие лопасти рыльца — на внутренних сторонах. Однако при отсутствии перекрестного опыления растения во многих группах данного семейства все же оказываются способны к самоопылению. Это достигается за счет того, что рыльца, продолжая расти, загибаются вниз и могут войти в соприкосновение с пыльцой, расположенной на выметающих волосках.

Плод — семянка. Это односемянный невскрывающийся плод с более или менее плотным кожистым и обычно нетолстым околоплодником, как правило, легко отделяющимся от семени. Лишь в виде исключения, например у видов неотропического рода Вульффия (*Wulffia*), семянки могут иметь сочный околоплодник. Семянки часто имеют паппус, прикрепленный либо непосредственно к верхушке завязи (например, крестовник — *Senecio*), либо приподнимающийся над плодом на носике (одуванчик — *Taraxacum*), который развивается из верхушки завязи. При наличии такого хохолка плоды Астровых могут распространяться ветром. Иногда паппус может быть представлен чешуйками, щетинками. Например, у череды (*Bidens*) паппус представлен 2—4 щетинками, покрытыми направленными вниз зазубринами. В этом случае плоды распространяются, прикрепляясь к шерсти животных или одежде человека. В ряде случаев семянки могут иметь паппус, представленный пленчатыми чешуйками, например у подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus*), или вообще не иметь паппуса. Плоды таких растений рассеиваются либо при помощи животных, либо при раскачивании упругих стеблей или цветоносов растений. Очень мелкие и легкие семянки, как, например, у полыней, хотя и не имеют специального летательного аппарата, могут также частично разноситься ветром.

У многих видов семейства Астровые наблюдается явление разноплодии, или гетерокарпии. Например, хорошо выражена гетерокарпия у календулы лекарственной (*Calendula officinalis*), ко-

торая в народе больше известна под названием «ноготки», данным ей за форму ее изогнутых семянков. В одной корзинке у календулы можно встретить когтевидные, ладьевидные и кольцевидные семянки, а также переходные между ними формы.

Семена у представителей семейства без эндосперма, с крупным зародышем.

Семейство Астровых в настоящее время делится на пять подсемейств.

Подсемейство Барнадезиевые (*Barnadesioideae*). Цветки двугубые (верхняя губа образована одним зубцом, а нижняя — четырьмя); на всех органах цветков имеются своеобразные трехклеточные простые волоски. В то же время у представителей этого подсемейства отсутствуют так называемые двойные волоски на семянках, которые характерны для большинства представителей Астровых. Пыльцевые зерна лактукового типа с мелкошиповатой скульптурой поверхности экзины. Это подсемейство включает девять родов и порядка 90 видов, которые распространены в Южной Америке. Жизненные формы очень разные: деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы.

Подсемейство Мутисиевые (*Mutisioideae*). Все цветки или только краевые двугубые (верхняя губа образована двумя зубцами, а нижняя — тремя) с завитыми лопастями верхней губы; на верхушках лопастей венчика имеются пучки очень маленьких волосков. В вегетативных органах имеются млечники и (или) схизогенные смоляные ходы. Пыльцевые зерна лактукового типа с мелкошиповатой скульптурой поверхности экзины. Это подсемейство включает 58 родов и порядка 750 видов, которые распространены преимущественно в Южной Америке (рис. 71).

Подсемейство Бодяковые (*Carduoideae*). Корзинки гомоморфные, состоящие из трубчатых цветков, или гетероморфные, у которых в центре располагаются трубчатые, а по краю воронковидные цветки. Двойные волоски на семянках часто отсутствуют. В вегетативных органах имеются млечники и (или) схизогенные смоляные ходы. Эпидермальные клетки семенной кожуры имеют своеобразные утолщения клеточных стенок. Пыльцевые зерна лактукового типа. Среди представителей данного подсемейства довольно часто (но не всегда!) растения имеют колючие перисторассеченные листья. Кроме того, в этом подсемействе очень высокая доля двулетних растений. Это подсемейство, включающее более 80 родов и около 3000 видов, распространено повсеместно, но



Рис. 71. Семейство Астровые (Asteraceae):

подсемейство Мутисиевые: мутисия красивая (*Mutisia pulchella*): 1 — ветвь с корзинкой; подсемейство Бодяковые: василек синий (*Centaurea cyanus*): 2 — общий вид растения; мордовник шароголовый (*Echinops sphaerocephalus*): 3 — верхняя часть цветущего растения; 4 — поперечный срез через общее головчатое соцветие; 5 — отдельная одноцветковая корзинка; подсемейство Цикориевые: цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*): 6 — общий вид растения; подсемейство Астровые: полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris*): 7 — общий вид растения; кошачья лапка двудомная (*Antennaria dioica*): 8 — общий вид растения

в большей степени в Северном полушарии, особенно в Средиземноморье, Средней и Передней Азии, Северной Африке.

Подсемейство Цикориевые (Cichorioideae). Корзинки гомоморфные, состоящие чаще всего из язычковых цветков, реже (триба *Vernoniae*) — только из трубчатых. В вегетативных орга-

нах имеются почти исключительно только членистые млечники. Пыльцевые зерна лактукового типа. Широко распространен апомиксис (у одуванчиков — *Taraxacum*, ястребинок — *Hieracium*, ястребиночек — *Pilosella* и др.). Повсеместно распространенное подсемейство, включающее около 230 родов и более 4000 видов.

Подсемейство Астровые (*Asteroideae*). Корзинки гомоморфные, состоящие из трубчатых цветков, или гетероморфные, у которых в центре трубчатые цветки, а по краю — ложноязычковые или узкотрубчатые. В вегетативных органах имеются только схиогенные смоляные ходы. Пыльцевые зерна астрового типа. Повсеместно распространенное и наиболее богатое видами подсемейство, включающее около 1150 родов и более 16 000 видов.

На территории Беларуси произрастает 70 родов и более 260 видов данного семейства. Они играют важную роль в формировании растительных сообществ нашей республики, а также широко используются человеком.

Из растений, употребляемых человеком в пищу, следует прежде всего отметить подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*) — североамериканское растение, известное в Европе с XVI в. как декоративное, а с первой трети XIX в. используемое как одна из основных масличных культур, из семян которой изготавливается подсолнечное масло. В настоящее время выведено огромное количество сортов подсолнечника, содержание масла в семенах некоторых из них может достигать 60 %. Кроме того, подсолнечник обладает большой высотой (иногда до 4 м), образует большую вегетативную массу и поэтому широко используется в качестве силосного растения. Стоит отметить, что на территории Беларуси подсолнечник как масличная культура выращивается только на крайнем юго-востоке, а на остальной территории республики — как силосная культура. Еще один вид этого рода — топинамбур, или земляная груша (*Helianthus tuberosus*) — довольно широко культивируется ради подземных клубней, которые богаты инулином и используются человеком в пищу и на корм скоту. Довольно энергично размножаясь клубнями, топинамбур легко дичает и в настоящее время довольно часто встречается в рудеральных местообитаниях по всей территории республики.

Из пищевых растений семейства Астровые стоит отметить также салат латук посевной (*Lactuca sativa*), широко культивируемый в качестве зеленой культуры. Гораздо реже в качестве салатной культуры выращивают несколько видов козелецов (*Scorzonera*). В качестве овощного растения в Западной Европе

широко используют также мясистые съедобные нижние части корзинок артишока (*Cynara scolymus*). Поджаренные измельченные корни цикория (*Cichorium intybus*) употребляются в качестве суррогата кофе. Полынь эстрагон, или тархун (*Artemisia dracunculus*) используется как пряность.

Целый ряд видов астровых используется в научной медицине в качестве ценных лекарственных растений. Препараты ромашки аптечной (*Matricaria chamomilla*) обладают бактерицидным и противовоспалительным действием. Полынь горькая (*Artemisia absinthium*) используется в качестве средства, стимулирующего аппетит. Нераспустившиеся корзинки еще одного вида полыней — полыни цитварной (*Artemisia cina*) используются в качестве глистогонного средства. Листья мать-и-мачехи (*Tussilago farfara*) — хорошее отхаркивающее средство. Сушеница топяная (*Gnaphalium uliginosum*) используется при язвенных болезнях желудка. Классическим желчегонным средством научной медицины считаются соцветия цмина песчаного (*Helichrysum arenarium*). Находят применение в медицине также соцветия арники горной (*Arnica montana*), календулы лекарственной, или ноготков (*Calendula officinalis*), пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare*), трава череды трехраздельной (*Bidens tripartita*), тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium*), корни одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) и др.

Многие виды астровых содержат в вегетативных органах большое количество каучука, в связи с чем имеют ограниченное значение как технические культуры. Наиболее богаты каучуком органы кок-сагыза (*Taraxacum kok-saghyz*) и тау-сагыза (*Scorzonera tau-saghyz*), которые ранее выращивались в южных регионах бывшего Советского Союза, а также гваюлы (*Parthenium argentatum*) — невысокого кустарника родом из Мексики. Ее выращивали в Центральной Америке в промышленных масштабах, особенно в 1930—40-е годы. В 30-е годы кок-сагыз пытались культивировать в промышленных масштабах в южных районах Беларуси. В настоящее время данные растения в промышленных масштабах не культивируются, так как сильно уступают по продуктивности другим видам каучуконосов из семейств тутовых и молочайных, кроме того, они дают каучук низкого качества.

Многие астровые культивируют в качестве очень популярных декоративных растений. О популярности такого растения, как хризантема (виды рода *Chrysanthemum*), говорит уже тот факт,

что она является национальным цветком Японии. Ее изображение можно видеть на гербах и печатях этой страны. В настоящее время известно более 2000 сортов хризантем. Широкой популярностью пользуются также георгины (*Dahlia*), у которых известно более 800 сортов. Очень декоративны крупные корзинки георгин (часто более 20 см в диаметре) с разнообразно окрашенными цветками. Соцветия у георгин чаще всего махровые, они сформировались в результате превращения центральных трубчатых цветков в корзинке в ложноязычковые. Широко культивируются также многолетние астры (виды рода *Aster*), однолетние садовые, или китайские астры (*Callistephus chinensis*), бархатцы (*Tagetes patula*, *T. erecta*), рудбекии (*Rudbeckia hirta*, *R. laciniata*), гайлардия (*Gaillardia aristata*), цинния изящная (*Zinnia elegans*) и др.

Многие представители семейства являются трудноискоренимыми сорняками. Одним из наиболее вредоносных сорняков является бодяк полевой, или розовый (*Cirsium arvense*) — многолетнее растение, активно размножающееся корневыми отпрысками, причем придаточные почки у этого растения могут образоваться из отрезка корня всего 10 см длиной. Еще один корнеотпрысковый сорняк — это осот полевой, или желтый (*Sonchus arvensis*), который также наносит большой вред всем культурам. Растение отличается высокой конкурентной способностью, его корневая система мощная, ветвящаяся, в первый год углубляется в почву до 2 м. На корнях до глубины в 1,7 м способны образовываться придаточные почки, причем при повреждении корней отрезки длиной даже 0,5—0,8 см способны к регенерации.

В последнее время на приусадебных участках Беларуси активно распространилось еще одно однолетнее растение, занесенное из Южной Америки и не уступающее корнеотпрысковым растениям по вредоносности — галинзога мелкоцветковая (*Galinsoga parviflora*). Одно растение галинзоги способно образовать до 20 тыс. семян, причем они способны прорасти в течение всего вегетационного периода. Еще одно вредоносное растение — трехреберник непахучий, или ромашка непахучая (*Tripleurospermum inodorum*) — очень обременительный и вредоносный сорняк зимующего, а нередко и ярового ритма развития, который обладает высокой экологической пластичностью. Нередко трехреберник составляет до 80 % и более от всех сорняков в посевах озимых культур. Одно растение способно дать до 1,65 млн семян. В почве семена сохраняют всхожесть до 6 лет. Массовое засорение полей трехреберником наблюдается при плохой обработке почвы. Трехребер-

ник непахучий является сильным конкурентом культурных растений и при достаточном засорении может снизить урожай до 50 %. Вредное действие трехреберника на озимые усиливается потому, что он близок к культуре по ходу развития, динамике накопления сухой массы и выносу элементов минерального питания.

13 видов растений семейства Астровые занесены на территории Беларуси в республиканскую Красную книгу. Из этих видов три вида находятся на грани исчезновения и известны только из одного местообитания: бодяк серый (*Cirsium canum*), козелец голый (*Scorsonera glabra*), крестовник приручейный (*Senecio rivularis*). Пять видов семейства являются исчезающими: солонечник русский (*Galatella rossica*), крестовник водный (*Senecio aquaticus*), козелец пурпуровый (*Scorzonera purpurea*), бодяки разнолистный (*Cirsium heterophyllum*) и паннонский (*C. pannonicum*).

Астровые — одна из вершин эволюции покрытосеменных. Это семейство, которое завершает эволюционное развитие подкласса Астериды. Такие признаки, характерные для этого семейства, как формирование корзинок, зачастую гетерогамных и имитирующих цветков, специализированных структур паппуса, участвующих в распространении плодов, срастающихся пыльников, наличие выметающих волосков, псевдомонокарпный гинецей, являются высокопродвинутыми.

В отношении происхождения семейства на сегодняшний день существует несколько мнений. Наиболее общепринятой является гипотеза, согласно которой Астровые наиболее близки к Калицевым. Вместе с сестринскими для них семействами Гудениевых и Вахтовых они произошли от предковых примитивных Астерид, от которых возникли также Колокольчиковые и другие близкие им семейства. Эта гипотеза получает подтверждение как с генетической, так и с биохимической точек зрения. Гипотезы происхождения Астровых от *Dipsacaceae* (согласно Бесси) или от *Rubiaceae* (согласно Карлквисту) на сегодняшний день не получают практического подтверждения.

ПОДКЛАСС ЛАМИИДЫ (*LAMIIDAE*)

Включает древесные и травянистые растения. Сосуды в большинстве случаев с простой перфорацией. Пластиды ситовидных элементов S-типа. Узлы чаще однолакунные, реже трехлакунные или многолакунные. Листорасположение обычно супротивное, листья без прилистников или реже с прилистниками. Элементы

околоцветника почти всегда сростные. Микроспорогенез симультанный. Тапетум обычно секреторный. Гинецей ценокарпный, большей частью из двух плодолистиков. Семязачатки унитегмальные и обычно tenuинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или целлюлярный.

Подкласс включает от 5 до 15 порядков, около 55 семейств, более 50 000 видов.

Предковой группой для ламиид, вероятнее всего, являются корниды.

