

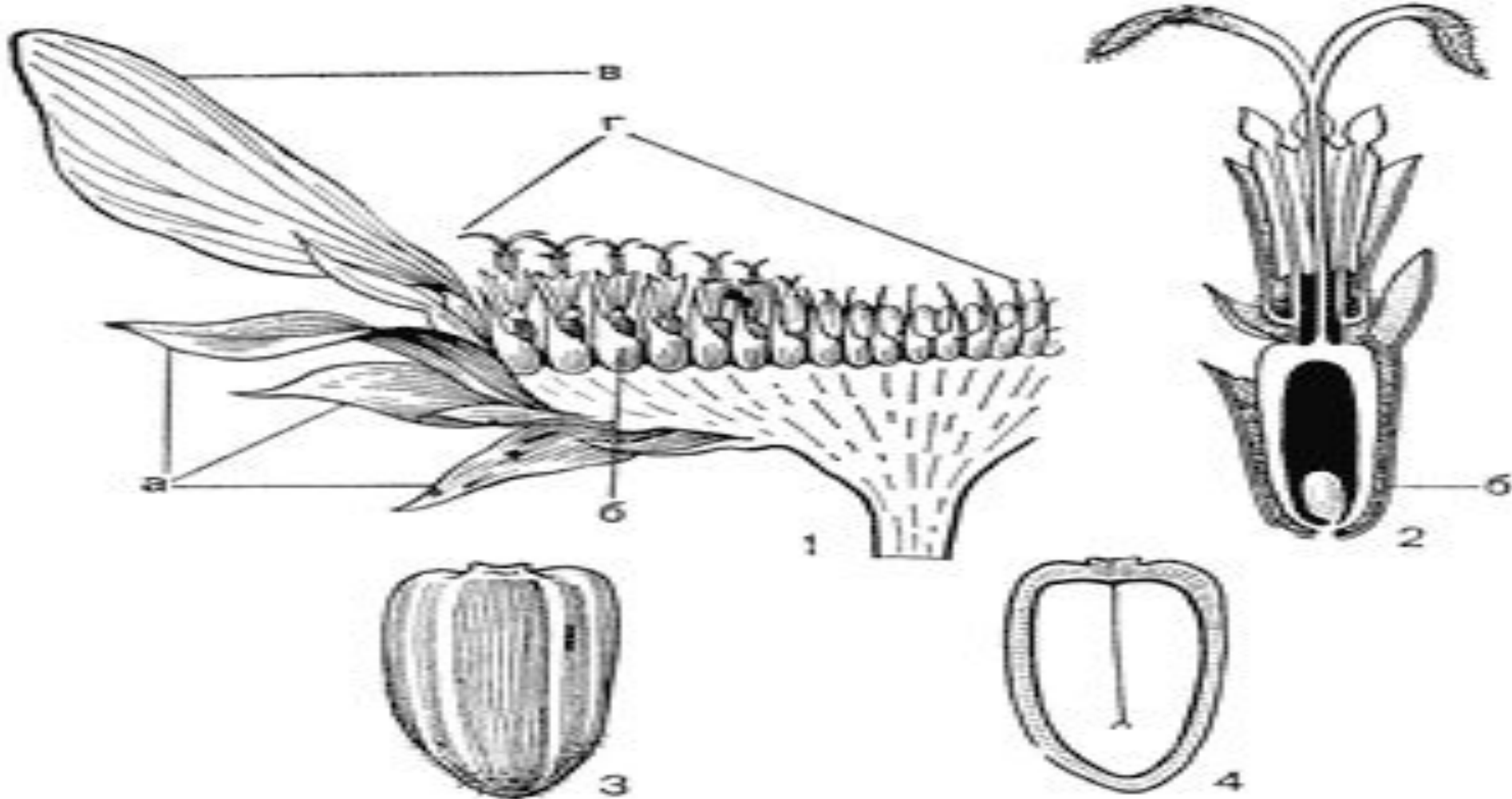
Семейство Астровые, или Сложноцветные





Астровые (лат. Asteráceae), или Сложноцветные (лат. Compositae) — одно из самых больших семейств двудольных растений; включает около 25 тысяч видов (относящихся к 900—1000 родам), распространённых по всему земному шару и представленных во всех климатических зонах.

Растения этого семейства обычно нетрудно отличить от представителей других семейств по характерному для них соцветию — корзинке. Основу корзинки образует расширенное ложе соцветия, или общее цветоложе (рис. 245), на котором располагаются тесно примыкающие друг к другу цветки. Снаружи общее цветоложе окружено оберткой, состоящей из более или менее сильно видоизмененных верховых листьев. Основная функция обертки заключается в защите цветков от неблагоприятных внешних воздействий среды. Листочки (или листики) обертки располагаются в один-два или несколько рядов. Размеры корзинок у дикорастущих сложноцветных чаще всего невелики — диаметром в пределах от одного до нескольких сантиметров. Лишь изредка корзинки крупнее — диаметром до 10-15 см, а у культивируемого подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus*) они достигают в поперечнике размера большого блюда — до 60 см. В то же время у многих полыней корзинки крошечные — в высоту и в ширину всего 2-4 мм. Общее цветоложе может быть более или менее плоским (как, например, у подсолнечника), но может быть также вогнутым, выпуклым, конусовидным и иной формы. Его поверхность нередко усажена пленками, щетинками или волосками. Это видоизмененные прицветники, и лишь волоски могут быть не связанными с прицветниками (т. е. иметь трихомную природу). В определенном соответствии с размером общего цветоложа находится и число цветков в корзинке. У подсолнечника однолетнего оно часто превышает тысячу, но в женских соцветиях видов рода амброзия (*Ambrosia*) всего лишь 2 цветка, а корзинки у видов рода мордовник (*Echinops*) содержат всего один цветок.



Подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*).
 1 — часть соцветия корзинки в продольном разрезе;
 2 — срединный цветок в продольном разрезе; 3 —
 плод; 4 — плод в продольном разрезе (а — листочки
 обертки, б — прицветник отдельного цветка, в —
 краевой цветок, г — срединные цветки)



1



2



3



4



5



6



7



8



9



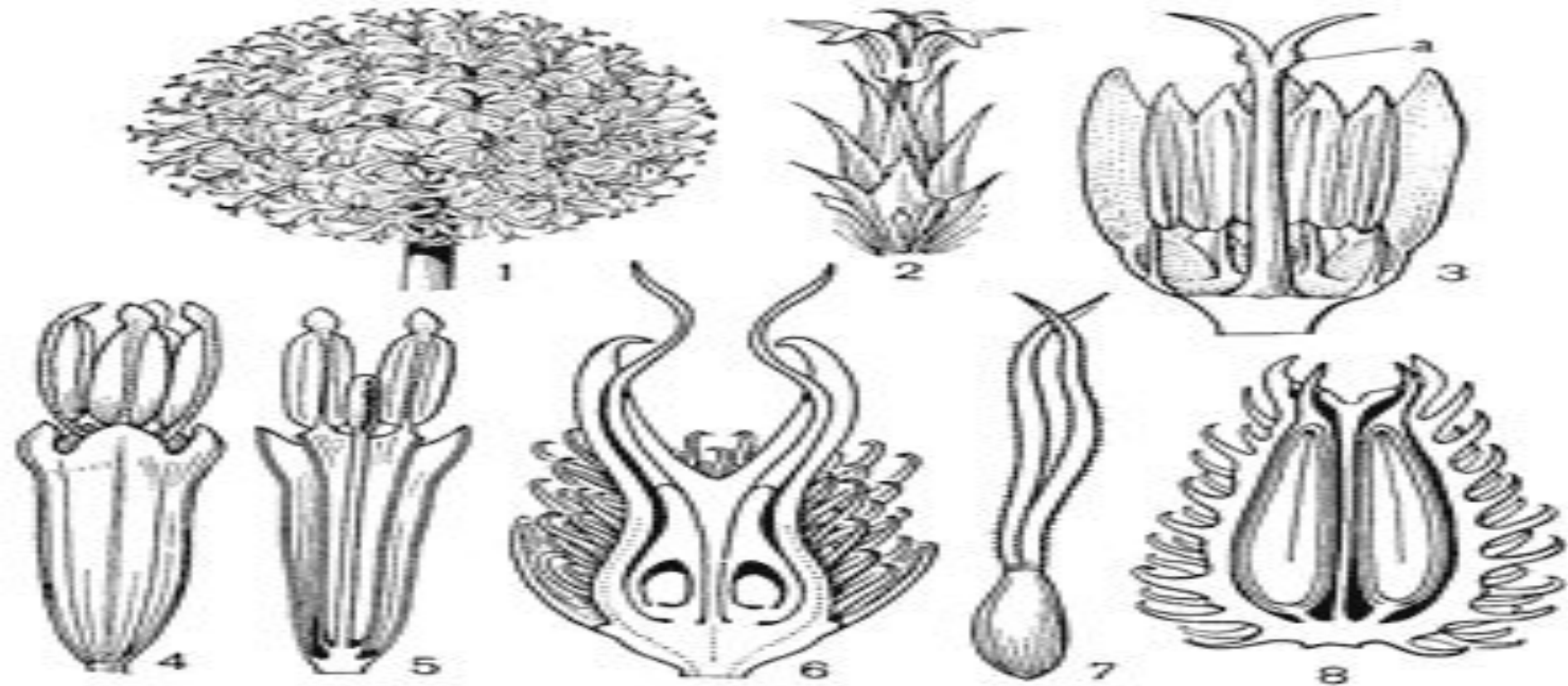
10



11



12



Сложноцветные.

Мордовник шароносный (*Echinops globifer*):

1 — сложное головчатое соцветие;

2 — отдельное соцветие;

3 — цветок, венчик частично удален (а — собирательные волоски на столбике).

Дурнишник восточный (*Xanthium orientale*):

4 — мужской цветок;

5 — то же самое в продольном разрезе;

6 — женское соцветие в продольном разрезе;

7 — женский цветок;

8 — соплодие в продольном разрезе (слегка увеличено).



Цветки у сложноцветных, как правило, небольшие. Чашечка видоизменена в хохолок (иногда его также называют летучка или паппус). Хохолок состоит из более или менее значительного числа различного вида щетинок, волосков, остей, или он представлен лишь пленчатой оторочкой (коронкой). Иногда хохолок совсем исчезает, и тогда цветок полностью лишен чашечки. У более примитивных сложноцветных хорошо заметны чешуи — рудименты лопастной чашечки. Венчик сростнолепестный. Его форма очень сильно варьирует. Он бывает более или менее актиноморфным, и тогда он трубчатый; если венчик зигоморфный, тогда он чаще всего или язычковый, или так называемый двугубый. Между этими основными формами много переходных.



