

чашеобразную губу, часто очень крупную и яркую. Чашелистиков также три, часто окрашенных и похожих на лепестки. Цветки всегда билатерально-симметричны и во многих случаях имеют причудливую внешность.

У орхидных встречаются цветки величиной с булавочную головку и диаметром более 20 см. В некоторых родах известны сапрофитные растения; два австралийских вида ведут полностью подземный образ жизни, и их цветки появляются в трещинах почвы, где опыляются мухами (рис. 29-16). При коммерческом разведении орхидей их *клонировуют*, разделяя меристематическую ткань и быстро получая таким образом тысячи одинаковых растений. В этом семействе зарегистрировано более 60 тыс. гибридов, причем многие из них между двумя или более родами. Плоды рода *Vanilla* — естественный источник популярной пряности ванили (рис. 29-17).

Агенты эволюции

В отличие от животных растения не могут перемещаться с места на место в поисках пищи, убежища или партнера для спаривания и вынуждены удовлетворять эти свои «потребности» с помощью ростовых процессов и образуемых структур. Однако у покрытосеменных сформировался набор признаков, обеспечивающих определенную активность в поисках полового партнера; это — особенности цветка. Привлекая им насекомых и других животных и направляя их действия так, чтобы повысить вероятность перекрестного опыления (т. е. спаривания неблизкородственных организмов), покрытосеменные в определенном смысле являются не менее подвижными, чем животные. Как это было достигнуто?

Первые семенные растения — различные группы голосеменных — опылялись пассивно. Их пыльца разносилась ветром и лишь случайно оказывалась около семязачатков. Находясь на листьях или внутри шишек, те выделяли из своего микропиля капли клейкого сока. Они служили для улавливания пыльцевых зерен и втягивания их в микропиле, как и у современных голосеменных. Насекомым (вероятно, это были жуки, см. рис. 29-1), питавшимся соком и смолой на стеблях и листьях, попадались богатые белками пыльцевые зерна и клейкие капли, выделенные семязачатками. Регулярно используя эти новые источники пищи, насекомые в результате своих посещений стали переносить пыльцу с одного растения на другое. Такой способ опыления, очевидно, сразу же оказался более эффективным, чем пассивный, т. е. с помощью ветра.

Чем привлекательнее были для жуков растения, тем чаще они посещались и тем больше могли образовать семян. Любое изменение фенотипа, способствовавшее повышению частоты или эффективности таких посещений, немедленно создавало селективное преимущество. Это обусловило несколько важных эволюционных изменений. Например, селективное преимущество получили растения с цветками, представлявшими особо ценный источник пищи для опылителей. В дополнение к пыльце, клейкой жидкости вокруг семязачатков и съедобным частям самого цветка в нем образовывались *нектарники*, секретирующие *нектар* — питательную сахаристую жидкость, служащую источником энергии для насекомых и других животных.

Привлечение к цветкам опылителей создало новую проблему: необходимость защиты семязачатка от посядания. Возникновение замкнутого плодолистика, вероятно, было



А



Б

Рис. 29-15. А. Орхидея из рода *Cattleya*. Орхидные — одно из наиболее специализированных семейств однодольных. Б. Сравнение частей цветка орхидеи (слева) и радиально-симметричного цветка (справа). «Губа» — видоизмененный лепесток, служащий посадочной площадкой для насекомых



А

Рис. 29-16. *Rhizanthella* — орхидея из Западной Австралии, растущая целиком под землей. В трещинах почвы, образующихся во время сухого сезона,

можно видеть ее цветки, никогда не выходящие на поверхность. А. Вид сверху (мусор и листья расчищены): три расходящиеся брактей, между кото-



Б

рыми пролезают опылители (мухи). Б. Цветки, окруженные защищающими их брактейми

одним из путей ее решения. Дальнейшие изменения в строении цветка, например образование нижней завязи, также могли явиться одним из средств защиты семязачатки.

Другим важным шагом было появление обоеполого цветка. Присутствие в нем и плодоложников, и тычинок (в противоположность, например, мужским и женским шишкам у хвойных) делало более эффективным каждое посещение опылителя, который теперь одновременно мог и забирать пыльцу данного растения, и оставлять на нем чужую.

В начале третичного периода, т. е. 40—60 млн. лет назад, повысилось обилие и разнообразие специализированных

групп посещающих цветки насекомых — пчел и бабочек, эволюционировавших к этому времени вместе с покрытосеменными уже в течение почти 50 млн. лет. Рост численности и дифференциация этих животных непосредственно связаны с этими же процессами у покрытосеменных. В свою очередь насекомые оказывали глубокое влияние на эволюцию цветковых, во многом способствуя увеличению их разнообразия.

Если данный вид опыляется насекомыми только одного или немногих видов, ему выгодно специализироваться в соответствии с признаками этих посетителей. Многие изменения примитивного цветка покрытосеменных были спе-

Рис. 29-17. Ваниль (*Vanilla*) — орхидея, из которой в промышленных масштабах получают одноименную пряность. Первыми ее начали использовать ацтеки на территории теперешней Мексики. Теперь ваниль разводят в основном на Мадагаскаре, других островах западной части Индийского океана и вообще в Старом Свете. Шоколад — это смесь какао с ванилью. Синтетическое ароматическое начало ванили — ванилин — широко используется сейчас вместо натурального продукта, экстрагируемого из высушенных и сброженных плодов этой орхидеи. А. Цветки ванили (*Vanilla planifolia*). Б. Искусственное опыление ванили в Мексике; оно применяется даже у диких растений, чтобы обеспечить хороший урожай плодов, из которых экстрагируется пряность



А



Б

циальными адаптациями, способствовавшими «закреплению» определенных опылителей за цветками с особыми признаками.

Ниже будут описаны некоторые эволюционные изменения цветка, возникшие в ходе его приспособления к конкретным опылителям.

Цветки, опыляемые жуками

Ряд современных видов покрытосеменных опыляется исключительно или преимущественно жуками (рис. 29-18; см. также рис. 29-1). Цветки у них либо крупные одиночные (как у магнолиевых, некоторых лилейных, калифорнийской эшшольции и шиповников), либо мелкие и собранные в соцветие, как у кизила, бузины, спиреи и многих зонтичных (Ariaceae) (см. рис. 29-1, А). Часто посещают цветки представители 16 семейств жуков, хотя, как правило, основной пищей им служат сок вегетативных частей растений, плоды, помет и гниющие остатки. У жуков обоняние развито гораздо сильнее зрения, поэтому опыляемые ими цветки часто белые или неяркие, но имеют сильный запах (рис. 29-19, А), обычно фруктовый, пряный или напоминающий неприятный запах брожения, чем он отличается от сладковатого аромата цветков, опыляемых пчелами и бабочками. Некоторые опыляемые жуками цветки выделяют нектар, в других эти насекомые кормятся непосредственно лепестками или особыми питательными телцами (скопления клеток на поверхности различных частей цветка), а также пыльцой. В большинстве случаев семяпочки здесь хорошо защищены завязью и находятся вне досягаемости жующих челюстей опылителей.

Цветки, опыляемые пчелами, осами и мухами

Пчелы — важнейшая группа животных, посещающих цветки. Они опыляют больше видов растений, чем кто-либо еще. Пчелы живут за счет нектара, а рабочие особи, кроме того, собирают пыльцу на корм личинкам. Их ротовой аппарат, щетинки на теле и другие придатки являются специальными



Рис. 29-18. Питающийся пыльцой жук (*Asclera ruficollis*) на открытом блюдцевидном цветке печеночницы американской (*Hepatica americana*). Все виды этого семейства жуков (узкокрылки — *Oedemeridae*) во взрослом состоянии являются облигатно пыльцевыми

приспособлениями, облегчающими сбор и перенос этих продуктов (рис. 29-20). Как показали Карл фон Фриш и другие исследователи поведения насекомых, пчела быстро научается различать цвета, запахи и внешние очертания предметов, хотя солнечный спектр она, как и большинство насекомых, видит несколько иначе, чем мы. В отличие от человека пчелы воспринимают его ультрафиолетовую часть и не улавливают красную, которая как бы сливается с фоном.

Многие их виды — особенно одиночные, составляющие большую часть этой группы (рис. 29-21), — высоко специализированы в выборе посещаемых цветков. Такое постоянство повышает эффективность отдельного насекомого или данного вида как опылителя. В связи с этой специализацией пчелы с четко фиксированным кормовым поведением часто имеют обусловленные им заметные морфологические и физиологические адаптации. Так, если они посещают растения с крупной пыльцой, то аппарат для ее сбора снабжен грубыми щетинками, а если собирают нектар из цветков с длинной трубкой, то их ротовые придатки удлинены. Достигая такой степени постоянства в своих «привязанностях», пчелы становятся мощным эволюционным фактором, направляющим специализацию посещаемых ими растений. Известно около 20 тыс. видов пчел. Большинство их кормятся на цветках.

Цветки, коэволюционирующие вместе с пчелами, имеют броские, ярко окрашенные лепестки, обычно голубые или желтые, часто с особым узором, по которому насекомые могут без труда их распознавать. Иногда он включает «нектарный указатель», т. е. специальные знаки, обозначающие положение нектара (рис. 29-22). Эти цветки никогда не бывают чисто красными. Специальные методы фотографирования показали, что часто на них присутствуют характерные метки, невидимые для человека (рис. 29-23).

Для «пчелиных» цветков типичны нектарники у основания трубки венчика; они часто погружены так, что доступны только для специализированных ротовых придатков пчел и недостижимы, например, для грызущего аппарата жуков. Такие цветки, как правило, имеют своего рода «посадочные площадки» (см. рис. 29-22).

Одни из наиболее обычных посетителей цветков в северном умеренном поясе — шмели (рис. 29-24). Это также общественные перепончатокрылые. Их самки перезимовывают, а весной откладывают яйца, основывая новую колонию. Шмели не способны к полету, пока температура мышц, приводящих к движению их крыльев, не достигнет 32°C; для ее поддержания они должны непрерывно кормиться на богатых нектаром цветках. В прохладных областях Северной Америки и Евразии многие растения, включая люпины, живокость и иван-чай, по всему своему ареалу регулярно опыляются шмелями.

Некоторые наиболее эволюционно продвинутые цветки, особенно у орхидных, образовали сложные проходы и ловушки, заставляющие пчел проникать внутрь них и выходить наружу по определенному пути. В результате пыльник и рыльце прикасаются к телу насекомого в определенной точке и в необходимой последовательности (см. рис. 29-20).

Еще более удивительная стратегия опыления выработалась у орхидей рода офрис (*Ophrys*). Их цветки очень похожи на самку пчел, ос или мух (рис. 29-25). Самцы этих насекомых начинают летать ранней весной, раньше самок. Одновременно зацветают офрисы, и самцы насекомых пытаются спариваться с их цветками. При этом поллиний может прикрепиться к телу насекомого и, когда оно посетит другой

цветок, попасть на рыльце последнего, за счет чего произойдет опыление.

Целый ряд по-разному устроенных цветков опыляется различными двукрыльями, включая комаров. Эти насекомые кормятся нектаром, но не собирают пыльцу и не запасают пищу для своих личинок. Примеры цветков, опыляемых комарами и мухами, приведены на рис. 29-19, Б, В и 29-26.

Цветки, опыляемые бабочками

Цветки, коэволюционирующие вместе с дневными бабочками, во многих отношениях похожи на цветки, опыляемые пчелами, главным образом тем, что привлекают насекомых также рисунком и запахом (рис. 29-27). Однако некоторые чешуекрылые способны различать красный цвет, и опыляемые ими цветки бывают красными или оранжевыми.



