

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Н. М. ДАЙНЕКО, С.В. ЖАДЬКО

БОТАНИКА: СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Методические рекомендации по выполнению
управляемой самостоятельной работы студентов
биологического факультета
специальности 1-31 01 01 02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»

Чернигов
2016

УДК 581.8+581.4+582 (075.4)

ББК 28.56я73+28.59я73

Д 148

Авторы-составители:

С. В. Жадько, Ю. М. Бачура, Н. М. Дайнеко

Рецензенты:

кандидат биологических наук Н.Г. Галиновский;
кандидат сельскохозяйственных наук А. Н. Никитин

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
учреждения образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Н. М. Дайнеко, С.В. Жадько

Д 148 Ботаника : Систематика высших растений: Методические рекомендации по выполнению управляемой самостоятельной работы студентов биологического факультета специальности 1-31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / Н. М. Дайнеко, С. В. Жадько; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2016. – 40 с.

Целью выполнения управляемой самостоятельной работы студентов является закрепление и углубление теоретических знаний в области ботанических дисциплин, развитие навыков самостоятельной творческой работы.

Материалы по управляемой самостоятельной работе адресованы студентам 2 курса дневной формы обучения и 3 курса заочной формы обучения специальности 1-31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

УДК581.8+581.4+582 (075.4)

ББК 28.56я73+28.59я73

© Дайнеко Н. М., Жадько С. В., 2016

© УО «Гомельский государственный
университет им. Ф. Скорины», 2016

Содержание

Введение.....	4
1 Основные разделы систематики.....	5
1.1 Типы систем растений	6
1.2 Система иерархических единиц классификации.....	7
1.3 Проблема происхождения высших растений (время их возникновения, предполагаемые предки)	11
1.4 Понятие о споровых и семенных, архегониальных и цветковых растениях	19
2 Риниеобразные как начальный этап эволюции высших растений	21
2.1 Разнообразие и особенности внешнего и внутреннего строения, размножения, жизненный цикл, классификация, представители отдела	22
3 Подкласс арециды (arecidae). Порядок Пальмоцветные. Семейство пальмы (Palmae, или Arecaceae)	32
4 Переход от энтомофилии к анемофилии. Порядок Коммелиноцветные (Commelinales)	35
Литература	37

Введение

Для студентов всех форм обучения важным средством обучения является систематическая самостоятельная работа во внеурочное время. Поэтому наряду с лекциями и лабораторными занятиями обязательным элементом учебного процесса является управляемая самостоятельная работа студентов и ее защита. Это одна из форм активизации самостоятельной работы студентов, ее выполнение требует от студента самостоятельного изучения научной и учебной литературы, периодических изданий.

Данные материалы включают информацию для подготовки по разделам: «Основные разделы систематики», «Риниеобразные как начальный этап эволюции высших растений», «Подкласс арециды (arecidae)» и «Порядок Коммелиноцветные (Commelinales)».

Цель выполнения управляемой самостоятельной работы:

- закрепление и углубление теоретических знаний в области ботанических дисциплин;
- формирование умений пользоваться учебной и научной литературой, периодическими изданиями по ботаническим дисциплинам;
- развитие навыков самостоятельной творческой работы по приложению теории к решению практических задач.

При подготовке практического руководства также использована информация, изложенная в пособиях и учебниках белорусских и российских ученых: Руководство адресовано студентам специальности для студентов специальности 1-31 01 01 02 Биология (научно-педагогическая деятельность), может быть полезно для учителей биологии и студентов специализации «Ботаника».

1 Основные разделы систематики

Систематика растений – (от греч. – упорядоченный) – биологическая наука, изучающая разнообразие всех ныне существующих и вымерших видов растений и как это многообразие привести в логическую упорядоченную систему.

Задачи систематики: Видовое определение; Описание новых видов растений; Классификация объектов; Изучение истории развития растительного мира; Восстановление эволюции таксонов.

Методы систематики:

Биологические методы – Морфологический ((Сравнительно-морфологический; Сравнительно-анатомический; Карпологиический); Физико-биологический; Собственно биологический (Генетический; Эмбриологический; Сравнительно-цитологический; Гибридологический).

Типологические методы – Географический; Экологический; Фитоценологический.

Вспомогательные – Математический.

Значение систематики: Особое значение систематики заключается в создании возможности ориентирования во множестве существующих видов организмов. Большое значение систематика растений имеет для работ в области иммунологии, селекции, гибридизации и интродукции растений.

Основными разделами систематики растений являются:

Таксономия – теория и практика классификации организмов. Классификация – распределение всего множества вновь выявленных и уже известных организмов в соответствии с их сходством и различиями или предполагаемым родством по определенной системе соподчиненных категорий. Важнейший момент классификации – установление сходства и различия между таксонами и оценка этих различий.

Номенклатура – вся совокупность названий таксонов. Главный принцип номенклатуры – принцип приоритета, т.е. принцип наиболее раннего опубликования названия данного таксона.

Филогенетика – призвана устанавливать филогению, т.е. родство организмов в историческом плане и ход исторического развития мира живых организмов (филогенез) как в целом, так и для отдельных систематических групп.

1.1 Типы систем растений

Большое число систем живущих и ископаемых организмов и отдельных их групп принято делить на три основных типа, главным образом в зависимости от принципов, на которых они строятся. Это искусственные, естественные и генеалогические системы.

Искусственные биологические системы строят на основе одного или немногих, но хорошо выраженных морфологических признаков. Такие системы не отражают родства объектов классификации, но позволяют довольно легко их классифицировать. Эти системы господствовали в ботанике до середины XVIII в. К ним относится и известнейшая искусственная система, предложенная шведским естествоиспытателем К. Линнеем в 1735 г. Сейчас искусственные системы представляют лишь исторический интерес.

В естественных системах при классификации организмов учитывают их сходство и различие по многим признакам. Совершенство таких систем зависит от глубины выявления сходства исследуемых объектов по их морфологическим, анатомическим признакам, особенностям развития и другим особенностям. В систематические группы (таксоны) объединяют такие организмы, которые по степени сходства ближе между собой, чем с какими-либо другими группами. Разработанные естественные системы характеризуются тем, что положение в них таксона определяет его основные свойства. Поэтому естественные системы имеют высокую прогностическую ценность. Иными словами, зная положение объекта в системе, можно заранее предсказать его основные свойства и характеристики. Первые естественные системы появились в конце XVIII в., но, в отличие от систем искусственных, их продолжают создавать и использовать, хотя они и уступили отчасти первенство системам генеалогическим.

В последние десятилетия для ряда групп с помощью вычислительной техники удалось проанализировать огромную информацию о фенотипе организмов и создать естественные фенетические системы. В фенетических системах выявленное сходство чаще всего отражают графически — путем построения дендритов или с помощью дендрограмм. Для этих целей разработаны специальные компьютерные программы.

Эволюционные отношения между изучаемыми таксонами в фенетических системах игнорируются.

Генеалогические системы появились в конце XIX в. благодаря появлению эволюционной теории. Генеалогические системы призваны, помимо существующего сходства и различий, отражать филогению, т. е. историческое родство организмов. Сначала появились генеалогические системы, отражающие главным образом конечные результаты эволюционного процесса, названные эволюционными. К ним, в частности, относится одна из наиболее разработанных современных систем цветковых растений — система академика А. Л. Тахтаджяна.

1.2 Система иерархических единиц классификации

Современные системы растений, грибов, животных иерархичны. Это значит, что группы одного и того же ранга последовательно объединяются в группы все более высоких рангов. Виды объединяются в роды, роды - в семейства и т.д. Иерархическая система систематических групп упорядочивает разнообразие и как бы уменьшает его, делая органический мир доступным для обозрения, изучения и использования. Да и на практике нам не всегда необходимо оперировать именно видами: ведь во многих случаях достаточно использовать группы более высокого ранга. Так, мы говорим, что все виды пингвинов обитают в Антарктике, что Капской флористической области свойственно обилие разнообразных представителей семейства вересковых, а многочисленные виды рода ковыль характерны для степей и полупустынь.

Следует различать понятия о систематических (таксономических) единицах и таксономических категориях. Таксономическая категория обозначает ранг группы (например, вид, род, семейство и т. д.). Таксономическая единица – это конкретная, реально существующая группа определенного ранга (например, вид – лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.), род – лютик (*Ranunculus* L.), семейство лютиковые (*Ranunculaceae* Juss)).

Систематические границы сейчас принято называть таксонами (*taxon*, во множественном числе *taxa*). Каждое растение принадлежит к серии таксонов последовательно соподчиненных рангов.

Иерархия таксонов и правила наименования растений (номенклатура) регулируются обязательным для всех ботаников Международным кодексом ботанической номенклатуры. Это исключительно важный документ, вносить изменения в который правомочны только международные ботанические конгрессы.