Тычинки, обычно в числе 5, прикреплены к трубке венчика. Нити тычинок свободные, а пыльники боковыми сторонами слипаются между собой, образуя пыльниковую трубку, через которую проходит столбик. Пыльники большей частью удлинённые, продольно вскрывающиеся, интрорзные. Редко, например, у рода амброзия, пыльники свободные, а нити тычинок сросшиеся. Гинецей состоит из 2 плодолистиков со столбиком, который заканчивается 2 рыльцевыми лопастями или веточками; у стерильных цветков столбик иногда нераздельный. У плодущих цветков лопасти столбика выставляются из венчика и часто сильно расходятся. С внутренней стороны лопасти рыльца снабжены особой воспринимающей (рыльцевой) тканью. Для многих видов семейства характерно наличие так называемых собирательных или выметающих волосков, способствующих удалению пыльцы из пыльниковой трубки. Расположение этих волосков (в виде воротничка под рыльцевыми лопастями или на более или менее значительном протяжении наружной стороны лопастей), их густота и длина весьма разнообразны. Завязь нижняя, одногнездная, у основания с одним семязачатком (очень редко их два), расположенным на коротком семяносе (фуникулусе). В зрелых семенах эндосперма нет или обнаруживаются лишь его следы.



Плод сложноцветных — семянка. Это односемянный невскрывающийся плод с более или менее плотным кожистым и обычно нетолстым околоплодником, как правило, отделяющимся от семени. Лишь в очень редких случаях, как у видов неотропического рода вульфия (*Wulffia*), семянки с сочным околоплодником.

Краткие сведения о цветке и связанных с ним образованиях, о которых выше было рассказано, относятся к хорошо развитому обоеполому цветку сложноцветных. Однако далеко не у всех видов этого семейства все цветки в корзинке обоеполые и плодущие. Часто встречаются еще 2 типа однополых цветков — женские (обычно плодущие) и мужские (бесплодные), а также бесплодные цветки, в которых редуцирован и андроцей и гинецей. Корзинка может быть однородноцветковой (гомогамной), но чаще разнородноцветковой (гетерогамной). При этом центр корзинки занимают обоеполые трубчатые цветки, а по периферии лучами расходятся женские и часто ярко окрашенные язычковые цветки. В гетерогамной корзинке наблюдаются и другие комбинации цветков, различных по строению и полу.

Листья преимущественно очередные. Величина, форма и степень расчленения листовой пластинки сильно варьируют, от очень крупных, как у белокопытника японского (*Petasites japonicus*), произрастающего на Сахалине, Курильских островах и в Японии (пластинка его цельного прикорневого почковидного листа достигает в поперечнике 1,5 м, а черешок в длину 2 м), до маленьких, очень редуцированных, как у американского бакхариса безлистного (*Baccharis aphylla*) с прутьевидными фотосинтезирующими стеблями. Очень оригинальны листья у некоторых американских лиан из рода мутисия (*Mutisia*, рис. 247). У большинства сложноцветных листья характеризуются тем или иным типом перистого жилкования. Однако встречаются листья со строго параллельным или параллельно-дуговидным жилкованием, как у некоторых видов рода козелец (*Scorzonera*).

Многим сложноцветным свойственно опушение. Волоски у сложноцветных очень разнообразны: одно- или многоклеточные, жесткие и мягкие, прямые и извилистые, простые (неветвистые) или двураздельные, звездчатые. Густое опушение особенно часто хорошо выражено у видов, обитающих в условиях постоянной сухости или резкой смены температур. Так, растущий в Средней Азии шерстолистник хлопковидный (*Lachnophyllum gossypinum*) в молодом состоянии весь, как ватой, покрыт мягкими перепутанными волосками. Говоря о надземных частях, следует еще упомянуть о заметном среди сложноцветных проценте колючих растений. Колючими бывают листья и стебли.

У подавляющего большинства видов семейства развит стержневой корень. Нередко корень клубневидно утолщен, что, например, характерно для лопухов (видов рода *Arctium*). У многих видов семейства развиваются контрактильные (втягивающие) корни; у растений с прикорневой розеткой они часто обеспечивают плотное прилегание розеток к земле. У полукустарничковых и полукустарниковых сложноцветных стержневой корень обычно деревянистый, хорошо развит. Кроме того, у них формируется так называемый каудекс или стеблекорень — многолетнее образование, преимущественно побегового происхождения. Каудекс несет почки возобновления и часто служит местом отложения запасных питательных веществ. У древесной фиции прекрасной (*Fitchia speciosa*), растущей на острове Раротонга (острова Кука), имеются хорошо выраженные воздушные опорные корни. У многих сложноцветных обнаружена эндомикориза.

