

Lehrbuch der **Botanik**

für Hochschulen

Begründet von
E. Strasburger · F. Noll
H. Schenck · A. F. W. Schimper

35. Auflage

neubearbeitet von
Peter Sitte
Elmar W. Weiler
Joachim W. Kadereit
Andreas Bresinsky
Christian Körner

Ботаника

Учебник для вузов

На основе учебника

Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

35-е издание

Издание переработано

П. Зитте, Э. В. Вайлером, Й. В. Кадерайтом,

А. Брезински, К. Кёрнером



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

Ботаника

Учебник для вузов

На основе учебника
Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А. Ф. В. Шимпера

В четырех томах

Перевод с немецкого

Под редакцией
А. Г. Еленевского,
В. Н. Павлова,
А. К. Тимониной,
И. И. Сидоровой,
В. В. Чуба



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

П. ЗИТТЕ, Э. В. ВАЙЛЕР, Й. В. КАДЕРАЙТ,
А. БРЕЗИНСКИ, К. КЁРНЕР

Ботаника

Учебник для вузов

Том 3

Эволюция и систематика

Под редакцией
А. К. Тимонина,
И. И. Сидоровой

*Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению 020200 «Биология»
и биологическим специальностям*



Москва
Издательский центр «Академия»
2007

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
Б86

Рецензенты:

проф. *Г. Н. Огуреева* (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова);
чл.-кор. РАН, проф. *Р. В. Камелин*

Ботаника. Учебник для вузов : в 4 т. : пер. с нем. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Б86 Й. В. Кадерайт, А. Брезински, К. Кёрнер ; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.]. — М. : Издательский центр «Академия», 2007. — 576 с.

Т. 3. Эволюция и систематика / под ред. А. К. Тимонина, И. И. Сидоровой

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.)

ISBN 978-5-7695-2746-3 (Т. 3) (рус.)

ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH)

Многokратно переиздававшийся в Германии, переведенный на многие языки учебник «Ботаника» Э. Страсбургера уникален своей исторической преемственностью, широтой охвата материала и ультрасовременностью приводимых данных: каждое издание, в том числе и последнее, полностью перерабатывается и обновляется по сравнению с предыдущим.

На русском языке учебник выходит в четырех томах. Третий том посвящен эволюции, систематике и филогении растений.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезен преподавателям и научным работникам.

УДК 58(075.8)

ББК 28.5я73

Данное произведение является переводом Strasburger Lehrbuch der Botanik, 35-е издание.

Elsevier GmbH и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Авторские права П. Зитте, Э. В. Вайлера, Й. В. Кадерайта, А. Брезински, К. Кёрнера защищены в этом и во всех последующих изданиях.

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

ISBN 978-5-7695-2741-8 (рус.) © 2002 Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
ISBN 978-5-7695-2746-3 (Т. 3) (рус.) © Издание на русском языке, перевод на русский язык,
ISBN 3-8274-1010-X (Elsevier GmbH) оформление. Издательский центр «Академия», 2007

Предисловие к 35-му немецкому изданию

Учебник «Ботаника» для высшей школы (35-е издание) Эдуарда Страсбургера вступает в новую фазу своей более чем 100-летней истории. Два соавтора, Хуберт Циглер и Фридрих Эрендорфер, активно участвовавшие соответственно более двадцати и тридцати лет в создании данного труда, выбыли из страсбургерской команды по возрасту. Мы, а также большая армия читателей курируемых Циглером и Эрендорфером разделов благодарны им за их выдающиеся достижения. Теперь авторами этих разделов стали более молодые эксперты. Часть материала по физиологии переработана и дополнена главой по аллеллофизиологии Эльмаром В. Вайлером (Бохум), который, кроме того, обновил главу по молекулярным основам в структурной части. Материал в области эволюции и методы систематики переработал Йоахим В. Кадерайт (Майнц), взявший на себя также обзор семенных растений и историю растений. Наконец, Кристианом Кёрнером (Базель) в значительной мере заново составлены главы по экологии (экология растений, растения в биосфере), популяционная и вегетативная экология).