ПОРЯДОК МАРЕНОЦВЕТНЫЕ (*RUBIALES*)

Древесные растения (деревья, кустарники, полукустарники, лианы), однолетние и многолетние травы. Характерны секреторные клетки и каналы. Сосуды обычно с простой перфорацией. Листья супротивные или мутовчатые, редко спиральные, простые, обычно с прилистниками. Устьичные комплексы большей частью парацитные. Цветки обычно собраны в цимозные соцветия, чаще обоеполые, актиноморфные, циклические. Околоцветник двойной, часто 4—5-членный. Чашелистики и лепестки обычно сросшиеся. Гинецей ценокарпный. Плоды различных типов, но чаще коробочки, ягоды или костянки. В корнях и побегах часто содержатся иридоидные соединения и алкалоиды.

Порядок включает четыре семейства. Наиболее крупным является семейство мареновые (*Rubiaceae*). Остальные семейства насчитывают по одному роду и являются моно- или олиготипными.

Семейство Мареновые (*Rubiaceae*)

Семейство Мареновые (*Rubiaceae*) — одно из крупнейших семейств мировой флоры. Мареновые включают от 460 до 650 родов и от 6000 до 13 000 видов. По числу видов семейство занимает 5—6 место (а в тропических странах 2—3 место) среди цветковых растений. Мареновые распространены главным образом в тропических и субтропических регионах. Многие представители встречаются также в умеренных и даже холодных областях. Мареновые часто произрастают во влажных тропических лесах, встречаясь в подлеске и нижних ярусах древостоя, на морских побережьях, на болотах. Многие виды приспособились к жизни в горах, различных сухих местообитаниях: саваннах, степях,

полупустынях и пустынях. Большое количество видов встречается в синантропных растительных сообществах.

Большинство мареновых — древесные растения: деревья, кустарники (часто лиановые) и полукустарники. Реже встречаются эпифиты и травы (преимущественно многолетние). Интересной особенностью некоторых эпифитных родов (Мирмекодия (*Myrmecodia*), Мерменауклея (*Mermenauclea*), Дуройя (*Duroia*) и др.) является их сожительство с муравьями. Стебель или основания листьев у них вздутые и называются формикариями. Они служат местом поселения муравьев, которые эффективно защищают растения от непрошенных посетителей, и, кроме того, часто принимают участие и в распространении плодов. У ряда тропических видов имеется каулифлория. Травянистые представители обычно с четырехгранными стеблями, утолщенными в узлах. Среди мареновых встречается много колючих растений.

Членики сосудов с простой перфорацией. Поровость боковых стенок очередная. Древесинная паренхима апотрахеальная или паратрахеальная, реже отсутствует. Лучи от смешанно-гетерогенных с длинными окончаниями до однорядно-гетерогенных. Часто встречаются различного рода секреторные клетки и вместилища.

Листья простые, цельные, цельнокрайные или редко зубчатые, обычно супротивные, реже мутовчатые или очередные, сидячие и черешчатые, с интерпетиоллярными (расположенными между листьями) или реже интрапетиоллярными (расположенными между черешком и стеблем) прилистниками. Иногда прилистники листовидные. В этом случае они почти неотличимы по форме и размерам от листьев, что создает видимость мутовчатого листорасположения. У многих мареновых прилистники, срастаясь основаниями друг с другом и с черешками, охватывают побег в виде раструба. Жилкование обычно перистое. Устьичные комплексы паразитные. Иногда на листьях развиваются галлы с бактериальными колониями.

Цветки обычно в цимозных соцветиях, иногда головчатых (представители подсемейств *Morindeae*, *Gardenieae*), редко одиночные, большей частью обоеполые, актиноморфные или редко зигоморфные (двугубые), 4—5-членные, циклические, обычно четырехкруговые. Околоцветник двойной. Чашечка большей частью слаборазвита, 4—5-лопастная. Венчик обычно сростнолепестный, 4—5-лопастный (редко 3, 8—10-лопастный), створчатый, черепитчатый или скрученный в бутоне. Трубка венчика часто узкая и может достигать длины 25 см (экзостема (*Exostema*)).

Тычинки в одинаковом числе с лопастями венчика (обычно их 4—5) и чередующиеся с ними, прикрепленные к трубке или к зеву. Пыльники вскрываются продольными щелями или верхушечными порами (аргостемма (*Argostemma*)), интрорзные или экстрорзные. Микроспорогенез симультанный. Тапетум железистый. Оболочка микроспор разнообразная: от трех до многобороздной, 2—4-борозднопоровая или трехпоровая, редко многопоровая или безапертурная. Пыльцевые зерна двух- и трехклеточные. Опыление обычно энтомофильное, у многих видов сильноспециализированное. Кроме яркой окраски цветков, выделения нектара, аромата, для привлечения насекомых служат ярко окрашенные крупные прицветники, оси соцветия и листовидные лопасти чашечки. Некоторые виды посокерии (*Posoqueria*) и фуопсиса (*Phuopsis*) имеют взрывной механизм выбрасывания пыльцы. Так, у посокерии широколистной (*Posoqueria latifolia*) тычиночные нити находятся в состоянии сильного натяжения и очень раздражимы. При контакте с насекомым одна из пяти тычинок, изгибаясь, выбрасывает на него пыльцу. Приспособления к перекрестному опылению у мареновых очень разнообразны. Обычна протерандрия, нередко встречается гетеростилия и самонесовместимость. Крупные длиннотрубчатые цветки манеттии (*Manettia*), бурхелии (*Burchellia*) и некоторых других мареновых опыляются колибри. Реже в опылении цветков участвуют также летучие мыши и ветер.

Гинецей синкарпный (редко паракарпный), пестик обычно из двух, редко большего числа (до 9) плодolistиков, с тонким столбиком с двухлопастным или головчатым рыльцем. В основании столбика часто имеется нектарный диск. Завязь обычно нижняя, редко верхняя (гертнера (*Gaertnera*), пагамеа (*Pagamea*)) или полунижняя, обычно двухгнездная, редко многогнездная или 1-гнездная с париетальной плацентацией (гардения (*Gardenia*)), со многими семязачатками в каждом гнезде (*Cinchonoideae*) или только с одним семязачатком (*Rubioideae*). Семязачатки анатропные или гемитропные, прямые, висячие или горизонтальные, унитегмальные, tenuинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*-типа, редко *Drusa*-типа. Эндосперм чаще нуклеарный.

Формула цветка подмаренника (*Galium*): $*K_{(4)}C_{(4)}A_4G_{(2)}$.

Плод — локулицидная или септицидная коробочка, ягода, костянка или плоды сухие (нераскрывающиеся или дробные), одно- или многосемянные. Дробные плоды-схизокарпии харак-

терны для всех дикорастущих представителей мареновых во флоре Беларуси. При созревании такие плоды распадаются продольно на два более или менее шаровидных мерикарпия, гладких или с прицепками, которые служат для распространения их животными (рис. 72). Сочные плоды мареновых (ягоды и костянки) часто ярко окрашены в белый, красный, синий или черный цвета и охотно поедаются птицами и млекопитающими. Семена обычно с прямым зародышем и эндоспермом, реже эндосперм почти отсутствует.

Представители семейства часто содержат алкалоиды, флавоноиды, иридоиды, а также кумарины, гликозиды, таниды, антоцианины и другие биологически активные вещества.

В пределах семейства выделяют от трех до восьми подсемейств. Двум из них — Цинхоновым (*Cinchoideae*) и Мареновым

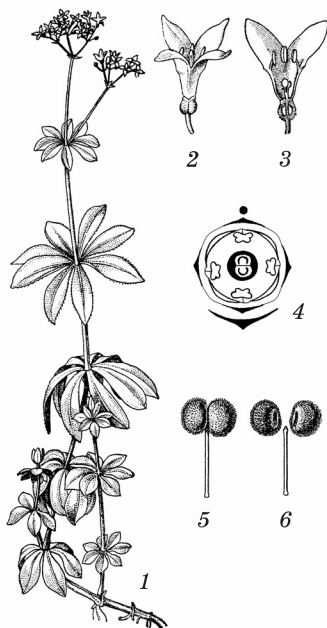


Рис. 72. Семейство Мареновые:
подмаренник душистый (*Galium odoratum*):
1 — внешний вид цветущего побега; 2 — цветок; 3 — продольный срез цветка; 4 — диаграмма цветка; 5 — плод; 6 — плод, распадающийся на два мерикарпия

(*Rubioideae*) — принадлежит большинство видов. Деление на подсемейства во многом основано на составе жизненных форм, наличии или отсутствии рафид оксалата кальция, строении прилистников, плодов, семенной кожуры, морфологии пыльцевых зерен и других признаках. Около половины родов мареновых являются монотипными или олиготипными. Наиболее крупные по числу видов роды Психотрия (*Psychotria*) — около 700 видов, Иксора (*Ixora*), Паетта (*Pavetta*) и Подмаренник, насчитывающие каждый около 400 видов. В состав Мареновых в настоящее время обычно включают семейства, которые ранее рассматривались в качестве самостоятельных — Диалипеталантовые (*Dialypetalanthaceae*), Енрикезиевые (*Henriqueziaceae*), Науклеяные (*Naucleaceae*), Телигоновые (*Theligonaceae*). Согласно молекулярно-генетическим данным, *Rubiaceae* иногда относят к очень близкому мареноцветным порядку Горечавкоцветные (*Gentianales*).

Наиболее известным представителем семейства является кофейное дерево — род *Coffea*, который насчитывает около 40 видов. Семена и листья многих видов кофе содержат пуриновые алкалоиды, из них наиболее важный — кофеин. Кофеин — психостимулятор, он возбуждает сердечную деятельность, расширяет коронарные сосуды, усиливает двигательную активность и диурез. Кофеин — природный инсектицид, который предохраняет растение от насекомых-вредителей. Наиболее известным видом рода является кофе арабийский (*Coffea arabica*), природный ареал которого находится в Северо-Восточной Африке — Эфиопии. Кофе в качестве стимулирующего и освежающего напитка начали использовать в Аравийских странах еще в середине XV в., а по некоторым сведениям — еще в IX в. С XVII в. кофе попал в Европу и вначале использовался только в медицинских целях. В некоторых странах употребление кофе запрещалось властями, что вызвало появление суррогатов из желудей, ячменя, каштана, одуванчика, цикория. В начале XVIII в. культура кофе стала проникать в другие тропические страны. Наибольшие площади насаждений кофейного дерева размещены в настоящее время в Южной Америке. Ведущие страны-производители — Бразилия, Колумбия, Кот-д'Ивуар, Индонезия. Производство кофе является важным источником дохода во многих развивающихся странах. Конголезский кофе (*Coffea congensis*), как следует из названия, дико произрастает в экваториальных лесах и саваннах бассейна р. Конго. Напиток из конголезского кофе уступает по своим качествам напитку из ара-

вийского кофе. Однако этот вид более урожайный, дешевле в производстве и устойчив к болезням. Конголезский кофе наиболее часто используют для производства растворимого кофе. Кофе либерийский (*Coffea liberica*) обычно используют в смеси с другими видами кофе. С аналогичными целями, но реже, используют и другие виды кофейного дерева (*Coffea canephora*, *C. ibo*, *C. excelsa* и др.). После сбора плодов производят очистку семян от мякоти, подвергают ферментации и высушивают. Высушенную кожуру отделяют механическим способом, зерна полируют и сортируют. При поджаривании семян теряется вода, частично карамелизируются сахара и обугливается клетчатка, появляются характерный запах и вкус. Плод кофейного дерева — костянка. Семена из-за некоторого внешнего сходства иногда называют кофе-бобами. Кроме приготовления тонизирующих напитков (в том числе алкогольных), из кофейных зерен получают пластический материал коффецит. Семенные оболочки и пульпу плодов используют как мульчирующий материал и удобрение, а также на корм скоту.

К важным лекарственным растениям относится хинное дерево (*Cinchona*). Родина его — горные леса Перу, Эквадора и Боливии. В качестве лекарственного сырья используется несколько видов: *Cinchona calisaya*, *C. ledgeriana*, *C. officinalis*, *C. robusta*, *C. succirubra*, а также межвидовые гибриды. Действующими веществами являются алкалоиды (более 20), основные из которых — хинин и его стереоизомер хинидин, а также их производные — цинхонидин и цинхонин. С фармакологической точки зрения хинин представляет собой антибиотик. Механизм его биологической активности заключается в избирательном подавлении репликации ДНК и транскрипции РНК. Алкалоиды в основном накапливаются в паренхиме коры стволов, ветвей и корней. Кора хинного дерева является эффективным антипротозойным средством, действующим на все виды малярийных плазмодиев. Индейцы Южной Америки с глубокой древности использовали кору хинного дерева для борьбы с малярией. Их опыт переняли странствующие миссионеры — священники ордена иезуитов. Первое письменное упоминание о целебных свойствах хинной коры встречается в 1633 г. в хронике Святого Августина, а в Европе под названием «кора иезуитов» и «иезуитский порошок» она начала распространяться с 1639 г. Конклав римской церкви, состоявшийся в 1655 г., впервые прошел без случаев смерти его участников от малярии. Однако в странах, где господствовала протестантская церковь, «кору

иезуитов» использовать запрещалось. Оливер Кромвель, отказавшись принять лекарство, умер от малярии в 1658 г. Настойку и отвар коры хинного дерева используют также для лечения некоторых сердечных заболеваний, в акушерской практике, как возбуждающее аппетит и улучшающее пищеварение средство.

Среди лекарственных растений важное место занимает ипекакуана (*Cephaelis ipecacuana*) — небольшой кустарничек, произрастающий во влажных лесах Бразилии. Корень ипекакуаны (рвотный корень) в виде отвара в малых дозах используется как отхаркивающее средство, а в больших — как рвотное. Основное действующее вещество — изохинолиновый алкалоид эмитин. Гидрохлорид эмитина используется также для лечения амёбной дизентерии. Довольно известными лекарственными растениями являются паузинисталия иохимбановая (*Pausinystalia johimbe*) и ункария гамбир, или кашу (*Uncaria gambir*). Гамбир используется для дубления кож и окраски их в желто-коричневый цвет. Среди мареновых довольно много известных красильных растений. Ранее очень широко культивировалась марена красильная (*Rubia tinctoria*), корень которой содержит природные красители ализарин, рубиадин, пурпурин и другие, дающие в зависимости от протравы красную, розовую и синюю краски (крапп). Окраска ими ковров, тканей и живописи является очень стойкой и сохраняется многие годы. Экстракт корневища и корней марены обладает литолитическим действием (способствует растворению и выведению из организма фосфатов и уреатов). В качестве красильных растений используются также ольденландия зонтичная (*Oldenlandia umbellata*), моринда лимонолистная (*Morinda citrifolia*) и некоторые другие виды.