А



Б

Рис. 29-19. А. «Скунсова капуста» (*Lysichiton americanus*) опыляется мелкими, активно летающими жуками из семейства стафилинид (*Staphylinidae*), привлекаемыми очень сильным запахом этого растения. Другие виды того же

семейства (*Agaseae*) имеют соцветия с запахом, напоминающим запах протухшей рыбы или падали, и опыляются падальными мухами. Б. Одно из таких растений — *Symplocarpus foetidus*. Ряд видов других семейств имеет близкий

У видов, как правило опыляемых ночными бабочками, белые или бледноокрашенные очень ароматные цветки, как, например, у некоторых видов табака (*Nicotiana*), причем их сильный сладкий запах часто проявляется только после захода солнца. Среди таких растений и виды ослинника (*Oenothera*) с желтыми цветками (см. рис. 9-13, Б), и ярко-розовый амариллис белладонна (*Amaryllis belladonna*).

В цветках, опыляемых бабочками, нектарники часто находятся в основании длинной узкой трубки венчика или шпорца, откуда его, как правило, могут доставать только эти насекомые с их вытянутым сосущим ротовым аппаратом. Бразники, например, обычно не залезают в цветок, как пчелы, а зависают над ним, вставляя свой длинный хоботок в цветочную трубку. Соответственно эти цветки не имеют «посадочных площадок», ловушек и сложного внутреннего устройства, как иногда наблюдается при опылении пчелами. Среди менее специализированных бабочек-опылителей обычны более мелкие виды, не нуждающиеся в таком количестве энергии, как бразники; посещаемые ими цветки, как правило, мельче, с относительно короткими трубками. Насекомые по ним просто ползают. Один из примеров наиболее тесных взаимоотношений между растением и чешуекрылым показан на рис. 29-28.

Цветки, опыляемые птицами

Некоторые пернатые регулярно посещают цветки, питаются их частями, нектаром, и живущими здесь насекомыми; многие из этих птиц являются опылителями. В Северной и Южной Америке это в основном колибри (рис. 29-29), а в других частях земного шара представители других специализированных семейств (рис. 29-30).

Цветки, опыляемые птицами, выделяют обильный жидкий нектар (у некоторых видов он ко времени созревания пыльцы даже вытекает наружу), однако запах у них слабый, что связано с плохим развитием у пернатых обоняния. Зато



В

запах и также опыляется падальными мухами; хорошими примерами служат *Stapella schinzii* (В) и родственные ей, преимущественно африканские, представители семейства ластовневых

Рис. 29-20. Пчелы так же высокоспециализированы, как и цветки, вместе с которыми они коэволюционировали. Их ротовые придатки преобразовались в сосущую трубку с язычком. Первый членик каждой из трех пар ног несет на своей внутренней поверхности пучок щетинок. На первой и второй парах эти щеточки собирают пыльцу, пристающую к мохнатому телу пчелы. Щеточки третьей пары ног счищают пыльцу со щеточек первых пар и с брюшка. С них пыльца заталкивается в корзиночки, окаймленные волосками выемки на верхнем членике третьей пары ног. На рисунке показана медоносная пчела (*Apis mellifera*), питающаяся на цветке розмарина лекарственного (*Rosmarinus officinalis*). Его тычинки и рыльца высовываются из венчика и загибаются вверх, так что соприкасаются с мохнатой спишкой любой посетившей цветок пчелы подходящего размера; видно, что пыльники оставили на насекомом белые пыльцевые зерна



они очень хорошо воспринимают цвета (примерно в том же спектральном диапазоне, что и человек), поэтому не удивительно, что окраска большинства опыляемых ими цветков броская, обычно желтая и красная (см. рис. 29-14, Б), как, например, у водосбора канадского (рис. 29-31, А), фуксии, страстоцвета, эвкалипта, гибискуса, пуансеттии (рис. 28-31, Б, В), многих кактусов, бромелиевых и орхидных. Обычно такие цветки крупные или собраны в мощные соцветия, что связано с необходимостью привлекать пернатых своим видом и вмещать большие количества нектара.

Птицы и другие животные-опылители обычно посещают цветки определенного вида растений в течение коротких промежутков времени, но это только один фактор, способ-

ствующий *ауткроссингу* (перекрестному опылению между особями одного вида). Необходимо также, чтобы опылитель не ограничивал свои посещения одним цветком или цветками одного и того же растения. Если на них регулярно кормятся крупные, интенсивно расходующие энергию птицы, бражники, летучие мыши, нектар должен производиться в количествах, достаточных для того, чтобы обеспечить метаболические потребности этих животных и тем самым их неоднократное посещение. Однако, если обильный нектар будет доступен животным, тратящим меньше энергии, например, мелким пчелам или жукам, они, по-видимому, будут задерживаться на одном цветке и, насытившись там, не станут перелетать на другие растения, осуществляя ауткроссинг. В

Рис. 29-21. Пчела галикт (семейство Halictidae), собирающая пыльцу с тычинок цветка кактуса из рода *Echinocereus* (Нижняя Калифорния, Мексика). В центре цветка над тычинками — рыльца



связи с этим у цветков, регулярно опыляемых крупными видами, в частности колибри, прослеживается тенденция к образованию нектара глубоко в трубках венчика или в других местах, недоступных для более мелких животных. Аналогичным образом красный цвет привлекает птиц, но не различается большинством насекомых. Пернатые в свою очередь, как и люди, слабо воспринимают запахи. Таким образом, непахучие красные цветки плохо заметны насекомым и, как правило, не привлекают их, что является выгодной адаптацией растений, выделяющих большие количества нектара.

Цветки, опыляемые рукокрылыми

Летучие мыши, посещающие цветки, известны в тропических областях Старого и Нового Света. Более 250 видов этих животных (около четверти их общего видового состава) хотя бы в небольшом количестве включают в своей рацион нектар, плоды или пыльцу. Рукокрылые, питающиеся исключительно или в основном на цветках, имеют узкую вытянутую мордочку и длинный, далеко высовывающийся язык, кончик которого иногда напоминает кисточку, а их передние зубы часто редуцируются или утрачиваются совсем.

Цветки, опыляемые летучими мышами и птицами, во многом сходны; они крупные, прочные и производят много нектара (рис. 29-32). Поскольку рукокрылые питаются только ночью, «их» цветки обычно неяркие и часто раскрываются только после захода солнца. Многие из них трубчатые или имеют другие структурные особенности для предохранения нектара. У многих растений, привлекающих летучих мышей для опыления или распространения семян, цветки и плоды либо свисают на длинных цветоножках ниже листьев, где рукокрылым легче летать, либо образуются на стволах. Летучие мыши отыскивают цветки, пользуясь главным образом обонянием, поэтому для последних характерен



Рис. 29-22. «Нектарные указатели» на цветках наперстянки (*Digitalis purpurea*) служат для привлечения насекомых-опылителей. Нижняя губа сростнолепестного венчика образует «посадочную площадку», обычно присутствующую у «пчелиных» цветков



А

Рис. 29-23. Цветовое восприятие большинства насекомых несколько отличается от человеческого. Например, пчелы четко различают невидимый для человека ультрафиолет. На фотографии показано, что цветок калужницы



Б

болотной (*Caltha palustris*), кажущийся нам ярко-желтым (А), отражает ультрафиолетовые лучи только той своей частью, которая выглядит на рис. Б светлой. Она отражает также желтые лучи, которые, сочетаясь с

ультрафиолетовыми, дают так называемый «пчелиный пурпурный» цвет. Темные части цветка поглощают ультрафиолет, поэтому выглядят для пчелы желтыми (см. также с. 217)



А



Б

Рис. 29-24. Шмели (*Bombus*). Эти общественные перепончатокрылые являются важными опылителями многих родов растений в прохладных областях Северного полушария и интродуцированы за пределы своего естественного ареала для опыления таких кормовых растений, как, например, клевер ползучий (*Trifolium repens*). А. Шмель, собирающий пыльцу на эшшольции калифорнийской (*Eschscholzia californica*). Б. Часть подземного шмелиного гнезда; видны ячейки, в которых червеобразные личинки завершают свое развитие. Шмели снабжают эти ячейки пыльцой и отрыгиваемым нектаром. Если вся колония шмелей может «обслуживать» в течение сезона цветки самых разных видов, отдельные насекомые нередко посещают цветки только определенных растений, встречающихся по единственному, ведущему от гнезда маршруту



Рис. 29-25. Похожий на пчелу цветок офриса (*Orphrys sphegodes*) с Сардинии привлекает самцов пчел, которые настолько обманываются его сходством с самкой своего вида, что пытаются спариться с цветком. При этом к насекомым часто прикрепляются пыльцы, переносимые в результате на другие экземпляры офриса

очень сильный запах брожения или фруктов. Эти животные, перелетая от дерева к дереву, слизывают нектар, поедают части цветка и пыльцу, одновременно перенося ее на своей шерсти с одного растения на другое. Они опыляют и (или) распространяют семена по крайней мере 130 родов покрытосеменных.

Недавно обнаружено, что некоторые летучие мыши получают значительную часть белка из поедаемой пыльцы. Оказалось, что пыльца опыляемых ими растений содержит его гораздо больше, чем у насекомоопыляемых, что служит еще одним примером коэволюции.

Ветроопыляемые растения

На рубеже нашего столетия многие ботаники считали, что цветок ветроопыляемых растений самый примитивный, а все прочие типы произошли от него. У хвойных, которые в то время считались некоторыми учеными прямыми предками покрытосеменных, мелкие невзрачные однополые шишки без запаха опыляются ветром. Многие ветроопыляемые цветки также невзрачные, относительно непахучие и не образуют нектара. Лепестки их мелкие или вообще отсутствуют. Такие цветки часто раздельнополы. Однако изучение других признаков ветроопыляемых покрытосеменных (в частности,



А



Б

Рис. 29-26. Опыление комарами и другими двукрыльями. А. В северных умеренных и арктических областях некоторые мелкоцветковые орхидеи, например *Habenaria elegans* с белыми или зелеными довольно незаметными цветками, посещаются и опыляются комарами, получающими от них нектар. Б. Самка комара из рода *Aedes* с прикрепившимися к ее голове поллюзиями орхидеи. Другие мелкоцветковые орхидеи, например из рода *Spiranthes*, опыляются пчелами. В. Муха на цветке *Zigadenus fremontii*. Обратите внимание на хорошо заметные желтые нектарники



В



Рис. 29-27. Голубянка *Lycaena gorgon*, сосущая нектар из цветков сложноцветного. Длинный сосущий ротовой аппарат (хоботок) бабочек в покое свернут в плоскую спираль и раскручивается во время питания. Длина его разная в зависимости от вида насекомого: от нескольких миллиметров у самых мелких молей до 1—2 см у многих бабочек, 2—8 см у ряда бражников северной умеренной зоны и даже 25 см у некоторых тропических бражников

Рис. 29-28. Моль *Tageticula yucasella*, собирающая пыльцу на цветке юкки. Самка посещает эти кремово-белые цветки ночью, пыльцу скатывает в мелкий плотный шарик и специализированными ротовыми частями переносит на другое растение; там она прокалывает стенку завязи своим длинным яйцекладом, откладывает яйца между семязачатками, а затем проталкивает клейкую массу пыльцы через отверстия рыльца. Личинки развиваются одновременно с семенами и питаются ими. Когда личинки завершают свое развитие, они прогрызают стенку завязи, выходят из нее, и спускаются на землю, где окукливаются и в этом состоянии пребывают до тех пор, пока юкка не зацветет снова. Считается, что обычно они съедают только около 25% семян



Рис. 29-29. Самец колибри *Calypte anna* у цветка губастика пурпурного (*Mimulus cardinalis*) из южной Калифорнии. Обратите внимание на обсыпанный пыльцой лоб птицы, прикасающийся к рыльцу цветка



Рис. 29-30. Нектарница *Anthreptes colla-gii*, сосущая нектар из цветка южноафриканского вида *Strelitzia reginae*