Новая команда старалась соответствовать задачам академического преподавания ботаники — представить на хорошем уровне все существенные основы этого предмета, а также проинформировать читателей о достаточно достоверных новых результатах исследований и их применении (например, трансгенные растения или биомасса и продуктивность). Неизменной осталась и цель — достойно отразить все разделы науки о растениях и смежные области. В соответствии с этим в учебнике уделяется большое внимание не только фотоавтотрофным, «зеленым», организмам, но и всем тем гетеротрофным группам, ко-

торые происходят от автотрофных или важны для понимания филогении, физиологии и экологии автотрофов (прокариоты, грибы). Кроме того, мы стремились улучшить и так богатый иллюстративный материал (например, с помощью четырехцветных иллюстраций, унификации всех химических формул), а также структуру учебника (например, используя численное членение, обзоры содержания в начале каждой главы, ссылки, вставки по важным специальным темам и, наконец, перечни вставок и таблиц в оглавлении). Ссылки на новую литературу делают возможным углубление в предмет там, где более подробное обсуждение выходит за рамки учебника. Многочисленные ссылки экономят время студента на обращение к указателю, но в основном обозначают связи между дисциплинами и создают систему материала, вынужденно предложенного линейно. Наконец, набор некоторого материала мелким шрифтом позволяет «перепрыгнуть» те места в книге, содержание которых менее важно, прежде всего для начинающего. Поэтому учебник представлен как бы в двух вариантах: один для младших курсов, другой для старших.

Сердечно благодарим тех, кто помогал нам конструктивной критикой и предоставлением иллюстраций. (Их имена частично раскрываются в благодарностях, помещенных в начале текстовой части, и в подписях к рисункам. Иллюстрации, авторы которых не названы, делали мы сами.) В работе над книгой нам основательно помогал доктор Андреас Буль (Халле). Решающей помощью было для нас необычное приглашение к работе лектора Инги Айкен (Штутгарт) и госпожи Эльке Литтманн из производственного отдела издательства. Издательство Spektrum Verlag, возглавля-

емое доктором Ульрихом Г. Мольтманном, несмотря на давление постоянно обостряющейся конкуренции, не только полностью поддержало новое оформление традиционного труда, но и со своей стороны энергично продвигало его вперед. Обновление в этой области касается пакетных предложений, благодаря которым в Германии книга может быть получена вместе с уже зарекомендовавшей себя брошюрой «Помощь в обучении. Ботаника», а также со «Словарем по ботанике» Г. Вагенинца (Гёттинген)

на CD-ROM и/или постером «Систематика: Ботаника» А. Брезински и Й. В. Каде-райта.

Мы желаем всем читателям успешно освоить с помощью учебника «Ботаника» эту науку, важность которой растет вместе с ее комплексностью.

Фрайбург, Бохум, Майнц, Регенсбург
и Базель, февраль 2002

Авторы

Предисловие к 1-му немецкому изданию

Авторы учебника «Ботаника» уже много лет работают доцентами ботаники в университете г. Бонна. Они постоянно обмениваются научными мыслями и методическими предложениями. Теперь авторы пытаются совместно изложить в книге свой научный опыт, накопленный в течение жизни. Материал учебника был распределен так: Эдуард Страсбургер взял на себя обязанность по написанию введения и морфологии, Фритц Нолль — физиологии, Генрих Шенк — материала о споровых растениях, А. Ф. В. Шимпер — явнотрачных растениях.

Даже если каждый автор несет научную ответственность только за написанную им часть, единообразие всех частей обеспечивалось постоянным согласованием. Поэтому книгу, несмотря на то что у нее есть несколько авторов, можно считать единым произведением.

Учебник «Ботаника» предназначен для студентов вузов и должен прежде всего

пробудить у них научный интерес, стимулировать научные знания и выводы. Но одновременно авторы обращают внимание на практические требования обучения и удовлетворяют потребности медиков и фармацевтов. Так, медик сможет из цветных иллюстраций получить сведения о ядовитых растениях, важных для него, фармацевт — найти в книге необходимые указания на лекарственные растения и наркотики.

Многочисленные иллюстрации были подготовлены в основном авторами учебника, ряд иллюстраций имеют других авторов.

Нельзя недооценить любезность господина издателя, который не жалел расходов на цветные иллюстрации в тексте и прилагал все усилия, чтобы придать книге законченный вид.

Бонн, июль 1894

Авторы



Эдуард Страсбургер
*01.02.1844, Варшава — †19.05.1912, Бонн
основоположник учебника для высшей школы «Ботаника»

После изучения естественных наук в Париже, Бонне и Йене, а также написания докторской диссертации в Йене Эдуард Страсбургер защитил докторскую диссертацию в 1867 году в Варшаве и в 1869 году в возрасте 25 лет был приглашен в качестве профессора ботаники в университет Йены, а в 1881 году — в университет Бонна. Под его руководством Ботанический институт в Поппельсдорфском замке вошел в список международных центров ботаники. Здесь Э. Страсбургер со своими сотрудниками Ф. Ноллем, Г. Шенком и А. Ф. В. Шимпером написал в 1894 году учебник для высшей школы «Ботаника» (раньше коротко называемый «Боннский учебник»). Этот учебник вместе с много-

