

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

**«ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ И ОБЩАЯ СТРАТИГРАФИЯ»
ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ**

Учебное пособие

Методические указания к выполнению практических работ по дисциплине "Основы палеонтологии и общая стратиграфия" для студентов специальности 130101. 65 «Прикладная геология», специализация - «Геологическая съемка, поиски и разведка твердых полезных ископаемых»

Благовещенск
Издательство АмГУ
2014 г.

БК 26.823я73
К 33

*Печатается по решению
редакционно-издательского совета
Амурского государственного
университета*

Разработано в рамках реализации гранта «Подготовка высококвалифицированных кадров в сфере горно-металлургического кластера Амурской области» по заказу предприятия-партнера ЗАО УК «Петропавловск»

Рецензенты:

А.Е.Казанцев, главный геолог ООО НППФ «Регис»

В.М. Старченко, докт.-р биолог. наук ботанический сад ДВО РАН

Т.В. Кезина - составитель

«Основы палеонтологии и общая стратиграфия». Царство растения: Учебное пособие по дисциплине / Методические указания к выполнению практических работ для студентов специальности 130101. 65 «Прикладная геология», специализация - «Геологическая съемка, поиски и разведка твердых полезных ископаемых» / Т.В.Кезина. – Благовещенск: Изд-во АмГУ, 2014. – 143 с.

Учебное пособие предназначено для подготовки специалистов по специальности 130101.65 «Прикладная геология», специализация «Геологическая съемка, поиски и разведка твердых полезных ископаемых». В учебном пособии рассмотрены темы по дисциплине «Основы палеонтологии и общая стратиграфия», раздел - «Царство растения» с заданиями для выполнения лабораторных и практических работ.

Учебное пособие составлено в соответствии с требованиями Федерального Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования по специальности 130101.65 Прикладная геология, специализация «Геологическая съемка, поиски и разведка твердых полезных ископаемых»

Пособие предназначено для студентов кафедры геологии и природопользования инженерно-физического факультета АмГУ.

В авторской редакции

БК 26.823я73

©Амурский государственный университет, 2014

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Введение	8
Тема 1. Строение растительной клетки	11
Тема 2. Низшие растения	14
2.1 Тип водоросли (<i>Algae</i>)	15
Сине-зеленые водоросли (<i>Cyanophyta</i>)	16
Красные водоросли (<i>Rhodophyta</i>)	25
Золотистые водоросли (<i>Chrysophyta</i>)	28
Отдел Chrysophyta	32
Диатомовые водоросли (<i>Bacillariophyceae</i>)	32
Желто-зеленые водоросли (<i>Xanthophyta</i>)	35
Пирофитовые водоросли (<i>Pyrrophyta</i>)	39
Бурые водоросли (<i>Phaeophyta</i>)	41
Харовые водоросли (<i>Pyrrophyta</i>).	43
Эвгленовые водоросли (<i>Euglenophyta</i>)	46
Зеленые водоросли (<i>Chlorophyta</i>)	49
Ископаемые остатки водорослей	52
Тема 3. Высшие растения	55
3.1. Тип псилофитовые Psilophytales	55
3.2. Тип моховидные (Bryophyta)	60
3.3. Тип плауновидные (Lycopsida)	62
Порядок лепидодендроновые	65
Порядок каламитовые	68
3.4. Тип псилотовые (<i>Psilotopsida</i>)	71
3.5. Тип членистостебельные (Arthrophyta)	74
Порядок хвощевые	76
3.6. Тип папоротниковидные (Polypodiophyta)	79
Класс голосеменные	87
Класс Саговниковые (Cycadopsida)	89
Класс Гинкговые (Ginkgoopsida)	90
Класс Гнетовые (Gnetopsida)	93
Монотипный род Вельвичия	95
Род Гнетум (<i>Gnetum</i>)	96
Род Хвойник (<i>Ephedra</i>)	96
Семейство Саговниковые (<i>Cycadaceae</i>)	97
Отдел Хвойные (<i>Pinophyta</i> или <i>Coniferae</i>)	99
Порядок беннетитовые (Bennettitales)	107
Кордаитовые (порядок Cordaitales)	108
Класс покрытосеменные (<i>Magnoliophyta</i>, или <i>Angiospermae</i>)	110
Ископаемые растения	123
Роль растений в развитии жизни на Земле	134

ПРЕДИСЛОВИЕ

Палеонтология - это биологическая наука, изучающая жизнь прошедших геологических эпох. Отрасль палеонтологии, занимающаяся изучением вымерших растений называется палеоботаника.

Ископаемые растения в виде остатков и отпечатков, сохранившихся в горных породах позволяют судить о древних ландшафтах нашей планеты.

Палеоботаника - это раздел палеонтологии, изучающий развитие растений на протяжении геологической истории Земли. Существование палеоботаники в качестве оформленного научного направления началось примерно с 1828 года, когда был опубликован труд А.Броньяра "Введение в историю ископаемых растений", представлявший собой первую попытку поместить ископаемые формы в одну классификационную схему с современными. Ископаемые растения в виде остатков или отпечатков, сохранившихся в горных породах, позволяют судить о древних ландшафтах нашей планеты. Эти ископаемые находят в отложениях многих типов, но наиболее многочисленны они в песчаниках и сланцах пресноводного происхождения. Целых растительных организмов в них практически никогда не встречается; поэтому наши знания о древней флоре основаны главным образом на их фрагментах, в большей или меньшей степени измененных в результате гниения, а также разрушительного действия воды и давления. Лучше всего обычно сохраняются одревесневшие ткани, кусочки коры, жесткие листья, семена, шишки, кутинизированные оболочки спор и пыльцевых зерен.

Остатки цветков и мягких плодов среди ископаемых редки. Однако иногда все же сохраняются не только эти нежные структуры, но даже - в наиболее благоприятных условиях консервации - отпечатки протоплазматического содержимого клеток. В горных породах часто совместно представлены отделенные и частично сохранившиеся органы многих видов растений, и одна из наиболее трудных задач, стоящих перед палеоботаником, состоит в том, чтобы рассортировать эти фрагменты по таксономической принадлежности. Наибольшее количество остатков относится к растениям, жившим возле воды, поэтому лучше всего известна нам флора древних болот. Ископаемые растения.

Дисциплина «Основы палеонтологии и общая стратиграфия» входит в цикл профессиональных дисциплин СЗ, базовая часть СЗ.Б.10 по специальности 130101.65 Прикладная геология, специализация - «Геологическая съемка, поиски и разведка твердых полезных ископаемых» и позволяет дать студенту целостное представление о строении органического Мира Земли, об образе жизни всех групп организмов, времени их существования и эволюционном пути их развития на протяжении истории развития жизни на Земле.

Руководство к практическим работам предназначено для студентов 2 курса кафедры ГиП и поможет студентам ознакомиться на практических занятиях с ископаемыми и современными представителями царства растений; научиться определять их ископаемые остатки в отложениях; изучить основные стратиграфические принципы развития органического мира и принципы стратиграфии; изучить стратиграфические методы, применяемые в геологии и палеонтологии; познакомиться с методикой полевых и камеральных биостратиграфических исследований.

Цели освоения дисциплины (модуля). Курс «Основы палеонтологии, общая стратиграфия» должен дать студенту целостное представление о строении органического Мира Земли, об образе жизни всех групп организмов, времени их существования и эволюционном пути их развития на протяжении истории развития жизни на Земле.

Задачи дисциплины: изучить образ жизни и условия существования современных и вымерших организмов; закономерности захоронения; общая характеристика типов, классов, семейств, родов беспозвоночных, позвоночных, растений (признаки, образ жизни, геологическое значение); эволюция органического мира; время в геологии; принципы стратиграфии; типы стратиграфических шкал; стратиграфический кодекс; стратиграфические подразделения; стратиграфические методы, их сущность, значение и возможности применения; организация стратиграфических исследований.

В результате освоения дисциплины студент должен демонстрировать следующие результаты обучения:

Знать: теории происхождения и эволюции органического Мира Земли; геохронологическую и стратиграфическую шкалу; формы животного и растительного мира.

Уметь: ориентироваться в геологическом времени; определять ископаемые организмы, их значение, как руководящих форм; составлять стратиграфические колонки, литограммы и ритмограммы; проводить с помощью различных методов корреляцию разрезов; строить сводные стратиграфические колонки; составлять местные и региональные стратиграфические схемы и определять их возраст в рамках общей шкалы.

Владеть: навыками полевых и камеральных палеонтологических и стратиграфических исследований и возможностями их применения на практике.

Общая трудоемкость дисциплины «Основы палеонтологии, общая стратиграфия» составляет 180 часов (5 зет). Дисциплина рассчитана на 2 семестра. Для успешного освоения дисциплины среди аудиторных занятий 34 часа отводится на лекции, 32 часа - на выполнение практических работ, 18 часов - для выполнения лабораторных работ. На самостоятельную работу студентов отводится 60 часов. В учебную программу дисциплины

также включены выполнение курсовой работы и контрольной работы. В 3 семестре курса студенты сдают зачет, а в 4- экзамен.

Задачи профессиональной деятельности выпускника. Специалист по направлению подготовки (специальности) 130101 "Прикладная геология" в рамках производственно-технологической деятельности будет применять свои знания, полученные по дисциплине «Основы палеонтологии и общая стратиграфия» при изучении ископаемых органических остатков имеющих важное значение для выяснения эволюции органического мира и определения возраста изучаемых отложений, а также проведения полевых и камеральных биостратиграфических исследований.

В рамках проектной деятельности специалист должен уметь планировать изучение биостратиграфически важных объектов имеющихся на картируемой территории (точек с фауной и флорой) и проведение полевых и камеральных работ по изучению собранных коллекций.

В рамках научно-исследовательской деятельности специалист сможет ставить задачи и проводить научно-исследовательские работы по изучению отдельных групп фауны и флоры, применять полученные результаты для определения возраста отложений, восстановления палеогеографической ситуации фациальных условий осадконакопления, а также составлять разделы отчетов, обзоров и публикаций по научно-исследовательской работе в составе творческих коллективов и самостоятельно.

В рамках организационно-управленческой деятельности специалист сможет проводить самостоятельно и в составе творческого коллектива любые виды биостратиграфических исследований, а также руководить работами по сбору, оформлению и изучению коллекций органических остатков.

Настоящее пособие рассчитано на выработку у студентов навыков работы с ископаемым материалом, повышение активности и самостоятельности студентов при подготовке и выполнении практических работ.

Требования, предъявляемые к студентам на практических занятиях

К началу занятий каждый студент обязан приготовить: тетрадь для выполнения практических работ, простые карандаши, ластик и ознакомиться по учебному пособию с заданием данной практической работы и порядком ее выполнения.

Необходимые пособия и методические указания для практических работ выдаются преподавателем. По окончании занятий студент обязан убрать своё рабочее место и вернуть полученные материалы.

Требования к зарисовкам и работе с биноклями

Особое внимание на практических занятиях по дисциплине уделяется работе с биологическим материалом (современным и ископаемым). Они дают наглядное представление о связи древних и ископаемых растений и позволяют приобрести навыки практической работы с палеоботаническими объектами.

Зарисовки выполняются на листах белой бумаги формата А4 или в тетради для выполнения практических работ. Все работы выполняются простыми карандашами различной жесткости. Изображения должны быть чёткими, контурными. У каждого рисунка указывается название. Все подписи к рисункам и схемам делаются простым карандашом. Надписи должны быть полными, без сокращений.

При работе с биноклем необходимо соблюдать меры по технике безопасности и аккуратности обращения с оптическим устройством. При изучении макроостатков растений наблюдения проводятся при верхнем свете, микроостатков, помещенных на предметные стекла - при нижнем свете (споры и пыльца, диатомовые).

Требования к семинарским занятиям

На семинарском занятии студенты должны показать глубокие знания изучаемого материала, свободно ориентироваться в формах рельефа и процессах их формирующих.

Студенты, пропустившие практические занятия по теме семинарского занятия должны его отработать. В противном случае они не допускаются к семинарскому занятию.

Допуск к зачету

Допуск к зачету получают студенты, полностью выполнившие учебный план практических занятий по дисциплине, сдавших словарь специальных терминов. Для этого до начала зачетной недели преподавателю должны быть сданы все практические работы и получена отметка об их выполнении.

Требования к зачету

На зачете студент должен показать знание теории происхождения и эволюции органического Мира Земли, умение определять остатки ископаемых организмов, знать их значение, как руководящих форм, уметь составлять стратиграфические колонки, знать геохронологическую и стратиграфическую шкалу; формы животного и растительного мира.

Отработка занятий

Студент, пропустивший занятие, обязан его отработать. Перед отработкой со студентом проводится беседа по теоретическому материалу, вошедшему в отрабатываемое занятие. Об

отработке занятий делается соответствующая запись в журнале на кафедре; рисунки подписываются преподавателем. Отработка занятий проводится по расписанию.

ВВЕДЕНИЕ

Растения (лат. *Plantae*, или *Vegetabilia*) - биологическое царство, одна из основных групп многоклеточных организмов, включающая в себя в том числе мхи, папоротники, хвощи, плауны, голосеменные и цветковые растения. Нередко к растениям относят также все водоросли или некоторые их группы. Растения (в первую очередь, цветковые) представлены многочисленными жизненными формами - среди них есть деревья, кустарники, травы и др.

На вопрос, что называть растением, нет однозначного ответа. Первым на этот вопрос попытался ответить древнегреческий философ и учёный Аристотель, поместив растения в промежуточное состояние между неодушевлёнными предметами и животными. Он определил растения как живые организмы, которые не способны самостоятельно передвигаться (в противоположность животным). Позднее были открыты бактерии и археи, которые никак не подпадали под общепринятое понятие растений.

Растения - продуценты. Они производят органические вещества с помощью углекислого газа и энергии солнца в процессе фотосинтеза. Грибы и большая часть бактерий в последнее время относятся к отдельным царствам. Раньше грибы и бактерии считались растениями.

Цианобактерии, или сине-зелёные водоросли, для которых, как и для большинства растений свойственен фотосинтез, согласно современным классификациям также не относятся к растениям (цианобактерии включены в царство Бактерии в ранге отдела).

Другие признаки растений - неподвижность, постоянный рост, чередование поколений и др. - не являются уникальными, но в целом позволяют отличить растения от других групп организмов.

Судя по палеонтологическим находкам, разделение живых существ на царства произошло более 3 млрд. лет назад. Первыми автотрофными организмами стали фотосинтезирующие бактерии (сейчас они представлены пурпурными и зелёными бактериями, цианобактериями). В частности, в мезоархее (2800-3200 млн. лет назад) уже существовали цианобактериальные маты.

Единой, отвечающей на все вопросы, теории происхождения эукариотических фотоавтотрофных организмов (растений) пока нет. Одна из них (теория симбиогенеза) предполагает возникновение эукариотических фототрофов как переход эукариотической гетеротрофной амёбовидной клетки к фототрофному типу питания через симбиоз с фотосинтезирующей бактерией, которая впоследствии превратилась в хлоропласт. Согласно

этой теории, таким же образом возникают и митохондрии из аэробных бактерий. Так появляются водоросли - первые настоящие растения. В протерозойскую эру широко развиваются одноклеточные и колониальные сине-зелёные водоросли, появляются красные и зелёные водоросли.

В конце Силура (405-440 млн. лет назад) на Земле происходят интенсивные горообразовательные процессы, приведшие к возникновению Скандинавских гор, гор Тянь-Шань, Саян, а также к обмелению и исчезновению многих морей. В результате, некоторые водоросли (сходные с современными харовыми водорослями) выходят на сушу, и заселяют литорали и сублиторали, что стало возможным благодаря деятельности бактерий и цианобактерий, образовавших на поверхности суши почвенный субстрат. Так возникают первые высшие растения - риниофиты. Особенность риниофитов заключается в появлении тканей и их дифференцировки на покровные, механические, проводящие и фотосинтезирующие. Это было спровоцировано резким отличием воздушной среды от водной. В частности: - повышенной солнечной радиацией, для защиты от которой у первых наземных растений должен был выделяться и откладываться на поверхности кутина, что и было первым этапом формирования покровных тканей (эпидермы);

- откладывание кутина делает невозможным поглощение влаги всей площадью (как у водорослей), что приводит к изменению функции ризоидов, которые теперь не только прикрепляют организм к субстрату, но и поглощают из него воду;

- разделение на подземную и надземную части спровоцировало необходимость доставки минеральных веществ, воды и продуктов фотосинтеза по всему организму реализованную появившимися проводящими тканями - ксилемой и флоэмой;

- отсутствие выталкивающей силы воды и соответственно невозможность плавать, в ходе конкуренции видов за солнечный свет, привело к появлению механических тканей с целью «приподняться» над соседями, ещё одним фактором было улучшенное освещение активизировавшее процесс фотосинтеза и приведшее к избытку углерода, что и позволило образоваться механическим тканям. В ходе всех вышеперечисленных ароморфозов фотосинтезирующие клетки выделяются в отдельную ткань.

Древнейшее известное наземное растение - куксония. Куксония обнаружена в 1937 г. в силурийских песчаниках Шотландии (возраст порядка 415 млн. лет). Дальнейшая эволюция высших растений разделилась на две линии: гаметофитную (моховидные) и спорофитную (сосудистые растения). Первые голосеменные растения появляются в начале Мезозоя (примерно 220 млн лет назад). Первые покрытосеменные (цветковые) возникают в конце юрского периода.

По состоянию на начало 2010 года, по данным Международного союза охраны природы (IUCN), описано около 320 тысяч видов современных растений, из них около 280 тысяч видов цветковых, 1 тысяча видов голосеменных, около 16 тысяч мохообразных, около 12 тысяч видов высших споровых растений (Плауновидные, Папоротникообразные, Хвощевидные). Однако, это число увеличивается, так как постоянно открываются новые виды.

Видовое разнообразие современных растений можно представить следующим образом:

Зелёные водоросли (Chlorophyta) 13 000 - 20 000 [5]

Харовые водоросли (Charophyta) 4000-6000 [6]

Мохообразные Печёночные мхи (Marchantiophyta) 6000-8000 [7]

Антоцеротовые мхи (Anthocerotophyta) 100-200 [8]

Моховидные (Bryophyta) 10 000 [9]

Высшие споровые растения. Плауновидные (Lycopodiophyta) 1200 [10]

Папоротникообразные (Pteridophyta) 11 000 [10]

Хвощевидные (Equisetophyta) 15 [11]

Семенные растения Саговниковидные (Cycadophyta) 160 [12]

Гинкговидные (Ginkgophyta) 1 [13]

Хвойные (Pinophyta) 630 [10]

Гнетовидные (Gnetophyta) 70 [10]

Цветковые растения (Magnoliophyta) 281 821 [4]

Некоторые растения имеют очень сложное строение, но некоторые представлены одноклеточными организмами. Например: хлорелла, хламидомонада и т.д.

Литература по теме:

1. Шипунов А. Б. Растения // Биология: Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. — М.: БРЭ, 2004. - 990 с.

2. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. — Л.: Наука, 1970. — 145 с.

3. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. — М.-Л.: Наука, 1966. — 611 с.

4. Недолужко В.А. Древесные растения: проблема эволюции жизненных форм. — Владивосток: Дальнаука, 1997. — 120 с.

5. Основы палеонтологии. Водоросли—Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. — М.: Изд. АН СССР, 1963. — 698 с.

6. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.

7. Интернет ресурс: <http://www.help-rus-student.ru/text/30/648.htm>

ТЕМА 1. СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Долгое время считали, что клетка - это масса цитоплазмы, которая окружена клеточной оболочкой и содержит ядро. Такое представление просуществовало до появления электронных микроскопов и усовершенствования методов микроскопического исследования. Разрешающая способность электронного микроскопа составляет около 0,1-1 нм. Рассмотрение с помощью электронного микроскопа показало, что клетка обладает чрезвычайно сложной структурной организацией и представляет собой систему, дифференцированную на отдельные органеллы.

В растительной клетке следует различать клеточную оболочку и содержимое (рис. 1). Основные жизненные свойства присущи именно содержимому клетки - протопласту.

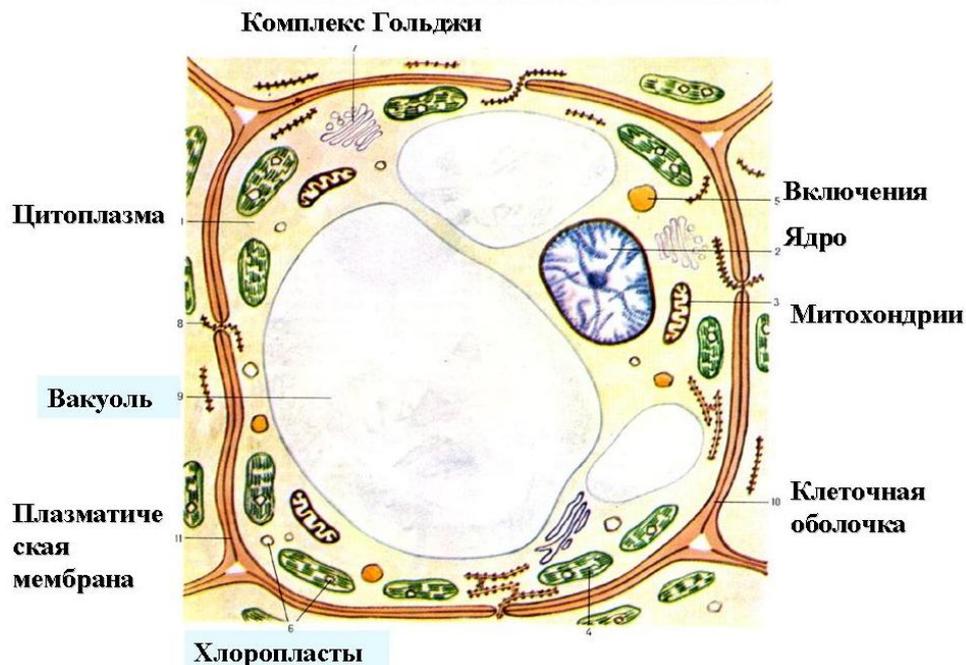


Рис. 1 . Строение растительной клетки

Для взрослой растительной клетки характерно наличие вакуоли - полости, заполненной клеточным соком. Протопласт состоит из ядра, цитоплазмы и включенных в нее крупных органелл, видимых в световой микроскоп: пластид, митохондрий. В свою очередь цитоплазма представляет собой сложную систему с многочисленными мембранными

структурами, такими, как аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, лизосомы, и немембранными структурами-микротрубочки, рибосомы и др. Все указанные органеллы погружены в матрикс цитоплазмы - гиалоплазму, или основную плазму. Каждая из органелл имеет свою структуру и ультраструктуру. Под ультраструктурой понимается расположение в пространстве отдельных молекул, составляющих данную органеллу. Даже с помощью электронного микроскопа далеко не всегда можно увидеть ультраструктуру более мелких органелл (рибосом). По мере развития науки открываются все новые структурные образования, находящиеся в цитоплазме, и в этой связи наши современные представления о ней ни в коей мере не являются окончательными. Размеры клеток и отдельных органелл приблизительно следующие: клетка 10 мкм, ядро 5-30 мкм, хлоропласт 2-6 мкм, митохондрии 0,5-5 мкм, рибосомы 25 нм.

Практическое занятие № 1. Сравнительный анализ растительной и животной клетки

Цель: Изучить строение растительной и животной клетки.

Задачи: Выявить различия в строении растительной и животной клетке.

Задание 1. Сравнение растительной и животной клетки.

Порядок выполнения работы. Рассмотрите строение растительной клетки по выдаваемым учебным пособиям. Изучите ее строение и запишите основные органеллы растительной клетки. Рассмотрите увеличенные изображения органелл. Выясните, какую функцию они выполняют.

Рассмотрите строение животной клетки. Изучите ее строение и запишите основные органеллы животной клетки.

Проведите сравнительный анализ растительной и животной клетки. Данные занесите в таблицу 1.

Таблица 1

Растительная клетка	Животная клетка
Черты различия	
1	
2	
3	
Черты сходства	
1	

Контрольные вопросы:

1. Какие органеллы включает растительная клетка?
2. Каковы функции ядра, цитоплазмы, митохондрий, плазмолемм?
3. Чем отличается растительная клетка от животной?

4. Что изучает наука цитология?
5. От чего зависит число митохондрий в клетке?

Тест для самопроверки:

1. Элементарная единица жизни на Земле.
 - белок
 - клетка
 - аминокислота
2. Внутреннее полужидкое содержимое клетки.
 - лейкоплазма
 - хлороплазма
 - цитоплазма
3. Плотное образование внутри клетки.
 - клеточный центр
 - клеточное ядро
 - хромосома
4. Участок ДНК, в которых зашифрована структура какого-либо белка.
 - ген
 - хромосома
 - хроматин
5. Плотное округлое тельце взвешенное в ядерном соке.
 - ядро
 - ядрышко
 - гамета
6. Непостоянные клеточные структуры.
 - клеточное ядро
 - клеточный центр
 - клеточные включения
7. Совокупность всех реакций, протекающих в живой клетке.
 - трансляция
 - метаболизм
 - ассимиляция
8. Маленький пузырёк, содержащий в себе большой набор ферментов, способных разрушать пищевые вещества. Формируется в комплексе Гольджи.
 - хромосома
 - полисома
 - лизосома
9. Энергетические органоиды клеток.
 - пластиды
 - митохондрии
 - лизосомы

10. Эти органоиды отсутствуют в клетках животных.

- пластиды
- ядрышки
- рибосомы

11. Один из важнейших процессов, происходящих в растительной клетке.

- хемосинтез
- фотосинтез
- фототропизм

12. Что происходит в растительном организме (в хлорофилоносных частях растения) в световую фазу при фотосинтезе?

- образование глюкозы
- образование углекислого газа
- запас энергии

13. Что происходит в пластидах в темновую фазу при фотосинтезе?

- поглощается кислород, а выделяется углекислый газ
- поглощается углекислый газ и синтезируется глюкоза
- накопление лунной энергии

14. Последовательность из трёх расположенных друг за другом нуклеотидов.

- триплет
- дуплет
- генетический код

15. Основной способ деления клеток.

- мейоз
- митоз
- интерфаза

Ответы по тесту: 2,3,2,1,2,3,2,3,2,1,2,3,2,1,2,

Литература по теме:

1. Шипунов А. Б. Растения // Биология: Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. - М.: БРЭ, 2004. - 990 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.

