

БОТАНИКА

Учебник для вузов

Под редакцией *Г. П. Яковлева, М. Ю. Гончарова*

Издание 4-е, исправленное и дополненное

Санкт-Петербург
СпецЛит
2018

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. РАМН, доктор фармацевтических наук, профессор;
- Л. В. Аверьянов* — заведующий отделом Гербарий 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
Биоразнообразиие	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 положением 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>Cellulata</i>	314
Подимперия доядерные (предъядерные) организмы, или прокариоты — <i>Procaryota</i>	315
Царство архебактерии — <i>Archaeobacteria</i> , или <i>Archaeobacteriobionta</i> ...	317
Царство настоящие бактерии — <i>Bacteria</i> , или зубактерии — <i>Eubacteria</i> , или <i>Eubacteriobionta</i>	318
Грамотрицательные микроорганизмы	322
Подцарство оксифотобактерии — <i>Oxyphotobacteria</i> , <i>Oxyphotobacteriobionta</i>	322
Подцарство аноксифотобактерии — <i>Anoxyphotobacteria</i> , <i>Anoxyphotobacteriobionta</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>Eufirmicutobacteria</i> , <i>Eufirmicutobacteriobionta</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 — Amoebozoa	333
Царство слизевики, мицетозои — <i>Myxobionta, 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 заднежгутиковые — Opisthokonta	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 бластокладиомикоты — <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 — Heterokonta (Chromista) ..	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 фукофиты — <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 алвеолаты — Alveolata	466
Царство динобионты — <i>Dinobiontes</i>	466
Отдел динофитовые водоросли, динофиты, перидиней, динофлагелляты — <i>Dinophyta (= Dinoflagellata)</i>	466
Надцарство ризарии — Rhizaria	467

Царство церкозои — <i>Cercozoa</i>	467
Отдел плазмодиофоровые — <i>Plasmodiophoromycota</i>	467
Отдел хлорарахниофиты — <i>Chlorarachniophyta</i>	471
Надцарство хакробии — <i>Hacrobia</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 АРХЕПЛАСТИДЫ, ИЛИ РАСТЕНИЯ <i>ARCHAEPLASTIDA</i>, «НИЗШИЕ» (ТАЛЛОМНЫЕ) РАСТЕНИЯ	490
Царство глаукоцистобионты — <i>Glaucocystobiontes</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 (Viridiplantae)</i>	495
Отдел зеленые водоросли — <i>Chlorophyta (Chlorophycota)</i>	495
Высшие растения — <i>Streptophytina</i>	499
Отдел харовые водоросли — <i>Charophyta (Charophycota)</i>	499
Глава 12. ПОДЦАРСТВО ПОБЕГОВЫЕ РАСТЕНИЯ — <i>CORMOPHYTA</i>, ИЛИ <i>CORMOBIONTA</i>, 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>Anthocerotophyta</i>	511
Древнейшие сосудистые растения — <i>Protracheophyta</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>Isoëtopsida</i> Rolle	516
Порядок селлагинелловые — <i>Selaginellales</i>	517
Порядок полушниковые — <i>Isoëtales</i>	518
Отдел папоротниковидные, или папоротники — <i>Polypodiophyta</i> ...	519
Класс кладоксилловидные — <i>Cladoxylopsida</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 многожковые — <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>Liliales</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
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>Solanales</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

УСЛОВНЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

- АДФ — аденозиндифосфат
АМФ — аденозинмонофосфат
АТФ — аденозинтрифосфат
БАВ — биологически активное вещество
БАД — биологически активная добавка
выс. — высота
греч. — греческий
диам. — диаметр
дл. — длина
ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
др.-греч. — древнегреческий
иРНК — информационная рибонуклеиновая кислота
ИУК — индолилуксусная кислота
о. — остров
о-ва — острова
пн. — пар нуклеотидов
ПТВ — полярные тела веретена (деления)
ПЦР — полимеразная цепная реакция
РНК — рибонуклеиновая кислота
рРНК — рибосомная рибонуклеиновая кислота
тРНК — транспортная рибонуклеиновая кислота
УФИ — ультрафиолетовое излучение
ФАР — фотосинтетически активная радиация
ФПР — фотопериодическая реакция
цАМФ — циклический аденозинмонофосфат
ЭР — эндоплазматический ретикулум
APG — (*Angiosperm Phylogeny Group*) группа по филогении покрытосеменных
ETS — (*external transcribed spacer*) внешний транскрибируемый спейсер
ITS — (*internal transcribed spacer*) внутренний транскрибируемый спейсер
NTS — (*non-transcribed spacer*) нетранскрибируемый спейсер
CAM — (*crassulaceae acid metabolism*) кислотный метаболизм толстянковых (при фотосинтезе происходит разделение ассимиляции CO₂ и цикла Кальвина не в пространстве, как у C₄, а во времени)
s. l. — (*sensu lato*) в широком смысле
s. str. — (*sensu stricto*) в узком смысле
sect. — (*sectio*) секция
sp. — (*species*) вид

*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. Сознвая, 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 биологических наук, заведующий кафедрой высших растений МГУ Д. 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: yakovlevgp@yandex.ru.

Авторы

ИСТОРИЯ БОТАНИКИ В ДАТАХ

Около 300 лет до Рождества Христова написана «Естественная история растений» — первый, почти полностью сохранившийся до наших дней ботанический трактат ученика Аристотеля — Теофраста (371—286 гг. до Р. Х.). Его взгляды на природу растений и их классификацию оказывали влияние на развитие ботаники почти до XVIII в. К. Линней называл Теофраста «отцом ботаники».

I в. после Рождества Христова — вышел трактат древнегреческого врача Диоскорида «О лекарственных средствах», в котором впервые было описано около 600 видов растений, используемых преимущественно в медицине.

XIII в. — трактат «О растениях» — 7 книг из энциклопедии крупнейшего средневекового немецкого ученого Альберта Великого (1206—1280), провозвестника эпохи возрождения ботаники. Фундаментальная сводка содержит описания растений и их свойств, заимствованные в основном у древних.

XIV—XVI вв. — создание в Италии первых ботанических садов: Салерно (1309), Венеция (1333). Более известны академические и университетские ботанические сады в Голландии — Лейден (1587), во Франции — Монпелье (1593) и Страсбург (1619), в Англии — Оксфорд (1621), в Германии — Гейдельберг (1593), в Италии — Пиза (1533) и Болонья (1567). Первая кафедра ботаники была открыта в 1533 г. в Падуе (Италия).

