

УДК 58.01/07

Б86

Авторы:

Яковлев Геннадий Павлович — доктор биологических наук, профессор кафедры фармакогнозии Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии, ведущий научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН;

Гончаров Михаил Юрьевич — кандидат фармацевтических наук, доцент кафедры фармакогнозии Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии;

Повыдыш Мария Николаевна — доктор биологических наук, доцент кафедры фармакогнозии Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии;

Змитрович Иван Викторович — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН;

Андреев Михаил Петрович — доктор биологических наук, заведующий лабораторией лишенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН

Рецензенты:

И. А. Самылина — заведующая кафедрой фармакогнозии Московской медицинской академии им. И. М. Сеченова, чл.-корр. РАН, доктор фармацевтических наук, профессор;

Л. В. Аверьянов — заведующий отделом 1ербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, вице-президент Российского ботанического общества, доктор биологических наук, профессор

Ботаника : учебник для вузов / под ред. Г. П. Яковлева, М. Ю. Гончарова. — 4-е изд., испр. и доп. — Санкт-Петербург: СпецЛит, 2018. — 879 с. : ил. - ISBN 978-5-299-00834-0

Учебник написан на основе действующей программы и включает материал по всем традиционным вопросам ботаники. С учетом современных данных составлены разделы, посвященные анатомии, морфологии, физиологии и размножению растений. В разделе «Систематика» в новой трактовке рассматриваются протоктисты, грибы, растения и фитопротисты. В разделе «Растения, пространство и среда» обращено внимание на экологию, охрану редких и исчезающих растений. Практически для каждой таксономической группы приводятся данные о содержании продуктов вторичного метаболизма, используемых в фармацевтических целях, что должно представлять определенный интерес у будущих провизоров. Кроме того, приводятся сведения о полезных свойствах многих растений, используемых как в хозяйственных целях, так и в научной и традиционной медицине.

УДК 58.01/07

ОГЛАВЛЕНИЕ

Условные сокращения	11
Предисловие.....	12
История ботаники в датах	14
Введение	28
Главнейшие принципы организации живого.....	29
Химический состав живых организмов	30
Обмен веществ и энергии.....	31
Рост, развитие, онтогенез, эволюция и самовоспроизведение . . .	32
Уровни организации живого.....	34
Этапы эволюции живого.....	34
Симбиогенез. Растительная форма жизни ...	46
Система живого.....	52
Биоразнообразие.....	52
Ботаника, ее разделы.....	75
Автотрофы и биосфера.....	77
Растения и человек.....	77
Растения, растительные ресурсы и человеческие цивилизации ...	78
Центры происхождения культурных растений.....	79
Ботаника и фармация	81

I. ЦИТОЛОГИЯ

Глава 1. КЛЕТКА. СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ	83
Прокариотическая и эукариотическая клетки	84
Животная, растительная и грибная клетки.....	85
Строение растительной клетки.....	86
Протопласт.....	87
Вакуоль.....	106
Клеточная стенка.....	111

II. АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ И ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Глава 2. ТКАНИ	118
Меристемы, или образовательные ткани.....	119

Покровные ткани	123
Покровные ткани первичного тела растения.....	123
Покровные ткани вторичного тела растения	130
Проводящие ткани	132
Механические ткани.....	141
Основные ткани	144
Выделительные (секреторные) ткани.....	146
Глава 3. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БИОХИМИИ И ФИЗИОЛОГИИ КЛЕТКИ	153
Энергия и живые клетки	153
Фотосинтез	154
Дыхание и брожение.....	162
Движение веществ в клетки и из клеток.....	166
Глава 4. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ	172
Ветвление	172
Органы растений.....	173
Начальные этапы онтогенеза	174
Побег и система побегов	176
Листорасположение, листовая мозаика.....	180
Особенности роста побегов и типы побегов, определяемые их по- ложением в пространстве. Формирование систем побегов.....	182
Специализация и метаморфозы побегов.....	184
Стебель	188
Лист.....	202
Корень и корневая система.....	214
Жизненные формы.....	226
Глава 5. РОСТ, РАЗВИТИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ	230
Рост и индивидуальное развитие	230
Размножение.....	234
Глава 6. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ	241
Цветок	243
Морфология цветка.....	245
Семязачаток	257
Опыление.....	261
Оплодотворение	263
Соцветие	265
Плоды.....	272
Соплодия.....	282
Семя.....	285