Большинство сложноцветных — травы, многолетние или однолетние, которые по своим размерам варьируют от очень крупных, как некоторые виды подсолнечника, до крошечных. Но среди них много также полукустарников и кустарников. Кустарники — от 1 до 5 м и лишь иногда выше (до 8 м). Встречаются среди сложноцветных и деревья, обычно невысокие. Многие древесные формы характерны для океанических островов. В составе эндемичного для Галапагосских островов рода скалезия (*Scalesia*) известны виды со стволами, достигающими в высоту более 20 м при диаметре 25-30 см, как, например, скалезия черешчатая (*S. pedunculata*). Они образуют настоящие леса. О них Чарлз Дарвин упоминает в своем знаменитом «Дневнике изысканий по естественной истории и геологии...» (более известном русскому читателю под названием «Путешествие вокруг света на корабле Бигл»). В Южной Африке и на Мадагаскаре произрастают двудомные древесные растения из рода брахилена (*Brachylaena*), и среди них эндемичное для Мадагаскара дерево первой величины — брахилена мерана (*B. merana*). Оно достигает в высоту 40 м и диаметра до 1 м; древесина его устойчива к гниению и высоко ценится.

Среди древовидных сложноцветных встречаются так называемые розеточные деревья. Ствол у них не ветвится или слабо ветвится и несет на верхушке крону листьев наподобие пучка или розетки. Розеточные деревья из рода крестовник (*Senecio*) достигают в высоту 7,5 м. Они характерны для ландшафтов высокогорий африканских тропиков. Многие сложноцветные имеют подушковидную форму. Так, хаастия подушковидная (*Haastia pulvinaris*), растущая в субальпийском и альпийском поясах Новой Зеландии, образует подушки диаметром свыше 2 м и высотой 60 см. Хаастия вместе с другим подушковидным сложноцветным — раулией необыкновенной (*Raoulia eximia*) — благодаря своему светлому густому опушению хорошо выделяется среди камней.

Лианы среди сложноцветных встречаются редко. Крупные лианы известны в родах вернония (*Vernonia*), микания (*Mikania*), мутисия и немногих других. Все они — обитатели теплых стран.

Среди сложноцветных немало листовых и стеблевых суккулентов; многие из них встречаются в садово-оранжерейной культуре. Наибольшее число суккулентных сложноцветных обитает на южной оконечности Африки и далее на северо-восток до Эфиопии, а также на Мадагаскаре.

Лианы из рода
мутисия (*Mutisia*).
вверху — мутисия
красивая (*M.*
pulchella); внизу —
мутисия заостренная
(*M. acuminata*).



Водные растения среди сложноцветных встречаются редко. Наиболее известны североамериканские склеролепис однокорзинчатый (*Sclerolepis uniflora*) и два вида рода череда (*Bidens*). Оригинальны водные мексиканские виды пектис водный (*Pectis aquatica*) с плавающим стеблем длиной около 30 см и полупогруженный мелколепестлшк гетероморфный (*Erigeron heteromorphus*), верхние листья у которого цельнокрайные или зубчатые, а погруженные в воду — волосовидные. Водное растение с супротивными топко рассеченными листьями катула урутьевидная (*Cotula myriophylloides*) растет в Южной Африке.

У некоторых сложноцветных стебли видоизменены в филлокладии и принимают на себя функцию фотосинтеза. Это наблюдается, в частности, у нескольких американских видов рода бакхарис, например у бакхариса членистого (*Baccharis articulata*).

Как и у представителей порядка колокольчиковых, основной запасный углевод у сложноцветных — инулин (а не крахмал, как у большинства других двудольных).

Многие сложноцветные принадлежат к растениям, обладающим высокой степенью чувствительности к свету, которая выражается в способности раскрывать и закрывать корзинки в зависимости от интенсивности освещения. Часто эта чувствительность настолько выражена, что ее легко наблюдать, не прибегая к каким-либо приборам. Именно поэтому среди цветочных часов, которые предложил в первой половине XVIII в. К. Линней, сложноцветных особенно много. Цветочные часы — набор высаженных на небольшой площади растений, цветки которых в ясные солнечные дни открываются и закрываются в определенное время. Точность таких часов от получаса до часа. Для каждой местности набор растений должен быть свой, предварительно установленный наблюдениями.

Среди сложноцветных встречаются так называемые компасные растения. В полуденные часы они способны располагать свои листья ребром к падающему на них свету; при этом одна широкая сторона пластинки обращена на восток, а другая — на запад. Такое расположение листьев предохраняет от перегрева солнечными лучами и способствует уменьшению транспирации, без снижения интенсивности фотосинтеза. Компасные растения — обычно обитатели открытых мест. Из таких растений хорошо известны распространенный в Евразии латук дикий, или компасный (*Lactuca serriola*), и североамериканский сильфиум дольчатый (*Silphium laciniatum*). Во времена, когда обширные пространства американских прерий еще были слабо освоены, положение листьев сильфиума заменяло заблудившимся охотникам компас.

Отзывчивость некоторых сложноцветных не только на свет, но и на влажность воздуха и другие атмосферные явления уже давно подмечена в пароде. Поэтому виды этого семейства служат в качестве своеобразных барометров. Так, если корзинка осота огородного в более или менее ясный день не раскрывается, то на следующий день очень вероятен дождь. В литературе имеются данные и о более долгосрочных «предсказателях» погоды среди сложноцветных; указывается, например, что образование розетки листьев у гелениума осеннего (*Helenium autumnale*) связано с характером предстоящей зимы.