Согласно кодексу, принята следующая система таксономических категорий (в нисходящем порядке):

Царство – *Regnum*

Отдел – *Divisio*

Класс – *Classis*

Порядок – *Ordo*

Семейство – *Familia*

Триба (колono) – *Tribus*

Род – *Genus*

Секция – *Sectio*

Вид – *Species*

Разновидность – *Varietas*

Форма – *Forma*

Основные ранги таксонов - вид, род, семейство, класс, отдел. Следовательно, каждое растение должно обязательно принадлежать к определенному виду, роду, семейству, классу, отделу (растительное царство – *Regnum vegetabile* – подразумевается само собой). В случае необходимости, если система группы очень сложна, можно использовать категории "подотдел", "подкласс", "подпорядок" и т.д. вплоть до "подформы". Иногда используют такие категории, как "надкласс", "надпорядок" или добавляют дополнительные категории, если только это не вносит путаницу или ошибку, но при всех обстоятельствах соотносительный порядок перечисленных выше рангов не может быть изменен.

Кроме рода, вида и внутривидовых категорий таксоны рангом до семейства несут специальные окончания, прибавляемые к основе: название семейства оканчивается на *aceae*, подсемейства - *oideae*, трибы - *eae* и подтрибы - *inae*: например, род камнеломка (*Saxifraga* L.), *Saxifragaceae*, *Saxifragoideae*, *Saxifrageae*, *Saxifraginae*.

Таксонам рангом выше семейства рекомендуется давать названия со следующими окончаниями: отдел - *phyta*, подотдел - *phytina*, класс - *opsida* (у водорослей - *phyceae*), подкласс - *idae* (у водорослей - *phycidae*), порядок - *ales*, подпорядок - *ineae*. Это

очень удобно, поскольку по окончании названия можно сразу судить о ранге группы.

В долиннеевскую эпоху названия видов строились таким образом, чтобы в них отражались признаки растений и отличия его от других видов того же рода. В результате получались названия-фразы, полиноминалы. Например, название черники (*Vaccinium myrtillus*) могло звучать так: *Vaccinium pedunculis unifloris, foliis serratis ovatis deciduis, caule angulato* (черника с цветоносами одноцветковыми, листьями пальчатыми яйцевидными, опадающими, стеблем угловатым). В сочинении другого автора - "*Vitis idaea foliis oblongis crenatis fructu nigricante*" (брусника с листьями продолговатыми городчатыми, плодом черноватым). Конечно, это было крайне неудобно. Во-первых, такие названия очень трудно запомнить и использовать в практике, например при описании растительности, да и во всех, собственно, случаях. Во-вторых, названия эти были неустойчивы, потому что при описании каждого нового вида нужно было не только дать ему название, но и исправить названия остальных видов, чтобы показать их отличия от вновь описываемого. К. Линней осуществил гениальную реформу: наряду с описательными названиями-фразами он предложил использовать "тривиальные", простые видовые эпитеты, эпитеты-символы, которые вовсе не обязательно отражают те или иные признаки растения. Удобство такого подхода было осознано очень быстро. Таким образом возникла и укрепилась современная бинарная (биномиальная) номенклатура, и сейчас название вида состоит из двух слов: в него входят название рода и видовой эпитет. В одних случаях видовой эпитет указывает на какие-либо признаки или свойства растений – например (*Trifolium repens*) клевер ползучий с ползучим стеблем, ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*), растущая в дубравах, донник белый (*Melilotus albus*) с венчиком белого цвета и т.д. В других случаях название рода и видовой эпитет ровно ничего не говорят об особенностях растений, название чисто символично, но навсегда закреплено именно за данным видом; прекрасный пример – *Korolkovia severtzovii* (род назван в честь Королькова, а вид - в честь Северцова).

В названиях внутривидовых таксонов указывается их ранг: например *Aster tripolium* L. subsp. *Pannonicum* (Jacq.) Soo; *Festuca*

ovina L. *subsp. sulcata* Hack. *var. pseudovina* Hack. *subvar. angustiflora* Hack.

Номенклатура – это особый, важный и очень сложный раздел систематики. Международный кодекс ботанической номенклатуры основан на следующих принципах:

1. Ботаническая номенклатура независима от зоологической (зоологи имеют свой Международный кодекс зоологической номенклатуры, а микробиологи – Международный кодекс номенклатуры бактерий). Кодекс применяется к названиям таксонов, определяемых как растения (включая грибы), независимо от того, рассматривались ли эти таксоны первоначально как растения или нет.

2. Принцип типификации: применение названий таксонов определяется при помощи номенклатурных типов. Номенклатурный тип вида – это гербарный экземпляр (или в некоторых случаях изображение), с которым связывается название. Если вид разделяется на два или больше видов, то старое название сохраняется за той его частью, к которой принадлежит этот типовой образец, а другие виды должны получить новые эпитеты. Номенклатурный тип рода – определенный вид: например, для рода дудник (*Angelica* L.) – *Angelica sylvestris* L., а для рода солонечник (*Galatella* Cass.) – *Galatella punctata* (Waldst. et vit.) Nees.

Номенклатурный тип таксонов более высокого ранга до семейства включительно – определенный род, от которого производится название семейства: семейство маковые (*Papaveraceae*), тип мак (*Papaver* L.); семейство кладофоровые (*Cladophoraceae* Wille), тип кладофора (*Cladophora* Kützing). По отношению к семействам, правда, сделано 2 исключения: признаются правильными и законными старые и прочно укоренившиеся для них названия, но разрешается использовать альтернативные названия, произведенные от названия типового рода:

Пальмы – *Palmae* (= *Agessaceae*, тип *Agesa* L.);

К названиям таксонов рангом выше семейства принцип типификации не применяется, если только не типифицируются автоматически как основанные на родовом названии (род *Lilium* – семейство *Liliaceae* – порядок *Liliales* – подкласс *Liliidae*, класс – *Liliopsida*).

3. Принцип приоритета: номенклатура таксонов основывается на приоритете в обнародовании. При этом время действия принципа приоритета ограничено, и для большинства групп точкой отсчета выбрано 1 мая 1753 г., когда был опубликован важнейший труд К. Линнея "Species plantarum" ("Виды растений") с последовательно примененными наряду с полиноминалами "тривиальными" названиями. Вся долиннеевская номенклатура и даже послелиннеевская, но в которой не применяются строго биномиальные названия, не считаются научной и не рассматриваются Международным кодексом ботанической номенклатуры.

4. Принцип уникальности: каждый таксон с определенными границами, положением и рангом может иметь только одно название – наиболее раннее и соответствующее правилам Кодекса.

5. Принцип универсальности: научные названия таксонов рассматриваются как латинские независимо от их происхождения и подчиняются правилам латинской грамматики. Названия растений на живых языках - русском, английском, китайском и др. – не считаются научными, и никаких правил, регламентирующих их создание и применение, не существует.

1.3 Проблема происхождения высших растений (время их возникновения, предполагаемые предки)

Появление наземных, или высших, растений ознаменовало начало новой эры в жизни нашей планеты. Освоение растениями суши сопровождалось появлением новых, наземных, форм животных; сопряженная эволюция растений и животных привела к колоссальному разнообразию жизни на земле, изменила ее облик. Первые достоверные наземные растения, известные только по спорам, датируются началом силурийского периода. Из верхнесилурийских и нижнедевонских отложений по сохранившимся макроостаткам или по отпечаткам органов описаны наземные растения. Эти первые известные нам высшие растения объединены в группу риниофитов. Несмотря на анатомическую и морфологическую простоту строения, это были уже типичные наземные растения. Об этом свидетельствует наличие кутинизированной эпидермы с устьицами, развитой

водопродводящей системы, состоящей из трахеид, и наличие многоклеточных спорангиев с кутинизированными спорами. Следовательно, можно предположить, что процесс освоения суши растениями начался значительно раньше - в кембрии или в ордовике. Предпосылок для появления наземных растений было, по-видимому, несколько. Во-первых, независимый ход эволюции растительного мира подготовил появление новых, более совершенных форм. Во-вторых, за счет фотосинтеза морских водорослей в атмосфере земли произошло увеличение количества кислорода; к началу силурийского периода оно достигло такой концентрации, при которой оказалась возможной жизнь на суше. В-третьих, в начале палеозойской эры на обширных территориях земли происходили крупнейшие горообразовательные процессы, в результате которых возникли Скандинавские горы, горы Тянь-Шань, Саяны. Это вызвало обмеление многих морей и постепенное появление суши на месте бывших мелких водоемов. Если раньше водоросли, населявшие литоральную зону, только в отдельные кратковременные периоды жизни оказывались вне воды, то по мере обмеления морей они переходили к более длительному пребыванию на суше. Это, очевидно, сопровождалось массовой гибелью водорослей; выживали лишь те немногие растения, которые смогли противостоять новым условиям жизни. В ходе длительного эволюционного процесса возникали новые виды, постепенно формировавшие типичные наземные растения.

К сожалению, промежуточные формы палеонтологическая летопись не сохранила. Новая воздушно-наземная среда обитания оказалась чрезвычайно противоречивой, принципиально отличной от первоначальной водной. Прежде всего, она характеризовалась повышенной солнечной радиацией, дефицитом влаги и сложными контрастами двухфазной воздушно-наземной среды. Вполне вероятно допустить, что у некоторых переходных форм в процессе обмена веществ мог вырабатываться кутин, который откладывался, на поверхности растений. Это было первым этапом формирования эпидермы. Чрезмерное выделение кутина неминуемо приводило к гибели растений, так как сплошная пленка кутина препятствовала газообмену. Только те растения, у которых выделялось умеренное количество кутина, смогли сформировать сложную специализированную ткань – эпидерму с устьицами, способную и защищать растение от высыхания, и осуществлять газообмен.