кратно издававшимся «Малым ботаническим практикумом» и более обширным «Ботаническим практикумом» отразили ботаническо-микроскопическую практику того времени в вузах. Исследовательская работа Страсбургера в первую очередь была важна и для истории развития цитологии. Ученый установил, что процессы деления ядра (образование, расщепление и движение хромосом) у растений протекают так же, как у животных, т.е. одинаково у всех организмов (1875). Он впервые наблюдал у цветковых растений процессы оплодотворения и слияния мужского ядра с ядром яйцеклетки и сделал вывод, что клеточное ядро — важнейший носитель наследственных структур (1884).

Авторы учебника «Ботаника»

Учебник «Ботаника» был написан в 1894 году учеными-ботаниками, работавшими в Бонне: Эдуардом Страсбургером, Фритцем Ноллем, Генрихом Шенком, А. Ф. Вильгельмом Шимпером, и в последующее время ими, а также ниже названными авторами переиздание учебника было продолжено.

Введение и морфология, или структура:

- 1—11-е издания (1894—1911) — Эдуард Страсбургер
12—26-е издания (1913—1954) — Ганс Фиттинг
27—32-е издания (1958—1983) — Дитрих фон Денффер
33—35-е издания (1991—2002) — Петер Зитте

Физиология:

- 1—9-е издания (1894—1908) — Фритц Нолль
10—16-е издания (1909—1923) — Людвиг Йост
17—21-е издания (1928—1939) — Германн Зирп
22—30-е издания (1944—1971) — Вальтер Шумахер
31—34-е издания (1978—1998) — Хуберт Циглер
35-е издание (2002) — Эльмар В. Вайлер

Эволюция и систематика, общие основы:

- 30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Йоахим В. Кадерайт

Низшие растения:

- 1—16-е издания (1894—1923) — Генрих Шенк
17—28-е издания (1928—1962) — Рихард Хардер
29—31-е издания (1967—1978) — Карл Мэгдле-фрау
32—35-е издания (1983—2002) — Андреас Брезински

Семенные растения:

- 1—5-е издания (1894—1901) — А. Ф. В. Шимпер
6—19-е издания (1904—1936) — Георг Карстен
20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Йоахим Кадерайт

География растений, геоботаника или экология:

- 20—29-е издания (1939—1967) — Франц Фирбас
30—34-е издания (1971—1998) — Фридрих Эрендорфер
35-е издание (2002) — Кристиан Кёрнер

Издания на иностранных языках

Английский:

Лондон: 1896, 1902, 1907, 1911, 1920, 1930, 1965, 1971, 1975

Итальянский:

Милан: 1896, 1913, 1921, 1928, 1954, 1965, 1982, 2002

Польский:

Варшава: 1960, ND 1962, 1967, 1971, ND 1973

Испанский:

Барселона: 1923, 1935, 1943, 1953, 1960, 1974, 1986, 1994

Сербско-хорватский:

Загреб: 1980, 1982, 1988, ND 1991

Турецкий:

