

А. Л. Иванов

ЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие



Москва-Берлин
2015

УДК 575.8
ББК 28.02 я73
И20

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. *М. А. Галкин*,
д-р биол. наук, проф. *Е. С. Немирова*,
д-р биол. наук, проф. *С. Х. Шхагапсоев*

Иванов, А. Л.

И20 Эволюция и филогения растений : учебное
пособие / А. Л. Иванов. – М.-Берлин: Директ-
Медиа, 2015. – 292 с.

ISBN 978-5-4475-3833-0

Учебное пособие содержит материалы, позволяющие проследить основные этапы эволюции растительного мира от возникновения растительной клетки до покрытосеменных растений; сведения об основных эволюционных процессах в растительном мире – эволюции растительной клетки, эволюции размножения, эволюции гаметофита и спорофита, эволюции циклов развития низших и высших растений. Подробно освещаются основные филогенетические теории: теория эндосимбиоза, стелярная теория, теломная теория, теории происхождения цветка и другие. Описываются направления морфологической эволюции вегетативных и генеративных структур, определяются уровни организации низших и высших растений, устанавливаются наиболее вероятные филогенетические связи между таксонами разного ранга, дается оригинальная система растений.

Для студентов биологических специальностей университетов, аспирантов, преподавателей высших учебных заведений.

УДК 575.8
ББК 28.02 я73

ISBN 978-5-4475-3833-0

© Иванов А. Л., текст, 2015

© Издательство «Директ-Медиа», оформление, 2015

ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебное пособие «Эволюция и филогения растений» предназначено для студентов биологических специальностей университетов, специализирующихся по дисциплинам ботанического профиля дневной и заочной форм обучения. Оно включает в себя курс лекций по одноименной дисциплине. Изложенные в пособии материалы отвечают существенно расширенным программам общего курса ботаники. Они могут быть использованы при изучении отдельных разделов «Морфологии растений» и «Систематики растений», а также «Эволюционного учения». Кроме того, на базе материалов пособия возможна организация (составление рабочих и учебных программ) и проведение специальных курсов, например, «Происхождение клетки», «Эволюция высших растений», «Эволюция циклов развития растений» и др.

Актуальность издания определяется тем, что в современной учебной литературе нет обобщающего учебного пособия по проблемам эволюции растений в пределах всего растительного царства, начиная от происхождения клетки и заканчивая покрытосеменными растениями.

Пособие состоит из введения, семи глав и заключения, в которых освещаются узловые проблемы морфологической эволюции, эволюции циклов развития и филогенетических связей низших и высших растений, основные эволюционные теории (теория симбиогенеза, стелярная теория, теломная теория, теории происхождения цветка и др.), а также многие другие проблемы. Богатый иллюстративный материал, представленный на 99 таблицах, способствует наилучшему пониманию и восприятию основных положений эволюции и филогении.

В пособии нашли отражение взгляды автора на эволюционные и филогенетические проблемы, которые в ряде случаев являются альтернативными общепринятым. Это касается отношения к проблемам полифилии и монофилии, уровням организации и филогенетическим связям, родственным отношениям таксонов высшего порядка. Поэтому для решения соответствующих проблем предлагаются оригинальные толкования филогенетического и таксономического (на уровне высших таксонов) характера, что нашло отражение в создании схем филогенетических отношений высших растений и таксонов в ранге отдела и выше. Предлагаемые схемы открывают возможности для дискуссий и поисков наиболее приемлемых решений проблем эволюции и филогении.

ВВЕДЕНИЕ

Растительный мир биосферы представлен примерно 500 000 видами. В подавляющем своем большинстве растения - автотрофные организмы, в основном фототрофные, в отличие от грибов, слизевиков и бактерий, являющихся гетеротрофами (кроме хемобактерий).

Растения имеют специфическое строение клетки. Она окружена плотной клеточной оболочкой, не пропускающей твердых частиц, поэтому может воспринимать из окружающей среды необходимые для жизни вещества только в растворенном состоянии. В связи с этим питание растений стало зависеть от размера поверхности соприкосновения тела с окружающей средой. Вследствие этого строение большинства растений характеризуется более сложным, чем у животных, внешним расчленением.

Растения обладают малой подвижностью, что можно считать главной причиной особого способа их расселения. Животные обычно расселяются во взрослом, во всяком случае активном, состоянии. В противоположность этому для подавляющей массы растений характерно расселение зачатками - диаспорами. Диаспоры у растений разнообразны. Это могут быть специализированные одиночные клетки (споры), сложно устроенные многоклеточные тела, содержащие в себе зародыш (семена, плоды, части плода, соплодия), специализированные части вегетативного тела (выводковые почки, клубни, луковицы и пр.).

Диаспоры, в первую очередь споры и семена, во время расселения обычно находятся в состоянии покоя. В это время у них не обнаруживаются ни роста, ни других видимых проявлений жизни. Они продолжают оставаться в таком неактивном состоянии, пока не попадут в благоприятные для дальнейшего развития условия. Тогда начинается формирование новой особи растения.

Растения обладают способностью к фотосинтезу, в процессе которого при взаимодействии солнечной энергии, воды и углекислого газа образуется органическое вещество и высвобождается свободный кислород. Зеленый покров Земли ежегодно создает сотни миллиардов ($4,5 \times 10^{11}$) тонн органической материи. Кроме того, почти весь кислород современной атмосферы имеет биогенное происхождение.

Все многообразие растений подразделяется на две группы - низшие и высшие. Тело низших растений носит название таллом и имеет простую организацию (одноклеточные, многоклеточные нитчатые, пластинчатые или слабо дифференцированные на ткани организмы). Высшие растения имеют сложную тканевую дифференциацию и подразделение тела на органы. Низшие растения живут в водной среде, реже на суше во влажной

или насыщенной парами воды среде и при наступлении засухи теряют воду и впадают в состояние скрытой жизни, или анабиоз. Таким образом, у низших растений водный обмен не стабилизирован и интенсивность их жизненных процессов целиком зависит от наличия влаги в окружающей среде. Такие растения называются **пойкилогидрическими**.

Высшие растения способны стабилизировать содержание воды внутри своего тела и являются относительно независимыми от колебания влажности в почве и атмосфере - **гомойогидрические** растения.

Выход на сушу потребовал адаптации к совершенно новым условиям, выразившейся в перестройке всей организации растения. Тело растения оказалось разделенным на две части - подземную и надземную, выполняющие различные функции. Подземная часть обеспечила почвенное питание (всасывание воды и растворенных в ней веществ), а надземная часть - фотосинтез. Вместе с тем органы, расположенные в почве, потеряли возможность фотосинтеза, а органы, находящиеся над почвой, потеряли непосредственную связь с почвенной влагой. Разделение функций повлекло за собой возникновение адаптивных структур высших растений - всасывающих, проводящих, механических, покровных и др.

У высших растений имеется два основных органа - побег и корень. Побег (а не стебель и лист по отдельности) считают основным органом, поскольку все элементы побега возникают онтогенетически из единого массива меристемы и друг без друга существовать не могут. Побег в свою очередь подразделяется на ось (стебель) и листья, различающиеся по структуре и функциям и понимаемые как органы побега, т.е. как бы органы второго порядка.

Растительные организмы обладают полярностью - различием между противоположными точками (полюсами) организма, органа или отдельной клетки. Такое различие проявляется не только во внешнем строении, но и в физиологических функциях, например, в образовании, передвижении и накоплении различных веществ. В зависимости от эволюционного уровня развития того или иного организма полярность может проявляться в более простой или в очень сложной форме.

Хламидомонада в связи с ее подвижностью обладает передним и задним полюсами. У прикрепленных водорослей существует различие между основанием и верхушкой (апикальным и базальным полюсами). Наибольшей сложности полярность достигает у высших растений, приспособленных к жизни в воздушно-почвенной среде. Она проявляется в расчленении тела на побеги и корни, в различии между верхушкой и основанием отдельного органа, в строении и работе разных тканей и клеток, в способности к восстановлению утраченных частей (регенерации). Многие

вещества синтезируются в определенных тканях, и их передвижение происходит по проводящим путям полярно, т. е. в определенном направлении.

Также для растений характерна симметрия, проявляющаяся в закономерностях расположения боковых частей. Она проявляется как во внутреннем, так и во внешнем строении органов, в расположении боковых органов по отношению к оси материнского органа. Например, листья располагаются симметрично относительно стебля, а боковые корни - относительно того корня, на котором они возникли. Симметрия проявляется и в повторяемости структур вдоль органа - метамерии. Симметрия может быть билатеральной или радиальной.

Методы эволюционной морфологии и филогении растений

Эволюционная морфология изучает закономерности эволюционного преобразования различных морфологических структур - клеток, тканей, органов или организмов. Она тесно связана с филогенией, основной задачей которой является выяснение родственных отношений между растениями, изучение истории растительного мира, его эволюции. Филогения в свою очередь тесно связана с систематикой растений, конечной целью которой является построение филогенетической системы растений. Эти области ботаники тесно связаны друг с другом, поэтому методы эволюционной морфологии являются теми же самыми, которыми пользуется систематика растений. Основными методами являются морфологические.

Палеоботанический метод подвергает сравнительному изучению ископаемые остатки вымерших растений. Если бы имелась возможность изучить остатки всех видов растений, живших в течение сотен миллионов лет, то можно было бы составить очень полную и достоверную картину эволюции отдельных органов растений и различных систематических групп. Растения (как и животные) сохраняются в ископаемом состоянии лишь в исключительных случаях, для этого требуется особая комбинация условий. Поэтому большинство видов, населявших когда-то землю и впоследствии вымерших, исчезло бесследно, и лишь ничтожная часть дошла до нас в виде ископаемых остатков. Кроме того, ископаемые остатки очень редко представляют собой нечто цельное. В большинстве случаев это отдельные разрозненные части, фрагменты вегетативных или генеративных органов. Требуется большая работа, чтобы связать их между собой. Тем не менее, палеоботаника поставила основной материал для филогении и палеоботанический метод является важнейшим ее методом. Именно он дал возможность составить представление о предках высших растений (открытие Риниеобразных), выделить группу семенных папоротников и др.

Этот метод позволяет проследить в некоторых случаях и эволюцию отдельных морфологических структур. Например, палеоботанические исследования показывают, что в наиболее древних слоях, где находят ископаемые растения, господствует дихотомическое ветвление, что дает основание смотреть на дихотомию как на примитивную форму. Моноподиальное и симподиальное ветвления являются производными от дихотомического. Палеоботаника также показывает, что древнейшей, примитивной формой стели является протостель, наблюдаемая у Риниеобразных. Сравнительное изучение анатомии современных и ископаемых споровых растений позволило установить, что из протостели возникла сифоностель, из нее - диктиостель и эустель. Такой ход развития подтверждается и онтогенезом современных папоротников. Их проростки имеют протостелическое строение, которое постепенно переходит в сифоностелическое и в диктиостелическое.

Вследствие неполноты геологической летописи главную часть фактического материала приходится получать при помощи сравнительно-морфологических исследований, т. е. сравнивая современные группы растений друг с другом.

Сравнительно-морфологическим методом изучаются ныне живущие организмы. Эти сравнения дают возможность лишь косвенно воссоздать эволюционное развитие растений, поскольку предковые формы, давшие начало современным видам, вымерли, а из современных видов ни один не сохранил полностью всех черт своих предков. У многих видов наряду с признаками примитивными, архаичными можно найти признаки прогрессивные, эволюционно продвинутые, что выражается в явлении гетеробатмии. Наличие гетеробатмии объясняется тем, что органы и части любого организма функционально связаны между собой в различной степени и темпы эволюции этих органов могут быть неодинаковыми. В результате один орган сохраняет архаичные черты, тогда как другой сильно специализируется.

Другая трудность сравнительно-морфологического метода состоит в том, что параллельно с процессами усложнения и дифференциации одних структур идут процессы упрощения других. В основе редукции (недоразвития) многих структур лежит потеря ими тех функций, которые они ранее выполняли. В результате упрощения и уменьшения орган может превратиться в рудимент, потерявший свое значение. Например, в цветках некоторых растений рудиментарные тычинки имеют вид небольших бесплодных стаминодиев. В тех случаях, когда органы совершенно утрачены, говорят об их абортации. Истинную природу простоты не всегда легко определить, и разграничение первично простых

структур и вторично упрощенных в ряде случаев может оказаться крайне трудной задачей.

Сильное упрощение целых систем тканей и органов иногда бывает связано с морфофизиологическим регрессом (общей дегенерацией) в результате перехода к паразитизму или некоторым другим условиям существования (например, при переходе цветковых растений к жизни в воде). У паразитов могут редуцироваться зеленые листья, корни. Растения, погруженные в воду, имеют упрощенное внутреннее строение.

Одним из основных понятий эволюционной морфологии является понятие гомологичных и аналогичных органов. Под гомологичными органами понимают органы, возникающие из однотипных зачатков и имеющие одинаковое происхождение. Например, бурые почечные чешуи сильно отличаются от типичных зеленых листьев, однако они возникают в кончике побега из таких же листовых зачатков, что и зеленые листья. Клубень картофеля возник из типичного олиственного побега путем метаморфоза (резкого, наследственно закрепленного видоизменения), и его гомологичность побегу можно доказать, изучая его развитие и строение.

Аналогичными называют органы, имеющие различную морфологическую природу (эволюционное происхождение от различных основных органов, от различных структур), но выполняющие сходные функции и имеющие сходное внешнее строение. Например, шипы и колючки, выполняющие функцию защиты, могут иметь различную морфологическую природу: у барбариса колючки представляют собой видоизмененные листья, у сливы в колючку превращается целиком боковая веточка, а у шиповника и крыжовника шипы - это выросты наружных тканей стебля. Еще одним примером аналогичных образований могут служить громадные корзинки подсолнечника и отдельный цветок яблони или колокольчика. Корзинка подсолнечника лишь по видимости похожа на цветок, а в действительности представляет собой соцветие, составленное множеством мелких внутренних цветков, каждый из которых образует одну семянку, и крупных краевых ложноязычковых цветков, имитирующих лепестки. Прицветные листья, придвинутые снизу к соцветию, имитируют зеленую чашечку.

Конвергенцией называют такое явление, когда организмы, принадлежащие к разным систематическим группам, под влиянием сходных условий обитания приобретают внешнее сходство. Часто понятие конвергенции применяют к отдельным органам или структурам. Приведенные выше примеры аналогичных органов (колючки, шипы, и пр.) - результат конвергентной эволюции.

Онтогенетический метод исследует индивидуальное (онтогенетическое) развитие организмов и цикл их развития. На основании этих

исследований удастся установить степень родства между растительными организмами. Например, голосеменные, пока не была известна история их развития, объединяли с покрытосеменными в один класс - Явнообращные (*Phanerogamae*), противопоставляемый Тайнообращным (*Cryptogamae*), куда относили споровые растения. Однако исследование цикла развития голосеменных, начатое В. Гоффмейстером, показало, что хвойные имеют такие же архегонии, как и папоротники, что семяпочки не что иное, как мегаспорангии, что эндосперм хвойных - женский заросток и его развитие идет так же, как и у разноспоровых плаунов. Таким образом было установлено родство этих групп растений.

Особенности онтогенетического развития растений отражаются на характере проявления у них биогенетического закона. Повторение предковых черт на ранних ступенях онтогенеза хорошо заметно в развитии нитчатых водорослей, и проявление здесь биогенетического закона не вызывает сомнений. Например, у Улотрикса гаметы и зооспоры обладают жгутиками и очень напоминают одноклеточные подвижные водоросли. На основании этого сходства можно предположить, что указанные нитчатые водоросли произошли от одноклеточных жгутиковых форм. Из этого примера видно, что черты предков (наличие жгутиков, одноклеточность) проявляются лишь на определенном этапе онтогенеза и исчезают на последующих этапах.

Однако у растений предковые черты могут оставаться во взрослом организме. Например, у молодых папоротников проводящие ткани имеют примитивные признаки, характерные для вымерших псилофитов, и только позднее в нарастающих участках стебля возникают более сложные структуры. У Нефролеписа возвышенного (*Nephrolepis exaltata*) в видоизмененных побегах (усах) сохраняется протостелическое строение.

Помимо рассмотренных методов филогения пользуется и другими - ботанико-географическим, палеогеографическим, палинологическим, биохимическим.

Таким образом, изучая эволюцию растений, исследование можно вести в двух направлениях: в филогенетическом, устанавливая родственные отношения между различными таксономическими категориями, и морфогенетическом, выясняя ход эволюции основных органов и структур растений. Оба этих направления ставят конечной целью выяснение общего хода эволюции растительного мира, установление родственных взаимоотношений между крупными таксонами, а вместе с тем выяснение происхождения и эволюции органов и их строения.

ГЛАВА I. ЭВОЛЮЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Возникновение жизни и эволюция прокариотов

Возраст Земли считается равным примерно 4,5 млрд. лет. Одни из наиболее древних осадочных пород - южноафриканские (формация Шеба, группа Фиг-Три), возраст которых определяется в 3,4 млрд. лет. В этих отложениях обнаружены микроокаменелости, напоминающие бактерии, некоторые из которых находились в процессе деления. По-видимому, спустя немногим более 1 млрд. лет после образования нашей планеты на ней уже имелась примитивная форма жизни.

Первоначально в атмосфере Земли почти не было кислорода и земная атмосфера не обладала столь сильной окислительной способностью, какой она обладает теперь. В окислительной атмосфере органическое вещество не могло бы сохраняться, не разрушаясь, а для того, чтобы жизнь возникла, прежде всего должны были накопиться запасы этого вещества.

До появления в атмосфере кислорода в ней не было слоя озона, который поглощает теперь большую часть ультрафиолетового излучения Солнца. Ультрафиолетовые лучи, беспрепятственно достигавшие поверхности нашей планеты, поставляли энергию, способную обеспечить синтез многих органических веществ из воды, двуокиси углерода и аммиака. В отсутствие свободного кислорода (который бы их разрушил) такие вещества должны были накапливаться в первобытном океане до тех пор, пока сам океан не стал похожим на жидкий горячий бульон (так называемый холдейновский бульон - по имени английского биохимика Дж. Холдейна). Впервые идею о самозарождении жизни в первобытной атмосфере Земли высказал отечественный биохимик А.И. Опарин в 1924 году. Вслед за ним такую же идею обосновал и Дж. Холдейн.

Клетка - это наименьшая единица организации, наделенная жизнью. Иными словами, жизнь проявляется лишь по достижении материей особого уровня организации, возникающей в результате эволюции от неклеточного состояния до той степени сложности, которой обладают клетки. Проблему происхождения живых клеток из неживого вещества можно разбить на пять этапов.

1. Образование планеты с атмосферой, содержащей газы, которые могли бы служить источником образования органических молекул.
2. Синтез органических мономеров, например, аминокислот, сахаров и органических оснований из неорганических веществ.
3. Полимеризация этих мономеров с образованием примитивных белковых и нуклеиновокислотных цепей.

4. Образование коацерватов, их превращение в пробионты с собственным химизмом и собственной «индивидуальностью».

5. Возникновение репродуктивного аппарата, гарантирующего передачу дочерним пробионтам всех химических и метаболических свойств родителей.

Этап 1. Образование Земли и первичной атмосферы.

Вселенная в целом состоит почти целиком из водорода (92,8%) и гелия (7,1%); азот, кислород, неон и прочие элементы присутствуют в ней лишь как незначительные примеси.

Вначале на месте Солнечной системы было облако холодного газа, содержавшее частицы пыли и более крупные частицы. В результате вращения это облако уплощалось и в центре его возникло уплотненное ядро - протосолнце. Постепенно происходил разогрев облака благодаря высвобождению гравитационной энергии, а также в какой-то мере вследствие естественной радиоактивности некоторых атомов. После того как в центре вращающегося плоского облака образовалось Солнце, на разных расстояниях от него возникли местные очаги неоднородности - центры конденсации, или места образования планет. Состав больших внешних планет - Юпитера, Сатурна, Урана и Нептуна, - по-видимому, достаточно хорошо воспроизводит состав первичной туманности, поскольку он близок к составу Вселенной в целом. Эти планеты состоят в основном из водорода, гелия, метана, аммиака и воды. Небольшие внутренние планеты - Меркурий, Венера, Земля и Марс - богаче тяжелыми элементами и содержат сравнительно мало таких газов, как гелий и неон; гравитационное поле небольших планет оказалось, очевидно, слишком слабым, чтобы удержать эти газы, и они улетучились.

Сочетание слабой гравитации с высокой температурой привело к тому, что большая часть летучих веществ Землей была утрачена. При этом сильно возросло относительное обилие кислорода, связанного в нелетучих минералах - силикатах. В целом можно сказать, что Земля состоит из железно-никелевого ядра и мантии, приближающейся по своему составу к минералу оливин (FeMgSiO_4). Углерода на нашей планете не более 0,034%.

С увеличением массы Земли за счет аккреции происходило выделение тепла. Вследствие этого процесса сформировались земное ядро, мантия и кора. Первоначально температура на поверхности планеты была, очевидно, слишком высока, так что вода не могла оставаться жидкой. Но после того как температура упала ниже точки кипения, водяные пары, выделяющиеся из недр Земли, например, при извержении вулканов, должны были конденсироваться. Так возникли первобытные

океаны. Высвобождение газов из магматических расплавов привело к появлению первичной атмосферы. Она состояла из водяных паров (выделившейся гидратной воды минералов), метана (CH_4), двуокиси углерода (CO_2) окиси углерода (CO), образовавшейся при распаде карбидов металлов, аммиака (NH_3), азота (источник - нитриды) и сероводорода (H_2S ; источник - сульфиды), а также формальдегид (H_2CO) и цианистый водород (HCN). Считается, что среди этих молекул цианистый водород, формальдегид, более сложные альдегиды и соединения ацетиленового ряда играли особенно важную роль в качестве молекул-предшественников, особенно если они были растворены в воде и концентрировались в результате испарения озер или луж, образующихся в приливно-отливной зоне, или же адсорбировались на активирующих глинах. Именно эта восстановительная атмосфера и дала, очевидно, начало жизни.

Этап 2. Синтез биологических мономеров.

Об этом этапе, т.е. об образовании мономеров из газов, присутствовавших в примитивной атмосфере, известно больше всего, потому что эти реакции можно воспроизвести и изучить в лабораторных условиях. С. Миллер и Х. Юри (1953) первые свои опыты ставили с искусственной атмосферой, состоявшей из водорода, метана, аммиака и воды. В этих экспериментах в качестве источника энергии был применен электрический искровой разряд, имитировавший молнию.

Разряды пропускали через циркулирующую смесь газов в течение недели. Результаты оказались неожиданными: среди синтезированных веществ обнаружили некоторые обычные аминокислоты и другие соединения, известные как компоненты живого вещества. С тех пор эти опыты многократно повторялись (как самим Миллером, так и другими исследователями) с различными модификациями, например с заменой метана окисью или двуокисью углерода, с заменой аммиака азотом или искрового разряда ультрафиолетовым излучением. Среди продуктов синтеза обнаруживались многие природные аминокислоты, в том числе лейцин, изолейцин, серин, треонин, аспарагин, лизин, фенилаланин и тирозин. Эти опыты показали, что аминокислоты легко могли синтезироваться в примитивной атмосфере Земли (табл. I).

Этап 3. Полимеризация мономеров с образованием примитивных белковых и нуклеиновокислотных цепей.

Важнейшими биологическими полимерами являются белки и нуклеиновые кислоты (табл. II). В качестве строительных блоков для синтеза

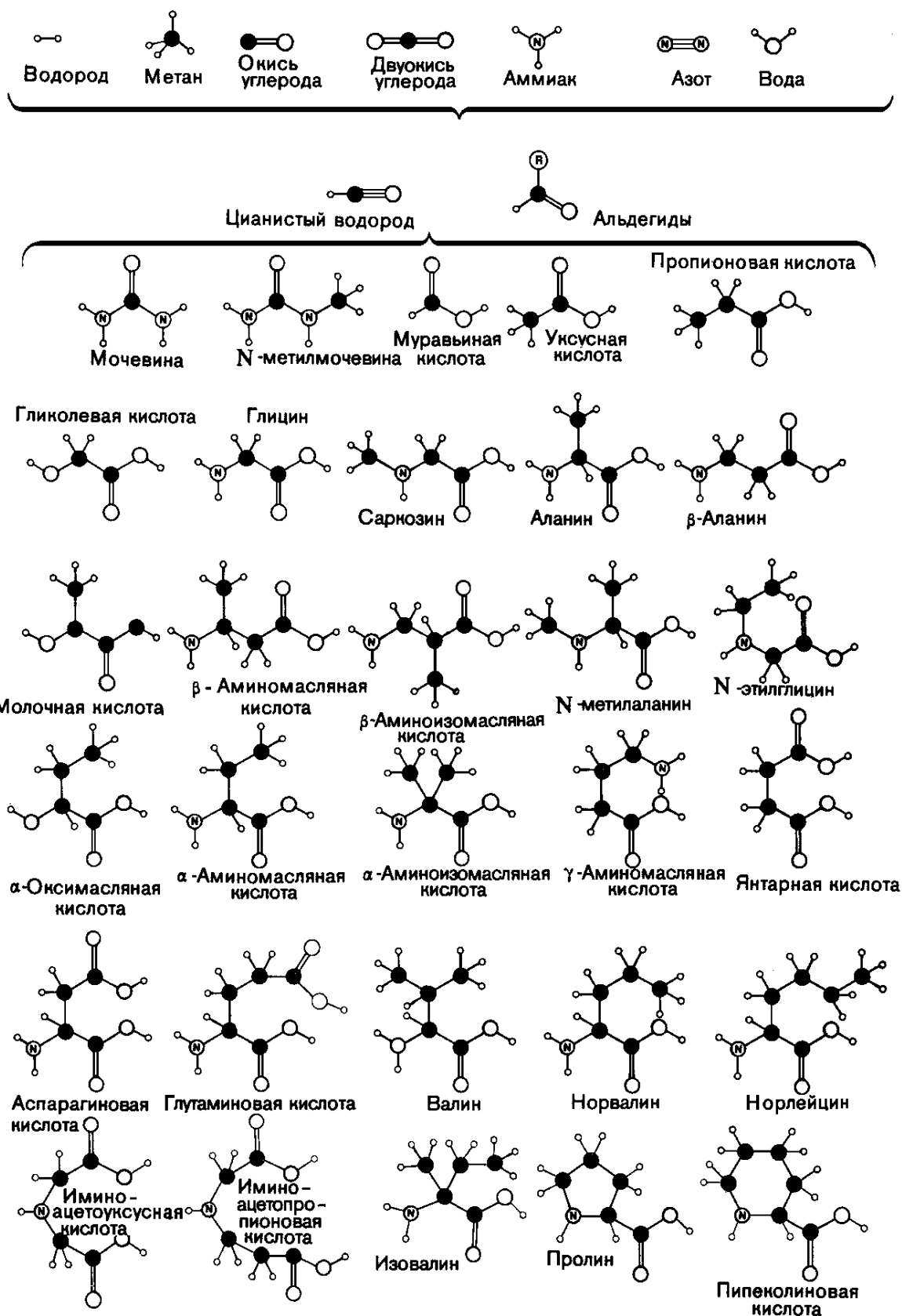


ТАБЛИЦА I. Продукты, образовавшиеся в эксперименте с искровыми разрядами, из которых 6 аминокислот встречаются в белках.

белков необходимы 20 аминокислот. Для образования нуклеиновых кислот требуются два вида сахаров (рибоза для РНК и дезоксирибоза для ДНК), фосфаты и азотистые основания, принадлежащие к двум классам - пуринам (аденин, гуанин) и пиримидинам (тимин, цитозин). Сахара могут образовываться в результате конденсации формальдегида. Этот процесс складывается из ряда этапов, но суммарная реакция проста: из пяти молекул формальдегида образуется одна молекула рибозы (табл. III).

Среди органических оснований легче всех прочих синтезируется аденин, относящийся к классу пуринов. Молекула аденина представляет собой не что иное, как пентамер цианистого водорода: из пяти молекул HCN образуется одна молекула $\text{C}_5\text{H}_5\text{N}_5$. Аденин входит в состав не только информационной системы всех клеток, т.е. ДНК и разных видов РНК, но и в состав некоторых самых важных молекул, участвующих в энергетических процессах: моно-, ди- и трифосфонуклеотидов (АМФ, АДФ и АТФ), циклического АМФ, никотинамидадениндинуклеотида (НАД), никотинамидаденин-динуклеотидфосфата (НАДФ) и флавинадениндинуклеотида (ФАД). Он начал играть важную роль в энергетическом обмене, по всей вероятности, на очень ранних этапах эволюции жизни. Другие молекулы, содержащие аденин, тесно связаны с активностью ферментов.

Другой входящий в нуклеиновые кислоты пурин - гуанин - может образоваться из диаминомалеонитрила (промежуточного продукта синтеза аденина) в результате гидролиза с участием цианогена. Были также выдвинуты гипотезы о возможных механизмах синтеза пиримидинов (тимина, урацила и цитозина), правда менее убедительные.

В результате присоединения аденина к рибозе образуется нуклеозид аденозин. Из него в свою очередь - после присоединения к молекуле «хвоста», состоящего из трех фосфатных групп, - образуется аденозинтрифосфат (АТФ), играющий важную роль в реакциях энергетического обмена у всех живых существ. С трифосфатом соединяется именно аденозин, а не какой-нибудь другой нуклеозид - гуанозин, цитидин или уридин. Нет никаких явных указаний на то, что АТФ приспособлен для хранения энергии лучше, чем ГТФ, ЦТФ или УТФ. Возможно, что аденин присутствовал в первичном холдейновском бульоне в более высокой концентрации, поскольку синтез его относительно прост. Использование АТФ в таком случае тоже не более чем случайность.

При построении цепи полимера присоединение каждого нового звена сопровождается отщеплением воды от соединяющихся концов (табл. II). Поскольку такого рода реакции обратимы, избыток воды должен сдвигать

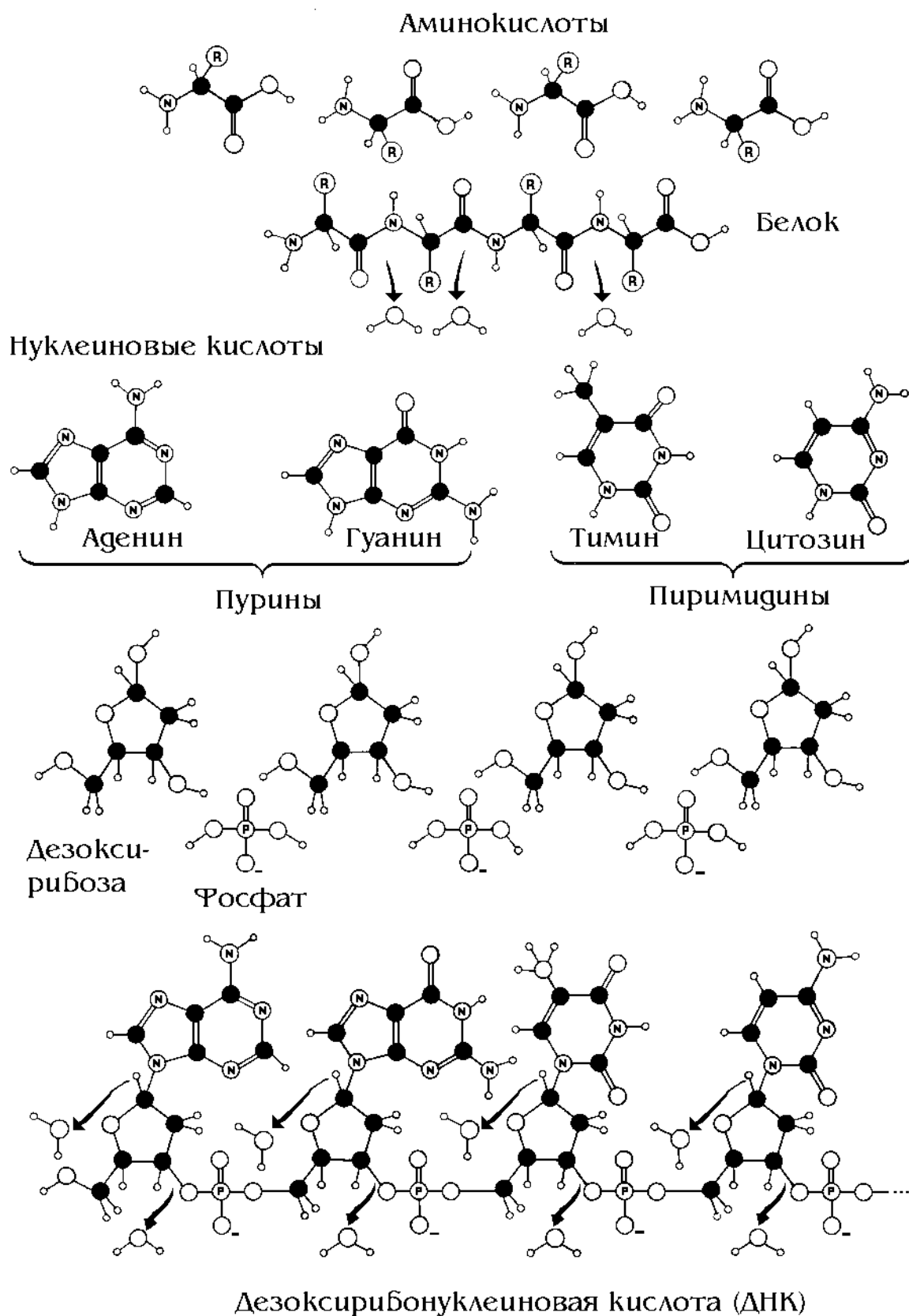


ТАБЛИЦА II. Главные молекулы живого - белки и нуклеиновые кислоты.

равновесие влево, т.е. в сторону гидролиза, а не в сторону полимеризации. Кроме того, такого рода реакции требуют свободной энергии, т.е. вправо реакцию что-то должно «толкать». Есть два способа сдвинуть равновесие реакции вправо (в сторону полимеризации); для этого нужно либо повысить концентрации реагентов и добиться удаления воды (являющейся одним из продуктов реакции), либо обеспечить сопряжение данного процесса с какой-либо реакцией, сопровождающейся выделением энергии.

У современных организмов роль источника энергии для реакций полимеризации играют молекулы АТФ. Сопряжение реакций, потребляющих энергию, с реакциями, служащими ее источником, осуществляется при помощи ферментов. В предбиологических условиях ферментов еще не существовало. Поэтому реакции полимеризации в первичном океане могли осуществляться преимущественно путем концентрации реагентов.

Одним из возможных механизмов концентрации предбиологических соединений явилась адсорбция молекул на поверхности широко распространенных минералов. Известно, что слюды и глины образуют упакованные стопкой силикатные пластины, удерживаемые вместе положительно заряженными ионами. Между пластинами располагаются слои воды. Благодаря этим водным слоям обе стороны пластин оказываются доступными для молекул, диффундирующих в толщу глин, что безмерно увеличивает общую адсорбирующую поверхность. В каолиновых глинах силикатные пластины отделены одна от другой промежутком всего в 0,71 нм, а это значит, что в 1 см² такой глины общая адсорбирующая поверхность равна приблизительно 2800 м² (примерно две трети поверхности футбольного поля). Кроме того, сами силикатные пластины заряжены отрицательно, поэтому ионы алюминия, несущие тройной положительный заряд, связываются с ними. Скопления положительных и отрицательных зарядов не только способствуют связыванию заряженных молекул с пластинами, но могут также выступать и в качестве примитивных каталитических центров для определенных реакций.

Показано, что аденилаты аминокислот в присутствии минералов группы монтмориллонита полимеризуются с образованием белковоподобных полипептидных цепей. Эти аденилаты представляют собой сложные эфиры аминокислот и аденозинмонофосфата (АМФ). Поскольку они богаты энергией и содержат фосфат-ионы, они способны эффективно полимеризоваться даже в водной среде. Из аденилатов,

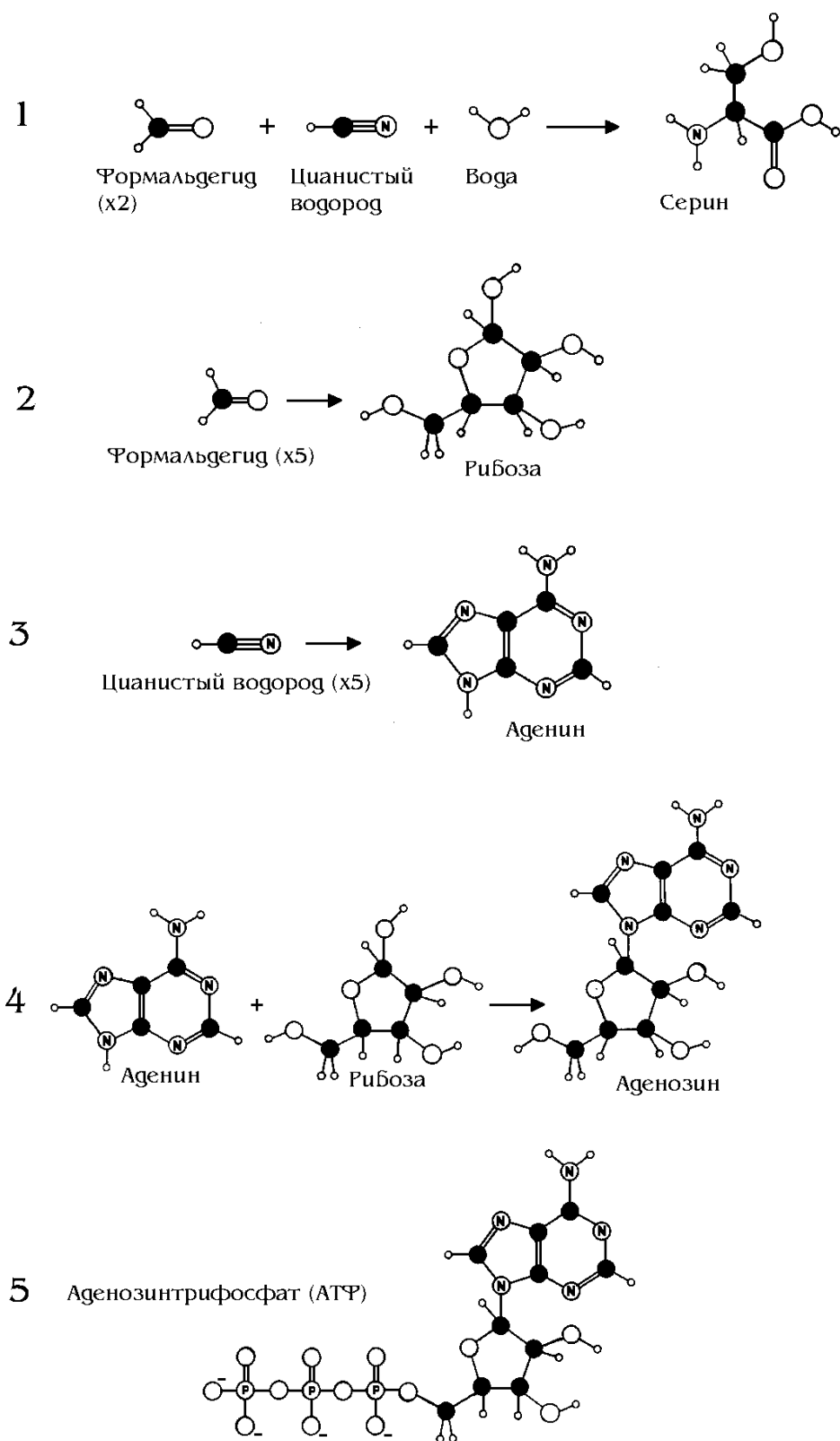


ТАБЛИЦА III. Главные реакции: 1 - Синтез аминокислоты; 2-5 - Синтез АТФ.

адсорбированных глинами, строятся полипептидные цепи, содержащие 50 и более аминокислот, причем эффективность включения достигает почти 100%. У всех живых организмов аденилаты аминокислот играют роль предшественников в белковом синтезе. Поэтому предполагается, что полимеризация на поверхности глин явилась одним из ранних этапов в эволюции биологического белкового синтеза. Образовавшиеся полимеры могли, очевидно, десорбироваться, попадать в раствор и на протяжении нескольких геологических эр накапливаться в нем для дальнейших реакций.

Простейшие белки можно получить и иным способом. Сидней У. Фокс из университета в Майами использовал сухие смеси чистых аминокислот и наблюдал при 130°C их спонтанную полимеризацию, завершавшуюся через несколько часов образованием «термальных протеиноидов» (так он назвал эти продукты). В присутствии полифосфатов аналогичные результаты удавалось получать нагреванием смеси аминокислот примерно в течение суток всего лишь до 60°. Если в смеси преобладали кислые или щелочные аминокислоты с заряженными боковыми цепями, то протеиноиды, полученные методом Фокса, содержали до 200 и более аминокислот. Фокс полагал, что образовавшиеся в океане аминокислоты, попав на конусы вулканического пепла, должны были здесь подвергаться высушиванию, а затем (в результате нагревания) полимеризоваться. Продукты полимеризации - протеиноиды - вновь смывало водой в океан, где они могли вступать в другие предбиологические реакции.

Этап 4. Образование коацерватов.

Живые организмы, обитающие вместе с другими организмами в некоей среде, должны быть, естественно, отделены от нее какой-то поверхностью раздела, в противном случае среда их попросту размочит. Возникновение в растворе капель, обогащенных растворенным веществом (такие капли могли быть, очевидно, предшественниками живого), исследовали главным образом Опарин и Фокс со своими сотрудниками. Опарин на протяжении многих лет изучал способность водных растворов высокомолекулярных веществ спонтанно образовывать коацерваты - обогащенные полимером коллоидные капли, взвешенные в среде, богатой водой.

Диаметр коацерватных капель колеблется от 1 до 500 мкм. Многие из них отделены от окружающей среды чем-то вроде мембраны - более плотным наружным слоем, который в первую очередь и служит границей

между каплей и средой. Некоторые коацерватные системы нестабильны: уже через несколько минут капли оседают на дно и, сливаясь, образуют неводный слой.

Достигнув слишком больших размеров, коацерватные капли обычно сами распадаются на несколько дочерних капель. Если бы капли каким-то путем могли создавать новые молекулы, то такие коацерваты могли бы служить примером самовоспроизводящихся протоорганизмов с одноэтапным энергетическим обменом.

Опыты Фокса с «термальными протеиноидами» показали, что при нагревании их в концентрированном водном растворе до 130-180° С происходила спонтанная агрегация с образованием микросфер диаметром 1 - 2 мкм. Хотя липиды в таких растворах отсутствовали, у многих микросфер появлялся уплотненный внешний слой, сходный с двойным липидным слоем клеточной мембраны. При подходящих условиях такие микросферы росли за счет протеиноида из раствора и почковались или делились точно так же, как это делает большинство бактерий.

До появления живых клеток первобытный океан буквально кишел коацерватами, обладавшими своим особым химизмом. Коацерваты существовали какой-то срок, а затем снова распадались. Те из них, в которых случайно оказывались катализаторы, способные стимулировать «полезные» процессы полимеризации, должны были существовать дольше; продолжительность выживания, видимо, находилась в прямой зависимости от сложности и эффективности их «метаболизма». На протяжении долгих геологических эр действовал, по-видимому, мощный химический отбор, сохранявший те типы коацерватов, которые были способны извлекать из окружающей среды энергию и вещество и включать их в соединения, обеспечивавшие выживание не только их самих, но и тех дочерних коацерватов, на которые они распадались, когда становились чересчур большими. Это еще не жизнь, но что-то уже близкое к ней.

Этап 5. Возникновение репродуктивного аппарата.

Эволюция генетического аппарата - это тот этап эволюции, для которого лабораторных моделей не найдено. Сложный генетический аппарат современных организмов настолько универсален, что почти нет способа представить себе, как он мог выглядеть в своих наиболее примитивных формах.

Некоторым реакциям полимеризации свойствен аутокатализ: присутствие данного полимера стимулирует образование новых порций этого же полимера. Примером такой аутокаталитической полимеризации

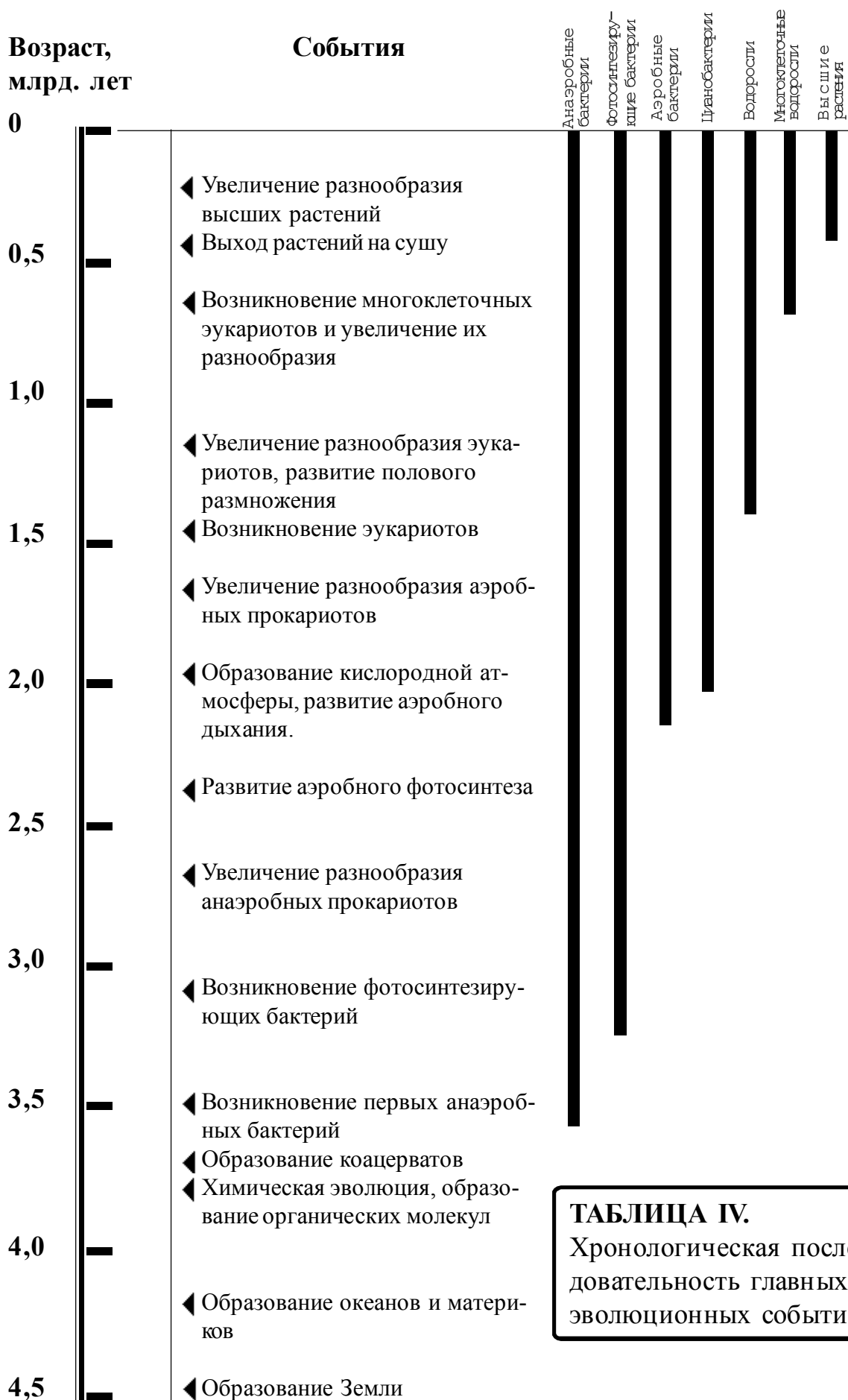


ТАБЛИЦА IV.

Хронологическая последовательность главных эволюционных событий.

может служить образование двойной спирали ДНК, и уже по одной только этой причине ДНК может претендовать на центральную роль в живых организмах. Первыми протоферментами были, возможно, полимерные цепи, сами себя строившие и первые пробионты, которым удалось стабилизироваться, представляли собой, быть может, аутокаталитические нуклеиновокислотные коацерваты, сходные с теми, которые создавал Опарин. Если нуклеиновая кислота могла служить матрицей для полимеризации белковых цепей, хотя бы и со случайной аминокислотной последовательностью, то, вероятно, такой белок мог наподобие некой «кожицы» защищать нуклеиновокислотные коацерваты. Следовательно, некое кооперативное взаимодействие между нуклеиновой кислотой и белком существовало, возможно, с самого начала: нуклеиновая кислота выступала как аутокатализатор и матрица, а белок играл структурную и защитную роль. Если при этом какой-либо тип расположения отрицательных и положительных зарядов вдоль полипептидной цепи способствовал полимеризации нуклеиновой кислоты или полипептида, то из этого мог родиться первый белковый катализатор, иными словами, могла быть впервые осуществлена ферментная функция. Отбор должен был затем обеспечивать сохранение тех нуклеиновокислотных последовательностей, которые благоприятствовали постоянному воспроизведению именно данного типа расположения отрицательно и положительно заряженных боковых цепей аминокислот.

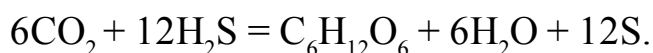
Через какие-то промежуточные этапы (гипотетические) шла эволюция, в результате которой из ассоциации нуклеиновой кислоты и белка развился, наконец, тот сложный аппарат генетической транскрипции и трансляции, который мы находим в наше время у всех живых существ. Теперь уже все биохимические потенции протоклетки могли быть переданы ее потомству.

Происхождение генетического кода нам неизвестно. Неизвестно пока также и то, как возникли хромосомы, разные виды РНК и рибосомы и как они включились в общую схему в качестве клеточных механизмов транскрипции и трансляции.

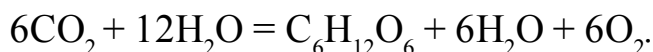
Хронологическая последовательность главных эволюционных событий на Земле приведена в таблице IV. Первые живые организмы были одноклеточными, напоминавшие современных бактерий, живущих за счет брожения. Они уже обладали совершенным генетическим аппаратом, но при этом могли существовать только за счет распада богатых энергией соединений, образовавшихся абиогенно. Вероятно, они играли роль «мусорщиков», потребляя органические вещества, синтезировавшиеся под

действием электрических разрядов или ультрафиолетовых лучей. Это значит, что общее количество биомассы, которую Земля могла в то время «прокормить», ограничивалось интенсивностью абиогенного образования органических веществ. В ту эпоху живые организмы были еще не производителями органических веществ, а исключительно их потребителями.

Способность нашей планеты поддерживать существующую на ней жизнь необычайно возросла после появления фотосинтеза. Этот процесс дал возможность живым организмам улавливать солнечную энергию и запасать ее в синтезируемых органических веществах. Первые фотосинтезирующие организмы сразу же оказались свободными от конкуренции за все уменьшавшиеся природные запасы богатых энергией соединений. Возник простейший тип фотоавтотрофного питания, получивший название фоторедукции и бактериального фотосинтеза. Такой тип питания существует у современных пурпурных (*Triorodaceae*) и зеленых (*Chlorobacteriaceae*) серобактерий, у которых роль пигмента-фотосенсибилизатора выполняет бактериохлорофилл и которые являются строгими анаэробами. Эти бактерии используют в качестве донора водорода сероводород (H_2S):



Вода является более окисленным соединением по сравнению с сероводородом, ее использование в качестве донора водорода связано с дополнительной затратой энергии и стало возможным с совершенствованием фотохимического аппарата, в частности, с появлением хлорофилла (вместо бактериохлорофилла) и дополнительной фотохимической системы («фотосистемы II»). Среди прокариотов такой аппарат имеется у сине-зеленых водорослей (цианобактерий). Суммарное уравнение реакции более сложной двухстадийной формы фотосинтеза выглядит следующим образом:



Использование воды в качестве донора водорода привело к переходу от анаэробной к аэробной жизни на планете.

Цианобактериям и зеленым растениям свойственен второй тип фотосинтеза. Сероводород на первобытной Земле присутствовал в избытке и потому вполне мог использоваться как восстановитель. Однако воды было, конечно, гораздо больше, так что организмы, которые приобрели способность получать необходимый им для фотосинтеза водород из воды, приобрели тем самым и большое преимущество перед использовавшими сероводород.

Весь изложенный выше ход событий на Земле привел, таким образом, к появлению цианобактерий. Не только жизнь вообще, но и жизнь, способная к фотосинтезу, уже развилась на Земле примерно через миллиард лет или немногим более после образования планеты. В последующие 2 млрд. лет атмосфера нашей планеты претерпела коренные изменения: из восстановительной, почти не содержащей кислорода, она превратилась в окислительную, и теперь в ней одна из каждых пяти молекул - молекула кислорода. Одним из последствий этого явилось возникновение озонового экрана в верхней части атмосферы, благодаря чему резко уменьшилось количество ультрафиолетового излучения, достигающего поверхности Земли. В результате практически прекратился небиологический синтез органического вещества, но биологический фотосинтез - с использованием видимого света - компенсировал эту недостачу. На Земле прочно утвердился тип жизни, зависящий от солнечной энергии, и была подготовлена почва для настоящей биологической эволюции.

Таким образом, примерно через 1 млрд. лет после образования Земли на ней возникла жизнь, которая в течение еще 2 млрд. лет существовала и эволюционировала на уровне прокариотических организмов. С возникновением эукариотических организмов темпы эволюции значительно увеличились и примерно еще через 1 млрд. лет произошел выход растений на сушу. Эволюция высших растений занимает менее девятой части хронологической истории Земли (табл. IV).

Теория эндосимбиоза (симбиогенеза)

Впервые идею о том, что эукариотическая клетка представляет собой результат эндосимбиоза, выдвинул А.С. Фаминцин в 1918 году. Он писал, что «...растительная клетка разложима на несколько самостоятельных организмов, другими словами, выясняется, что и растительная клетка (как и животная) суть симбиотический комплекс». Гипотеза симбиогенеза привлекала внимание также К.С. Мережковского, Б.М. Козо-Полянского и ряда других исследователей. Однако в 30-50-е годы идея симбиогенеза не находила признания у большинства исследователей. В настоящее время эта теория наиболее подробно разработана Линн Маргулис (Lynn Margulis, Бостонский университет). В разработку теории ею вовлечен огромный фактический материал - от геологии дофанерозоя до молекулярной генетики и таксономии главных групп низших организмов.

ТАБЛИЦА V

РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ПРОКАРИОТАМИ И ЭУКАРИОТАМИ		
Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Размеры клеток	1-10 мкм, некоторые больше 50 мкм	10-100 мкм, некоторые больше 1 мм
Общие особенности	Исключительно микроорганизмы. Одноклеточные или колониальные, нитчатые или мицелиальные формы. Нуклеоид без пограничной мембраны	Большинство - крупные организмы. Одноклеточные, колониальные, мицелиальные или многоклеточные, включая тканевые. Ядро с пограничной мембраной
Клеточное деление	Немитотическое, путем расщепления надвое или почкования. Генофор не содержит белка. Митотического веретена не образуется	Различные формы митоза. Генофор из многих хромосом, содержащих ДНК и белок. Образуется митотическое веретено
Развитие	Отсутствует диплоидная фаза. Нет сложных межклеточных соединений	Гаплоидная фаза образуется в результате мейоза, диплоидная развивается из зиготы. Плазмодесмы, десмосомы и др. сложные межклеточные соединения
Устойчивость к кислороду	Строгие или факультативные анаэробы, микроаэрофилы или аэробы	В основном аэробы, редко вторичные анаэробы
Обмен веществ	Различные схемы метаболизма. Нет специализированных, ограниченных мембранами органоидов	Одинаковая схема окислительного метаболизма. Имеются мембранные органоиды
Фотосинтез	Ферменты фотосинтеза связаны с клеточными мембранами. Анаэробный и аэробный фотосинтез с выделением серы, сульфата или кислорода. Доноры водорода - H_2 , H_2O , H_2S или $(H_2CO)_n$	Ферменты фотосинтеза находятся в пластидах. Большей частью фотосинтез с выделением кислорода. Донор водорода - H_2O
Двигательные приспособления	Простые жгутики, состоящие из флагеллина. Внутриклеточные движения встречаются редко или отсутствуют. Нет фагоцитоза и пиноцитоза	Жгутики (ундулиподии) сложного строения с тубулиновыми микротрубочками, построенными по схеме 9+2. Характерно внутриклеточное движение (пиноцитоз, фагоцитоз)
Клеточная стенка	Гликопептиды - производные диаминопимелиновой и муравовой кислот (муреин)	Хитин или целлюлоза
Белок синтезирующая система	Одиночная	Множественная

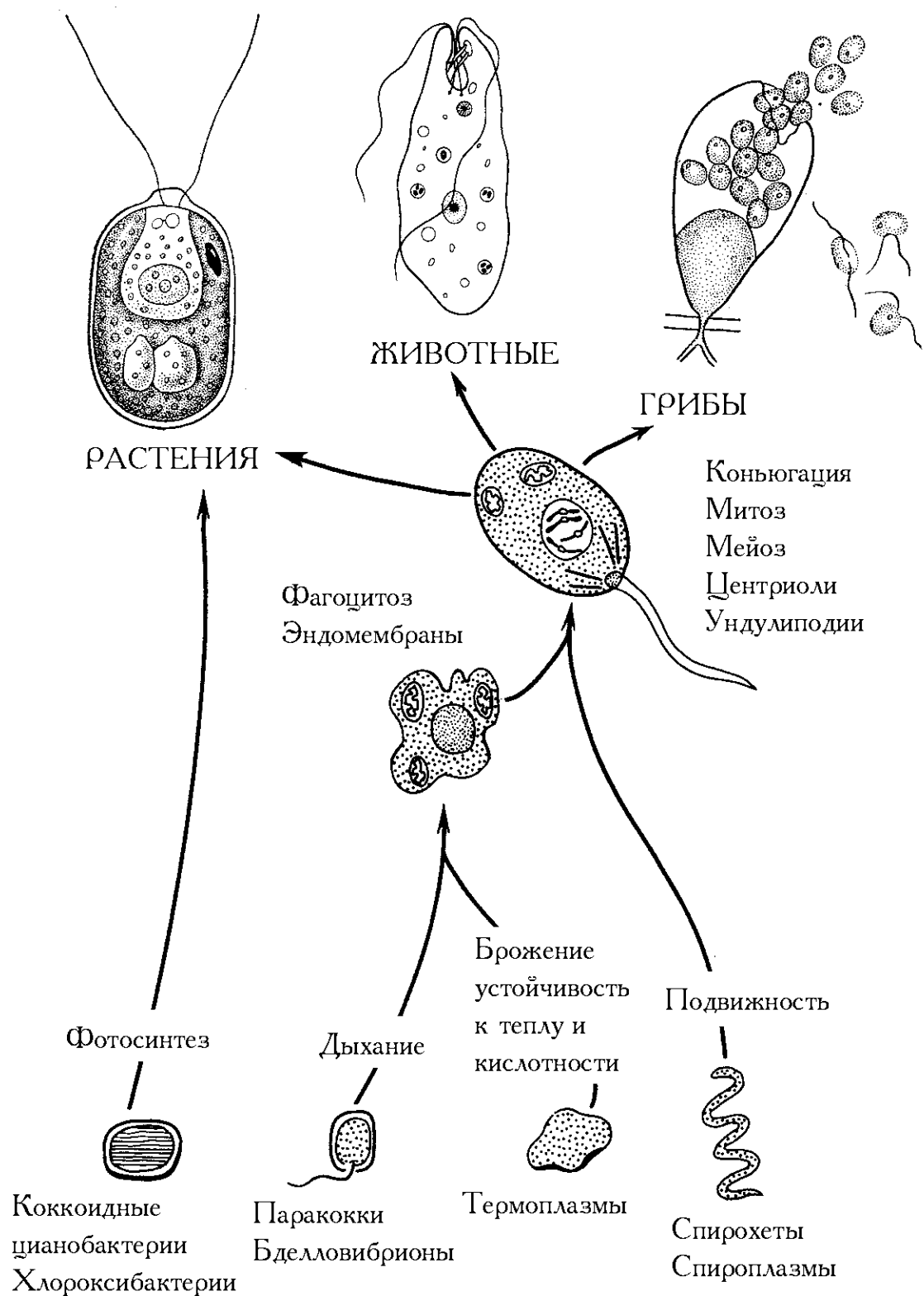


ТАБЛИЦА VI. Схема происхождения эукариотической клетки путем симбиогенеза.

Согласно теории клеточного симбиоза, эукариотическая клетка представляет собой сложную структуру, состоящую из клеток нескольких типов, которые живут в симбиотических отношениях друг с другом в пределах общей клеточной мембраны.

В основе симбиотической теории происхождения и эволюции клеток лежит фундаментальное разграничение в живой природе - между прокариотами и эукариотами, т. е. между бактериями и сине-зелеными водорослями с одной стороны и организмами, состоящими из клеток с истинными ядрами - животными, грибами и растениями - с другой. (табл. V).

Предполагается, что некоторые органоиды - митохондрии, фотосинтезирующие пластиды и двигательные структуры (ундулиподии) произошли от свободноживущих бактерий, которые в результате симбиоза были в определенной последовательности включены в состав клеток прокариот-хозяев (табл. VI).

Функции, которые выполняют ныне клеточные органоиды, должны были выработаться задолго до появления самих эукариотических клеток. Митохондрии и пластиды обладают собственной наследственной системой, хотя вполне возможно, что со временем наследственные функции и зависимости претерпели изменения. Они содержат ДНК, которая обычно имеет кольцевидную форму, иРНК, комплементарные ДНК, рРНК, тРНК и ферменты, необходимые для их функционирования. Эти тРНК отличаются по некоторым нуклеотидным последовательностям от тРНК, содержащихся в цитоплазме клетки-хозяина; рРНК митохондрий и хлоропластов очень сходны по нуклеотидным последовательностям с рРНК прокариот, а рибосомы мельче и гораздо ближе к рибосомам бактерий и сине-зеленых водорослей, чем к более крупным рибосомам животных и высших растений. Так у Хламидомонады (*Chlamydomonas*) рибосомы хлоропластов содержат в обеих субъединицах в общем 48 различных белков; более крупные цитоплазматические рибосомы содержат в целом 65 белков. Было установлено, что у рибосом этих двух типов лишь четыре белка в какой-то степени сходны между собой. Кроме того, синтез белка на рибосомах митохондрий и хлоропластов подавляется антибиотиком хлорамфениколом, но не чувствителен к циклогексимиду. Аналогичная ситуация наблюдается у бактерий и сине-зеленых водорослей; что же касается синтеза белка в цитоплазме эукариотических клеток, то он подавляется циклогексимидом, но не чувствителен к хлорамфениколу. Таким образом, между органоидами эукариот и прокариотическими клетками существует поразительное структурное и функциональное сходство.

Какими же особенностями должны были обладать исходные организмы, вступившие в симбиоз?

Нуклеоцитоплазма была самым крупным и наименее специализированным предшественником, не способным ни к фотосинтезу, ни к утилизации кислорода, с гетеротрофным метаболизмом, основанном на брожении. Она обитала в условиях высокой температуры и кислотности, что привело к выработке в ней особого класса белков-гистонов для защиты ДНК. У таких организмов должен был отсутствовать митоз. Моделью такого предка может служить Термоплазма (*Thermoplasma acidophilum*) - термо- и ацидотолерантная микоплазма, лишенная клеточной стенки прокариотический организм, добывающий энергию путем брожения. Такой организм поглотил промитохондрию, которая была способна весьма эффективно расщеплять трехуглеродные соединения до углекислоты и воды в цикле трикарбоновых кислот. Эти трехуглеродные фрагменты-отходы ферментативного расщепления сахаров нуклеоцитоплазмой стали пищей для митохондрии, что позволило извлекать из исходных сахаров больше энергии. Симбиотическая ассоциация нуклеоцитоплазмы и митохондрии закрепилась и начала изменяться в сторону усиления их взаимной зависимости.

У прокариот никогда не наблюдалось пиноцитоза или фагоцитоза. Имеются примеры проникновения одного прокариотического организма в другой. Это Бделловибрион (*Bdellovibrio bacteriovorus*) - аэробная гетеротрофная бактерия, проникающая в периплазматическое пространство других бактерий. Клетки ее имеют около 0,5 мкм в диаметре при типично вибрионной форме; каждая несет единственный полярный жгутик. Проникнув внутрь бактерии, они репарируют наружную мембрану жертвы липидными «заплатами» и продвигаются дальше в глубину клетки и затем размножаются, окруженные его наружной оболочкой. В конце концов они вызывают лизис хозяина.

Однако проникновение промитохондрии внутрь нуклеоцитоплазмы происходило по другому механизму, похожему на фагоцитоз, что привело к образованию двойной мембраны. Она имеет разное происхождение: внутренняя гомологична мембране прокариот, внешняя - эукариотической мембране.

Наиболее близкой к предкам митохондрий является бактерия *Paracoccus denitrificans* - свободноживущий факультативный эроб, способный к дыханию. Основанием для такого вывода служит сходство этой бактерии с митохондриями животных и дрожжей по деталям организации дыхательной системы. Сходны не только хиноны и

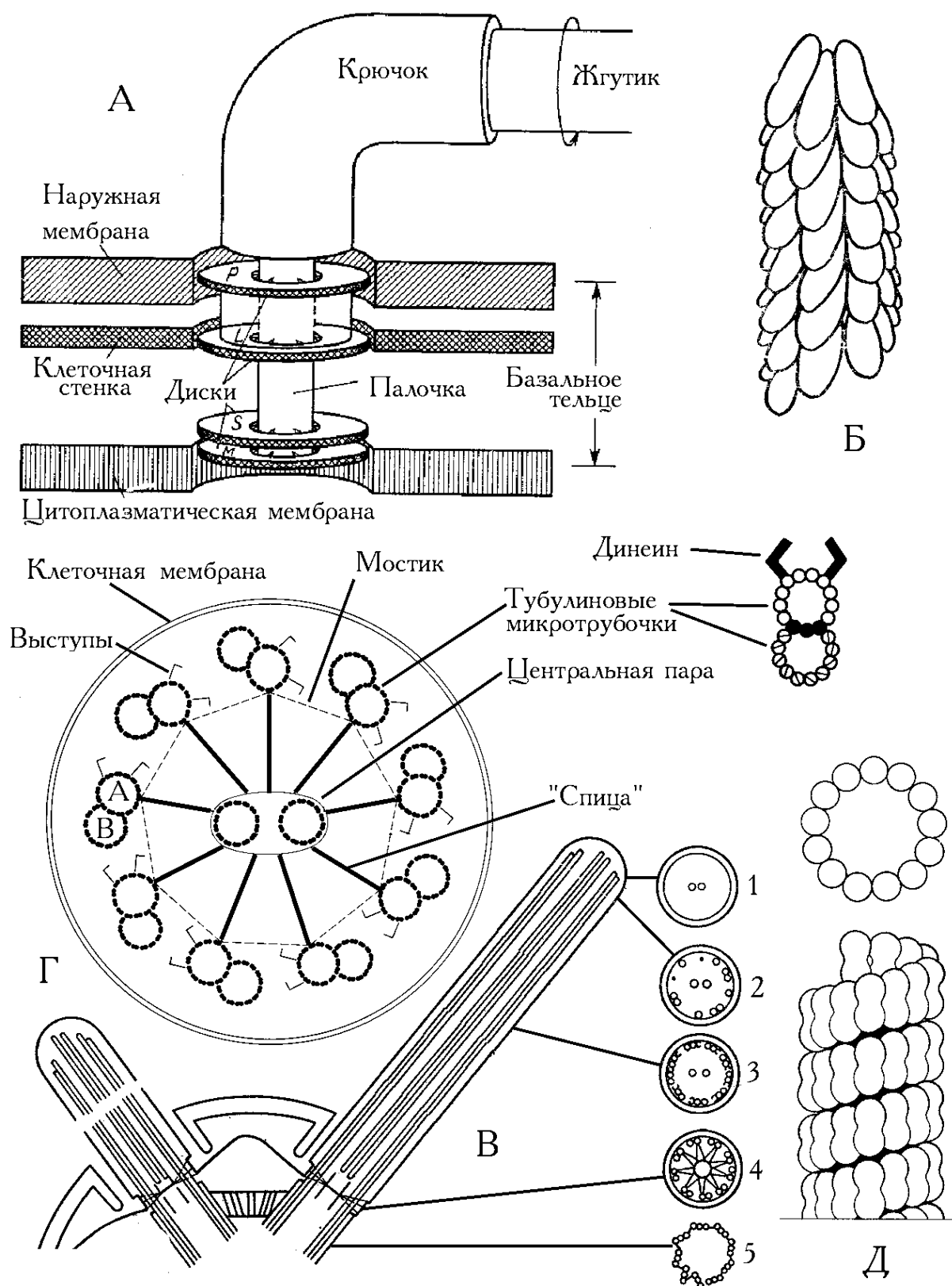


ТАБЛИЦА VII. А - схема строения бактериального жгутика; Б - фрагмент нити жгутика, образованного молекулами флагеллина; В - схема строения жгутика хламидомонады: 1, 2 - кончик; 3 - стержень; 4 - переходная зона; 5 - базальное тело; Г - схема строения стержня; Д - фрагмент микротрубочки из тубулиновых субъединиц.

цитохромы в цепи переноса электронов, но и трехмерная конфигурация цитохромов и строение мембранной АТФазы, что сближает митохондрии с *P. denitrificans* в большей степени, чем с другими бактериями. Имеются три явных различия между *P. denitrificans* и митохондриями: бактерии имеют клеточную стенку, они способны восстанавливать нитрат и нитрит до азота и закиси азота в анаэробных условиях, и у них нет системы транспорта АТФ. В митохондриях такая система переносит АТФ, синтезируемый внутри органоида, в цитоплазму. Эти различия легко объяснить, если митохондрии произошли от предков, сходных с *P. denitrificans*. Клеточные стенки и способность восстанавливать нитрат были утрачены, так как они оказались излишними во внутриклеточной среде, богатой азотом со сбалансированным солевым составом. Что касается АТФ, то его современная митохондриальная система транспорта должна была возникнуть в процессе эволюции вместе с самим симбиозом.

Комплекс нуклеоцитоплазмы и митохондрии либо в ходе своего развития, либо позднее включил в себя двигательные органоиды, которые резко отличаются от бактериальных жгутиков (табл. VII).

Бактериальный жгутик состоит из нити, крюка и базальной структуры. Нить образована белком флагеллином, молекулы которого располагаются под некоторым углом к оси жгутика, образуя цилиндр. Нить прикрепляется к крюку - изогнутому белковому цилиндру, переходящему в базальной части в палочку. Крюк служит связующим подвижным звеном между жесткой нитью жгутика и базальным телом, стабильно укрепленным в оболочке бактерии. Базальное тело состоит из четырех колец (L, P, S и M), крепящихся к палочке. Жгутик совершает вращательное движение против часовой стрелки (если смотреть на плывущую бактерию сзади) за счет работы базального тела, представляющего собой своеобразный электромотор.

Совершенно иное строение имеют жгутики эукариотических клеток, которые в специальной литературе принято называть ундулиподиями (табл. VII, В-Д). Ундулиподия делится на две части: наружную и внутреннюю. Наружная часть одета элементарной мембраной, являющейся непосредственным продолжением цитоплазматической мембраны, и в свою очередь состоит из трех частей - кончика, главного стержня и переходной зоны. Внутренняя часть состоит из основания (базального тела) и корней. Под мембраной находится белковый матрикс, в который погружена система микротрубочек - аксонема, строение которой различно в разных зонах. Главный стержень состоит из девяти

периферических пар (дублетов) микротрубочек, расположенных кольцом, окружающим центральную пару (структура 9+2). Каждый дублет образован А- и В-микротрубочками, А-трубочка каждого дублета, кроме центрального, снабжена двумя короткими выступами - «руками», обращенными к следующему дублету и соединена с центральным дублетом при помощи «спицы». «Руки» образованы белком динеином, который обладает способностью гидролизовать АТФ, т.е. действует как АТФаза. Центральный дублет заключен в общий чехол. Каждая микротрубочка имеет диаметр 24 нм. Ее стенка построена из спирально упакованных субъединиц белка тубулина. Движение осуществляется за счет скольжения микротрубочек относительно друг друга. В результате скольжения происходит биение жгутика, по которому проходит несколько последовательных волн.

Гипотеза о происхождении ундулиподий от бактерий-спирохет является наименее признанным и самым спорным аспектом теории симбиогенеза. Предполагается, что спирохеты прикреплялись к митохондриально-нуклеоплазматическому комплексу для питания. Естественный отбор трансформировал симбиозы между хозяевами и спирохетами в подвижные агрегаты. Остатки спирохет превратились в конце концов во внутриклеточные структуры - центриоли и митотическое веретено.

Подтверждением возможности такого хода эволюционных событий является существование подобного симбиоза в природе. Моделью возникновения ундулиподий может служить Миксотриха парадоксальная (*Mixotricha paradoxa*) - жгутиконосец, обитающий в кишечнике австралийских термитов. Это простейшее покрыто тысячами волосовидных выростов, являющихся скоплением спирохет. Миксотриха имеет лишь несколько (4) настоящих ундулиподий, однако ее прямолинейное движение в кишечнике термита не типично ни для каких других жгутиконосцев - оно осуществляется с постоянной скоростью и обычно по прямой линии, тогда как другие флагелляты плавают с изменяющейся скоростью, переворачиваясь с одного бока на другой, меняя направление и иногда останавливаясь. Движение может продолжаться даже тогда, когда ундулиподии неподвижны.

Миксотриха перемещается не благодаря жгутикам, а благодаря волнообразным движениям связанных с ней спирохет. Наблюдается четкая корреляция между степенью активности и координации спирохет и скоростью движения их хозяина.

К клетке хозяина прикреплено около 500 тыс. мелких спирохет, каждая из них связана со специфическим выступом на поверхности клетки и одновременно с внеклеточной симбиотической кортикальной бакте-

рией, располагающейся на поверхности клетки (табл. VIII, А-Б). Кое-где к клетке прикреплены другие крупные симбиотические спирохеты, представители другого рода, они тоже подвижны.

Миксотриха обычно живет при низком парциальном давлении кислорода в кишечнике термитов и потому не имеет митохондрий. Однако у каждой особи имеются, помимо кортикальных симбионтов, еще структуры, сходные с бактериями, каждая из которых окружена эндоплазматическим ретикулумом и рибосомами хозяина. Они идентифицируются как внутриклеточные симбиотические бактерии и замещают в функциональном отношении отсутствующие митохондрии в анаэробных или микроаэрофильных условиях кишечника термитов.

Таким образом, Миксотриха - это комплекс по меньшей мере пяти гетерологичных организмов. Каждая особь несет на себе три группы прокариотических кортикальных симбионтов: крупных и мелких спирохет и ассоциированных с ними «якорных» бактерий, которые создают аномальное движение, а также эндосимбионтов четвертого типа, замещающих митохондрии.

В настоящее время имеются лишь едва заметные признаки того, что ундулиподии - это остатки симбионтов. Из свободно живущих современных спирохет на роль близких к предкам ундулиподий претендует Пилотина (*Pilotina calotermidis*) - спирохета, в протоплазматическом цилиндре которой содержатся продольно расположенные микротрубочки (табл. VIII, Г).

Первая эукариотическая клетка, как и ее разнородные прародители, была гетеротрофной, т.е. питалась готовыми органическими соединениями. У этих ранних эукариот возникли процессы митоза, а затем и мейоза.

Последним этапом симбиогенеза стало приобретение способности к фотосинтезу путем вовлечения в симбиотический комплекс фотосинтезирующих прокариот. У хлоропластов есть ряд особенностей, свидетельствующих об их симбиотическом происхождении, - они содержат рибосомы и рибосомную РНК прокариотического типа, способны делиться так же, как и прокариотические клетки. На роль предка хлоропластов зеленых водорослей претендует Прохлорон (*Prochloron*) - коккоидная прокариота, способная к фотосинтезу с выделением O_2 , имеющая хлорофиллы *a* и *b*, мелкие рибосомы, липиды, типичные для прокариот, склонная вступать в симбиотические отношения. Цианобактерии могут рассматриваться как свободноживущие аналоги пластид красных водорослей.

Примером решения проблемы питания путем вступления в симбиоз с фотосинтезирующими водорослями может служить инфузория Парамеция (*Paramecium bursaria*).

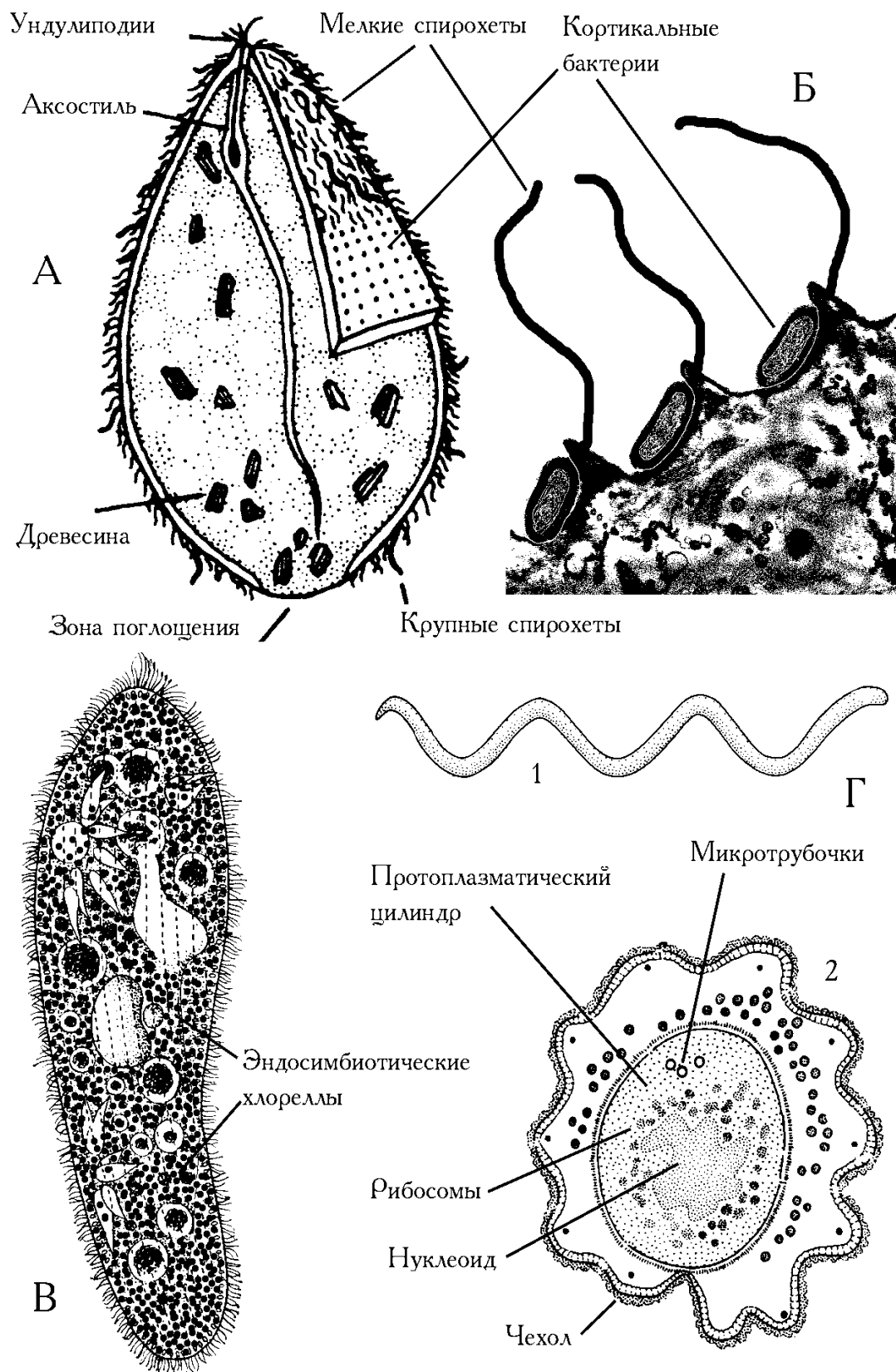


ТАБЛИЦА VIII. А, Б - Миксотриха парадоксальная (*Mixotricha paradoxa*); В - инфузория *Paramecium bursaria*; Г - спирохета *Pillotina calotermitidis*: 1 - внешний вид; 2 - поперечный разрез клетки.

Paramecium bursaria - симбиотическая ассоциация водоросли и инфузории. Зеленые фотосинтезирующие парамеции содержат симбиотические водоросли, число которых варьирует в пределах от 60 до 2000 и более (табл. VIII, В). Установлены генетические различия между симбиотическими и свободноживущими формами как парамеций, так и хлорелл. Для полового процесса у *P. bursaria* необходимо присутствие хлорелл. Характерный для инфузорий сложный половой цикл с участием микронуклеуса, в котором за мейозом, приводящим к образованию гаметических ядер, следует аутогамия или конъюгация, никогда не наблюдался и не мог быть индуцирован у парамеций, лишенных хлорелл, хотя у зеленых форм половой процесс легко наблюдается. Из этого был сделан вывод, что симбиотическая ассоциация приводит к необратимым генетическим изменениям у обоих партнеров. Этот вывод был подтвержден ультраструктурными исследованиями. Эндосимбионты составляют неотъемлемую часть генетического аппарата парамеций.

Известна также ассоциация гидры с хлореллой - фотосинтезирующее животное Гидра зеленая (*Hydra viridis*)

Симбиотические комплексы, которые превратились в растительные и животные клетки, никогда не переставали эволюционировать. Прогрессивные изменения онтогенеза и метаболизма этих комплексов создавали новые уровни организации, недоступные для изолированных партнеров. Симбиозы становились все более и более интегрированными, а партнеры - все более зависимыми друг от друга. В настоящее время зависимость каждого органоида от продуктов метаболизма других органоидов стала настолько полной, что только современные методы ультраструктурного анализа и биохимических исследований *in situ* позволяют проследить метаболические пути исходных партнеров, да и то с трудом. Эволюция биохимических путей в основном предшествовала эволюции животных и растений. Эукариоты разнообразны по своему строению, но метаболически они остаются единообразными; большинство метаболических процессов эукариот были выработаны различными прокариотами еще до того времени, когда они объединились. Прокариоты, хотя они структурно проще эукариот, всегда были и теперь остаются гораздо более разнообразными в отношении обмена веществ.

Существуют и другие гипотезы возникновения эукариотической клетки. Они предполагают ее образование путем прямой филиации, из одной, а не из многих клеток.

Инвагинационная гипотеза Уцелла и Шпольского, выдвинутая в 1974 году, является эволюционной моделью, согласно которой ряд органоидов

первоначально возникает путем инвагинаций (впячиваний) клеточной мембраны (табл. IX, А). Предполагается, что предковой клеткой была аэробная прокариотическая клетка, содержащая многочисленные геномы, каждый из которых был прикреплен к клеточной мембране. Впячивания возникли не одновременно, ядерное и митохондриальное впячивания образовались первыми и дали начало тем направлениям эволюции, которые привели к возникновению животной клетки и клетки грибов. Впячивания, в результате которых возникли тельца, способные к фотосинтезу, образовались позднее, и дали начало направлениям, приведшим к возникновению эукариотических водорослей. Площадь поверхности митохондрий и пластид сильно возросла за счет дополнительных впячиваний внутренних мембран с образованием крист и тилакоидов; геномы органоидов утратили многие из своих генетических функций, дублируемых ядерным геномом. Предковой формой могла быть аэробная бактерия, имевшая удвоенный геном.

Черты сходства между органоидами эукариот и протокариотами (единичные мелкие кольцевидные и голые геномы, мелкие рибосомы, чувствительность к хлорамфениколу, устойчивость к циклогексимиду и т.п.) рассматриваются как сохранившиеся примитивные признаки, а не как признаки, приобретенные в результате симбиоза. Позитивный аспект инвагинационной гипотезы состоит в том, что она дает правдоподобное объяснение происхождению двойных мембран ядра, митохондрий и пластид.

Согласно гипотезе дробления и клонирования (Богорад, 1975), эукариотическая клетка возникла в результате образования скоплений отдельных элементов генома и их последующего клонирования (табл. IX, Б). В основе этой гипотезы лежит допущение о некоем предковом прокариотическом организме, содержавшем единый геном, который распался на части, образовавшие изолированные пузырьки с различными функциями.

Предполагается, что первоначальный единый геном имел участки, обладающие функциями ядра, митохондрий и хлоропластов. Фрагментация генома привела к образованию отдельных участков, покрывшихся двойной мембраной - ядра, митохондрий и пластид. Дальнейшее клонирование систем митохондрий и пластид привело к созданию многочисленных копий в пределах одной клетки. Система микротрубочек и ее производные могли возникнуть позднее в результате мутаций. Предполагается также, что исходная прокариотическая клетка была аэробным организмом, способным к фотосинтезу.

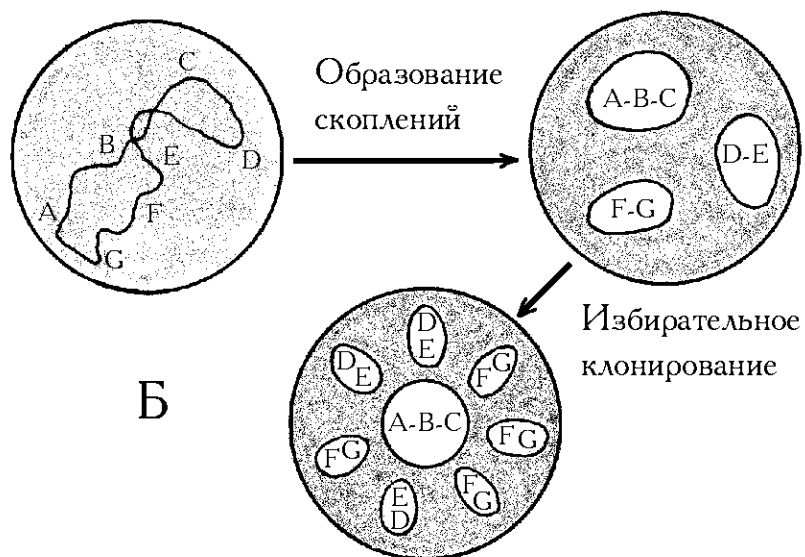
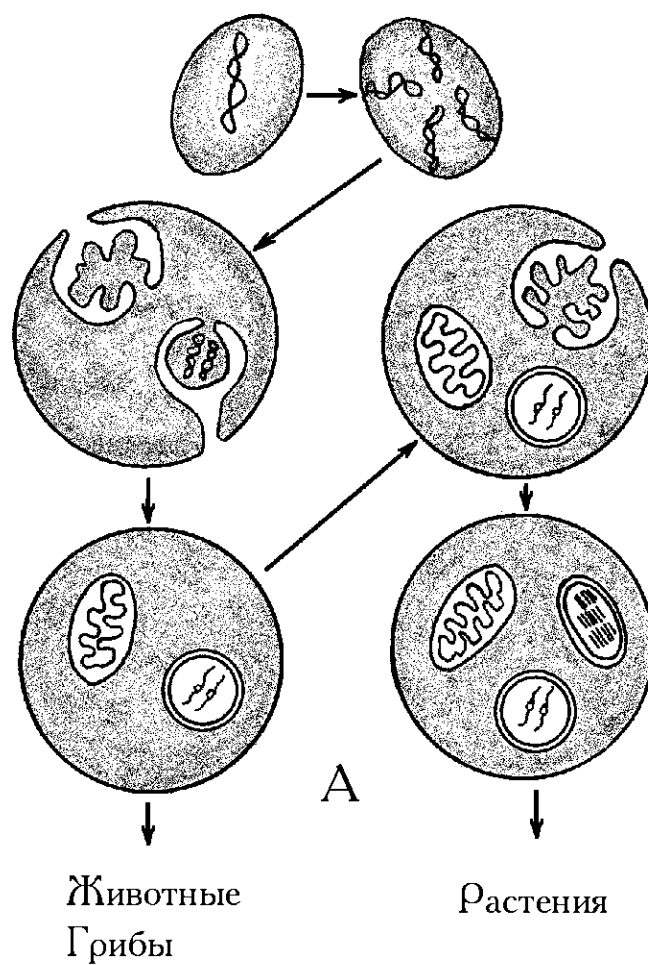


ТАБЛИЦА IX. А - происхождение эукариотической клетки путем впячивания клеточной мембраны. Б - происхождение эукариотической клетки путем клонирования фрагментированных геномов.

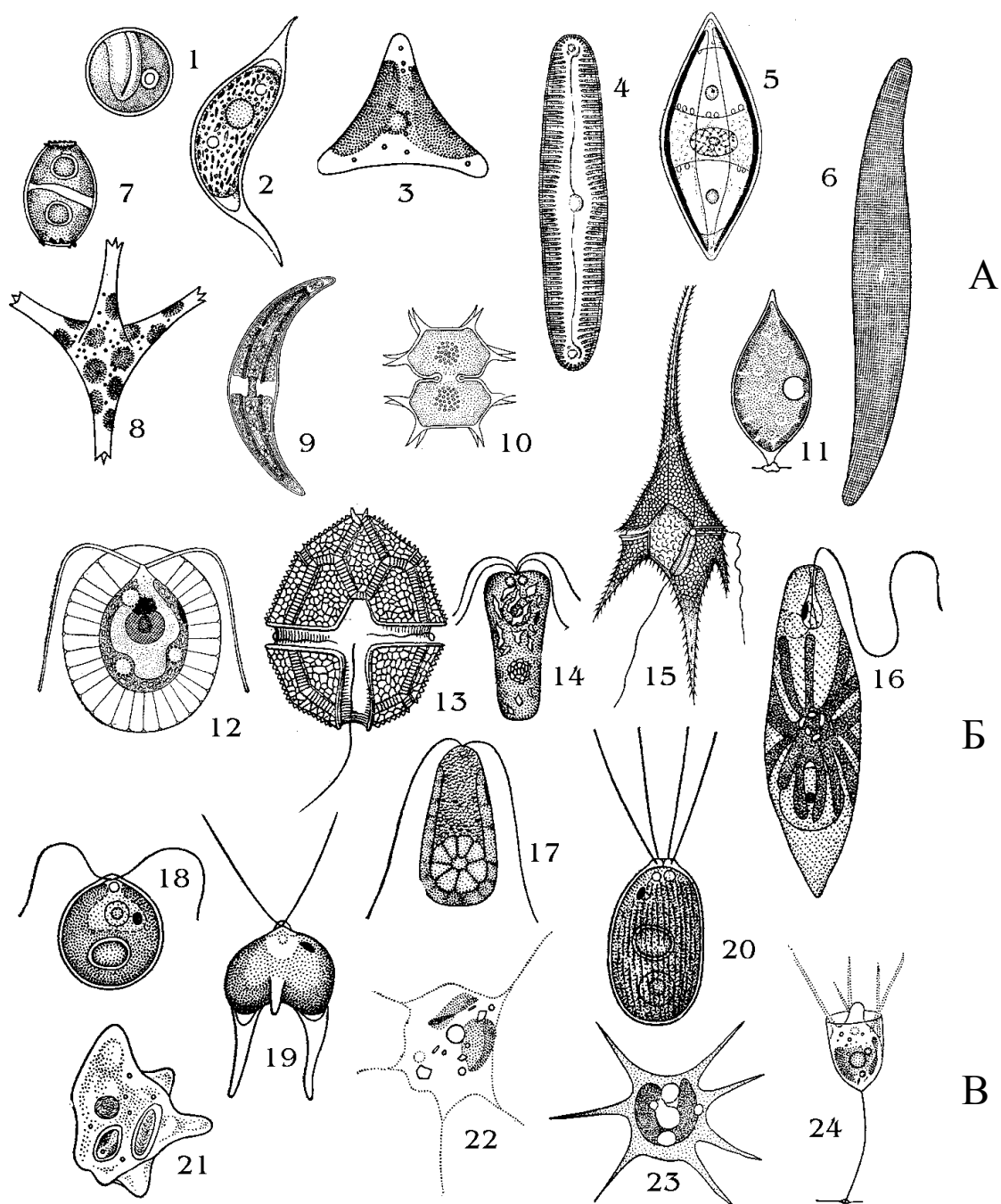


ТАБЛИЦА X. Типы талломов одноклеточных водорослей. А - коккоидный таллом: 1 - *Chlorella* sp., 2 - *Cystodinium* sp., 3 - *Goniochloris muticula*, 4 - *Pinnularia viridis*, 5 - *Navicula* sp., 6 - *Gyrosigma* sp., 7 - *Oocystis pseudocoronata*, 8 - *Pseudostaurastrum hastatum*, 9 - *Closterium* sp., 10 - *Xanthidium antilopaeum*, 11 - *Characium acuminatum*. Б - монадный таллом: 12 - *Haematococcus* sp., 13 - *Peridinium* sp., 14 - *Pyramimonas reticulata*, 15 - *Ceratium hirundinella*, 16 - *Euglena viridis*, 17 - *Dunaliella salina*, 18 - *Chlamidomonas proboscigera*, 19 - *Furcilla bicaudata*, 20 - *Carteria crucifera*. В - амебоидный таллом: 21 - *Dinamoebidium varians*, 22 - *Rhizochloris stigmatica*, 23 - *Chrysamoeba radians*, 24 - *Stipitococcus vas*

Допущение о множественном геноме представляется правдоподобным ввиду того, что те механизмы ядра и органоидов, которые кодируют синтез белка, в основном сходны, причем функции органоидов в конечном счете регулируются как самими органоидами, так и ядром.

Эволюция эукариотической растительной клетки

С образованием эукариотической клетки дальнейшая ее эволюция пошла по трем основным направлениям: дифференциация на клеточном уровне, увеличение размеров клетки, появление многоклеточности.

Первое направление - дифференциация на клеточном уровне. Она выражается в совершенствовании оболочки, органоидов, ундулиподий, физиологических процессов, процессов размножения, способов перенесения неблагоприятных условий и т.д. Эта функциональная дифференциация способствует созданию клеток, обладающих возможностями целостного организма с присущими ему системами управления ростом, развитием, бесполом и половым размножением. На одноклеточном уровне тело растений представлено тремя типами талломов - коккоидным, монадным, амебоидным (табл. X).

Основные различия между организмами этого направления эволюции касаются строения клеточной оболочки и строения хроматофоров.

Клеточные оболочки прошли длительный путь эволюции, у разных водорослей они имеют разный состав и строение. Выделяют пять типов целлюлозных оболочек.

1. Аморфная оболочка, состоящая из клетчатки и пектина и не имеющая скелетных структур (*Volvocales*);

2. Оболочка с микрофибриллярными компонентами, имеющими осевое направление (*Ulothricales*, *Zygnematales* и др.);

3. Оболочки с ламеллярными (пластинчатыми) компонентами, располагающимися параллельно друг другу по продольной оси клетки (*Ulvales*);

4. Оболочки с ламеллярными (пластинчатыми) компонентами, располагающимися под углом (90° или 45°) друг к другу, образующими сложный сетчатый узор (*Cladophorales*, *Siphonocladales*);

5. Оболочки с фибриллярными компонентами, располагающимися под прямым углом друг к другу, образующими сетчатый узор (некоторые *Volvocales*).

Следует отметить, что у Зеленых водорослей (*Chlorophyta*) имеются оболочки, показывающие весь путь их последовательного развития вплоть до сетчато-ламеллярной, наиболее прочной и гибкой. Строение оболочек наиболее высоко организованных представителей этого отдела такое же, как и у сухопутных растений, вплоть до кутикулы, которая имеется у Хары (*Chara*).

У некоторых отделов водорослей оболочки построены не на целлюлозной основе. У Диаatomовых водорослей (*Bacillariophyta*) она образует панцирь из кремнезема (кремниевого гидрогеля, подобного опалу), состоящего из двух половинок. На створках панциря имеются сквозные поры, сообщающие протопласт с внешней средой, занимающие от 10 до 75% поверхности (табл. X, 4-6). У Пирофитовых водорослей (*Pyrrophyta*) клетка одета особым покровом - текой. Это многокомпонентная система из белков, и углеводов, основу которой составляют уплотненные пузырьки, окруженные мембраной, располагающиеся в определенном порядке и срастающиеся краями, образуя прочный панцирь. В месте их срастания появляются швы, а на поверхности пластинок выросты, шипы и т.д. Панцирь обычно имеет две борозды - поперечную и продольную (табл. X, 13).

Субмикроскопическое строение хроматофоров разных отделов водорослей имеет существенные отличия. Хроматофор ограничен оболочкой, под которой находится матрикс, заключающий ограниченные мембраной цистерны - тилакоиды, содержащие хлорофилл и каротиноиды. Кроме того, в матриксе находятся рибосомы, ДНК, пиреноиды. Отличия в строении хроматофоров касаются деталей строения оболочки, расположения тилакоидов и фибрилл ДНК, формы пиреноидов, места образования и отложения запасных питательных веществ.

Оболочка хроматофоров у Зеленых (*Chlorophyta*) и Красных (*Rhodophyta*) водорослей образована двойной мембраной, у Пирофитовых (*Pyrrophyta*) и Эвгленовых (*Euglenophyta*) - тройной. У всех остальных отделов имеется четыре слоя мембран, покрытых сверху мембраной эндоплазматической сети с рибосомами, имеющей связь с мембраной ядра.

Наиболее простое расположение тилакоидов наблюдается у Красных водорослей, они лежат в матриксе поодиночке. У остальных водорослей тилакоиды группируются в ламеллы. У Криптофитовых (*Cryptophyta*) ламеллы состоят из двух тилакоидов, у Золотистых (*Chrysophyta*), Желто-зеленых (*Xanthophyta*), Диаatomовых (*Bacillariophyta*), Бурых (*Phaeophyta*), Пирофитовых и Эвгленовых - из трех. У Зеленых водорослей количество тилакоидов в ламеллах достигает 20, они занимают все пространство матрикса, образуя грани. Кроме того, у Золотистых, Желто-зеленых,

Диатомовых и Бурых водорослей под оболочкой хроматофора имеется опоясывающий тилакоид, окружающий все внутренние тилакоиды.

Только у Зеленых водорослей запасные питательные вещества (крахмал) откладываются в матриксе хроматофора между ламеллами и вокруг пиреноида, у всех остальных водорослей они откладываются в цитоплазме.

Пиреноид имеет глобулярную белковую структуру, в которую у одних водорослей внедряются ламеллы, у других - нет.

Второе направление клеточной дифференциации - увеличение размеров клетки. Это приводит к увеличению поверхности тела, увеличению площади соприкосновения с внешней средой. Так при увеличении линейных размеров в два раза поверхность увеличивается в четверо, а объем в 8 раз; в три раза - соответственно в 9 и 27 и т.д. Это позволяет поглощать больше продуктов внешней среды. При дифференциации по этому направлению организм увеличивает свои размеры не делясь, образуя внутри множество ядер и органоидов. Формируется т.н. сифональный таллом. Часто талломы имеют крупные размеры и значительную внешнюю расчлененность.

Наиболее простой таллом такого типа у Ботридиума (*Botrydium*). Он представляет собой пузыревидное образование, одетое оболочкой из целлюлозы и пектина, с многочисленными хроматофорами и ядрами в цитоплазме. Таллом достигает 1 мм в диаметре и 2 мм в высоту, книзу сужается и переходит в ветвящиеся бесцветные ризоиды (табл. XI, В).

Таллом Ацетабулярии (*Acetabularia*) имеет вертикальную ось (стебелек), достигающую 3-5 (до 18) см длины, прикрепляющуюся к субстрату при помощи лопастного ризоида. На вершине образуется мутовка стерильных и фертильных веточек в виде шляпки или зонтика. До наступления размножения у Ацетабулярии имеется одно ядро, расположенное в ризоиде (табл. XI, Г).

Разветвленный таллом Бриопсиса (*Bryopsis*) состоит из ползучего корневища, прикрепленного к субстрату ризоидами, от которого отходят вертикальные толстые нити, в верхней части несущие перисто расположенные боковые ветви. У основания каждого ответвления имеется перетяжка, но перегородки образуются только при образовании спорангиев и гаметангиев. Все растение представляет собой громадную клетку с многочисленными ядрами и хроматофорами и непрерывной вакуолью (табл. XI, А).

Особого типа талломы образуются в результате плотного переплетения простых нитей типичного сифонального таллома. В этом случае формируется псевдопаренхиматозный таллом, как у Кодиума (*Codium*). Таллом прикрепляется к субстрату базальным диском, от которого отходят «шнуры», достигающие 50 см длины, на их верхушках формируются дубинкообразные пузыри, плотно сгруппированные на одном уровне и образующие периферическую кору (табл. XI, Б).

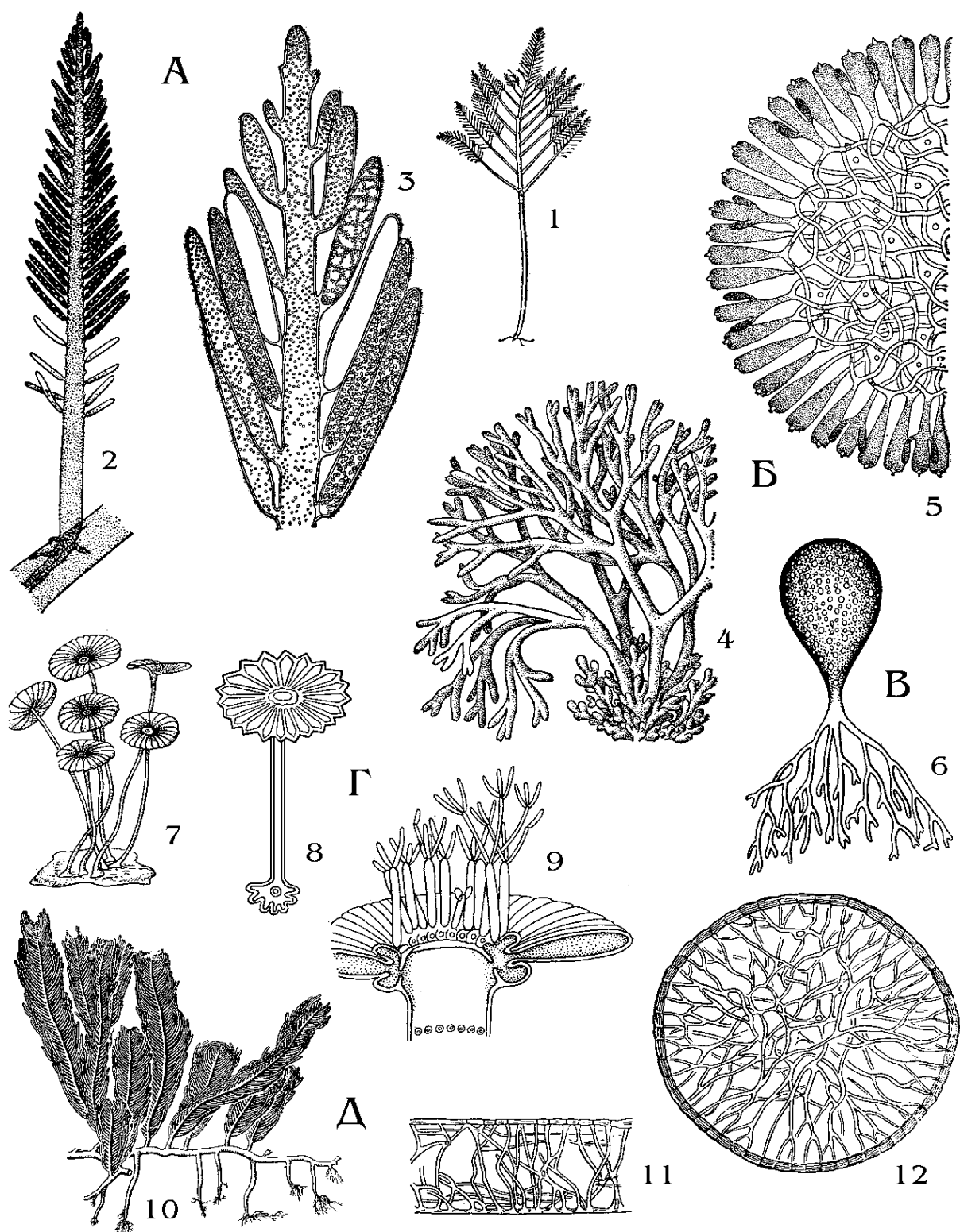


ТАБЛИЦА XI. Сифональные водоросли: А - *Bryopsis* sp.: 1 - внешний вид, 2 - боковая ветвь, 3 - часть побега с гаметангиями. Б - *Codium* sp.: 4 - внешний вид, 5 - поперечный разрез таллома. В - *Botrydium* sp.: 6 - внешний вид. Г - *Acetabularia* sp.: 7 - внешний вид, 8 - схема строения таллома, 9 - шляпка с гаметангиями. Д - *Caulerpa sertularioides*: 10 - общий вид, 11 - разрез через таллом, 12 - разрез через таллом *Caulerpa prolifera*.