А



Б



В

Рис. 29-31. Примеры цветков, опыляемых птицами. А. Водосбор *Aquilegia canadensis*. С обычными лепестками чередуются элементы околоцветника, видоизмененные в заполненные нектаром трубки. Колибри, посещающие эти поникающие цветки, собирают нектар на лету; для большинства других животных он недосыгаем. Б, В — молочай пуансеттия (*Euphorbia pulcherrima*). У этого известного растения родом из Мексики цветки мелкие зеленоватые и скупенные, но каждый из них имеет крупный желтый нектарник, выделяющий обильный нектар. Видоизмененные верхние листья своим ярко-красным цветом привлекают к скупенным цветкам колибри



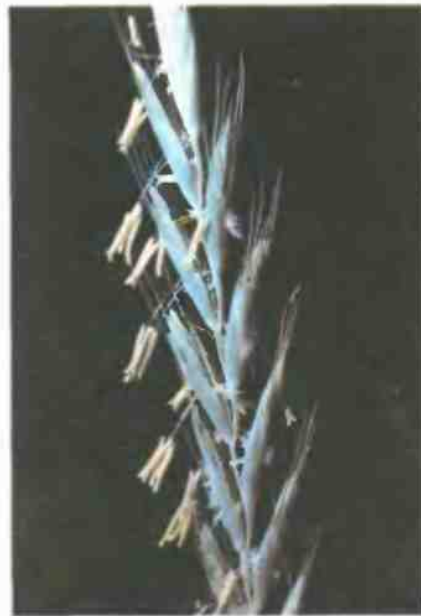
Рис. 29-32. Просовывая мордочку в трубчатый венчик цветка кактуса *Lepidopteryx*, эта летучая мышь из рода *Leptonycteris* слизывает нектар своим длинным, покрытым щетинками языком. Пыльцевые зерна, осыпавшие голову и шею рукокрылого, переносятся на следующий посещаемый им цветок. Опыляемые летучими мышами цветки имеют тусклый цвет, затхлый запах (похожий на испускаемый этими животными для привлечения друг друга) и раскрываются ночью



А

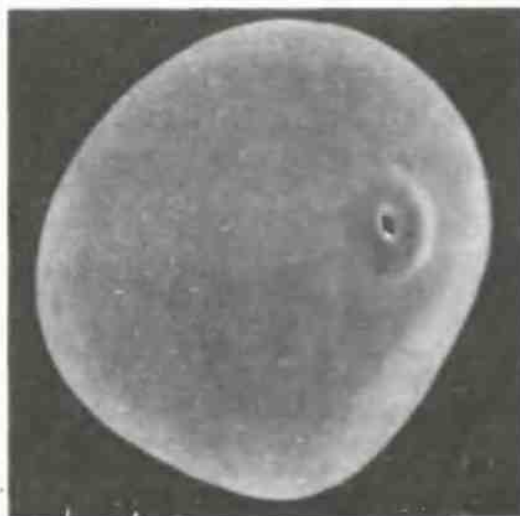


Б



В

Рис. 29-33. В противоположность большинству покрытосеменных злаки опыляются ветром. У кукурузы (*Zea mays*) мужские соцветия (метелки) находятся наверху стебля (А), а женские соцветия (Б) с длинными высовывающимися рыльцами — в нижней его части. В. Для злаков характерны крупные перистые рыльца, хорошо улавливающие переносимую ветром пыльцу, рассеиваемую свисающими пыльниками, как показано здесь на примере рода пырей (*Agropyron*). Г. Фотография пыльцевого зерна кукурузы, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа; видна его гладкая стенка, свойственная большинству ветроопыляемых растений, и единственная апертура, что типично для однодольных



Г

их специализированной древесины) убедило большинство ботаников в том, что они произошли не от хвойных, а от насекомоопыляемых цветковых.

Согласно современным представлениям, их эволюция шла независимо от нескольких предковых групп. Лучшие всего ветроопыляемые виды представлены в умеренных областях и относительно редки в тропиках. В первом случае деревья одного вида часто растут густыми массивами и цветут ранней весной в безлистном состоянии, что облегчает перенос пыльцы ветром. В тропиках на такой же площади встречается гораздо больше пород и экземпляры одного вида могут быть сильно удалены друг от друга. Более того, во многих тропических сообществах деревья вечнозеленые, и поэтому распространение пыльцы ветром не может происходить так же легко, как в листопадных лесах умеренного климата. В этих условиях гораздо эффективнее опыление насекомыми, способными отыскивать растения того же вида,

разделенные в некоторых случаях расстояниями в 20 км и более.

Поскольку ветроопыляемые растения не нуждаются в насекомых для переноса пыльцы, они не расходуют энергию на производство для них пищевого «вознаграждения». Однако ветроопыление очень неэффективно и оправдывает себя только там, где большое число одновидовых особей растет достаточно близко друг к другу. Почти вся подхватываемая ветром пыльца падает на землю в радиусе нескольких сот метров от родительского растения, поэтому, если отдельные экземпляры данного вида удалены друг от друга, шансы достижения пыльцевым зерном рыльца в восприимчивом состоянии очень малы. Многие ветроопыляемые растения двудомны (т. е. мужские и женские цветки находятся на разных растениях), например ивы, однодомны (мужские и женские цветки на одном растении), в частности дубы (см. рис. 18-45), или генетически самонесовместимы (многие злаки).

Рис. 29-34. Цветки злаков обычно закладываются группами. А. Когда такая группа заканчивает развитие, пара сухих жестких брактеей (колосковые чешуи) слегка расходятся, открывая удлиненный колосок, состоящий из одного — многих цветков (в зависимости от вида злака), прикрепленных к

центральной оси. Б. Каждый цветок окружен двумя собственными брактеей — верхней и нижней цветковыми чешуями. Они раздвигаются, открывая внутренние части цветка (В), благодаря набуханию лодик (мелких округлых телец у основания плодolistика)

и широко расходятся к моменту цветения. У тычинок (обычно их три) тонкие тычиночные нити и удлиненные пыльники; рыльца, как правило, вытянутые и перистые, что позволяет эффективно улавливать переносимую ветром пыльцу



Таким образом, несмотря на случайное перемещение пыльцы, у них существуют механизмы, способствующие высокой степени аутокроссинга.

Из ветроопыляемых цветков тычинки обычно сильно высовываются наружу, так что высыпавшаяся пыльца легко подхватывается ветром. У некоторых растений пыльники свешиваются на длинных тычиночных нитях и могут свободно раскачиваться (рис. 29-33 и 29-34). Многочисленные пыльцевые зерна обычно гладкие и мелкие, не слипаются друг с другом, как у насекомоопыляемых видов. Крупные рыльца, как правило, выставлены из цветка и часто разветвлены или имеют перистые выросты, улавливающие переносимую ветром пыльцу. У большинства ветроопыляемых растений в завязи одна семечка (а значит, и односемянный плод), поэтому для оплодотворения достаточно попадания на рыльце всего одного пыльцевого зерна. Так, каждый цветок у дуба производит единственный желудь, а у злака только одно зерно, но ветроопыляемые растения с очень мелкими цветками компенсируют это многоцветковостью и(или) многочисленностью соцветий (рис. 29-33, 29-34 и 29-35).

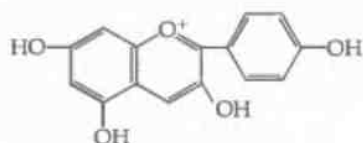
Окраска цветков

Все разнообразие окрасок цветков обеспечивается очень малым набором пигментов. Красная, желтая и оранжевая обусловлена каротиноидами, похожими на те, что присутствуют в листьях. Однако «главные» пигменты цветков — флавоноиды, соединения, в которых два ароматических кольца связаны между собой трехуглеродным фрагментом. Флавоноиды присутствуют, вероятно, у всех покрытосеменных, но лишь изредка встречаются в других группах сосудистых растений, а также у водорослей и животных. В листьях они задерживают ультрафиолетовую радиацию, разрушительно действующую на нуклеиновые кислоты и белки, и обычно избирательно поглощают сине-зеленые и красные лучи, которые важны для фотосинтеза.

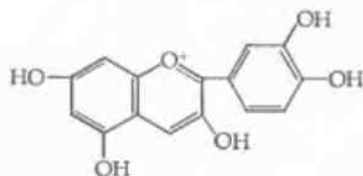


Рис. 29-35. Наиболее обычные для умеренных областей виды деревьев ветроопыляемые. Тычиночные цветки березы бумажной (*Betula papyrifera*) собраны в свисающие "сережки" — гибкие тонкие соцветия длиной несколько сантиметров. Ветер раскачивает их и разносит высыпавшуюся зрелую пыльцу

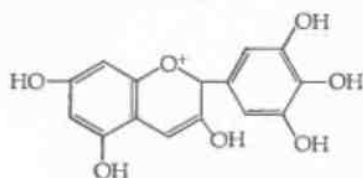
Рис. 29-36. Три антоциана — основные пигменты, от которых зависит окраска цветка многих покрытосеменных: пеларгонидин (красный), цианидин (фиолетовый) и дельфинидин (синий). Родственные им соединения флавонолы — желтые или кремовые, а каротиноиды — красные, оранжевые или желтые. Бетацианины (беталаины) — красные пигменты, которые встречаются в одной из групп двудольных. Смешение этих разных пигментов при разных рН в клетках образует всю гамму окрасок цветка покрытосеменных. Изменение окраски цветков является «сигналом» для опылителей, сообщаящим о том, какие цветки раскрылись недавно, т. е. с большей вероятностью содержат нектар



Пеларгонидин



Цианидин



Дельфинидин

Один из крупнейших классов флавоноидов, антоцианы (рис. 29-36), играет ведущую роль в определении окраски цветков. К ним относится большинство красных и синих растительных пигментов. Они растворимы в воде и находятся в вакуолях. Каротиноиды, напротив, жирорастворимы и содержатся в пластидах. Цвет антоцианового пигмента зависит от кислотности клеточного сока в вакуолях; например, цианидин — красный в кислой среде, фиолетовый в нейтральной и синий в щелочной. У некоторых растений окраска цветка меняется после опыления, обычно за счет антоцианов, делающих их менее заметными для насекомых. Кен Пейдж и Томас Уайтмен из Североаризонского университета вблизи Флагстаффа (шт. Аризона) недавно сообщили, что отдельные экземпляры и популяции многолетней травы *Protomopsis aggregata* образуют темноокрашенные цветки в начале периода цветения, когда их главными опылителями являются колибри, и светлоокрашенные несколько позже, когда основными опылителями становятся бражники (рис. 29-37). Это, вероятно, зависит от внутриклеточного рН, контролируемого растением.

Флавонолы, другая группа флавоноидов, также очень часто содержится в листьях и цветках. Многие из них вообще или почти бесцветны, но могут придавать цветкам оттенок слоновой кости или белизны.

У всех покрытосеменных характерная пигментация цветка зависит от смешения в разных пропорциях флавоноидов и каротиноидов, клеточного рН, а также структурных, т. е. отражательных, особенностей тканей. Яркая осенняя окраска листьев связана с превращением больших количеств бесцветных флавонолов в антоцианы при разрушении хлорофилла. Цветок калужницы болотной (*Caltha palustris*) целиком желтый. При этом периферическая часть лепестков, отражающая ультрафиолетовые лучи, окрашена каротиноидами, а поглощающая их центральная часть кажется нам желтой из-за присутствия флавоноида халькона. Для пчел и других насекомых цвет наружной части будет смешанным желто-ультрафиолетовым (так называемый «пчелиный пурпурный»), а неотражающей центральной — чисто желтым (см. рис. 29-23). Чаще всего, хотя и не всегда, способность цветков отражать ультрафиолет связана с присутствием каротиноидов, т. е. ультрафиолетовый узор более присущ желтым цветкам.