Таким образом, важнейшей тканью наземных растений, без которой невозможно освоение суши, следует считать эпидерму. Однако возникновение эпидермы лишило наземные растения возможности поглощать воду всей поверхностью, как это происходит у водорослей.

У самых первых наземных растений, имевших еще небольшие размеры, поглощение воды осуществлялось с помощью ризоидов - одноклеточных или многоклеточных однорядных нитей. Однако по мере увеличения размеров тела происходил процесс формирования сложных специализированных органов – корней с корневыми волосками. По-видимому, образование корней, начавшееся с верхнедевонского периода, в разных систематических группах растений происходило разными путями. Активное поглощение воды ризоидами и корнями стимулировало возникновение и совершенствование водопроводящей ткани – ксилемы. У нижнедевонских растений ксилема состояла только из кольчатых и спиральных трахеид. Начиная с верхнего девона прослеживается тенденция к "оживлению" ксилемы за счет развития древесной паренхимы, которая способствовала более активному проведению воды.

Выход растений на сушу сопровождался улучшением их освещения, что активизировало процесс фотосинтеза. Это приводило к увеличению количества ассимилятов, а следовательно, к увеличению объема растений, что вызвало необходимость их морфологического расчленения.

Существует несколько взглядов на исходную форму первых наземных растений. Одни авторы считают первичной формой пластинчатую – талломную, другие - напротив, радиальную. Есть третья точка зрения, согласно которой первые наземные растения выводятся из гетеротрихальных зеленых водорослей типа хетофоровых. Их стелющиеся части тела дали начало талломным формам, а восходящие – радиальным, т.е. талломные и радиальные структуры возникали одновременно и развивались параллельными путями. Пластинчатые талломы оказались малоперспективными в биологическом отношении, так как они очень быстро опутали бы всю поверхность земли тонким слоем, вызвав обостренную конкуренцию за свет. Восходящие структуры, напротив, получили дальнейшее развитие и сформировали радиальные ветвящиеся осевые органы. Вертикальное положение тела растения оказалось

возможным только при условии возникновения механических тканей. (Лигнификация клеток явилась, по-видимому, следствием избытка углеводов в ходе усиленного фотосинтеза.)

Независимо от формы тела во всех группах наземных растений очень рано (с середины девона) начала проявляться тенденция к образованию плоских боковых фотосинтезирующих органов – листьев. Подобно корням листья возникали разными путями, т.е. в разных систематических группах они имеют разное происхождение. (Своеобразие происхождения листьев нашло отражение в терминологии; так, все листья мохообразных иногда называют филлидами, листья плауновидных – микрофиллами, или филлоидами, папоротникообразных – макрофиллами, или вайями. Однако эти термины не всегда раскрывают специфику листьев разных групп растений.) Большая поверхность листьев в сочетании с наиболее совершенной, зернистой формой хлоропластов способствовала увеличению эффективности процессов фотосинтеза, т.е. накоплению органического вещества. Быстрое и равномерное распределение пластических веществ по всему телу растения оказалось возможным только при наличии совершенной проводящей ткани – флоэмы, которая обнаруживается уже у нижнедевонских риниофитов. Таким образом, у высших растений произошло формирование важнейших тканей – эпидермы, ксилемы, флоэмы, механической ткани и важнейших органов – листостебельного побега и корня. По-латыни побег – кормос (*cornos*), поэтому многие авторы называют высшие растения кормофитами. Однако А.Л. Тахтаджян справедливо отрицает универсальность этого названия, так как среди высших растений есть талломные мохообразные, а первые наземные растения – риниофиты еще не имели сформированных побегов.

Появившись в нижнем палеозое, высшие споровые растения стали быстро распространяться по поверхности земли, осваивая новые территории. Этому в значительной степени способствовало отсутствие в тот период конкуренции. Палеозойская эра характеризовалась интенсивными видообразовательными процессами, что привело к расцвету *папоротникообразных, членистых, плауновидных*. В мезозойскую эру господство в растительном мире переходит к *голосеменным растениям*, а в сменившую ее кайнозойскую эру расцвета достигают *покрытосеменные растения*. Быстрое освоение суши наземными

растениями объясняется не только совершенством их вегетативных органов, но теми принципиальными изменениями, которые претерпели репродуктивные органы – гаметангии и спорангии. Основное назначение репродуктивных органов заключается в образовании и расселении потомства, обеспечивающего сохранение и процветание вида. Поэтому в условиях наземной среды обитания они должны быть более надежно защищены, чем одноклеточные гаметангии и спорангии водорослей. В ходе эволюции у всех высших растений сформировались многоклеточные спорангии и гаметангии, имеющие стенку из живых клеток. Цитоплазма клеток стенки, прочно удерживая влагу, предохраняет развивающиеся гаметы и споры от высыхания. Мужской половой орган - антеридий – имеет овальную или шаровидную форму (рисунок 1).

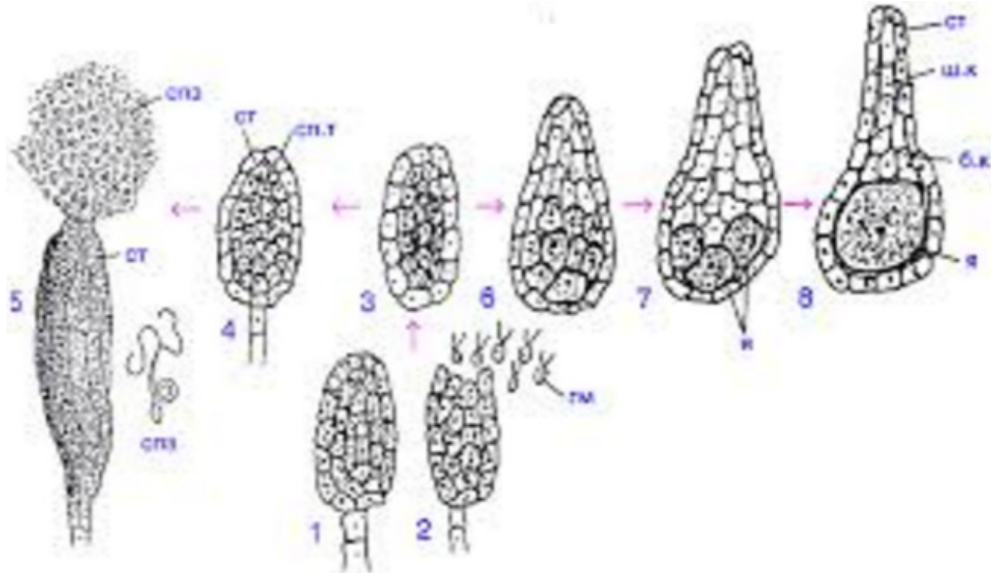


Рисунок 1 – Происхождение и строение антеридиев и архегониев: 1, 2 – многокамерный гаметангии; 3 – образование стенки гаметангия; 4, 5 – формирование и строение антеридия; 6, 7, 8 – этапы формирования и строение архегония; гм – изогаметы; ст – стенка; сп. т – сперматогенная ткань; спз – сперматозоиды; ш. к – шейковые канальцевые клетки; б. к – брюшные канальцевые клетки; я – яйцелетка

Под однослойной стенкой располагается сперматогенная ткань, из которой формируются жгутиковые сперматозоиды. Ко времени их созревания при наличии воды стенка вскрывается, и сперматозоиды по воде двигаются по направлению к архегонию. Женский половой орган – архегоний – имеет колбовидную форму;

верхняя узкая часть называется шейкой, нижняя расширенная – брюшком. Внутри шейки под защитой стенки расположены шейковые канальцевые клетки, в брюшке – одна-две брюшные канальцевые клетки. На дне брюшка помещается одна крупная яйцеклетка. К моменту ее созревания шейковые и брюшные канальцевые клетки, а также верхние клетки стенки ослизняются, и часть слизи выходит за пределы архегония. Она содержит вещества, действующие хемотаксически на сперматозоиды, которые подплывают к архегонию, по слизи шейки двигаются по направлению к яйцеклетке и оплодотворяют ее.

Возможный путь возникновения многоклеточных архегониев и антеридиев высших растений рисует теория Дэвиса, созданная в 1903 г. Согласно этой теории, гаметангии высших растений произошли из многокамерных гаметангиев водорослей, подобных тем, которые имеются у *эктокарпуса* (*Ectocarpus*) из отдела бурых и у *хетонемы* (*Chaetonema*) из отдела зеленых. У них каждая клетка многокамерного гаметангия оказывается фертильной, т.е. способной образовывать изогаметы. Первые наземные растения, по представлению Дэвиса, обладали изогамным половым процессом. По мере освоения суши периферические клетки гаметангиев подвергались стерилизации и превращались в стенку, которая защищает внутренние фертильные клетки от высыхания. В дальнейшем происходило разделение полов гаметангиев. Формирование антеридиев сопровождалось увеличением количества сперматогенных клеток и уменьшением их размеров. Увеличение количества сперматозоидов повышало вероятность полового процесса, а уменьшение их размеров способствовало передвижению сперматозоидов в самых тонких пленках воды. При формировании архегониев происходило увеличение размеров яйцеклеток и постепенное сокращение их числа до одного. Этот процесс биологически оправдан, так как одна крупная яйцеклетка, содержащая большой запас питательных веществ, способна обеспечить развитие наиболее полноценного потомства. Стерилизация внутренних клеток архегония и превращение их в брюшные и шейковые канальцевые клетки способствовало лучшему проведению сперматозоидов к яйцеклетке. Эта теория находит подтверждение в наличии так называемых смешанных гаметангиев, которые встречаются среди мохообразных. В одних случаях в гаметангиях могут развиваться одновременно яйцеклетки

и сперматозоиды, в других случаях в архегонии развивается несколько яйцеклеток.