Начало XVI в. — изобретение способа сохранения растений путем их сушки между листами бумаги (начало гербаризации растений) итальянским ученым Лучо (Лукой) Гини (1490—1556). Гербарий ученика Гини — Ж. Цибо (1532) хранится во Флоренции (Италия). В России старейшей считается гербарная коллекция из 73 образцов, собранных лейб-медиком Петра I Р. Арескиным (?—1715) в самом начале XVIII в. Эта коллекция хранится в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук.

XVI в. — начало возрождения ботаники; немецкие «отцы ботаники» описывают, зарисовывают с натуры растения местной флоры и составляют первые оригинальные «травники»: 1530—1536 — «Живые изображения растений» О. Брунфельса, 1539 — «Новый травник» И. Бока, 1542 — «История растений» Л. Фукса.

1578 г. — голландским ботаником К. Клузиусом был опубликован атлас изображений 221 вида грибов.

1583 г. — «16 книг о растениях» итальянца А. Чезальпино (Чезальпино) (1519—1603). Первая искусственная система растительного царства, оказавшая большое влияние на развитие систематики в долиннеевский период.

Около 1590 г. — изобретение микроскопа братьями Янсенами.

Конец XVI — начало XVII в. — создание первых специальных хранилищ гербаризированных растений — гербариев.

XVII—XIX вв. — активное изучение флоры «экзотических» стран. Это Эрнандес, Пизон, Маркграф (XVII в.) — Центральная и Южная Америка; Слосан (XVII в.) — Вест-Индия; Румпф (XVII в.) — Молуккские о-ва (Индонезия); Бойм, Кемпфер, Кеннингем (XVII в.), Шерард (XVII—XVIII вв.) — Индия и Китай; Линней — Лапландия; Бергиус, Коммерсон, Адансон (XVIII в.), Дефонтен (XVIII—XIX вв.) — Африка; И. Гмелин, Паллас (XVIII в.) — Сибирь; Крашенинников (XVIII в.) — Камчатка; Биберштейн (XIX в.) — Крым, Кавказ; Гумбольдт и Бонплан (XVIII—XIX вв.) — Америка; Буассье (XIX в.) — страны Востока (Юго-Западная Азия); Бэнкс (XVIII в.), Браун (XIX в.) — Австралия; Карелин, Кирилов (XIX в.) — Алтай, Казахстан; Турчанинов (XIX в.) — Забайкалье; Леддур, Мейер, Бунге (XIX в.) — Алтай.

1629 г. — опыты голландского естествоиспытателя Я. ван Гельмонта (1577—1644) по корневому питанию растений. Первая работа в области физиологии растений.

Середина XVII в. — немецкий натуралист и философ И. Юнг (1587—1657) закладывает основы описательной морфологии растений.

1665 г. — открытие клеточного строения организмов английским естествоиспытателем Р. Гуком (1635—1703).

1675 г. — «Анатомия растений» М. Мальпиги (1628—1694).

1680 г. — голландский естествоиспытатель А. ван Левенгук описывает дрожжевые клетки. Эту дату связывают с открытием мира микроорганизмов.

1682 г. — «Анатомия растений» Н. Грю (1641—1711).

1683 г. — первое описание инфузорий и бактерий голландцем А. ван Левенгуком (1632—1723).

1686—1704 гг. — публикация «Истории растений» английского биолога Д. Рея (1627—1705), первое научное определение вида у растений. Описано 18 600 видов, введено деление растений на однодольные и двудольные.

1694 г. — в Париже опубликованы «Элементы ботаники» Ж. Турнефора (1656—1708). При классификации растений впервые использованы четыре систематические категории: класс, секция (близко к понятию отряда в зоологии), род и вид. Введено научное понятие рода.

1694 г. — экспериментальное доказательство пола у растений немецким ботаником и врачом Р. Камерариусом (1665—1721). Первая работа в области эмбриологии растений.

1709 г. — вышла книга «Растения, погребенные потопом» швейцарского ученого И. Шейхцера (1672—1733). Заложены основы палеоботаники.

1714 г. — создание «Аптекарского огорода», позднее Ботанического сада и Ботанического института (ныне единое учреждение — Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге) (рис. 1).

1727 г. — работы английского естествоиспытателя С. Гейлса (1677—1761) по корневому питанию растений.

1735 г. — «Система природы» К. Линнея (1707—1778) — венец искусственных систем в систематике растений.



Рис. 1. Первое ботаническое учреждение — «Садъ Ея Величества» в России на карте Петербурга 1725 г.

1749—1788 гг. — «Естественная история» французского естествоиспытателя Ж. Бюффона (1707—1788). Научные доказательства изменчивости видов.

1753 г. — «Виды растений» К. Линнея. Введение бинарной номенклатуры у растений. День выхода этого сочинения — 1 мая 1753 г. — стал исходной датой при определении приоритета в описании новых видов растений.

Середина XVIII в. — «Лестница существ» швейцарского натуралиста Ш. Бюнна (1720—1793): неорганические тела — растения — животные — человек.

Вторая половина XVIII в. — работы немецкого ботаника И. Гедвига (1730—1799). Заложены основы науки о мхах — бриологии.

1756—1760 гг. — первые опыты по гибридизации растений немецкого ученого И. Кельрейтера (1733—1806).

1763 г. — «Естественные семейства растений» французского естествоиспытателя М. Адансона (1727—1806), первая естественная система растений. Постулат одинаковой значимости всех признаков для классификации (принцип Адансона) используется до настоящего времени в ряде подходов к классификации растений.

1763 г. — немецкий натуралист О. Мюнхгаузен предлагает создать «промежуточное царство» (Regnum Intermedium), объединяющее грибы и «полипы» (губки).

1774 г. — первые опыты по фотосинтезу английского ученого Д. Пристли (1733—1804). Открытие выделения кислорода растениями.

1779 г. — открытие фотосинтеза голландским естествоиспытателем Я. Ингенхаузом (1730—1799).

1782 г. — работа швейцарского ученого Ж. Сенебье (1742—1809) по изучению воздушного питания растений. Введение понятия «физиология растений» (1791).