ТЕМА 2. НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Царство растений это богатейшее царство флоры - от бактерий до цветковых растений. Постигание его тайн ведет к пониманию той жизненно важной роли, которую растения играют в нашей жизни сейчас и даже в появлении жизни на Земле в далеком

прошлом. Хотя растительные окаменелости встречаются гораздо реже, чем животные, поскольку у растений нет ни костей, ни скелета, однако до наших дней дошло немало ископаемых останков, дающих четкое представление об эволюции растительного мира.

Первыми робкими проявлениями жизни на Земле были примитивные формы растительности, поглощавшие питательные вещества из почвы и атмосферы, а первыми растениями, заслуживающими этого названия, вероятно, стали одноклеточные водоросли, у которых основные жизненные процессы происходили в пределах одной клетки. От них ведут свой род многоклеточные организмы, у которых различные функции выполняются отдельными частями или органами.

С точки зрения развития растительности геологическое прошлое Земли делится на 4 этапа:

- Талассофитная эра (докембрий, кембрий, ордовик, часть силура). *Фикомикофитная флора* - флора бактерий, водорослей и грибов.
- Палеофитная эра (средний силур – нижняя пермь). *Псилофитовая – антракофитовая флора* - появление и расцвет псилофитов, примитивные плауновидные, членистостебельные, прапапоротнико-видные; расцвет плауновидных и членистостебельных.
- Мезофитная эра (верхняя пермь, триас – юра – нижний мел). *Палеомезофитная – неомезофитная флоры* - появление хвойных, гинкговых, цикадовых, расцвет в юре. Угасание птеридосперм, основных групп плауновидных, членистостебельных.
- Кайнофитная эра (конец нижнего мела - палеоген, неоген). *Палеокайнофитная – Неокайнофитовая флоры* – появление и развитие основных групп покрытосеменных, 60 млн. лет. Формирование современной флоры в позднем кайнозое.

На основе развития растительности выделяются ботанико-географические области: Гелинденская и Гренландская (палеоцен), Полтавская и Тургайская (с эоцена).

Мир растений традиционно разделяют на две основные группы: "низшие", или нецветковые растения (водоросли, папоротники и мхи) и "высшие", или цветковые (орхидеи, кустарники и деревья). По мнению некоторых ученых, отдельные виды живых существ нельзя с уверенностью отнести ни к флоре, ни к фауне, а потому их следует выделить в отдельную категорию. К ней, в частности, относятся бактерии и сине-зеленые водоросли, клетки которых лишены оформленных ядер.

Тип водоросли (*Algae*)

В настоящее время насчитывается примерно 8000 видов низших растений - водоросли (*Algae*), которые объединены в 10 основных типов:

- сине-зеленые водоросли

- красные, или багряные водоросли
- золотистые водоросли -----}
- диатомовые водоросли -----} НАНОПЛАНКТОН
- желто-зеленые водоросли -----}
- пиррофитовые водоросли -----}
- бурые водоросли
- эвгленовые водоросли
- зеленые водоросли
- харовые водоросли.

Разнообразие строения, развития, размножения указывает, что это самостоятельные линии эволюции.

Сине-зеленые водоросли (*Cyanophyta*)

Сине-зеленые водоросли, дробянки, точнее, **фикохромовые дробянки** (*Schizophyceae*), слизевые водоросли (*Mucorophyceae*) - это старейшая группа среди автотрофных организмов и среди организмов вообще. Остатки подобных им организмов найдены среди строматолитов (известковые образования с бугорчатой поверхностью и концентрически слоистым внутренним строением из докембрийских отложений), возраст которых составлял около трех миллиардов лет. Химический анализ позволил выявить в этих остатках продукты разложения хлорофилла. Второе серьезное доказательство древности сине-зеленых водорослей - строение их клеток. Вместе с бактериями они объединены в одну группу под названием доядерных организмов (*Procaryota*). Разные систематики по-разному оценивают ранг этой группы - от класса до самостоятельного царства организмов, в зависимости от того, какое значение они придают отдельным признакам или уровню клеточного строения. Сине-зеленые водоросли встречаются во всевозможных и почти невозможных для существования местообитаниях, по всем континентам и водоемам Земли.

По форме вегетативных клеток сине-зеленые водоросли можно разделить на две основные группы (рис. 2): 1) виды с более или менее шаровидными клетками (шаровидные, широко-эллипсоидные, груше- и яйцевидные);

2) виды с клетками, сильно вытянутыми (или сжатыми) в одном направлении (удлиненно-эллипсоидные, веретеновидные, цилиндрические - от коротко-цилиндрических и бочонковидных до удлиненно-цилиндрических).



Рис. 2 . Сине - зеленые водоросли

1- *Synechococcus aeruginosus*; 2- *Dactylococopsis raphidioides*; 3 -*Merismopedia glauca*; 4 - *Microcystis aeruginosa*; 5 - *Gloeocapsa turgida*; 6 - *Gomphosphaeria aponina*; 7 - *Chamaesiphon curvatus*; 8 - *Stigonema ocellatum*; 9 - *Nostoe pruniformae*; 10 - *Anabaena hassalii*; 11 - *Aphanizomenon flosaquae*; 12 - *Tolypothrix tenuis*; 13 - *Calothrix gypsophila*; 14 - *Oscillatoria chalybea*; 15 - *Lyngbya confervoides*.

Клетки живут отдельно, а иногда соединяются в колонии или образуют нити (последние также могут жить отдельно или образовывать дерновинки или студенистые колонии).

Клетки сине-зеленых водорослей имеют довольно толстые стенки. Протопласт окружен здесь четырьмя оболочковыми слоями: двухслойная клеточная оболочка покрыта сверху внешней волнистой мембраной, а между протопластом и оболочкой находится еще и внутренняя клеточная мембрана.

В образовании поперечной перегородки между клетками в нитях участвуют только внутренний слой оболочки и внутренняя мембрана. В клеточной оболочке хотя и содержится целлюлоза, но основную роль играют пектиновые вещества и слизевые полисахариды. У одних видов клеточные оболочки хорошо ослизняются и содержат даже пигменты; у других вокруг клеток образуется специальный слизистый чехол, называемый у нитчатых форм специальным термином - **трихом**. Как клеточные, так и настоящие чехлы состоят из тонких

переплетающихся волокон. Настоящие чехлы растут путем наложения новых слоев слизи друг на друга или внедрения новых слоев между старыми. У некоторых **ностоковых** (*Nostoc*, *Anabaena*) клеточные чехлы образуются путем выделения слизи через поры в оболочках.

Протопласт сине-зеленых водорослей лишен оформленного ядра и ранее считался диффузным, разделенным лишь на окрашенную периферическую часть - хроматоплазму - и лишенную окраски центральную часть - центроплазму.

Пигменты, сосредоточенные в периферической части протопласта, локализованы в пластинчатых образованиях - ламеллах. Центроплазма клеток сине-зеленых водорослей состоит из гиалоплазмы и разнообразных палочек, фибрилл и гранул. Последние представляют собой хроматиновые элементы, которые окрашиваются ядерными красителями. Гиалоплазму и хроматиновые элементы вообще можно считать аналогом ядра, поскольку в этих элементах содержится ДНК; они при делении клеток делятся продольно, и половинки поровну распределяются по дочерним клеткам. В отличие от типичного ядра, в клетках сине-зеленых водорослей вокруг хроматиновых элементов никогда не удается обнаружить ядерной оболочки и ядрышек. Это - ядроподобное образование в клетке, и называют его **нуклеоидом**. В нем встречаются и рибосомы, содержащие РНК, вакуоли и полифосфатные гранулы.

Протоплазма сине-зеленых водорослей более густая, чем у других групп растений; она неподвижна и очень редко содержит вакуоли, наполненные клеточным соком. Вакуоли появляются только в старых клетках, и возникновение их всегда приводит к гибели клетки. Зато в клетках сине-зеленых водорослей часто встречаются газовые вакуоли (псевдовакуоли). Чаще всего они встречаются в клетках у видов, ведущих планктонный образ жизни, являясь своеобразным приспособлением к уменьшению удельного веса и к улучшению «парения» в толще воды. У некоторых видов они появляются и исчезают внезапно, часто по неизвестным причинам. У **ностока сливовидного** (*Nostoc pruniforme*), крупные колонии которого всегда живут на дне водоемов, они появляются в природных условиях весной, вскоре после таяния льда. Обычно зеленовато-коричневые колонии приобретают тогда сероватый, иногда даже молочный оттенок и в течение нескольких дней полностью расплываются.

Состав пигментного аппарата у сине-зеленых водорослей очень пестрый, у них найдено около 30 различных внутриклеточных пигментов. Они относятся к четырем группам - к хлорофиллам, каротинам, ксантофиллам и билипротеинам.

Разнообразием и своеобразным составом фотоассимилирующих пигментных систем объясняется устойчивость сине-зеленых водорослей к воздействию продолжительного затемнения и анаэробноз. Этим же частично объясняется и существование их в крайних

условиях обитания - в пещерах, богатых сероводородом слоях придонного ила, в минеральных источниках.

Продуктом фотосинтеза в клетках сине-зеленых водорослей является **гликопротеид**, который возникает в хроматоплазме и там же отлагается. Между фотосинтетическими ламеллами обнаружены полисахаридные зернышки. Цианофициновые зерна во внешнем слое хроматоплазмы состоят из липопротеидов. Волютиновые зерна в центроплазме представляют собой запасные вещества белкового происхождения. В плазме обитателей серных водоемов появляются зернышки серы.

Пестротой пигментного состава можно объяснить и разнообразие цвета клеток и трихомов сине-зеленых водорослей. Окраска их варьирует от чисто-сине-зеленой до фиолетовой или красноватой, иногда до пурпурной или коричневато-красной, от желтой до бледно-голубой или почти черной. Пигменты встречаются и в слизи и придают нитям или колониям желтый, коричневый, красноватый, фиолетовый или синий оттенок. Цвет слизи, в свою очередь, зависит от экологических условий - от света, химизма и pH среды, от количества влаги в воздухе (у аэрофитов).

Немногие сине-зеленые водоросли растут в виде отдельных клеток, большинству свойственно образование колоний или многоклеточных нитей.



Рис. 3. Термофильные сине-зеленые водоросли



Рис. 4. Сине-зеленые водоросли Chlorophyta

У многих нитчатых сине-зеленых водорослей имеются своеобразные клетки, получившие название **гетероцист**. У них хорошо выражена двухслойная оболочка, а содержимое всегда лишено ассимиляционных пигментов (оно бесцветное, голубоватое или желтоватое), газовых вакуолей и зерен запасных веществ. Они образуются из вегетативных клеток в разных местах трихома, в зависимости от систематического положения водоросли: на одном (*Rivularia*, *Calothrix*, *Gloeotrichia*) и обоих (*Anabaenopsis*, *Cylindrospermum*) концах трихома - базально и терминально. Гетероцисты встречаются поодиночке или по несколько (2-10) в ряд.

Нити с базальными и терминальными гетероцистами прикрепляются к субстрату при помощи гетероцист. У некоторых видов с гетероцистами связано образование покоящихся клеток - спор, являющихся, вероятно, хранилищами каких-то запасных веществ (энзимов). Все виды сине-зеленых водорослей, способны фиксировать атмосферный азот.



Рис. 5. Сине-зеленые водоросли в аквариуме



Рис. 6. Сине-зеленые водоросли в озере

Самым обычным типом размножения у сине-зеленых водорослей является деление клеток надвое (рис. 2). Для одноклеточных форм этот способ единственный. В колониях и нитях он приводит к росту нити или колонии. Трихом образуется тогда, когда делящиеся в одном направлении клетки не отходят друг от друга. Представителям некоторых родов (*Gloeocapsa*, *Microcystis*) свойственно также быстрое деление с образованием в материнской клетке множества мелких клеток - **нанноцитов**.

Сине-зеленые водоросли размножаются и другими способами - образованием спор (покоящихся клеток), экзо- и эндоспор, гормогониев, гормоспор, гонидиев, кокков и планококков. Этот способ размножения столь характерен для части синезеленых водорослей, что послужил названием целому классу **гормогониевых** (*Hormogoniophyceae*).

Распространенными органами размножения являются споры, особенно у водорослей из порядка *Nostocales*. У представителей некоторых родов (*Gloeotrichia*, *Anabaena*) они образуются в результате слияния нескольких вегетативных клеток, и длина таких спор может достигать 0,5 мм.

Споры могут длительное время сохранять жизнеспособность в неблагоприятных условиях и при разнообразных сильных воздействиях (при низких и высоких температурах, при высыхании и сильном облучении). В благоприятных условиях спора прорастает, ее содержимое делится на клетки - образуются спорогормогонии, оболочка ослизняется, разрывается или открывается крышкой и гормогонии выходит.

Эндо- и экзоспоры встречаются у представителей **класса хамесифоновых** (*Chamaesiphonophyceae*). Эндоспоры образуются в увеличенных материнских клетках в

большом количестве (свыше ста). Образование их происходит сукцеданно (в результате ряда последовательных делений протопласта материнской клетки) или симультанно (путем одновременного распада материнской клетки на многие мелкие клетки). Экзоспоры по мере своего образования отчлениваются от протопласта материнской клетки и выходят наружу. Иногда они не отделяются от материнской клетки, а образуют на ней цепочки (например, у некоторых видов *Chamaesiphon*). Половое размножение отсутствует.

Способы питания и экология. Известно, что большинство сине-зеленых водорослей способно синтезировать все вещества своей клетки за счет энергии света. Фотосинтетические процессы, происходящие в клетках сине-зеленых водорослей, в своей принципиальной схеме близки процессам, которые совершаются в других хлорофилл содержащих организмах.

Фотоавтотрофный тип питания является для них основным, но не единственным. Кроме настоящего фотосинтеза, сине-зеленые водоросли способны к фоторедукции, фотогетеротрофии, автогетеротрофии, гетероавтотрофии и даже полной гетеротрофии. При наличии в среде органических веществ они используют и их в качестве дополнительных источников энергии. Благодаря способности к смешанному (миксотрофному) питанию они могут быть активными и в крайних для фотоавтотрофной жизни условиях. В подобных местообитаниях почти полностью отсутствует конкуренция, и сине-зеленые водоросли занимают доминирующее место.

В условиях плохой освещенности (в пещерах, в глубинных горизонтах водоемов) в клетках сине-зеленых водорослей изменяется пигментный состав. Это явление, получившее название хроматической адаптации, представляет собой приспособительное изменение окраски водорослей под влиянием изменения спектрального состава света за счет увеличения количества пигментов, имеющих окраску, дополнительную к цвету падающих лучей. Изменения окраски клеток (хлорозы) происходят и в случае недостатка в среде некоторых компонентов, в присутствии токсических веществ, а также при переходе к гетеротрофному типу питания.

Есть среди сине-зеленых водорослей и такая группа видов (около 100 видов), которые способны фиксировать атмосферный азот, и это свойство сочетается у них с фотосинтезом. Большинство сине-зеленых водорослей-азотфиксаторов приурочено к наземным местообитаниям. Не исключено, что именно их относительная пищевая независимость как фиксаторов атмосферного азота позволяет им заселять необитаемые, без малейших следов почвы скалы.

Максимальной температурой для существования живой и ассимилирующей клетки считают +65°C, но это не предел для сине-зеленых водорослей. Такую высокую температуру

термофильные сине-зеленые водоросли переносят благодаря своеобразному коллоидному состоянию протоплазмы, которая при высокой температуре очень медленно коагулирует. Самыми распространенными термофилами являются космополиты *Mastigocladus laminosus*, *Phormidium laminosum*. Сине-зеленые водоросли способны выдерживать и низкую температуру. Некоторые виды без повреждения хранились в течение недели при температуре жидкого азота (-190°C). В природе такой температуры нет, но в Антарктиде при температуре -83°C были в большом количестве найдены сине-зеленые водоросли (ностоки).

В Антарктиде и в высокогорьях, кроме низкой температуры, на водоросли влияет еще и высокая солнечная радиация. Для снижения вредного влияния коротковолнового радиационного излучения сине-зеленые водоросли в ходе эволюции приобрели защитную обертку из слизи.

Способность слизи быстро поглощать и длительно удерживать воду позволяет сине-зеленым водорослям нормально существовать и в пустынных районах. Слизь поглощает максимальное количество ночной или утренней влаги, колонии набухают, и в клетках начинается ассимиляция. К полудню студенистые колонии или скопления клеток высыхают и превращаются в черные хрустящие корочки. В таком состоянии они держатся до следующей ночи, когда снова начинается поглощение влаги. Для активной жизни им вполне достаточно парообразной воды.

Сине-зеленые водоросли весьма обычны в почве и в напочвенных сообществах, встречаются они и в сырых местообитаниях, а также на коре деревьев, на камнях и т. п. Все эти местообитания часто не постоянно обеспечены влагой и неравномерно освещены.

Сине-зеленые водоросли встречаются также в криофильных сообществах - на льдах и на снегу. Фотосинтез возможен, конечно, только в том случае, когда клетки окружены прослойкой жидкой воды, что и происходит здесь при ярком солнечном освещении снега и льда.

Сине-зеленые водоросли преобладают в планктоне эвтрофных (богатых питательными веществами) водоемов, где их массовое развитие часто вызывает «цветение» воды. Планктонному образу жизни этих водорослей способствуют газовые вакуоли в клетках, хотя они имеются и не у всех возбудителей «цветения». Прижизненные выделения и продукты посмертного разложения у некоторых из них ядовиты. Массовое развитие большинства планктонных сине-зеленых водорослей начинается при высокой температуре, т. е. во второй половине весны, летом и в начале осени. Установлено, что для большинства пресноводных сине-зеленых водорослей температурный оптимум находится около +30°C. Есть и исключения. Некоторые виды осциллятории вызывают «цветение» воды подо льдом, т. е. при температуре около 0°C. Бесцветные и сероводородолюбивые виды развиваются в

массовом количестве в глубинных слоях озер. Некоторые возбудители «цветения» явно выходят за границы своего ареала благодаря человеческой деятельности. Так, виды рода *Anabaenopsis* за пределами тропических и субтропических областей долгое время совсем не встречались, но потом были найдены в южных районах умеренного пояса, а несколько лет назад развились уже в Хельсинкской бухте. Подходящая температура и повышенная эвтрофикация (органическое загрязнение) позволили этому организму развиваться в больших количествах и севернее 60-й параллели.

«Цветение» воды вообще, а вызванное сине-зелеными водорослями особенно считается стихийным бедствием, так как вода становится почти ни к чему уже не пригодной. При этом значительно увеличивается вторичное загрязнение и заиление водоема, так как биомасса водорослей в «цветущем» водоеме достигает значительных величин (средняя биомасса - до 200 г/м³, максимальная - до 450-500 г/м³), а среди сине-зеленых очень мало таких видов, которые употреблялись бы другими организмами в пищу.

Многосторонни отношения между сине-зелеными водорослями и другими организмами. Виды из родов *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Rivularia* и *Calothrix* являются фикобионтами в лишайниках.



Некоторые сине-зеленые водоросли живут в других организмах в качестве симбионтов. В воздушных камерах мхов *Anthoceros*, *Blasia* живут виды *Anabaena* и *Nostoc*. В листьях водяного папоротника *Azolla americana* обитает *Anabaena azollae*, в межклеточниках *Cycas* и *Zamia* - *Nostoc punctiforme*.

Таким образом, сине-зеленые водоросли встречаются на всех континентах и во всевозможных местообитаниях - в воде и на суше, в пресных и соленых водах, везде и всюду. Некоторые роды (например, *Nostochopsis*, *Camptylonemopsis*, *Raphidiopsis*) целиком приурочены к поясам жаркого или теплого климата, *Nostoc flagelliforme* - к аридным

районам, многие виды рода *Chamaesiphon* - к холодным и чистоводным рекам и ручьям горных стран.



Рис. 8. Сине-зеленые водоросли в шерсти белого медведя



Рис. 9. Сине-зеленые водоросли у берегов Китая

Отдел сине-зеленых водорослей считают древнейшей группой автотрофных растений на Земле. Примитивное строение клетки, отсутствие полового размножения и жгутиковых стадий - все это серьезные доказательства их древности. По цитологии сине-зеленые водоросли сходны с бактериями, а некоторые их пигменты (билипротеины) встречаются и у красных водорослей. Однако, учитывая весь комплекс характерных для отдела признаков, можно предполагать, что сине-зеленые водоросли являются самостоятельной ветвью эволюции. Свыше трех миллиардов лет назад они отошли от основного ствола растительной эволюции и образовали тупиковую ветвь.

Говоря о хозяйственном значении сине-зеленых, на первое место нужно поставить их роль в качестве возбудителей «цветения» воды. Положительное значение их заключается прежде всего в способности усваивать свободный азот. В восточных странах сине-зеленые водоросли используют даже в пищу, а в последние годы некоторые из них нашли дорогу в бассейны массовых культур для индустриального производства органического вещества.

Систематика сине-зеленых водорослей еще далека от совершенства. Нет хорошего, обоснованного разграничения вида как целого и объем вида в разных системах понимается по-разному. Общее количество видов в отделе определяется в 1500-2000.

Контрольные вопросы:

1. Как размножаются сине-зеленые водоросли?
2. Какие способы питания сине-зеленых водорослей вы знаете?
3. От каких факторов зависит цвет сине-зеленых водорослей?
4. Что такое гетероцисты и как они образуются?
5. Какие группы выделяют среди сине-зеленых водорослей по форме вегетативных клеток?
6. Какие способы питания сине-зеленых водорослей вы знаете?

7. Что означает фотоавтотрофный тип питания?
8. Что является аналогом ядра у сине-зеленых водорослей и почему?
9. Что такое хроматическая адаптация?
10. Какую функцию выполняют газовые вакуоли?
11. Каковы функции пигментного аппарата?
12. Что является продуктом фотосинтеза сине-зеленых водорослей?
13. Какова роль спор у сине-зеленых водорослей?
14. В каких условиях обитают сине-зеленые водоросли?
15. Что такое цветение воды и какие последствия для водоема оно вызывает?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
5. Шипунов А. Б. Растения // Биология: Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. - М.: БРЭ. - 2004. - 990 с.

Красные водоросли (*Rhodophyta*)

Красные водоросли (багрянки) составляют отдел (тип) *Rhodophyta* царства протистов*. Большинство из них - морские листовидные, кустистые или корковые макрофиты, обитающие ниже линии отлива. Цвет их преимущественно красный из-за присутствия пигмента фикоэритрина, но может быть пурпурным или синеватым.

Некоторые багрянки встречаются в пресной воде, главным образом в ручьях и прозрачных быстрых речках. *Batrachospermum* - студенистая на ощупь сильно ветвистая водоросль, состоящая из буроватых или красноватых похожих на бусины клеток. *Lemanea* - щетковидная форма, часто растущая в быстро текущих речках и водопадах, где ее талломы прикрепляются к камням. *Audouinella* - нитчатая водоросль, встречающаяся в мелких речках. Ирландский мох (*Chondrus crispus*) - обычный морской макрофит. Багрянки не образуют подвижных клеток. Их половой процесс очень сложен, и один жизненный цикл включает

несколько фаз. Почти все из них растут в морях. Их листоватые, кустистые или корковые жизненные формы окрашены в различные оттенки красного цвета.



Рис. 10. Красные водоросли (багрянки)
1- Каллитамнион - обитатель морей; 2 - Родимения дланевидная; 3- Лоренсия притупленная; 4 - Гелидиум

Так представителями семейства Бангиевые развиваются в известковых створках раковин моллюсков. У Цистозейры бородатой, часть веточек снабжена воздушными пузырьками и рецептакулами.

Некоторые виды этих водорослей свободно плавают, другие прикреплены к камням в приливо-отливной зоне или на дне моря.

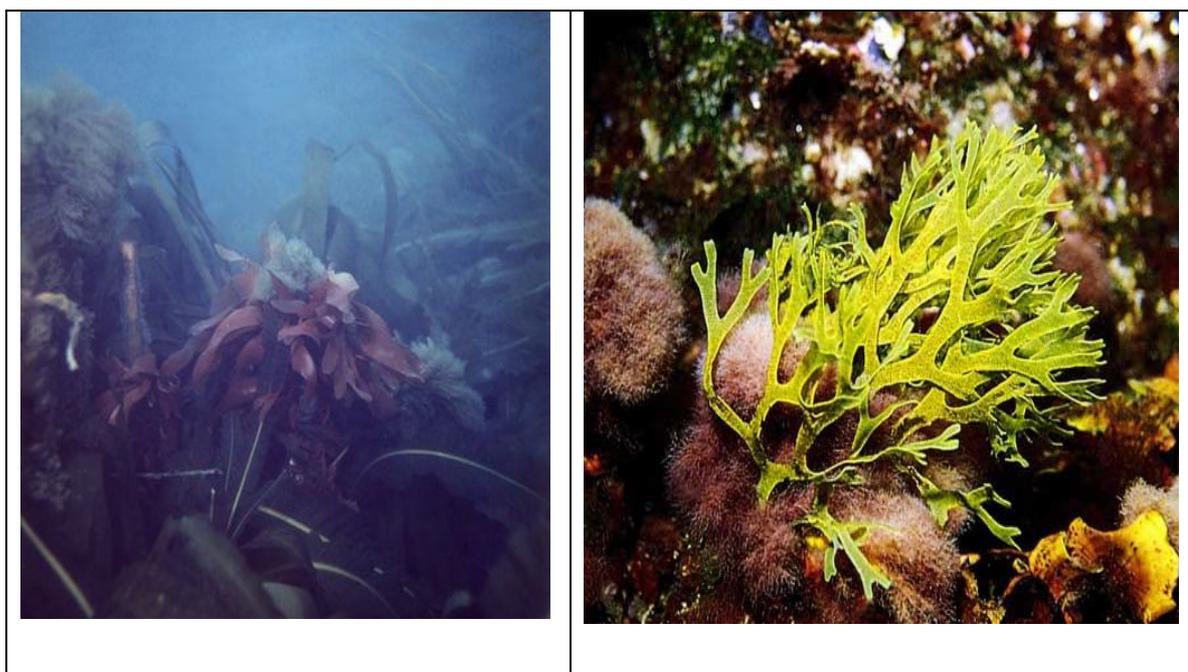


Рис. 11. Багряные водоросли сем. Corallinaceae, Squamariaceae

Багряные водоросли живут в море с нормальной соленостью на глубине от 3 до 160 м с оптимальными условиями от 20 до 50 м, но встречаются до глубины 250 м. Образуют желваки, скопление которых создает банку. Некоторые группы багряных водорослей отлагают известь в стенках клеток, благодаря чему сохраняется их анатомическое строение в ископаемом виде. Встречающиеся в осадках мезо-кайнозоя каменные багрянки из сем. Кораллинациевых играют роль породообразователей. Они особенно обильны в кайнозое, где слагают биогермы и участвуют в рифообразовании.