Стамбул: 1998

Хронология

ок. 300 до н.э.	«Естественная история растений»: Теофрастос Эрезис (371 — 286 до н.э.)	1835	Деление клетки у растений: Гуго фон Моль
1151 — 1158	Описание 300 лекарственных и сельскохозяйственных растений, пряностей и наркотиков «De plantis», «De arboribus»: Хильдегард фон Бинген	1838	Основание клеточной теории: Маттиас Якоб Шляйден совместно с анатомом и физиологом Теодором Шванном
после 1530	Старейшая «Книга трав»: Отто Брунфельс, Иеронимус Бок, Леонхарт Фукс	1839	Минеральное питание растений, опровержение гумусовой теории: Юстус фон Либих
1533 1583	Первая кафедра ботаники в Падуе	1846	Термин «протоплазма»: Гуго фон Моль
1590	Первый общий учебник ботаники «De Plantis»: Андреа Чезальпино	1851	Сходства в смене поколений у растений: Вильгельм Хофмайстер
1665	Изобретение микроскопа: Йоханнес и Захариас Янссен	1855	«Omnis cellula e cellula»: Рудольф Вирхов
1675	Открытие клеточного строения тканей «Micrographia»: Роберт Гук	1858	Мицеллярная теория: Карл Нэгели
1682 1683	«Анатомия растений»: Неемия Грю	1859	«Происхождение видов ...»: Чарлз Дарвин
1694	Первое изображение бактерий: Антониус ван Левенгук	1860	Водная культура: Юлиус Сакс
1735	Наличие полов у растений: Рудольф Якоб Камерариус	1860	Опровержение теории абиогенеза: Херманн Хоффманн, Луи Пастер
1779	Бинарная номенклатура. «Systema naturae»; «Species plantarum» (1753): Карл фон Линней (Каролус Линнеус, 1707 — 1778):	1862	Крахмал как продукт фотосинтеза: Юлиус Сакс
1790	Открытие фотосинтеза: Ян Ингенхауэц	1866	«Опыты с растительными гибридами», правила наследования: Грегор Мендель (1822 — 1884)
1793	«Метаморфоз растений»: Иоганн Вольфганг фон Гёте	1866	Концепция экологии: Эрнст Геккель
1804	Основание экологии цветков: Кристиан Конрад Шпренгель	1867—1869	Двойственная природа лишайников: Симон Швенденер
1805	Открытие растительного газообмена: Николая Теодор де Сосюр	1869	Открытие ДНК, фосфорсодержащий «нуклеин»: Фридрих Мишер
1809	Основание географии растений: Александр фон Гумбольдт	1875	Открытие деления ядра у растений: Эдуард Страсбургер
1822	«Philosophie zoologique», учение о происхождении видов: Жан Батист де Ламарк	1877	«Осмотические исследования»: Вильгельм Пфедфер
1831	Открытие осмоса: Анри Дютроше	1883	Пластиды как самореплицирующиеся органеллы, возможные потомки внутриклеточных симбионтов: Андреас Ф. В. Шимпер, Ф. Шмитц
	Открытие клеточного ядра: Роберт Браун		

- 1884 «Физиологическая анатомия растений»: Готтлиб Хаберландт
- 1884 «Сравнительная морфология и биология грибов, миксомицетов и бактерий»: Антон де Бари
- 1884 Открытие слияния ядер при оплодотворении цветковых растений: Эдуард Страсбургер
- 1887 Мейоз: Теодор Бовери
- 1888 Функция корневых клубеньков бобовых: Х. Хелльригель и Х. Вильфарт, М. В. Байеринк, А. Празмовски
- 1894 Первое издание учебника Эдуарда Страсбургера «Ботаника»
- 1897 Сбраживание с помощью бесклеточного дрожжевого экстракта: Эдуард Бухнер
- 1900 Переоткрытие менделевских правил наследования: Эрих Чермак фон Сейсенегг, Карл Корренс и Гуго де Фриз
- 1901 Мутационная теория: Гуго де Фриз
- 1902 Симбиогенез, пластиды как потомки цианобактерий: Константин Мережковский
- 1904 Концепция экосистем: Т. А. Тэнсли
- 1909 Пластиды как носители наследственных структур: Карл Корренс и Эрвин Баур
- 1910 Полиплоидия: Эдуард Страсбургер
- 1913 Объяснение структуры хлорофилла: Рихард Вилльштеттер
- 1913 «Микрохимия растений»: Ганс Молиш
- 1916 Экспериментальное производство полиплоидного томата: Ганс Винклер
- 1917 Математика формообразования, аллометрия: «О росте и форме»: Д'Арсис В. Томпсон
- 1920 Первые систематические исследования фотопериодизма: В. Гарнер и Х. А. Аллард
- после 1920 Макромолекулярная химия: Х. Штаудингер
- 1922 Генотипическая концепция растительной адаптации: Г. Турессон
- 1925 Двухслойная модель биомембран: Э. Гортер, Ф. Грендель
- 1926 Доказательство образования фактора роста (гиббереллин) *Gibberella fujikuroi*: Э. Куросава
- 1928 Открытие пенициллина: А. Флеминг
- 1928 Трансформация пневмококков: Ф. Гриффит
- 1928 Эу- и гетерохроматин: Э. Хайтц
- 1930 Теория флоэмного транспорта: Э. Мюнх
- 1930 Экспериментальный ресинтез аллотетраплоидного гибридного вида *Galeopsis tetrahit*: А. Мюнтцинг
- 1930—1934 Физический анализ транспирации, транспирационные сопротивления: А. Зейбольд
- 1930—1950 Синтез генетики и эволюционной теории: Р. А. Фишер, Дж. С. Холдейн, Ф. Г. Добжански, Э. Майр, Д. С. Хаксли, Дж. Г. Симпсон, Дж. Л. Стеббинс
- 1931 Фотосинтетический O_2 происходит из воды: К. ван Нил
- 1931 Первый электронный микроскоп: Э. Руска; с 1939 г. коммерческое изготовление «сверхмикроскопов» по Э. Руске и Б. фон Боррису на заводе Siemens, по Х. Малю и др. на заводе AEG
- 1933 Теория клеточного дыхания: Х. Виланд
- 1934 Концепция ниш сосуществования организмов: Г. Ф. Гаузе
- 1935 Физиологические основы производства лесов: П. Бойсен-Йенсен
- 1935 Кристаллизация вируса табачной мозаики: У. М. Стэнли
- 1935 Первое использование изотопов для исследований обмена веществ: Р. Шёнхаймер и Д. Риттенберг
- 1937 Цикл лимонной кислоты: Х. А. Кребе
- 1937 Фотолиз воды с помощью изолированных хлоропластов: Р. Хилл
- 1937—1943 «Сравнительная морфология высших растений»: В. Тролль
- 1938 «Субмикроскопическая морфология протоплазмы и ее производных»: А. Фрай-Висслинг
- 1938—1947 Цитогенетическая биосистематика и эволюционные исследования у сосудистых растений: Э. Б. Бэбкок, Дж. Л. Стеббинс