1789 г. — «Роды растений» французского ботаника А. Жюссье (1748—1836), революционная работа, положившая конец созданию искусственных систем в ботанике. Впервые намечено 100 естественных семейств, большинство из которых сохранилось в науке до нашего времени.

1789—1814 гг. — работы шведского ученого А.-Э. Ахариуса (1757—1819), основателя лишенологии. Русский термин «лишайник» был предложен А. Н. Бекетовым в 1860 г.

1790 г. — «Опыт объяснения метаморфоза растений» И. Гёте (1749—1832), великого немецкого поэта и естествоиспытателя. Научное обоснование идеи единства и видоизменения органов растений. Заложены основы сравнительной морфологии. Термин «морфология» введен Гёте в 1817 г.

1793 г. — опыт перекрестного опыления растений с помощью насекомых немецким ботаником Х. Шпренгелем (1750—1816). Заложены основы антропоэкологии растений.

1795 г. — французский врач Ж.-Ж. Поле впервые употребляет термин «микология».

Начало XIX в. — работы немецкого естествоиспытателя А. Гумбольдта (1769—1859), заложившие основы географии растений.

1801 г. — голландский ботаник Х. Г. Персон в труде «Synopsis methodica fungorum» разрабатывает обширную и подробную систему грибов. Названия видов гастеромицетов, ржавчинных и головневых грибов, принятые в «Synopsis...», консервируются согласно номенклатурному кодексу против всех более ранних не принимавшихся Х. Г. Персоном синонимов.

1804 г. — швейцарский химик и физиолог растений Н.-Т. Соссюр (1767—1845) разработал основы теории дыхания растений и показал роль углекислого газа и участие воды в процессе фотосинтеза.

1809 г. — первая эволюционная теория французского естествоиспытателя Ж.-Б. Ламарка (1744—1829).

1813 г. — «Элементарная теория ботаники» швейцарского ботаника О. Декандоля (Огюстен Пирам) (1778—1841). По его системе составлялись флористические сводки на протяжении целого века, многие таксоны, им установленные, сохранились в ботанике до наших дней. В монументальном многотомном труде, начатом О. Декандолом (продолженном его сыном Альфонсом и внуком Казимиром Декандолями), — «Введение в естественную систему растительного мира» (1818—1874), описано около 75 000 видов растений.

1816 г. — немецкий ботаник Х. Н. Эзенбек устанавливает царство грибов — Regnum Mycetoideum.

1821 г. — шведский ботаник Э. Фриз публикует первую часть работы «Systema mycologicum». Последующие части были опубликованы в 1822, 1828 г. (Elenchus) и 1832 г. (Index). Названия видов гименомицетов, принятые в «Systema mycologicum», консервируются согласно номенклатурному кодексу против всех более ранних, не принимавшихся Фризом синонимов.

1822 г. — открытие осмоса французским исследователем Г. Дютроше (1766—1847). Открытие метода мацерации тканей.

1823 г. — «Основы общей географии растений» датского ботаника И. Скоу, положившего начало флористическому районированию земного шара. Продолжение этих работ у А. Декандоля и немецкого ботаника А. Шимпера (1856—1901).

1825 г. — английский ботаник Р. Броун (1773—1858) установил основные различия между голосеменными и покрытосеменными растениями.

1828—1837 гг. — «История ископаемых растений» французского ботаника А. Броньяра (1801—1876); создание палеоботаники.

1800—1850-е гг. — работы швейцарских ученых — отца (1785—1859) и сына (1813—1901) Агардов — в области изучения водорослей; оформляется наука альгология.

1829—1833 гг. — выход в свет предтечи «Флоры России» — 4-томной «Флоры Алтая», авторами которой явились крупнейшие ботаники: К. Ф. Ледебур (1785—1851), К. А. Мейер (1795—1855) и А. А. Бунге (1803—1890). Второй раз издавать полную сводку по «Флоре Алтая» решились лишь в 2005 г., благодаря инициативе и непосредственному участию выдающегося российского ботаника Р. В. Камелина (1938—2016).

1831 г. — открытие клеточного ядра английским ботаником Р. Броуном (1773—1858).

1835 г. — обнаружено деление клеток у растений, введен термин «протоплазма» (1846) Г. фон Модем (1805—1872).

1836 г. — отечественным ботаником Н. А. Вейнманом опубликована первая в России обширная (1000 видов) «флора грибов», посвященная гименомицетам и гастеромицетам окрестностей Санкт-Петербурга. Более 100 видов были описаны как новые для науки.

1838 г. — немецкий протозоолог Х. Эренберг выпускает фундаментальный труд «Наливочные животные как совершенные организмы», в котором детально описывает множество одноклеточных объектов, среди них и ботанические — *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Euglena*, *Peridinium*, *Synura*.

1838 г. — обоснование клеточной теории немецкими учеными — ботаником М. Шлейденом (1804—1881) и зоологом Т. Шванном (1810—1882).

1840 г. — опубликован труд немецкого агрохимика Ю. фон Либиха (1803—1873) «Питание растений минеральными веществами. Опровержение теории гумуса». Установлено, что в питании растений основу составляют неорганические вещества почвы и углекислый газ воздуха.

1846 г. — французский ботаник Ж. Левейе вводит термин «базидия» для экзогенного спороношения гименомицетов.

1849—1851 гг. — открытие и обоснование понятия гомологии при смене поколений у высших растений немецким ученым В. Гофмейстером (1824—1877).

1855 г. — «Основания географии растений» швейцарского ученого А. Декандоля (Альфонс Декандоль) (1806—1893). Фитогеография (география растений) становится наукой, использующей количественные характеристики.

1855 г. — сформулирован постулат немецкого исследователя Р. Вирхова (1821—1902) — «каждая клетка — от клетки». Клеточная теория приобретает современное «звучание».

1856 г. — отечественный ботаник Л. С. Ценковский публикует докторскую диссертацию «О низших водорослях и инфузориях», в которой обосновывает филогенетическое родство ряда групп простейших животных и низших растений.

1857—1865 гг. — публикация трехтомного издания «*Selecta fungorum carologia*» братьями Л. Р. Тюланом и Ш. Тюланом, где раскрывается явление плеоморфизма грибов.