В результате полового процесса образуется диплоидная зигота. Она формирует диплоидный спорофит, который заканчивает свое развитие образованием многоклеточного спорангия со спорами. У всех высших растений, за исключением мохообразных, спорангии возникают на специальных органах, которые широко трактуются как спорангиофоры, т.е. носители спорангиев. Форма спорангиофоров в разных группах может быть разнообразной; в тех случаях, когда они имеют плоскую листовидную форму, их называют спорофиллами. Стенка спорангия может быть однослойной либо многослойной. Ее формирование в ходе эволюции могло происходить аналогично формированию стенки гаметангиев, т.е. путем стерилизации периферических спорогенных клеток.

В спорангиях всех высших растений в результате мейотического (редукционного) деления возникают тетрады гаплоидных спор. Характерной чертой всех высших растений является наличие в оболочке спор спорополлинина - вещества, близкого по физическим и химическим свойствам к кутину, поэтому обычно оболочки спор называют кутинизированными. Благодаря большой стойкости к химическим воздействиям и водонепроницаемости оболочек споры могут длительное время (иногда десятилетиями) сохранять свою жизнеспособность. Из гаплоидных спор формируется гаплоидное половое поколение – гаметофит. Мохообразные унаследовали гаметофитный тип цикла воспроизведения, при котором ведущее положение занимает гаметофит. Спорофит представлен лишь коробочкой и гаусторией (иногда развивается ножка), т.е. он не является самостоятельно живущим поколением. Поскольку половой процесс у мохообразных осуществляется сперматозоидами, т.е. при участии воды, гаметофит должен быть связан с влажными местообитаниями и не может по той же причине достигать больших размеров. Кроме того, гаплоидный гаметофит обладает меньшим генетическим потенциалом, чем диплоидный спорофит. Поэтому эта линия эволюции оказалась боковой, тупиковой. У всех остальных высших растений спорофит занимает ведущее место в цикле воспроизведения. Поскольку он обеспечивает размножение

кутинизированными спорами, то является типично наземным растением.

Диплоидный набор хромосом расширил возможности формообразовательных процессов, поэтому огромное разнообразие жизненных форм высших растений принадлежит бесполому диплоидному поколению. Обильное ветвление и создание крупных размеров спорофита приводило к колоссальной продуктивности спор и к их эффективному рассеиванию.

Гаметофит, назначение которого состоит в осуществлении полового процесса, подвергся у большинства высших растений значительной редукции и существует в виде недифференцированного таллома, получившего название заростка, или проталлиума (*prothallium*). Широко распространено мнение, что предковые формы высших растений обладали изоморфным чередованием поколений, и от этого типа в дальнейшем эволюция пошла по двум направлениям – гаметофитному и спорофитному. Однако высказывается мысль и о том, что уже исходная группа водорослей обладала разными типами цикла воспроизведения и дала две независимые линии эволюции.

Итак, все высшие растения обладают рядом общих признаков: наличием функционально сходных тканей, морфологически сходных вегетативных органов, однотипных (за исключением покрытосеменных) многоклеточных половых органов и спорангиев, кутинизированных спор, правильным чередованием поколений. Это позволяет сделать вывод о единстве происхождения высших растений от какой-то одной группы водорослей. Длительное время в качестве исходной группы рассматривались бурые водоросли, так как они имеют расчлененный, часто весьма специализированный таллом. У некоторых представителей формируются ткани и встречаются многокамерные гаметангии. Однако различия пигментного состава и запасных питательных веществ вызывают серьезные возражения этим взглядам. Большинство современных ученых в качестве предковой группы рассматривают *зеленые многоклеточные водоросли*, обладавшие гетеротрихальным талломом. В этом убеждает сходство пигментного состава, запасных питательных веществ, наличие у некоторых современных хетофоровых многокамерных гаметангиев.

Многие систематики все высшие растения подразделяют на 8 отделов: риниофиты, мохообразные, плауновидные, псилотовые,

хвощевидные, или членистые, папоротниковидные, или папоротники, голосеменные, цветковые, или покрытосеменные, растения.

1.4 Понятие о споровых и семенных, архегониальных и цветковых растениях

Для всех высших растений характерна правильная смена поколений: гаметофита-гаплоида и спорофита-диплоида, при которой редукция числа хромосом происходит при образовании спор.

Такая смена поколений появилась уже у ряда водорослей, бурых и зеленых, и от водорослей же была унаследована высшими растениями. У подавляющего большинства высших растений преобладающее поколение спорофит, подобно тому, как это наблюдается у ряда бурых водорослей. Однако другой путь эволюции высших растений привел к формированию моховидных, у которых преобладающим поколением является гаметофит, что наблюдается у зеленых водорослей, а у бурых в роду *Cutleria*.

У всех групп высших растений, размножающихся как половым, так и бесполом путем, существуют приспособления к осуществлению этих процессов.

Так, споры, распространяемые, как правило, в воздушной среде, снабжены толстыми оболочками, препятствующими высыханию, обычно со скульптурой по поверхности, что способствует их закреплению на субстрате (в том числе и на рыльце цветка). Споры растений, распространяющиеся только ветром, легки и нередко имеют летательные приспособления. Спора богата питательными веществами чаще всего в виде масла.

Оболочки же гамет, сливающихся друг с другом в момент оплодотворения, очень тонкие, поэтому всегда в наземных условиях существует угроза пересыхания этого растения. Поэтому гаметофиты высших растений весьма чувствительны к недостатку влаги, могут жить либо в условиях сильного увлажнения, либо во влажной почве, очень легко гибнут при пересыхании, а оплодотворение может происходить только при наличии воды, в которой плавает имеющий жгутики сперматозоид. Таким образом, в наземных условиях у высших растений, еще не перешедших к

семенному размножению, процесс полового размножения всегда связан с водой, и его осуществление всегда находится под угрозой. Высшие растения, вышедшие на сушу, еще долго сохраняют древнюю связь с водной средой, унаследованную от своих водорослевых предков.

Ненадежность гаметофитов тех высших растений, у которых преобладает в цикле размножения спорофит, вызвана также простотой их организации. Как правило, гаметофиты это растения величиной от нескольких миллиметров (иногда еще меньше) до нескольких сантиметров, совершенно лишенные признаков высших растений, так как не имеют ни органов, ни тканей. По сути дела гаметофиты остались на уровне организации низших растений, поэтому их существование в наземных условиях весьма затруднено. Обычно они недолговечны и только у самых древних высших растений развиваются в течение нескольких лет. У всех же разнospоровых высших растений они созревают очень быстро, иногда за несколько часов, и крайне редуцированы представлены лишь небольшим количеством клеток, причем такая редукция особенно характерна для мужских гаметофитов.

С переходом к семенному размножению у высших растений прерывается древняя связь с водной средой, ибо гаметофиты (еще более редуцированные) уже перестают вести самостоятельную жизнь, а развиваются под защитой тканей мощного спорофита, питаются за его счет, а для оплодотворения вырабатываются приспособления, заменяющие капельно-жидкую влагу, необходимую для транспортировки сперматозоида.

Вегетативное размножение реализуется во всех крупных таксонах высших растений с помощью разнообразных приспособлений.

Высшие растения в настоящее время господствуют на Земле, составляя основную массу зеленого покрова. Они насчитывают около 300 000 видов и широко распространены на всех континентах, во всех климатических зонах как в широтном направлении, так и от уровня моря до границы вечных снегов.

2 Риниеобразные как начальный этап эволюции высших растений

Этот отдел объединяет первые достоверные ранние палеозойские наземные растения, описанные по сохранившимся остаткам. Они обладали рядом признаков, отражавших начальную ступень в эволюции высших растений. У них еще не было типичных для высших растений олиственных побегов и корней. Тело риниофитов состояло из цилиндрических осей, дихотомически ветвившихся во взаимно перпендикулярных плоскостях. Существенным отличием от водорослей было наличие в их осях проводящей системы, построенной по типу протостелы, и типичной эпидермы с устьичным аппаратом. Подобные первичные васкуляризованные осевые структуры получили название теломов. Одни теломы были вегетативные, другие заканчивались спорангиями. Подземные теломы, получившие название ризомоиды, т.е. корневищеподобные, были снабжены простыми одноклеточными ризоидами. Спорангии, обладавшие многослойной стенкой, имели овальную или округлую форму, но у наиболее примитивных видов они мало отличались от верхушек вегетативных осей. Риниофиты были равноспоровыми растениями, их споры имели трехлучевые щели, по которым, по-видимому, происходило их вскрывание при прорастании. Наиболее ранние риниофиты, описанные только по спорам, датируются нижнесилурийским периодом, лишь из верхнего силура описан род *куксония* (*Cooksonia*) по макроостаткам.