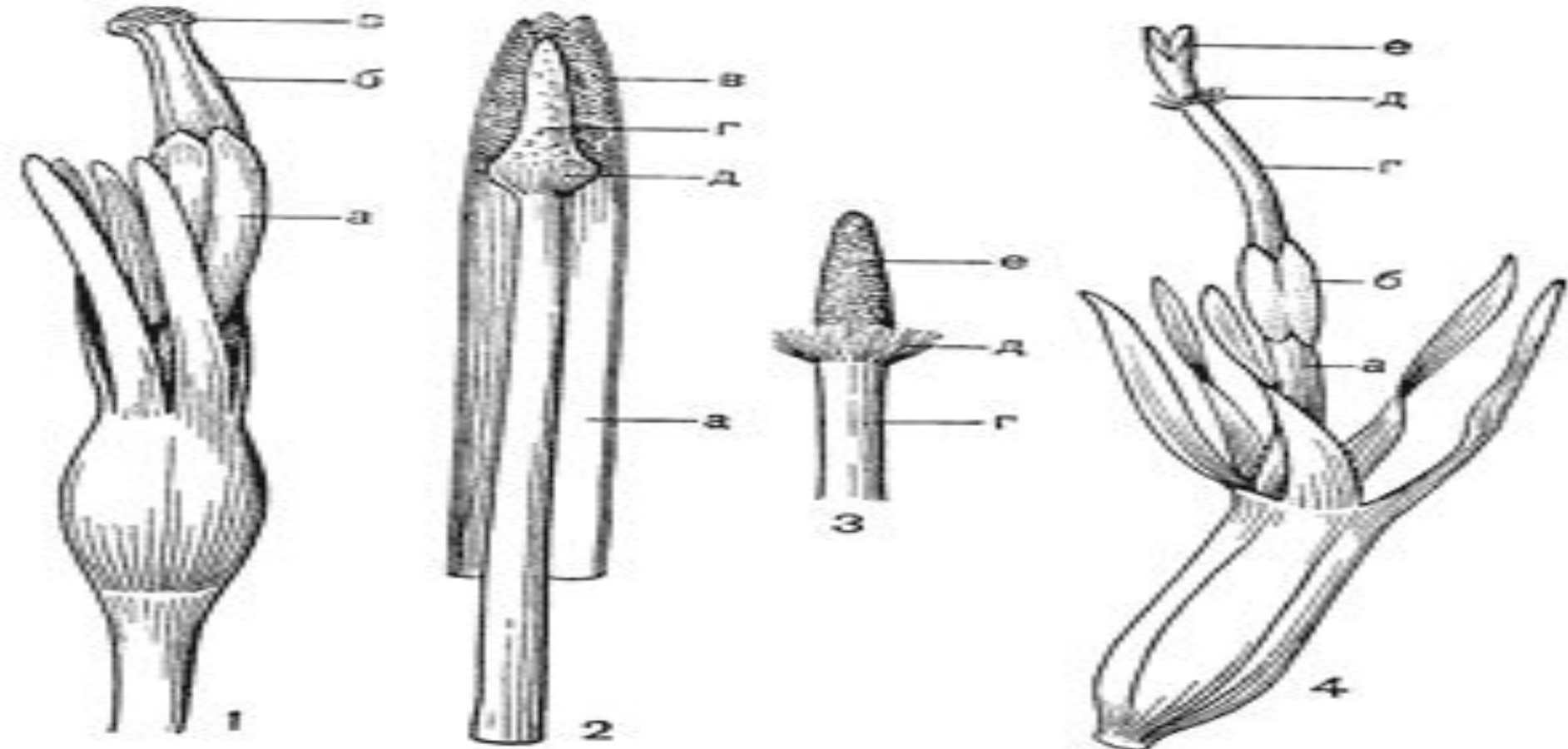
Подавляющее большинство сложноцветных — насекомоопыляемые растения. Ранние весенние виды умеренных областей часто имеют золотисто- или оранжево-желтые цветки в корзинке, которые хорошо выделяются на темной, еще слабо покрытой другими растениями почве. У многих сложноцветных малозаметные трубчатые цветки корзинки окружены по периферии яркими белыми, желтыми или красными крупными цветками, которые хорошо видны с большого расстояния. Эти периферические цветки нередко бесплодны и не выполняют никакой другой функции, кроме сигнальной. Насекомоопыляемые сложноцветные с небольшими корзинками, малозаметными в отдельности, обладают, более или менее крупными, хорошо приметными общими соцветиями.

Насекомых, посещающих сложноцветные, привлекает нектар, обычно выделяющийся при основании столбика, а также пыльца. Основные опылители — пчелы, осы, шмели и другие перепончатокрылые, а также чешуекрылые. Более редкие опылители — мухи-журчалки (сирфиды) и иные двукрылые, а также жуки и представители других отрядов класса насекомых. Часто одно и то же сложноцветное посещается не одним-двумя, а большим числом различных видов насекомых. Есть сведения, что некоторые виды рода мутисия опыляются птицами.

У большинства сложноцветных наблюдается протандрия. Также как у колокольчиковых, пыльники раскрываются еще в бутоне и пыльца оказывается внутри пыльниковой трубки еще до раскрытия цветков; на этой мужской фазе развития цветка столбик еще короткий и лопасти или ветви рыльца еще плотно сомкнуты; к моменту раскрытия цветка столбик удлиняется и постепенно, подобно поршню в цилиндре, выталкивает пыльцу, как это мы уже видели у представителей подсемейства лобелиевых семейства колокольчиковых.