1858 г. — теория немецкого исследователя Г. фон Негели (1817—1891) о мицеллярной структуре протоплазмы.

1859 г. — «Происхождение видов» Ч. Дарвина (1809—1882). Заложены научные основы современной теории эволюции.

1859 г. — немецкий миколог А. де Бари вскрывает протозойную природу миксомицетов и вводит название *Mycetozoa* (в памяти потомков сохранилась его фраза «*Mycetozoa* — вот как следует их называть»).

1860 и последующие годы — изучение фотосинтеза немецким физиологом растений Ю. Саксом (1832—1897) с использованием водных культур растений. Крахмал как продукт фотосинтеза.

1860 г. — опыты одного из основателей микробиологии — Л. Пастера (1822—1895), показавшие несостоятельность теории самозарождения жизни.

1861 г. — немецкий миколог А. де Бари публикует «Исследование о болезни картофеля», где подробно описывает биологию и морфологию возбудителя, а также устанавливает для него новый род — *Phytophthora*.

1861 г. — британский естествоиспытатель Дж. Хогг устанавливает царство *Protoctista*.

1862—1883 гг. — капитальный труд «Роды растений» английских ботаников Д. Бентама (1800—1884) и Д. Гукера (1817—1911) — последняя по времени создания и наиболее значимая естественная система растений.

1864 г. — первая попытка создания генеалогической системы высших растений немецким ботаником А. Брауном (1805—1877).

1865 г. — «Опыты над растительными гибридами» Г. Менделя (1822—1884). Сформулированы главнейшие законы наследования признаков (позднее названы *законами Менделя*), составившие основу генетики.

1865 г. — немецкий миколог А. де Бари описывает полный цикл развития возбудителя хлебной ржавчины (*Puccinia graminis*) и устанавливает явление разнохозяйственности ржавчинных грибов.

1866 г. — биогенетический закон развития Э. Геккеля (1834—1919): филогенез отраженно повторяется в онтогенезе. Позднее он получил название *закон Геккеля — Мюллера*.

1866 г. — немецкий естествоиспытатель Э. Геккель устанавливает царство *Protista*.

1872 г. — «Растительность земного шара» немецкого географа растений Г. Гризебаха (1814—1879). Заложены основы геоботаники (фитоценологии).

1874 г. — И. Д. Чистяков (1843—1877) описал ряд фаз митоза в спорах плаунов. Полное описание митоза у растений осуществлено в 1876—1879 гг. немецким исследователем Э. Страсбургером (1844—1912).

1876 г. — французский исследователь Л. Пастер открывает причинную связь между брожением и дрожжами. Вышедший в этом году труд «*Etudes sur la biere*» («Очерки о пиве») является одним из основополагающих микробиологических трудов. Одна из дефиниций этого труда «брожение есть жизнь без воздуха» стала широко известной.

1877 г. — русский миколог М. С. Воронин выпускает книгу «Организм, причиняющий капустным растениям болезнь, известную под названием килы», где описывает род *Plasmodiophora* и впервые описывает существенные особенности морфологии и жизненного цикла этого плазмодиального паразита.

1877 г. — изучение осмотических явлений в живой клетке немецким физиологом растений В. Пфедфером (1845—1920).

1879 г. — отечественный ботаник Ф. М. Каменский описывает монотропидную микоризу без введения самого термина.

1882—1884 гг. — «Физиологическая анатомия растений» австрийского ученого Г. Габерландта (1854—1944), первая современная классификация растительных тканей, основанная на их функциях.

1882—1931 гг. — итальянский ботаник П. А. Саккардо (умер в 1920 г.) издает капитальный многотомный труд (25 томов) «*Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum*» («Каталог грибов»), в котором дается описание 32 000 видов.

1884 г. — «Сравнительная морфология и биология грибов и бактерий» немецкого миколога Г. де Бари (1831—1888) — одна из основополагающих работ по микологии.

1884 г. — датский бактериолог Х. Грам (1853—1938) открыл способ окраски клеток бактерий (окраска по Граму).

1884 г. — открытие слияния ядер при оплодотворении у цветковых растений Э. Страсбургером (1844—1912).

1885 г. — немецкий ботаник А. Б. Франк вводит термин «микориза» и дает описание эктотрофной микоризы.

1885—1886 гг. — Г. Хельригель, Г. Вильфарт и другие доказывают, что фиксация азота в бобовых растениях коррелирует с образованием корневых клубеньков, которое зависит от инфекции, вызываемой почвенными бактериями.

1887 г. — Т. Бовери (1862—1915) охарактеризовал ход мейоза.

1887 г. — начало издания многотомного труда: «Die natürlichen Pflanzenfamilien» немецких ботаников А. Энглера (1844—1930) и К. Прантля (1849—1893). Это крупнейшее издание в области систематики растений всех времен. Система Энглера использовалась ботаниками до 80-х гг. XX в.

1888 г. — М. Бейеринк (1851—1931) выделяет чистую культуру из корневых клубеньков бобовых растений.

1892 г. — русский микробиолог Д. И. Ивановский (1864—1920) открыл вирус табачной мозаики. Термин «вирус» введен в 1898 г. голландским ученым М. Бейеринком.

1893 г. — сформулирована эвантиевая (эвантовая) гипотеза происхождения цветка американским ботаником Ч. Бесси (1845—1915). В 1896 г. эти же воззрения независимо были высказаны немецким ботаником Г. Галлиром (1868—1932).

1893 г. — бельгийский ученый Л. Долло (1857—1931) обосновывает положение о необратимости биологической эволюции, позднее получившее название *правила Долло*.

1893 г. — русский ботаник С. И. Коржинский (1861—1900) обосновывает морфолого-географический метод в систематике растений, детально разработанный в 1898 г. австрийским ботаником Р. Веттштейном (1863—1931).

1894 г. — в России при Ученом комитете Министерства земледелия и государственных имуществ создается Бюро прикладной ботаники. Первоначально его возглавлял А. Ф. Баталин (1847—1896), позднее — Р. Э. Регель (1867—1920). С 1924 г. на базе Бюро организован Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (ныне — Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова).

1894 г. — выход в свет первого издания учебника Э. Страсбургера «Ботаника».

1895 г. — «Экологическая география растений» датского ботаника И. Варминга (1841—1924). Заложены основы современной экологии растений.