Первое описание одного из представителей риниофитов было произведено в 1859 г. американским палеоботаником Даусоном, который назвал его *псилофитом* (*Psilophyton*), что означает голое растение, так как оно было лишено листьев и корней. По роду псилофит вся группа первых наземных растений получила название псилофиты. Однако в результате дальнейшей ревизии род *Psilophyton* перестал существовать, и поэтому первоначальное название оказалось неправомочным. В настоящее время по наиболее полно описанному роду *риния* (*Rhynia*) вся эта группа растений получила название *риниофиты*, или *риниофитовые* (*Rhyniophyta*). Поскольку риниофиты являются родоначальниками всех последующих групп папоротникообразных, включая папоротниковидные, членистые, плауновидные и прагоголосеменные,

то им дано другое название – *прапаноротникообразные* (Propteridophyta). Разделение некоторыми авторами этого отдела на 2 – риниофитовые и зостерофиллофитовые не вполне оправданно, так как нет четких объективных критериев для того и другого отдела в связи с несовершенной сохранностью остатков. Кроме того, существуют так называемые синтетические виды, совмещающие в себе признаки обеих групп. Отдел риниофитовые условно разделен на 2 класса - риниевые и зостерофилловые.

Открытие и изучение риниофитов послужили основой для создания теломной теории, автором которой был немецкий ученый Циммерманн. Эта теория раскрывала особенности строения первых наземных растений и показывала возможные пути, по которым происходило становление основных вегетативных и репродуктивных органов высших растений различных систематических групп.

2.1 Разнообразие и особенности внешнего и внутреннего строения, размножения, жизненный цикл, классификация, представители отдела

Для этого класса наиболее характерно верхушечное положение спорангиев и эндархный тип протостелы. Класс объединяет 2 порядка.

Порядок Риниевые (Rhyniales)

Сюда относятся формы с дихотомическим ветвлением осей и с нечеткой их дифференциацией на вегетативные и спороносные. Наиболее древний род – *куксония* (Cooksonia), описанный из верхнего силура, был представлен растениями высотой 5-10 см с несколько неравным дихотомическим ветвлением осей, благодаря чему все боковые веточки были направлены к центру растения. Некоторые оси заканчивались спорангиями шаровидной или почковидной формы, которые предположительно вскрывались верхушечной щелью.

Из нижнедевонских представителей наилучшим образом изучен род *риния* (Rhynia) с двумя видами (рисунок 2).

Риния большая (R. major), судя по массовым хорошо сохранившимся остаткам, образовывала густые скопления во влажных местообитаниях. Растения достигали 45-50 см высоты и

обладали четко выраженной неравной дихотомией. Благодаря этому выделялись более толстая (до 5 мм в диаметре) главная ось и тонкие короткие боковые веточки. Надземные оси отходили от горизонтальных ризоидов, на которых пучками располагались ризоиды. Благоприятные условия захоронения позволили тщательно изучить анатомическое строение ринии. С поверхности имелась типичная кутинизированная эпидерма с устьицами примитивного строения. Большую часть объема оси занимала паренхиматозная кора, которая, по-видимому, выполняла функцию фотосинтеза. В центре располагался узкий тяж протостелы с нечетко выраженной эндархной ксилемой. На вершинах некоторых боковых осей располагались продольные толстостенные спорангии длиной 10-12 мм.

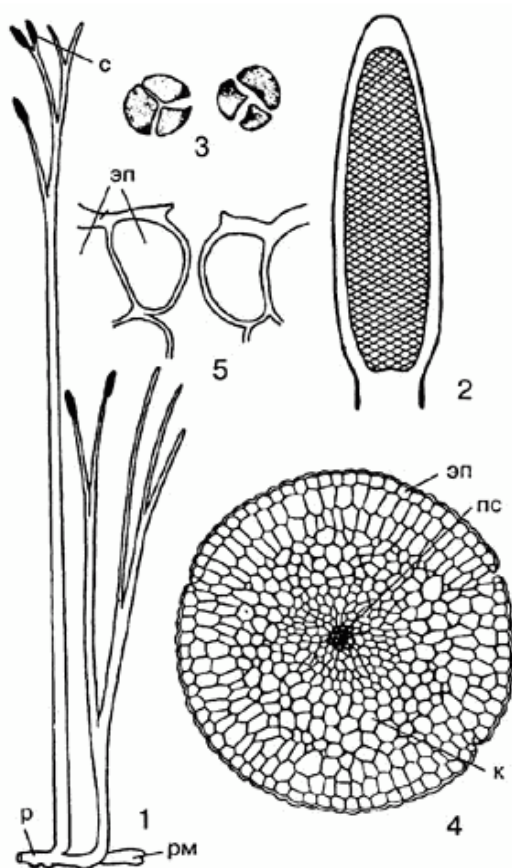


Рисунок 2 – Риния (*Rhynia*): 1 – реконструкция растения; 2 – разрез через спорангий; 3 – тетрады спор; 4 – анатомическое строение стебля; 5 – фрагмент эпидермы с устьицем; с – спорангий; рм – ризоид; р – ризоид; эп – эпидерма; к – кора; пс – протостела

Значительно лучше изучена *риния Гвин-Вогана* (*Rhynia qwynn-vaughanii*), реконструкция которой сделана по массе серийных срезов. Это было растение высотой 15-20 см с

неравнодихотомически разветвленными осями. Спорангии, располагавшиеся на боковых осях, имели многослойную стенку, которая мало отличалась от эпидермы и коры вегетативных осей. Однако в стенке спорангия двумя рядами тянулись участки клеток с утолщенными оболочками, по которым происходило активное вскрывание спорангия.

Большой интерес представляет собой нижнедевонский род *хорнеофитон* (*Horneophyton*). Это были растения высотой до 20 см; их оси отходили от подземных ризоидов клубневидной формы (рисунок 3).

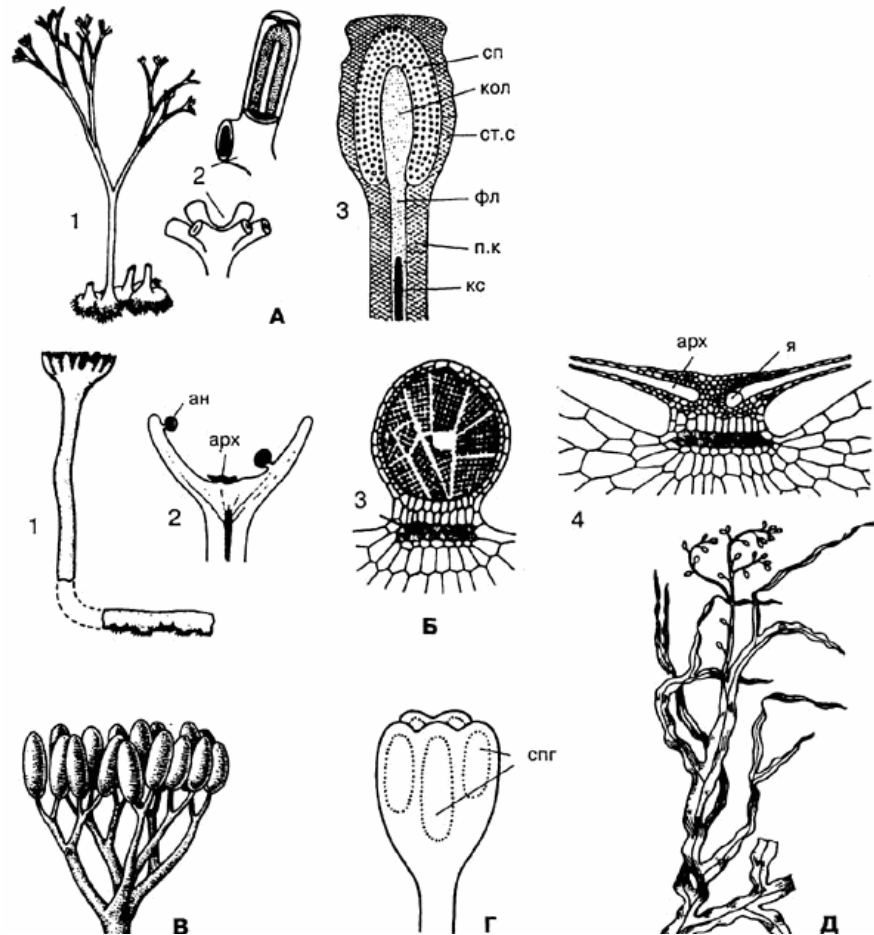


Рисунок 3 – Риниевые: А – хорнеофитон (*Horneophyton*): 1 – реконструкция спорофита; 2 – дихотомически разветвленный спорангий; 3 – спорангий в разрезе; кс – ксилема; фл – флоэма; п. к – паренхима коры; кол – колонка; сп – споры; ст. с – стенка спорангия; Б – лионофитон (*Lyonophyton*): 1 – реконструкция гаметофита; 2 – гаметангиофор; 3 – антеридий; 4 – архегоний; В – спорангий хедеи (*Hedeia*); Г – синангий ярравии (*Yarravia*); Д – тениокрада (*Taenioocrada*), реконструкция спорофита; ан – антеридий; арх – архегоний; я – яйцеклетка; спг – спорангий

Ризоиды, густо покрытые ризоидами, были лишены проводящей системы, а в их паренхиме обнаружена микориза. Это дало повод некоторым ученым рассматривать ризоиды хорнеофитона как гаметофиты, что, однако, не нашло подтверждения. Анатомическое строение надземных теломов было сходно со строением теломов ринии.