Встречаются среди Мареновых и пищевые растения. Плоды генипы американской (*Genipa americana*), вангерии съедобной (*Vangueria edulis*), кантиума копьецветного (*Canthium lanciflorum*) используются в пищу. В Китае и Японии для ароматизации чая и в парфюмерии используют цветки гардении.

Среди Мареновых много декоративных растений. В оранжереях и комнатном цветоводстве популярными являются гардения жасминовидная (*Gardenia jasminoides*), иксора яванская (*Ixora javanica*), пентас ланцетный (*Pentas lanceolata*), виды родов Копросма (*Coprosma*) и Манеттия (*Manettia*). В открытом грунте культивируются ясменник лазурный (*Asperula azurea*), подмаренник душистый (*Galium odoratum*), митчелла ползучая (*Mitchella repens*), фуопсис длинностолбиковый (*Phujopsis stylosa*) и другие.

В Беларуси (с учетом заносных и культивируемых) произрастает 4—5 родов и около 30 видов мареновых. Наиболее крупный в республике род — Подмаренник, насчитывает более 20 видов однолетних и многолетних травянистых растений. Среди подмаренников много ценных медоносов (подмаренник мягкий (*Galium mollugo*), подмаренник настоящий (*G. verum*) и др.). Подмаренник душистый содержит кумарин, иридоидные гликозиды, флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты, дубильные вещества и служит для ароматизации вин, чая, табака. Используется как средство от моли, является лекарственным растением. Надземная часть используется в составе сборов ароматического и грудного чая. Некоторые однолетние виды подмаренников (подмаренник цепкий (*Galium aparine*), подмаренник ложный (*G. spurium*) и другие) являются сорняками. В Красную книгу Беларуси включены подмаренник трехцветный (*Galium triflorum*) и подмаренник красильный (*G. tinctorium*). В списке профилактической охраны находится подмаренник трехраздельный (*Galium trifidum*). Другие роды (Круциата (*Cruciata*), Ясменник (*Asperula*), Жерардия (*Sherardia*)) представлены во флоре республики единичными видами.

ПОРЯДОК ПАСЛЕНОЦВЕТНЫЕ (*SOLANALES*)

Травы, кустарники или деревья с очередными простыми или иногда сложными листьями без прилистников. Характерно наличие интраксиллярной флоэмы. Цветки обычно в цимозных соцветиях, обоеполые, актиноморфные или реже зигоморфные. Чашечка сростнолистная, обычно пятилопастная, остающаяся при плодах. Венчик сростнолепестный, обычно пятилопастный. Тычинок обычно пять, чередующихся с лопастями венчика и приросших к его трубке. Гинецей ценокарпный, обычно из двух плодolistиков, завязь верхняя, чаще двухгнездная. Плоды разного типа, чаще всего ягоды или коробочки. Характерны алкалоиды.

В порядок входят четыре семейства, из которых центральным и наиболее крупным является семейство Пасленовые (*Solanaceae*). Остальные семейства (Склерофилоковые (*Sclerophylacaceae*), Дукеедндровые (*Duckeodendraceae*), Гетцеевые (*Goetzeaceae*)) насчитывают от 1 до 12 видов и некоторыми учеными иногда рассматриваются в составе пасленовых.

Порядок *Solanales* происходит, вероятно, от горечавкоцветных (*Gentianales*), с которыми пасленоцветные сходны по строению цветка, анатомии семян и наличию интраксиллярной флоэмы.

Семейство Пасленовые (*Solanaceae*)

Семейство пасленовые насчитывает около 100 родов и 2300—2900 видов, распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях, главным образом в Центральной и Южной Америке.

Однолетние и многолетние часто колючие травянистые, реже древесные растения: кустарники, небольшие деревья и лианы (некоторые паслены (*Solanum*), брунфельсии (*Brunfelsia*), соландры (*Solandra*), цеструмы (*Cestrum*) и др.).

Характерно наличие интраксиллярной флоэмы и биколлатеральных проводящих пучков. Древесинная паренхима преимущественно апотрахеальная, реже паратрахеальная. Лучи от гетероцеллюлярных до гомоцеллюлярных. Сосуды с простой перфорацией. Пластиды ситовидных элементов флоэмы S-типа.

Листья простые, цельные или расчлененные, без прилистников. Листорасположение спиральное или супротивное (вследствие срастания пазушных побегов с главной осью и кроющим листом). При этом в нижней части побега листья обычно расположены спирально, а в верхней — супротивно. Листья черешчатые или реже сидячие. Жилкование перистое. Узлы однолакунные. Устьичные комплексы большей частью аномоцитные, реже анизоцитные и диацитные. Листья и другие части растений часто опушены простыми или железистыми трихомами, содержимое которых обуславливает у некоторых представителей их специфический запах (например, у томата).

Цветки в большинстве случаев обоеполые, циклические, четырехкруговые, актиноморфные либо более или менее зигоморфные (как у представителей подсемейства Цестровые (*Cestroideae*)). Зигоморфные цветки, как правило, двугубые (схизантус (*Schizanthus*)). Цветки обычно собраны в пазушные цимозные соцветия, реже цветки одиночные и пазушные. Околоцветник двойной. Чашечка сростнолистная, обычно пятилопастная или пятираздельная (иногда 4—6-лопастная), остающаяся и при плодах часто увеличивающаяся, как, например, у никандры физалисовидной (*Nicandra physaloides*), физалиса обыкновенного (*Physalis alkekengi*). Венчик сростнолепестный, 5-лопастный (реже 4—6-лопастный), от колесовидного до трубчатого, обычно складчатый, иногда завернутый, редко створчатый.

Тычинок обычно пять, чередующихся с лопастями венчика и приросших к его трубке. У некоторых родов имеются только че-

тыре (сальпиглоссис (*Salpiglossis*)) или даже две фертильные тычинки (*Schizanthus*), а остальные превращены в стаминодии. Пыльники вскрываются апикальными порами или продольными щелями, интрорзные или реже экстрорзные (антоцерцис (*Anthocercis*)). Микроспорогенез симультанный. Тапетум железистый. Оболочка пыльцы (2)3—5(6)-бороздная, борозднопоровая или иногда безапертурная. Пыльцевые зерна 2-клеточные или иногда 3-клеточные. Опыление энтомофильное. Цветки часто с приятным запахом (табак (*Nicotiana*)). Реже у тропических представителей встречается опыление летучими мышами. В этом случае запах у цветков неприятный (*Anthocercis*, трианеа (*Trianaea*)).

Гинецей синкарпный, обычно из двух, иногда пяти, редко трех плодолистиков, обычно с терминальным или иногда (голана (*Nolana*)) гинобазическим столбиком с 2-лопастным рыльцем. Завязь верхняя, обычно двухгнездная, реже ложнотрех- или пятигнездная (вследствие развития ложных перегородок или фасциации, как у томата), редко одногнездная. Плодолистики косостоящие к медианной плоскости цветка, благодаря чему цветки редко бывают действительно актиноморфными. Обычно развит нектарный диск. Семязачатки обычно многочисленные (или их немного, как у *Cestrum*), расположенные на разросшихся плацентах, анатропные, гемитропные или амфитропные, унитегмальные, тенуинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*- или *Allium*-типа. Эндосперм обычно целлюлярный, реже нуклеарный или гелобильный. Эндоспермальные гаустории отсутствуют (рис. 73).

Формула цветка (*Solanum*): $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Плод — ягода или септицидная коробочка, редко плод костянковидный. У подсемейства Нолановые (*Nolanoideae*) плод — дробный схизокарпий, распадающийся на 1—8-семянные мерикарпии. Семена часто опушенные с прямым или чаще согнутым зародышем и обильным эндоспермом.

Характерны алкалоиды тропановой, никотиновой и стероидной групп. У некоторых видов найдены сапонины, кумарины и флавоноиды.

В семействе выделяют 2—6 подсемейств. Диагностическими признаками при делении на подсемейства являются тип симметрии цветка, тип плода, способ прикрепления тычинок к трубке венчика, строение андроцея, рыльца пестика и семян.

Пасленовые — исключительно важное в практическом отношении семейство. Сюда входят многие виды, имеющие важнейшее пищевое, техническое и лекарственное значение.



Рис. 73. Семейство Пасленовые:
 паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*):
 1 — фрагмент соцветия; 2 — диаграмма цветка; 3 — фрагмент побега с цветками; 4 — фрагмент побега с плодами

В Беларуси произрастает лишь единственный аборигенный представитель семейства — паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara*), который нередко встречается по берегам рек и водоемов, в заболоченных лесах. Паслен сладко-горький является полукустарником, верхняя, неодревесневающая часть которого ежегодно отмирает. Остальные пасленовые в республике известны лишь в качестве культивируемых или сорных растений. Некоторые синантропные виды натурализовались уже давно и иногда производят впечатление дикорастущих, встречаясь все же чаще по антропогенно нарушенным местообитаниям и преимущественно в южной части Беларуси. К таким видам относятся паслен черный (*Solanum nigrum*), белена черная (*Hyoscyamus niger*), дурман обыкновенный, или вонокчий (*Datura stramonides*). С учетом широко культивируемых и заносных видов в Беларуси произрастает около 20—25 видов из более чем 10 родов.

Наиболее крупный род семейства — Паслен, насчитывает, по разным оценкам, от 1200 до 1700 видов, широко распространен-

ных преимущественно в тропических и субтропических регионах (особенно в Америке). К этому роду относятся однолетние и многолетние травянистые растения (часто колючие), кустарники, лианы и небольшие деревья. Плод у всех представителей рода — двухгнездная ягода. Многие паслены имеют важное практическое значение. Особое значение в сельском хозяйстве во многих странах имеет картофель (*Solanum tuberosum*). В мировом производстве продукции растениеводства картофель занимает одно из первых мест наряду с рисом, пшеницей и кукурузой. Основные посадки этой культуры размещены в условиях умеренного пояса. Родина картофеля — горные западные районы Южной Америки (Чили). В Европу картофель впервые попал в 1565 году. В Россию он был завезен Петром I из Голландии в XVII в., однако многочисленные случаи отравления ядовитыми ягодами привели к длительному неприятию новой культуры. Более широко картофель стал выращиваться лишь во второй половине XVIII в. В Беларуси картофель стал культивироваться также во второй половине XVIII в., а с середины XIX в. он стал одной из важнейших сельскохозяйственных культур. Примечательно, что Беларусь занимает первое место в мире по производству картофеля и по уровню его потребления на душу населения. Клубни картофеля содержат большое количество крахмала, а также белки с некоторыми важными для человека аминокислотами. Помимо непосредственного использования в пищу, картофель используется в спиртовом производстве, для получения крахмала, декстрина, а также на корм скоту. В культуре и в селекции широко используются и другие дикорастущие виды картофеля (*Solanum andigenum*, *S. curtilobum*, *S. phureja* и др.).

Баклажан (*Solanum melongena*) — третья по значимости (после томатов и перца) овощная культура из семейства Пасленовые. Плоды баклажана употребляют в пищу в вареном, тушеном, жареном, запеченном виде, консервируют и используют в пряных смесях. Родина баклажана — Индия и Мьянма. Примерно в XIII в. он был завезен арабами в Испанию. Баклажан — многолетнее травянистое растение, в культуре выращивается как однолетник.

В пищу (в сыром или вареном виде) в небольшом количестве могут употребляться зрелые плоды паслена черного и некоторых других морфологически сходных с ним видов. Они обладают также антисептическим, диуретическим и слабительным действием.

К роду *Solanum* относится еще ряд менее распространенных овощных растений, например африканский баклажан (*Solanum macrocarpon*), люло, или наранхилла (*S. quitoense*). Среди пасленов известно много синантропных видов, некоторые из которых являются опасными карантинными сорняками (*Solanum rostratum*, *S. carolinense*, *S. triflorum* и др.).

К роду Табак относится около 70 видов. Табак виргинский, или обыкновенный (*Nicotiana tabacum*) широко используют в качестве жевательного, нюхательного и курительного (трубочного и сигаретного) табака. Центр происхождения табака — предгорные районы Боливии и Перу. Табак одним из первых растений еще в конце XV в. был завезен в Европу из Америки и быстро распространился по всему миру, но преимущественно в тропических и субтропических странах. Районы умеренной зоны, находящиеся севернее июльско-августовской изотермы +20 °С, считаются непригодными для возделывания табака, так как доброкачественное курительное сырье в этом случае (в период технической зрелости листьев) не получается. При различных способах сушки сортов разных экотипов окраска сухих листьев становится светло-желтого (используется для производства «легких» ароматических сигарет) или темного цвета (используется для изготовления сигар и «крепких» сигарет). Темный табак после сушки дополнительно подвергают процессу ферментации. Махорка (*Nicotiana rustica*) разводится в более северных, чем предыдущий вид, районах. Дает махорку, нюхательный табак. Ранее этот вид использовался для производства лимонной и никотиновой кислоты, инсектицидов. Алкалоиды (главным образом никотин), имеющиеся в табаке и махорке, ядовиты и действуют на центральную и особенно периферическую нервную систему, активируя ее в малых и угнетая в больших дозах. Вред от курения связан однако не только с никотином, но и другими компонентами табачной смеси, в основном с продуктами их пиролиза, в том числе с полиароматическими углеводородами, обладающими канцерогенными свойствами. С курительными целями выращивают и другие виды табаков (*Nicotiana glauca*, *N. paniculata*, *N. doniana* и др.). Некоторые виды (*Nicotiana alata*, *N. sylvestris*) разводят как декоративные растения.

К семейству Пасленовые относятся важнейшие овощные растения, широко распространенные в тропиках, субтропиках и умеренных широтах.

К роду Физалис (*Physalis*) относятся 75—100 видов, распространенных преимущественно в тропиках Южной Америки. В культуре известно более 20 видов рода. Наиболее популярным овощным растением является физалис овощной (*Physalis peruviana*). Плоды (ягоды) этого и других видов (*Physalis pubescens*, *P. philadelphica* и др.) употребляют в пищу в сыром виде, используют для приготовления овощной икры, соусов, киселей, компотов, варенья, консервируют.