1897 г. — выходит первое дидактически разработанное учебное пособие по микологии «Краткий очерк микологии» И. П. Бородина.

1898 г. — открытие двойного оплодотворения у покрытосеменных растений русским ботаником С. Г. Навашиным (1857—1930).

1900 г. — повторное открытие законов наследственности Менделя Э. Чермаком (1871—1962), К. Коренсом (1864—1933) и Г. де Фризом (1848—1935).

1901 г. — разработка теории мутаций Г. де Фризом.

1901 г. — Министерством земледелия на основе фитопатологической лаборатории Императорского ботанического сада в Санкт-Петербурге была учреждена Центральная фитопатологическая станция, которую возглавил А. А. Ячевский. Впоследствии фундаментальное направление исследований, начатых этим учреждением, развивалось в стенах Ботанического института им. В. Л. Комарова, а прикладное — Всероссийского института защиты растений (ВИЗР).

1902 г. — изложение теории симбиогенеза (пластиды как потомки цианобактерий) К. Мережковским (1855—1921). Ранее в 1883 г. сходные взгляды высказывали А. Шимпер и Ф. Шмитц.

1904 г. — американский исследователь А. Блексли открывает явление гетероталлизма у муконовых грибов.

1907 г. (и позднее) — разработка псевдантовой (псевдантиевой) гипотезы происхождения цветка австрийским ботаником Р. Веттштейном (1863—1931) и его последователями.

1907 г. — разработка эвантиевой теории цветка (в более широком смысле стробилиарной теории) Н. Арбером и Д. Паркином.

1910 г. — открытие хромосом американским генетиком Т. Морганом (1866—1945).

1912 г. — разработка русским ботаником В. Л. Комаровым (1869—1945) представлений о виде-расе, позднее использованных при работе над «Флорой СССР».

1912 г. — создание отечественным микологом А. С. Бондарцевым первого отечественного фитопатологического руководства «Грибные болезни культурных растений и меры борьбы с ними. (Поле. — Огород. — Сад)». Книга выдержала 2 издания (в 1927 и 1931 г.).

1913 г. — выдвижение американским зоологом и экологом В. Шелфордом (1877—1968) основного положения закона толерантности, получившего позднее название *правила Шелфорда*. Вместе с законом Либиха объединяются в принцип лимитирующих факторов.

1913 г. — выяснение структуры хлорофилла группой немецкого химика Р. Вильштедтера (1872—1942).

1915 г. — изложение русским ботаником В. Н. Сукачевым (1880—1967) основных направлений и методов геоботаники (фитоценологии).

1915—1917 гг. — В. Творт и Ф. Герель описывают вирусы бактерий (бактериофаги).

1916 г. — «Эволюция путем гибридизации» голландского ботаника Я. Лотси (1867—1931).

1917 г. — шотландский зоолог д'Арси Уэнтворт Томпсон (Thompson D'Arcy Wentworth) публикует работу «О росте и форме», в которой излагает математические представления о формообразовании.

1920 г. — Н. И. Вавилов (1887—1943) формулирует закон гомологических рядов.

1920 г. — работа американских исследователей В. В. Гарнера (1875—1941) и Г. А. Алларда (1880—1963) о значении света в детерминации процессов развития растения.

1922 г. — работы шведского эколога Г. Турессона (1892—1970) в области экологии вида. Установлено существование у растений наследственно закрепленных форм — экотипов.

1922 г. — сформулирована гипотеза дрейфа материков немецким географом А. Вегенером (1880—1939), заложена основа современной теории тектоники плит, важной для формирования многих положений географии растений.

1922 г. — немецкий исследователь Х. Книп открывает явление тетраполярного гетероталлизма у *Aleurodiscus* из базидиомицетов.

1924 г. — «Происхождение жизни» А. И. Опарина (1894—1980). Впервые сформулирована естественнонаучная теория возникновения жизни на Земле. Независимо сходные представления изложены в 1929 г. английским ученым Дж. Холдейном (1892—1964).

1925 г. — французский биолог Э. Шеттон с помощью светового микроскопа установил различия между прокариотической и эукариотической клеткой.

1925 г. — отечественные биологи Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов докладывают, а затем публикуют результаты первого в мире экспериментального исследования радиационного мутагенеза у низших грибов.

1926 г. — открытие голландским исследователем Ф. Вентом (1863—1935) специфических гормонов роста — ауксинов.

1926 г. — «Биосфера» В. И. Вернадского (1863—1945).

1926 г. — работа отечественного генетика С. С. Четверикова (1880—1958) по обобщению биолого-генетических основ микроэволюции.

1926—1928 гг. — первые публикации отечественного фитогеографа М. Г. Попова (1891—1955), разработавшего оригинальную гипотезу формирования флоры путем «сверхгибридизации».

1928 г. — публикация основной работы швейцарского геоботаника А. Бранун-Бланке (1884—1980), где сформулирован флористический подход к изучению растительности.

1929 г. — датский ботаник К. Раункиер (1860—1938) создает одну из самых популярных экологических классификаций жизненных форм растений.

1930 г. — создание Э. Мюнхом теории флоэмного транспорта.

1930 г. — теломная теория происхождения органов сосудистых растений немецкого систематика и эволюциониста В. Циммермана (1892—1980).

1930 г. — исследования физиолога растений М. Х. Чайлахяна (1902—1991) по гормональному контролю роста и развития растений.

1931—1933 гг. — Э. Руска (1907—1988) сконструировал электронный микроскоп. Нобелевская премия 1986 г. совместно с Г. Бинингом и Г. Рорером.

1933 г. — Ф. Зернике изобретает фазово-контрастный микроскоп; его изготавливает фирма «Carl Zeiss», «Jena» (около 1946 г.). Нобелевская премия 1953 г.

1933 г. — новая теория биологического окисления немецкого ученого Г. Виланда (1877—1957). Независимо и ранее разрабатывалась в России В. И. Палладиным (1859—1922).

1934 г. — Г. Ф. Гаузе разработана концепция ниш сосуществования организмов.

1934—1964 гг. — выходит 30-томное издание «Флоры СССР», крупнейшей сводки такого рода. В ней охарактеризовано около 18 000 видов растений, произрастающих на территории СССР.

1935 г. — разработка английским геоботаником А. Тенсли (1871—1955) понятия экосистемы. Начало работ в 20-х гг. XX в.