- 1939—1941 Центральная роль АТФ в энергетическом балансе клетки: Ф. Липманн
- 1939—1953 Изменение ^{13}C у растений: А. Нир и Э. Гульбрансон, Х. К. Урей, М. Кальвин, Й. В. Вайгель, П. Берчи
- 1941 Данные по живым экземплярам *Metasequoia*, которая до этого была известна только как ископаемая: Т. Кан, В. Вонг, К. Ву. Описание *M. glyptostrobooides* в 1948 г. Х. Х. Ху и В. К. Ченг
- 1943 Доказательство генетического действия ДНК: О. Т. Эвери, К. М. МакЛеод и М. МакКарти
- 1947—1949 САМ-метаболизм: В. и Й. Боннер, М. Томас
- 1950 Прыгающие гены у кукурузы: Барбара МакКлинток
- 1950 Кладистические методы биосистематики: В. Хенних
- 1952 9 + 2-строение жгутиков: Ирэне Мантон
- 1952 Доказательство трансдукции наследственных структур у бактерий: Й. Ледерберг
- 1952—1953 Методы фиксирования и тонких срезов для электронной микроскопии: К. Р. Портер, Ф. С. Сёстранд, Г. Э. Паладе
- 1952—1954 Фитохромная система: Х. А. Бортовик, С. Б. Хендрикс
- 1953 Производство аминокислот в условиях первичной земли: С. Миллер
- 1953 Двухспиральная модель ДНК: Дж. Д. Уотсон, Ф. Х. К. Крик
- 1953 Закономерности использования света в растительных травостоях: М. Монси, Т. Сэки
- 1954 Фотофосфорилирование: Д. Арнон
- 1954 Инфракрасный газоанализатор для непрерывного измерения фотосинтеза: К. Эгле и А. Эрнст
- 1954 Выделение веществ с цитокининовым действием: Ф. Скруг, К. О. Миллер
- 1954—1966 Открытие C_4 -фотосинтеза: Х. П. Корчак, Й. С. Карпилов, М. Д. Хач и К. Р. Слэйк
- 1955 Первое доказательство «self-assembly»/самосборки (у ВТМ): Х. Френкель-Конрат и Р. Вилльямс
- 1957 Цикл фотосинтеза: М. Кальвин
- 1958 Экспериментальное доказательство полуконсервативной репликации ДНК: М. Мезельсон и Ф. В. Шталь
- 1960 Выделение протопластов: Э. К. Кокинг
- 1960—1961 Две световые реакции в эукариотических фототрофных организмах: Р. Хилл, Л. Н. М. Дуйсенс, Х. Т. Витт, Б. Кок
- 1961 Хемиосмотическая теория образования АТФ: П. Д. Митчелл
- 1961 Генетический код объяснен: М. В. Ниренберг, Й. Х. Маттэи и др.; универсальность кода: Ф. Х. К. Крик, Л. Барнетт, С. Бреннер и Р. Й. Уотс-Тобин
- 1961 Модель регуляции активности генов: Ф. Жакоб и Й. Моно
- 1961 «Жизнь, ее природа, происхождение и развитие»: А. И. Опарин
- 1961 ДНК-гибридизация: С. Шпигельман
- 1962 Фотодыхание: Н. Е. Толберт
- 1962 Хемотаксономия растений: Р. Хегнауэр
- 1963—1964 Открытие абсцизовой кислоты: П. Ф. Уорейнг и Ф. Т. Эддикотт
- 1964 Закономерности компартментации у настоящих клеточных: Э. Шнепф
- 1964—1966 Гаплонтные культуры: С. Гупта и С. К. Магешвари
- 1965 Первый коммерческий растровый электронный микроскоп: К. Оатс, Cambridge Instr.
- 1968 Повторяющиеся последовательности в составе генов эукариот: Р. Й. Бриттен и Д. Э. Конне
- 1970 Про- и эукариоты как отдельные империи организмов: Р. Й. Станир
- 1970 Современная формулировка эндосимбиотической теории: Линн Маргулис