Из особенностей, обеспечивающих успех и точность перекрестного опыления, большой интерес представляет своеобразный пылеподающий механизм, наблюдаемый у довольно многих сложноцветных, например у видов рода василек. У них имеются чувствительные нити тычинок, обладающие способностью сокращаться. Вследствие этого при прикосновении насекомых к тычинкам пыльниковая трубка опускается вниз, а находящийся под ней столбик с выметающими волосками выносит пыльцу, которая и попадает на насекомое. У многих сложноцветных имеются приспособления, обеспечивающие опыление между разными цветками в пределах одной корзинки.

В тех случаях, когда перекрестное опыление почему-либо не произошло, обычно имеет место самоопыление. Оно обеспечивается способностью рыльцевых лопастей столбика закручиваться так, что они приходят в соприкосновение с собственной пыльцой.



Василек луговой (*Centaurea jacea*).

1 — верхняя часть цветка на мужской фазе;

2 — разрез пыльниковой трубки перед покрытием пыльников;

3 — верхушка столбика, вынутая из пыльниковой трубки;

4 — верхняя часть цветка в женской фазе после удаления пыльцы:

столбик удлинился и вынес раскрывшееся рыльце (е); а — пыльниковая трубка, б — придатки пыльников, которые вначале закрывают верхушку пыльниковой трубки (в — пыльца, г — столбик, д — кольцо собирательных волосков, е — рыльце).

В тех случаях, когда перекрестное опыление почему-либо не произошло, обычно имеет место самоопыление. Оно обеспечивается способностью рыльцевых лопастей столбика закручиваться так, что они приходят в соприкосновение с собственной пылью.

Сравнительно у немногих сложноцветных, например у видов рода дурнишник, наблюдается протогиния. Нередко встречается анемофилия. Она рассматривается как явление вторичное и свойственна растениям широких открытых пространств, например, видам полыни (*Artemisia*); корзинки у них, как правило, мелкие, невзрачные, собранные в сложные общие соцветия.

У некоторых сложноцветных цветки клейстогамные.



Кроме
нормального
полового
процесса у
сложноцветных
часто
наблюдается
апомиксис,
особенно среди
представителей
подсемейства
латуковых,
например у
рода одуванчик
(*Taraxacum*).

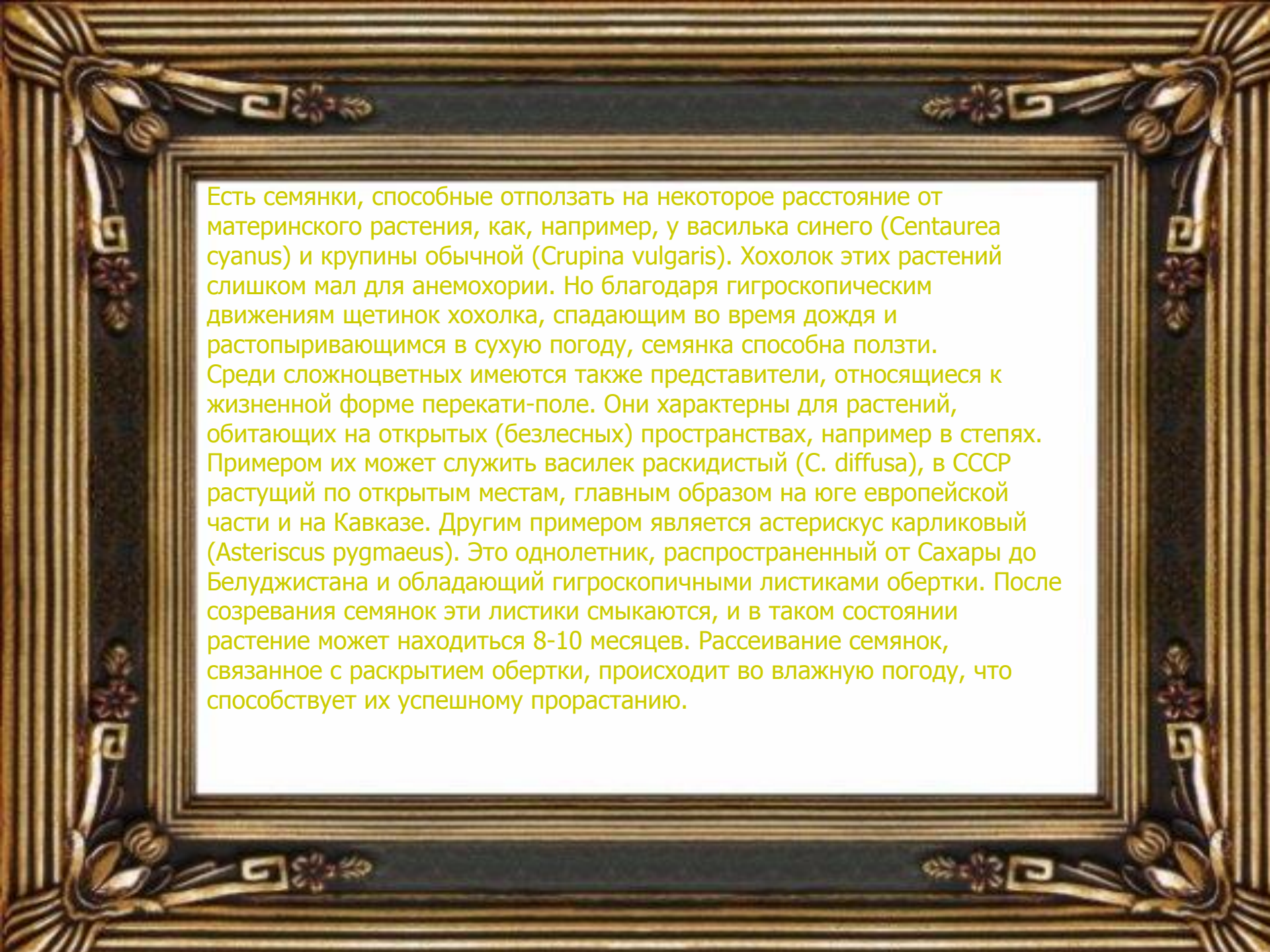
Количество плодов весьма значительно, а во многих случаях исключительно велико. Плоды обычно небольшие и весят ничтожно мало. Длина семянков часто не превышает 5 мм, а ширина 1 мм. Самые крупные плоды имеются у упоминавшейся древесной фиции прекрасной; они достигают в длину 5 см. Очень часто плоды-семянки снабжены волосками, щетинками, сосочками и так далее, а у некоторых антемидеевых (триба Anthemideae) семянки снаружи покрыты особыми ослизняющимися клетками, которые, видимо, способствуют прорастанию зачатков в засушливых условиях.