Спороносные теломы заканчивались своеобразными дихотомически ветвившимися спорангиями, некоторые из которых ветвились дважды и трижды дихотомически. Цилиндрические спорангии длиной до 4 мм по внешнему виду мало отличались от несущих их теломов. Многослойная стенка спорангия, состоявшая из паренхимных клеток, являлась непосредственным продолжением периферической части коры; под стенкой располагались многочисленные споры. В центре спорангия проходила коническая колонка, часто дихотомически ветвившаяся, которая представляла собой продолжение проводящего пучка с выклинившейся ксилемой; сама же колонка была представлена флоэмой. По-видимому, в данном случае формирование спорангия происходило на вершине телома путем превращения внутренних клеток коры в материнские клетки спор, а затем в споры.

Подобное строение спорангия хорнеофитона, имеющее отдаленное сходство с коробочкой сфагнума, дало повод некоторым авторам для установления филогенетической связи мохообразных с риниофитами. Однако, во-первых, у сфагновых мхов никогда не наблюдается дихотомическое ветвление. Во-вторых, коробочка сфагнума имеет сложное строение, не сопоставимое со строением спорангия хорнеофитона. Поэтому связь риниофитов со мхами маловероятна. По-видимому, обе группы растений имели какого-то отдаленного общего предка и шли в своем развитии параллельными путями. Предполагаемые гаметофиты хорнеофитона описаны под родовым названием *лионофитон* (*Lyonophyton*). Их оси обладали анатомическим строением, сходным с хорнеофитоном. На вершине некоторых теломов имелось чашевидное расширение с лопастным краем. В центре чаша образовывала выступ, в который были погружены архегонии с сильно оттянутой шейкой. По периферии чаши с ее внутренней стороны располагались округлые антеридии. У других представителей риниофитовых гаметофиты не описаны.

В порядке риниофитовых прослеживается тенденция к объединению спорангиев вплоть до полного их слияния. Так, у нижнедевонского рода *хедея* (*Hedeia*) в результате многократного дихотомического ветвления спороносных теломов и их укорочения спорангии оказывались сгруппированными в щитковидные пучки. У рода *ярравия* (*Varravia*) еще большее сближение спорангиев приводило к их срастанию между собой и образованию синангиев. Из более поздних, верхнедевонских и нижнекарбоновых растений синангии встречаются у папоротников и голосеменных.

Порядок Тримерофитовые (*Trimerophytales*) представляет собой связующее звено между риниофитовыми и папоротниковидными. Для тримерофитовых характерно было наличие хорошо выраженной главной оси и обильное ответвление боковых осей с образованием многочисленных сближенных между собой коротких веточек. Хорошо сохранился среднедевонский род *Пертика* (*Pertica*) высотой до 3 м (рисунок 4).

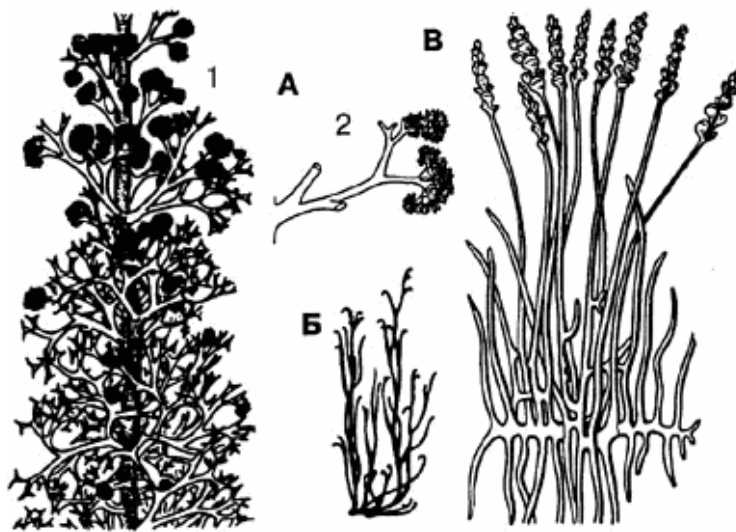


Рисунок 4 – Тримерофитовые и зостерофилловые: А – пертика (*Pertica*): 1 – реконструкция спорофита; 2 – спороносные оси; Б – савдония (*Sawdonia*), реконструкция; В – зостерофиллум (*Zosterophyllum*), реконструкция

Его боковые оси отходили от главной оси по одной, по две и даже по три от одного узла (отсюда и название "тримерофиты"). Спорангии располагались группами на самых конечных веточках, которые многократно дихотомически ветвились. Таким образом, у большинства тримерофитовых происходила дифференциация

системы боковых ветвей на вегетативные и спороносные, которые отличались друг от друга не только морфологически, но и анатомически. Система вегетативных веточек обнаруживала слабую тенденцию к уплощению, т.е. это был первый шаг филогенетического формирования листьев папоротников. Предполагается, что некоторые боковые оси начали преобразовываться в корни.

К классу риниофитовых относится род *тениокрада* (*Taenioocrada*), которая, возможно, вела вторично-водный образ жизни. Она имела плоские дихотомически ветвившиеся теломы, снабженные протостелью. В верхней части теломы несли спорангии, одни из которых занимали верхушечное положение, а другие – боковые. Следовательно, тениокраду можно рассматривать как связующее звено между риниофитовыми и зостерофилловыми.

Для представителей класса зостерофилловые наиболее характерно было боковое положение спорангиев и наличие экзархной ксилемы. Спорангии имели округлую или поперечно вытянутую форму с продольной щелью наверху, по которой происходило вскрывание спорангиев. Наилучшим образом изучены 3 рода. *Госслингия* (*Gosslingia*) имела дихотомически ветвившиеся оси, от которых отходили отростки в виде ризофор селягинелловых. На коротких боковых осях располагались спорангии почковидной формы. На этом основании некоторые палеоботаники выводят плауновидные из зостерофилловых. Интересен род *савдония* (*Sawdonia*), оси которой имели шиповатые выросты эмергенции без пучков. На осях располагались спорангии на очень коротких и толстых ножках (рисунок 4, Б).

Наиболее древний род *зостерофиллюм* (*Zosterophyllum*) известен из нижнего девона. Это были растения высотой 15-17 см, имевшие очень своеобразные теломы (рисунок 4). Их стелющиеся тонкие оси дихотомически ветвились под прямым углом. От них отходили вертикальные спороносные теломы, в верхних частях которых на очень коротких ножках располагались многочисленные (до 60 штук) спорангии в виде колосовидных собраний. У одних видов спорангии располагались спирально, у других - двурядно или однорядно. Таким образом, уже у раннедевонских зостерофилловых наблюдалось разнообразие в расположении спорангиев.

Изучение отдела риниофитов, которое углубленно продолжается учеными разных стран, имеет большое значение для познания эволюционных процессов, протекавших в раннем палеозое. Для первых наземных растений были характерны большой полиморфизм и поливариантность признаков. Для вегетативных осей всех риниофитов характерно было дихотомическое ветвление. Оно могло быть равно- и неравнодихотомическим, оси при дихотомировании расходились под разными углами. При неравной дихотомии главная ось могла только лишь намечаться или резко отличаться от боковых осей по толщине и пространственному положению, составляя опору растению. Боковые веточки у одних видов слабо ветвились (в порядке риниевых), у других они ветвились чрезвычайно обильно (у тримерофитовых).

Морфологическая дифференциация между вегетативными и спороносными осями у одних видов отсутствовала (порядок риниевых), у других была четко выражена (порядок тримерофитовых). Строение проводящего пучка у всех риниофитовых было протостелическим, однако у риниевых ксилема была эндархная, а у зостерофилловых – экзархная.

Для репродуктивных органов многообразие проявлялось в форме спорангиев (округлые, почковидные, продолговатые), в расположении спорангиев на оси (верхушечное, боковое), в их взаимном расположении (одиочные, сгруппированные в щитковидные или колосовидные собрания, свободные и срастающиеся в синангии). Разнообразие в строении спорангиев проявлялось в наличии или отсутствии механизма вскрывания, в развитии или отсутствии колонки. Все отмеченные признаки могли встречаться у риниофитов в разных комбинациях. Этим объясняется большое число синтетических видов, которые объединяли признаки разных таксономических групп (*Nothia*, *Taeniocrada*, *Cooksonia*). Поскольку разнообразные признаки обнаруживались у растений одного геологического возраста, то выявление эволюционных тенденций и установление филогенетических связей между отдельными представителями этой группы оказывается подчас невозможным. Поэтому классификация первых наземных растений носит весьма условный характер. Полиморфизм признаков риниофитовых явился фундаментом для дальнейших разнообразных эволюционных направлений, которые

выразились в формировании независимых друг от друга отделов плауновидных, папоротников, праголосоменных, псилотовидных и, возможно, членистых.