Томат (*Lycopersicon esculentum*) — наиболее распространенное в мире овощное растение. Немного найдется других культур, используемых в пищу так разнообразно. Томаты едят сырыми, жареными, вареными, в виде соусов, отдельно и вместе с другими блюдами. Плоды (ягоды) широко используются для консервирования: из них готовят пасты, соки, соусы, порошки. Семена, содержащие более 20 % масла, используют в качестве приправы для салатов, а также для производства маргарина и мыла. Хотя томаты сравнительно небогаты питательными веществами и витаминами, но при существующем потреблении в больших количествах во многих странах они являются важным источником этих соединений. Вероятной родиной томата являются горные районы Перу и Эквадора. Отсюда дикий предшественник томата как сорняк проник в другие тропические районы Южной и Латинской Америки. В Европу томаты были завезены Эрнаном Кортесом в 1523 г., вскоре после завоевания Мексики. Плоды нового овощного растения во многих европейских странах стали употреблять в пищу не сразу. Это отчасти было связано с тем, что многие известные европейцам и родственные помидору пасленовые являются ядовитыми растениями. В XVI—XVII вв. в Европе томат выращивали в основном в ботанических садах и аптекарских огородах как лекарственное и декоративное растение. Сперва в Европе выращивались мелкоплодные разновидности с ребристыми плодами. Другое более известное бытовое название томата — помидор — имеет итальянские корни и означает «золотое яблоко» (pomo d'oro). Это объясняется тем, что первые томаты в Европе были желтоплодные. Первые упоминания о появлении томата в России относятся ко второй половине XVIII в. Сперва томаты разводили в Крыму, откуда они стали распространяться и в другие регионы. В Беларуси помидоры стали выращивать с 30-х г. XIX в. Томат чаще всего возделывают как однолетнее растение, однако имеются также двулетние и многолетние его формы. Селекции и генетике томатов посвящено большое количество исследований. Одна из

первых хромосомных карт растений была составлена именно для томата.

Перец (*Capsicum*) — также важная овощная культура, очень распространенная в большинстве тропических и субтропических стран. Перец используют в пищу в сыром виде (сладкие салатные сорта), а также консервируют. Острый, или кайенский, перец является популярной приправой к различным блюдам, его также используют при консервировании. У сладкого перца (его иногда называют паприкой), в отличие от острых видов, мякоть мясистая за счет разрастающихся сочных плацент плода. Плод у представителей рода — ягода. Первичный ареал культуры овощного перца — Мексика и Гватемала. К XV в. он был уже хорошо известен в странах Центральной и Южной Америки. Тогда же перец попал и в Европу. Систематика этого рода сложна. В его пределах описано около 100 видов, однако некоторые ученые считают род монотипным. Большинство исследователей в настоящее время выделяют внутри рода несколько культурных и большое количество диких видов. Наибольшее экономическое значение имеют стручковый, красный перец, или чили (*Capsicum annum*), перец кустарниковый (*C. frutescens*), перец опушенный (*C. pubescens*), перец повислый (*C. pendulum*) и другие. Жгучий вкус перцев обусловлен наличием в них алкалоида капсаицина, который накапливается преимущественно в плаценте плодов. По содержанию витаминов А и С плоды некоторых перцев занимают одно из первых мест среди овощных растений. Настойку из плодов острых перцев применяют для возбуждения аппетита и улучшения пищеварения. В качестве местнораздражающего и согревающего средства в медицине применяют перцовый пластырь. Не следует путать овощной перец с представителями рода Перец (*Piper*) из семейства Перечные (*Piperaceae*). Плоды, пожалуй, наиболее известного вида черный перец (*Piper nigrum*) широко используются в качестве пряности в кулинарии.

Цифомандра, или томатное дерево (*Cyphomandra betaceae*) — южноамериканское дерево или кустарник — происходит из Перу. Культивируют в некоторых тропических странах, преимущественно в горах. В пищу в сыром, вареном и консервированном виде используют кисло-сладкие на вкус плоды, похожие по размеру и форме на куриное яйцо, желтого, красного или фиолетового цветов.

К пасленовым относятся важнейшие лекарственные растения. Одно из наиболее известных — небольшой евроазиатский род Атропа (*Atropa*), включающий четыре вида. Важнейшее лекар-

ственное растение, принадлежащее к этому роду, — белладонна, или красавка (*Atropa belladonna*). Все части красавки содержат большое количество тропановых алкалоидов (главнейшие из которых — гиосциамин и атропин), которые используются в качестве обезболивающего и противоастматического средств, при язвенных болезнях, для стимуляции сердечной деятельности при лечении инфаркта миокарда. Препараты белладонны используют в офтальмологии (в качестве средства, расширяющего зрачок глаза). Растение сильно ядовито.

В роде Белена (*Hyoscyamus*) около 20 видов, произрастающих в Европе, Африке, Западной и Средней Азии. Наибольшее значение имеет белена черная (*Hyoscyamus niger*) — однолетнее или двулетнее растение с довольно крупными грязно-желтыми венчиками с темно-фиолетовыми жилками и зевом. Плод — коробочка, вскрывающаяся верхушечной крышечкой, что является несколько необычным для этого типа плода. Такую разновидность коробочки иногда называют кузовок или крышечка. Белена также содержит алкалоиды (преимущественно гиосциамин), действующие в малых дозах как успокаивающее, а в больших — как возбуждающее средство, вызывая временное буйное помешательство (отсюда выражение «белены объелся»). Белена — лекарственное и сильно ядовитое растение. В лекарственных целях используется в качестве противоастматического средства, при невралгиях и в гомеопатии. Листья могут быть использованы для окраски шерсти в оливковый цвет. В Беларуси и во многих других странах является сорняком.

К роду Дурман (*Datura*) относится около 10 видов многолетних и однолетних травянистых растений, дико произрастающих преимущественно в тропиках Америки. Наиболее известен дурман обыкновенный — однолетнее сорное растение. Цветки у дурмана с крупным трубчатым венчиком (до 20 см и более), опыляются ночными бабочками. Плод — колючая коробочка. В результате развития двух ложных перегородок, разделяющих каждую из двух плацент первоначально двухгнездной завязи, завязь становится ложночетырегнездной. Листья и семена дурмана содержат большое количество алкалоидов (гиосциамин, скополамин, атропин и др.) и обладают лекарственными и наркотическими свойствами. С лекарственными целями алкалоиды дурмана используются как противоастматическое, спазмолитическое и успокаивающее средство. Скополамин часто входит в состав таблеток, используемых при морской болезни. Сходными свойствами обладают и некоторые другие виды этого рода.

Известным лекарственным растением является витания снотворная (*Withania somnifera*). Листья и корни растения используются в качестве тонизирующего, диуретического, рвотного, вяжущего и адаптогенного средства. Плоды витании обладают высокой протеолитической активностью и ранее применялись в производстве сыра.

Из других лекарственных пасленовых можно также отметить дюбуасию наркотическую (*Duboisia myoporoides*) и дюбуасию лейхгарда (*D. leichhardtii*), дерезу китайскую (*Lycium chinense*), паслен индийский (*Solanum indicum*), фабиану чешуйчатую (*Fabiana imbricata*), скополию карниольскую (*Scopolia carniolica*) и некоторые другие. Особые магические свойства в средние века приписывались представителям небольшого (около пяти видов) рода Мандрагора (*Mandragora*). Мясистые корни мандрагоры при ветвлении часто несколько напоминают фигуру человека, что позволяло средневековым ученым допустить особые свойства этого растения. В настоящее время используется в ограниченных масштабах и преимущественно в народной медицине. Плоды некоторых видов мандрагоры (например, *Mandragora turcomanica*) съедобны.

Известным кормовым (силосным), лекарственным, медоносным, декоративным и сорным растением является никандра физалисовидная, дико обитающая в Перу и Боливии. Этот вид изредка выращивается и встречается как сорное растение и в Беларуси.

Среди пасленовых довольно много декоративных растений, которые в условиях Беларуси в открытом грунте культивируются преимущественно как однолетники. Наиболее популярным растением является петуния (*Petunia hybrida*). Реже выращиваются физалис обыкновенный (*Physalis alkekengi*), сальпиглоссис выемчатый (*Salpiglossis sinuata*), схизантус перистый (*Schizanthus pinnatus*), нирембергия голубая (*Nierembergia caerulea*), никандра, представители родов Табак, Дурман, Броваллия (*Browallia*) и некоторых других. Как многолетние растения в Беларуси культивируются, а иногда дичают вблизи мест выращивания скополия карниольская и лиций, или дереза берберов (*Lycium barbatum*). В комнатном цветоводстве, а также в оранжереях выращиваются различные виды родов Паслен (чаще других паслен перцевидный — *Solanum capsicastrum*), Бругмансия (*Brugmansia*), Цеструм, Брунфельсия, Соландра и другие.

ПОРЯДОК БУРАЧНИКОЦВЕТНЫЕ (BORAGINALES)

Травянистые растения, кустарники или реже деревья, редко лианы. Листья очередные или реже супротивные, обычно цельные, без прилистников. Листья и стебли покрыты жесткими одноклеточными волосками, в которых часто имеются базальные цистолиты. Устьичные комплексы обычно аномоцитные. Узлы однолакунные. Сосуды с простой перфорацией. Цветки актиноморфные, большей частью обополые, в цимозных соцветиях, реже одиночные. Околоцветник и андроцей обычно пятичленные. Чашелистики более или менее сросшиеся. Венчик сростнолепестный. Тычинки чередующиеся с лопастями венчика, тычиночные нити прирастают к трубке венчика, редко свободные. Гинецей синкарпный, из двух или редко более сросшихся плодолистиков. Столбик гинобазический или верхушечный. Завязь верхняя или редко полунижняя. Плоды различных типов (костянка, ценобий, коробочка и др.). Семена с прямым или почти прямым зародышем, с обильным или скудным эндоспермом или часто без эндосперма.

Порядок включает от пяти до семи семейств и около 3000 видов. Наиболее крупными семействами порядка являются Водолитниковые (*Hydrophyllaceae*) и Бурачниковые (*Boraginaceae*). Остальные семейства значительно более мелкие и являются олиготипными (насчитывают небольшое количество видов).

Порядок Бурачничкоцветные (*Boraginales*) тесно связан с пасленоцветными (около 300 видов) и имеет общее с ними происхождение.

Семейство Бурачниковые (*Boraginaceae*)

Обширное семейство *Boraginaceae* насчитывает 100—130 родов и около 2500 видов, широко распространенных по земному шару, но главным образом в северной субтропической и умеренной зонах, особенно в Средиземноморье, в Западной и Средней Азии и в тихоокеанской Северной Америке.

Бурачниковые — это однолетние и многолетние травянистые растения, реже кустарники и деревья, редко лианы (кордия (*Cordia*), турнефортия (*Tournefortia*) и др.). Произрастают как в избыточно увлажненных, так и в мезофитных и засушливых местообитаниях. Многие представители семейства — распространенные синантропные растения.

Листья и стебли у бурачниковых почти всегда покрыты жесткими щетинистыми волосками, расположенными на бугорках — многоклеточных выростах эпидермиса. В основании волосков имеются цистолиты. Встречаются также звездчатые и железистые трихомы, например у медуницы (*Pulmonaria*) (рис. 74). Поровость боковых стенок члеников сосудов очередная. Древесинная паренхима различных типов, но преимущественно апотрахеальная. Лучи смешанно-гетерогенные с короткими окончаниями или реже многорядно-гомогенные. Волокнистые элементы с простыми или мелкими окаймленными порами.

Листья простые, сидячие или черешчатые, обычно очередные (иногда верхние или все листья супротивные), цельные, без прилистников с перистым жилкованием. Устьичные комплексы обычно аномоцитные. В мезофилле листа часто содержатся кристаллы оксалата кальция в виде рафид и друз. Узлы однолакунные.

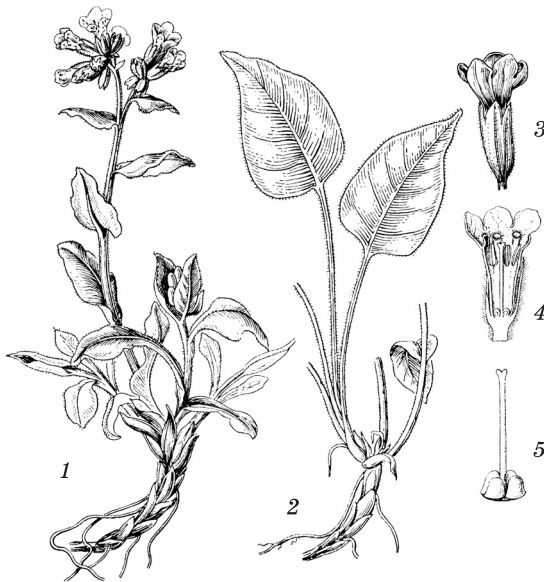


Рис. 74. Семейство Бурачниковые:
 медуница неясная (*Pulmonaria obscura*):
 1 — общий вид цветущего растения; 2 — фрагмент
 облиственного побега; 3 — цветок; 4 — продольный
 срез цветка; 5 — завязь со столбиком

Общим для большинства бурачниковых является особый тип соцветия. Цветки редко одиночные. Обычно они собраны в сложные цимозные брактеозные соцветия, представляющие собой двойной, реже простой завиток, до цветения улиткообразно свернутый. Позже, во время цветения и плодоношения ось соцветия разворачивается и значительно удлиняется. Цветки обычно обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные, как, например, у алканы (*Alcanna*) или синяка (*Echium*), обычно пятичленные, циклические, четырехугольные. Околоцветник двойной. Чашелистиков пять (редко 5—8), сросшихся у основания или реже свободных. Чашечка обычно остающаяся при плодах и иногда разрастающаяся, как, например, у остицы лежачей (*Asperugo procumbens*). Венчик сrostнолепестный, пятилопастный, черепитчатый или скрученный. Трубка венчика в зеве часто с более или менее развитыми чешуйками или волосками, которые защищают пыльцу от насекомых и намокания. У многих бурачниковых (*Pulmonaria*, окопник (*Symphytum*) и др.) венчики цветков с возрастом изменяют окраску с красноватой до синей, что коррелирует с содержанием в них пыльцы и нектара и, как полагают, является визуальным сигналом для насекомых-опылителей.

Тычинок пять, прикрепленных к трубке венчика и чередующихся с его лопастями. Стаминодии отсутствуют. Пыльники тетраспорангиатные, вскрывающиеся продольной щелью, интрорзные. Микроспорогенез симультанный. Тапетум секреторный. Пыльца трехборозднопоровая, многоборозднопоровая, многобороздная с чередующимися бороздами или трехпоровая. Пыльцевые зерна 2—3-клеточные. Для большинства бурачниковых характерна энтомофилия. Опылителями обычно являются различные перепончатокрылые. У некоторых представителей отмечена орнитофилия (*Cordia*), автогамия и клейстогамия (липучка (*Lappula*)).