У маревых, кактусовых, портулаковых и других предста-

Рис. 29-37. *Protomopsis aggregata* из семейства сиваховых (Polemoniaceae) на горе Ферн близ Флагстаффа в северной Аризоне цветет с середины июля до сентября. А. В начале и середине цветения отдельные растения и популяции образуют темно-красные цветки, посещаемые колибри. В течение августа популяция колибри в этом регионе постепенно уменьшается и исчезает в начале сентября. Б. В конце сезона растения образуют бледнее окрашенные цветки, более привлекательные для бражников, их главных опылителей в это время. Различия в окраске цветков почти наверняка объясняются изменением клеточного рН, а не образованием новых видов антоцианов



А



Б

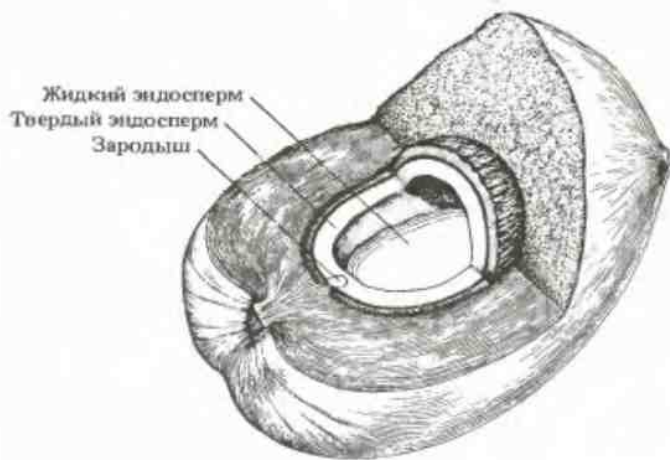


Рис. 29-38. Плод кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*) является костянкой. Кокосовое молоко — жидкий эндосперм; ко времени прорастания в нем образуются клеточные стенки. Неповрежденный плод легко плавает по морю, за счет чего кокосовые пальмы широко распространились на планете, достигнув самых отдаленных островов. При коммерческой транспортировке с кокосовых «орехов» обычно снимают внешние покровы, так что жители умеренных областей видят снаружи их твердую внутреннюю «скорлупу», непосредственно окружающую семя

вителей порядка *Chenopodiales* (*Centrospermae*) красноватый пигмент не антоциановой и даже не флавоноидной природы. Он относится к более сложным ароматическим соединениям, *бетацианинам* (беталаинам). Именно ими окрашены красные цветки бугенвиллеи (*Bougainvillea*) и органы свеклы. В растениях перечисленных семейств антоцианов нет, и их биохимические особенности свидетельствуют о близком родстве.

РАЗНООБРАЗИЕ ПЛОДОВ

Плод — это зрелая завязь, иногда с некоторыми другими частями цветка (в последнем случае его называют *ложным плодом*). Хотя обычно внутри находятся семена, иногда их не образуется, и возникают *партенокарпические плоды*. Хорошо известный пример последних — бананы.

Обычно различают простые, сборные плоды и соплодия. Это зависит от расположения карпелей. *Простые плоды* развиваются из одного или нескольких соединенных плодолистиков, а *сборные* (например, у магнолии, малины и земляники) — из нескольких отдельных карпелей одного гинецея, которые в данном случае дают *плодики* (сборный плод магнолии показан на рис. 29-12, В). *Соплодие* состоит из гинецея нескольких цветков. Например, ананас — соплодие из многих, первоначально отдельных завязей, сидящих на оси соцветия. Разрастаясь, они сдавливают между собой остальные части цветка.

Простые плоды наиболее разнообразны. В зрелом состоянии они могут быть сочными и мясистыми, сухими и одревесневшими, иметь пергаментовидные стенки и т. д. Три

главных типа мясистых плодов — ягода, костянка и яблоко. В образовании *ягоды*, например томата, финика и винограда, могут участвовать один или несколько, как правило, многосемянных плодолистиков. Внутренний слой ее стенки мясистый. *Костянки* тоже могут включать один или несколько карпелей, но обычно односемянных, а внутренний слой плода каменный и, как правило, плотно прирастает к семеню. Персики, сливы, оливки и вишни — хорошо известные примеры костянок. Кокосовые орехи тоже костянки, но с волокнистым, а не мясистым наружным слоем (рис. 29-38). *Яблоко* — специализированный мясистый плод, характерный для одного из подсемейств розовых. Он образуется из нижней завязи, сросшейся с основанием околоцветника, который в основном и дает его мясистую часть. Эндокарпий здесь имеет вид жесткой пленки, известной каждому, кто ел яблоки и груши — типичные примеры такого плода.

Простые сухие плоды делятся на *вскрывающиеся* (рис. 29-39 и 29-40) и *невскрывающиеся* (рис. 29-41). У первых стенка зрелой завязи — перикарпия — растрескивается, высвобождая семена, а у вторых они остаются в плоде и после его опадения с родительского растения. Большинство мясистых плодов нескрывающиеся; они, как правило, содержат одно семя.

Простые сухие плоды разнообразны. *Листовка* образована одним плодолистиком; она вскрывается по созревании с одной стороны (примеры — водосбор, ваточник, рис. 29-39, А). Листовки характерны также для вымершего средне-мелового растения *Archaeanthus* (см. приложение 1 к этой главе) и магнолиевых (см. рис. 29-12, В). Бобовым (*Fabaceae*) свойствен плод *боб*, похожий на листовку, но вскрывающийся с обеих сторон (рис. 29-40). В семействе крестоцветных (*Brassicaceae*) плод *стручок*. Он образован двумя сросшимися плодолистиками. При созревании две половинки плода разъединяются, а семена остаются прикрепленными к сохраняющейся центральной перегородке (рис. 29-39, В). Наиболее распространенный тип вскрывающегося простого сухого плода — *коробочка*, образующаяся из сложной верхней или нижней завязи. Семена из нее рассеиваются по-разному. У маковых (*Papaveraceae*) это часто происходит при ее продольном растрескивании, а у некоторых представителей семейства — через отверстия в верхней части плода (рис. 29-39, Б).

Невскрывающиеся простые сухие плоды встречаются во многих семействах (рис. 29-41). Наиболее обычны мелкие односемянные *семянки* с полостью, в которой свободно лежит семя, прикрепленное только семяножкой. Они типичны для семейств лютиковых (*Ranunculaceae*) и гречишных (*Polygonaceae*). Крылатые семянки, например у вязов и ясеней, обычно называют *крылатками* (рис. 29-41, А). Плоды злаков (*Poaceae*) — *зерновки*; их семенная кожура плотно прирастает к стенке плода. У сложноцветных (*Asterales*) сложный семяночкоподобный плод образуется из нижней завязи¹⁾ (рис. 29-41, Б; см. также рис. 29-43). Желуди и плоды лещины — примеры *орехов*, похожих на семянки, но имеющих каменную стенку плода и развивающихся из сложной завязи. Наконец, у зонтичных (*Apiaceae*) и кленовых (*Aceae*), а также у ряда других неродственных семейств плод *схизокарпий*, распадающийся при созревании на две или более односемянных частей (рис. 29-42, А).

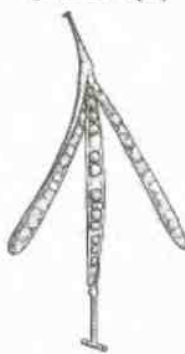
¹⁾ В советской литературе он также называется семянкой. — Прим. ред.



А

Коробочка
(*Papaver
somniferum*)

Б

Стручок
(*Brassica rapa*)

В

Рис. 29-39. Вскрывающиеся плоды. А. Вскрывшиеся листовки ваточника (*Asclepias*). Б. У некоторых представителей семейства маковых (*Papaveraceae*), например у мака (*Papaver*), семена высвобождаются из коробочки через отверстия у ее верхушки. В. Для семейства крестоцветных (*Brassicaceae*) характерен плод, называемый стручком, в котором семена прикреплены к внутренней перегородке, а две прикрывающие ее створки отпадают при созревании

Распространение плодов и семян

Как цветки можно подразделять в соответствии с опылителями, так и плоды группируют в зависимости от агентов их распространения.

Плоды и семена, распространяемые ветром

У некоторых растений легкие плоды или семена разносит ветер (рис. 29-39, А; 29-41, А; 29-42), например пылевидные семена орхидных или плоды с крыльями, которые иногда образуются за счет частей околоцветника. Так, у кленов с гинееем из двух соединенных плодолистиков каждый из них в схиокарпии образует длинное крыло (рис. 29-42, А). При созревании карпели разъединяются и опадают. У многих представителей сложноцветных, например у одуванчиков, пушистый похожий на парашют паппус способствует пере-



А



Б



В

Рис. 29-40. Боб — тип вскрывающегося плода, характерный для бобовых (*Fabaceae*, или *Leguminosae*). Это семейство, включающее около 18 тыс. видов, одно из самых крупных среди цветковых. Многие его представители способны симбиотически фиксировать азот благодаря присутствию на их корнях клубеньковых бактерий из рода *Rhizobium* (см. с. 145). По этой причине бобовые часто первыми селятся на относительно бесплодных почвах, например в тропиках, и могут там быстро расти. Семена ряда представителей этого семейства, например гороха, бобов и чечевицы, являются важными пищевыми продуктами. А. Бобы гороха огородного (*Pisum sativum*) Б. Бобы «шелковой акации» (*Albizia polyphylla*), произрастающей на Мадагаскаре; каждое семя находится в отдельной камере плода. В. Боб западноафриканского дерева *Stiponia simplicifolia*. Две его створки разошлись, и внутри видны два семени



А

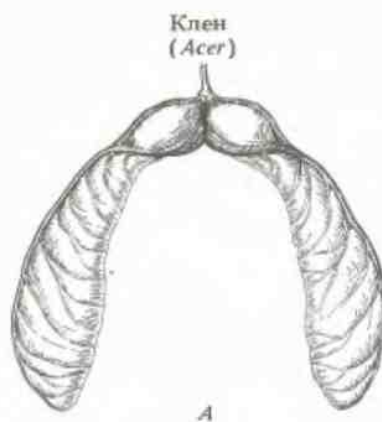


Б

Рис. 29-41. Невскрывающиеся плоды. А. Крылатка, характерная для ясеней (*Fraxinus*) и ильмов (*Ulmus*), в зрелом состоянии сохраняет единственное семя. Эти плоды распространяются ветром. Б. Семянки лопуха (*Arctium*) из семейства сложноцветных прицепляются к проходящим животным и таким способом расселяются

нию легкого плода в воздухе (рис. 29-4, Б и 29-43). У некоторых растений крыло или пучок волосков несет не плод, а само семя; у льнянки (*Linaria*), в частности, семена крылатые, а у кипрея (*Epilobium*) и ваточника (*Asclepias*, см. рис. 29-39, А) с хохолком. У ив и тополей (семейство *Salicaceae*) вся семенная кожура покрыта как бы войлоком. У видов перекати-поля (например, в роде *Salsola*) все растение (или его часть) гонится по земле ветром, рассыпая при этом семена (рис. 29-44).

Некоторые растения «выстреливают» свои семена. Так, у недотроги (*Impatiens*) их выбрасывают на некоторое расстояние внезапно разделяющиеся створки коробочек. У гаммамелиса (*Hammamelis*), когда плод высыхает, эндокарпий сжимается, разбрасывая семена с такой силой, что они могут пролетать до 15 м. Другой пример такого рода показан на рис. 29-45. В противоположность этим активным способам распространения семена и плоды многих растений просто опадают на землю и затем перемещаются более или менее пассивно, в частности периодически действующими агентами, например, паводками.