III. СИСТЕМАТИКА

Глава 7. СИСТЕМАТИКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА	292
Типы систем.....	293
Кладистика	294
Молекулярная систематика	298
Молекулярные часы.....	300
Таксономические категории и таксоны, бинарная номенклатура	301
Методы систематики растений	303
Объекты исследований	306
Основы эволюционного учения	307
Главнейшие положения синтетической теории эволюции	307
Вид — основной этап эволюционного процесса.....	311
Макроэволюция и филогенез	311
Глава 8. НЕКЛЕТОЧНЫЕ И КЛЕТОЧНЫЕ ДОЯДЕРНЫЕ (ПРЕДЪЯДЕРНЫЕ) ОРГАНИЗМЫ.....	313
Империя неклеточные организмы — <i>Noncellulata</i> .	313
Империя клеточные организмы — <i>Cellulate</i>	314
Подимперия доядерные (предъядерные) организмы, или прокариоты — <i>Procaryota</i>	315
Царство архебактерии - <i>Archaeobacteria</i> , иди <i>Archaeobacteriobionta</i> ...	317
Царство настоящие бактерии — <i>Bacteria</i> , или зубактерии — <i>Eubacteria</i> , или <i>Eubacteriobionta</i>	318
Праматрицательные микроорганизмы.....	322
• Подцарство оксифотобактерии — <i>Oxyphotobacteria</i> , <i>Oxyphotobacteriobionta</i>	322
’ Подцарство аноксифотобактерии — <i>Anoxyphotobacteria</i> , <i>Anoxyphotobaeteriobionta</i>	324
Подцарство скотобактерии — <i>Scotobacteria</i> , <i>Scotobacteriobionta</i>	325
Подцарство спирохеты, или спирохетобактерии — <i>Spirochaetae</i> , <i>Spirochaetobacteria</i> , <i>Spirochaetobacteriobionta</i>	326
Грамположительные микроорганизмы	326
Подцарство лучистые бактерии — <i>Actinobacteria</i> , <i>Actinobacteriobionta</i>	326
Подцарство настоящие грамположительные бактерии — <i>Eufirmicubacteria</i> , <i>Eufirmicubacteriobionta</i>	327
Подцарство микоплазмы — <i>Tenericutobacteria</i> , <i>Tenericutobacteriobionta</i>	328
Глава 9. ПОДИМПЕРИЯ ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ИЛИ ЭУКАРИОТЫ - EUCARYOTA. ПРОТОКТИСТЫ	329
Надцарство экскаваты — <i>Excavata</i>	329