Согласно представлению Циммерманна, тело первых наземных растений состояло из радиально симметричных осей. Их конечные веточки получили название теломов (от греч. telos - конец) (рисунок 5). Теломы ветвились дихотомически во взаимно перпендикулярных плоскостях, образуя объемную систему теломов. По мере ветвления теломы из конечных становились промежуточными, поэтому получили название мезомов. Поскольку все мезомы когда-то были теломами, их иначе называют теломами в широком смысле слова. Отличительной особенностью теломов было наличие проводящих пучков, построенных по типу протостелы. Этим они принципиально отличались от водорослей.

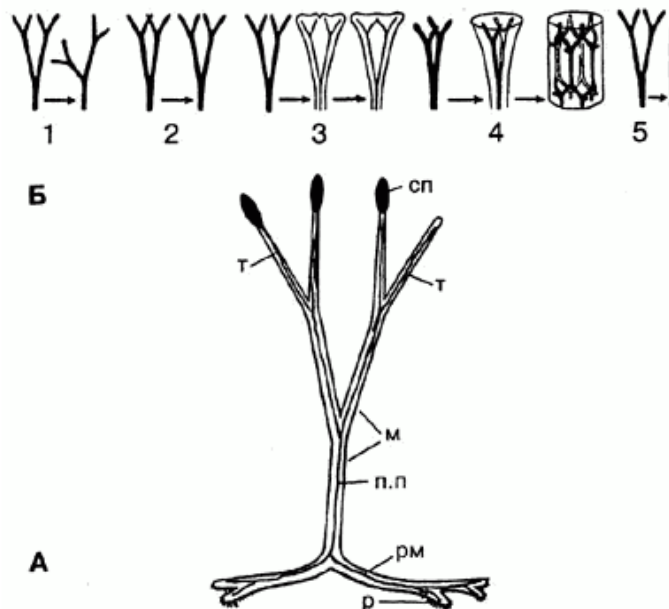


Рисунок 5 – Схемы строения тела первичного высшего растения (А) и элементарные процессы (Б) по Циммерманну: 1 – перевершинивание; 2 – планация; 3 – срастание в одной плоскости; 4 – срастание в разных плоскостях; 5 – редукция; т – телом; м – мезом; рм – ризомоид; р – ризоид; сп – спорангий; п. п – проводящий пучок

Подземные, или стелющиеся, теломы получили название ризомоидов, т.е. корневищеподобных, так как никаких побегов, а следовательно, и корневищ у первых наземных растений еще не было. На ризомоидах располагались ризоиды. Вертикальные теломы либо оставались стерильными – вегетативными, либо

заканчивались спорангиями. Совокупности теломов и мезомов нескольких порядков ветвления называются синтеломами; они могли быть вегетативными, спороносными и смешанными, т.е. состоящими из вегетативных и спороносных теломов. В ходе эволюции теломы претерпели ряд существенных изменений и в итоге превратились в основные органы высших растений – стебли, листья, корни, спорофиллы. Поэтому нельзя проводить гомологию между теломами и органами современных высших растений. Существует понятие временной границы теломов – нижней и верхней; у водорослей теломов еще не было, а когда теломы превратились в производные органы, они уже перестали существовать как таковые. Превращение теломов в более сложные органы могло осуществляться в результате ряда процессов, протекавших независимо друг от друга. Важнейшие из них – перевершинивание, планация, срастание, редукция. Перевершинивание происходило в результате неравной дихотомии, что хорошо прослеживается у риниофитовых. В итоге формировались главная ось и система боковых ветвей; это явилось предпосылкой для создания крупных форм растений. Под планацией понимается расположение теломов в одной плоскости. Этот процесс явился важнейшим этапом в ходе формирования листьев папоротников, членистых, праголосоменных растений. Срастание теломов как конечный результат филогенетического процесса мог распространяться на теломы, расположенные как в одной, так и в нескольких плоскостях. Если срастание сочеталось с планацией, то формировались крупные рассеченные листья с системой разветвленных жилок. Срастание теломов, расположенных в разных плоскостях, приводило к образованию стеблей со стелой сложной конфигурации (например, актиностела у астероксилон). Под редукцией понимается уменьшение числа порядков ветвления, что приводило к упрощенному строению органа. Так, простая листовая пластинка хвощей в ходе эволюции возникла из системы многократно ветвившихся теломов, которые подвергались редукции. Принципиально важным положением теломной теории является положение о том, что возникновение вегетативных листьев и спорофиллов происходило одновременно и независимо друг от друга, и дальнейшее их развитие шло параллельными путями. Следовательно, формирование

вегетативных и спороносных побегов происходило также независимо друг от друга.

Анализ палеоботанического материала и ход развития современных примитивных растений показывают, что если не у всех, то у большинства высших растений ход становления вегетативных и спороносных органов согласуется с основными положениями теломной теории.

3 Подкласс арециды (arecidae). Порядок Пальмоцветные. Семейство пальмы (Palmae, или Arecaceae)

Деревья, иногда лианы с неветвящимися стволами, без вторичного утолщения и кроной пальчато- или перисто-рассеченных листьев. Цветки мелкие, обоеполые, правильные, в простых или сложных, нередко очень крупных соцветиях, сидячие или, часто, погруженные в мясистые оси. Околоцветник простой, 3-членный, в 2 кругах, иногда спиральный, отдельно или несколько сrostнолистный. Тычинок 6 в 2 кругах, нередко 9 и более. Тычиночные нити свободные или при основании сросшиеся в кольцо или трубку. Завязь верхняя, 1-3-гнездная с 1 анатропным семязачатком с 2 интегументами. Столбик. Плацентация центрально-угловая. Плод - ягода или костянка. Семена крупные, с эндоспермом, часто тесно сросшиеся с эндокарпием.

235 родов и около 3400 видов в тропиках и субтропиках, особенно Азии и Америки.

Представление о тропиках справедливо связывается с пальмами. Ими часто определяются тропические ландшафты. Говорят даже о "пальмовом поясе", имея в виду зону возделывания кокоса, между 20° широты к северу и югу от экватора. Эти широты приблизительно отграничивают тропики от субтропиков. Особенно богаты пальмами дождевые леса на аллювиальных почвах таких крупных рек, как Амазонка и Ориноко. Но пальм много и в саваннах, и в горных субтропических лесах, где они могут достигать границы заморозков. Единственный европейский вид *хамеропс низкий* (*Chamaerops humilis*), обитающий на юге Испании и Италии, выдерживает даже температуру в -7 °С. Географическое распространение пальм вообще замечательно. В Америке известно 92 рода и 1140 видов. В австралийско-азиатском пространстве видов лишь несколько больше – 1150, но родов 167, что объясняется высоким количеством родов, эндемичных для отдельных островов. Зато Африка обладает всего 50 видами из 15 родов.

Для многих пальм характерны высокие колоннообразные стволы высотой до 20-30 м, но обладающие на всем протяжении одной и той же толщиной, а иногда ствол в верхней части даже толще, чем у основания за счет остающихся черешков листьев.

Вторичное утолщение у пальм, как практически у всех однодольных, отсутствует, однако первичное утолщение протекает весьма интенсивно. Ниже точки роста образуется большое количество быстро делящихся клеток и закладывается довольно много неправильно расположенных сосудистых пучков с мощными склеренхимными обкладками. По мере роста пальмы первичное утолщение может прогрессировать, а затем вновь затухать. Это приводит у некоторых видов к вздутию ствола в средней части (напоминающего удава, заглотившего крупную добычу).

Стволы пальм не ветвятся, за исключением рода *хифене* (*Hurphaene*), у которого предполагается настоящее дихотомическое ветвление. Наряду с высокоствольными видами существует много короткоствольных и почти бесстебельных видов, у которых розетка листьев выходит как бы из-под земли. Очень своеобразны лазающие так называемые "ротанговые" пальмы рода *каламус* (*Calamus*), обитающие в тропиках Старого Света. У ротангов сравнительно тонкие гибкие стволы усажены крепкими загнутыми колючками. Перистые листья в явно очередном расположении (не типично для пальм!), имеют несколько пар боковых сегментов, а также густо усеянный колючками рахис, которым и представлена верхняя часть листа. Длина стволов ротангов достигает 100-200 м.

Листья пальм двух основных типов. Исходным является перистый тип. Перисто-рассеченные листья пальм достигают максимальных для листьев размеров в 10 м и более, но обычные размеры – 3-5 м. Опадающий с шумом лист такой пальмы может серьезно ушибить. Пальчато-рассеченный лист в филогенетическом отношении вторичен и возник в результате затормаживания роста рахиса. Сегменты пальчатого листа в большей или меньшей степени сросшиеся при основании. Стволы многих пальм (и еще чаще черешки листьев) бывают сильноколючие.

Интересна проблема гербаризации пальм. Конечно, можно собрать для гербария цветки, часто плоды или части соцветий. А как быть с листьями, соцветием в целом виде или со стволом? Здесь гербарий в значительной степени заменяется зарисовкой, сопровождающейся необходимыми количественными измерениями, например ширины черешка, числа сегментов и др.