А



Б

Рис. 29-42. Плоды, распространяемые ветром. А. У кленов (*Acer*) каждая половинка слизокарпия снабжена длинным крылом. Б. Плоды одуванчика (*Taraxacum*) и многих других сложноцветных имеют видоизмененную чашечку (папурус), прирастающую к зрелой семянке, образуя хохолок, что способствует распространению плодов ветром

Плоды и семена, распространяемые водой

Плоды и семена многих видов, особенно произрастающих в водоемах или вблизи них, способны плавать. Это объясняется наличием в них либо особых воздушных камер, либо рыхлых тканей с заполненными воздухом межклетниками. Некоторые плоды специально адаптированы к распространению океаническими течениями, например у кокосовой пальмы (см. рис. 29-38); именно поэтому она быстро заселяет почти все относительно недавно возникшие в Тихом океане атоллы. Дождь тоже является обычным агентом распространения плодов и семян; он особенно важен для растений, растущих на склонах гор и холмов.

Плоды и семена, распространяемые животными

Сладкие и часто яркоокрашенные мясистые плоды — несомненно, свидетельство козволюции животных и растений. В большинстве случаев те из них, у которых значительная часть перикарпия мясистая (например, слива, малина, кизил, виноград), поедаются позвоночными (обычно млекопитающими или птицами), и тогда содержащиеся в них семена, проходя пищеварительный тракт или отрываясь животным, оказываются на большом расстоянии от места, где они были проглочены (рис. 29-46). Иногда неполное переваривание, размягчающее семенную кожуру, способствует прорастанию семян.

Созревая, мясистые плоды претерпевают ряд характерных изменений под действием гормона этилена (см. гл. 24). В них увеличивается содержание сахара, ткани размягчаются за счет разрушения пектиновых веществ, а зеленоватый, как у листьев, незаметный цвет сменяется ярко-красным (рис. 29-46, А), желтым, синим или черным. Семена некоторых растений, особенно в тропиках, имеют яркоокрашенные мясистые придатки, ариллусы. Их сочность и окраска спо-



Рис. 29-43. Всем известные мелкие нескрывающиеся плоды одуванчика представляют собой семечки, распространяющиеся благодаря видоизмененной в хохолок чашечке (паппусу). На фотографии показаны корзинки растения из рода *Agoseris*, близкородственного одуванчикам, с плодами



Рис. 29-44. У растений типа перекамполье (на рисунке — из рода *Salsola*) надземная часть отрывается от корня и гонится ветром по открытой местности. Семена при этом высыпаются. Родина таких видов Евразия, но они широко распространились как сорняки в Северной Америке и других частях света



А

собствуют, как и у плодов, распространению семян позвоночными. Ариллусы тисса (*Taxus*; см. рис. 18-26) не гомологичны одноименным структурам покрытосеменных, т. е. имеют иное происхождение, но выполняют ту же функцию.

Часто зеленая или маскирующая окраска незрелых плодов в определенной степени защищает их от преждевременного поедания животными. При этом они могут быть неприятными на вкус, как очень кислые незрелые вишни (*Prunus*), что также отталкивает животных. Изменением окраски при созревании плодов растение «сигнализирует» об их съедобности, т. е. о том, что семена созрели и готовы к распространению (рис. 29-46). В это время неслучайно преобладает красный цвет. Благодаря ему плоды незаметны для насекомых — по-видимому, сливаются для них с зеленым фоном листьев. Эти животные слишком малы, чтобы эффективно распространять крупные семена мясистых плодов, и привле-



Б

Рис. 29-45. *Arceuthobium* — паразитическое двудольное, являющееся одной из важнейших причин снижения продуктивности лесов запада США. А. Растение из этого рода на ветке сосны в Калифорнии. Б. Выбрасывание семени. В плоде создается очень высокое гидростатическое давление, и семена выстреливаются в сторону от него на расстояние до 15 м с начальной скоростью около 100 км/ч. Это один из способов переноса семян с дерева на дерево, хотя они клейкие и могут распространяться гораздо дальше, прилипая к ногам или перьям птиц

кать их растению не выгодно. В то же время красные плоды хорошо заметны для позвоночных, которые, поедая их, переносят зрелые семена на крупные расстояния.

Плоды или семена многих покрытосеменных распространяются, прикрепляясь к шерсти или перьям животных (рис.



А

Рис. 29-46. Семена мясистых плодов обычно распространяются плодоядными позвоночными. При этом семена либо отрываются, либо выходят наружу с фекалиями. А. Земляника (*Fragaria*) — пример сборного плода с семянками на поверхности мясистого цвето-



Б

ложка. В незрелом виде эти плоды, как и многие другие, распространяемые птицами и млекопитающими, зеленые. Они краснеют, когда семена созревают и становятся готовыми для расселения. Б. Ягоды многих кактусов, например опунции (*Opuntia*) на юге Мексики, ста-



В

новятся хорошо заметными при созревании. В. Ягоды жимолости *Lonicera hispidula*; у этого вида плоды образуются из нижней завязи и включают слившиеся части наружных мутулов цветка, показанного на рис. 29-13, В

29-47; 29-41, Б), и снабжены для этого крючками, бородками, шипами, щетинками или клейкими покровами.

БИОХИМИЧЕСКАЯ КОЭВОЛЮЦИЯ

Еще один важный фактор эволюции покрытосеменных связан так называемыми вторичными метаболитами растений, которые раньше считались отходами их жизнедеятельности. Сюда относятся множество соединений из разных классов — алкалоиды, хиноны, эфирные масла (включая терпеноиды), гликозиды (включая цианогенные вещества и сапонины), флавоноиды и даже рафиды, т. е. игольчатые кристаллы оксалата кальция. Некоторые из них характерны для целых семейств или групп семейств цветковых (рис. 29-48).

В природе эти вещества, по-видимому, играют главную роль в ограничении съедобности содержащих их растений, заставляя многих животных их избегать (рис. 29-49). Если растения какого-то семейства содержат определенные вторичные метаболиты, поесть их могут только насекомые из определенных семейств. Например, для крестоцветных (*Brassicaceae*) характерно присутствие гликозидов горчичного масла и ферментов, разрушающих их с выделением продуктов с едким запахом, характерным для капусты, хрена и горчицы. Большинство насекомых-фитофагов избегает растения этого семейства, несмотря на потребность в пище. Однако некоторые клопы, жуки и личинки чешуекрылых питаются только листьями крестоцветных, например гусеницы многих видов бабочек из подсемейства *Pierinae* (сюда относятся так называемые капустницы, репницы и др.). Одни и те же химические вещества, отпугивая основную массу насекомых-фитофагов, стимулируют пищевую активность видов с узкой пищевой специализацией. Например, если личинка некоторых чешуекрылых, питающихся капустой, поместить на агар или фильтровальную бумагу, смоченные капустным соком, они вытягивают свой ротовой аппарат и совершают характерные «пищевые» движения.

Ясно, что способность производить эти химические веще-

ства и накапливать их в тканях — важное эволюционное приобретение соответствующих растений, обеспечивающее им биохимическую защиту от большинства фитофагов. Для этого, безусловно, служат гликозиды горчичного масла у крестоцветных. Что касается фитофагов, то для любой группы насекомых, устойчивых к этим ядам или способных разрушать их, защищенные таким способом растения — обильный в связи с непосредственностью другими насекомыми источник питания. Так, быстрое эволюционное развитие подсемейства *Pierinae*, вероятно, началось только после приобретения предковыми формами способности питаться крестоцветными, расщепляя их токсины.

Насекомые-фитофаги, рацион которых ограничен узким кругом растений с определенными вторичными метаболитами, часто имеют яркую окраску, предупреждая тем самым хищников о присутствии в своем теле ядовитых веществ. Так, среди насекомых, питающихся в дневное время ватоchnikом, — ярко-зеленые жуки-листоеды, ярко-красные жуки-дровосеки и клопы, черные бабочки данаиды. Представители семейства листовенных (*Asclepiadaceae*), к которым относится это растение, богаты алкалоидами и сердечными гликозидами, т. е. ядами сильно действующими на позвоночных, потенциальных врагов этих насекомых. У птицы, проглотившей данаиду, начнется сильное расстройство желудка с рвотой, и такой оранжево-черный узор, как на крыльях этой бабочки, хищник в дальнейшем будет избегать. У других насекомых, например у американской бабочки *Basilarchia archippus*, выработалась сходная окраска крыльев, т. е. они спасаются от врага, имитируя внешность ядовитой данаиды. Это явление, называемое *миимикрией*, в конечном счете оказывается зависящим от химических защитных веществ. Различные наркотики и психотомиметические препараты, например, биологически активные соединения конопли (*Cannabis sativa*) и мака снотворного (*Papaver somniferum*), также являются растительными вторичными метаболитами, роль которых в природе заключается в отпугивании фитофагов (рис. 29-50).

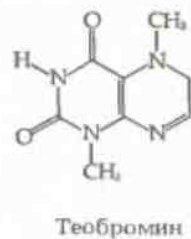
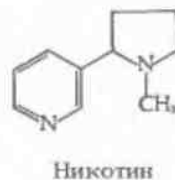
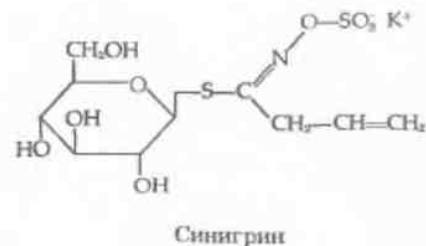
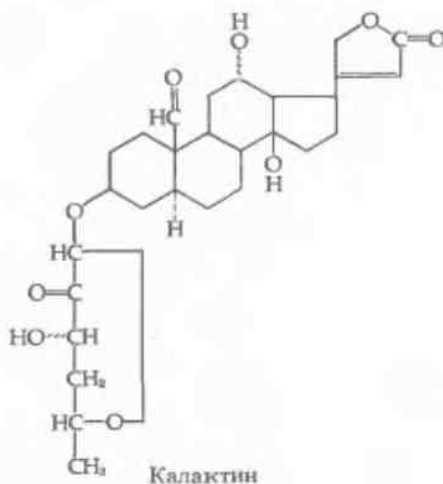


Рис. 29-47. Плоды африканского растения *Narragorhutum*, представителя семейства кунжутных (*Pedaliaceae*), снабжены цепкими крючками, с помощью которых прицепляются к шерсти на ногах крупных млекопитающих и переносятся ими с места на место



Рис. 29-49. *Toxicodendron radicans* вырабатывает вторичный метаболит 3-пентадекандиенилкатехол, вызывающий зудящую сыпь на коже многих людей. Способность к синтезу этого спирта возникла у него, вероятно, в условиях отбора, производимого фитофагами. К счастью, это растение легко узнать по его характерным сложным листьям с тремя листочками

Рис. 29-48. Вторичные растительные метаболиты: синигрин из горчицы черной (*Brassica nigra*); калактин, сердечный гликозид из ваточника *Asclepias curassavica*; никотин табака *Nicotiana tabacum*, представителя пасленовых; кофеин кофеинного дерева (*Coffea arabica*) из семейства мареновых; теобромин, главный алкалоид кофе, чая (*Thea sinensis*) и какао (*Theobroma cacao*). Никотин, кофеин и теобромин — алкалоиды, представители разнообразного класса азотсодержащих циклических соединений, физиологически активных для позвоночных





А



Б



В



Г

Рис. 29-50. Некоторые растения, вырабатывающие галлюциногенные и лекарственные вещества. А. Мескалин из кактуса лофофора Вильямса (*Lophophora williamsii*) применяется на обрядовых церемониях многими группами индейцев северной Мексики и юга-запада США. Б. Тетрагидроканнабинол —

основное биологически активное вещество конопли (*Cannabis sativa*). В. Хиши, ценное лекарство для лечения и предупреждения малярии, добывается из тропических деревьев и кустарников рода *Sinchona*. Г. Кокаин, наркотик, которым недавно сильно злоупотребляли, получают из кокаинового куста

(*Erythroxylon coca*), выращиваемого на северо-западе Южной Америки. На фотографии изображена перуанка, собирающая листья этого растения. Вторичные метаболиты, вероятно, защищают его от насекомых-фитофагов, но физиологически активны также в отношении позвоночных, включая человека

Известны и более сложные защитные системы. Когда листья томата или картофеля повреждены, например колорадским жуком, концентрация ингибиторов — протениаз, блокирующих пищеварительные ферменты насекомого в контактирующих с воздухом тканях растений — быстро возрастает. Другие растения вырабатывают молекулы, близкие по структуре к гормонам насекомых или других фитофагов, и таким способом нарушают нормальный рост и развитие животных. Большой интерес для человека представляет сложное по строению вещество диосгенин, получаемое главным образом из дикого ямса, произрастающего в Мексике, и в меньших количествах также из индийского и китайского видов ямса. В химическом отношении диосгенин очень близок к известному химическому соединению 16-дегидропрегненолону (16D) — главному действующему началу многих пероральных противозачаточных средств. Дикий ямс раньше был основным сырьем для его производства. К сожалению,

он растет очень медленно и его природные запасы скоро могут иссякнуть. Исследователи в СССР, Эквадоре и других странах изучали возможности возделывания определенных видов паслена (*Solanum*), содержащих соласодин — вещество, которое легко превратить в 16D. Некоторые из этих растений уже выращиваются в коммерческих целях.