1935 г. — кристаллизация вируса табачной мозаики американским вирусологом У. Стенли (1904—1971).

1937 г. — установление английским биохимиком Х. Кребсом (1900—1981) цикла превращений в организме органических кислот (цикл Кребса). Нобелевская премия 1953 г.

1937 г. — изучение фотосинтеза английским биохимиком Р. Хиллом. Фототлиз воды с помощью изолированных хлоропластов.

1937—1943 гг. — «Сравнительная морфология высших растений» немецкого ботаника В. Тролля (1897—1978).

1938 г. — обобщающая публикация А. Фрей-Висслинга «Субмикроскопическая морфология протоплазмы и ее производных».

1938—1947 гг. — исследования по цитогенетической биосистематике и эволюционным преобразованиям у сосудистых растений, осуществленные Э. Б. Бабкоком и Дж. Стеббинсом.

1939 г. — разработка теории климакса растительных сообществ американским ботаником Ф. Клементсом (1874—1945).

1940 г. — теория циклического старения и омоложения растений, сформулированная российским ботаником Н. П. Кренке (1892—1939).

Начало 1940-х гг. — селекционные работы под руководством американского селекционера, лауреата Нобелевской премии мира за 1970 г. (борьба с голодом) Н. Борлоуга (1914—2009) по созданию новых высокопродуктивных линий пшеницы — начало «зеленой революции» в мировом сельском хозяйстве. Работы проводились в Мексике.

1940-е гг. — разработка Ф. Уайтом, П. Нобе и Р. Готре метода культуры изолированных органов и тканей растений на питательных средах — жидкой и твердой. В 1958 г. Ф. Стьюард и в 1964 г. Р. Г. Бутенко (1920—2004) получили методом культуры изолированных клеток целое растение — регенерант.

1942 г. — в работе «Эволюция. Современный синтез» Дж. Хаксли (1887—1975) изложены основы синтетической теории эволюции.

1943—1944 гг. — американские исследователи О. Эвери, К. Мак-Леод и М. Мак-Карти установили генетическую активность ДНК, благодаря которой изолированная ДНК встраивается в геном бактерий, изменяя их фенотип.

1947—1949 гг. — В. Боннер, Й. Боннер и М. Томас открыли САМ-метаболизм у растений.

1950 г. — выход книги немецкого энтомолога В. Хеннига, в которой провозглашалось создание науки о реконструкции филогенеза — кладистики.

1950 г. — монументальная итоговая сводка анатомических данных по всем крупным таксонам «Анатомия двудольных» английских ботаников К. Меткафа и Л. Чока. «Анатомия однодольных» опубликована в 1960 г.

1952 г. — Ирэнэ Мантон установила структуру ундулиподиев эукариот (9 + 2), что отличает их от структуры жгутиков прокариот.

1953 г. — первый абиогенный синтез аминокислот, осуществленный американским биохимиком С. Миллером (1930—2007).

1953 г. — выяснение строения и создание модели ДНК американским биологом Дж. Уотсоном (р. 1928) и английским генетиком Ф. Криком (1916—2004).

1953 г. — отечественным микологом А. С. Бондарцевым опубликовано руководство «Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа» (объем — 1000 с.), являющееся первой отечественной обработкой *Polyporaceae*, не превзойденной в мировом масштабе по полноте описания внутривидового полиморфизма.

Середина 1950-х гг. — получение американским генетиком Дж. О'Марой с помощью мутагенного алкалоида колхицина гибрида пшеницы и ржи — трикале, у которого сочетались высокая урожайность и неприхотливость.

1954—1966 гг. — осуществление ряда работ, приведших к открытию C_4 -фотосинтеза.

1956 г. — создание «Геоботанической карты СССР» в масштабе 1 : 000 000 коллективом российских геоботаников под руководством Е. М. Лавренко (1900—1987) и В. Б. Сочавы (1905—1978).

1957 г. — американский биохимик М. Кальвин (1911—1997) открыл цикл темновых реакций в фотосинтезе (цикл Кальвина). Нобелевская премия по химии за 1961 г.

1959 г. — вышел в свет первый том «Полевой геоботаники» (к настоящему времени издано 5 томов). Это крупнейшее руководство в практической работе российских геоботаников при изучении растительности.

1958 г. — британский биолог Ф. Крик формулирует «центральную догму молекулярной биологии», согласно которой последовательность аминокислот (следовательно, структура и функция белков) задается нуклеотидной последовательностью ДНК.

1960 г. — американским микологом Ф. Спарроу опубликовано фундаментальное руководство по водным жгутиковым грибам «*Aquatic Phycomycetes*» (1186 с.), непревзойденное по качеству морфологической проработки и иллюстративного материала.

1960 г. — канадским микробиологом Р. Станиером и американским биохимиком К. ван Нилом было предложено растения, животные и грибы объединить в надцарство эукариоты (*Eukarya*), а для дробянок создать надцарство прокариоты (*Prokarya*).

1960—1990-е гг. — разработка трех альтернативных систем цветковых растений А. Л. Тахтаджяном (1910—2009), А. Кронквистом (1919—1992) и Р. Торном (1920—2015).

1960—1963 гг. — теория гонофилла английского ботаника Р. Мелвилла.
1961 г. — подтверждение Ф. Криком, Л. Барнетом, С. Бреннером и Дж. Уотсоном универсальности генетического кода.

1961 г. — американский биохимик М. Ниренберг (1927—2010) расшифровал генетический код ДНК. Нобелевская премия 1968 г. совместно с Р.-У. Холли и Х.-Г. Кораной.

1961—1966 гг. — английский биохимик П. Митчелл (1920—1982) разработал хемиосмотическую теорию, объясняющую механизм преобразования энергии в биологической мембране при синтезе АТФ. Нобелевская премия 1978 г.

1962 г. — Р. Стайнер и К. ван Нейл формулируют различия между прокариотическими и эукариотическими клетками на основе исследований с помощью электронного микроскопа.

1962 г. — Р. Хегнауэр начинает серию публикаций по хемотаксономии растений, которая продолжалась до 1990 г.

1963 г. — Р. Сокэлом и П. Снитом сформулированы принципы нумерической систематики. Позднее они были положены в основу так называемых феноетических классификаций.