Гинецей синкарпный, из двух, редко большего (4—5) числа у рода Тригонотис (*Trigonotis*) сросшихся плодолистиков, у некоторых представителей расположен косо к медианной плоскости цветка. Столбик у более примитивных подсемейств верхушечный но у наиболее обширного и эволюционно продвинутого подсемейства *Boraginoideae* он гинобазический, т. е. отходит от основания завязи и расположен между ее лопастями. Для многих представителей характерна гетеростилия. Кольцевой нектарный диск имеется или отсутствует. Завязь верхняя, у подавляющего большинства представителей вначале двухгнездная, но при созревании

обычно разделена ложной перегородкой на четыре камеры (гнезда), каждая из которых с одним семязачатком (как у многих представителей семейства Губоцветных — *Lamiaceae*). Семязачатки анатропные или реже гемитропные, прямостоячие, обращенные или почти горизонтальные, унитегмальные, тенуинуцеллятные. Женский гаметофит *Polygonum*- или реже *Allium*-типа. Эндосперм нуклеарный, гелобиальный или целлюлярный.

Формула цветка (*Borago*): $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Плод у более примитивных бурачниковых — костянка с 1—4-семенной косточкой (*Cordia*, ротула (*Rotula*), эретия (*Ehretia*) и др.). У большинства же представителей плод — ценобий, распадающийся на четыре или редко две (восковник (*Cerinth*)) нераскрывающиеся ореховидные части (эремы). Эремы у некоторых родов (Чернокорень (*Cynoglossum*), *Lappula* и др.) снабжены многочисленными крючковидными шипиками и распространяются эпизоохорно. Редко плод — коробочка (род Вельштедия (*Wellstedtia*)). По способу диссеминации, кроме эпизоохории, встречается анемохория, мирмекохория (*Pulmonaria*), гидрохория (некоторые незабудки (*Myosotis*)). Многие бурачниковые являются баллистами. Семена с прямым или почти прямым, хорошо развитым зародышем, обычно без эндосперма или реже со скудным эндоспермом. Для многих представителей семейства характерно наличие алкалоидов.

В пределах семейства выделяют от двух до пяти подсемейств. Наиболее многочисленное подсемейство *Boraginoideae* приурочено главным образом к субтропическим (странам Средиземноморья и Ирано-Туранской области) и умеренным широтам. Представители подсемейства — в основном травянистые растения с гинобазическим столбиком, обычно четырехгнездной завязью и плодом ценобием. Иногда из бурачниковых выделяют в качестве самостоятельных семейства Кордиевые (*Cordiaceae*), Эретиевые (*Ehretiaceae*), Вельштедиевые (*Wellstediaceae*) и Гелиотропиевые (*Heliotropiaceae*). Однако, по мнению А. Л. Тахтаджяна, все они тесно связаны между собой и с подсемейством *Boraginoideae*, поэтому подобное дробление вряд ли можно считать целесообразным.

В Беларуси около 20 родов и более 40 видов, многие из которых являются заносными, культивируемыми и дичающими. Наиболее распространены в республике представители рода Незабудка. Для этого рода характерна короткая трубка венчика и колесовидный отгиб. Незабудки — преимущественно мезофильные травянистые растения, произрастающие в лесах, на лугах, боло-

тах, а также в степях и высокогорьях. Род насчитывает более 80 видов, очень широко распространенных в Евразии, Южной Африке, Австралии. Очень декоративны цветущие в конце весны и иногда дичающие незабудки альпийская (*Myosotis alpestris*) и лесная (*M. sylvatica*) с голубыми, реже белыми или розовыми цветками.

Охраняемыми в Беларуси растениями являются воробейник лекарственный (*Lithospermum officinale*) и медуница мягонькая (*Pulmonaria mollis*). Еще один вид — медуница узколистная (*Pulmonaria angustifolia*) — включен в список профилактической охраны.

Практическое значение бурачниковых в целом не очень велико. В пищу используются молодые листья бурачника, или огуречной травы (*Borago*) (рис. 75), медуницы и синяка, или румянки (*Echium*). Применяются они обычно для приготовления салатов и

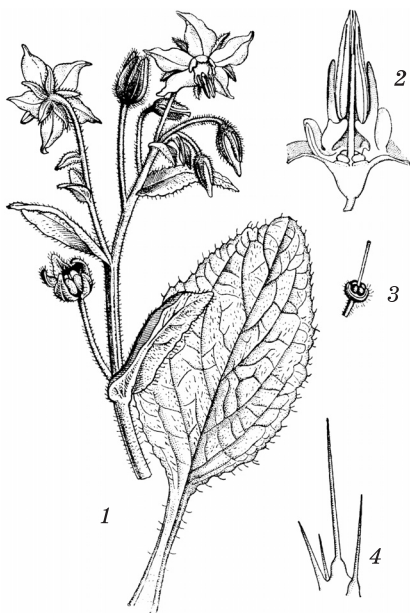


Рис. 75. Семейство Бурачниковые:
бурачник лекарственный,
или огуречная трава (*Borago officinalis*):
1 — общий вид; 2 — продольный срез цветка;
3 — завязь со столбиком; 4 — крючковые трихомы

супов. Листья и побеги бурачника, кроме того, заваривают вместо чая, из них делают сироп и эссенцию. Плоды кордии, или себестена (*Cordia obliqua*) используют в пищу в свежем и соленом виде, а также для приготовления ликеров.

Лекарственными свойствами обладают виды медуницы, бурачника, ономы (*Onosma*), какцинии (*Caccinia*) и некоторых других. Используются они в качестве успокаивающего, жаропонижающего, потогонного, отхаркивающего, противовоспалительного, общеукрепляющего и ранозаживляющего средства. Популярным средством от ушибов, отложения солей, кожно-воспалительных заболеваний является окопник лекарственный (*Symphytum officinale*) (рис. 76).

Известны бурачниковые как красильные растения. Листья бурачника окрашивают ткани в синий цвет, из цветков синяка добывают красную, синюю и фиолетовую краски, из корневищ окопни-

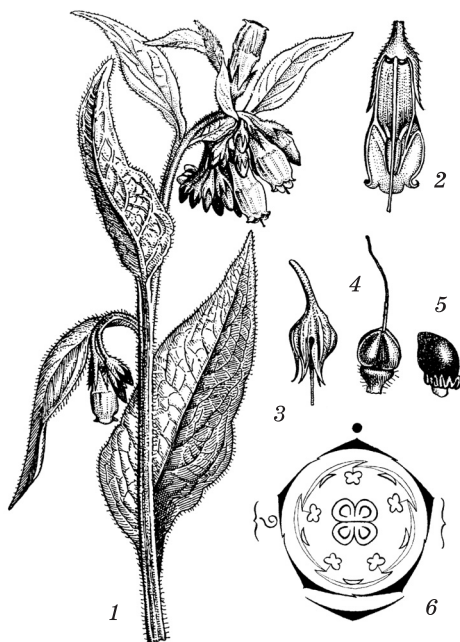


Рис. 76. Семейство Бурачниковые:
 окопник лекарственный (*Symphytum officinale*):
 1 — общий вид; 2 — продольный срез цветка;
 3 — чашечка; 4 — завязь со столбиком;
 5 — эрем; 6 — диаграмма цветка

ка и воробейника — красную. К наиболее известным красильным растениям относятся представители рода Алкана и прежде всего алкана красильная (*Alcanna tinctoria*). Корневища растений этого вида содержат красящее вещество алканин. Получаемый красный краситель используется в пищевой промышленности (для масел и жиров, кондитерских изделий), в микротехнике и медицине, а также для окрашивания шерсти, шелка и хлопка. Чернокорень лекарственный (*Cynoglossum officinale*) иногда используется как средство, отпугивающее грызунов. В хозяйственной деятельности используется древесина некоторых тропических родов бурачниковых, например корди.

Среди бурачниковых много очень ценных медоносных растений. С этой целью часто специально культивируются представители родов Синяк, Окопник, Медуница.

В качестве однолетних и многолетних декоративных растений в открытом грунте часто выращиваются бруннеры (*Brunnera*), медуницы, незабудки. Перспективными являются и другие, пока редко культивируемые представители родов Анхуза (*Anchusa*), Арнебия (*Arnebia*), Пупочник (*Omphalodes*), Восковник (*Cerithe*), Гелиотроп (*Heliotropium*), Мольтия (*Moltkia*), Мертензия (*Mertensia*) и некоторых других.

Среди бурачниковых много сорных растений. Это преимущественно однолетние и малолетние незабудки (*Myosotis arvensis*, *M. stricta*), липучка оттопыренная (*Lappula squarrosa*), кривоцвет полевой (*Lycopsis arvensis*), амсинкия (*Amsinckia*), острица и другие.

По данным молекулярной систематики, семейство относится к группе эуастерид-I (включающей порядки Горечавкоцветные (*Gentianales*), Ясноткоцветные (*Lamiales*), *Solanales*), однако систематическое положение бурачниковых пока четко не определено.

ПОРЯДОК НОРИЧНИКОЦВЕТНЫЕ (*SCROPHULARIALES*)

Многолетние или однолетние травы, полукустарники или реже кустарники и деревья. Листья очередные или супротивные, иногда мутовчатые, большей частью простые и лишенные прилистников. Устьичные комплексы разных типов. Узлы однолакунные. Сосуды с простой перфорацией. Волокнистые элементы с простыми порами. Интраксиллярная флоэма обычно отсутствует. Часто имеются феноловый гликозид оробанхин и иридоидные со-

единения, но секоиридоиды отсутствуют. Цветки в цимозных и рацемозных соцветиях или одиночные, обоеполые или редко однополые, медианно-зигоморфные, с пятичленным или реже четырехчленным околоцветником. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный, зигоморфный или реже актиноморфный. Тычинок четыре, две или пять, прирастают к трубке венчика и чередуются с его лопастями. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна двухклеточные или трехклеточные, разного типа, но производные от трехапертурных. Обычно имеется интрастаминальный нектарный диск. Гинецей из двух, редко трех или четырех плодолистиков с терминальным столбиком с двумя рыльцами. Завязь верхняя, реже полунижняя или нижняя, с несколькими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные, гемитропные или амфитропные, унителмальные, тенуинуцеллятные, обычно с эндотелием. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный. Часто имеются эндоспермальные гаустории. Плоды — коробочки, иногда нераскрывающиеся, костянкovidные, ягодообразные или распадающиеся на костянкovidные мерикарпии. Семена с развитым эндоспермом, иногда он плохо развит или отсутствует.

Порядок включает 15—17 семейств и около 12 000 видов. Наиболее крупными семействами порядка являются Норичниковые (*Scrophulariaceae*), Геснериевые (*Gesneriaceae*), Акантовые (*Acanthaceae*) и Бигнониевые (*Bignoniaceae*). Остальные семейства значительно более мелкие.

Семейство Норичниковые (*Scrophulariaceae*)

Семейство Норичниковые — *Scrophulariaceae* — самое крупное и разнородное в порядке *Scrophulariales*, насчитывает около 300 родов и более 5000 видов. Оно является одним из наиболее крупных в мировой флоре, входя в десятку наиболее крупных семейств. Представители семейства характеризуются космополитным распространением, но наиболее широко представлены в горных районах умеренных и субтропических областей и особенно в умеренных областях Северного полушария, замыкая по числу видов первую пятерку наиболее крупных семейств Голарктического флористического царства.

Норичниковые — многолетние, двулетние и однолетние травы, реже лианы (родохитон (*Rhodochiton*)), полукустарники или кустарники, редко деревья (хебе (*Hebe*)). Среди них преобладают

наземные мезофиты, реже встречаются ксерофиты, гигрофиты или укореняющиеся гидрофиты (например, лужайник (*Limosella*)) (рис. 77). Большинство представителей семейства относится к автотрофным растениям. Гетеротрофными (голопаразиты на корнях растений-хозяев) являются преимущественно представители подсемейства Заразиховые (*Orobanchaceae*), а автотрофно-гетеротрофными (полупаразиты) — представители погремковых (*Rhinanthaceae*). Всего по различным оценкам около 850 видов семейства относятся к голо- или полупаразитам (рис. 77). Листья у большинства представителей норичниковых обычно хорошо развиты, реже редуцированы или отсутствуют (у паразитов), без прилистников, супротивные, очередные или мутовчатые, простые (цельные или расчлененные), черешчатые или сидячие, с перисто-нервным или пальчато-нервным жилкованием. Устьичные комплексы аномоцитные или анизоцитные. Мелкие жилки с передаточными клетками флоэмы или без них. Камбий имеется или отсутствует. Узлы однолакунные. Сосуды с простыми перфорациями и без окаймленных пор. Внутренняя флоэма отсутствует. Пластиды ситовидных элементов S-типа.

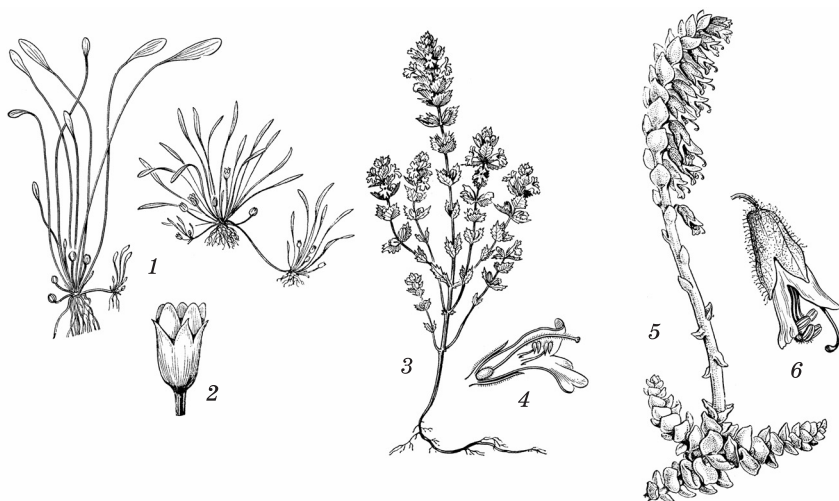


Рис. 77. Семейство Норичниковые:

лужница водная (*Limosella aquatica*): 1 — общий вид; 2 — цветок; очанка прямостоячая (*Euphrasia stricta*): 3 — общий вид; 4 — продольный срез цветка; петров крест чешуйчатый (*Lathraea squamaria*): 5 — общий вид; 6 — цветок

Цветки обычно средних размеров или мелкие, обоеполые, обычно в цимозных или рацемозных, фрондозных, брактеозных или эбрактеозных соцветиях (верхушечные цветки соцветий иногда пелорические), или одиночные в пазухах листьев. Цветки чаще резко зигоморфные, циклические (тетрациклические). Околоцветник двойной, 4—5-членный. Чашечка зигоморфная или почти актиноморфная, обычно сростнолистная, реже раздельнолистная, неоппадающая при плодах. Чашелистиков четыре (за счет редукции задней лопасти или объединения двух передних) или пять, реже 2, все в одном круге. Венчик сростнолепестный, из 4 лепестков (за счет срастания двух задних), 5(8) или редко 3, расположенных в одном круге, зигоморфный (обычно двугубый и иногда со шпорцом), реже слабозигоморфный, опадающий или остающийся при плодах. Лепестки в почкосложении черепитчатые или створчатые.