Наиболее сложный и морфологически дифференцированный таллом имеется у Каулерпы (*Caulerpa*). Он состоит из горизонтального разветвленного корневища, достигающего 1 м в длину, несущего снизу ризоиды, а сверху - ассимиляторы, имеющие разную форму и размеры. У *Caulerpa prolifera* ассимиляторы плоские, листоподобные, достигающие 30 см длины. Они образуют внутри систему цилиндрических скелетных тяжей - целлюлозных балок, пересекающих центральную полость во всех частях таллома (табл. XI, Д).

Третье направление - появление многоклеточности. Это направление характеризуется увеличением количества клеток, слагающих растительный организм, и их последующей дифференциацией с образованием тканей.

Наиболее простым талломом, который условно можно считать многоклеточным, является пальмеллоидный и близкие к нему ценобиальный и колониальный. Пальмеллоидный таллом образован определенным количеством коккоидных клеток, объединенных слизистой капсулой (*Tetraspora*). Если клетки срастаются оболочками, то формируется более сложный таллом - ценобиальный, с постоянным количеством неподвижных (*Pediastrum*) или подвижных (*Gonium*) клеток. Еще более сложной организацией клеточной связи является колониальная (*Volvox*), когда между клетками появляются цитоплазматические тяжи (плазмодесмы) (табл. XII, А-В). В такой колонии наблюдается специализация клеток на вегетативные и генеративные, что является прообразом тканевой организации.

Настоящим простейшим многоклеточным талломом можно считать нитчатый, в котором клетки соединяются срединной пластинкой, между ними имеются поры и плазмодесмы (*Ulothrix*, табл. XII, Г). Нитчатая структура в эволюционном отношении является исходной для более сложных многоклеточных структур. Так пластинчатый таллом начинает свое формирование с нитчатого, в результате не только поперечного, но и продольного деления клеток, образуется однослойная (*Prasiola*, табл. XII, Д) или двуслойная (*Ulva*, табл. XII, Д) пластинка. В случае образования на простой нити боковых ответвлений формируется разнонитчатый (гетеротрихальный) таллом, состоящий из системы вертикальных и горизонтальных нитей (*Draparnaldia*, табл. XII, Е). У красных водорослей (*Rhodophyta*) нити гетеротрихального таллома плотно переплетаются, образуя ложную ткань - плектенхиму (*Batrachospermum*, табл. XIII, В).

Высшей степенью дифференциации таллома водорослей является образование тканей. Одним из наиболее простых тканевых талломов

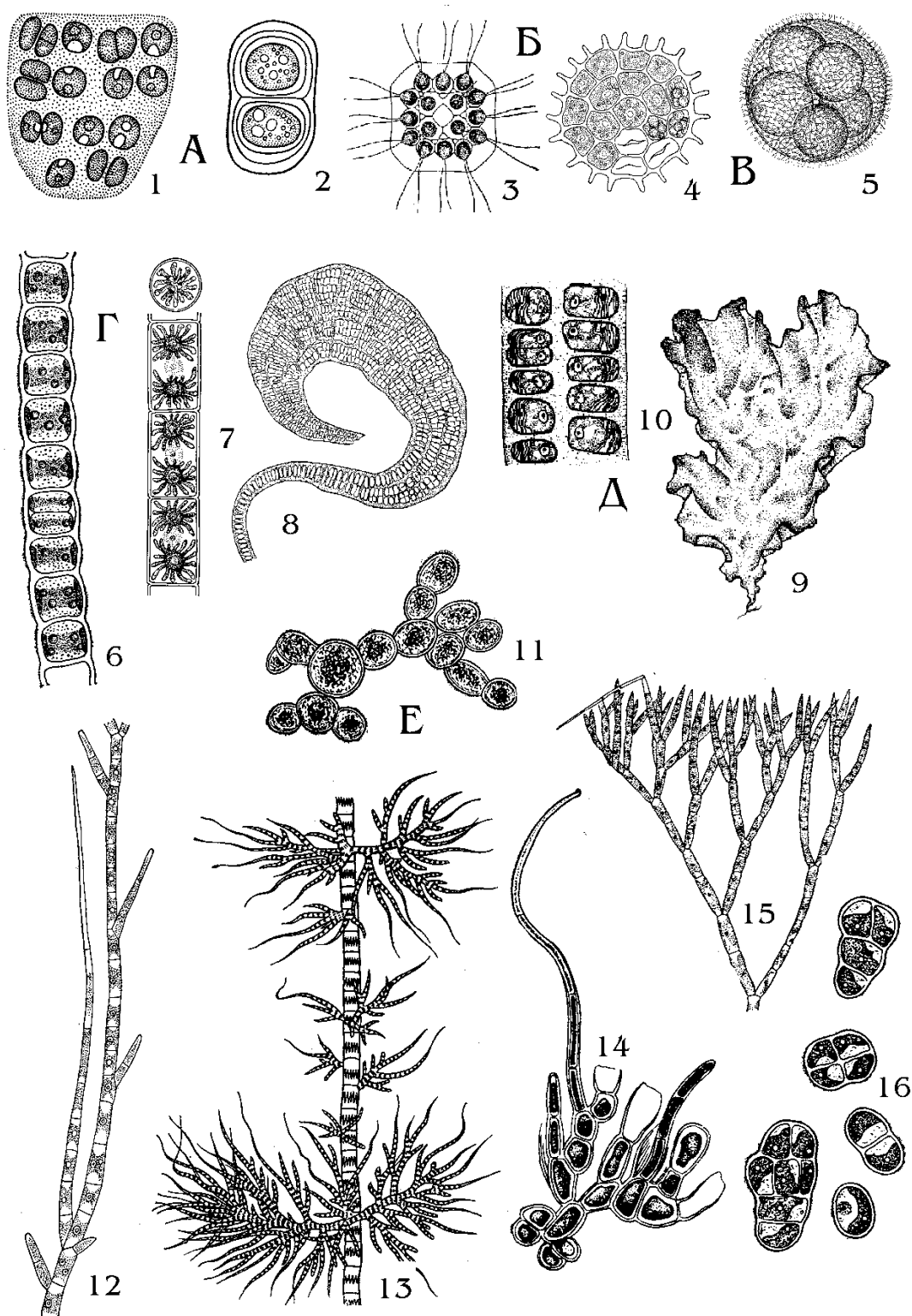


ТАБЛИЦА XII. Многоклеточные водоросли. А - пальмеллоидные: 1 - *Tetraspora* sp., 2 - *Gloeodinium* sp.; Б - ценобиальные: 3 - *Gonium pectorale*, 4 - *Pediastrum* sp. 5 - *Volvox aureus*; В - нитчатые: 6 - *Ulothrix zonata*, 7 - *Spirogyra* sp., Г - пластинчатые: 8 - *Prasiola* sp., 9 - *Ulva viridis*, 10 - разрез ее таллома; Д - гетеротрихальные: 11 - *Trentepolia* sp., 12 - *Stigeoclonium* sp., 13 - *Draparnaldia* sp., 14 - *Pilinia maritima*, 15 - *Chaetophora* sp., 16 - *Pleurococcus* sp.

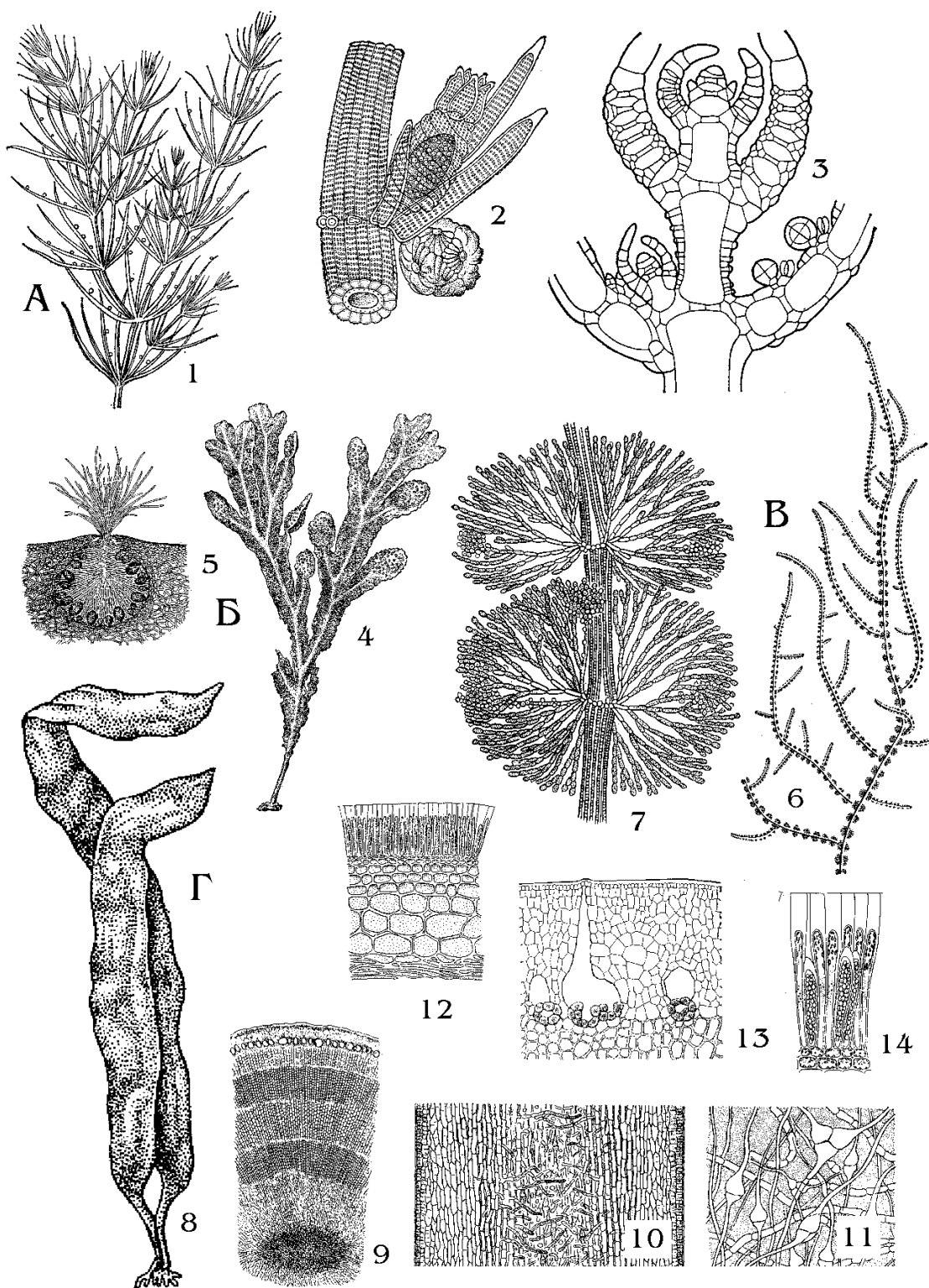


ТАБЛИЦА XIII. Тканевые и псевдопаренхиматозные талломы водорослей. А - *Chara vulgaris*: 1 - верхняя часть растения, 2 - узел, 3 - верхушка; Б - *Fucus* sp.: 4 - внешний вид, 5 - женский скафидий; В - *Batrachospermum* sp.: 6 - внешний вид, 7 - часть таллома; Г - *Laminaria saccharina*: 8 - внешний вид, 9 - поперечный разрез через стволик, 10-14 - анатомическое строение слоевища.

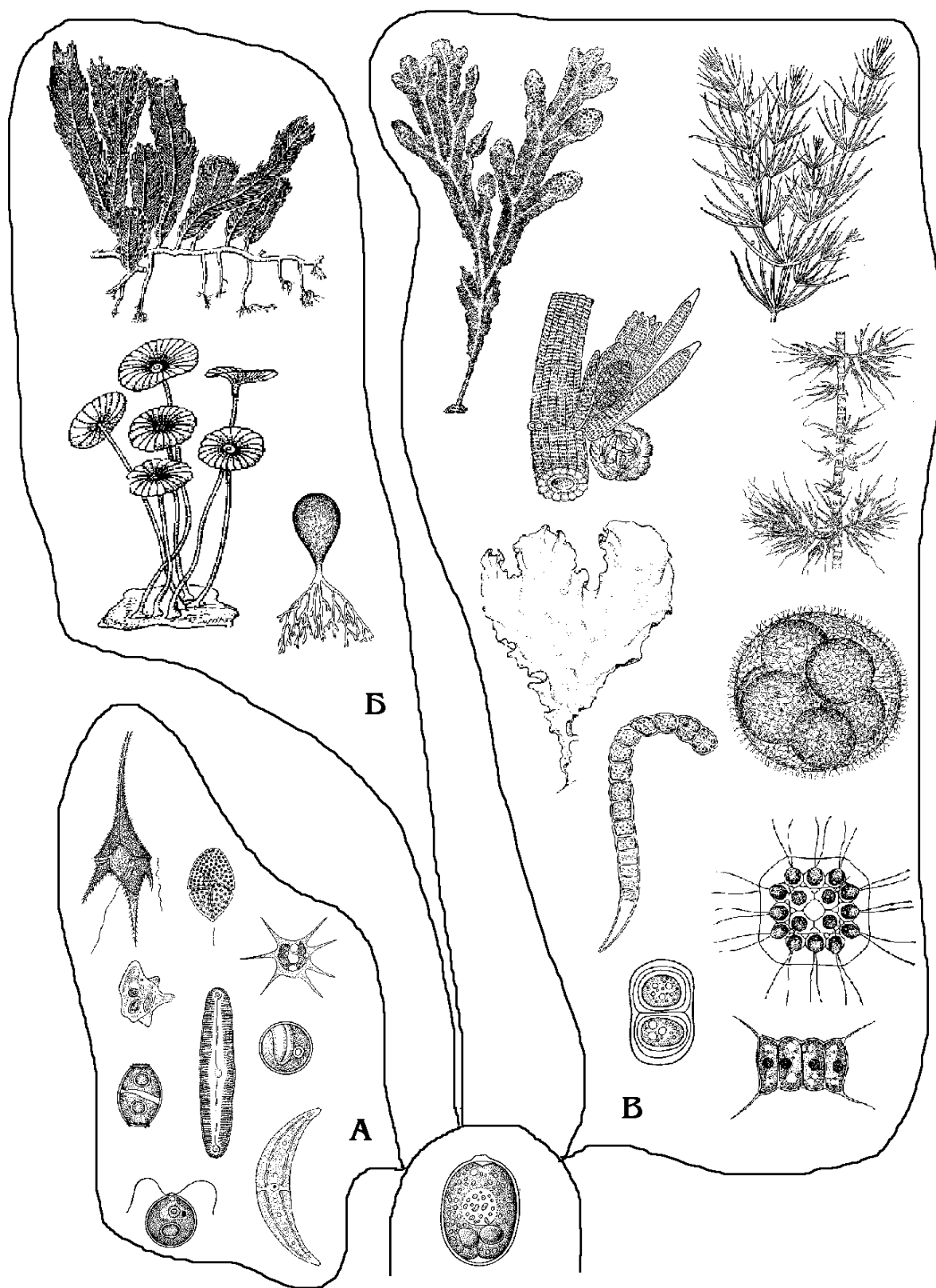


ТАБЛИЦА XIV. Три направления дифференциации эукариотической клетки:
 А - дифференциация на клеточном уровне; Б - увеличение размеров клетки;
 В - эволюция многоклеточных талломов.

является таллом Хары (*Chara*, табл. XIII). Он состоит из членистого «стебля» и боковых «побегов». В междоузлии «стебля» имеется крупная центральная клетка, покрытая сверху многочисленными клетками коры, выполняющими защитную функцию. Боковые «побеги» располагаются в узлах, здесь же формируются и сложно устроенные органы полового размножения.

Наиболее сложного тканевого строения достигает таллом Бурых водорослей (*Phaeophyta*), имеющий размеры от 0,5 до 50 и более метров длины. Он состоит из одной или нескольких пластинок, расположенных на стволе, который прикрепляется к субстрату диском или ризоидами (*Laminaria*, табл. XIII, Г). В верхней части ствола и в основании пластины имеется интеркалярная зона роста, меристематические клетки которой активно делятся, способствуя росту слоевища. В пластинке различают кору и сердцевину. В коре имеются особые ситовидные клетки, поперечные перегородки которых пронизаны многочисленными отверстиями. Эти клетки выполняют проводящую функцию. Наружные мелкие клетки коры являются покровными, внутренние, более крупные - фотосинтезирующими. В коре встречаются также секреторные клетки, образующие слизистые каналы. Сердцевина выполняет механическую функцию. У некоторых представителей (*Fucus*, табл. XIII, Б) имеются сложно устроенные органы полового размножения.

Таким образом, после возникновения фотосинтезирующей эукариотической клетки ее дальнейшая эволюция привела к образованию трех типов растительных организмов - одноклеточных, сифональных и многоклеточных (табл. XIV). Появление многоклеточных водорослей, особенно сложно дифференцированных на ткани, создало предпосылки для формирования новой группы растений - высших растений, имеющих органы и живущих в условиях суши.

ГЛАВА II. ЭВОЛЮЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Размножение - это присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Выделяют три основные формы размножения: бесполое (размножение одноклеточных организмов путем деления пополам и с помощью спор), вегетативное (размножение многоклеточных организмов путем обособления частей тела и восстановление их до целого индивидуума), и половое (т.е. в результате оплодотворения). Две первые формы размножения по признаку отсутствия полового процесса часто объединяют вместе под названием бесполого. Половому размножению предшествует образование гамет, сливающихся в процессе оплодотворения в зиготу, при этом происходит объединение наследственной информации, заключенной в ДНК хромосом.

Бесполое размножение растений

Бесполое размножение является древнейшей формой размножения, особенно широко распространено у одноклеточных, но свойственно и многоклеточным растениям. Бесполое размножение характеризуется отсутствием полового процесса и осуществляется без участия половых клеток. При бесполом размножении растений дочерние организмы возникают из частей, отделившихся от взрослого организма. Оно связано с явлением регенерации, т.е. способностью части организма восстановить новый организм, подобный тому, от которого данная часть отделилась. Способность к регенерации свойственна растениям на всех уровнях их организации (в отличие от животных), вплоть до покрытосеменных. Она связана с обилием образовательных тканей в теле высших растений, а также со способностью растительных клеток многих тканей сохранять меристематические черты. Размер отделившейся части зависит от уровня развития организма, степени дифференциации и специализации его тела. Это может быть всего одна клетка, возникшая при делении материнской.

Одноклеточные растения бесполом путем размножаются двумя способами:

1. Деление клеток (равновеликое). Дочерние клетки растут, развиваются и начинают делиться сами. В результате равновеликих делений материнская особь как индивидуум исчезает. Этот способ часто относят к вегетативному размножению.

2. Спорообразование. Если деление в материнской клетке совершается 1, 2, 3 раза и более, то под оболочкой (эндогенно) возникают апланоспоры (неподвижные споры), или зооспоры (подвижные споры). Они способны воспроизводить новую особь, сходную с материнской. Эти два типа спор являются митоспорами, поскольку при их образовании происходит митотическое деление ядра. Они служат для тех же целей, что и дочерние клетки, возникшие при делении особи пополам, только бывают мельче и должны более длительное время расти и развиваться после выхода из материнской оболочки. Однако апланоспоры часто не выходят из этой оболочки, пока не достигнут формы материнской клетки.

Образование спор ничего не меняет в генетической сущности размножения. Выросшие из спор организмы тождественны материнскому. Это лишь способ повышения энергии размножения и возможности более широкого расселения вида.

Многоклеточные водоросли бесполом путем размножаются несколькими способами:

1. Образованием неподвижных спор - акинет, являющихся митоспорами. Эти споры покрыты утолщенной оболочкой и содержат большое количество запасных питательных веществ. Предназначены также для перенесения неблагоприятных условий. Такие споры образуются у многих нитчатых водорослей (*Ulothrix*, *Cladophora*).

2. Образованием подвижных спор - зооспор, лишенных плотной оболочки, передвигающихся при помощи жгутиков. Проплавав некоторое время, зооспоры теряют жгутики, образуют плотную оболочку и развиваются в новый организм водоросли.

3. Образованием автоколоний - формирование в клетках колониальных или ценобиальных водорослей дочерних колоний с определенным постоянным числом клеток. Выходя во внешнюю среду, автоколонии увеличиваются в размерах путем роста клеток, количество их остается неизменным (*Hydrodictyon*, *Scenedesmus*).

4. Фрагментацией - отделением части таллома от материнского растения. У водорослей широко распространена регенерация случайно отделившихся частей слоевища. У некоторых нитчатых водорослей клетки нитей соединены слабо и легко распадаются на части разных размеров. Саргассовые водоросли, имеющие сложное тканевое строение, размножаются только таким путем. Большое ветвящееся тело Каулерпы (*Caulerpa*) также способно к фрагментации, т. е. легко распадается на части, восстанавливающие затем много новых индивидуумов.

5. Образованием специализированных органов размножения - у водорослей, достигших высокой степени дифференциации таллома. Так

Харовые водоросли развивают специальные клубеньки, содержащие большие запасы крахмала. Они развиваются как на стеблях, так и на ризоидах, бывают многоклеточными (на стеблях) и одноклеточными (на ризоидах). В многоклеточных клубеньках имеются и инициальные клетки, дающие начало новому растению. В пазухах «листьев» Хары возникают также специальные, лишенные коровых клеток веточки, которые опадают и прорастают. Легкость прорастания также объясняется наличием специальных инициальных клеток.

Считается, что у высших растений бесполое размножение отсутствует, а имеется только вегетативное. Оно осуществляется двумя способами.

А. Вегетативными частями тела. У Мохообразных участками слоевища, частями протонемы, обособлением молодых побегов при отмирании материнского в наземной или подземной части. У споровых и семенных растений - частями органов: корней, стеблей, листьев.

Б. Специализированными органами. У Мохообразных это выводковые почки, которые похожи на многоклеточные клубеньки и почки Харовых водорослей. Зеленые листостебельные мхи вегетативно размножаются кусками протонемы, на их стеблях, листьях и даже ризоидах вырастают многоклеточные нити (так называемая вторичная протонема), которые отчленяются и прорастают на земле. Зеленые мхи, кроме того, производят выводковые почки, которые бывают многоклеточными, но часто состоят из двух-трех и даже всего из одной клетки. Споровые и семенные растения также образуют выводковые почки: детки на листьях (папоротники, покрытосеменные), выводковые луковички в пазухах листьев и в соцветиях (покрытосеменные), клубни, луковицы, корневища в подземной части и т.д.

Как следует из вышесказанного, в процессе эволюции бесполое размножение совершенствовалось. У низших растений - от простого деления клетки и образования митоспор до приобретения способности формировать специализированные органы вегетативного размножения. Размножение частями тела свойственно и всем высшим растениям. Этот способ размножения называют вегетативным, противопоставляя его бесполому размножению с помощью спор. Так как высшие растения спор для бесполого размножения не производят, то, с этой точки зрения, бесполое размножение у них отсутствует. Искусственность подобного деления очевидна. Бесполое размножение осуществляется частями, отчленившимися от самого тела растения, т.е. частями вегетативными. Следовательно, оно является и вегетативным размножением. При сравнении его с половым оно - бесполое, а в своей сущности - вегетативное.

Таким образом, ни бесполое, ни вегетативное размножение не связаны с изменениями в ядерном аппарате, поэтому между ними можно поставить знак равенства. Деление клеток пополам и спорообразование - это лишь ступени приспособлений в развитии бесполого размножения. Деление клеток пополам происходит скорее, и дочерние быстро взрослеют, но зато спор при многократных делениях в клетке развивается много, радиус их расселения больше, что повышает вероятность выживания вида. Бесполое и вегетативное размножение по своей сущности явления одного порядка.

Следует отметить, что форма размножения с помощью митоспор свойственна только низшим растениям, у высших она отсутствует. Споры высших растений, - это мейоспоры, они образуются путем мейоза, гаплоидны и не могут воспроизвести тот организм, на котором возникли. Они предназначены для развития иного организма - гаметофита, функция которого - осуществление полового процесса.

Половое размножение растений

Половое размножение связано с половым процессом - слиянием двух специальных клеток - гамет, в результате которого возникает особая клетка - зигота, дающая начало новому организму. Такой половой процесс известен только у эукариотов. У растений различают пять типов полового процесса:

1. Хологамия - слияние двух вегетативных одинаковых одноклеточных особей.

2. Конъюгация - слияние содержимого двух вегетативных недифференцированных на гаметы клеток. При конъюгации между клетками формируется конъюгационный канал, внутри которого встречаются и сливаются амeboидные протопласты. У некоторых водорослей (*Spirogyra*) протопласт одной из конъюгирующих клеток (мужской) сокращается, отстает от стенок и постепенно проталкивается через канал в другую (женскую), где и сливается с ее содержимым, образуя зиготу. По своей сути конъюгация - та же хологамия. При этих двух процессах гамет не образуется.

3. Изогамия - слияние двух подвижных одинаковых гамет. Изогамия связана с отсутствием дифференцированных органов для производства гамет. Гаметангиями становятся обычные вегетативные клетки. Исключение составляют некоторые Бурые водоросли, формирующие много-

камерные гаметангии. У этих водорослей наблюдается разница в поведении сливающихся гамет - одни (женские) имеют более короткий период движения, другие (мужские) подвижны дольше, слияние происходит после прекращения движения женских гамет.

4. Гетерогамия (анизогамия) - слияние двух подвижных гамет, различающихся размерами. Мужская гамета мелкая и активно подвижная, женская гамета крупная и менее подвижна.

5. Оогамия - слияние подвижной мужской и неподвижной женской гамет. Мужская гамета мелкая (сперматозоид), со жгутиками. У Красных водорослей мужская гамета неподвижна, носит название спермаций. У большинства семенных растений (кроме Гинкговых и Саговниковых) мужские гаметы также без жгутиков, называются спермиями. Женская гамета крупная, неподвижная (яйцеклетка), с большим запасом питательных веществ в цитоплазме.

У низших растений известны все пять типов полового процесса, высшим свойственна только оогамия. Слияние гамет (место осуществления полового процесса) может происходить как в водной среде (внешнее оплодотворение), так и в специальных органах, содержащих яйцеклетку - одноклеточных оогониях у низших растений и в многоклеточных архегониях у высших (внутреннее оплодотворение). У водорослей при внешнем оплодотворении зигота чаще всего окружается толстой оболочкой, переполняется запасными продуктами и растворимым в жирах пигментом кирпично-красного цвета - астаксантином (гематоксиксом). Она прорастает или сразу, или после более или менее продолжительного периода покоя.

Эволюционно наиболее примитивным половым процессом является хологамия. Она могла возникнуть путем чисто случайного слияния клеток. При этом слились и ядра, в которых образовался двойной набор хромосом. Такие клетки получили большее биологическое преимущество перед гаплоидными, слияние стало «поощряться» отбором, поскольку приводило к повышению жизнеспособности потомства. Диплоидные особи энергично размножались, вид стал жить в двух состояниях - гаплоидном и диплоидном. Но полученные генетические преимущества диплоидных организмов оставались на одном уровне при существовании митотического деления ядер. Дальнейшая эволюция могла привести лишь к увеличению пloidности клеток. Возникновение мейоза дало возможность диплоидным клеткам возвращаться в исходное состояние, при этом не только восстанавливался гаплоидный набор хромосом, но и происходил обмен генетическим материалом.

Предположительно так возник примитивный, первичный цикл развития на одноклеточном уровне. Беспорядочное сосуществование гаплоидных и диплоидных особей вида перешло в закономерный цикл развития индивидуума, связанный с половым процессом. Роль гаплоидной и диплоидной формы в этом цикле разделилась: гаплоидная форма выполняла функцию размножения, диплоидная - функцию обогащения (и изменения) генетического материала. Дальнейшая эволюция в этом направлении привела к появлению гетероталлизма.

Появление изогамии связано с возникновением размножения с помощью митоспор. В отдельных случаях вышедшие во внешнюю среду споры могли сливаться, т.е. функционировать как гаметы. Образовавшаяся зигота после редукционного деления формировала уже не две гаплоидные клетки, а четыре и более. Из этих клеток развивался взрослый организм. Эволюция этого направления привела сначала к гетероталличности, затем к гетерогамии и, наконец, к оогамии.

Эволюция циклов развития низших растений

Циклом развития любого организма называется совокупность стадий начинающихся и заканчивающихся одними и теми же фазами (например, от споры до споры). Термин «жизненный цикл», который часто считают синонимом цикла развития, применим для обозначения превращений организма с момента зарождения до отмирания, т.е. к процессу онтогенеза. В цикле развития растений (и животных) происходит чередование ядерных фаз - диплоидной и гаплоидной. По соотношению этих фаз у водорослей различают три типа цикла развития.

1. Гаплонтный. Вегетативная особь является гаплонтом (гаплоидным организмом), единственная диплоидная фаза в цикле развития - зигота. Прорастание зиготы сопровождается редукционным делением ядра (зиготическая редукция), при этом развивающиеся растения оказываются гаплоидными. Такой цикл развития у многих Зеленых водорослей.

2. Диплонтный. Вегетативная особь является диплентом (диплоидным организмом), гаплоидная фаза представлена лишь гаметами, перед образованием которых происходит редукционное деление ядра (гаметическая редукция). Зигота без редукционного деления ядра прорастает в диплоидный таллом. Таковы многие Зеленые водоросли, имеющие сифональное строение таллома, все Диатомовые, из Бурых - представители порядка *Fucales*.

3. Антитетический. Вегетативная особь существует в двух фазах - гаплоидной и диплоидной (гапlobионт и дипlobионт). Гапlobионт носит название гаметофита, на нем формируются гаметы без участия мейоза. После слияния гамет образуется зигота, которая без редукционного деления развивается в дипlobионт, носящий название спорофита. На дипlobионте в результате редукционного деления образуются гаплоидные споры (зооспоры или апланоспоры, спорическая редукция). Споры вырастают в гаплоидные растения (гапlobионты), производящие гаметы и т.д. Таким образом, у этих водорослей имеет место чередование поколений (генераций): гаплоидного полового гаметофита и диплоидного бесполого спорофита. Оба поколения могут быть одинаковы морфологически (изоморфная смена), или же резко различны по внешнему виду (гетероморфная смена). Изоморфная смена генераций характерна для морских видов Ульвы, Энтероморфы, Кладофоры, Хетоморфы (Зеленые водоросли), для ряда порядков Бурых и Красных водорослей. Гетероморфная смена генераций особенно распространена среди Бурых водорослей, но встречается у Зеленых и Красных.

Ни гаметофит, дающий половые клетки, ни спорофит, развивающий мейоспоры, с помощью этих клеток себя воспроизвести не могут, поэтому не совсем удачно выражение, что спорофит с помощью мейоспор размножается бесполом путем.

Гаплонтный цикл с зиготической редукцией, существующий у одноклеточных пресноводных водорослей, считается наиболее примитивным. Однако циклы развития пресноводных водорослей нельзя признать первичными, поскольку они должны были возникнуть как средство приспособления к менее стабильным условиям, чем в море (высыхание и промерзание мелких водоемов, колебание уровня воды и прозрачности, большие колебания температуры и т.д.). Поэтому с этой точки зрения первичные циклы развития должны быть у морских водорослей.

Наиболее примитивным следует считать цикл развития у Динофитовых водорослей (*Dinophyta*, или *Pyrrophyta*). Половой процесс у них известен лишь у единичных представителей. Тип полового процесса - изогамия или слабо выраженная анизогамия. В качестве гамет могут функционировать вегетативные клетки, т.е. наблюдается хологамия. У Цератиума (*Ceratium horridum*) перед слиянием клетки (или гаметы) соединяются брюшными сторонами. Мужская клетка сбрасывает щитки панциря, и ее цитоплазма вливается в цитоплазму женской. Образовавшаяся зигота остается подвижной (планозигота). Внешне она подобна вегетативной клетке, т.е. ее поверхность покрыта панцирем из щитков и имеет три длинных выроста. Возникает диплоидный организм, который

в отличие от гаплоидных индивидов не размножается бесполом путем. Планозигота растет несколько дней, в результате чего образуется большая клетка с необычно длинными выростами. При первом делении мейоза возникают ядра с половинным набором хромосом и образуются две жгутиковые клетки. Через 2-3 дня происходит второе деление мейоза, производящее гаплоидные вегетативные особи (табл. XV, А).

Таким образом, Цератиум демонстрирует примитивнейший тип цикла развития водорослей, являющийся изоморфным, в котором в половом процессе могут участвовать обычные вегетативные клетки, а первое деление мейоза формирует две (а не четыре) гаплоидные клетки, каждая из которых образует две вегетативные особи через более-менее длительный промежуток времени.

Для Диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) характерен диплонтный тип цикла развития. Их вегетативные клетки диплоидные, половой процесс - оогамия и изогамия, мейоз происходит при образовании гамет. Оплодотворение происходит внутри материнской клетки. Мужские гаметы представителей класса *Centricophyceae* имеют по одному жгутику.

У центрической водоросли Биддульфий (*Biddulphia mobiliensis*) оогамный половой процесс. Мужская клетка делится без мейоза на две части - сперматангии, которые вырабатывают редуцированную оболочку и расходятся к противоположным концам материнской клетки. Содержимое каждого сперматангия в свою очередь делится на 2,4,8 или 16 шаровидных сперматогониев, в которых происходит мейоз и образуются по четыре сперматозоида. Содержимое женской клетки после мейоза делится на две части, при этом два ядра дегенерируют, а два становятся ядрами двух яйцеклеток (табл. XV, Б).

Половой процесс у пеннатных (*Pennatophyceae*) диатомовых водорослей сводится к конъюгации изоморфных безжгутиковых гамет. Две вегетативные клетки приходят в соприкосновение по длинной стороне створок и окружаются слизью. Ядро каждой клетки делится мейотически на четыре гаплоидных ядра. Содержимое каждой клетки делится на две гаметы, имеющие по одному функционирующему ядру и одному дегенерирующему. От каждой клетки одна гамета перемещается к пассивной гамете в другой клетке. Так в конъюгирующих клетках образуется по одной зиготе (ауксоспоре). Таким образом, цикл развития диатомовых водорослей проходит в диплоидной фазе с гаметической редукцией.

Считается, что гаплонтный тип цикла развития с зиготической редукцией характерен для одноклеточных Вольвоксовых (*Volvocales*) - видов рода Хламидомонада (*Chlamydomonas*). Бесполое размножение у них осуществляется делением содержимого клеток на 4-8 зооспор. При половом размножении наблюдаются хологамия, изогамия, анизогамия и оогамия. Зигота первое время сохраняет жгутики и плавает,

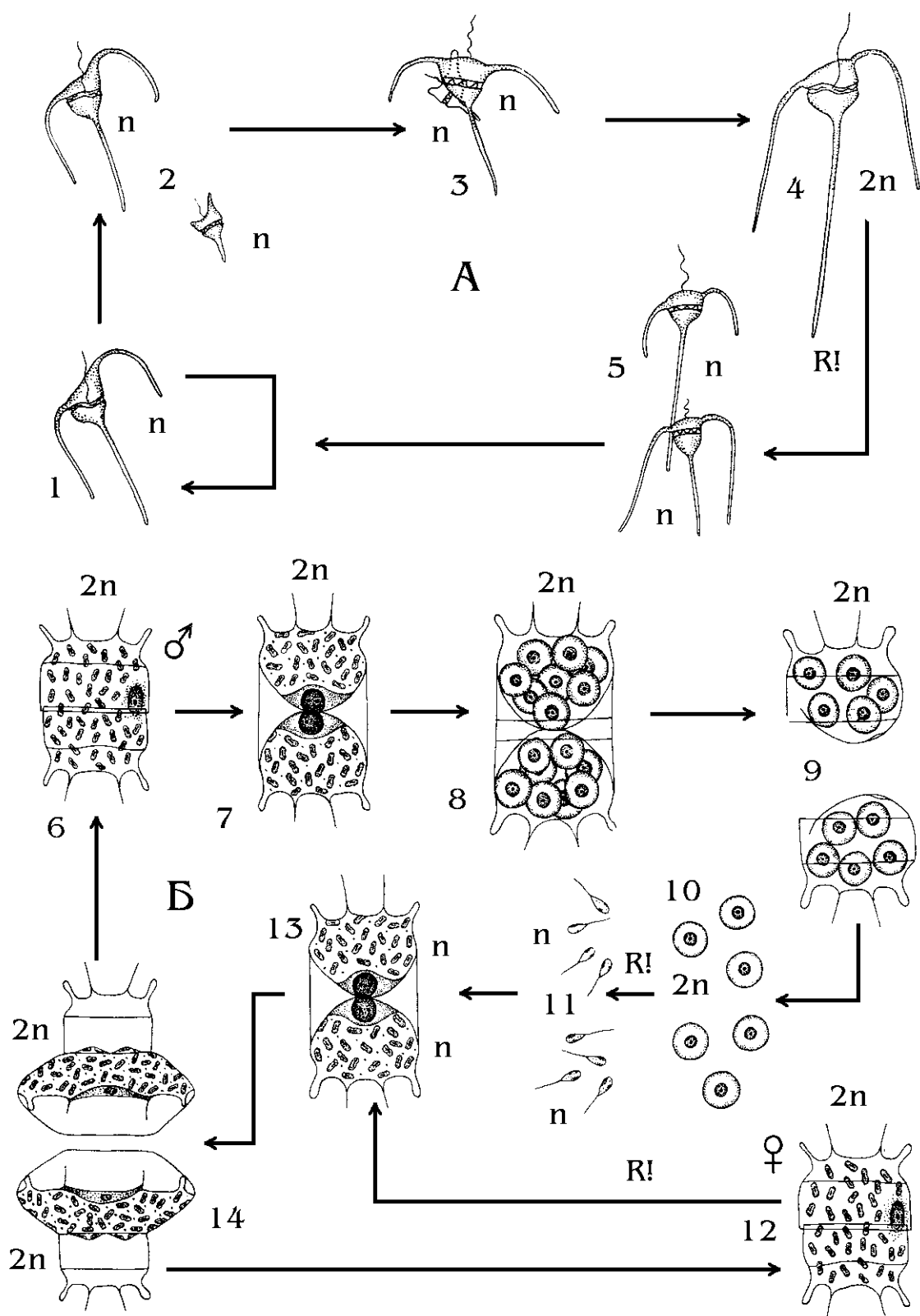


ТАБЛИЦА XV. Циклы развития одноклеточных водорослей. А - *Cerratium horridum*: 1 - гаметофит; 2 - хологаметы; 3 - половой процесс; 4 - спорофит; 5 - две гаплоидные клетки. Б - *Biddulphia mobilensis*: 6 - мужская особь; 7 - сперматангии; 8-9-10 - сперматогонии; 11- сперматозоиды; 12 - женская особь; 13 - яйцеклетки; 14 - ауксоспоры.

позднее она сбрасывает жгутики и образует первичную оболочку. После слияния ядер появляется вторичная скульптурированная оболочка. Такие зиготы называют зигоспорами или гипнозиготами. Во время так называемого периода покоя происходит созревание зиготы. В зависимости от вида она остается прежних размеров или увеличивается. Во всех случаях в ней накапливается большое количество крахмала и масла, из-за чего она приобретает красную окраску. Для развития (созревания) зигот абсолютно необходимы свет и двуокись углерода, к моменту созревания объем зигот увеличивается в 30-60 раз. При прорастании зигот происходит мейоз и образуется от 4 до 32 зооспор в зависимости от накопления продуктов фотосинтеза (табл. XVI, А). Зрелая зигота фактически является самостоятельно существующим организмом, производящим в конце своей жизни зооспоры. Поэтому его вполне можно называть спорофитом. У Зеленых водорослей образование одноклеточных спорофитов широко развито, особенно у морских представителей.

Таким образом, цикл развития Хламидомонады является антитетическим, включает гаплоидный одноклеточный гаметофит, способный к бесполому размножению в течение многих поколений, и диплоидный одноклеточный спорофит. Считать, как принято до сих пор, что у Хламидомонады существует просто зигота, прорастающая после периода покоя с зиготической редукцией и образованием зооспор, методологически неверно, поскольку в этот период происходит функционирование диплоидного организма - спорофита, сопровождающееся его ростом и накоплением в нем питательных веществ. Спорофиту также необходим свет, как и вегетативным клеткам, без света он не созревает и не производит зооспор.

Типичный гаплонтный цикл развития характерен для представителей порядка Мезотениевые (*Mesotaeniales*), относящегося к классу Конъюгат (*Conjugatophyceae*). Это одноклеточные водоросли, клетки которых имеют цилиндрическую форму с закругленными концами. Половой процесс - конъюгация (*Netrium sp.*, табл. XVI, Б). Конъюгирующие клетки, обычно погруженные в общую слизь, располагаются параллельно друг другу. В месте контакта образуется конъюгационный канал, внутри которого сливаются протопласты клеток. Зигота одевается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя. При ее прорастании происходит редукционное деление ядра, из четырех гаплоидных ядер остаются жизнеспособными только два, они дают начало новым особям.

Из вышесказанного следует, что уже у одноклеточных водорослей существует три типа циклов развития. Наиболее примитивным из них является антитетический с изоморфной сменой генераций, при котором гаплоидные и диплоидные особи практически не отличаются друг

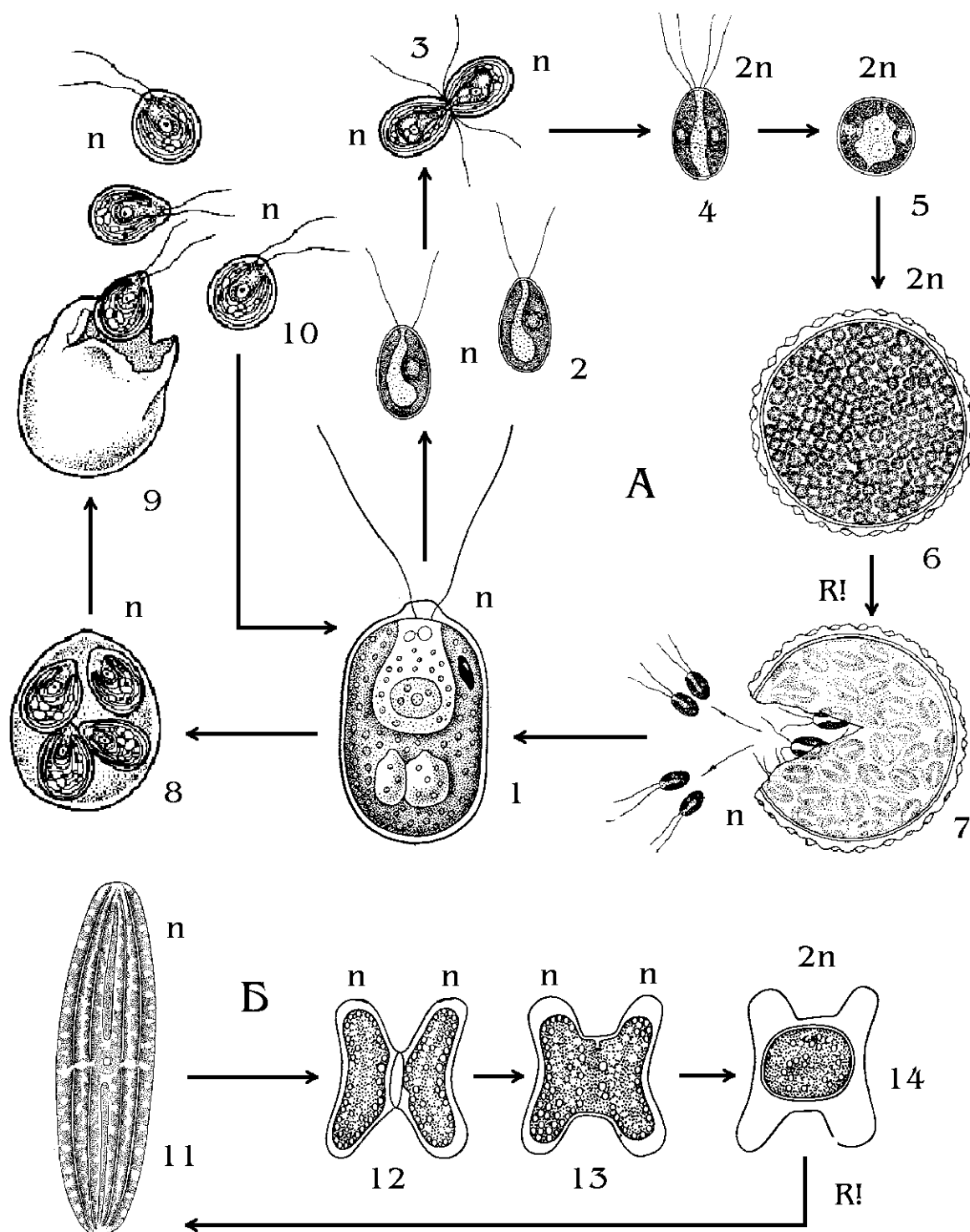


ТАБЛИЦА XVI. Циклы развития одноклеточных водорослей. А - *Chlamydomonas* sp. 1 - гаметофит; 2 - гаметы; 3 - копуляция гамет; 4 - планозигота; 5 - зигота; 6 - гипноспорцит (спорофит); 7 - прорастание гипноспорцита и образование гаплоидных зооспор; 8 - образование зооспор бесполого размножения; 9 - выход зооспор; 10 - зооспора. Б - *Netrium* sp.: 11 - внешний вид; 12-13 - последовательные стадии конъюгации; 14 - покоящаяся зигота, которая при прорастании делится редукционно.

от друга (Цератиум) и с гетероморфной сменой генерация с преобладанием гаметофита (Хламидомонада). От антитетического цикла эволюция пошла в двух направлениях - в сторону преобладания гаплоидной фазы (гаплонтный тип, Нетриум) и диплоидной фазы (диплонтный тип, Биддульфия).

У многоклеточных водорослей наблюдается большое разнообразие циклов развития, но все они сводятся к тем же трем типам - гаплонтному, диплонтному и антитетическому. Наиболее распространен антитетический тип с изоморфной и гетероморфной сменой генераций. Эволюционно более примитивным в этом типе является цикл с изоморфной сменой, а производными от него являются циклы развития с гетероморфной, в свою очередь подразделяющиеся на две группы: с преобладанием гаметофита и с преобладанием спорофита.

Циклы развития с антитетической сменой генераций

а. Изоморфная смена генераций

Типичная изоморфная смена генераций существует у морского вида Улотрикса (*Ulothrix flaccida*). Гаплоидные нити (гаметофиты) производят зооспоры, при помощи которых происходит бесполое размножение, и изогаметы, обычно двужгутиковые, участвующие в половом процессе. После слияния гамет образуется планозигота, которая без периода покоя развивается в диплоидные нити (спорофиты), производящие диплоидные зооспоры бесполого размножения и гаплоидные апланоспоры, из которых снова образуется гаметофит (табл. XVII, А). У этого вида и гаметофит, и спорофит способны к размножению бесполым путем. Эта древняя черта показывает, что исторически обе формы развивались параллельно относительно возможностей выполнения вегетативных функций.

Усложнение изоморфного цикла развития наблюдается у представителей порядка Ульвовые (*Ulvales*) - Ульвы (*Ulva*) и Энтероморфы (*Enteromorpha*), а также у морских представителей рода Кладофора (*Cladophora*, порядок *Siphonocladales*). У этих родов зооспоры и гаметы никогда не формируются на одном и том же экземпляре. Одни растения бесполое (спорофиты) и образуют только зооспоры, другие - половые (гаметофиты), продуцируют только гаметы. Зигота содержит одно диплоидное ядро и прорастает сразу, без периода покоя и без мейоза в спорофит (табл. XVII, Б). Гаметангии и спорангии у перечисленных представителей не дифференцированы, гаметы и зооспоры образуются в обычных клетках.

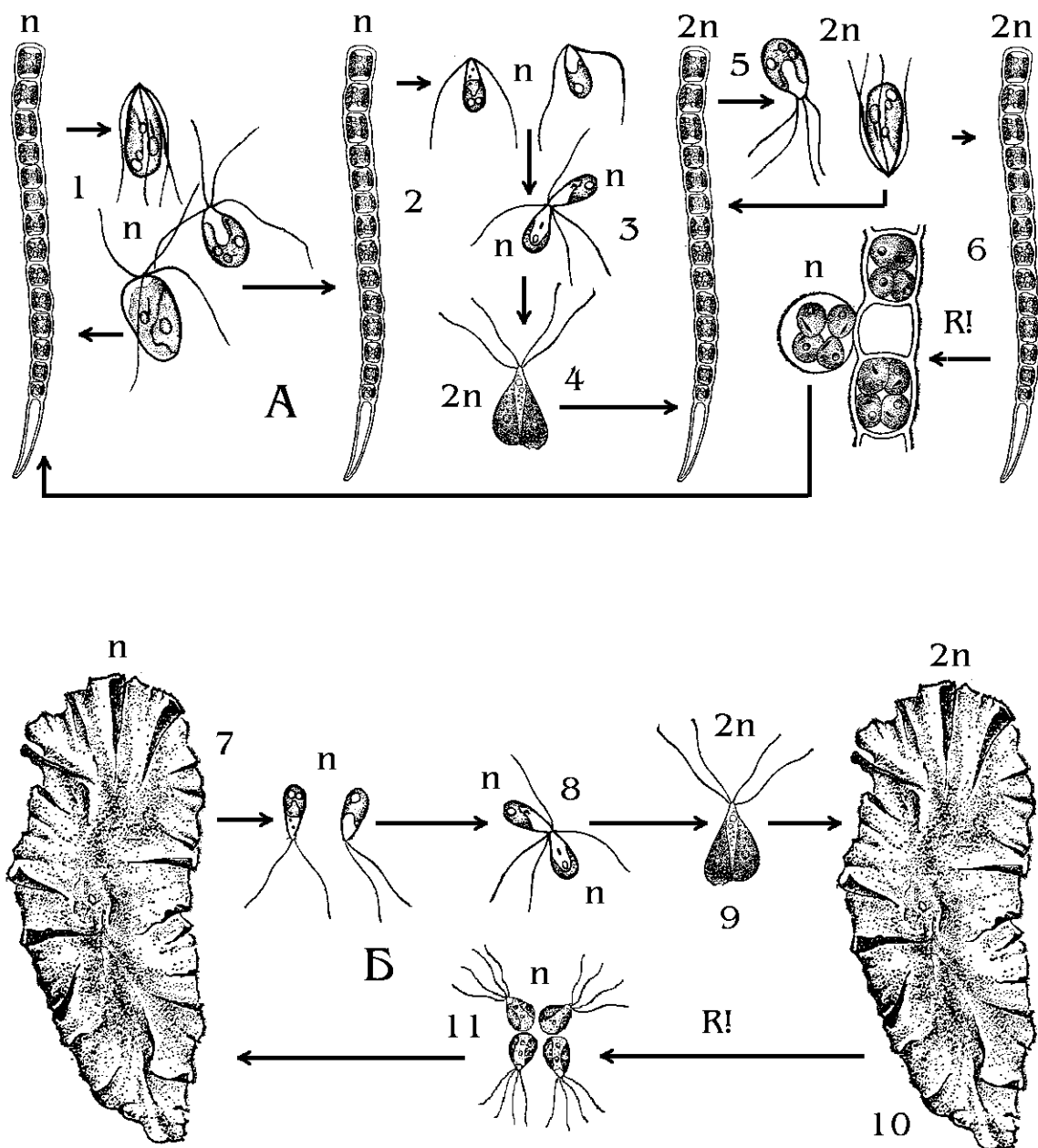


ТАБЛИЦА XVII. Циклы развития с изоморфной сменой генераций.

А - *Ulothrix flaccida*: 1 - гаметофит-I, производящий гаплоидные зооспоры, которые возобновляют гаметофит-I и образуют гаметофит-II; 2 - гаметофит-II, образующий изогаметы; 3 - копуляция гамет; 4 - планозигота; 5 - спорофит-I, производящий диплоидные зооспоры, которые возобновляют спорофит-I и образуют спорофит-II; 6 - спорофит-II, формирующий гаплоидные апланоспоры. Б - *Ulva viridis*: 7 - гаметофит, производящий изогаметы; 8 - копуляция гамет; 9 - планозигота; 10 - спорофит, производящий гаплоидные зооспоры; 11 - зооспоры.

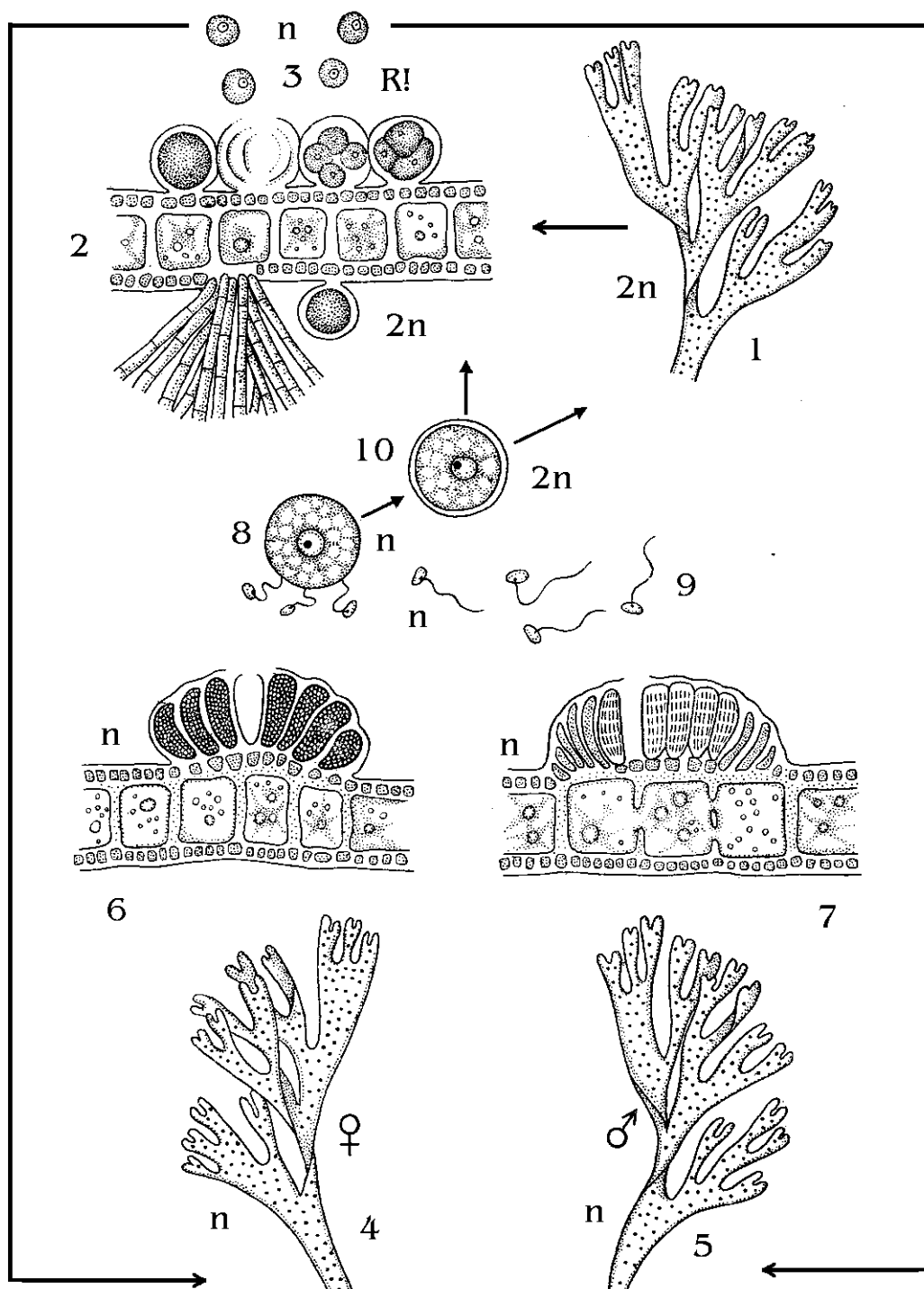


ТАБЛИЦА XVIII. Цикл развития с изоморфной сменой генераций *Dictyota* sp.: 1 - верхняя часть таллома спорофита; 2 - разрез через таллом спорофита с тетраспорангиями; 3 - тетраспоры; 4- верхняя часть женского гаметофита; 5 - верхняя часть мужского гаметофита; 6 - разрез через таллом женского гаметофита с сорусом оогониев; 7 - разрез через таллом мужского гаметофита с сорусом антеридиев; 8 - яйцеклетка; 9 - сперматозоиды; 10 - зигота.

Дифференцированные органы полового и бесполого размножения имеются у бурой водоросли Диктиота (*Dictyota*), обладающей также изоморфной сменой генераций. На спорофитах из поверхностных коровых клеток развиваются одногнездные спорангии - тетраспорангии, в которых путем мейоза образуются по 4 неподвижные тетраспоры. Тетраспоры прорастают в раздельнополые гаметофиты. На мужских гаметофитах формируются антеридии в виде многокамерных образований, продуцирующих одножгутиковые сперматозоиды. На женских развиваются группы (сорусы) оогониев, в которых созревают яйцеклетки. Оплодотворение происходит в воде, зигота прорастает сразу, образуя спорофит (табл. XVIII).

б. Гетероморфная смена генераций с преобладанием гаметофита

Обычно род *Ulothrix* приводят как пример гаплонтного цикла с зиготической редукцией. Однако это не совсем так. У Улотрикса опоясанного (*Ulothrix zonata*) клетки нитей производят 2-32 зооспоры с четырьмя жгутиками, реже апланоспоры. Из них вырастают новые нити. Гаметы образуются подобно зооспорам, но имеют по два жгутика. Половой процесс - изогамия. Зигота одевается толстой оболочкой и проходит период покоя, в течение которого накапливает большое количество запасных питательных веществ. При прорастании в зиготе происходит мейоз и образуется от 4 до 16 зооспор или апланоспор. Зиготы морских видов (например *Ulothrix subflaccida*) часто развиваются в одноклеточные спорофиты на длинной ножке с диском при основании для прикрепления к грунту. Одноклеточные спорофиты - не такая уж кратковременная стадия, в течение всего лета многие виды Улотрикса существуют в виде спорофитов. Поэтому можно утверждать, что такой цикл развития Улотрикса является антитетическим, а не гаплонтным (табл. XIX, А).

У некоторых представителей порядка *Siphonales* имеется цикл развития с гетероморфной сменой генераций, в которой существуют раздельнополые гаметофиты, которые вместе со спорофитом имеют макроскопические размеры.

Наиболее хорошо изучен цикл развития у видов некогда самостоятельных родов Дербезия (*Derbesia*) и Бриопсис (*Bryopsis*). Слоевище Дербезии нитчатое, слабо разветвленное. Это спорофит, в котором после мейоза образуются крупные зооспоры с венчиком жгутиков. Из зооспор вырастают раздельнополые гаметофиты, имеющие перисторазветвленное слоевище - Бриопсис. Гаметофиты производят двужгутиковые анизогаметы, женская гамета значительно крупнее мужской. Зигота развивается в стадию Дербезии (табл. XX, А).

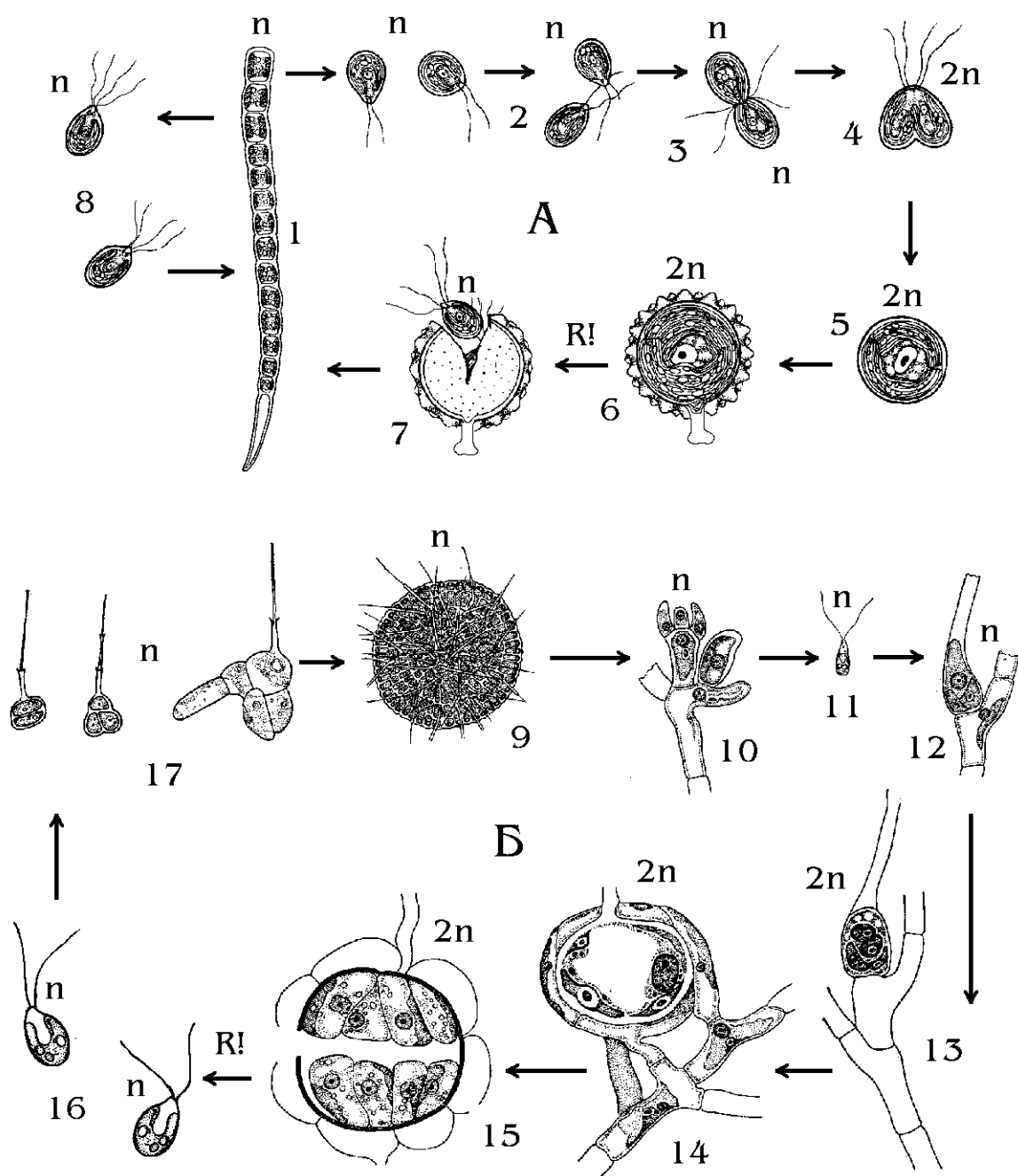


ТАБЛИЦА XIX. Антитетические циклы развития с преобладанием гаметофита. А - *Ulothrix subflaccida* (*U. zonata*): 1 - гаметофит; 2 - гаметы; 3 - копуляция гамет; 4 - планозигота; 5 - зигота; 6 - гипноспорцит (спорофит); 7 - прорастание гипноспорцита и редукционное деление с образованием зооспор; 8 - зооспоры бесполого размножения. Б - *Coleochete pulvinata*: 9 - внешний вид таллома; 10 - антеридий; 11 - сперматозоид; 12 - оогоний; 13 - зигота в оогонии; 14 - образование обертки вокруг оплодотворенного оогония; 15 - прорастающая ооспора; 16 - зооспоры; 17 - ранние стадии прорастания зооспоры.

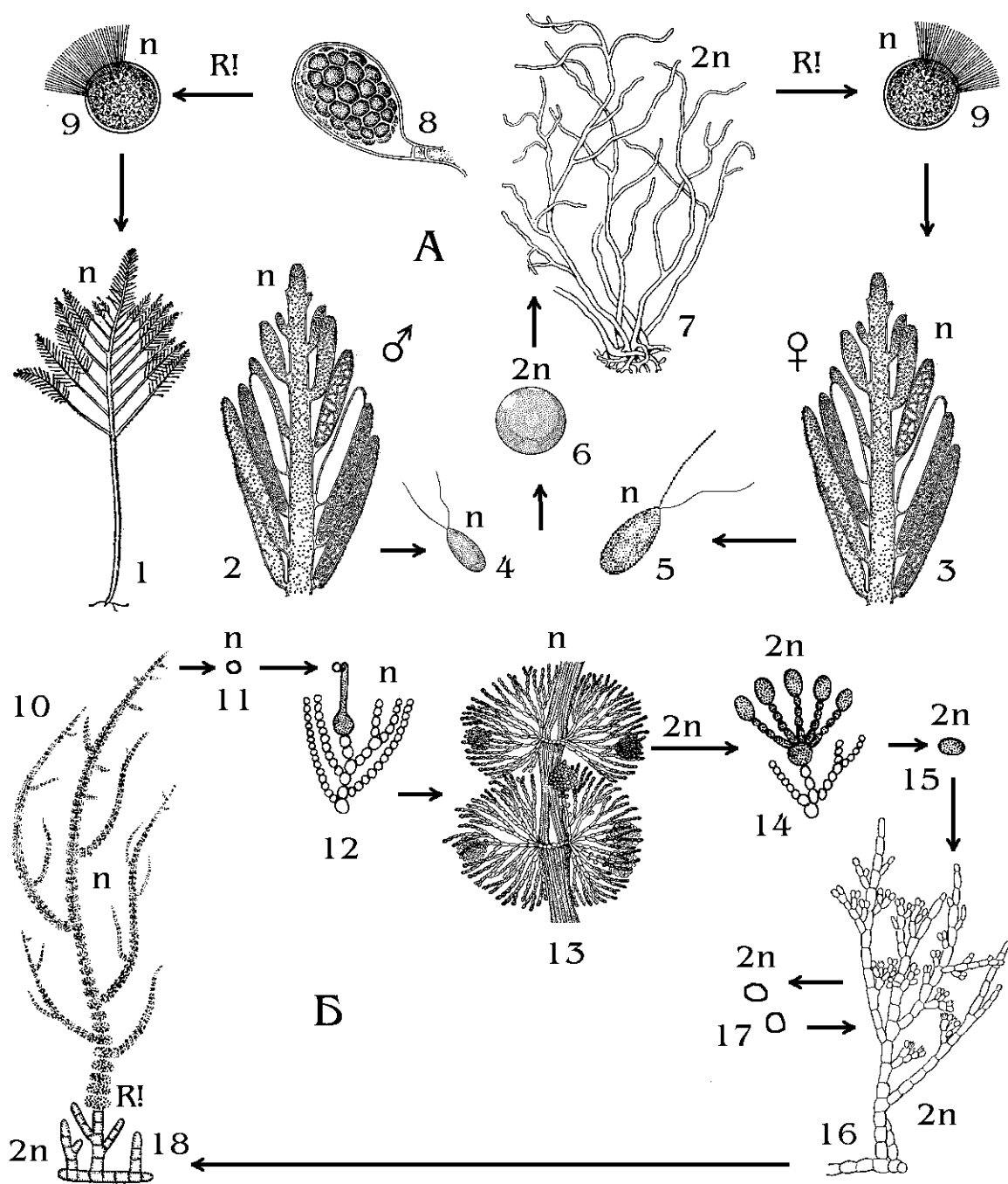


ТАБЛИЦА XX. Антитетические циклы развития с преобладанием гаметофита. А - *Bryopsis-Derbesia*: 1 - внешний вид стадии *Bryopsis*; 2 - часть мужского таллома; 3 - часть женского таллома; 4 - микрогамета; 5 - макрогамета; 6 - зигота; 7 - стадия *Derbesia*; 8 - зооспорангий; 9 - зооспоры. Б - *Batrachospermum-Chantransia*: 10 - стадия *Batrachospermum*; 11 - спермаций; 12 - часть таллома с карпогоном и трихогиной; 13 - часть таллома с карпоспорофитами; 14 - карпоспорофит с карпоспорами; 15 - карпоспора; 16 - стадия *Chantransia*; 17 - возобновление моноспорами; 18 - спорофит, в моноспorangии которого произошел мейоз и из гаплоидной клетки сформировался гаметофит.

Наиболее продвинутый цикл развития среди зеленых водорослей имеют виды рода Колеохета (*Coleochaete*, порядок *Coleochaetales*), представляющий наибольший интерес с точки зрения эволюции циклов развития, поскольку у них на гаплоидных гаметофитах развиваются диплоидные спорофиты, в которых происходит мейоз.

Слоевище Колеохеты состоит из разветвленных нитей, которые образуют псевдопаренхиматический диск (табл. XIX, Б). Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами, образующимися по одной в клетке. Половой процесс - оогамия. Антеридии развиваются на концах ветвей и содержат по одному сперматозоиду. Оогоний формируются из одноклеточных ветвей. Нижняя утолщенная часть такой ветви становится оогонием, а вытянутая верхняя часть - трихогией. Зигота после оплодотворения остается в оогонии, образует толстую оболочку и увеличивается в размерах. Одновременно соседние нити дают выросты в ее сторону и образуют вокруг псевдопаренхиматическую кору. Возникшее образование иногда называют сперматокарпом. После периода покоя в зиготе происходит мейотическое деление ядра и содержимое делится на 8-32 клетки. В каждой из них образуется по одной двужгутиковой зооспоре, дающей начало новому слоевищу. Клетки таллома всегда гаплоидны, диплоидна только зигота.

В цикле развития большинства Красных водорослей имеются три генерации: гаметофит, спорофит первого порядка (карпоспорофит) и спорофит второго порядка (тетраспорофит). Развитие зиготы проходит на гаметофите и здесь же развивается карпоспорофит. Он продуцирует диплоидные карпоспоры, из которых вырастает тетраспорофит, существующий самостоятельно.

У наиболее эволюционно продвинутых Красных водорослей, объединяемых в класс Флоридиевые (*Florideophyceae*), на гаметофите из зиготы формируется карпоспорофит, состоящий из однорядных нитей (нитей гонимобласта), клетки которых превращаются в карпоспорангии с одной диплоидной карпоспорой. Из карпоспор вырастают диплоидные тетраспорофиты, живущие самостоятельно. На них образуются тетраспорангии, где происходит мейоз и появляются четыре тетраспоры, из которых вырастают гаметофиты. Такое явление возникло как приспособление, направленное на образование множества спор половым путем в условиях отсутствия подвижных мужских гамет и снижения в связи с этим вероятности оплодотворения оогониев.

Эволюция гаметофитов Красных водорослей происходила в основном в направлении лучшего обеспечения развития карпоспор питательными

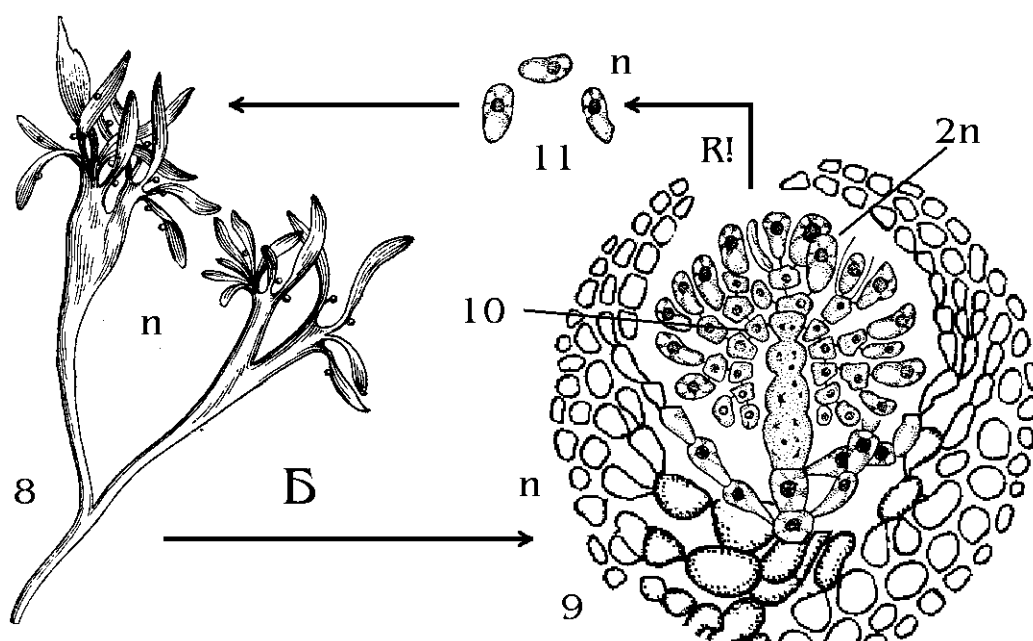
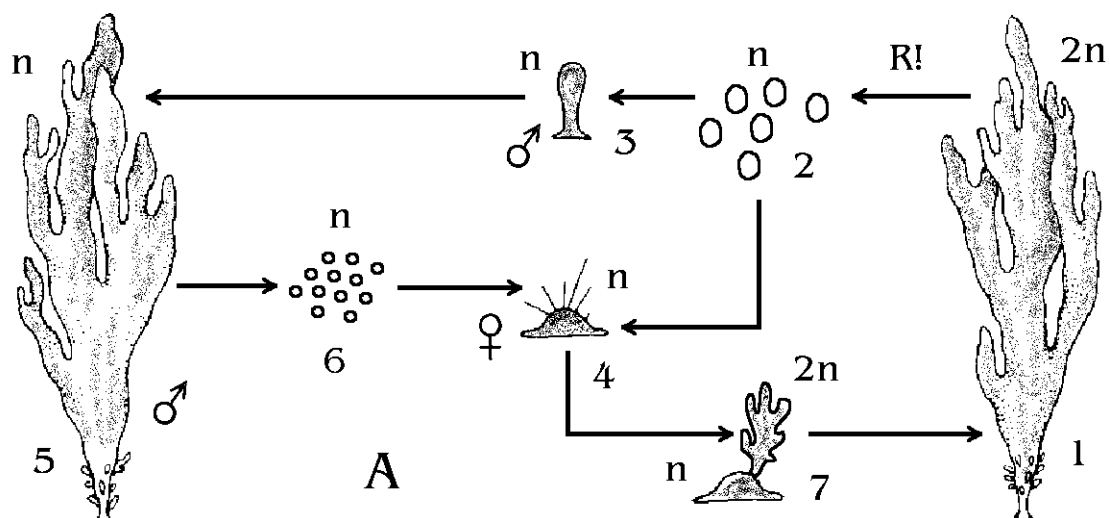


ТАБЛИЦА XXI. Антитетические циклы развития с преобладанием гаметофита. А - *Palmaria palmata*: 1 -спорофит; 2 - тетраспоры; 3 -мужской гаметофит первого года развития; 4 -женский гаметофит; 5 -мужской гаметофит второго года развития; 6 - сперматии; 7 - развитие спорофита на женском гаметофите. Б - *Phyllophora* sp.: 8 - часть таллома с нематециями; 9 - разрез через нематеций; 10 - тетраспорофит, образовавшийся из карпоспоры внутри нематеция; 11 - тетраспоры.

веществами и образования их в большом количестве от одного карпогона. Этому способствуют ауксилярные (вспомогательные) клетки. Диплоидное ядро, образовавшееся в результате оплодотворения, переходит в эту клетку и карпоспорофит развивается от нее. Ауксилярных клеток может быть несколько. Тогда диплоидное ядро зиготы делится, и ядра по специально образовавшимся соединительным (ообластемным) нитям попадают в ауксилярные клетки, причем от каждой развивается карпоспорофит с карпоспорами.

Среди красных водорослей есть представители, смена форм развития которых заключается в росте гаплоидного макроскопического гаметофита на диплоидном микроскопическом спорофите в результате соматического мейоза. У обитателей пресных вод видов родов Леманея (*Lemanea*) и Батрахоспермум (*Batrachospermum*) из карпоспор вырастают диплоидные нити (стадия *Chantransia*). Апикальные клетки этих нитей подвергаются мейотическому делению и дают начало макроскопическому вертикально растущему таллому гаметофита. В начале своего роста он держится на диплоидной нити, в дальнейшем из него вырастают ризоиды, обеспечивающие более прочное прикрепление к грунту (табл. XX, Б).

Своеобразный цикл развития имеют представители порядка *Palmariales*. У них сильно редуцирован женский гаметофит, отсутствует карпоспорофит, а мужской гаметофит и тетраспорофит похожи друг на друга, имеют крупные талломы. Из гаплоидных тетраспор, формирующихся на крупном пластинчатом талломе тетраспорофита Пальмарии (*Palmaria palmata*), развиваются крохотные дисковидные талломы мужских и женских гаметофитов. Мужские растения весной и летом вырастают в крупные талломы. Женские остаются мелкими и дисковидными, на них образуются карпогоны, ауксилярные клетки отсутствуют. Оплодотворение производится спермациями с крупных мужских талломов, появившихся из тетраспор прошлого года и созревших за летний сезон. Из карпогона после оплодотворения на женском гаметофите развивается тетраспорофит. В зимнее время он остается малозаметным, а за весну и лето превращается в крупный вертикально растущий таллом (табл. XXI, А). Своеобразие цикла развития Пальмарии заключается в том, что женская гамета оплодотворяется мужскими гаметами с талломов, зародившихся осенью предшествующего года и просуществовавших год. Таким образом, сливаются гаметы растений не только разного пола, но и росших в разное время и при разных погодных условиях.

Укороченный цикл развития с отсутствием карпоспорофита имеется у представителей порядка Гигартиновых (*Gigartinales*). У Филлофоры (*Phyllophora*) на гаметофите после оплодотворения образуется зигота, которая непосредственно превращается в карпоспору, сразу прорастающую в тетраспорофит, имеющий вид подушек или шариков на поверхности слоевища, конечные клетки нитей которого отчленяют гаплоидные тетраспоры (табл. XXI, Б).

Все многообразие циклов развития Красных водорослей (*Rhodophyta*) с преобладанием в цикле развития гаметофита сводится к трем типам:

1. Гаметофит крупный, развивается на диплоидном основании -мелком спорофите (*Lemanea, Batrachospermum*).

2. Гаметофит (женский) микроскопический. Карпоспорофит отсутствует. Мужской гаметофит крупный. Тетраспорофит макроскопический, начинает развиваться на женском гаметофите (*Palmaria*).

3. Гаметофит крупный. Карпоспорофит отсутствует. Тетраспорофит микроскопический, развивается на женском гаметофите (*Phyllophora*).

Разнообразные циклы развития в сочетании с генотипическими и фенотипическими отклонениями создает в целом для Красных водорослей большие адаптивные возможности. Это единственный отдел почти исключительно прикрепленных водорослей без подвижной стадии. Тем не менее *Rhodophyta* более чем в два раза превосходят *Phaeophyta* по числу родов и видов.

в. Гетероморфная смена генераций с преобладанием спорофита

Такой тип цикла развития характерен в основном для некоторых Зеленых (*Chlorophyta*), Красных (*Rhodophyta*) и Бурых (*Phaeophyta*) водорослей.

Дазикладовые (*Dasycladales*) водоросли выделяются среди Зеленых и других водорослей морфологией и своеобразным циклом развития. Таллом макроскопической Ацетабулярии (*Acetabularia*) имеет неклеточное строение, в вегетативном состоянии с одним крупным ядром. С наступлением периода размножения на талломе образуются булавовидные вместилища, собранные в виде зонтика на вершине. В это время ядро делится мейотически с образованием большого количества мелких ядер, которые цитоплазмой заносятся в образовавшиеся вместилища. Вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы, покрывающийся оболочкой, эта структура носит название цисты. Со временем у большинства родов оболочки цист пропитываются известью. Молодые цисты увеличиваются в размерах, в них происходит несколько делений ядра, и они становятся многоядерными. Сформированная циста

имеет в оболочке крышку. Для прорастания цист требуется период покоя продолжительностью от 10 суток до 12-15 недель. Содержимое цист делится с образованием большого количества жгутиковых изогамет. Гаметы выходят наружу после открытия крышки в оболочке цисты. Зигота развивается в новый таллом (табл. XXII, А).

Таллом Дазикладовых считается спорофитом, в котором происходит соматический мейоз и образуются апланоспорангии (лучи зонтика) с апланоспорами (цистами). В апланоспорах происходит развитие гаметофитов, завершающееся образованием гамет.

Своеобразный цикл развития существует у видов рода Прасиола (*Prasiola stipitata*, *P. meridionalis*, порядок *Schizogoniales*). Пластинчатые слоевища у них диплоидные, размножаются бесполом и половым путем. При бесполом размножении клетки верхней части слоевища делятся и в них образуются апланоспоры, из которых снова вырастают диплоидные слоевища, подобные родительским. При половом размножении клетки верхней части слоевища делятся мейотически. Из одной диплоидной клетки возникают четыре гаплоидных. В результате последующих делений клеток верхняя часть слоевища становится многослойной. Часть клеток оказывается женскими, другая мужскими. Половой процесс - оогамия. В женских клетках образуется по одной крупной безжгутиковой гамете, мужские гаметы двужгутиковые. Зигота прорастает в диплоидное слоевище. Таким образом, у Прасиолы наблюдается соматическая редукция, приводящая к образованию пластинчатого гаметофита в верхней части спорофита (табл. XXII, Б).

Относящиеся к Красным водорослям представители порядка Бангиевые (*Bangiales*) характеризуются отсутствием морфологически выраженного карпоспорофита. Они имеют гетероморфную смену генераций в виде вертикального пластинчатого или нитевидного гаметофита и микроскопических нитей спорофита, внедряющихся в известковый субстрат. Макроскопическое слоевище Порфиры (*Porphyra*) - гаметофит, производящий моноспоры бесполого размножения и гаметы. При половом размножении содержимое клеток дробится на 16-128 бесцветных спермациев, другие клетки с небольшим выступом на наружной стороне функционируют как оогонии. После оплодотворения зигота, находясь на материнском талломе, дробится без мейоза на 4-32 карпоспоры. Из карпоспор развиваются нити, внедряющиеся в известковый субстрат. Эта нитчатая стадия раньше была известна как самостоятельный род Конхоцелис (*Conchocelis*). Сейчас ее называют стадией конхоцелис, которая в отличие от эфемерных пластинчатых талломов способна существовать несколько лет, т.е. является преобладающей в цикле развития.

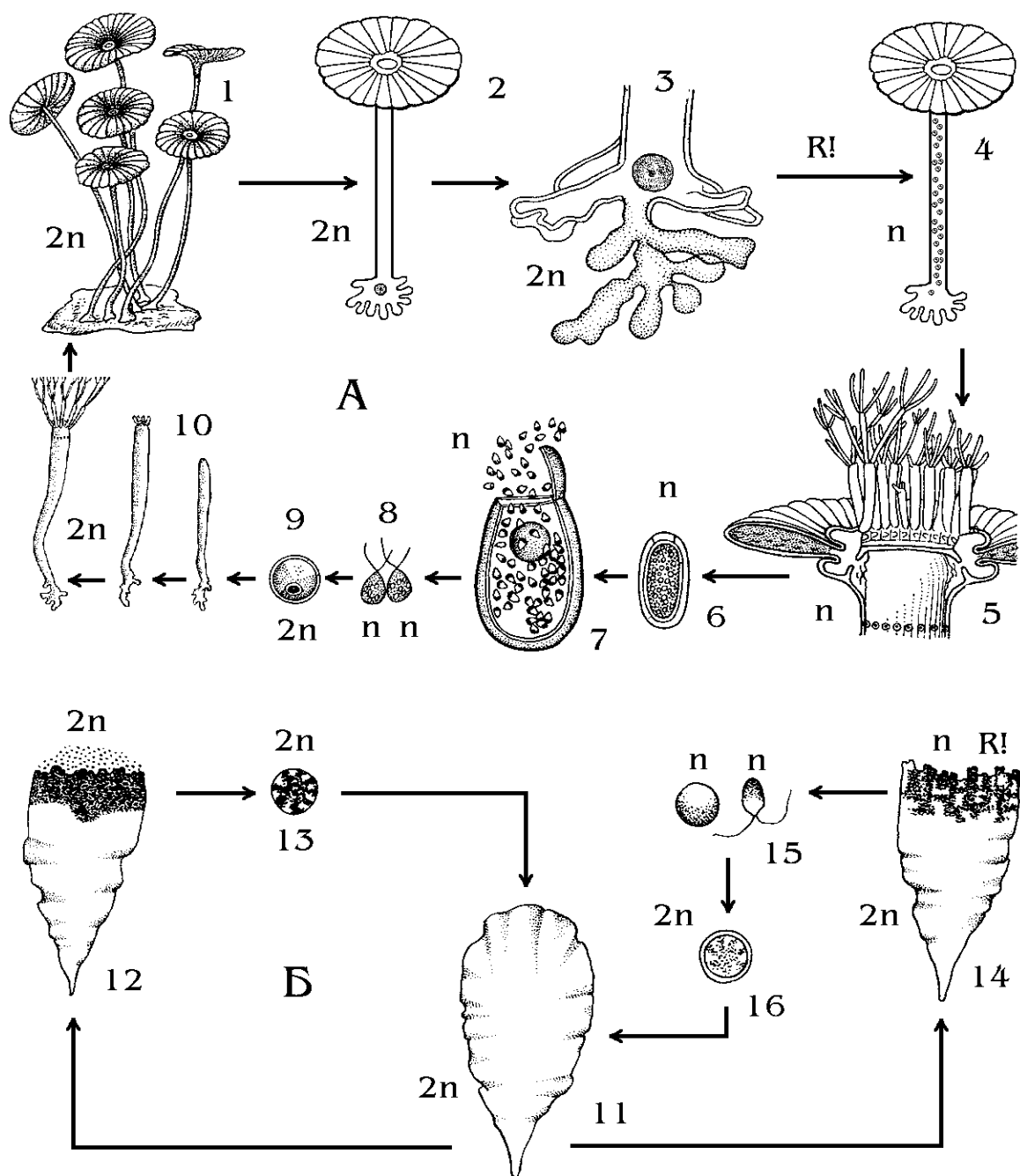


ТАБЛИЦА XXII. Антитетические циклы развития с преобладанием спорофита. А - *Acetabularia* sp.: 1 - внешний вид спорофита; 2 - схема строения спорофита; 3 - основание спорофита с лопастным ризоидом и ядром; 4 - схема строения спорофита после редукционного деления ядра; 5 - плодущая мутовка гаметангиев; 6 - циста; 7 - прорастание цисты и выход гамет; 8 - копуляция гамет; 9 - зигота; 10 - последовательные стадии прорастания зиготы. Б - *Prasiola stipitata*: 11 - молодой спорофит; 12 - спорофит с зоной образования апланоспор; 13 - апланоспора; 14 - спорофит, в верхней части которого произошла соматическая редукция и образовался гаметофит; 15 - гаметы; 16 - зигота.

Нити *Conchocelis* в условиях длинного дня производят моноспоры, прорастающие снова в сверлящие нити. При коротком дне и при пониженной температуре появляются спорангии, где происходит мейоз и образуются четыре конхоспоры, дающие пластинчатые талломы гаметофита (табл. XXIII, А).

Таким образом, в цикле развития Порфиры имеется диплоидный многолетний нитчатый возобновляющийся спорофит (Конхоцелис) и гаплоидный эфемерный пластинчатый гаметофит (Порфира), на котором из зиготы формируются карпоспоры.

Наиболее распространен цикл развития с преобладанием спорофита у Бурых водорослей. У представителей порядка Ламинариевые (*Laminariales*) на макроскопических спорофитах в одногнездных спорангиях после мейоза образуются зооспоры, дающие микроскопические гаметофиты. Их развитие происходит следующим образом. Зооспора прикрепляется к субстрату, теряет жгутики, округляется и вырабатывает хорошо заметную клеточную оболочку (стадия эмбриоспоры). Эмбриоспора дает вырост (проростковую трубку), куда переходит все ее содержимое, отделяющееся поперечной перегородкой от опустевшей эмбриоспоры. Так появляется первая клетка гаметофита. Женские гаметофиты Ламиарии (*Laminaria saccharina*) при оптимальных условиях нередко остаются одноклеточными. Эта же единственная клетка после роста и накопления продуктов фотосинтеза превращается в оогоний с одной яйцеклеткой. Наряду с одноклеточными женскими гаметофитами появляются многоклеточные из разветвленных нитей. Они растут дольше, позднее созревают и производят по несколько оогониев на концах ветвей. Мужские гаметофиты всегда многоклеточные и мельче женских. Антеридии образуются на поверхности в виде мелких клеток, содержащих по одному сперматозоиду. Яйцеклетка выходит из оогония и остается прикрепленной к краям отверстия. В таком положении происходит оплодотворение и развитие спорофита. По мере роста спорофита на его нижнем конце появляются ризоиды, обеспечивающие прикрепление таллома к грунту (табл. XXIII, Б).

Гаплонтный тип цикла развития

Гаплонтный тип цикла развития характерен для Зеленых водорослей (*Chlorophyta*) - представителей порядка Эдогониевые (*Oedogoniales*), класса Конъюгат (*Conjugatophyceae*), и выделяемых в самостоятельный отдел Харовых водорослей (*Charophyta*).

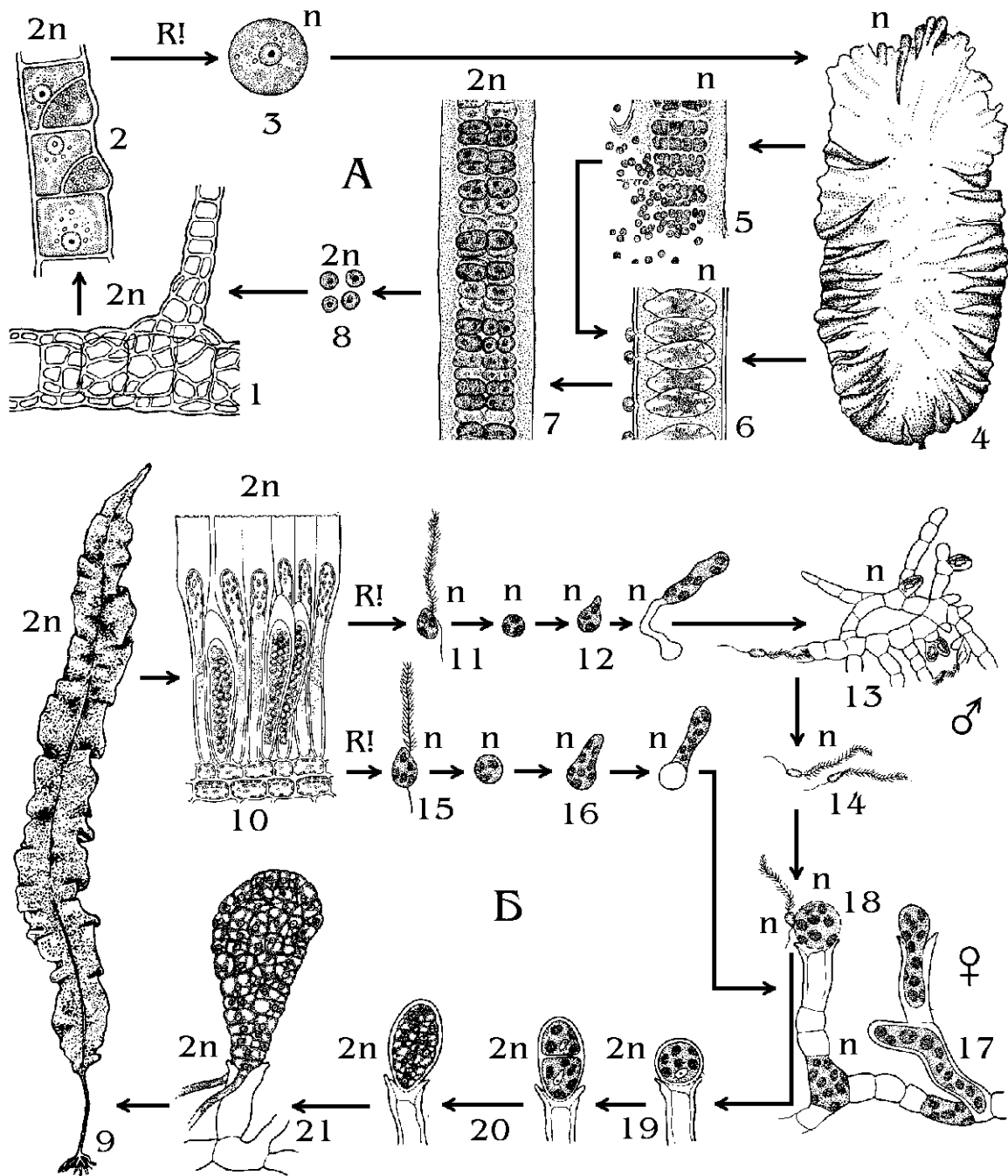


ТАБЛИЦА XXIII. Антитетические циклы развития с преобладанием спорофита. А - *Porphyrа* sp.: 1 - часть таллома спорофита (стадия *Conchocelis*); 2 - нить с моноспорангиями; 3 - моноспора; 4 - гаметофит; 5 - часть таллома со сперматангиями ; 6 - часть таллома с карпогонами и прилипшими спермациями; 7 - часть таллома с карпоспорами; 8 - карпоспоры. Б - *Laminaria* sp.: 9 - спорофит; 10 - часть таллома с зооспорангиями и парафизами; 11 - мужская зооспора; 12 - прорастание мужской зооспоры; 13 - мужской гаметофит; 14 - сперматозоиды; 15 - женская зооспора; 16 - прорастание женской зооспоры; 17 - женский гаметофит; 18 - оогамия; 19 - зигота; 20 - прорастание зиготы; 21 - проросток на гаметофите.

Многоклеточные Конъюгаты, относящиеся к порядку Зигнемовых (*Zygnematales*), характеризуются особым типом полового процесса - конъюгацией и отсутствием бесполого размножения при помощи спор. Наиболее обычна так называемая лестничная конъюгация, которая происходит между клетками двух нитей. Нити располагаются параллельно друг другу и вначале склеиваются слизью. Затем противолежащие клетки образуют навстречу друг другу выросты, которые соприкасаются и срастаются своими концами. Удлиняясь, выросты постепенно раздвигают нити, так что возникает фигура в виде лестницы. Стенки на соприкасающихся концах отростков растворяются, и возникает узкий канал, соединяющий полости конъюгирующих клеток. Оба протопласта, втянувшиеся в отростки, после растворения смежных стенок вступают в контакт. У Спирогиры (*Spirogyra*) и Зигнемы (*Zygnema*) протопласт одной из конъюгирующих клеток (отдающей) сокращается, отстает от стенок и постепенно проталкивается через канал в другую (воспринимающую) клетку, где сливается с ее содержимым, образуя зиготу (табл. XXIV, А).

У некоторых видов слияние протопластов и образование зиготы происходит в конъюгационном канале.

Образовавшаяся в результате слияния протопластов зигота округляется, выделяет толстую трехслойную оболочку и переходит в состояние покоя. Ядра сливаются незадолго до прорастания зиготы. При прорастании зиготы происходит редукционное деление, причем из четырех гаплоидных ядер остается жизнеспособным только одно, соответственно развивается только один проросток.

У Харовых водорослей бесполое размножение при помощи спор также отсутствует. Половой процесс - оогамия. Органы полового размножения - антеридии и оогонии - расположены в узлах, и имеют своеобразное строение и развитие (табл. XXIV, Б). Взрослое растение гаплоидно.

В оплодотворенном оогонии оболочка утолщается. Зигота прорастает после периода покоя, при этом ядро делится мейотически на четыре ядра. На вершине зиготы отделяется небольшая клетка с одним ядром, другие три ядра остаются в нижней (большей) части зиготы, где скапливаются запасные питательные вещества. При прорастании верхушечная клетка дает два выроста: один вверх, из него образуется вертикальная часть таллома - проросток, или протонема, другой вниз, формирующий ризоиды. Развитие проростка обеспечивается веществами, находящимися в оставшейся большей части зиготы, имеющей при обособлении триплоидную природу. Из узлов протонемы возникают вертикальные побеги. Таким путем формируется таллом, состоящий из нескольких стеблевых побегов и ризоидов.

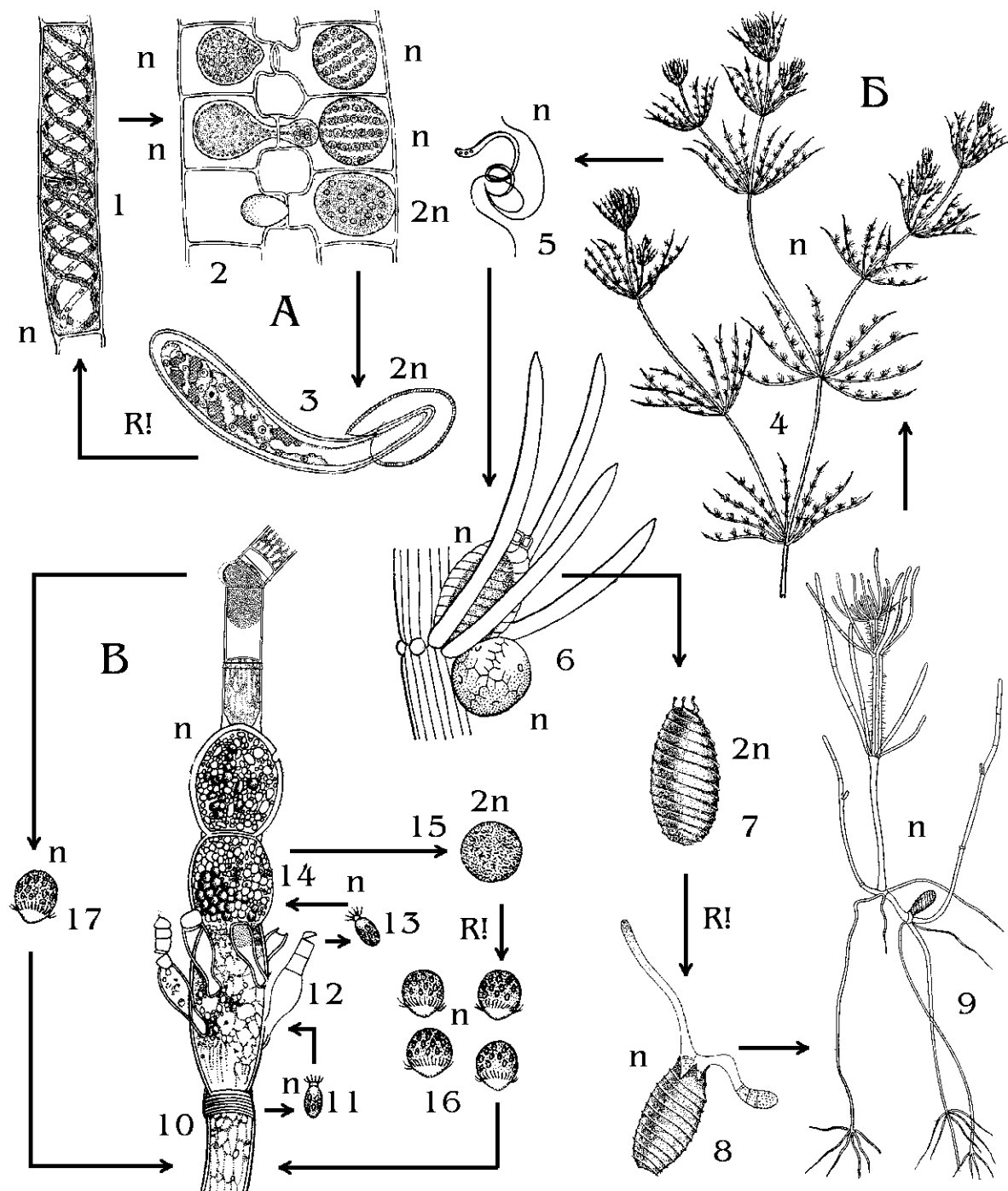


ТАБЛИЦА XXIV. Гаплонтные циклы развития.

А - *Spirogyra* sp.: 1 - часть нити таллома; 2 - две конъюгирующие нити с конъюгационными каналами и зиготой; 3 - прорастание зиготы. Б - *Chara vulgaris* 4 - гаметофит; 5 - сперматозоид; 6 - часть таллома с оогонием и антеридием; 7 - ооспора; 8 - проросшая ооспора с протонемой; 9 - проросток на протонеме. В - *Oedogonium* sp.: 10 - женский гаметофит; 11 - андроспора; 12 - мужской гаметофит; 13 - сперматозоид; 14 - оогоний; 15 - зигота; 16 - зооспоры; 17 - зооспоры бесполого размножения.

Своеобразие циклов развития многих видов Эдогониевых водорослей (*Oedogoniales*) заключается в существовании карликовых мужских растений. Бесполое размножение у них осуществляется многожгутиковыми зооспорами, которые образуются по одной в клетке. Половой процесс - оогамия. Нити Эдогонииума (*Oedogonium*) образуют цепочку из 2-40 андроспорангиев, в них формируется по одной подвижной андроспоре (зооспоре), которые привлекаются к материнским клеткам оогониев выделяемыми ими веществами. Прикрепление андроспоры вызывает деление материнской клетки оогония на две: на оогоний и поддерживающую клетку.

Андроспора, прорастая, образует двух-трехклеточную нить - карликовое мужское растение. Апикальные клетки мужской нити образуют антеридии, в которых появляются по два сперматозоида. Эти карликовые мужские растения являются самыми настоящими мужскими гаметофитами, развивающимися на женском (табл. XXIV, В). Зигота по мере созревания накапливает масло красного цвета, прорастает после периода покоя. В ней происходит мейоз, и образуются четыре зооспоры, прорастающие в нити.

Диплонтный тип цикла развития

Диплонтный тип цикла развития характерен в основном для Бурых водорослей (*Phaeophyta*), но встречается и у некоторых Зеленых (*Chlorophyta*). У видов рода Кладофора (*Cladophora*, порядок *Siphonocladales*) весь цикл проходит в диплофазе, зигота прямо прорастает в диплоидное слоевище спорофита, которое производит двужгутиковые диплоидные зооспоры и гаплоидные анизогаметы. Этот тип цикла развития более примитивен, поскольку спорофит способен размножаться и бесполом путем посредством зооспор (табл. XXV, Б).

Цикл развития без смены генераций с образованием диплоидных слоевищ и гамегической редукцией известен и у видов рода *Caulerpa*. Половой процесс - анизогамия, гаметы с двумя жгутиками. Зигота без периода покоя прорастает в новое слоевище (табл. XXV, А). Бесполое размножение при помощи спор отсутствует.