Соцветия многих видов часто интенсивно ветвятся и достигают значительных размеров, иногда до 1,5 м и более. Оси их нередко бывают утолщены и ярко окрашены. Удивительно, что всегда

мелкие цветки пальм образуют иногда такие крупные плоды, как у кокоса (*Cocos nucifera*) или сейшельской пальмы (*Lodoicea maldivica*). Плоды последней – самые крупные среди древесных растений, а семена вообще самые крупные. Так что и в этих отношениях пальмы выступают как рекордсмены.

Значение пальм в жизни населения тропических стран трудно переоценить. Пальчато-рассеченные листья многих видов – обычный материал, идущий на крыши так называемых пальмовых хижин. Из стволов саговой пальмы (*Metroxylon*) добывают крахмал, содержащийся в паренхимных клетках и идущий для изготовления настоящего саго. Одно из важнейших в мировом масштабе масличных растений – несомненно, *масличная пальма* (*Elaeis guineensis*). Жиры в исключительно высокой концентрации откладываются у этой пальмы не в эндосперме, а в перикарпии, так что они не могут использоваться проростком, но, несомненно, привлекают животных, распространяющих плоды. Эта перистая пальма африканского происхождения возделывается во многих районах тропиков. В биологическом отношении она интересна тем, что обладает раздельнополыми соцветиями, распускающимися неодновременно. В мужских соцветиях насчитывают до 140 000 цветков, в женских – не более 5000. Встречаются и чисто двудомные сорта.

Пальмы – несомненно, древнее семейство, что подтверждает и палеоботаника. Большинство ученых считают, что пальмы имеют общее происхождение с лилейными. Однако кроме некоторых общих признаков, характерных для однодольных, пальмы, по крайней мере с современными лилейными, имеют мало общего. Важные особенности пальм, как и следующего семейства, – тенденция к агрегации цветков в сложные соцветия и полное отсутствие коробочек. Во всяком случае, положение пальм в системе достаточно обособленное.

4 Переход от энтомофилии к анемофилии. Порядок Коммелиноцветные (Commelinales)

Многолетние или однолетние травы, иногда несколько суккулентные, с очередными или двурядными, отчасти розеточными яйцевидными или ланцетными листьями, с замкнутыми влагалищами. Цветки обоеполые, правильные, иногда несколько зигоморфные, в завитках, собранных в сложные тирсоидные соцветия. Околоцветник двойной. Чашечка раздельнолистная, из 3 чашелистиков. Венчик из 3 фиолетовых, синих или белых лепестков, свободных или при основании сросшихся. Тычинок 6, в 2 кругах, часто - меньшее число, поскольку они частично абортивированы или превращены в стаминодии (рисунок 6).

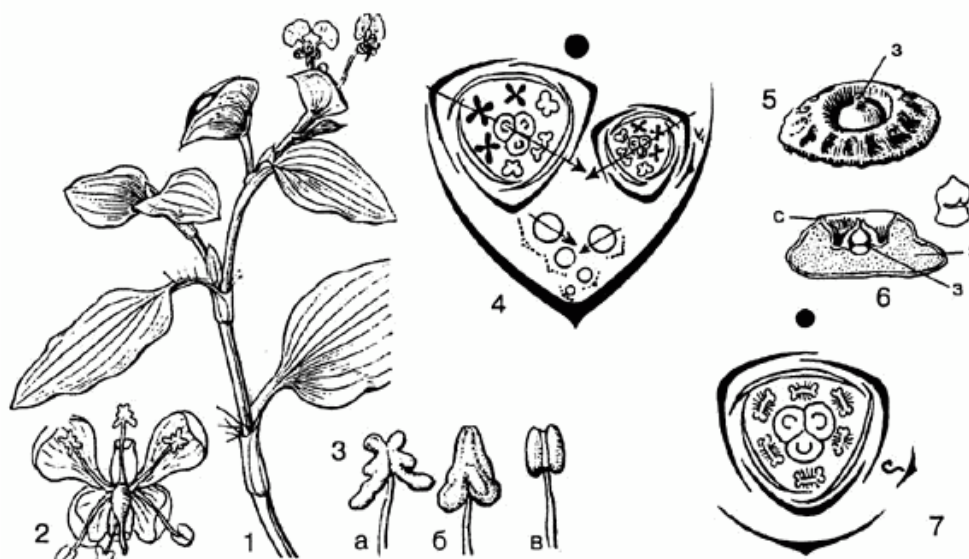


Рисунок 6 – Коммелиновые. Коммелина обыкновенная (*Commelina communis*): 1 – верхняя часть цветущего растения. Коммелина бенгальская (*Commelina benghalensis*): 2 – цветок; 3 – стаминодии (а), срединные (б) и боковые (в) тычинки. Коммелина небесно-голубая (*Commelina coelestis*): 4 – диаграмма цветка. Традесканция (*Tradescantia virginiana*): 5 – семя; 6 – оно же в продольном разрезе (с – эмбриостега; з – зародыш; э – эндосперм); 7 – диаграмма цветка

Связник обычно расширен, пыльники в одном и том же цветке часто различной формы. Завязь верхняя, 3-гнездная с различным числом ортотропных или анатропных семязачатков с 2 интегументами. Столбик с головчатый или 3-раздельным рыльцем.

Плацентация центрально-угловая. Плод – немногосемянная коробочка, вскрывающаяся по гнездам или, реже, плоды невскрывающиеся. Семена с эндоспермом. Зародыш заметно отшнурован от эндосперма и прикрыт особым образованием – эмбриостегай.

Около 40 родов и 600 видов в тропиках и субтропиках, особенно Америки и Африки, очень немногие в умеренно теплых районах.

Коммелиновые населяют как влажные, так и относительно сухие местообитания, нередко образуя сплошной травяной покров на лесных полянках и опушках. Они предпочитают каменистый субстрат, нередко обильно развиваются на крупных глыбах камней и скалах. Некоторые виды – сорняки.

Одна из замечательных особенностей коммелиновых – так называемая гетерантерия, т.е. пыльники часто различны по форме и размерам в одном и том же цветке. Не всегда легко, к тому же, различить тычинку и стаминодию, поэтому часто трудно установить истинное число тычинок. В целом же, андроцей в этом семействе достаточно многообразен.

Многие представители семейства в основном из-за красивых, часто пестро окрашенных листьев охотно разводятся в оранжереях. Очень популярна как комнатное растение *традесканция виргинская* (*Tradescantia virginiana*). Она давно используется и как классический объект на лабораторных занятиях по анатомии растений. В волосках тычиночных нитей традесканции удобно наблюдать движение цитоплазмы. Родственные связи коммелиновых (вместе с примыкающими к ним мелкими семействами) не очень ясны. Некоторые ученые сближают их с лилейными, однако у них никогда не возникают септальные нектарники. Околоцветник коммелиновых напоминает частуховые, но их андроцей и гинецей значительно более подвинуты. Часто рассматривают коммелиновые в филогенетическом плане как мост между насекомоопыляемыми однодольными типа лилейных и ветроопыляемыми. При этом указывают на сходство в семенах коммелиновых и злаков (зародыш располагается сбоку от мучнистого эндосперма). Все эти соображения, однако, аргументированы явно недостаточно.

Литература

- 1 Тимонин, А.К. Ботаника: в 4 т. Т. 3: Высшие растения / А.К. Тимонин - М: Академия, 2007. - 352 с.
- 2 Зитте, П. Ботаника: В 4 т. Т. 3. Эволюция и систематика / П. Зитте, Э.В. Вайлер, Й.В. Кадерайт. - М: Академия, 2007. - 576 с.
- 3 Миркин, Б.М. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.А. Мулдашев. - М.: Логос, 2002. - 256 с.
- 4 Рейвн, П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. - М.: Мир, 1990. - Т. 1 -2.
- 5 Хржановский, В.Г. Ботаника / В.Г. Хржановский, С.Ф. Пономаренко. - М., 1988. - 383 с.
- 6 Андреева, И.И. Ботаника / И.И. Андреева, С.С. Родман. - М., 2002. - 488 с.
- 7 Еленевский А.Г. Ботаника: Систематика высших, или наземных, растений / А.Г. Еленевский, М.П. Соловьева, В.Н. Тихомиров. - М., 2001. - 432 с.
- 8 Суворов, В.В. Ботаника с основами геоботаники / В.В. Суворов, И.Н. Воронова. - Л., 1979. - 560 с.
- 9 Генкель, П.А. Ботаника / П.А. Генкель, Л.В. Кудряшов. - М., 1964. - 695 с.
- 10 Тихомиров, Ф.К. Ботаника / Ф.К. Тихомиров. - М., 1978. - 439 с.
- 11 Яковлев, Г.П. Ботаника / Г.П. Яковлев, В.А. Челомбитько, В.И. Дорофеев. - С.-Пб., 2008. - 687 с.

Для заметок

Для заметок

Учебное издание

**ДАЙНЕКО Николай Михайлович
ЖАДЬКО Светлана Владимировна**

БОТАНИКА : СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Методические рекомендации по выполнению
управляемой самостоятельной работы студентов
биологического факультета
специальности 1-31 01 01 02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 12.10.2016.

Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,5. Усл. краск.-отт. 2,5. Уч.-изд. л. 2,33.

Тираж 15 экз. Заказ № 0071.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр
издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года
14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40
Тел.: (0462)972-664