Андроцей из четырех (при редукции задней тычинки), реже пяти или двух-трех (при редукции передних) свободных, обычно неравных (чаще двусильных) тычинок, чередующихся с долями венчика и приросших к его трубке (рис. 78). Тычинки располагаются в одном круге, все фертильные или имеется 1(2—3) стаминодии. Пыльники интродузные, сросшиеся или свободные, обычно тетраспорангиатные, редко биспорангиатные, вскрываются порами или продольными щелями. Стенка микроспорангия образуется по центробежному («двудольному») типу и имеет эпидермис, фиброзный эндотеций, один-два средних слоя и секреторный тапетум. Микроспорогенез симультанный. Тетрады микроспор тетраэдральные, изобилатеральные или крестообразные. Пыльцевые зерна 2-клеточные, 2—7-апертурные, 2—4-бороздные, 3—6-борозднопоровые, многобороздные с гладкой или сетчатой экзиной. Норичниковые — преимущественно энтомофильные растения. У некоторых околоводных представителей (например, *Limosella*, линдерния (*Lindernia*)) цветки могут быть клейстогамные.

Гинецей из 2(3) плодолистиков, обычно с подпестичным диском, синкарпный или паракарпный. Рыльце обычно на столбике, цельное или двулопастное, сухое (папиллярное) или влажное. Завязь верхняя, 1—3-гнездная, обычно со многими семязачатками, редко с 1. Плацентация сугуральная (угловая или редко апикальная). Семязачатки анатропные, гемиянатропные, кампилотропные, унитегмальные, тенуинцеллярные, имеется эндотелий. Гипостаза имеется или отсутствует. Археспорий обычно одно-, двух-, реже многоклеточный, париетальные клетки отсутствуют. Тетра-



Рис. 78. Семейство Норичниковые:

коровяк медвежье ухо (*Verbascum thapsus*): 1 — общий вид; 2 — цветок; 3 — диаграмма цветка; льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*): 4 — верхняя часть стебля с соцветием; 5 — продольный срез цветка; 6 — диаграмма цветка; вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*): 7 — общий вид; 8 — цветок; 9 — диаграмма цветка

ды макроспор обычно линейные. Женский гаметофит *Polygonum*- (реже *Allium*- или *Drusa*-) типа, часто с крахмальными зернами. Характерно перекрестное опыление (реже автогамия), порогамия, двойное оплодотворение пре- или постмитотического типа. Для некоторых представителей семейства отмечен апомиксис (редуцированный партеногенез) и партенокарпия. Эндосперм целлюлярный. Обычно характерны эндоспермальные гаустории (халазальные и (или) микропиларные).

Формула цветка коровяка (*Verbascum*): $\uparrow K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Формула цветка льнянки (*Linaria*): $\uparrow K_{(5)}C_{(5)}A_4G_{(2)}$.

Формула цветка вероники (*Veronica*): $\uparrow K_{(4)}C_{(4)}A_2G_{(2)}$.

Плод — септицидная или локулицидная (редко порицидная) коробочка, редко плод костянковидный или ягодообразный не-вскрывающийся. Семена обычно мелкие, с маслянистым эндо-

спермом. Зародыш прямой или согнутый, обычно бесхлорофильный, крупный и дифференцированный или мелкий и недифференцированный (у паразитов). Семядоли две. Прорастание семян надземное, реже подземное (*Orobanchoidae*).

Представители семейства часто содержат иридоидные соединения (вербаскозид и др.). Алкалоиды, флавоноиды, сапонины и цианогенные соединения обычно отсутствуют. Для исследованных родов характерен C_3 - (чаще) или C_4 - (редко) метаболизм углерода. Среди различных родов норичниковых (например, Очанка (*Euphrasia*), *Verbascum*) широко распространена гибридизация.

В Беларуси с учетом немногочисленных заносных и культивируемых более 20 родов и 90 видов.

Виды родов Очанка (рис. 77), Марьянник (*Melampyrum*), Погремок (*Rhinanthus*) и некоторые другие характеризуются наличием явления сезонного, или фенологического, полиморфизма, генетически обусловленного сдвига периода цветения, создающего биологическую изоляцию внутривидовых форм, и образуют в типичном случае две сезонные расы: весенне-летние (раноцветущие) и летне-осенние (позднецветущие). Как показано в ряде исследований, различия в сроках цветения между сезонными расами являются генетически закрепленными и сохраняются при их экспериментальном культивировании. Раноцветущие расы имеют обычно простой стебель с удлинненными междоузлиями, сохраняющимися во время цветения семядоли. Интеркалярные листья (листья на главном стебле, располагающиеся между самой верхней парой ветвей и самыми нижними цветками соцветия) отсутствуют, а соцветие начинается с 3—4(5) узла снизу (включая семядольный узел). У позднецветущих рас стебель обычно ветвистый, с многочисленными короткими междоузлиями и отмирающими ко времени цветения семядолями, интеркалярных листьев 1—4 пары, соцветие начинается с 5—10 узла снизу (включая семядольный узел). Явление сезонного диморфизма у норичниковых было открыто в конце XIX в. австрийским ботаником Рихардом Веттштейном. Образование сезонных рас Веттштейн связывал с деятельностью человека и приспособлением растений к ежегодному сенокосу. По его мнению, раннецветущие расы успевали отцвести и формировались до покоса, в то время как позднецветущие расы цвели и плодоносили после сенокоса. Более вероятно другая точка зрения, согласно которой происхождение раннецветущих рас связано с приспособлением к более суровым климатическим условиям и сокращением

сроков вегетации во время плейстоценовых оледенений. Сезонным расам придают различный таксономический ранг (от видов до форм), но чаще их рассматривают в качестве подвидов или разновидностей.

В состав семейства входит значительное число таксономически сложных родов (*Euphrasia*, *Melampyrum*, Заразиха (*Orobanchaceae*), *Rhinanthus*, *Verbascum*, *Veronica* и др.), многие виды которых обладают обширными ареалами и в различных их частях характеризуются чрезвычайным разнообразием и высокой степенью изменчивости, дифференциацией на кариологические расы, широким распространением межвидовой гибридизации и сезонного, или фенологического полиморфизма.

Классификация семейства всегда вызывала значительные затруднения, что связано с высокой гетерогенностью многих родов и наличием между ними переходных групп. Большие разногласия, например среди систематиков, вызывает вопрос о систематическом положении паразитных представителей, которые часто выделяют в качестве самостоятельного семейства Заразиховые (*Orobanchaceae*). В то же время некоторые исследователи считают, что заразиховые стоят ближе к геснериевым (*Gesneriaceae*). Эти исследователи придают большее значение сходству в строении гинецея *Orobanchaceae* и *Gesneriaceae*, считая, что эти семейства сближает одногнездность завязи и париетальная плацентация, тогда как для *Scrophulariaceae* более характерна 2-гнездная завязь. Другие систематики объединяют заразиховые с полупаразитными представителями норичниковых из трибы *Rhinantheae* в одно семейство.

Полученные в последнее время молекулярно-генетические данные анализа хлоропластных ДНК-последовательностей свидетельствуют о полифилетическом происхождении семейства. Оказалось, что традиционно относимые к норичниковым роды можно отнести как минимум к четырем различным семействам. При этом к семейству *Scrophulariaceae* в узком смысле относятся около 1700 видов и 65 родов, среди которых наиболее крупными являются Коровяк, Эремофила (*Eremophila*), Норичник (*Scrophularia*) и Селаго (*Selago*). К ним относятся также некоторые роды, ранее выделяемые в ранге самостоятельных семейств (например, Будлея (*Buddleja*), Миопорум (*Myoporum*)).

К семейству *Orobanchaceae* отнесены все паразитные и полупаразитные представители (около 100 родов и 2000 видов).

Семейство Верониковые (*Veronicaceae*) насчитывает около 90 родов и 1700 видов и, помимо родов Вероника, Пенстемон (*Penstemon*), Лянка, Наперстянка (*Digitalis*) и некоторых других, включает также представителей таких семейств, как Болотниковые (*Callitrichaceae*), Хвостниковые (*Hippuridaceae*) и Подорожниковые (*Plantaginaceae*).

Наиболее изолированное положение, согласно молекулярным данным, имеют роды Кальцеолярия (*Calceolaria*) (250—300 видов) и Йовелана (*Jovellana*) (4—5 видов), которые выделены в качестве самостоятельного семейства Кальцеоляриевые (*Calceolariaceae*).

Выделенные семейства имеют тесное родство с семействами Геснериевые, Акантовые, Губоцветные, Вербеновые и др., и в настоящее время их часто объединяют в один порядок — Ясноткоцветные (*Lamiales*).

Следует отметить, что общее число и границы выделяемых из норичниковых семейств пока окончательно четко не установлены.

Норичниковые, за исключением лишь некоторых представителей, не имеют важного практического значения. Несмотря на значительное количество видов представители семейства обычно не играют доминирующей роли в сложении фитоценозов и редко бывают эдификаторами растительных сообществ.

Среди *Scrophulariaceae* наиболее многочисленной, разнообразной и практически важной является группа лекарственных растений (включая используемые как в официальной, так и народной медицине, а также в ветеринарии). В официальные фармакопеи многих стран мира входят сборы лекарственного сырья таких представителей семейства, как коровяк густоцветковый (*Verbascum densiflorum*), коровяк лекарственный (*V. phlomoides*), коровяк обыкновенный, или медвежье ухо (*V. thapsus*), вероника лекарственная (*Veronica officinalis*), виды очанок и др. Особенно ценными лекарственными свойствами обладают различные представители рода Наперстянка и прежде всего наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*) и наперстянка шерстистая (*D. lanata*), которые содержат ценнейшие сердечные гликозиды.

Многие лекарственные растения вместе с тем ядовиты для человека и животных. Тяжелые отравления животных, иногда заканчивающиеся их смертью, например, вызывают авран лекарственный (*Gratiola officinalis*), наперстянка крупноцветковая (*Digitalis grandiflora*), лянканка обыкновенная (*Linaria vulgaris*), мытник болотный (*Pedicularis palustris*), норичник узловатый (*Scrophularia nodosa*) и др. Среди норичниковых имеются медоносные рас-

тения (включая пергоносные). Некоторые из них — норичник узловатый, льнянка обыкновенная, отдельные виды рода *Veronica* — заслуживают специального разведения как медоносные растения. Пищевые и витаминоносные растения среди норичниковых немногочисленны. Лишь некоторые представители семейства могут использоваться в пищу (в основном в качестве приправ и салатов) — вероника поточная (*Veronica beccabunga*), вероника щитковая (*V. scutellata*), вероника лекарственная и др., а также в ликерной промышленности (*Verbascum densiflorum*, *V. nigrum*, *V. thapsus* и др.). В качестве потенциального источника белка рассматривается вероника ключевая (*Veronica anagallis-aquatica*), его содержание в листьях достигает почти 90 %, а усвояемость — 40—85 %. Небольшое значение имеют норичниковые и как технические растения. Среди видов этой группы известны красильные (*Linaria vulgaris*, *Verbascum phlomoides*), масличные (*Verbascum lychnitidis*, *V. thapsus*) и крахмалоносные (*Melampyrum nemorosum*, *M. polonicum*) растения. Некоторые норичниковые являются кормовыми растениями, заготавливаемыми на сено, и служат пищей крупному рогатому скоту на пастбищах, а также кормом диким животным (например, боровой птице). Однако сведения о кормовых достоинствах отдельных видов противоречивы.

Значительное число видов норичниковых имеет декоративные свойства. В открытом грунте широко культивируются львиный зев большой (*Antirrhinum majus*), цимбалия постенная (*Cymbalaria muralis*), виды вероник, пенстемонов (*Penstemon*), губастиков (*Mimulus*), наперстянок, льнянок, коровяков. Реже выращиваются немезия зобовидная (*Nemesia strumosa*), эринус альпийский (*Erinus alpinus*), мазус малый (*Mazus pumilio*), азарина лазающая (*Asarina scandens*) и некоторые другие. Популярными аквариумными растениями являются бакопа королинская (*Bacopa caroliniana*), гидротрихе турчацветная (*Hydrotriche hottoniiflora*), виды рода Лимнофила (лимнофила водная (*Limnophila aquatica*), лимнофила сидячецветная (*L. sessilifolia*)). Среди аборигенных растений флоры Беларуси с декоративными целями используются наперстянка крупноцветковая, коровяк фиолетовый (*Verbascum phoeniceum*), вероника седая (*Veronica incana*), вероника широколистная (*V. teucrium*), вероника простертая (*V. prostrata*) и другие.

Среди норичниковых имеются важные пестицидные (инсектицидные и зооцидные) растения. Инсектицидами являются на-

перстянка крупноцветковая, льнянка обыкновенная, коровяк тараканий (*Verbascum blattaria*), коровяк обыкновенный, рентицидами и ратицидами — коровяк лекарственный, коровяк густоцветковый. Кроме того, семена многих видов коровяков обладают высокоэффективными ихтиоцидными свойствами и используются в рыбном хозяйстве.

Некоторые виды норичниковых широко используются в качестве экспериментальных объектов научных исследований. Так, классическим объектом генетических исследований в области репродуктивной биологии и изучении основ устойчивости к тяжелым металлам является губастик крапчатый (*Mimulus guttatus*) и некоторые другие виды этого рода. Удобным экспериментальным объектом при исследовании различных систем скрещивания и изучении вопросов биологии развития является львиный зев. Очень широко используются в экспериментах по гибридизации виды родов *Digitalis* и *Verbascum*.

Среди норичниковых много сорных растений. Значительный ущерб посевам сельскохозяйственных культур, особенно в тропических и субтропических регионах, причиняют паразитные виды из родов Заразиха, Фелипанхе (*Phelipanche*), Цистанхе (*Cistanche*) и некоторых других. В пределах ареала виды заразих паразитируют на различных сельскохозяйственных пищевых и кормовых культурах, вызывая при массовых поражениях эпифитотии. В Беларуси, как и многих других странах Европы, негативное для хозяйственной деятельности человека значение заразих ничтожно, так как большинство из них паразитирует исключительно на дикорастущих растениях. Напротив, во многих регионах заразихи относятся к исчезающим растениям, часть видов которых нуждается в охране. Из сорных полупаразитных норичниковых заслуживают упоминания некоторые представители рода *Rhinanthus* (погремок малый (*R. minor*), погремок летний (*R. aestivalis*)), которые значительно, иногда более чем наполовину, снижают продуктивность луговых сообществ, используемых в качестве сенокосов. Полупаразитные сорные представители родов *Euphrasia*, *Melampyrum*, Зубчатка (*Odontites*), *Rhinanthus* в луговых сообществах, кроме того, выступают в роли посредников, поддерживающих их видовое разнообразие за счет подавления доминантов и высвобождения части экологических ниш для видов-спутников.