Выше уже говорилось, что в ходе коэволюции систем опыления каждый их тип появлялся не один, а, как правило, несколько раз. Возникшее в результате разнообразие способов переноса пыльцы чрезвычайно сильно расширило возможности дифференциации цветковых. Однако в случае биохимических особенностей этапы эволюции прослеживаются очень четко. Можно охарактеризовать с этой точки зрения целые семейства растений, показав их связь с главными группами насекомых-фитофагов. Не исключено, что эти биохимические связи играли ключевую роль в первоначальном успехе покрытосеменных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древнейшие ископаемые остатки покрытосеменных, доминирующей в настоящее время группы сосудистых растений, имеют возраст около 125 млн. лет (начало мелового периода). Примерно 80—90 млн. лет назад (поздний мел) они стали господствовать на всем земном шаре. Среди растительных остатков в отложениях этого времени можно определить многие современные семейства покрытосеменных и даже отдельные современные роды. Не исключено, что пыльцу покрытосеменных, существовавших более 125 млн. лет назад, мы не способны отличить от пыльцы голосеменных или спор папоротников, поэтому с уверенностью говорить о более раннем присутствии цветковых на планете, но, безусловно, эта группа несколько старше.

Покрытосеменные могли возникнуть на семиаридных возвышенностях и в сухих внутренних бассейнах запада Гондваны — суперконтинента, давшего начало Южной Америке и Африке. К тому времени, когда эти континенты полностью разделились (около 90 млн. лет назад), их климат существенно изменился, и покрытосеменные начали захватывать мировое господство. В числе возможных причин их успеха можно назвать различные адаптации, повышающие засухоустойчивость, а также возникновение эффективных и высокоспециализированных систем опыления.

Важнейший признак покрытосеменных — цветок, сыгравший важную роль в их эволюции. Плодолистик — продольно сложенная листоподобная структура, защищающая семязачатки (содержащие мегаспорангии), дифференцировалась на базальную расширенную часть — завязь, удлинённый столбик и улавливающее пыльцу рыльце. Тычинки также возникли от листоподобных образований или тонких разветвленных систем с терминальными спорангиями. Чашелистики — специализированные листья, защищающие цветок в бутоне. Лепестки у некоторых покрытосеменных — стерилизовавшиеся тычинки, принявшие на себя функцию привлечения насекомых, однако у других они произошли от чашелистиков. Спиральное расположение, многочисленность и раздельность частей цветка примитивных покрытосеменных сменялись у большинства современных форм мутувчатым расположением вполне определенного их числа и слиянием внутри одной или даже между разными мутувами.

Примеры специализированных семейств — Asteraceae (сложноцветные), у которых многочисленные высокоспециализированные цветки собраны в соцветие корзинку, функционирующее как единая, привлекающая насекомых структура, и Orchidaceae (орхидные) с причудливыми очертаниями частей билатерально-симметричного цветка, имеющего наиболее специализированную систему опыления.

Опыление насекомыми — одна из важнейших черт покрытосеменных; первыми его агентами могли быть жуки или подобные им животные. Смыкание краев плодолистика, вероятно, связано с защитой семязачатков от поедания опылителями. Более специализированные группы насекомых возникли позднее, коэволюционировав вместе с покрытосеменными; осы, мухи, дневные и ночные бабочки оставили свой след в морфологии цветка некоторых групп. Однако самые специализированные и постоянные «посетители» цветка — пчелы; они оказали, вероятно, наибольшее влияние на его эволюцию. Каждая группа посещающих цветок животных связана с особым набором его признаков, воздействующих на зрение и обоняние. Некоторые покрытосемен-

ные стали ветроопыляемыми и рассеивают большое количество мелкой, не слипающейся пыльцы; у них хорошо развитое, часто перистое рыльце, эффективно улавливающее ее из воздуха.

У растений, которые регулярно посещаются и опыляются животными, нуждающимися в энергетически богатой пище (например, колибри), цветки должны производить большое количество нектара, при этом скрывая и защищая его источники от других возможных посетителей с меньшими энергетическими потребностями, т. е. способных удовлетвориться нектаром одного цветка (или цветков одного растения) и малоэффективных в смысле перекрестного опыления. Опыление ветром не так надежно; при этом отдельные растения должны расти близко друг к другу крупными группами, тогда как насекомые, птицы и летучие мыши могут переносить пыльцу даже между цветками, разделенными большим расстоянием.

Плоды так же разнообразны, как и цветки, из которых они образуются. Их можно классифицировать как по морфологии и анатомии, так и по способам распространения. Плоды — это зрелые завязи, иногда с сохраняющимися при них другими частями цветка (ложные плоды). Простые плоды образуются из одного или нескольких соединенных плодолистиков, сборные — из свободных плодолистиков одного цветка, а соплодия — из плодолистиков нескольких (иногда многих) цветков. Вскрывающиеся плоды рассеивают семена растрескиваясь; нескрывающиеся — другим способом.

Переносимые ветром плоды или семена легкие, часто крылатые или с пучками волосков, что способствует их распространению. Некоторые плоды разбрасывают семена взрываясь. Многие плоды или семена разносятся водой; они должны быть плавучими и иметь водостойкие покровы. Другие распространяются животными, в основном позвоночными, и отличаются мясистым околоплодником, привлекающим своим вкусом и часто броским видом фитофагов. Некоторые плоды распространяются, прикрепляясь к покровам млекопитающих или к перьям птиц.

Третья причина успеха покрытосеменных и увеличения их разнообразия — биохимическая коэволюция. В некоторых группах цветковых выработалась способность образовывать вторичные метаболиты (например, алкалоиды), защищающие их от большинства фитофагов. Однако некоторые растительноядные формы (обычно с узкой пищевой специализацией) способны питаться этими растениями и постоянно сопутствуют им. При этом конкуренция с другими фитофагами исключена благодаря токсичности растений. Таким образом, коэволюция могла происходить ступенчато, и представляется вероятным, что ранние цветковые были защищены ядовитыми для животных веществами.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

ДРЕВНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ И ИХ ЦВЕТКИ

Archaeanthus linnenbergeri, единственный известный представитель вымершего семейства покрытосеменных, произрастал в середине мелового периода (90—95 млн. лет назад) на месте центрального Канзаса. В простиравшихся здесь субтропических прибрежных равнинах было много динозавров. Плотные цветки *Archaeanthus* имели удлиненную ось, несущую



А



В



Б



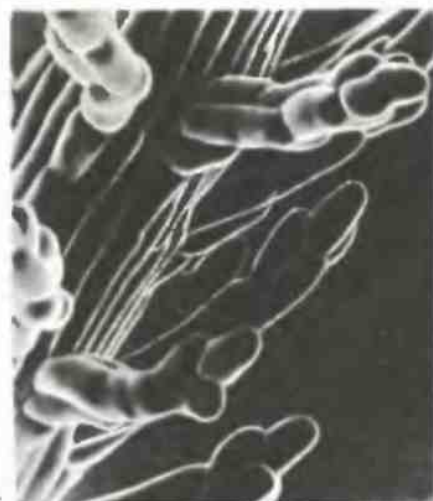
Г

щю 100—130 спирально расположенных листовок с 10—18 семенами в каждой. Околоцветник состоял из трех наружных частей и 6—9 внутренних; многочисленные тычинки шли по спирали. Вероятно, это было листопадное деревце или кустарник, морфологией цветка в общих чертах напоминающий современных представителей семейств, родственных магнолиевым (см. рис. 29-11). А — отпечаток репродуктивной оси; Б — ископаемый лист; В — реконструкция ветки с цветком; Г — реконструкция ветки с плодами. Реконструкции сделаны на основе работ Д. Дилкера из Университета Индианы; рисунки выполнены М. Роном. Тщательные исследования Дилкера и его учеников много дали для понимания природы ранних покрытосеменных и их цветка.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ

Рекомбинация генов различных особей в ходе полового воспроизводства создает разнообразие естественных популяций, придает им способность адаптироваться к изменениям окружающей среды путем постепенных эволюционных преобразований. Самоопыляющиеся растения имеют в этом смысле меньше возможностей. На заре истории цветковых во многих их семействах выработались механизмы, делающие перекрестное опыление обязательным даже при обоеполых цветках или одиодомности.



А 40 мкм



Б 100 мкм



В 40 мкм



Г 40 мкм

Среди современных видов известны два основных механизма, стимулирующие этот процесс. Чаще всего (например, у таких важных в хозяйственном отношении растений, как злаки и бобовые) судьба пыльцевого зерна определяется его собственным (гаплоидным) генотипом. Если в локусе несовместимости оно несет такой же ген, что и в соответствующем локусе у диплоидного рыльца и столбика, путь пыльцевой трубки закрывается. Если ген этого локуса у пыльцевого зерна не такой, как в ткани рыльца, оно нормально прорастает.

В иного рода системе, обнаруженной в семействах крестоцветных (Brassicaceae) и сложноцветных (Asteraceae), будущее пыльцы определяется генами производшего ее растения, а не отдельного зерна, т. е. соответствием диплоидных тканей обоих родителей. В обоих случаях возможность оплодотворения определяется сочетанием генов локуса несовместимости.

Хотя еще много предстоит узнать о физиологии этих механизмов, уже ясно, что они зависят от реакций «узнавания» между специфическими белками пыльцевых зерен и тканей рыльца или столбика. У злаков эта реакция часто

происходит на поверхности рыльца. На фотографии, сделанной с помощью сканирующего электронного микроскопа (А), показана часть рыльца ежи сборной (*Dactylis glomerata*). Оно покрыто многочисленными сосочками, каждый из которых способен уловить несколько пыльцевых зерен. На рис. Б можно видеть разрез стенки такого выроста у другого злака — ржи (*Secale cereale*) — в просвечивающем электронном микроскопе. Над кутикулой находятся еще два слоя, внутренний — из слизистых пектиновых веществ и наружный — белковый. Известно, что несовместимость проявляется, когда пыльцевая трубка соприкасается с наружным слоем или вскоре после этого. На двух других микрофотографиях (В, Г), сделанных с помощью флуоресцентного микроскопа, показаны рыльца лисохвоста (*Alopecurus pratensis*), окрашенные флуоресцентным красителем для выявления полисахарида клеточной стенки, называемого каллозой. На рис. В опыление совместимое (видно, как, проникнув в рыльце, трубка растет в направлении завязи), на рис. Г — несовместимое: после соприкосновения конца трубки с белковым слоем ее рост остановился, а внутренняя часть заполнилась каллозой, что означает «отторжение» пыльцевого зерна.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Alston, Ralph E., Billie L. Turner: Biochemical Systematics, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1963.