В палеозое к багряным водорослям относят роды *Solenopora* и *Parachaetetes*, образующие корковидные или кустистые желвачки гермофитного типа и встречающиеся в известняках с ордовика до палеогена. К багряным водорослям условно относят каменноугольные роды *Donezella* и *Ungdarella* иного анатомического строения.

***Протисты** (др.-греч. «самый первый, первейший») - парафилетическая группа, к которой относят всеэукариотические организмы, не входящие в состав животных, растений и грибов. Название введено Эрнстом Геккелем в 1866 году, однако в современном понимании его впервые использовал в 1969 году Роберт Уиттекер, автор «системы пяти царств». Традиционно протистов подразделяют на простейших (*Protozoa*), водорослей (*Algae*) и грибоподобных организмов; все эти группы имеют полифилетическую природу и не используются в качестве таксонов.

Как и многие другие группы, выделенные по «остаточному принципу», протисты не обособляются по каким-либо положительным характеристикам. Как правило, протисты - одноклеточные организмы, хотя многие из них способны образовывать колонии; для ряда представителей характерно многоклеточное строение, иногда достигающее сложной организации (например, у некоторых бурых водорослей).

Контрольные вопросы:

1. Как размножаются красные водоросли?
2. Что означает термин "Царство протистов" и кем он был введен?
3. Какой цвет могут иметь красные водоросли?
4. Какие жизненные формы могут иметь красные водоросли?
5. В каких условиях существуют красные водоросли?
6. Какие способы питания сине-зеленых водорослей вы знаете?
7. Какова геологическая роль багрянок семейства Кораллинациевых?
8. В отложениях какого возраста были обнаружены красные водоросли?
9. Что такое биогермы?
10. Что такое рецептакулы и какую функцию они выполняют?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.

2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.

3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.

4. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.

5. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002

6. Шипунов А. Б. Растения // Биология: Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. - М.: БРЭ. - 2004. - 990 с.

Золотистые водоросли (*Chrysophyta*)

Золотистые водоросли это одноклеточные, колониальные, изредка многоклеточные. Клетки имеют ядро и хроматофоры (золотисто-желтый фикохризин). Золотистые водоросли включают в себя преимущественно микроскопические водоросли различных оттенков белого и жёлтого цвета. Золотистые водоросли бывают одноклеточными, колониальными и многоклеточными. Различия в морфологической организации таллома положены в основу деления хризофит на классы: амебоидные формы объединены в класс хризоподовых; коккоидные - хризосферовых; пальмеллоидные - хризокапсовых; монадные - хризомонадовых; нитчатые, разнонитчатые и пластинчатые - в класс хризотриховых. Известно около 800 видов.

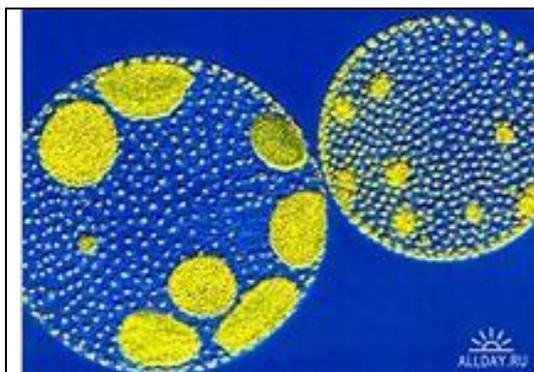


Рис. 12. Золотистый Volvox



Рис. 13. Под микроскопом клетка золотистых водорослей (золотистый хлорофилл)

Клетки золотистых водорослей обычно голые, то есть покрыты только плазмалеммой. У многих видов клетки заключены в домики или поверх плазмалеммы покрыты органическими или неорганическими чешуйками.

Так, клетки *Paraphysomonas* покрыты кремнезёмными чешуйками (радиально и

билатерально симметричными), но в отличие от синуровых они никогда не формируют панцирь. Домики у золотистых водорослей бывают разной формы: вазообразные, шаровидные, яйцевидные, цилиндрические; с одним или несколькими отверстиями. Клетка прикрепляется к основанию домика с помощью гибкой ножки или может быть свободной. Полагают, что в эволюции данной группы, домики возникали несколько раз, чему есть биохимическое подтверждение. Так, домики у *Poteroochromonas* состоят из хитина, у *Epiruxis* - из сцепленных вместе органических чешуек.

Подвижные клетки и стадии обычно несут два неравных апикальных жгутика, которые на месте выхода расположены почти перпендикулярно друг другу. Длинный (передний) жгутик - двигательный, направлен вперёд и несёт трёхчастные мастигонемы, на которых располагаются латеральные (боковые) волоски (кроме золотистых водорослей латеральные волоски на мастигонемах имеются ещё только у синуровых). Второй жгутик - короткий, гладкий, направлен назад, у некоторых видов покрыт органическими чешуйками. Второй жгутик может частично или полностью редуцироваться, тогда остаётся лишь его базальное тело. У основания короткого жгутика располагается парабазальное вздутие.

В основном золотистые водоросли - миксотрофы, то есть, имея пластиды, способны поглощать растворённые органические соединения или пищевые частички. У некоторых тип питания (автотрофный, миксотрофный или гетеротрофный) зависит от условий окружающей среды или клеточного состояния.

Фаготрофия очень широко распространена среди золотистых водорослей. Они поглощают бактерии, дрожжи, небольшие эукариотные водоросли и пищевые частички, такие, как крахмальные зёрна. Виды *Dinobryon* в олиготрофных озёрах способны поглощать 3 бактерии за 5 мин, виды *Ochromonas* - 180-90 бактерий за час на одну клетку водоросли. Полагают, что все типичные двужгутиковые золотистые водоросли или фаготрофны, способны к фаготрофии. Причём их способность к фагоцитозу связана с длиной короткого жгутика, который не должен быть короче 1-2 мкм, так как используется для ловли добычи. Жгутики удерживают пищу, находящуюся между ними, и переносят её в корзинообразную структуру, которая образуется на поверхности клетки при участии микротрубочковых корешков короткого жгутика. После того как пища попадает в эту корзину, она опускается в клетку в виде пищевой вакуоли. Фаготрофия встречается также у представителей с одним видимым жгутиком и у амебоидных золотистых водорослей, где механизм поглощения пищевых частичек другой.

В клетках золотистых водорослей содержится одно ядро, расположенное в передней части тела. Перед митозом происходит удвоение базальных тел, ризопласт делится на две

части. Митоз происходит по типу открытого ортомитоза (редко митоз полузакрытый). Оболочка ядра исчезает в профазе.

Вегетативное размножение происходит путём продольного деления клетки пополам или фрагментами колонии слоевища. Бесполое размножение осуществляется с помощью одно- или двужгутиковых зооспор, или, реже, апланоспор и амёбоидов. Половое размножение лучше всего описано у представителей с домиками благодаря хорошо наблюдаемому образованию зигот. Клетки прикрепляются друг к другу в зоне отверстия домика, и их протопласты сливаются, образуя зиготу. Чаще всего половой процесс хологамный. Иногда автогамия или изогамия.

Золотистые водоросли, как правило, обитают в планктоне, но встречаются и донные, прикреплённые формы. Входят в состав нейстона*.

Большинство золотистых водорослей встречается в основном в пресноводных бассейнах умеренного климата, достигая наибольшего видового многообразия в кислых водах сфагновых болот. Они требовательны к содержанию железа в воде. Меньшее количество видов обитает в морях и солёных озёрах, единичные обнаружены в почве.



Рис. 14. Золотистая колониальная водоросль *Dinobryon divergens*



Рис. 15. Золотистые водоросли на дне реки

Максимума развития золотистые водоросли достигают в холодное время года: в планктоне они доминируют ранней весной, поздней осенью и зимой. В это время они играют значительную роль как продуценты первичной продукции и служат пищей зоопланктону.

Некоторые золотистые водоросли (р. *Uroglena*, *Dinobryon*, *Mallomonas*, *Synura*; *Prymnesium parvum*), развиваясь в массовом количестве, способны вызывать цветение воды. Они выделяют альдегиды и кетоны, которые могут придавать воде неприятный запах и вкус, а *Uroglena volvox* - токсичные для рыб жирные кислоты.

Цисты золотистых водорослей, встречаемые в осадках дна водоёмов, используют в качестве экологических индикаторов для изучения условий окружающей среды в прошлом и

настоящем. Золотистые водоросли улучшают газовый режим водоёмов, имеют значение в образовании илов и сапропелей.

Древнейшие остатки золотистых водорослей известны с кембрия. Они имеют разнообразную форму, выросты, иглы. Их остатки являются образователями отложений пясчого мела.

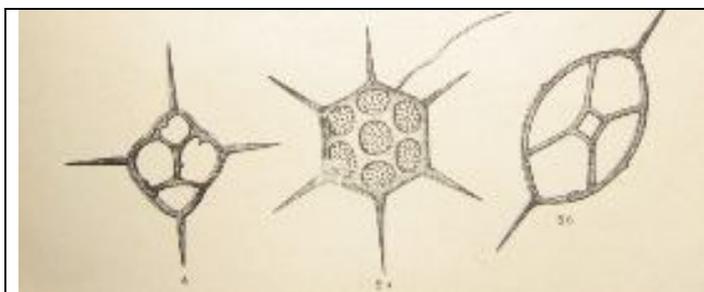


Рис. 16. Древнейшие остатки золотистых водорослей



Рис. 17. Ядовитые золотистые водоросли, убийцы рыб в Техасе

* **Нейстон** (др.-греч. neustos - плавающий) - совокупность микроорганизмов (в основном различных водорослей и мелких беспозвоночных), живущих у поверхностной плёнки воды на границе водной и воздушной сред.

Контрольные вопросы:

1. Какие вещества придают окраску золотистым водорослям и какой цвет они могут иметь?
2. Что положено в основу деления на классы?
3. Сколько видов описано к настоящему времени?
4. Как размножаются золотистые водоросли?
2. Каковы формы существования? Какой формы домики и из чего они состоят?
3. Сколько имеют жгутиков и какие функции они выполняют?
4. Что такое пластиды и какие функции они выполняют?
5. В каких условиях существуют золотистые водоросли?
6. Какие способы питания имеют золотистые водорослей?
7. Какова геологическая роль золотистых водорослей?
8. В отложениях какого возраста встречаются золотистые водоросли?
9. Что такое биогермы?
10. Что такое рецептакулы и какую функцию они выполняют?
11. Что такое нейстон?
12. Что означает термин продуцент?
13. Для каких целей изучают золотистые водоросли из донных отложений прошлых эпох?

14. Какова роль золотистых водорослей в жизни водоема?

15. Каково геологическое значение золотистых водорослей?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.

2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.

3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.

4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002

5. Шипунов А. Б. Растения // Биология: Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. - М.: БРЭ. - 2004. - 990 с.

Отдел Chrysophyta. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyceae*) - диатомеи.

Диатомеи - весьма обширная группа одноклеточных морских и пресноводных видов. Окраска их от желтой до бурой из-за присутствия пигмента фукоксантина. Протопласт диатомей защищен коробчатой кремнеземной (стеклянной) оболочкой - панцирем состоящим из двух створок. Твердая поверхность створок часто покрыта характерным для вида сложным узором из штрихов, бугорков, ямок и гребней. Эти панцири - одни из самых красивых микроскопических объектов.

Обычно створки пронизаны порами или имеют щель, называемую швом. В клетке находится ядро. Помимо деления клеток надвое известно и половое размножение



Рис. 18. Веерообразная колония *Meridion circulare*

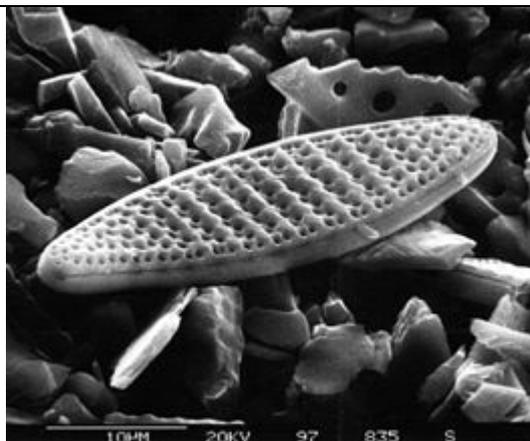


Рис. 19. Диатомовые водоросли. *Nitzschia kerguelensis*

. Многие диатомеи - свободноплавающие формы, но некоторые прикреплены к подводным объектам слизистыми ножками. Иногда клетки объединяются в нити, цепочки или колонии.

Различают два типа диатомей: перистые с удлинёнными двусторонне-симметричными клетками (они наиболее обильны в пресных водах) и центрические, клетки которых, если смотреть со створки, выглядят округлыми или многоугольными (их больше всего в морях). Кроме кремнезёма, в состав панциря входит небольшое количество железа, алюминия, магния и органических веществ. У морских планктонных диатомей вещество панциря содержит 95,6 % SiO_2 и 1,5 % Al_2O_3 или Fe_2O_3 . Панцири этих водорослей сохраняются после смерти клеток и оседают на дно водоёмов. С течением времени мощные их скопления уплотняются в пористую горную породу - диатомиты. трепела, опоки.

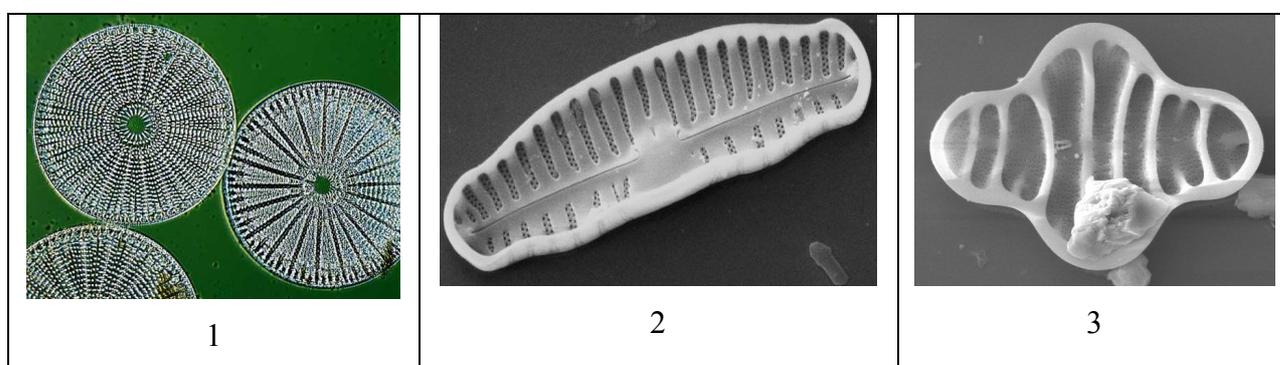


Рис. 20. Диатомовые водоросли: центрические (1), перистые (2,3)

Створки диатомовых водорослей не растворяются в большинстве природных вод, поэтому они осаждаются на протяжении последних 150 млн. лет, начиная с раннего мелового периода. Ученые полагают, что диатомеи появились до наступления мелового периода. Наиболее древние ископаемые диатомеи были центрическими, в то время как самые древние пеннатные были бесшовными из позднего мелового периода (около 70 млн лет назад). Останки шовных диатомей имеют более поздний возраст.

Согласно ископаемым останкам пресноводные диатомеи появились около 60 млн. лет назад и достигли расцвета в миоцене (24 млн. лет назад). Палеонтологические данные подтверждают наличие более примитивных признаков в организации центрических диатомей, как древней группы, в то время как снабжённые швом пеннатные представляют вершину эволюции этой группы. Методами молекулярной биологии было показано, что диатомовые - монофилетичная группа*

При делении, каждая дочерняя клетка получает половину панциря от родительской. Полученная половинка становится эпитекой, гипотеку клетка достраивает заново. В

результате деления одна из клеток сохраняет размер материнской, а вторая - становится меньше. Энергия, необходимая для формирования панциря, получается за счёт аэробного дыхания; энергия, полученная в результате фотосинтеза, непосредственно не используется.

Наличие растворенного кремнезёма в окружающей среде - абсолютно необходимое условие для деления диатомей. Кремний поступает в клетки диатомовых в форме $\text{Si}(\text{OH})_4$ через белки транспорта кремневой кислоты (SIT). В процессе цитокинеза клеточная мембрана формирует перетяжку, а комплекс Гольджи начинает производить полупрозрачные везикулы, собирающиеся у вновь сформированной мембраны.

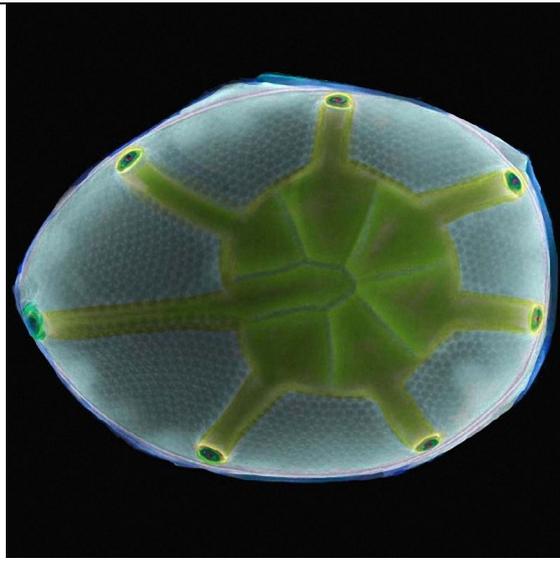


Рис. 21. Формы диатомовых водорослей под микроскопом

Рис. 22. Диатомовые водоросли под сканирующем электронным микроскопом

Везикулы сливаются, образуя *силикалемму* пузыря, в котором формируется створка.

Пузырь увеличивается в размерах и приобретает форму будущей створки. Комплекс Гольджи продолжает производить везикулы, которые транспортируют вещество будущей створки к пузырю и объединяются с ним. Кремний в пузыре откладывается в виде аморфных сфер диаметром 30-50 нм. Низкий pH внутри пузыря способствует агрегации частиц кремнезёма, и препятствует растворению сформированных частиц.

Вероятно, в процессе формирования створки участвует центр организации микротрубочек, который в этот момент перемещается в положение между ядром и силикалеммой. Детали этого процесса пока неясны. В осаждении кремния участвуют силаффины - пептиды, катализирующие поликонденсацию кремниевой кислоты.

***Монофилия** (др.-греч. -«один», и «семейный клан») происхождение таксона от одного общего предка

Силаффины разных видов диатомовых водорослей различаются, соответственно, различается и характер кремнезёмных гранул, осаждаемых с их участием. Предполагается, что с этим могут быть связаны различия в орнаментации панциря у различных видов диатомей. После формирования створки, подобным же образом, в собственной силикалемме, формируется поясок и вставочные ободки.

Контрольные вопросы:

1. Почему осанки диатомей называют шлемоносами?
2. Какие способы размножения характерны диатомовым водорослям?
3. Какие типы диатомовых вы знаете?
4. Какой состав имеют панцири диатомовых водорослей?
5. В отложениях какого возраста встречаются останки диатомовых водорослей?
6. В каких условиях существуют диатомовые водоросли?
7. Каким образом поступает кремний в клетки диатомовых водорослей?
8. Что такое визикулы?
9. Какую окраску имеют диатомовые водоросли в прижизненном состоянии?
10. Какую роль выполняют силлофины?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
5. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии = Introduction to Phycology / пер. Тарасов К. Л. - М.: Мир. - 1990. - 597 с.
6. Киселёв И. А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Водоросли //Определитель низших растений (в пяти томах) / под ред. Курсанов Л. И. - М.: Советская Наука. - 1953. - Т. 2

Желто-зеленые водоросли (*Xanthophyta*)

К отделу желто-зеленых относятся водоросли, хлоропласты которых окрашены в светло- или темно-желтый цвет, очень редко зеленый и лишь иногда голубой. Окраска эта

определяется наличием в хлоропластах основных пигментов - хлорофилла, каротинов и ксантофиллов. Однако в хлоропластах желто-зеленых водорослей всегда преобладают каротины, что и обуславливает своеобразие их окраски. Кроме того, у них в клетках крахмал отсутствует, а в качестве основного продукта ассимиляции накапливаются капли масла и лишь у некоторых, кроме того, глыбки лейкозина и волютина.

Желто-зеленые водоросли характеризуются большим морфологическим разнообразием. Среди их многочисленных представителей обнаруживаются почти все основные типы структуры тела водорослей: амeboидная, монадная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, разноритчатая, пластинчатая и сифоная.

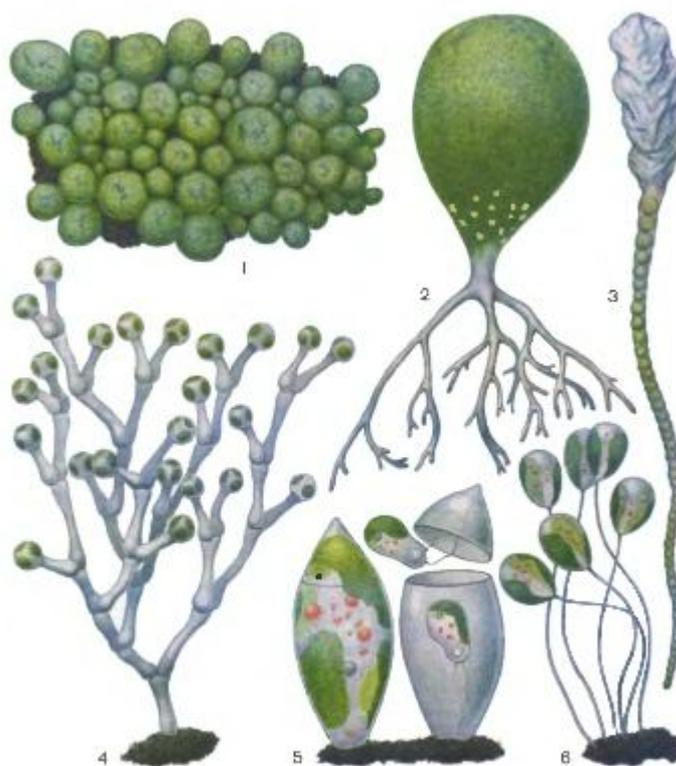


Рис. 23. Желто-зеленые водоросли

1-3 - *Botrydium granulatum* (поросль на почве при малом увеличении), 2- отдельная особь при большом увеличении, 3 - образование ризоцист, 4 - *Mischococcus confervicola*, 5 - *Chlorothecium crassiapex*, клетка и выход из нее зооспор, 6 - *Peroniella curvipes*.

Независимо от внешней структуры, внутреннее строение клетки желто-зеленых водорослей довольно однотипно. В протопласте наблюдается обычно несколько желто-зеленых хлоропластов, имеющих дисковидную, корытовидную, пластинчатую, реже лентовидную, звездчатую или чашевидную форму с цельными или лопастными краями. У подвижных форм на переднем конце хлоропласта обычно расположен красный глазок. У немногих видов имеется обычно двускорлупчатый пиреноид. Ядро в клетке одно, обычно

небольших размеров, заметно только после обработки клетки специальными красителями, но имеются виды и с многоядерными клетками. У небольшого числа видов в морфологически передней части клетки имеется одна или две пульсирующие вакуоли.

Отличительной особенностью желто-зеленых водорослей является наличие у вегетативных клеток монадной структуры и зооспор двух неравных жгутиков. Именно этот признак в свое время послужил основанием для того, чтобы назвать эту группу водорослей **разножгутиковыми**, или **гетероконтами** (*Heterocontae*). Помимо различий в длине, жгутики здесь различаются и морфологически: главный жгут состоит из оси и перисто расположенных на ней мерцательных волосков, боковой жгут бичевидный.



В отличие от внутреннего содержимого клетки ее оболочка у желто-зеленых водорослей обнаруживает значительное многообразие. У простейших представителей клетка окружена только тонким и нежным перипластом, позволяющим ей производить выпячивания в виде псевдо- и ризоподий. У большинства видов клетка покрыта настоящей плотной оболочкой, обуславливающей постоянную форму тела. Эта оболочка может быть цельной или двустворчатой, с равными или неравными по величине створками. У большинства представителей створки обычно трудноразличимы, они становятся хорошо видными лишь под действием 60%-ного раствора едкого кали или при окрашивании.

Обычно оболочка бесцветная, прозрачная, реже окрашена в бурый или желтоватый цвет. У многих представителей она имеет различные скульптурные украшения, может быть инкрустирована известью, кремнеземом или солями железа.

Размножаются желто-зеленые водоросли простым делением клетки или распадом колоний и многоклеточных талломов на отдельные части. Наблюдается также бесполое размножение при помощи двухжгутиковых зооспор или автоспор, реже амeboидов. Половой процесс известен у немногих видов и представлен изо- и оогамией. У некоторых видов в

цикле развития известны экзо- и эндогенные цисты с двустворчатой, часто окремневшей оболочкой.

Значение желто-зеленых водорослей как фототрофных организмов заключается прежде всего в создании первичной продукции в водоемах и в участии их в цепи питания гидробионтов. Желто-зеленые водоросли наравне со многими другими образуют сапропель (ил). Обитая в водоемах, богатых органическими остатками, они могут служить показательными формами при определении степени загрязнения воды. В почвах они активно участвуют в процессах накопления органических веществ, способствуя повышению плодородия.

Распространены желто-зеленые водоросли по всему земному шару. Встречаются они главным образом в чистых пресноводных водоемах, реже в морях и солоноватых водах, обычны они также в почве; могут обитать как в кислых, так и в щелочных водах; предпочитая умеренную температуру, чаще развиваются весной и осенью, хотя имеются виды, встречающиеся на протяжении всех периодов года, в том числе и зимой.

Желто-зеленые водоросли в основном являются представителями планктона, главным образом пассивными планктерами, реже они встречаются в перифитопе и бентосе. Чаще всего их можно найти в скоплениях нитчаток и среди зарослей высших водных растений в прибрежной зоне рек, прудов, озер и водохранилищ, реже на чистоводье.

Контрольные вопросы:

1. Чем определена окраска желто-зеленых водорослей?
2. Что является продуктом ассимиляции в клетках желто-зеленых водорослей?
3. В каких условиях существуют современные желто-зеленые водоросли?
4. Какую форму имеют хлоропласты и какую функцию выполняют?
5. Что отличает желто-зеленые и зеленые водоросли?
6. Что такое периспорий?
7. Какие способы размножения известны у желто-зеленых водорослей?
8. Какое значение имеют желто-зеленые водоросли в жизни водоема?
9. В состав какого полезного ископаемого, имеющее бальнеологическое значение, входят желто-зеленые водоросли?
10. Что такое планктонный образ жизни?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.