Наиболее характерен диплонтный цикл развития для представителей Бурых водорослей, относящихся к классу Циклоспоровых. У Фукуса (*Fucus*), представителя порядка *Fucales*, макроскопические диплоидные талломы производят в концептакулах (углублениях) антеридии и оогонии. Мейоз происходит при формировании половых клеток - яйцеклеток и сперматозоидов. В оогониях образуется от 1 до 8 яйцеклеток,

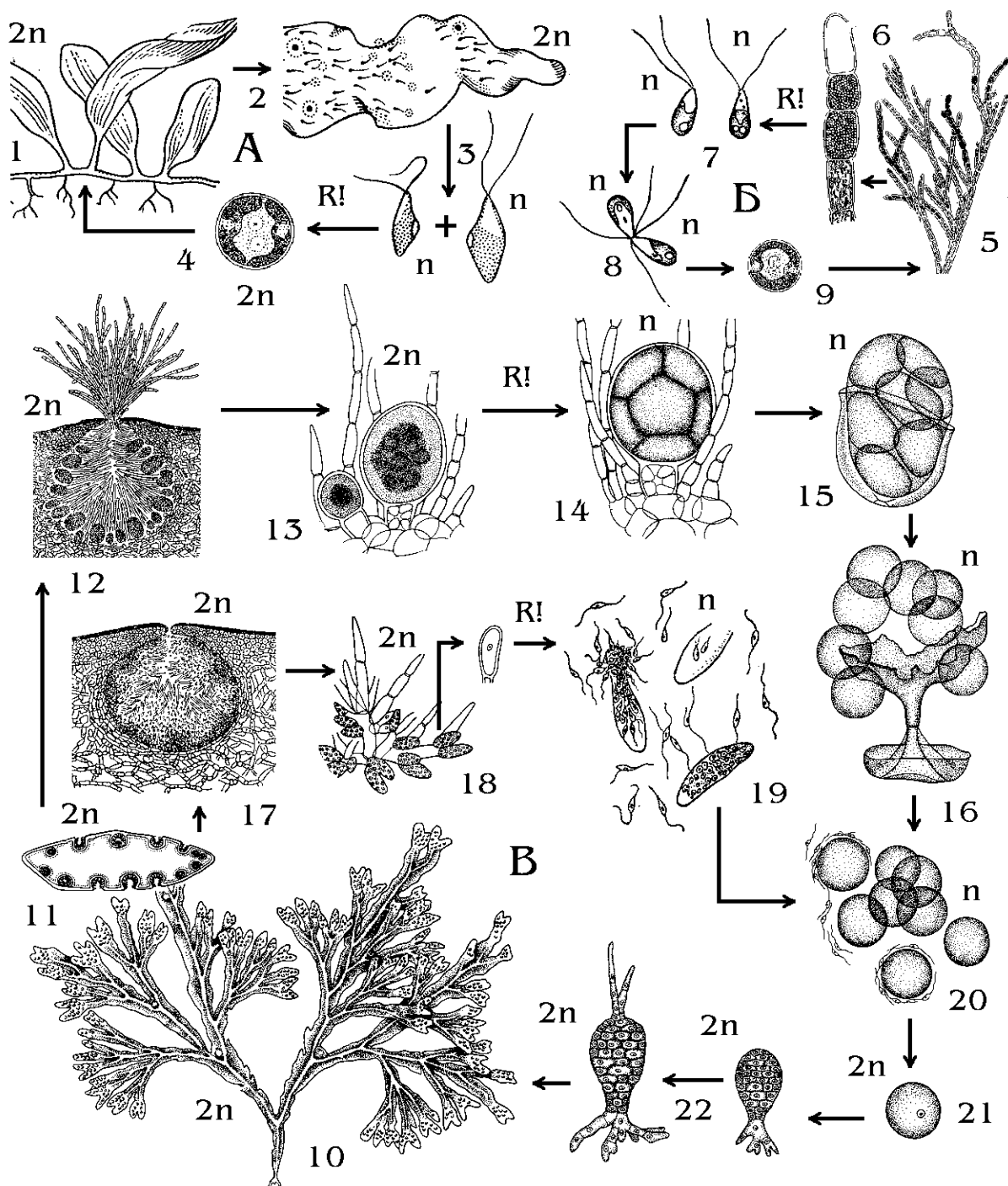


ТАБЛИЦА XXV. Диплонтные циклы развития.

А - *Caulerpa* sp.: 1 - часть таллома; 2 - часть плодущего таллома с сосочками, через которые выходят гаметы; 3 - гаметы; 4 - зигота. Б - *Cladophora* sp.: 5 - часть таллома; 6 - гаметангии; 7 - гаметы; 8 - копуляция гамет; 9 - зигота. В - *Fucus* sp.: 10 - внешний вид; 11 - разрез через рецептакул; 12 - разрез через женский концептакул; 13 - оогонии; 14 - яйцеклетки; 15 - яйцевой мешок; 16 - вскрывшийся яйцевой мешок; 17 - разрез через мужской концептакул; 18 - антеридии; 19 - сперматозоиды; 20 - оогамия; 21 - зигота; 22 - молодые спорофиты.

в антеридиях 64 сперматозоида. При созревании окруженные слизью гаметы выходят в воду, где и происходит оплодотворение. После оплодотворения зигота без периода покоя развивается в макроскопический таллом (табл. XXV, В).

Выдвигались соображения о природе этого цикла развития. Предполагалось, что молодой оогоний - это одногнездный спорангий, где в результате мейоза образуются четыре споры, каждая из которых, делясь, дает эндоспорический гаметофит. Вторая точка зрения - *Fucales* всегда были диплоидными с гаметическим мейозом или гаметофиты исчезли у них в процессе эволюции и мейоспоры функционируют у них как гаметы. Третья точка зрения - у *Fucales* нет гаметофита, а антеридии и оогоний развиваются апоспорически на спорофите, который не производит никаких спор бесполого размножения. Современные исследователи (Петров, 1986) считают, что инициальная клетка концептакула является видоизмененным спорангием с моноспорой, прорастающей *in situ* в диплоидный гаметофит в виде выстилающего слоя концептакула. Однако это ничего не меняет по сути, поскольку и в этом случае гаметы образуются путем мейоза, т.е. имеет место гаметическая редукция.

Как видно из вышеизложенного, у водорослей наблюдается огромное разнообразие циклов развития, обусловленное независимым сочетанием в ходе эволюции всевозможных вариантов смены ядерных фаз, форм размножения и дифференциацией талломов разных генераций.

На первых этапах эволюции у эугамных водорослей не существовало специализации особей на образование спор и гамет. Среди современных водорослей это проявляется в существовании гаметоспорофитов - генераций, способных в зависимости от внешних условий (температура, интенсивность света, длина дня, соленость) производить споры или гаметы. Со временем произошла специализация части особей на образование только спор. Так в цикле развития появились спорофиты. Другие особи остались гаметоспорофитами. С этого момента возникла смена генераций.

У примитивных водорослей спорофиты производят два типа спор - споры, из которых развиваются гаметофиты, и споры для возобновления талломов спорофитов. После утраты спорофитами способности к самовозобновлению появился цикл со строгим чередованием двух генераций. С этого момента начинается дифференциация циклов развития на изо- и гетероморфные. Приобретение талломами, принадлежащими к различным генерациям, разных величины и строения имеет большое адаптивное значение.

Гетероморфные циклы развития водорослей эволюционировали в двух направлениях:

1. Образование крупного гаметофита и мелкого спорофита (распространено у Красных и части Зеленых водорослей);
2. Образование крупного спорофита и мелкого гаметофита (распространено у Бурых водорослей).

В обоих типах гетероморфного цикла возникло развитие одной генерации на другой. Формирование крупного гаплоидного гаметофита на небольшом спорофите не получило распространения и имеется у ограниченного круга пресноводных Красных водорослей (*Batrachospermum*). Дальнейшая редукция гаметофита привела к возникновению и широкому распространению особой линии эволюции в пределах Бурых водорослей - класса Циклоспоровых, представители которого расселились по всем морям (кроме Каспийского и Аральского) и часто образуют крупные заросли. Менее широкие возможности для эволюции оказались у Харовых водорослей с редуцированным спорофитом, но и они смогли заселить илистые грунты в пресных водоемах, которые малоприспособлены для поселения других водорослей.

В эволюции циклов развития и смены генераций у водорослей, обладающих половым процессом, можно проследить следующие основные этапы.

1. Возникновение полового процесса на основе хологамии.
2. Появление гамет и возникновение изо-, анизо- и оогамии.
3. Утрата частью особей способности образовывать гаметы. Появление возобновляющихся спорофитов. Неупорядоченная смена генераций - возобновляющихся гаметофитов и спорофитов.
4. Возникновение гаметофитов. Спорофиты сохраняют способность к самовозобновлению.
5. Утрата спорофитами способности к самовозобновлению. Возникает чередование споро- и гаметофитов.
6. Прохождение начальных этапов формирования одной генерации на другой с последующим самостоятельным прикреплением и ростом на грунте.
7. Полное развитие одной генерации на другой. Возникновение организмов двойственной природы (дибионтов).
8. Полная редукция одной из генераций.

Схема эволюции циклов развития водорослей представлена на таблице XXVI. Исходным типом как для одноклеточных, так и для многоклеточных, является антитетический с изоморфной сменой генераций.

Одноклеточные.

1. Изоморфная смена генераций с возобновляющейся гаплофазой (*Cerratum horridum*, табл. XV).

2. Гетероморфная смена генераций с возобновляющейся гаплофазой (*Chlamidomonas sp.*, табл. XVI).

3. Диплонтный цикл развития с возобновляющейся диплофазой (*Biddulphia mobiliensis*, табл. XV).

4. Гаплонтный цикл развития с возобновляющейся гаплофазой (*Netrium sp.*, табл. XVI).

Следует отметить, что бесполое возобновление генераций при антитетической смене осуществляется при помощи митоспор, в случае диплонтного и гаплонтного типов - путем митотического деления клетки пополам.

Многоклеточные.

5. Изоморфная смена генераций, в которой существуют два типа гаметофитов и спорофитов - самовозобновляющийся, образующий зооспоры бесполого размножения (митоспоры), и невозобновляющийся, производящий гаметы (гаметофиты) и гаплоидные апланоспоры (спорофиты) (*Ulothrix flaccida*, табл. XVII).

6. Изоморфная смена генераций, в которой гаметофиты продуцируют только гаметы, спорофиты - только мейоспоры (*Ulva viridis*, табл. XVII).

7. Изоморфная смена генераций без их самовозобновления с раздельнополыми гаметофитами (*Dictyota sp.*, табл. XVIII).

8. Гетероморфная смена генераций с преобладанием самовозобновляющегося гаметофита (*Ulothrix subflaccida*, *U. zonata*, табл. XIX).

9. Гетероморфная смена генераций с преобладанием раздельнополых невозобновляющихся гаметофитов (*Bryopsis haliméniae*, табл. XX).

10. Гетероморфная смена генераций с преобладанием гаметофита и развивающемся на нем спорофите (образование дибионта) (*Coleochete pulvinata*, табл. XIX, *Phyllophora sp.*, табл. XXI).

11. Гетероморфная смена генераций с преобладанием мужского гаметофита и образованием дибионта из женского гаметофита и спорофита (*Palmaria palmata*, табл. XXI).

12. Гетероморфная смена герераций с преобладанием гаметофита и образованием дибионта с двумя спорофитами - тетраспорофитом и карпоспорофитом (*Batrachospermum sp.*, табл. XX).

13. Гаплонтный цикл развития с самовозобновляющимся женским гаметофитом и развивающимся на нем мужским гаметофитом (*Oedogonium sp.*, табл. XXIV).

ЗВОЛЮЦИЯ ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ										ТАБЛИЦА XXVI	
антиметический		гетероморфная		раздельное		совместное		дипло-гаплонтный		тип цикла	
изоморфная		нет		есть		нет		отсутствует		смена генераций	
								одна генерация		существование	
								есть		самовозобновление	
								нет		уровни	
есть		нет		есть		нет		есть		нет	
1		2		3		4		5		6	

14. Гаплонтный цикл развития с отсутствием бесполого размножения при помощи митоспор (*Chara vulgaris*, *Spirogyra sp.*, табл. XXIV).

15. Гетероморфная смена генераций с преобладанием спорофита и самовозобновляющимся эфемерным гаметофитом (*Porphyra sp.*, табл. XXIII).

16. Гетероморфная смена генераций с преобладанием спорофита (*Acetabularia sp.*, табл. XXII).

17. Гетероморфная смена генераций с преобладанием спорофита и раздельнополыми гаметофитами (*Laminaria sp.*, табл. XXIII).

18. Гетероморфная смена генераций с преобладанием самовозобновляющегося спорофита и образующимся и живущем на нем гаметофите (дибионт) (*Prasiola stipitata*, табл. XXII).

19. Диплонтный цикл с самовозобновляющимся спорофитом (*Cladophora sp.*, табл. XXV).

20. Диплонтный цикл с отсутствием бесполого размножения при помощи митоспор (*Fucus sp.*, *Caulerpa sp.*, табл. XXV).

Таким образом, у низших растений выделяется два направления эволюции циклов развития, берущих начало от антитетического изоморфного: одно по пути совершенствования гаплоидной генерации и редукции диплоидной, второе - совершенствования диплоидной и редукции гаплоидной. Оба направления заканчиваются появлением однофазной генерации, образующей только гаметы.

ГЛАВА III. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СУХОПУТНЫХ РАСТЕНИЙ

Предки высших растений

Вопрос о том, какая группа водорослей могла быть предковой для сухопутных растений, долгое время оставался дискуссионным. В качестве таких предковых групп рассматривались Бурые, Красные и Зеленые водоросли. Эти водоросли различаются составом хлорофилла, его биохимическими свойствами. Хлорофилл у водорослей существует в пяти формах: *a*, *b*, *c*, *d*, *e*. У представителей всех классов имеется хлорофилл *a*. У фотосинтезирующих бактерий имеется только эта форма хлорофилла, все же эукариотические водоросли в составе фотосинтезирующих пигментов имеют кроме *a* обязательно еще одну дополнительную форму. Кроме фотосинтезирующих пигментов в состав хлоропластов входят также фотореактивные (уменьшающие повреждающее действие УФ-излучения), среди которых наиболее распространенными являются ксантофиллы (природные пигменты из группы каротиноидов). Каротиноиды используют непоглощенную хлорофиллом часть видимого спектра и выполняют защитную функцию, предотвращая распад хлорофилла под действием молекулярного кислорода. Комбинации разных пигментов определяют разный химизм фотосинтеза, разный состав запасных веществ, состав клеточных оболочек, процесс обмена веществ и многое другое, в том числе и окраску тела растений. По набору фотосинтезирующих и фотореактивных пигментов три группы водорослей характеризуются следующим образом:

Красные - хлорофиллы *a* и *d*; каротиноиды - *b*-каротин, зеаксантин, антераксантин, криптоксантин, лютеин, неоксантин; пигменты-фикобилины - фикоциан, фикоэритрин, аллофикоцианин.

Бурые - хлорофиллы *a* и *c*; каротиноиды - *b*-каротин, фукоксантин, диатоксантин, диадиноксантин, лютеин, виолаксантин.

Зеленые - хлорофиллы *a* и *b*; каротиноиды - *a*- и *b*-каротин, антераксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин.

Все высшие растения в своих клетках имеют весь набор пигментов, свойственный Зеленым водорослям, и характеризуются одинаковым с ними химизмом фотосинтеза и общим обменом веществ. Кроме того, строение хлоропластов высших растений и хромофоров Зеленых водорослей имеет сходное строение, в них развиты тилакоиды с системой гран (табл. XXVII, В).

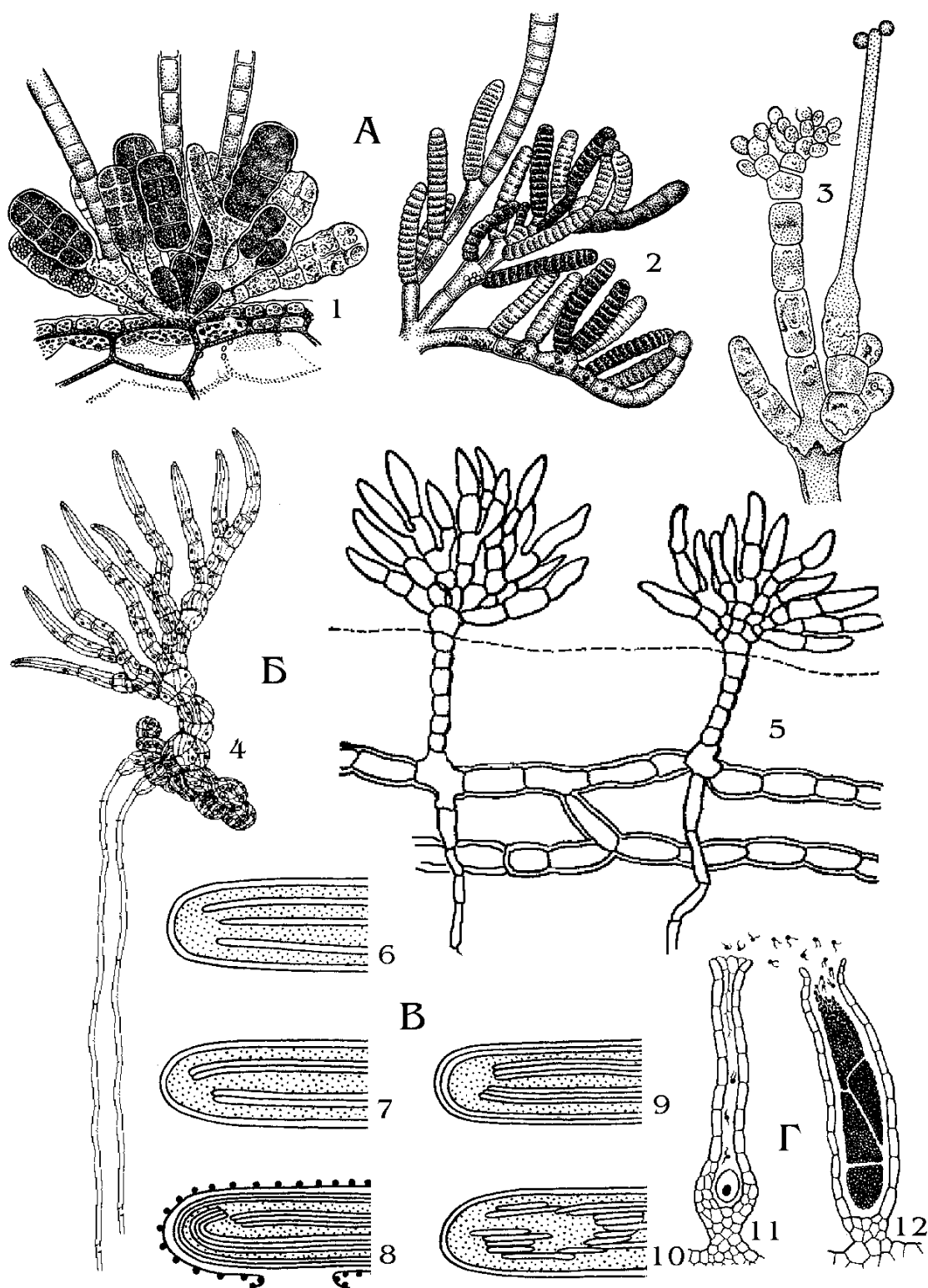


ТАБЛИЦА XXVII. А - гаметангии Бурых и Красных водорослей: 1-2 - *Cutleria* sp., 3 - *Nemalion* sp. Б - *Frittschiella tuberosa*: 4 - внешний вид, 5 - схема строения таллома и положение в субстрате. В - схема строения хроматофоров водорослей: 6 - Красных, 7 - Крпптофитовых. 8 - Бурых, 9 - Пирофитовых, 10 - Зеленых. Г - гаметангии Мохообразных: 11 - архегоний, 12 - антеридий.

Основным признаком, на котором основано выдвижение Красных водорослей на роль предков высших растений, является внешнее сходство их органов полового размножения с архегонием. Архегоний высших растений - многоклеточное образование, имеющее характерную колбообразную форму, по каналу шейки которого сперматозоид проходит в брюшко. Колбообразные (но одноклеточные!) половые женские органы - карпогоны с шейками (трихогинами) имеются и у Красных водорослей (табл. XXVII, А). Поэтому Ф. Ван-Тигем, Г. Боннье и другие считали Красные водоросли предками сухопутных растений. Для превращения карпогона в архегоний он должен был только стать многоклеточным. Сторонником этих взглядов был и В.М. Козо-Полянский.

Но у Красных водорослей формирование половых органов связано с дифференциацией одиночных клеток или специальных коротких нитей, несущих такую клетку. Эти водоросли (как и грибы) не создают настоящих тканей. Их тело состоит из систем ветвящихся нитей, образующих ложные ткани (плектенхиму). А архегоний - это образование тканевое. Кроме того, Красные водоросли очень далеки от зеленых растений как по составу фотосинтезирующих пигментов и особенностями обмена, так и по строению хроматофоров (табл. XXVII, В-6). Следует добавить еще, что случаи существования Красных водорослей на суше неизвестны.

Таким образом, Красные водоросли оказались непригодными на роль предков зеленых сухопутных растений и эта теория имеет лишь историческое значение.

Бурые водоросли (*Phaeophyta*) также претендовали на роль предков сухопутных растений. Эту точку зрения развивали Л.И. Курсанов, К.И. Мейер, Б.М. Дэвис и др. Бурые водоросли - настоящие многоклеточные растения, у них обнаруживается тканевая дифференциация. В пределах этого отдела водорослей имеется большое разнообразие циклов развития. Самое же главное, по мнению сторонников этой гипотезы, состоит в том, что у них уже имеются многоклеточные половые органы (женские и мужские). С переходом к наземному образу жизни возникла потребность в защите половых клеток от высыхания, в силу чего развилась стенка гаметангия путем стерилизации наружного слоя. В дальнейшем половая дифференциация привела к образованию антеридия с типичными сперматозоидами и архегония, в котором происходило уменьшение числа гамет, увеличение их размеров и утрата их подвижности. В конечном итоге в архегонии сформировалась одна яйцеклетка, остальные клетки стали стерильными и превратились в шейковые и брюшную канальцевую (табл. XXVII, Г).

На самом деле половые органы Бурых водорослей не многоклеточные, а многокамерные. Они не являются единым многоклеточным органом, ткани которого специально дифференцированы и выполняют в нем разные функции. Такие органы возникли в результате короткого и густого ветвления боковых выростов слоевища. Каждая такая одноклеточная веточка является гаметангием. Представление, что дальнейшая эволюционная перестройка этого образования может идти по пути стерилизации наружных гаметангиев и превращения их в стенку будущего антеридия или колбообразного архегония, является искусственным. Ведь каждая клетка здесь - специализированный половой орган. Прекращение его деятельности скорее всего закончится редукцией.

По составу фотосинтезирующих и фотореактивных пигментов Бурые, как и Красные, водоросли не могут быть предками зеленых растений и эта теория имеет также историческое значение. Что касается разнообразия циклов развития у Бурых, то у Зеленых представлены все их варианты.

Большинство исследователей считают предками высших растений Зеленые водоросли. Особенно много внимания Зеленым водорослям как предковой группе уделял Ф.Е. Фрич. По его мнению, выходящие на сушу водоросли должны были иметь способность образовывать разноритчатое (гетеротрихальное) слоевище для осуществления на суше физиологического разделение труда между различными частями таллома, особенно касающегося добывания растворов из почвы и фотосинтеза. Разноритчатость и является первым показателем начинающегося процесса функциональной и морфологической дифференциации слоевища. Часть слоевища должна находиться в почве и с помощью сети ризоидов поглощать воду. Кроме того, Фрич полагал, что предковая группа Зеленых водорослей должна была обладать изоморфной сменой поколений, одинаково развитыми и независимыми спорофитом и гаметофитом.

Этим требованиям, по мнению Фрича и других альгологов, больше всех отвечают водоросли из порядка *Chaetophorales* (*Chlorophyta*), многие из которых живут на суше (*Trentepohlia*). Бурые и Красные водоросли этой способности лишены.

Моделью, отвечающей этим требованиям, является Фритчиелла (*Frittschiella tuberosa*), найденная относительно недавно (1932 г.) в Индии в высыхающем пруде, затем обнаруженная в Африке, Японии и других тропических и субтропических районах Земли (табл. XXVII, Б). Кроме влажной почвы местами ее обитания являются также другие влажные поверхности - сырые стены, стволы деревьев.

Слоевище Фриттиеллы состоит из морфологически разных нитей. При прорастании споры развивается первичная нить, ориентированная вертикально и погруженная в почву. Эта вертикальная нить производит ризоиды - подземные, неправильно ветвящиеся нити, и коротко ветвящиеся ярко-зеленые надземные нити, образующие густые кустики. Это растение расположено вертикально к поверхности почвы, имеет надземную и подземную части слоевища. Надземные нити - ассимиляторы, а подземные выполняют функции размножения. Плотные оболочки клеток надземных нитей задерживают испарение влаги в сухие периоды. Цикл развития - изоморфный, бесполое размножение осуществляется зооспорами, половой процесс изогамный.

Таким образом, Фриттиелла вполне отвечает модели Зеленой водоросли, которая когда-то вышла на сушу. Подземное расположение нитей слоевища, производящих зооспорангии и гаметангии, способствует защите органов, которые осуществляют функцию размножения.

У Фриттиеллы имеется и еще очень важная особенность: если у всех водорослей в процессе деления клетки (цитокинеза) развитие новой оболочки, разделяющей молодые клетки, идет центрипетально (от краев к центру клетки), то у Фриттиеллы это протекает центрифугально (от центра к краям клетки). Этот способ образования оболочек присущ всем высшим растениям.

Происхождение органов полового размножения

Одна из основных проблем, связанных с предковой формой, - образование органов полового размножения. У Фриттиеллы гаметангии одноклеточные, примитивное строение ее таллома не позволяет сформировать сложные по строению гаметангии. Эти структуры развиваются вместе с эволюцией таллома. Антеридии и архегонии возникли не сразу по выходе растений на сушу, а постепенно, по мере усложнения структурной и функциональной тканевой дифференциации тела растений.

Вопрос о происхождении архегония и антеридия высших растений является ключевым в эволюционной морфологии и систематике. Единый план строения этих органов у высших споровых растений и архегониев у семенных растений (кроме покрытосеменных, у которых архегонии редуцированы) приводит многих исследователей к выводу о едином монофилетическом происхождении этой группы.

Происхождение многоклеточных гаметангиев высших растений, защищенных слоем стерильных клеток, было связано с наземными условиями

существования. В то время, как в воде нет необходимости в защите гамет от высыхания, на суше эта задача является одной из важнейших.

Антеридии и архегонии высших растений являются гомологичными органами, образованными на одной и той же основе. Это положение подтверждается на примере мохообразных, у которых часто встречаются «промежуточные образования», сочетающие в себе признаки архегония и антеридия. Так у печеночника *Corsinia* этот орган представляет собой антеридий, в нижней части которого развивается яйцеклетка. Остальная часть антеридия заполнена нормальной сперматогенной тканью (табл. XXIX, 14-17). У листовенного мха *Mnium* обнаружены архегонии, имеющие типичную форму, в шейках которых вместо канальцевых клеток развивается сперматогенная ткань.

Единственным примером образования многоклеточных органов полового размножения у низших растений являются Харовые водоросли. И хотя эти органы носят название оогониев и антеридиев, по строению они резко отличаются от таковых у всех остальных водорослей (табл. XXVIII).

При формировании антеридия у нителлы (*Nitella*) начальная клетка, отчлененная от узловой, делится на две, из которых наружная служит для образования собственно антеридия и быстро делится в трех взаимно перпендикулярных плоскостях на восемь клеток, слагающихся в шар. Они в свою очередь делятся еще трижды, в итоге чего будущий антеридий оказывается состоящим из восьми наружных, восьми средних и восьми внутренних клеток, плотно соприкасающихся друг с другом. В основании формируется так называемая бутылковидная клетка, вдающаяся внутрь антеридия, образуя его ножку. В конечном итоге формируется восемь плоских покровных клеток треугольной или четырехугольной формы с характерными лучистыми утолщениями оболочки, смыкающихся своими зазубренными краями. Эти клетки - щитки - образуют наружную стенку антеридия. Примыкающие к ним изнутри клетки среднего ряда постепенно вытягиваются и превращаются в так называемые рукоятки, несущие на конце восемь округлых головок, образованных восемью внутренними клетками. При созревании антеридия из этих головок образуются антеридиальные (сперматогенные) нити, каждая из которых состоит примерно из 200 расположенных в один ряд клеток.

Формирование оогония происходит значительно проще. Он образуется из одной клетки листового узла, составляющей в дальнейшем ножку оогония. Вверх отчленяется одна центральная клетка, вбок - пять будущих обволакивающих клеток. Центральная клетка делится один или два раза, в результате возникают неравновеликие клетки: крупная, раз-

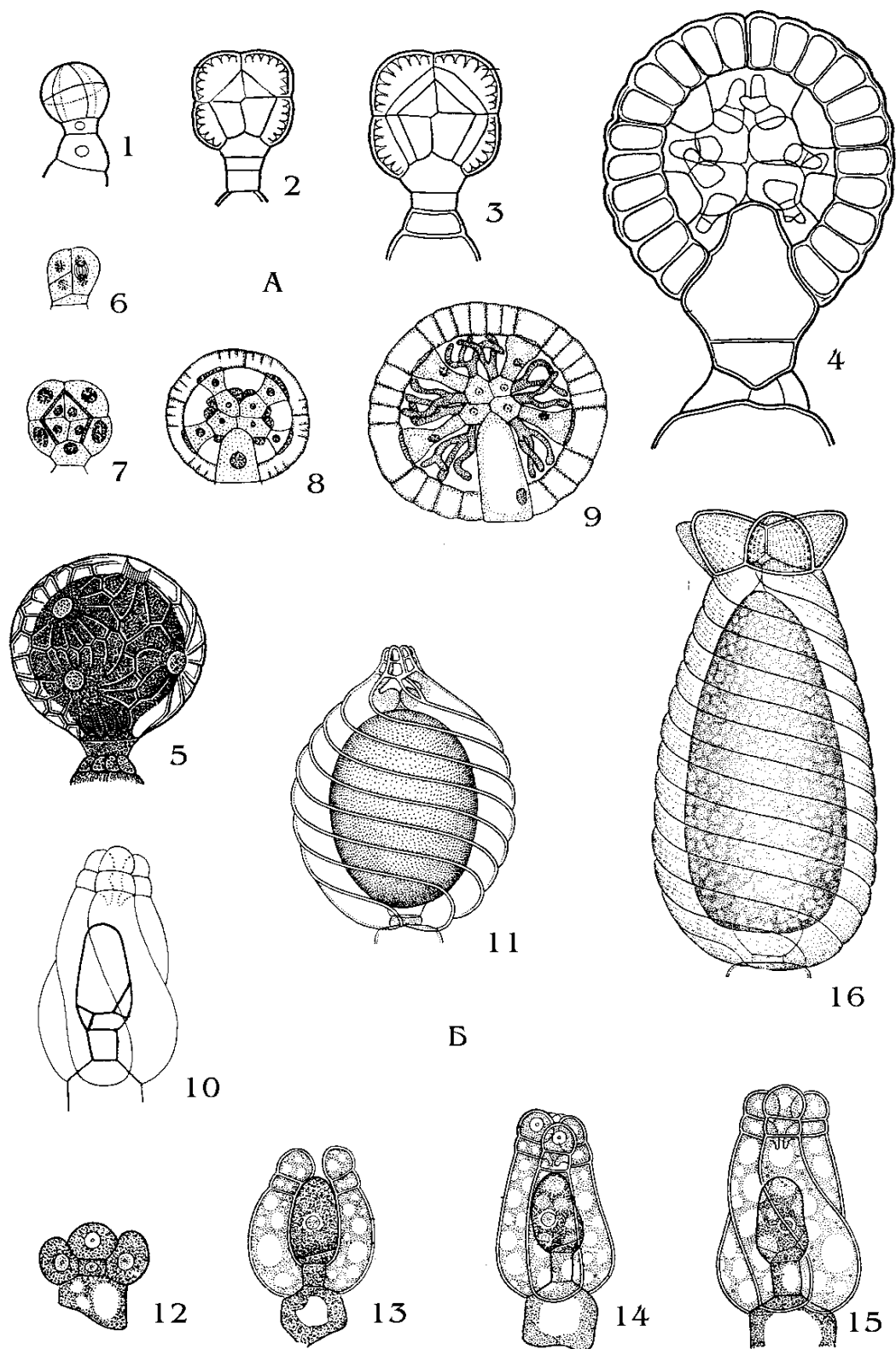


ТАБЛИЦА XXVIII. Формирование органов полового размножения Харовых водорослей: А - развитие антеридия; Б - развитие оогония. 1-5, 12-16 - *Chara vulgaris*; 6-9, 10-11 - *Nitella* sp.

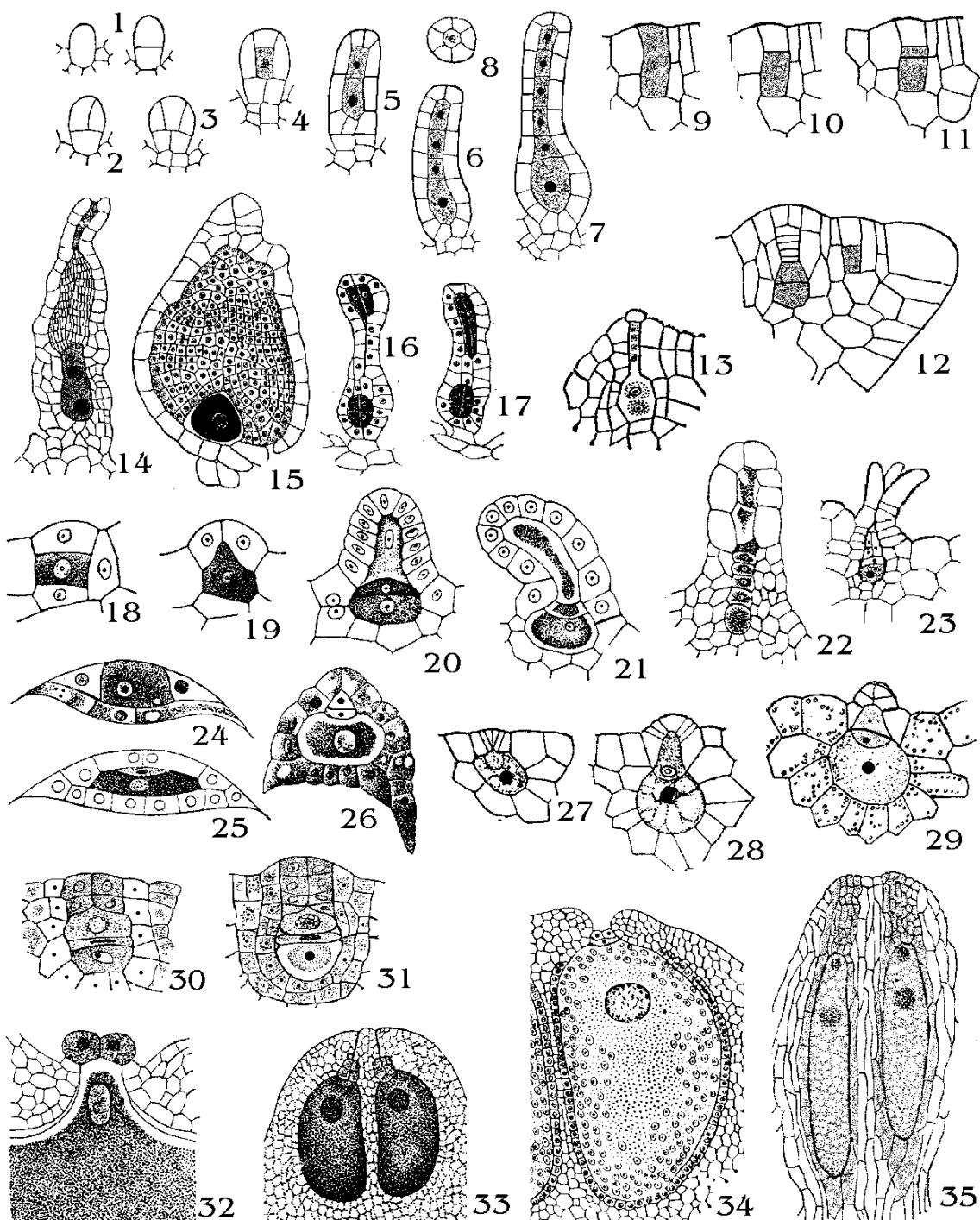


ТАБЛИЦА XXIX. Архегонии высших растений. 1-7 - развитие архегония печеночника *Fegatella*; 8 - разрез шейки архегония; 9-13 - развитие архегония *Antoceros*; 14-15 - антеридий с яйцеклеткой и сперматогенной тканью и 16-17 архегоний с восемью яйцеклетками и двумя рядами канальцевых клеток *Corsiinia*; 18-20 - развитие архегония *Osmunda*; 21-23 - архегонии *Pteridium*, *Lycopodium*, *Equisetum*; 24-26 - развитие архегония *Pilularia*; 27-29 - развитие архегония *Salvinia*; 30-31 - развитие архегония *Isoetes*; 32 - верхняя часть архегония саговника; 33-34 - архегонии *Picea*; 35 - архегонии *Ephedra*.

вивающаяся далее в яйцеклетку, и одна-три мелкие стерильные клетки, получившие название поворотных, так как они, возникнув сбоку или сверху от яйцеклетки, постепенно перемещаются к ее основанию. Их считают сильно редуцированным остатком стенки собственно гаметангия. Одновременно с этим пять боковых клеток разрастаются вокруг яйцеклетки вверх по спирали справа налево и полностью обволакивают ее. На самой вершине каждая из них отчленяет одну или две небольшие клетки, слагающие коронку. Зрелые оогонии имеют вид эллипсоидных или яйцевидных образований длиной до 1 мм, спиралевидно исчерченных обволакивающими клетками.

У высших растений, за исключением Печеночников и Бриевых, архегонии и антеридии - внутренние органы, развивающиеся в ткани гаметофита. У большинства Мохообразных эти органы наружные. Архегоний у них развивается из одной поверхностной клетки, которая делится поперечной перегородкой на две, верхняя формирует сам архегоний, из нижней образуется его ножка (табл. XXVIX, 1). После трех последовательных делений верхней клетки образуется центральная клетка и периферические (табл. XXVIX, 2-4). Затем зачаток архегония делится горизонтальной перегородкой на две половины (табл. XXIX, 5), из нижней развивается брюшко с яйцеклеткой и брюшной канальцевой клеткой, из верхней - шейка с шейковыми канальцевыми клетками (табл. XXIX, 6-7).

Антеридий, как и архегоний, также развивается из одной поверхностной клетки, делящейся поперечной перегородкой. После ряда делений верхней клетки образуются периферические, формирующие стенку антеридия, и внутренние клетки, образующие сперматогенную ткань. Из нижней клетки развивается ножка антеридия.

У Антоцеротовых органы полового размножения формируются внутри тела гаметофита. Архегоний развивается также из поверхностной клетки, делящейся поперечной перегородкой. Из нижней клетки формируются брюшная канальцевая клетка и яйцеклетка, из верхней после ряда поперечных делений образуются шейковые канальцевые клетки. Стенки архегония неотличимы от основной ткани гаметофита (табл. XXIX, 9-13).

Начальная стадия развития антеридия совпадает с начальной стадией развития архегония, он развивается из поверхностной клетки, делящейся горизонтальной перегородкой на две. Из верхней образуется крыша антеридиальной полости, из нижней - сам антеридий, имеющий типичное строение.

Развитие архегония у равноспоровых папоротников, хвощей и плаунов происходит одинаково. Поверхностная клетка делится поперечной

перегородкой на две друг над другом лежащие клетки. Верхняя делится крест-накрест вертикальными перегородками на четыре клетки, которые немного приподнимаются над поверхностью гаметофита разрастающейся нижней. Эти четыре клетки многократно делятся горизонтальными перегородками, образуя шейку архегония, состоящую из четырех вертикальных рядов клеток. Нижняя клетка делится горизонтальной перегородкой на две - канальцевую и центральную. Канальцевая вырастает вверх между шейковыми клетками (у плаунов эта клетка делится, образуя 6-8 шейковых канальцевых клеток), а центральная образует брюшную канальцевую клетку и яйцеклетку (табл. XXIX, 18-20). Антеридии равноспоровых растений лишены ножки, у плаунов, имеющих массивный гаметофит, развиваются в его ткани, у хвощей и папоротников - на поверхности талломного тела гаметофита.

Архегонии разнospоровых растений развиваются сходным образом. Их шейки обычно короткие с одной шейковой канальцевой клеткой (табл. XXIX, 24-31). Антеридии редуцированы до нескольких клеток и развиваются под оболочкой микроспоры.

Архегонии голосеменных растений претерпевают дальнейшую редукцию. Они также развиваются из поверхностной инициальной клетки гаметофита таким же образом, как и у споровых. У Сосны (*Pinus*) архегоний состоит из хорошо развитой яйцеклетки и слабо развитых шейковых клеток и брюшной канальцевой. У большинства хвойных шейка состоит из восьми клеток, расположенных в два этажа. У Гинкго (*Ginkgo*) и у Саговниковидных (*Cycadopsida*) шейка однорядная четырехклеточная. Самая длинная шейка в архегонии Эфедры (*Ephedra*), состоящая из 30-40 клеток (табл. XXIX, 32-35).

Таким образом, у высших растений имеются три типа архегониев:

1. Внутренние, полностью погруженные в ткань гаметофита со слабо дифференцированными от основной ткани стенками. Такой тип архегония свойственен Антоцеротовым мхам (*Anthocerotopsida*).

2. Наружные, полностью находящиеся на поверхности гаметофита, прикрепляющиеся к нему при помощи более менее развитой ножки. Брюшко архегония в некоторых случаях покрыто оболочкой из двух слоев клеток. Такие архегонии имеются у Печеночников и Бриевых мхов (*Hepatopsida* и *Bryopsida*).

3. Полупогруженные архегонии, брюшко которых находится в теле гаметофита, а шейка является наружным органом. Развиваются у споровых и голосеменных растений (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Psilotophyta*, *Cycadopsida*, *Ginkgopsida*, *Pinopsida*, *Ephedropsida*).

Наиболее примитивным типом архегония следует считать полностью погруженный, возникший в связи с выходом растений на сушу как результат адаптации к воздушной среде. Яйцеклетка развивалась под защитой верхних слоев ткани недифференцированного гаметофита, при ее созревании находящиеся над ней клетки ослизнялись, образуя канал для прохода сперматозоида. Собственно говоря, это еще не архегоний, а внутренний гаметангий (внутренний оогоний), а колбообразная форма полости формируется благодаря сочетанию крупной полости, где помещается яйцеклетка, содержащая запас питательных веществ, и мелких полостей ослизневшихся клеток, образующих канал для прохода сперматозоида. Прилегающие к такой колбообразной полости клетки гаметофита еще не дифференцированы на брюшные и шейковые. Антоцеротовидные, имеющие архегоний такого типа, можно считать наиболее близкими к первым вышедшим на сушу растениям.

Следующим этапом эволюции архегония явилось образование шейки из поверхностной клетки как структуры, привлекающей своими выделениями и улавливающей сперматозоиды. Сформировался полупогруженный архегоний, вокруг яйцеклетки которого дифференцировались ткани гаметофита, образовав брюшко. Его дальнейшая эволюция связана с редукцией самого гаметофита и проявляется в уменьшении количества шейковых клеток и в увеличении относительных размеров яйцеклетки и соответственно брюшка. Так самые длинные шейки и относительно мелкие размеры брюшка имеют архегонии равноспоровых растений. Короткая шейка и более крупное брюшко у разноспоровых. У голосеменных количество клеток шейки сокращается до одного яруса, а размеры брюшка значительно увеличиваются. Наличие длинной шейки у Эфедры, самого высокоорганизованного представителя архегонияльных растений, следует считать проявлением гетеробатмии.

Происхождение архегония Мохообразных (Печеночников и Бриевых) не совсем ясно. Это орган наружный, поэтому нуждается в защите от неблагоприятных условий. Эта защита осуществляется по-разному. В простейшем случае у Печеночников архегонии образуются в полостях гаметофита, защищенные его тканью (но их стенки не соприкасаются со стенками слоевища). У более продвинутых форм слоевищных мхов вокруг архегониев образуются различные покровы - обертки, или покрывала. Так у Сферокарпуса (*Sphaerocarpus*) вокруг каждого архегония формируется пузыревидный покров с отверстием в верхней части. У Маршанции (*Marchantia*) вокруг группы архегониев образуется мешковидный покров с бахромчатым краем - перихеций, а вокруг каждого

архегония имеется частный покров - перианций. Это кольцевой валик, образующийся на ножке архегония, растущий своим краем и постепенно обрастающий брюшко. У листостебельных мхов архегонии располагаются на верхушках побегов и защищены кроющими листьями.

Исходной структурой для образования таких архегониев могли служить многоклеточные структуры, подобные оогониям Харовых водорослей. На эту мысль наталкивает явная гомология между обволакивающими клетками оогония Хары, покрывалом Сферокарпуса и перианцием Маршанции. Наличие поворотных клеток в оогонии Хары можно трактовать как остатки покрова яйцеклетки (брюшка), или как новообразование. В первом случае эта группа водорослей является вторичноводной, у которой функция защиты яйцеклетки перешла от клеток брюшка к обволакивающим клеткам (периианцию). Во втором случае Харовые являются прототипом высших наземных растений с преобладанием в цикле развития гаметофита, поворотные клетки оогония которых явились исходной структурой для образования архегония, а обволакивающие клетки - дополнительных защитных структур.

Теломная теория

Вопрос о том, как развивались органы высших растений, интересовал многих исследователей. Все высшие растения объединяет наличие стебля, листьев, корней, которые получили даже название «железная триада».

А.Н. Бекетов считал, что все части и органы растительного тела имеют единое происхождение и что, несмотря на разнообразие и различия в строении, существует «принцип единства растительного организма, выражающийся в способности основных органов друг друга воспроизводить» (1862).

Эти представления были развиты палеоботаниками Х. Потонье и О. Линье. По мнению Потонье, морфологическая дифференциация тела сухопутных растений от предкового слоевища шла следующим путем: дихотомическое ветвление приводило к отрастанию отдельных участков, которые он назвал колосомами. Из них развивались листья. Первоначальное дихотомическое ветвление в результате перевершинивания заменилось симподиальным. Основные органы растений образовались в результате трех эволюционных процессов, которые претерпело слоевище: 1) равновильчатое ветвление; 2) перевершинивание, которое привело и к возникновению осей; 3) срастание отдельных боковых образований (колосом).

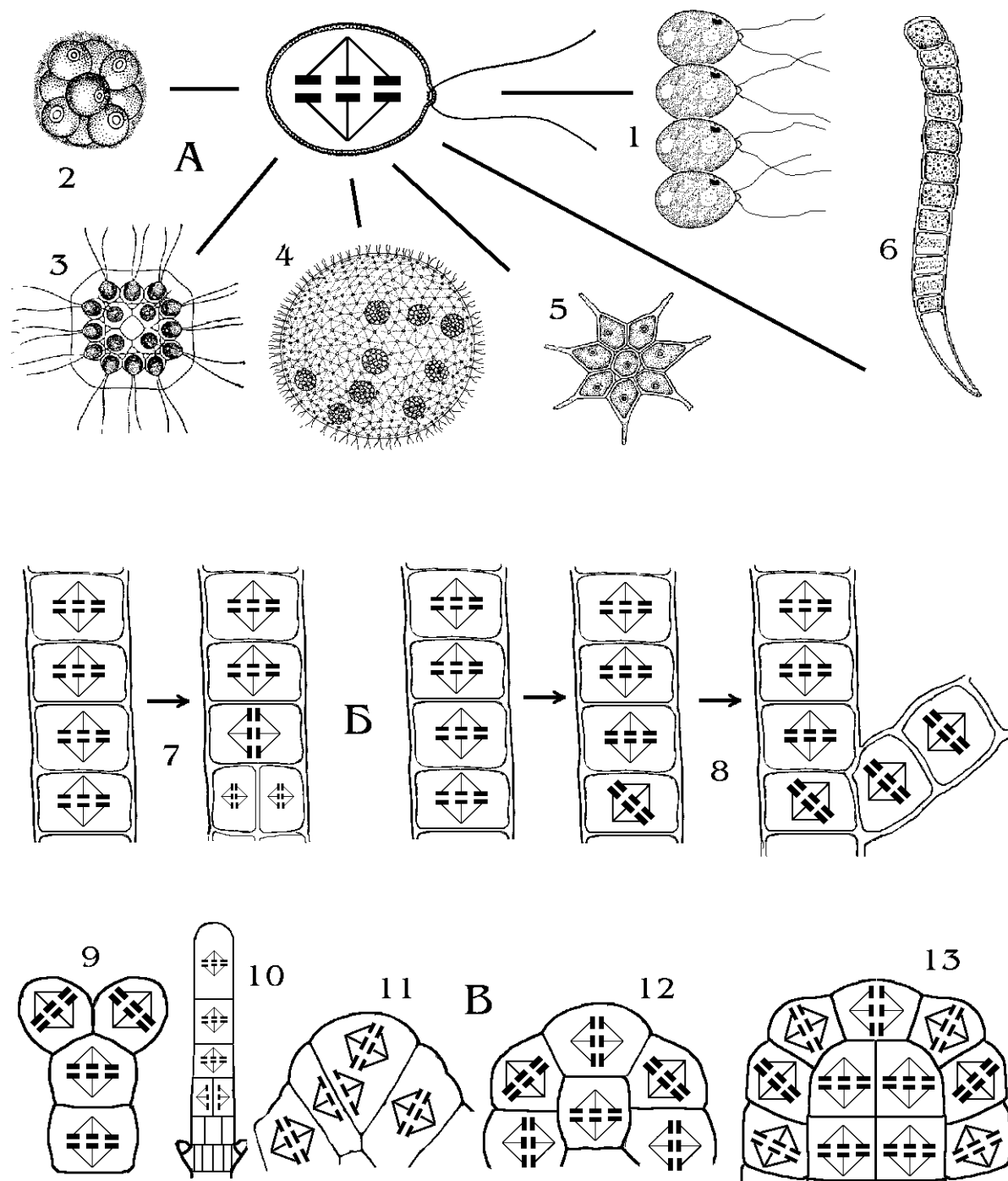


ТАБЛИЦА XXX. Элементарные эволюционные процессы. А - Нерасхождение клеток после деления: 1 - *Oltmansiella*, 2 - *Tetraspora*, 3 - *Gonium*, 4 - *Volvox*, 5 - *Pediastrum*, 7 - *Ulothrix*. Б - Поворот (ротация) клеточной оси: 7 - полный поворот, приводящий к образованию плоских и объемных структур таллома; 8 - неполный поворот, приводящий к ветвлению. В - Типы конусов нарастания: 9 - дихотомия-тип; 10 - *Sphacellaria*-тип; 11 - *Equisetum*-тип; 12 - *Polypodium*-тип; 13 - *Angiosperma*-тип.

Линье расширил представления об этапах этой морфологической дифференциации. По его теории, элементарные дихотомирующие системы (колосомы Потонье) образуют так называемые каулоиды. Каулоиды, срастаясь, дают начало настоящим листьям (макрофиллам). Кроме того, каулоиды способны производить и нести на себе филлоиды (эмергенцы) - мелкие листья, подобные листьям мхов, полушников и плаунов, а также чешуи разного рода. Каулоиды развивали еще и ризоиды. Спорангии также формировались на этих каулоидах. Таким образом утверждается, что органы размножения и вегетативные органы исторически возникли одновременно, из одного и того же источника.

Дихотомически ветвящиеся системы первых наземных растений несли спорангии и одновременно выполняли функцию фотосинтеза уже в то время, когда листьев еще не было. Каулоид не является еще ни стеблем, ни листом.

В 1917 г. Р. Кидстон и У. Лэнг из отложений девона Шотландии описали растения, получившие впоследствии названия Псилофиты (Риниофиты). Их облик полностью совпадал с теоретической моделью Линье. Псилофиты ветвились дихотомически, спорангии имели конечное положение. Это открытие в конечном итоге послужило толчком для создания теломной теории.

Теломная теория В. Циммермана (1965) - филогенетическая теория, описывающая процессы, которые привели к возникновению тела современных высших растений (*Cormophyta*). В ней выделяется два этапа. Первый этап осуществлялся в водной среде и привел к появлению первичного таллома низших растений - уртеломы, - образования, от которого началось развитие вегетативных и генеративных органов у вышедших на сушу растений. В этой части теории описываются эволюционные процессы, позволившие низшим растениям пройти путь от одноклеточного состояния до сложно устроенного тканевого таллома. Второй этап происходил в условиях суши и привел к формированию органов высших растений также через ряд элементарных эволюционных процессов.

Первый этап

Элементарные процессы на пути к уртелому:

Первый элементарный процесс - нерасхождение клеток после митоза. Исходной структурой для всего дальнейшего эволюционного процесса является клетка. Первоначально поделившиеся клетки расходились и каждая существовала самостоятельно на уровне одноклеточного организма. Нерасхождение клеток после их деления - первый этап на пути создания многоклеточного тела. Формируются различные талломы (табл. XXX, А):

- Подвижные клетки остаются связанными некоторое время, затем эта связь теряется (*Oltmansia*);

- После деления клетки не расходятся, одеваются общей слизистой оболочкой, образуя пальмеллоидный таллом с неопределенным числом клеток (*Tetraspora*). Если число клеток определяется на ранних этапах развития и остается постоянным, то формируется ценобий, клетки которого могут быть подвижными (*Gonium*) или неподвижными (*Pediastrum*). Высшей формой организации этого направления является образование цитоплазматических связей между клетками и дифференциация клеток на вегетативные и генеративные (*Volvox*).

- Образование срединной пластинки привело к формированию нитчатой структуры таллома, который образуется путем деления клеток в одной плоскости, перпендикулярной оси нити (*Ulothrix*).

Второй элементарный процесс - поворот (ротация) клеточной оси. Возникновение этого процесса привело к образованию объемных и ветвящихся талломов (табл. XXX, Б).

- Ось деления поворачивается на 90°, новые клеточные стенки образуются параллельно оси нити. Формируется объемная многоклеточная структура. Но образование настоящей ткани возможно только при сочетании с третьим элементарным процессом.

- Неполный поворот оси деления и образование боковых нитей. Такое деление клеток приводит к образованию гетеротрихальных талломов.

Третий элементарный процесс - появление конуса нарастания.

Разделение функций (возможно из-за прикрепленного образа жизни) между меристематической апикальной клеткой и нижележащими клетками приводит к дифференциации апикальной клетки и образованию первичных меристематических тканей. Апикальная клетка все время делится, образуя нижние клетки. Периодические повторения продольных делений апикальной клетки, при которых обе части сохраняли свой первичный эмбриологический характер и меристематические свойства, привели к образованию изотомически бифуркированного таллома. Сочетание второго и третьего элементарных процессов приводит к появлению различных типов конусов нарастания (табл. XXX, В):

- Дихотомия-тип - апикальная клетка периодически делится вертикально на две и каждая из образовавшихся становится точкой роста и производит свой конус нарастания. Встречается у многих низших и высших растений.

- *Sphacellaria*-тип. В вершечной клетке и нескольких нижерасположенных клетках ротация не происходит. Поворот клеточной оси происходит ниже и образуется объемная структура (*Sphacellaria*, *Dictyota*).

- *Equisetum*-тип. Поворот оси происходит в самой верхней клетке после каждого ее деления (*Equisetum*).

- *Lycopodium*-тип. Апикальная клетка делится параллельно оси роста. Ее производные делятся поочередно параллельно и перпендикулярно оси (периклинально и антиклинально). Такой тип свойственен современным Псилотовым, Плауновым, Хвойным, эуспорангиатным папоротникам и ископаемым Риниофитам.

- *Angiosperma*-тип. Конус нарастания состоит из туники и корпуса. В тунике деление клеток происходит антиклинально, в корпусе - периклинально. Свойственен покрытосеменным растениям.

Четвертый элементарный процесс - появление чередования генераций.

Первоначальной основной жизненной генерацией была гаплоидная и только зигота имела двойной набор хромосом (как у современных *Volvocales*). Затем появилась изоморфная смена генераций, когда зигота при прорастании не делилась мейозом (отсрочка мейоза в спорангиях), а вырастала во взрослый диплоидный организм (как у *Ulva*). От изоморфной смены генераций при редукции одной из них появилась гетероморфная с преобладанием спорофита (как у современных *Phaeophyta*) и с преобладанием гаметофита (многие *Chlorophyta*) (табл. XV-XXVI).

Пятый элементарный процесс - образование различных первичных тканей.

С увеличением объема многоклеточного тела происходила дифференциация клеток по функциям и формирование первичных покровных, ассимиляционных, механических и других тканей. Главное в этом процессе - формирование центрального сосудисто-механического пучка, предохраняющего таллом от разрыва.

Все эти процессы, происходившие независимо друг от друга и сочетавшиеся в самых разных комбинациях, привели к образованию всего многообразия талломов низших растений, так называемых *Thalassiphyta*.

Второй этап

От талломных растений (*Thalassiphyta*) к высшим наземным растениям (*Cormophyta*).

Первые наземные растения имели гетероморфную смену генераций с преобладанием в цикле развития спорофита. Спорофит состоял из надземной и подземной частей, обе части дихотомически ветвились, деления на корень и стебель еще не было. Анатомическое строение было простым. В центральной части находился проводящий пучок, состоящий из ксилемы и флоэмы (протостель). Органами размножения служили терминальные спорангии, в которых путем мейоза формировались споры. Внешний облик соответствовал Риниофитам, ископаемые остатки которых датируются верхним силуром. В отличие от хорошо

сохранившихся спорофитов, остатков гаметофитов не найдено. Возможно, они были нежными и не сохранились в ископаемом состоянии.

Недифференцированные (т.е. меристематические по своему состоянию) дихотомически ветвящиеся конечные участки тела получили название теломов. Теломы подразделялись на две группы: фертильные, несущие спорангии, и стерильные. Расстояния между двумя участками ветвления - «междоузлия» - получили название мезомов. Подземная часть также делилась на теломы и мезомы (табл. XXXI, А).

Образование органов высших растений происходило в результате трансформации теломов при сочетании пяти элементарных эволюционных процессов: перевершинивание, редукция, уплощение, сингенезис, инкурвация (табл. XXXI, Б-Е). Теломы срастались, образуя синтеломы, а уплощение последних привело к возникновению листьев. Трансформация фертильных теломов приводила к образованию генеративных структур равноспоровых растений - плаунов, хвощей, папоротников (табл. XXXI, Ж).

Ценность теломной теории заключается в ее универсальности, ибо она утверждает, что происхождение всех органов *Cormophyta*, вплоть до цветков, имеет единую основу и берет начало от первичного теломного состояния первых наземных растений. Из этой теории вытекает следующее:

1. Исходным типом ветвления является дихотомическое.
2. Дифференциация органов высших начиналась с простых дихотомизирующих образований - теломов.
3. Фертильные и стерильные теломы возникали и развивались одновременно из одного и того же источника - теломов. Спороносные органы не являются результатом превращения уже сформировавшихся вегетативных органов, они одновозрастны с вегетативными, только развивались в других направлениях. Это один из основных выводов теломной теории.
4. Весь исторический путь развития стеблей, листьев, корней, колосков, шишек, цветков и их членов можно проследить от еще недифференцированных теломных образований.
5. Листья высших растений имеют разное происхождение. Большинство из них - настоящие листья, исторически возникли из теломов в результате их дихотомирования, срастания, уплощения. Они долго сохраняют способность к верхушечному росту и ветвлению. Второй тип листьев - это энации, являющиеся мелкими боковыми выростами стебля.

Последовательное развитие теломов наглядно подтверждается на примере первых высших споровых растений, а именно:

- а) сухопутные растения силура и верхнего девона являются теломными, у них нет еще настоящих листьев, корней, стеблей;

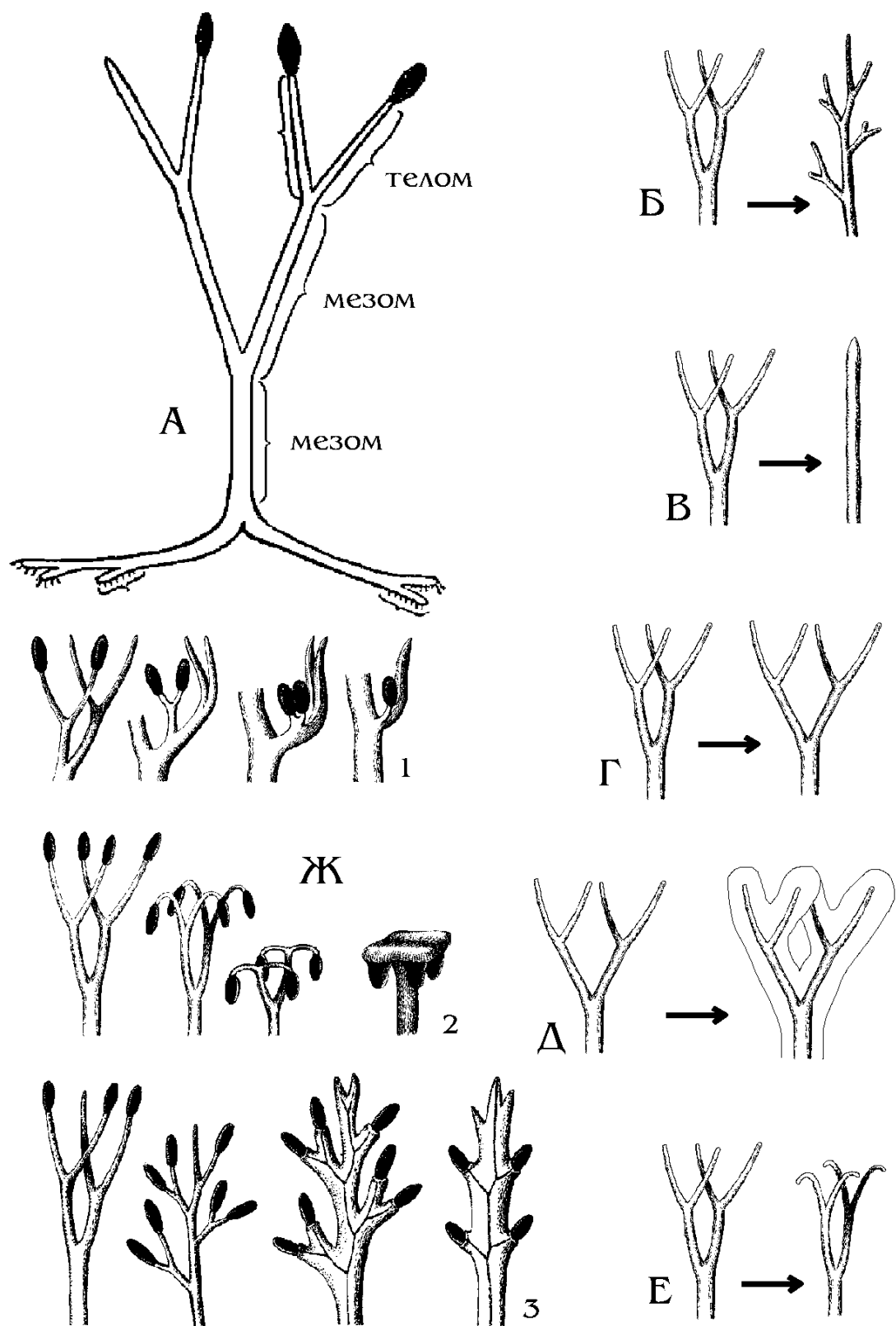


ТАБЛИЦА XXXI. А - примитивный наземный спорофит; Б - перевершинивание; В - редукция; Г -уплощение; Д - сингенезис Е - инкурвация; Ж - формирование генеративных структур: 1 - плаунов, 2 - хвощей, 3 - папоротников.

б) единственный тип ветвления - дихотомический;

в) спорангии обычно располагаются попеременно со стерильными частями общих дихотомирующих систем.

В течение девона появляются представители отделов *Polypodiophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и будущих голосеменных. Ветвление еще господствует дихотомическое, листья несут явную печать теломного происхождения - у многих они дихотомически ветвятся, долго растут верхушкой, жилки их дихотомируют так же, как и спорангиеносцы, настоящих корней еще нет. Псилофиты же в это время уже постепенно вымирают.

С появлением семенных растений черты их теломного строения постепенно нивелируются, но имеется возможность проследить у них связь строения органов с теломным состоянием.

Многие современные высшие растения, их вегетативные и генеративные органы, несут следы примитивного предкового уровня организации.

1. Дихотомически ветвятся стебли плаунов, псилофитов.
2. Жилкование листьев современных папоротников дихотомическое.
3. Вегетативные листья папоротников растут верхушкой, как и листья цветковых растений на ранних этапах развития.
4. Дихотомически ветвятся спорофиллы, листья и жилки у *Ginkgo*.
5. Дихотомически ветвятся кроющие чешуи у *Cedrus*.
6. Дихотомически иногда ветвятся листья *Begonia*, *Cabomba*.
7. Дихотомируют жилки листьев у многих клеверов (*Trifolium alpestre*, *T. pratense* и др).
8. Дихотомическое ветвление жилок в лепестках цветков обычно у многих растений, например в семействах лютиковых, розоцветных и др.
9. Дихотомически ветвятся тычинки казуарины, бамбуков, березы, клещевины, мальвовых и т.д.

Иными словами, теломная теория может быть применена для исследования пути развития всех наземных растений. Ее главный вывод - все органы высших растений имеют единое происхождение.

Однако этот вывод может быть в полной мере применим лишь к таксонам, имеющим отношение к макрофильной линии эволюции - папоротникам и другим родственным им типам. Также он может быть применим и к хвощам, относимых к микрофильной линии эволюции, но имеющим боковые органы и спороносные структуры теломного происхождения. Что же касается плаунов, то их спорофиллы и листья иного происхождения, они не являются результатом трансформации теломов, а лишь их боковыми выростами.

ГЛАВА IV. ЭВОЛЮЦИЯ ГАМЕТОФИТА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Направление эволюции высших растений

В эволюции высших растений половая и бесполовая генерации совершенствуются в разных направлениях - усложнение и редукция. По пути усложнения и совершенствования гаметофита эволюционировали Мохообразные, эволюция всех остальных высших растений шла в сторону упрощения и редукции гаметофита и совершенствования спорофита.

Гаметофиты мхов

Направление эволюции гаметофита Мохообразных характеризуется усложнением его вегетативной части. Гаметофит наряду с генеративными функциями, связанными с осуществлением полового процесса и образованием зародыша, берет на себя и все вегетативные функции - фотосинтез, минеральное питание, передвижение растворов, вегетативное размножение.

Наиболее примитивный гаметофит у Антоцеротовидных, представленный дорсивентральным, лопастным талломом (слоевищем), состоящим всего из нескольких слоев одинаковых, тонкостенных клеток (табл. XXXII, 9-10). На нижней стороне таллома развиваются ризоиды с гладкими стенками. Характерной особенностью является наличие в клетках пластинчатого хлоропласта (хроматофора) с пиреноидом (род Антоцерос - *Anthoceros*) или нескольких более мелких хлоропластов с пиреноидами или без них (род Мегацерос - *Megaceros*). Органы полового размножения развиваются эндогенно в ткани слоевища. Гаметангии неравномерно разбросаны в средней части слоевища; часто женские и мужские оказываются на одном и том же растении. Покровный слой архегония недостаточно отчетливо выделяется, поскольку его клетки срастаются с окружающими клетками гаметофита.

Разнообразное строение дорсивентрального слоевищного гаметофита имеется у представителей класса *Hepaticopsida* - Печеночниковидные. У Сферокарпуса (*Sphaerocarpus*) гаметофит имеет вид пластинки из одинаковых клеток, причем в средней части она образована несколькими слоями клеток, а к краям постепенно становится однослойной. На нижней стороне слоевища находятся одноклеточные ризоиды, на верхней стороне развиваются своеобразные конические или грушевидные обертки, в которых формируются антеридии или архегонии (табл. XXXII, 11-12).

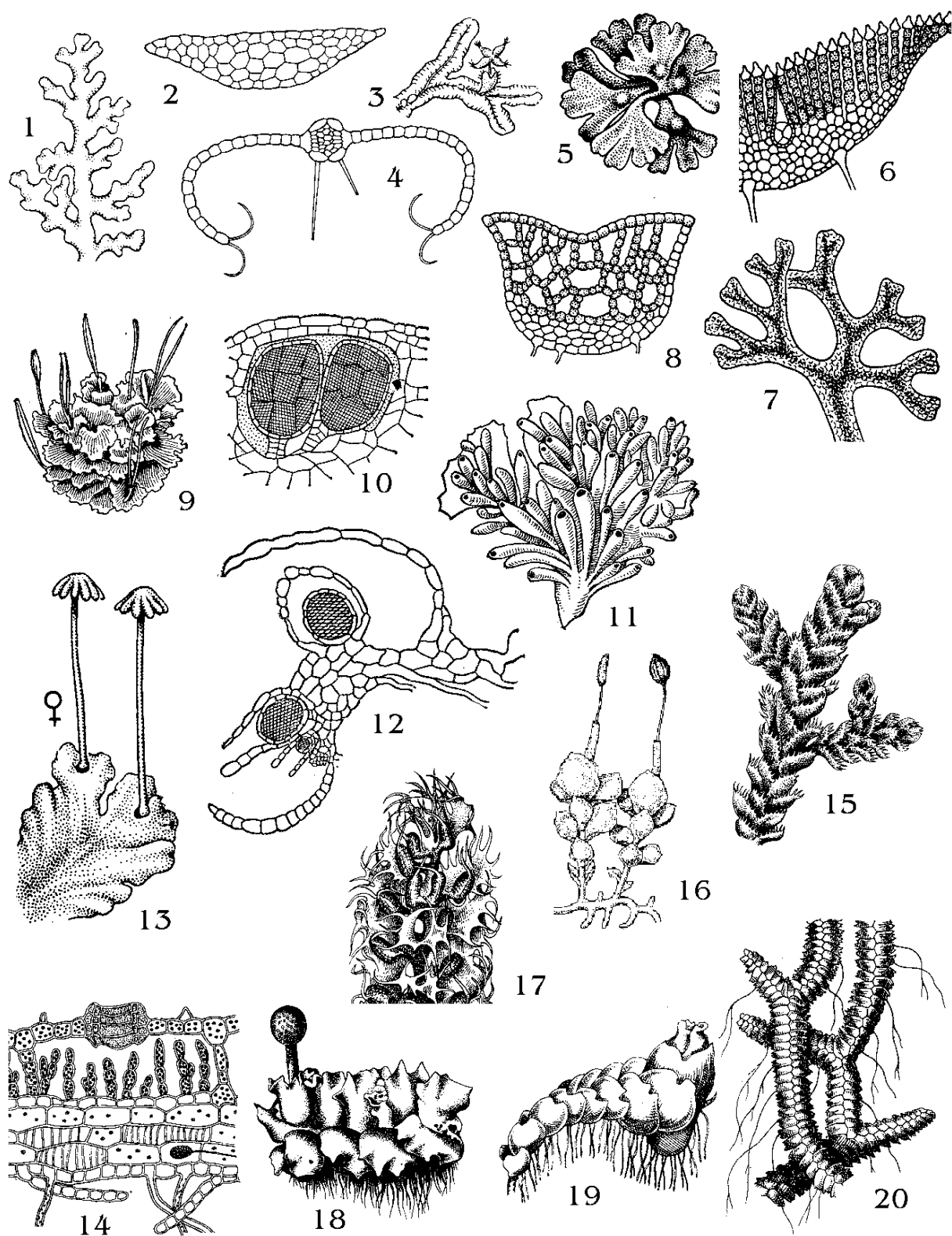


ТАБЛИЦА XXXII. Гаметофиты Антоцеротовидных и Печеночниковидных:
 1-2 - *Riccardia sinuata*; 3-4 - *Metzgeria conjugata*; 5-6 - *Riccia glauca*; 7-8 - *Riccia huebeneriana*; 9-10 - *Anthoceros laevis*; 11-12 - *Sphaerocarpus* sp.; 13-14 - *Marchantia polymorpha*; 15 - *Ptilidium ciliare*; 16 - *Calobrium* sp.; 17 - *Gackstroemia magellanica*; 18 - *Fossombronia pusilla*; 19 - *Calipogeia* sp.; 20 - *Bazzania trilobata*.

Усложнения в строении таллома начинаются с возникновения проводящей системы. У некоторых Метцгериеподобных (*Metzgeriales*) в основной ткани слоевища проходит один или два проводящих пучка вытянутых клеток. В центре каждого пучка находится группа гидроидов - пористых клеток с утолщенными продольными стенками, проводящих воду. Гидроиды окружены двумя-тремя рядами лептоидов - тонкостенных, содержащих плазму, вытянутых в длину и разделенных косыми поперечными стенками клеток. По лептоидам осуществляется передвижение органических веществ. У видов рода Метцгерия (*Metzgeria*) слоевище представлено многослойной жилкой, одетой крупными эпидермальными клетками и отходящей от нее однослойной пластинкой. Дальнейшее усложнение проявляется в расчленении пластинки на отдельные листовидные лопасти и в появлении разнообразных чешуек на нижней или верхней стороне. У тропических представителей слоевища приобретают древовидную форму (табл. XXXII, 15).

Более сложное строение дорсивентрального слоевища характерно для представителей порядка Маршанциеподобных (*Marchantiales*). У них таллом состоит из двух типов тканей: нижней - основной, образованной несколькими слоями тонкостенных бесхлорофилльных паренхимных клеток, с нижней стороны покрытых одним-тремя слоями эпидермальных клеток, и верхней - ассимиляционной, построенной из однорядных вертикальных столбиков паренхимных клеток с хлоропластами. У многих видов слоевище покрыто сверху однослойной эпидермой, имеющей простые или бочонковидные устьяца (табл. XXXII, 14).

У представителей подкласса Юнгерманиевых (*Jungermanniiidae*) наблюдается особенно сложная дифференциация гаметофитов, имеющих листостебельную форму. На округлом, большей частью моноподиально разветвленном и обычно лежащем стебле расположены в два или три ряда филлидии (листья), с обеих сторон покрытые кутикулой. Снизу стебля находится один ряд брюшных листьев (амфигастриев), которые формой и величиной значительно отличаются от боковых листьев, причем у многих видов они могут частично или совершенно отсутствовать. Благодаря этому у листостебельных печеночников в разной степени выражена дорсивентральность строения.

Наивысшей степени развития достигает гаметофит представителей класса Bryopsida - Листостебельные мхи. Они имеют более или менее развитое стеблевидное образование - каулидий, или стебель, покрытый листовидными выростами - листьями. Стебель обычно дифференцирован на ткани: механическую, клетки которой по форме, утолщению

стенок и их скульптуре сходны со склереидами сосудистых растений, и проводящие, обеспечивающие проведение воды и растворенных в ней минеральных веществ. Центральный пучок, проходящий в середине стебля, состоит из вытянутых в длину, большей частью тонкостенных клеток с узким просветом, обеспечивающих проведение воды или ее сохранение. Наиболее сложно построен центральный пучок у рода Политрихум (*Polytrichum*). Он состоит из клеток гидроидов и лептоидов, напоминающие ткани стебля примитивных сосудистых растений. Гидроиды по строению сходны с трахеидами, отличаются от них отсутствием лигнифицированных утолщений. Лептоиды, расположенные на периферии тяжа гидроидов, во многом сходны с ситовидными элементами папоротниковидных. Эпидермис стебля не содержит устьиц (табл. XXXIII, 12).

Ветвление у мхов не бывает дихотомическим. Оно обычно боковое, но не пазушное, поскольку каждая новая ветвь появляется ниже листа. На стебле листья расположены всегда по спирали, в большинстве случаев имеют жилку сложного строения.

Среди листостебельных мхов встречаются представители с редуцированным гаметофитом и постоянной протонемой (протонематические мхи). Светящаяся протонема образуется у живущей в пещерах Схистостеги (*Schistostega*, табл. XXXIII, 2). У Буксбаумии (*Buxbaumia*) протонема является главной жизненной формой. На женской протонеме гаметофит редуцирован и представлен листьями и архегониями. Мужская протонема устроена еще проще, не образует гаметофита, а шаровидный антеридий сидит на ветви протонемы, прикрытый раковинообразной пластинкой (табл. XXXIII, 3-4). Также редуцированный гаметофит у Эфемеропсиса (*Ephemeropsis*, табл. XXXIII, 1), не способный к фотосинтезу, функцию которого выполняет протонема.

Вегетативное размножение у листостебельных мхов проявляется в разнообразных формах и связано со способностью гаметофита производить вторичную протонему, на которой образуются молодые растения. Наиболее простой и широко распространенный способ вегетативного размножения связан с разрастанием моховой дернины и обособлением при этом молодых побегов, когда нижняя часть разветвленного материнского растения отмирает. Такое разрастание, ведущее к образованию целых моховых ковров, особенно типично для сфагновых, но обнаруживается и в других группах мхов. Также мхи могут размножаться частями тела - ломкими стеблями, почками и ветвями, выводковыми ветвями, выводковыми почками - укороченными выводковыми ветвями с нередуцированными или с редуцированными листьями, ломкими листьями,

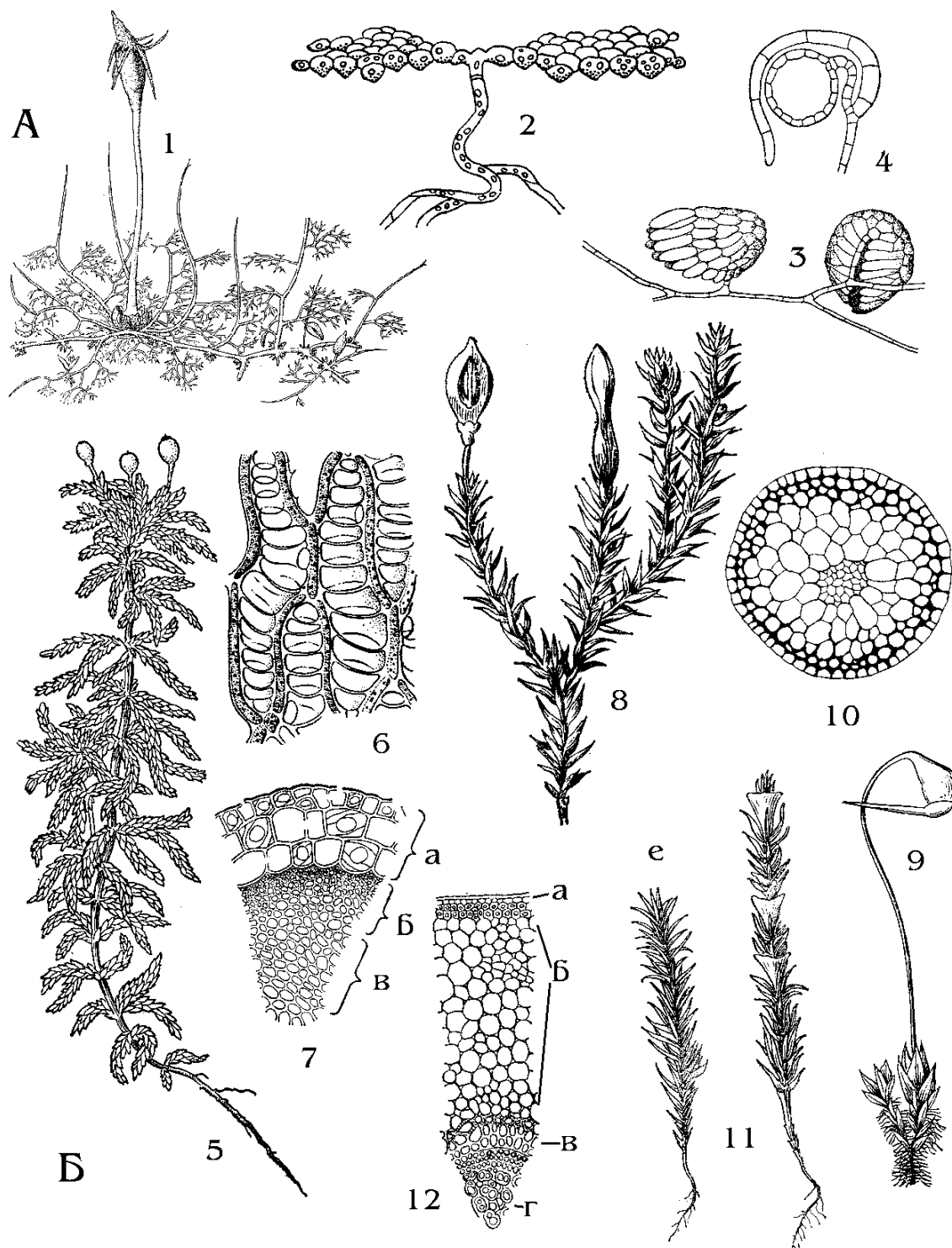


ТАБЛИЦА XXXIII. А - Протонемы: 1 - *Ephemeropsis tjubodensis*; 2 - *Schistostega pennata*; 3-4 - *Buxbaumia indusiata*. Б - Листостебельные гаметофиты: 5 - *Sphagnum squarrosum*, 6 - гиалодерма, 7 - поперечный разрез его стебля: а - гиалодерма, б - склеродерма, в - сердцевина; 8 - *Andreaea rupestris*; 9 - *Funaria hydrometrica*; 10 - поперечный разрез ее стебля; 11 - *Polytrichum commune*; 12 - поперечный разрез его стебля: а - гиалодерма, б - кора, в - клетки, выполняющие функцию флоэмы, г - клетки, выполняющие функцию ксилемы.

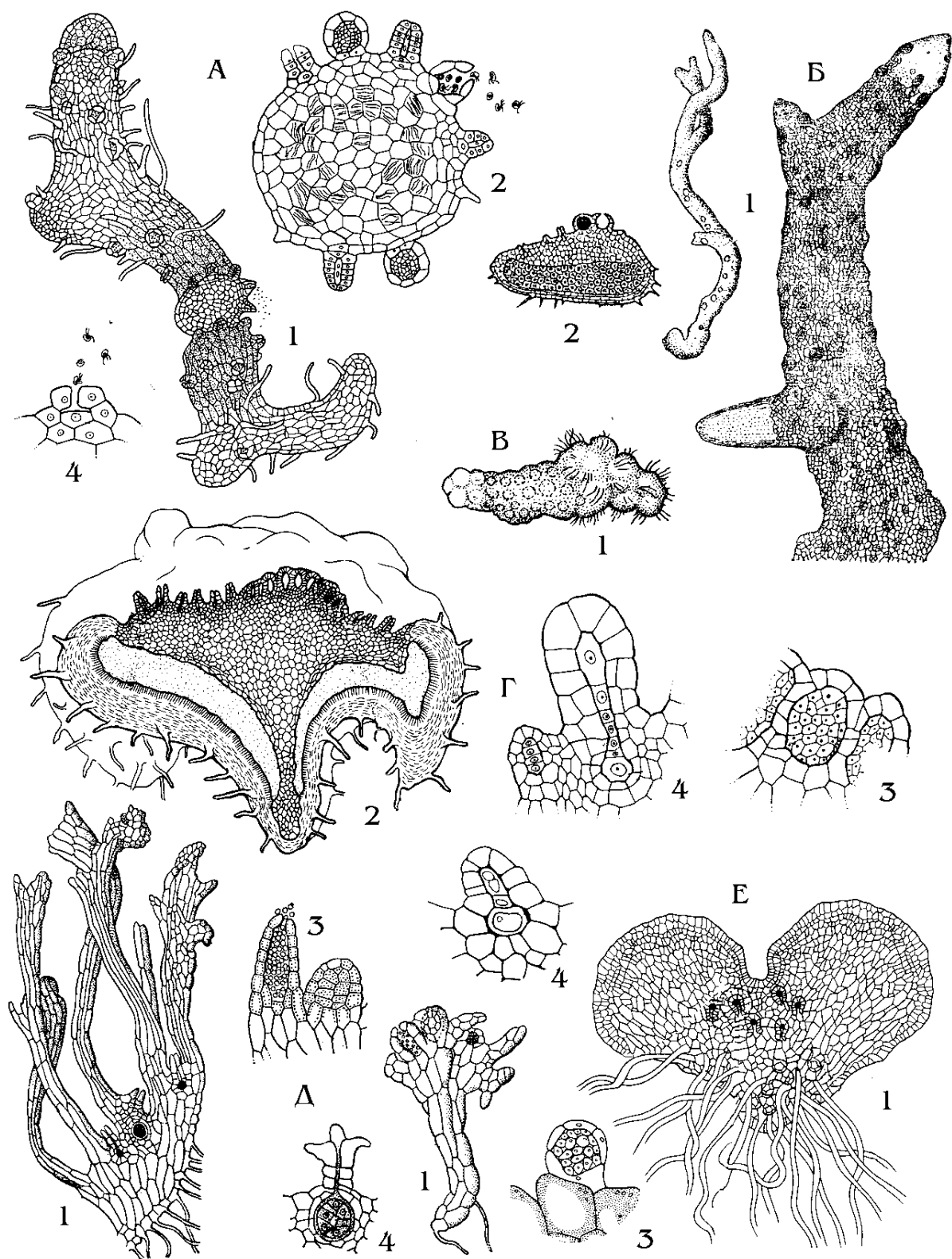


ТАБЛИЦА XXXIV. Гаметофиты равноспоровых растений: А - *Psilotum nudum*; Б - *Ophioglossum vulgatum*; В - *Helminthostachys zeilanica*; Г - *Lycopodium clavatum*; Д - *Equisetum arvense*; Е - *Polypodium vulgare*. 1 - внешний вид, 2 - поперечный разрез, 3 - антеридий, 4 - архегоний.

выводковыми листьями, первичной протонемой и путем образования выводковых тел - многоклеточных образований для вегетативного размножения, разнообразных по форме, которые могут возникать на любых частях растения: на вторичной протонеме, на стеблевом ризоидном войлоке, на стебле в пазухе листьев, на различных частях жилки листа, на клетках листовой пластинки. Вегетативное размножение может осуществляться и при помощи ризоидных клубеньков - многоклеточных тел, развивающихся на ризоидах. Ризоидные клубеньки являются приспособительным образованием для перезимовки и перенесения других неблагоприятных условий, хотя иногда служат и специально для вегетативного размножения. Клубеньки сначала дают протонему, на которой закладываются почки.

Гаметофиты равноспоровых растений

Среди равноспоровых растений гаметофит Псилотовидных (*Psilotopsida*) характеризуется рядом исключительно примитивных особенностей. Он радиально-симметричный, обычно неправильно однажды или дважды дихотомически разветвленный, достигает длины 18 мм и диаметра 2 мм, лишен хлорофилла и питается сапрофитным путем при посредстве симбиотических грибов, проникающих через ризоиды почти во все клетки, нередко ведет подземный образ жизни. Вся поверхность гаметофита покрыта одноклеточными ризоидами (табл. XXXIV, А). Внутренняя дифференциация гаметофита очень слабая, однако в гаметофитах культивируемой в оранжереях тетраплоидной формы Псилота голого (*Psilotum nudum*) встречается иногда слабо развитая стела, состоящая из кольчатых и лестничных или лестнично-сетчатых трахеид, окруженных флоэмой и эндодермой.

Антеридии и архегонии рассеяны по всей поверхности гаметофита. Антеридии имеют шаровидную форму и содержат спиральные и многожгутиковые сперматозоиды. Архегонии погруженные, с короткой выступающей шейкой (из четырех, в некоторых случаях из 5-6, этажей клеток), которая при созревании отпадает. У Псилота установлено наличие брюшных канальцевых клеток.

На эмбриональных стадиях развития псилотовых не образуется ни корня, ни первичного листа, ни подвеска.

Гаметофиты некоторых Ужовниковидных (*Ophioglossopsida*) очень напоминают гаметофиты Псилотовидных. У Ужовника (*Opioglossum*)

гаметофит подземный, мясистый и микоризный, дихотомически ветвящийся, пронизанный гифами эндофитного гриба (табл. XXXIV, Б). У некоторых видов гаметофиты густо покрыты ризоидами, у других они гладкие или с сосочками. В тех случаях, когда часть гаметофита выступает из земли, в ней образуется небольшое количество хлорофилла. Это показывает, что грань между сапрофитными и автотрофными гаметофитами не является столь резкой.

Гаметофит Гельминтостахиса (*Helmintostachis*) короткий, в нижней части лопастный, в верхней, несущей гаметангии - цилиндрический (табл. XXXIV, В). Гаметофит Гроздовника (*Botrychium*) дорсивентральный, яйцевидный, уплощенно-клубневидный или дисковидный, длиной от 1 до 20 мм.

Гаметангии многочисленны и разбросаны по поверхности гаметофита либо без всякого порядка, либо (у Гроздовника) антеридии занимают вершину специального гребня, а архегонии разбросаны по склонам гребня или на брюшной стороне гаметофита. Антеридии крупные, погруженные или слегка выступающие над поверхностью гаметофита; архегонии довольно глубоко погруженные. Антеридии и архегонии на одном гаметофите созревают неодновременно: первыми созревают антеридии. Это способствует перекрестному оплодотворению и в ряде случаев гибридизации близких видов. После оплодотворения на одном гаметофите может возникнуть несколько зародышей, но окончательно созревает лишь один из них.

У Плауновидных (*Lycopodiopsida*) гаметофиты двух типов - подземные и наземные. Подземный гаметофит симбиотрофный, медленно растет за счет верхушечной меристемы в течение 6-15 лет. После оплодотворения гаметофиты еще долго не отмирают и в течение нескольких лет питают молодые спорофиты (табл. XXXIV, Г). Наземные (полуподземные) гаметофиты питаются полусапрофитно, его погруженное в почву основание содержит гифы почвенных грибов, а надземная часть гаметофита несет многочисленные зеленые листообразные выросты. Такие полуподземные гаметофиты (диаметром 1-5 мм), как правило, созревают в течение одного сезона и после оплодотворения быстро погибают.

Все описанные до сих пор гаметофиты плаунов являются обоепопыми, несут многочисленные антеридии и архегонии. Зрелые антеридии почти полностью погружены в ткань гаметофита или несколько выдаются над его поверхностью. Зрелый архегоний состоит из узкого, погруженного в ткань гаметофита брюшка и выступающей над его поверхностью длинной или короткой шейки (табл. XXXIV, Г-4).

Антеридии обычно созревают раньше архегониев, что на первых этапах созревания гаметофита снижает вероятность самооплодотворения и увеличивает шансы перекрестного оплодотворения.

Гаметофиты равноспоровых папоротников отличаются большим разнообразием. В отличие от более или менее радиально-симметричных подземных гаметофитов Ужовниковидных, они у большинства видов дорсивентральные, автотрофные, развивающиеся на поверхности субстрата.

Одна из наиболее примитивных форм зеленого гаметофита характерна для семейства Мараттиевых (*Marattiaceae*). Гаметофиты Мараттиевых мясистые, довольно долговечные (иногда живут по нескольку лет), достигают довольно значительных размеров (иногда длиной более 2-3 см). Более старые гаметофиты могут на верхушке дихотомически ветвиться, что, несомненно, является примитивным признаком. Гаметофиты Мараттиевых бывают как продолговатыми, так и сердцевидными, причем первый тип может рассматриваться как более примитивный.

У Ангиоптериса (*Angiopteris*) он имеет вид темно-зеленой пластинки диаметром 1-3 см, похожей на талломные печеночники. Форма вегетативного тела сердцевидная или округлая форму, в центральной части пластинка более толстая и всегда содержит много слоев клеток, образуя как бы подушечку. С нижней стороны на этой подушечке развиваются массивные погруженные антеридии и архегонии. Живут гаметофиты Ангиоптериса несколько лет. Старые гаметофиты могут дихотомически ветвиться, они продолжают свой рост иногда и после оплодотворения и образования спорофита. Гаметофит в центральной части имеет гифы эндофитного гриба, но микориза является здесь факультативной, так как он может нормально развиваться и без взаимодействия с грибом.

Примитивные типы дорсивентрального гаметофита имеются также у Осмундовых. Они довольно похожи на гаметофиты Мараттиевых, живут более года и часто достигают длины 5 см.

Наиболее широко распространен сердцевидный гаметофит, типичным примером которого может служить гаметофит Многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare*, табл. XXXIV, E). Он плоский, нежный, обычно довольно маленький (редко превышает в поперечнике 0,5 см), быстро развивающийся и недолговечный. Единственная точка роста такого гаметофита расположена на верхушке между двумя его боковыми лопастями. Края гаметофита более или менее неправильно лопастные или цельные. За исключением центральной, более массивной подушкообразной части такой гаметофит состоит из одного слоя клеток.

Он прикреплен к почве многочисленными ризоидами, образующимися на центральной подушкообразной возвышенности. На нижней, брюшной стороне подушки развиваются архегонии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, разбросаны на нижней поверхности или по краям базальной части подушки, а также на боковых лопастях. Предполагают, что такие высокоспециализированные гаметофиты произошли в результате неотении, т.е. наследственной фиксации ранних стадий развития примитивных, медленно растущих продолговатых гаметофитов типа Мараттиевых и Осмундовых.

У Схизеи (*Schizea*) и у большинства видов рода Трихоманес (*Trichomanes*) из гименофилловых гаметофит нитевидный и похож на водоросли.

Гаметофит равноспоровых папоротников обычно обоеполый, но очень часто антеридии развиваются раньше архегониев. У наиболее примитивных современных папоротников, таких, как Ужовниковидные и Мараттиевидные, антеридии относительно большие и почти полностью погруженные в ткань гаметофита. Каждый антеридий содержит множество сперматозоидов с большим числом (до нескольких сот) жгутиков. У всех остальных папоротников антеридии, выступающие над поверхностью гаметофита, более мелкие и производят значительно меньшее число сперматозоидов. Наблюдается постепенное упрощение антеридия, проявляющееся главным образом в уменьшении числа клеток стенки антеридия и количества сперматозоидов. У наиболее подвинутых групп число сперматозоидов в каждом антеридии доходит до 32. Имеется также ясно выраженный параллелизм между уменьшением числа сперматозоидов в антеридии и числа спор в спорангии. Архегонии отличаются меньшим разнообразием, чем антеридии. Варьирует главным образом длина шейки архегониев, которая у более подвинутых групп имеет тенденцию к укорочению. Кроме того, если у некоторых более примитивных семейств шейковые канальцевые ядра обычно отделяются перегородкой, образуя две клетки, то у большинства семейств перегородка не образуется.

У хвощей (*Equisetopsida*) из морфологически одинаковых спор развиваются три типа гаметофитов: мужские, женские и обоеполые, различающиеся между собой по скорости роста, темпам развития и морфологии. Женские гаметофиты всех видов хвоща могут стать обоеполыми, и это резко контрастирует с неспособностью мужских гаметофитов подавляющего большинства представителей этого рода формировать архегонии (табл. XXXIV, Д).

Зрелые антеридии разных видов хвоща отличаются друг от друга формой полости, в которой лежат сперматоциты, степенью своего возвышения над поверхностью гаметофита, числом, формой и расположением клеток крышечки.

Зрелый архегоний состоит из погруженного в ткань гаметофита брюшка и выступающей над его поверхностью трех-четырёхъярусной шейки. В брюшке находится яйцеклетка, над которой лежат брюшная канальцевая клетка и две шейковые канальцевые клетки.

Гаметофиты разнospоровых растений

Развитие гаметофитов Селагинеллы (*Selaginella*) начинается в оболочке споры, находящейся еще внутри спорангия. Молодой мужской гаметофит состоит из одной вегетативной, или проталлиальной, клетки и одного крайне редуцированного антеридия, стенка которого сложена восемью клетками и внутри которого находятся две или четыре первичные сперматогенные клетки, из которых образуются в конечном счете 256 сперматидиев (материнских клеток сперматозоидов) (табл. XXXV, А-1). У зрелого антеридия оболочки проталлиальной клетки и клеток стенки антеридия расплываются и сперматидии плавают в образовавшейся слизи. Гаметофит постепенно увеличивается в размерах, оболочка споры лопается в области трехлучевого рубца, и через образовавшуюся щель сперматидии выходят наружу, где из них высвобождается по одному двужгутиковому сперматозоиду. При наличии капельно-жидкой воды они доплывают до архегониев и оплодотворяют яйцеклетки.

Начальные этапы развития женского гаметофита протекают внутри мегаспоры, содержащей большие запасы питательных веществ. Развитие женского заростка протекает внутри оболочки мегаспоры. Оно начинается со стадии свободных ядерных делений, и лишь потом возникают клеточные перегородки. По мере роста гаметофита оболочка споры в месте нахождения тетрадного рубца лопается, и ткань гаметофита слегка высовывается наружу через образовавшуюся трехлучевую щель. На этой «свободной», незеленой части гаметофита могут образоваться ризоиды и появляются немногочисленные архегонии с короткими, двух-трехэтажными шейками (табл. XXXV, Б-10).

Споры Полушника (*Isoetes*) прорастают обычно на следующий год после созревания. Мужские и женские гаметофиты редуцированы в еще большей степени по сравнению с соответствующими гаметофитами

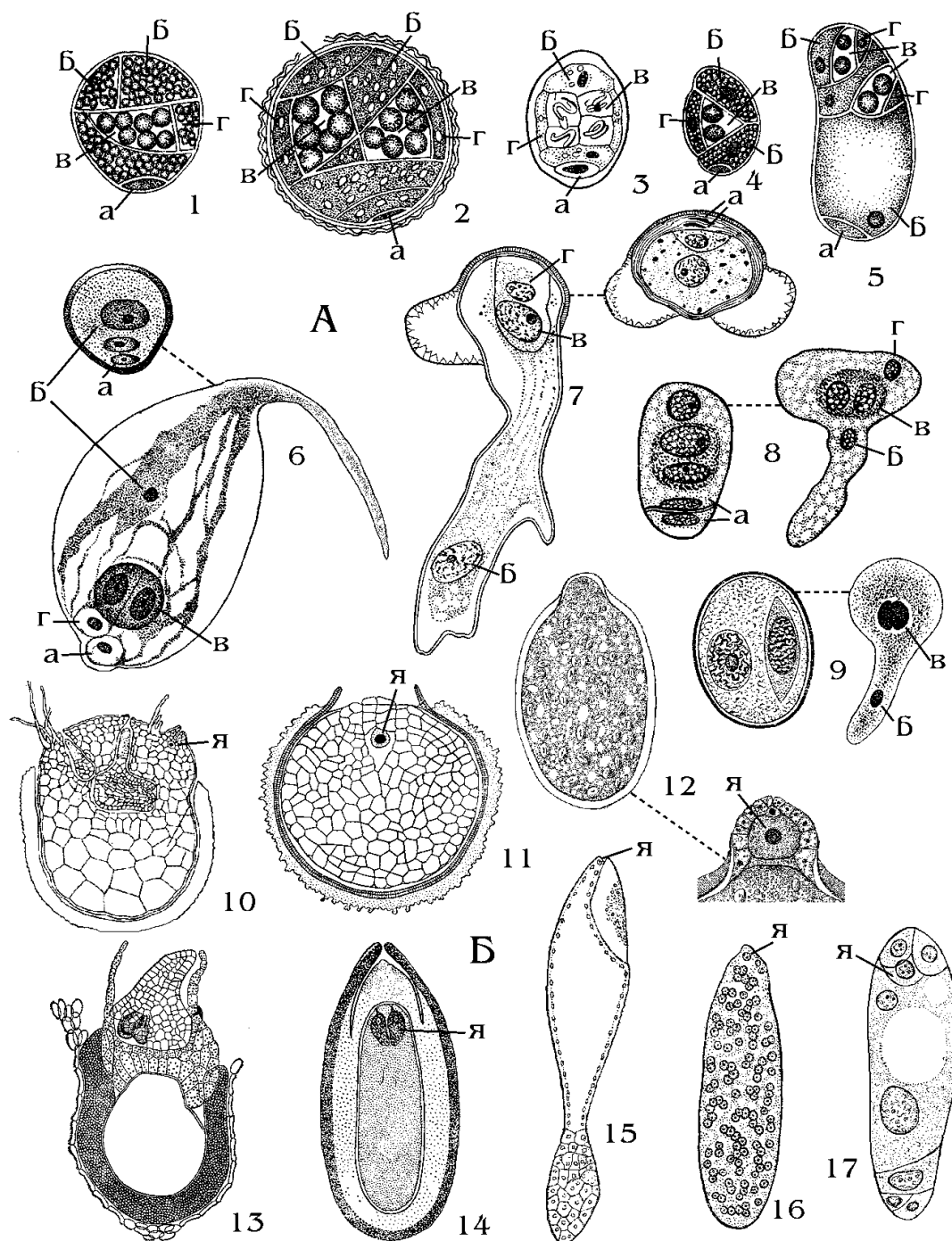


ТАБЛИЦА XXXV. Гаметофиты разноспоровых и семенных растений. А - мужские гаметофиты: 1 - *Selaginella selaginoides*, 2 - *Marsilea elata*, 3 - *Isoetes lacustris*, 4 - *I. setacea*, 5 - *Salvinia natans*, 6 - *Ginkgo biloba*, 7 - *Pinus sylvestris*, 8 - *Ephedra* sp., 9 - гаметофит покрытосеменного растения: а - проталлиальная клетка, б - вегетативная клетка, в - генеративная клетка, г - клетка-ножка. Б - женские гаметофиты: 10 - *Selaginella* sp., 11 - *Isoetes lacustris*, 12 - *Marsilea* sp., 13 - *Salvinia natans*, 14 - *Pinus sylvestris*, 15 - *Gnetum* sp., 16 - *Welwitschia mirabilis*, 17 - зародышевый мешок покрытосеменного растения: я - яйцеклетка.

селагинелл. Мужской гаметофит состоит из одной проталлиальной клетки и антеридия с однослойной стенкой из четырех клеток и с четырьмя сперматидиями (табл. XXXV, А-3-4). При созревании гаметофита оболочка споры лопается и освобождаются 4 многожгутиковых сперматозоида. При развитии женского гаметофита, как и у селагинелл, отмечается стадия свободных ядерных делений. Спустя некоторое время лопнувшая оболочка споры обнажает поверхность незеленого женского гаметофита с архегониями (табл. XXXV, Б-11).

Женский и мужской гаметофиты Марсилии (*Marsilea*) сильно редуцированы и состоят всего из нескольких клеток. На мужском гаметофите появляются крайне упрощенные антеридии, составленные тремя клетками стенки и одной первичной сперматогенной клеткой. Перед полным созреванием сперматозоидов стенка микроспоры разрушается и антеридии выступают наружу. Сперматозоиды похожи на длинные спирально закрученные нити с большим числом оборотов спирали (до 13-14) и с многочисленными жгутиками. Нижние обороты частично окружают большой шаровидный пузырек - блефаропласт, который является остатком цитоплазмы сперматоцита. Женский гаметофит почти целиком сведен к одному маленькому и простому архегонию (табл. XXXV, Б-12). При созревании архегоний разрывает верхнюю часть оболочки мегаспорангия и оказывается снаружи. Вскоре он открывается на верхушке маленьким отверстием. Зрелый женский гаметофит окружен толстым покровом слизи, которая улавливает и задерживает сперматозоиды.

Гаметофиты беззародышевых семенистых растений

Микроспора Саговника (*Cycas*) и Гинкго (*Ginkgo*) начинает формирование мужского гаметофита еще находясь в спорангии. При первых делениях образуется три клетки - вегетативная (проталлиальная), генеративная и клетка-гаусторий. В таком виде микроспора попадает в пыльцевую камеру. Здесь из нее прорастает клетка-гаустория, внедряющаяся в ткань нуцеллуса. Генеративная клетка делится на две части, одна из которых - сперматогенная клетка - начинает усиленно расти и спустя несколько месяцев формирует мужские гаметы - сперматозоиды (табл. XXXV). Сперматозоидов обычно два, реже их больше: у Цератозамии (*Ceratozamia*) - четыре, у Микроцикаса (*Microcycas*) - до 22. Они являются самыми крупными мужскими гаметами, известными науке (длина достигает 325 мкм).

К моменту оплодотворения разросшаяся сперматогенная клетка оказывается в непосредственной близости от входа в архегоний. Ее оболочка лопается. Содержимое изливается в пыльцевую камеру и сперматозоиды самостоятельно проникают в архегонии.