Многие, особенно паразитные и полупаразитные виды норичниковых (петров крест чешуйчатый (*Lathraea squamaria*), очанка

лекарственная (*Euphrasia officinalis*), мытник болотный (*Pedicularis palustris*), мытник скипетровидный (*P. sceptrum-carolinum*) и др.), могут служить надежными индикаторами ненарушенности экотопов, так как при изменении окружающих условий они быстро исчезают или сменяются другими видами, более устойчивыми к антропогенному воздействию. Однолетним видам из рода *Melampyrum* (марьянник дубравный (*M. nemorosum*), марьянник луговой (*M. pratense*), марьянник гребенчатый (*M. cristatum*) и др.) для прохождения полного жизненного цикла требуются ненарушенные условия местообитания, в том числе достаточно рыхлый субстрат. Поэтому даже усиление посещаемости мест произрастания этих видов ведет к исчезновению растений из состава травяного покрова.

Среди норичниковых много редких и охраняемых видов. В Красную книгу Беларуси включены линдерния лежачая (*Lindernia procumbens*), мытник Кауфманна (*Pedicularis kaufmannii*), мытник лесной (*P. sylvatica*), мытник скипетровидный, заразиха бледноцветковая (*Orobanche pallidiflora*), заразиха высокая (*O. elatior*). В списке профилактической охраны находятся вероника простертая, вероника седая, вероника широколистная, наперстянка крупноцветковая, погребок бескрылый (*Rhinanthus apterus*), заразиха альзасская (*Orobanche alsatica*). Несколько видов считаются исчезнувшими из состава флоры Беларуси: вероника ложная (*Veronica spuria*), мытник рослый (*Pedicularis exaltata*), заразиха гвоздичная (*Orobanche caryophyllacea*). Как видно из этого перечня видов, особенно уязвимы паразитные и полупаразитные представители семейства. Редкими во многих странах стали также некоторые сеgetальные виды: вероника трехлистная (*Veronica triphyllos*), зубчатка весенняя (*Odontites verna*), погребок бескрылый и некоторые другие. Меры охраны голопаразитных представителей семейства, паразитирующих, как правило, лишь на одном виде, должны включать также мероприятия, направленные и на охрану популяций их растений-хозяев. Для охраны исчезающих сеgetальных видов целесообразно создание мониторинговых станций, специальных резерватов и полей-заповедников, где необходимо выращивать традиционные сельскохозяйственные культуры и сохранять традиционную систему земледелия без применения гербицидов. Опыт создания таких охраняемых территорий уже имеется в некоторых странах Европы (Чехословакии, Германии, Польше и др.).

ПОРЯДОК ЯСНОТКОЦВЕТНЫЕ (*LAMIALES*)

Многолетние или однолетние травы, полукустарники или реже кустарники и деревья. Листья очередные или чаще супротивные, иногда мутовчатые, большей частью простые, цельные или зубчатые, лишенные прилистников. Устьичные комплексы разных типов. Узлы однолакунные. Сосуды с простой перфорацией. Волокнистые элементы с простыми порами. Интраксиллярная флоэма обычно отсутствует. Часто имеются иридоидные соединения (отсутствующие у некоторых, иногда больших родов), но секоиридоиды полностью отсутствуют. Часто содержат оробанхин. Цветки в соцветиях различного типа, но большей частью цимозные, обоеполые или редко однополые, большей частью медианно-зигоморфные, с пятичленным околоцветником, иногда без околоцветника (*Callitrichaceae*). Чашечка сростнолистная, обычно лопастная или зубчатая, иногда двугубая, остающаяся при плодах. Венчик сростнолепестный, зигоморфный или реже актиноморфный, с черепитчатыми или иногда свернутыми или створчатыми лопастями. Тычинок четыре или две, редко пять или только одна (*Callitrichaceae*); пыльники вскрывающиеся продольно. Тапетум секреторный. Микроспорогенез симультанный. Пыльцевые зерна двуклеточные или трехклеточные, разного типа, но производные от трехапертурных. Обычно имеется нектарный диск. Гинецей обычно из двух плодолистиков, иногда псевдомномерный (некоторые вербеновые (*Verbenaceae*)), с терминальным или гинобазическим столбиком или с двумя нитевидными стилодиями (*Callitrichaceae*), завязь верхняя, обычно с одним семязачатком в каждом гнезде. Семязачатки анатропные или реже гемитропные или кампилотропные, апотропные или эпитропные, с микропиле, направленным вниз или редко вверх (фрима (*Phryma*)), иногда ортотропные, унитегмальные, тенуинуцеллятные, обычно с эндотелием. Женский гаметофит *Polygonum*-типа. Эндосперм целлюлярный, с терминальными гаусториями. Плоды костянковидные или распадающиеся на четыре (редко два) односемянных мерикарпия, редко коробочки или коробчовидные (некоторые *Verbenaceae*). Семена с прямым зародышем и без эндосперма или реже с более или менее хорошо развитым эндоспермом.

Очень близки к порядку *Scrophulariales* и имеют общее с ними происхождение.

Порядок включает от трех до семи семейств, более 300 родов и от 5500 до 9000 видов. Наиболее крупными семействами порядка

являются Витексовые (*Vitaceae*), Вербеновые (*Verbenaceae*) и Губоцветные. Остальные семейства значительно более мелкие и насчитывают от 1 до 35 видов.

Семейство Губоцветные, или Яснотковые (*Labiatae*, или *Lamiaceae*)

Самым большим семейством в порядке является семейство *Lamiaceae* (по различным оценкам, насчитывает от 200 до 275 родов и от 3500 до 7000 видов), широко распространенное во всех климатических зонах всех континентов, но особенно многочисленное в странах Средиземноморья и Ирано-Туранской области.

Губоцветные — это многолетние и однолетние травянистые растения, кустарники и полукустарники, редко небольшие деревья (виды леукосцентрум (*Leucosceptrum*) и гиптис (*Hyptis*)) и лианы (салазария (*Salazaria*), стеногине (*Stenogyne*)) (рис. 79). Некоторые являются суккулентами (например, виды рода Колеус



Рис. 79. Семейство Губоцветные:
пикульник ладанниковый (*Galeopsis ladanum*): 1 — внешний вид цветущего растения; 2 — цветок спереди; 3 — цветок сбоку; живучка ползучая (*Ajuga reptans*): 4 — общий вид; 5 — цветок; 6 — продольный срез цветка

(*Coleus*). Многие представители семейства являются обитателями сухих и засушливых местообитаний.

Стебли обычно четырехгранные. Однако такой стебель имеется не у всех представителей губоцветных. Древесинная паренхима паратрахеальная, довольно скудная. Лучи смешанно-гетерогенные с короткими окончаниями. Волокна с очень мелкими простыми порами. Узлы однолакунные. Сосуды с простой перфорацией. Пластиды ситовидных элементов S-типа.

Листья супротивные или реже мутовчатые (дизофила (*Dysophylla*), вестрингия (*Westringia*)), цельные или расчлененные, простые или редко перисто-сложные, сидячие и черешчатые, без прилистников. Жилкование листьев перистое или пальчатое. Устьичные комплексы обычно диацитные, реже аномоцитные или анизоцитные. Большинство представителей семейства имеет опушение из простых и (или) железистых трихом и характеризуется запахом (обычно приятным, ароматическим), который является специфическим для многих видов.

Цветки зигоморфные или редко почти актиноморфные, циклические (обычно четырехкруговые), пяти- или редко четырехчленные (преслия (*Preslia*), тетраходра (*Tetrachondra*)), обоопольные или редко однополые (чабрец, или тимьян, (*Thymus*), мята (*Mentha*)).

Цветки редко одиночные, обычно они собраны в цимозные соцветия. По расположению и строению соцветия бывают ложномутовчатые или верхушечные (головчатые, кистевидные, метелковидные). Околоцветник двойной. Чашечка сростнолистная, обычно пятилопастная или пятизубчатая, двугубая или правильная, остающаяся при плодах. Венчик сростнолепестный, обычно пятилопастный, двугубый, черепитчатый. Верхняя губа венчика обычно состоит из двух, а нижняя из трех сросшихся лепестков. Нижняя губа венчика обычно служит посадочной площадкой для насекомых-опылителей. Окраска венчика может быть самой разнообразной — белой, голубой, розовой, желтой и др. Иногда дополнительную функцию привлечения выполняет окрашенная чашечка.

Тычинок четыре (две из которых часто превращены в стаминодии), андроцей часто двусильный (две нижние тычинки более длинные, а две верхние — более короткие). Иногда тычинок только две (монарда (*Monarda*), шалфей (*Salvia*)) (рис. 80). Тычинки прирастают тычиночными нитями к трубке венчика. Пыльники интрорзные. Оболочка пыльцы большей частью трехбороздная или шестибороздная, иногда четырехбороздная. Для большинст-

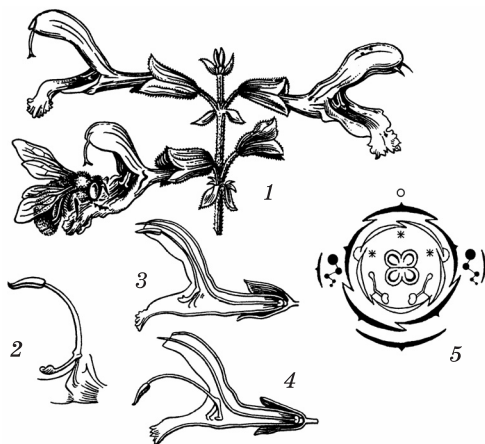


Рис. 80. Семейство Губоцветные:
шалфей луговой (*Salvia pratensis*):

- 1 — часть соцветия; 2 — внешний вид тычинки;
3 — положение тычинки в цветке в обычном состоянии;
4 — положение тычинки при посещении цветка на-
секомым-опылителем; 5 — диаграмма цветка

ва губоцветных характерна энтомофилия. В качестве специализированных опылителей обычно выступают различные группы перепончатокрылых, чешуекрылых или двукрылых. Реже в качестве опылителей выступают птицы (орнитофилия). При неблагоприятных условиях (в конце или раннем начале вегетации) иногда формируются клейстогамные цветки.

Гинецей синкарпный, из двух плодолистиков. Столбик чаще гинобазический, двухлопастный, реже простой, терминальный или более или менее погруженный в верхушку завязи (простантеровые (*Prostantheroideae*), живучковые (*Ajugoideae*), розмариновые (*Rosmarinoideae*)). Обычно имеется четырех- или двухлопастный нектарный диск. Завязь четырехлопастная, изначально двухгнездная, но вследствие развития ложных перегородок она становится четырехгнездной, с одним семязачатком в каждом гнезде. Семязачатки прямые, анатропные, с вентральным швом.

Формула цветка яснотки (*Lamium*): $\uparrow K_{(5)}C_{(2, 3)}A_{2, 2}G_{(2)}$.

Плод — ценобий, состоит из четырех односемянных орешкообразных мерикарпиев (эремов), редко (как у прасиума (*Prasium*)) плод с мясистым околоплодником. В распространении плодов (или их частей) участвуют различные агенты — насекомые, по-

звончатые животные, вода, ветер. Значительное число видов являются баллистами или распространяют плоды по типу «перекати-поле». Часто в распространении диаспор принимает участие остающаяся и увеличивающаяся при плодах чашечка, нередко с колючими придатками, колючими волосками и т. п. Семена с прямым зародышем и обычно без эндосперма, реже с очень скудным эндоспермом (*Prostantheroideae*).

В Беларуси с учетом заносных и культивируемых около 40 родов и более 80 видов. Дикорастущих губоцветных в республике около 30 видов.

В Красную книгу Республики Беларусь включено четыре вида: живучка пирамидальная (*Ajuga pyramidalis*), змееголовник Рюйша (*Dracocephalum ruyschiana*), кадило сарматское (*Melittis sarmatica*) и шалфей луговой (*Salvia pratensis*). В списке профилактической охраны находятся черноголовка крупноцветковая (*Prunella grandiflora*) и чистец прямой (*Stachys recta*).

В составе семейства различные исследователи выделяют от 2 до 11 подсемейств. Основными признаками такого деления выступают строение столбика, пыльцевых зерен, а также эмбриологические, карпологические и биохимические признаки. По многим анатомо-морфологическим особенностям (например, по строению гинецея) губоцветные близки к некоторым представителям семейства Вербеновые. Близкое родство губоцветных и вербеновых подтверждается и молекулярными данными, поэтому в последнее время некоторые подсемейства Вербеновых (Витексовые (*Viticoideae*), Хлоантовые (*Chloanthoideae*), Симфоремовые (*Symphorematoideae*)) часто относят к губоцветным.

Губоцветные имеют важное практическое значение, что обусловлено наличием в различных их частях эфирных масел. Именно их присутствием обычно и определяется использование различных видов в качестве ароматических, лекарственных, пищевых (пряных) и технических растений.

Как сырье для парфюмерной промышленности на промышленных плантациях выращивают пачули (*Pogostemon patchouli*), лаванду настоящую (*Lavandula officinalis*), шалфей мускатный (*Salvia sclarea*), розмарин лекарственный (*Rosmarinus officinalis*), змееголовник молдавский (*Dracocephalum moldavicum*) и другие виды. Запах некоторых губоцветных — гиптиса пряного (*Hypptis spicigera*), ортодона китайского (*Orthodon chinense*), бистропогона мягкого (*Bystropogon mollis*) отпугивает насекомых и грызунов, поэтому они иногда используются в качестве дезинфицирующего средства.