1965—1972 гг. — сформулирована теория антокорма голландским фитоморфологом А. Мееузе (Мезе). Во многих положениях она перекликается с теорией гонофилла Р. Меллвила.

1966 г. — в книге «Филогенетическая систематика» немецкого зоолога В. Хеннига (1913—1976) разработаны новые подходы к классификации организмов, позднее получившие название *кладистического метода*.

1967 г. — создана первая в России лаборатория культуры тканей лекарственных растений. Культивировались женьшень и раувольфия змеиная. Организаторы — И. В. Грушвицкий, Л. И. Слепян и А. Г. Воллосович.

1968 г. — начало осуществления грандиозного проекта «Flora Neotropica».

1968 г. — японский биохимик М. Кимура выдвигает нейтральную теорию молекулярной эволюции, важным следствием которой является выявление макромолекул, маркирующих «чистый филогенез», не затемненный явлениями адаптивных изменений, ведущих к конвергентному сходству.

1969 г. — новая концепция царств живых организмов, предложенная американским экологом Р. Уиттейкером (1920—1981).

1972 г. — создание в СССР (с. Гулькевичи Краснодарского края) единой растениеводческой коллекции семян — первого и крупнейшего в мире Национального банка генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей.

1973—1974 гг. — начало использования методов генной инженерии С. Коэном и Г. Бойером.

1973 г. — отечественный ботаник А. Л. Тахтаджян (1910—2009) в журнале «Природа» публикует крупный очерк происхождения эукариотной клетки и представляет развернутую систему органического мира, где среди эукариот выделяет царства животных, растений и грибов.

1974 г. — американский микробиолог К. Вёзе выясняет, что наиболее консервативной частью генома являются гены, кодирующие рибосомальную РНК.

1977 г. — разработка техники секвенирования ДНК В. Гильбертом и Ф. Сэнджером. Нобелевская премия 1980 г.

1977 г. — открытие архебактерий К. Вёзе и его последователями.

1978 г. — опубликована книга российского ботаника А. Л. Тахтаджяна «Флористические области Земли».

1970—1980-е гг. — разработка теории эндосимбиоза Л. Маргулис и ее последователями. Идеи эндосимбиотического происхождения эукариотической клетки были высказаны в начале XX в. русским биологом К. С. Мережковским (1855—1921).

1979 г. — заведующей микологической лабораторией Ботанического института им. В. Л. Комарова М. А. Бондарцевой в план подразделения был поставлен «Определитель грибов СССР» (России) — фундаментальной флористико-таксономической обработки грибов, распространенных на территории России.

1980 г. — Комитетом по систематике и эволюции Международного протозоологического общества выпущена первая развернутая консенсусная система протистов в «Журнале протозоологии» (*Journal of Protozoology*). В ее создании принимали участие ведущие монографы всех основных групп низших эукариот. В 2006 и 2012 г. в том же формате выпущены переиздания этой системы (*The Journal of Eukaryotic Microbiology*). Авторский коллектив первой редакции системы возглавлял Н. Д. Ливайн, двух последних — С. Эдл.

1985 г. — американский микробиолог К. Вёзе публикует глобальную систему живых организмов, в которой выделяются 3 домена — археи, бактерии и эукариоты.

1986 г. — первые полные секвенирования (определение последовательностей) хлоропластной ДНК у вида *Nicotiana* и мха — *Marchantia* М. Сушюра с сотрудниками и К. Охаяма с сотрудниками.

1993 г. — М. Чейзом с сотрудниками составлена кладограмма покрытосеменных на основе ДНК-последовательностей хлоропластного гена.

1995—2000 гг. — полная расшифровка генома ряда бактерий и дрожжей.

1999 г. — на основе изучения последовательностей хлоропластной ДНК высказано предположение, что древнейшей линией развития покрытосеменных является монотипное семейство *Amborellaceae* (Нов. Каледония).

2001 г. — создание так называемого «золотого риса» путем генетической трансформации. В эндосперм введены каротиноиды (провитамины витамина А).

2008 г. — норвежскими учеными создан Международный арктический генбанк («Ноев ковчег-2») по сохранению генетических ресурсов растений на острове Свальбард архипелага Шпицберген.

ВВЕДЕНИЕ

Всё окружающее нас существует в двух основных формах — живое и неживое. Спорно лишь положение вирусов, но большинство специалистов относят их к живым организмам.

Жизнь — это фактически форма существования живого. В самом общем смысле жизнь можно определить как активное самоподдержание, самовоспроизведение и саморазвитие специфической структуры, идущее с затратой энергии, полученной извне. Из этого определения непосредственно вытекает необходимость постоянной связи организма с окружающей средой, осуществляемой путем обмена веществом и энергией.

Проблема зарождения жизни и живого была и остается одной из главнейших проблем науки наряду с космологией и познанием тайн строения материи. Жизнь, по-видимому, зародилась самопроизвольно как закономерный результат космических процессов и явилась завершением химической эволюции — естественного образования и накопления органических соединений. Темпы этой эволюции, если исходить из идеи хиральной чистоты молекул живого, могли быть достаточно стремительными.

Современная наука не располагает прямыми доказательствами того, как и где возникла жизнь. Относительно этого существуют лишь косвенные свидетельства, полученные путем соответствующих модельных экспериментов, и данные из области палеонтологии, геологии, палеоклиматологии, астрономии, биохимии и т. д.

Все эти свидетельства современной наукой оцениваются неоднозначно. Наиболее известны два основных взгляда на место и характер зарождения жизни. Суть первого сводится к возникновению живого в условиях юной Земли, а более точно — в первичных океанах, которые покрывали Землю 4 млрд лет назад. Теории такого рода в 20-х годах прошлого столетия выдвинули А. И. Опарин (1894—1980) и англичанин Дж. Холдейн (1892—1964), недавно дополненные гипотезой хиральной чистоты Л. Л. Морозова (1946—1984). Основы этих теорий изложены в школьном курсе общей биологии. Этим взглядам наиболее соответствует мнение о том, что жизнь на Земле монофилетична, т. е. ведет начало от единого корня. Согласно другим гипотезам, местом возникновения жизни считается космос, откуда зачатки живого могли быть занесены на нашу планету метеоритами, кометами или каким-либо иным образом. Такого рода гипотезы (вечность жизни в космосе — панспермия) тесно связаны с идеей полифилетического, т. е. неоднократного, зарождения жизни и в свое время поддерживались создателем учения о биосфере В. И. Вернадским (1863—1945).