Среди сложноцветных много анемохоров. Первостепенное значение для этого имеет хохолок, расположенный непосредственно на верхушке семянки или приподнятый на оттянутой узкой верхушке — носике. Обычно хохолок состоит из различного строения волосков или щетинок, которые обладают гигроскопичностью и в качестве летательного аппарата могут действовать лишь в сухую погоду. Хохолок принадлежит к наиболее совершенным приспособлениям этого рода в мире растений; его положение — выше центра тяжести — особенно удачно, когда хохолок находится на носике. Вообще хохолок-парашют сложноцветных, как показывают специальные исследования, как бы рассчитан по точным законам аэродинамики; он придает семянкам значительную устойчивость в полете, повышает динамическую подъемную силу, действующую на семянку. Особенно совершенны хохолки у сложноцветных с перистыми волосками. Здесь уместно вспомнить, что первая печатная работа замечательного русского ботаника В. И. Талиева, опубликованная им в Казани в 1894 г., посвящена обстоятельному изучению механизма движения гигроскопических волосков хохолка. У лекокарпуса перисторассеченного (*Lecocarpus pinnatifidus*), эндемичного для Галапагосских островов кустарника, летательный аппарат из кроющего листа.

Очень мелкие и легкие семянки сложноцветных, как, например, у полыней, хотя и не имеют специального летательного аппарата, также частично разносятся ветром.

У сложноцветных, растущих около воды, зачатки нередко разносятся водой, например, у некоторых видов белокопытника (*Petasites*), череды (*Bidens*) и др. У хоризиса ползучего (*Chorisis repens*), в СССР растущего на Дальнем Востоке на песках и галечниках морских побережий и в устьях больших рек, семянки имеют утолщенную пористую оболочку — приспособление к распространению их водой.