Несмотря на то что книга издана давно, она все еще дает хорошее представление о классах вторичных метаболитов.

Barth, Friedrich G.: Insect and Flowers. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1985.

Хорошо написанное введение в биологию опыления, рассматривающее многие открытия в этой области, сделанные в последнее время.

Batra, Suzanne W. T.: «Solitary Bees». Scientific American, February 1984, pages 120—127.

Большинство видов пчел одиночные; это наиболее специализированные и многочисленные опылители.

Bentley, Barbara, Thomas Elias (Eds.): The Biology of Nectaries. Columbia University Press, New York, 1983.

Книга дает много новой интересной информации о том, как функционируют цветковые и висцветковые нектарники.

Block, Eric: The Chemistry of Garlic and Onions». Scientific American, March 1985, pages 114—119.

Присутствие сернистых соединений определяет запах и лекарственные свойства лука и чеснока; в природе эти вещества, по-видимому, отпугивают фитофагов.

Crawford, Daniel J., David Giannasi: Plant Chemosystematics» Bio Science 32: 114—124, 1982.

Обзор данных по использованию микро- и макромолекул для лучшего понимания родственных связей растений.

Dilcher, David, William Crepet (Eds.): «Historical Perspectives of Angiosperm Evolution». Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 347—630, 1984.

Увлекательные статьи о современных исследованиях ранней

эволюции покрытосеменных, включающие описание *Archaeanthus* и многих других ископаемых цветковых.

Faegri, Knut, L. van der Pijl: The Principles of Pollination Ecology, 3rd ed., Pergamon Press, Inc., Elmford, M.Y. 1979.

Строго научное исследование всего мирового разнообразия систем опыления и их роли в экологии растений и животных.

Heywood, Vernon H. (Ed.): Flowering plants of the World. Mayflower books, Inc., New York, 1978.

Лучшее из имеющихся руководств по семействам цветковых растений; хорошо иллюстрированная, тщательно изданная книга, которую приятно взять в руки.

Lewis, Walter H., P. F. Elvin-Lewis: Medical Botany: Plants Affecting Man's Health. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1977.

Хорошо написанный обзор об опасных, лекарственных, съедобных или психотомиметических растениях.

Pijl, L. van der: Principles of Dispersal in Higher Plants. 2nd ed., Springer-Verlag, New York, 1972.

Небольшая, довольно специальная, но содержательная книга обо всем, что касается распространения плодов и семян.

Proctor, Michael, Peter Yeo: The Pollination of Flowers. Taplinger Publishing Co., Inc., New York, 1973.

Превосходное, хорошо иллюстрированное введение во все вопросы биологии опыления.

Real, Leslie (Ed.): Pollination Biology, Academic Press, New York, 1983.

Обширный и увлекательный обзор последних достижений быстро развивающейся области — биологии опыления.

Tyrrell, Esther Quesada, Robert A. Tyrrell: Hummingbirds: Their Life and Behavior, Crown Publishers, Inc., New York, 1985.

Отличная книга о колибри, этих красивых и высокоспециализированных опылителях.



Рис. 30-1. Охотники-собиратели в лесу конголезского типа в Центральной Африке. Мужчина только что поймал черепаху, а женщина несет домашнюю собаку. Люди, которым приходится добывать себе пищу таким способом, не имеют возможности строить города

Современный человек, т. е. вид *Homo sapiens*, существует по крайней мере 500 000 лет, причем уже приблизительно 150 000 лет в достаточно большом количестве. Как и все прочие организмы, он является продуктом длившейся не менее 3,5 млрд. лет эволюции. Наши непосредственные предки, австралопитеки (*Australopithecus*), впервые появились не позже 5 млн. лет назад, по-видимому, отделившись в Африке от эволюционной линии, давшей начало также шимпанзе и гориллам — нашим ближайшим современным сородичам. Австралопитеки были относительно мелкими обезьянами, часто передвигавшимися по земле на задних конечностях.

Более крупные существа, пользовавшиеся орудиями труда и относимые к роду *Homo*, т. е. первые люди, появились около 2 млн. лет назад. Вероятнее всего, они произошли от австралопитеков, но отличались гораздо большим объемом мозга, что, по-видимому, связано с использованием орудий, которое в свою очередь стимулировало его развитие. Древнейшие люди, вероятно, существовали главным образом за счет собирательства (искали плоды и семена, собирали съедобные побеги и листья, выкапывали корни), поедания падали и лишь изредка охоты. Пользоваться огнем они научились не позднее 1,4 млн. лет назад. По образу жизни такие люди, по-видимому, напоминали некоторые современные племена (рис. 30-1). Вид *Homo sapiens* появился в Африке около 500 000, а в Евразии — около 250 000 лет назад.

Крепко сложенные, коренастые неандертальцы, когда-то весьма многочисленные в Европе и Западной Азии, полностью исчезли около 34 000 лет назад. Их сменили люди современного типа, начавшие делать все более сложные орудия труда не только из камня, но и из кости и оленевых рогов, т. е. материалов, которые ранее для этого не употреблялись. Они были прекрасными охотниками в основном на крупных животных, стада которых паслись на заселенной ими местности. Эти люди научились покрывать стены пещер великолепными ритуальными рисунками. Так были заложены основы современного общества.

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ РЕВОЛЮЦИЯ

Зарождение земледелия

Современные люди, сменившие неандертальцев, вскоре расселились по всему земному шару. После своего появления в Европе и Западной Азии они колонизировали Сибирь, а



Рис. 30-2. Сбор (вверху) и провеивание (внизу) пшеницы (*Triticum*) в Тунисе, Северная Африка. Аналогичное возделывание этой культуры на мелких участках существовало в Средиземноморье в течение более 10 000 лет

затем (12 000 — 13 000 лет назад) достигли Северной Америки. Их миграция на восток происходила во время одного из периодов плейстоценового похолодания, когда были широко распространены лесостепи с крупными стадами травоядных животных. С расселением человека, по-видимому, связано вымирание многих их видов. Во всяком случае, интенсивное их истребление охотниками, крупные климатические изменения и исчезновение этих животных во многих частях земного шара совпадают во времени.

Около 18 000 лет назад ледники начали отступать, как это уже происходило 18 или 20 раз в течение предшествовавших 2 млн. лет. Леса распространились к северу Евразии и Северной Америки, а степи стали менее обширными, и численность связанных с ними крупных животных сократилась. В то время по всей Земле жило, по-видимому, не более 5 млн. человек. Им пришлось постепенно осваивать новые источники пищи. Некоторые племена обитали по морским побережьям, где пригодных в пищу животных местами было достаточно много, однако другие начали разводить растения, приобретая, таким образом, новый, более надежный источник питания.

Впервые мысль посеять семена, вероятно, явилась логическим следствием простого ряда событий. Например, дикорастущие, дающие съедобные зерна злаки были, выражаясь экологически, сорняками, т. е. легко заселяли открытые, нарушенные места или участки голой земли, где росло мало других видов, создающих им конкуренцию. Люди, регулярно собиравшие такие зерна, могли случайно рассыпать их около своей стоянки или сознательно посеять, создав таким образом более надежный источник пищи. Так появилось земледелие (рис. 30-2). В тех местах, где дикорастущих зерновых и бобовых было много, племена оседали надолго, со временем обучаясь увеличивать урожай за счет запасаания и посева семян, защиты полей от мышей, птиц и других вредителей, полива и удобрения.

Под влиянием возделывания постепенно менялись признаки окультуренных растений, так как люди отбирали для посева семена экземпляров с признаками, облегчающими сбор урожая, его хранение или использование. Например, у дикорастущей пшеницы и ее сородичей ось соцветия (рахис) легко разламывается, рассыпая зрелые зерна. У культурных видов пшеницы рахис прочный и семена сохраняются в колосе до уборки урожая. В природе это свойство препятствовало бы их распространению, зато оно облегчает сбор для использования в пищу и нового посева. С течением времени зерновые становились все более зависимыми от возделывающего их человека, а человек — от них.

Сельское хозяйство Старого Света

Одомашнивание животных и растений началось около 11 000 лет назад в области, известной под названием «Плодородный полумесяц» Восточного Средиземноморья и захватывающей часть современной территории Ливана, Сирии, Турции, Ирака и Ирана. Первыми культурными растениями были здесь, по-видимому, ячмень (*Hordeum vulgare*) и пшеница (*Triticum*), к которым вскоре прибавились чечевица (*Lens culinaris*) и горох (*Pisum sativum*) (рис. 30-3). Кроме них в этом регионе очень рано введены в культуру турецкий горох, или нут (*Cicer arietinum*), вика (*Vicia*), маслина (*Olea europaea*), финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*), гранат (*Punica granatum*) и виноград (*Vitis vinifera*). С давних времен практиковалось приготовление вина из винограда и пива из зерен. Очень рано стали выращивать лен (*Linum usitatissimum*), по-видимому, как ради семян (в Эфиопии его семена до сих пор употребляют в пищу), так и ради получения волокна, идущего на изготовление ткани для одежды.

Среди первых культурных видов зерновые служили основным источником углеводов, а бобовые — белков. Семена последних — богатейший растительный источник этих веществ, которые в свою очередь часто содержат много особых аминокислот, слабо представленных у злаков. Неудивительно поэтому, что с первых шагов земледелия бобовые повсеместно выращивались наряду с зерновыми. Из всех белков, потребляемых людьми во всем мире, около 70% дают растения и лишь около 30% — животные, причем 18% этого растительного белка приходится на долю бобовых, а около 70% — на зерновые, хотя содержание его в них меньше. Несмотря на такое соотношение, белки бобовых очень важны для рациона человека, и еще далеко не исчерпаны все возможности повышения питательной ценности этих растений с точки зрения их аминокислотного состава.

С течением времени техническая оснащенность земледелия растет. Например, специальные орудия для сбора и обра-



Рис. 30-3. Примеры первых растений, введенных в культуру на Ближнем Востоке: ячмень *Hordeum vulgare* (вверху) и горох *Pisum sativum* (внизу)



Рис. 30-4. Стада домашних животных, как эти каракульские овцы в Афганистане, когда становились слишком многочисленными, опустошали обширные территории Восточного Средиземноморья. Во многих местах некогда плодородные земли превратились в пустыни, где сохранились только колючие и ядовитые растения

ботки зерна, включая кремневые серпы, каменные жернова, ступы и пестики, применялись уже более 10 000 лет назад. Еще примерно через 2000 лет люди стали обжигать глиняные сосуды для хранения зерна. Одновременно с переходом к земледелию на Ближнем Востоке стали одомашнивать различных животных, в том числе собак (возможно, именно они первыми стали постоянно жить вместе с человеком), коз, овец, крупный рогатый скот и свиней. Лошади были приручены позднее в юго-западной Европе, кошки — в Египте, куры — в юго-восточной Азии; все эти животные быстро распространились с человеком по всему свету.