Однако обе группы гипотез (или теорий) сталкиваются с вопросами о переходе от преджизни к жизни. Ибо как это произошло, мы не знаем, хотя воз-

возможность абиогенного синтеза органических соединений (типа аминокислот, пуринов, пиримидинов, сахаров и других) в условиях древнейшей Земли была подтверждена экспериментально в 50—60-х годах (вспомните эксперименты С. Миллера). Но в то же время органические, довольно сложные молекулы найдены в околозвездном пространстве, т. е. они могли быть занесены на Землю из космоса.

Главная сложность решения данного вопроса связана не с доказательствами возможности образования органики на Земле или в космосе, а с проблемой возникновения генетического кода. Иначе говоря, ключевой и до сего времени не решенный вопрос состоит в том, каким образом органические молекулы организовались в системы, способные к самовоспроизведению. Никакими удовлетворительными экспериментальными доказательствами на этот счет наука пока не располагает, и все существующие на этот счет гипотезы пока малоубедительны. В настоящее время лишь известно, что примерно 3,9 млрд лет назад появилась высокоорганизованная молекула ДНК. Эта молекула явилась базой генетического кода и стала основой жизни на Земле.

ГЛАВНЕЙШИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Живое характеризуется некоторыми типичными чертами. Главнейший внешний признак живого — *физическая, или функциональная, дискретность*, т. е. существование в виде отдельных организмов или их общественных конгломератов (пчелиные семьи, колонии кораллов), причем каждый организм представляет собой открытую целостную систему, через которую, как явствует из определения жизни, проходят потоки вещества и энергии. Поэтому нередко говорят не просто о живом, но о живых системах. Неотъемлемое свойство любой живой системы — *обмен веществ, или метаболизм*, внутри нее и одновременно с внешней средой на основе затраты получаемой извне энергии и информации. Параллельно метаболизму в любом организме осуществляется постоянная передача энергии и информации.

С точки зрения термодинамики все живые системы — это системы открытые, способные к любому обмену вещества и энергии. Без поступления энергии и информации извне эти системы не могут существовать и поддерживать свою целостность и высокую степень упорядоченности в среде с меньшей упорядоченностью.

Обмен веществ и энергии в живых организмах в процессе существования позволяет им самосохраняться, расти, развиваться и самовоспроизводиться в условиях окружающей их среды, а также адаптироваться, т. е. приспосабливаться к ней и ее изменениям. Как явствует из сказанного, следующее главнейшее свойство живых организмов — *способность к самовоспроизведению* (произведению себе подобных), обеспечивающая непрерывность и преемственность жизни.

Живые организмы — это самоорганизующиеся системы, т. е. способные к *саморегуляции*. Путем саморегуляции автоматически устанавливаются на

определенном уровне те или иные физиологические процессы, обеспечивая гомеостаз (биологическую стабильность системы).

Перечисленные основные свойства в итоге определяют большую сложность живых систем, резко отличающую их от систем неживых.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Два класса химических соединений — белки и нуклеиновые кислоты — определяют природу живого. Причем в живых организмах, в отличие от неживого вещества, эти соединения характеризуются так называемой хиральной чистотой. В частности, белки построены только на основе *левовращающих* (поляризующих свет влево) аминокислот, а нуклеиновые кислоты включают исключительно *правовращающие* сахара. Эта хиральная чистота сложилась на самых начальных этапах эволюции живого вещества. Считается, согласно гипотезе Л. Л. Морозова, что минимальное время глобального перехода от полного хаоса к хиральной чистоте составляло от 1 до 10 млн лет. Следовательно, в этом смысле зарождение жизни могло произойти на Земле относительно мгновенно — за отрезок времени, в 5 тыс. раз меньший предполагаемого возраста планеты.

Белки ответственны прежде всего за обмен веществ и энергии в живой системе, т. е. за все реакции синтеза и распада, осуществляющиеся в любом организме от его рождения и до смерти. Нуклеиновые кислоты обеспечивают способность живых систем к самовоспроизведению. Они — основа матрицы, удивительного «изобретения» природы. Матрица представляет собой своеобразный чертеж, т. е. полный набор информации, на основе которой синтезируются видоспецифические молекулы белка.

Помимо белков и нуклеиновых кислот, в состав живых организмов входят липиды (жиры), углеводы и очень часто аскорбиновая кислота.

В живых системах найдены многие химические элементы, присутствующие в окружающей среде, однако необходимы для жизни лишь около 20 из них. Эти элементы получили название *биогенных*. В среднем около 70 % массы организмов составляет кислород, 18 % — углерод, 10 % — водород (вещества-органогены), далее — азот, фосфор, калий, кальций, сера, магний, натрий, хлор, железо. Эти так называемые «универсальные биогенные элементы», присутствующие в клетках всех организмов, нередко называют *макроэлементами*.

Часть элементов содержится в организмах в крайне низких концентрациях (не выше тысячной доли процента), но они также необходимы для нормальной жизнедеятельности. Это биогенные *микроэлементы*. Их функции и роль весьма разнообразны. Многие микроэлементы входят в состав ряда ферментов, витаминов, дыхательных пигментов, некоторые влияют на рост, скорость развития, размножение и т. д.

Присутствие в клетках живых организмов целого ряда элементов зависит не только от особенностей организма, но и от состава среды, экологических условий, пищи, в частности, от растворимости и концентрации солей

Учебное издание

БОТАНИКА

Учебник для вузов

Под редакцией *Г. П. Яковлева, М. Ю. Гончарова*

Издание 4-е, исправленное и дополненное

Редактор *Н. Н. Атаманенко*
Компьютерная верстка *А. П. Тархановой*

Подписано в печать 12.02.2018. Формат 70 × 100^{1/16}.
Печ. л. 55 + 0,0625 печ. л. цв. вкл. Тираж 1000 экз. Заказ №

ООО «Издательство „СпецЛит“».
190103, Санкт-Петербург, 10-я Красноармейская ул., д. 15.
Тел./факс: (812) 495-36-09, 495-36-12

<http://www.speclit.spb.ru>

Первая Академическая типография «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия В. О., 12