2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
5. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии = Introduction to Phycology / пер. Тарасов К. Л. - М.: Мир. - 1990. - 597 с.
6. Киселёв И. А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Водоросли //Определитель низших растений (в пяти томах) / под ред. Курсанов Л. И. - М.: Советская Наука. - 1953. - Т. 2
7. Жизнь растений: в 6-ти томах. - М.: Просвещение. Под редакцией А. Л. Тахтаджяна, главный редактор чл.-кор. АН СССР, проф. А.А. Федоров. Т. 1. - 1974.

Пирофитовые водоросли (*Pyrrophyta*)

Пирофитовые водоросли - это отдел низших растений. Микроскопические подвижные (с 2, реже с 1 жгутиком в 1 или 2 пересекающихся бороздах), иногда неподвижные одноклеточные, колониальные, редко нитчатые организмы; большинство голые или с оболочкой в виде панциря из двух половинок, образованных угловатыми пластинками.

Хлоропласты бурые, содержат хлорофиллы *a* и *c* и бурые пигменты. Запасный продукт - крахмал, реже масло. Ядро примитивное. У некоторых имеются глазок и пульсирующая вакуоль, а иногда глотка. Среди пирофитовых водорослей есть автотрофы и гетеротрофы с сапрофитным, паразитным или голозойным типом питания. Некоторые пирофиты - симбионты кишечнорастных и радиолярий.



Рис. 25. Пирофитовые водоросли

Подвижные пиропитовые водоросли размножаются делением, неподвижные - спорами и зооспорами, половой процесс (изогамия) наблюдается редко. Пиропитовые водоросли живут в пресных водах и морях, где служат пищей беспозвоночным животным и могут быть причиной цветения воды и гибели рыб.

На основании морфологических и биохимических признаков пиропитовые водоросли часто рассматривают как 2 отдела: криптопитовые (Cryptophyta) и перидинеи, или динопитовые (Dinophyta) водоросли. В настоящее время описано около 125 родов, включающих свыше 1000 видов. В России обитает около 50 родов с 500 видами.

Контрольные вопросы:

1. Чем определена окраска харовых водорослей?
2. В каких условиях существуют пиропитовые водоросли?
3. С какими животными пиропитовые водоросли вступают в симбиоз?
4. Сколько родов и видов пиропитовых водорослей описано в настоящее время?
5. Что отличает пиропитовые водоросли от диатомовых и зеленых водорослей?
6. Какие формы жизни имеют пиропитовые водоросли?
7. Какие способы размножения известны у пиропитовых водорослей?
8. Какое значение имеют пиропитовые водоросли для жизни водоема?
9. Сколько родов и видов пиропитовых водорослей обитает в России?
10. Какое экологическое значение имеют пиропитовые водоросли?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
6. Киселёв И. А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Водоросли //Определитель низших растений (в пяти томах) / под ред. Курсанов Л. И. - М.: Советская Наука. - 1953. - Т. 2
7. Киселев И. А., Пиропитовые водоросли. /Определитель пресноводных водорослей СССР. - М.: Советская наука. - 1954. - 65 с.

Бурые водоросли (*Phaeophyta*)

Бурые водоросли составляют отдел (тип), царства протистов. Почти все они - обитатели моря. Лишь немногие виды микроскопические, а среди макрофитов встречаются самые крупные водоросли в мире



Рис. 26. Бурые водоросли
Саргассумы - бурые водоросли *Macrocystis pyrifera*

Талломы их часто ветвистые, внешне похожие на покрытые листьями стебли. К последней группе относятся ламинарии, макроцистисы, фукусы, саргассумы и лессонии ("морские пальмы"), наиболее обильные по побережьям холодных морей.



Рис. 27. Бурые водоросли: 1. - Ламинария; 2. - Алария эскулента

Все бурые водоросли многоклеточные. Цвет их варьирует от зеленовато-желтого до темно-коричневого и обусловлен пигментом фукоксантином. Половое размножение связано с образованием подвижных гамет с двумя боковыми жгутиками. Экземпляры, образующие гаметы, часто совершенно не похожи на организмы того же вида, размножающиеся только спорами.

Контрольные вопросы:

1. Чем определена окраска бурых водорослей?
2. В каких условиях существуют бурые водоросли?
3. Какого типа талломы имеют бурые водоросли?
4. Что такое гаметы?
5. Какие формы жизни имеют бурые водоросли?
6. Какое значение имеют бурые водоросли для жизни водоема?
7. Какое значение имеют бурые водоросли для жизни человека?
8. В чем биологическая ценность ламинарии?
9. Сколько родов и видов пиррофитовых водорослей обитает в России?
10. Какое экологическое значение имеют пиррофитовые водоросли?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
5. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии = Introduction to Phycology / пер. Тарасов К. Л. - М.: Мир. - 1990. - 597 с.
6. Киселёв И. А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Водоросли //Определитель низших растений (в пяти томах) / под ред. Курсанов Л. И. - М.: Советская Наука. - 1953. - Т. 2
7. Киселев И. А., Пиррофитовые водоросли. /Определитель пресноводных водорослей СССР. - М.: Советская наука. - 1954. - 65 с.

Харовые водоросли (*Pyrrrophyta*)

Эти одноклеточные жгутиковые организмы тоже часто причисляют к простейшим, но их можно выделять и в самостоятельный отдел (тип) Pyrrrophyta царства протистов. Они в основном желто-бурые, но бывают и бесцветными. Клетки их обычно подвижны; клеточная стенка у некоторых видов отсутствует, а иногда бывает весьма причудливой формы. Половое размножение известно лишь у немногих видов.

Харовые водоросли или лучицы (лат. *Charóphyceae*) - единственный сохранившийся до настоящего времени класс (по другой классификации - порядок) некогда обширной группы древних растений, которые объединяют в себе признаки водорослей и высших растений. Название происходит от др.-греч. - радость, красота. Всего известно около 440 видов харовых.

Это макроскопические водоросли, внешне сходные с некоторыми высшими растениями (хвощ, роголистник). Высота их таллома составляет обычно 20-30 см, но может достигать и 1-2 м, боковые ветви ограниченного роста, расположены мутовками на многоклеточных узлах. Междоузлия состоят из одной длинной клетки, которая может обрастать корой из узких клеток. Оболочки клеток иногда обызвестленные. Хлоропласты зелёные, содержат хлорофиллы *a* и *b*, из дополнительных пигментов - ликопин. Запасное вещество - крахмал.

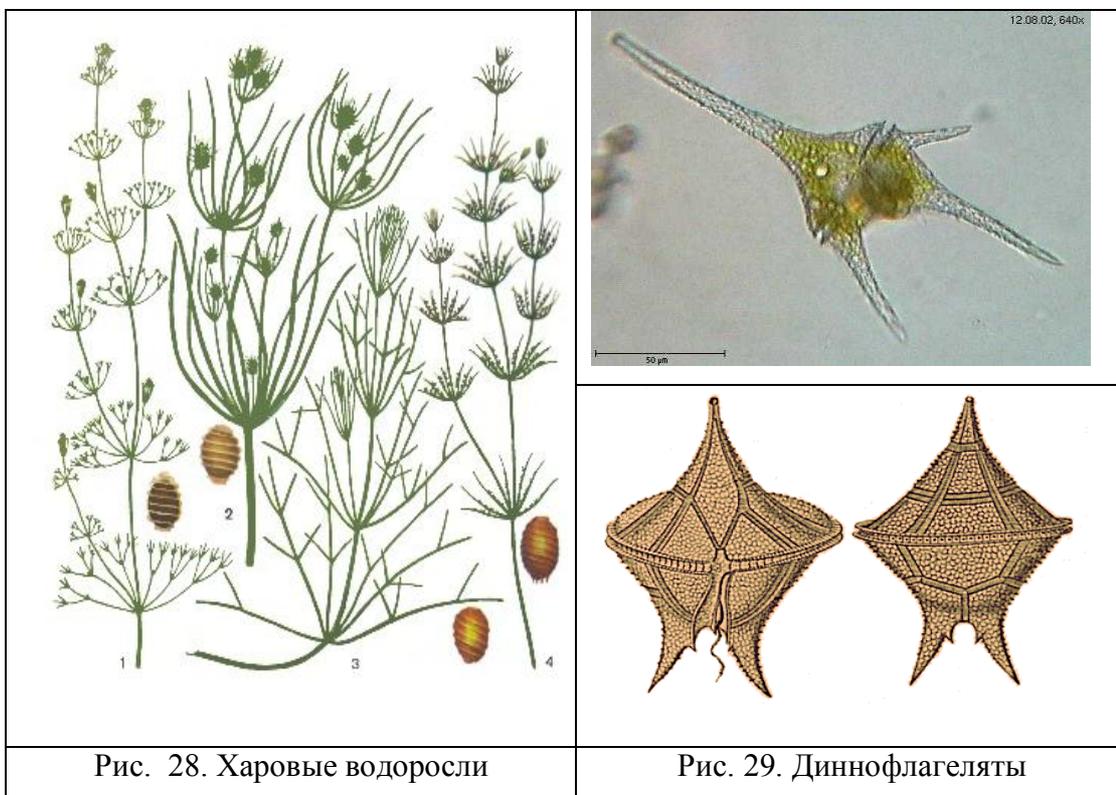


Рис. 28. Харовые водоросли

Рис. 29. Диннофлагелаты

Для харовых водорослей характерно вегетативное и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется посредством специальных клубеньков на ризоидах или звездообразных скоплений клеток на нижних стеблевых узлах, которые дают начало новому таллону. Бесполое размножение отсутствует.

Наивысшего развития среди всех водорослей достигают у харовых половые органы. Женский половой орган - оогоний и мужской - антеридий многоклеточны и развиваются у большинства видов на одном растении, но известны и двудомные виды. Антеридий имеет вид шарика, диаметром до 0,5 мм, сначала зелёного, а по мере созревания оранжевого или красного цвета. Он сидит на короткой одноклеточной ножке и состоит из 8 плоских клеточек-щитков, которые плотно соприкасаются своими зазубренными краями.



Рис. 30. Репродуктивные органы харовых водорослей (*сверху*: оогоний, *снизу*: антеридий)

От центра каждого щитка внутрь антеридия отходит цилиндрическая клетка-«рукоятка» (*manubrium*), которая заканчивается округлой клеткой-головкой. На клетке-головке сидят 6 клеточек меньшего размера. Каждая из них даёт начало 4 сперматогенным нитям, состоящим из 200-300 клеток. В каждой из этих клеток образуется по одному двужгутиковому антерозоиду.

Роль харовых водорослей сравнительно невелика, однако там, где они поселяются, проявляется их влияние на гидрологический режим и биологические особенности водоёмов. Режим водоёма становится более устойчивым и в нём формируется особый биоценоз. На талломах харовых развивается множество эпифитов - микроскопических водорослей и бактерий, служащих кормом для беспозвоночных, поедаемых рыбой. В густых зарослях этих водорослей находят приют и защиту молодь рыб и мелкие животные. Замечено, что в водоёмах с обильным развитием харовых водорослей отсутствуют или слабо развиты личинки комаров. Предполагают, что это обусловлено действием антибиотиков, выделяемых харовыми водорослями.

Харовые служат источником пищи для водоплавающих птиц, особенно на путях их осенних перелётов. Птицы используют главным образом ооспоры, заполненные крахмалом и каплями жира.

В Швейцарии харовые водоросли используют в качестве удобрения тяжёлых почв благодаря обилию в них извести. Иногда при больших естественных скоплениях и образовании отложений они образуют лечебные грязи. Их также используют для очистки тяжёлых органических жидкостей (например, при сахароварении). Очень широкое применение харовые водоросли получили как удобный объект для физиологических и биофизических исследований. Огромные размеры клеток, составляющие междуузлия, позволяют изучать такие явления, как проницаемость цитоплазматических мембран, закономерности движения цитоплазмы, биоэлектрические потенциалы клетки и т. п.

Морской род *Gonyaulax* - одна из причин "красных приливов": у побережий он бывает настолько обилен, что вода приобретает несвойственный ей цвет. Эта водоросль выделяет токсичные вещества, иногда приводящие к гибели рыбы и моллюсков. Некоторые динофлагелляты вызывают фосфоресценцию воды в тропических морях.

Контрольные вопросы:

1. Какие типы размножения существуют у харовых водорослей?
2. Сколько видов харовых известно в настоящее время?
3. Что такое таллом?
4. Что такое антиридий?
5. Что такое красные приливы и какова их причина?
6. Какова роль водорослей для жизни водоема?
7. Каково место харовых водорослей в трофической цепи?
8. Как проявляются фитонцидные свойства харовых водорослей?
9. В чем заключается отрицательное влияние харовых водорослей?
10. Харовые водоросли имеют двудомные или однодомные виды?

Литература по теме:

1. Лучицы // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона: В 86 томах (82 т. и 4 доп.). — СПб. - 1890-1907.
2. Борисова Е.В. Видовой состав и распространение *Charales* на Украине //Альгология. - 15. - № 2, 2005. - С. 205-217.
3. Водоросли. Справочник. - К.: Наук. думка. - 1989. - С. 503-509.

4. Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли. - Л.: Наука. - 1983. - 140 с.

5. Голлербах М. М., Паламар-Мордвинцева Г. М. Визначник прісноводних водоростей України. IX. Харові водорості (Charophyta). - К.: Наук. думка. - 1991. - 196 с.

6. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. — М.: Издательский центр «Академия», 2006. — 320 с.

Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*)

Эвгленовые водоросли относятся к типу микроскопических водорослей. Одноклеточные, подвижные, реже колониальные формы. Имеют ясно выраженное ядро, зелёные (редко бесцветные) хлоропласты с пиреноидами или без них, плазматическую оболочку (перипласт), поверх которой некоторые эвгленовые имеют твёрдые, инкрустированные железом домики. На переднем конце тела находится полость (глотка), через которую выходят наружу 1-2 (иногда более) жгута, а сбоку к ней прилегают сократительные вакуоли и стигма (глазок).

У ползающих форм жгут недоразвит. Эти организмы в связи с их способностью к "животному" питанию и рядом других важных признаков сейчас нередко относят к подцарству простейших (Protozoa) царства протистов, однако их можно рассматривать и в качестве не входящего в Protozoa отдела (типа) *Euglenophyta* того же царства. Все жгутиковые одноклеточные и подвижные. Клетки - зеленые, красные или бесцветные.

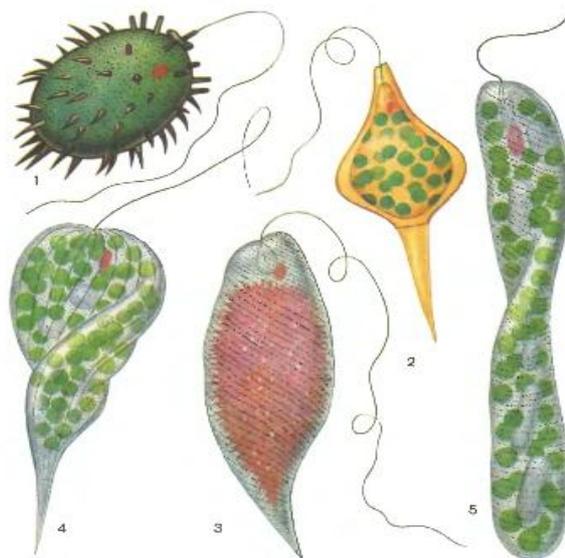


Рис. 31. Окрашенные эвгленовые водоросли

1 - *Trachelomonas bituricensis*, 2- *Strombomonas ensifera*, 3 - *Euglena sanguina* (заполненная гематохромом), 4 - *Phacus longicauda*, 5 - *Euglena chrenbergii*.

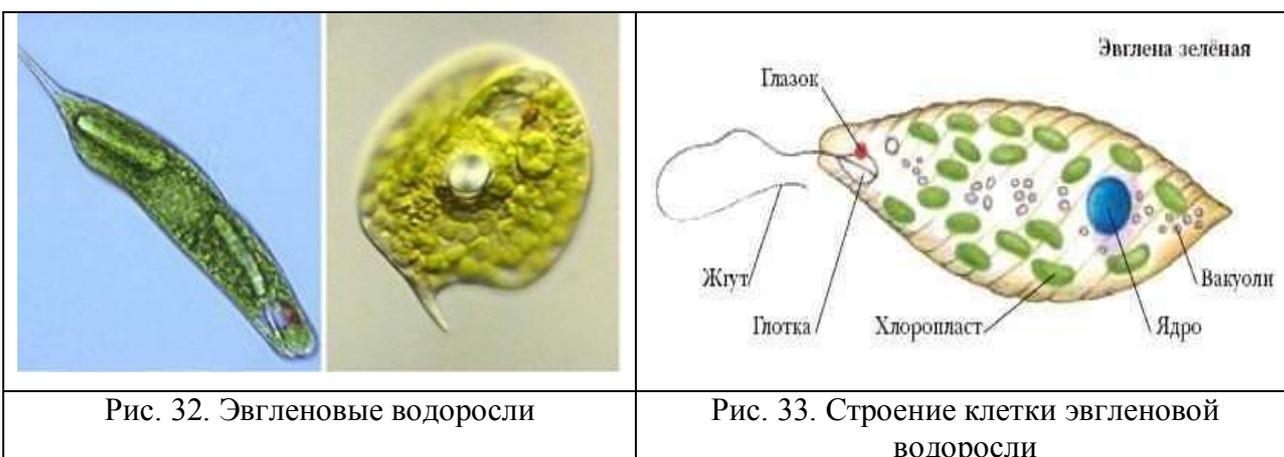
Некоторые виды способны к фотосинтезу, тогда как другие (сапрофиты) поглощают растворенную органику или даже заглатывают твердые ее частицы. Половое размножение известно лишь у некоторых видов. Обычный обитатель прудов - *Euglena*, зеленого цвета водоросль с красным "глазком".

Она плавает с помощью единственного жгутика, способна как к фотосинтезу, так и к питанию готовой органикой. В конце лета *Euglena sanguinea* может окрашивать прудовую воду в красный цвет.

Эвгленовые водоросли имеют монадный тип структуры таллома, один или несколько жгутиков, за исключением небольшой группы безжгутиковых форм, а также прикрепленных организмов. Клетки лишены целлюлозных оболочек. Под плазмалеммой расположен плотный, эластичный, белковой природы слой протопласта, называемый *пелликулой*. От её плотности зависит постоянство формы клеток, виды с тонкой и гибкой пелликулой способны менять форму тела (*метаболизировать*). У представителей рода Трахеломонад (*Trachelomonas*), например, кроме пелликулы вокруг клетки образуется твердый минеральный домик из солей железа и марганца.

На переднем конце клетки имеется мешковидное углубление, называемое глоткой, в расширенную часть которой - резервуар - изливается содержимое сократительных вакуолей.

Основным запасным веществом является полисахарид *парамилон*. Для эвгленовых характерный особый тип митоза - *эвгленомитоз*, его особенность в том, что при делении ядра ядрышко делится как отдельная структура, ядерная оболочка при этом сохраняется. Каждый хлоропласт имеет **трёхслойную** мембрану. Согласно теории эндосимбиоза, третья мембрана хлоропласта - это плазмалемма зеленой водоросли, поглощенной предковой зоофлагеллятой, или эндоцитозная мембрана хозяина.



Эвгленовые - преимущественно пресноводные планктонные водоросли. Наиболее общепотребительной является система Гордона Лидаля (1967), в соответствии с которой отдел *Euglenophyta* содержит только один класс *Euglenophyceae* и шесть порядков.

Размножаются эвгленовые водоросли продольным делением. При неблагоприятных условиях некоторые эвгленовые сбрасывают жгутики и образуют покоящиеся споры (цисты). Питание у зелёных эвгленовых водорослей преимущественно фототрофное, у бесцветных - сапрофитное и голозойное (по животному типу), паразиты немногочисленны. Запасными веществами служат углевод параamilон и масло. В настоящее время описано около 60 родов, более 900 видов, распространённых обычно в мелких, богатых органическими веществами водоёмах. На территории России обитает 33 рода, 429 видов. При массовом развитии придают воде зелёный, красный или бурый цвет.

Контрольные вопросы:

1. Какие типы размножения существуют у эвгленовых водорослей?
2. Сколько видов эвгленовых известно в настоящее время?
3. Что такое цисты?
4. Сколько слоев в мембране хлоропласта эвгленовых водорослей?
5. В чем особенность митоза эвгленовых?
6. Какой тип питания существует у эвгленовых водорослей?
7. Из чего состоит минеральный домик эвгленовых?
8. Сколько жгутиков имеют эвгленовые водоросли?
9. Какого цвета клетки эвгленовых водорослей?
10. Что такое стигма?

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
5. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии = Introduction to Phycology / пер. Тарасов К. Л. - М.: Мир. - 1990. - 597 с.
6. Киселёв И. А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Водоросли //Определитель низших растений (в пяти томах) / под ред. Курсанов Л. И. - М.: Советская Наука. - 1953. - Т. 2

7. Попова Т. Г., Сафонова Т. А., Флора споровых растений СССР. IX. Эвгленовые водоросли. Вып. 2. - Л.: Наука, 1976. - 288 с.

Зеленые водоросли (*Chlorophyta*)

Зеленые водоросли составляют отдел (тип) *Chlorophyta* царства протистов. Обычно они цвета зеленой травы (хотя окраска может варьировать от бледно-желтой до почти черной), а фотосинтетические пигменты у них такие же, как у обычных растений. Большинство - микроскопические пресноводные формы. Многие виды растут на почве, образуя на ее влажной поверхности напоминающие войлок налеты.

По строению зеленые водоросли бывают одно- и многоклеточными, образуют нити, шаровидные колонии, листовидные структуры и т.д. Клетки подвижные (с двумя жгутиками) или неподвижные.

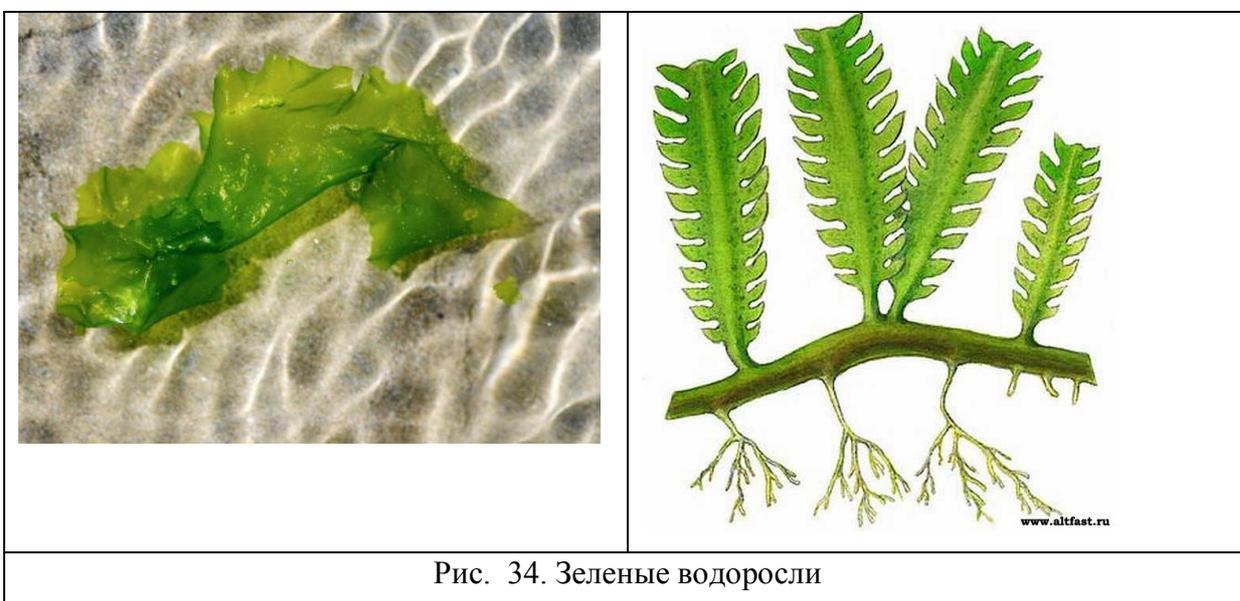


Рис. 34. Зеленые водоросли

Половое размножение - разных уровней сложности в зависимости от вида. В настоящее время описано несколько тысяч видов. Клетки содержат ядро и несколько четко оформленных хлоропластов. Один из хорошо известных родов - плеврококк (*Pleurococcus*), одноклеточная водоросль, образующая зеленые налеты, часто наблюдаемые на коре деревьев. Широко распространен род *Spirogyra* - нитчатые водоросли, образующие длинные волокна тины в ручьях и холодных речках. Весной они плавают в виде липких желтовато-зеленых скоплений на поверхности прудов. *Cladophora* растет в виде мягких, сильно ветвящихся "кустиков", прикрепляющихся к камням у берегов рек. *Basiocladia* образует зеленый налет на спине пресноводных черепах. Состоящая из многих клеток водяная сеточка (*Hydrodictyon*), обитающая в стоячих водах, по строению действительно напоминает "авоську". Десмидиевые - одноклеточные зеленые водоросли, предпочитающие мягкую

болотную воду и их клетки отличаются причудливой формой и красиво орнаментированной поверхностью.



Колония *Volvox* выглядит как полый шар (диаметром не более 3мм), поверхность которого образована клетками, соединенными между собой тяжами протоплазмы. Предполагается, что колониальные формы такого рода - одно из звеньев, связующих одноклеточные и многоклеточные организмы. Внутри родительской колонии формируются дочерние клетки.

Зонтиковые таломы зеленой водоросли ацетабулярии средиземноморской широко используется в генетических исследованиях.

У некоторых видов клетки соединены в нитчатые колонии. У свободноплавающей колониальной водоросли *Scenedesmus* серповидные или продолговатые клетки объединены в короткие цепочки. Этот род обычен в аквариумах, где его массовое размножение приводит к появлению в воде зеленого "тумана". Самая крупная зеленая водоросль - морской салат (*Ulva*), макрофит листовидной формы.

Контрольные вопросы:

1. Какой род зеленых водорослей используется в пищу?
2. Сколько видов зеленых водорослей описано в настоящее время?
3. Какой род зеленых водорослей широко используется в аквариумах?
4. Что такое талом?
5. Какую форму имеют колонии зеленых водорослей?
6. Зеленые водоросли - это многоклеточные или одноклеточные организмы?
7. В каких условиях обитают зеленые водоросли?