- 1970 Родословные древа последовательностей: Маргарет О. Дейхофф
- 1971 Получение высших растений из протопластов листа: И.Такебе и Г. Мельхерс
- 1971—1972 Сигнальные последовательности при транспорте протеинов через мембраны: Г. Блобел и Б. Добберштайн, К. Мильштайн
- 1972 Жидкостно-мозаичная модель биомембраны: С. Й. Сингер и Г. Л. Николсон
- 1974 Рестрикционные эндонуклеазы как инструменты анализа ДНК: В. Эрбер
- 1976 Пэтч-кламп-техника для изучения ионных каналов в мембранах: Э. Неер, Б. Сакманн
- 1977 Секвенирование ДНК: В. Гилберт, Ф. Сэнгер
- 1977 Особое положение архебактерий: К. Р. Вёзе, О. Кандлер
- 1977 Мозаичные гены, интрон/экзонная структура генов: С. Хогнесс, Й. Л. Мандель, П. Чамбон
- 1979 *Arabidopsis thaliana* как модельное растение для молекулярной биологии («растительная дрозофила»): К. Р. Сомервиль, Э. М. Мейеровитц и др.
- 1979 *Agrobacterium tumefaciens* как переносчик генов: Й. Шелл, М. ван Монтагу и др.
- 1980 Реконструкция гаметофита псилофитов: В. Реми
- 1982 Объяснение структуры бактериального фотосинтетического реакционного центра: Й. Дайзенхофер, Х. Михель, Р. Хубер
- 1982 «Рибозимы», РНК как ферменты: Т. Р. Чех, С. Альтман
- 1985 Полимеразная цепная реакция: К. Муллис
- 1986 Первые полные секвенирования хлоропластной ДНК (*Nicotiana*: М. Сугиура с сотр.; *Marchantia*: К. Охайама с сотр.)
- 1991 Генетическое программирование образования цветка гомеотическими генами, «ABC-модель»: Э. М. Мейеровитц, Э. С. Коэн, Х. Седлер
- 1993 Молекулярная кладограмма покрытосеменных на основе ДНК-последовательностей хлоропластного гена *rbcL*: М. Чейз с сотр.
- 1995 Первые полные ДНК-последовательности геномов бактерий (*Haemophilus influenza* и *Mycoplasma genitalium*: Й. К. Вентер с сотр.)
- 1996 Первые полные ДНК-последовательности геномов архебактерий (*Methanococcus jannaschii*: Й. К. Вентер) и эукариот (дрожжи, *Saccharomyces cerevisiae*: участвовали свыше 100 лабораторий)
- 1999 Идентификация Amborellaceae как базальной группы покрытосеменных: С. Мэтьюс и М. Донохью; П. С. Солтис с сотр.; Й. -Л. Кью с сотр.
- 2000 Первая полная ДНК-последовательность высшего растения резушки Таля *Arabidopsis thaliana*: The Arabidopsis Genome Initiative, участвовали 27 лабораторий в США, Европе и Японии
- 2001 «Золотой рис»: первое введение пути биосинтеза (провитамина А) в особенно важную для человеческого питания растительную ткань, эндосперм риса, путем трансформации: И. Потрикус и П. Бейер

Предисловие к русскому изданию

Предлагаемая вниманию читателей книга Э. Страсбургера «Ботаника» впервые вышла в свет более 100 лет назад и быстро получила признание мировой научной общности за фундаментальность и широту охвата материала, оригинальность и наглядность его представления, доступность изложения, став классическим пособием для многих поколений исследователей. Жизнь растений во всем многообразии ее проявлений, сложность структурно-функциональных взаимосвязей, обеспечивающих роль и место растений в биосфере, становились более понятными и зримыми после прочтения книги. Переиздание книги после кончины Э. Страсбургера поддерживается международными коллективами авторитетных ученых, которые, сохраняя принципы построения книги, наполняют ее новым фактическим материалом, поддерживают теоретический уровень изложения согласно времени переиздания.