Где бы ни разводили травоядных, они питались дикорастущими или культурными растениями, давая «взамен» шерсть, кожу, молоко и др., а иногда и сами становясь пищей



Рис. 30-5. Соя (*Glycine max*) за какие-нибудь 50 лет стала одной из ведущих культур США. Это один из богатейших источников питания среди пищевых растений. Семена сои содержат 40—45% белка и 18% жиров и масел. На Востоке ее используют среди прочего для приготовления особого «творога» и соуса. Соя хорошо растет только в областях умеренного климата, и США производят более половины ее мирового урожая. Как и у многих бобовых, в корневых клубеньках этого растения живут азотфиксирующие бактерии, обеспечивающие его собственный рост и обогащающие усвояемым азотом почву. В США соя часто чередуется в севообороте с кукурузой, главным образом чтобы прервать циклы развития важнейших нематод и вредных насекомых, поражающих две эти важнейшие культуры



А

Рис. 30-6. Рис (*Oryza sativa*) составляет половину продовольствия, потребляемого почти 1,6 млрд. людей, и более четверти, потребляемого еще 400 млн. Его возделывают в течение по крайней мере 6000 лет; в настоящее время он занимает 145 млн. га, т. е. около 11%



Б

обрабатываемых земель мира. Из риса делают несколько видов алкогольных напитков, в том числе саке в Японии. Когда рисовые поля залиты водой, на них часто разводят рыбу, также используемую в пищу. С тех пор как в 1962 г. был организован Международный

институт исследований риса на Филиппинах, много сделано для улучшения этой культуры. А. Рисовые террасы. Б. Буйволы при обработке рисовых плантаций на острове Бали, Индонезия

своих хозяев. По мере увеличения народонаселения размеры стад этих животных настолько выросли, что они стали выгнать пастбища, что приводило к серьезным экологическим нарушениям (рис. 30-4). Во многих ближневосточных и других аридных областях вокруг Средиземного моря до сих пор продолжается избыточный выпас, и площади, занятые пустынями, непрерывно расширяются с момента создания крупных стад до наших дней.

Однако теперь люди обеспечены устойчивыми пищевыми ресурсами в виде одомашненных животных и культурных растений. Уже в течение 10 000 лет они могут сидеть на деревьях, а почти 4000 лет назад начали возникать города. Плодородные земли, способные поддерживать жизнь многих поколений, стали приобретаться в собственность, накапливаться и передаваться по наследству. Так мир разделился на сохраняющиеся до сих пор классы имущих и неимущих.

Зародившееся на Ближнем Востоке земледелие распространилось к северо-западу по большей части Европы и достигло Британии около 4000 лет до н. э. Одновременно оно независимо развивалось на других континентах. Имеются данные о появлении земледелия в субтропической части Китая (в бассейне Хуанхэ) примерно тогда же, что и на Ближнем Востоке. Здесь выращивались на зерно некоторые злаки, например просо, а затем к ним прибавился рис (*Oryza sativa*), ставший теперь одной из основных сельскохозяйственных культур в мире. Позднее он вытеснил просо на большей части области его бывшего возделывания. Соя (*Glycine max*) разводится в Китае не менее 3000 лет (рис. 30-5).

В других частях субтропической Азии развивалось земледелие, основанное на рисоводстве, выращивании различных бобовых и корнеплодов. Археологические находки говорят о возделывании риса в Таиланде около 10 000 лет назад,



Рис. 30-7. Хлопчатник (*Gossypium*) — одно из самых распространенных культурных растений, выращиваемых на волокно. По-видимому, он независимо окультурен в Африке и (или) Индии (в обеих областях выращивается один и тот же вид), в Мексике (другой вид) и на западе Южной Америки (третий вид). Хотя из хлопчатника несколько тысяч лет изготавливают одежду, лишь в прошлом веке он стал также важным источником пищевого масла. Сейчас по всему земному шару разводят полиплоидный хлопчатник из Нового Света; диплоидные виды Старого Света выращивают лишь местами на гораздо меньших площадях

однако необходимы дальнейшие исследования для уточнения этих данных. Влажные, дождливые условия тропиков обычно уничтожают большинство свидетельств, по которым археолог может проследить столь отдаленные от нас события. Некоторые животные были одомашнены в Азии в глубокой древности. Среди них буйвол, верблюд, куры, ставшие важными элементами местных систем земледелия.

В тропической Азии были окультурены манго (*Mangifera indica*) и различные цитрусовые (*Citrus* spp.); рис и сою начали выращивать ближе к северу. Таро (*Colocasia esculenta*) — очень важное пищевое растение тропической Азии, где его разводят ради крахмалистых клубней; *Xanthosoma* — родственная ему пищевая культура Нового Света. Таро и близкие роды, включая *Xanthosoma*, используют для получения маниоки, основного крахмалистого продукта на островах Тихого океана, включая Гавайские, куда эти растения завезены полинезийцами около 1500 лет назад.

К числу наиболее важных культурных растений, происходящих из тропической Азии, относится банан (*Musa × paradisiaca*); его плоды — основной продукт питания в тропиках, где потребляется две трети их общего мирового урожая. Крахмалистые сорта этого растения гораздо важнее здесь в качестве источника пищи, тогда как сладкие сорта более привычны жителям умеренных широт. У дикорастущих бананов крупные твердые семена; разводимые сорта, как и плоды многих культурных цитрусовых, бессемянные. Бананы попали в Африку около 2000 лет назад, а в Новый Свет вскоре после его открытия Колумбом.

В Африке земледелие также началось рано, но и здесь мало прямых указаний на время его зарождения. Во всяком случае на южной оконечности этого континента оно возникло по крайней мере на 5000 лет позже, чем в «Плодородном полумесяце». В Африке введены в культуру сорго (*Sorghum* spp.) и ряд просовых (*Pennisetum* spp., *Panicum* spp.), овощные растения, в частности окра (*Hibiscus esculentus*), различные корнеплоды, средь которых особое место занимает ямс (*Dioscorea* spp.), а также хлопчатник (*Gossypium*). Несколько дикорастущих видов последнего широко распространены преимущественно в областях с мягким климатом и сезонной засухой; польза их очевидна: длинные волоски семян можно легко использовать для прядения (рис. 30-7). Хлопковая ткань возрастом 4500 лет найдена в Индии. Семена этого растения используются для получения масла, а их жмыхи идут на корм скоту. Кофе (*Coffea arabica*) — еще одна культура африканского происхождения. Его стали разводить значительно позднее других перечисленных растений, но сейчас он приобрел большое экономическое значение.

Земледелие Нового Света

Развитие земледелия в Северной и Южной Америке шло параллельно. По-видимому, до 1492 г. ни одно культурное растение не было занесено сюда из Старого Света. Единственным домашним животным, которое привел в Северную Америку человек, мигрировавший через Берингов пролив, была собака. Это подтверждает большую роль собаки как сторожевого, охотничьего, пастушеского вида, а так же как источника мясной пищи, с чем может быть связано ее очень раннее одомашнивание. Уже говорилось, что это животное, вероятно, было первым, более или менее постоянно содержащимся человеком.

Первые окультуренные растения Северной Америки и Старого Света различны. Вместо пшеницы, ячменя и риса



Рис. 30-8. Кукуруза (*Zea mays*) — главная сельскохозяйственная культура США. Первоначально шла главным образом в пищу людям, теперь по всему миру это одно из важнейших кормовых растений. В США 80% урожая кукурузы скормливается скоту. Во времена Колумба ее выращивали от Канады до юга Южной Америки. Существует пять главных форм кукурузы: лопающаяся (попкорн), обыкновенная, мучнистая, сахарная и зубовидная. Последняя разновидность — основной продукт «кукурузного пояса» США, идущий главным образом на корм скоту

здесь освоили кукурузу (*Zea mays*; рис. 30-8), а вместо чечевицы, гороха и нута — фасоль обыкновенную (*Phaseolus vulgaris*) и лимскую (*Phaseolus lunatus*), а также арахис (*Arachis hypogaea*). Среди важных сельскохозяйственных растений Мексики были хлопчатник (*Gossypium* spp.), перец овощной (*Capsicum* spp.), томат (*Lycopersicon* spp.), табак (*Nicotiana tabacum*), какао (*Theobroma cacao*), дающее главную составную часть шоколада, ананас (*Ananas comosus*), тыква (*Cucurbita* spp.) и авокадо (*Persea americana*). Хлопчатник вошел в культуру в Старом и Новом Свете независимо, причем в разных центрах разведения использовались разные его виды. Выращивание его человеком в Мексике началось по крайней мере 4000 лет назад, а в Перу еще раньше. В Новом Свете он полиплоиден. Именно такой хлопчатник дал начало почти всем культурным сортам, выращиваемым теперь по всему миру. В Старом Свете его виды диплоидны. После открытия Америки Колумбом многие из здешних культурных растений были завезены в Европу, откуда распространились по другим континентам. Из этих культур не все были абсолютно новыми для европейцев, но некоторые из них, например хлопчатник, оказались лучше уже разводимых в Евразии форм и вскоре их вытеснили.

Самые ранние свидетельства существования земледелия в Мексике имеют возраст 9000 лет, но широкое распространение его здесь произошло, по-видимому, значительно позже. Имеющиеся данные наводят на мысль, что разводить растения начали не так рано, как в Евразии. Многие культуры, освоенные сначала в Мексике, распространились затем на



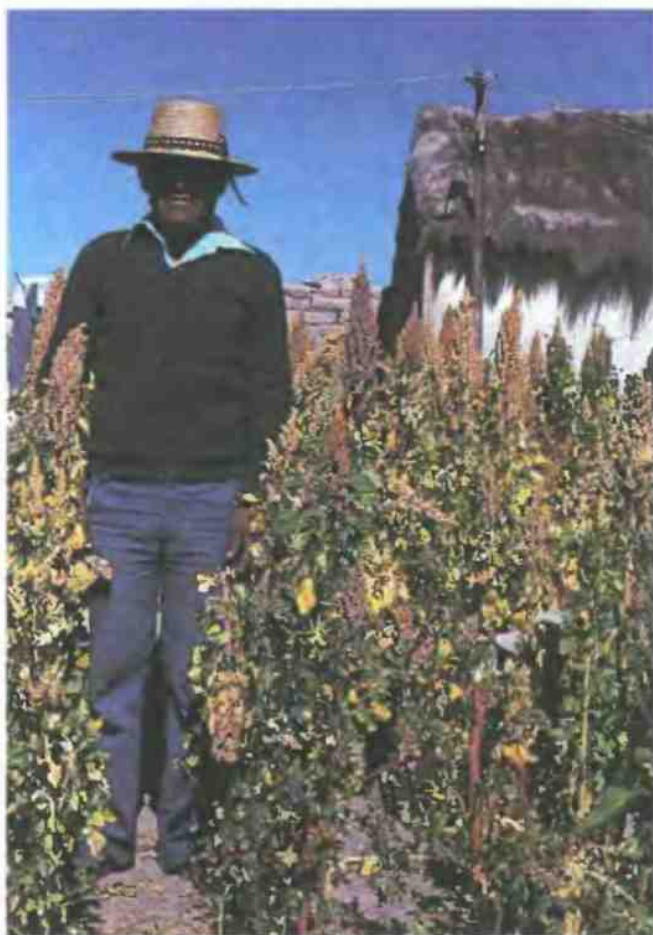
А



Б



В



Г

Рис. 30-9. Особая форма земледелия возникла в высокогорьях южноамериканских Анд. А. Возделанные поля в горах северо-западной Аргентины. Б. Поле картофеля (*Solanum tuberosum*) в Эквадоре. В селекции использована лишь малая доля имеющегося генетического разнообразия этой одной из важнейших мировых культур для ее улучшения. В. Три из четырех ведущих клубнеплодных культур Анд, выставленные для продажи на рынке в Тарме (Перу): картофель; анью, или настурция клубненосная (*Tropaeolum tuberosum*), и ульюка (*Ullucus tuberosus*). Последний вид, способный расти на большей высоте, чем картофель, образует крупные съедобные клубни и может стать полезной культурой в других частях земного шара. Четвертый обычный для Анд клубнеплод — ока, или кислица клубненосная (*Oxalis tuberosa*), выращиваемая также в небольших масштабах в Новой Зеландии и других местах. Клубни всех четырех растений фермеры Анд для удобства хранения высушивают замораживанием, Г. Квиноа (*Chenopodium*

quinoa) из семейства маревых (*Chenopodiaceae*) — важная зерновая культура Анд; показана плантация на севере Чили. В настоящее время проводятся ее испытания для расширения зоны возделывания