Царство дискобы — <i>Discoba</i>	329
Отдел эвгленовые водоросли — <i>Euglenophyta</i>	329
Тип гетеролобозные амёбы — <i>Heterolobosea</i>	332
Класс акразиевые клеточные слизевики — <i>Acrasiomycetes</i>	332
Надцарство амёбозои — <i>Amoebozoa</i>	333
Царство слизевики, мицетозои — <i>Mycobionta, Mycetozoa</i>	333
Отдел диктиостелиевые слизевики — <i>Dictyosteliomycota</i>	333
Отдел протостелиевые слизевики, протостелиды — <i>Protosteliomycota</i> (включая <i>Protosporangia</i>)	336
Отдел миксогастриевые слизевики — <i>Myxomycota (Myxogastria)</i> ..	337
Надцарство заднежутиковые - <i>Opisthokonta</i>	342
Царство грибы — <i>Fungi</i>	342
У истоков грибного царства	363
Отдел криптомикоты — <i>Cryptomycota</i>	366
Низшие грибы	366
Отдел хитридиомикоты — <i>Chytridiomycota</i>	366
Отдел бластокпадиомикоты — <i>Blastocladiomycota</i>	370
Отдел зигомикоты — <i>Zygomycota</i>	373
Отдел гломеромикоты — <i>Glomeromycota</i>	377
Высшие грибы	380
Отдел аскомикоты, или сумчатые грибы — <i>Ascomycota</i>	382
Отдел базидиомикоты, или базидиальные грибы — <i>Basidiomycota</i> ..	404
Надцарство гетероконты, или хромисты - <i>Heterokonta (Chromista)</i> ..	438
Царство лабиринтуловые — <i>Labyrinthulobiontes</i>	439
Отдел лабиринтуловые слизевики — <i>Labyrinthulomycota</i>	439
Царство охрофиты — <i>Ochrophyta</i>	441
Отдел диатомовые водоросли — <i>Bacillariophyta</i>	441
Отдел золотистые водоросли — <i>Chrysophyta</i>	444
Отдел рафидофитовые водоросли, хлоромонады — <i>Raphidophyta (Chloromonadineae)</i>	446
Отдел желто-зеленые водоросли — <i>Xanthophyta</i>	448
Отдел бурые водоросли, или фукофикоты — <i>Fucophycota (= Phaeophyta)</i>	453
Царство оомикоты, псевдогрибы — <i>Oomycota (Pseudofungi)</i>	456
Отдел гифохитриомикоты — <i>Hyphochytriomycota</i>	457
Отдел оомикоты, или сапролегниомикоты — <i>Oomycota (= Saprolegniomycota)</i>	459
Надцарство алвеоляты — <i>Alveolate</i>	466
Царство динобионты — <i>Dinobiontes</i>	466
Отдел динофитовые водоросли, динофиты, перидиней, динофлагелляты — <i>Dinophyta (= Dinoflagellata)</i>	466
Надцарство ризарии — <i>Rhizaria</i>	467

Царство церкозои — <i>Cercozoa</i> ..	467
Отдел плазмодиофоровые — <i>Plasmodiophoromycota</i>	467
Отдел хлорарахниофиты — <i>Chlorarachniophyta</i>	471
Надцарство хакробии - <i>Hactobia</i>	473
Царство гаптомонадонты — <i>Haptomonadontes</i> . . . :	473
Отдел гаптофитовые водоросли — <i>Haptophyta</i>	473
Царство криптомонадонты ~ <i>Cryptomonadontes</i>	474
Отдел криптофитовые водоросли — <i>Cryptophyta</i>	474
Глава 10. ЛИШАЙНИКИ	477
Глава 11. НАДЦАРСТВО АРХЕГШАСТИДЫ, ИЛИ РАСТЕНИЯ	
ARCHAEPLASTIDA^ «НрдЙЕ» (Г^ЛЛЦЭМНЫЕ) РАСТЕНИЯ	490
Царств глаукоцистобионты — <i>Glaucocystobionts</i>	490
Отдел глаукоцистофиты - <i>Glaucocystophyta</i>	490
Царство красные водоросли — <i>Rhodophyceae</i>	492
Отдел красные водоросли, или багрянки — <i>Rhodophycota</i>	492
Царство зеленые растения — <i>Chlorophyta</i> (Viridiplantae).....	495
Отдел зеленые водоросли — <i>Chlorophyta (Chlorophycota)</i>	495
Высшие растения — <i>Streptophytina</i>	499
Отдел харовые водоросли — <i>Charophyta (Charophyoota)</i>	499
Глава 12. ПОДЦАРСТВО ПОБЕГОВЫЕ РАСТЕНИЯ - CGRMOPHYTA,	
ИЛИ CORMOBIONTA, СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ.....	501
Надотдел мохообразные — <i>Bryomorpha</i>	504
Отдел печеночники — <i>Marchantiophyta</i>	506
Отдел мхи — <i>Bryophyta</i>	508
Отдел антоцеротовые мхи — <i>Anthocervtophyta</i>	511
Древнейшие сосудистые растения — <i>Ptotracheophyta</i>	512
Отдел плауновидные — <i>Lycopodiophyta</i>	513
Класс зостерофиллофитовые — <i>Zosterophyllopsida</i> A. S. Foster et	
Gifford	514
Класс плауновые — <i>Lycopodiopsida</i>	515
Класс полушниковые, или шильниковые — <i>IsoStopsida</i> Rolle.....	516
Порядок селлагинелловые — <i>Selaginellales</i>	517
Порядок полушниковые — <i>feofales</i>	518
Отдел папоротниковидные, или папоротники — <i>Polypodiophyta</i> ...	519
Класс кладоксилловидные — <i>Cladoxyllopsida</i>	520
Класс псилотовидные — <i>Psilotopsida</i>	520
Порядок псилотовые — <i>Psilotales</i>	522
Порядок ужовниковые — <i>Ophioglossales</i> Martino.....	523
Класс хвощевидные — <i>Equisetopsida</i>	524