Контрольный тест для самопроверки:

1. Для питания животные организмы...
 - используют готовые органические вещества
 - поглощают углекислый газ
 - образуют органические вещества
2. Все функции живого организма выполняет клетка...
 - многоклеточного организма
 - простейшего
 - любого живого организма
3. Сократительные вакуоли необходимы...
 - для пищеварения
 - для газообмена
 - для удаления избытка воды с продуктами обмена веществ
4. Животные передвигаются, так как...
 - добывают готовые органические вещества
 - все они хищники и ищут жертву
 - они ищут освящённые места
5. Эвглену зеленую называют "переходной" формой, потому что она...
 - состоит из одной клетки
 - имеет жгутик, хлоропласты
 - дышит в воде жабрами
6. Простейшие обитающие в воде дышат ...
 - атмосферным кислородом
 - растворенным в воде углекислым газом
 - растворенным в воде кислородом
7. Наличие какого из перечисленных признаков присуще одновременно и амёбам и инфузориям?
 - сократительная вакуоль
 - реснички
 - два ядра разного размера
8. Инфузория-туфелька передвигается с помощью...
 - жгутика
 - ресничек
 - ложноножек
9. Наиболее сложное строение из простейших имеют:
 - эвглена зелёная
 - амёба
 - инфузории
10. Возбудители какой из названных болезней принадлежат к типу простейших?
 - чума
 - малярия
 - холера
11. Считают, что простейшие произошли от древних...
 - корненожек
 - жгутиковых
 - инфузорий
12. Первые организмы нашей планеты...
 - возникли на суше
 - возникли в море, были одноклеточными и могли расти и размножаться
 - пришли из космоса
13. При наступлении неблагоприятных условий среды простейшие образуют...
 - цисту
 - спору

- погибают
14. В каком случае правильно перечислены классы простейших:
- амёбы-инфузории-жгутиконосцы
 - саркодовые-жгутиконосцы-ресничные инфузории
 - саркодовые-амёбы-фораминиферы-кокцидии
15. Переваривание пищи у амёбы происходит в:
- сократительной вакуоли
 - глотке
 - пищеварительной вакуоли

Ответы к тесту: 1,2,3,1,2,3,1,2,3,2,2,2,1,2,3

Литература по теме:

1. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы. - М.: Академия. - 2006. - 320 с.
2. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
3. Курс низших растений, под ред. М. В. Горленко. - М.: Высшая школа. - 1981. - 340с.
4. Крыжановский В. А., Билич Г. А.. Биология. Полный курс. В 3-х тт. Том 2. Ботаника. - М.: ООО Издательский дом «ОНИКС 21 век». - 2002
5. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии = Introduction to Phycology / пер. Тарасов К. Л. - М.: Мир. - 1990. - 597 с.
6. Киселёв И. А., Зинова А.Д., Курсанов Л.И. Водоросли //Определитель низших растений (в пяти томах) / под ред. Курсанов Л. И. - М.: Советская Наука. - 1953. - Т. 2 - 312 с

Ископаемые остатки водорослей

Вероятно, что некоторые формы водорослей существовали уже в древнейшие геологические эпохи. Многие из них, судя по современным видам, не могли из-за особенностей своего строения (отсутствия твердых частей) оставить окаменелостей, поэтому сказать, какими точно они были, невозможно. Ископаемые формы основных нынешних групп водорослей, кроме диатомовых и нескольких других, известны с палеозоя (570-245 млн. лет назад). Наиболее обильными в ту эпоху, вероятно, были зеленые, бурые, красные и харовые водоросли, обитавшие в морях и океанах. Косвенное свидетельство раннего появления на нашей планете водорослей - научно доказанное существование в палеозое множества морских животных, которые должны были питаться органикой.

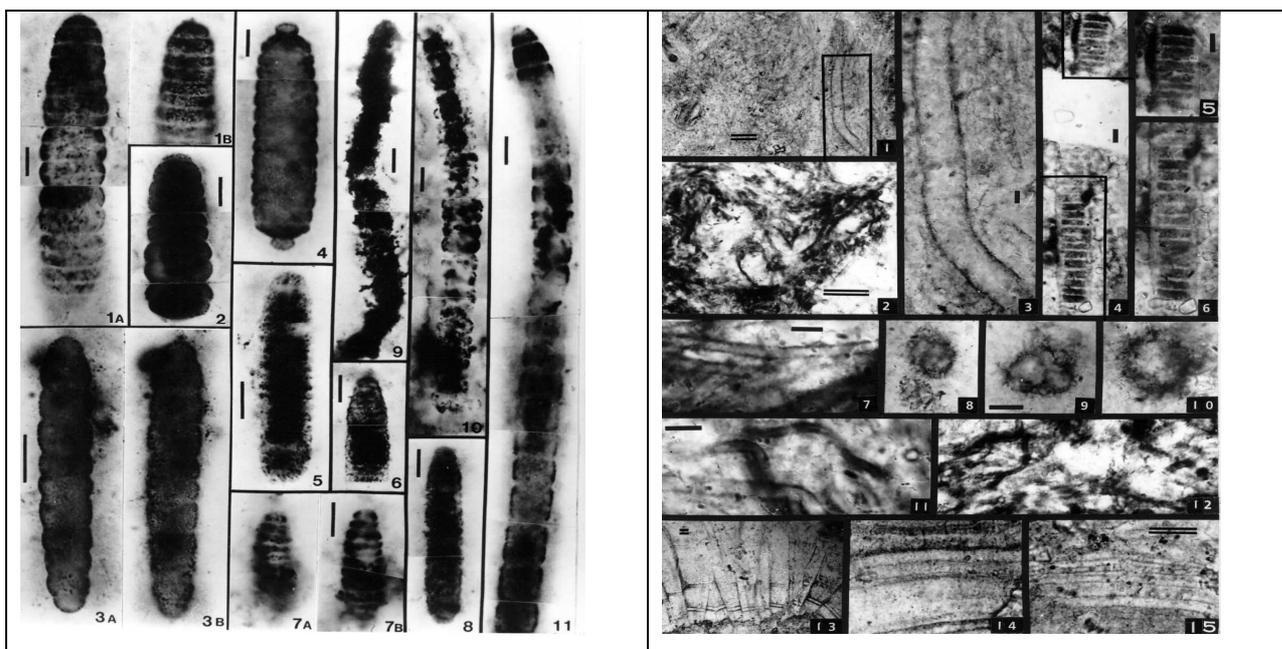


Рис. 37. Микроскопические водорослевидные образования докембрия

Первичным ее источником для них скорее всего служили фотосинтезирующие водоросли, потребляющие только минеральные вещества.

В целом виде сохраняются низшие растения (водоросли и бактерии). Изучение ископаемых остатков растений установило присутствие бактерий и одноклеточных водорослей в отложениях архея и протерозоя, т. е. более 3 млрд. лет назад. Эволюция низших споровых растений происходила более замедленными темпами - почти все типы водорослей уже существовали в древнейшие периоды жизни Земли. Только диатомовые и кокколитовые одноклеточные водоросли появились, видимо, в юре.

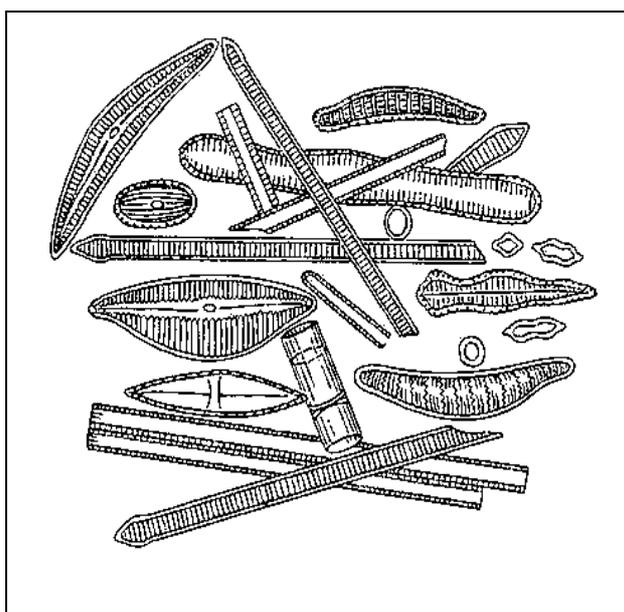


Рис. 38. Диатомовые водоросли из трепела третичной системы

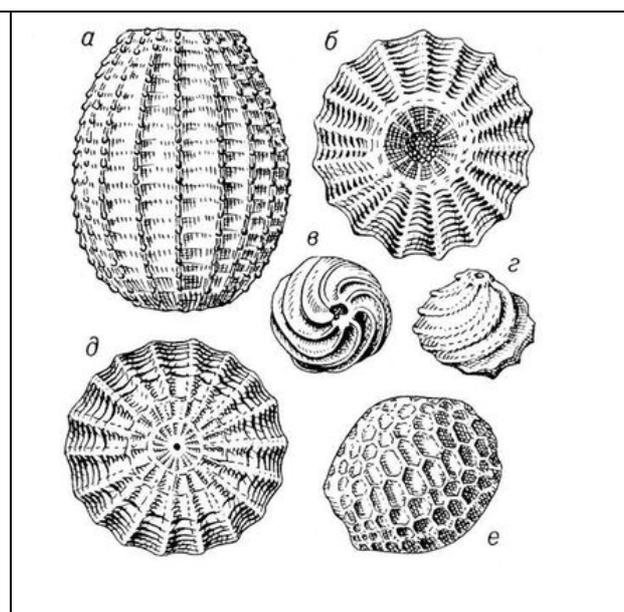


Рис. 39. Обызвествлённые оогонии харовых водорослей *Sycidium* (а, б, д, е) и *Trochiliscus* (в, г) из девонских отложений Ленинградской области

Из девонских отложений известны разнообразные харовые водоросли (*Trochiliscus*, *Sycidium*), в мезозое произошло бурное развитие сифонниковых водорослей, панцири которых образуют мощные скопления в триасовых отложениях Тироля и Ломбардии, а в кайнозое - багряных, или красных, водорослей, участвующих вместе с кораллами в построении рифов. В докембрии были широко распространены рифообразующие колониальные сине-зелёные водоросли, постройки которых называются строматолитами, а также мельчайшие одноклеточные формы.

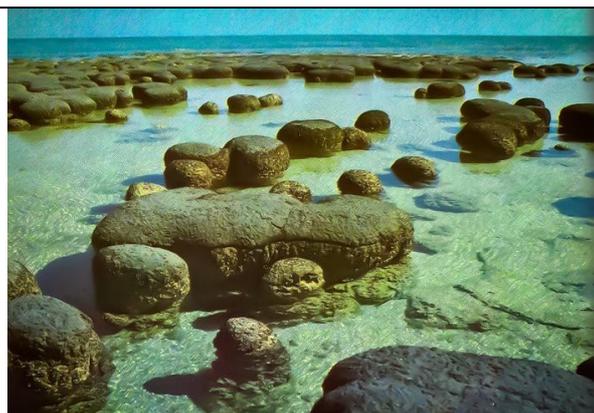


Рис. 40. Строматолиты



Рис. 41. Строматолит в разрезе

Ископаемые остатки растений образуют скопления полезных ископаемых, используемых в промышленности (залежи торфа, бурых и каменных углей, горючих сланцев). Отложения панцирей различных водорослей образуют залежи диатомитов, трепелов, опок, писчего мела.

Таким образом, определенное геологическое значение имеют:

докембрийские водорослевидные образования (докембрий);

нанопланктон (тип золотистые водоросли, известковые),

диатомовые водоросли, (кремнистые) - кайнозойские отложения всех частей света.

Известковый нанопланктон очень важен для юры, мела и палеогена (размер 30-50 мкм). На основе его изучения строятся очень надежные и детальные зональные шкалы, сравнимые со шкалами по фораминиферам и радиоляриям.

Акритархи широко используются для докембрийских и палеозойских отложений, особенно в нефтегазоносных областях.

Контрольные вопросы по теме "Водоросли"

1. Какое место в эволюции занимают сине-зеленые водоросли?
2. В чем заключаются особенности строения цианобактерий?
3. Каковы особенности ядерного и фотосинтетического аппарата сине-зеленых водорослей?

4. Наличие каких пигментов обуславливает их разнообразную окраску?
5. Как размножаются сине-зеленые водоросли?
6. В какой среде они обитают и каковы способы их питания?
7. Каково значение цианобактерий в природе и жизни человека?
8. Каковы особенности строения хлоропластов водорослей?
9. Какие признаки лежат в основе классификации водорослей?
10. Какие типы полового процесса известны у протоктист?
11. Что такое конъюгация и у каких водорослей она бывает?
12. У каких организмов впервые в эволюции возникло чередование в жизненном цикле диплоидной и гаплоидной фаз развития? В чем заключается смысл этого явления?
13. У каких водорослей существует гетероморфная и изоморфная смена поколений и что это такое?

Литература по теме:

1. Жизнь растений в 6-ти тт. Том 3. Водоросли. Лишайники., под ред. А. А. Фёдорова. - М.: Просвещение. - 1977. - 650 с.
2. Криштофович А.Н., Палеоботаника, 4 изд., Л.: Гостоптехиздат. - 1957. - 650 с
3. Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники./ Под ред. Орлов Ю.А - М.: Издательство Академии наук СССР. - Том 14. - 1963. - 702 с.
4. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.
5. Палеопалинология. Л.: Гостоптехиздат. / Под ред. Покровской И. М. т. 1-3. - 1966.
6. Сьюорд А. Ч. Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов, пер. [с англ.]. - Л.-М.: 1936. - 320 с.

ТЕМА 3. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Тип (Порядок) псилофитовые Psilophytales

В 1859 г. канадский геолог Джеймс Досон в девонских отложениях на полуострове Гаспе в Канаде обнаружил остатки удивительно примитивного высшего растения, непохожего ни на одно из известных науке в то время. Его дихотомически разветвленные стебли были лишены листьев, а проводящая система представляла собой типичную протостелу.

Спорангии этого растения были верхушечные (концевые)- они свисали с верхушек повторно дихотомированных боковых веточек. К сожалению, подземные органы не были обнаружены. Досон дал своему растению название *Psilophyton princeps*, что можно перевести на русский язык как «голорос первичный». Замечательная находка Досона, кстати сказать, совпавшая по времени с выходом в свет «Происхождения видов...» Ч. Дарвина, долгое время оставалась почти незамеченной, и ее значение для познания эволюции высших растений не было в свое время оценено. Одной из причин (может быть, главной причиной) было то, что псилофит сильно отличался от всех известных растений и не укладывался в существовавшие тогда системы классификации. Положение изменилось только в 20-х годах нашего века.

Псилофитовые произошли от предков типа ринии, но подверглись в процессе эволюции определенной специализации. В порядке одно семейство - **псилофитовые** (*Psilophytaceae* или *Trimerophytaceae*).

Из родов, включаемых в семейство псилофитовых, следует назвать **псилофит** (*Psilophyton*), который известен из отложений конца раннего девона Западной Европы, Урала, Западной Сибири, Восточного Казахстана, Китая и Северной Америки, причем в некоторых случаях, как в Гаспе, может быть, это уже начало среднего девона (эйфельский век).

Псилофитовые - это первые известные обитатели суши, имеющие стебель с системой проводящих пучков. Вероятно, псилофит образовывал обширные заросли на болотистых почвах. По высоте он в несколько раз превышал ринию. Прямостоячий псевдомоноподиальный стебель толщиной до 5 мм (иногда до 9) имел равно- или неравнодихотомически разветвленные боковые ветви. Проводящая система стеблей представляла собой типичную протостелу. **Ксилема** была центральная. **Трахеиды** протоксилемы имели кольчатые или спиральные утолщения, а окружающие их трахеиды метаксилемы характеризовались лестничной поровостью. Стебель был одет кутинизированной эпидермой с устьицами.

Поверхность стеблей была голая, например у псилофита Досона (*Psilophyton dawsonii*), или чаще покрыта многочисленными шипами длиной 2-2,5 мм, концы которых были дисковидно расширены, что, вероятно, указывает на их секреторную функцию. Если это были действительно железки, то они скорее всего служили для выделения наружу скопляющегося в растении избытка солей.

С эволюционной точки зрения исключительно интересны спорангиеносные части псилофита. Они представляют собой повторно дихотомические боковые ветви, загнутые конечные веточки которых несут попарно сближенные верхушечные спорангии. Спорангии продолговато-эллиптические, раскрывающиеся трещиной.

С псилофитом сближают также раннедевонские роды тримерофит (*Trimerophyton*) и пертика (*Pertica*).

В последние годы из отдела риниофитов исключен ряд родов, например спорогонитес (*Sporogonites*), астероксилон (*Asteroxylon*) и псевдоспорохнус (*Pseudosporochnus*). Спорогонитес относится предположительно к моховидным, астероксилон - к плауновидным, а псевдоспорохнус - к примитивным папоротниковидным.

Изучение строения риниофитов и их эволюционных взаимоотношений имеет исключительно большое значение для эволюционной морфологии и филогении всего подцарства высших растений. Оно прежде всего показало, что первоначальным органом спорофита высших растений был дихотомически ветвящийся стебель, несущий верхушечные спорангии, в то время как корни и листья у них отсутствовали и произошли, следовательно, позже спорангия и стебля. Риниофиты дали основной материал для построения теломной теории происхождения и эволюции спорофита высших растений. Имеются все основания считать риниофиты той исходной предковой группой, от которой произошли моховидные, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные.

Таким образом, псилофитовые, это травянистые, реже деревянистые растения, не имеющие настоящих корней. Функцию корней выполняют ризоиды. Спорангии состоят из нескольких слоев тонкостенных клеток. Внутри споры собраны в тетады (спорангии сфагновых мхов). Псилофитовые обитали на суше, в болотистых местах, частично погруженные.



Рис. 42. Первые наземные растения - псилофиты

В ископаемом состоянии псилофитовые известны с силура, а также в нижнем и среднем девоне. Ими сложены угли Кузбасса.

Осенью 1912 г. близ деревни Райни, расположенной недалеко от г. Абердина (Шотландия), были открыты пласты кремнистой породы чёрта (от англ. chert), известного

теперь в литературе под названием «райниевый чёрт». Это открытие было сделано врачом У. Макни из Эджина, который в свободное от медицинской практики время занимался геологией и даже опубликовал ряд научных работ в этой области.

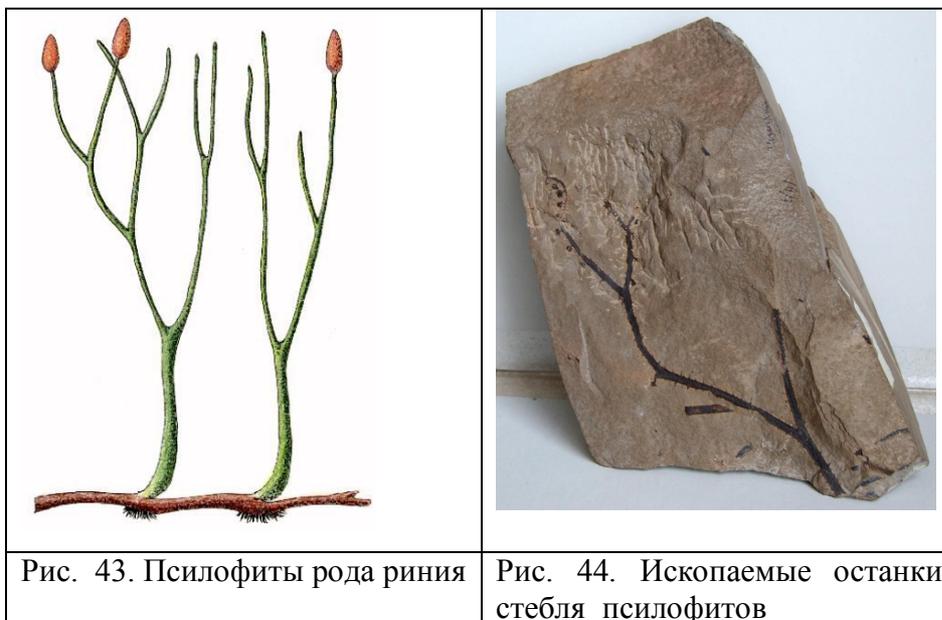
Во время своих полевых исследований он нашел близ деревни Райни многочисленные фрагменты черного чёрта и даже обнаружил блоки той же породы в некоторых близлежащих каменных стенах. Заметив, что в породе явно видны более темные прожилки и пятна, он сделал несколько срезов и был, вероятно, потрясен, увидев исключительно хорошей сохранности кремневые растительные остатки. В 1916 г. в работе, посвященной геологии района, Макни опубликовал некоторые изображения этих растительных остатков, но не пытался их описать и не дал им названий, ведь Макни, несмотря на широту своих научных интересов, не был палеоботаником. Он передал для изучения все свои материалы выдающемуся шотландскому палеоботанику Р. Кидстону (1852 - 1924), который совместно с профессором Манчестерского университета У. Лангом приступил в 1915 г. к изучению этой замечательной ископаемой флоры. В 1917-1921 гг. они опубликовали пять работ, прочно вошедших в историю ботаники как подлинно классические исследования, положившие начало систематическому изучению древнейших и наиболее примитивных высших растений.

Возраст «райниевый чёрт» в настоящее время определяется как раннедевонский. Таким образом, этот чёрт, сохранивший в себе кремневые остатки одних из наиболее древних представителей высших растений, возраст которых менее 415 млн. лет. Он состоит из окаменелых слоев своеобразного девонского торфа, который подвергался периодическим затоплениям.

В этих отложениях растения захоронились и переходили в ископаемое состояние (фоссилизировались) прямо на месте своего произрастания и даже в том же вертикальном положении, в котором они находились при жизни. Благодаря тому, что в процессе захоронения растения эти пропитывались раствором кремниевой кислоты, сохранилась не только их внешняя форма, но и тончайшие детали внутреннего строения.

Р.Кидстону и У.Лангу удалось показать, что из всех ранее известных вымерших растений один лишь род псилофит (*Psilophyton*) имеет определенное сходство с установленными ими родами риния (*Rhynia*), хорнеофит (*Horneophyton*) и др. Для всех этих растений они установили новый порядок - псилофитовые (*Psilophytales*).

Однако позднее из указанных выше родов в этом порядке оставили только псилофит, а ринию, хорнеофит и некоторые близкие роды выделили в отдельный порядок риниевые (*Rhyniales*). Что касается рода *Rhynia*, названного по имени деревни Райни, то в русской литературе принято название риния, хотя более правильным было бы название райния.



В 1937 г. было сделано третье крупное открытие, расширившее наши представления о наиболее примитивных высших растениях и времени их появления. В отложениях более древних, чем «райниевый чёрт», а именно в верхнесилурийских песчаниках Уэльса (Великобритания), Ланг открыл новый род, названный им куксонией (*Cooksonia*). Позднее куксония была обнаружена также в верхнесилурийских отложениях Чехословакии, СССР (Подолия и Центральный Казахстан) и США (штат Нью-Йорк), а также в нижнем девоне Шотландии и Западной Сибири. Куксония является самой древней из достоверных находок высших растений - это растение жило более 415 млн. лет назад.

Литература по теме:

1. Криштофович А.Н., Палеоботаника, 4 изд., Л.: Гостоптехиздат. - 1957. - 650 с.
2. Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники./ Под ред. Орлов Ю.А - М.: Издательство Академии наук СССР. - Том 14. - 1963. - 702 с.
3. Жизнь растений: в 6-ти томах. /Под редакцией Тахтаджяна А.Л., главный редактор чл.-кор. АН СССР проф. А.А. Федоров. - М.: Просвещение.- 1974.
4. Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники./ Под ред. Орлов Ю.А - М.: Издательство Академии наук СССР. - Том 14. - 1963. - 702 с.
5. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.

Контрольные вопросы

1. Почему псилофиты относятся к высшим растениям?
2. Что понимается под дихотомическим строением ветки?
3. Кто впервые обнаружил ископаемые остатки псилофитов и когда?
4. Кто является вероятным предком псилофитов?
5. Чем покрыт стебель псилофитов?
6. Какие свойства позволили им выйти на сушу?
7. Какие роды сближаются с родом псилофит по строению?
8. В каких условиях они существовали?
9. Где обнаружили останки псилофитов в прижизненном состоянии (вертикально) ?
10. В какое время они существовали?

Тип моховидные (*Bryophyta*)

Тип моховидные (мохообразные), отдел высших автотрофных наземных (реже пресноводных) растений. Характеризуются относительно простым строением. Имеют многоклеточные спорангии со спорообразующей тканью (археспорием), защищённой стенками, и многоклеточные гаметангии двух типов - мужские (антеридии) и женские (архегонии) с одной неподвижной гаметой - яйцеклеткой. Черты сходства с другими высшими растениями проявляются и в других признаках строения спорофита и гаметофита, например у антоцеротовых и многих бриевых мхов в эпидермисе спорогона имеются типичные устьица.



Рис. 45. Сфагнум красноватый (*Sphagnum rubellum*)



Рис. 46. Мох кукушкин лен *Polytrichum commune*.

Моховидные - это наземные растения, избегающие, как правило, хлоридного и сульфатного засоления; в их хлоропластах имеется только хлорофилл. У антоцеротовых содержатся пиреноиды, что наряду с наличием подвижных сперматозоидов (и, следовательно, необходимостью капельно-жидкой воды для полового процесса) указывает на родство моховидных с водорослями. В цикле развития моховидных преобладает

автотрофный гаметофит, способный к самостоятельному длительному существованию и расселению благодаря вегетативному размножению. Спорофит моховидных преобразовался в орган бесполого размножения - спорогон, существующий в основном гетеротрофно на гаметофоре и слабо использующий способность к автотрофному питанию.



Рис. 47. Схема размножения мхов

Гаметофит моховидных в процессе эволюции оказался малопластичным, чем, вероятно, обусловлены его небольшие размеры и слабое тканевое расчленение, а возможно, и замедленные темпы видообразования мхов. В настоящее время считается, что моховидные - это обособленная ветвь в эволюции высших растений, происходящая, по-видимому, от гипотетических зелёных водорослей с расчленённым слоевищем и гаметангиями, построенными по типу многоклеточных гаметангиев некоторых ныне живущих бурых водорослей.

Генетические связи моховидных с папоротникообразными не ясны. Отмечаются тесные взаимосвязи моховидных с псилофитами.