Женский гаметофит формируется в нуцеллусе сразу же после микроспорогенеза путем многократных ядерных делений без образования клеточных перегородок. Многочисленные свободные ядра (их число может достигать до тысячи) оказываются в тонком постенном слое цитоплазмы. В дальнейшем начинают обособляться клетки гаметофита, сперва по периферии, затем ближе к центру мегаспоры, пока вся она не заполняется многоклеточной тканью. Женский гаметофит развивается как запасаящая ткань (первичный эндосперм). Разрастаясь, он вытесняет нуцеллус, затем потребляет вещества из внутреннего мясистого слоя интегумента. В клетках женского гаметофита обнаруживаются лейкопласты и он сохраняет способность к развитию хлорофилла (позеленению) на свету при извлечении из мегаспорангия.

В верхней части нормально сформировавшегося женского гаметофита развиваются архегонии. Материнских клеток архегониев закладывается много, и это еще одна архаичная черта саговниковых. Вполне развитых архегониев обычно бывает не более десяти. У монотипного рода *Микроцикас* (*Microcycas*) образуется несколько десятков архегониев.

Яйцеклетка в архегонии достигает огромных размеров (у *Микроцикаса* она длиной до 6 мм). Шейка архегония маленькая и состоит обычно из двух мелких клеток, которые к моменту оплодотворения ослизняются, открывая доступ к яйцеклетке.

Мужские и женские гаметофиты Гинкговидных сходны по структуре и развитию с Саговниковидными, отличаясь лишь большим количеством клеток: в мужском гаметофите две (а не одна) вегетативные (проталлиальные) клетки (табл. XXXV, А-6); при формировании женского гаметофита формируется более 8000 ядер (у Саговниковидных более 1000).

Гаметофиты голосеменных растений

У большинства хвойных развитие мужского гаметофита начинается еще внутри микроспорангия. Особенно хорошо изучено развитие мужского гаметофита у сосны. В результате двух последовательных митотических делений образуются две маленькие проталлиальные клетки и одна большая антеридиальная клетка. Проталлиальные клетки вскоре

отмирают и превращаются в мертвые дисковидные образования, прилегающие к оболочке микроспоры. Однако у Араукариевых и у большинства Подокарповых проталлиальные клетки продолжают делиться, образуя несколько проталлиальных клеток (8 клеток у Подокарпа индийского, от 13 до 40 у Араукариевых). У Тисовых, Головчатотисовых, Таксодиевых и Кипарисовых проталлиальные клетки вовсе не развиваются, что свидетельствует о довольно далеко зашедшей редукции мужского гаметофита.

Антеридиальная клетка делится на маленькую генеративную клетку и более крупную клетку трубки. Дальнейшая судьба этих двух клеток различна. Клетка трубки дает начало пыльцевой трубке. Генеративная клетка делится на две: клетку-ножку (иногда ее называют дислокатором), и сперматогенную клетку. Сперматогенная клетка дает начало двум мужским гаметам (табл. XXXV, А-7). Что же касается клетки-ножки, то она несет совершенно иную функцию. Перед оплодотворением она набухает и тем самым способствует разрыву как ее самой, так и сперматогенной клетки. Таким образом, клетка-ножка способствует высвобождению мужских гамет из их материнской сперматогенной клетки.

Деление сперматогенной клетки обычно происходит перед оплодотворением. Она переходит в пыльцевую трубку, сопровождаемая клеткой-ножкой, и дает начало двум мужским гаметам - спермиям, лишенным жгутиков.

Женский гаметофит хвойных, как и у прочих голосеменных, развивается внутри мегаспоры, которая остается заключенной внутри мегаспорангия (табл. XXXV, Б-14).

Функционирующая мегаспора увеличивается в размерах, и в ней начинается развитие женского гаметофита. У всех хвойных оно начинается со свободного ядерного деления, в результате которого в цитоплазме вокруг большой центральной вакуоли образуется постенный слой свободных ядер. Митоз в течение всего периода свободного ядерного деления является одновременным (симультаным). Количество ядер варьирует в довольно значительных пределах - от 256 (*Taxus*) до 4096 (*Cephalotaxus*). У видов рода Сосна (*Pinus*) количество ядер достигает 2048. Развитие ткани гаметофита начинается с образования клеточных стенок, перпендикулярных оболочке мегаспоры. На верхушке гаметофита из периферических его клеток развиваются архегонии с крупными яйцеклетками. Шейка архегония состоит из различного числа клеток (2-12, редко больше), расположенных в один или несколько этажей. У большинства хвойных образуется двухэтажная восьмиклеточная

шейка. Количество архегониев у хвойных различно - от 2-5 (Сосновые) до 200 (Кипарисовые). Большим числом архегониев характеризуются и Таксодиевые. Так у Секвойи (*Sequoia*) их насчитывается 60. Известны виды, у которых архегоний один (*Torreya taxifolia*). Некоторым хвойным (Таксодиевые, Кипарисовые) свойственно образование архегониальных комплексов - групп архегониев, плотно прилегающих друг к другу, объединенных общим слоем обкладочных клеток.

Гаметофиты оболочкосеменных растений

При прорастании микроспоры Вельвичии (*Welwitschia*) сначала образуются ядра проталлиальной и антеридиальной клеток, которые не разделяются клеточной перегородкой. Антеридиальное ядро делится и дает начало большому ядру трубчатой клетки и генеративному ядру. В таком трехъядерном состоянии пыльцевые зерна переносятся ветром на семязачаток.

Пыльцевая трубка начинает развиваться даже еще в микроспоре. Генеративное ядро вскоре после проникновения пыльцевой трубки в нуцеллярный конус делится, образуя два ядра спермиев, которые лежат в общей массе цитоплазмы. Таким образом, развитие мужского гаметофита максимально приближается к покрытосеменным и отличается лишь развитием ядра проталлиальной клетки. Оба ядра спермиев являются потенциально функционирующими, но одно из них крупнее и расположено впереди. Часто одно из ядер разрушается и исчезает. Ядро трубки к этому времени также исчезает.

В мегаспорангии в результате свободного ядерного деления возникает крайне своеобразный женский гаметофит, особенностью которого является полное отсутствие архегониев. Отсутствует также большая центральная вакуоль. Многочисленные (1024) свободные ядра равномерно распределены по всей массе гаметофита. Далее женский гаметофит дифференцируется на верхнюю фертильную и нижнюю стерильную часть. В обеих частях гаметофита образуются клеточные перегородки, отделяющие по нескольку ядер (от 3 до 12). Ядра в каждой клетке сливаются, образуя разноплоидную ткань. В микропиларной части гаметофита обособляется несколько клеток, ядра которых не сливаются, а стенки выпячиваются в форме трубки и врастают в нуцеллус. Образуются так называемые проталлиальные трубки, растущие навстречу пыльцевой трубке (табл. XXXV, Б-16). Вблизи нуцеллярного конуса одна из проталлиальных трубок встречается с пыльцевой трубкой мужско-

го гаметофита, стенки их в местах соприкосновения разрушаются, одно из передних ядер проталлиальной трубки входит в цитоплазму пыльцевой трубки и сливается с одним из спермиев. Другими словами, происходит нечто противоположное тому, что наблюдается у остальных семенных растений, где спермий входит в яйцеклетку, а не наоборот. После оплодотворения зигота переходит из пыльцевой трубки в проталлиальную и спускается в женский гаметофит.

При прорастании микроспоры Гнетума (*Gnetum*) содержимое ее делится на маленькую проталлиальную клетку и большую антеридиальную клетку. Ядро антеридиальной клетки делится на 2 ядра, одно из которых представляет собой ядро трубки, а второе - ядро генеративной клетки. Ядро трубки первым входит в пыльцевую трубку, а за ним следует генеративная клетка. Проталлиальная клетка постепенно исчезает. Таким образом, зрелое пыльцевое зерно состоит из проталлиальной клетки, генеративной клетки и ядра трубки. При прорастании пыльцевого зерна генеративная клетка делится на две неравные мужские клетки, меньшая из которых дегенерирует.

Прорастание мегаспоры начинается, как и у всех остальных голосеменных, с последовательного ряда свободных ядерных делений, но, однако у Гнетума свободнаядерное состояние сохраняется в микропилярной части гаметофита до момента оплодотворения. Лишь в нижней части гаметофита гнетума образуется клеточная ткань, которая развивается из свободнаядерного состояния, как у Вельвичии, с неправильным образованием перегородок и несколькими вначале ядрами в каждой клетке. Всего у Гнетума образуется 256 или реже 512 ядер (табл. XXXV, Б-15).

Дальнейшие изменения начинаются после соприкосновения пыльцевой трубки с женским гаметофитом. В это время одно, два или три ядра в верхней части женского гаметофита обособляются от остальных ядер, вокруг них формируется слой цитоплазмы, и они становятся яйцеклетками. Пыльцевые трубки, прорастая через нуцеллус, достигают гаметофита, и оба спермия, ядро трубки и некоторое количество цитоплазмы изливаются в женский гаметофит.

Один из спермиев сливается с яйцеклеткой. После оплодотворения верхняя часть женского гаметофита также приобретает клеточное строение.

Гаметофиты покрытосеменных растений

Макроспорогенез и гаметогенез у покрытосеменных растений составляют единую цепь клеточных делений, завершающим звеном которой

является формирование женского гаметофита (зародышевого мешка) крайне упрощенного строения, превратившегося во внутренний орган спорофита. Развитие его максимально сокращено и структура доведена до нескольких клеток. Однако несмотря на морфологическую редукцию, зародышевый мешок состоит из обособленной системы клеток, отличающихся четкой функциональной дифференциацией на разных этапах их развития.

К основным закономерностям развития различных типов зародышевого мешка (ЗМ) у покрытосеменных растений относятся синхронность ядерных делений и полярность в расположении ядер и клеток.

Типы развития зародышевых мешков

Существует несколько классификаций типов развития ЗМ у покрытосеменных растений. В их основу положены следующие показатели:

- число макроспор, образующих ЗМ;
- число делений, начиная от макроспоры и кончая зрелым ЗМ;
- общее число ядер и клеток, входящих в состав ЗМ;
- полярзация и конечное распределение ядер в зрелом ЗМ.

Наиболее полно отражает филогению ЗМ у покрытосеменных растений классификация И.Д. Романова (1971).

В зависимости от числа макроспор, участвующих в развитии, зародышевые мешки делят на три группы: односпоровые (моноспорические), двуспоровые (биспорические), четырехспоровые (тетраспорические) (табл. XXXVI).


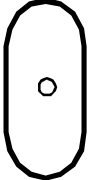
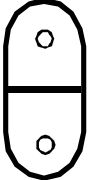
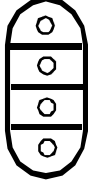
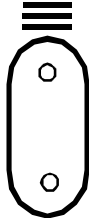
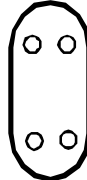
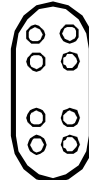
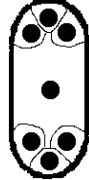
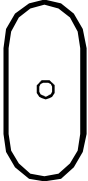
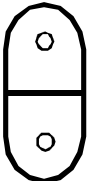
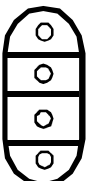
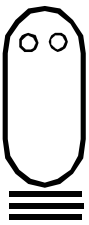
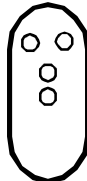
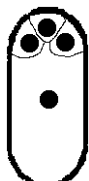
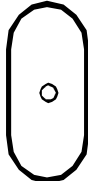
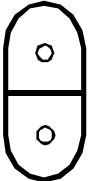
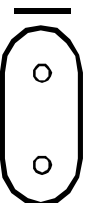
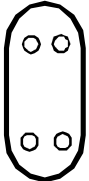
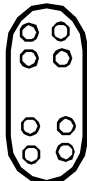
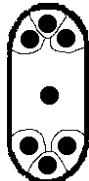
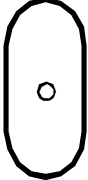
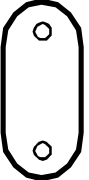
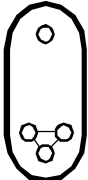
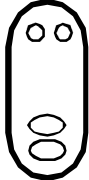
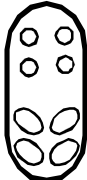
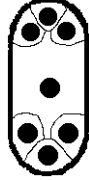
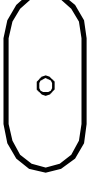
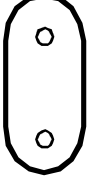
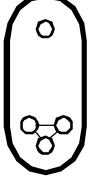
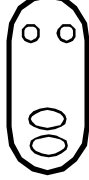

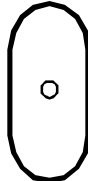
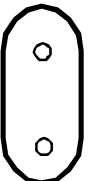
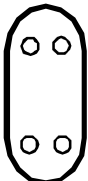
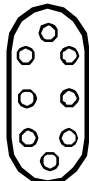
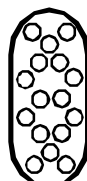
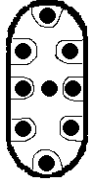
Моноспорический ЗМ развивается только из одной макроспоры, остальные три после мейоза отмирают. Представлен двумя типами: восьмиядерным и четырехъядерным.

Polygonum-тип - восьмиядерный двухполюсный ЗМ, развивающийся из халазальной макроспоры. При его развитии происходит пять делений: первое и второе деления мейоза и три остальных - митоза. Этот тип имеет самый продолжительный онтогенез и является наиболее распространенным (описан у 80% всех исследованных покрытосеменных растений). Большинство эмбриологов считает *Polygonum*-тип развития ЗМ более примитивным, исходным. Восьмиядерный ЗМ впервые был описан у *Polygonum divaricatum* Страсбургером в 1879 г.

Oenothera-тип - четырехъядерный однополюсный ЗМ развивающийся из микропилярной макроспоры. Весь цикл состоит из четырех делений, в результате которых образуются яйцевой аппарат из трех клеток и полярное ядро. Антиподы отсутствуют, центральное ядро гаплоидное.

Биспорический зародышевый мешок формируется из халазальной двухядерной споры. Такая спора соответствует паре необособившихся мегаспор.

ТАБЛИЦА XXXVI

№	ТИП ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА	Археспоральная клетка	ДЕЛЕНИЯ						
			I	II	III	IV	V	ЗМ	
1	Polygonum-тип								2n
2	Oenothera-тип								n
3	Allium-тип								2n
4	Fritillaria-тип								4n
5	Plumbagella-тип								4n
6	Perperomia-тип								8n

Allium-тип - биспорический восьмиядерный двухполюсный ЗМ, образующийся в результате четырех делений. Зрелый ЗМ имеет такое же строение, как и *Polygonum*-тип.

Тетраспорические зародышевые мешки отличаются большим разнообразием строения и представляют собой полиморфную группу. При их образовании ни в первом, ни во втором делении мейоза цитокинеза не происходит. Между собой отдельные типы различаются как по числу возникающих ядер и клеток, так и по способу их расположения.

Fritillaria-тип. В результате двух делений мейоза возникают четыре ядра макроспор, из которых одно располагается в верхней части клетки, а остальные - в нижней. Сливаясь, ядра нижней части образуют триплоидное ядро ($3n$). Затем происходит третье деление, в результате которого в верхней части появляются два гаплоидных ядра, а в нижней - два триплоидных. После четвертого деления образуется восьмиядерный двухполюсный ЗМ. Тетрада микропилярных ядер образует яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро, а тетрада халазальных ядер превращается в три антиподы и нижнее полярное ядро. При слиянии верхнего и нижнего полярных ядер образуется ядро центральной клетки, содержащее тетраплоидный набор хромосом ($4n$).

Plumbagella-тип довольно близок к *Fritillaria*-типу, но более прост (три деления: два деления мейоза и один митоз). Здесь также после мейоза происходит слияние трех ядерных макроспор в халазальной части, но затем следует только одно деление, после которого в четырехъядерном ЗМ происходит дифференциация на яйцеклетку, центральную клетку с двумя полярными ядрами, содержащими гаплоидное и триплоидное число хромосом, и одну антиподу с триплоидным ядром. Центральное ядро в результате также тетраплоидное.

Reperomia-тип. После двух делений мейоза возникают четыре ядра макроспор, лежащих крест-накрест. В результате последующего (третьего) деления образуются восемь ядер, которые располагаются попарно по периферии; затем происходит четвертое деление, дающее шестнадцать ядер, половина которых, концентрируясь в центре полости, дает при слиянии октаплоидное ($8n$) ядро центральной клетки. В микропилярной части возникает яйцевой аппарат, состоящий из одной яйцеклетки. Остальные семь ядер отходят к стенке, окружаются цитоплазмой и образуют систему постенных клеток. При этом типе развития антиподы отсутствуют, ЗМ полиполярен.

Renea-тип. Ядра после второго, третьего и четвертого делений всегда располагаются крестообразно, в результате образуется четырехполюсный

ЗМ с четырьмя группами ядер. Затем в каждой тетраде возникают клетки, напоминающие яйцевой аппарат, а оставшиеся ядра от каждой тетрады сливаются в центре, образуя тетраплоидное ($4n$) ядро центральной клетки. Как правило, яйцеклетка функционирует только в микропилярной группе клеток.

Drusa-тип. Ядра макроспор после мейоза располагаются так же, как и при *Fritillaria*-типе (1+3), но халазальные ядра не сливаются. Последующие два деления приводят к образованию шестнадцати ядер: четырех в микропилярной и двенадцати в халазальной. Яйцевой аппарат формируется из трех ядер микропилярной тетрады, а четвертое отходит к центру, превращаясь в верхнее полярное ядро. В халазальной части образуется 11 клеток антипод и нижнее полярное ядро. Центральное ядро диплоидное.

Plumbago-тип отличается тетраполярным расположением ядер и клеток. Характерная особенность его - расположение ядер после второго деления мейоза крест-накрест. Затем происходит только одно деление и образуются четыре пары ядер, дифференцирующихся следующим образом: одно ядро в микропилярной зоне становится ядром яйцеклетки, четыре ядра сливаются и дают ядро центральной клетки, три других сохраняют прежнее положение и вместе с окружающей их цитоплазмой образуют три постенные клетки. Эти клетки часто не сохраняются, в результате чего зрелый ЗМ имеет упрощенное строение и состоит только из яйцеклетки и тетраплоидного ядра центральной клетки ($4n$), образовавшегося от слияния четырех полярных ядер.

Adoxa-тип (ранее известен как *Lilium*-тип) наиболее близок к *Polygonum*-типу. ЗМ в процессе этого типа развития образуется в результате первого и второго делений мейоза и одного митоза (всего три деления) и имеет короткий онтогенез. В его формировании принимают участие все четыре ядра макроспор. Зрелый ЗМ двухполосный, восьмиядерный. После слияния полярных ядер образуется диплоидное центральное ядро.

Tulipa tetraphylla-тип характеризуется восьмиядерным ЗМ, образующимся в результате трех делений (два деления мейоза и один митоз). После второго деления ядра распределяются по схеме 3+1. Яйцевой аппарат состоит из пяти клеток, центральная клетка содержит два полярных ядра (центральное ядро диплоидно). В халазальном конце имеется одна антипода.

Eriostemones-тип очень сходен с предыдущим, отличаясь от него однополярностью, наличием семи клеток в яйцевом аппарате, присутствием одного полярного ядра и отсутствием антипод.

Чрезвычайное сходство в строении зародышевых мешков большинства покрытосеменных растений (*Polygonum*-тип) и всеобщность двойного оплодотворения считается неотразимым аргументом в пользу их монофилетического происхождения. Для решения этой проблемы осуществлялись поиски гомологий в структуре ЗМ и женского гаметофита голосеменных растений. Временным успехом пользовалась архегонияльная теория Порша (Porsch, 1907), рассматривавшая зародышевый мешок как два архегония и видевшая в случаях слияния одного из спермиев с брюшной канальцевой клеткой архегония голосеменных прообраз двойного оплодотворения. Эта теория потеряла под собой основание после открытия ди- и тетраспорических ЗМ. Однако в ней было рациональное зерно, касавшееся двойного оплодотворения.

Существует мнение, что ЗМ у покрытосеменных имеет свой независимый путь развития и представляет качественно новое явление, присущее только данной группе растений. Среди других групп высших растений (архегонияльные, голосеменные) он не встречается, поэтому установить преемственную связь между строением женского гаметофита голосеменных и ЗМ покрытосеменных не удастся.

Возражением против этой точки зрения является тот факт, что у всех семенных растений женский гаметофит развивается одинаковым способом - свободоядерным делением. У разных таксонов количество синхронных ядерных делений разное. Среди голосеменных наибольшее - у беззародышевыхосеменных, наименьшее - у некоторых хвойных и гнетовых. У голосеменных образуется 2048 ядер, у Вельвичии - 1024, у Гнетума - 512 и 256. У наиболее эволюционно продвинутых голосеменных растений женский гаметофит развивается вследствие минимального числа ядерных делений. Так у Гнетума тетраспорический гаметофит, содержащий 256 ядер, образуется за 8 делений ядра макроспоры. Моноспорический гаметофит покрытосеменных, содержащий 8 ядер, формируется за 3 деления (*Polygonum*-тип). Таким образом зародышевый мешок покрытосеменных растений есть результат общей тенденции в эволюции гаметофита высших растений, которая идет в сторону редукции, приводящей к уменьшению количества деления ядра макроспоры при образовании гаметофита. Проявлением эволюционной продвинутой некоторых таксонов покрытосеменных растений является и то обстоятельство, что у них выпадает стадия образования самой макроспоры (тетраспорические зародышевые мешки).

Эмбриологи склоняются к точке зрения, что ЗМ возник в результате сильного сокращения хода развития женского гаметофита. У голосеменных

развивающийся женский гаметофит переходит от ценотической (свободноядерной) фазы к клеткообразованию после 11 делений, у оболочкосеменных - после 8 или 9, у покрытосеменных - после 3 (моноспори-ческий тип), 2 (биспори-ческий) и 1 (тетраспори-ческий) деления. У оболочкосеменных архегоний не образуется (кроме Эфедры). У хвойных он крайне редуцирован, у многих перестает образовываться брюшная канальцевая клетка, от которой остается лишь ядро. У покрытосеменных дело до образования архегониев не доходит, а одна из равноценных клеток гаметофита берет на себя функцию яйцеклетки.

Все типы развития гаметофита подчиняются закономерностям ядерного деления. В этом смысле в зародышевом мешке нет ничего специфического, что можно было бы истолковать как унаследованную структуру, возникшую у единственного предка.

Таким образом, эволюция гаметофита высших растений (за исключением Мохообразных) направлена на его редукцию. Прежде всего редуцируется вегетативная часть, сильно развитая у равноспоровых растений. У разноспоровых и голосеменных растений в мужском гаметофите от вегетативной части остается проталлиальная клетка (клетки), которая полностью отсутствует у покрытосеменных. В женском гаметофите вегетативная часть многоклеточная, практически равна объему нуцеллуса, выполняет питательную функцию. У покрытосеменных от этой части остаются три клетки - антиподы.

Генеративная часть, представленная у равноспоровых растений нормально развитыми антеридиями и архегониями, редуцируется по-разному. Раньше редуцируется антеридий. У разноспоровых он представлен несколькими клетками, у голосеменных - одной антеридиальной клеткой и клеткой-ножкой, у покрытосеменных редуцируется до одной антеридиальной клетки. Нормально развитый архегоний есть у всех разноспоровых и голосеменных растений, не развивается лишь у оболочкосеменных (кроме Эфедры) и покрытосеменных. У последних от него остаются три клетки - синнергиды и яйцеклетка.

ГЛАВА V. ЭВОЛЮЦИЯ ЦИКЛОВ РАЗВИТИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Циклы развития Мохообразных

Все высшие растения обладают антитетическим типом цикла развития с гетероморфной сменой генераций. Отдел *Bryophyta* (Мохообразные), в отличие от всех других отделов высших растений, характеризуется господством в цикле развития гаметофита, являющегося чаще всего многолетним растением, выполняющим кроме генеративных функций (производство половых клеток и осуществление полового процесса) еще и вегетативные функции - всасывание и проведение растворов, фотосинтез и питание спорофита, вегетативное размножение. Второй особенностью этого отдела является то, что спорофит в течение всей жизни связан с гаметофитом и самостоятельно существовать не может. У всех остальных высших споровых растений спорофит также всегда возникает на гаметофите, но остается связанным с ним лишь на начальных этапах своего развития.

Все мхи обладают одинаковым типом цикла развития. Развитие начинается из споры, при прорастании которой вначале образуется протонема (преросток), которая является ранней стадией гаметофита. У печеночников и антоцеротовых протонема может состоять всего из 2-3 клеток, она у них эфемерна и почти выпадает из цикла развития и ее клетки, делясь, сразу же создает слоевище. У всех листостебельных мхов протонема представлена разветвленной зеленой нитью (или пластинкой), на которой развиваются группы клеток - почки, из которых вырастает листостебельное растение с ризоидами. У некоторых видов протонема не переходит во взрослую стадию и на ней возникают половые органы, прикрытые особыми листовидными выростами.

Таким образом, гаметофит у мхов может проходить ряд этапов развития и достигать сложного строения или оставаться на протонемной стадии. Но в любом случае после оплодотворения на нем возникает спорофит (спорогон). Гаметофит имеет более низкий уровень эволюционной организации, чем спорофит - на нем нет устьиц (даже у самых высокоорганизованных мхов), его проводящая система менее совершенна, чем у спорофита. Обе генерации способны к фотосинтезу. Специальными исследованиями установлено, что у некоторых мхов ножка и коробочка спорофита осуществляют фотосинтез, продуктивность которого больше, чем у гаметофита (например, у видов рода *Funaria*). Поэтому существующее мнение о том, что спорофит мхов полностью

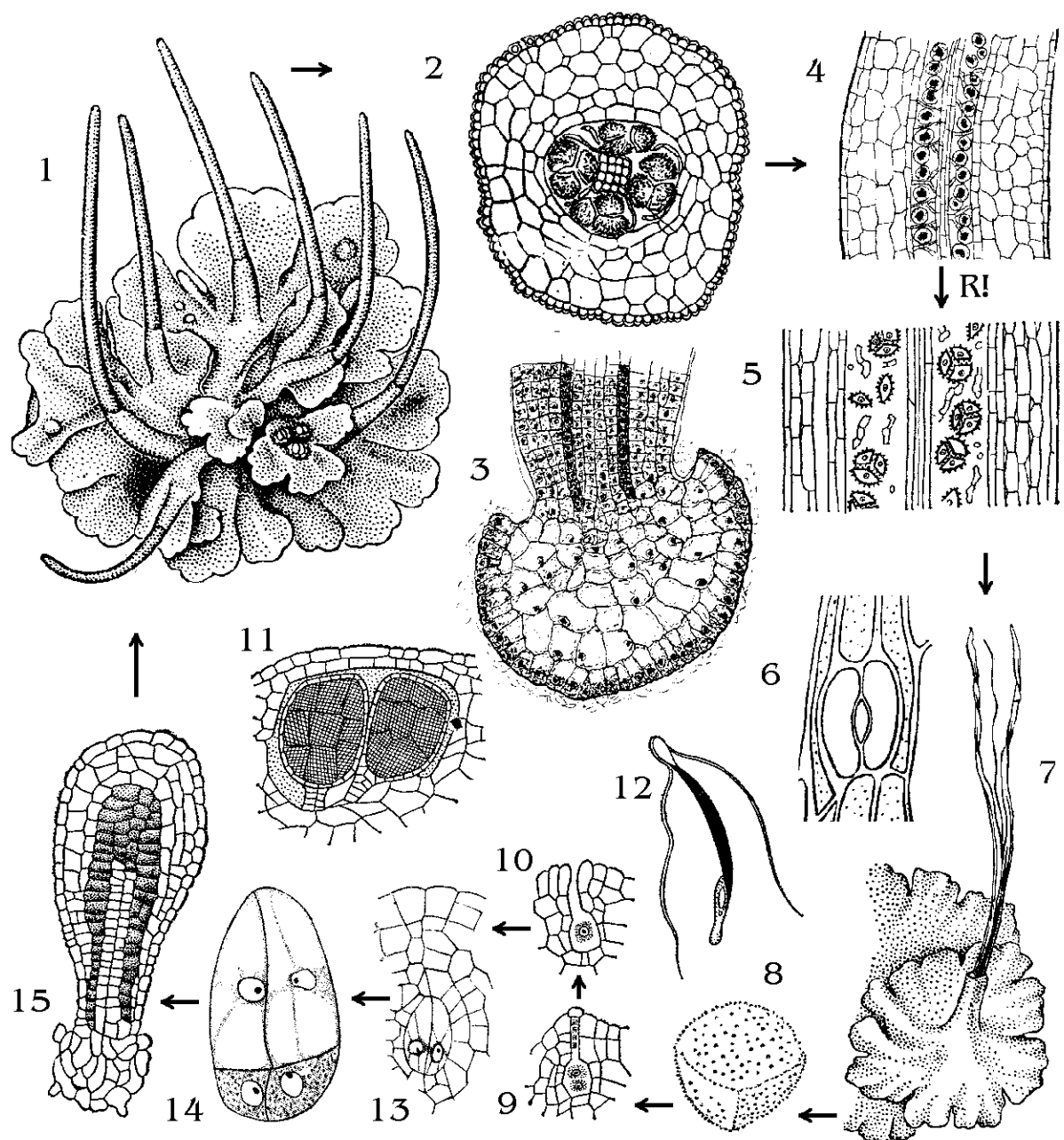


ТАБЛИЦА XXXVII. Цикл развития *Anthoceros laevis*: 1 - общий вид гаметофита со спорогонами, 2 - поперечный разрез спорогона в средней части, 3 - продольный разрез через гаусторию, 4 - продольный разрез спорогона в средней части, 5 - продольный разрез через спорогон в верхней части, 6 - замыкающие клетки устьица, 7 - часть слоевища гаметофита со вскрывшимся спорогоном, 8 - спора, 9 - продольный разрез через слоевище гаметофита с архегонием, 10 - оплодотворенная яйцеклетка в брюшке архегония, 11 - продольный разрез через слоевище с антеридиями, 12 - сперматозоид, 13 - первое деление зиготы, 14 - дифференциация зародыша на эпибазальную и гипобазальную части, 15 - продольный разрез молодого спорогона.

зависит от гаметофита и даже паразитирует на нем, не соответствует действительности. О паразитизме не может идти речи еще и потому, что между спорофитом и гаметофитом нет цитоплазматического контакта. Вода от проводящих клеток гаметофита поступает в пространство между так называемым чехлом и погруженной в него гаусторией. Стенки клеток чехла имеют лабиринтоподобное строение, что позволяет им накапливать значительное количество воды. Поступление воды в спорогон регулируется его транспирацией. Проводящие системы двух генераций не связаны между собой, поэтому гаустория спорофита не сосет воду из живых клеток гаметофита.

Представители класса Антоцеротовидных (*Anthocerotopsida*, табл. XXXVII) обладают признаками, которые ставят их в особое положение не только среди мохообразных, но и среди других высших споровых растений. Особенности цикла развития этой группы растений заключаются в простоте строения гаметофита и сложности строения спорофита, который у некоторых видов имеет способность к укоренению. Гаметофит состоит из недифференцированных клеток, по своему строению гораздо проще гаметофита печеночников. В клетках как гаметофита, так и спорофита находятся пластинчатые хроматофоры с пиреноидами, напоминающие хроматофоры водорослей. При развитии спорофита зигота делится на две клетки вертикальной перегородкой (у всех остальных мхов первая перегородка образуется горизонтально). Следующая перегородка проходит горизонтально и ближе к основанию зародыша, вследствие чего получаются две неравные части - верхняя (эпибазальная) и нижняя (гипобазальная). Затем в каждой части происходит образование вертикальных перегородок и зародыш на этой стадии состоит из 8 клеток. В верхней части происходит еще одно горизонтальное деление и она становится двухъярусной. Из верхнего яруса формируется коробочка путем дифференциации на амфитеций (наружный слой) и эндотеций (внутренний слой). Из амфитеция образуется стенка коробочки и археспориальная ткань, из эндотеция - колонка. Нижний ярус эпибазальной части преобразуется в меристематическую ткань. Гипобазальная часть зародыша превращается в ножку с гаусторией. Зрелый спорофит состоит из стенки, покрытой эпидермисом с устьицами, хлоренхимы, археспориальной ткани и колонки, а также стопы, погруженной в ткань гаметофита. Клетки меристематической ткани постоянно делятся, вследствие чего спорогон долгое время растет в длину, причем по мере роста происходит его формирование. В то время, как на вершине происходит раскрытие створок и высыпание

спор, в основании имеется еще совершенно недифференцированная часть, состоящая из эмбриональной ткани.

Таким образом, спорофит Антоцеротовидных обладает следующими особенностями:

1. В нем имеется дифференцированная меристема, обеспечивающая возможность длительного интеркалярного роста коробочки и стопы, т. е. всего спорофита.

2. Коробочка имеет сложное строение, ее ткани дифференцированы на покровную, ассимиляционную, археспориальную и зачаточную проводящую.

3. В эпидермисе растущей коробочки находятся устьица, имеющие замыкающие клетки, т. е. способные осуществлять транспирацию.

4. Спорофит обладает способностью к фотосинтезу.

5. Стопа имеет якоробразную форму и резко отчленена от тканей гаметофита. Пространство между стопой и гаметофитом заполнено слизью.

6. Спорофит способен к укоренению, что встречается у видов рода *Megaceros*. Обнаружено подобное явление и у *Anthoceros fusiformis*, растущего на тихоокеанском побережье Северной Америки, у которого спорофит достигает 16 см в высоту при очень маленьком гаметофите. Нижняя часть этого спорофита в центре имеет массивную стель и зеленую коровую фотосинтезирующую ткань, прилегающую к эпидермису. Осевая часть стели дифференцирована по типу сосудистых растений, она имеет проводящие ткани, морфологически сходные с протостелью риниофитов. Стопа клубневидно утолщена, а ее нижние клетки образуют длинные ризоидальные выросты, уходящие в почву. Таким образом, спорофит способен жить как независимое растение.

В цикле развития Печеночниковидных (*Marchantiopsida*) спорофит образуется двумя способами: «ярусным» и «квадратным». При ярусном типе зигота делится горизонтальной перегородкой на верхнюю и нижнюю клетки, которые в свою очередь также делятся горизонтальными перегородками. Получившийся таким образом молодой зародыш состоит из четырех клеток, расположенных друг над другом в четыре яруса. Затем в каждой клетке появляются вертикальные стенки, делящие каждый ярус на 4 клетки. Дальнейшее энергичное деление клеток в разных плоскостях приводит к появлению многоклеточного зародыша, имеющего характерную удлиненную, перетянутую посередине форму. Из верхней части развивается коробочка, из нижней - ножка с гаусторией. Коробочка сильно разрастается, в ней формируются споры и элатеры. По такому типу развивается спорофит у Сферокарпуса

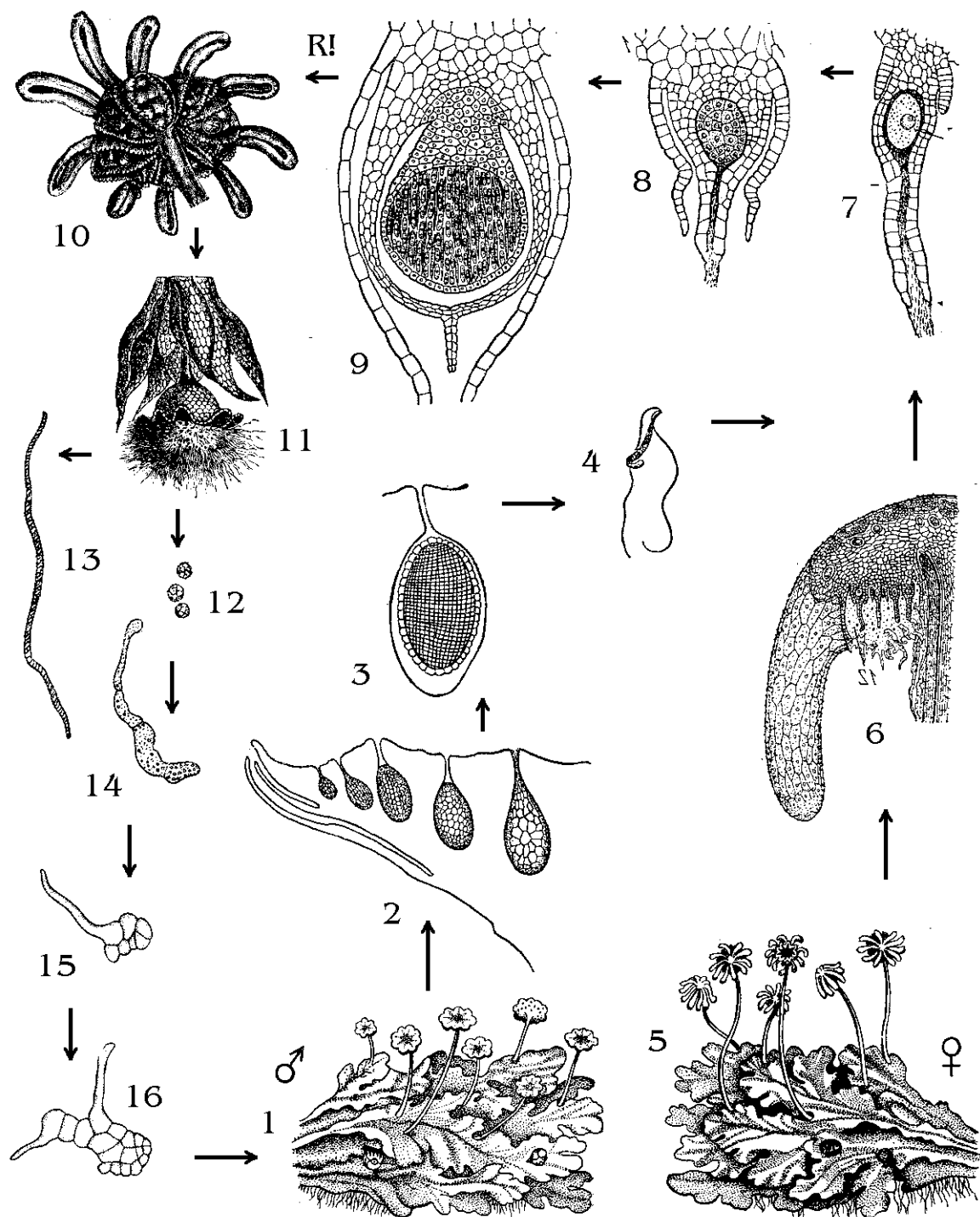


ТАБЛИЦА XXXVIII. Цикл развития *Marchantia polymorpha*: 1 - мужской гаметофит, 2 - разрез через верхнюю часть мужской подставки с антеридиями, 3 - антеридий, 4 - сперматозоид, 5 - женский гаметофит, 6 - разрез через верхнюю часть женской подставки с архегониями, 7 - архегоний, 8 - молодой спорогон, 9 - зрелый спорогон, 10 - подставка со зрелыми спорогонами, 11 - вскрывшийся спорогон и рассеивание спор, 12 - споры, 13 - элатера, 14 -16 - протонема.

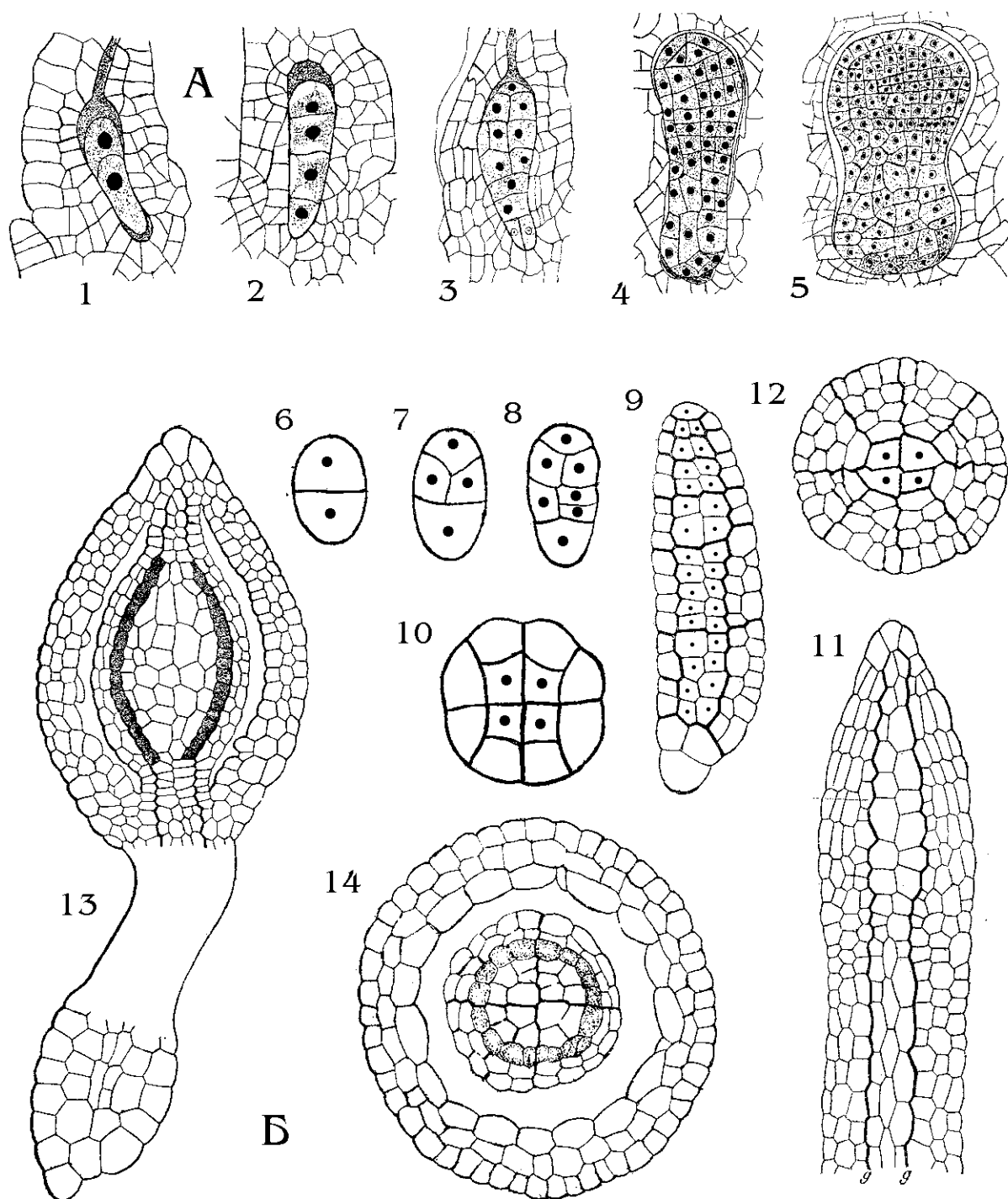


ТАБЛИЦА XXXIX. А - Эмбриональное развитие спорофита Печеночниковидных по ярусному типу: 1 - первое деление зиготы, 2 - образование яруса из 4 клеток, 3 - образование вертикальных стенок, 4 - образование перетяжки, 5 - дифференциация коробочки и гаустория. Б - Эмбриональное развитие спорофита Бриевых мхов: 6 -8 - начальные этапы деления зиготы, 9-10 - закладка амфитеция и эндотеция, 11-12 - рост амфитеция, 13-14 - продольный и поперечный разрезы через молодой спорофит с дифференцированным археспорием.

(*Sphaerocarpus terrestris*, табл. XXXIX, А; табл. XLI, В), однако у видов этого рода вместо элатер образуются питательные клетки.

По квадратному типу развивается спорофит у Маршанции (*Marchantia polymorpha*, табл. XXXVIII). Зигота сначала также делится горизонтальной перегородкой, затем каждая клетка дважды делится вертикальными перегородками и образуется сферический восьмиклеточный зародыш. Дальнейшее деление клеток идет в разных плоскостях и зародыш принимает форму шара (без перетяжки). Коробочка сильно разрастается, ножка растет сравнительно слабо. У некоторых видов печеночников (*Riccia*) ножки и гаустории вообще не образуются (у видов этого рода также не формируются и элатеры). Коробочка у всех печеночников не имеет колонки.

Зрелый спорофит покрыт защитным образованием - калиптрой, которая формируется из брюшной части стенки архегония. При созревании спор ножка сильно вытягивается за счет внезапного удлинения ее клеток и спорогон выносятся наружу, прорывая защитные покровы. Вскрытие коробочки происходит разными способами. У Маршанции верхняя часть отпадает в виде крышечки, оставшаяся урночка разрывается на неправильные части. У многих видов крышечки не образуется и коробочка раскрывается четырьмя правильными лопастями.

Листостебельные мхи, относящиеся к подклассу *Bryidae*, образуют спорофит следующим образом. Зигота делится поперечной перегородкой на две клетки, из которых нижняя долгое время остается без изменения, а затем формирует гаусториальную часть ножки. Верхняя делится несколько раз таким образом, что на вершине обособляется V-образная клетка, выполняющая функцию точки роста. Из нижних сегментов формируется ножка, из верхних - коробочка (табл. XXXIX, Б). При дальнейшей дифференциации образуются две ткани - периферическая амфитеций и центральная - эндотеций. Из амфитеция образуются стенка коробочки, стенка спорангия и зеленые нити, соединяющие стенку спорангия со стенкой коробочки, а также воздушная полость, окружающая спорангий. Из эндотеция формируется археспориальная ткань и колонка. Зрелый спорофит имеет приспособления для вскрытия (кольцо, крышечка) и распространения спор (перистом). Из споры вырастает нитчатая протонема (табл. XL).

У Сфагновых мхов (*Sphagnidae*) начальные стадии образования спорофита сходны с ярусным типом Печеночниковидных. После первого деления зиготы верхняя клетка делится горизонтальными перегородками, образуя 5-6 ярусов клеток. Затем каждая делится взаимно перпендикулярными стенками на 4. Следующим этапом является отделение

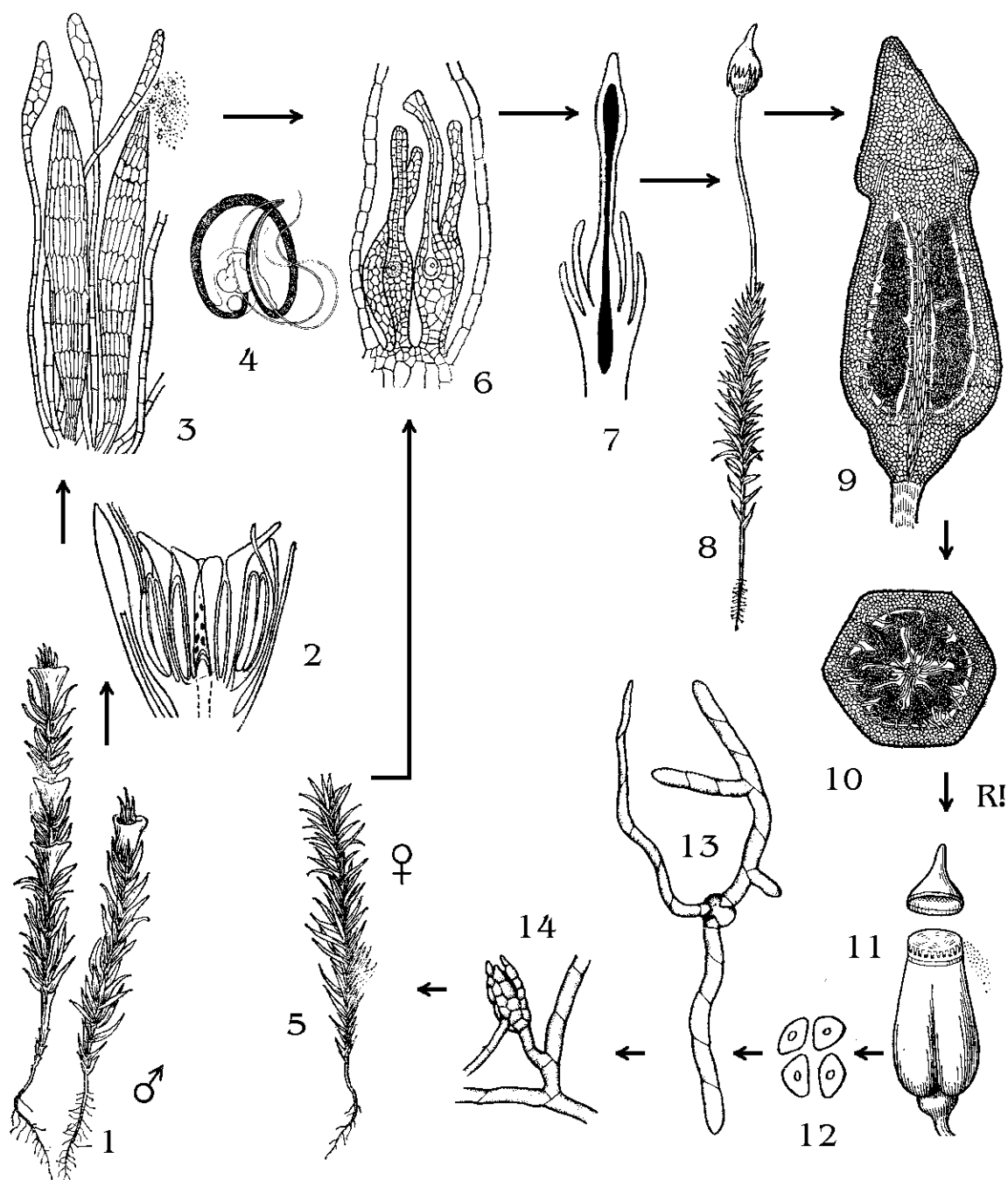


ТАБЛИЦА XL. Цикл развития *Polytrichum commune*: 1 - мужской гаметофит, 2 - верхушка мужского гаметофита, 3 - антеридии и парафизы, 4 - сперматозоид, 5 - женский гаметофит, 6 - архегонии с яйцеклетками, 7 - молодой спорогон, 8 - зрелый спорофит на гаметофите, 9 - продольный разрез через коробочку, 10 - поперечный разрез через коробочку, 11 - вскрывшаяся коробочка и высыпание спор, 12 - споры, 13 - протонема, 14 - почка.

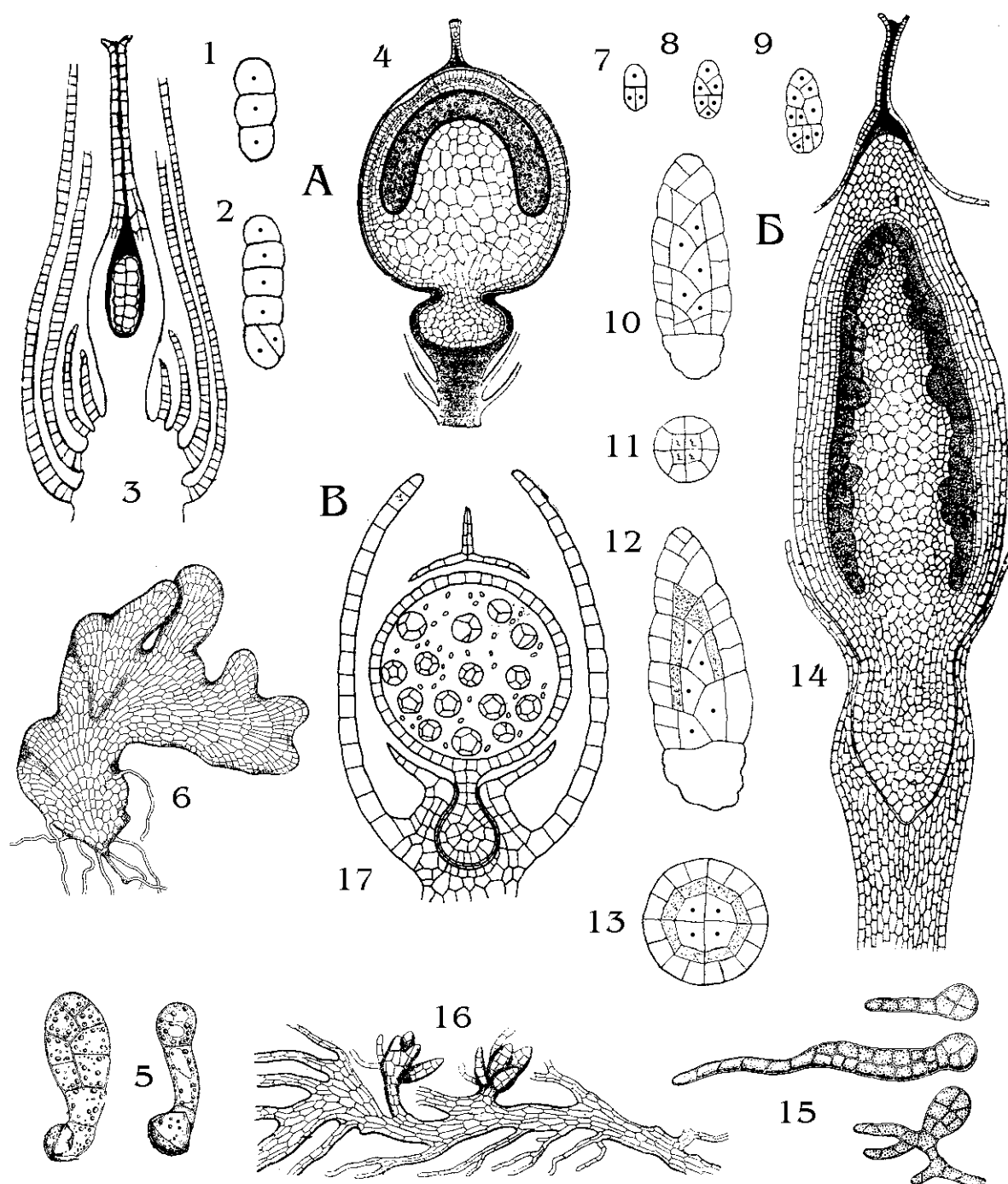


ТАБЛИЦА ХLI. А - Развитие спорофита и протонемы *Sphagnum cymbifolium*: 1-3 - первые стадии развития спорогония, 4 - продольный разрез молодого спорогония, 5 - прораствание споры, 6 - пластинчатая протонема. Б - Развитие спорогония и прораствание протонемы *Andreaea rupestris*: 7-9 - начальные этапы развития, 10-11 - обособление амфитеция и эндотеция, 12-13 - закладка спорогенной ткани, 14 - продольный разрез молодого спорогония, 15 - прораствание споры, 16 - пластинчатая протонема с почками. В - *Sphaerocarpus terrestris*: 17 - продольный разрез через молодой спорогоний.

внешнего слоя - амфитеция от внутреннего - эндотеция. Эндотеций образует только колонку, спорогенная же ткань, стенки спорангия и стенки коробочки - продукт дифференциации амфитеция. Колонка не доходит до вершины и сверху над ней имеется сводообразная полость, в которой помещается спорангий. В верхней части коробочки образуется круглая крышечка. Гаустория формируется из нижней клетки, которая делится без особого порядка. Спорофит располагается на ложной ножке, являющейся продолжением стебля гаметофита (табл. XLI, А). Протонема пластинчатая.

У Андрэевых мхов (*Andraeoidae*) спорофит развивается по типу Бриевых мхов. В нем также дифференцируются амфитеций, из которого образуется стенка коробочки, и эндотеций, формирующий колонку и археспориальную ткань. Спорофит сходен по строению со Сфагновыми мхами. Он также имеет колонку, не достигающую до вершины и располагается на ложной ножке. Ни крышечки, ни перистомы не образуется. Коробочка вскрывается четырьмя продольными трещинами (табл. XLI, Б). Протонема также пластинчатая.

Таким образом, Мохообразные являются дибионтами и с этой точки зрения эволюционно так же высоко организованы, как и семенные растения, с той лишь разницей, что у мхов спорофит развивается на гаметофите, а у семенных растений наоборот - гаметофит на спорофите. Морфологическая дифференциация гаметофита и спорофита шла разными путями и с разной скоростью. Спорофит более высоко организован, имеет устьица, разной степени сложности строение коробочек, а у многих видов в ножках спорофита имеется хорошо развитый осевой цилиндр с проводящими тканями, споры имеют такое же строение, как и у всех высших растений. Гаметофит же эволюционировал в сторону усложнения вегетативных функций и наивысшей степени развития достиг у листостебельных мхов, однако он не сформировал системы, обеспечивающей транспирацию, поэтому остался связанным с влажными местами обитания.

Редукция одной из генераций является основным направлением эволюции всех растений, как низших, так и высших. Эти процессы у водорослей привели к образованию дибионтов и даже пошли дальше до полной редукции одной из генераций. Особенность эволюции цикла развития Мохообразных заключается в том, что обе генерации - как спорофит, так и гаметофит, эволюционировали в сторону усложнения своей организации, в отличие от других высших растений, у которых спорофит эволюционирует в сторону усовершенствования, а гаметофит - в сторону редукции.

Циклы развития равноспоровых растений

Высшие равноспоровые растения с преобладанием в цикле развития спорофита в современной флоре представлены четырьмя таксонами: Псилотовидные (*Psilotopsida*), Плауновидные (*Lycopodiopsida*), Хвощевидные (*Equisetopsida*) и Папоротниковидные (*Polypodiopsida*). В эволюционном смысле они организованы ниже мхов, так как не образуют дибионтов и обе генерации ведут независимый образ жизни, но их адаптационные возможности для жизни в условиях суши значительно выше.

У наиболее древних таксонов равноспоровых растений в цикле развития имеется многолетний, обычно подземный гаметофит, имеющий микоризу, развивающийся за счет симбиотических отношений с грибами. Наиболее показательным в этом отношении являются Псилотовидные. Гаметофит Псилота (*Psilotum nudum*, табл. XLII, А) обоеполюс, похож на фрагменты корневища, содержит симбиотический гриб, а в некоторых случаях имеет проводящую ткань, способен к дихотомическому ветвлению. В условиях культуры (при хорошем питании с примесью ростовых веществ) гаметофит образует развитую проводящую систему с кольчатыми, лестничными и сетчатыми трахеидами. Спорофит не имеет ни корней, ни листьев, состоит из дихотомически ветвящейся надземной части с мелкими чешуевидными выростами и разветвленной подземной системой корневищ с многочисленными ризоидами. В наружных клетках коры корневищ присутствует эндомикоризный гриб из класса *Zygomycetes*. Проводящая система - протостель, в коре нет листовых прорывов. Первоначально спорофит прикреплен к гаметофиту стопой - структурой, абсорбирующей питательные вещества из гаметофита. Впоследствии он от нее отделяется, а стопа остается погруженной в гаметофит. У Тмезиптериса (*Tmesipteris tannensis*) молодой спорофит долго соединен с гаметофитом, представляет собой небольшое тельце, дихотомически разветвленное с обеих сторон, внешне очень похожее на гаметофит (табл. XLII, Б). Из верхней части формируется побег, из нижней - корневище.

Многолетние гаметофиты имеются в циклах развития и других древних таксонов. Так у Ужовника (*Ophioglossum vulgatum*) гаметофит живет 10-20 лет, обладая хорошо развитой верхушечной меристемой и также способен дихотомически ветвиться. У Гроздовника (*Botrychium lunaria*) гаметофит живет до 8 лет. Многолетние гаметофиты продолжают свою жизнедеятельность и после образования спорофита, известны случаи достижения спорофитом фертильного состояния без потери

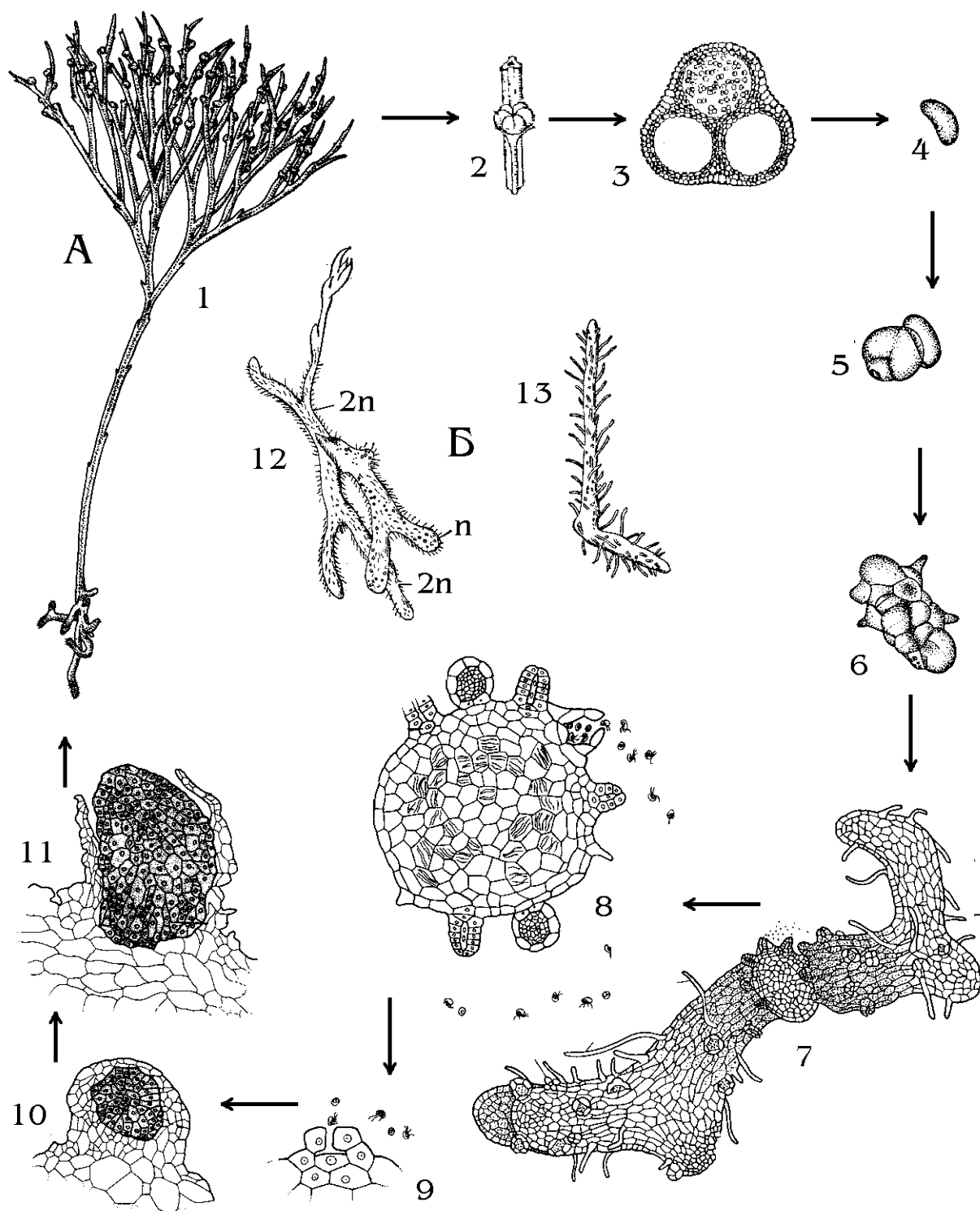


ТАБЛИЦА XLII. А. Цикл развития *Psilotum nudum*: 1 - внешний вид растения с корневищем, 2 - отдельный синангий, 3 - синангий в разрезе, 4 - спора, 5-6 - прорастание споры, 7 - гаметофит, 8 - гаметофит в разрезе и сперматозоиды, 9 - архегоний, 10 - зародыш на гаметофите, 11 - прорастающий спорофит. **Б** - *Tmesipteris tannense*: 12 - начальная стадия развития спорофита на гаметофите, 13 - молодой спорофит.

связи с гаметофитом. У Гроздовника вирджинского (*Botrychium virginianum*, табл. XLIII, А) не только молодые спорофиты в возрасте до 2 лет прикрепляются к гаметофиту, но также и фертильные, достигающие 8-летнего возраста и развивающиеся к этому времени от 3 до 6 собственных корней.

У равноспоровых плаунов различают 5 типов гаметофита (табл. XLIII, Б):

1. Selago-тип. Цилиндрический червеобразный заросток 5-10 мм длины, подземный. Верхняя часть может достигать поверхности земли и окрашиваться в зеленый цвет. Такой гаметофит развивается у Баранца обыкновенного (*Huperzia selago*).

2. Phlegmaria-тип. Нитчатый ветвистый заросток с утолщенной центральной частью, бесцветный, сапрофитный. Гаметангии располагаются на коротких боковых побегах. Встречается чаще всего у эпифитных видов (*Huperzia phlegmaria*).

3. Cernuum-тип. Редьковидный заросток, основная часть которого находится в почве. Гаметангии образуются на верхушке, выступающей над поверхностью субстрата (*Lycopodium inundatum*).

4. Clavatum-тип. Кубаревидный (ширококонический) заросток, подземный, полностью сапрофитный. Гаметангии располагаются на верхней плоской части (*Lycopodium clavatum*).

5. Complanatum-тип. Также полностью подземный и сапрофитный заросток со свекловидной нижней частью и сферической верхней, где образуются гаметангии (*Lycopodium complanatum*).

Все перечисленные типы гаметофитов после оплодотворения долго не отмирают и в течение нескольких лет питают молодые спорофиты. У Плауновидных развиваются два типа зародышей. У видов с подземными гаметофитами образуется эллипсовидная ножка, являющаяся гаусторией, всасывающей питательные вещества из гаметофита и передающей их собственно зародышу, состоящему из зародышевого стебля и листьев. У видов с наземными гаметофитами ножка развита слабо, а нижняя часть зародыша образует клубневидное тело - протокорм, от которого отходят ризоиды, а на верхней поверхности располагаются первичные листья - протофиллы. Протокорм также, как и гаметофит, живет в симбиозе с грибами. Затем на нем появляется почка, дающая начало облиственному побегу и придаточным корням. Таким образом, у плаунов в зародыше нет корня и их корневая система является первоначальнопридаточной.

Известны случаи преобладания гаметофита над спорофитом в цикле развития некоторых Папоротниковидных, например, у Анограммы

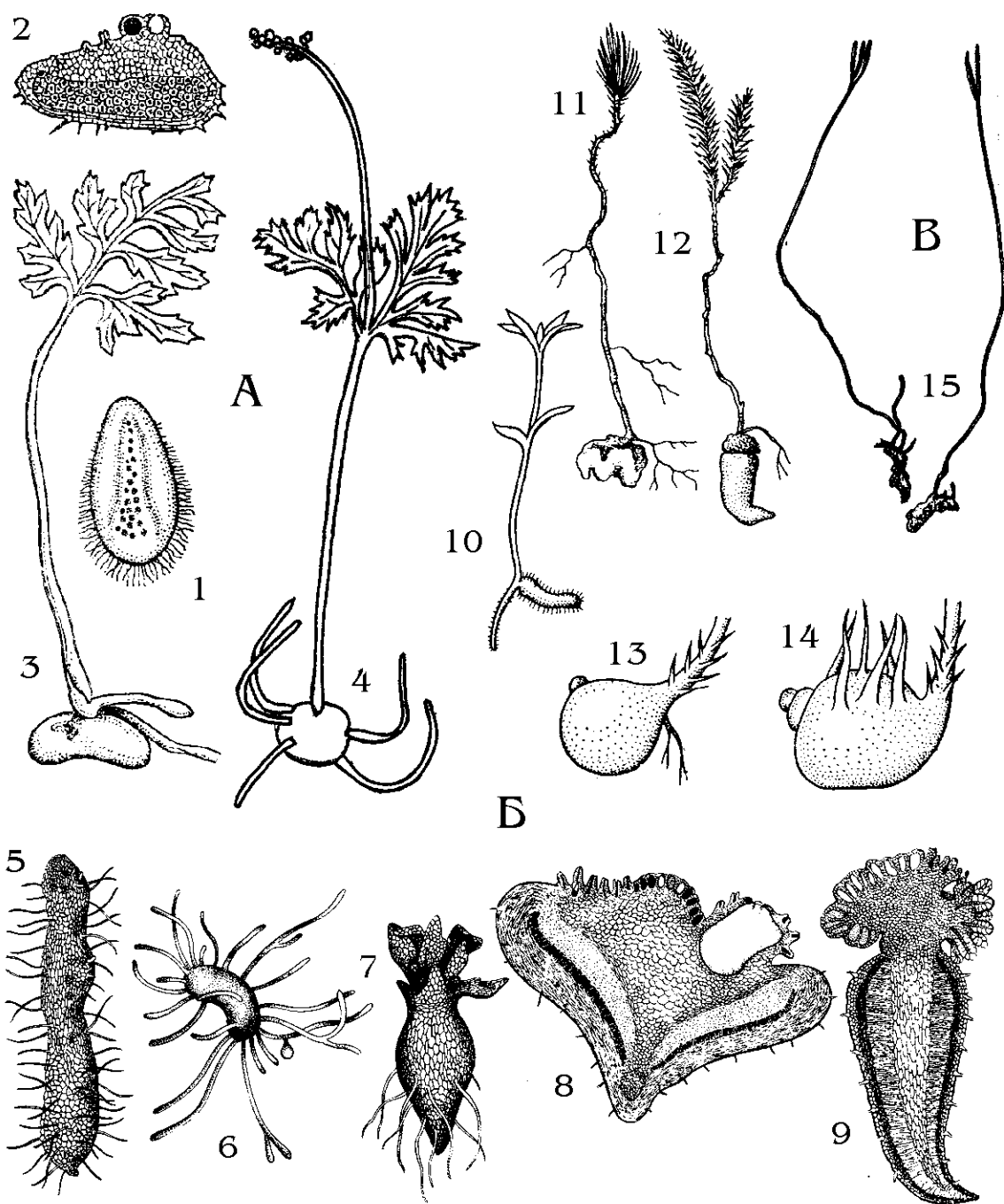


ТАБЛИЦА XLIII. : А. *Botrychium virginianum*: 1 - гаметофит, 2 - гаметофит в разрезе, 3 - молодой спорофит на гаметофите, 4 - фертильный спорофит на гаметофите. Б. Многолетние гаметофиты и проростки Плауновидных: 5 - *Selago*-тип, 6 - *Phlegmaria*-тип, 7 - *Cernuum*-тип, 8 - *Clavatum*-тип, 9 - *Complanatum*-тип, 10-12 - молодые спорофиты на гаметофитах *Huperzia selago*, *Lycorodium clavatum* и *Lycorodium complanatum*, 13 - зардыш с гаусторией, развивающийся на подземном гаметофите, 14 - зародыш с протокормом, развивающийся на наземном гаметофите. В. *Actinostachis macrofunda*: 15 - спорофиты, развивающиеся на гаметофитах.

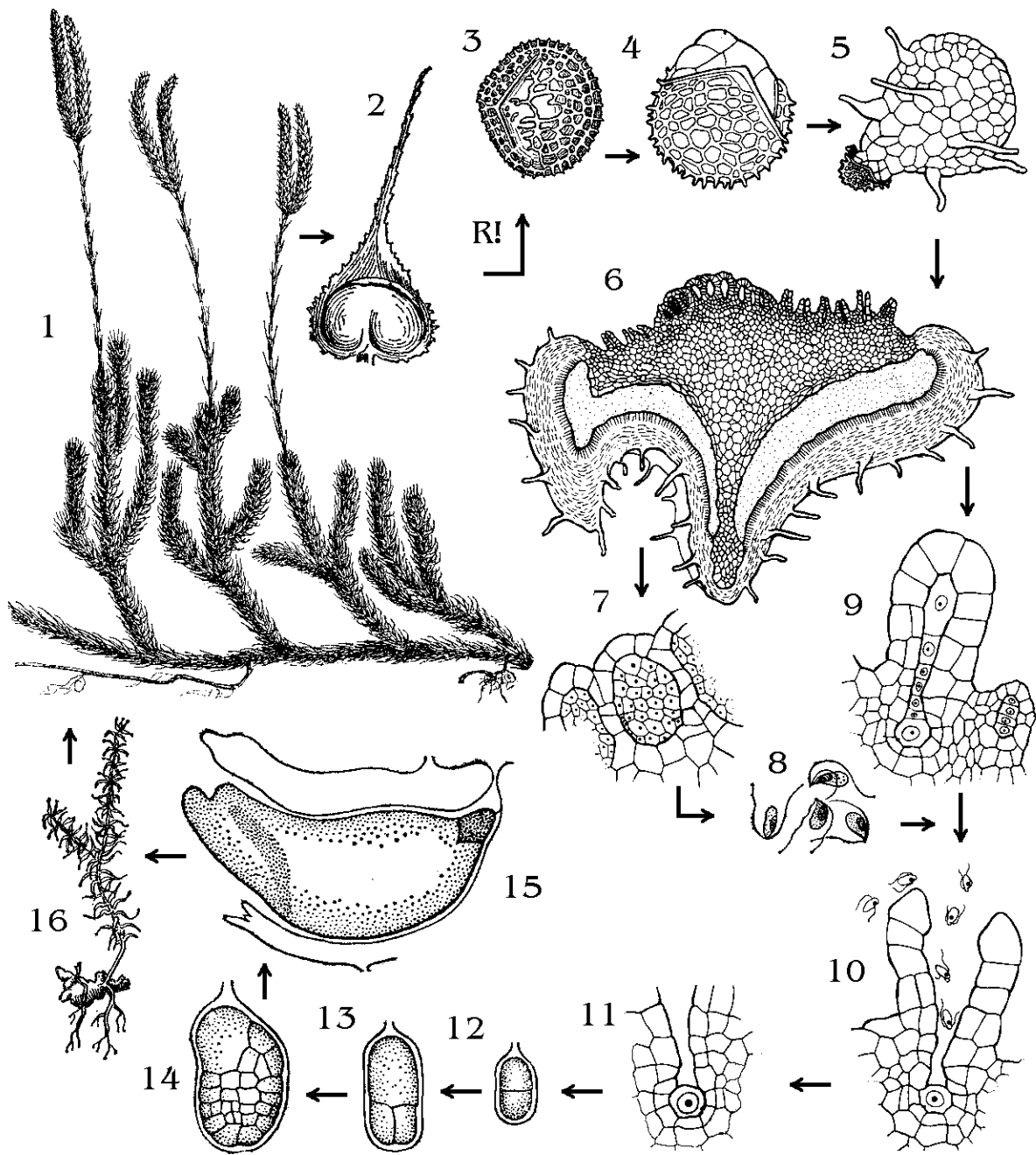


ТАБЛИЦА XLIV. Цикл развития *Lycopodium clavatum* с многолетним гаметофитом: 1 - спорофит, 2 - спорофилл со спорангием, 3 - спора, 4 - прорастающая спора, 5 - молодой гаметофит, 6 - зрелый гаметофит в разрезе, 7 - антеридий, 8 - сперматозоиды, 9 - архегоний, 10 - оплодотворение, 11 - зигота, 12 - первое деление зиготы, 13-14 - формирование зародыша и образование подвеска, 15 - зародыш с подвеском, протокормом и зародышевым стеблем, 16 - ювенильный спорофит на гаметофите.

тонколистной (*Anogramma leptophylla*). У этого папоротника спорофит представляет собой однолетнее растение, ежегодно полностью отмирающее, тогда как гаметофит является растением многолетним. У некоторых представителей семейства Схизейные (*Schizaeaceae*) маленький спорофит развивает на поверхности только один лист, имеющий в длину около 3 см и продолжительность его жизни мала по сравнению с многолетним гаметофитом. Такой спорофит образуется у Актиностахиса крупнобазального (*Actinostachys macrofunda*, табл. XLIII, В), прикрепленный к довольно большому гаметофиту.

У большинства современных равноспоровых Папоротниковидных и Хвощевидных в цикле развития имеется автотрофный, дорсивентральный (в отличие от радиально-симметричных подземных гаметофитов) гаметофит, развивающийся на поверхности субстрата. У Мараттиевых, Осмундовых и Глейхениевых гаметофиты мясистые, многолетние, от 2 до 5 см длины, продолговатые или сердцевидные, более старые на верхушке могут дихотомически ветвиться. Но наиболее распространенным среди папоротников является сердцевидный, плоский, нежный и недолговечный тип гаметофита. Он состоит из центральной более массивной части и периферической однослойной. Архегонии развиваются на нижней, утолщенной стороне гаметофита, антеридии - на периферической части нижней поверхности. У некоторых Гименофилловых гаметофит нитевидный (протонема) и похож на разветвленную водоросль.

Таким образом, в цикле развития равноспоровых растений две генерации существуют отдельно, но спорофит на ранних этапах развития всегда связан с гаметофитом, а у примитивных таксонов эта связь может быть более длительной, но в конечном итоге взрослый спорофит существует самостоятельно. Еще одной особенностью цикла развития равноспоровых растений является способность гаметофита к вегетативному размножению. Наиболее широко распространен способ размножения с помощью выводковых почек (гемм). Эти почки возникают не только на самих гаметофитах - надземных и подземных, но и на их ризоидах (например, у Псилотовидных). У Граммитисовых (*Giammitidaceae*) многолетняя протонема размножается вегетативно в течение всей жизни, при этом ее нить распадается на отдельные участки (как у водорослей), каждый из которых прорастает в новый гаметофит. Чаще же на нитевидных заростках развиваются почки, например, у многих представителей Гименофилловых и других семейств. Примитивной чертой цикла развития равноспоровых растений является то обстоятельство, что гаметофит в большинстве случаев обоеполый, формирующий и антеридии, и архегонии,

что предполагает самооплодотворение (табл. XLV). Исключение составляют Хвощевидные, у которых споры физиологически дифференцированы и прорастают в раздельнополые гаметофиты (табл. XLVI), но и у них в том случае, если не произошло оплодотворения, на женском гаметофите образуются антеридии, т.е. он тоже становится обоеполым.

Итак, у равноспоровых растений существует три типа цикла развития:

1. С многолетним обоеполым гаметофитом, продолжительное время связанным со спорофитом и питающим его в течение нескольких лет (Псилотовидные, Плауновидные, некоторые примитивные Папоротниковидные);
2. С эфемерным обоеполым гаметофитом, быстро отмирающим после образования спорофита (высокоорганизованные Папоротниковидные);
3. С эфемерным раздельнополым гаметофитом, женский гаметофит непродолжительное время связан со спорофитом (Хвощевидные).

Циклы развития разноспоровых растений

В современной флоре разноспоровые растения встречаются в отделах Плаунообразные (*Lycopodiophyta*) и Папоротникообразные (*Polypodiophyta*). Они продуцируют споры двух типов - микроспоры и макроспоры (мегаспоры). У этих растений половая дифференциация происходит уже на уровне мейоспор, поскольку при прорастании микроспоры образуется мужской гаметофит, а из макроспоры - женский. Гаметофиты всех разноспоровых растений сильно редуцированы и являются эндоспорическими, т.е. развиваются под оболочкой споры, не образуя свободноживущих заростков. Поэтому вегетативная часть гаметофитов сильно редуцирована, а на мужских гаметофитах редукции подверглась и генеративная часть. Развитие гаметофитов совершается очень быстро. Лишь у Селагинеллы (*Selaginella*) заростки живут несколько месяцев, у Полушниковидных (*Isoetopsida*) гаметофиты живут около двух недель, а у Марсилиеподобных (*Marsileales*) весь процесс роста и развития гаметофитов длится от 12 до 24 часов.

Наиболее примитивным типом цикла развития среди разноспоровых растений обладают представители рода Селагинелла (табл. XLVII). Эта примитивность выражается в длительном развитии и существовании женского гаметофита и в том, что на нем имеется достаточно развитая вегетативная часть - верхушка гаметофита выходит из-под оболочки споры, становится зеленой и выполняет функцию фотосинтеза, на ней имеются органы поглощения воды - ризоиды.

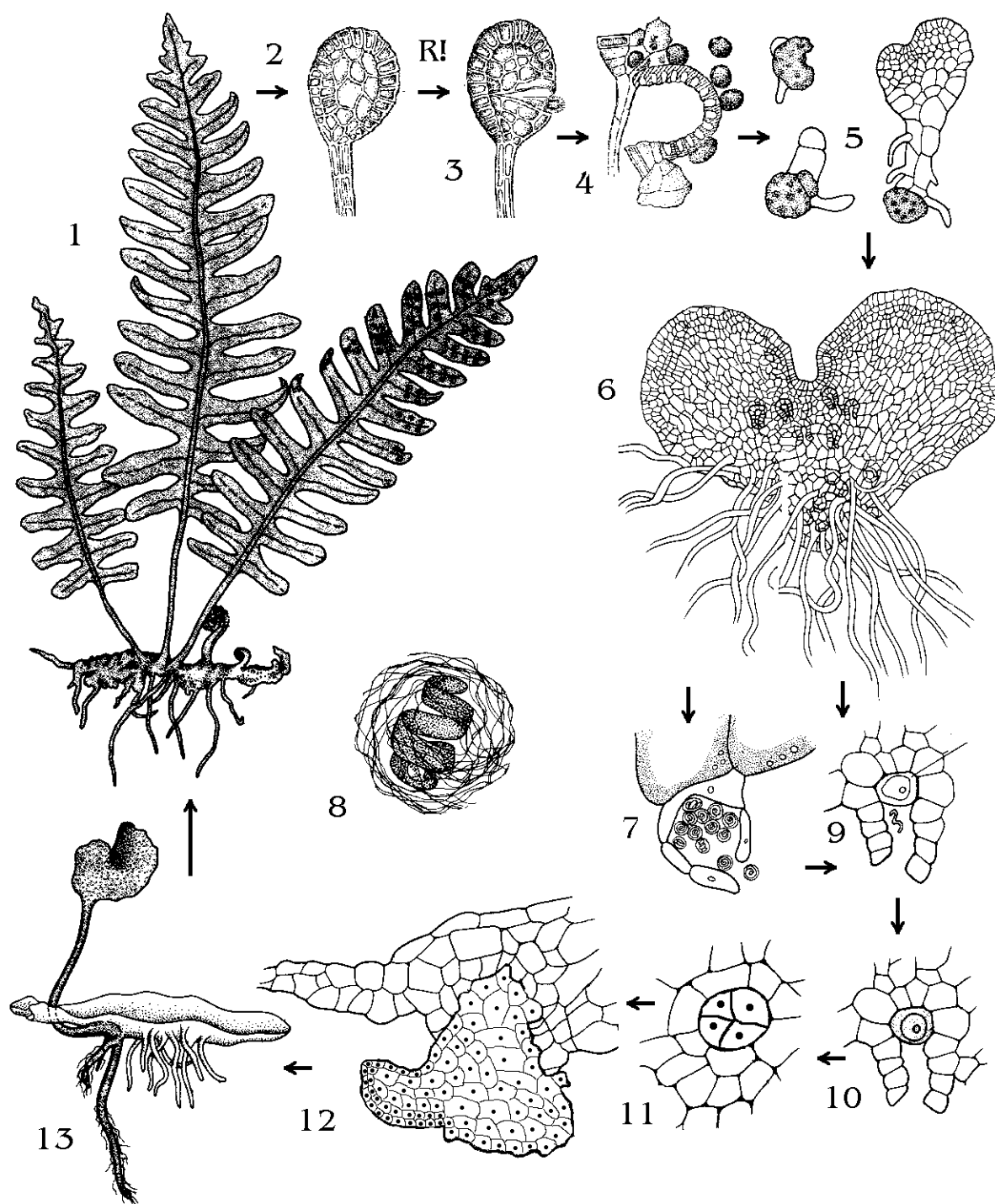


ТАБЛИЦА XLV. Цикл развития *Polypodium vulgare* с эфемерным гаметофитом: 1 - спорофит, 2 - молодой спорангий, 3 - спорангий с мейоспорами, 4 - вскрывшийся спорангий, 5 - прорастание споры, 6 - гаметофит, 7 - антеридий, 8 - сперматозоид, 9 - архегоний, 10 - зигота, 11 - начало образования зародыша, 12 - зародыш на гаметофите, 13 - молодой спорофит на гаметофите.

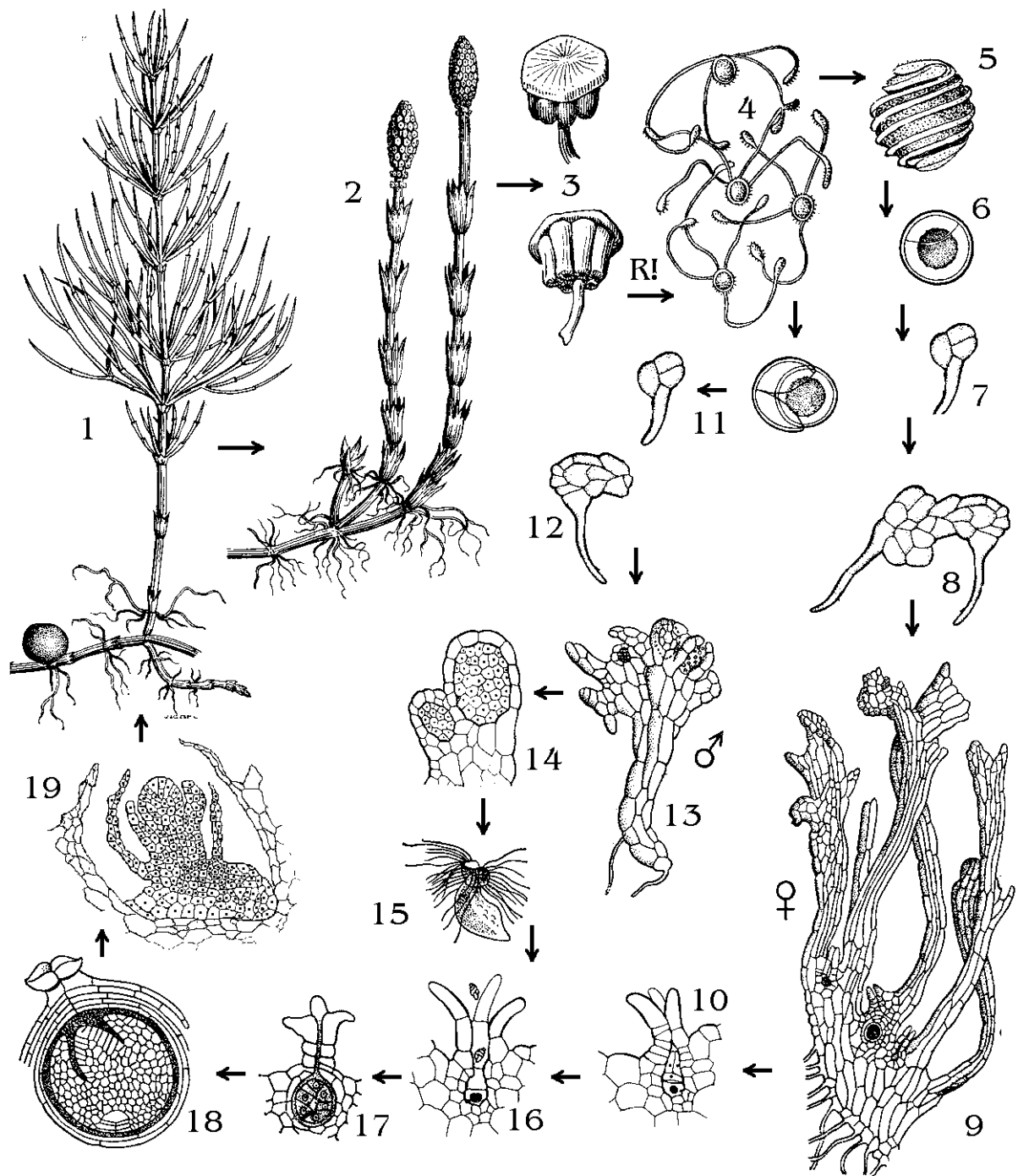


ТАБЛИЦА XLVI. Цикл развития *Equisetum arvense* с двумя раздельнополыми эфемерными гаметофитами: 1 - стерильный побег спорофита, 2 - спороносный побег спорофита, 3 - спорофиллы со спорангиями, 4 - споры с развернутыми элатерами, 5 - спора с завернутыми элатерами, 6-8 прорастание споры, 9 - женский гаметофит, 10 - архегоний, 11-12 - прорастание споры, 13 - мужской гаметофит, 14 - антеридий, 15 - сперматозоид, 16 - оплодотворение, 17 - первые деления зиготы, 18 - зародыш в брюшке архегония, 19 - развивающийся зародыш с зародышевым стеблем и листьями.

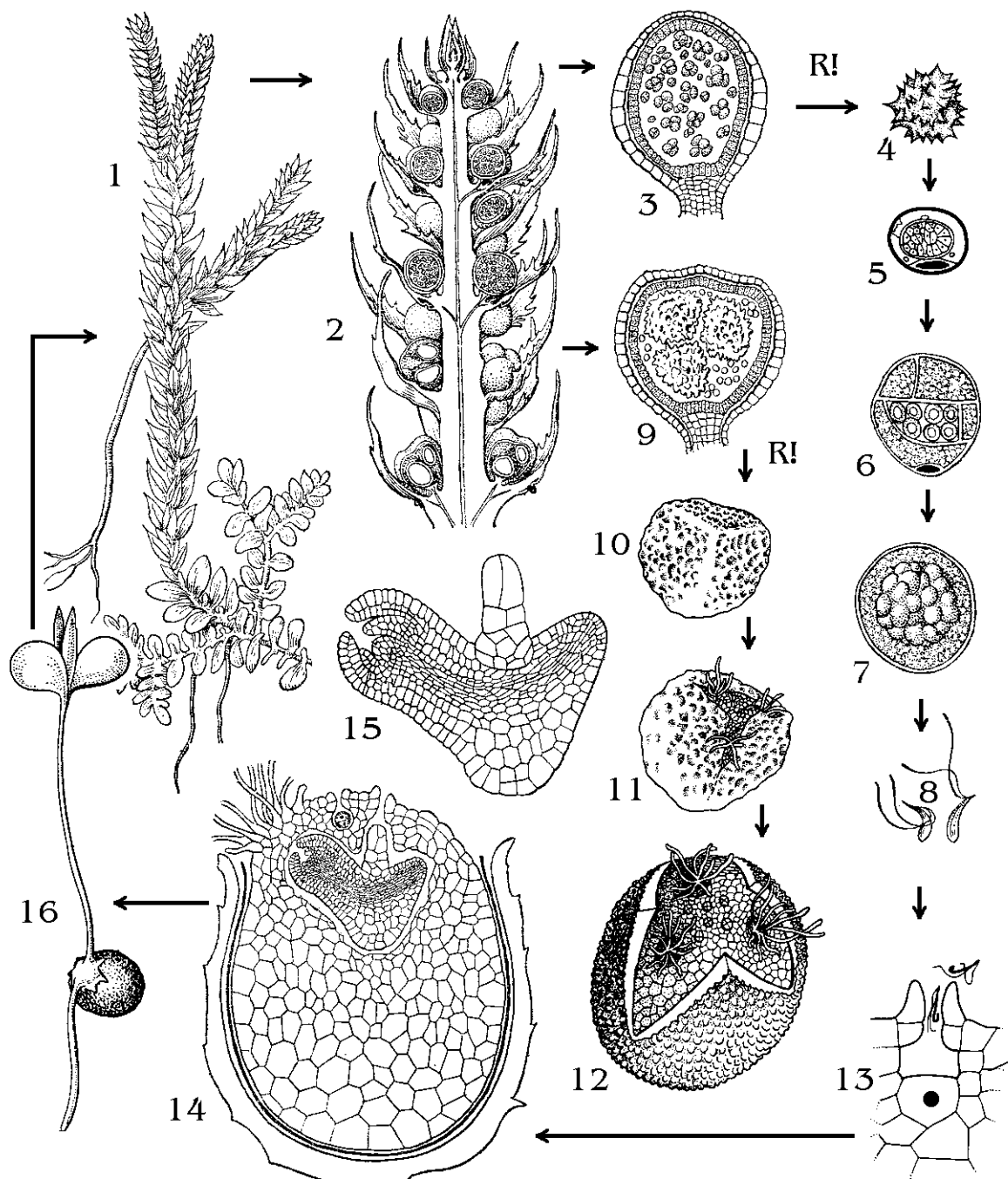


ТАБЛИЦА XLVII. Цикл развития *Selaginella helvetica*: 1 - спорофит со спороносными колосками, 2 - спороносный колосок в разрезе, 3 - микроспорангий в разрезе. 4 - микроспора, 5 - прорастание микроспоры, 6 - мужской гаметофит, представленный редуцированным антеридием и проталлиальной клеткой, 7 - образование сперматозоидов, 8 - сперматозоиды, 9 - макроспорангий в разрезе, 10-12 - прорастание макроспоры, 13 - оплодотворение, 14 - продольный разрез через женский гаметофиты с питательной тканью, зародышем и ризоидами, 15 - зародыш, 16 - молодой спорофит, прикрепленный к женскому гаметофиту.

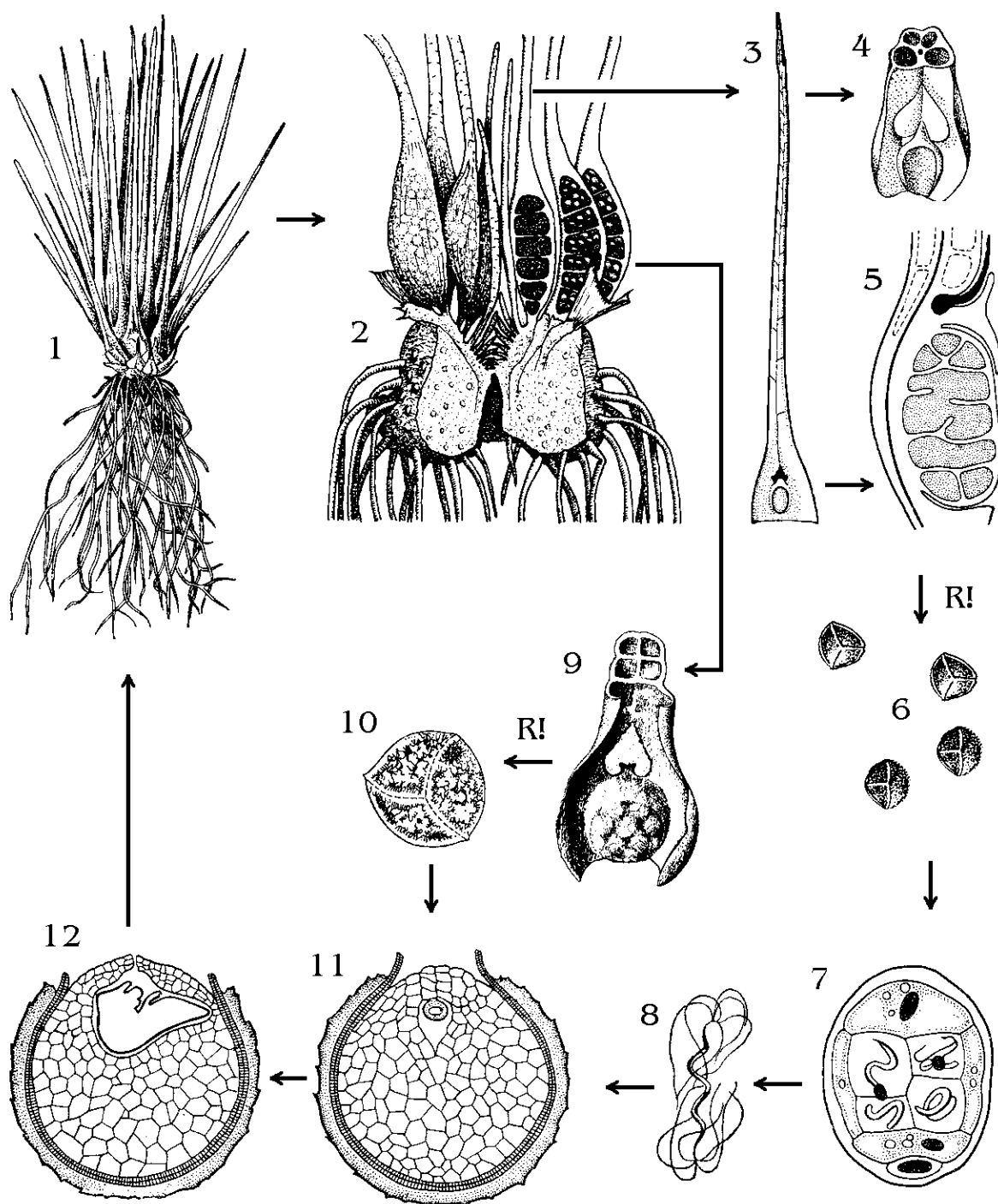


ТАБЛИЦА XLVIII. Цикл развития *Isoetes lacustris*: 1 - внешний вид спорофита, 2 - основание спорофита в разрезе: видны микро- и макроспорангии, 3 - микроспорофилл, 4 - основание микроспорофилла со спорангием и язычком, 5 - продольный разрез через основание микроспорофилла, 6 - микроспоры, 7 - мужской гаметофит, 8 - сперматозоид, 9 - основание макроспорофилла с язычком и макроспорангием, 10 - макроспора, 11 - женский гаметофит под оболочкой макроспоры и оплодотворение, 12 - развивающийся зародыш на женском гаметофите.

У видов рода Полушник (*Isoetes*) гаметофиты менее долговечны и более редуцированы: мужской образует всего 4 сперматозоида, а женский не способен к фотосинтезу и лишен ризоидов (табл. XLVIII).

Особый тип гаметофитов наблюдается в цикле развития Марсилии (*Marsilea quadrifolia*, табл. XLIX). Мужской гаметофит развивается также, как и у Селагинеллы, образуя в конечном итоге 12-16 сперматозоидов, плавающих в общей плазме. Прорастание макроспоры начинается в верхней части, где образуется сосочковидное вздутие, куда перемещается ядро. Остальная часть споры заполнена питательными веществами. Затем ядро делится и образуется перегородка, отделяющая образовавшуюся клетку от макроспоры. Из верхней клетки образуется маленький архегоний, состоящий из яйцеклетки, брюшной канальцевой клетки и одной шейковой клетки. Снаружи архегоний одет небольшим числом клеток стенки, он разрывает оболочку споры и выходит на поверхность. Полное развитие гаметофита проходит в течение суток. Таким образом, женский гаметофит Марсилии является самым редуцированным среди разноспоровых растений, его вегетативная часть представлена всего одной клеткой с запасом питательных веществ. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш за счет питательных веществ вегетативной клетки, он быстро укореняется, образует первичный побег и начинает питаться самостоятельно.

Развитие гаметофитов под оболочками спор имело большое эволюционное значение. Гаплоидная фаза оказалась хорошо защищенной, а упрощение вегетативных функций привело к ускоренному развитию гаметофита. Произошла не просто редукция гаметофитов, а высокая степень их специализации. Следствием этого явилось развитие зародыша на женском гаметофите, окруженном оболочками макроспоры. Зародыш на первых порах получает питательные вещества от женского гаметофита и защищен от прямых влияний окружающей среды, он укореняется только достигнув способности к самостоятельной жизни.

Циклы развития семенных растений

У разноспоровых растений молодой зародыш почти до своего полного развития окружен оболочкой макроспоры и питается тканью женского гаметофита, то есть имеется структура, подобная семени. Но семя принципиально отличается от этой структуры. Оно является результатом особой перестройки макроспорангия и включает внутри себя зародыш

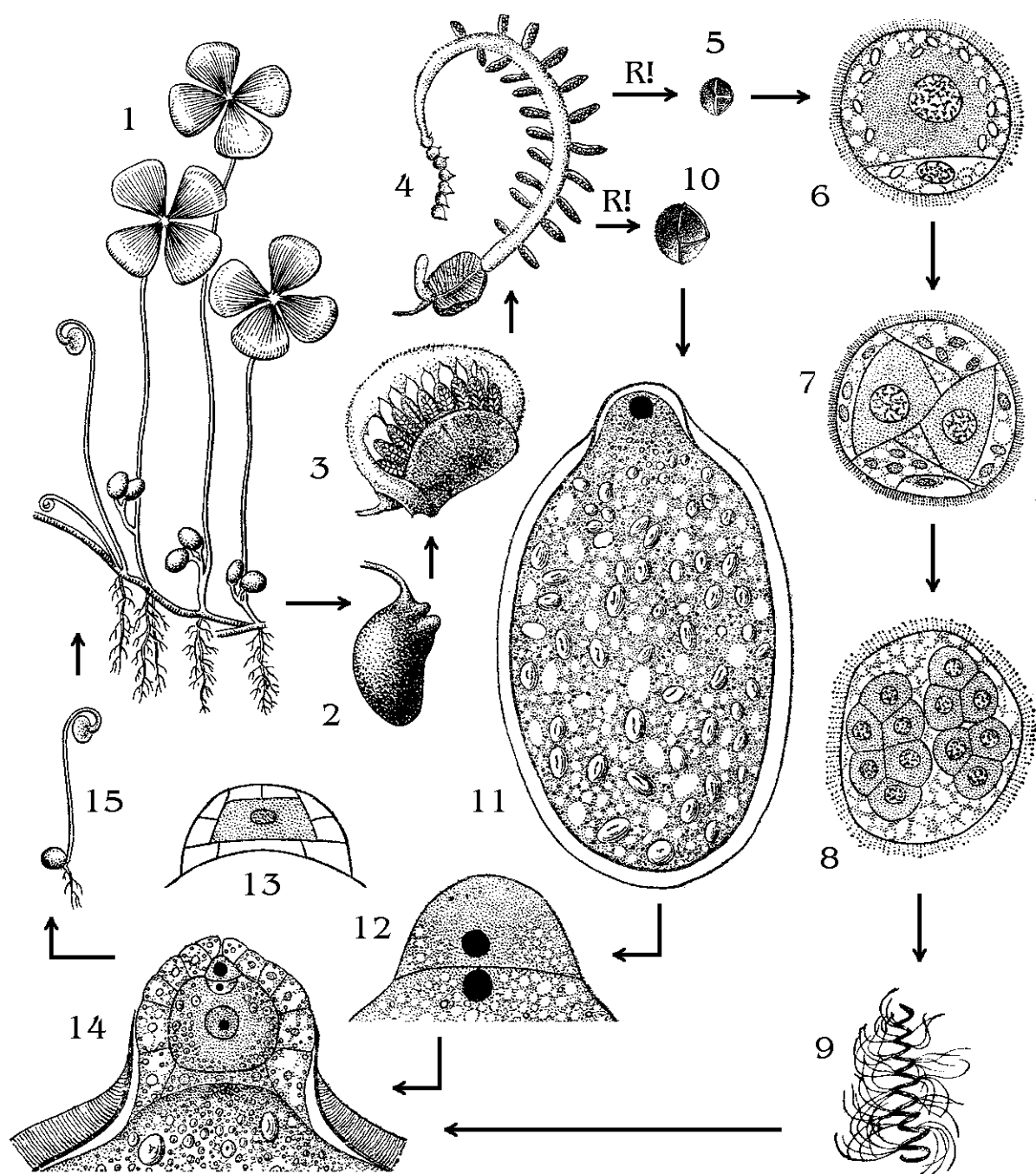


ТАБЛИЦА XLIX. Цикл развития *Marsilea quadrifolia*: 1 - внешний вид спорофита, 2 - спорокарпий, 3 - вскрывшийся спорокарпий, видны сорусы, 4 - развернутое хрящевидное тело с сорусами, 5 - микроспора, 6-8 - развитие мужского гаметофита, 9 - сперматозоид, 10 - макроспора, 11 - начальный этап развития макроспоры, 12 - отделение верхней архегониальной клетки, 13 - схема формирования архегония, 14 - верхняя часть женского гаметофита с архегонием, 15 - проросток на женском гаметофите.

спорофита и запас питательных веществ. Эта перестройка выразилась в образовании покровов макроспорангия (семяпочки), превращающихся в семенную кожуру.