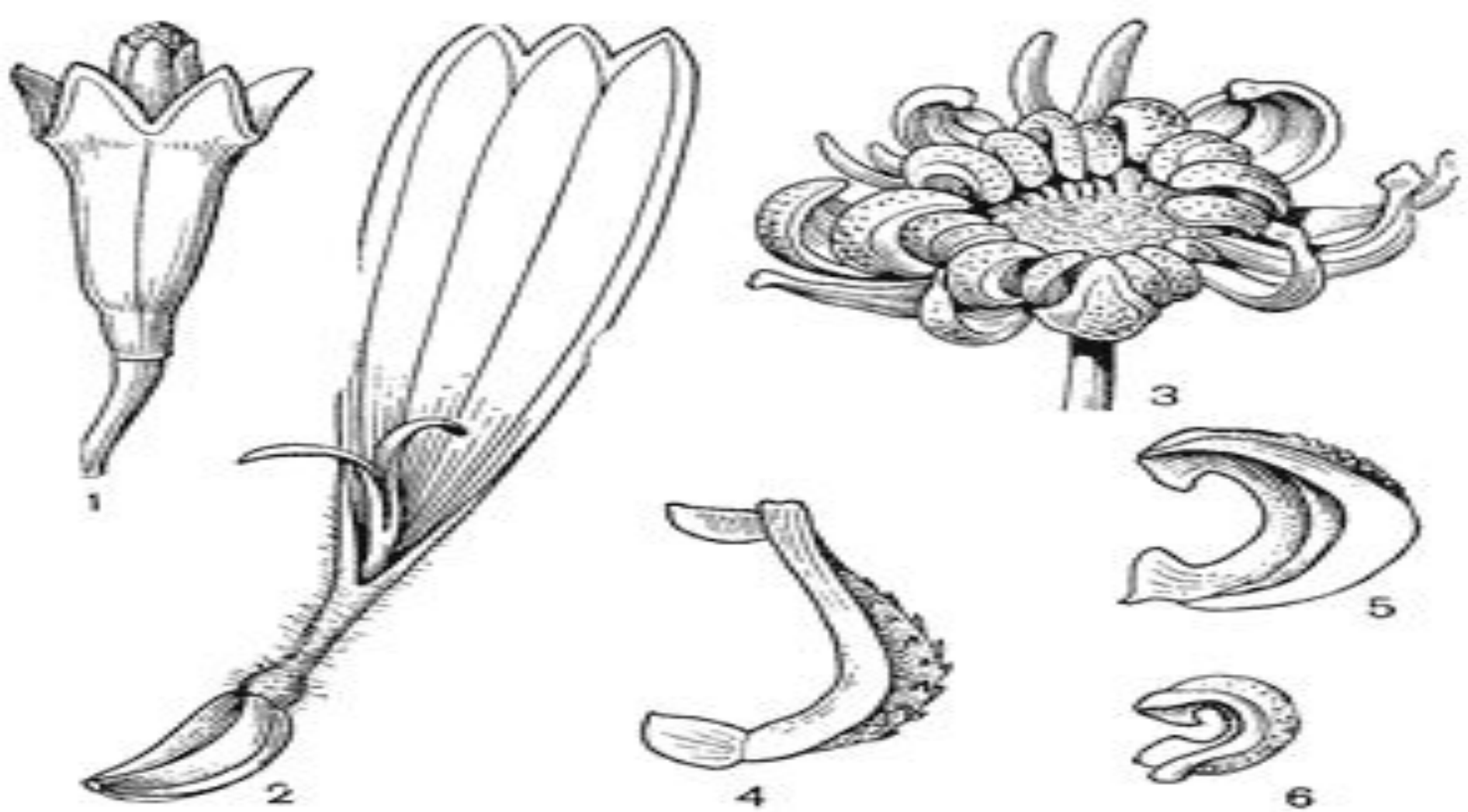
Среди сложноцветных немало и зоохорных видов. У пустынного эфемера кельпинии линейной (*Koelerpinia linearis*) семянки усажены на спинке крючковатыми шипиками и, кроме того, заканчиваются на конце пучком таких же шипиков, собранных в виде якоря. Благодаря этому плоды кельпинии пристают к шерсти животных и одежде человека. У лопухов при созревании семянков целые корзинки-соплодия легко отламываются от растений и благодаря цепким листикам обертки пристают к волосяному покрову животных и одежде людей. Для сравнительно небольшого числа видов отмечено и явление мирмекохории. Плоды некоторых сложноцветных рассеиваются при раскачивании их упругих стеблей или цветоносов. Это так называемые растения-баллисты. Семянки у них вовсе без хохолка или хохолок из грубых волосков, а иногда слишком короткий, чтобы быть пригодным для распространения ветром.



Есть семянки, способные отползать на некоторое расстояние от материнского растения, как, например, у василька синего (*Centaurea cyanus*) и крупины обычной (*Crupina vulgaris*). Хохолок этих растений слишком мал для анемохории. Но благодаря гигроскопическим движениям щетинок хохолка, спадающим во время дождя и растопыривающимся в сухую погоду, семянка способна ползти. Среди сложноцветных имеются также представители, относящиеся к жизненной форме перекасти-поле. Они характерны для растений, обитающих на открытых (безлесных) пространствах, например в степях. Примером их может служить василек раскидистый (*C. diffusa*), в СССР растущий по открытым местам, главным образом на юге европейской части и на Кавказе. Другим примером является астерискус карликовый (*Asteriscus rugmaeus*). Это однолетник, распространенный от Сахары до Белуджистана и обладающий гигроскопичными листиками обертки. После созревания семянков эти листики смыкаются, и в таком состоянии растение может находиться 8-10 месяцев. Рассеивание семянков, связанное с раскрытием обертки, происходит во влажную погоду, что способствует их успешному прорастанию.

В последние несколько столетий, когда сообщение и перевозки различных грузов между материками и странами стали интенсивными, исключительная плодовитость некоторых сложноцветных в сочетании с их неприхотливостью позволила им освоить огромные новые пространства, во много раз превышающие первоначальный (естественный) ареал. Примером может служить североамериканская кониза канадская (*Conyza canadensis*), впервые появившаяся в Европе лишь в XVII в. и теперь ставшая космополитом. Хорошо известны и такие случаи, когда европейские сложноцветные, попав на другие континенты, стали там вытеснять аборигенов. Так, чертополох поникающий (*Carduus nutans*), завезенный в Северную Америку из Европы в конце прошлого столетия, теперь стал там широко распространенным и трудно искореняемым сорняком.

Из биологических особенностей семянков сложноцветных упомянем еще о наблюдаемом у многих видов этого семейства разнотипии, или гетерокарпии. Хорошо выражена гетерокарпия у календулы лекарственной (*Calendula officinalis*), широко известной за форму ее изогнутых семянков под названием «ноготки». В одной корзинке у календулы встречаются когтевидные, ладьевидные и кольцевидные семянки, а также переходные между ними формы.



Календула лекарственная, или ноготки (*Calendula officinalis*).

1 — срединный цветок на мужской фазе; 2 — краевой цветок, женский;
3 — соплодие, стерильные срединные цветки опали (слегка увеличено);
4, 5, 6 — разные типы плодов семянок календулы

Семейство сложноцветных делится на 2 подсемейства: астровые (Asteroideae), которое объединяет подавляющее большинство родов семейства и включает в себя 11-12 триб, и более однородное подсемейство латуковые (Lactucoideae), или цикориевые (Ciclorioideae), к которому относят всего одну трибу. Мы имеем возможность коснуться лишь некоторых важнейших триб.