Постоянное обновление издания обеспечило ему необычно долгую жизнь. И настоящее издание очень отличается от предыдущих: в переработке четырех основных разделов из шести приняли участие новые авторы. Перевод 35-го издания этой оригинальной книги, без сомнения, классической сводки по ботанике, должен стать полезным и необходимым пособием для русскоязычных читателей, изучающих ботанику как интегральную науку о жизни растений. Его нельзя рассматривать в качестве стандартного учебника. Это пособие для всех тех, кто выбрал для себя растительный мир как интересный объект исследования и хочет получить о нем новейшие научные представления, что важно и для начинающего ботаника, и для опытного натуралиста-исследователя, и особенно для студентов, аспирантов, преподавателей вузов.

Книга начинается с описания структуры и свойств воды и биохимии полимеров растительной клетки (нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, липидов), что является достаточно обоснованным и позволяет при изучении последующих разделов — цитологического, морфологических и анатомических — лучше понять принципы функциональной организации клетки и растительного организма. В разделе о строении клетки дается описание методологии ее изучения, приводятся современные представления о биохимии, физико-химии и работе мембран, о компартментации и клеточных компартментах, их эволюции.

Значительная часть книги — это описание физиологических функций растительного организма, их метаболических систем, составляющих основу жизнедеятельности и обеспечивающих существование организма в разнообразных условиях среды. Такие метаболические системы находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом, и координация их функционирования во времени и пространстве представлена на современном уровне.

Обменные реакции в организме требуют значительных затрат энергии, источником которой служат универсальные для клеток бактерий, хлоропластов и митохондрий растений и животных процессы трансформации энергии. Во всех этих системах световая энергия, или энергия окисляемых субстратов, используется для организации электронного транспорта в мембране, сопряженного с созданием протонного градиента, который применяется для синтеза молекул АТФ. Поэтому нужно понять общие принципы организации электрон-транспортных цепей в сопрягающих мембранах и дать характеристику основным компонентам, участвующим в переносе

электрона. Это возможно при внимательном изучении соответствующих глав. Важную роль в жизни растительного организма играют взаимодействия митохондрий и хлоропластов, во время которых между ними устанавливаются системы прямых и обратных связей, имеющих существенное значение для поддержания клетки как целостной функциональной единицы, гибко приспособляющей интенсивность дыхания к действию различных эндогенных и экзогенных факторов. Важнейшей задачей для понимания сущности процессов жизнедеятельности растения является изучение современных представлений в области фотосинтеза как физиологической функции, составляющей основу биоэнергетики. Фундаментальные процессы фотосинтеза — структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата, молекулярная структура и физико-химические свойства пигментных систем, механизм первичных процессов преобразования энергии и представления о структуре и функционировании реакционных центров — подверглись в последние годы перееисследованию, что нашло отражение в соответствующих главах.

Растения — это компоненты биосферы, которые выполняют огромную геохимическую работу, обусловленную прежде всего их способом минерального питания и водообмена. За последние годы существенно изменились наши представления о поступлении ионов и воды в растение, значительно расширились знания о функциях элементов минерального питания. Большой объем материала о механизмах поступления ионов и воды в апопласт, системах их транспорта через мембраны, транспорте веществ на ближние и дальние расстояния и их круговороте по растению, изложенный в книге, позволяет понять роль этих процессов в формировании функционально-целостной системы.

Рост и развитие растений представляют собой интегральные физиологические функции, в которых раскрываются генетические возможности организма, обеспечивающие адаптивный и репродуктивный потенциал вида. Изучение принципов гормональной, световой, термо- и других видов

регуляции роста и развития растений составляет важнейший раздел ботаники. Жизнь растительного организма протекает в постоянном взаимодействии как с абиотическими (физическими, химическими), так и с биотическими (другими растениями, животными, микроорганизмами) факторами внешней среды. И эти взаимодействия могут существенно модифицировать развитие растения и его потенции к воспроизведению. Очевидны возможные изменения в структуре ценозов, обусловленные гипервливанием абиотических и биотических факторов. Эволюция выработала множество механизмов, позволяющих растению преодолеть неблагоприятные воздействия и сохранить потенциал размножения и распространения. Действие каждого стресс-фактора рассматривается как с позиций его повреждающего эффекта, так и с точки зрения ответных реакций растительного организма, направленных на формирование механизмов адаптации, которые позволяют преодолевать или избегать неблагоприятные воздействия.