Все семенные растения также являются разнospоровыми и проходят такой же цикл смены генераций. Наиболее примитивным типом цикла развития среди семенных растений обладают беззародышевосеменные растения, к которым в современной флоре относятся представители классов Гинкговидные (*Ginkgopsida*) и Саговниковидные (*Cycadopsida*) (табл. L). У них семя созревает до оплодотворения и в развитом семени есть эндосперм, образованный гаплоидной тканью женского гаметофита, но нет дифференцированного зародыша. Опыление и половой процесс происходит после полного созревания семени, и хотя процесс оплодотворения полностью избавлен от наличия свободной воды, признаки этой былой зависимости еще сохранились. Это мужские гаметы - сперматозоиды, имеющие жгутики и способные к активному движению. Они движутся в жидкости, наполняющей пыльцевую камеру, на дне которой выступают шейки архегониев. Каждый мужской гаметофит образует обычно 2 сперматозоида, но у Микроцикаса (*Microcycas*) их количество может достигать 16-22. Пыльцевая трубка мужского гаметофита выполняет питательную функцию. Она превращается в гаусторий, внедряющийся в нуцеллус семяпочки и поглощающий питательные вещества, идущие на развитие мужского гаметофита. Семя не имеет периода покоя, зародыш развивается непрерывно от оплодотворения до прорастания.

Более совершенный тип цикла развития имеют Сосновидные (*Pinopsida*), у которых мужские гаметы без жгутиков - спермии и пыльцевая трубка выполняет функцию их доставки к яйцеклетке (табл. LI). Семя начинает развиваться после оплодотворения и имеет период покоя. Эндосперм семени также образован гаплоидной тканью женского гаметофита.

Наиболее высокоорганизованным среди голосеменных растений является цикл развития у оболочкосеменных (табл. LII). Признаками высокой организации служит особое строение семяпочки. Она покрыта двойным интегументом и имеет микропилярную трубку, образованную вытянутой верхней частью внутреннего интегумента. Эта трубка выполняет функцию улавливания пыльцы (то есть функцию, аналогичную столбику и рыльцу покрытосеменных растений). Кроме того, у Вельвичиеподобных (*Welwitschiales*) и Гнетоподобных (*Gnetales*) женский гаметофит не имеет архегониев и носит название «зародышевый мешок». При образовании эндосперма происходит произвольное слияние

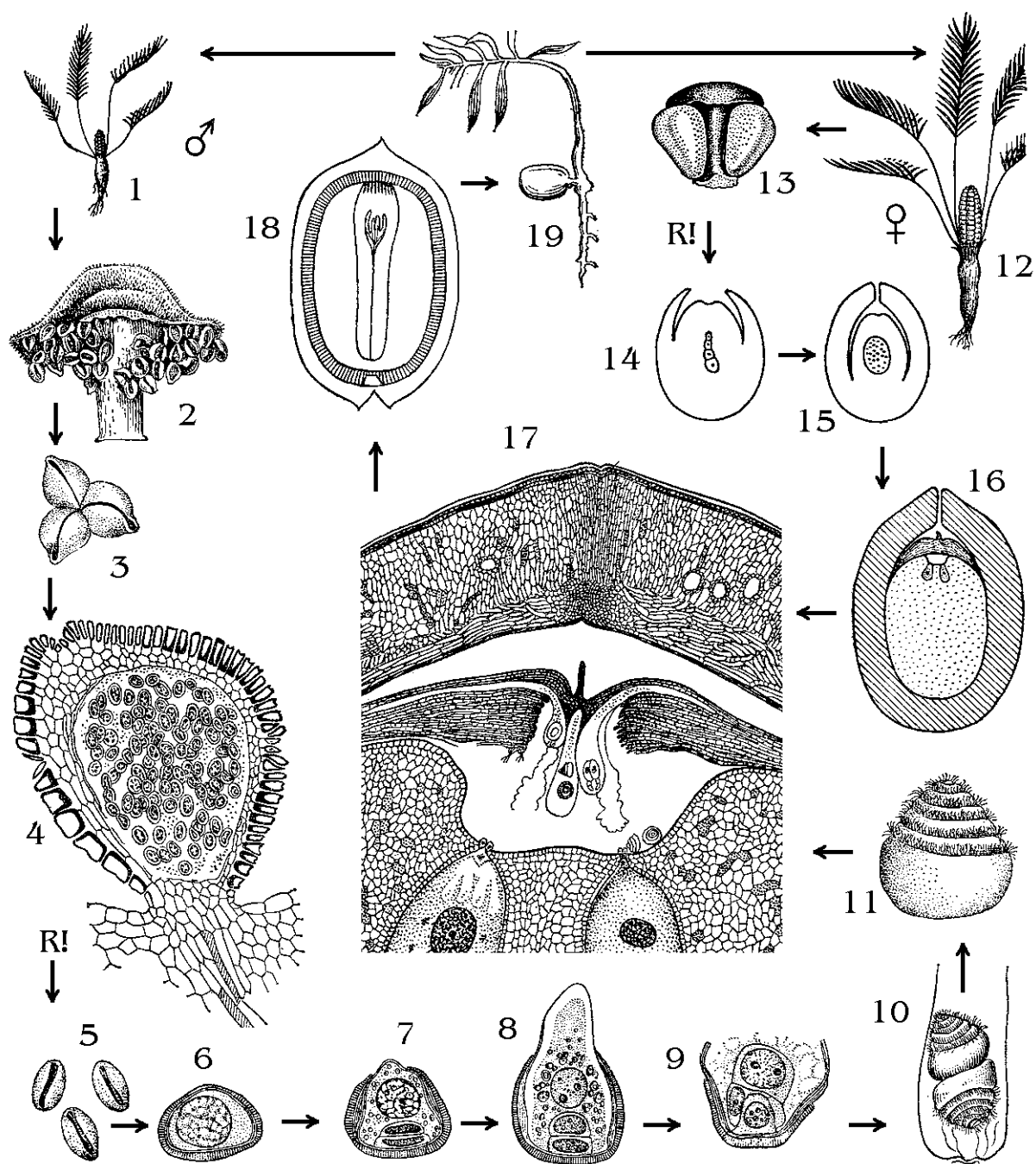


ТАБЛИЦА L. Цикл развития *Zamia floridana*: 1 - мужской спорофит, 2 - микроспорофилл, 3 - микросинангий, 4 - разрез через микроспорангий, 5 - микроспоры, 6-10 - развитие мужского гаметофита, 11 - сперматозоид, 12 - женский спорофит, 13 - макроспорофилл с семяпочками, 14 - образование макроспоры, 15 - начало развития женского гаметофита на стадии свободоядерного деления, 16 - зрелый женский гаметофит с архегониями, 17 - выход сперматозоидов в пыльцевую камеру и оплодотворение, 18 - семя с зародышем и эндоспермом, 19 - проросток.

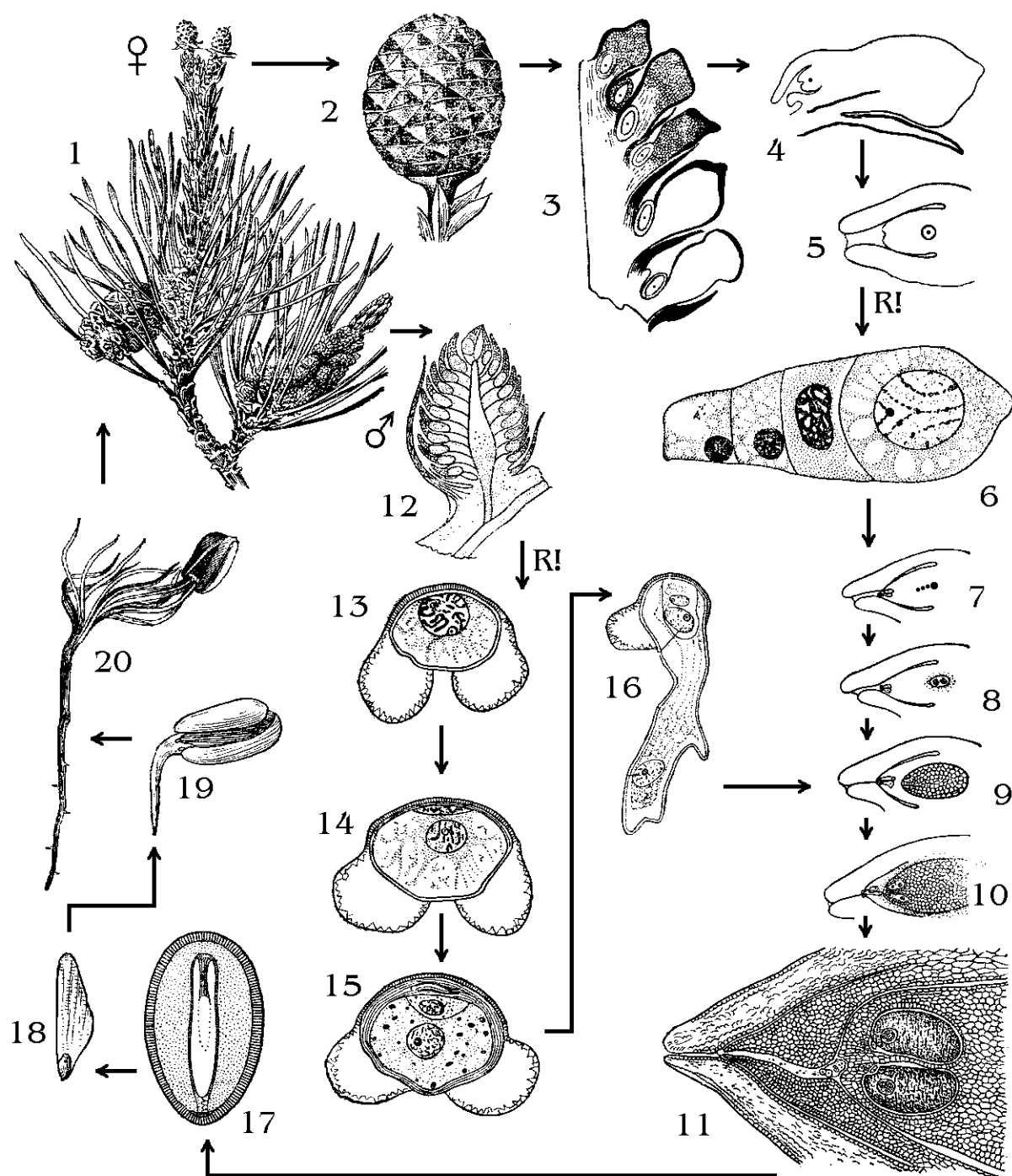


ТАБЛИЦА LI. Цикл развития *Pinus sylvestris*: 1 - часть побега с женскими и мужскими шишками, 2 - женская шишка, 3 - продольный разрез через женскую шишку, 4 - продольный разрез через семяпочку, семенную и кроющую чешую, 5 - археспориальная клетка в нуцеллусе, 6-7 - мейоз и образование макроспоры, 8-10 - образование женского гаметофита, 11 - оплодотворение, 12 - мужская шишка в разрезе, 13 - микроспора, 14-15 - прорастание микроспоры и образование мужского гаметофита, 16 - образование пыльцевой трубки, 17 - семя в разрезе с зародышем, эндоспермом и семенной кожурой, 18 - семя с крылом, 19-20 - прорастание семени и образование проростка.

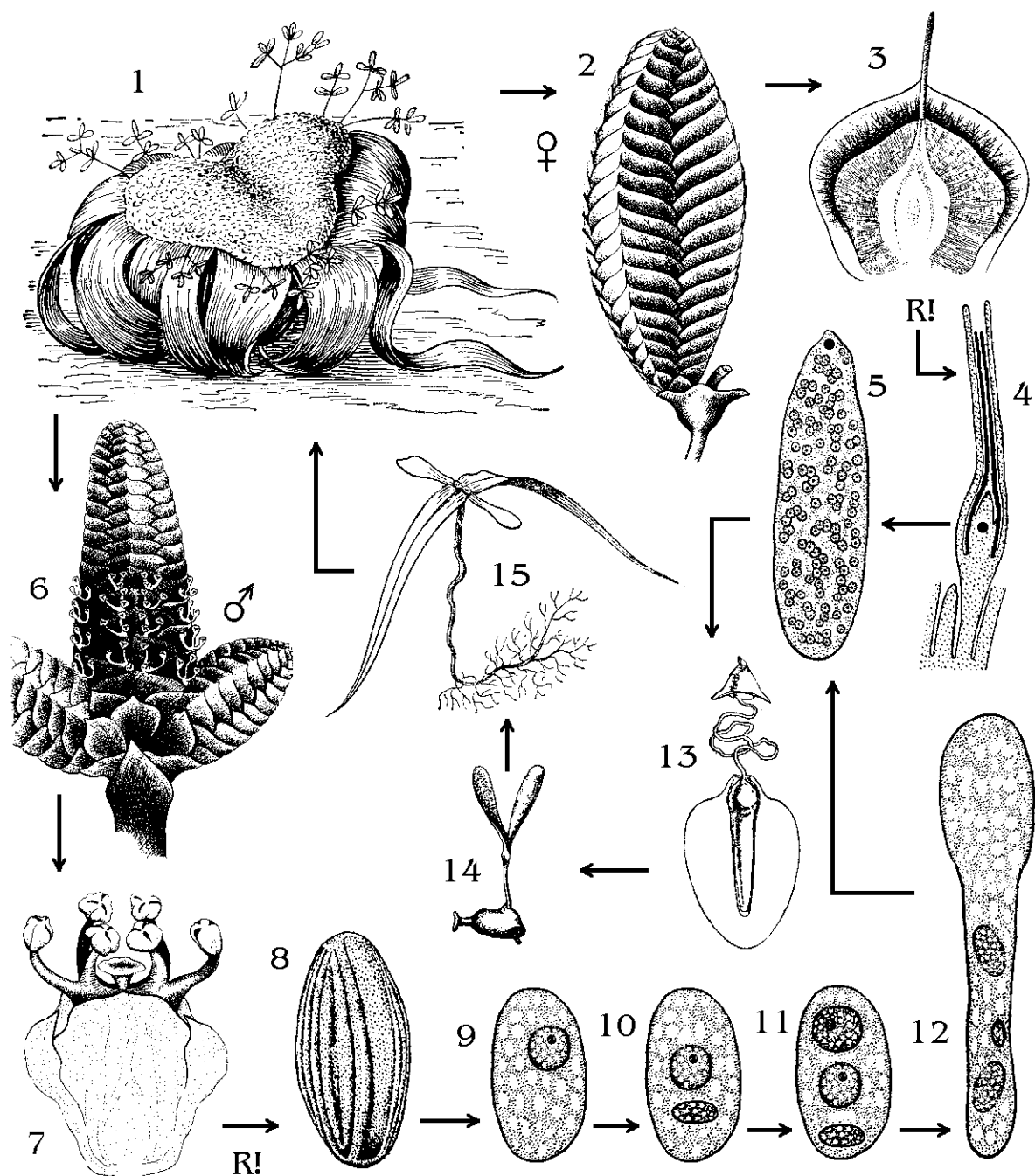


ТАБЛИЦА ЛП. Цикл развития *Welwitschia mirabilis*: 1 - внешний вид, 2 - собрание мегастробил, 3 - мегастробил с семяпочкой, 4 - продольный разрез семяпочки, 5 - зародышевый мешок с обособившейся яйцеклеткой, 6 - собрание микростробил, 7 - микростробил, 8 - микроспора, 9 - микроспора перед прорастанием, 10 - отчленение проталлиального ядра, 11 - мужской гаметофит с проталлиальным, вегетативным и генеративным ядрами, 12 - мужской гаметофит с пыльцевой трубкой, 13 - зародыш в эндосперме с подвеском, 14 - проросток с двумя семядолями, 14 - молодое растение.

ядер женского гаметофита, поэтому питательная ткань разноплоидна. При созревании семени внешний интегумент и кроющие листья срываются, образуя сочную структуру - «ягоду», способствующую распространению семян.

Таким образом, при усложнении циклов развития у голосеменных растений в эволюции мужского гаметофита появляется новая клетка, из которой возникает пыльцевая трубка. У примитивных таксонов она является гаусторием, выполняющим питательную функцию, у более высокоорганизованных - сифоном, проводящим мужские половые клетки, утратившие жгутики, к яйцеклеткам. Пыльцевая трубка является крупнейшим эволюционным новообразованием (ароморфозом), позволившим освободить половой процесс от присутствия свободной воды.

Также эволюционные изменения коснулись и макроспорангиев, внутри которых развивается женский гаметофит с архегониями. В семязпочке собственно спорангием является нуцеллус, но микроспоры улавливает интегумент, являющийся новообразованием, на верхушке которого имеется пыльцевход (микропиле), выделяющий каплю жидкости, улавливающей пыльцу. По этому проходу пыльцевая трубка доставляет к архегониям мужские половые клетки.

С появлением пыльцевой трубки и интегумента с микропиле развитие гаметофитов и сам половой процесс начали протекать в закрытом виде, ни одна гаплоидная клетка мужских и женских гаметофитов с внешней средой не сообщается. Именно эти две структуры создали условия для появления семени. Также не сообщается с внешней средой до полного своего развития и зародыш спорофита.

Покрытосеменные растения обладают наиболее высокоорганизованным типом цикла развития (табл. LIII). У них не только все гаплоидные клетки изолированы от внешней среды, но и сама семязпочка развивается под защитой стенок завязи. Она не участвует в процессе улавливания микроспоры, эту функцию выполняют столбик и рыльце. Мужские и женские гаметофиты наиболее редуцированы, развиваются минимальным количеством делений ядра споры: мужской образуется в результате 1 деления, женский - 2-3. Эндосперм семени формируется не из ткани женского гаметофита, а в результате полового процесса и в большинстве случаев триплоидный. Кроме того, у покрытосеменных растений более совершенны процессы опыления, в котором участвуют покровы цветка, и распространения семян, которое осуществляется благодаря появлению новообразования - околоплодника, формирующего вместе с семенами плод.

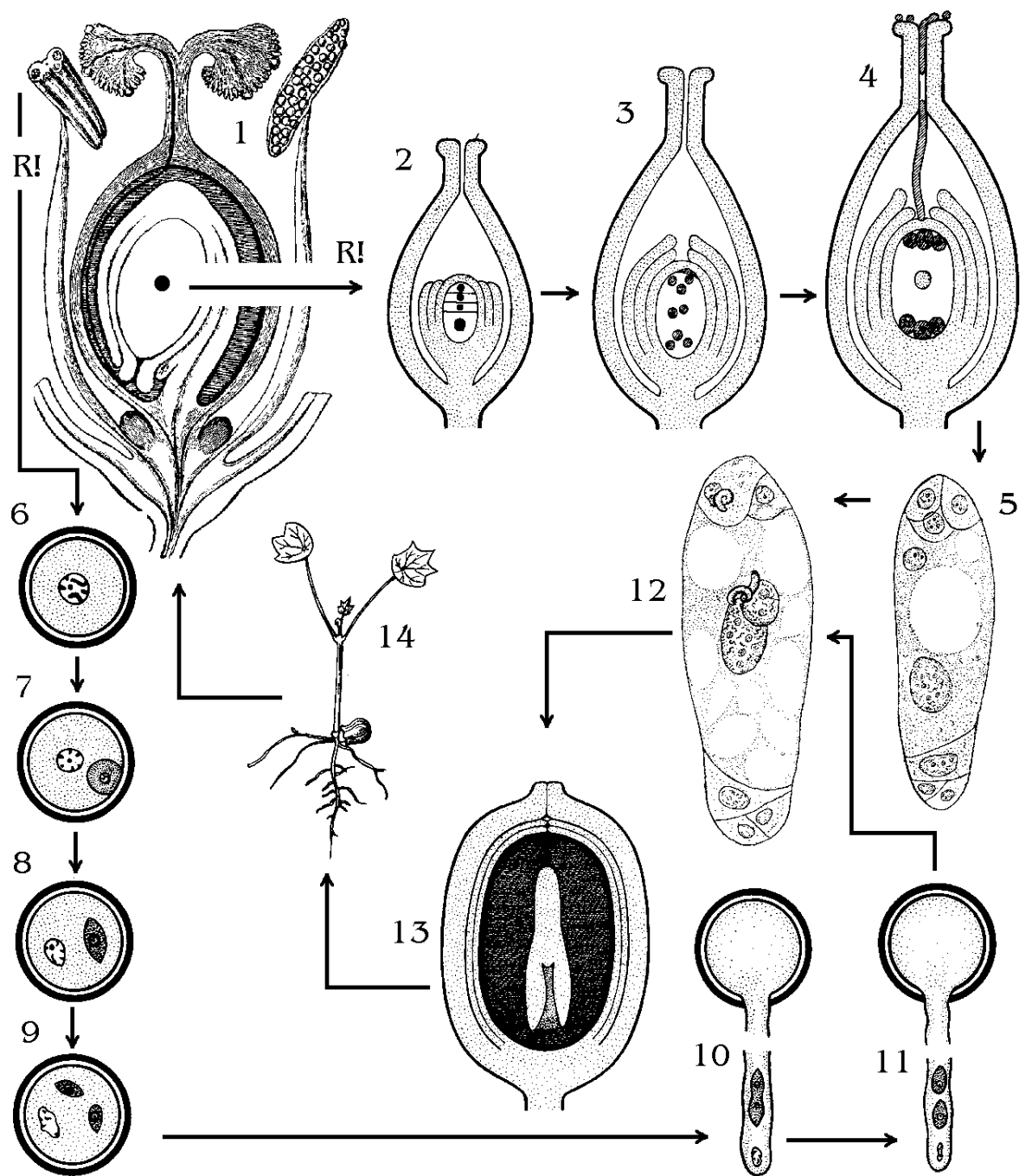


ТАБЛИЦА LIII. Цикл развития покрытосеменного растения: 1 - схема строения цветка с археспориальной клеткой в семязпочке и спорогенной тканью в микроспорангиях, 2 - образование макроспоры, 3-4 - образование зародышевого мешка, 5 - зародышевый мешок перед образованием центрального ядра, 6-9 - образование мужского гаметофита с вегетативной клеткой и двумя спермиями, 10-11 - прорастание пыльцевой трубки, 12 - двойное оплодотворение, 13 - схематическое строение плода: околоплодник, семенная кожура, эндосперм, зародыш, 14 - проросток.

Размножение семенами получило большое преимущество перед размножением при помощи спор. У высших споровых растений частицей расселения является спора, зародыш вырастает на том месте, куда она упала и из нее образовался гаметофит. Только после расселения начинается половой процесс. Поскольку гаметофиты живут как независимые растения, то половой процесс и само существование молодого спорофита зависят от наименее приспособленной к сухопутным условиям генерации.

У семенных растений развитие гаметофитов происходит на спорофите, т.е. они являются дибионтами. Частицей, служащей для расселения, у них является семя. Оно осуществляет две функции - размножения и расселения, что является результатом объединения гаметофита и спорофита. Как частица для расселения семя более надежно не только потому, что оно имеет специальные оболочки и запас питательных веществ, но и прорастает уже готовым молодым растением - спорофитом, более стойким к воздействиям внешних условий, чем открытые ткани гаметофитов споровых растений.

Таким образом, семенные растения в целом имеют более высокий уровень организации циклов развития, чем споровые, что выражается в полном освобождении полового процесса от наличия свободной воды и в объединении функций размножения и расселения на более высоком уровне, чем у споровых растений.

ГЛАВА VI. ЭВОЛЮЦИЯ СПОРОФИТА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Происхождение побега

Среди споровых растений имеются два принципиально разных типа организации спорофита. У подавляющего большинства представителей (отделы *Rhyniophyta*, *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и *Polypodiophyta*) спорофит является основной жизненной фазой, существующей самостоятельно, достигшей высокой степени совершенства, выполняющей кроме функции образования спор и все вегетативные функции. И лишь у таксонов, относящихся к отделу *Bryophyta*, спорофит редуцирован до органа спороношения и существует за счет гаметофита. Такое отличие заставляет смотреть на эти группы высших растений как на две филогенетические линии, проходившие самостоятельно свою эволюцию и обособившиеся задолго до выхода на сушу.

Таксоны первой группы в свою очередь относятся к двум линиям эволюции - микрофильной и макрофильной. Первая характеризуется сильным развитием стебля и мелкими, многочисленными листьями (представители отделов *Lycopodiophyta* и *Equisetophyta*). Вторая отличается крупными, хорошо развитыми листьями при относительно слабом развитии стеблей (представители отдела *Polypodiophyta*). Начало возникновения побегов того и другого типа надо искать в группе древнейших наземных растений, у которых нет еще расчленения на органы (стебель, лист, корень) и к которым эти морфологические понятия не применимы.

По мнению В. Циммерманна, микрофильный тип мог возникнуть тремя способами: путем сингении - сращения боковых ветвей (теломов) с осью, путем редукции и путем эпигении - возникновения на оси выростов (энациев), эволюционировавших впоследствии в настоящие листья.

Теория происхождения микрофилии путем сингении предполагает, что предками микрофильных растений, были дихотомические недифференцированные растения типа *Rhyniophyta*. Благодаря процессу перевершинивания у них появилась дифференцировка на ось и боковые ветви, причем разница между ними и осью с течением времени делалась все более резкой и привела к образованию растений с толстой осью, покрытой со всех сторон тонкими и короткими дихотомически разветвленными веточками (табл. LIV, A). Эти веточки своими нижними частями срослись с осью, причем срастание постепенно зашло настолько далеко, что от боковых ветвей остались свободными лишь конечные их

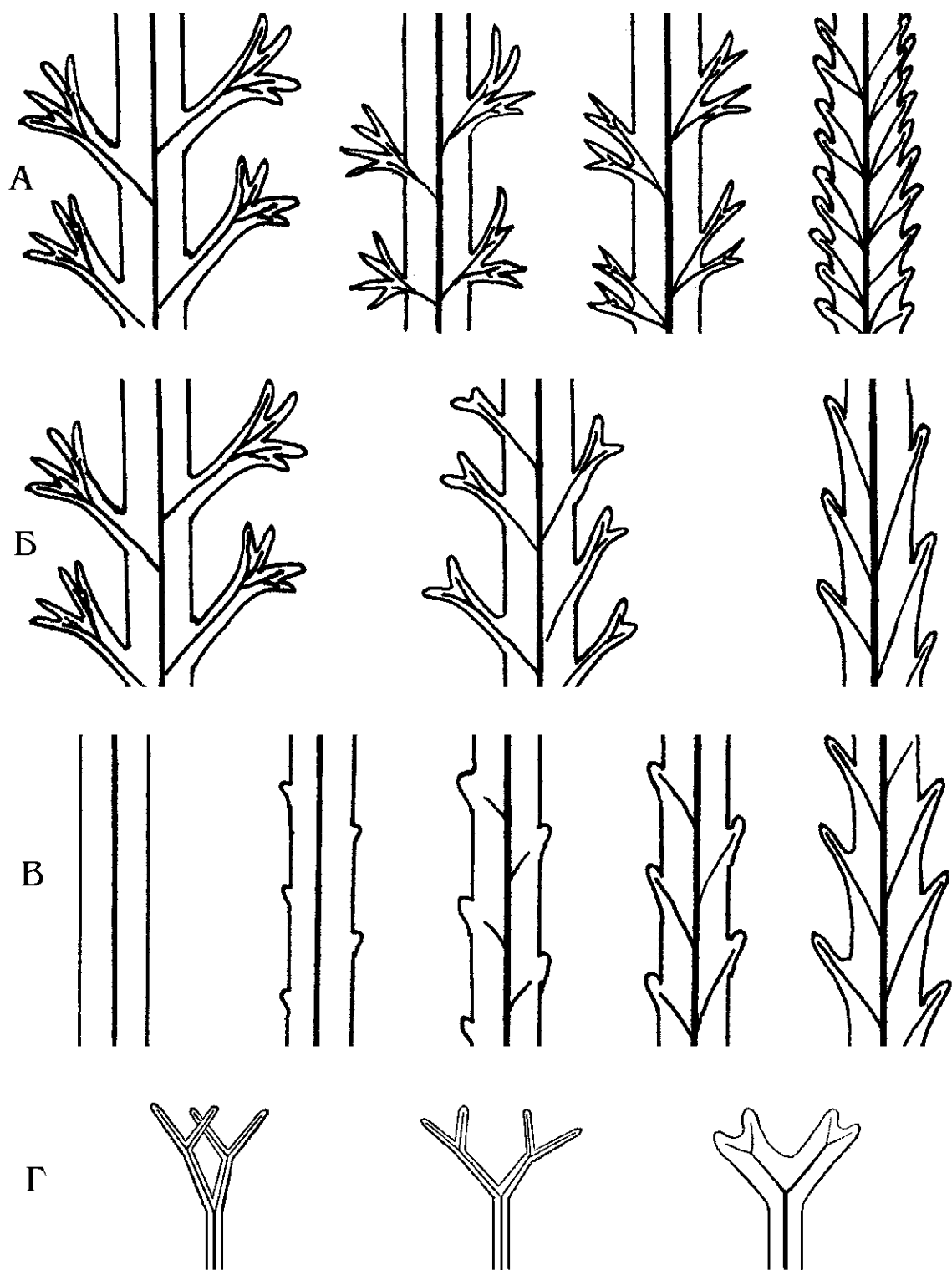


ТАБЛИЦА LIV. А-В - образование листьев у растений микрофильной линии эволюции: А - путем сингении; Б - путем редукции; В - путем эпигении. Г - образование листа у растений макрофильной линии эволюции.

отростки. Вся остальная часть их слилась с осью. Эти конечные отростки и дали начало листьям микрофильного типа. Процесс сингении должен был отразиться и на сосудистой системе, то есть на ходе листовых следов, которые, ответвляясь от центральной протостели, некоторое время поднимаются по стеблю, а затем уже входят в лист.

Теория редукции предполагает таких же предков, что и теория сингении, но считает, что нижние части коротких ветвей, одевающих ось, не срастались с ней, а редуцировались, то есть постепенно укорачивались, пока, наконец, не исчезли совсем. Остались только конечные их ответвления (табл. LIV, Б). Они и дали начало листьям. Листовой след в этом случае, отойдя от центральной протостели, направляется прямо в лист.

Путем сингении и редукции, наиболее вероятно, образовался побег *Equisetophyta*, характеризующийся правильным мутовчатым расположением листьев, образовавшийся путем агрегации (то есть укорачиванием междоузлий) из побега со спиральным расположением листьев.

Теория эпигении (выростов) допускает, что листья возникли на гладкой, лишенной каких-либо придатков оси в виде выростов (табл. LIV, В). Выросты эти с течением времени превращаются в листья и в них появляется (вторично) сосудистый пучок (средняя жилка), который соединяется с проводящей центральной системой. Таким путем формировались побеги *Lycopodiophyta*.

Листья макрофильного типа возникли путем дифференцировки дихотомически разветвленных не дифференцированных еще «побегов» Риниеобразных (теломов и мезомов) на листовую и собственно стеблевую части путем их уплощения (расположения в одной плоскости) и сращения. Этим путем формировался лист *Polypodiophyta* (табл. LIV, Г).

Таким образом, у высших споровых растений образование листостебельного побега происходило двумя способами, принципиально отличными друг от друга. В одном случае формирование наземных вегетативных органов базировалось на стебле путем сингении и редукции (хвощи) или эпигении (плауны). Так возник микрофильный тип высших растений. Главная роль в его сложении принадлежит стеблю, листья же имеют подчиненное значение.

В другом случае (папоротники) наблюдаются иные отношения, где главную роль играют листья, получившие весьма сильное развитие и нередко очень сложную форму. Стебель же, как правило, имеет подчиненное значение, он возник путем сращения между собой оснований черешков листьев, и на нем уже в процессе эволюции возникла точка роста. Формирование такого побега можно представить следующим

образом: у основания черешка, несколько выше места его перехода в подземную часть, возникал бугорок меристематической ткани - зачаток нового такого же листа (гомолог дихотомической ветви). Из него развивался новый лист, сидящий на черешке прежнего листа. У основания этого нового листа таким же образом возникал зачаток следующего листа, а на этом последнем развивался еще лист и т.д. Таким путем наращивания листа на лист и получалась сложная система листьев, насаженных друг на друга. Основания их черешков, наращенные один на другой, дали начало стеблю.

Такая схема образования стебля Папоротникообразных подтверждается теорией филлоризы Г. Шово (Cheaveaud), которая вкратце заключается в следующем: основной единицей структуры макрофильного растения является элементарное растение, состоящее из надземной части, имеющей вид листа - филла, и подземной части, имеющей вид корня, или ризы. Основание филла образует стебелек, при помощи которого филл и риза соединяются друг с другом и образуют филлоризу - элементарное растение. Отдельные филлоризы соединяются друг с другом своими стебельками и эти стебельки, срастаясь, образуют стебель. Следовательно, листостебельный побег возникает в результате наращивания филлориз.

Такой процесс особенно наглядно выражен у некоторых папоротников, проростки которых, развивающиеся из оплодотворенной яйцеклетки и прикрепляющиеся к заростку слабо развитой ножкой, образованы одним простым листом, переходящим книзу непосредственно в корень. На этой стадии нет никакого признака стебля. Это первая филлориза. Позже на суженной части листа образуется бугорок, из которого развивается второй лист, у основания которого появляется корень. Это - вторая филлориза. На ней возникает третья филлориза и т. д. Филлоризы соединяются между собой стебельками, при этом происходит объединение проводящих систем филлориз и в конечном итоге формируется стебель.

Из всего сказанного следует вывод, что стебли микрофильных растений и листья макрофильных являются органами гомологичными, поскольку они развились из одних и тех же частей (теломов) недифференцированного тела примитивных первых наземных растений.

Эволюция ветвления

Изучение ископаемых остатков первых наземных растений и современных примитивных форм приводит к выводу, что исходным типом ветвления спорофита было вильчатое, или дихотомическое (табл. LV, А-1).

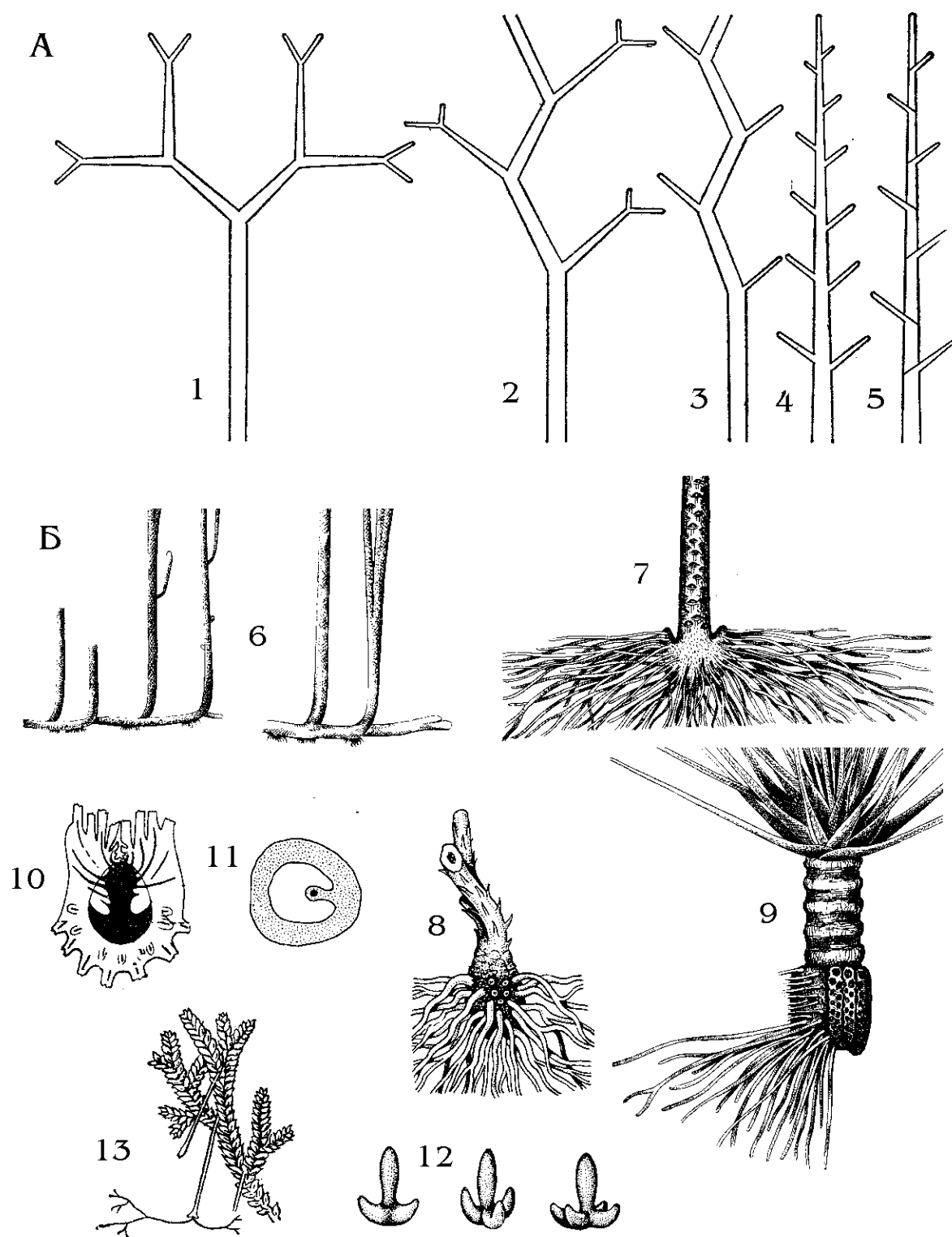


ТАБЛИЦА IV. А - схема эволюции ветвления; 1 - изотомия; 2 - анизотомия; 3 - дихоподий; 4 - моноподий; 5 - симподий. Б - Эволюция всасывающих органов: 6 - ризоиды с ризоидами *Rhynia*; 7 - четырехлопастный ризофор с корнями *Pleuromeia*; 8 - основание побега с ризофорами *Selaginella fraipontii*; 9 - многолопастный ризофор *Nathorstiana*; 10 - разрез стебля *Isoetes* с ризофором; 11 - проводящая зона корня с воздушной полостью; 12 - стель Полушника с лопастными ризофорами; 13 - селлагинелла с ризофором и корнями.

Такое ветвление осуществляется за счет деятельности верхушечных меристем путем раздвоения одной точки роста на две. Обе ветви растут с одной и той же скоростью, что приводит к образованию одинаковых или почти одинаковых дочерних ветвей. Подобная равная дихотомия (изотомия) представляет собой первоначальный тип дихотомического ветвления. Она была характерна для Риниеобразных, но встречается и у некоторых современных плаунов и папоротников, а также у Псилотовидных (*Psilotopsida*). Если одна из ветвей несколько опережает другую в развитии, то равная дихотомия переходит в неравную дихотомию (анизотомию), хорошо выраженную у многих примитивных вымерших растений (табл. LV, A-2).

Следующим этапом в эволюции ветвления является дихоподиальное ветвление, возникшее на базе анизотомии в результате резко неравного развития двух дочерних ветвей, когда одна из них перевершинивает другую. Процесс такого перевершинивания приводит к возникновению дихоподия, внешне напоминающего так называемый симподий цветковых растений, с его зигзагообразной главной осью. Дихоподиальное ветвление было характерно для примитивного девонского рода Астероксилон (*Asteroxylon*), оно имеет место у многих плаунов и селлагинелл, у некоторых древнейших Хвощевидных и у многих Папоротниковидных (табл. LV, A-3).

Дихоподиальное ветвление дало начало моноподиальному, когда более развитая (главная) ось совершенно выпрямляется и боковые ветви закладываются под верхушкой главной оси (табл. LV, A-4).

Из моноподиального ветвления в процессе эволюции возникает симподиальное ветвление, широко распространенное у цветковых растений. Оно отличается от моноподиального тем, что боковая ветвь, образующаяся под верхушкой главной ветви, перевершинивает главную ветвь, сдвигает ее в сторону и развивается так сильно, что принимает ее направление и внешний вид. В результате образуется ось, внешне напоминающая моноподий, но состоящая из серии боковых ветвей (табл. LV, A-5).

Происхождение корня

Образование корня как специального органа прикрепления и всасывания в настоящее время не получило еще сколько-нибудь подробного толкования. Считается, что корень развился из стелющихся по земле, плагиотропных стеблей Псилофитов, разветвленных, как и воздушные

стебли, дихотомически и покрытых ризоидами (табл. LV, Б-6). Положительный геотропизм корня, корневой чехлик и эндогенное развитие боковых корней возникли позднее.

Стелющиеся стебли имелись у древнейших наземных растений. У *Asteroxylon* от горизонтального стебля - «корневища» - вверх отходили одетые мелкими листьями воздушные побеги, а в почву углублялись безлистые, тонкие и дихотомические ветви. Эти безлистые ветви и могли явиться исходным этапом эволюции корня. Подтверждением стеблевого происхождения корня могут служить подземные органы лепидодендронов и сигиллярий - стигмариин, являющиеся ризофорами (корненосцами). Ризофоры внешним видом напоминают корни, но являются видоизмененными стеблями, настоящие корни образуются уже на ризофорах (табл. LV, Б-7-9). Причем корни, располагающиеся на ризофорах, имели внутри подковообразную воздушную полость, как у Полушника озерного (табл. LV, Б-11). Среди современных растений ризофоры встречаются у селлагинелл (табл. LV, Б-13). Однако считать ризофоры образованием, из которого развились корни, нет основания.

По представлениям Л. Эмберже (1953) корень представляет собой ось, измененную в ходе филогенеза в результате приспособления к подземному существованию и выполнению иной функции, чем наземная ось, и постепенно приобретающую строение, типичное для современных корней. На это указывает отсутствие принципиальной разницы в строении стебля и корня. Об этом же свидетельствуют и анатомические структуры. У примитивных растений и в надземной, и в подземной частях наблюдается протостелия, обе эти части проходили одинаковые стадии развития, через актиностению к эустелии в стебле и корне к его типичному современному строению.

Первоначально почти нерасчлененный нижний полюс спорофита был покрыт ризоидами, унаследованными еще от водорослевого предка. Ризоиды являются выростами трихомного происхождения. В результате дихотомизации нижнего полюса спорофита здесь возникают не теломы, а соединенные мезомами корневищеподобные веточки - ризомоиды. Ризомоиды не являлись видоизмененными побегами, но представляли собой первичные, элементарные органы, прототип корней, а ризоиды - прототип корневых волосков. В одних случаях, как у папоротников, в корень превращается весь ризомоид, в других случаях, как у плауновидных, в корни превращаются лишь боковые веточки ризомоида, а главная ось его становится ризофором («стигмарием»).

Внутренняя дифференциация

Происхождение и начальная эволюция тканей и клеточных структур остаются неизвестными, так же, как и первые этапы выхода водных предков высших растений на сушу. Ткани, свойственные современным растениям, возникли очень рано и имелись уже у первых сухопутных растений. Они являются необходимыми структурами, без которых существование в сухопутных условиях невозможно. Это такие ткани, как эпидермис, всасывающая ткань, проводящая ткань, механическая ткань, дифференцировка которых осуществлялась под влиянием адаптации к жизни в воздушной среде.

Эпидермис - защитное приспособление к воздушной среде от высыхания - построен из простых, несколько вытянутых многоугольных клеток. В ходе эволюции клетки эпидермиса видоизменялись и достигли той сложности, которая наблюдается у современных покрытосеменных растений. Одновременно с эпидермисом появились и устьица, что вполне объяснимо, так как эпидермис затруднил газообмен, и в качестве приспособления, предотвращающего это явление, в нем появилась система отверстий, поддерживающая и регулирующая обмен газами растительного организма между внешней и внутренней средой - то есть устьица. У первых наземных растений они построены в основном так же, как и у современных растений - из двух замыкающих клеток с отверстием между ними, но этот устьичный аппарат имел очень примитивное строение, он был аномоцитного типа - без побочных клеток. Эволюция устьичного аппарата в процессе возрастающего приспособления к воздушной среде выражалась в увеличении неравномерности утолщения стенки замыкающих клеток и совершенствовании механизма регуляции устьица. У более высокоорганизованных растений возникают так называемые побочные клетки, представляющие собой соседние с замыкающими специализированные эпидермальные клетки, отличающиеся морфологически от основных клеток эпидермы и тесно связанные с замыкающими функционально.

Благодаря наличию устьиц у первых наземных растений возникла одна из важнейших физиологических функций - водный режим - совокупность процессов и приспособлений для поступления, передвижения и расходования воды. Эти процессы могли осуществляться лишь при наличии ксилемы - системы тканей, выполняющих функцию проведения воды. Возникновение ксилемы явилось результатом длительной эволюции и первые проводящие клетки имели живое содержимое. Однако проведение воды из одной живой клетки в другую осуществля-

ется крайне медленно и требует энергетических затрат. Рационально может работать система, состоящая из мертвых клеток, но мертвая клетка сохраняется среди живых тургоресцентных клеток лишь в том случае, если она обладает достаточной механической прочностью. Такая механическая прочность возникла благодаря утолщению клеточной оболочки, пропитанной лигнином - сложным ароматическим соединением, устойчивым к разрушающему действию химических веществ и ферментов. Отложение лигнина в клеточной стенке приводит ее к одревеснению. Этот процесс осуществляется еще в живой клетке, но первоначально лигнином пропитывается не вся вторичная оболочка, а лишь ее утолщения, располагающиеся в виде колец или спиралей, что позволяет клетке расти в длину. После завершения роста вся вторичная оболочка пропитывается лигнином и протопласт разрушается благодаря деятельности лизосом. Связь между соседними клетками осуществляется через окаймленные поры. Так возникают трахеиды - основные водопроводящие элементы высших растений. Их дальнейшая эволюция шла по пути увеличения поперечного сечения клетки и образования вытянутых окаймленных пор. Часть трахеальных элементов эволюционировала в сторону потери водопроводящей функции и усиления механической - образованию волокон либриформа через промежуточную стадию волокнистой трахеиды (табл. LVI, B).

Качественно новый тип проводящего элемента появился благодаря разрушению замыкающей пленки пор в том месте трахеиды, где вода из одной клетки передается в другую. Возникли перфорации - сквозные отверстия в клеточной стенке, что дало возможность значительно быстрее осуществлять передвижение воды (табл. LVI, Б, Г). Такой проводящий элемент получил название трахеи, или членика сосуда. Эволюция члеников сосудов шла по пути сокращения их длины, уменьшения угла наклона конечных стенок, преобразования точечных перфораций в лестничные и далее в простые (табл. LVI, А).

Среди ситовидных элементов проводящей системы растений, осуществляющих перемещение пластических веществ, различают два типа. Более примитивный тип присущ флоэме папоротников и голосеменных и представлен ситовидными клетками, сильно вытянутыми в длину и обладающими заостренными концами. Ситовидные поля таких элементов рассеяны по боковым стенкам, они лишены сопровождающих клеток и в зрелом состоянии имеют ядра. Более высокоорганизованный тип присущ покрытосеменным растениям. Ситовидные элементы соединяются концами, на которых имеются ситовидные пластинки.

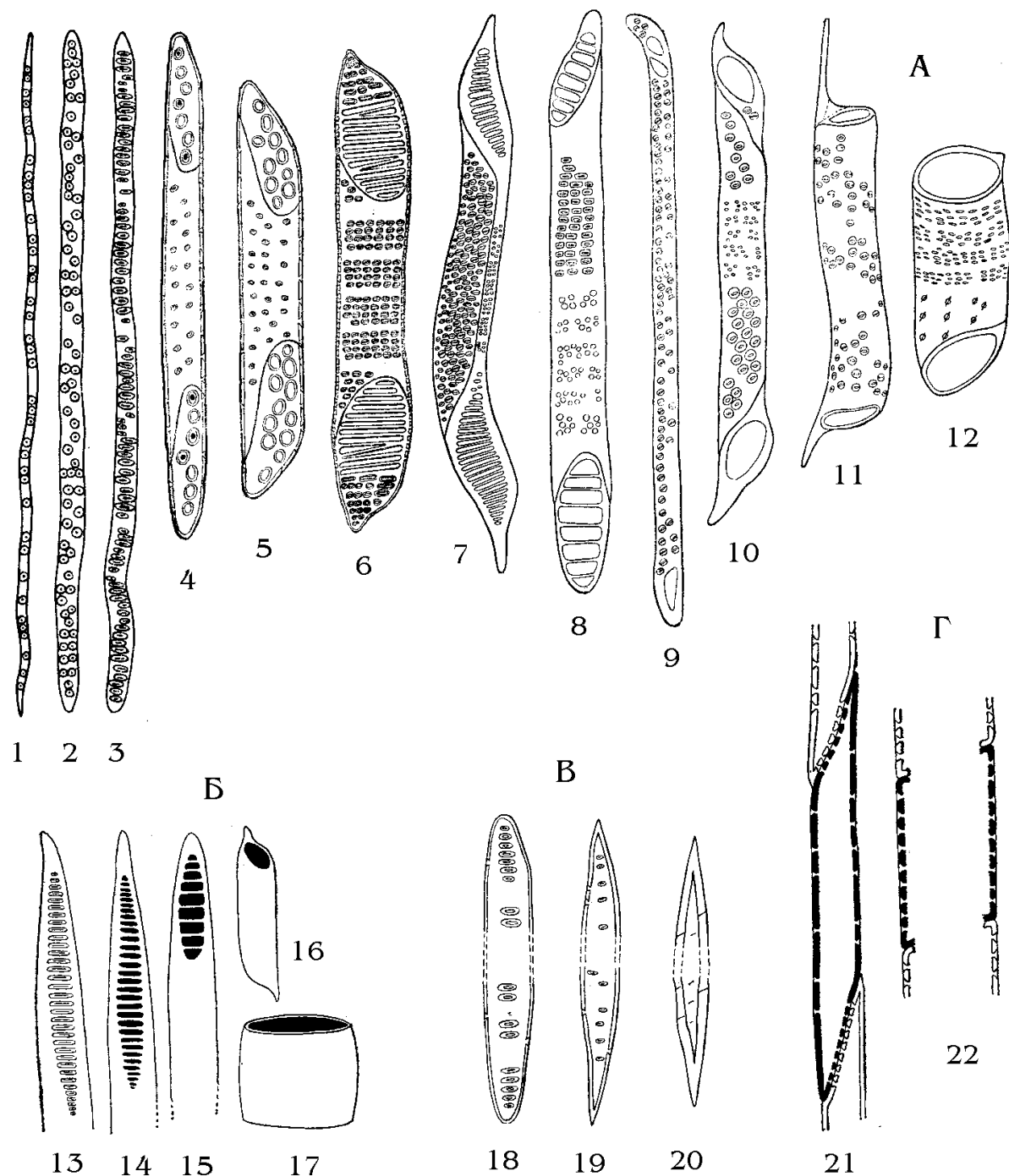


ТАБЛИЦА LVI. А - изменение структуры трахеальных элементов в ходе эволюции: 1, 2 - трахеиды с округлыми окаймленными порами, 3 - трахеида с вытянутыми окаймленными порами, 4-12 - членики сосудов: 4 - с окаймленными порами и точечной перфорацией, 5 - с точечной перфорацией, 6 - с лестничной перфорацией и окаймленными порами, 7-8 - с лестничной перфорацией, 9-12 - с простой перфорацией. Б - эволюция перфораций: 13 - лестничная поровость трахеиды (перфорации отсутствуют), 14-15 - лестничные перфорации, 16-17 - простые перфорации. В - эволюция древесинных волокон: 18 - трахеида, 19 - волокнистая трахеида, 20 - древесинное волокно. Г - схема строения сосудов: 21 - трахеидных, 22 - трахейных.

Эти элементы образуют длинные ряды, проходящие вдоль пучка флоэмы - ситовидные трубки. Около ситовидных трубок имеются сопровождающие клетки. В зрелом состоянии ситовидные элементы не имеют ядра.

Таким образом, в эволюции проводящих элементов ксилемы и флоэмы наблюдается параллелизм, выражающийся в перемещении связывающих соседние клетки структур на поперечные или слабо скошенные концы клеток.

Стелярная теория

Учение о строении и эволюции центрального цилиндра высших растений, составленное на основе главным образом палеонтологических исследований, было заложено Ф. ван Тигемом и А. Дулио, которые ввели понятие «стелы» и разработали первую классификацию ее типов (1886). Это учение получило название «стелярной теории» и в дальнейшем было развито при изучении вымерших и современных споровых и семенных растений. Стела (или стель) - это проводящий центральный цилиндр - центральная часть стебля и корня первичного строения, которую окружает первичная кора. Стель включает в себя совокупность проводящих и не проводящих клеток осевого цилиндра.

Исходным типом проводящей системы является протостель, или гаплостель, состоящая из расположенной в центре компактной массы ксилемы, образованной только трахеидами. Ксилема окружена со всех сторон флоэмой, которая в свою очередь отграничена от коры перикцилом и эндодермой. Дальнейшая эволюция ее пошла в двух направлениях - протостелическом и соленостелическом.

Протостелическое направление характеризуется развитием проводящих элементов без участия паренхимы и включает два этапа:

1. Изменение внешнего контура ксилемы: округлый гладкий контур ксилемы протостели становится неправильным, с выступами и впадинами.
2. Разъединение ксилемы на отдельные части, благодаря чему ксилема на поперечных разрезах кажется состоящей из отдельных, обособленных участков.

Соленостелическое направление характеризуется развитием внутри ксилемного цилиндра паренхимной ткани:

1. Образование внутри сплошной ксилемы сердцевины, состоящей из живых паренхимных клеток.
2. Общее «оживление» ксилемы, выражающееся в том, что внутри массы ксилемы, состоящей из мертвых трахеид, появляются в большом

количестве живые клетки древесинной паренхимы. Этот процесс приводит к тому, что почти каждая трахеида ксилемы соприкасается с одной или несколькими паренхимными клетками.

В ходе эволюции проводящей системы все эти процессы совершались одновременно и движущей силой их являлось увеличение размеров тела. При увеличении размеров растения (в частности его стебля) увеличивается размер стели и ее ксилемы. Но при этом поверхность ксилемы возрастает в квадрате, а объем увеличивается в кубе. Таким образом, отношение поверхности ксилемы к ее объему быстро падает и может достигнуть величины, не благоприятной для правильного функционирования тканей растения. Поэтому увеличение поверхности соприкосновения мертвых проводящих элементов с живыми клетками предотвращает падение ниже известного предела отношения поверхности ксилемы к ее объему и вся эволюция проводящей системы направлена на увеличение поверхности ксилемы, точнее - поверхности соприкосновения мертвых ее элементов с живыми.

Укрупнение растений увеличивает потребность в усиленной доставке воды и растворенных в ней минеральных веществ и потребность в укреплении растения, а также создании места для сохранения запасных веществ, накапливающихся в процессе ассимиляции. Это влечет за собой все более мощное развитие проводящих воду элементов, механических элементов и запасающей ткани в виде сердцевины, возникающей внутри протостели и в коре.

Протостель характерна для наиболее древних высших растений - Риниеобразных и ископаемых представителей других отделов (табл. LVII, 1), а так же для первых стадий прорастания спорофитов всех отделов споровых растений - Папоротникообразных, Плаунообразных и Хвощеобразных, имеется в подземных органах Псилотума и Тмезиптериса. В процессе эволюции ее развитие пошло в двух направлениях.

Первое направление - протостелическое - характеризуется изменением контуров ксилемы, она сначала приняла форму неправильной, а затем правильной звезды. Произошло это, вероятно, в связи с увеличением растения в размерах. Образовалась актиностель, характеризующаяся звездчатой в поперечном разрезе ксилемой. Примером актиностели является Астероксилон (*Asteroxylon elberfeldense*, табл. LVII, 3), у которого ксилема, состоящая из одних только лестничных трахейд, имеет форму четырехлучевой звезды. Переходным типом между прото- и актиностелью является прото-актиностель со слабо обозначенными лучами (табл. LVII, 2). В дальнейшей эволюции актиностели ксилема

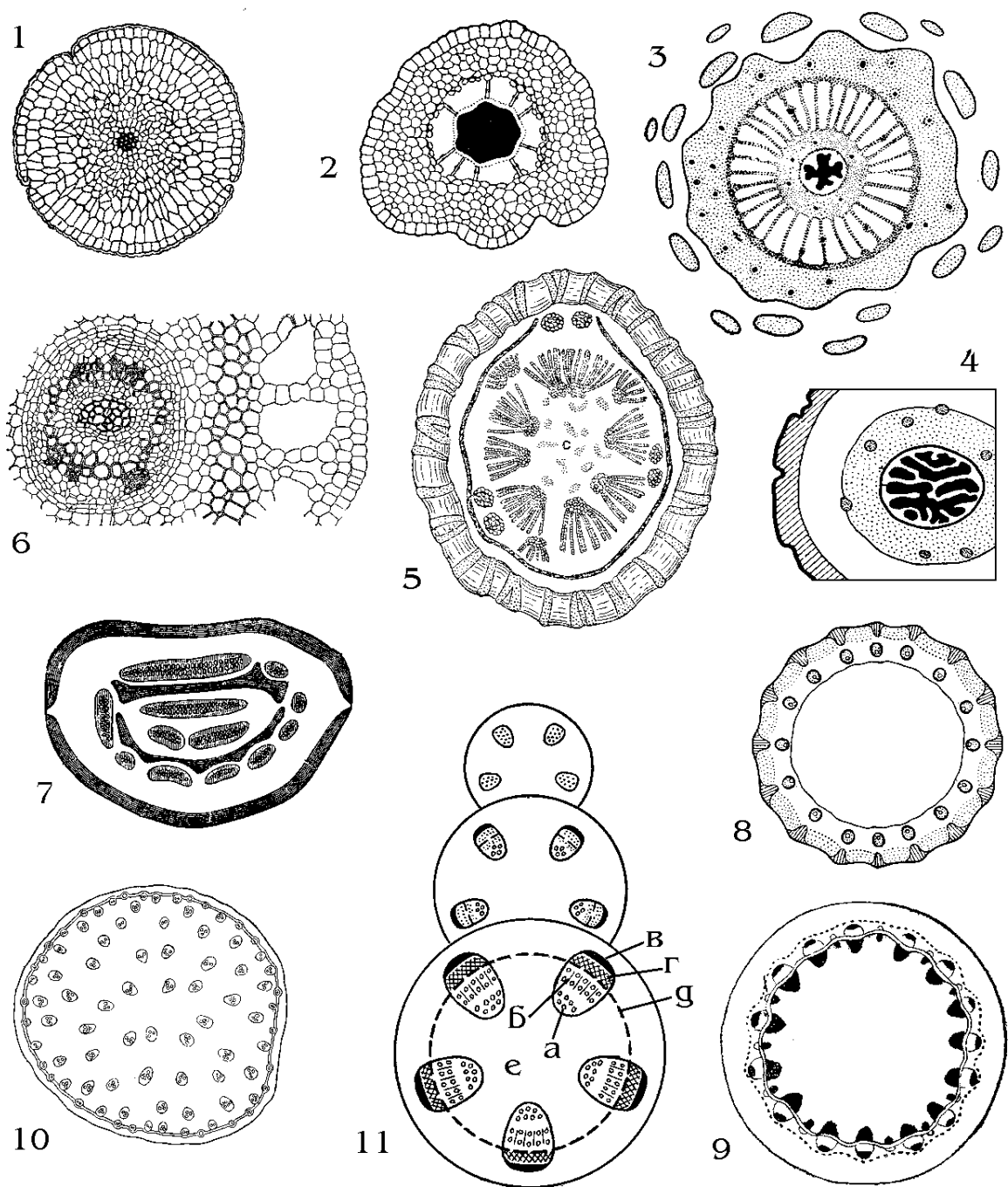


ТАБЛИЦА LVII. Типы стелей (первичное строение) ископаемых и современных высших растений: 1 - протостель Ринии (*Rhynia major*); протоактиностель Селагинеллы (*Selaginella selaginoides*); 3 - актиностель Астероксилон (*Asteroxylon elberfeldense*); 4 - плектостель Плауна (*Lycopodium clavatum*); 5 - эктофлойная сифоностель Калиматотеки (*Calymmatotheca hoeninghausii*); 6 - амфифлойная сифоностель Марсиллии (*Marsilea quadrifolia*); 7 - диктиостель Орляка (*Pteridium aquilinum*); 8 - артростель хвоща (*Equisetum fluviatile*); 9 - эустель Подсолнечника (*Helianthus annuus*); 10 - атактостель Купены (*Polygonatum multiflorum*); 11 - схема перехода первичной структуры во вторичную у двудольных растений: а - протоксилема; б - метаксилема; в - протофлоэма; г - метафлоэма; д - камбий; е - сердцевина.

разбивается на отдельные тяжи, в промежутки между которыми заходит флоэма. Участки ксилемы время от времени соединяются друг с другом и снова расходятся, вследствие чего поперечные разрезы такой стели в различных местах стебля будут различаться. Строение, характеризующееся ксилемой, образованной отдельными, оплетающимися тяжами, носит название плектостели. По типу плектостели построены стебли Плаунообразных (табл. LVII, 4).

От протостелического типа берет начало соленостелический тип центрального цилиндра - второе направление эволюции стели. Эволюция этого типа с ранних этапов разделилась на две линии. Первая линия характеризуется образованием амфифлойной сифоностели с двусторонним расположением флоэмы (флоэма выстилает и снаружи и внутри ксилему, образующую цилиндрическую трубку). Кроме наружной эндодермы, отделяющей стель от коры, имеется и внутренняя эндодерма, отграничивающая ее от сердцевины (табл. LVII, 6). Против места отхождения листа в трубке стели образуется отверстие - листовый прорыв, заполненный паренхимой. Через него происходит соединение сердцевины с корой. У макрофильных форм листовые прорывы отличаются большими размерами и заходят друг за друга. Вследствие этого вся стель превращается в тонкую цилиндрическую сетку с широкими ячейками. На поперечном разрезе вся проводящая система кажется состоящей из отдельных мелких стелей - меристелей, расположенных кольцом. Меристели имеют в центре ксилему, снаружи флоэму, окружены перициклом и эндодермой (концентрический сосудистый пучок). Получается тип строения, носящий название диктиостели, характерный для большинства лептоспорангиатных папоротников. Особым типом стели является полициклическая сифоностель, состоящая из двух или нескольких концентрических цилиндров проводящей ткани. Внешний цилиндр может быть сифоностелью или диктиостелью. Такой тип стели характерен для некоторых Папоротникообразных (табл. LVII, 7).

Вторая линия характеризуется образованием эктофлойной сифоностели, проводящий цилиндр при этом образует цилиндрическую трубку, в которой имеется только внешняя флоэма и сердцевина развивается все сильнее и занимает все больше места (табл. LVII, 5). Сама же стель разбивается на отдельные участки (пучки), промежутки между которыми заполняются паренхимной тканью - сердцевинными лучами, находящимися против листовых прорывов, то есть тех мест, где от стели в листья отходят ответвления. На поперечном разрезе сосудистые пучки располагаются кольцом. Такое строение носит название эус-

тели (табл. LVII, 9). В отдельном пучке ксилема располагается внутрь, флоэма - снаружки. Эустель характерна для первичного строения стебля двудольных. Как видоизменение ее возникло первичное строение стеблей однодольных с разбросанными по поперечному разрезу проводящими пучками, или так называемая атактостель (табл. LVII, 10). Боковым ответвлением от этой линии является образование артростели, характеризующейся наличием центральной полости и протоксилемных лакун (каринальных каналов). Такой тип стели характерен для Хвощеобразных (табл. LVII, 8).

Все описанные выше процессы эволюции стели, схематически показанные на таблицах LVIII и LIX, характерны для первичного строения стебля. Однако первичное строение ограничивает для растения возможность увеличивать свои размеры. Эту возможность оно приобретает после того, когда возникает способность ко вторичному утолщению при помощи камбия, откладывающего все новые и новые элементы ксилемы и флоэмы (табл. LVII, 11). Вторичное утолщение характерно для всех двудольных и хвойных растений и для некоторых однодольных. Кроме того, все крупные вымершие деревья также обладали вторичным утолщением - лепидодендроны, сигиллярии, каламиты, семенные папоротники. У некоторых ископаемых папоротников имелось вторичное утолщение особого типа. Например, стебли Медуллозы были построены по типу полистелии, то есть состояли из нескольких стелей, причем каждая стель обладала способностью ко вторичному утолщению, образуя вторичную древесину и флоэму. Так, у *Medullosa anglica* (табл. LX, B) в стволе находились три стели. Каждая из них имела в центре первичную ксилему, состоящую из трахеид и паренхимы. Первичная ксилема окружена вторичной ксилемой, за которой следует флоэма. Стели погружены в паренхимную ткань - основную ткань ствола, в периферических слоях которой образуется перидерма из толстостенных клеток. Таким образом, у видов этого рода был особый тип вторичного утолщения, когда каждая входящая в состав стебля стель утолщалась самостоятельно, независимо друг от друга (несогласованное вторичное утолщение). У современных растений этот тип утолщения не встречается, он не получил большого распространения и дальнейшего развития как менее совершенный по сравнению со вторичным утолщением при помощи общего камбия.

Таким образом, вторичное утолщение присуще всем классам высших растений диплоидной линии, и способность к нему возникала, очевидно, у них самостоятельно и независимо. Об этом говорит и то, что в

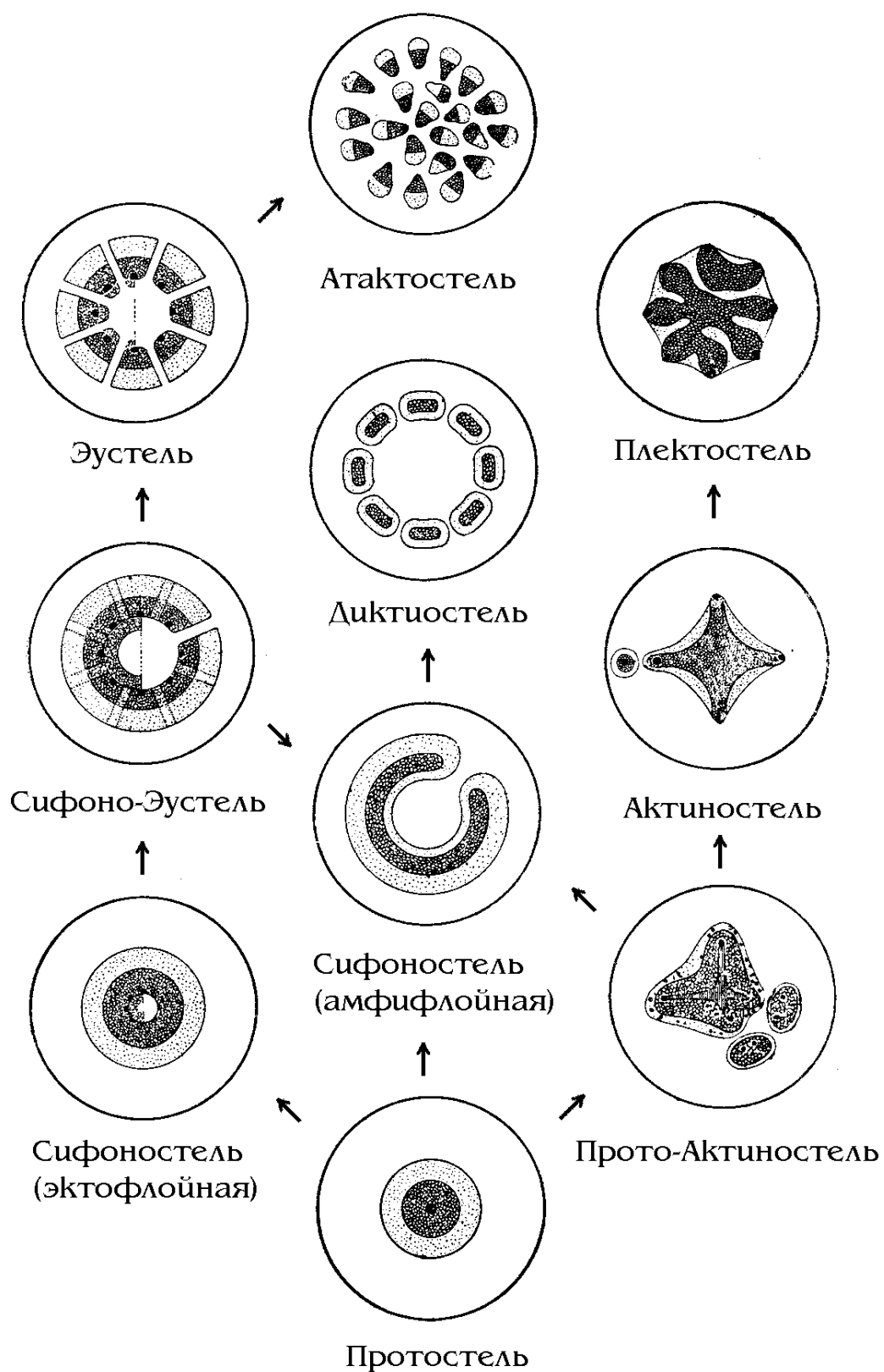


ТАБЛИЦА LVIII. Эволюция стели по В.Циммерману: от протостели к плектостели у Плауновидных, к диктиостели у Папоротниковидных и эустели и атактостели у Покрытосеменных растений.

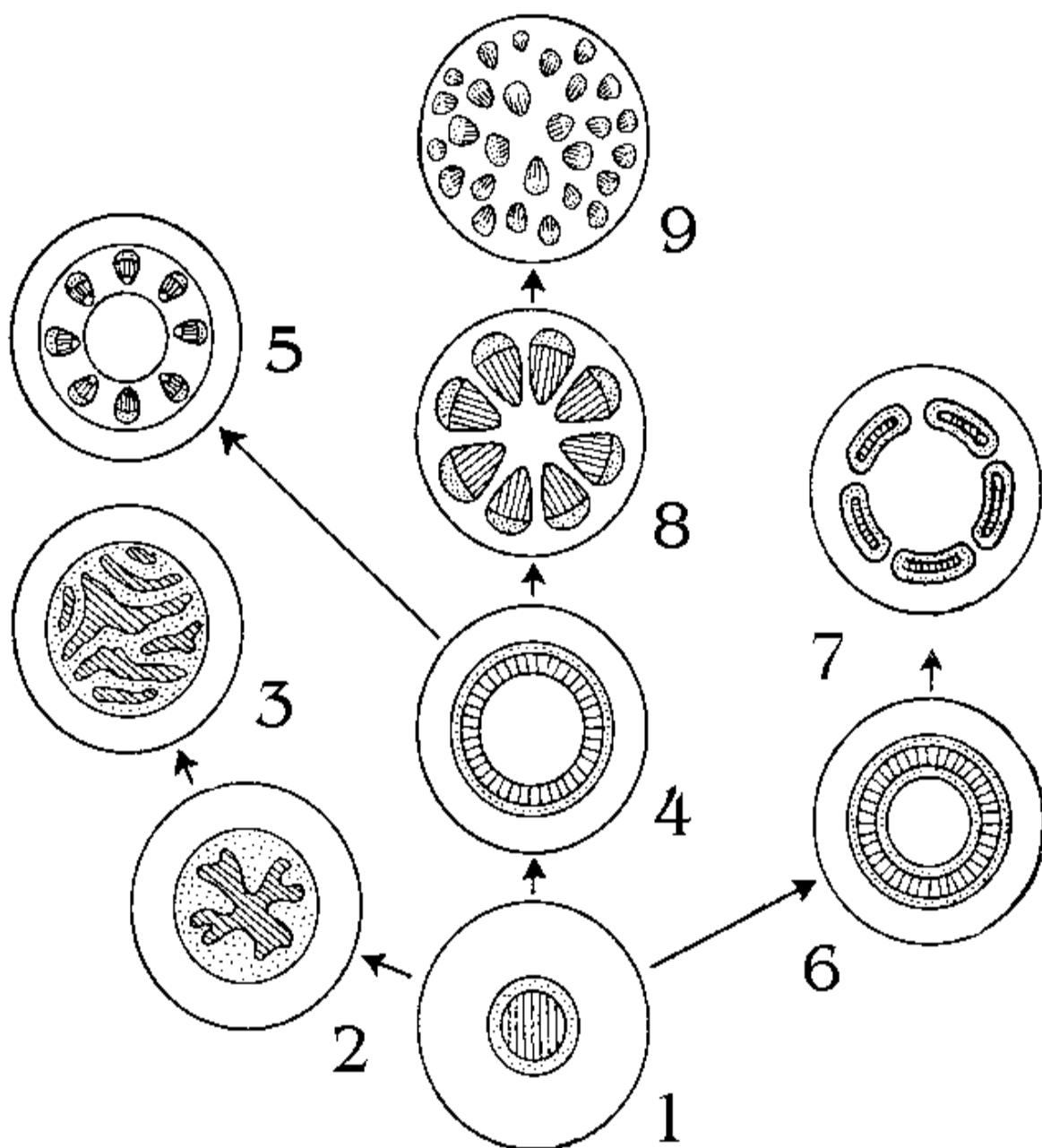


ТАБЛИЦА LIX. Схема эволюции стелы по Ван-Тигему. 1 - протостель, 2 - актиностель, 3 - плектостель, 4 - эктофлойная сифоностель, 5 - артростель, 6 - амфифлойная сифоностель, 7 - диктиостель, 8 - эустель, 9 - атактостель.

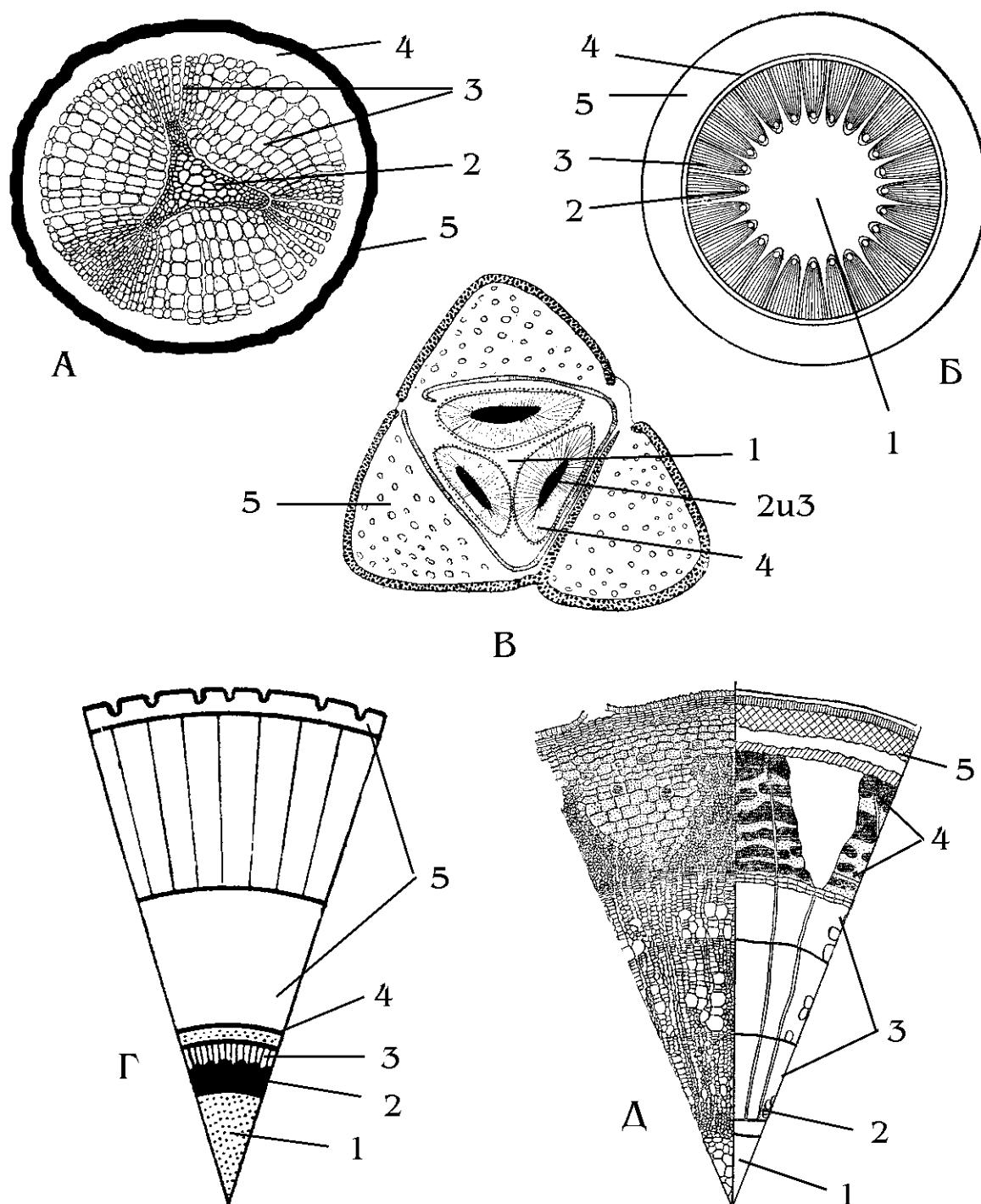


ТАБЛИЦА LX. Типы вторичного строения стеблей. А - Клинолист клинолистный (*Sphaenophyllum cuneifolium*); Б - Каламит (*Calamites* sp.); В - Медуллоза английская (*Medullosa anglica*); Г - Лепидодендрон сосудистый (*Lepidodendron vasculare*); Д - Липа сердцелистная (*Tilia cordata*): 1 - сердцевина, 2 - первичная ксилема, 3 - вторичная ксилема, 4 - флоэма, 5 - кора.

различных линиях эволюции тело дерева создавалось за счет различных частей стебля. Так, у ископаемых Полушниковидных (*Lepidodendron*, *Sigillaria*) главной составной частью ствола является кора с прирастающими к ней листовыми подушками, так что лепидодендроны - коровые деревья (табл. LX, Г). В противоположность им ископаемые Хвощевидные (*Calamites*) - сердцевинные деревья. Они отличаются весьма мощной сердцевиной и сравнительно слабо развитыми остальными частями стебля (табл. LX, Б), за исключением Клинолистовидных, у которых древесина занимала всю центральную часть и не имела сердцевины (табл. LX, А). За счет коры и сердцевины образуются стволы семенных папоротников и саговников. У хвойных же и двудольных сердцевина и кора развиты слабо, и основная масса ствола состоит из вторичной древесины (табл. LX, Д).

Эволюция спорофиллов

Строение спороносных частей споровых растений отличаются разнообразием и является одним из основных признаков классификации крупных таксонов - отделов. У первых наземных растений спорофиллы отсутствовали и спорангии располагались на концах ветвей (теломов). У них можно выделить три типа расположения спорангиев:

1. Ортотропные - расположенные на концах дихотомически ветвящегося стебля (*Rhynia*, *Cooksonia*, *Hedeia*, табл. LXI, 1-3). В некоторых случаях спорангии срастались в синангии (*Yarravia*, табл. LXI, 4).

2. Плагитропные - на коротких ножках на боковой поверхности дихотомически ветвящегося стебля (*Zosterophyllum*, *Gosslingia*, *Sowdonia*, *Kaulangiophyton* и др., табл. LXII, 1-4);

3. Анатропные - на концах дихотомически ветвящихся боковых ветвей, загнутых книзу (*Psiliphyton princeps*, *Hyenia elegans*, *Calamophyton primaevum* и др., табл. LXIII, 1-5)

Ортотропные спорангии сохранились у потомков Риниеобразных - Псилотовидных. У Псилотума трехкамерный синангий расположен на укороченном стебле, на котором также имеется мелкий дихотомически ветвящийся энаций. У Тмезиптериса (*Tmesipteris*) на коротком стебле располагается двухкамерный синангий и два крупных энация (табл. LXI, 5-7). Таким образом, спорангии (синангии) здесь являются такими же конечными, как и спорангии Риниеобразных, только расположенными на боковых укороченных теломов. Конечные спорангии были также и у

первых Папоротникообразных, например, у Протоптеридиума (*Protopteridium minutum*, табл. LXI, 8). Нет спорофиллов и у современных Ужовниковидных (*Ophioglossopsida*). Так у Червеколосьника цейлонского (*Helmintostachis zeylanica*, табл. LXI, 9-10) спорангии располагаются на боковых укороченных теломмах в количестве трех, имеется также три энациальных выроста. У видов рода Гроздовник (*Botrychium*) спорангии сидячие, энациев нет (табл. LXI, 11). У Ужовника (*Ophioglossum vulgatum*) спорангии сростаются в два ряда синангиев (табл. LXI, 12).

У некоторых современных Папоротниковидных из порядка Схизейные (*Schizaeales*) спорангии также терминальные, располагаются по краю листьев на концах жилок, как у Лигодиума (*Ligodium volubile*, табл. LXI, 13). У некоторых видов это явление проявляется только в онтогенезе, когда спорангии закладываются на краю листа, но затем оказываются на его нижней стороне вследствие усиленного роста пластинки листа над спорангием, как у видов рода Схизея (*Schizaea pusilla*, табл. LXI, 14-16). У Схизейных каждый спорангий соответствует отдельному плодущему телому, вошедшему в состав спорофилла.

Количество теломов, участвующих в образовании спорофилла, может быть очень большим, поэтому количество спорангиев может достигать значительной величины. Их агрегация (скупивание) приводит к образованию групп спорангиев, или сорусов. Такие конечные сорусы, расположенные по краю листа на концах жилок, имеются у современных Гименофилловых (*Hymenophyllales*, табл. LXI, 17-18). Благодаря неравномерному разрастанию спорофилла на одной из его сторон, сделавшейся впоследствии морфологически верхней, произошел сдвиг спорангиев (сорусов) на нижнюю сторону. При дальнейшем разрастании краев спорофилла спорангии (сорусы) оказались на относительно значительном расстоянии от края, стали располагаться на поверхности. В самом сорусе образовалась плацента, лучше обеспечивающая питание развивающихся спорангиев и спор, индузиумы как орган защиты и др.

Таким образом, у большинства папоротников лист совмещает две функции - генеративную и вегетативную. Но у многих видов произошла резкая дифференцировка на спорофиллы и трофофиллы, в крайних случаях дошедшая до того, что у спорофиллов мезофилл не развивается и спорангии сидят прямо на жилках.

Один из возможных путей эволюции спорофиллов Плаунообразных предложил В. Циммерман (табл. XXXI, Ж-1). За исходную форму он принимает часть риниеподобного растения, состоящую из двух дихотомически разветвленных ветвей, сидящих на общей оси, при этом одна

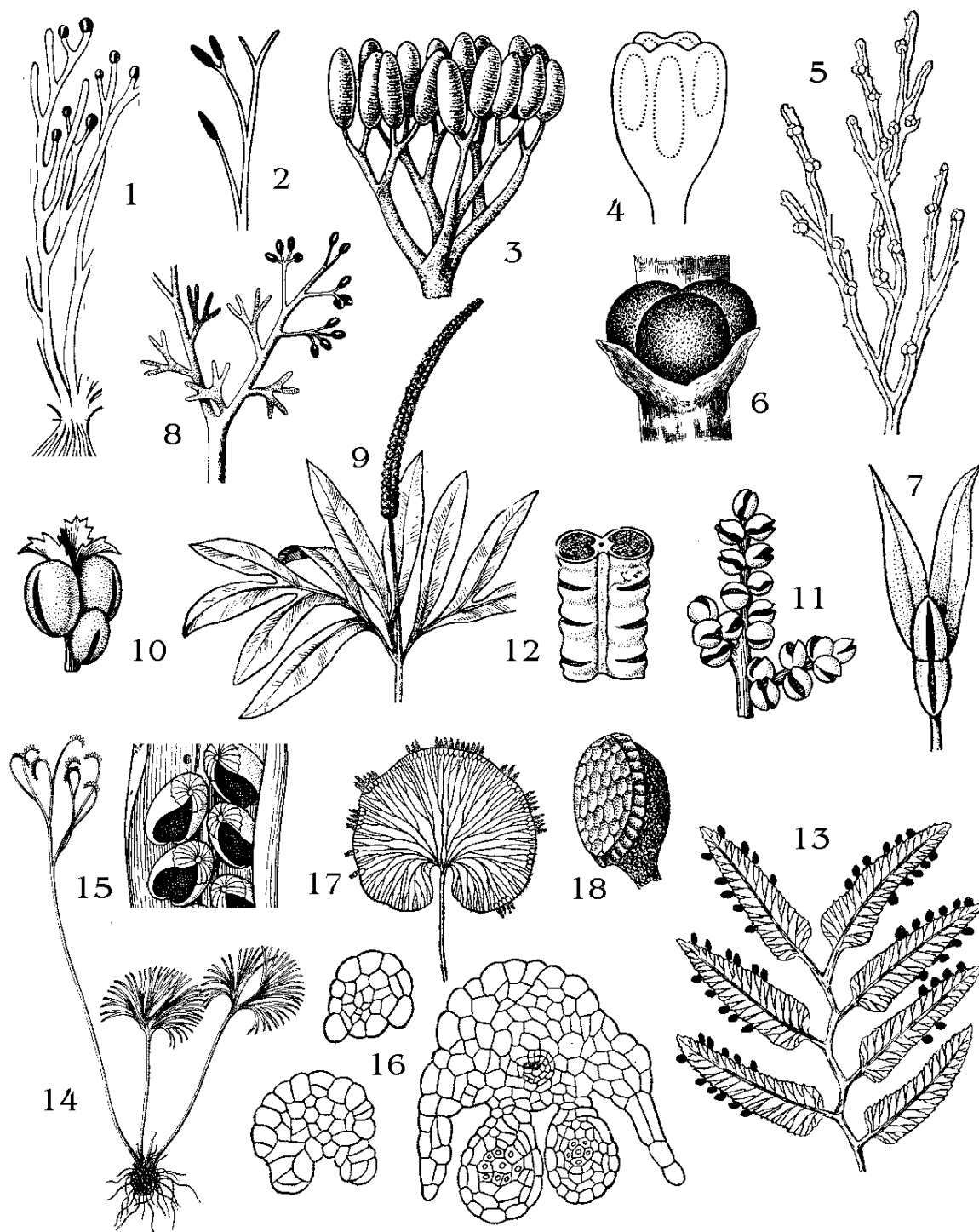


ТАБЛИЦА LXI. Ортотропные спорангии и их эволюция: 1 - Куксония (Cooksonia); 2 - Риния (Rhynia); 3 - Гедея (Hedeia); 4 - Ярравия (Yarravia); 5-6 - Псилот (Psilotum); 7 - Тмезиптерис (Tmesipteris); 8 - Протоптеридиум (Protopteridium); 9-10 - Гельминтостахис (Helmintostachis); 11 - Гроздовник ((Botrychium); 12 - Ужовник (Ophioglossum); 13 - Лигодиум (Ligodium); 14-15 - Схизея (Schizaea); 16 - последовательные стадии развития спорангия Схизеи; 17-18 - Гименофиллум (Hymenophyllum).

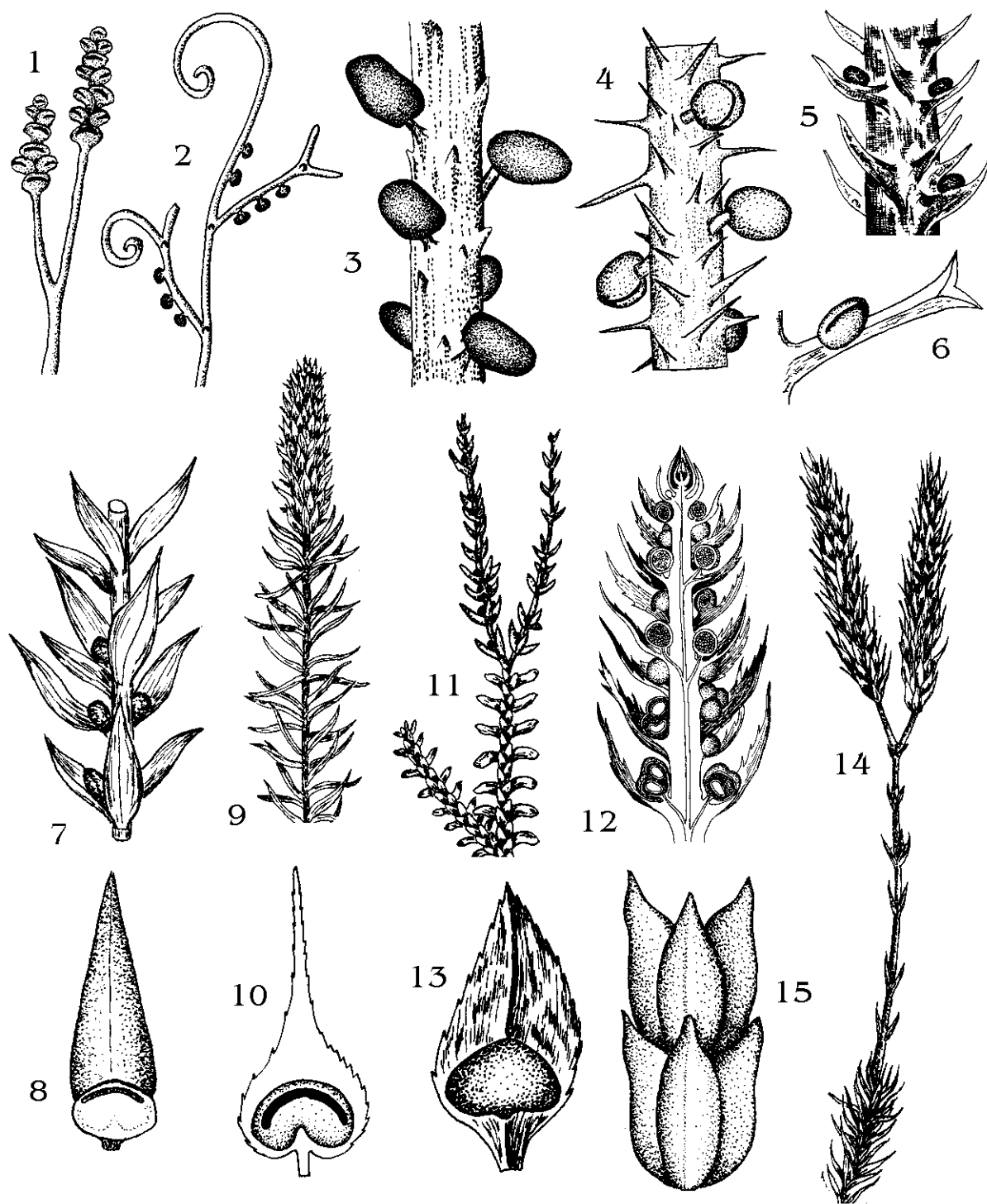


ТАБЛИЦА LXII. Плагитропные спорангии и их эволюция: 1 - Зостерофиллум (*Zosterophyllum*); 2 - Госслингя (*Gosslingia*); 3 - Каулангиофитон (*Kaulangiophyton*); 4 - Содония (*Sowdonia*); 5 - Дрепанофикус (*Drepanophycus*); 6 - спорофилл Протолепидодендрона (*Protolepidodendron*); 7-8 - Баранец обыкновенный (*Huperzia selago*); 9-10 - Плаун годичный (*Lycopodium annotinum*); 11-13 - Селагинелла швейцарская (*Selaginella helvetica*); 12 - спороносный колосок в разрезе; 14 - Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*); 15 - часть побега с супротивно расположенными листьями Дифазиума альпийского (*Diphasium alpinum*).

из ветвей была плодущей, другая - вегетативной. Такое направление эволюции спорофилла основано на допущении главным образом процессов редукции и сингении. Однако наиболее вероятным представляется эволюция спорофилла этой группы растений, основанная на процессе эпигении, который можно проследить на примере ископаемых и современных представителей отдела.

Первые наземные представители отдела не имели энациев, например, Зостерофиллум (*Zosterophyllum*, табл. LXII, 1). У Каулангиофитона (*Kaulangiophyton*, табл. LXII, 3) появляются шиповидные выросты, у Содонии (*Sawdonia*, табл. LXII, 4) эти выросты длиннее и имеют шиповидную форму. У обоих представителей расположение спорангиев и энациев не взаимосвязано. Упорядоченное расположение этих двух структур наблюдается у Барагванатии (*Baragwanathia*), у которой спорангии располагаются как в пазухах энациев, так и на стеблях между листьями. У Дрепанофизуса (*Drepanophycus*, табл. LXII, 5) и Протолепидодендрона (*Protolepidodendron*, табл. LXII, 6) спорангий перемещается на основание энация и появляется спорофилл. Первоначально спорофиллы ничем не отличаются от трофофиллов кроме того, что они несут спорангии. Такое явление наблюдается и у современного плауна Баранца обыкновенного (*Huperzia selago*, табл. LXII, 7-8). У более продвинутых форм спорофиллы сосредоточены в верхней части стебля и формируется спороносная зона, получившая название «спороносный колосок». Здесь спорофиллы отличаются от трофофиллов формой и размерами, у разноспоровых представителей на спорофилле имеется еще и язычок. Такие спороносные колоски имеются у Плауна годичного (*Lycopodium annotinum*, табл. LXII, 9-10) и Селагинеллы швейцарской (*Selaginella helvetica*, табл. LXII, 11-13). Дальнейшая эволюция спороносной зоны выражается в ее отдалении от вегетативной части путем образования безлистных участков, как у Плауна булабовидного (*Lycopodium clavatum*, табл. LXII, 14) и Дифазии альпийского (*Diphasium alpinum*, табл. LXII, 15). У последнего помимо всех прочих признаков эволюционной продвинутости имеется еще и упорядоченное расположение листьев - накрест супротивное.

Щиткообразный спорофилл Хвощеобразных образовался из дихотомических ответвлений недифференцированного тела первых наземных растений (табл. XXXI, Ж-2). Первый этап его эволюции состоял в том, что стерильные части (ножки) плодущих спорофиллов приняли изогнутую форму, вследствие чего спорангии стали повислыми (анатропными). Такого типа спорангии были у Псилофита (*Psiliphyton princeps*,

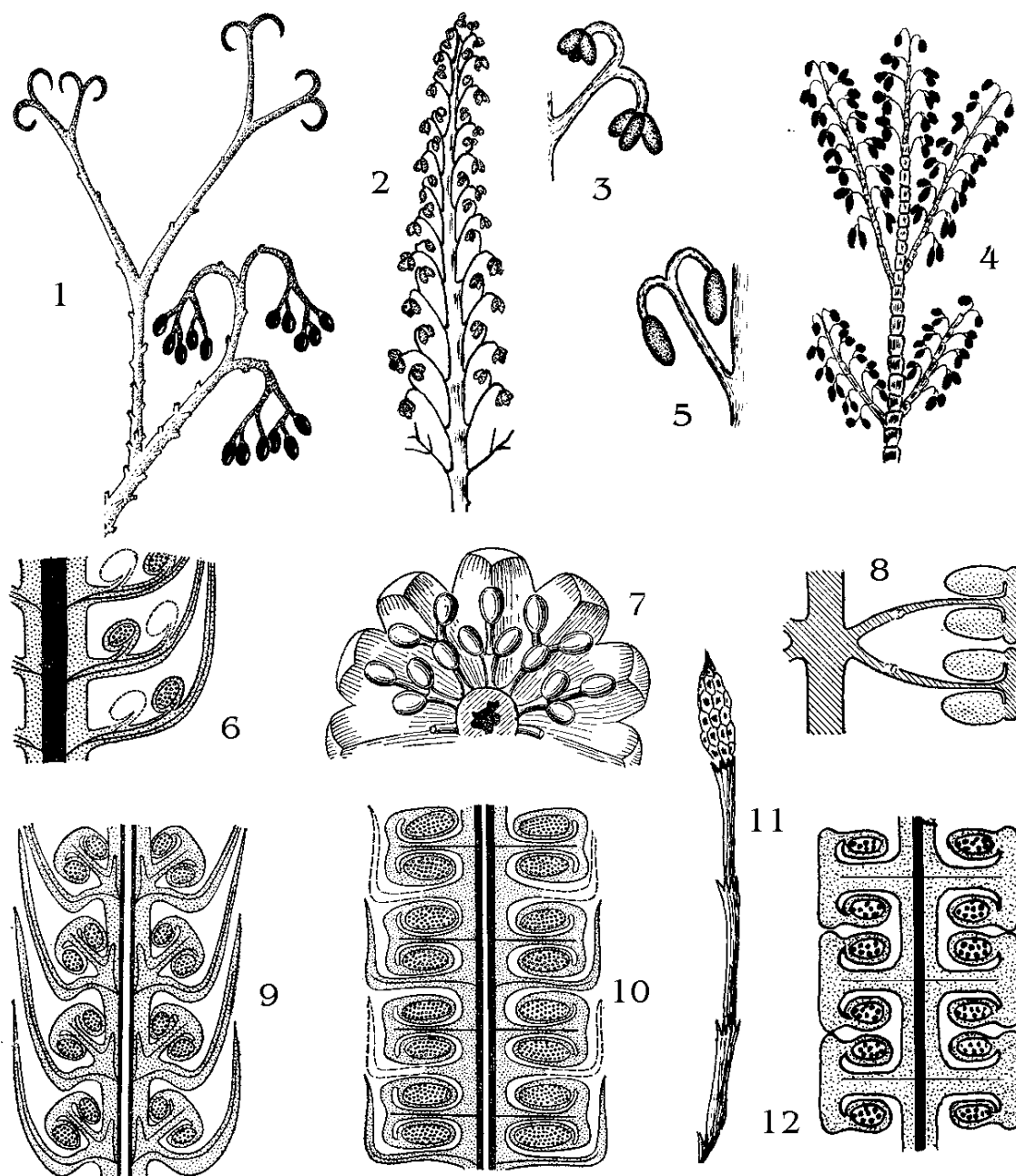


ТАБЛИЦА LXIII. Анатропные спорангии и их эволюция: 1 - Псилофит (*Psilophyton princeps*); 2-3 - Гиения (*Hyenia elegans*); 4-5 - Каламофитон (*Calamophyton primaevum*); 6-7 - продольный и поперечный разрезы спороносного колоска Клинолиста (*Sphaenophyllum dawsonii*); 8 - часть продольного разреза спороносного колоска Клинолиста (*Sphaenophyllum fertile*) с разветвленным спорангиофором, несущим на каждом ответвлении спорангии; 9 - продольный разрез спороносного колоска Палеостахии (*Palaeostachia*) со спорангиофорами, выходящими из пазухи кроющего листа; 10 - продольный рпазрез спороносного колоска Каламостахиса (*Calamostachis*) с самостоятельным расположением спорангиофоров и кроющих листьев; 11-12 - Хвощ ветвистый (*Equisetum ramosissimum*), спороносный колосок несет только спорангиофоры.

табл. LXIII, 1), давшего название группе первых наземных растений (псилофиты). У древнейших представителей отдела Хвощеобразные - Гиении (*Hienia elegans*, табл. LXIII, 2-3) и Каламофитона (*Calamophyton sp.*, табл. LXIII, 4-5) спорангии были такого же типа. У Клинолистовидных (*Sphaenophylloidsida*) спорофиллы состояли из двух частей - верхней плодущей и нижней бесплодной. У разных видов эти две части были по-разному развиты. У Клинолиста Доусона (*Sphaenophyllum dawsonii*, табл. LXIII, 6-7) бесплодные части спорофиллов срастались, образуя чашу, спороносные части несли по три спорангия. У Клинолиста фертильного (*Sphaenophyllum fertile*, табл. LXIII, 8) обе части заканчивались щитками, на нижней стороне которых развивались спорангии. У более высокоорганизованных хвоей спорофиллы имели грибовидную форму, образовавшуюся в результате редукции стерильных частей плодущих теломов, их расширения и срастания. В результате этого образовался спорофилл в виде щитка с анатропными спорангиями, сидящими вокруг ножки. Эта структура не является видоизмененным листом, поэтому к ней применим термин не спорофилл, а спорагиофор. У большинства ископаемых и современных представителей спорангиофоры образуют спороносную зону - спороносный колосок. У хвоей он состоит только из спорангиофоров, у каламитов и клинолистов спорангиофоры чередуются с кроющими листьями (табл. LXIII, 9-12).

Таким образом, эволюция спорофиллов разных отделов высших растений шла в разных направлениях. Первое направление характеризуется трансформацией всего вегетативного побега с конечным расположением спорангиев. Оно в свою очередь разделяется на две линии - риниофитовую и папоротниковую, или собственно макрофильную. В риниофитовой линии теломная часть мало изменяется, происходит сближение спорангиев и образование синангиев, которые у Псилотовидных в результате перевершинивания занимают боковое положение. К этой же линии относятся и Ужовниковидные, у которых дихотомически ветвящийся телом дифференцировался на спороносную и вегетативную части. В папоротниковой линии метаморфизуется теломная часть, принимающая листовидную форму с первоначально конечным (краевым) расположением спорангиев, которые постепенно перемещаются на нижнюю сторону, образуют группы и приобретают защитные приспособления. Такие эволюционные изменения прослеживаются у представителей отделов *Rhyniophyta* с одной стороны, и *Polypodiophyta* с другой.

Второе направление характеризуется первоначально боковым расположением спорангиев, появлением боковых выростов стебля - энациев,

перемещением спорангия в пазуху энация и, наконец, образованием микрофильных спорофиллов, впоследствии формирующих спороносные колоски плаунового типа. В этом направлении трансформировались спороносные части представителей отдела *Lycopodiophyta*.

Третье направление характеризуется трансформацией боковых спороносных ветвей с анатропными спорангиями с превращением в грибоподобные спорангиофоры, формирующие спороносные колоски хвощевого типа. К этому направлению относятся современные и ископаемые представители отдела *Equisetophyta*.

Эволюция спорангиев споровых растений

Спорангии представляют собой видоизмененные верхушки ветвей первых наземных растений, где происходила концентрация ткани, подверженной мейозу, и формировались споры.

У споровых растений существует два типа развития спорангиев: эуспорангиатный и лептоспорангиатный. Эуспорангиатный тип образуется из группы клеток и отличается крупными размерами и толстой, многослойной стенкой.

Лептоспорангиатный тип возникает из одной эпидермальной клетки, имеет небольшую величину и тонкую, однослойную стенку.

Примером эуспорангиатного типа может служить развитие спорангия Плауна булабовидного (*Lycopodium clavatum*, табл. LXIV, А). Его спорангий закладывается на верхней стороне спорофилла, ближе к его основанию. Начало ему дает группа поверхностных клеток. Эти клетки делятся стенками, параллельными поверхности спорофилла, на наружные и внутренние. Из внутренних в дальнейшем образуется археспорий, из наружных - стенки спорангия. В результате энергичного деления клеток образуется бугорок, в котором дифференцируется археспорий и двуслойная стенка спорангия. Клетки археспория отличаются более крупными размерами, крупными ядрами и густой протоплазмой. Между археспорием и стенкой спорангия образуется выстилающий слой - тапетум. Зачаток спорангия растет неравномерно: нижняя часть его отстает от верхней, и из нее образуется ножка спорангия. Клетки археспория обособляются и превращаются в материнские клетки спор, которые обычным путем образуют тетрады.