Класс мараттиевые — <i>Marattiopsida</i>	526
Порядок мараттиевые — <i>Marattiales</i> Link.....	526
Класс многоножковые — <i>Polypodiopsida</i>	528
Порядок осмундовые — <i>Osmundales</i> Link.....	530
Порядок гименофилловые — <i>Hymenophyllales</i> Martinov.....	531
Порядок глейхениевые — <i>Gleicheniales</i> C. Presl.....	532
Порядок схизейные — <i>Schizaeales</i> Schimp.....	533
Порядок сальвиниевые — <i>Salviniales</i> Bartl.....	533
Порядок циатейные — <i>Cyatheaales</i> A. B. Frank.....	535
Порядок полиподиевые — <i>Polypodiales</i> Link.....	536
Глава 13. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ. ГОЛОСЕМЕННЫЕ	539
Отдел голосеменные — <i>Pinophyta</i> , или <i>Gymnospermae</i>	540
Класс семенные папоротники, или птеридоспермы — <i>Lyginopterido-</i> <i>psida</i> , или <i>Pteridospermae</i>	542
Класс беннеттитовые — <i>Bennettitopsida</i>	543
Класс саговниковые, или цикадовые — <i>Cycadopsida</i>	544
Класс гинкговые — <i>Ginkgoopsida</i>	546
Класс гнетовые — <i>Gnetopsida</i>	547
Порядок гнетовые — <i>Gnetales</i>	548
Порядок вельвичиевые — <i>Welwitschiales</i>	549
Порядок эфедровые — <i>Ephedrales</i>	550
Класс хвойные — <i>Pinopsida</i>	552
Подкласс кордаитиды (<i>Cordaitidae</i>)	552
Подкласс хвойные — <i>Pinidae</i>	552
Порядок сосновые — <i>Pinales</i>	556
Глава 14. ОТДЕЛ ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ - <i>MAGNOLIOPHYTA</i>, ИЛИ <i>ANGIOSPERMAE</i>	566
Главнейшие системы цветковых.....	566
Системы APG.....	570
Порядок кувшинкоцветные — <i>Nymphaeales</i>	589
Магнолииды — <i>Magnoliids</i>	591
Порядок <i>Piperales</i>	591
Порядок <i>Laurales</i>	593
Порядок <i>Magnoliales</i>	595
Однодольные — <i>Monocots</i>	597
Порядок <i>Acorales</i>	599
Порядок <i>Alismatales</i>	601
Порядок <i>Dioscoreales</i>	605
Порядок <i>Pandanales</i>	607
Порядок <i>Ulliales</i>	608