		
<p>Рис. 48. Феоцерос гладкий (<i>Phaeoceros laevis</i>)</p>	<p>Рис. 49. Полиния поникшая (<i>Pohlia nutans</i>)</p>	<p>Рис. 50. Маршанция многообразная (<i>Marchantia poly-morpha</i>), Печеночные мхи</p>

Палеоботанические данные свидетельствуют о древности моховидных. Достоверные ископаемые остатки печёночных мхов (относимых к метцгериевым) известны из девона; маршанциевые найдены в карбоне; олиственные юнгерманниевые мхи - в юре; листостебельные мхи - в карбоне.

Более богатые находки третичного периода обнаруживают значительную близость с моховидными современной флоры. Мхи из четвертичного периода не отличаются от ныне растущих; существенно изменилось только их распространение.

Контрольные вопросы

1. Что сближает мхи с высшими растениями?
2. Почему их называют автотрофными?
3. В каких условиях существуют мхи?
4. Какую роль в половом процессе играет вода?
5. Что означает вегетативное размножение?
6. Какую функцию выполняют спорангии и где они находятся?
7. Кто является вероятным предком моховидных?
8. В отложениях какого возраста установлены ископаемые остатки моховидных?
9. Какова роль мхов в биоценозе?
10. Какова роль мхов в жизни человека?

Литература по теме:

1. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.
2. Абрамов И.И., Савич-Любицкая Л.И.. Тип Bryopsida. Мохообразные. / Основы палеонтологии. - М.: - 1963.
- 3 Вахрамеев В.А. Юрские и меловые флоры и климаты земли. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
4. Еленевский А.Г. Отдел мохообразные (Bryophyta) // Ботаника. Систематика высших, или наземных, растений: учеб. для студ. высш. пед. учеб. заведений / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьёва, В. Н. Тихомиров. - Изд. 4-е, испр. - М.: Издательский центр «Академия». - 2006. - С. 40-70.

Тип плауновидные (Lycopsidea)

Плауновидные это тип высших споровых растений. В основном вымершие древовидные или кустарниковые, реже травянистые формы. Ранние плауновидные обладают филлоидами, выполняющими функции настоящих листьев.

По наличию или отсутствию у основания **филлоидов** особого образования - **лигулы** (или язычка) ранние плауновидные делятся на язычковые и безязычковые и объединяют 6 порядков, из которых барагванатиевые (Baragwanathiales), протолепидодендровые (Protolepidodendrales) и лепидо-дендровые (Lepidodendrales) - вымерли еще в палеозое. Lepidodendrales - наиболее богатый и важный в стратиграфическом отношении порядок. Плауновые (Lycopodiales), селлагинелловые (Selaginellales) и полушниковые (Isoetales) - существуют и в настоящее время.

Наиболее древесные ранние плауновидные (Drepanophycus, Baragwanathia) известны с силура, расцвет основных родов древовидных плауновидных (Lepidodendron, Sigillaria и др.) характерен для тропической зоны позднего палеозоя. В настоящее время плауновидные представлены только травянистыми формами.

Среди древнейших плауновидных, остатки которых обнаружены в отложениях девонской системы, наряду с представителями порядка астероксиловых (Asteroxylales) встречены остатки растений и из другого, целиком вымершего в палеозойскую эру порядка - протолепидодендровых (Protolepidodendrales). Обладая характерными особенностями отдела, эти растения отличались от остальных плауновидных прежде всего вильчато разветвленными листьями.



Рис. 51. Плауновидные

1- Селлагинелла сибирская (*Selaginella sibirica*); 2 - Селлагинелла крючковатая (*S. uncinata*); 3 - Селлагинелла завертывающаяся (*S. involvens*); 4 - Селлагинелла Мартенса (*S. martensii*); 5 - Селлагинелла тамарисколистная (*S. tamariscina*); 6 - Полушник озерный (*Isoetes lacustris*)

В верхнем палеозое плауновидные достигли своего максимального расцвета: представители многочисленных родов и семейств были широко распространены по земному шару и занимали различные экологические ниши. Но основную роль в сложении растительного покрова многих областей играли, по всем данным, представители класса полушниковых. Среди них особенно выделялись своими размерами лепидодендроны, или чешуедревы (*Lepidodendron*), из порядка лепидодендровых (*Lepidodendrales*).

Все современные представители плауновидных, а их около 1000 видов, многолетние травянистые растения, часто вечнозеленые. Побеги большинства растений этой группы покрыты спирально расположенными мелкими листьями – *микрофиллами*. Для них также характерно дихотомическое или вильчатое ветвление побегов. Подземные части этих растений обычно представлены корневищем с придаточными корнями и видоизмененными листьями. У некоторых видов подземные части побегов образуют своеобразный орган, несущий расположенные по спирали корни и называемый *ризофором* (от греч. *rhiza* – корень и *phoros* – несущий), или *корненосцем*. Надземные и подземные побеги плауновидных нарастают ограниченное время, поскольку со временем клетки верхушечных меристем теряют способность к делению.

Спороносные листочки (*спорофиллы*) плауновидных по форме, размерам и цвету могут быть похожи на вегетативные листья (*трофофиллы*) или в той или иной степени отличаться от них. Чередуясь со стерильными листьями, спорофиллы образуют на протяжении стебля *спороносные зоны* или собраны в расположенные на концах ветвей компактные образования – *стробилы*. У некоторых ископаемых форм плауновидных спорофиллы сидели на стебле попеременно с вегетативными листьями, не образуя ни спороносных зон, ни стробилов.

Среди плауновидных есть равно- и разноспоровые растения, гаметофиты (заростки) которых, соответственно, либо обоеполые (т.е. на них образуются как мужские, так и женские половые клетки), либо однополые. Есть между ними и другие отличия. Заростки современных равноспоровых (представителей класса плауновых) созревают в течение 1–15 лет, достигая в длину от 2 до 20 мм. При этом они развиваются в подземных или полуподземных условиях, и питаются в значительной степени или исключительно за счет образования союза с почвенными грибами.

Заростки разноспоровых плауновидных (к ним относятся все представители класса полушниковых) развиваются обычно в течение нескольких недель. Они вообще лишены хлорофилла и живут за счет питательных веществ, содержащихся в споре. Поэтому они очень мелкие и даже в зрелом виде лишь слегка выступают за пределы оболочки споры.

Половые органы, развивающиеся на заростках плауновидных, представлены *антеридиями*, в которых развиваются сперматозоиды с двумя или многими жгутиками, и *архегониями*, в которых развиваются яйцеклетки.

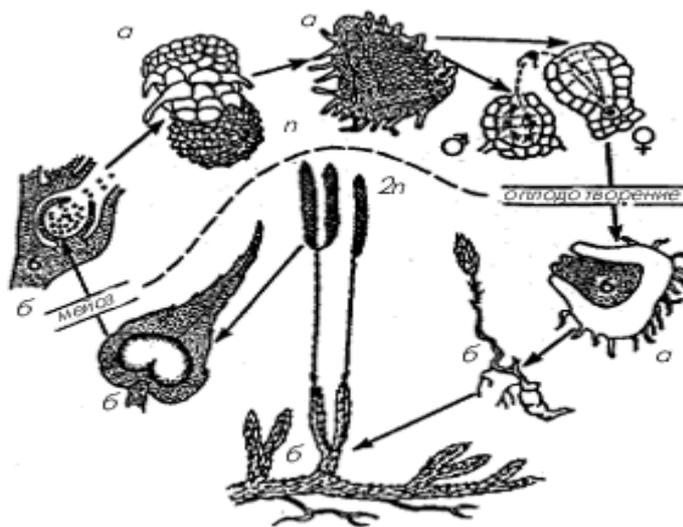


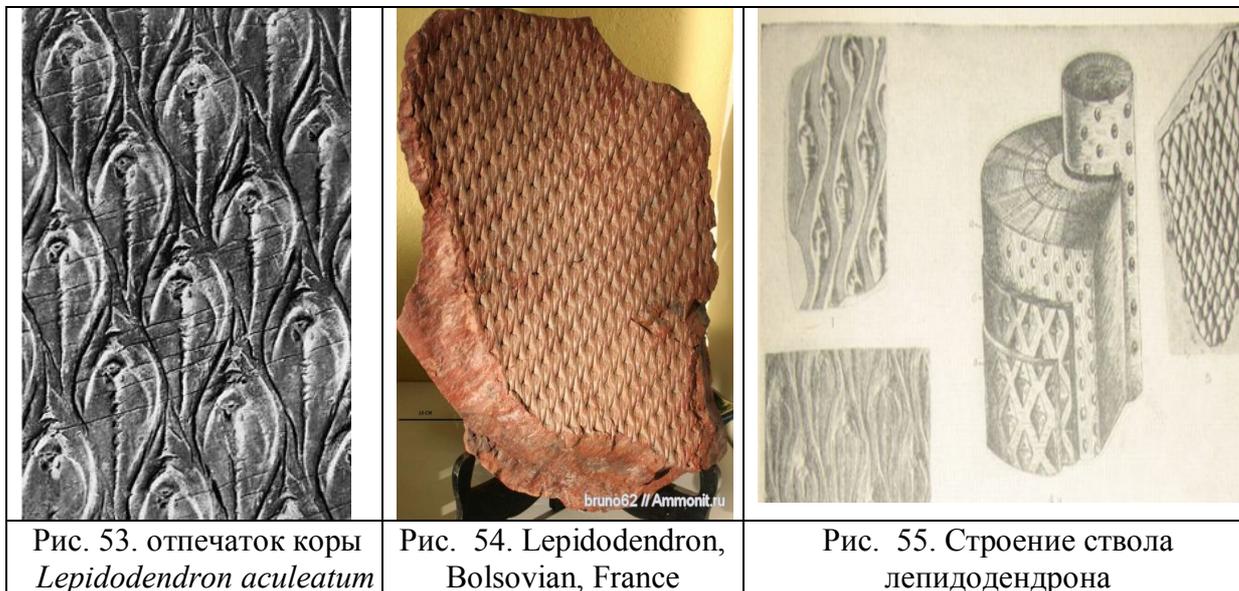
Рис. 52. Чередование поколений в жизненном цикле плауна: а – гаметофит; б – спорофит

Для того чтобы сперматозоид мог достичь яйцеклетки, необходимо наличие капельно-жидкой воды. Надо заметить, что для того чтобы наблюдать эту фазу в цикле развития плаунов, как и других высших споровых растений, нужно проявить наблюдательность и терпение натуралиста-исследователя – разыскать крошечные заростки под травяно-кустарничковым ярусом леса очень непросто. Оплодотворенная яйцеклетка у плауновидных сразу же, не впадая в состояние покоя, развивается в растение нового бесполого поколения – спорофит (рис. 52).

В настоящее время на нашей планете встречаются представители двух классов отдела плауновидных – плауновых и полушниковых, или шильниковых.

Порядок лепидодендроновые крупные или небольшие деревья с прямыми, дихотомически разветвленными стволами, покрытыми рубцами от оснований опавших листьев. Ствол из проводящего пучка и толстого слоя коры. Лепидодендроны обладали колонновидным главным стеблем - стволом высотой до 30 м и диаметром более 1 м у основания. Первичная и вторичная древесины занимали небольшую часть объема ствола, большая часть которого была сложена паренхимной тканью. Крона дерева формировалась в результате многочисленных последовательных дихотомических ветвлений стебля. Ствол молодого растения был густо покрыт очень длинными шиловидными листьями. У некоторых видов они могли быть длиной до 1 м при ширине более 1 см.

По мере роста растения листья постепенно опадали начиная снизу вверх, и на поверхности ствола оставались лишь листовые подушки, в верхней части которых, в ямке, сидел язычок, а в средней находился листовый рубец с пучком листового следа и выходами воздухоносной ткани - парихнами (от греч. *para* - около и *ichnos* - след).



Листья были покрыты тонким слоем кутикулы, а под эпидермой располагался мощный слой толстостенных клеток, придававший листьям необходимую жесткость и упругость. Кольцо этой укрепляющей ткани прерывалось только на нижней стороне листа, в области двух устьичных ложбинок, на дне которых располагались многочисленные устьица.

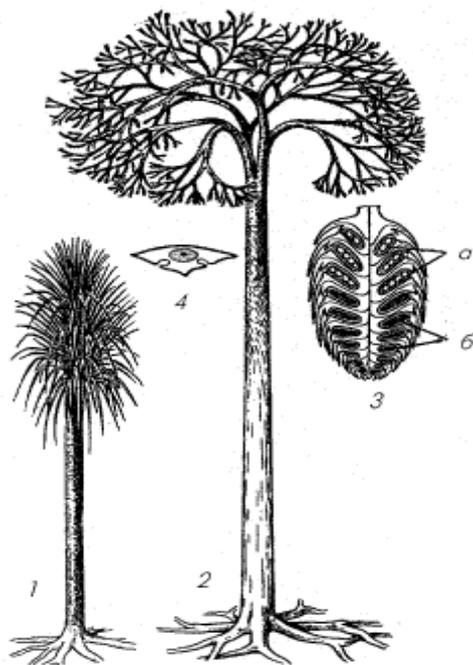


Рис. 56. Дихотомически разветвленная крона Лепидодендрона

При таком погруженном положении устьичного аппарата капельки воды, конденсируемые на поверхности растения из атмосферной влаги, не могли закупорить устьица, и испарение воды (которое и так шло во влажной атмосфере тропических болот с небольшой скоростью) не прерывалось. Это имело большое значение для поддержания восходящего тока воды в гигантском стволе и громадной кроне. Поддержанию такого тока способствовала и деятельность язычков, которые выделяли воду, поставляемую к их основанию мощным тяжем ксилемы.

Газообмен растения с окружающей средой осуществлялся не только с помощью устьиц, но и через парихны. По межклетникам воздухоносной ткани, буквально пронизывающей все органы растения, воздух с кислородом проходил и в находящуюся в анаэробной болотистой почве корневую систему. На подземных осях корневой системы сидели по спирали корни, не имевшие корневых волосков, длиной до 50 см и более. Эти оси, или ризофоры, называют стигматриями (от греч. stigma - клеймо), так как после опадения корней поверхность ризофоров оказывалась покрытой небольшими округлыми рубчиками.

Стробилы лепидодендронов, сидевшие на концах ветвей, могли достигать в длину 50 см и диаметра 5 см. В обоеполых стробилах мегаспорофиллы располагались в нижней, а микроспорофиллы - в верхней их части. В микроспорангиях развивались тысячи мелких микроспор. У более примитивных видов лепидодендронов в мегаспорангиях развивались сотни небольших мегаспор. У более подвинутых их число уменьшилось до 16, даже до 12 и 4, а размер мегаспор увеличился почти до 1 мм. И наконец, в спорангиях наиболее подвинутых видов развивалась всего одна мегаспора, которая тут же прорастала, образуя женский гаметофит (заросток), защищенный от неблагоприятных воздействий внешней среды толстой стенкой спорангия или завернутыми краями спорофилла, создававшими для гаметофита дополнительный покров.

Представители примитивного плауновидного порядка астероксилонных (Asteroxylales), имевшего подвинутый тип организации (наличие листьев) обнаружены в отложениях среднего девона Шотландия (в кремнистых отложениях близ деревни Райни), ФРГ, СССР и КНР, в среднем девоне Австралии и позднем девоне США. Нам известны как отпечатки, так и окаменелости этих растений. Род астероксилон встречается вместе с ринией и хорнеофитом в названных выше кремнистых отложениях Шотландии. Астероксилон был травянистым растением с очень четким расчленением на подземную и надземную части, а также на стебель и листья (филлоиды), что не было свойственно риниофитам.

Эволюция полушниковых как класса шла таким образом, что растения как бы созревали на все более и более ранних стадиях индивидуального развития.

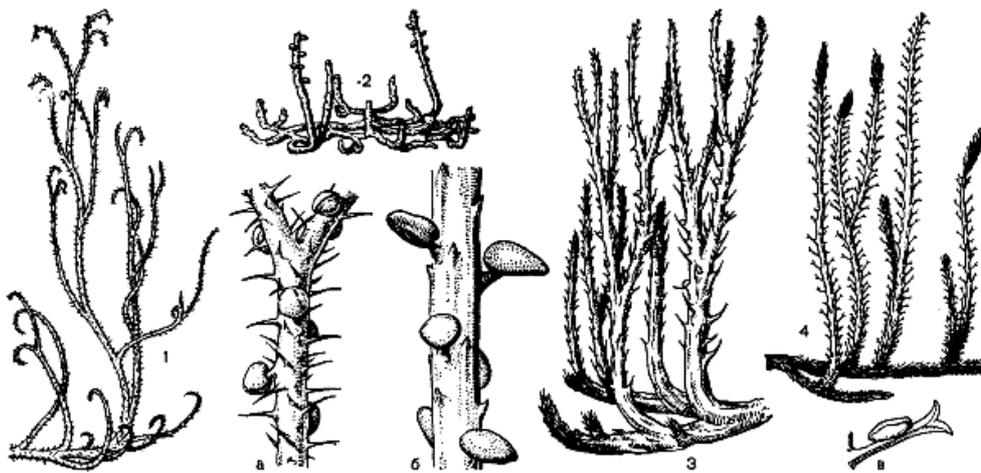


Рис. 57. Представители современных плауновидных

1 - содония украшенная (*Sadonia ornata*); а - участок побега с шипами и спорангиями; 2 - каулангиофитон иглистый (*Kaulangiophyton akantha*); б - участок побега с шипами и спорангиями; 3 - дрепанофигус колючковидный (*Drepanophycus spiniformis*); 4 - протолепидодендрон Шари (*Protolepidodendron scharianum*); в - спорофил.

На смену сильно разветвленным гигантским лепидодендронам с многочисленными стробилами в пермское время пришли более низкорослые и менее разветвленные **сигиллярии, или печатницы** (*Sigillaria*), которых в мезозойское время сменили **плевромейи** (*Pleuromeia*) - невысокие (1-2 м), неразветвленные растения с одним верхушечным стробилом.

В некоторых районах Земли плевромейи образовывали по берегам морей заросли, возможно напоминающие современные мангры. Одновременно с уменьшением величины и степени разветвленности верхней части оси полушниковых уменьшались размеры и число ветвей ризофора, и в конце концов эти процессы достигли своей крайней степени выражения у современного полушника, который условно можно считать лепидодендромом, созревающим в первый год жизни. Образно говоря, старцы чешуедревы дошли до наших дней в образе преждевременно состарившихся юношей.

В каменноугольных лесах из древовидных представителей полушниковых на почве произрастали не только травянистые представители плауновых, но и травы из порядка селлагинелловых. В конце палеозойской эры и в начале мезозойской все крупные высокоспециализированные представители плауновидных вымерли, уступив свое место более конкурентоспособным голосеменным.

Порядок каламитовые

Каламитовые (*Calamitales*) порядок вымерших членистостебельных растений, напоминающих гигантские хвощи. Каламиты достигали 8 -20 м в высоту и 0,5-1 м в

диаметре. Они уступали в размерах лепидодендронам, образуя второй ярус заболоченных лесов каменноугольного периода. Стебли членистые, междуузлия продольнорребристые. В узлах - мутовки игольчатых листьев, от четырех до сорока, свободных или сросшихся у основания. У некоторых видов листья последовательных мутовок перекрывались, полностью покрывая стебель.

Стебель разделялся узлами на междуузлия и обильно ветвились. На узлах побегов были расположены мутовки ветвей или простых линейных листьев с одной жилкой (роды аннулярия, астерофиллитес). На концах ветвей развивались спороносные шишки, состоящие из мутовок щитковидных спорангиофоров с четырьмя обращенными спорангиями. Спороносные шишки каламита состояли из чередовавшихся плодущих и стерильных листьев (спорангиофоров). Между ними располагались мутовки стерильных чешуй, которые локтевидно изгибались кверху и прикрывали спорангиофоры. Спорангии содержали споры одного или - у разноспоровых видов - двух типов. Поверхность незрелых спор была покрыта спирально закрученными клетками - элатерами, которые по созревании раскручивались, способствуя рассеиванию спор. Анатомически каламиты отличались от хвощей сильным развитием вторичной древесины, но, как и хвощи, имели в стволе обширную полость на месте рано разрушавшейся сердцевинки. Основной род каламитовых - *Calamites* включал 3 подрода.



Рис. 58. Подземные части стволов каламитов

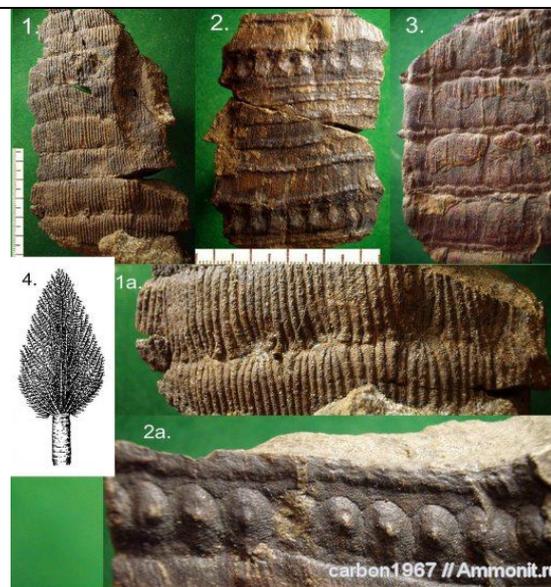


Рис. 59. Ствол (2, 2а и 3), сердцевинный отлив (1-1а), реконструкция (4)

В ископаемом состоянии часто сохраняются внутренние отливы (ядра) сердцевинки, с ребрами и желобками, образованными вдающимися в нее клиньями древесины (именно к

такого рода остаткам относится родовое название каламитес - Calamites - от которого образовано название порядка).

Каламиты появились в каменноугольном периоде и вымерли на рубеже палеозойской и мезозойской эр. Наиболее крупных размеров и наибольшего морфологического разнообразия они достигли в Евразийской палеофлористической области с ее относительно теплым и влажным климатом. При изменении климата и иссушении обширных заболоченных пространств в середине пермского периода каламиты здесь пришли в упадок и вскоре уступили место другим группам околводных растений.

Примитивные каламиты (остерокаламиты) появились в конце девонского периода и вымерли в середине каменноугольного периода, сменившись настоящими каламитами, исчезнувшими в пермском периоде.

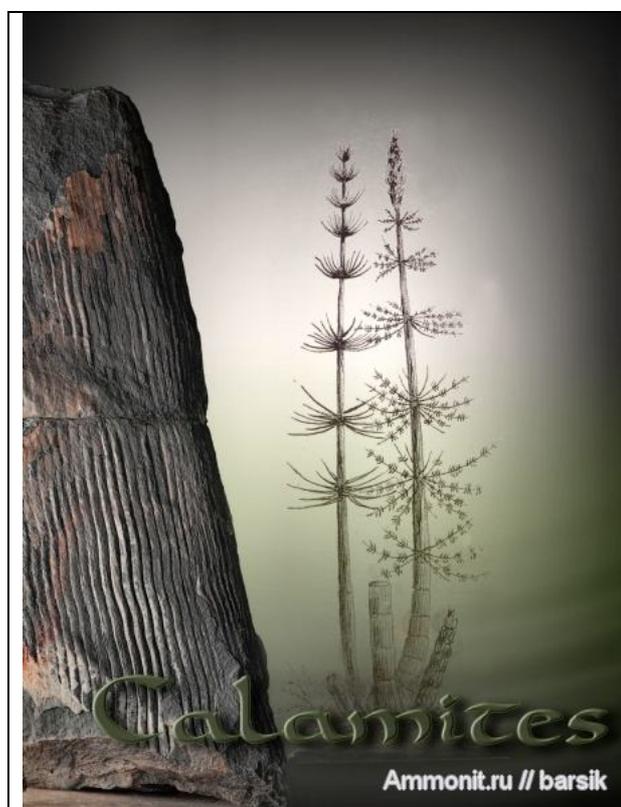


Рис. 60. Каламиты - обитатели каменноугольного периода и ставшие основой карбоновых углей



Рис. 61. Отпечаток ископаемого каламита. Длина отпечатка 2 м.

Наибольшего распространения и наиболее крупных размеров каламиты достигли в тропической зоне (Евразийская палеофлористическая область), заселяя низменные, часто заболоченные пространства.

Контрольные вопросы

1. Какие жизненные формы имеют плауновидные?

2. Что такое антеридии?
3. С какого периода известны ранние древесные плауновидные?
4. Какими формами представлены современные плауновидные?
5. В какое время отмечался расцвет плауновидных?
6. В каких условиях обитали и обитают плауновидные?
7. Что такое ризофоры и какие функции они выполняют?
8. Имеют ли плауновидные листья?
9. Что означает термин - равноспоровые?
10. Что такое антеридий и какие функции он выполняет?

Тип псилотовые (*Psilotopsida*)

Псилотовидные - класс высших растений, который включает в себя одно семейство - Псилотовые. Эти растения лишены корней, часто являются эпифитами на стволах пальм, древовидных папоротников, саговников, растут на гумусной почве и в трещинах скал.

Псилотовые представляют собой травянистые многолетние растения, ведущие наземный или эпифитный образ жизни. К отряду псилотовидные относятся всего два рода тропических растений с прямостоячими ветвящимися стеблями, которые отходят от горизонтальной подземной части, похожей на корневище. Настоящих корней у псилотовидных нет. Подземные корневищные побеги содержат грибные гифы (эндотрофная микориза). Стебли снаружи покрыты эпидермисом, с устьицами, чем близки ископаемым риниевым.

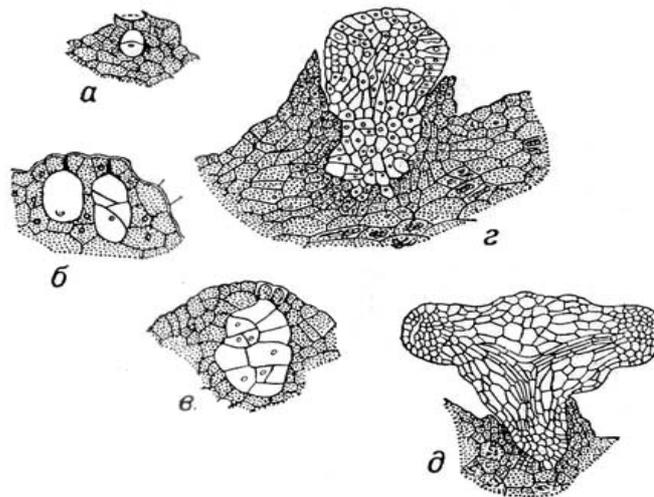


Рис. 62. Развитие зародыша у псилотовых (*Tmesipteris tannensis*)
 а - первое деление зиготы, б и в - проэмбрио, г - закладка апикальных клеток,
 д - начало образования дихотомически разветвленного зародыша

В семейство псилоцетия объединено 2 вида псилотума - с повторно дихотомически разветвленным стеблем длиной 20-100см с мелкими чешуевидными листьями, встречающиеся в тропиках и субтропиках обоих полушарий; 2 вида тмезиптериса, со стеблями длиной от 5 до 40 см, несущие в верхней части хорошо развитые пластинки (спорофиллы), встречаются в Австралии, Новой Зеландии и на островах Полинезии.