Эволюция спорангиев выразилась в выработке приспособления для раскрытия спорангия и в возникновении особого слоя, играющего

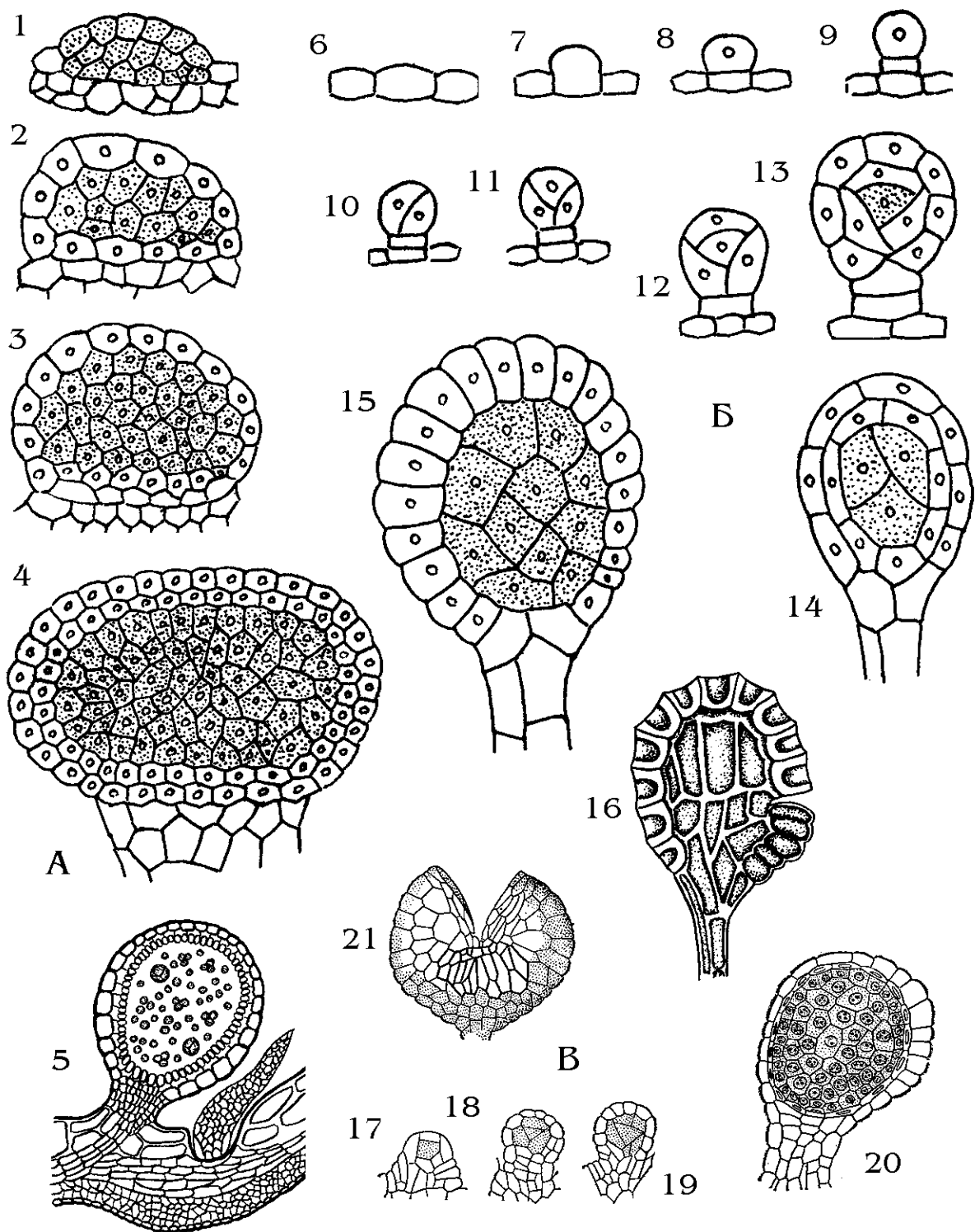


ТАБЛИЦА LXIV. А - развитие спорангия эуспорангиатного типа Плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*): 1-4 - последовательные стадии развития спорангия; 5 - спорангий Селагинеллы (*Selaginella helvetica*) в разрезе Б - развитие спорангия лептоспорангиатного типа: 6-15 - последовательные стадии развития спорангия; 16 - спорангий Щитовника (*Dryopteris filix-mas*). В - развитие спорангия эу-лептоспорангиатного типа Осмунды (*Osmunda regalis*): 17-20 - последовательные стадии развития спорангия; 21 - вскрытый спорангий.

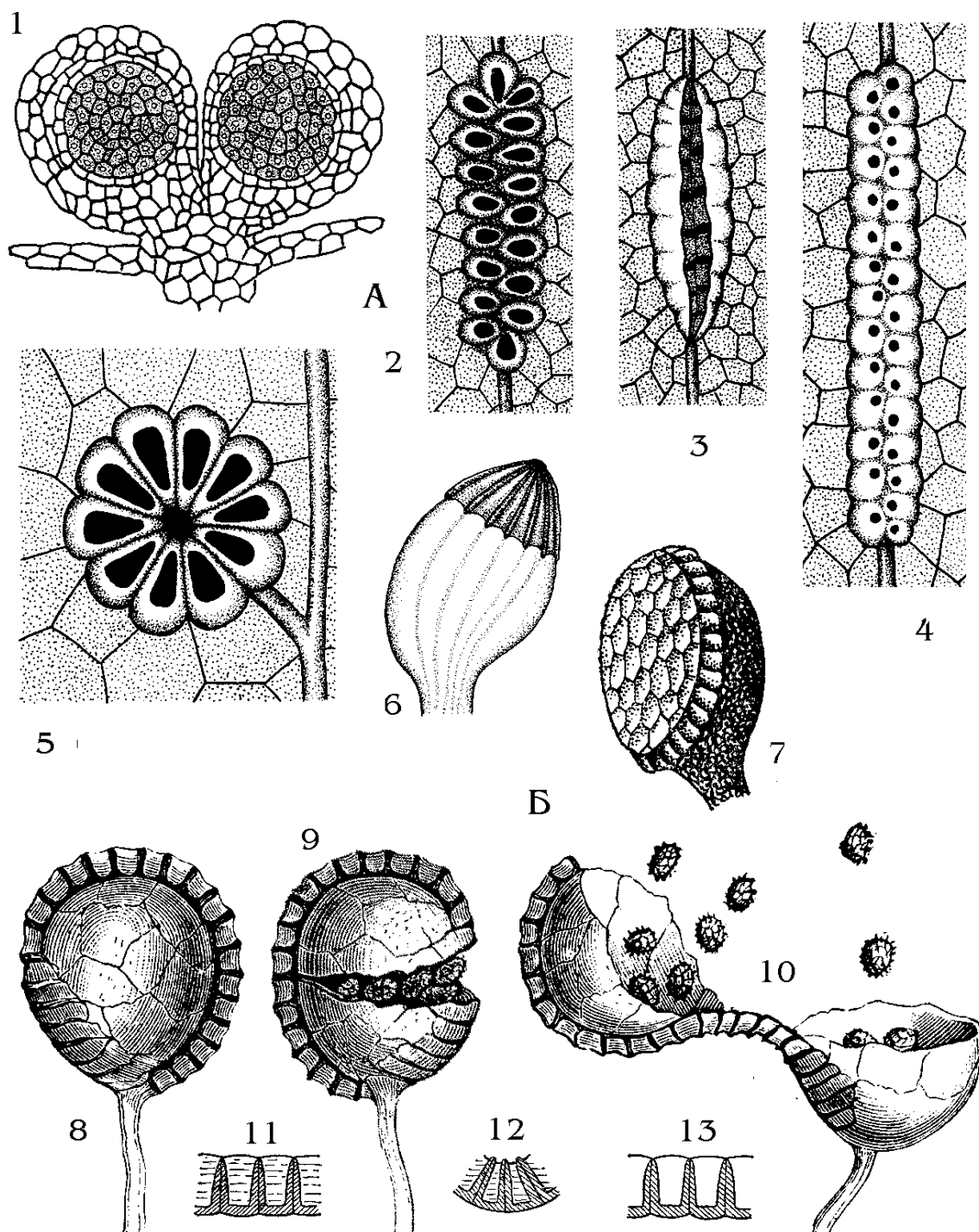


ТАБЛИЦА LXV. А - Эуспорангиатные спорангии и синангии: 1-2 - разрез и внешний вид соруса Ангиоптериса (*Angiopteris evecta*); 3-5 - синангии Мараттии (*Marattia fraxinea*), Данеи (*Danea elliptica*) и Христенсении (*Christensenia aesculifolia*); Б - Лептоспорангиатные спорангии: 6 - спорангий с конечным кольцом Актиностахиса (*Actinostachis digitata*); 7 - спорангий с косым кольцом Гименофиллума (*Hymenophyllum dilatatum*); 8-10 - спорангий с продольным кольцом и его вскрытие у Щитовника (*Dryopteris filix-mas*); 11-13 - механизм вскрытия кольца и катапультирующего эффекта.

роль в питании развивающихся спор - тапетума. Вскрытие спорангия происходит за счет наружных клеток, образующих экзотеций. Стенки этих клеток утолщаются, но среди них есть ряд клеток с неутолщенными оболочками (стомий), по которым проходит трещина, разрывающая стенку спорангия.

Одним из направлений эволюции спорангиев эуспорангиатного типа является срастание их между собой и образование синангиев. Синангии характерны для папоротников класса Мараттиевидных (*Marattiopsida*). У различных представителей этого класса можно пронаблюдать постепенное усложнение синангия и разную степень срастания спорангиев в нем. Так у видов рода Ангиоптерис (*Angiopteris*, табл. LXV, A-1-2) спорангии срастаются основаниями и в синангии можно различить отдельные спорангии, сидящие близко друг к другу. У других Мараттиевидных (*Marattia*, *Danaea*, *Christensenia*, табл. LXV, A-3-5) они настолько тесно срастаются, что границы отдельных спорангиев в общем синангии выявить нельзя. Открывается каждый спорангий отдельно продольной трещиной или круглым отверстием в общую борозду, проходящую между двумя рядами спорангиев (*Marattia*) или в углубление в центре синангия (*Christensenia*) или на поверхность синангия порами (*Danaea*).

Развитие лептоспорангиатного типа спорангия происходит по схеме, приведенной на таблице LXIV, Б.

Клетка эпидермиса плаценты разрастается, выпячивается над общим уровнем эпидермиса и отделяется поперечной перегородкой от остальной ткани плаценты. Эта отделившаяся клетка дает начало всему спорангию. В ней происходит несколько делений и образуется 5 клеток: одна внутренняя пирамидальная и четыре наружных, окружающих ее. Внутренняя клетка является археспориальной клеткой, из нее развивается содержимое спорангия - споры и выстилающий слой. Наружные же дают начало стенке спорангия. Они делятся только радиальными перегородками, так что стенка спорангия все время остается однослойной. В археспориальной клетке появляются перегородки, параллельные ее граням. Отделившиеся таким образом четыре клетки дают начало тапетуму, внутренняя же является спорообразующей, из нее развиваются споры.

Эуспорангиатный тип спорангиев встречается у наиболее древних и примитивных групп ископаемых и современных споровых растений, поэтому он считается примитивным типом, от которого произошел лептоспорангиатный тип, свойственный более молодым группам современных растений. Между эуспорангиатным и лептоспорангиатным типами

развития существует ряд постепенных переходов, связывающих их между собой. Наиболее наглядно это выражено к Осмунды (*Osmunda regalis*, табл. LXIV, 17-21). У нее начальная стадия развития спорангия происходит по эуспорангиатному типу, т.е. из группы клеток. Затем в этой группе обособляется одна клетка, дающая начало собственно спорангию, а остальные клетки образуют ножку. Таким образом формируется эу-лептоспорангиатный тип спорангия, у которого сам спорангий имеет однослойную оболочку, а ножка массивная, многоклеточная. Эуспорангиатные спорангии вскрываются щелью, образующейся в области стомия. Лептоспорангиатные выработали приспособление для вскрывания в виде кольца. Причем у примитивных папоротников кольцо конечное, оно участвует только во вскрытии спорангия, не обладая катапультирующим эффектом (табл. LXV, Б-6). Для этих же целей служит и косое кольцо (табл. LXV, Б-7). У самых высокоорганизованных папоротников кольцо продольное, обладает катапультирующим эффектом (табл. LXV, Б-8-13).

Эволюция спороносных структур голосеменных растений

Все голосеменные растения являются разноспоровыми, они продуцируют микро- и мегаспоры (макроспоры). Те и другие формируются отдельно друг от друга в микро- и мегаспорангиях (макроспорангиях). Отличительной особенностью семенных растений является то, что мегаспора по созревании не покидает спорангия, а прорастает внутри него и образует женский гаметофит. Внутри мегаспорангия происходит оплодотворение и в конечном итоге из него формируется семя.

Спороносные структуры голосеменных растений отличаются большим разнообразием. Наиболее ясно их эволюция просматривается в двух линиях развития высших растений - папоротниковой и плауновой.

У древнейших Семенных папоротников (*Lyginopteridopsida*) микроспорофиллы до настоящего времени недостаточно изучены. У представителя рода *Glossotheca* микроспорофиллы имели вид щитков, прикрепляющихся короткой ножкой к общему черешку (табл. LXVI, 1). С нижней стороны щитка свешивались 6-7 микроспорангиев. На том же черешке, ниже спорофиллов, находились перистые или перистосложные листочки.

На происхождение спорофилла Семенных папоротников существует две точки зрения. По мнению одних исследователей, они являются группой, промежуточной между настоящими папоротниками и саговниками

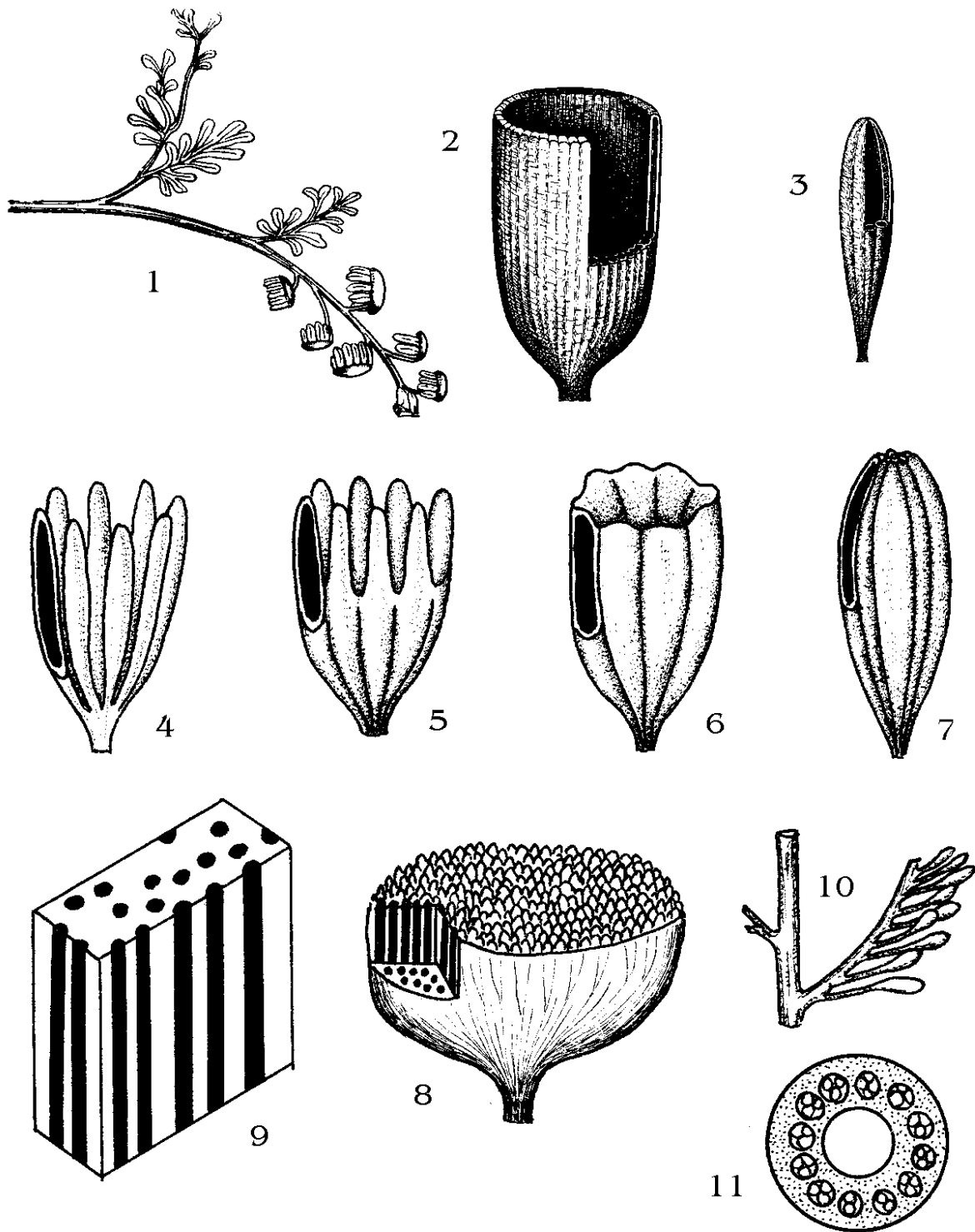


ТАБЛИЦА LXVI. Микроспороносные структуры Семенных папоротников. 1 - часть побега со спорангиями Глоссотеки (*Glossotheca*); 2 - синангий Витлесеи (*Whittleseya elegans*); 3 - синангий Аулакотеки (*Aulacotheca* sp.); 4-7 - возможный ход эволюции синангия от свободных спорангиев до замкнутой структуры с полостью внутри; 8-9 - чашевидный синангий и часть разреза через спороносную зону Долоротеки (*Dolorotheca fertilis*); 10-11 - часть побега с синангиями и поперечный разрез через синангий Голденбергии (*Goldenbergia glomerata*).

и произошли от разноспоровых папоротников, которые в свою очередь вышли из равноспоровых. Об этом свидетельствует внешнее сходство морфологических и анатомических структур у настоящих и семенных папоротников, а с саговниками их сближает почти одинаковое строение семяпочек и семян.

Согласно другой точки зрения, которой придерживался В. Циммерманн, Семенные папоротники возникли непосредственно из древнейших Риниеобразных, обладавших спорангиями, расположенными на концах ветвей. Эти же Риниеобразные были и предками настоящих папоротников. Эволюция обеих групп шла одновременно и независимо друг от друга. У Семенных папоротников конечное расположение спорангиев сохранилось, у настоящих папоротников спорангии перешли на нижнюю сторону спорофиллов. Конечное положение спорангиев, таким образом, является первичным, а положение их на нижней поверхности листа - вторичным. Эту точку зрения подтверждает тот факт, что и семенные и настоящие папоротники появляются в верхнекаменноугольных отложениях одновременно и далее развиваются как две самостоятельные эволюционные линии.

Таким образом, микроспорофиллы семенных папоротников развились из вайи, служившей одновременно и для питания, и для размножения. Спорангии находились на ее долях и в ходе эволюции верхние доли сохранили только функцию размножения и превратились в щиткообразные спорофиллы с редуцированным мезофиллом, несущие на нижней стороне спорангии. Нижние доли вайи остались вегетативными. Дальнейшая их эволюция была направлена в сторону срастания и образования синангиев. Так у Витлесеи (*Whittleseya elegans*, табл. LXVI, 2) синангий имел форму бокала на тонкой ножке, стенку которого образовывали сросшиеся между собой трубчатые спорангии с очень толстыми стенками. У Аулакотеки (*Aulacotheca sp*, табл. LXVI, 3) синангий представлял собой овальное тело около 6-8 мм длины, сидящее на длинной тонкой ножке. Внутри него находилась обширная полость, а стенка построена из вегетативной ткани, в толще которой заключались 12-15 трубчатых спорангиев. Они располагались в один ряд вокруг центральной полости. Такого же типа синангии были и у Гольденбергии (*Goldenbergia glomerata*, табл. LXVI, 10-11).

У Долоротеки (*Dolorotheca fertilis*, табл. LXVI, 8-9) имелись чашевидные синангии, причем полость чаши была заполнена вегетативной тканью, в которую были вкраплены трубчатые спорангии.

Такие синангии могли возникнуть путем срастания трубчатых спорангиев. Возможный ход их эволюции показан на табл. LXVI, 4-6. От

исходной формы со свободными спорангиями происходило их постепенное срастание с образованием бокаловидной структуры и затем смыкание и срастание вершин спорангиев с образованием полости внутри.

Мегаспорангии Семенных папоротников имели строение, напоминающее строение семяпочки саговников. Снаружи весь мегаспорангий был прикрыт особой плюской, на внешней поверхности которой находились характерные железы, как у Лигиноптериса (*Lyginopteris sp.*, табл. LXVII, 1-2). Через ножку мегаспорангия в его нижнюю часть входил сосудистый пучок. Он давал ответвления, направляющиеся в плюску и в интегумент. Это дает основание считать, что интегумент и плюска произошли путем срастания листьев, окружавших мегаспорангий и служивших ему защитой. Мегаспорангии сидели на конечных разветвлениях мегаспорофилла (ножках), которыми они прикреплялись или непосредственно к рахису или к его ответвлениям.

Мегаспорофилл образовался из вайи, несущей на своей нижней части по краям конечных долей мегаспорангии. Вся вегетативная часть ее (мезофилл) редуцировалась и исчезла, а мегаспорангии оказались на концах ответвлений, образовавшихся из жилок вайи. Плюска возникла из дольки листа, прилежащей к мегаспорангию. Покров мегаспорангия мог развиваться или из подобной же дольки или как новообразование - вырост халазальной части.

Мегаспорофиллы у некоторых видов *Lyginopteridopsida* имеют редуцированную вегетативную часть, от нее остались лишь крупные жилки, на концах которых помещаются мегаспорангии. У других семенных папоротников нет такой редукции. У многих из них спорофиллы сохранили характер вегетативных листьев, как, например, у Алетоптериса (*Alethopteris norinii*, табл. LXVII, 3) спорофилл представлял собой сложноперистый лист, к ответвлениям рахиса которого прикреплялись мегаспорангии. Такого рода спорофиллы выполняют функцию вегетативную и спороносящую.

Дальнейшая эволюция мегаспорофиллов шла по пути сокращения их вегетативной части и уменьшения числа мегаспорангиев. Этот процесс можно наглядно продемонстрировать на примере представителей класса Саговниковидные (*Cycadopsida*), у большинства представителей которых мегаспорофиллы имеют специфическую форму и строение, образуя компактные стробилы (шишки). Исключение составляют виды рода Саговник (*Cycas*), у которых мегаспорофиллы помещаются на вершине побега, имеющего неограниченный рост. У Саговника поникающего (*Cycas revoluta*) они возникают на вершине ствола и своей

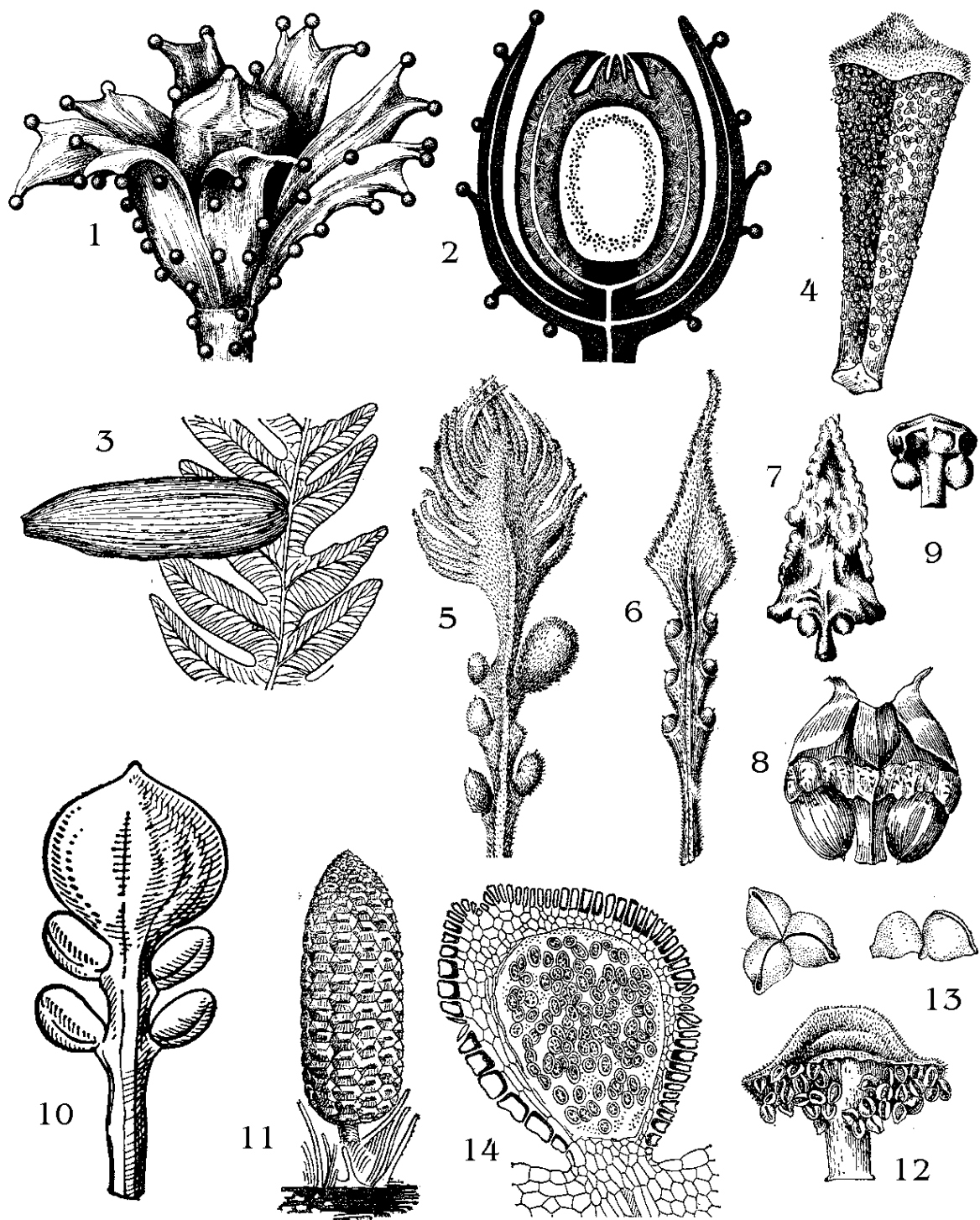


ТАБЛИЦА LXVII. Спороносные структуры Семенных папоротников и Саговников. 1-2 - семяпочка и разрез через нее Лигиноптериса (*Lyginopteris* sp.); 3 - часть спорофилла с семяпочкой Алептоптериса (*Alethopteris norinii*); 4 - микроспорофилл Саговника (*Cycas revoluta*); 5-9 - редукция листовой пластинки макроспорофилла у Саговников: (5 - *Cycas revoluta*; 6 - *Cycas circinalis*; 7 - *Dioon edule*; 8 - *Ceratozamia mexicana*; 9 - *Zamia skinneri*); 10 - макроспорофилл ископаемой триасовой Бьювии (*Bjuvia simplex*); 11 - женский стробил Замии (*Zamia floridana*); 12-14 - микроспорофилл и микроспорангии (внешний вид и разрез) Замии (*Zamia floridana*).

формой напоминают вегетативные листья, отличаясь от них меньшими размерами и желтовато-оранжевой окраской. Верхняя часть спорофилла расширена в перисторазрезанную пластинку, в нижней суженной части которой по краю сидят крупные семязпочки. Между такого рода спороносными структурами и мегаспорофиллами остальных саговников, имеющими вид щиткообразных чешуй, наблюдается ряд переходов (табл. LXVII, 5-9). Они позволяют сделать вывод, что щитковидные чешуйчатые мегаспорофиллы, собранные в стробил, развились из листообразных благодаря редукции пластинки и превращению ее в деревянистый щиток. Одновременно с редукцией пластинки мегаспорофилла идет и уменьшение числа семязпочек, находящихся на каждом спорофилле до двух. У ископаемой триасовой Бьювии (*Bjuvia simplex*, табл. LXVII, 10) верхняя часть мегаспорофилла была расширена в листоподобный орган, а нижняя несла 4 семязпочки.

Мегаспорофиллы других Саговниковидных сближаются и формируют компактный стробил, как, например, у Замии флоридской (*Zamia floridana*, табл. LXVII, 11). В середине стробила проходит ось, на которой сидят тесной спиралью мегаспорофиллы, имеющие вид шестиугольных щитков, прикрепляющихся к оси стробила тонкой ножкой. На краю каждого щитка находятся два мегаспорангия. В молодом возрасте мегаспорофиллы плотно смыкаются друг с другом, образуя сплошную поверхность.

Мужские стробилы Саговниковидных более однообразны, чем женские. Они у всех родов построены из чешуйчатых или грибовидных микроспорофиллов, расположенных на оси тесной спиралью (табл. LXVII, 4, 12-14). На нижней поверхности каждого микроспорофилла в большом количестве находятся микроспорангии, располагающиеся группами (сорусами). Эволюция микроспорофиллов выразилась в смещении микроспорангиев с краев на нижнюю поверхность и в редукции их вегетативной части.

Дальнейшую трансформацию микро- и мегаспорофиллов можно наблюдать у представителей класса Беннеттитовидные (*Bennettitopsida*).

У видов рода Вильямсония (*Williamsonia*, табл. LXVIII, 1-10) стробилы также были раздельнополыми и собрание микроспорофиллов имело вид относительно глубокой чаши, на краях которой помещались выросты, несущие микроспорангии. Чаша образовалась из сросшихся оснований микроспорофиллов, на дне ее формировались нектароподобные органы. Лопастни чаши, несущие спорангии, могли быть плоскими или вогнутыми.

Женский стробил состоял из конусовидной или шаровидной оси, на которой сидели в большом количестве мегаспорофиллы, чередуясь с бесплодными чешуями. Мегаспорофилл имел длинную тонкую ножку,

на конце которой находился мегаспорангий, представленный семяпочкой. Семяпочка была одета одним покровом, верхний конец которого вытянут в длинную микропиллярную трубку с микропиле на верхушке. Мегаспорофиллы помещались между бесплодными чешуями, являвшимися, по-видимому, видоизмененными листьями. Эти чешуи превышали мегаспорофиллы, расширялись на верхушке и смыкались между собой краями, образуя сплошную поверхность с небольшими отверстиями, через которые выдавались наружу микропиллярные трубки (табл. LXVIII, 16-17).

Беннетитовидные являются единственной группой голосеменных растений, у которых в одном стробиле находились и микро-, и мегаспорофиллы. Вильямсониелла корончатая (*Williamsoniella coronata*, табл. LXVIII, 11-15) имела обоеполые стробилы, которые были довольно мелкими и сидели на длинных ножках. На конусовидной оси стробила прикреплялись более 300 семяпочек и около 1200 межсеменных чешуй. Верхушка оси была стерильной и возвышалась над стробилом. К основанию оси мутовчато прикреплялись 12-14 не сросшихся между собой микроспорофиллов, по своему строению отличающихся от микроспорофиллов Вильямсониеллы. Они были сочные, мясистые, по форме напоминали дольки апельсина. Посредине микроспорофилла находились две пары пальцевидных выростов, к которым прикреплялись синангии. Снаружи стробил был защищен несколькими рядами покроволистиков, густо покрытых волосками. Во время опыления кроющие листья и микроспорофиллы, по-видимому, широко раскрывались, а впоследствии опадали.

Наиболее хорошо изученной генеративной структурой является обоеполый стробил Цикадеоидеи (*Cicadeoidea dacotensis*, табл. LXVIII, 18-21). Реконструкция стробила этого вида, предложенная в начале XX в. американским ученым Д. Уиландом, послужила основой для создания эуантовой теории происхождения цветка.

Основу стробила составляла мясистая ось, на которой располагались многочисленные семена и межсеменные чешуи. К основанию оси мутовчато прикреплялись микроспорофиллы, имевшие перистое строение. Через него проходила ось (рахис), расширяющаяся на конце в небольшую пластинку. По обе стороны рахиса помещались парами ответвления, на которых в два ряда сидели синангии, наполненные микроспорами. Нижними частями микроспорофиллы срастались между собой, образуя диск. Ко времени опыления они широко раскрывались. Снаружи стробилы были защищены многочисленными густо опушенными кроющими листьями. Однако такие раскрытые стробилы не обнаружены, не смотря на огромное количество находок Цикадеоидеи.

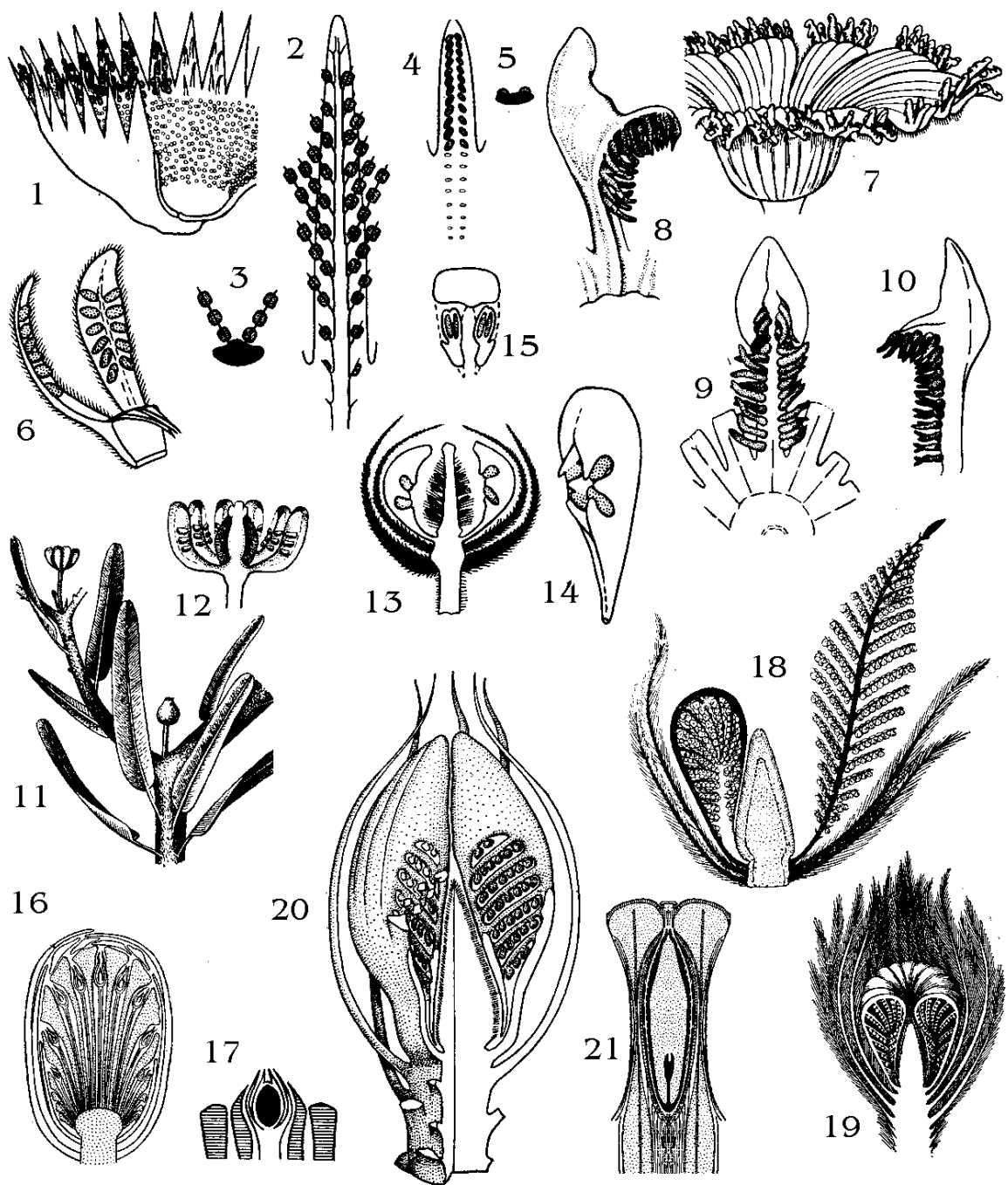


ТАБЛИЦА LXVIII. Спороносные структуры Беннетитовидных: 1-10 - чашевидные спороносные мужские фруктификации Вильямсонии с плоскими и вогнутыми спороносными сегментами: 1 - *Williamsonia sol*, 2-3 - *W. whitbiensis*; 4-5 - *W. spectabilis*; 6 - *W. setosa*; 7 - *W. hirsuta*; 8-10 - *W. santalensis*; 11-15 - обоеполый стробил Вильямсонииеллы (*Williamsoniella coronata*): 11 - часть побега; 12 - стробил; 13 - стробил в разрезе; 14 - микроспорофилл; 15 - микроспорофилл в разрезе; 16 - женский стробил Вильямсонии; 17 - схема строения семезачатка, окруженного межсеменными чешуями; 18-21 - обоеполый стробил Цикадеоидеи (*Cicadeoidea dacotensis*): 18-19 - реконструкция по Д. Уиланду; 20 - реконструкция по Т. Делевориасу; 21 - продольный разрез через семя и межсеменные чешуи.

Реконструкция стробила, предложенная Т. Делевориасом, внесла существенные изменения в представления об их строении, в особенности о строении микроспорофиллов, которые были довольно сложно устроенными специализированными образованиями. Каждый из микроспорофиллов был похож на сочную дольку апельсина, в которой удалена центральная часть. «Окно» было заполнено «перекладинами», к которым прикреплялись овальные спорангии. Микроспорофиллы срастались в основании. Такое устройство стробила исключало возможность ветроопыления, поскольку готовые к восприятию пыльцы семезачатки были окружены массивными микроспорофиллами и несколькими рядами кроющих листьев (табл. LXVIII, 20).

Формирование мегаспорофиллов в компактное образование можно представить как результат редукции и агрегации листовидных исходных форм, как это имело место у Саговников. Эти же процессы привели и к возникновению бесплодных чешуй, образовавшихся из верховых листьев, функция которых - защита мегаспорангиев и семян на первых стадиях их развития.

Таким образом, современные представления о строении стробила Цикадеоидеи показали, что микроспорофильная часть Беннетитовидных имеет единый план строения - это чашевидно-лопастное образование, лопасти которого более или менее срастаются в основании и несут на своей внутренней поверхности микроспорангии.

Дальнейшая трансформация обоополого стробила Беннетитовидных прослеживается среди оболочкосеменных растений (*Chlamidospermae*). На возможность филогенетической связи этих двух групп растений указывал и В. Циммерманн. Так у Вельвичии удивительной (*Welwitschia mirabilis*, табл. LXXI, 12) отдельный мужской стробил («цветок») состоит из двух пар супротивно расположенных чешуй, образующих четырехчленный «околоцветник». Внутри него находится чашеобразная структура с шестью выростами, несущими на концах синангии. Центр стробила занят рудиментарной семяпочкой.

Древнейшие семенные плауны также имели обоополые стробилы, унаследованные от разноспоровых представителей (Лепидодендрон, Миадесмия, табл. LXIX, 1). Трансформация мегаспорофилла хорошо прослеживается на примере видов рода Лепидодендрон, где наблюдается переход от спорофилла, содержащего в спорангии несколько спор к спорофиллу со спорангием с одной мегаспорой, и, наконец, к спорофиллу, несущему мегаспорангий с развитым внутри него женским гаметофитом. Такие спорофиллы и спорангии присущи семенным лепидодендронам, относимым к роду Лепидокарпон (*Lepidocarpon lomaxii*, табл. LXIX, 2-3). Это же явление наблюдается и у семенной селлагинеллы - Миадесмии (*Miadesmia membranacea*, табл. LXIX, 4-5).

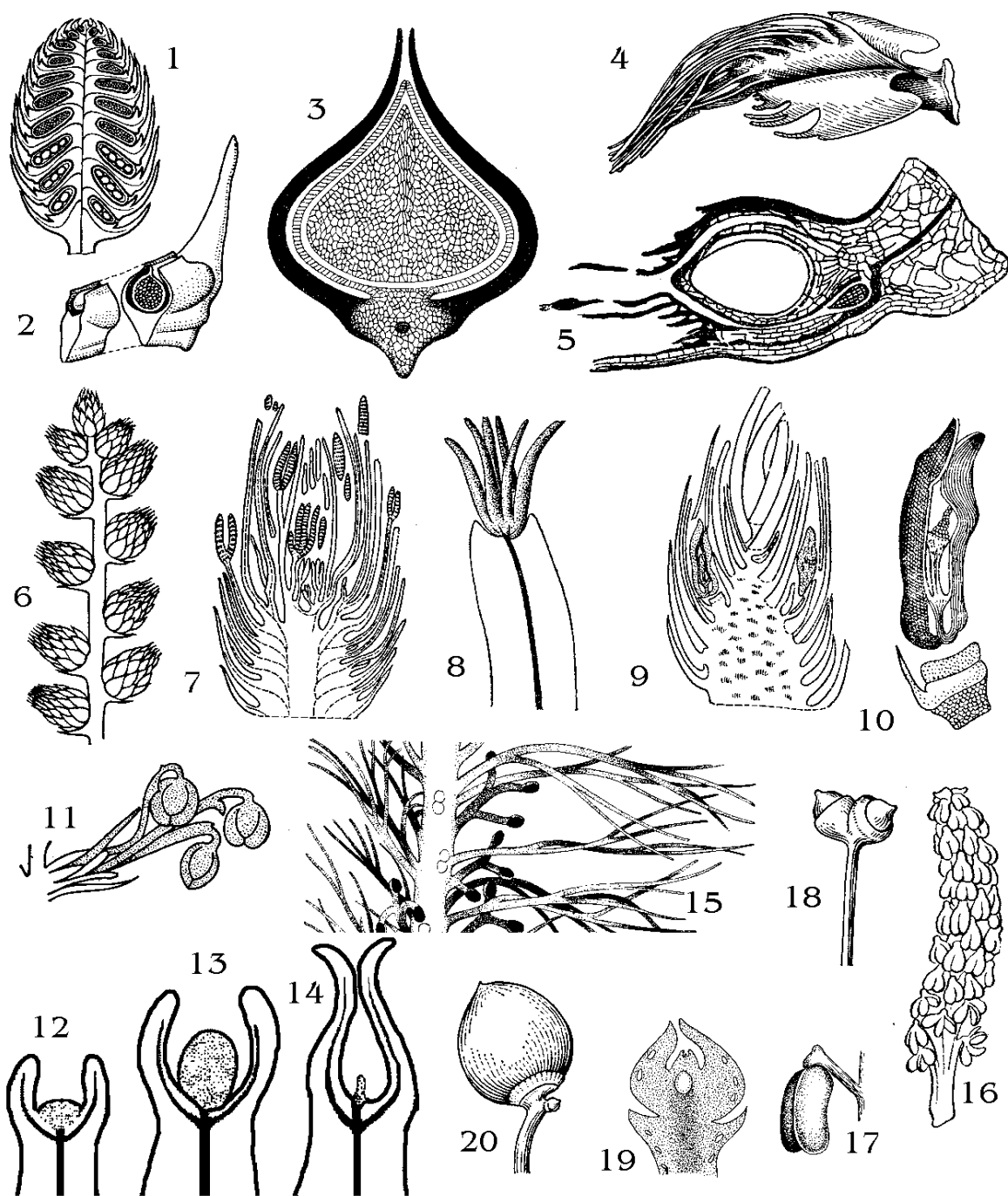


ТАБЛИЦА LXIX. Спороносные структуры Лепидодендроновидных, Кордаитовидных и Гинкговидных. 1 - стробил Лепидодендрона (*Lepidodendron vasculare*); 2-3 - макроспорофилл и семязпочка Лепидокарпона (*Lepidocarpon lomaxii*); 4-5 - макроспорофилл и семязпочка Миадесмии (*Miadessmia membranacea*); 6-10 - Кордаиантус (*Cordiaanthus williamsonii*): 6 - мужские стробилы; 7 - мужской стробил в разрезе 8 - микроспорофилл; 9 - женский стробил в разрезе; 10 - семязпочка; 11 - примитивный тип макростробила (*Cordiaanthus pseudofluitans*); 12-14 - схема формирования интегумента; 15 - часть побега Трихопитиса (*Trichopitys heterophylla*); 16-20 - Гинкго (*Ginkgo biloba*): 16-17 - микростробил и микроспорофилл; 18 - побег с семязпочками; 19 - семязпочка в разрезе; 20 - семя.

Особого типа спороносные структуры имелись у Кордаитантовидных (*Cordaitantopsida*). Мужские стробилы Кордаянтуса (*Cordaianthus williamsonii*, табл. LXIX, 6-8) располагались на тонкой оси. Отдельный стробил имел короткую и толстую ось, на которой спирально располагались кроющие листья и микроспорофиллы, которые были плоскими и несли на вершине 1-4 удлинённых микроспорангия.

Особенностью строения мужских стробил является то обстоятельство, что спорофиллы никогда не помещаются в пазухах кроющих чешуй, следовательно те и другие являются гомологичными образованиями. Микроспорофиллы являются явно примитивными органами. Крестообразное дихотомическое ветвление проводящих пучков на их верхушке говорит о том, что они первоначально имели радиальное строение. Можно считать, что микроспорофиллы кордаитов произошли от пучка примитивных радиально построенных и дихотомически ветвящихся спорангиальных ветвей, конечные ответвления которых несли прямые, цилиндрические спорангии. В результате редукции, скупивания и уплощения спорангии оказались сидящими на верхушке листовидного органа («спорофилла»), пронизанного одним проводящим пучком. Таким образом, здесь спорофиллы не являются видоизменёнными листьями, а развивались из морфологически мало дифференцированной системы ветвей.

Женские стробилы также были соединены в собрание и внешне были похожи на мужские. Различают два типа женских стробил - примитивные и продвинутые. Примитивный тип характеризуется удлинёнными мегаспорофиллами, выдающимися над верхушкой женского стробила, ветвящимися дихотомически и несущими на вершине несколько семязпочек (*Cordaianthus pseudofluitans*, табл. LXIX, 11). Женские стробилы у этого вида располагались в два ряда на общей оси и сидели в пазухах кроющих чешуй. Они имели короткие, простые стерильные чешуи, сосредоточенные у их основания, и длинные, разветвлённые мегаспорофиллы, ветви которых располагались не в одной плоскости, а в двух (крестообразно).

Продвинутый тип (*Cordaianthus williamsonii*, табл. LXIX, 9) стробила состоял из короткой толстой оси, на которой помещались кроющие чешуи и образования, состоящие из короткой оси с вторичными кроющими чешуями и мегаспорангием на конце. Эта структура многими исследователями рассматривается как отдельный женский редуцированный стробил с одной развитой семязпочкой (табл. LXIX, 10). Однако по мнению Р. Флорина, известного исследователя этой группы расте-

ний, семязпочка сидит на мегаспорофилле, сильно редуцированном в нижней вегетативной части, разветвленным дихотомически на две лопасти, между которыми располагается мегаспорангий, причем эти лопасти, срастаясь своими краями, образуют вокруг мегаспорангия интегумент (табл. LXIX, 12-14). К такому выводу приводит то обстоятельство, что мегаспорофиллы помещались непосредственно на оси, а не в пазухе кроющих чешуй, и стерильные чешуи на верхушке раздваивались на две лопасти и у некоторых из них между лопастями сидели абортированные мегаспорангии.

Таким образом, мужские и женские стробилы Кордаитантовых представляют собой укороченный плодущий побег, состоящий из короткой неразветвленной оси и многочисленных спирально расположенных гомологичных чешуй. Их большая часть является стерильными, а верхушка дихотомически ветвится. Некоторые же являются мегаспорофиллами. У более древних представителей они ветвятся крестообразно и каждое ответвление несет две терминальные, повислые семязпочки. У поздних представителей мегаспорофиллы несут единственную терминальную прямую семязпочку.

Особое строение имеют органы спороношения у Гинкговидных (*Ginkgo biloba*, табл. LXIX, 16-20). Мужские напоминают соцветие сережку, в которой на тонкой оси сидят неправильной спиралью микроспорофиллы, состоящие из короткой ножки, расширяющейся на верхушке в округлую пластинку, к которой прикрепляются два микроспорангия.

Мегаспорофиллы имеют форму короткого дихотомически ветвящегося побега с двумя семязпочками на верхушках. Основание семязпочки окружает особый валик. Этот валик является рудиментарным спорофиллом, о чем свидетельствуют тератологические наблюдения над Гинкго: встречаются мегаспорофиллы, у которых кольцевой валик принимает форму листа, а семязпочки сидят на краю листовой пластинки. Таким образом, собственно спорофиллом у Гинкго является кольцевой валик, сидящий на конце дихотомически разветвленного стебля, т.е. спороносная структура с мегаспорангиями является образованием отчасти стеблевого, отчасти листового происхождения. В. Циммерманн считает, что мегаспорофиллы Гинкго произошли непосредственно от древнейшей формы спороношения Риниеобразных. Дихотомически разветвленная система плодущих теломов с конечными спорангиями была началом, из которого вышли мегаспорофиллы, минуя стадию спороношения семенных папоротников. Подтверждением этому может служить строение ископаемого Трихопитиса (*Trichopitis heterophylla*, табл. LXIX,

15), у которого листья и спороносные побеги имели большое сходство и напоминали побеги Риниеобразных.

У Хвойных (*Pinopsida*) микроспорофиллы собраны в мужские стробилы (шишки), в центре имеющие ось, на которой тесной спиралью или мутовками располагаются микроспорофиллы, несущие на нижней стороне микроспорангии. Микроспорофиллы в разных семействах имеют различную форму. Различают четыре типа микроспорофиллов.

1. **Taxus-тип.** Микроспорофиллы щитковидные, радиальные, микроспорангии располагаются вокруг центральной части щитка (табл. LXX, 1-2).

2. **Cupressus-тип.** Микроспорофиллы на короткой ножке. Они или представляют собой чешуйку с сильно развитой на верхушке пластинкой и со свободными микроспорангиями на нижней стороне чешуйки, или имеют щиткообразную форму, причем нижний край щитка частично прикрывает микроспорангии (табл. LXX, 3-5, 8-9).

3. **Araucaria-тип.** Микроспорофиллы чешуйчатые, на нижней их стороне в большом числе находятся свободные микроспорангии (табл. LXX, 6-7).

4. **Pinus-тип.** Микроспорофиллы чешуйчатые с относительно развитой или редуцированной пластинчатой верхушкой. Микроспорангиев два, срастающихся с нижней поверхностью микроспорофилла (табл. LXX, 10-11).

Эволюционная тенденция микроспорофиллов выражается в уменьшении размеров пластинчатой части микроспорофилла до почти полного исчезновения и в уменьшении числа микроспорангиев до двух (наибольшее число микроспорангиев встречается у *Agathis* - до 15 и у *Araucaria* - до 13). Эта тенденция наблюдается не только в филогенезе, но и в онтогенезе мужской шишки. Так, у Можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*) микроспорофиллы в средней части шишки обладают ясно выраженной пластинкой и несут на нижней стороне 3-4 микроспорангия. На вершине шишки число их уменьшается, второй от верхушки микроспорофилл несет всего два микроспорангия и имеет редуцированную пластинку, на самой верхушке шишки находятся отдельные микроспорангии. Здесь пластинка окончательно редуцировалась, а число микроспорангиев дошло до одного.

Женские шишки, так же, как и мужские, подразделяются на 4 типа:

1. **Pinus-тип.** Семенная и кроющая чешуи развиты, семязпочек две (табл. LXX, 13-15), то есть шишка представляет собой сложный видоизмененный побег, на оси которого сидят метаморфизированные боковые побеги, превращенные в семянесущие органы (Сосновые).

У Сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*, табл. LXX, 13-15) женская шишка состоит из оси, на которой помещаются тесной спиралью кроющие чешуи.

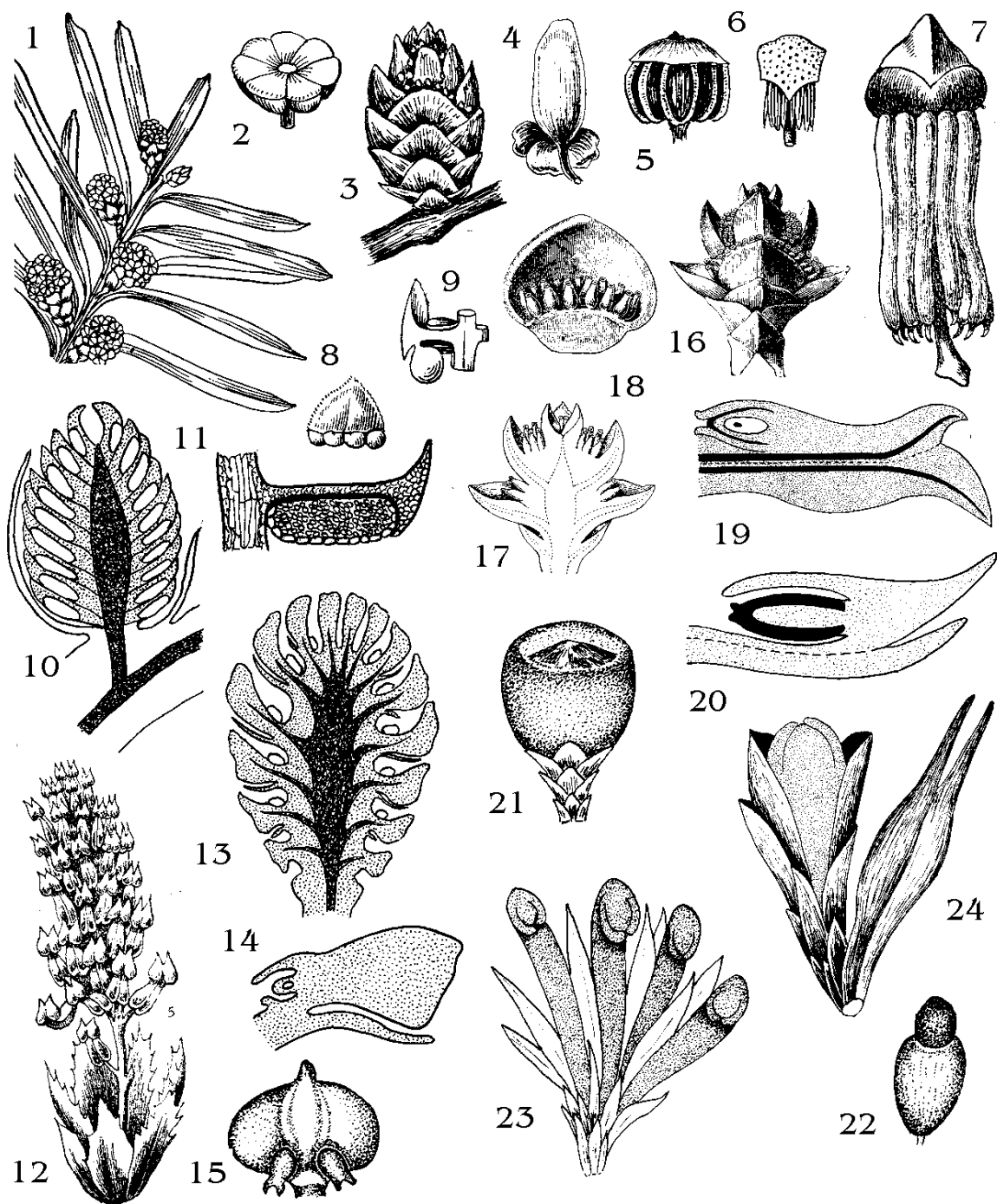


ТАБЛИЦА LXX. Спороносные структуры хвойных. 1-12 - микростробилы и микроспорофиллы: 1-2 - Тис ягодный (*Taxus baccata*); 3-4 - Метасеквойя (*Metasequoia gliptostroboides*); 5 - Секвойя (*Sequoia sempervirens*); 6 - Агатис (*Agathis microstachys*); 7 - Араукария (*Araucaria araucana*); 8-9 - Можжевельник (*Juniperus communis*); 10-11 - Сосна (*Pinus sylvestris*); 12 - Пихта (*Abies alba*); 13-21 - макростробилы и семенные чешуи: 13-15 - Сосна (*Pinus sylvestris*); 16-18 - Можжевельник (*Juniperus communis*); 19 - Араукария (*Araucaria araucana*); 20 - Хейролепис (*Cheirolepis muensteri*); 21 - Тис ягодный (*Taxus baccata*); 22 - Подокарпус (*Podocarpus macrophyllus*); 23 - Эрнестодендрон (*Ernestodendron* sp.); 24 - Лебахия (*Lebachia piniformis*).

В пазухе каждой кроющей чешуи находится семенная чешуя - более крупная, чем кроющая, несколько более мясистая и расширенная на верхнем конце. На семенной чешуе, ближе к ее основанию, сидят две семяпочки (мегаспорангии), направленные своими отверстиями (микропиле) вниз. В образовании этого комплекса чешуй принимают участие не только листовые, но и стеблевые части растения. Об этом свидетельствуют и тератологические исследования. Например, у Лиственницы (*Larix sibirica*) довольно часто наблюдается прорастание женских шишек. Оно состоит в том, что верхушка женской шишки не прекращает рост, а продолжает расти, причем образуется нормальный побег, покрытый нормальной хвоей. При этом в самой шишке иногда никаких особых изменений не происходит. В других же случаях кроющие чешуи превращаются в нормальную хвою, а семенные чешуи претерпевают весьма существенные изменения, особенно в верхней части шишки. Здесь в пазухе хвой вместо семенной чешуи находится раскрывшаяся почка, образованная мелкими чешуйками. Из них наиболее крупные первые две (поперечные). Они соответствуют двум первым, поперечным чешуям нормальной почки. Между такими почками и настоящей семенной чешуей имеются все переходы. Так, просматривая шишку сверху вниз, можно видеть, как чешуи почки становятся мельче, сохраняют свои размеры лишь первые поперечные чешуи. Они постепенно срастаются друг с другом и в конце концов получается нормальная семенная чешуя, в пазухе которой (на верхней стороне) сидят две семяпочки. Таким образом, семенная чешуя соответствует пазушному побегу (сидящему в пазухе кроющей чешуи), она образовалась благодаря сращению его двух первых чешуй.

Анатомические исследования шишки хвойных показали, что комплекс чешуй состоит из кроющей чешуи, в пазухе которой возникает очень короткий побег, дающий только три листа. Из них два - прилистники, являющиеся мегаспорофиллами с одной семяпочкой на каждом. Третий лист превращается в широкую семенную чешую.

Таким образом, женская шишка представляет собой сложную спороносную систему, в которой на оси тесной спиралью располагаются кроющие листья (кроющие чешуи), несущие в пазухах спороносные побеги, весьма сильно редуцированные и измененные. Редукция их зашла настолько далеко, что от стеблевой части практически ничего не осталось, ее можно обнаружить только при эмбриологическом исследовании. Листовая же часть побега - прилистники (мегаспорофиллы) и первый лист - образовала широкую и плоскую семенную чешую, несущую мегаспорангии.

Наиболее примитивными и близкими к исходному типу хвойных являются палеозойские Вольтциевые (*Voltziales*), у представителей которых, например, у Лебахии (*Lebachia piniformis*, табл. LXX, 24) женская шишка состояла из оси, на которой располагались крупные кроющие чешуи, дихотомически разветвленные на верхушке. В пазухах этих чешуй развивались укороченные побеги, имевшие короткую ось, на которой спирально располагались стерильные чешуи и один фертильный мегаспорофилл с мегаспорангием. У некоторых представителей, например, у Эрнестодендрона (*Ernestodendros sp.*, табл. LXX, 23) пазушный побег нес несколько мегаспорофиллов, заканчивающихся прямыми или обратными мегаспорангиями. У ископаемых Подозамитовых (*Podozamitales*) наблюдалась тенденция к срастанию семенной и кроющей чешуй (табл. LXX, 20).

2. Araucaria-тип. Считается, что в шишке Араукариевых сильно развита кроющая чешуя, а семенная редуцирована, она плотно срастается с кроющей, лишь на верхушке остается свободная часть, образующая язычок (лигулу). Семяпочка одна, располагается на поверхности чешуи. (табл. LXX, 19). Однако исследования онтогенеза шишек показали, что никакой структуры, которая может рассматриваться как пазушная семенная чешуя, не возникает. Лигула является халазальным выростом семезачатка, который не срастается с шишечной чешуей при созревании семени. Таким образом, шишка является простым мегастробилом, состоящим из оси и мегаспорофиллов листовой природы

3. Cupressus-тип. Также считается, что редукция и сращение семенной и кроющей чешуй у Кипарисовых и Таксодиевых привели к тому, что практически осталась одна кроющая чешуя, в пазухе которой сидят ортотропные мегаспорангии, количество которых больше двух (табл. LXX, 16-18). Органогенетические данные свидетельствуют о том, что никакой семянесущей структуры в пазухе шишечной чешуи не возникает и шишка представляет из себя простой видоизмененный побег, на оси которого сидят видоизмененные листья, в пазухах которых располагаются мегаспорангии.

4. Taxus-тип. Семяпочки одиночные, покрыты сочными образованиями, имеющими различную природу: измененная семенная чешуя, образующая обычно срастающийся с интегументом эпиматий, сидящий на мясистой семяножке - рецептакуле - видоизмененной оси шишки (порядок Подокарповые); измененный фуникулос, образующий бокаловидный покров - ариллус, не срастающийся с семенем (порядок Тисовые). В последнем случае семенная чешуя не образуется и мегаспорангий располагается на верхушке укороченного пазушного побега (табл. LXX, 21).

Эволюция стробилов хвойных шла в трех направлениях. Первое характеризуется образованием сложного мегастробила, где мегаспорангии расположены на видоизмененных побегах, находящихся в пазухе кроющих чешуй (порядок *Pinales*). Второе принципиально отличается от первого и представляет собой развитие шишки как простого мегастробила, образованного осью и чешуями с прикрепленными или пазушными семезачатками (порядки *Araucariales*, *Cupressales*, *Taxodiales*). Третье направление характеризуется образованием одиночных семян, не скрытых внутри шишки, а имеющих сочные покровы, являющиеся аналогичными структурами, имеющими разное происхождение (порядки *Podocarpaceae*, *Cephalotaxales*, *Taxales*).

Спороносные структуры оболочкосеменных растений имеют свои отличительные особенности. У Эфедры (*Ephedra*) мужские стробилы больше похожи на соцветия, а отдельный микроспорофилл со спорангиями ничем принципиально не отличается от мужского цветка однопокровных покрытосеменных: микроспорангии помещаются на верхушке микроспорофилла (их бывает до 8), у основания которого имеется две небольшие чешуйки, образующие «околоцветник» (табл. LXXI, 1-4).

Женские стробилы состоят из короткой оси, на которой сидит несколько пар супротивно расположенных чешуек, внутри которых на верхушке оси помещается семязачаток, одетая двумя интегументами. Внешний покров образуется путем срастания четырех попарно расположенных чешуй, которые ко времени созревания семени становятся сочными. Эту структуру можно рассматривать как околоцветник.

У Гнетума (*Gnetum*) мужские стробилы (соцветия) имеют вид относительно редкого колоса или сережки, на оси которой мутовками располагаются микроспорофиллы (табл. LXXI, 5-11). Они сидят в пазухах сросшихся между собой в виде чашечки чешуй. Отдельный микроспорофилл состоит из тонкой нити с двумя одногнездными микроспорангиями на верхушке, у основания нити находится особый покров («околоцветник»), сросшийся из двух листочков. В женском стробиле (соцветии), имеющем также вид колоска или сережки, семязачатки располагаются мутовками и сидят в пазухах двух сросшихся чешуй. Семязачаток одет тремя покровами: внутренним - тонким, вытянутым в длинную микропилярную трубку, и двумя внешними - относительно толстыми. Каждый из этих покровов образован двумя сросшимися между собой чешуйками и является околоцветником. Следует отметить, что в мужских стробилах иногда находятся рудиментарные семязачатки (табл. LXXI, 9).

У Вельвичии (*Welwitschia mirabilis*) как мужские, так и женские стробилы имеют вид шишки. В мужской шишке на оси располагаются

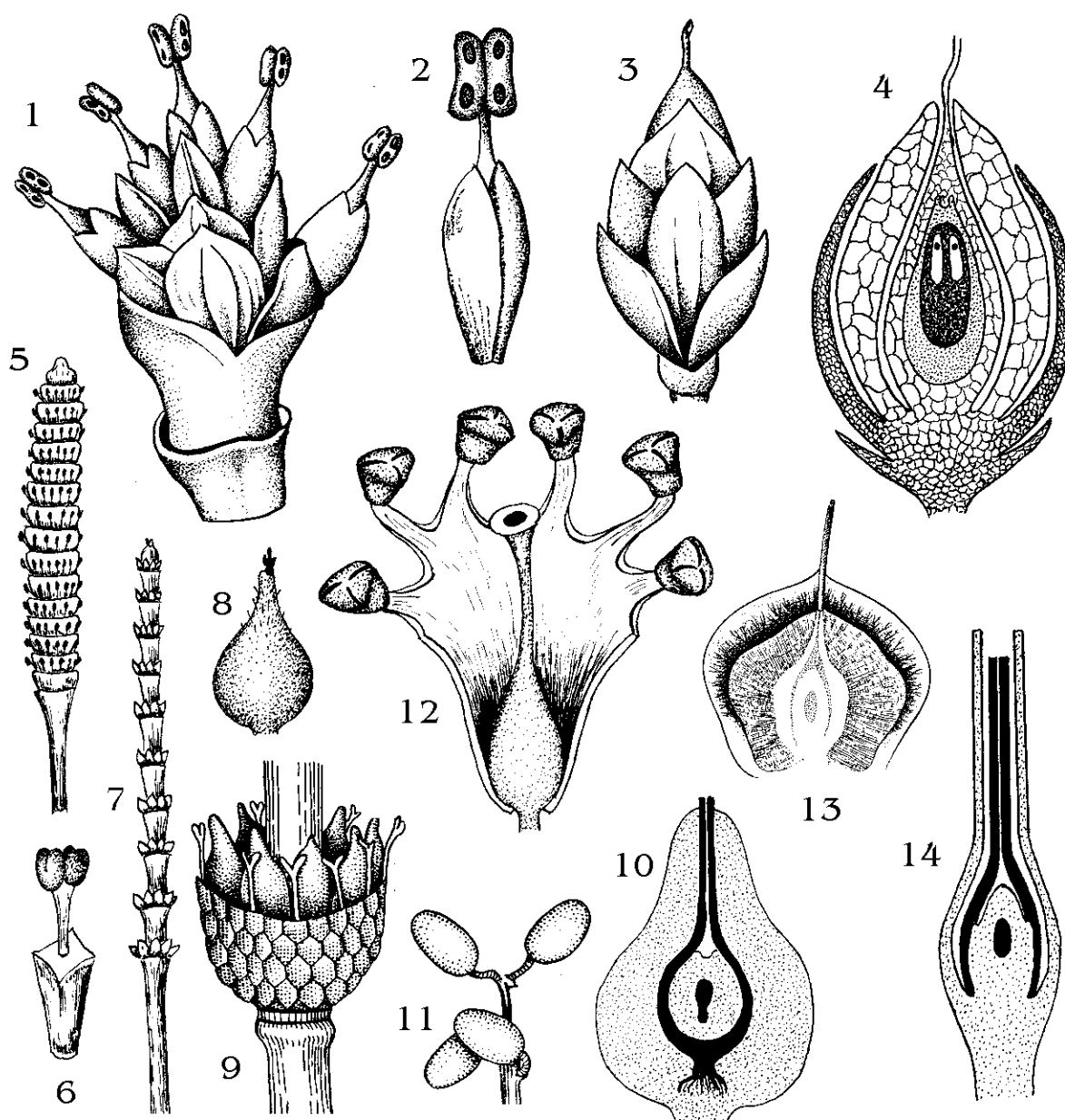


ТАБЛИЦА LXXI. Спороносные структуры Оболочкосеменных растений. 1-4 - Эфедра (*Ephedra distachia*): 1 - мужской микростробил; 2 - микроспорофилл с «прицветниками» у основания; 3 - макростробил; 4 - разрез через семянку с женским гаметофитом и сочным покровом. 5-11 - Гнетум (*Gnetum gnemonoides*): 5 - микростробил; 6 - микроспорофилл со сросшимися «прицветниками»; 7 - макростробил; 8 - семяпочка; 9 - микроспорофиллы, собранные в «воротничок», внутри которого сидят рудиментарные семяпочки; 10 - семяпочка в разрезе; 11 - зрелые семена. 12-14 - Вельвичия (*Welwitschia mirabilis*): 12 - трубка микроспорофилла в разрезе с рудиментарной семяпочкой в центре; 13 - семяпочка в пазухе чешуи стробила; 14 - семяпочка в разрезе.

накрест супротивно пары чешуй, в пазухах которых находится мужской «цветок». Он состоит из двух пар супротивно расположенных чешуек, образующих четырехчленный «околоцветник». Внутри его находятся шесть микроспорофиллов, сросшихся основаниями в короткую трубку, в центре находится рудиментарная семяпочка. В женской шишке в пазухах чешуй сидят женские «цветки», состоящие из семяпочки и двух сросшихся чешуй, снабженных на спинной стороне широким крыло-видным выростом (табл. LXXI, 12-14).

Эволюция семяпочки

Возникновение спорангия, внутри которого происходило развитие мегаспоры и формирование женского гаметофита (семяпочки), явилось крупным ароморфозом в эволюции высших растений, позволившим им занять принципиально новый эволюционный уровень - уровень семенных растений. Собственно спорангием в семяпочке является нуцеллус, на верхней части которого имеются остатки эпидермального слоя. Интегумент - новое образование, имеющее листовую природу.

На происхождение интегумента имелись и иные точки зрения. Так, согласно теории М. Бенсон (Benson, 1904), семяпочка возникла из синангия семенных папоротников. Произошло это таким образом, что расположенный в центре синангия мегаспорангий сохранил свою функцию и превратился в нуцеллус, а окружающие его мегаспорангии стерилизовались и срослись между собой, образовав интегумент.

Предпосылки возникновения голосеменных растений появились в девоне - около 400 млн. лет назад, когда появились разноспоровые таксоны. Уже в верхнем девоне были голосеменные растения. Древнейшее известное науке семя принадлежит растению, жившему 370 млн. лет назад, получившему название Археосперма Арнольда (*Archaeosperma arnoldii*, табл. LXXII, 1-2). Интегумент семени не полностью закрывал нуцеллус, а переходил в верхней части в свободные «щупальца». Пыльцу принимала не верхушка интегумента, а трубчатый выступ - сальпикс на верхушке нуцеллуса. Семяпочки располагались парами на концах дихотомически ветвящегося побега и были покрыты плоской двухлопастной куполой, каждая из лопастей которой до середины была рассечена на 4 узких доли.

Затем были найдены другие семенные структуры, позволяющие проследить эволюцию семени, а именно эволюцию интегументарных структур.

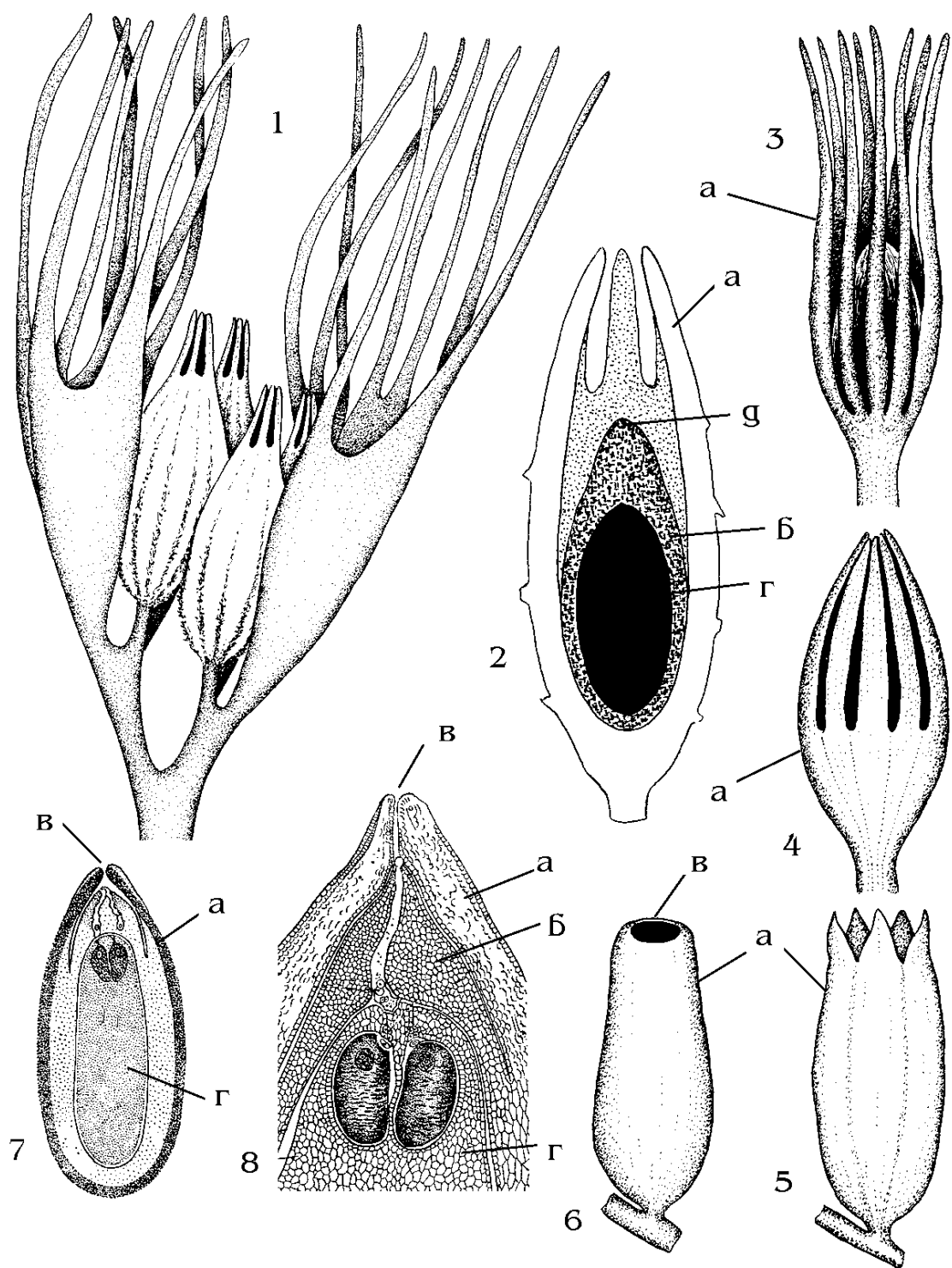


ТАБЛИЦА LXXII. Эволюция семяпочки голосеменных растений: 1 - Археосперма Арнольда (*Archaeosperma arnoldii*), верхняя часть побега с 4 семяпочками и четырехлопастной купулой; 2 - семяпочка Археоспермы в разрезе; 3-6 - эволюция интегумента: 3-4 - Геномосперма (*Genomosperma kidstonii* и *Genomosperma latens*); 5 - Эвристоста (*Eurystoma angulare*); 6 - Стамностоста (*Stamnostoma huttonense*); 7-8 - семяпочка Сосны (*Pinus sylvestris*) в разрезе (а - интегумент, б - нуцеллус, в - микропиле, г - женский гаметофит, д - сальпикс).

Так у Геномоспермы Кидстона (*Genomosperma kidstonii*, табл. LXXII, 3) нуцеллус был окружен 8-11 отдельными пальцевидными выростами, отходящими от основания мегаоспорангия. Интегумента как такового еще не было. У Геномоспермы скрытой (*G. latens*, табл. LXXII, 4) интегументарные лопасти срослись примерно на треть длины. У Эвристомы угловатой (*Eurystoma angulare*, табл. LXXII, 5) лопасти срослись более чем на две трети, как и у Археоспермы Арнольда, наконец, у Стамностомы гуттонской (*Stamnostoma huttonense*, табл. LXXII, 6) интегумент полностью покрывал нуцеллус, формируя в верхней части крупное микропиле.

Интегументы семязпочек, как показали анатомические исследования, имеют явно листовидное строение, часто с многослойной паренхимой, покрытой эпидермисом, иногда снабженной проводящими пучками. Эта структура с пыльцевходом представляет собой первую ступень изоляции от внешней среды полового процесса и развивающегося зародыша, это новообразование большого биологического значения.

Листовая природа интегумента была подтверждена исследованиями О. Гагерупа (Hagerup, 1933). На основании весьма подробного изучения истории развития женских шишек у ряда хвойных различных семейств он пришел к выводу, что интегумент представляет собой мегаспорофилл, несущий мегаспорангий (нуцеллус). Это заключение подтверждает и явление позеленения семязпочек, наблюдаемые на женских шишках у многих хвойных. В таких случаях на месте семязпочек появляется вегетативный лист (хвоя). Кроме того, можно встретить и переходы между хвоей и покровом семязпочки.

Каково бы ни было происхождение интегумента, он представляет собой новое образование, свойственное только семенным растениям, возникшее в связи с образованием семян. Его значение сводится к принятию пыльцы и на ранних стадиях к защите нуцеллуса. Впоследствии из интегумента развиваются покровы семени, защищающие находящийся внутри семени зародыш, а в некоторых случаях способствующие распространению семян, как например сочные покровы семян беззародышевых семенистых растений.

Наибольшего разнообразия голосеменные растения достигли в карбоне. Найдено большое количество семян, прикрепленных к самым разнообразным несущим структурам, которые были захоронены вместе со стеблями и листьями, имеющими папоротникоподобный облик. Первоначально все эти растения были объединены в один класс - Семенные папоротники (*Lyginopteridopsida*). Этот таксон вошел во все учебники и руководства по систематике растений. При более тщательном

изучении, появлении новых палеоботанических данных, было установлено, что это сборная группа растений, не объединенная родством, систематика которой нуждается в пересмотре. Растения, отнесенные к Семенным папоротникам, принадлежат к двум разным группам с разным происхождением и разными родственными связями.

Первую группу составляют растения, семена которых были платиспермическими (билатерально-симметричными) и лишены купулы. Самые примитивные из них были объединены в порядок Каллистофитоподобные (*Callistophytales*), представитель которого Каллоспермарион (*Callospermariion sp.*, табл. LXXIII, 11) имел плоские листоподобные спорофиллы, к краям которых прикреплялись семяпочки. Также плоские мегаспорофиллы были и у Глоссоптерисоподобных (*Glossopteridales*, табл. LXXIII, 5-6). Но наибольшего разнообразия спороносные структуры достигли у представителей других порядков. У Пельтаспермоподобных (*Peltaspermales*), они уже не имели листоподобного строения (табл. LXXIII, 10, 12-13) и семена прикреплялись к грибовидным, овальным чашевидным или другой формы семяносным органам, иногда семена располагались во вместилищах и были более чем наполовину скрыты их краями.

У Лептостробоподобных (*Leptostrobales*) имелись семеносные пластинки, формировавшие двустворчатые семенные капсулы, заключающие семена внутри, как у Лептостробуса (*Leptostrobus sp.*, табл. LXXIII, 8-9). У Руфлориеподобных (*Rufloriaceae*) семена располагались на прямой оси, образуя колосовидное «соцветие», как у Бардокарпуса (*Bardocarpus sp.*, табл. LXXIII, 7). Наиболее примитивными органами обладали представители рода Сашиния (*Sashinia sp.*, табл. LXXIII, 14-15). Собрание мегаспорофиллов состояло из оси, на которой в пазухах чешуй сидели укороченные семеносные побеги, снизу покрытые не специализированными чешуями, а обычными листьями. На верхушке побега находились семяножки с загнутыми вниз концами, прикрывавшими семяпочки. Наиболее сложно были устроены семеносные структуры Кейтониоподобных (*Caytoniales*, табл. LXXIII, 1-4). У них семяпочки находились в кувшиноподобных замкнутых купулах, сообщавшихся с внешней средой отверстием. Таким образом, Кейтониоподобные являлись скрытосеменными растениями, а их купула представляла собой аналог завязи пестика покрытосеменных растений.

Вторая группа семенных растений имела радиоспермические (радиально-симметричные) семена, окруженные открытой купулой. На раннем этапе эволюции эта группа разделилась на две линии - с

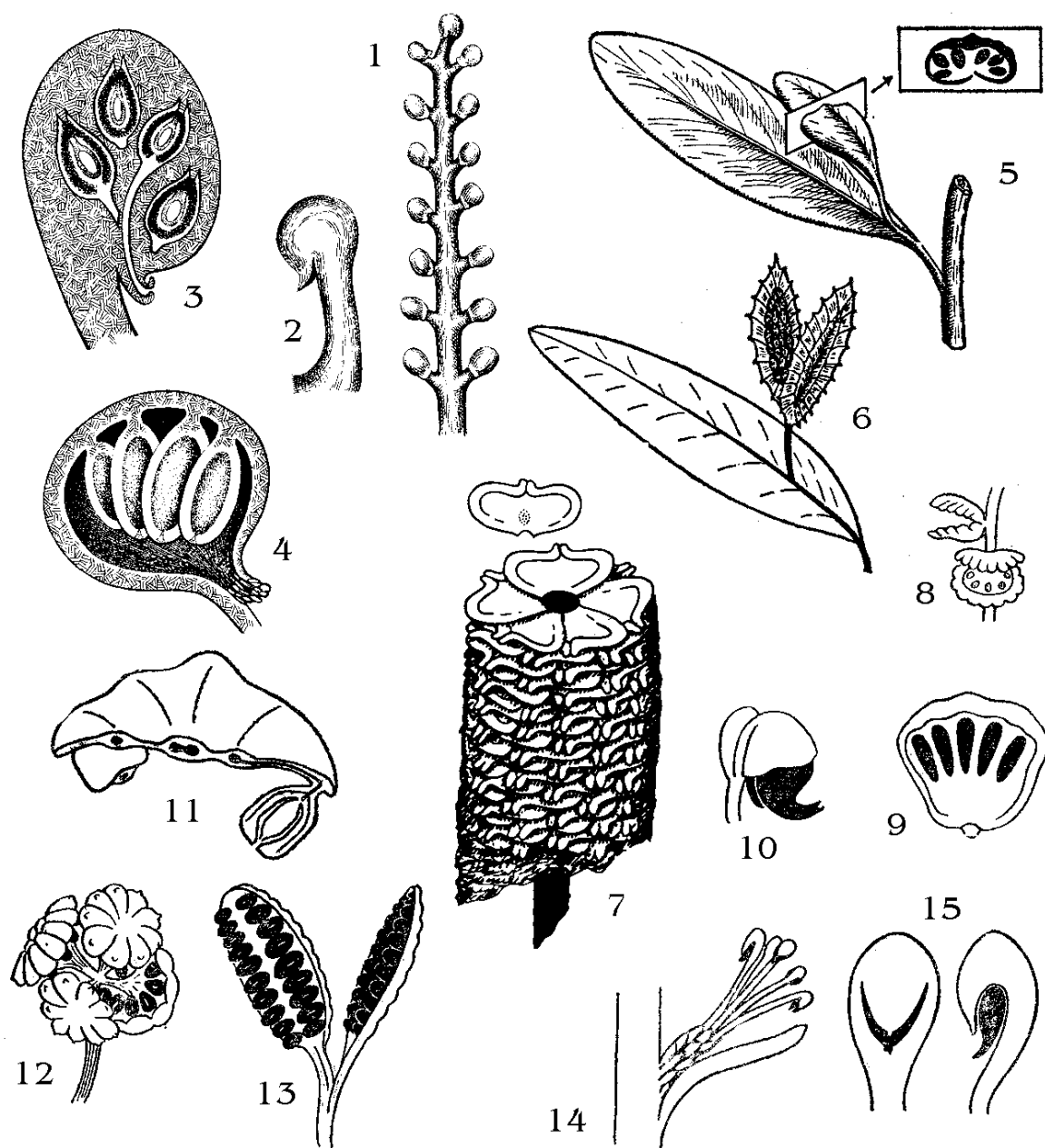


ТАБЛИЦА LXXIII. Различные типы семяпочек и семенных структур (фруктификаций) ископаемых голосеменных растений. 1-4 - Кейтониеподобные (Caytoniales): 1-2 - купулы Гристории (*Gristoropia nathorsii*); 3-4 - разрез через купулы Кейтонии (*Caytonia thomasii* и *Caytonia sewardi*); 5-6 - мегаспорофилл с семяпочками Глоссоптериса (*Glossopteris*): 5 - по реконструкции Т.Делевориаса; 6 - по реконструкции Э.Пламстед; 7 - фрагмент колосовидного полисперма Бардокарпуса (*Bardocarpus depressus*); 8-9 - двустворчатые семенные капсулы Лептостробуса (*Leptostrobus* sp.); 10 - анатропные спаренные семенные капсулы Пилофороспермы (*Pilophorosperma* sp.); 11 - плоский семяносец с семяпочками Каллоспермариона (*Callospermariion* sp.); 12 - собрание грибовидных семенных структур Пельтаспермопсиса (*Peltaspermopsis* sp.); 13 - плоские парные семенные структуры Стифоруса (*Stiphorus* sp.); 14 - пазушный семенной побег Сашинии (*Sashinia* sp.).

радиально-симметричной и зеркально-симметричной купулами. Представители этих двух линий дожили до наших дней, но их семена претерпели сходные изменения - купулы превратились во внешний интегумент. В процессе эволюции купула все сильнее срасталась с внутренним интегументом и постепенно формировала замкнутый покров с собственным микропиле. Внутренний интегумент постепенно утрачивал свои функции и все сильнее срастался с нуцеллусом.

Первую линию представляют собственно Семенные папоротники - Лигиноптерисоподобные (*Lyginopteridales*), которые имели бокаловидную радиально-симметричную купулу (табл. LXVII, 1-2), а также Саговниковидные и Беннетитовидные.

Вторую линию представляют Археоспермовидные (табл. LXXII, 1-2), имевших плоскую купулу, которая также постепенно срасталась с семенем. Подобные купулы были и у ископаемых семенных плаунов - Миадесмии и Лепидокарпона (табл. LXIX, 2-5). Дальнейшее эволюционное развитие этой линии привело к появлению Кордаитовидных и Сосновидных, у которых сформировались особые семеносные структуры - шишки.

У оболочкосеменных растений сохраняется стробиловидное строение семеносных органов, но сами семяпочки претерпевают значительные изменения. У них появляется двойной интегумент, формируются длинные микропилярные трубки - тубулюсы, улавливающие пыльцу, по созревании семени на нем образуется сочный покров (табл. LXXI).

Подводя итог обзору семеносных структур голосеменных растений следует отметить, что многие из них достигли высокого эволюционного уровня, выражающегося в образовании покровов, защищающих семяпочку. В наивысшей степени скрытосемянность была развита у Кейтониоподобных и Беннетитовидных. Но структуры, подобной пестику, у них не сформировалось.

Происхождение цветка

Происхождение цветка до сих пор так и не нашло удовлетворительного объяснения, несмотря на многочисленные открытия новых ископаемых растений и обширные исследования современных семенных растений. Это происходит главным образом потому, что ископаемые остатки каких-либо растений, являющихся связующими звеньями между покрытосеменными и голосеменными (или любой иной группой сосудистых растений), все еще не найдены. Поэтому в качестве предковых

в литературе по проблеме происхождения цветка попеременно фигурируют разные порядки голосеменных, а недостающие промежуточные формы мысленно конструируются. В потенциальных предках покрытосеменных уже перебивали практически все основные группы высших растений. Наибольшее внимание в качестве возможных предков покрытосеменных сейчас привлекают Кейтониевидные, Глоссоптерисовидные, Саговниковидные, Гнетовидные, большое место также отводится Беннетитовидным.

По мнению палеоботаников, все основные типы органов, свойственные голосеменным в течение всей их истории, нам уже известны, хотя и с разной степенью полноты. Таксоны в ранге порядка, как правило, существуют длительно и распространены на достаточно крупных территориях и вероятность того, что мы вовсе не находим остатков целого порядка голосеменных, не так уж велика. А это значит, что трудно ожидать открытия совершенно неведомой и отсутствующей в палеоботанических коллекциях группы голосеменных с совершенно необычными органами. Предков покрытосеменных надо искать среди уже известных голосеменных.

По вопросу происхождения цветка было предложено много различных теорий, часто противоречащих друг другу. Первой из них является т.н. фолиарная теория, выдвинутая В. Гете (1790) и О.П. де Кандоллем (1813), согласно которой цветок является видоизмененным побегом, а чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики представляют собой видоизмененные (метаморфизированные) вегетативные листья. Наиболее известными теориями, на основании которых были построены многочисленные системы цветковых растений, являются две - стробилярная (эуантовая) и псевдантовая.

Стробилярная теория

Толчком для создания стробилярной (эуантовой) теории происхождения цветка послужила проведенная Д. Уиландом в начале 19 века реконструкция обоеполой шишки Цикадеоидеи (*Cicadeoidea dacotensis*, табл. LXVIII, 18-19). Основные положения этой теории, разработанные американскими учеными Н. Арбером и Дж. Паркиным в 1907 году, сводятся к следующему:

1. Цветок есть особая форма стробила, свойственная покрытосеменным растениям и некоторым ископаемым голосеменным - Беннетитовым (табл. LXXIV, 3).
2. Исходным и для цветка Покрытосеменных, и для стробила Беннетитовидных был гипотетический архаический обоеполый стробил -

проантостробил (табл. LXXIV, 1), которым обладали не дошедшие до нас голосеменные растения, обитавшие в глубине мезозоя. Он состоял из оси, покроволистиков, микроспорофиллов и мегаоспорофиллов. Микроспорофиллы были перистыми и несли большое количество микросинангиев, имели расширенный участок над самыми верхними из них. Мегаспорофиллы представляли собой открытые зубчатые плодолистиками с несколькими семезачатками по краям. Пыльца воспринималась интегументами семяпочек.

3. В процессе эволюции редуцируются микроспорофиллы и число микроспорангиев сокращается до четырех. Открытые мегаспорофиллы, смыкаются краями и срастаются, превращаясь в замкнутые плодолистики с расположенными внутри семезачатками. Пыльца начинает улавливаться плодолистиками, а не интегументами. Возникает антостробил (табл. LXXIV, 2), т.е. образование, которое уже является цветком, но в котором еще ясно прослеживается стробильная природа. Антостробил характеризуется следующими признаками:

- гинецей апокарпный, плодолистики расположены спирально на удлиненном коническом цветоложе. Столбик не развит, рыльце сосредоточено на конце плодолистика, вероятно, клейкое, или плодолистик у вершины не сомкнуты. Семяпочки ортотропные, зародыш хорошо развит, с двумя семядолями;

- андроец состоял из неопределенного количества спирально расположенных листовых органов с длинными пыльниками, коротким основанием и расширенным надсвязником;

- околоцветник состоял из многочисленных спирально расположенных листовых органов, которые были или одинаковыми, или дифференцированными на наружные и внутренние по форме и окраске;

- опыление было энтомофильное.

4. Наиболее близкими к гипотетическому антостробилу являются цветки Магнолиеподобных, Кувшинкоподобных, Лютикоподобных (табл. LXXIV, 4-6) и некоторых однодольных, являющихся самыми примитивными цветковыми растениями. Срастание органов, расположение их кругами, сокращение до определенного небольшого количества или полное отсутствие, появление нижней завязи, иных типов гинецея - явления вторичные, возникшие в результате эволюции цветковых растений.

Среди современных покрытосеменных встречаются растения, обладающие теми примитивными чертами, что и гипотетическая модель Арбера и Паркина, а в некоторых случаях и еще более примитивными. Во многих современных цветках можно обнаружить черты как примитивной, так и продвинутой организации (гетеробатмия).

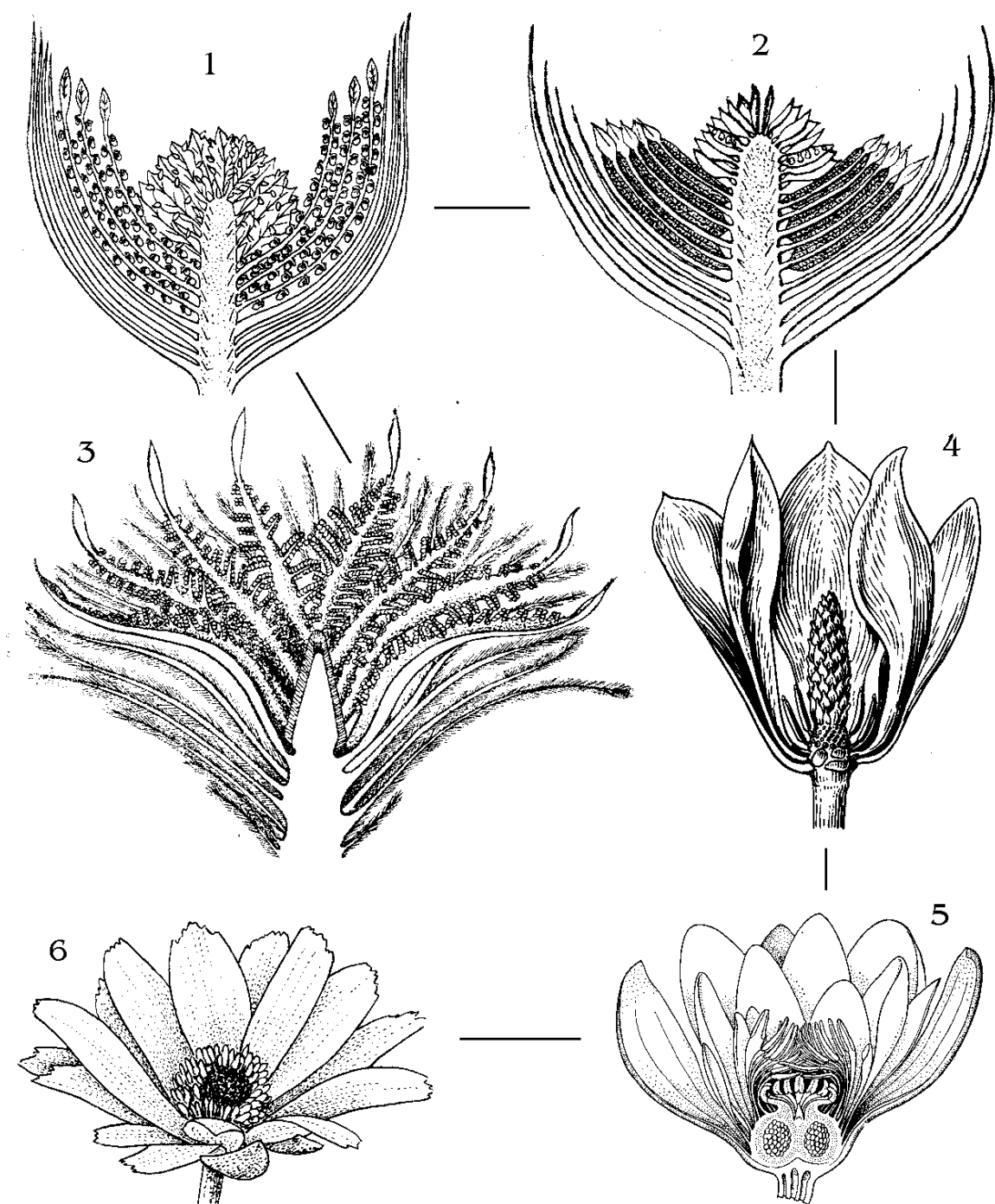


ТАБЛИЦА LXXIV. Схема, иллюстрирующая стробилиярную (эуантовую) теорию происхождения цветка Н. Арбера и Дж. Паркина: 1 - проантостробил; 2 - антостробил; 3 - обоеполый стробил Цикадеоидеи (*Cicadeoidea ingens*); 4 - цветок Магнолии (*Magnolia grandiflora*) в разрезе; 5 - цветок Кувшинки (*Nymphaea alba*) в разрезе; 6 - цветок Горичвета (*Adonis vernalis*).

Не смотря на кажущуюся стройность, стробилярная теория имеет ряд недостатков. Во-первых, она не объясняет происхождение пестика. Непосредственно из «гинецея» Беннеттитовидных вывести гинецей покрытосеменных невозможно, поскольку эта часть стробила специфична: семяпочки сидят на ножках прямо на оси стробила, окруженные со всех сторон кроющими чешуями, смыкающимися над семяпочками и оставляющими небольшое отверстие, через которое проходит разросшийся интегумет, воспринимающий пыльцу. С этой точки зрения, Беннеттитовидные не совсем голосеменные растения, поскольку семяпочка их изолирована от окружающей среды (скрытосеменные), но природа этих покровов иная, чем у цветка. Во-вторых, проведенная позднее Т. Делевориасом реконструкция стробила Цикадеоидеи показала, что микроспорофиллы имели иное строение и никогда не были перистыми, как это предполагали Арбер и Паркин, поэтому мужская часть их гипотетического проантостробила морфологически не обоснована. Кроме того, эти органы располагались всегда кольцом.

Псевдантовая теория

Псевдантовая теория происхождения цветка Р. Веттштейна, созданная в начале XX века, предполагает, что среди покрытосеменных растений простейшими и наиболее примитивными цветками обладают так называемые однопокровные (*Monochlamydeae*), куда относятся Ивовые, Буковые, Березовые, Ореховые и другие семейства, имеющие раздельнополые цветки, что характерно для стробилов голосеменных, особенно для раздельнополых стробилов некоторых оболочкосеменных, в частности, Эфедры. Основные положения псевдантовой теории происхождения цветка сводятся к следующему:

1. Однопокровные покрытосеменные растения представляют собой простейший тип и могут быть выведены из типа голосеменных согласно схеме (табл. LXXV, 1-12).
2. Мужской цветок покрытосеменных растений произошел из «соцветия» типа Эфедры через соцветие типа Казуарины, т.е. является ложным цветком (псевдантием), что подтверждается положением тычинок против листочков околоцветника.
3. Наиболее примитивным типом мужского и женского цветков являются цветки Казуарины, легко выводимые из стробилов Эфедры (табл. LXXV, 2-3, 8).
4. Четыре пыльцевых гнезда тычинки произошли путем срастания двух синангиев Эфедры, имевших по 2 спорангия. У Казуарины синангии еще разъединены.

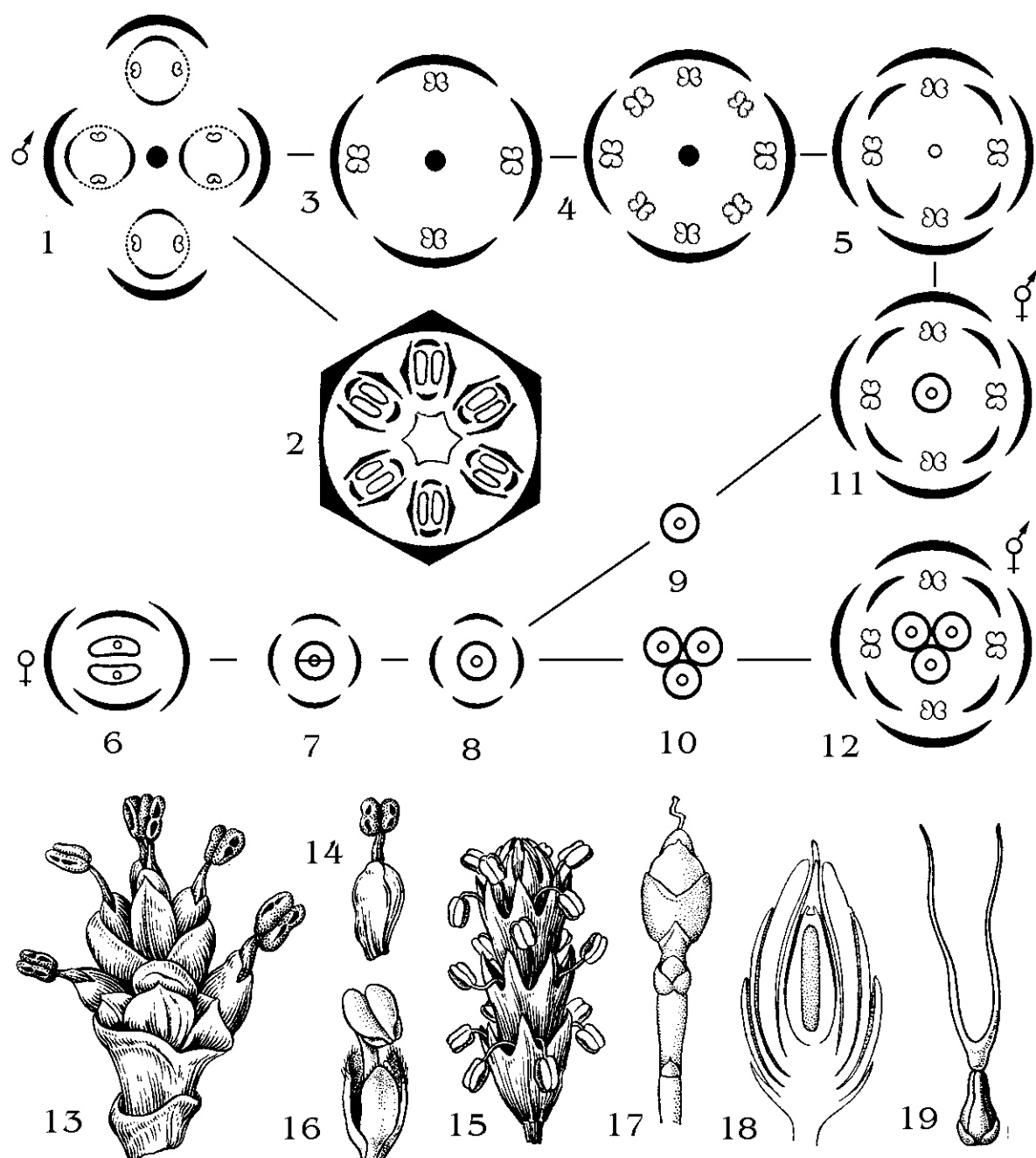


ТАБЛИЦА LXXV. Схема, иллюстрирующая псевдантовую теорию происхождения цветка Р. Веттштейна: 1 - диаграмма собрания микростробилов Эфедры (*Ephedra distachia*); 2 - диаграмма соцветия Казуарины (*Casuarina equisetifolia*); 3 - диаграмма мужского цветка Казуарины; 4 - удвоение количества тычинок; 5 - преобразование части тычинок в лепестки и образование мужского двуплодного цветка; 6-8 - возникновение женского цветка из макростробилов Эфедры; 9-12 - образование обоеполого двуплодного цветка; 13 - собрание микростробилов Эфедры; 14 - отдельный микростробил; 15 - соцветие Казуарины; 16 - мужской цветок Казуарины; 17-18 - макростробил Эфедры; 19 - женский цветок Казуарины.

5. Количество тычинок в цветке удваивается, вновь образовавшиеся располагаются между листочками околоцветника.

6. Часть тычинок превращается в лепестки и образуется мужской цветок с двойным околоцветником, что создает предпосылки для осуществления опыления цветков при помощи насекомых.

7. Женский цветок образуется путем срастания двух открытых плодолистиков в один замкнутый пестик, его околоцветник впоследствии редуцируется (табл. LXXV, 6-10).

8. Поскольку мужской цветок развился из соцветия, то появление в его центре женского цветка морфологически объяснимо. Возникает обоеполый цветок с двойным околоцветником (табл. LXXV, 11-12). Посещение насекомыми цветка только тогда полезно растению, когда они соприкасаются не только с тычинками, но и с рыльцем пестика, поэтому отбор фиксировал случаи, когда в одном цветке появлялись и тычинки, и пестики. Обоеполый цветок является, таким образом, сложным синтетическим образованием.

Основным выводом псевдантовой теории является то, что наиболее примитивные покрытосеменные растения имеют раздельнополые цветки с простым околоцветником или вовсе без него, которые опыляются при помощи ветра.

Гипотеза происхождения цветка путем гамогетеротопии

Относительно недавно (в 1984 году) известным палеоботаником С.В. Мейеном была выдвинута гипотеза происхождения цветка путем гамогетеротопии - явлению передачи признаков с одного пола на другой. Это явление известно давно, особенно в животном мире, где чаще всего отмечается передача мужских признаков женским, но у растений смена пола происходит гораздо легче, чем у животных, и в меньшей степени детерминирована генетически.