Порядок <i>Asparagales</i>	612
Коммелиниды — <i>Commelinids</i>	622
Порядок <i>Arecales</i>	622
Порядок <i>Poales</i>	624
Порядок <i>Zingiberales</i>	633
Высшие двудольные — <i>Eudicots</i>	634
Порядок <i>Ranunculales</i>	634
Порядок <i>Proteales</i>	643
Ядро высших двудольных — <i>core Eudicots</i>	645
Розиды — <i>Rosids</i>	645
Порядок <i>Saxifragales</i>	645
Порядок <i>Vitales</i>	650
<i>Rosids I (Fabids)</i>	651
Порядок <i>Malpighiales</i>	651
Порядок <i>Cucurbitales</i>	660
Порядок <i>Fabales</i>	664
Порядок <i>Fagales</i>	668
Порядок <i>Rosales</i>	673
<i>Rosids II (Malvids)</i>	681
Порядок <i>Geraniales</i>	681
Порядок <i>Myrtales</i>	683
v Порядок <i>Sapindales</i>	686
Порядок <i>Brassicales</i>	691
Порядок <i>Malvales</i>	693
Астериды - <i>Asterids</i>	698
Порядок <i>Caryophyllales</i>	698
Порядок <i>Ericales</i>	709
<i>Asterids I (Lamiids)</i>	716
Порядок <i>Gentianales</i>	719
' Порядок <i>Lamiales</i>	726
Порядок <i>So/anales</i>	735
<i>Asterids II (Campanulids)</i>	739
Порядок <i>Asterales</i>	739
Порядок <i>Dipsacales</i>	747
Порядок <i>Apiales</i>	751

IV. РАСТЕНИЯ, ПРОСТРАНСТВО И СРЕДА

Глава 15. ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ.....	757
Основные понятия ботанической географии.....	757

География растений, или фитогеография	759
Учение об ареалах, или хорология	759
Учение о флорах.....	764
Флористическое районирование земного шара.....	768
Историческая география растений.....	773
Глава 16. ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ.....	775
Основные понятия	775
Свет	781
Тепло	782
Вода	784
Химические факторы.....	786
Механические факторы.....	787
Биотические факторы	788
Глава 17. ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ.....	789
Основные понятия	790
Состав, структура и строение фитоценозов	791
Классификация растительности.....	797
Климатические зоны и зоны растительности	798
Климатодиаграммы.....	800
География растительности	802
Зональность растительности стран СНГ.....	803
Заключение.....	813
Приложение. Самые, самые... (из книги рекордов Гиннеса).....	814
Указатель терминов	818
Указатель русских названий.....	840
Указатель латинских названий.....	855
Литература.....	878

*Посвящается
выдающимся российским ботаникам —
Армену Леоновичу Тахтаджяну
и Рудольфу Владимировичу Камелину*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий учебник составлен в соответствии с программой по курсу ботаники для студентов фармацевтических академий и факультетов, утвержденной Минздравом Российской Федерации в 2000 г.

Он существенно дополнен и изменен по сравнению со вторым изданием аналогичного курса, увидевшего свет в 2008 г. Это определяется теми «новациями» в биологии и ботанике, которые накопились в науке за истекшее время.