Помимо текста несомненным достоинством книги является широкое использование многочисленных схем, таблиц и разнообразных иллюстраций: рисунков, микрофотографий высокого разрешения, карт и фотографий ландшафтной растительности. Можно отметить существенное увеличение объема раздела «Экология», включившего в этом издании все основные сведения современной науки о растительном покрове Земли, а также систематику растений в рамках системы, основанной на учете новейших молекулярно-генетических исследований родственных связей между различными таксонами. Разработанные ботаниками в последние годы подходы позволили значительно продвинуться в понимании принципов функционирования растительного организма или растительных сообществ как целостных биологических систем, что отражено в данной книге и несомненно будет интересно широкому кругу читателей.

*Профессор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
И. П. Ермаков*

Предисловие научного редактора

Ботаническая систематика в естественных учебных курсах традиционно понимается как описание признаков таксонов крупных рангов (не ниже рода), т. е. фактически как описание биоразнообразия. Следует заметить, что учебная литература по зоологии не несет в заглавиях слова «систематика», а именуется соответственно «Зоология позвоночных», «Зоология беспозвоночных», «Энтомология» и т. д. Дело, конечно, не в заголовках, а в том, что задачи систематики не исчерпываются классификацией. Систематика помимо описания таксонов, а это ее важнейшая задача, должна включать разделы, которые могут быть объединены рубрикой «теоретическая систематика». Данный пробел в отечественной ботанической литературе недавно был до известной степени заполнен книгой Р. В. Камелина «Лекции по систематике растений» (2004), представляющей собой обработку лекционного курса. Хотя в книгах некоторые проблемы Р. В. Камелина и Э. Страсбургера неизбежно оказались общими (например, систематика и филогения), подходы к их решению и базовый материал весьма различны. Впрочем, вряд ли стоит еще раз подчеркивать, что «Теоретическая систематика» столь многогранна, что можно радоваться каждой новой публикации.

В предлагаемом вашему вниманию учебнике «Ботаника» удачно совмещаются оба глобальных раздела систематики: описание биоразнообразия и теоретические аспекты. Среди последних можно выделить описание методов нумерической систематики (фенетики) и принципов кладики, бурно развивающейся у нас в стране особенно в последние три десятилетия. В учебнике большое внимание уделяется подходам к определению монофилии так-

сонов. Здесь же встает вопрос о признании (или непризнании) парафилетических групп, что активно дискутируется в современной науке.

В отдельную главу выделена эволюция. В ней прежде всего изложены генетические аспекты систематики, механизмы изменчивости, различные варианты мутаций, рекомбинаций, даны представления о потоке генов, генетическом дрейфе. Все это подводит к проблемам видообразования, которое также рассматривается в учебнике. Однако некоторые понятия, такие как перепатрическое и парапатрическое видообразование, малоупотребительны среди отечественных специалистов-биологов. Особое внимание справедливо уделяется гибридизации и в конечном счете аллополиплоидии. Следует подчеркнуть важность данного раздела для лиц, стремящихся к глубокому изучению систематики растений.

Разделы главы «Эволюция» и теоретические разделы главы «Систематика» столь тесно связаны между собой, что их следовало бы объединить рубрикой «общая часть», предпослав ее «специальной части» — описанию таксонов.

Несколько замечаний по поводу «специальной части» учебника. Порядок расположения таксонов традиционен: бактерии—грибы—водоросли—мохообразные—папоротникообразные—голосеменные—покрытосеменные. Таксоны рассматриваются, как правило, не ниже ранга порядков (у покрытосеменных — семейств). Характеристика, по необходимости, максимально лаконична, однако содержит число родов и видов в семействе, а также географию, что в целом придает характеристике таксонов определенность и информативность. Систематика покрытосемен-

ных строится в соответствии с известным филогенетическим древом по генно-молекулярным данным (Чейз и др., 1993). Это отражает наиболее распространенную в наше время точку зрения на *Amborella* как анцестральное цветковое растение и на *Acorus* как однодольное, сестринское по отношению ко всем однодольным. Следует заметить, что авторы 35-го издания учебника «Ботаника» прекрасно знакомы с современной научной литературой. Это ощущение возникает при ознакомлении с самыми разными группами. Конечно, при таком массиве таксонов и признаков невозможно избежать неточностей и даже ошибок. Кроме того, в случаях, когда возможна

различная трактовка природы органов (например, цветок и зародыш злаков), автор вправе придерживаться своей концепции, хотя она может разделяться лишь немногими.

В заключение следует отметить, что классический учебник Э. Страсбургера всегда пользовался высоким авторитетом у нашей ботанической общественности, с интересом встречавшей каждое его издание. Нет сомнения, что перевод книги на русский язык существенно расширит читательскую аудиторию.

*Доктор биологических наук,
профессор А. Г. Еленевский*