Наибольшие трудности в вопросе о происхождении цветка связаны с выводением структуры плодолистика и гинецея в целом из женских структур голосеменных, т. е. требуется найти структуры, состоящие из листоподобных семяносных органов, причем семена должны быть многочисленными, расположенными по краю пластинки и должны иметь внешний интегумент (прототип листовки). Такие голосеменные неизвестны. Гипотеза допускает, что становление гинецея покрытосеменных сопровождалось передачей женских признаков на мужские споронные структуры. Единственной группой ископаемых растений, имеющих потенциальные возможности к такого рода преобразованиям,

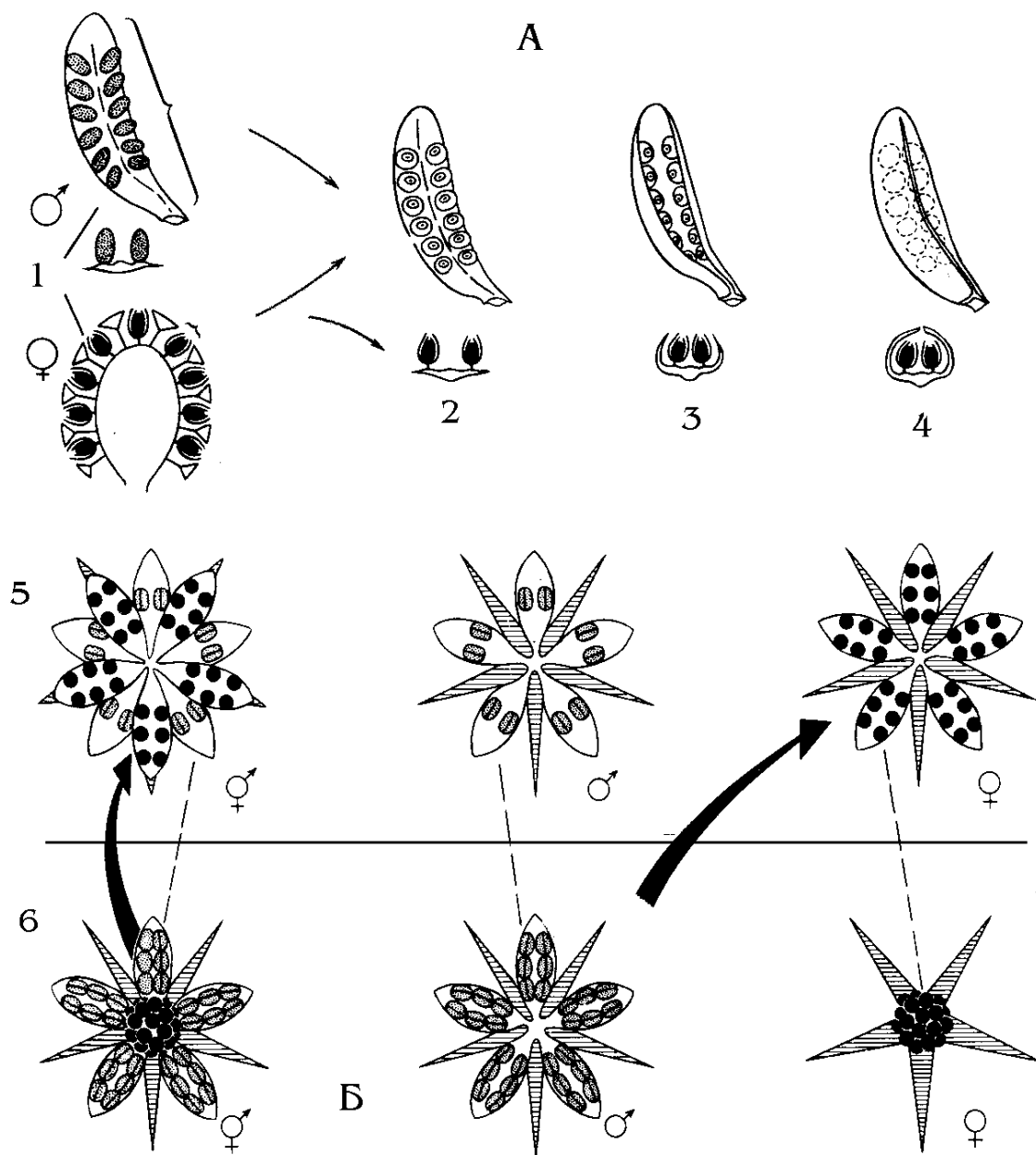


ТАБЛИЦА LXXVI. А - Схема гамогетеротопного образования плодолистика покрытосеменных растений из обоеполого стробила Беннетитовидных (Bennetitopsida): 1 - женские и мужские спороносные структуры; 2 - гипотетический проангиосперм с плодолистами, не имеющий рыльца; 3 - предковая форма покрытосеменных с не полностью замкнутым плодолистиком; 4 - замкнутый плодолистик типа листовки. Б - Схема гамогетеротопного преобразования обоеполых и однополых спороносных структур Беннетитовидных (6) в обоеполые и однополые цветки покрытосеменных (5). Перенос признака с одного пола на другой показан стрелкой. Синангии и пыльники показаны крапом, семязачатки - черными кружочками, элементы обертки или околоцветника заштрихованы (по С.В. Мейену).

являются Беннеттитовидные, у которых микроспорангии и синангии располагаются на верхней поверхности спорофиллов (у всех других голосеменных на нижней). Прimitивный плодolistик типа листовки получается путем складывания этого органа вдоль средней жилки (табл LXXVI, А). Получить из микроспорофиллов Беннеттитовидных примитивные тычинки также несложно, на что указывали многие ботаники. Ламинарные тычинки, считающиеся примитивными у покрытосеменных и микроспорофиллы Беннеттитовидных (табл. LXVIII, 14) с погруженными синангиями сходны во многих отношениях. К тому же стробилы Беннеттитовидных имеют и готовый «околоцветник» из различных по облику брактеев, которые иногда вполне подобны элементам околоцветника некоторых меловых покрытосеменных. Схема происхождения обоеполого и раздельнополого цветков показана на таблице LXXVI, Б.

Изложенная гипотеза снимает принципиальную проблему невыводимости гинецея покрытосеменных из стробила Беннеттитовидных.

Существуют и другие взгляды на происхождение цветка, которые носят нередко малопримемлемый характер. Общим для многих ученых является отрицание спорофильной природы тычинок и плодolistиков. По мнению этих авторов, тычинки и пестики возникли в результате редукции и срастания из дихотомически ветвящихся осей с конечными спорангиями, т.е. непосредственно из системы ветвления псилофитовых предков. С этой точки зрения, тычинки покрытосеменных оказываются непосредственным производным спорангиеносной системы форм, подобных *Rhynia*, и никогда не имели листового облика.

Многие авторы считают цветок и даже его отдельные элементы за сложные образования, включающие осевые и листовые части. Согласно взглядам английского ученого Х. Томаса, плодolistик покрытосеменных - орган сложной природы. Его стенки образованы двумя сросшимися купулами, между которыми заметны следы осевой ткани, а плаценты являются верхушками фертильных ветвей.

Из вышесказанного следует вывод, что проблема происхождения цветка остается нерешенной не только из-за неполноты палеоботанических данных, но и зачастую из-за односторонних представлений, отражающих крайние взгляды авторов.

ГЛАВА VII. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ РАСТЕНИЙ

Уровни организации растений

Растительный мир в своем эволюционном развитии прошел ряд ступеней, которые явились крупными ароморфозами, позволявшими при их возникновении занимать новые экологические ниши и дававшие преимущества вновь появившимся организмам в борьбе за существование. Основными ароморфозами растительного мира являются следующие: появление фотосинтеза с использованием в качестве донора водорода воды, образование эукариотической клетки, появление полового процесса, появление многоклеточности, дифференциация таллома на ткани, гетероморфный цикл развития, выход на сушу, возникновение адаптивных структур к сухопутным условиям обитания, возникновение органов, разноспоровость, образование семени, покрытосемянность. В настоящее время автотрофные организмы, населяющие земной шар, имеют разную степень сложности строения своего тела и различные типы внутренних физиологических процессов, т.е. их можно классифицировать по степени сложности этого устройства на уровни организации.

В современной системе живых организмов весь органический мир принято делить на 4 царства: Прокариоты, Растения, Грибы, Животные. В таком подразделении есть элементы искусственной системы, поскольку Прокариоты как таковые таксоном не являются, и среди них есть группы, давшие начало животным и грибам с одной стороны, и растениям - с другой. В некоторых зарубежных системах выделяется еще подцарство Протисты (*Protista*) - одноклеточные эукариотические организмы. Это совершенно искусственная систематическая единица, поскольку виды, представленные одной клеткой, есть среди растений, грибов и животных и по этому признаку (одноклеточность) не могут являться родственными.

В настоящее время систематика доядерных организмов до конца не разработана, что объясняется незначительным количеством морфологических и цитологических признаков, а также трудностями в изучении филогенеза этих живых существ. Тем не менее, среди них можно выделить три группы, имеющих более или менее резкие отличия.

1. Цианобактерии (сине-зеленые водоросли) - обособленная группа прокариотических организмов, главным отличительным признаком которых является способность к фотосинтезу с выделением в качестве побочного продукта кислорода (O_2). Это автотрофные организмы.

2. Эубактерии - гетеротрофные организмы с неветвящимися клетками и прочными клеточными стенками. Некоторые представители имеют органоиды движения - жгутики.

3. Актиномицеты - гетеротрофные организмы, имеющие ветвящиеся клетки, являющиеся мицелием, который может быть септированным или несептированным.

Таким образом, на прокариотическом уровне можно выделить три группы организмов, давших начало растениям, животным и грибам. Следовательно, прокариоты не являются таксоном, а самым низким уровнем организации биоты и весь органический мир следует делить на три царства: Растения (*Plantae*), берущие начало от цианобактерий; Животные (*Animalia*), берущие начало от эубактерий; Грибы (*Fungi*), связанные в своем возникновении с актиномицетами. Естественно, говоря о начальных или исходных типах, имеются в виду не современные представители прокариот, а древнейшие вымершие формы, обладавшие признаками цианобактерий, эубактерий и актиномицетов.

Исходя из вышесказанного, растениями следует считать живые организмы, обладающие способностью к фотосинтезу, в котором донором водорода является вода (H_2O) и побочным продуктом является кислород (O_2). Растения по сложности строения тела и отношению к воде делятся на две группы: низшие растения, являющиеся пойкилогидрическими и высшие растения - гомойогидрические.

Уровни организации низших растений

1. Прокариотический. Растительные организмы представлены клетками, лишенными оформленного ядра. Фотосинтезирующими органоидами являются не образующие групп тилакоиды, заполненные хлорофиллом, с добавочными пигментами на поверхности в виде гранул. На этом уровне наряду с примитивными одноклеточными и колониальными формами таллома имеются простые нитчатые формы, нитчатые формы с гетероцистами, ветвистые нитчатые формы. Половой процесс и связанный с ним цикл развития отсутствует (табл. LXXVII).

2. Одноклеточный. Тело растений представлено одной клеткой, выполняющей функции всего организма. Фотосинтезирующие органоиды - хроматофоры, имеющие разные типы и сложность строения. Также по-разному организована клеточная стенка. Типы таллома - коккоидный, амебоидный, монадный, сифональный (табл. X, XI, XIV, А-Б). Органы

размножения имеются только у сифональных форм. Типы циклов развития - гаплонтный, диплонтный и слабо дифференцированный антитетический.

3. Многоклеточный. Растительные организмы представлены группой клеток, обычно не дифференцированных на функции, или имеются слабо дифференцированные ризоидальные клетки, выполняющие функцию прикрепления к субстрату. Типы таллома - пальмеллоидный, колониальный, нитчатый, разнонитчатый, пластинчатый (табл. XII). Органов полового размножения нет или они слабо дифференцированы. Тип цикла развития - атитетический с изоморфной и гетероморфной сменой генераций.

4. Тканевой. Таллом дифференцирован на группы клеток, выполняющих различные функции: фотосинтезирующую, защитную, запасующую, механическую, регенеративную и др. Типы талломов - псевдопаренхиматозный и тканевой (табл. XIII). Органы полового размножения - антеридии и оогонии, иногда сложно устроенные. Тип цикла развития - антитетический с гетероморфной сменой генераций, а также гаплонтный и диплонтный типы (табл. XXVI).

Филогенетические связи низших растений

Сине-зеленые водоросли (*Cyanophyta*) - самые древние фотосинтезирующие организмы, находки которых известны из докембрийских отложений, причем в ископаемом состоянии найдены как безгетероцистные формы, так и формы с гетероцистами. Начиная с палеогена в пресноводных отложениях они представлены уже современными родами. Это свидетельствует о том, что достигнув высокой степени дифференциации еще в далекие геологические эпохи, Сине-зеленые водоросли с тех пор эволюционировали сравнительно мало и до наших дней не претерпели заметных морфологических изменений.

По строению клетки и химизму клеточной оболочки Сине-зеленые водоросли близки к бактериям. Вероятнее всего, Сине-зеленые водоросли произошли от организмов, близких к пурпурным и зеленым бактериям, содержащим хлорофилл «а» и осуществляющим фотосинтез без выделения кислорода. Содержание этого пигмента сближает Сине-зеленые с эукариотическими водорослями, в первую очередь с Красными (*Rhodophyta*), имеющими сходные с ними дополнительные пигменты, локализованные в форме фикобилисом на поверхности одиночно расположенных тилакоидов. В этих двух группах отсутствуют жгутиковые стадии, но если они и имеют общих предков, то очень отдаленных, о которых трудно составить какое-нибудь представление.

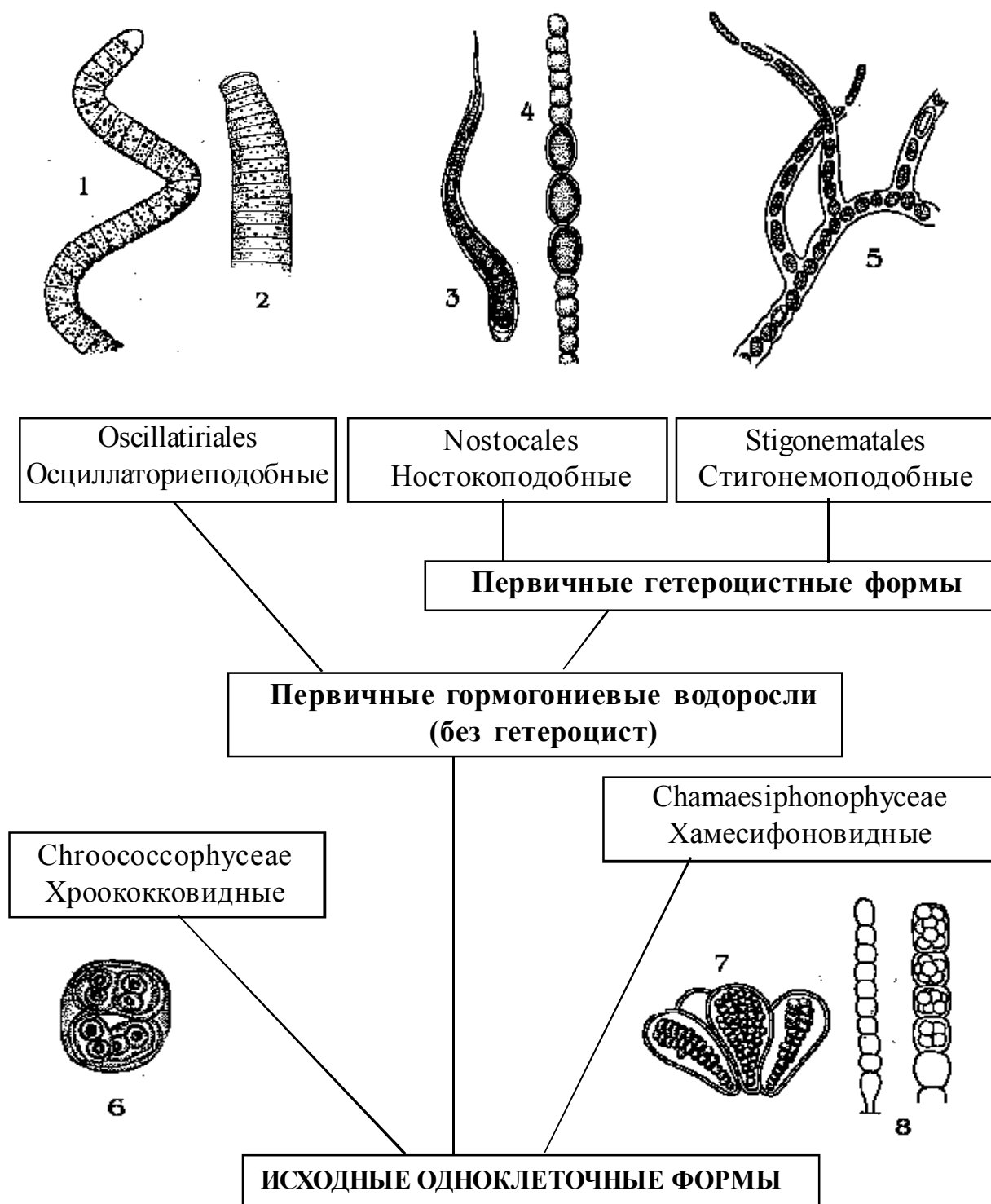


ТАБЛИЦА LXXVII. Схема наиболее вероятных филогенетических связей Сине-зеленых водорослей (Cyanophyta): 1 - Спирулина (*Spirulina* sp.); 2 - Осциллятория (*Oscillatoria* sp.); 3 - Калотрикс (*Calotrix fusca*); 4 - Анабена (*Anabaena variabilis*); 5 - Мастигокладус (*Mastigocladus laminosus*); 6 - Глеокапса (*Gleocapsa* sp.); 7 - Дермокарпа (*Dermocarpa* sp.); 8 - Пашеринема (*Pascherinema* sp.).

По-видимому, первичные Сине-зеленые водоросли были представлены одноклеточными, не одетыми оболочками формами, от которых в самостоятельных направлениях эволюционировали Хроококковидные (*Chroococcophyceae*) и Хамесифоновидные (*Chamaesiphonophyceae*). От Хамесифоновых в результате неполного (незавершенного) деления клеток могли возникнуть первичные осцилляториеподобные гомоцитные формы, от которых эволюция пошла по трем основным путям: один из них привел к становлению современных Осцилляториеподобных (*Oscillatoriales*) водорослей, два других, направленных в сторону разделения функций между клетками первичного нитчатого таллома, привели к современным Ностокоподобным (*Nostocales*) и Стигонемоподобным (*Stigonematales*) водорослям, имеющим гетероцисты (табл. LXXVII).

Эукариотические водоросли возникли от предка, общего с Сине-зелеными водорослями, имеющего хлорофилл «а» и фотосинтез с выделением кислорода. По составу фотосинтезирующих пигментов среди них можно выделить три группы:

1. Водоросли с преобладанием зеленых пигментов, имеющие хлорофиллы **a** и **b**. К ним относятся Зеленые (*Chlorophyta*), Харовые (*Charophyta*) и Эвгленовые (*Euglenophyta*) водоросли.

2. Водоросли с преобладанием бурых пигментов, имеющих хлорофиллы **a** и **c**. Эту группу составляют Желтозеленые (*Xanthophyta*), Бурые (*Phaeophyta*), Золотистые (*Chrysophyta*), Диатомовые (*Bacillariophyta*) и пиррофитовые (*Pyrrophyta*) водоросли.

3. Водоросли с преобладанием красных пигментов, имеющих хлорофиллы **a** и **d** - Красные водоросли (*Rhodophyta*).

Схема эволюционных отношений этих групп водорослей приведена на таблице LXXVIII. Из нее видно, что эволюция первых двух групп связана с возникновением предковой прогрессивной группы - фотосинтезирующих эукариотических жгутиковых водорослей. Начиная с этого этапа эволюция эукариотов пошла в двух направлениях: у одних организмов в дополнение к хлорофиллу **a** появились хлорофилл **b**, в качестве запасного питательного вещества стал синтезироваться крахмал (или парамилон у эвгленовых); у других дополнительным фотосинтезирующим пигментом стал хлорофилл **c** и ряд бурых пигментов, а в числе запасных питательных веществ у многих представителей стали образовываться разные модификации специфического полисахарида ламинарина. В пределах каждого из этих направлений эволюция пошла по нескольким линиям, нередко параллельно, сопровождаясь возникновением сходных форм строения тела.

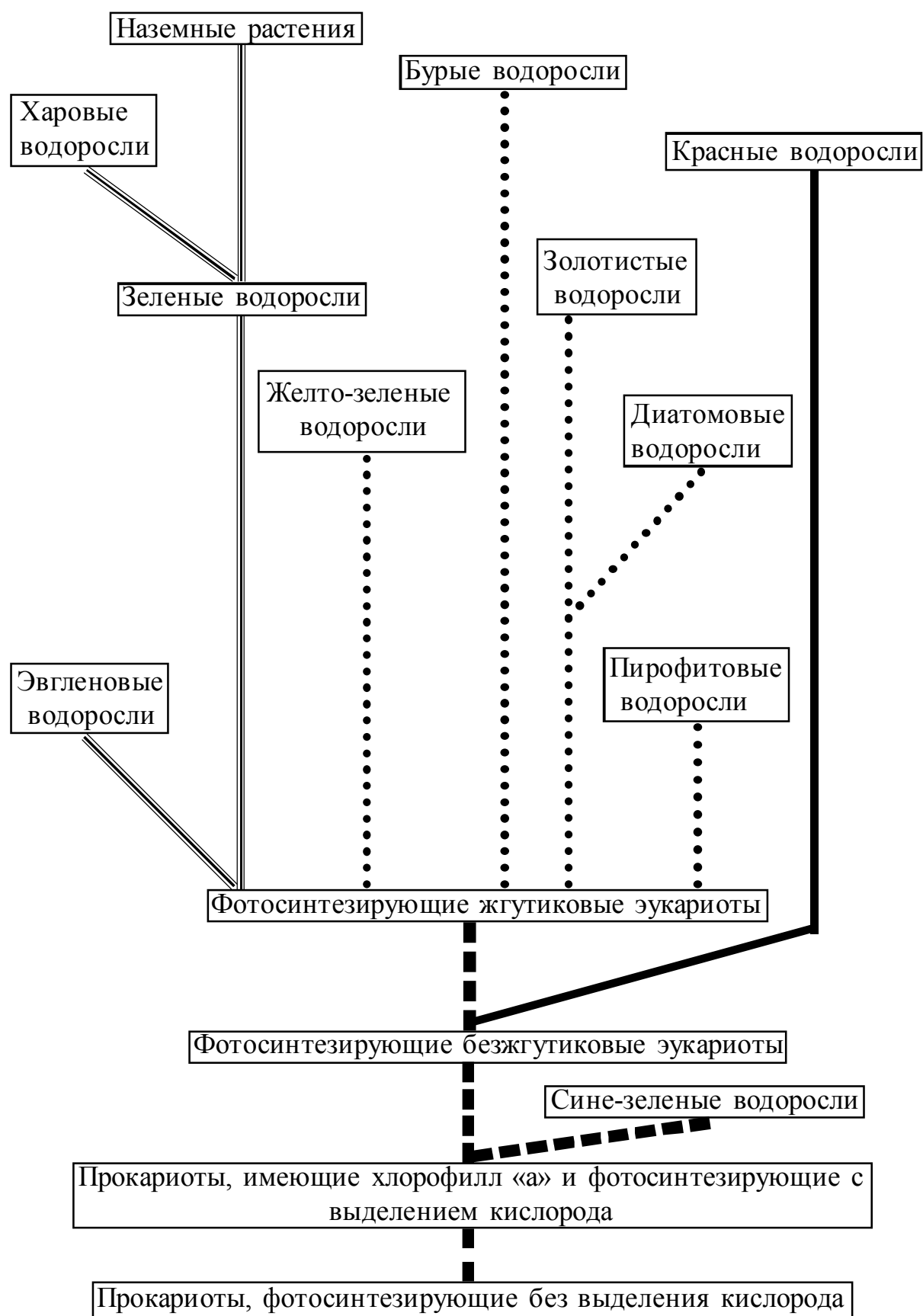


ТАБЛИЦА LXXVIII. Схема происхождения и эволюционных связей водорослей (по «Жизни растений», Т.3, 1977).

Значительно раньше формирования жгутиконосцев, на первых этапах образования эукариотической клетки, появились Красные водоросли, для которых характерно отсутствие жгутиковых стадий, примитивность строения хлоропластов и появление хлорофилла *d*, а также общие с Сине-зелеными водорослями дополнительные пигменты фикоцианин и фикоэритрин.

Эволюционные отношения водорослей с зелеными пигментами представлены на таблице LXXIX. От общего направления очень рано отделились Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*), которые не эволюционировали дальше одноклеточного состояния.

Класс *Chlorophyceae*, или собственно зеленые водоросли, занимает центральное место в отделе *Chlorophyta*. Начальным звеном эволюции этих водорослей следует считать монадные формы, объединяемые в порядок Хламидомонадоподобные (*Chlamidomonadales*). От одноклеточных монадных форм, таких, как Хламидомонада, произошли, с одной стороны, Тетраспороподобные (*Tetrasporales*), нередко относимые в качестве подпорядка или семейства к порядку Вольвоксоподобные, с другой - Хлорококкоподобные (*Chlorococcales*). В пользу последнего заключения свидетельствует факт существования промежуточных форм между Вольвоксоподобными и Хлорококкоподобными - коккоидных форм, сохранивших в протопласте пульсирующие вакуоли и глазки, являющиеся признаками монадной организации таллома.

Улотриксоподобные (*Ulothricales*) - простейшие нитчатые водоросли - произошли от одноклеточных монадных или пальмеллоидных форм. Они дали начало пластинчатым Ульвоподобным (*Ulvales*) и разнотнитчатым Хетофороподобным (*Chaetophorales*). Эдогониеподобные (*Oedogoniales*) стоят несколько особняком благодаря характерным стефаноконтным монадным клеткам, своеобразному делению клетки с образованием колпачков. Однако нитчатый таллом сближает их с Улотриксоподобными. Бриопсисоподобные (*Bryopsidales*) водоросли многие авторы выводят из Хлорококкоподобных, называя в качестве переходных такие многоядерные формы, как Протосифон (*Protosiphon*). Сифонокладоподобные (*Siphonocladales*) выводятся из Улотриксоподобных. Считается также, что они могли произойти от предка, общего с Бриопсисоподобными (*Bryopsidales*).

От Хлорококкоподобных (*Chlorococcales*), видимо, возникли Конъюгатовидные (*Conjugatophyceae*) как боковая линия эволюции равножгутиковых. Простейшими водорослями этого класса являются Мезотениеподобные (*Mesotaeniales*), давшие начало Десмидиеподобным

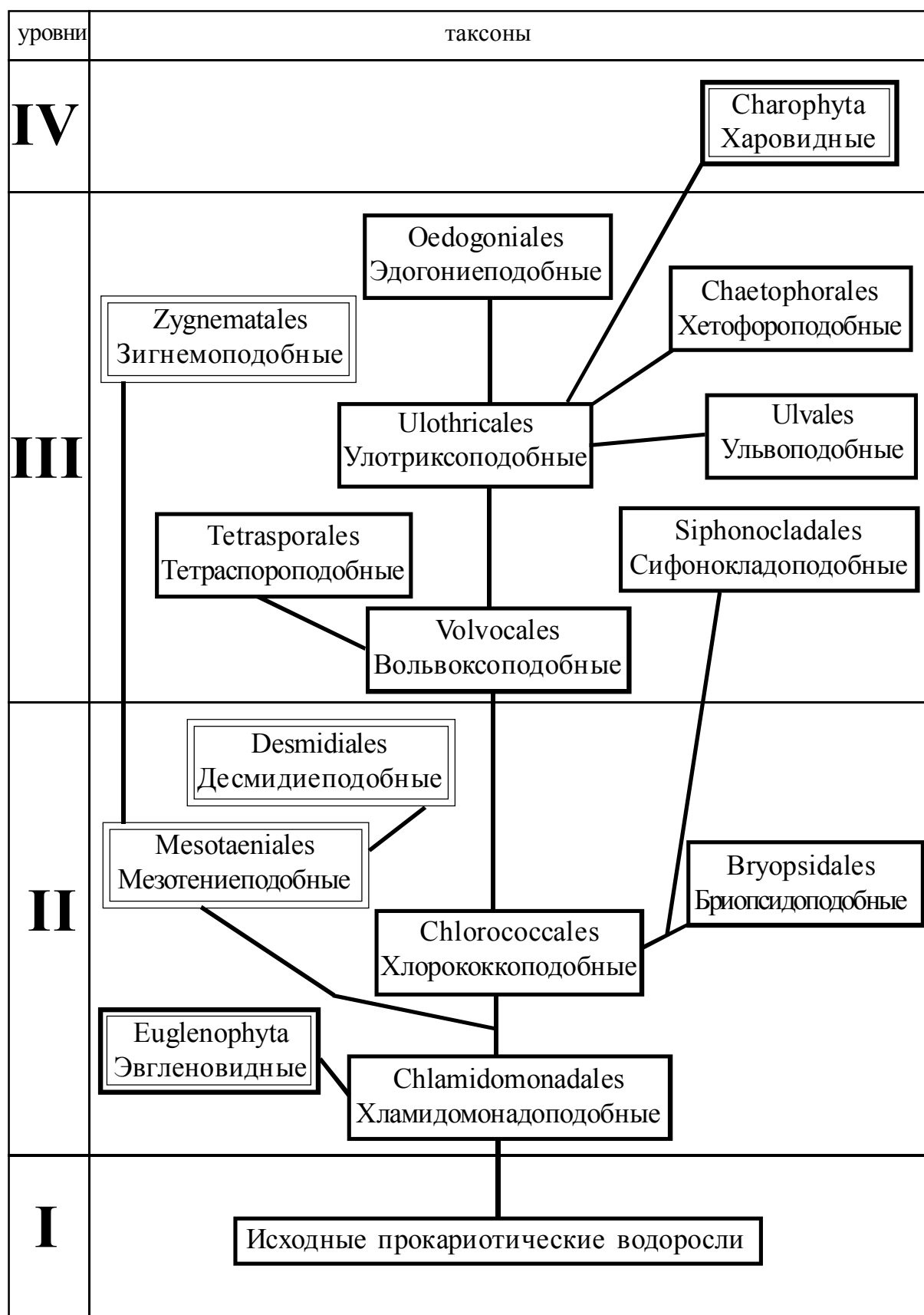


ТАБЛИЦА LXXIX. Схема эволюционных отношений Зеленых водорослей - Chlorophyta (ориг.).

(*Desmidiiales*) и Зигнемоподобным (*Zygnematales*). Эволюция Конъюгативидных выразилась в разнообразии внешней формы клеток (в особенности у Десмидиеподобных), форм хроматофоров, в развитии нитчатых форм (в особенности у Зигнемоподобных) и в уменьшении числа особей, возникающих из зиготы (у Мезотениеподобных 4, у Десмидиеподобных 2 и у Зигнемоподобных 1).

От многоклеточных Зеленых водорослей в качестве боковой ветви отделились Харовые водоросли (*Charophyta*). У них наиболее сложно устроенные органы полового размножения среди водорослей с зелеными пигментами. Происхождение Харовых не ясно, как и их филогенетические связи. По вегетативным органам они сближаются с Улотриксоподобными через род *Draparnaldiopsis*, у которого, как и у Харовых, на стволе имеются длинные клетки междоузлий и короткие клетки узлов с отходящими от них мутовками боковых ветвей. В целом эта группа водорослей представляют специализированную ветвь эволюции Зеленых водорослей.

Эволюция Зеленых водорослей в водной среде не привела к появлению сложно устроенных и крупных слоевищ тканевого строения, сравнимых с Бурыми и Красными водорослями. Продолжением эволюции Зеленых водорослей явилось возникновение фотосинтезирующих высших наземных растений.

Бурые водоросли (*Phaeophyta*) - естественная группа, по своей морфологии хорошо отличающаяся от остальных отделов водорослей, но по ряду признаков (наличию хлорофиллов *a* и *c*, отсутствию хлорофилла *b*, расположению тилакоидов в хлоропластах (трехтилакоидные ламеллы), по сходным продуктам запаса (ламинарин, хризоламинарин), по строению монадных клеток с гетероконтными и гетероморфными жгутиками) Бурые водоросли обнаруживают сходство с Золотистыми (*Chrysophyta*), Желтозелеными (*Xanthophyta*), Диатомовыми (*Bacillariophyta*) и Пирофитовыми (*Pyrrophyta*) водорослями. На этом основании некоторые авторы рассматривают перечисленные группы водорослей в ранге классов в пределах одного большого отдела *Chromophyta*. Существование монадных клеток в жизненном цикле Бурых водорослей позволяет выводить их, так же как и остальные перечисленные таксоны, из первичных фотосинтезирующих жгутиконосцев с преобладанием бурых пигментов. Однако у Бурых водорослей связь со жгутиковыми более отдаленная, так как прямых переходных форм здесь нет, у них не прослеживается последовательное развитие типов организации таллома от монадного к нитчатому и пластинчатому, как

это наблюдается у Зеленых водорослей, среди них представлены только высшие ступени морфологической дифференцировки таллома - гетеротрихальная, пластинчатая и тканевая. Возможно, более простые формы (монадные, коккоидные, простые нитчатые) полностью утрачены на протяжении длительной эволюции. Наиболее вероятно родство Бурых водорослей с Золотистыми водорослями (*Chrysophyta*), самыми примитивными из которых являются Хризомонадовидные (*Chrysomonadophyceae*), встречаются также ветвистые формы, например *Phaeothamnion* (класс *Chrysotrychophyceae*) (табл. LXXX).

Относительно родственных связей порядков в пределах отдела Бурых водорослей и расположения их в системе единого взгляда нет. Согласно одной из схем филогенеза, Бурые водоросли - группа дифилетическая: от исходных форм возникли две ветви развития, одна из которых характеризуется интеркалярным ростом, а другая - верхушечным. Эволюционные отношения этого отдела представлены на таблице LXXX.

Наиболее примитивными формами с интеркалярным ростом являются представители порядка Эктокарпоподобных (*Ectocarpales*). От них произошли Кутлериеподобные (*Cutleriales*), сближающиеся с ними размножением зооспорами (развиваются в одноклеточных зооспорангиях), а также подвижными гаметамии (развиваются в многоклеточных гаметангиях). Наиболее высокоорганизованными водорослями этой линии являются Ламинариеподобные (*Laminariales*). Половое воспроизведение в этой линии эволюционировало от изогамии Эктокарпоподобных к гетерогамии Кутлериеподобных и далее к оогамии Ламинариеподобных.

Вторая линия эволюции Бурых водорослей, для которой характерен верхушечный рост, представлена Сфацеляриеподобными (*Sphacelariales*), Диктиотоподобными (*Dictyotales*) и Фукусоподобными (*Fucales*). Представители первых двух порядков являются изогенератными водорослями, для Фукусоподобных (*Fucales*) характерно отсутствие чередования генераций, полное подавление спорообразования на диплоидной фазе и размножение исключительно половым путем при помощи гамет, развивающихся на спорофите. Поэтому в некоторых филогенетических схемах Фукусовые выделяются обособленно в третью линию эволюции.

Красные водоросли (*Rhodophyta*) - почти исключительно морские растения, имеющие многоклеточный, паренхимный или псевдопаренхиматозный таллом, всегда прикрепленный к субстрату. По характеру пигментов в хромофорах и отсутствию подвижных стадий в цикле

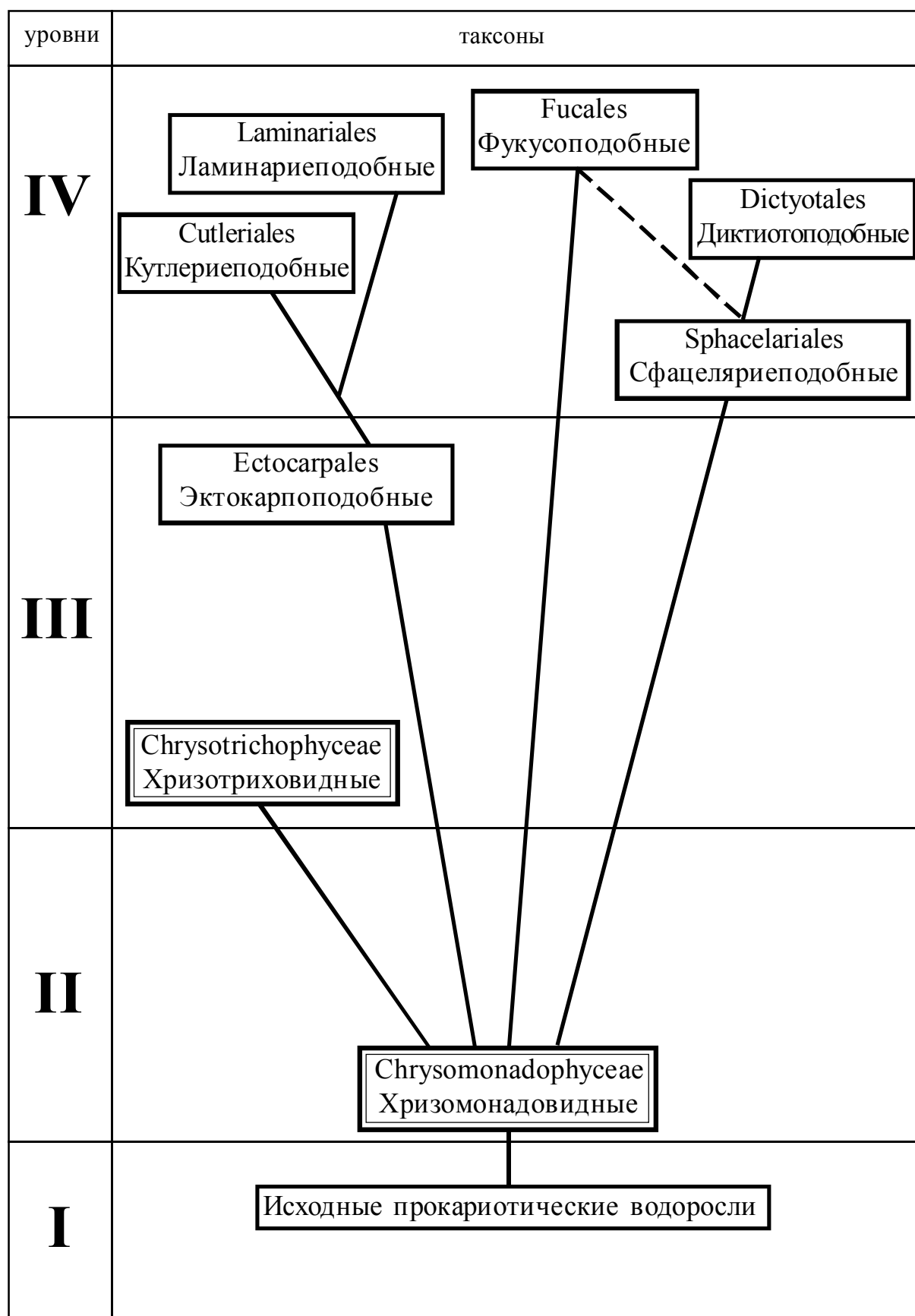


ТАБЛИЦА LXXX. Схема эволюционных отношений Бурых (Phaeophyta) и Золотистых (Chrysophyta) водорослей (ориг.)

развития Красные водоросли сходны с Сине-зелеными. Но в то время как у Сине-зеленых водорослей запасным продуктом является гликоген (отчасти волютин и цианофицин), у Красных водорослей образуется особый полисахарид - багрянквый крахмал, окрашивающийся йодом в красно-бурый цвет. Пиреноиды у большинства красных водорослей не образуются.

Из двух классов Бангиевидные (*Bangiophyceae*) являются наиболее примитивными. Среди них известны коккоидные формы (*Porphyridium*) и гетеротрихальные (*Goniotrichium*, *Asterocytis*). У карпогона Бангиевых еще не выработалась типичная форма, и он мало отличается от обычных вегетативных клеток. После оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится на карпоспоры. Класс Флоридиевидные (*Florideophyceae*) представляет собой более эволюционировавшую группу с карпогоном, снабженным органом улавливания сперматиев - трихогиной. В этом классе наиболее простым является порядок Немалионоподобные (*Nemalionales*), в котором встречаются нитчатые талломы (семейство Акрохетиевые - *Acrochetiaceae*), нет ауксилярных клеток, и гонимобласты, на которых развиваются карпоспорангии, образуются непосредственно из брюшной части оплодотворенного карпогона. Криптонемиеподобные (*Cryptonemiales*) представляют следующий шаг прогрессивной эволюции: они имеют ауксилярные клетки, способствующие увеличению продукции карпоспор, так как образуется не один цистокарпий, а много - по числу ауксилярных клеток. При разбросанных беспорядочно по таллому ауксилярных клетках необходимы более или менее длинные ообластемные нити. Наивысшей ступени эволюции достигли Церамиеподобные (*Ceramiales*), у которых имеется прокарпий и ауксилярные клетки дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение. Непосредственное соседство карпогона и ауксилярной клетки (клеток) в прокарпии облегчает образование цистокарпиев. Этот порядок наиболее богат видами.

Эволюционные отношения Красных водорослей (*Rhodophyta*) приведены на таблице LXXXI. Эволюция в пределах этого таксона шла от примитивных Бангиеподобных к примитивным Флоридиеподобным - порядку Немалионоподобных, для которых, как и для Бангиеподобных, характерно отсутствие чередования поколений и размножение моноспорами.

От Немалионоподобных путем усложнения процесса оплодотворения эволюция привела к Криптонемиеподобным, у которых имеет место смена поколений и возникают ауксилярные клетки, которые, однако, еще мало дифференцированы и разбросаны по таллому без особого порядка.

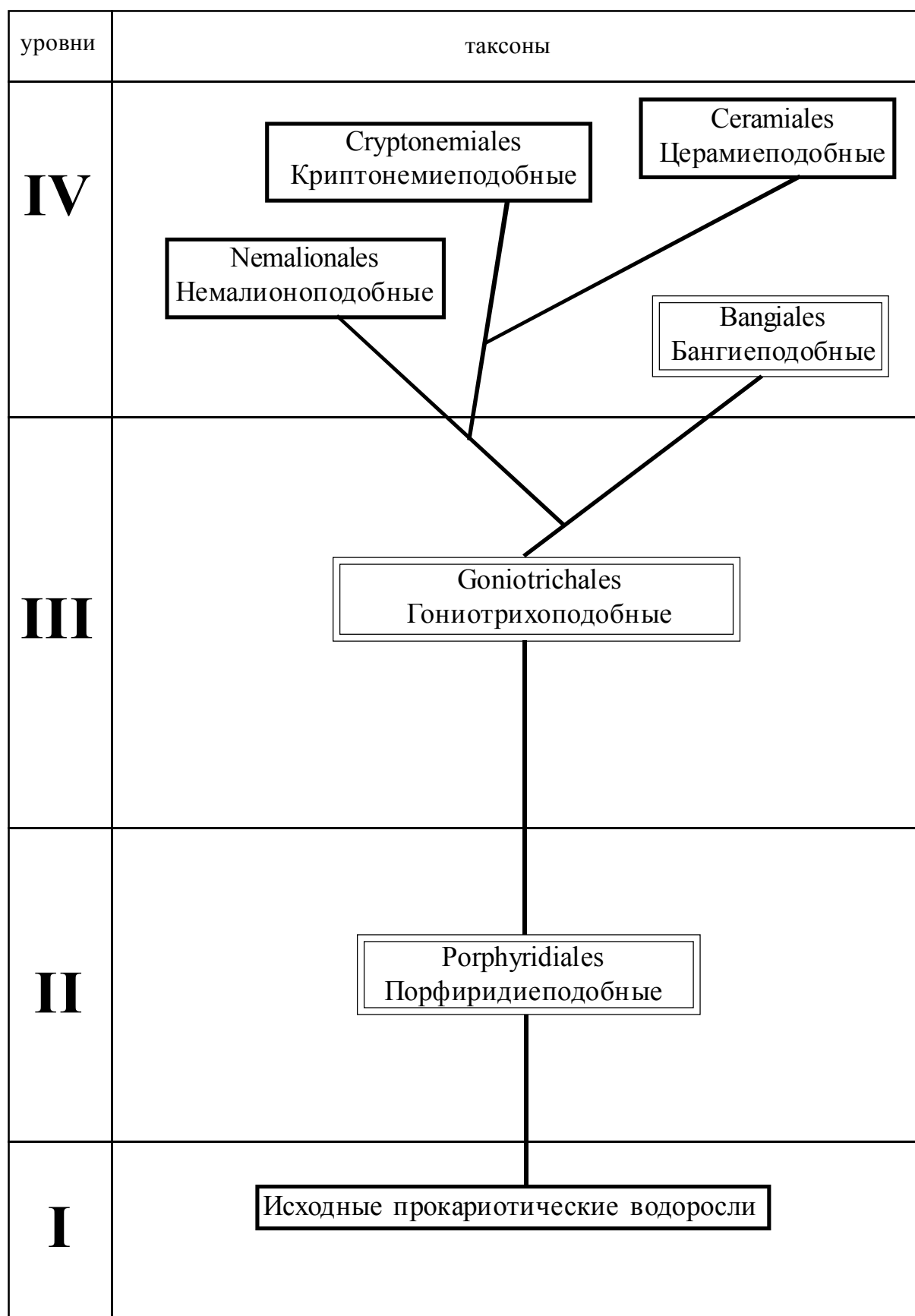


ТАБЛИЦА LXXXI. Схема эволюционных отношений Красных водорослей - Rhodophyta (ориг.).

У Церамиеподобных дальнейший ход эволюции привел к тому, что ауксиллярные клетки оказались придвинутыми к карпогону, чем было обеспечено более надежное их слияние с выростами карпогона.

Отдел Желто-зеленые водоросли (*Xanthophyta*) представлен одноклеточными, колониальными и нитчатыми формами таллома и по своим филогенетическим связям близок к Золотистым водорослям (*Chrysophyta*). Начинаясь монадными формами, они прошли путь эволюции, параллельный с эволюцией Зеленых водорослей.

В начале ряда у Желто-зеленых стоят формы, аналогичные Хламидомонадовым - Ксантомонадовидные (*Xanthomonadophyceae*). Классы Ксантоподовидные (*Xanthopodophyceae*) и Ксантококковидные (*Xanthococcophyceae*) объединяют соответственно водоросли с амебонидным и коккоидным типами талломов, а в класс Ксантокапсовидные (*Xanthocapsophyceae*) включены водоросли с пальмеллоидным типом таллома. Дальнейшая эволюция Желтозеленых привела к выработке нитчатых форм, составляющих класс Ксантотриховидные (*Xanthotrichophyceae*), аналогичный Улотриксоподобным. Боковая ветвь эволюции представлена классом порядком Ксантосифоновидные (*Xanthocniphonophyceae*), аналогичным сифоновым Зеленых водорослей. Схема эволюционных отношений в отделе *Xanthophyta* приведена на таблице LXXXII.

Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) - одноклеточные, колониальные или нитчатые организмы, покрытые кремнеземным панцирем, не имеющие жгутиков. Лишь у некоторых представителей имеются жгутиковые стадии - зооспоры и сперматозоиды. Вегетативные особи представляют собой диплоидные организмы.

По пигментам хроматофоров Диатомовые сходны с Золотистыми: запасные вещества у них представлены маслом и лейкозином, у тех и других встречаются формы с пульсирующими вакуолями. Кроме того, некоторые из Золотистые в своих оболочках содержат кремнезем.

Филогенетические связи Диатомовых водорослей приведены на таблице LXXXII. Из двух классов более древним является класс Центровидные (*Centrophyceae*), как в большей степени сохранивший связь со жгутиковыми, что выражается у них в наличии зооспор. В классе Пеннатовидные (*Pennatophyceae*) подвижные стадии в виде зооспор утрачены.

Пирофитовые водоросли (*Pyrrophyta*) в большинстве своем имеют монадный таллом, реже встречаются амебонидные, коккоидные и нитчатые структуры. Фактически они представляют две самостоятельные группы, имеющих независимое происхождение от первичных жгутиконосцев

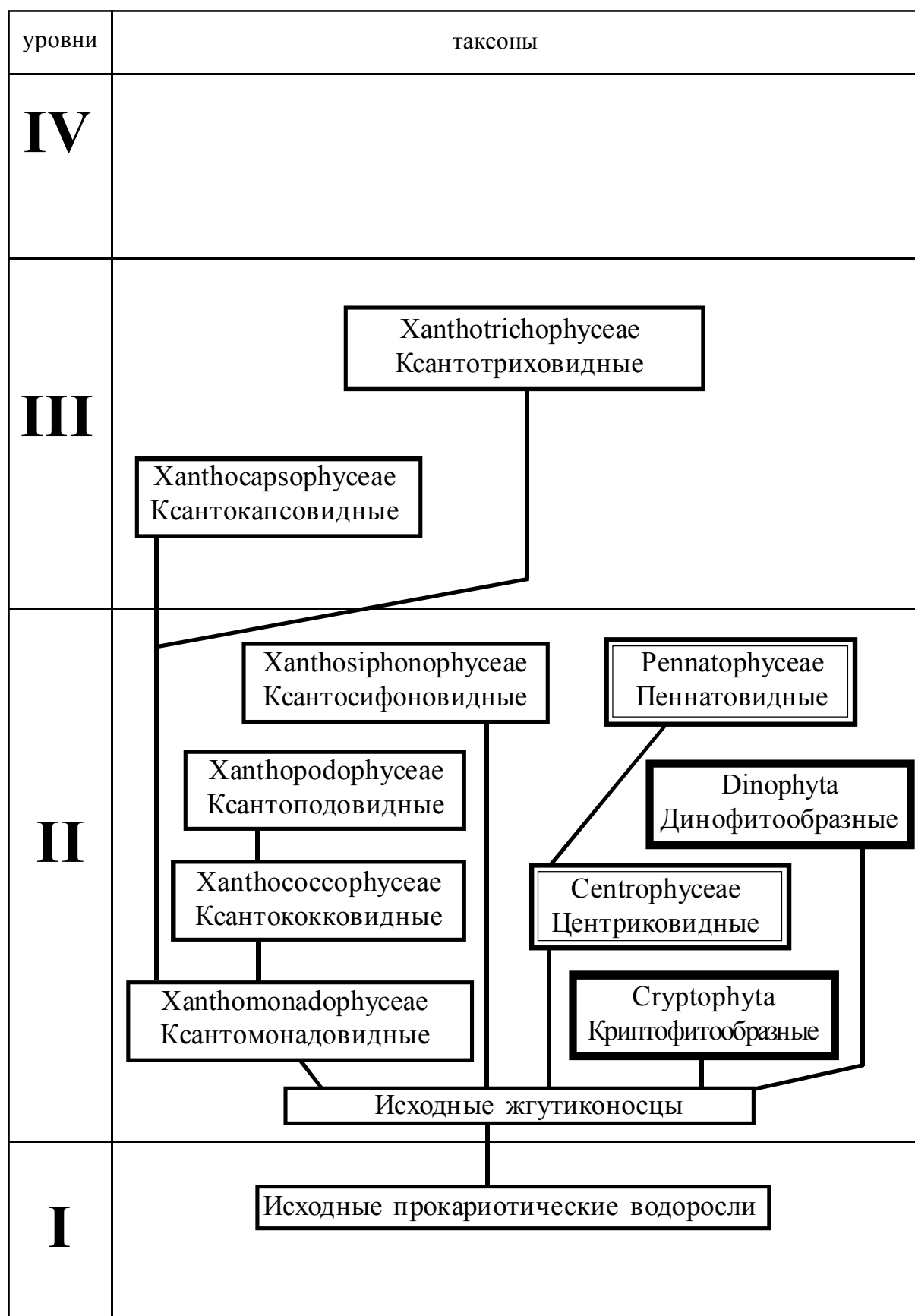


ТАБЛИЦА LXXXII. Схема эволюционных отношений Желтозеленых (Xanthophyta), Диатомовых (Bacillariophyta) и Пирофитовых (Pyrophyta) водорослей (ориг.).

(табл. LXXXII) и выделяемые в самостоятельные отделы. Крптофитообразные (*Cryptophyta*) представлены исключительно монадными формами с дорзовентральным строением и двумя лентовидными жгутиками. Динофитообразные (*Dinophyta*) выделяются строением ядерного аппарата не только среди водорослей с бурыми пигментами, но и среди всех эукариотических организмов.

Уровни организации высших растений

1. Афильный (безлистный). Растения равноспоровые, лишенные листьев, функцию фотосинтеза выполняют стебли. Спорангии конечные, располагаются на концах дихотомически ветвящихся побегов (*Rhynia*) или спорангии кажутся боковыми, располагаются на укороченных стеблях сбоку главного стебля вследствие неравной дихотомии (*Zosterophyllum*). Проводящая система - протостель. Всасывающие органы - ризоиды, прикрепляющиеся к ризомоиду - подземному дихотомически ветвящемуся стеблю, анатомически не отличающемуся от надземного. Гаметофиты предположительно многолетние, дихотомически ветвящиеся, обоеполые. Для этого уровня характерны представители отдела *Rhyniophyta* и примитивные формы представителей Плауновидных (*Gosslingia*, *Sawdonia*, *Kaulangiophyton*), а также *Psilophyton princeps*.

2. Протофильный (предлистный). Растения равноспоровые, листья слабо дифференцированы, трех типов:

а) более или менее развитые боковые выросты стебля с не достигающим до верхушки листа проводящим пучком (*Asteroxylon*), иногда дихотомически ветвящиеся (*Protolepidodendron*);

б) дихотомически ветвящиеся мелкие плоские боковые побеги (*Hyenia*);

в) уплощенные конечные сегменты верхушечных теломов (*Protopteridium*).

Спорангии боковые, чаще связаны с листовыми структурами (спорофиллами), или верхушечные. Проводящая система - протостель, актиностель, сифоностель. Всасывающие органы - ризомоиды с ризоидами. Гаметофиты многолетние, дихотомически ветвящиеся, обоеполые (*Tmesipteris*).

3. Эуфильный (настоящелистный). Растения равноспоровые. Листья хорошо дифференцированы. В микрофильной линии эволюции у представителей отдела *Lycopodiophyta* это энации - плоские боковые выросты стебля с центральной жилкой, иногда с воздушными полостями (*Lepidodendron*); у представителей отдела *Equisetophyta* - плоские боковые побеги, ветвящиеся дихотомически (*Sphaenophylloids*) или не

ветвящиеся (*Calamitales*), у современных представителей листья редуцированы и функция фотосинтеза перешла к стеблю. В макрофильной линии эволюции листья крупные, представляют собой уплощенные стебли (вайи) (*Polypodiophyta*). Спорангии располагаются на спорофиллах поодиночке (*Lycopodiophyta*) или группами - сорусами (*Polypodiophyta*), у представителей отдела *Equisetophyta* формируются спорангиофоры - спороносные структуры, представляющие собой видоизмененные побеги, несущие спорангии. Проводящая система - плектостель, артростель, диктиостель, реже сифоностель и протостель. Появляются формы со вторичным утолщением стебля. Всасывающие структуры - корни, обычно придаточные, с корневыми волосками. Гаметофиты многолетние, массивные, не ветвящиеся дихотомически (*Lycopodiophyta*), или однолетние, плоские (*Polypodiophyta*, *Equisetophyta*), обоеполые (за исключением современных *Equisetophyta*).

4. Гетероспоровый (разноспоровый). Растения разноспоровые. Вегетативные органы характеризуются теми же признаками, что и на третьем уровне. Спорангии двух типов - микроспорангии, продуцирующие микроспоры, и мегаспорангии (макроспорангии), в которых формируются мегаспоры (макроспоры). Спорангии располагаются на спорофиллах, у водных форм в особых органах - спорокарпиях (*Marsilea*, *Salvinia*). Гаметофиты эндоспоровые (развиваются внутри споры), раздельнополые, мужские сильно редуцированы. На этом уровне располагаются ископаемые и современные представители отделов *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и *Polypodiophyta*.

5. Инэмбриоспермный (беззародышевосеменной). Растения разноспоровые, голосеменные. В подавляющем большинстве древесные типы, реже травянистые (*Maidesmia*). В древесине трахеиды. В мегаспорангиях формируется обычно одна мегаспора, которая образует женский гаметофит внутри спорангия. На этом уровне появляется процесс опыления (микроспора попадает на микропиле семязпочки) и половой процесс перестает зависеть от наличия воды во внешней среде. Семя созревает до оплодотворения, в созревшем семени зародыш не дифференцирован, хорошо развит женский гаметофит с двумя или несколькими архегониями. Мужские гаметы подвижны, имеют жгутики (сперматозоиды). Мужской гаметофит помимо вспомогательных ядер (проталлиального, вегетативного и ядра клетки-ножки) образует от двух (*Cycas*) до 16 (*Microcycas*) сперматозоидов. Пыльцевая трубка мужского гаметофита выполняет функцию питания (гаустория). Между микропиле и верхней частью гаметофита образуется крупная полость -

пыльцевая камера. Эндосперм гаплоидный. На этом уровне располагаются классы: Лигиноптерисовидные (семенные папоротники) (*Lyginopteridopsida*), Саговниковидные (*Cycadopsida*), Кордаитантовидные (*Cordaitanthopsida*), Гинкговидные (*Ginkgopsida*), а также семенные представители отделов Плаунообразных (порядок *Lepidocarpaceles*) и Хвощеобразных (порядок *Calamocarpaceles*).

6. Гимноспермный (голосеменной). Растения разнospоровые, голосеменные. Исключительно древесные и кустарниковые формы. В древесине трахеиды. Семя созревает после оплодотворения. Мужские гаметы без жгутиков (спермии), пыльцевая трубка выполняет функцию доставки гамет к яйцеклетке. Зрелый мужской гаметофит четырехдерный (вегетативное ядро, ядро клетки-ножки и два спермия; ядра проталлиальных клеток и сами клетки дегенерируют). Женский гаметофит занимает весь объем семяпочки, содержит обычно два архегония с короткими шейками. Пыльцевой камеры не образуется. Эндосперм гаплоидный. Этими признаками обладают представители классов Беннетитовидные (*Bennetitopsida*) и Сосновидные (*Pinopsida*).

7. Хламидоспермный (оболочкосеменной). Растения разнospоровые, голосеменные. Жизненные формы - кустарники, древесные лианы. В проводящих пучках наравне с трахеидами имеются сосуды. Семя созревает после оплодотворения. Мужские гаметы без жгутиков (спермии), пыльцевая трубка выполняет функцию доставки гамет к яйцеклетке. Семяпочка покрыта дополнительным покровом - наружным интегументом, который плотно ее облегает, оставляя свободной верхнюю часть. Внутренний интегумент вытягивается и образует микропилярную трубку, улавливающую микроспоры (микропиле отсутствует). Женский гаметофит образует особого типа зародышевый мешок с большим количеством ядер и лишен архегониев (кроме Эфедры). Питательная ткань эндосперма образуется в результате слияния и последующего деления разного количества ядер зародышевого мешка и является полиплоидной (разноплоидной) эндосперм. Наружный интегумент обычно становится сочным. На этом уровне находятся представители классов Эфедровидные (*Ephedropsida*) и Гнетовидные (*Gnetopsida*).

8. Протоантофитовый (первичноцветковый). Растения разнospоровые, покрытосеменные. Ископаемые остатки многих представителей известны из меловых отложений. Древесные и травянистые формы, первичное анатомическое строение стебля - эустель и атактостель. В проводящей системе преобладают сосуды, у примитивных типов - трахеиды. Семяпочка с двойным интегументом, скрыта внутри завязи пестика,

образованного видоизмененным листом (кондупликатный плодолистик) или двумя сросшимися листоподобными органами. Мужской гаметофит двудерный. Женский гаметофит (зародышевый мешок) с постоянным определенным числом ядер (в подавляющем большинстве случаев содержит 7 гаплоидных и одно диплоидное ядро, но имеются и другие типы зародышевых мешков). Характерно двойное оплодотворение, в результате которого развивается зародыш и в большинстве случаев триплоидный эндосперм. По типу околоцветника делятся на две группы:

а. Однопокровные. Растения имеют мелкие, невзрачные, ветроопыляемые (реже насекомоопыляемые) цветки с простым околоцветником с круговым расположением частей, или без него. Большей частью древесные формы, у многих имеет место халазогамия. Цветки собраны в сережки или сложные дихазальные соцветия. Гинецей паракарпный, синкарпный или лизикарпный. Плоды: коробочки, ореховидные или костянковидные. К этой группе относятся порядки: Казуариноцветные (*Casuarinales*), Ивоцветные (*Salicales*), Перечноцветные (*Piperales*), а также группа порядков, объединяемые в подкласс *Hamamelididae*.

б. Многоплодниковые. Растения имеют крупные, окрашенные, насекомоопыляемые (или вторично ветроопыляемые) цветки, большей частью с двойным околоцветником. Древесные и травянистые формы. Халазогамия не наблюдается. Цветки одиночные или собраны в различного рода простые соцветия, спиральные или гемициклические. Количество частей цветка неопределенно, чаще постоянное число частей имеет только околоцветник. Гинецей апокарпный, реже мономерный. Плоды - листовки, многолистовки, многоорешки, костянки, многокостянки, реже ложные плоды (яблоко, земляника). К этой группе относятся подклассы: Магнолииды (*Magnoliidae*), Ранункулиды (*Ranunculidae*), Нимфеиды (*Nymphaeidae*), некоторые порядки подкласса Розиды (*Rosidae*), а также подклассы Алисматиды (*Alismatidae*) и Триуриды (*Triurididae*).

9. Антофитовый (собственноцветковый). Растения разноспоровые, покрытосеменные. Вегетативные органы и гаметофиты характеризуются теми же признаками, что и на предыдущем уровне. Большей частью травянистые формы. Трахеиды отсутствуют. Цветки пятикруговые, с устоявшимся, определенным числом частей цветка (за некоторым исключением), кратным пяти, четырем или трем. Члены околоцветника обычно не сросшиеся, хотя имеется ряд таксонов со сrostнолепестным венчиком. Насекомоопыляемые или ветроопыляемые растения. Гинецей синкарпный или паракарпный. Завязь верхняя, реже нижняя. На

этом уровне находятся группы порядков (надпорядки) *Cariophyllanae*, *Arecanae*, *Aridanae*, *Dilleniidae*, *Papaveranae*, *Geranianae*, *Lilianaе* и *Commelinanae*.

10. Эуантофитовый (настоящецветковый). Растения разнospоровые, покрытосеменные. Травянистые формы, редко деревья и кустарники. Трахеиды отсутствуют. Цветки четырехкруговые, с постоянным числом частей. Члены околоцветника обычно сросшиеся, хотя имеется ряд таксонов со свободнолепестным венчиком. Насекомо- или ветроопыляемые растения. Гинецей паракарпный или синкарпный. Завязь нижняя, реже верхняя. Основные группы порядков (надпорядки) этого уровня - *Lamianaе*, *Asteranae*, *Cucurbitanae*, *Cornanae*, *Orchidanae* и *Cyperanae*.

Филогения высших растений

В литературе по систематике высших растений фактически нет единого, всеми принятого подразделения этой группы на отделы и классы. Чаще всего можно встретить деление высших растений на Мохообразные, Папоротникообразные, Голосеменные и Покрытосеменные. Известный систематик Б.М. Козо-Полянский (1965), выдвинувший немало оригинальных идей в области филогении растений, также придерживался этой классификации на отделы (табл. LXXXIII). Аналогичное деление (с небольшими изменениями) можно найти в других учебниках систематики растений, которые до сих пор используются в вузах (Шостаковский, 1971; Комарницкий и др., 1975). В таком делении на отделы вызывает, в первую очередь, сомнение искусственный отдел Папоротникообразные (*Pteridophyta*), общепринятый в системах прошлого века. Само название *Pteridophyta* было впервые предложено русским ботаником П. Ф. Горяниновым в 1841 г.

Филогенетические группы споровых растений уже давно обоснованы как самостоятельные таксономические единицы в ранге отделов. Так известный американский анатом-эволюционист Э. Джеффри в 1899 г. доказал самостоятельность отдела Плаунообразные (*Lycopodiophyta*). В 1909 г. знаменитый шотландский палеоботаник Д. Скотт выделил Клинолисты, Каламиты, Хвощи и родственные им растения в самостоятельный отдел *Sphaenophyllophyta* (Клинолистообразные, или *Equisetophyta* - Хвощеобразные). В этот же отдел он включил и небольшую группу Псилотовых, которая очень далека от Хвощеобразных. Эта ошибка была исправлена в 1930 г. известным немецким ботаником В. Циммерманом.

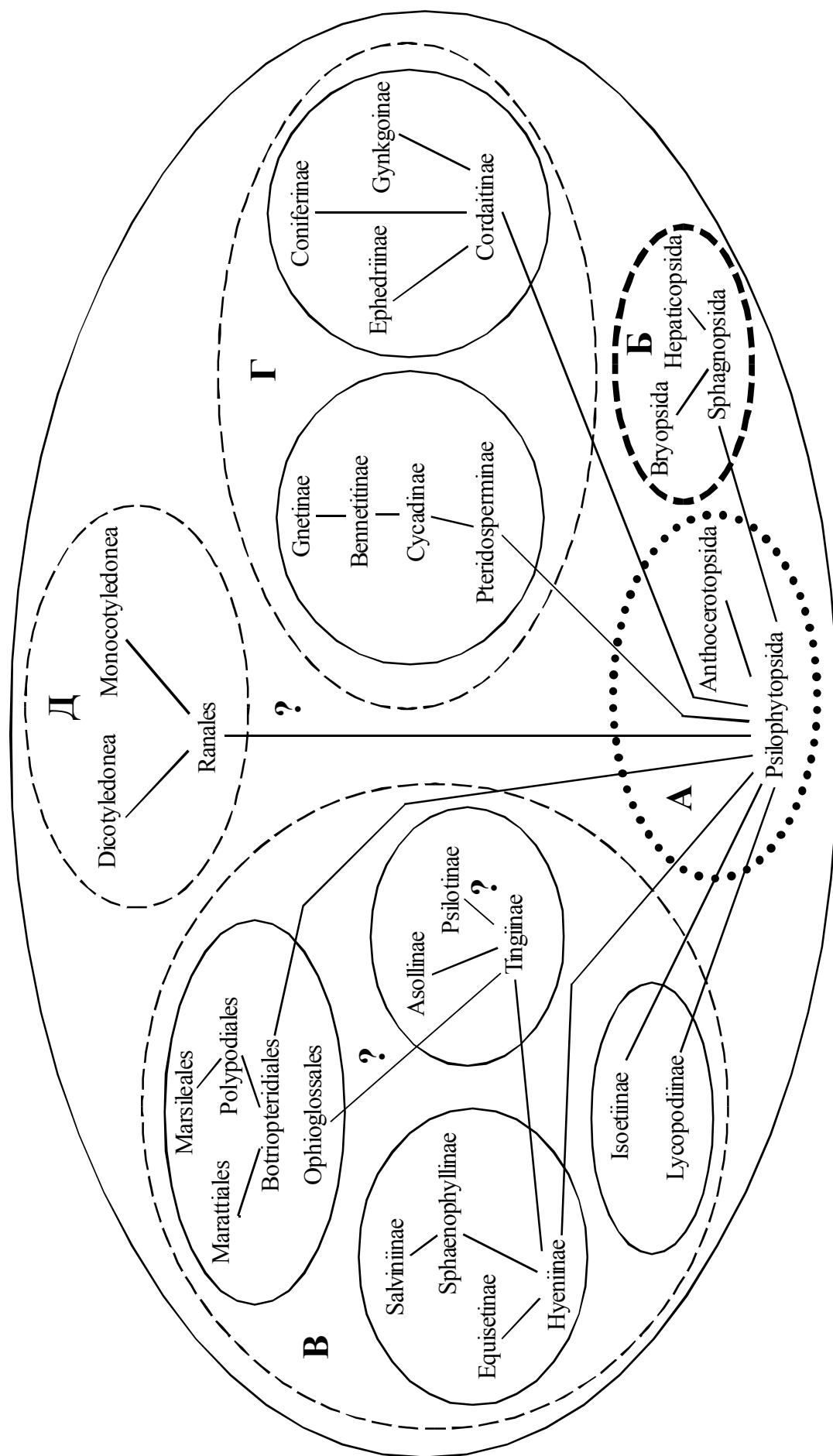


ТАБЛИЦА LXXXIII. Филогенетические связи высших растений по Б.М. Козо-Полянскому: А - Риниофиты; Б - Моховидные; В - Папоротниковидные Г - Голосеменные; Д - Покрытосеменные.

В начале XX в. была установлена новая группа вымерших растений, сильно отличающаяся от всех ранее известных высших растений исключительной примитивностью своей организации. Она была выделена в самостоятельный отдел, который получил впоследствии название сначала Псилофитов (*Psilophyta*), а затем Риниеобразных (*Rhyniophyta*). Значение этой группы для понимания эволюции высших растений и для построения их эволюционной системы было очень велико. Более детальное изучение Риниеобразных показало, что эта группа ископаемых растений более разнородна, чем предполагалось раньше, и из нее был выделен самостоятельный отдел Зостерофиллообразные (*Zosterophyllophyta*). Ныне живущие потомки Риниеобразных, представители родов Псилот (*Psilotum*) и Тмезиптерис (*Tmesipteris*), также выделены в самостоятельный отдел Псилотообразные (*Psilotophyta*).

Наиболее подробная система филогенетических связей крупных таксонов с привязкой к геохронологической шкале разработана известным палеоботаником С.В. Мейеном (1984). Но и в этой системе споровые растения и родственные им семенные не выделяются в самостоятельные отделы (табл. LXXXIV).

В современной систематике (Жизнь растений, 1978) в подцарство высших растений включено 9 отделов: Риниофиты (*Rhyniophyta*), Зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*), Мохообразные, или Бриофиты (*Bryophyta*), Плаунообразные, или Ликоподиофиты (*Lycopodiophyta*), Псилотофиты (*Psilotophyta*), Хвощеобразные, или Эquisетофиты (*Equisetophyta*), Папоротникообразные, или Полиподиофиты (*Polypodiophyta*), Голосеменные, или Пинофиты (*Pinophyta*) и Покрытосеменные, или Магнолиофиты (*Magnoliophyta*) (табл. LXXXV). В этом подразделении, на наш взгляд, естественными являются лишь 5 таксонов: Мохообразные, представители особой линии эволюции высших растений с преобладанием гаметофита, а из спорофитной линии - Риниеобразные, Плаунообразные, Хвощеобразные и Папоротникообразные. Ранг отдела Зостерофиллообразных и Псилотообразных явно завышен. Зостерофиллообразные являются родственными Плаунообразным и по основным признакам древнейших плаунов от них ничем не отличаются, кроме скученного расположения спорангиев в верхней части, что может быть объяснено их образом жизни, когда основная часть тела растения погружена в илистую почву или находится под слоем воды, а спорангии выносятся в воздушную среду. Представителей этого отдела - Зостерофиллума и Госселингии, у которых расположение, форма и характер вскрывания спорангиев такие же, как у плаунов, следует рассматривать в ранге порядка *Zosterophyllales* класса *Lycopodiopsida*.

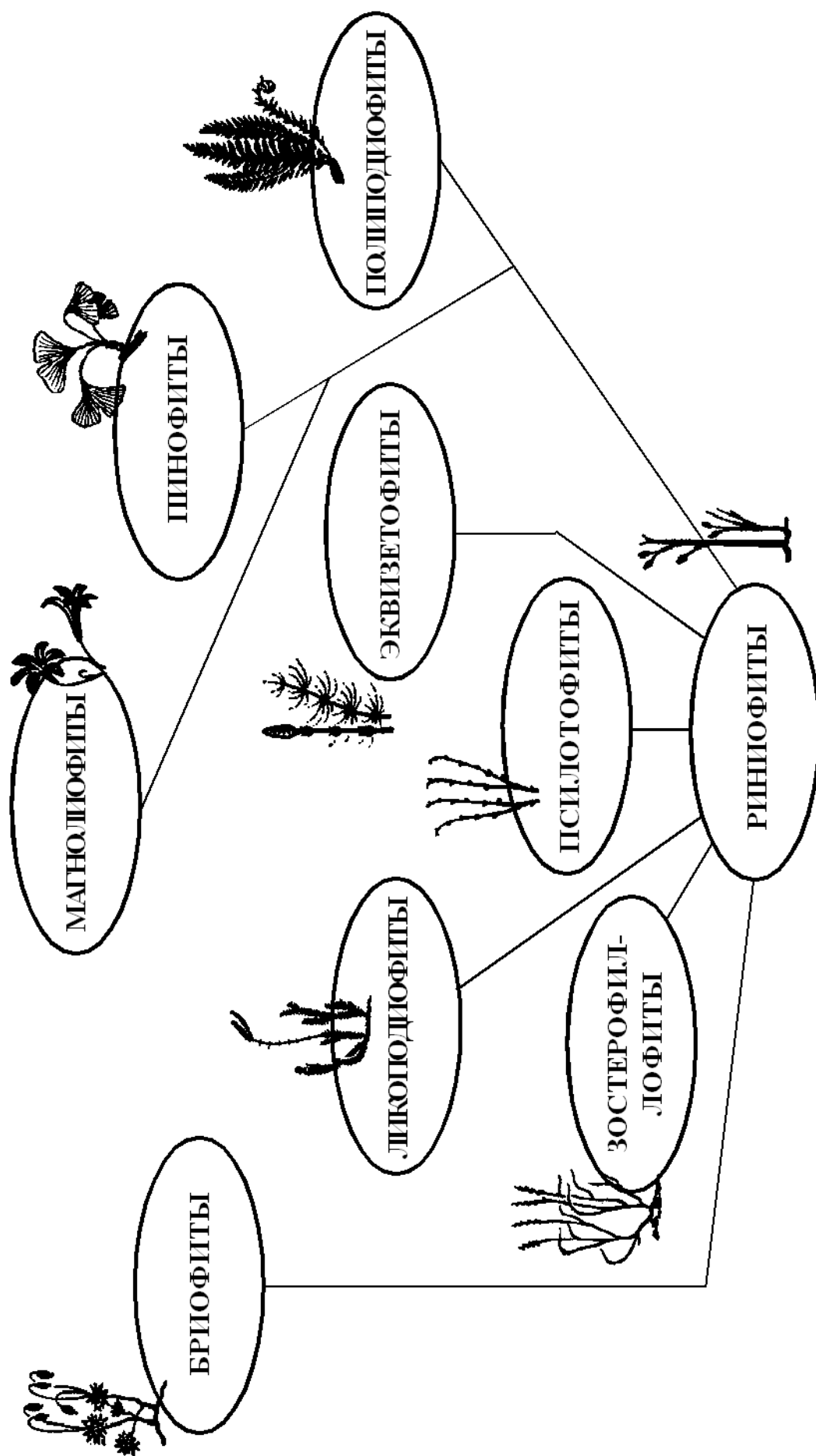


ТАБЛИЦА LXXXV. Филогенетические связи высших растений (Жизнь растений (Жизнь растений, 1978)).

Псилотообразные являются прямыми потомками Риниеобразных с кажущимся боковым положением синангиев, имевших место и у некоторых Риниеобразных (*Yarravia*). Поэтому этот таксон следует рассматривать в ранге класса *Psilotopsida* отдела *Rhyniophyta*. Что же касается отделов семенных растений, то они не являются естественными таксонами, а являются сборными группами, высокоорганизованными потомками разноспоровых растений. Они занимают соответствующие уровни и имеют родственные связи с уже перечисленными естественными отделами, о чем речь пойдет ниже.

Филогенетические связи споровых растений

Наиболее древние достоверные остатки высших растений с проводящими пучками, составленными трахеидами, и спорангиями на концах голых осей встречены в середине силурийских отложений и отнесены к роду Куксония (*Cooksonia*, табл. LXI, 1). Предполагается, что разнообразие высших растений в среднем силуре уже было немалым, но большая их часть не попадала в захоронения.

О гаметофитах первых наземных растений известно очень мало. Еще в 30-е годы найдены своеобразные растения, имеющие вид распростертых розеток с вздутиями на концах веточек. Эти растения отнесли к роду Сциадофитон (*Sciadophyton*), предположительно считая их гаметофитами Зостерофилловидных. Сходные гаметофиты, имеющие отношение (также предположительно) к Горнеофитону, описаны под названием Лионофитон (*Lyonophyton*). Они имели вид чаши с лопастными краями на ножке. На верхней стороне чаши располагались органы полового размножения - архегонии и антеридии. Архегонгии находились в центре чаши и имели сильно вытянутые шейки. По периферии чаши, на ее лопастях, располагались антеридии (табл. LXXXVI).

В раннем девоне обозначились три группы высших растений с разными спорангиями как по строению, так и по расположению.

Первая группа, в которую входит *Zosterophyllum*, включает таксоны, у которых древесина созревала от периферии к центру проводящего пучка (экзархная протостель), а спорангии были почковидными и раскрывались поперечной щелью. Эти растения дают начало Плауновой (микрофильной) линии эволюции. Ведущая от Зостерофилловидных к другим Плаунообразным последовательность родов считается филогенетической, однако следует помнить, что все эти роды

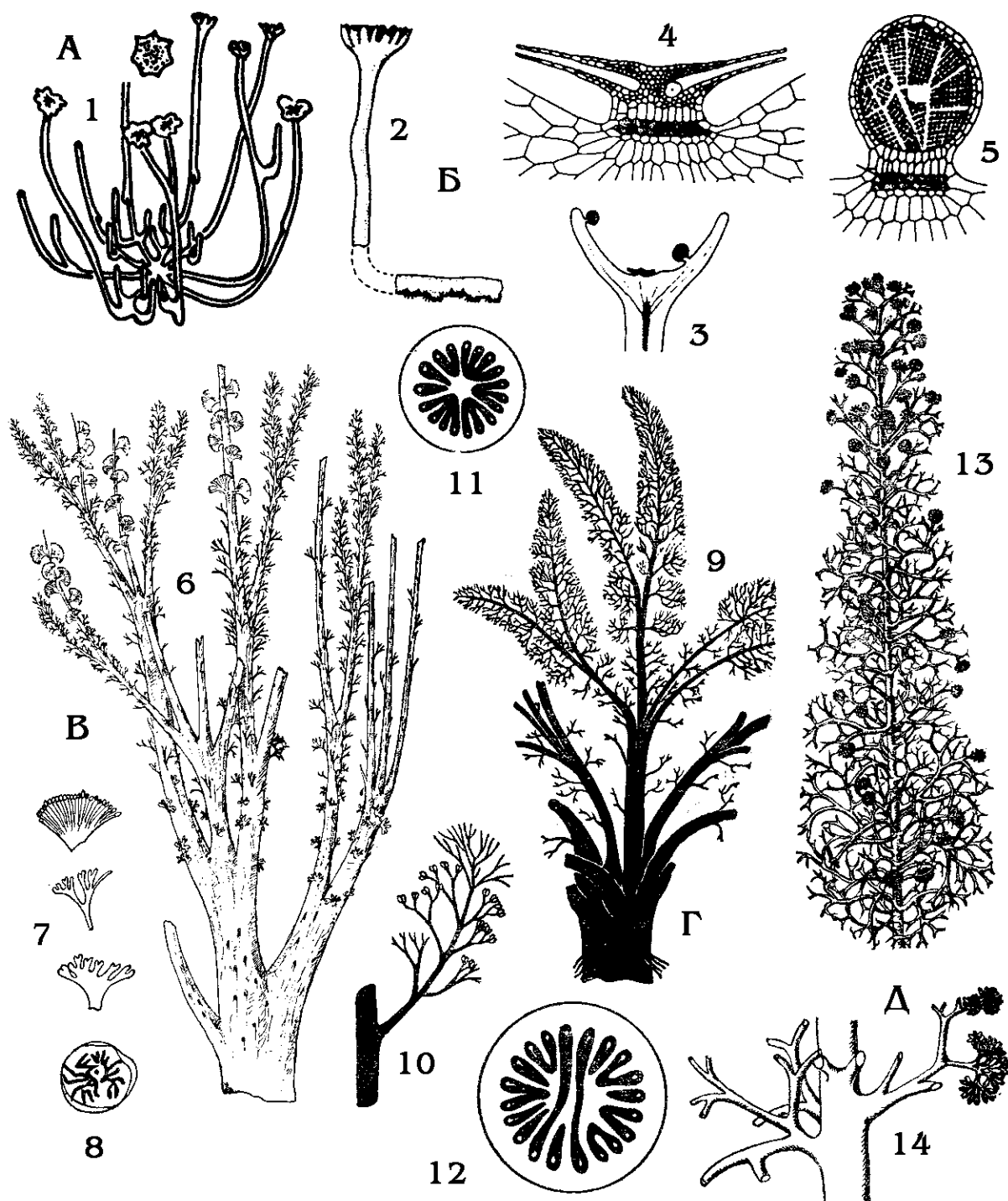


ТАБЛИЦА LXXXVI. Родственные Ринтофитам ископаемые растения: А - Сциадофитон (*Sciadophyton* sp.): 1 - внешний вид; Б - Лионофитон (*Lyonophyton* sp.): 2 - реконструкция гаметофита, 3 - гаметангиофор, 4 - архегоний, 5 - антеридий; В - Кладоксилон (*Cladoxylon scorarium*): 6 - внешний вид, 7 - спорофилл и листья; 8 - поперечный срез стебля; Г - Псевдоспорохнус (*Pseudosporochnus* sp.): 9 - внешний вид, 10 - часть побега со спорангиями, 11-12 - поперечные срезы стебля; Д - Пертика (*Pertica* sp.) - 13 - внешний вид, 14 - часть побега со спорангиями.

встречаются в близких по возрасту отложениях и, возможно, существовали одновременно.

Подобная ситуация характерна для других филогенетических групп высших растений, когда можно расположить в ряд набор родов и наблюдать постепенное формирование группы. При этом часто оказывается, что предки и потомки такого ряда встречаются в отложениях одного возраста и даже в одних и тех же захоронениях. Поэтому подобные ряды скорее можно использовать для понимания предположительного направления эволюции данной группы растений, а не действительных филогенетических связей.

Вторая группа девонских растений объединяет формы типа *Rhynia* (табл. LXI, 2). Для нее характерны верхушечные спорангии, которые раскрывались продольной щелью с помощью особого механизма из специализированных клеток, а созревание трахеид в проводящем цилиндре шло от центра к периферии (эндархная протостель).

Третью группу древнейших высших растений составляют Тримерофитовидные (*Trimerophytopsida*). У представителей этой группы ясно выделяется главная ось и отходящие от нее боковые оси, как у видов рода Пертика (*Pertica sp.*, табл. LXXXVI). Спорангии занимают верхушечное положение на боковых дихотомически ветвящихся осях, собранных в группы. У наиболее продвинутых представителей боковые ветки отходят от главной оси в определенном порядке - ярусами, пучками по три. Проводящий пучок в спороносных осях иногда эллиптический в сечении и напоминает проводящие пучки примитивных Папоротникообразных. Некоторые Тримерофитовидные известны из более молодых отложений, чем Риниевидные.

Вопрос о происхождении первых наземных растений очевидно не будет решен, если ранние стадии их эволюции избежали захоронения. Поэтому нельзя утверждать, что у них есть общий предок. Не смотря на то, что черты сходства и различия между ними хорошо видны, принципы филогенетической систематики требуют отделить черты сходства, унаследованные от общего предка, от тех, что развились независимо, параллельно. В данном случае эта задача неразрешима, так как вообще неизвестно происхождение спорангиев, спор, трахеид, устьиц и других структур, характерных для этих таксонов.

В отдел Риниеобразные (*Rhyniophyta*) входят растения с дихотомическим ветвлением, голыми стеблями и конечными спорангиями без колонки, при созревании растрескивающимися в верхней части. Типичным представителем является Риния большая (*Rhynia major*). В эволюции представителей этого отдела наблюдается тенденция к сближе-

нию спорангиев и их срастанию. У нижнедевонского рода Гедея (*Hedea*) спорангии собраны в пучки, внешне напоминающие соцветие щиток, у Ярравии (*Yarravia*) спорангии срастаются в синангий. Эта группа растений объединяется в класс Риниевидные (*Rhyniopsida*). Современными потомками Риний являются представители класса Псилотовидные (*Psilotopsida*), включающего два рода - Псилотум (*Psilotum*) и Тмезиптерис (*Tmesipteris*). Они имеют много общих признаков с Риниевидными - лишены корней, их подземные органы представляют собой длинное разветвленное образование, покрытое многочисленными ризоидами, стебли дихотомически ветвятся, отсутствует проводящая система в тонких ризоидах, в толстых ризоидах и в стебле имеется прото-стель (у Тмезиптериса - сифоностель), устья имеют примитивное строение - без побочных клеток (как у Ринии). Органы спороношения - синангии. Отличительными признаками класса является боковое положение синангиев на коротких ножках (такие же синангии были и у некоторых видов рода *Yarravia*) и наличие энациальных выростов - мелких у Псилотума и более крупных у Тмезиптериса. Эволюционные усложнения среди представителей отдела *Rhyniophyta* можно представить схемой: *Rhynia-Hedea-Yarravia-Psilotum-Tmesipteris*. Таким образом, эволюция этой группы шла по пути сближения спорангиев и срастания их в синангии, имевшие первоначально расположение на верхушках побегов, а затем путем неравной дихотомии занявшими боковое положение. С эволюционной точки зрения большой интерес представляют листо-подобные образования Псилотовидных. У Псилотума они чешуевидные и лишены устьиц и жилок. У Тмезиптериса такие выросты располагаются только в нижней части стебля, остальная часть стебля покрыта уплощенными латерально (в вертикальной плоскости) и нисходящими на стебель ланцетными или эллиптическими пластинками, имеющими одну центральную жилку и покрытыми с обеих сторон устьицами, кроме самой верхушки, где нет устьиц и куда не заходит жилка. Предположительно эти «листья» являются филлокладиями, возникшими вследствие неравной дихотомии и уплощения укороченного бокового побега, чешуевидные же выросты имеют энациальную природу.

Предполагается, что среди первых поселенцев суши конца силура - начала девона был развит геоэпифитизм, когда растения находили себе среду обитания в трещинах скал, поскольку почвенный покров был не развит и имелся лишь в прибрежной полосе. Геоэпифиты прошли длительный путь все сужавшейся специализации. Современные *Psilotum* и *Tmesipteris* являются трансформированными геоэпифитами, крайне

специализированными и иногда представляемыми в ранге двух классов отдела *Rhyniophyta: Psilotopsida* и *Tmesipteropsida*. Вероятно существовали и другие представители этого направления эволюции, но до наших дней дожили только они, очевидно благодаря географической локализации на наименее подверженной позднейшим трансформациям территории земного шара - Австралийском континенте и прилегающих к нему островах, где имеется немало представителей древнейших таксонов не только растительного, но и животного мира (например, яйцекладущие млекопитающие).

Другие таксоны, включаемые в этот отдел, не имеют с настоящими Риниеобразными родственных отношений. Это, в первую очередь, род Горнеофитон, представленный одним видом - Горнеофитон Линье (*Horneophyton lignieri*). Он имеет много общих черт с Риниеобразными - дихотомическое ветвление, простое анатомическое строение, но обладает несколькими существенными отличительными признаками: в спорангии Горнеофитона имеется колонка, над которой образуется куполообразная спороносная полость, по созревании спорангий вскрывается порой. Спорангии мало отличаются от стебля и способны к ветвлению. Ризомоид клубневидный, лишенный проводящих тканей. Выдвигалась гипотеза о филогенетической связи Горнеофитона с Антоцеротовидными (*Anthocerotopsida*), суть которой в следующем: спорофит Горнеофитона, безлистный и лишенный корня, весьма напоминает спорофит Антоцероса. Меристематическая зона последнего перемещалась на вершину и спорофит приобрел возможность дихотомически ветвиться, причем спорообразующая ткань сосредоточилась на верхушках теломов, образовав спорангии с колонкой.

Возможно и другое толкование эволюционных отношений этих двух таксонов, а именно: современные Антоцеротовидные - это потомки Горнеофитовых, утратившие способность к ветвлению и сохранившие меристематическую ткань лишь в основании спорофита.

Также не имеет прямого отношения к Риниеобразным и Голорос простой (*Psilophyton princeps*), имевший псевдомоноподиальный стебель с неравной дихотомией и типичной протостелью. Поверхность стебля у него покрыта многочисленными шипами длиной 2 - 2,5 мм, концы которых были дисковидно расширены. Спорангии были конечными, обратными, располагались на загнутых книзу дихотомически ветвящихся веточках. Они имели эллиптическую форму и раскрывались трещиной. Эти признаки сближают его с примитивными представителями отдела *Equisetophyta*.

Возможные филогенетические отношения первых наземных растений (силурийско-девонских) и их современных потомков приведены на таблице LXXXVII. В этой схеме пунктиром показаны возможные связи класса Ужовниковидные (*Ophioglossopsida*), который современная систематика относит к отделу Папоротникообразных. Однако целый комплекс отличительных особенностей позволяет рассматривать этот таксон как самостоятельную ветвь эволюции, берущую начало от первых поселенцев суши. В первую очередь, это дихотомическое ветвление наземного побега, отсутствие улиткообразного почкосложения, характерного для папоротников.

Исходным таксоном, давшим начало микрофильной линии эволюции, следует считать порядок *Zosterophyllales*, от которого можно выстроить последовательный ряд морфологической эволюции вегетативных и спороносных структур: *Zosterophyllum* - *Gosslingia* - *Kaulangiophyton* - *Asteroxylon* - *Drepanophycus* - *Protolepidodendron* (табл. LXII).

Наиболее вероятные филогенетические связи в отделе Плаунообразных выражаются схемой, представленной на таблице LXXXVIII. Эволюция представителей этого отдела шла в трех направлениях. Первая линия развития - плауновая - характеризуется равноспоровостью. Наиболее примитивным из современных представителей здесь является род Баранец (*Huperzia*), у которого нет спороносного колоска - признак Дрепанофикуса и Протолепидодендрона. У других таксонов этой линии спороносный колосок четко оформлен: он располагается сразу за вегетативными листьями (*Lycopodium annotinum*), или отдален от вегетативной части (*Lycopodium clavatum*). У рода Дифазиум (*Diphasium*) имеется наиболее продвинутый признак - супротивное листорасположение, в отличие от примитивного спирального, свойственного другим родам. Особое положение занимает род Филлоглоссум (*Phylloglossum*). Его строение и образ жизни напоминают явление неотении в зоологии, когда размножение организмов происходит на личиночной стадии. Филлоглоссум - это по сути дела сильно развитый зародыш с мощным протокормом, так и не перешедший во взрослую стадию. Представители плауновой линии развития отличаются отсутствием язычка на спорофиллах.

Вторая линия развития – селлагинелловая, характеризуется тем, что все ее представители (современные и ископаемые) - разноспоровые травянистые растения, стебли которых не способны к вторичному утолщению. Важный неадаптивный признак - двужгутиковые сперматозоиды. Примитивными таксонами следует считать виды со спиральным листорасположением, продвинутыми - с супротивным. Высшим этапом эволюции этой линии явилось появление примитивных семенных растений (*Miadesmia*).

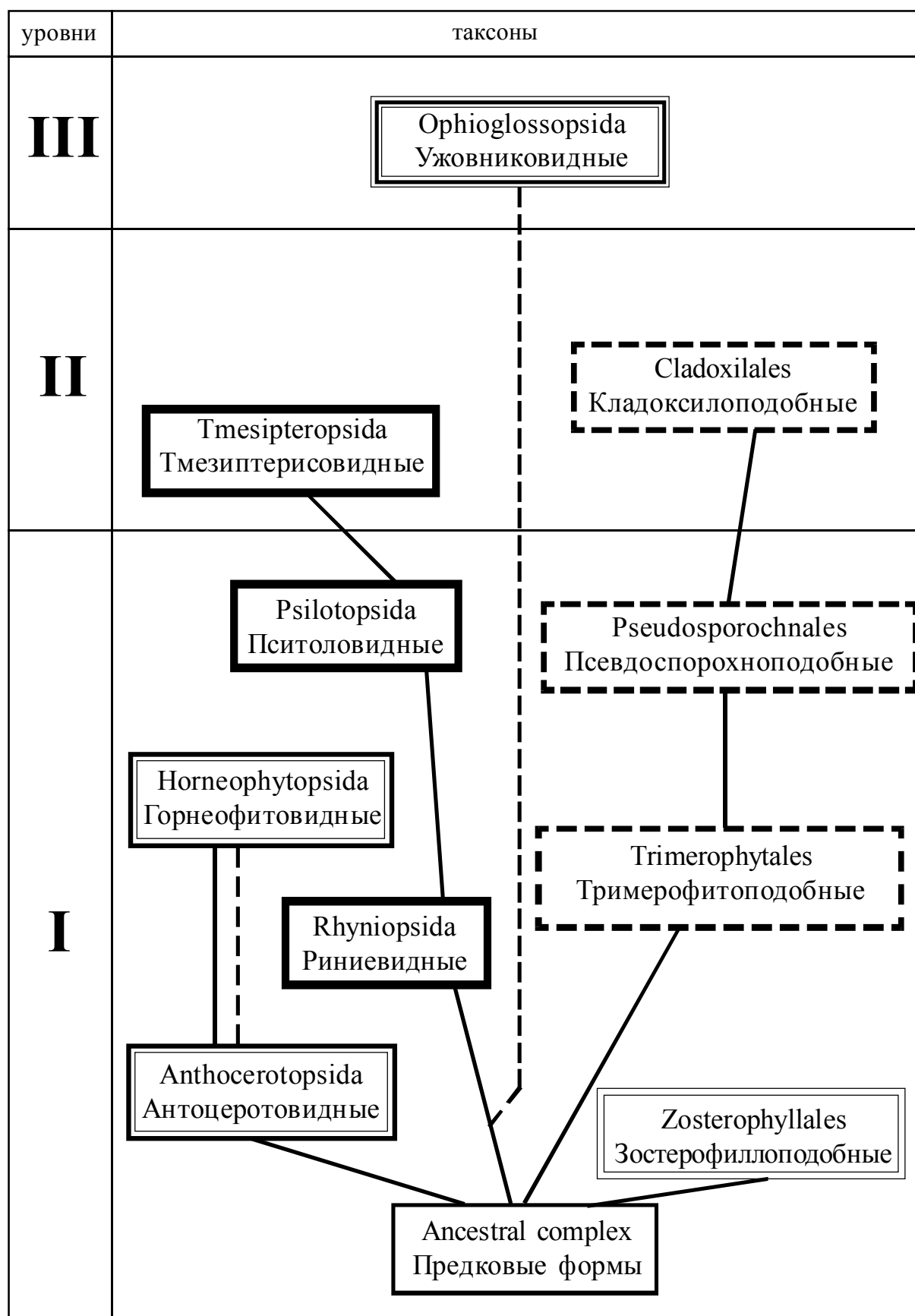


ТАБЛИЦА LXXXVII. Схема эволюционных отношений первых наземных растений и их современных потомков (ориг.).

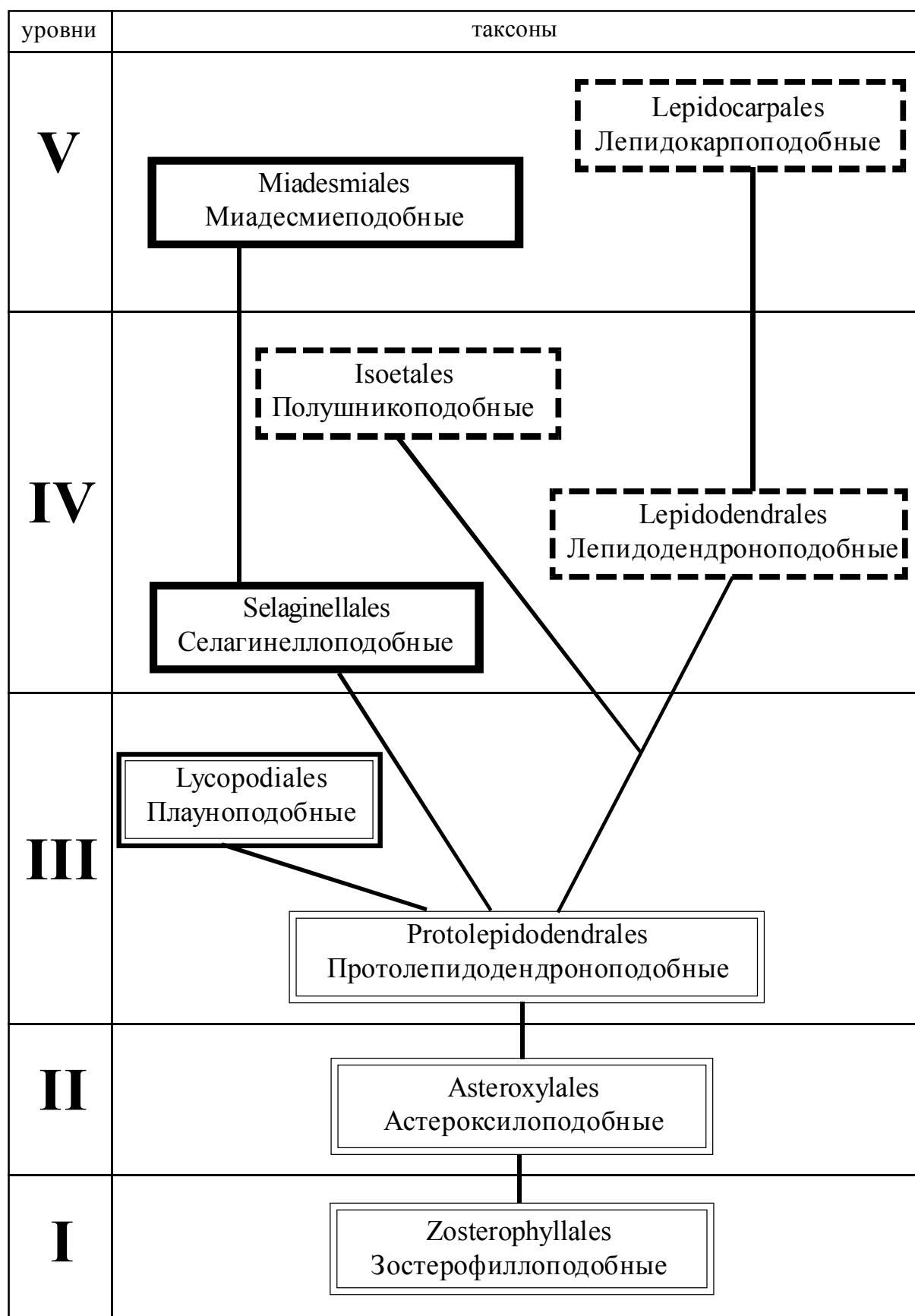


ТАБЛИЦА LXXXVIII. Схема эволюционных отношений Плаунообразных - Lycopodiophyta (ориг.).

Третья линия – лепидодендроновая, характеризуется развитием мощных древовидных форм, большинство из которых к настоящему времени вымерли. Они были разноспоровыми растениями и имели шишкоподобные, обоеполые спороносные колоски – стробилы. Дожившие до наших дней представители рода Полушник (*Isoetes*) являются боковой ветвью этой линии, развитие которой шло по пути укорочения и редукции стебля по схеме: *Pleuromeia-Nathorstiana-Isoetes*. Плевромейя имела один конечный стробил, Натгорстиана – морфологически та же Плевромейя, только с очень коротким стеблем. Современный Полушник представляет собой стробил, спорофиллы которого выполняют не только спороносную, но и вегетативную функции. У Полушника сперматозоиды многожгутиковые, а это свидетельствует о том, что, вероятно, и у других представителей леридодендроновой линии сперматозоиды были многожгутиковыми. Разноспоровость в этой линии также привела к появлению примитивного семени (порядок *Lepidocarpaceae*, табл. LXIX, 2-5).

Хвоцеобразные (*Equisetophyta*) связаны в своем происхождении с Тримерофитовидными (*Trimerophytopsida*), которые, очевидно, являлись сборной группой, давшей начало по меньшей мере трем направлениям эволюции высших растений – членистостебельному, кладоксилеевому и прогимноспермному. Эволюция членистостебельного направления привела к формированию таксонов, объединяемых в отдел *Equisetophyta*, для представителей которого характерна членистость побегов, состоящих из узлов с мутовчато расположенными листьями и междоузлий. Современные хвоци – травянистые растения, среди вымерших были древесные формы. Самые древние достоверные остатки хвоей известны из верхнедевонских отложений, в позднем девоне существовали представители всех классов. Наибольшего расцвета хвоци достигли в каменноугольном периоде. В начале триаса древовидные формы вымерли, до наших дней дожили только травянистые представители отдела, относящиеся к одному роду – Хвоц (*Equisetum*).

Хвоци представляют собой хорошо обособленную группу растений, эволюция которой шла по пути совершенствования членистой структуры стебля. Исходным таксоном, близким к Тримерофитоподобным и Кладоксилеподобным, является класс Гиениевидные (*Hyeniopsida*), у представителей которого – Каламофитона (*Calamophyton*) и Гиении (*Hyenia*) спороносные веточки (спорангиофоры) с анатропными спорангиями сидели на осях почти супротивно, что рассматривается как примитивная мутовчатость. Морфологические структуры представителей класса Гиениевидных близки к *Psilophyton princeps*, у которого спорангии располагались на концах загнутых книзу веточек.

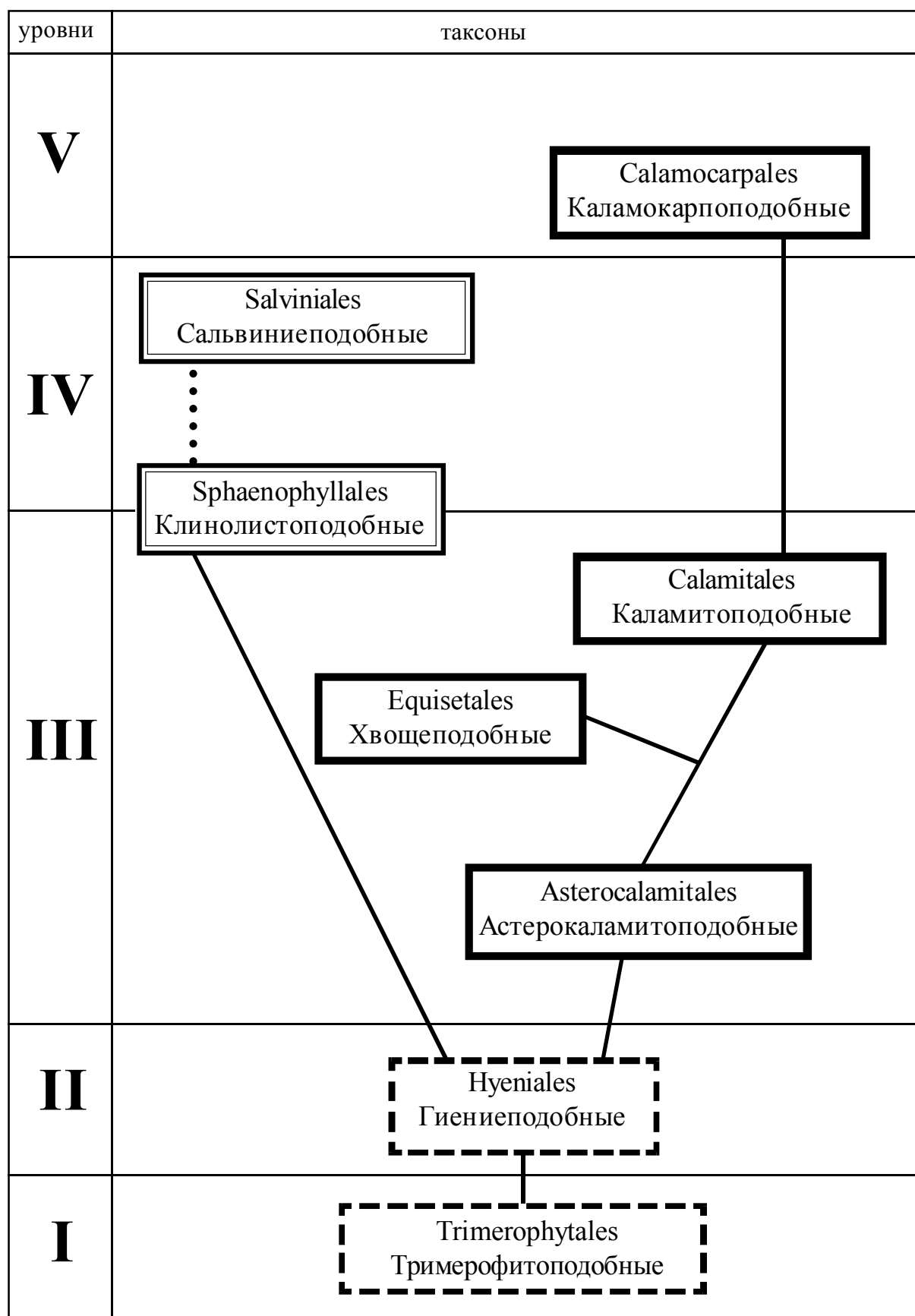


ТАБЛИЦА LXXXIX. Схема эволюционных отношений Хвощеобразных - Equisetophyta (ориг.).