Ботаника является базовой дисциплиной для фармакогнозии — одного из специальных предметов в системе подготовки провизора. Этим в значительной степени и определялся отбор материала для учебника. Особое внимание уделено анатомии, морфологии, систематике и географии растений, т. е. тем разделам ботаники, которые наиболее тесно связаны с основными разделами фармакогнозии. Значительно менее подробно излагаются сведения по физиологии и размножению растений. Знания об этом студенты могут почерпнуть из курсов по биологии и биохимии. Полностью исключен раздел генетики, поскольку его материал также составляет часть курса биологии. По тем же причинам до минимума сокращен раздел, посвященный эволюционному учению. В учебнике нашли отражение лишь те сведения, которые необходимы для полноценного восприятия программного материала курса ботаники по разделу систематики. В частности, значительно более подробно по сравнению с предыдущими изданиями изложены сведения, касающиеся групп организмов, обычно относимых в широкой их трактовке к царству протоктист (s. l.). Следует сказать, что и в систематике растений также произошли крайне серьезные изменения. В частности, «традиционные» системы, даже те, которые называются филогенетическими, подвергнуты существенной ревизии в силу новейших молекулярно-филогенетических данных. Они существенным образом повлияли на «устройство» упомянутых систем. Одна из этих систем, называемая APG III, приводится в предлагаемой книге.

На практике провизора более всего интересуют морфологические, анатомические и другие признаки полностью сформированных растений. Сами же процессы, определяющие формирование тех или иных структур, с этой точки зрения, менее важны и излагаются в учебнике предельно кратко.

Выпускники школы имеют основные представления о многих биологических закономерностях и представляют себе общую картину живого мира. Однако мы сочли целесообразным в самой конспективной форме напомнить некоторые главнейшие обобщения и теории, господствующие в современной биологии. Это, на наш взгляд, позволит студентам легче уяснить место изучаемых объектов и явлений в общей системе живого.

Как уже сказано, раздел систематики существенно расширен и изменен по сравнению с предыдущими изданиями учебника. При характеристике семейств цветковых растений авторы в большинстве случаев отказались от подробного описания отдельных их представителей, так как личный опыт преподавания убедил нас в малой эффективности подобного подхода. Целесообразнее, на наш взгляд, ознакомление с характеристиками семейств. При этом предполагается, что обучающиеся, располагая определенным набором гербаризированных растений, в ходе самостоятельной работы выделяют главные морфологические черты конкретных семейств. Это позволит им легче ориентироваться в составе местной флоры в ходе летних полевых наблюдений во время практики по ботанике и фармакогнозии. Полнота характеристик отдельных семейств, разумеется, неодинакова. Это объясняется стремлением авторов в какой-то мере «адаптировать» курс ботаники к перечню лекарственных растений, применяемых в научной медицине России. Мы учитывали также, что в некоторых вузах обучаются лица, приехавшие из других стран. Создавать специальный учебник ботаники для них вряд ли целесообразно, но охарактеризовать отдельные семейства, представители которых обычно произрастают в субтропических и тропических странах и используются в научной медицине, мы посчитали необходимым. Сознавая, что учебник должен быть доступен для усвоения основной массой студентов, авторы все же отказались от излишней популяризации и упрощений.

« В процессе подготовки рукописи к печати авторы воспользовались консультациями и ценными советами ряда ученых. Это прежде всего — член-корреспондент РАН, профессор Р. В. Камелин, член-корреспондент РАН, доктор филологических наук, заведующий кафедрой высших растений МГУД. Д. Соколов, доктор биологических наук Д. В. Гельтман, доктор биологических наук, профессор В. И. Дорофеев, доктор биологических наук А. К. Сытин, кандидат биологических наук Л. И. Крупкина (БИН РАН), доктор биологических наук, заведующий кафедрой ботаники СПбГУ А. А. Паутов, кандидат биологических наук Т. Н. Смекалова и филолог Н. Н. Надель. Значительная часть рисунков выполнена О. В. Зайцевой, а также авторами соответствующих разделов учебника. В ходе подготовки рукописи большая помощь была оказана сотрудником кафедры фармакогнозии СПбХФА Е. А. Флоренским. Всем упомянутым специалистам авторы приносят самую искреннюю благодарность.

Все замечания и пожелания, касающиеся учебника, авторы просят направлять по адресу: 197376, С.-Петербург, ул. Профессора Попова, 14, СПбХФА; e-mail: uako@rva.spbph.f.