Губоцветные очень широко используются в пищу, в основном в качестве приправы, в хлебопекарном, консервном и кондитерском производстве, для ароматизации вина, пива и других напитков. С этой целью культивируются майоран (*Majorana hortensis*), базилик обыкновенный (*Ocimum basilicum*), розмарин лекарственный, Melissa лекарственная (*Melissa officinalis*), чабер садовый (*Satureja hortensis*), змееголовник молдавский, кадило сарматское, котовник кошачий (*Nepeta cataria*), перилла нанкинская (*Perilla nankinensis*). Различные виды мяты (*Mentha arvensis*, *M. longifolia*, *M. suaveolens*, *M. aquatica*, *M. spicata*) и межвидовые гибриды (*Mentha x piperita*, *M. x verticillata*, *M. x dalmatica* и др.) — важнейший источник ментола. В пищу, помимо использования в качестве пряности, используют клубни некоторых видов колеуса (колеуса съедобного (*Coleus edulis*), колеуса мелкоцветкового (*C. parviflorus*) и др.). Представители этого рода (относимого иногда к роду соленостемон (*Solenostemon*)) известны как популярные комнатные растения (например, многочисленные формы и сорта колеуса Блюме (*Coleus blumei*) или соленостемона шлемниковидного (*Solenostemon scutellarioides*)). В комнатном цветоводстве широко применяются также различные виды плектрантусов, или шпороцветников (плектрантус Ферстера (*Plectranthus forsteri*), плектрантус кистевидный (*P. thyrsoideus*), плектрантус мутовчатый (*P. verticillatus*) и др.). Плектрантус кустарниковый, или Мольное дерево (*Plectranthus fruticosus*), родиной которого является Южная Африка, считается хорошим средством от моли. Очень распространены декоративные представители губоцветных, выращиваемые в открытом грунте. К наиболее известным культивируемым видам в Беларуси относятся шалфей блестящий (*Salvia splendens*), шалфей зеленый (*S. viridis*), чистец византийский (*Stachys byzantina*), лаванда настоящая, буквица крупноцветковая (*Betonica grandiflora*), физостегия виргинская (*Physostegia virginiana*), моллюцелла гладкая (*Molucella laevis*), а также виды родов Монарда, Чабрец, Котовник (*Nepeta*). Популярны декоративные пестролистные культивары некоторых аборигенных видов: будры плющевидной (*Glechoma hederacea*), яснотки пятнистой (*Lamium maculatum*), зеленчука желтого (*Galeobdolon luteum*), живучки ползучей (*Ajuga reptans*).

Ценными лекарственными растениями являются шандра обыкновенная, или конская мята (*Marrubium vulgare*), розмарин, пус-тырник мохнатый, или пятилопастный (*Leonurus villosus*), шалфей лекарственный (*Salvia officinalis*), чабрец ползучий (*Thymus serpyllum*), ортосифон (*Orthosiphon stamineus*) и другие.

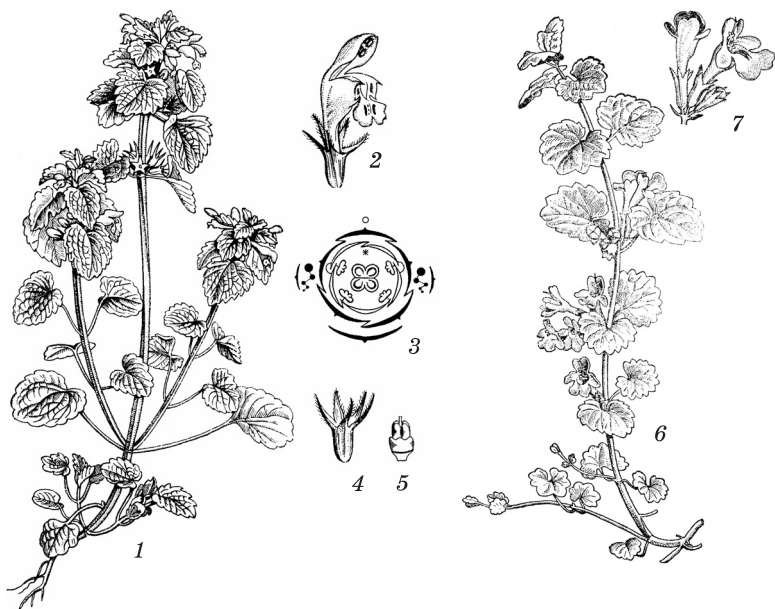


Рис. 81. Семейство Губоцветные:
яснотка пурпурная (*Lamium maculatum*): 1 — общий вид;
2 — цветок; 3 — диаграмма цветка; 4 — чашечка; 5 — плод;
будра плющевидная (*Glechoma hederacea*): 6 — общий вид;
7 — фрагмент соцветия

Многие губоцветные являются прекрасными медоносами. Одним из лучших в этом отношении считается лофант анисовый, или многоколосник фенхельный (*Lophanthus anisanthus*).

Техническое значение (для получения технического масла, окрашивания тканей) имеют перилла, или судза (*Perilla ocimoides*), ляллеманция грузинская (*Lallemantia iberica*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), чиа белая, или шалфей испанский (*Salvia hispanica*). Источником долговечной и ценной древесины является тектона большая, или тиковое дерево (*Tectona grandis*).

Немало среди губоцветных сеgetальных растений, которые, впрочем, не являются злостными сорняками. В Беларуси к сорным видам относятся виды яснотки, пикульники (*Galeopsis*), будра плющевидная, чистец болотный (*Stachys palustris*) и некоторые другие (рис. 81).

ЛИТЕРАТУРА

Антонов, А. С. Основы геносистематики высших растений / А. С. Антонов. М., 2000.

Еленевский, А. Г. Ботаника / А. Г. Еленевский, М. Л. Соловьева, В. Н. Тихомиров. М., 2004.

Жизнь растений : в 6 т. М., 1980—1982. Т. 5(1) : Цветковые растения (Двудольные). М., 1980.

Жизнь растений : в 6 т. М., 1980—1982. Т. 5(2) : Цветковые растения (Двудольные). М., 1980.

Жизнь растений : в 6 т. М., 1980—1982. Т. 6 : Цветковые растения (Однодольные). М., 1982.

Комарницкий, К. А. Ботаника (Систематика растений) / К. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшев, А. А. Уранов. М., 1975.

Корчагина, И. А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники : учебник / И. А. Корчагина. СПб., 2001.

Красилов, В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений / В. А. Красилов. М., 1989.

Красная книга Республики Беларусь : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. Минск, 2005.

Культиасов, И. М. История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений / И. М. Культиасов, В. Н. Павлов. М., 1972.

Мейен, С. В. Основы палеоботаники / С. В. Мейен. М., 1987.

Мейер, К. И. Практический курс морфологии архегониальных растений / К. И. Мейер. М., 1982.

Парфенов, В. И. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. Минск, 1985.

Рейвн, П. Современная ботаника / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. М., 1990.

Рыковский, Г. Ф. Проблемы экспериментальной ботаники / Г. Ф. Рыковский // Купревичские чтения. Минск, 2001.

Сапегин, Л. М. Ботаника. Систематика высших растений / Л. М. Сапегин. Минск, 2004.

Сергиевская, Е. В. Систематика высших растений. Практический курс / Е. В. Сергиевская. СПб., 2002.

Тахтаджян, А. Л. Высшие растения : в 2 т. / А. Л. Тахтаджян. М. ; Л., 1956. Т. 1 : От псилофитовых до хвойных.

Тахтаджян, А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. М. ; Л., 1966.

Тахтаджян, А. Л. Система Магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. М., 1987.

Черник, В. В. Высшие споровые растения : курс лекций / В. В. Черник. Минск, 2008.

Яковлев, Г. П. Ботаника / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько. СПб., 2001.

Takhtajan, A. Diversity and Classification of Flowering Plants / A. Takhtajan. New York, 1997.

Takhtajan, A. Flowering Plants / A. Takhtajan. New York, 2009.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ (<i>MAGNOLIOPHYTA</i> , ИЛИ <i>ANGIOSPERMAE</i>)	5
Класс Магнолиопсида, или Двудольные (<i>Magnoliopsida</i> , или <i>Dicotyledoneae</i>).....	42
Подкласс Магнолииды (<i>Magnoliidae</i>).....	43
Порядок Магнолиецветные (<i>Magnoliales</i>)	44
Семейство Дегенериевые (<i>Degeneriaceae</i>).....	44
Семейство Магнолиевые (<i>Magnoliaceae</i>).....	46
Порядок Винтероцветные (<i>Winterales</i>)	49
Семейство Винтеровые (<i>Winteraceae</i>).....	49
Порядок Лавроцветные (<i>Laurales</i>)	51
Семейство Лавровые (<i>Lauraceae</i>).....	51
Подкласс Нимфеиды (<i>Nymphaeidae</i>).....	54
Порядок Кувшинкоцветные (<i>Nymphaeales</i>).....	54
Семейство Кувшинковые (<i>Nymphaeaceae</i>)	54
Подкласс Нелумбониды (<i>Nelumbonidae</i>).....	58
Порядок Лотосоцветные (<i>Nelumbonales</i>)	58
Семейство Лotosовые (<i>Nelumbonaceae</i>).....	58
Подкласс Ранункулиды (<i>Ranunculidae</i>)	60
Порядок Барбарисоцветные (<i>Berberidales</i>)	61
Семейство Барбарисовые (<i>Berberidaceae</i>)	61
Порядок Лютикоцветные (<i>Ranunculales</i>)	64
Семейство Лютиковые (<i>Ranunculaceae</i>).....	64
Порядок Макоцветные (<i>Papaverales</i>).....	72
Семейство Маковые (<i>Papaveraceae</i>)	72
Семейство Дымянковые (<i>Fumariaceae</i>)	75
Подкласс Кариофиллиды (<i>Caryophyllidae</i>)	79
Порядок Гвоздикоцветные (<i>Caryophyllales</i>).....	80
Семейство Кактусовые (<i>Cactaceae</i>)	80
Семейство Гвоздичные (<i>Caryophyllaceae</i>).....	84
Семейство Щирицевые, или Амарантовые (<i>Amaranthaceae</i>)	90
Семейство Маревые (<i>Chenopodiaceae</i>).....	93

Порядок Гречихоцветные (<i>Polygonales</i>)	100
Семейство Гречишные (<i>Polygonaceae</i>)	100
Подкласс Гамамелииды (<i>Hamamelididae</i>)	107
Порядок Троходендроцветные (<i>Trochodendrales</i>)	108
Семейство Троходендровые (<i>Trochodendraceae</i>)	109
Порядок Букоцветные (<i>Fagales</i>)	111
Семейство Буковые (<i>Fagaceae</i>)	111
Порядок Лещиноцветные (<i>Corylales</i>)	124
Семейство Березовые (<i>Betulaceae</i>)	125
Подкласс Дилленииды (<i>Dilleniidae</i>)	144
Порядок Верескоцветные (<i>Ericales</i>)	144
Семейство Вересковые (<i>Ericaceae</i>)	145
Порядок Ивоцветные (<i>Salicales</i>)	152
Семейство Ивовые (<i>Salicaceae</i>)	152
Порядок Тыквоцветные (<i>Cucurbitales</i>)	156
Семейство Тыквенные (<i>Cucurbitaceae</i>)	156
Порядок Каперсоцветные (<i>Capparales</i>)	163
Семейство Крестоцветные, или Капустные (<i>Cruciferae</i> , или <i>Brassicaceae</i>)	164
Порядок Мальвоцветные (<i>Malvales</i>)	176
Семейство Мальвовые (<i>Malvaceae</i>)	177
Порядок Молочайноцветные (<i>Euphorbiales</i>)	184
Семейство Молочайные (<i>Euphorbiaceae</i>)	185
Подкласс Розиды (<i>Rosidae</i>)	196
Порядок Камнеломкоцветные (<i>Saxifragales</i>)	196
Семейство Толстянковые (<i>Crassulaceae</i>)	197
Семейство Камнеломковые (<i>Saxifragaceae</i>)	201
Порядок Розоцветные (<i>Rosales</i>)	203
Семейство Розовые (<i>Rosaceae</i>)	203
Порядок Миртоцветные (<i>Myrtales</i>)	212
Семейство Миртовые (<i>Myrtaceae</i>)	213
Порядок Бобовоцветные (<i>Fabales</i>)	216
Семейство Бобовые (<i>Fabaceae</i>)	216
Порядок Рутоцветные (<i>Rutales</i>)	225
Семейство Рутовые (<i>Rutaceae</i>)	225
Порядок Льюноцветные (<i>Linales</i>)	229
Семейство Льновые (<i>Linaceae</i>)	229
Порядок Гераниецветные (<i>Geraniales</i>)	231
Семейство Гераниевые (<i>Geraniaceae</i>)	232
Подкласс Корниды (<i>Cornidae</i>)	235
Порядок Кизилюцветные (<i>Cornales</i>)	235
Семейство Кизилювые (<i>Cornaceae</i>)	236
Порядок Аралиецветные (<i>Araliales</i>)	238
Семейство Аралиевые (<i>Araliaceae</i>)	238

Семейство Зонтичные, или Сельдерейные (<i>Umbelliferae</i> , или <i>Apiaceae</i>)	241
Порядок Ворсянкоцветные (<i>Dipsacales</i>)	244
Семейство Ворсянковые (<i>Dipsacaceae</i>)	245
Подкласс Астериды (<i>Asteridae</i>)	247
Порядок Колокольчиковые (<i>Campanulales</i>)	248
Семейство Колокольчиковые (<i>Campanulaceae</i>)	249
Порядок Астроцветные (<i>Asterales</i>)	252
Семейство Сложноцветные, или Астровые (<i>Compositae</i> , или <i>Asteraceae</i>)	252
Подкласс Ламииды (<i>Lamiidae</i>)	265
Порядок Мареноцветные (<i>Rubiales</i>)	266
Семейство Мареновые (<i>Rubiaceae</i>)	266
Порядок Пасленоцветные (<i>Solanales</i>)	273
Семейство Пасленовые (<i>Solanaceae</i>)	274
Порядок Бурачничкоцветные (<i>Boraginales</i>)	283
Семейство Бурачниковые (<i>Boraginaceae</i>)	283
Порядок Норичничкоцветные (<i>Scrophulariales</i>)	289
Семейство Норичниковые (<i>Scrophulariaceae</i>)	290
Порядок Ясноткоцветные (<i>Lamiales</i>)	300
Семейство Губоцветные, или Яснотковые (<i>Labiatae</i> , или <i>Lamiaceae</i>)	301
ЛИТЕРАТУРА	307

*При оформлении форзацев использованы фотографии,
предоставленные доцентом М. А. Джусом*

Учебное издание

Черник Владимир Владимирович
Джус Максим Анатольевич
Сауткина Тамара Александровна и др.

СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ
ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ
Класс Двудольные

Пособие для студентов
биологического факультета специальностей
1-31 01 01 «Биология (по направлениям)»,
1-33 01 01 «Биоэкология»

Редактор *Е. А. Логвинович*
Художник обложки *Т. Ю. Таран*
Технический редактор *Т. К. Раманович*
Корректор *Т. С. Петроченко*
Компьютерная верстка *Е. В. Заиченко*

Подписано в печать 12.05.2010. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.
Гарнитура SchoolBook. Печать офсетная. Усл. печ. л. 18,13.
Уч.-изд. л. 17,9. Тираж 400 экз. Зак. 386.

Белорусский государственный университет.
ЛИ № 02330/0494425 от 08.04.2009.
Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Отпечатано с оригинала-макета заказчика.
Республиканское унитарное предприятие
«Издательский центр Белорусского государственного университета».
ЛП № 02330/0494178 от 03.04.2009.
Ул. Красноармейская, 6, 220030, Минск.