Среди Хвощеобразных ясно выделяются две эволюционные линии. Первую составляют представители класса Хвоцевидные (*Equisetopsida*) - современные виды рода Хвощ и ископаемые виды порядка Каламитоподобные (*Calamitales*) и близкие к нему типы. Эти таксоны имеют в стебле сердцевинную полость, вокруг которой располагаются проводящие пучки, их протоксилема обращена к сердцевине (эндархная). Современные хвощи являются боковым ответвлением этой линии развития, они имеют признаки каламитов, но не обладают способностью ко вторичному утолщению. Этот таксон характеризуется особым строением спорангиофоров, появлением третьей оболочки у спор, превратившейся в элатеры. Развитие каламитов привело к появлению примитивного семени, поэтому в эволюционном плане они достигли такой же ступени, как и лепидодендроны. Другая линия включает представителей класса Клинолистовидные (*Sphaenophyllopsida*), у которых нет полости в стеблях, а древесина монолитная, в виде треугольной призмы с протоксилемой вдоль ребер, т.е. обращенной в сторону коры. Также они отличались особым строением спороносных структур. Эволюция этой линии завершилась появлением разнospоровости, не приведшей, однако, к появлению семени. Б.М. Козо-Полянский относит к этой линии и подкласс Сальвиниеродных (*Salviniidae*), положение которого в системе лептоспорангиатных папоротников вызывает сомнение, поскольку у них нет существенных признаков этого таксона - улиткообразного почкосложения и кольца на спорангии. Более того, Сальвиниеродные обладают признаками, которые свойственны хвощам - членистый стебель, мутовчатое листорасположение, чего нет ни у одного папоротника. Наиболее вероятные филогенетические связи в этом отделе приведены на таблице LXXXIX.

Второе направление эволюции Тримерофитовидных - кладосилеевое - характеризуется развитием стебля, в котором проходит несколько, иногда много, проводящих пучков. Такое строение, видимо, произошло путем постепенного расчленения центрального пучка. Сначала образовалась многолучевая в сечении структура, затем в лучах появились лакуны, заполненные основной тканью (паренхимой). Параллельно стала закладываться сердцевина. Увеличение лакун и разрастание сердцевины привели к возникновению множества соединяющихся время от времени пучков, которые позже расположились правильными циклами. Наиболее известными родами класса Кладосиловидных (*Cladoxilopsida*) являются Псевдоспорохнус (*Pseudosporochnus*) и Кладоксилон (*Cladoxylon*), на примере которых можно проследить изме-

нение морфологических структур: у Псевдоспорохнуса боковые вегетативные и спорангиеносные побеги еще тримерофитового типа, у него срастались и уплощались конечные теломы. У Кладоксилониды появляются мелкие листья, являющиеся плоскими боковыми побегами, и веерообразные плоские спорофиллы, несущие на концах жилок спорангии (табл. LXXXVI). Кладоксилониды представляют собой тупиковую линию эволюции и их потомки среди более высокоорганизованных споровых растений неизвестны.

Прогимноспермное направление характеризуется образованием и развитием крупных листьев, получивших название вай, и является собственно макрофильной линией эволюции. Оно объединяет крупную и широко распространенную группу растений, представители которой закономерно изменяются вверх по геохронологической шкале (табл. XC).

У самых примитивных представителей ветвление осей еще более упорядоченное, чем у Тримерофитовых и намечается уплощение конечных веточек. Спорангии собраны на специализированных ветвях. Первичная древесина в сечении треугольная, крестовидная или иного контура, в углублениях которого образуется у древнейших форм немного, а у более молодых все больше вторичной древесины. У высокоорганизованных типов в центре древесинного цилиндра появляется сердцевина, по периферии которой расположены пучки первичной древесины. Ее ответвления уходят в листья. Параллельно с этими анатомическими преобразованиями увеличивалась степень уплощенности вай, которые постепенно приобретали папоротниковидный облик.

Это направление дало начало двум эволюционным линиям макрофильных споровых, у которых процесс образования вай и переход спорангиев на пластинку листа совершался независимо и в разное время. Первая берет начало от Протоптеридиевидных (*Protopteridopsida*) и Зигоптерисовидных (*Zigopteridopsida*) и образует собственно папоротниковую линию эволюции, приведшую к образованию лептоспорангиатных папоротников. У Зигоптерисовидных можно проследить постепенное развитие листьев, типичных для папоротников. У высших представителей встречаются спороносные листья с настоящими сорусами. Сразу в нескольких таксономических группах стенка спорангиев становится однослойной, возникает устройство для вскрытия спорангия - кольцо. Последние представители Зигоптерисовидных вымерли в перми.

Эволюция лептоспорангиатных папоротников шла по пути формирования сорусов и совершенствования спорангия. У наиболее древних папоротников спорангии были одиночными и располагались на верхушках

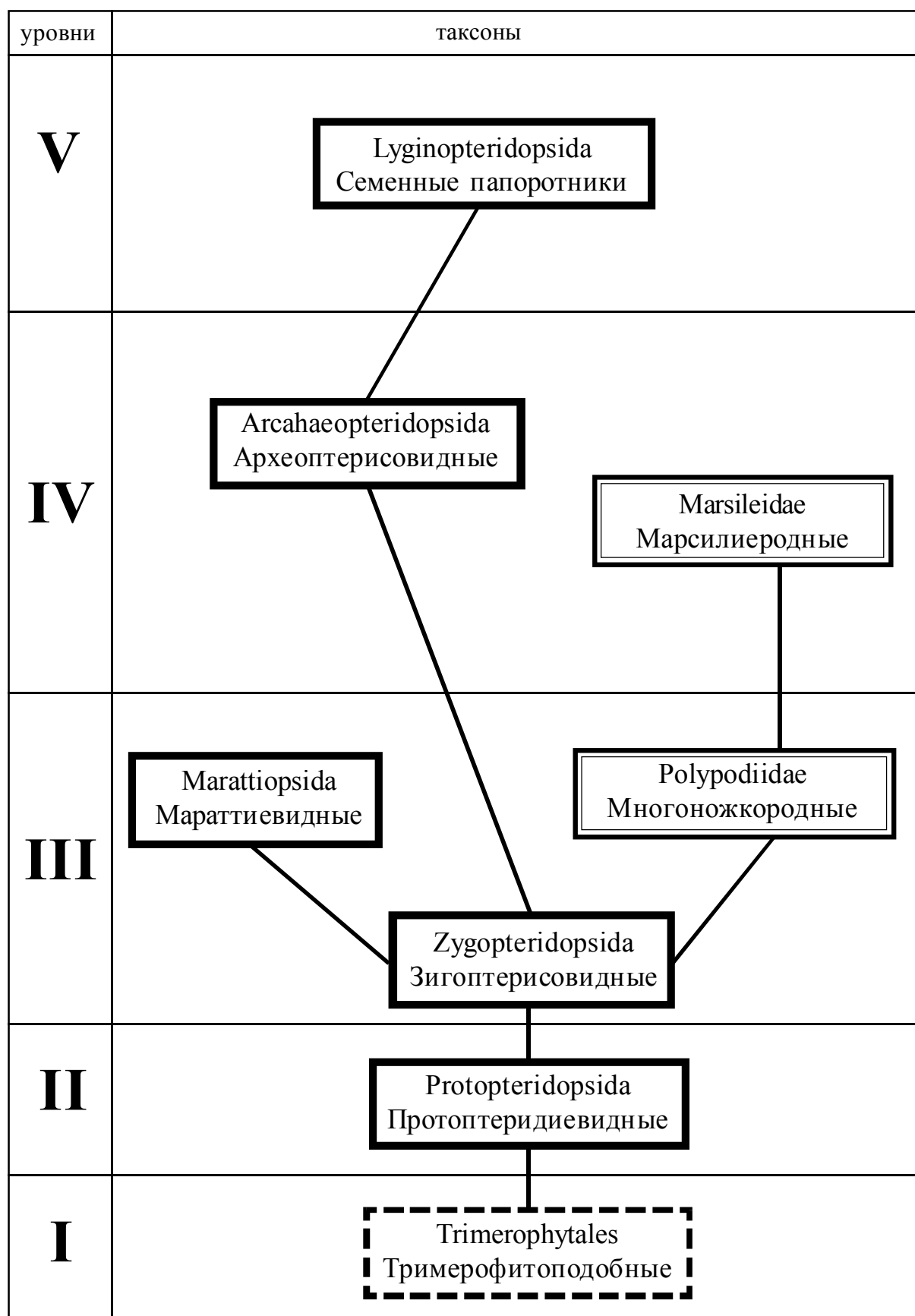


ТАБЛИЦА ХС. Схема эволюционных отношений Папоротникообразных - Polypodiophyta (ориг.).

ветвей, на концах сегментов листа или на краю листовой пластинки. У эволюционно более продвинутых спорангии переместились на нижнюю поверхность листа. Постепенно спорангии сгруппировались в сорусы, которые сначала не имели защитного покрова, затем сформировался индузий. У наиболее примитивных папоротников спорангии не имеют особого механизма для вскрывания. В процессе эволюции на спорангиях выделяется группа клеток с неравномерно утолщенными стенками, которые при подсыхании разрывают стенки спорангия. Затем эти клетки образуют кольцо. Наиболее примитивное - поперечное кольцо, которое приводит к вскрытию спорангия вдоль, причем разбрасывания спор не происходит. Затем кольцо становится косым и, наконец, прямым, одним концом прикрепляется к ножке спорангия, при этом появляется катапультирующий эффект. Эволюция этой ветви закончилась появлением разноспоровости, которая не привела к появлению семени, поскольку все семенные растения имеют эуспорангиатный тип спорангия. В этой ветви наиболее примитивным порядком является порядок Осмундоподобных, имеющих промежуточный тип спорангия. Семейства лептоспорангиатных папоротников по степени эволюционного усложнения можно расположить в следующей последовательности: Схизейные (*Schizaeaceae*) - Адриантовые (*Adiantaceae*) - Полиподиевые (*Polypodiaceae*) - Гименофилловые (*Hymenophyllaceae*) - Асплениевые (*Aspleniaceae*) - Аспидиевые (*Aspidiaceae*). В этой последовательности идет усложнение соруса и спорангия. На вершине ветви стоят Марсилиеродные (*Marsileidae*), являющиеся разноспоровыми растениями.

Класс Мараттиевидные (*Marattiopsida*) также связан в своем происхождении с Зигопрерисовидными и является продолжением эуспорангиатной линии эволюции папоротников, направление развития которых шло по пути срастания спорангиев и образования различного рода синангиев. Одним из признаков, сближающим эти два таксона, является наличие прилистников у основания рахиса листа.

Вторая эволюционная макрофильная линия привела к возникновению класса Археоптерисовидные (*Archaeopteridopsida*), высшие представители которого были крупными деревьями и имели стволы до 1,5 м в диаметре с хорошо сохранившейся древесиной, сложенной трахеидами, такими же, как у Кордаитантовых и некоторых хвойных. У видов рода Археоптерис (*Archaeopteris*) спорангии сидят на боковых веточках вайи и отделены от стерильных листьев, или спорангии развиваются на недоразвитых листьях и иногда прикрепляются к их вогнутым



ТАБЛИЦА ХСІ. А - Археоптерис (*Archaeopteris* sp.): 1 - часть побега со спорангиями, 2 - спорангии на спорофилле; Б - Археоптерис (*Archaeopteris hibernica*): 3 - часть побега, 4 - группа спорангиев, 5 - стерильное перо; В - Зигоптерис (*Zygopteris* sp.): 6 - часть побега, 7 - группа спорангиев; Г - Ставроптерис (*Stauropteris* sp.): 8 - часть побега с вайями и прилистниками; Д - Кладостробус (*Cladostrobus* sp.): 9 - реконструкция мужского стробила; Е - Сашиния (*Sashinia* sp.): 10 - реконструкция пазушного семеносного побега, 11 - верхушка семеножки с семенем; 12 - реконструкция микростробила; 13 - микроспорангий.

пластинкам. Отличительной особенностью класса является разноспоровость. Дальнейшее преобразование такого отчасти стерильного, а отчасти спороносного листа могло привести к появлению первых семязачатков (табл. ХСІ, 1-5).

Неясным, как уже упоминалось, остается положение Ужовниковидных (*Ophioglossopsida*), у которых нет существенных папоротниковых признаков - улитки и сорусов, а спорангии собраны в колосок (Б.М. Козо-Полянский связывал происхождение этого таксона с Риниофитами). У этой группы есть признаки Псилотовидных - подземный, многолетний, микоризный гаметофит, дихотомическое ветвление, габитус (табл. LXXXVII).

Развитие ветви эуспорангиатных папоротников завершилось появлением семени, как например у класса *Lyginopteridopsida*, - полностью вымершей группы семенных папоротников. Наиболее вероятные филогенетические связи Папоротниковидных приведены на таблице ХС.

Таким образом, в эволюции споровых растений явно намечаются по меньшей мере три эволюционные линии. Первая - микрофильная, берущая начало от Зостерофилловидных, содержит три эволюционных ветви, две из которых закончились образованием семени. Вторая - афильная, берущая начало от Риниевидных, от которой на ранних этапах отделилась горнеофито-антоцеротовая ветвь. В этой линии нет не только семенных, но даже разноспоровых таксонов. Третья линия - макрофильная, на ранних этапах разделилась на три ветви: хвощевую, характеризующуюся развитием членистой структуры стебля, эволюция которой привела к образованию семени; кладоксилеевую, явившейся тупиковой; и папоротниковую, или собственно макрофильную, разделившуюся в свою очередь на две ветви: лептоспорангиатную, достигшую разноспорового уровня, и эуспорангиатную, давшую многочисленных представителей с примитивными семенами.

Филогенетические связи голосеменных растений

Как уже отмечалось, голосеменные растения появлялись среди разных филогенетических групп споровых растений. В ископаемом состоянии известны семенные плауны (Миадесмия, Лепидокарпон), семенные хвощи (Каламокарпон), семенные папоротники (Калимматотека, Медуллоза и др.). Таким образом, появление семени - это закономерный процесс, определенный этап эволюции разноспоровых растений, который привел к установлению «семенного образа жизни», существенными

признаками которого являются: гетероспория, фиксация мегаспоры в спорангии, эндоспоровое развитие гаметофита, а также и закономерное распространение зародышей специализированными для этих целей мегаспорангиями. Переход от распространения зародышей мегаспорами к распространению их целыми мегаспорангиями - это и есть переход от споровых к семенным растениям.

Семена впервые появляются в отложениях позднедевонского периода и составляют значительную часть захоронений в карбоне. Таким образом, возраст древнейших семян около 370 млн. лет. Семени присущи 5 основных биологических функций:

- освоение новых ареалов;
- освоение всех возможных микрообитаний внутри ареала;
- переживание неблагоприятных периодов;
- избегание хищников и патогенов;
- пополнение новых генотипов.

Однако эти функции в том или ином аспекте и степени свойственны и споровым растениям. Новые эволюционные достижения растений, появившиеся с возникновением семени, заключаются в следующем: способность улавливать пыльцу специальными приспособлениями (пыльцевыми камерами, микропиллярными выделениями, микропиллярными трубками; у покрытосемянных эта функция перешла к рыльцу пестика); значительный запас питательных веществ в семени или самом зародыше, что дает возможность автономного существования на первых этапах развития спорофита после прорастания семени; способность использовать для расселения биотические факторы - животных.

Общим свойством всех голосеменных растений является защищенность семени от неблагоприятного воздействия внешней среды. Собственно «голых» семян в прямом смысле этого слова у них не существует. На семени имеются защитные покровы, которые в разных эволюционных группах развивались по-разному с участием различных тканей и органов.

Наибольшего разнообразия голосеменные растения достигли в карбоне. Найдено большое количество семян, прикрепленных к самым разнообразным несущим структурам, которые были захоронены вместе со стеблями и листьями, имеющими папоротникоподобный облик. Все эти растения были объединены в один класс - Семенные папоротники (*Lyginopteridopsida*). Этот таксон вошел во все учебники и руководства по систематике растений. При более тщательном изучении, появлении новых палеоботанических данных, было установлено, что это сборная группа растений, не объединенная родством, систематика которой нуждалась в пересмотре.

Растения, относимые к Семенным папоротникам, принадлежат к двум разным группам с разным происхождением и разными родственными связями. Наиболее древние представители первой группы достоверно известны лишь с раннего карбона, но, возможно, они существовали и в конце девона. Отличительная их черта - билатерально-симметричные семена, которые с самого начала не облекались купулами. Представители этой группы были объединены в класс Гинкговидные (*Ginkgopsida*). В среднем карбоне эта группа была представлена порядком Каллистофитоподобных (*Callistophytales*), семена у которых помещались на вайях с несколько редуцированными перышками по сравнению с вегетативными вайями, а микроспорангии были собраны в синангии по типу Мараттиевидных. У потомков Каллистофитоподобных - порядка Пельтаспермоподобных (*Peltaspermales*), мужские и женские вайи все больше и больше изменяются и все меньше напоминают листья. Образуются собрания грибовидных, овальных, чашевидных и иных семяносных органов (табл. LXXIII). Пельтаспермоподобные дали начало трем порядкам мезозойских голосеменных, а именно Гинкгоподобным (*Ginkgoales*), Лептостробоподобным (*Leptostrobales*) и Кейтониеподобным (*Caytoniales*). У Гинкгоподобных от семяносного листа остается небольшой валик - воротничок, подстилающий каждое семя. Лептостробоподобные сохранили семяносную пластинку, у них образовались своеобразные двустворчатые капсулы, заключающие семена внутри. Семяпочки Кейтониеподобных были скрыты в кувшиноподобных капсулах.

Вторая крупная группа голосеменных имела радиально-симметричные семена, располагавшиеся в купулах. Самыми примитивными были растения с многосеменными купулами типа Археоспермы Арнольда, но их было немного и они быстро вымерли. От них берут начало растения с односемянными купулами, как радиально, так и билатерально-симметричными. Эти две дочерние группы дожили до наших дней и в обеих семена претерпели сходные преобразования, главное из которых - превращение купулы во внешний интегумент. Доли купулы все сильнее срастались и подтягивались к отверстию семени (микропиле), постепенно формируя замкнутый покров с собственным микропиле, который начал функционировать так же, как прежний интегумент, утративший свои функции приема пыльцы и все сильнее срастающийся с нуцеллусом, сохраняя свою радиально-симметричную проводящую систему. В обеих линиях этот процесс завершился еще в карбоне. Одна линия, где купула была радиально-симметричной, дала начало порядку Тригонокарпоподобные (*Trigonocarpaceae*). Здесь семена вскоре оказались на облиственных вайях. То же произошло со временем и с синангиями.

Эволюционная судьба Тригонокарпоподобных в палеоботанической летописи прямо не прослеживается. Предполагается, что они дали начало двум классам голосеменных растений - Саговниковидным (*Cycadopsida*), дожившим до наших дней, и Беннеттитовидным (*Bennetitopsida*), вымершим на рубеже мезозоя и кайнозоя вместе с динозаврами. В линии, ведущей к Саговниковидным, произошло преобразование семяносных листьев в органы, похожие на семенные чешуи Хвойных. Происхождение органов размножения Беннеттитовидных, внешне напоминающих цветки, остается неясным. Считается также, что современные Гнетоподобные (*Gnetales*) и Вельвичиеподобные (*Welwitschiales*) - возможные потомки Тригонокарповидных. Еще одна предполагаемая эволюционная линия ведет от Тригонокарповидных к современным Цветковым.

У Голосеменных с билатерально-симметричной купулой после образования внешнего интегумента проводящая система семян стала исчезать, и в результате семена не отличались от семян Гинкговидных. Подобные купулы были и у ископаемых семенных плаунов - Миадесмии и Лепидокарпона. Эволюционное развитие этой линии привело к появлению Кордаитантовидных (*Cordaitantopsida*) и Сосновидных (*Pinopsida*), объединяемых в один отдел - *Pinophyta*.

Установление филогенетических связей Сосновидных является трудной задачей, потому что среди палеозойских и мезозойских родов встречаются «синтетические типы», у них по-разному комбинируются признаки более поздних родов и семейств, т.е. у них широко распространен параллелизм и различить параллельно возникшее сходство от унаследованного очень трудно. По строению пыльцы можно было бы связать Сосноподобные и Ногоплодникopodobными, но их женские шишки резко отличаются. По строению семенной чешуи устанавливают связи Сосноподобных и Таксодиеподобных, но пыльца у них настолько разная, что трудно вообразить общность происхождения обеих групп. По билатеральной симметрии семязачатков и строению пыльцы к Сосноподобным близки Каллистофитоподобные (класс *Ginkgopsida*). Но сходство пыльцы и семян этих двух таксонов приходится расценивать как возникшее независимо, поскольку пыльца Каллистофитоподобных находится на таком уровне организации, который был достигнут Хвойными только в мезозое, когда формировалось большинство современных семейств. Известны среди Хвойных и примеры гетеробатмии. Очень показателен в этом отношении недавно открытый род *Sashinia* из самых верхов перми, у которого строение женских органов размножения

примитивнее, чем у ранее известных таксонов, включая раннепермские и позднекарбоновые Лебахиеподобные (табл. ХСІ). На оси стробила сидят чешуи, в их пазухе - укороченные семяносные побеги, снизу покрытые обычными листьями. На вершукке укороченного побега стерильные листья сменяются семяножками с семязачатками под загнутой назад верхушечной подушкой. Таким образом, женские органы размножения *Sashinia* даже нельзя назвать шишкой. Мужские органы размножения у Сашиний шишкоподобного строения, на оси располагаются спорофиллы, на тонкой оси которых, заканчивающейся ромбическим щитком, по спирали сидят микроспорангии. Из органов размножения такого облика можно легко вывести «колоски» Кордаитантовидных (*Cordaianthus*, табл. LХІХ, 11; *Cladostrobus*, табл. ХСІ, 9), но этому противоречат стратиграфические данные, поскольку Сашинии не менее чем на 50 млн. лет моложе древнейших Кордаитантовидных.

Хвойные в современной флоре представлены самыми разнообразными таксонами, относящимися к отделу *Pinophyta*. Общим признаком этой группы растений является наличие у них особых спороносных структур - шишек, которые в процессе эволюции претерпели значительные изменения. Наиболее примитивные шишки у ископаемых Хвойных. Так у Вольциеподобных (Лебахия) семенной чешуи нет. На оси шишки располагаются кроющие чешуи, в пазухе которых сидят укороченные побеги, состоящие из оси, несущей спирально расположенные мелкие листья. Эти побеги оканчиваются семяпочкой. У некоторых представителей (Эрнестолендрон) эти структуры имеют дорзовентральное строение. У Подозамитоподобных вегетативные и генеративные структуры срастаются и появляется семенная чешуя, имеющая лопастную структуру. У современных Хвойных семенная чешуя плоская и цельная, у одних таксонов срастается с кроющей чешуей (Араукариеподобные), у других образует эпиматий (Подокарпоподобные). Только у Тисоподобных семязачатки не связаны с семенными чешуями, а сидят на концах побегов, имеющих много общего с пазушными побегами Лебахиеподобных (табл. LХХ).

Таким образом, до тех пор, пока не найдена и не изучена полная последовательность родов, точно привязанных к геохронологической шкале, филогенетические связи главных групп Хвойных могут быть только предположительными. Также предположительным является и происхождение всей группы шишконосных. Некоторые данные позволяют отнести их к микрофильной линии эволюции высших растений, а именно: строение генеративных органов, которые легко выводятся из стробила

Плаунообразных; отсутствие в ископаемом состоянии переходных структур от вайеподобного листа к листу кордаитового типа; наличие у ископаемых семенных Плауновидных билатерально симметричной купулы.

Главным выводом из вышесказанного является то, что современные и ископаемые голосеменные растения не являются таксоном, а представляют собой искусственную, сборную группу. Появление семени явилось закономерным этапом эволюции разных филогенетических линий разноспоровых растений. Наличие у какого-либо таксона семени является адаптивным (приспособительным) признаком, достижением достаточно высокого уровня организации, а не показателем родства (этими показателями служит уже сама организация семени: наличие или отсутствие купулы, симметрия, несущие структуры и т.д.). По этой причине голосеменные растения имеют родственные связи с разными линиями развития споровых растений, т.е. их происхождение полифилетично.

Неясным остается положение Эфедроподобных (*Ephedrales*), которые габитуально резко отличаются от Гнетовидных (*Gnetopsida*) и по общим анатомическим и морфологическим признакам близки к *Equisetopsida*.

Возможные филогенетические связи голосеменных растений приведены на таблице ХСII. Голосеменные растения составляют по меньшей мере 3 независимые линии развития, связанные с разными споровыми предками. Первая линия - плауновая - содержит наибольшее количество современных таксонов, относящихся к классу Хвойных и занимающих уровень собственно голосеменных растений. Беззародышевосеменные представители этой линии полностью вымерли (Кордаитантовидные). Вторая линия - хвощовая - также представлена небольшим количеством таксонов, как современных, так и вымерших. В этой линии нет ни одного представителя собственно голосеменных растений, а оболочкосеменные представлены одним родом Эфедра. Третья линия - берет начало от сборной группы семенных папоротников и на ранних этапах эволюции разделяется на две ветви. Первая ветвь - гинкговая - характеризуется редукцией папоротниковидных структур и формированием самых разнообразных покровов семяпочки. Почти все таксоны этой ветви являются ископаемыми, в современной флоре эта ветвь представлена только одним видом - *Ginkgo biloba*. Все таксоны не поднялись выше уровня беззародышевосеменных растений. Вторая ветвь - папоротниковая - содержит таксоны всех трех уровней. Современные таксоны представлены беззародышевосеменными Саговниковидными и оболочкосеменными Гнетоподобными и Вельвичиеподобными.

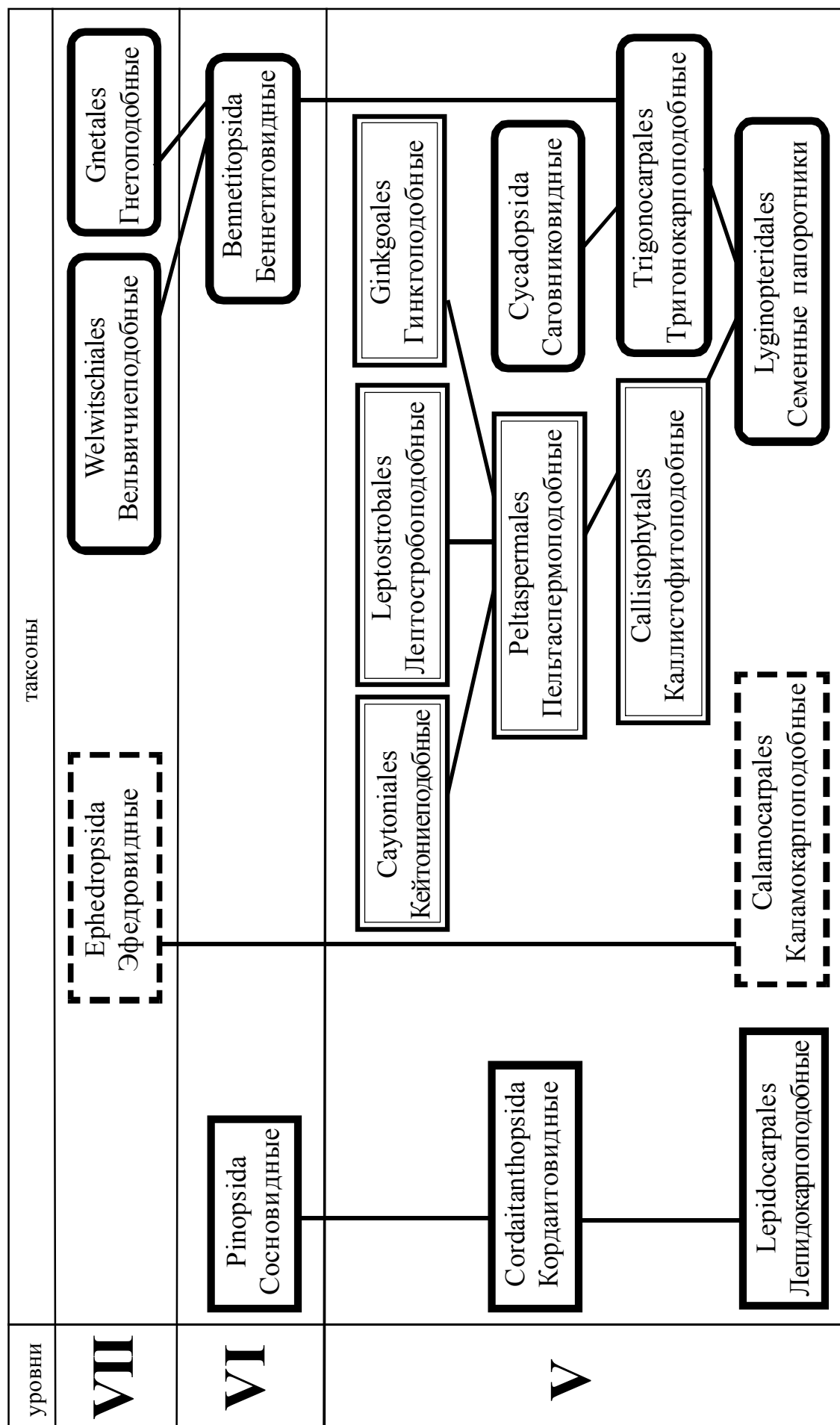


ТАБЛИЦА XСП. Схема эволюционных отношений голосеменных растений (ориг.).

Филогенетические связи покрытосеменных растений

Покрытосеменные имеют ряд свойственных только им признаков. Эти признаки следующие:

1. Органы спороношения располагаются в особом образовании - цветке, являющимся видоизмененным побегом. Микроспорангии сросшиеся, обычно в количестве 4 (синангии), носят название пыльников и располагаются на видоизмененных спорофиллах - тычиночных нитях. Макроспорангии (семяпочки) заключены внутри видоизмененных спорофиллов, края которых срастаются и образуют замкнутую полость (завязь).

2. При опылении пыльца попадает не на семяпочку, а на рыльце пестика - специальное образование, улавливающее пыльцу.

3. Гаметофиты покрытосеменных крайне редуцированы: мужской до одной клетки с двумя ядрами, женский первоначально тоже одноклеточный, восьмиядерный. К концу своего образования он становится семиклеточным, лишен архегониев, одно из его ядер диплоидно (образовано слиянием двух гаплоидных).

4. Созревшее семя окружено околоплодником, образованным стенками завязи. Околоплодник выполняет не только защитную функцию, но и в большинстве случаев имеет приспособления для распространения при помощи самых разных факторов внешней среды.

5. Покрытосеменным растениям присуще двойное оплодотворение, в результате которого образуются две зиготы - диплоидная и триплоидная. Из первой развивается зародыш, из второй - питательная ткань эндосперм. Обычно считается, что образовавшееся триплоидное ядро не является второй зиготой, а просто триплоидным ядром. Но суть от этого не меняется, поскольку новый процесс (слияние двух ядер) при этом все же происходит.

6. Цветки кроме образования спор выполняют функцию опыления и в большинстве случаев имеют различные приспособления для его осуществления при помощи биотических и абиотических факторов внешней среды.

7. У большинства цветковых растений проводящими элементами ксилемы являются сосуды, а ситовидные трубки снабжены клетками-спутниками, отсутствующими у голосеменных.

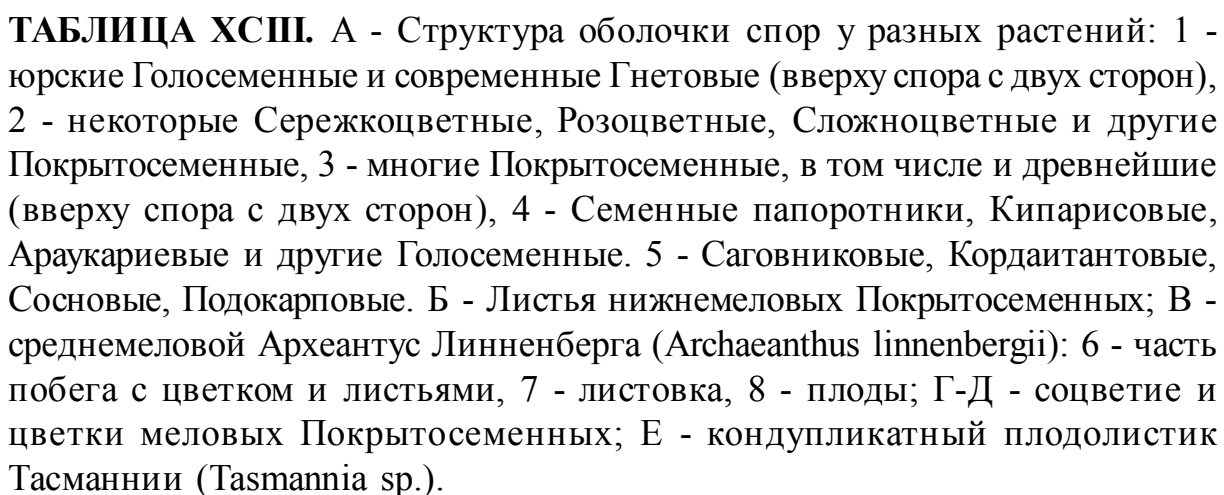
Проблема происхождения *Magnoliophyta* остается нерешенной, поскольку переходных форм от голосеменных растений к покрытосеменным не найдено. В решении этой проблемы выделяется три аспекта - время возникновения, место возникновения и исходные (предковые) таксоны.

Первая достоверная пыльца Покрытосеменных появляется в отложениях нижнего мела. Постепенно количество ее увеличивается, параллельно растет и ее разнообразие. В верхней части нижнего мела такая пыльца уже обнаруживается повсеместно, хотя и представлена небольшим числом родов. Считается, что пыльца всех нижнемеловых Покрытосеменных устроена по единому плану. Важным ее диагностическим признаком является строение экзины (табл. ХСШ, А), состоящей из трех основных слоев: внутреннего (подстилающего), он однородный; среднего, сложенного вертикальными столбиками (столбикового); верхнего (тектума), который пробит отверстиями, иногда настолько крупными, что образуется сетка. Такой пыльцы со столбиковым слоем и неслоистым подстилающим слоем нет ни у одной группы голосеменных, в юрских отложениях она не встречается.

Результаты пыльцевого анализа подкрепляются данными изучения остатков листьев (табл. ХСШ, Б). Немного выше того уровня, на котором появляется древнейшая пыльца цветковых растений, начинают попадаться и листья, морфологически сходные с листьями Покрытосеменных, но с более простым жилкованием. Далее рост количества и разнообразия листьев и пыльцы идет параллельно. Сближение этих ископаемых остатков с современными семействами и даже родами (причем разных порядков) создавало впечатление далеко зашедшей эволюции этой группы растений. Более тщательное изучение отпечатков показало, что существуют нацело вымершие крупные группы. К такому же выводу приводит и изучение пыльцы.

Некоторые исследователи считают, что Покрытосеменные возникли гораздо раньше мела - в триасе или даже в перми. Первоначально небольшая их группа существовала в таких условиях, которые не благоприятствовали захоронению остатков, например, в горных районах или в пустынях, а в мелу они дали мощную вспышку и сформировали в основном свое современное разнообразие. Но и в этом случае с возвышенностей их пыльца должна была попадать в захоронения, а при похолоданиях, которых в юрском периоде было несколько, они должны были спускаться в низины и также имели возможность сохраняться.

Таким образом, палеоботанические данные свидетельствуют о том, что на границе юры и мела в эволюции высших растений произошел скачок (ароморфоз, арогенез), в результате которого анцестральная группа резко и быстро перешла на новый уровень, приобретя новые потенции, которые начали реализовываться в процессе приспособительной, адаптивной эволюции на более высоком уровне.



В настоящее время существует две точки зрения на место происхождения *Magnoliophyta*. Одни исследователи считают их родиной Юго-Восточную и Восточную Азию и Меланезию, т.е. области, прилегающие с запада к Тихому океану. Там сейчас растет наибольшее число форм, считающихся примитивными, а кроме того, из этой области сравнительно легко наметить вероятные пути миграций древнейших цветковых в другие области земного шара.

Согласно другой точке зрения, Покрытосеменные возникли на древнем материке Южного полушария - Гондване и успели широко расселиться на его территории. Эта гипотеза объясняет своеобразие и сходство флоры континентов Южного полушария, разделенных сейчас пространствами океанов, практически непреодолимыми для цветковых растений.

Палеоботанические данные свидетельствуют в пользу второй точки зрения. Самая древняя пыльца Покрытосеменных найдена в странах, лежащих по обе стороны современной Атлантики (в начале мела Атлантического океана еще не существовало, а Америка была вплотную придвинута к Европе и Африке). В Юго-Восточной Азии та же пыльца появляется лишь в конце нижнего мела. Таким образом, районы наибольшего разнообразия древнейших покрытосеменных расположены по обеим сторонам Атлантики и протягиваются на север до широты Англии.

Наиболее интенсивно процесс эволюции и образования новых таксонов шел в экваториальных областях. В позднем палеозое существовали три главные континентальные биоты - Ангарская (северная внетропическая), Еврамерийская, или Амеросинийская (экваториальная), и Гондванская (южная внетропическая). Они просуществовали в сильной изоляции 100-120 млн. лет. Сравнение количества описанных родов и видов говорит о том, что в условиях влажного климата внетропические флоры в 5-10 раз беднее экваториальных. Кроме того, они беднее и по общему набору морфологических типов. Во внеэкваториальных малоблагоприятных условиях абиотические факторы могут тормозить эволюцию, направляя ее по пути мелких преобразований в рамках общего типа, сложившегося в оптимальной абиотической среде. Тепличные экваториальные условия дают гораздо больше возможностей для выживания новообразований, не обладающих адаптивными возможностями к резким изменениям среды, но перспективных в историческом плане.

В качестве главных претендентов на роль предковой группы покрытосеменных растений чаще всего выдвигались семенные папоротники, строение спороносных органов которых лучше всего иллюстрирует «теорию кондупликатного плодолистика», суть которой в следующем: у

предков покрытосеменных растений семязачатки сидели на листопадном органе, пластинка которого в раннем онтогенезе была сложена вдоль средней жилки, затем края листа срастались и формировался плодолистик, заключающий в себе мегаспорангии. Эта теория базируется на строении плодолистика примитивных Покрытосеменных, образующих группу порядков Многоплодниковые (*Polycarpicae*). Например, у Тасмании (*Tasmannia sp.*, табл. ХСШ, Е) края плодолистика не срастаются ко времени опыления, а только сближены.

Однако семенные папоротники - весьма разнородная группа, не имеющая статуса таксона, поэтому ссылка на них мало что проясняет. Кроме того, те из них, которые имели листоподобные спорофиллы, исчезли еще в ранней перми.

Общий облик древнейших покрытосеменных пока не реконструирован. Строение их органов размножения плохо известно, так как найдены лишь единичные экземпляры этих растений. В основание филогенетического древа покрытосеменных нередко помещают растения, цветки которых сходны с Магнолиевидными. Это крупные одиночные обоеполые цветки с большим количеством лепестков, чашелистиков, плодолистиков и тычинок. Однако такие типы относятся уже к среднему мелу. Собственно цветков в нижнем мелу пока не находили, но встречались плоды, соплодия, изолированные чашечки. Ни одна из этих находок не подтверждает гипотетический образ предка. Чаще встречаются соплодия без следов околоцветника и мужской части цветка. И отдельно найдены сережковидные мужские органы тоже без околоцветника. В некоторых из них имелась пыльца с сетчатым покровом. Называть такие органы цветками или соцветиями невозможно. Изредка попадаются чашечки с четырьмя-шестью сросшимися при основании чашелистиками. Получается, что **древнейшие покрытосеменные не были цветковыми.**

Во второй половине мелового периода покрытосеменные быстро эволюционировали. Они расселились по всей Земле и во многих местах (но не всюду) стали ведущей группой в растительном покрове. Из среднего мела (90-95 млн. лет назад) известен представитель вымершего семейства, близкого к Магнолиецветным (*Magnoliaceae*), обитавший в Северной Америке. Это растение получило название Археантус Линненберга (*Archaeanthus linnenbergii*, табл. ХСШ, В). Оно представляло собой небольшое листопадное дерево или кустарник, цветок которого напоминал цветок Магнолии: на удлиненной оси по спирали располагались 100-130 листовок с 10-18 семенами в каждой, ниже также по спирали

располагались многочисленные тычинки. Околоцветник состоял из трех наружных частей и 6-9 внутренних. В отложениях этого же возраста найдены остатки растений, сходные с современными представителями группы порядков Однопокровные (*Monochlamidae*, табл. ХСШ, Д).

Семена покрытосеменных в основе своей организации радиоспермические, хотя они в процессе эволюции ушли далеко вперед от семян голосеменных растений. Это означает, что из числа предков *Magnoliophyta* можно исключить класс *Ginkgopsida*, в том числе и те его группы (Пельтаспермоподобные, Лептостробоподобные, Кейтони-еподобные и Глоссоптерисоподобные), которые не раз выставлялись предками покрытосеменных. С малой вероятностью можно выдвинуть на роль предковой группы класс *Pinopsida*, с большей - классы *Cycadopsida* и *Bennetitopsida*.

Многие исследователи считают, что *Magnoliophyta* полифилетичны и не стоит искать некоего общего предка для всех цветковых растений, потому что разные их группы берут начало от различных предковых форм. В пользу этого взгляда свидетельствует прежде всего сам поразительный полиморфизм покрытосеменных, структурное разнообразие которых очень трудно свести к какой-то общей исходной модели, а также многообразие морфогенеза цветков в разных группах. Подтверждением этих взглядов служит большое разнообразие цветков мелового периода - у них известны как одиночные и относительно крупные цветки, так и мелкие, собранные в разнообразно устроенные соцветия с простым или двойным околоцветником, с апокарпным или ценокарпным гинецеем, с верхней или нижней завязью, с разным числом тычинок и плодолистиков. Наряду со вскрывающимися плодами типа листовок обнаружены и не вскрывающиеся плоды. Вместе с деревянистыми формами в мелу определенно существовали и многочисленные травянистые покрытосеменные. Очень разнообразны пыльцевые зерна - по форме, размерам, скульптуре поверхности, характеру поровости, числу и строению апертур.

С этой точки зрения *Magnoliophyta* не является таксоном, поскольку таксон филогенетической системы не может иметь полифилетическую природу и если признать, что разные группы цветковых произошли от разных предков, то следует разбить покрытосеменные на столько таксонов равного ранга, сколько было предковых форм и эволюционных ветвей, приведших к формированию не только современных, но и вымерших групп, поскольку раннемеловые *Magnoliophyta* принадлежали к вымершим порядкам и семействам. Этот факт очень важен как доказательство того, что покрытосеменные не оставались неизменными с

момента рождения, а претерпели реальную эволюцию, в ходе которой к настоящему времени некоторые их представители исчезли с лица Земли.

На основании этих фактов В.А. Красилов (1977) выдвинул теорию закономерной «ангиоспермизации», утверждающую, что характерные признаки цветковых растений независимо развивались в нескольких линиях мезозойских голосеменных. Дальше других по пути ангиоспермизации продвинулись Кейтониоподобные (*Caytoniales*), и многие Пельтаспермоподобные (*Peltaspermales*). Их семена находились в капсулах, которые у Кейтонии были сочными, как ягода (табл. LXXIII, 1-4), у Лептостробуса распадались на две створки (табл. LXXIII, 8-9), у Стифоруса вскрывались вдоль брюшного шва, как листовка (табл. LXXIII, 13). Также сочными, но образованными щитовидным спорофиллом, были капсулы с семенами у Кардиолеписа (*Cardiolepis*, табл. XCIV, 9). Многие приобрели приспособления для опыления, которые требует покрытосемянность. Наиболее ангиоспермными были папиллозные рыльцевые пластинки Лептостробуса, напоминающие примитивные рыльца некоторых современных цветковых. Уменьшение размеров семян в многосемянных капсулах, вероятно, сопровождалось характерным для цветковых ускорением развития женского гаметофита.

Строение пестика древнейших покрытосеменных свидетельствует о том, что он мог формироваться и по другому пути, отличному от кондуктатного. Многие ископаемые растения и современные представители подклассов *Hamameididae* и *Salicidae* имеют паракарпный гинецей, образованный двумя плодолистиками, как, например, у видов рода Ива и Тополь (табл. XCIV, 13-16). Исходной структурой для образования подобного пестика могли быть семяпочки типа Кордаитантовидных (табл. XCIV, 10-11). Срастание парных кроющих семяпочку чешуй могло привести к образованию простейшего гинецея с центральным семезачатком. Количество семяпочек в процессе дальнейшей эволюции могло увеличиваться. Если принять такую схему образования пестика, то соцветие Ивы предстает как видоизмененный стробил, на оси которого в пазухах кроющих чешуй в замкнутых купулах располагаются семяпочки. Верхние несросшиеся части образующих купулу чешуй превращаются в воспринимающую пыльцу структуру - рыльце.

Ангиоспермизация является крупнейшим ароморфозом в эволюции высших растений, таким же закономерным, как и другие ранее осуществившиеся ароморфозы - гетероспоризация (появление равноспоровых таксонов) и гимноспермизация (появление голосеменных таксонов), которые происходили независимо в разных линиях развития выс-

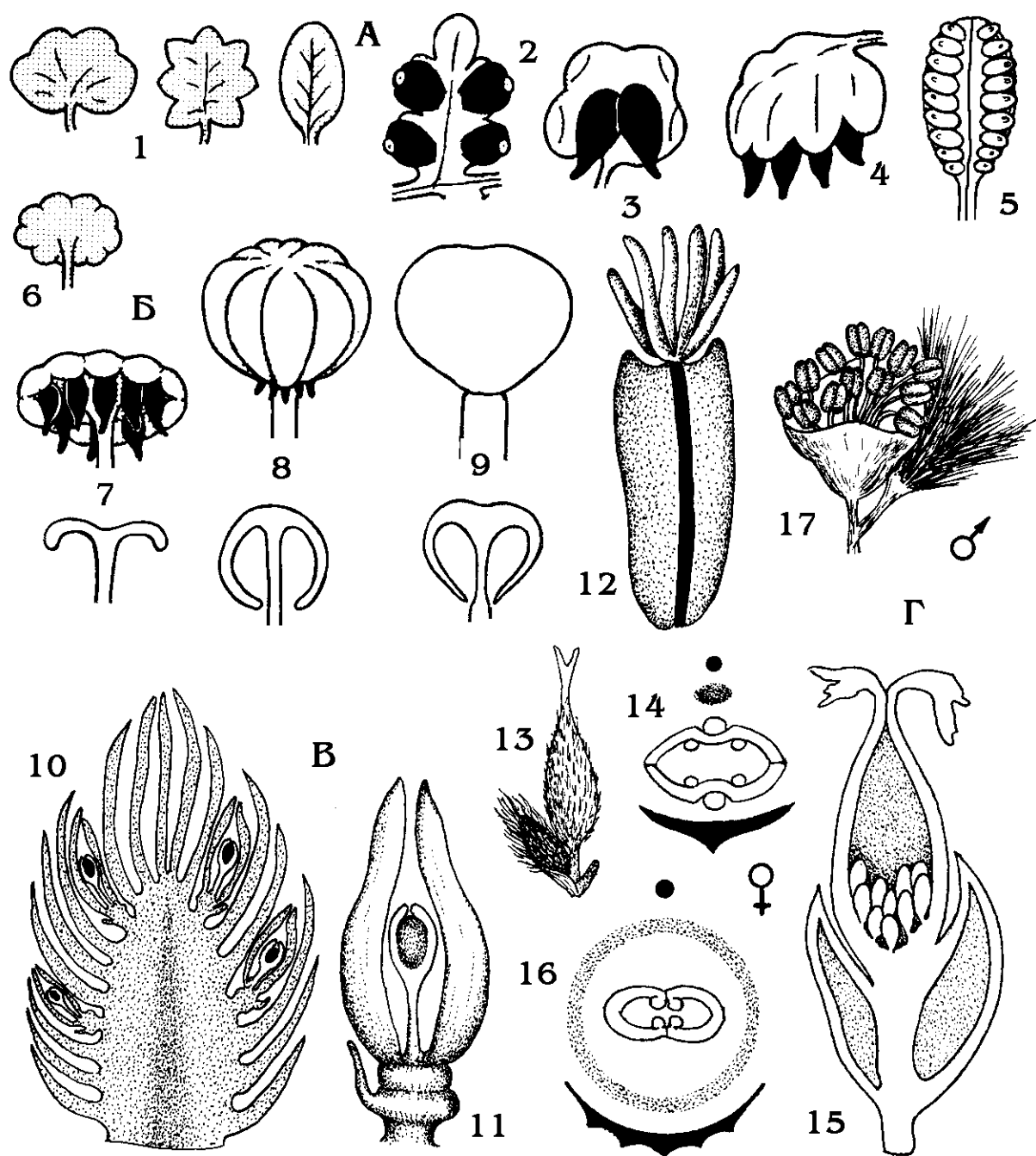


ТАБЛИЦА ХСІV. А - возможные варианты образования кондупликатного плодолистика на основе плоских спорофиллов: 1 - спорофиллы, 2-5 - смпорофиллы с семезачатками; Б - вариант ангиоспермизации на основе щитовидного спорофилла: 6 - спорофилл, 7-9 - этапы образования «завязи»; В - Кордаитантус (*Cordaitanthus* sp.): 10 - разрез через стробил, 11 - семяпочка с кроющими чешуями, 12 - микроспорофилл; В - «цветки» представителей порядка Salicales: 13-14 - женский «цветок» и его диаграмма Ивы (*Salix caprea*), 15-16 - женский «цветок» и его диаграмма Тополя (*Populus nigra*), 17 - мужской «цветок» Тополя (*Populus nigra*).

ших растений. Переход с одного эволюционного уровня на другой является закономерным процессом, свойственным любой обособленной таксономической группе, поэтому представление о едином предке покрытосеменных лишено оснований.

Таким образом, покрытосемянность предстает как признак, характеризующий не таксон, а только определенный уровень организации репродуктивных структур. По этой причине современные системы покрытосеменных растений являются гипотетическими, в большей или меньшей степени подкрепленными фактами. Ни один из предложенных до сих пор вариантов филогенетической системы не дает полного удовлетворения, часто они резко противоречат одна другой.

Важная тенденция современной систематики - стремление к выделению возможно более целостных и естественных таксонов. Поэтому многие порядки и семейства, которые раньше понимали широко, сейчас дробятся на более мелкие. Так академик А.Л. Тахтаджян в своей системе 1987 года выделяет 12 подклассов и 166 порядков, а в системе 1997 года - 17 подклассов и 232 порядка. Но установление между ними родственных связей является трудной задачей, поскольку выведение одной современной группы из другой сопряжено с большими натяжками и методически неверно. При построении системы делается оговорка, что, говоря о связи между таксонами или об их происхождении одного от другого, имеют в виду не современные растения, а какие-то их предковые формы. Однако это не меняет дела, поскольку этих предковых форм мы не знаем и все равно вынуждены оперировать в филогенетических реконструкциях теми морфологическими моделями и признаками, которые свойственны современным таксонам. В результате порядки цветковых растений оказываются в большинстве своем сильно разобщенными, реальные переходные формы между ними отсутствуют, и ни одна из групп ныне живущих покрытосеменных не может рассматриваться как исходная, предковая по отношению ко всем остальным.

То, что представители разных порядков, т.е. различных эволюционных ветвей, во многих случаях обнаруживают ту или иную степень сходства, не доказывает, как правило, прямого родства. Это сходство в большинстве случаев обусловлено параллелизмом развития в условиях эволюции от общего предка. В мире растений широко распространены явления параллельной и конвергентной эволюции, и одинаковые признаки могут независимо возникать в различных эволюционных ветвях (спайнолепестность, нижняя завязь и др.).

Все системы Покрытосеменных растений можно разделить на две группы: монофилетические, предполагающие происхождение всех цветковых растений от одного предка, и полифилетические, авторы которых считают, что разные группы покрытосеменных имеют независимое происхождение, т.е. нескольких предков.

Наиболее разработанной и общепринятой в отечественной систематике монофилетической системой является система А.Л. Тахтаджяна (табл. ХСV). Отдел *Magnoliophyta* делится на два класса - *Magnoliopsida* (двудольные) и *Liliopsida* (однодольные). Каждый класс делится на подклассы, содержащие филогенетически близкие порядки. Исходным таксоном, стоящим в основании эволюции Покрытосеменных, является подкласс *Magnoliidae*, из которого выводятся все остальные подклассы и порядки.

Примером полифилетической системой Покрытосеменных растений может служить система Н.И. Кузнецова (табл. ХСVІ), в которой автор выделяет три уровня организации и пять эволюционных групп, из которых одна (*Monochlamidea*) является сборной, различные таксоны которой происходят от разных голосеменных предков.

Разнообразие филогенетических систем существует из-за различий во взглядах разных исследователей на эволюцию и филогению растений. Во многих системах немало либо искусственного, либо субъективного.

К числу искусственных сторон систем цветковых растений относится их деление на классы двудольных и однодольных. Это деление было введено в науку Дж. Реем в 1692 году, вошло в системы классиков систематики и многих современных исследователей. Искусственность этого деления была замечена и обоснована профессором Н.И. Кузнецовым в его книге «Введение в систематику цветковых растений» (1936 год). Казалось бы, такое общепринятое на протяжении более двух столетий всеми выдающимися систематиками деление должно быть прочно обосновано и не подлежать ни малейшему сомнению. Однако, если мы обратимся к характеристике этих классов, то не найдем ни одного признака, свойственного только одному из них.

Основной признак, разделяющий эти два класса, - строение зародыша. У двудольных он имеет две семядоли, у однодольных - одну. Но признак этот непостоянен, у многих двудольных имеется одна семядоля и таких видов не так уж мало. Они встречаются в таких семействах, как Нимфейные, Барбарисовые, Лютиковые, Маковые, Перечные, Зонтичные, Первоцветные и др. С другой стороны, как показали анатомические исследования, в зародыше однодольных тоже две семядоли, но они или срастаются в одну, или одна из семядолей метаморфизмуется

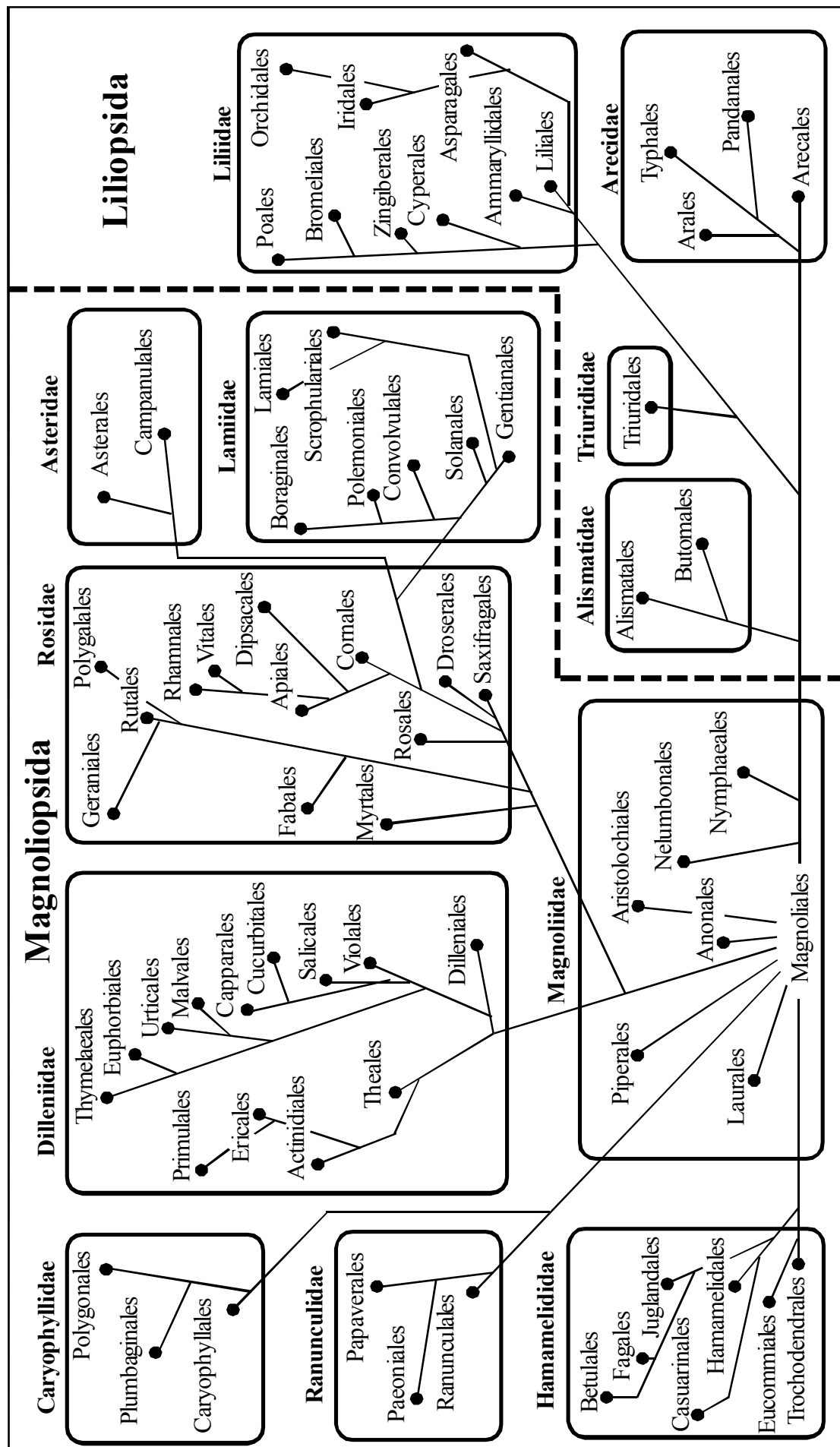


ТАБЛИЦА ХСV. Схема филогенетических отношений основных порядков Magnoliophyta по А.Л. Тахтаджяну (1987).

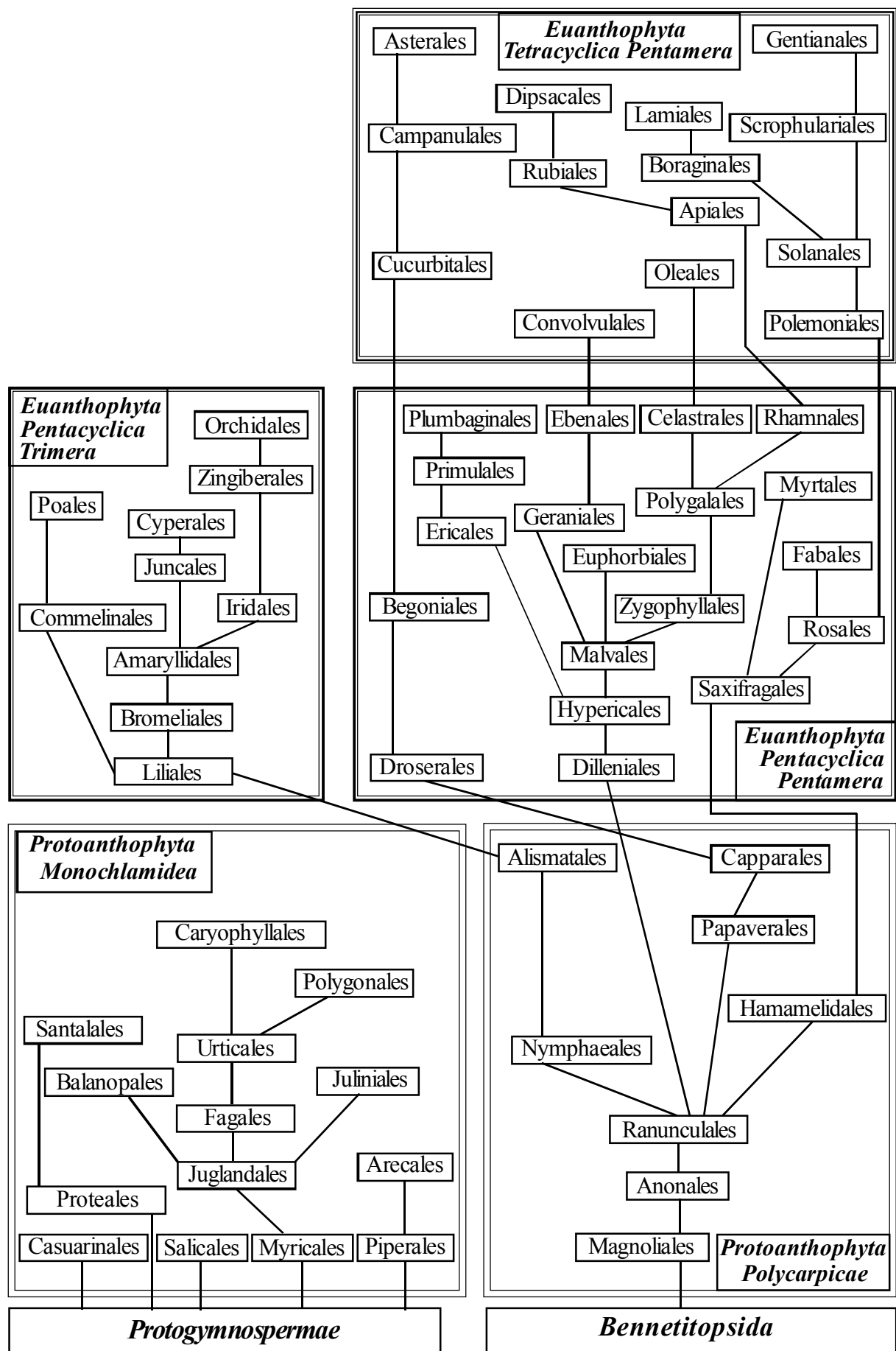


ТАБЛИЦА XCVI. Схема филогенетических отношений основных порядков покрытосеменных растений по Н.И. Кузнецову (1936) с изменениями.

в первый лист, или вторая семядоля сохраняется в редуцированном виде. Кроме того, встречается растения с 3-4 семядолями (Дегенерия) и вообще без них (семейства Орхидные, Грушанковые). С филогенетической точки зрения присутствие одной или двух семядолей в зародыше не имеет никакого значения, и деление всех покрытосеменных на два класса по этому признаку искусственно, подобно делению их по признаку листорасположения - очередного и супротивного.

Другие признаки, разделяющие два класса, тоже непостоянны. Цветки многих двудольных устроены по типу однодольных, они трехчленные, циклические (семейства Перечные, Буковые, Гречишные, Барбарисовые, Нимфейные, Магнолиевые, Лавровые и др.). Встречаются однодольные, имеющие четырехчленные цветки (рода Рдест, Вороний глаз). Кроме того, и те и другие имеют цветки более простого устройства с непостоянным числом членов околоцветника, андроцея и гинецея. Анатомическое строение стебля также не может служить критерием деления на классы, поскольку у многих двудольных оно сходно по строению с однодольными (семейства Нимфейные, Барбарисовые, Лютиковые, Перечные и др.). Мочковатая корневая система встречается у двудольных (Чистяк), сетчатое жилкование листа свойственно многим однодольным (семейства Ароидные, Диоскорейные) и т.д.

Таким образом, деление покрытосеменных на однодольные и двудольные отвечает лишь практическим, чисто классификационным целям, но не удовлетворяет целям филогенетической систематики.

Покрытосеменные растения представляют собой неоднородную группу. Среди них есть примитивные, древние типы и есть высокоорганизованные, эволюционно продвинутые. Это сборная группа растений, не являющаяся таксоном. Данные сравнительной морфологии свидетельствуют о том, что среди цветковых растений имеется несколько морфологических типов, не связанных между собой филогенетически.

1. Казуариновые (*Casuarinidae*) - монотипный таксон, представленный одним семейством и одним родом, отличающимся крайне примитивными признаками, совершенно не свойственными другим растениям, своим габитусом напоминающим хвощи. Род насчитывает 20-25 видов, областью распространения которых является Австралия и близлежащие острова Тихого океана. Цветки раздельнополые без признаков редукции, собраны в соцветия, причем мужские похожи на колоски хвоща. В проводящих пучках присутствуют и трахеиды, и сосуды, причем проводящая система образована двумя кругами сосудисто-волокнистых пучков. Казуарины имеют голосеменной тип устьиц - это дыхательные

отверстия. Но самым важным показателем примитивности служит наличие халазогамии и многоклеточного археспория, следствием чего является развитие нескольких зародышевых мешков в семязпочке. В этом отношении Казуарины не только наипростейшие покрытосеменные, они ниже голосеменных и даже ниже разнospоровых папоротников. В системе Покрытосеменных занимают обособленное место, не имея не только родственных, но даже аналогичных форм.

2. Перечные (*Piperidae*) - сочетают в себе признаки однодольных и двудольных растений. Распространены исключительно в тропиках. Цветки мелкие и невзрачные, в густых колосьях, кистях или початках. Общая формула цветка соответствует однодольным растениям, но зародыш с двумя семядолями. Сосудистые пучки в стебле расположены по типу однодольных. В зародышевом мешке вместо 8 ядер образуется 16, из которых образуют вторичное ядро. Весь порядок Перечных стоит в системе обособленно, генетических отношений с другими таксонами не имеет.

3. Ивовые (*Salicidae*) - монотипный подкласс с одним семейством и с 3 родами. Ископаемые остатки известны из верхнего мела, причем в виде современных родов Тополь и Ива, х распространение ограничено северными умеренными зонами Земного шара. Эти данные свидетельствуют о том, что за огромный промежуток времени Ивовые почти не изменились и старинные представители были такими же беспокровными растениями, как и ныне живущие. Цветки Ивовых устроены очень просто и называться таковыми могут лишь условно. Они собраны в соцветие сережка, раздельнополые, околоцветника нет совсем, имеется так называемый нектарный диск. Растения двудомные, насекомоопыляемые (Ива) и ветроопыляемые (Тополь). По строению генеративных органов виды этого порядка, оставаясь покрытосеменными, не являются цветковыми растениями.

4. Группа порядков Гамамелидиды (*Hamamelididae*) - древесные растения с сосудами в древесине. Многие порядки представлены древними типами, изменившимися очень мало по сравнению с ископаемыми остатками. Цветки раздельнополые, анемофильные, растения однодомные. Околоцветник развит слабо и цветки безлепестные, часто даже без чашечки. Плоды большей частью односеменные. Букоцветные (*Fagales*) занимают в морфологическом отношении более высокую ступень. Их цветки большей частью с околоцветником, соцветия более сложные, нижняя завязь, у некоторых представителей имеется плюска (Бук, Дуб). Признаки низкой организации - многоклеточный археспорий, халазогамия, ветроопыление.

5. Группа порядков Многоплодниковые (*Polycarpicae*) - представлены большим количеством семейств. Имеют крупные обоеполые яркоокрашенные цветки, приспособленные к опылению насекомыми, неопределенное число тычинок и пестиков. Цветок имеет коническое цветоложе, на котором по спирали снизу вверх располагаются сначала члены околоцветника, затем тычинки и пестики. Для большинства таксонов характерен апокарпный гинецей. Известны многочисленные палеонтологические находки из меловых отложений.

Таким образом, в настоящее время среди цветковых растений существует по меньшей мере 5 древних групп, имеющих одновозрастное происхождение, их ископаемые остатки относятся к меловому периоду (кроме *Piperidae* и *Casuarinidae*, которые в ископаемом состоянии неизвестны). Морфологически эти группы очень разные, что ясно из приведенных примеров, и друг другу не родственны. В них имеются представители с более или менее высокой или низкой организацией и в пределах крупных групп можно проследить постепенное морфологическое усложнение структур и установить родственные отношения между этими внутrigрупповыми таксонами. Все это дает основание предполагать их независимое происхождение от таксономически неродственных голосеменных растений. Иными словами, покрытосеменные возникли полифилетически и не являются таксоном, а сборной группой, объединенных общим адаптивным признаком - покрытосемянностью.

Исходя из вышесказанного, наиболее вероятные филогенетические отношения покрытосеменных растений можно представить в виде схемы, приведенной на таблице ХСVII. Наиболее многочисленную группу составляют подклассы класса *Magnoliopsida* (Магнолиевидных) - *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Nymphaeidae*, *Alismatidae*, *Triurididae*, *Rosidae*, имеющие на первом уровне одноименные группы порядков (надпорядки), на втором уровне производные группы порядков (надпорядки), являющиеся более высокоорганизованные пятикруговыми таксонами *Dilleniaceae*, *Papaveraceae*, *Geraniaceae*, *Liliaceae*, *Commelinaceae*. На самую высокую ступень эволюционной лестницы поднялись таксоны с четырехкруговым цветком – надпорядки *Lamiales*, *Asterales*, *Cucurbitales*, *Cornales*, *Orchidales*, *Cyperales*.

Вторую группу составляют порядки однопокровных, объединенных в класс *Hamamelidopsida*, содержащих на первом уровне группу порядков *Hamamelidaceae*, с которой филогенетически связаны на втором уровне более высокоорганизованные пятикруговые *Caryophyllales*.

Третью группу образуют порядки однопокровных, объединенных в класс *Piperopsida*, имеющие филогенетические связи на втором уровне с группами порядков *Arecaceae* и *Aridaceae*.

		уровни		ТАКСОНЫ	
VIII	MAGNOLIOPHYTA	IX	X	Triuridales	Triurididae
				Zosterales	Alismatidae
				Potamogetonales	
				Juncaginales	Alismatanae
				Najadales	
				Butomales	
				Alismatales	
				Nelumboales	Nymphaeaceae
				Nymphaeales	Nymphaeaceae
				Rosales	Rosidae
Magnoliopsida				Rosanae	
				Paeoniales	Ranunculidae
				Ranunculales	Ranunculanae
				Berberidales	
				Menispermiales	
				Laurales	Magnoliidae
				Annonales	
				Eupomatiales	Magnolianae
				Winterales	
				Magnoliales	
Trochodendrales					
Piperopsida				Chloranthales	Piperidae
				Piperales	Piperanae
Hamamelidopsida				Urticales	Hamamelididae
				Betulales	
Salicopsida				Fagales	
				Juglandales	Hamamelidanae
Casuarinopsida				Miricales	
				Balanopales	
				Hamamelidales	
				Garryales	
				Salicales	Salicidae
				Salicales	Salicanae
				Casuarinales	Casuarinidae

ТАБЛИЦА ХСVII. Система покрытосеменных растений (ориг.). Основные порядки.

Обособленно стоят в основании системы классы *Salicopsida* и *Casuarinopsida*, также относящиеся к однопокровным, не имеющие родственных таксонов на вышележащих уровнях.

Такая трактовка филогенетических отношений среди покрытосеменных растений вызвана прежде всего противоречиями, которые не могут быть объяснены, если исходным типом считать Магнолиевидные, из которых приходится выводить Казуариновидные, Перечновидные, Букоцветные, Орехоцветные, Ивовидные и др. В ископаемом состоянии не находят такого слоя, в котором присутствовали бы только многоплодниковые. Однако современная система берет за основу цветок многоплодниковых, считая его примитивным, исходным, и из него выводит цветки Однопокровных примитивных типов, считая их высокоорганизованными, образовавшимися в результате редукции из цветка типа Магнолии.

В заключение следует отметить, что покрытосемянность является адаптивным признаком, а тип строения цветка - признак неадаптивный. Он свидетельствует о разнородности примитивных покрытосеменных растений и соединение их в одно целое носит элементы искусственности. Более естественно предположить независимое происхождение разных групп растений и представить все цветковые растения не как таксон, а как уровень организации высших растений, имеющий разнородные корни, уходящие на нижележащий уровень голосеменных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные в предыдущих главах материалы заставляют взглянуть на проблему филогении растений как далекую от окончательного решения. Прежде всего, возникает необходимость проведения ревизии многих систем высших растений и придание им как можно большей степени естественности. Это требует также пересмотра и таксономии. Таксоном в систематике называется группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определенную таксономическую категорию того или иного ранга. С позиций монофилетического происхождения Покрытосеменных эта группа растений является единым таксоном в ранге отдела (табл. XCV). Однако, признавая происхождение покрытосеменных растений от папоротникообразных, мы вынуждены толковать их как таксон этого отдела. Признание же полифилетического происхождения покрытосеменных растений предполагает упразднение для них таксономической категории «отдел», и с этой точки зрения покрытосеменные предстают сборной группой, в которой следует выделять пять классов (табл. XCVII):

1. *Casuarinopsida*
2. *Salicopsida*
3. *Hamamelidopsida*
4. *Piperopsida*
5. *Magnoliopsida*

Как видно из предложенной классификации (табл. XCVII), самым крупным таксоном покрытосеменных растений в ранге класса являются Магнолиевидные, имеющие наибольшее разнообразие морфологических типов, достигших наивысшего эволюционного совершенства в строении генеративных органов. Они подразделяются на подклассы и группы порядков, так или иначе связанных в своем происхождении с *Polycarpicae*. Второй класс – Перечновидные - объединяет группу порядков так называемых Початкоцветных (*Spadiciflorae*), достигших только второго уровня организации цветковых растений (или девятого уровня организации высших растений). В этих двух классах наблюдается явление параллельной эволюции, выразившееся в формировании зародыша с одной семядолей. Третий класс - Гамамелисовидные - объединяет на первом (восьмом) уровне группу порядков так называемых Сережкоцветных (*Amentiflorae*), с которыми филогенетически связаны Гречихоцветные, Гвоздикоцветные и близкие к ним порядки. Четвертый и пятый

классы – Ивовидные и Казуриновидные - обособленные примитивные таксоны первого (седьмого) уровня, имеющие независимое происхождение. Представители этих двух последних классов, а также примитивные Гамамелисовидные, по строению генеративных органов не являются цветковыми растениями в широком понимании этого термина, а только покрытосеменными.

Таким же образом в виде сборной группы предстают и голосеменные растения, не являющиеся таксоном в ранге отдела, имеющие родственные связи в разных эволюционных линиях споровых растений (табл. ХСII). С этих позиций филогенетические отношения всей группы высших растений могут быть представлены схемой, изображенной на таблице ХСVIII, где выделяются несколько эволюционных линий.

Основу предлагаемой системы высших растений составляет представление о том, что эволюция в разных линиях споровых растений шла независимо друг от друга и такие структуры, как спорангии и гаметангии возникали также независимо. То есть крупные ароморфозы касались всех эволюционирующих групп растений (речь идет о сосудистых растениях): изначальная равноспоровость переходила в разноспоровость, затем возникала голосемянность и, наконец, покрытосемянность. Однако сложившиеся современные представления о таксономии высших растений не соответствуют предложенной схеме развития эволюционных событий. Когда речь идет о трех наиболее развитых эволюционных линиях споровых растений – плауновой, хвощовой и папоротниковой, - ни у кого не возникает сомнений, что это самостоятельные линии развития и в каждой из них переход от равноспоровости к разноспоровости происходил независимо и закономерно. Также независимо в этих трех эволюционных линиях возникли семенные растения, сначала беззародышевые, затем более совершенные. Но современная систематика объединяет все голосеменные растения в один отдел – *Pinophyta*, тем самым делая их таксоном, не имеющим родства. То есть в данном случае за таксон принимается адаптивный уровень организации высших растений. То же самое касается и покрытосеменных.

Эти противоречия устраняются признанием полифилетического происхождения высших растений, среди которых выделяются шесть эволюционных линий:

Первая линия - папоротниковая - берет начало от Тримерофитоподобных и является собственно макрофильной линией эволюции. В этой линии наблюдаются различные типы гимноспермизации у разных таксонов ранга порядка, имеется наибольшее разнообразие примитивных

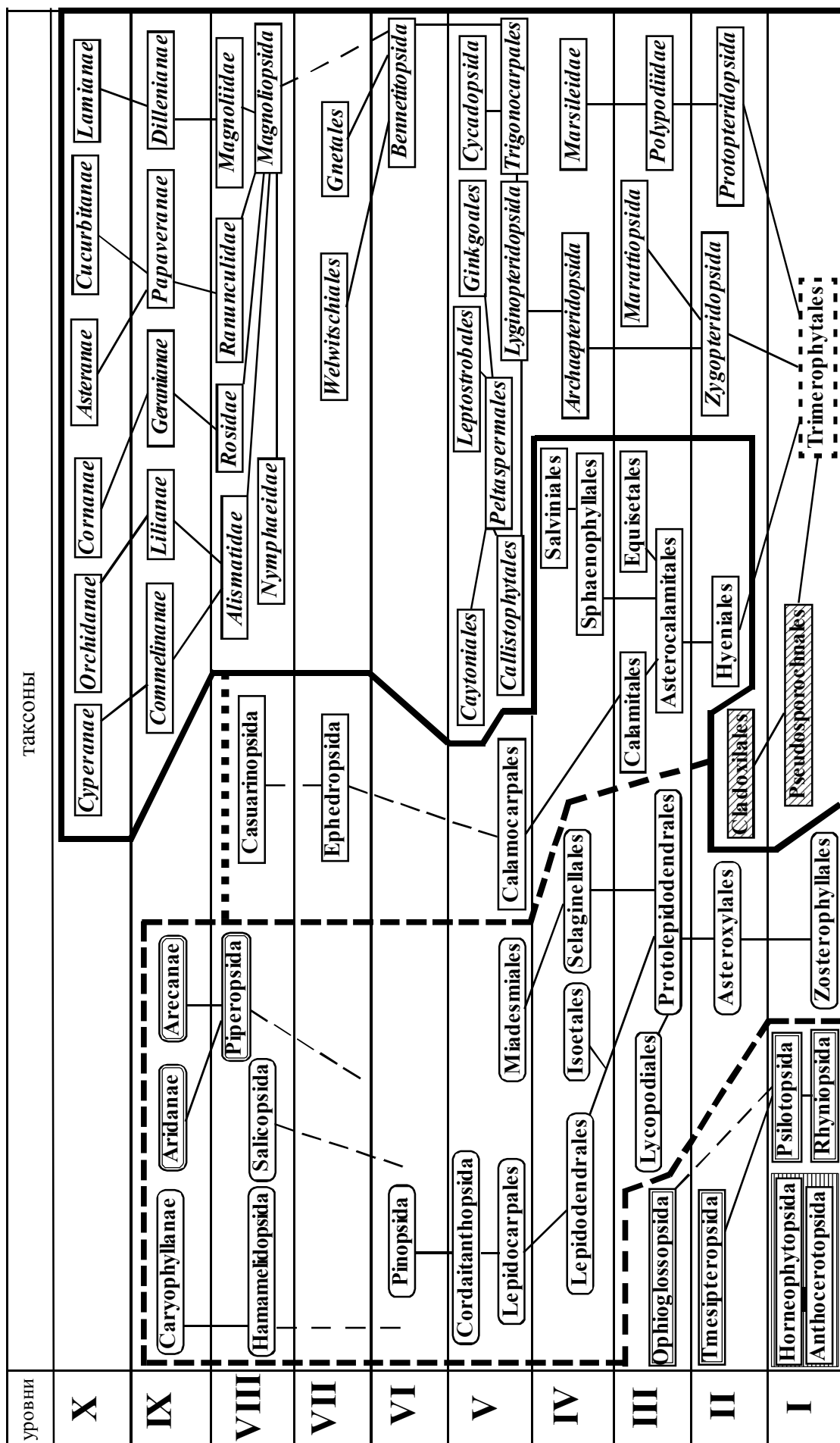


ТАБЛИЦА ХСVIII. Схема филогенетических отношений высших растений (ориг.).

беззародышевых семенистых растений. Это самая продвинутая эволюционная линия высших растений, на верхних ступенях которой располагаются высокоорганизованные таксоны покрытосеменных растений.

Вторая линия - плауновидная - берет начало от Зостерофиллоподобных и является собственно микрофильной линией эволюции. Здесь известно значительно меньшее число беззародышевых семенистых растений. По мере эволюционного усложнения вегетативных и генеративных органов микрофильность переходит в макрофильность. Уже разноспоровые лепидодендроны имеют крупные листья, а у Кордаитантовидных они вполне покрытосеменного типа. С этой линией филогенетически связаны Сосновидные, сохранившие относительную микрофильность и стробилоподобную организацию спороносных структур. Что же касается таксонов покрытосеменных растений, то они имеют здесь лишь предполагаемые связи. На эту мысль наталкивает возможность иного типа образования плодolistика, чем кондукатный тип. Так соцветия Ивовидных можно представить как видоизмененные стробилы Кордаитантовидных, в которых пестик образовался путем срастания двух кроющих чешуй семяпочки.

Третья линия - хвощовидная - является микрофильной, но в отличие от плауновидной здесь лист имеет теломное происхождение и у современных таксонов вообще редуцируется. Из семенных растений в ископаемом состоянии известны лишь представители порядка *Calamocarpales*, с которым гипотетически связаны Эфедровидные и Казуариновидные. Эта линия, как и первая, берет начало от Тримерофитоподобных.

Четвертая линия - риниофитовидная - является афильной линией эволюции, все представители которой (ископаемые и современные) являются равноспоровыми растениями. Имеющиеся у некоторых представителей «листья» (*Tmesipteris*) есть ни что иное, как филлокладии, располагающиеся сбоку из-за неравной дихотомии. То же касается и единственного «листа» Ужовниковидных, у некоторых представителей которых лист слабо развит или отсутствует совсем. Так *Botrychium paradoxum* имеет дихотомически ветвящийся стебель, на каждой из частей которого располагаются спорангии и сам стебель выполняет функцию фотосинтеза.

Пятая линия - антоцеротовидная - близка к афильной линии, но по ряду признаков (строение спорофита, способ образования архегония) может быть выделена в самостоятельное эволюционное направление, имеющее с одной стороны отношение к Мохообразным, с другой - к Риниеобразным, а именно, к Горнеофитоподобным. Положение Горнеофита среди Риниевидных не совсем ясно, поскольку в его спорангиях

имеется колонка такого типа, как у Антоцероса, а нижняя часть подобна стопе Мохообразных. Возможно *Horneophyton lignieri* – представитель особой линии эволюции высших растений, близкой к Антоцеротовидным, утратившим способность к дихотомическому ветвлению спорофита.

Шестая линия - бриофитовая - (на схеме не показана) представляет собой обособленное эволюционное направление с преобладанием в цикле развития гаметофита.

При таком толковании филогенетических отношений высших растений каждая эволюционная линия является таксоном в ранге отдела. Следует отметить, что концепция монофилетического происхождения покрытосеменных и голосеменных растений от Папоротникообразных также требует понижения их таксономического ранга с отделов (*Magnoliophyta* и *Pinophyta*) до подотделов (*Magnoliophytina* и *Pinophytina*), или классов (*Magnoliopsida* и *Pinopsida*), входящих в отдел *Polypodiophyta*.

Как уже упоминалось в главе III, предками высших растений являются Зеленые водоросли (*Chlorophyta*), они филогенетически с ними связаны и обе эти группы (Зеленые водоросли и высшие растения) представляют собой единый таксон. С этих позиций вся система растений нуждается в пересмотре исходя из следующих принципов:

1. Наивысшая таксономическая категория растений (*Plantae*) объединяет организмы, имеющие хлорофилл *a* и способные к фотосинтезу, в котором донором ионов водорода является вода.

2. Деление всех живых организмов на две группы по типу строения клетки (прокариотические и эукариотические) является отражением уровня их организации, что же касается прокариотических растений, то эта группа является таксоном (*Cyanophyta*).

3. Эукариотические растения по типу второго хлорофилла, дополнительным пигментам, продуктам запаса, наличию или отсутствию и типу жгутиков делятся на три подцарства: Красные растения (*Rhodoplantae*), содержащие хлорофиллы *a* и *d*, дополнительные пигменты фикоциан и фикоэритрин, не имеющие жгутиков, откладывающие запасные питательные вещества - хлоридозид и багрянкковый крахмал; Бурые растения (*Phaeoplantae*) - содержащие хлорофиллы *a* и *c*, дополнительные пигменты - фукоксантин, лютеин и некоторые другие, жгутики обычно гетероморфные, гетероконтные и латеральные, запасные вещества - ламинарин, хризоламинарин, редко крахмал; Зеленые растения (*Chloroplantae*) - содержат хлорофиллы *a* и *b*, дополнительные пигменты *a*- и *b*-каротин и некоторые другие, жгутики обычно изоморфные, изоконтные и терминальные, запасное вещество - крахмал, реже парамилон.

4. Деление всех растений на низшие и высшие не относится к числу таксономических категорий, а отображает уровни организации.

5. Для упорядочения и единообразия номенклатуры при построении системы растений следует отказаться от принятого в альгологии окончания обозначения таксонов ранга класса *-ophyceae* и применять для названия классов водорослей окончание *-opsida* (-видные), принятое в номенклатуре высших растений.

Исходя из этих принципов система растений выглядит следующим образом:

ЦАРСТВО *PLANTAE* - РАСТЕНИЯ

Подцарство *Cyanoplantae* - Сине-зеленые растения

Отдел ***Cyanophyta*** - Цианообразные (Сине-зеленые)

класс *Chroococcopsida* - Хроококковидные

класс *Chamaesiphonopsida* - Хамесифоновидные

класс *Hormogoniopsida* - Гормогониевидные

Подцарство *Rhodoplantae* - Красные растения

Отдел ***Rhodophyta*** - Родообразные (Красные)

класс *Bangiopsida* - Бангиевидные

класс *Florideopsida* - Флоридиевидные

Подцарство *Phaeoplantae* - Бурые растения

Отдел ***Chrysophyta*** - Хризообразные (Золотистые)

класс *Chrysopodopsida* - Хризоподовидные

класс *Chrysomonadopsida* - Хризомонадовидные

класс *Chrysocapsopsida* - Хризокапсовидные

класс *Chrysosphaeropsida* - Хризосферовидные

класс *Chrysotrichopsida* - Хризотриховидные

Отдел ***Bacillariophyta*** - Бацилляриеобразные (Диатомовые)

класс *Centropsida* - Центровидные

класс *Pennatopsida* - Пеннатовидные

Отдел ***Phaeophyta*** - Феообразные (Бурые)

класс *Phaeozoosporopsida* - Феозооспоровидные

класс *Cyclosporopsida* - Циклоспоровидные

Отдел ***Xanthophyta*** - Ксантообразные (Желто-зеленые)

класс *Xanthopodopsida* - Ксантоподовидные

класс *Xanthomonadopsida* - Ксантомонадовидные

класс *Xanthocapsopsida* - Ксантокапсовидные

класс *Xanthococcopsida* - Ксантококковидные

класс *Xanthotrichopsida* - Ксантотриховидные

класс *Xanthosiphonopsida* - Ксантосифоновидные

Отдел ***Pyrrophyta*** - Пирообразные (Пирофитовые)
класс *Cryptopsida* - Криптовидные
класс *Dinopsida* - Диновидные
Подцарство *Chloroplantae* - Зеленые растения
Отдел ***Euglenophyta*** - Эвгленообразные
класс *Euglenopsida* - Эвгленовидные
Отдел ***Chlorophyta*** - Хлорообразные (Зеленые)
класс *Chloropsida* - Хлоровидные (Собственно зеленые)
класс *Conjugatopsida* - Конъюгатовидные
Отдел ***Charophyta*** - Харообразные
класс *Charopsida* - Харовидные
Отдел ***Bryophyta*** - Мохообразные
класс *Hepaticopsida* - Печеночниковидные
класс *Bryopsida* - Моховидные
Отдел ***Anthocerotophyta*** - Антоцеротообразные
класс *Anthocerotopsida* - Антоцеротовидные
класс *Horneophytopsida* - Горнеофитовидные
Отдел ***Rhyniophyta*** - Риниеобразные
класс *Rhyniopsida* - Риниевидные
класс *Psilotopsida* - Псилотовидные
класс *Tmesipteropsida* - Тмезиптеровидные
класс *Ophioglossopsida* - Ужовниковидные
Отдел ***Lycopodiophyta*** - Плаунообразные
класс *Lycopodiopsida* - Плауновидные
класс *Isoetopsida* - Полушниковидные
класс *Cordaitanthopsida* - Кордаитантовидные
класс *Pinopsida* - Сосновидные
класс *Salicopsida* - Ивовидные
класс *Hamamelidopsida* - Гамамелисовидные
класс *Piperopsida* - Перечниковидные
Отдел ***Equisetophyta*** - Хвоцеобразные
класс *Hyeniodsida* - Гиениевидные
класс *Sphaenophyllopsida* - Клинолистовидные
класс *Equisetopsida* - Хвоцевидные
класс *Ephedropsida* - Эфедровидные
класс *Casuarinopsida* - Казуариновидные
Отдел ***Polypodiophyta*** - Папоротникообразные
класс *Cladoxilopsida* - Кладоксиловидные
класс *Protopteridopsida* - Протоптеридиевидные

класс *Polypodiopsida* - Папоротниковидные
класс *Zygopteridopsida* - Зигоптерисовидные
класс *Marattiopsida* - Мараттиевидные
класс *Gynkgopsida* - Гинкговидные
класс *Cycadopsida* - Саговниковидные
класс *Bennetitopsida* - Беннетитовидные
класс *Gnetopsida* - Гнетовидные
класс *Magnoliopsida* - Магнолиевидные

Схематически филогенетические отношения подцарств и отделов растений представлены на таблице ХСІХ. Эта схема существенно отличается от общепринятых схем, но на наш взгляд, наиболее точно отражает родственные связи крупных таксономических групп. Объединение группы организмов в единый таксон и разделение его на царства и подцарства основано на строении клеток и типах физиологических процессов, происходящих в них, и отражает начальные этапы эволюции растительного мира. В отделах же устанавливаются филогенетические связи и строятся эволюционные отношения на организменном уровне, что является отражением их морфологической эволюции, идущей независимо и иногда (или часто) параллельно. В эволюционной картине растительного мира имеются значительные лакуны, которые, возможно, никогда не будут заполнены. Эти лакуны касаются исходных структур, давших начало ароморфозам. Так ни в современном, ни в ископаемом состоянии, не найдены промежуточные типы, позволяющие проследить переход от прокариотов к эукариотам, от низших растений к высшим, от голосеменных к цветковым и т.д., поэтому часто эволюционному уровню организации придается статус таксона и система теряет истинно филогенетическую идею.

Филогенетический метод является главным инструментом систематики растений, конечной целью которой является установление истинных филогенетических отношений между таксонами разного ранга и построение филогенетической системы. Эта цель, возможно, никогда не будет достигнута. Проверить экспериментально те или иные заключения невозможно, поскольку процесс эволюции - это длительный процесс: по разным оценкам образование одного вида требует от нескольких сот тысяч до нескольких миллионов лет. Современная филогенетика, оперируя данными о строении тех или иных морфологических структур современных и ископаемых растений, стремится воссоздать картину эволюции растений и максимально приблизить ее к наиболее вероятной. Одной из таких попыток являются изложенные в данном пособии соображения.

Plantae

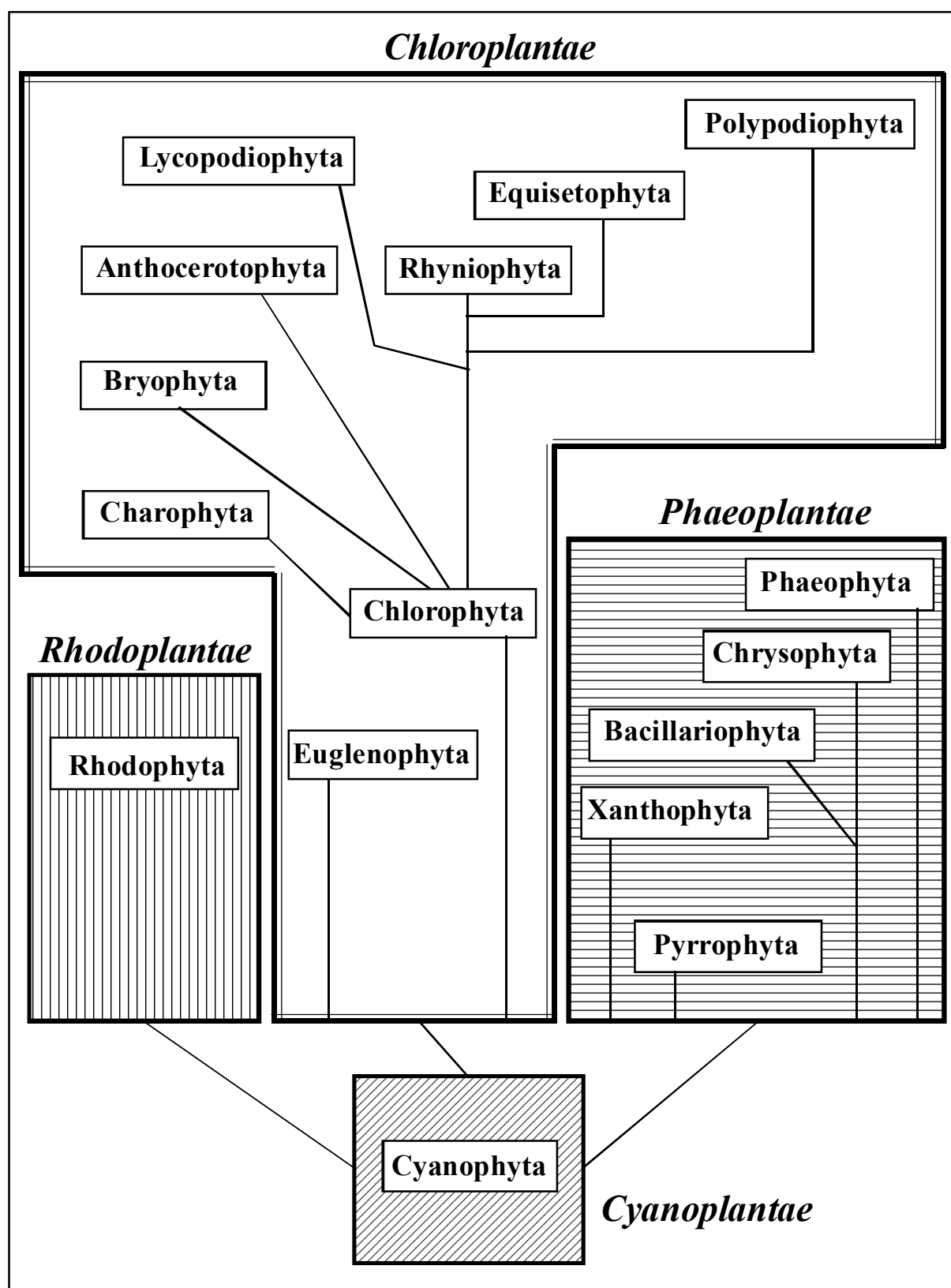


ТАБЛИЦА ХСІХ. Схема филогенетических отношений подцарств и отделов растений (ориг.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.
2. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.
3. Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 159 с.
4. Бернал Дж. Возникновение жизни. М.: Мир, 1969. 391 с.
5. Бобров А.В. Сравнительная морфология и анатомия женских фруктификаций *Coniferae s.l.* в связи с проблемами их филогенетической систематики: Автореф... д-ра биол. наук. М., 2001. 52 с.
6. Буш Н.А. Общий курс ботаники. Морфология и систематика растений. -Москва-Петроград: Государственное издательство, 1924. 264 с.
7. Вакар Б.А. Введение в филогению растительного мира. Минск: Изд-во “Вышшая школа”, 1973. 212 с.
8. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника. Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
9. Величко И.М. Когда и как возникли растения. Киев: Наукова думка, 1989. 157 с.
10. Вернадский В.И. Живое вещество. М.: Наука, 1978. 358 с.
11. Голенкин М.И. Победители в борьбе за существование. М.: Учпедгиз, 1959. 132 с.
12. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
13. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х т. Т. 1. М.: Мир, 1990. 368 с.
14. Громов Б.В. Строение бактерий. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 192 с.
15. Гроссгейм А.А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси: Мецниереба, 1966. XIV. 198 с.
16. Дикерсон Р.Е. Химическая эволюция и происхождение жизни // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 67-107.
17. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших, или наземных, растений. М.: Изд-во Академия, 2000. 432 с.
18. Жизнь растений: В 6 т. Т 1 / Под ред. Н.А. Красильникова и А.А. Уранова. М.: Просвещение, 1974. 487 с.
19. Жизнь растений: В 6 т. Т 3 / Под ред. Ал.А. Федорова. М.: Просвещение, 1977. 487 с.
20. Жизнь растений: В 6 т. Т 4 / Под ред. Ал.А. Федорова. М.: Просвещение, 1978. 447 с.
21. Жизнь растений: В 6 т. Т 5(1) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. 430 с.
22. Жизнь растений: В 6 т. Т 5(2) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1981. 512 с.

23. Жизнь растений: В 6 т. Т 6 / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1982. 543 с.
24. Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наукова думка, 1972. 315 с.
25. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть I. Споровые архегониаты (2-е издание). Ставрополь, 1996. 94 с.
26. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть II. Голосеменные (2-е издание). Ставрополь, 1997. 72 с.
27. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть III. Покрывтосеменные двудольные. Ставрополь, 1996. 220 с.
28. Иванов А.Л. Аннотированный атлас по систематике высших растений. Часть IV. Покрывтосеменные однодольные. Ставрополь: Изд-во СГУ, 2000. 111 с.
29. Карпун Ю.Н. Эволюция высших растений. Сочи, 1998. 19 с.
30. Карпун Ю.Н. Эволюция семенных растений. Сочи, 2001. 77 с.
31. Козо-Полянский Б.М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж: «Природа и культура», 1922. 167 с.
32. Козо-Полянский Б.М. Способы изображения эволюционной системы растений // Бот. журнал. 1949. № 3. С. 245-252.
33. Козо-Полянский Б.М. Курс систематики высших растений. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1965. 407 с.
34. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника. Систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 608 с.
35. Комаров В.Л. Происхождение растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 190 с.
36. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
37. Крашенинников Ф.Н. Лекции по анатомии растений. М.-Л.: Государственное изд-во биологической и медицинской литературы, 1937. 446 с.
38. Криштофович А.Н. Курс палеоботаники. Ленинград-Москва-Грозный-Новосибирск: Горно-геолого-нефтяное изд-во, 1934. 414 с.
39. Кузнецов Н.Н. Введение в систематику цветковых растений. Л.: ОГИЗ, 1936. 465 с.
40. Кульгасов И.М., Павлов В.Н. История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во МГУ, 1972. 107 с.
41. Курс низших растений / Под ред. М.В. Горленко. М.: Высшая школа, 1981. 504 с.
42. Левина Р.Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. М.: Просвещение, 1964. 66 с.
43. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.
44. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М.: Мир, 1980. 303 с.
45. Мейер К.И. Курс морфологии и систематики высших растений. Часть I. Bryophyta. Л.: Гос. изд-во, 1924. 202 с.

46. Мейер К.И. Происхождение наземной растительности. М.-Л.: Гос. изд-во биологической и медицинской литературы, 1937. 140 с.
47. Мейер К.И. Морфогения высших растений. М.: Изд-во МГУ, 1958. 225 с.
48. Мейен С.В. Следы трав индейских. М.: Мысль, 1981. 159 с.
49. Мейен С.В. Происхождение главных групп высших растений // Актуальные проблемы биологической науки. М.: Просвещение, 1984. С. 128-164.
50. Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. 287 с.
51. Опарин А.И. Возникновение жизни на земле. М.: Изд-во АН СССР, 1936, 3 изд. 458 с.
52. Опарин А.И. Проблемы происхождения жизни. М.: Знание, 1976. 63 с.
53. Петров Ю.Е. Эволюция циклов развития у водорослей: Комаровские чтения, XXXV. Л.: Наука, 1986. 61 с.
54. Письякова В.В. Элементы морфологической эволюции растений. Л.: 1980. 77 с.
55. Письякова В.В. Элементы морфологической эволюции растений. Половое размножение и эволюция цикла развития высших споровых растений. Л.: 1981. 69 с.
56. Раздорский В.Ф. Анатомия растений. М.: Советская наука, 1949. 524 с.
57. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн. Современная ботаника: В 2-х т. Т. 1. М.: Мир, 1990. 348 с.
58. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн. Современная ботаника: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1990. 344 с.
59. Репродуктивные структуры голосеменных / Под ред. А.А. Яценко-Хмелевского. Л.: Наука, 1982. 104 с.
60. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. 215 с.
61. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966. 611с.
62. Тахтаджян А.Л. Система Магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
63. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 377 с.
64. Тихомиров В.Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений // Проблемы филогении растений. М.: Труды МОИП, 1965. Т. 13. С. 175-189.
65. Топачевский А.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев: Изд-во АН УССР, 1962. 253 с.
66. Федоров Ал.А., Артющенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.
67. Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М.: Мир, 1975. 374 с.
68. Шопф Дж.У. Эволюция первых клеток // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 109-147.

- 69.Шостаковский С.А. Систематика высших растений. М.: Высшая школа, 1971. 352 с.
- 70.Rendle A.B. The classification of flowering plants. Volume II. Dicotyledons. London: Cambridge University Press, 1956. 640 p.
- 71.Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. New-York: Columbia univ. press, 1997. 634 p.
- 72.Urania Pflanzenreich. Niedere Phlanzen. Urania-Verlag. Leipzig-Jena-Berlin, 1974. 501 p.
- 73.Urania Pflanzenreich. Hohere Phlanzen 1. Urania-Verlag. Leipzig-Jena-Berlin, 1971. 510 p.
- 74.Urania Pflanzenreich. Hohere Phlanzen 2. Urania-Verlag. Leipzig-Jena-Berlin, 1973. 518 p.

Оглавление

Предисловие	3
Введение	4
Методы эволюционной морфологии и филогении растений	6
Глава I. Эволюция растительной клетки	10
Возникновение жизни и эволюция прокариотов	10
Теория эндосимбиоза (симбиогенеза)	23
Эволюция эукариотической растительной клетки	37
Глава II. Эволюция размножения низших растений	46
Бесполое размножение растений	46
Половое размножение растений	49
Эволюция циклов развития низших растений	51
Глава III. Происхождение сухопутных растений	80
Предки высших растений	80
Происхождение органов полового размножения	84
Теломная теория	91
Глава IV. Эволюция гаметофита высших растений	99
Гаметофиты мхов	99
Гаметофиты равноспоровых растений	105
Гаметофиты разноспоровых растений	109
Гаметофиты беззародышевых семенных растений	111
Гаметофиты голосеменных растений	112
Гаметофиты оболочкосеменных растений	114
Гаметофиты покрытосеменных растений	115
Глава V. Эволюция циклов развития высших растений	123
Циклы развития Мохообразных	123
Циклы развития равноспоровых растений	133
Циклы развития разноспоровых растений	139
Циклы развития семенных растений	144
Глава VI. Эволюция спорофита высших растений	153
Происхождение побега	153
Эволюция ветвления	156
Происхождение корня	158

Внутренняя дифференциация	160
Стелярная теория	163
Эволюция спорофиллов	171
Эволюция спорангиев споровых растений	178
Эволюция спороносных структур голосеменных растений	182
Эволюция семяпочки	200
Происхождение цветка.....	205
 Глава VII. Филогенетические связи растений	214
Уровни организации растений.....	214
Уровни организации низших растений	215
Филогенетические связи низших растений.....	216
Уровни организации высших растений	229
Филогения высших растений	233
Филогенетические связи споровых растений	238
Филогенетические связи голосеменных растений	253
Филогенетические связи покрытосеменных растений	260
 Заключение	277
 Литература.....	286

Учебное издание

Александр Львович Иванов

Эволюция и филогения растений

Учебное пособие

Ответственный редактор *Н. Соломадина*

Верстальщик *Е. Семенова*

Издательство «Директ-Медиа»
117342, Москва, ул. Обручева, 34/63, стр. 1
Тел/факс + 7 (495) 334-72-11
E-mail: manager@directmedia.ru
www.biblioclub.ru

Отпечатано в ООО «ПАК ХАУС»
142172, г. Москва, г. Щербинка,
ул. Космонавтов, д.16