Образующиеся у псилотовых спорангии - двух или трехгнездные. Споры прорастая, дают начало подземным, лишенным хлорофилла гаметофитам, сапрофитно питающимся при посредстве грибов. Гаметофиты по величине не отличаются от молодых ризоидов.

Проводящая система состоит из ксилемы и флоэмы, находится в стебле. Вода с растворенными в ней солями движется по ксилеме, а флоэма транспортирует органические питательные вещества. Также эти ткани свойственны всем сосудистым растениям. Однако у псилотовидных ни флоэма, ни ксилема не заходят в их листовидные придатки, именно поэтому эти придатки и не считаются настоящими листьями. Листовидные органы псилотовых как и плауновидных имеют энационное происхождение. Но у псилотовых в своем развитии они остановились на уровне девонских форм.



Функцию фотосинтеза выполняют в основном стебли. Споры образуются на веточках и прорастают в цилиндрическое ветвистое образование. Этот «заросток» образует гаметы, в архегонии гаметы сливаются, а затем из зиготы вновь развивается прямостоячее споровое поколение.

Бельгийский биолог Сюзанна Леклерк приводила в качестве доказательства достаточно сложное строение органов размножения псилота, явно не соответствующее общей простоте организации этого растения: спорангии у него сращены стенками по трое и

расположены в пазухах разветвления стебля. У растений строение органов размножения является наиболее устойчивым признаком, так что, видимо, это единственная черта, оставшаяся после длительного упрощения от некогда существенно более сложного строения предковых форм псилотовых. Это мнение подтверждают и результаты анализа ДНК: по ним, псилотовые близки к папоротникам и даже являются их весьма специализированной группой.

В настоящее время, с некоторой долей условности можно утверждать, что по основным чертам строения и внешнему виду псилотовые весьма близки если не к древнейшим, то к весьма древним и примитивным растительным формам.

Некоторые ботаники считают, что и сами псилофиты, включая ринию, являлись не начальной, а конечной точкой эволюционного процесса: даже у некоторых водорослей встречается более сложное строение, с чётко выделенными листьями и другими органами. Найдены более древние наземные растения, по сложности строения существенно превосходящие псилофиты, что делает их положение в роли предков всех наземных растений как минимум, шатким. Вполне вероятно, что псилофиты представляли собой не начальные формы, только что перебравшиеся на сушу, а, наоборот, растения, на каком-то этапе эволюции вернувшиеся к полуводному образу жизни, вследствие чего их строение упростилось.

Контрольные вопросы

1. Какие семейства составляют тип псилотовые?
2. Какой вид имеют листья псилотовых?
3. В каких условиях и частях света обитают?
4. Какую роль играют грибы в жизни псилотовых?
5. Какие органы выполняют функцию фотосинтеза?
6. Кто вероятные родственники псилотовых?
7. Псилотовые - это обитатели суши или вод?

Литература по теме:

1. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.
2. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.

3. Ленеvский А.Г. Ботаника. Систематика высших, или наземных, растений: учеб. для студ. высш. пед. учеб. заведений / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьёва, В. Н. Тихомиров. - Изд. 4-е, испр. - М.: Издательский центр «Академия». - 2006. - 460 с.

4. Мейен С. В. Из истории растительных династий. - М.: Наука. - 1971.- 221 с.

5. Мейен С. В. Основы палеоботаники. М.: Недра. - 1987. - 403 с.

Тип членистостебельные (Arthrophyta)

Членистостебельные - это тип высших споровых растений, все представители которого имеют членистое строение стебля и мутовчатое расположение листьев. Название «Членистостебельные» и произошло от этой специфики строения их побегов, которые расчленены на чётко выраженные узлы и междоузлия, легко распадающиеся на членики. Членистость обусловлена мутовчатым листорасположением и наличием в нижних частях междоузлий интеркалярной меристемы, по которой и происходит разламывание на членики.

Главнейшие представители - гмении, каламиты, сфенофиллы и хвощевые. Спорофиллы у хвощевых собраны в стробилы или располагаются мутовками на междоузлиях.

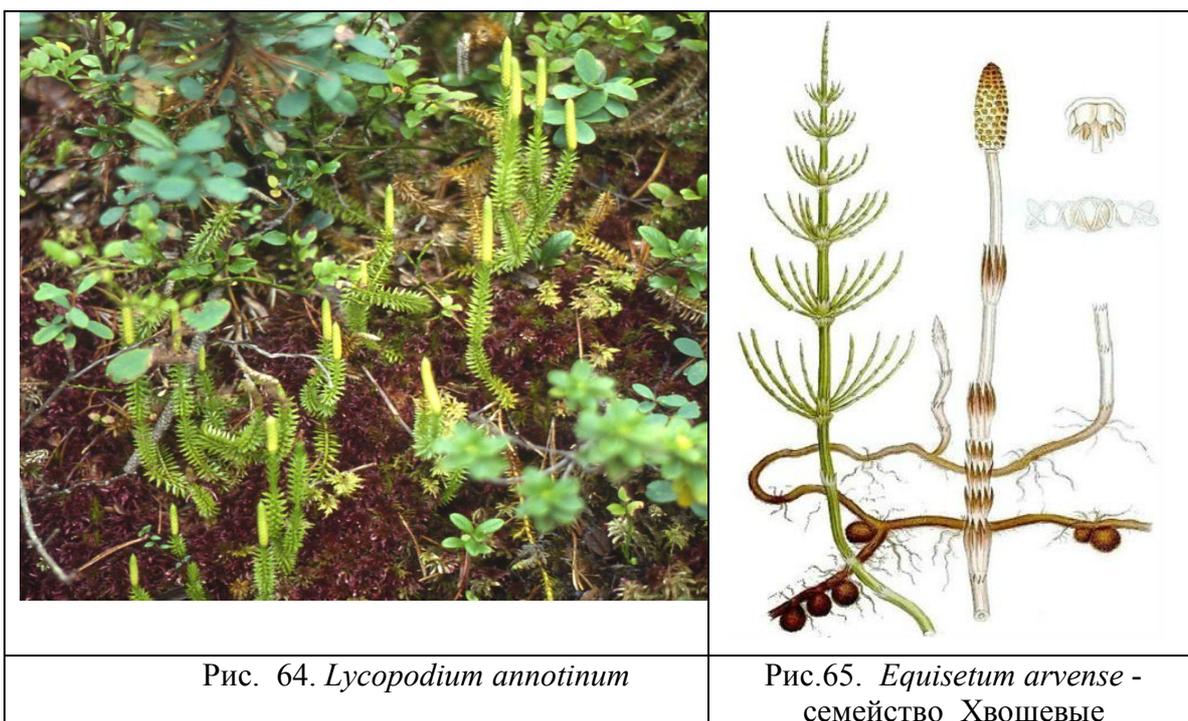
Ярким представителем современных членистостебельных являются хвощёвые, или членистостебельные или членистые или клинолистовидные (*Equisetophytina*) - подотдел высших споровых растений отдела папоротниковидных (ранее помещался в ныне упразднённый отдел Хвощевидные (*Equisetophyta*)).

Порядок хвощевые – травянистые растения. Стебли дифференцированы на спороносные и стерильные. Листья мелкие, чешуевидные. На концах побегов стробилы в виде спороносных колосков. Обитавшие под пологом своих древовидных сородичей мелкие травянистые плауновидные смогли не только пережить эру господства голосеменных, но и успешно приспособиться в дальнейшем к жизни в сложно организованных сообществах с преобладанием цветковых растений.

Для хвощёвых характерно наличие побегов, состоящих из чётко выраженных члеников (междоузлий) и узлов с мутовчато расположенными листьями. Этой чертой современные и ископаемые хвощи резко отличаются от всех остальных высших споровых растений и по внешнему виду напоминают некоторые водоросли (харовые), голосеменные (хвойник), или даже цветковые (казуарину).

Многие вегетативные признаки сближают их со злаками. По-видимому, среди папоротникообразных хвощи наиболее конкурентоспособны, что объясняется многочисленными совершенствованиями вегетативных органов: стебель хвощей членистый

и растёт в узлах (как у злаков); эпидерма армирована кремнезёмом; вес стебля облегчён за счет наличия центральной полости; есть многочисленные тяжи механических тканей, повышающие прочность стебля; есть воздухоносные полости, позволяющие наладить снабжение кислородом подземных и подводных частей; развиваются настоящие сосуды (как у покрытосеменных); споры снабжены специальными расталкивающими отростками (элатерами), способствующими разрыхлению споровой массы, и, следовательно, переносу спор ветром. Именно за счёт этих особенностей строения хвощи, как и в далёком каменноугольном периоде, продолжают доминировать в некоторых биоценозах - в основном по берегам водоёмов.



У хвощей есть и ещё одна интересная особенность: они имеют разнополые заростки, причём развитие мужских или женских заростков предопределено условиями окружающей среды. В общем случае, чем хуже условия, тем больший процент мужских заростков образуется. Таким образом, хвощи демонстрируют переходную стадию от типичной равноспоровости к типичной разноспоровости.

Развитие специализированных тканей было важным условием для выхода растений на сушу. Для комфортного существования в воздушной среде растениям было необходимо развить как минимум эпидермис с устьицами для защиты от высыхания и теплообмена и проводящие ткани для обмена минеральных и органических веществ. Результатом выхода растений на сушу также стало разделение организма растения на корень, стебель и лист.

Большое разнообразие условий существования наземной жизни объясняет чрезвычайное богатство форм растений. Но несмотря на разнообразие внешнего вида, всем

высшим растениям свойственен один тип полового процесса (оогамия) и два варианта одного типа смены ядерных фаз, или «смены поколений» (гетероморфные циклы развития с преобладанием либоспорофита, либо гаметофита). Во всех случаях оба «поколения» - гаметофит и спорофит - различаются морфологически, цитологически и биологически. В эволюции почти всех отделов высших растений (за исключением мохообразных) в циклах развития преобладает спорофит.

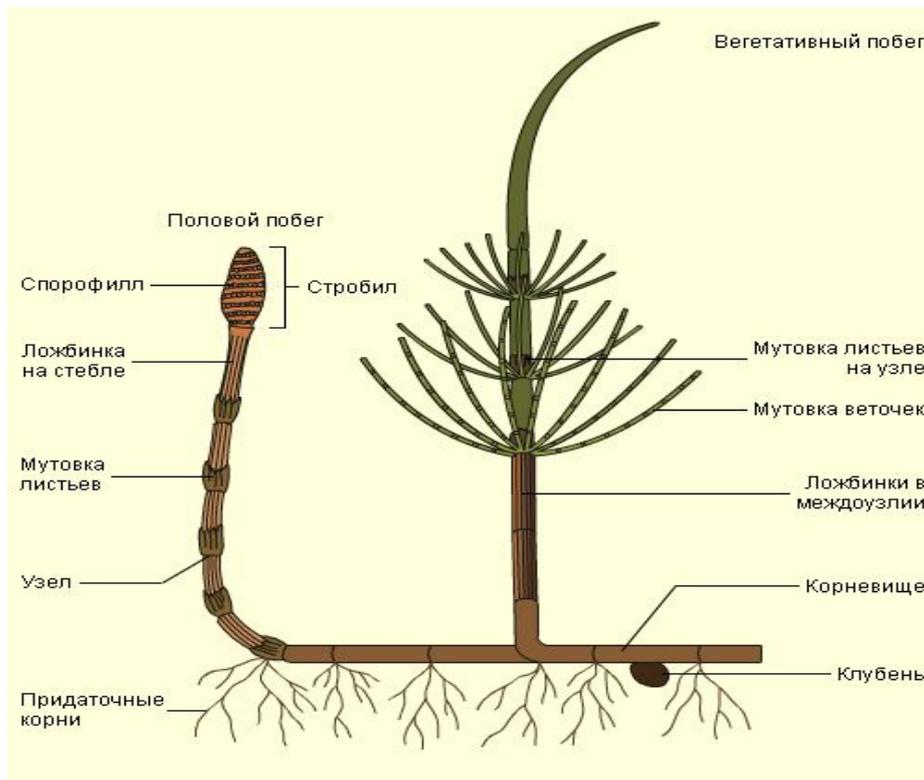


Рис. 66. Схема строения и размножения хвощевых

К хвощёвым принадлежат как травянистые вымершие и ныне живущие растения со стеблем длиной от нескольких сантиметров до нескольких метров, так и древовидные вымершие формы, достигавшие 15 м высоты и диаметра ствола 50 см.

Проводящая система стебля хвощёвых представлена актиностелой или артростелой, то есть членистой стелой, состоящей из чередующихся между собой на протяжении стебля участков различного строения. Проводящие элементы ксилемы представлены трахеидами разного типа, а у хвощей также и сосудами. Флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток.

Для современных хвощей характерны своеобразные листья - их листовые пластинки сильно редуцированы до небольших тёмных, иногда зелёных или бесцветных зубчиков, а хорошо выраженные влагалища срослись в общее плёнчатое влагалище. Для репродуктивных органов членистых характерно наличие стробиллов в виде колосков и лишь у некоторых палеозойских видов - спороносных зон. У современных хвощей

спорангиофоры имеют щитковую форму, а у древних вымерших они имели самую разнообразную форму, кроме листовидной. Подавляющее большинство хвощевых - равноспоровые растения и лишь немногочисленные вымершие виды были разноспоровыми.



Рис.67. Отпечатки членистостебельных из девона и карбона

Ископаемые хвощевые известны начиная с карбона, в триасе и юре. Хвощёвые произошли от ныне вымерших риниевых (*Rhyniales*) или каких-то близких к ним растений, однако расцвета достигли в каменноугольном периоде, когда были широко представлены разнообразными древесными и травянистыми формами. Вместе с лепидодендронами и древовидными папоротниками хвощёвые принимали большое участие в сложении каменноугольных лесов.

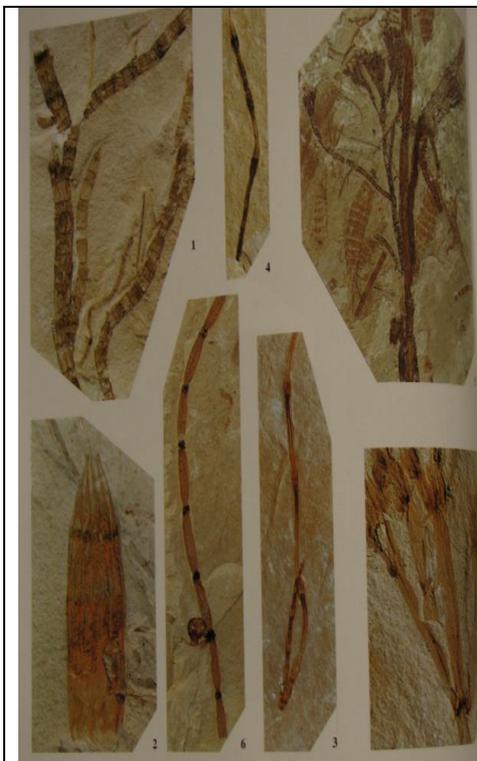


Рис. 68. Отпечатки ископаемых псилофитов

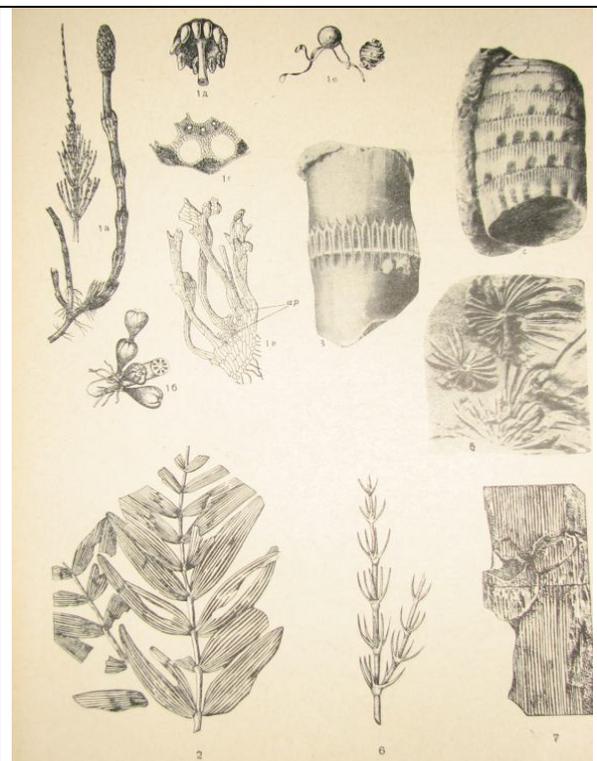


Рис. 69. 1-3-Equisetum – один род в настоящее время; 4-5 - Lycopodium.

Ископаемые хвощёвые (например, древовидные каламиты) достигали в высоту 25 м, в их стволах находили вторичную ксилему.

Однако, в перми начинается их угасание, и прежде всего вымирают древесные формы, так что из мезозоя известны только травянистые хвощёвые. К настоящему времени от всей этой многочисленной группы сохранился только род Хвоц (*Equisetum*).

В ископаемом состоянии чаще всего представлены облиственными побегами или сердцевинными отливками. Известны с нижнего девона, но наиболее развиты были во всех палеофлористических областях в карбоне - юре.

Контрольные вопросы

1. Какие формы жизни имели хвощевые?
2. Какие листья имеют хвощевые?
3. Что означает мутовчатое расположение листьев?
4. С какими высшими растениями имеют сходство хвощевые?
5. Чем армирована эпидерма стебля хвощевых?
6. Какие части высших растений имеют хвощевые?
7. Какую высоту имели хвощевые в каменноугольном периоде?
8. Какие формы хвощевых вымерли в перми?
9. В каких частях света имеются точки с ископаемыми остатками хвощевых?
10. Какой род хвощевых существует в настоящее время?

Литература по теме:

1. Ленецкий А. Г. Ботаника. Систематика высших, или наземных, растений: учеб. для студ. высш. пед. учеб. заведений / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьёва, В. Н. Тихомиров. - Изд. 4-е, испр. — М.: Издательский центр «Академия», 2006. - 464 с.
2. Жизнь растений: в 6-ти томах. — М.: Просвещение. Под редакцией А. Л. Тахтаджяна, главный редактор чл.-кор. АН СССР, проф. А.А. Федоров. 1978. Т. 4. - 447 с.
3. Шипунов А. Б. Плауновидные, псилотовые, уховниковые и хвощи // Биология : Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. - М.: БРЭ. - 2004. - 990 с.
4. Тимонин А. К., Филин В. Р. Кн. 1 // Систематика высших растений: учебник для студентов высших учебных заведений. В 2 кн. - М.: Академия. - 2009. - 320 с.
5. Хвощи // Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона: В 86 томах (82 т. и 4 доп.). - СПб., 1890—1907.
6. Мейен С.В. Основные проблемы палеофлористики карбона и перми // Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. Т 3. М.: ВИНТИ.- 1987. - С. 94—107.

Тип папоротниковидные (Polypodiophyta)

Папоротниковидные относят к числу наиболее древних групп высших растений. По своей древности они уступают только Риниофитам и Плауновидным и имеют приблизительно один возраст с Хвоцевидными. Однако и по сей день Папоротниковидные продолжают процветать. В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10 тыс. видов Папоротниковидных.

Папоротниковидные распространены очень широко, фактически по всему земному шару, и встречаются в самых различных местообитаниях – начиная с пустынь, кончая болотами, озерами, рисовыми полями и солончатыми водами.

Но наибольшее разнообразие встречается во влажных тропических лесах. В результате приспособления к столь различным условиям среды у Папоротниковидных выработались очень разные жизненные формы и возникло очень большое разнообразие во внешней форме, внутреннем строении, физиологических особенностях и размерах. Как у большинства высших растений, исключая Моховидные, бесполое поколение – спорофит – является господствующей фазой в их жизненном цикле.

Почти у всех Папоротниковидных спорофит многолетний, однако есть исключение – однолетнее водное или болотное растение *Ceratopteris*.

Как у большинства высших растений, спорофит Папоротниковидных снабжен корнями, отсутствующими только у части *Hydrophyllaceae* и у рода *Salvinia*. Корни придаточные, обычно волокнистые, у *Ophioglossaceae* – уховниковых имеют тенденции к мясисти. Ветвление корней моноподиальное.

Стебли никогда не бывают сильно развиты, как правило, листва по массе и размерам преобладает над стеблем. Тем не менее стебли довольно разнообразны по внешнему и внутреннему строению. Прямоходящий стебель древовидных папоротниковидных, несущий на верхушке крону листьев, называют стволом. Высокие стволы обычно снабжены у основания многочисленными воздушными корнями, придающими им устойчивость. Когда стебель ползучий или вьющийся, его называют корневищем, оно может быть длинным или очень коротким, клубневидным, иметь радиальное или дорзовентральное строение. Стебли нередко ветвятся дихотомически или перед листовыми основаниями.

Для классификации имеют значение не только форма и размеры стебля, но и строение тех волосков или чешуй, которыми они покрыты в молодости. Волоски могут быть одноклеточными или однорядными, железистыми (род *Cheilanthes*), выделять слизь из верхней клетки (род *Blechnum*). Волоски могут быть ветвистыми, звездчатыми, когда ветви волосков срастаются, образуются чешуи, которые имеют таксономическое значение. Различают чешуи щитовидные (пельтатные) и решетчатые (клатратные). Пельтатные чешуи

прикреплены одной из точек своей поверхности, а не краем пластинки. Боковые стенки клеток клатратных чешуй утолщены, образуя явственный решетчатый узор.

Стебли древнейших девонских Папоротниковидных мало отличались от стеблей Риниофитов, и их проводящая система представляла очень примитивную протостелу. У некоторых современных Папоротниковидных сохранилась протостела – Schizaeaceae – Схизейных, Гименофилловых и у Gleicheniaceae – Глейхениевых.

Но у большинства Папоротниковидных проводящая система представлена различными формами сифоностелы. Различают 2 типа: эктофлойную – флоэма окружает ксилему только снаружи, и амфифлойная – флоэма окружает ксилему с обеих сторон, с наружной и с внутренней.

Сифоностела может представлять собой относительно сплошной цилиндр проводящей ткани, но чаще проводящая система представляет сеть проводящих пучков. Промежутки между отдельными пучками заполнены паренхимной тканью. Паренхимные участки, расположенные в стеле над местами отхождения листовых следов, называют листовыми прорывами, или лакунами. Амфифлойную сифоностелу, в которой последовательные листовые прорывы значительно отделены друг от друга, называют соленостелой (от греч. *solen* – «канал»), если листовые прорывы в амфифлойной сифоностеле расположены столь близко, что нижняя часть одного прорыва параллельна верхней части другого, ее называют диктиостелой (от греч. *diktyon* – «сеть»). Диктиостела представляет собой сплошной цилиндр, состоящий из сети переплетающихся пучков. Отдельный пучок диктиостелы называют меристемой (от греч. *meros* – «часть»). Соленостела и диктиостела являются наиболее распространенными типами стелы среди современных папоротников.

Листья папоротников, часто называемые вайями, во многих отношениях отличаются от листьев Хвощевидных и особенно Плауновидных. В то время как листовые органы Плауновидных представляют собой просто выросты на наземных осевых органах, а листья Хвощевидных являются видоизмененными боковыми веточками, у папоротников листья морфологически соответствуют целым крупным ветвям их вероятных предков – Риниофитов. Какие существуют доказательства? Примитивные палеозойские Папоротниковидные имели радиально-симметричные листовые органы, которые лишь с натяжкой можно назвать листьями. Также одиночное и верхушечное расположение спорангиев у наиболее примитивных. Для всех папоротников характерны верхушечный и длительный рост листьев, обычно большие размеры и сложно рассеченная форма листовой пластинки.

Крупные и сложные листовые следы и наличие листовых прорывов в стеле обнаруживаются у большинства видов. Листья папоротников отличаются большим

разнообразием. В большинстве случаев листья совмещают две функции – фотосинтез и спороношение. У многих (*Matteuccia struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, *Drynaria*) листья дифференцированы на стерильные и фертильные. Считается, что все 3 типа листьев существовали в раннем палеозое независимо.

У большинства представителей семейства Polypodiaceae черешки соединяются с корневищем посредством особого сочленения или без него (возможность свободно менять ориентацию к источнику света), наличие сочленения является систематическим признаком. Для систематики имеет значение также строение проводящей системы черешка, в частности форма проводящего пучка на поперечном срезе (у осмундовых С - образная форма, у Plagiogygiaceae – Y-образная форма). Важное значение имеет число проводящих пучков – 1-2 или несколько. У Aspleniaceae обычно 3-7, но у большинства только 2, соединенные наверху в один.

Примитивные листья имеют дихотомическое ветвление (равно- или неравнодихотомическое). У подавляющего большинства листья перистые – однажды, дважды или многократно. Пластинка перистого листа в отличие от дихотомического имеет стержень или рахис (от греч. *rhachis* – «позвоночник»), представляющий собой продолжение черешка. Стержень соответствует главной жилке целого листа, однорядные сегменты называются перьями (могут быть цельными, лопастными). У папоротников дихотомическое жилкование встречается у примитивных форм – открытое, не образующее сети (представитель семейства Гименофилловых – *Trichomanes reniforme*). Для более продвинутых форм характерно сетчатое жилкование, которое возникло не сразу.

У папоротниковидных встречаются почти все основные типы устьичного аппарата (за исключением анизоцитного) – десмоцитный, перицитный, полоцитный. Тип устьичного аппарата специфичен и является систематическим признаком.

Размножение папоротников осуществляется в основном за счет спор. Большинство видов – равноспоровые растения. Для всех папоротников характерно отсутствие специализированных спороносных побегов – стробилов. В основном спорангии сгруппированы в сорусы; у мараттиевых сорусы, срастаясь между собой, образуют синангии. Если у примитивных видов одиночные спорангии располагаются по краям листьев либо на вершинах лопастей, при этом каждый спорангий снабжен самостоятельной жилкой, то у большинства папоротников спорангии или сорусы располагаются на нижней поверхности листьев. Место прикрепления спорангия к листу называется плацентой (ложе). В ходе эволюции происходило разрастание плаценты, и она приобретала продолговатую или шаровидную форму. Кроме этого, спорангии на плаценте располагаются в определенной последовательности, следовательно, созревание и вскрывание неодновременное. Увеличение длины ножки увеличивает количество спорангиев на плаценте. Эти два процесса –

разрастание плаценты и увеличение длины ножки спорангия – происходили независимо в разных систематических группах. Остановимся подробнее на строении спорангиев, размещение которых является диагностическим признаком.

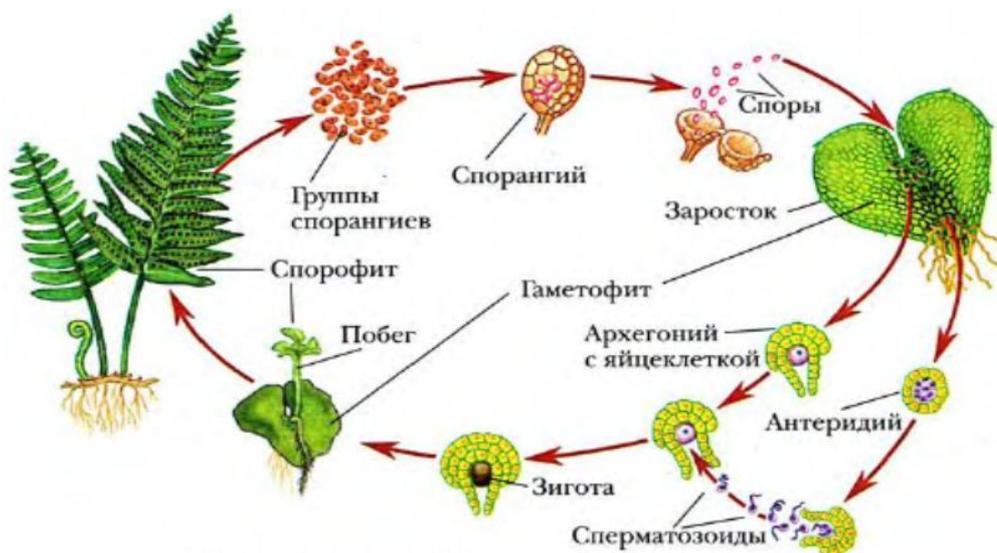


Рис. 70. Схема размножения папоротников

Листья папоротников возникли в процессе эволюции из ветвей риниофитовых предков. Очевидно, что спорангии древнейших Папоротниковидных имели верхушечное (терминальное) расположение, т.е. сидели на верхушках конечных веточек дихотомически разветвленного листа. Среди ныне живущих наиболее близкое к верхушечному расположению спорангиев наблюдается у гроздовника (*Botrychium*), относящегося к примитивным Ужовниковым. Следующий тип расположения спорангиев – краевое (маргинальное), наблюдаемый у многих папоротников, можно рассматривать как результат возникновения листовой пластинки.

Папоротники никогда не цветут и не образуют семян. Они размножаются спорами. Попадая на почву споры прорастают и дают начало новым растениям.

Значительным шагом вперед в приспособительной эволюции папоротников был переход спорангиев на нижнюю сторону листовой пластинки. Сначала спорангии бывают расположены одиночно (у Схизейных не образуют групп). Но уже у некоторых папоротников с краевым расположением (*Dicksonia*, *Loxsonia*) или у всех Гименофилловых спорангии сгруппированы в отдельные спорангиальные кусочки, или сорусы (от греч. *soros* – «куча»), что дает возможность концентрированного, более эффективного снабжения питательными веществами.



Рис. 71. Щитовник мужской, сем. Щитовниковые (Dryopteridaceae)



Рис. 72. Папоротник Осмунда (сем. Osmundaceae)

В биологическом отношении чрезвычайно важен порядок развития и созревания спорангиев на листе или в каждом отдельном сорусе. У вымерших Папоротниковидных, и ныне живущих Ужовниковых, Мараттиевых, Осмундовых, Плагиогириевых, Схизейных, Глейхениевых и Матониевых все спорангии развиваются одновременно (внутри соруса), т.е. симультанно (представители семейств Плагиогириевых, Глейхениевых и Матониевых). Сорусы, в которых происходит одновременное развитие и созревание спорангиев, называют простыми. Их существенный недостаток – при ухудшении внешних условий подвергается риску и угнетению произрастание и развитие спор.

Выход – в последовательном развитии и созревании спорангиев в сорусе. Это достигается посредством удлинения плаценты (рецептакула) соруса и увеличения числа спорангиев при уменьшении их размеров.

Устанавливается базипетальная (от греч. *basis* – «основание», от лат. *petere* – «устремляться») последовательность, когда развитие начинается с верхней части плаценты (в частности, представители семейства гименофилловых имеют длинное, цилиндрическое ложе). Сорусы с базипетальным развитием называют градатыми (от лат. *gradatio* – «постепенное возвышение, усиление»). Такие сорусы встречаются у Циатейных, Асплениевых, у всех разноспоровых. Смешанные сорусы возникают независимо в разных линиях эволюции.

В дальнейшем произошло важное событие – появились защитные приспособления. Так, в простейших случаях сорусы прикрываются загибающимся краем листа, у более специализированных видов формируется индузий (от лат. *indusium* – «верхняя туника»). У большинства семейств с простыми сорусами индузий отсутствует.

Другая форма защиты – это срастание в синангии (у некоторых Мараттиевых).
Исключение – род *Matonia*, у которого настоящее покрывало встречается с простыми сорусами.

Индузий имеют папоротники с градатными сорусами. По характеру заложения и строению стенки спорангия папоротники подразделяются на лепто - и эуспорангиатные.

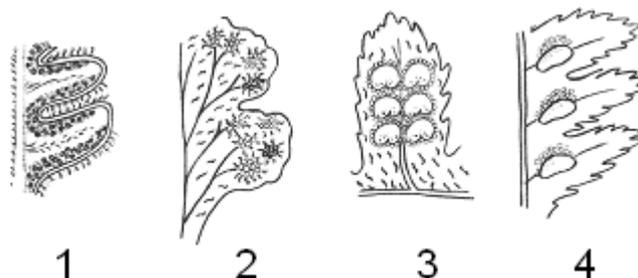


Рис. 73. Расположение спорангиев и сорусов папоротников

1 – спорангии орляка (*Pteridium*); 2 – сорусы вудсии (*Woodsia*); 3 – сорусы с покрывальцем щитовника (*Dryopteris*); 4 – сорусы, встречающиеся у родов *Asplenium*, *Athyrium*, *Polypodium*.

У эуспорангиатных папоротников спорангий возникает из группы клеток и имеет многослойную стенку, у лептоспорангиатных он возникает из одной клетки и имеет однослойную стенку (от греч. *leptos* – «тонкий»). Обе линии эволюции возникли независимо и обнаружены у древних папоротников. Механизмы вскрывания спорангиев чрезвычайно многообразны. В простейшем случае на вершине спорангия имеется небольшой участок сильно утолщенных клеток – пора.



Рис. 74. Древовидные папоротники



Рис. 75. Папоротник Чистоус - Осмунда (сем. *Osmundaceae*)

При подсыхании спорангия происходит разрыв. Однако уже у древних папоротников возникло так называемое кольцо – полоска из толстостенных клеток. Кольцо может занимать разное положение: горизонтальное, косое, вертикальное. Примитивным считается сплошное кольцо, или замкнутое, более совершенное – неполное, при котором часть клеток кольца не утолщена (так называемое устье); по нему происходит разрыв стенки (спорангий щитовника мужского – *Dryopteris filix-mas*).

У представителей примитивных семейств спорангии крупные, немногочисленные, содержат большое количество спор (8-15 тыс.). В продвинутых семействах – от 64 до 16 спор, в этом случае соблюдается автономность спорангиев и надежность сохранения спор. Через некоторое время (несколько недель или годы) спора прорастает в гаметофит (заросток). Гаметофиты в основном ведут надземный образ жизни и питаются автотрофно, но у Ужовниковых, Схизейных, Глейхениевых гаметофиты ведут подземное существование, однако могут зеленеть при попадании на поверхность земли. Формирование гаметофита зависит от спектрального состава света: синие лучи способствуют развитию нитчатых, красные – пластинчатых форм.

Рост однослойной пластинки осуществляется за счет краевых клеток, а затем на вершине таллома обособляется инициальная клетка, которая формирует верхушечную меристему, выделяющую специфический гормон – антеридиоген, стимулирующий формирование антеридиев. Встречаются как однополые (мужские, женские), так и смешанные обоеполые заростки. Оплодотворение перекрестное.

Вегетативное размножение широко распространено среди папоротников выводковыми почками на листьях, стеблях, корнях.



Рис. 76. Отпечаток ископаемого папоротника *Alloiopteris erosa*

В основу классификации папоротников положены разные признаки: анатомическое и морфологическое строение вегетативных органов спорофита, особенности спороношения, характер формирования и строение гаметофита. Относимые ранее к папоротникам (Анейрофитовые и Археоптерисовые) отнесены к Праголоосеменным растениям. Отдел Папоротниковидные включает около 300 родов и более 10 тыс. видов.

Первые папоротники появились на земле около 400 млн. лет назад. Древовидные папоротники были настоящими гигантами. Диаметр ствола достигал 1 м, а в высоту они могли достигать 45 м. Погибшие растения разлагались на поверхности почвы или погружались в болота, где погребенные под слоями песка и ила, постепенно превращались в каменный уголь. Древовидные папоротники растут и в наши дни в тропиках (на Мадагаскаре, в Новой Каледонии).



Контрольные вопросы

1. Какие семейства составляют тип папоротники?
2. Представители каких родов используются в пищу?
3. В каких условиях и частях света обитают?
4. Какую роль играют в биоценозах?
5. Какие органы выполняют функцию размножения?
6. Кто вероятные предки папоротников?
7. Когда появились первые папоротники?

Литература по теме:

1. Шипунов А. Б. Папоротники // Биология : Школьная энциклопедия / Белякова Г. и др. - М.: БРЭ, 2004. - 990 с.
2. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др.

– М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.

3. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.

4. Степанов Н. В. Высшие споровые растения: Учеб. пособие. - Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2003. - 180 с.

5. Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider & P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3):705-731.[1]

6. Korall, P., D.S. Conant, J.S. Metzgar, H. Schneider, K.M. Pryer. 2007. A molecular phylogeny of scaly tree ferns (Cyatheaceae). *American Journal of Botany* 94: 873—886. ([2]).

7. Интернет ресурс: *Лекция 5. bsu.ru/content/hecadem/bashaeva_tg/cl_284/files/...*

Класс голосеменные

Голосеменные растения (лат. *Gymnospermae*) - древняя группа семенных растений, появившаяся в конце девона, около 370 млн. лет назад. Голосеменные включают более 1000 видов, произрастающих в настоящее время на Земле. Выражение «голосеменные», впервые использованное русским ботаником А. Н. Бекетовым, указывает на главную отличительную черту этих растений, а именно на то, что семяпочки, а затем и происшедшие из них семена не имеют замкнутогоместилища, как это замечается у всех покрытосеменных. Завязь здесь имеет вид простой чешуи, на которой сидит одна или несколько семяпочек; иногда же и эта чешуя не развивается.

Голосеменные, древняя группа (отдел) семенных растений, у которых имеются семяпочки (в отличие от папоротников), но отсутствуют плодолистики (в отличие от цветковых). Произошли в девоне от примитивных папоротниковидных. Около 600 видов, деревья и кустарники, распространены широко.

Несмотря на то, что голосеменные растения явным образом отличны от других классов высших растений (то есть папоротников и цветковых), ископаемые останки служат доказательством того, что покрытосеменные произошли от голосеменных предков, что делает таксон голосеменных парафилетичным.

В основном, виды растений, относимые к голосеменным, распределены между следующими группами одного уровня - **отделами**:

Отдел Гинкговые (*Ginkgophyta*)

Отдел Гнетовые (*Gnetophyta*)

Отдел Саговниковые (*Cycadophyta*)

Отдел Хвойные (*Pinophyta*)

Отдел Беннетитовые (*Bennettitales*)†

Всего известно 6 классов голосеменных, из которых до настоящего времени сохранились 4: саговниковые, гинкговые, гнетовые и хвойные, а 2 класса - семенные папоротники (*Pteridospermae*) и беннеттитовые (*Bennettitopsida*) вымерли. Все это древесные растения, роль которых в образовании древесной растительности далеко неравнозначна. Так, гинкговые и саговниковые - классы реликтовые и, по существу, вымирающие. Гнетовые также имеют сравнительно ограниченное распространение, а вот хвойные захватили обширные пространства, содержат много родов и видов, в том числе важнейших образателей лесов земного шара. Общее число видов голосеменных около 800, из них на долю хвойных приходится свыше 560.

Голосеменные - преимущественно деревья, в отдельных случаях в высоту превышающие 100 м (секвойя вечнозеленая), реже кустарники (виды эфедры и можжевельника), стланцы (сосна кедровая стланиковая), иногда эпифиты (некоторые виды саговника) или даже древовидные лианы (ряд представителей гнетовых). Для морфологической организации голосеменных характерна выраженная спиральность. Листья у них чаще игловидные (виды пихты, ели, сосны, кедра и др.), но могут быть очень мелкими чешуевидными (виды кипариса и кипарисовика) или очень крупными - до 6-8 м длиной, как у вельвичии удивительной. Обычно листья цельные, однако бывают и лопастными или перисто-раздельными, как у саговниковых.



Рис. 79. Сосна обыкновенная (шишка и стробил)



Рис. 80. Гинкго билоба (голосеменные)

Голосеменные растения одно-, двух- или многодомные. Их микростробилы (мужские генеративные побеги) могут быть очень мелкими, как у лиственницы (около 5 мм), или достигать 25 - 30 см, как у араукарии. Еще более изменчивы по размерам макростробилы (женские генеративные побеги): от 0,5 см у сосны обыкновенной до 1 м у видов саговника.

Семязачатки (семяпочки) голосеменных лежат открыто на семенных чешуйках макростробилов или на концах стеблей; соответственно и семена не заключены в плод, а содержатся в шишках или шишкочагодах. В семени всегда имеется питательная ткань -

эндосперм, образующийся до оплодотворения (простое оплодотворение). При прорастании семени подсемядольное колено зародыша вытягивается и выносит на поверхность почвы от 2 до 18 (у представителей разных родов) семядолей, выполняющих фотосинтезирующие функции листьев до их развития из зародышевой почки.



Рис. 81. Цикл развития голосеменных:
 1 - Зигота, 2 - Зародыш семени, 3 - Спорофит (2n), 4 - Женская шишка, 5 - Мужская шишка, 6 - Семенная чешуя с семяпочками, 7 - Микроспора (n), 8 - Прорастание микроспоры

Класс Саговниковые (Cycadopsida)

Класс Саговниковые содержит 1 семейство - Саговниковые (Cycadaceae Rich), включающее в себя до 130 видов. Это тропические вечнозеленые невысокие деревья розеточного типа, иногда кустообразные, или эпифиты. Обычно они внешне напоминают древовидные папоротники или пальмы. Листья у них крупные, перисто-раздельные, жесткие.

Стробилы на концах ветвей (стволов), семена красные или оранжевые, с сочным покровом, съедобные. У некоторых родов класса (саговник, макрозамия и др.) каждому периоду роста в толщину предшествует заложение нового камбиального слоя, иногда незамкнутого, который внутрь откладывает слои ксилемы, а наружу - флоэму. Из сердцевины, которая может занимать до трети объема ствола, коры и эндосперма добывают крахмал - саго. Поэтому саговники часто называют «саговой пальмой».

Саговники декоративны и ценятся в озеленении. Некоторые из них (саговник поникающий - *Sucas revoluta* Thunb.) культивируют на Черноморском побережье Кавказа.



Шишки Саговниковых



Энцефалартос, Южная Африка

Рис. 82. Саговниковые

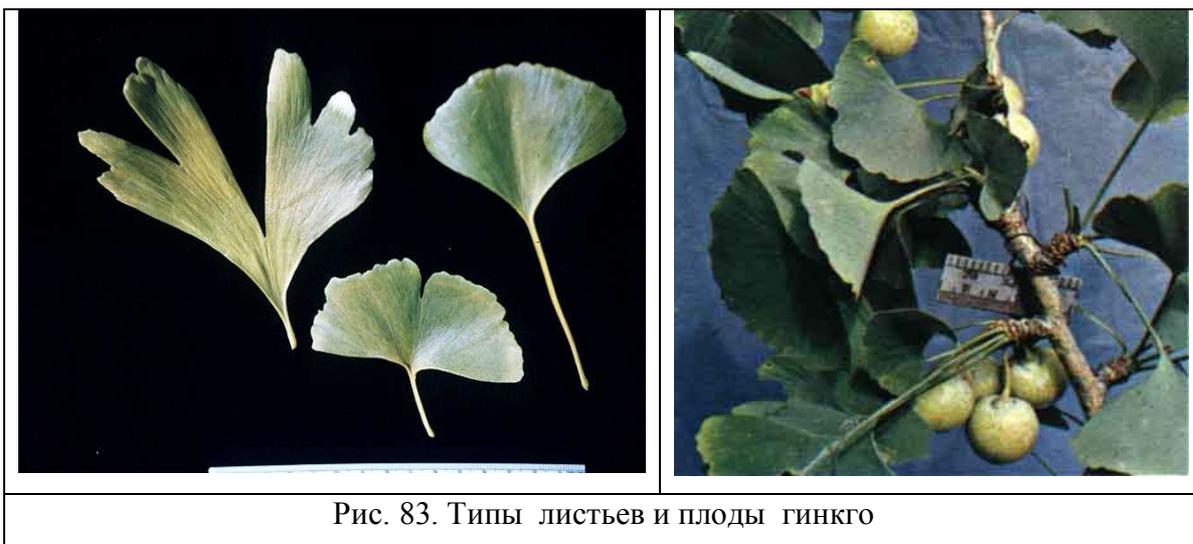
Класс Гинкговые (*Ginkgoopsida*)

Гинкго (лат. *Ginkgo*) - реликтовое растение, часто называемое живым ископаемым. Род включает единственный современный вид Гинкго двулопастный (лат. *Ginkgo biloba*), представитель монотипного класса Гинкговые (*Ginkgoopsida*), единственного в отделе Гинкговидные (*Ginkgophyta*). Класс Гинкговые представлен всего 1 видом - гинкго двулопастный (*Ginkgo triloba* L.) семейства Гинкговые (*Ginkgoaceae* Engl.). Это листопадное двудомное дерево первой величины, в естественных условиях растущее в Китае. Ствол прямой, кора темно-коричневая, листья очередные, веерообразные, с выемкой на конце и дихотомическим жилкованием. Стробилы на укороченных побегах, макростробилы несут 2 семяпочки на ножке. Оплодотворение, как и у саговниковых, осуществляют снабженные жгутиками сперматозоиды. Опыление происходит одновременно с облиствением, а оплодотворение через несколько месяцев, часто в уже опавших семезачатках. Семена созревают через три месяца после оплодотворения и сразу прорастают или во влажном холодном субстрате до года могут сохранить всхожесть. Внешне семена напоминают желтую сливу, имеют внешнюю оболочку с неприятным запахом.

Первое научное упоминание о гинкго сделал Энгельберт Кемпфер в работе 1712 года ("*Amoenitatum exoticarum*", 1712). Он по ошибке записал его как *Ginkgo, Itsjo* вместо *Ginkjo, Itsjo*. Позже Карл Линней в «*Mantissa plantarum II*» (1771) повторил эту ошибку, и за деревом закрепилось название гинкго. Видовой эпитет *biloba* в переводе с латинского означает *две доли*, потому что большинство листьев разделены на две половинки.

Кроме гинкго к голосеменным растениям принадлежат ели и сосны, поэтому раньше ботаники относили растение к хвойным. От хвойных оно очень сильно отличается. Ученые

предполагают, что гинкговые являются непосредственными потомками одной из групп древних семенных папоротников и не родственны прочим голосеменным.



Гинкговые, по данным изучения ископаемых образцов, возникли в начале поздней перми, а максимального разнообразия достигли в середине юры, когда произрастало по крайней мере 15 различных родов гинкговых. Растения класса гинкговых были широко распространены на Земле в мезозойскую эру. В умеренных полярных лесах Сибири в юре и раннем мелу гинкговые были настолько обычны, что встречаются в большинстве отложений того времени, осенью земля часто была покрыта сплошным ковром листьев гинкго подобно современным коврам из листьев клёнов и лип в европейской части бывшего СССР.



Его называют живым ископаемым, поскольку его ближайшие родственники вымерли десятки миллионов лет назад. В начале мела гинкговые, согласно ископаемым остаткам, были основными лесообразующими породами северного полушария.

В течение многих веков думали, что в диком виде это растение не встречается, теперь известно, что дикая форма гинкго произрастает в двух небольших районах на востоке Китая, однако данные районы возделываются человеком на протяжении тысяч лет, так что статус этой формы по-прежнему под сомнением. В настоящее время культивируется в большинстве ботанических садов и парков субтропической Европы и Северной Америки. В России распространяется как декоративное растение, растёт на Черноморском побережье Кавказа (например, в Сочи им обсажена Абрикосовая улица). Гинкго двулопастный - дерево высотой до 40 метров и диаметром ствола до 4,5 м. Крона в начале пирамидальная, с возрастом разрастается. Листья в виде веерообразной двулопастной пластинки шириной 5-8 см, на тонком черешке длиной до 10 см. Жилки с дихотомическим ветвлением.

Растение двудомное, на мужских растениях в серёжковидных собраниях спорангиев (колосках) развивается пыльца. На женских растениях на длинных ножках развиваются по два семязачатка. Оба процесса впервые происходят на 25-30 году жизни дерева, только тогда появляется возможность сказать, какое оно - женское или мужское. Опыляются растения ветром поздней весной. Через несколько месяцев после этого, осенью, у опыленных семязачатков происходит оплодотворение, из них созревают желтоватые семена и опадают, зародыш в них развивается уже после опадения. Семена несколько напоминают абрикос, однако обладают неприятным запахом прогорклого масла (его даёт масляная кислота). Гинкго имеют хорошо развитую корневую систему, хорошо устойчивы к сильным ветрам и снежным заносам. Некоторые деревья достигают возраста 2500 лет. Осенью листья желтеют и быстро опадают.

***Примечание.** В последнее время препараты на основе соединений, выделенных из листьев гинкго (см. гинкгозиды), нашли довольно широкое применение в фармакотерапии некоторых сосудистых заболеваний, при атеросклерозе, рассеянном склерозе для улучшения памяти и концентрации внимания. В конце XX века «Гинкго» стал модным препаратом. Однако в связи с расширившимся и часто бесконтрольным применением лекарственных препаратов гинкго, его использования в составе биологически активных добавок, постепенно увеличилось и количество зарегистрированных нежелательных побочных эффектов (аллергия и др.). Вид характеризуется высокой дымо- и пылеустойчивостью, не поражается вредителями и болезнями, требователен к влажности почвы и воздуха. В дендрарии ГБС растёт медленно и в возрасте 20 лет достиг высоты 2 м, на территории ВВЦ 40-летние деревца имеют высоту 4-5 метров.

Контрольные вопросы

1. Когда появились первые голосеменные?
2. Какие растения являются предками саговниковых и гинкговых?
3. Какие жизненные формы существуют?
4. Какие голосеменные имеют высоту 100 и более метров?

5. Что такое микроспора и какие функции она выполняет?
6. Типы размножения голосеменных?
7. Какое голосеменное называют живым ископаемым?
8. Что такое стробил и какие функции заложены в нем?
9. Что такое эндосперм?
10. Почему гинкго широко используется в озеленении городов?

Литература по теме

1. Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. Ал. А. Фёдоров. - М.: Просвещение, 1978. - Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. - С. 285-287. - 447 с.
2. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.
3. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные. - Л.: Наука, 1986.
4. Справочник: Деревья / Пер. с итал. Н. М. Сухановой. - М.: АСТ, Астрель, 2004. - С. 56-57.
5. Лапин П. И., Соколов С. Я. Род *Ginkgo* - Гинкго // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. / Ред. тома С. Я. Соколов и Б. К. Шишкин. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. - Т. I. Голосеменные. - С. 14-17. - 464 с.

Класс Гнетовые (*Gnetopsida*)

Гнетовидные (лат. *Gnetóphyta*) - отдел сосудистых растений, по своему жизненному циклу близких к саговникам, но имеющих более сложные репродуктивные органы и по ряду признаков приближающихся к цветковым растениям. Это один из четырёх отделов современных растений (наряду с хвойными, гинкговидными и саговниковидными), которые образуют надотдел Голосеменные.

В состав гнетовидных входит единственный класс - Гнетовые или оболочкосеменные (лат. *Gnetópsida, Chlamydospérmae*).

Три рода, относящиеся к отделу Гнетовидные, сильно отличаются друг от друга:

- Вельвичия подобна древесному пню, из верхушки которой растут два лентовидных листа;
- Гнетум внешне похож на многие двудольные древесные растения;
- Эфедра напоминает представителей рода Казуарина (*Casuarina*), у которых также имеются чешуевидные листья.



Несмотря на такую разницу во внешнем виде, имеется ряд признаков, по которым гнетовидные объединены в единую группу: особенности ветвления собраний стробилов (так называемое *дихазальное* ветвление): главная ось этих собраний (которые можно рассматривать как аналоги соцветий) заканчивается стробилом, а супротивно расположенные боковые оси возрастающего порядка развиты одинаково и также заканчиваются верхушечным стробилом; наличие покрова вокруг стробилов, похожего на околоцветник; наличие сосудов во вторичной древесине; признаки того, что в прошлом стробилы гнетовидных были обоеполы (особенно хорошо это выражено у вельвичии); общие черты в строении оболочки пыльцевых зёрен; двусемядольные зародыши; супротивные листья; отсутствие смоляных ходов. Некоторые из этих признаков сближают гнетовидных с другими голосеменными, некоторые - с цветковыми растениями.

В 1863 году была опубликована работа английского ботаника Джозефа Хукера (Гукера), в которой он подробно описывал растение, привезённое в 1860 году с юга Анголы австрийским ботаником и путешественником словенского происхождения Фридрихом Вельвичем. Хукер делал вывод, что это растение, которое он в честь Вельвича назвал Вельвичией, находится в близком родстве с растениями родов гнетум и эфедра, относящихся к голосеменным.

Сначала эти растения были объединены в единое семейство гнетовых, но более поздние исследования выявили между этими тремя родами достаточно существенные различия, а потому каждый из родов был выделен в отдельное семейство, а затем и в отдельный порядок.

Имеются различные мнения относительно места гнетовидных в системе высших растений. Обычно гнетовидные связывают с беннеттитовыми - группой голосеменных,

появившейся в нижнем триасе и полностью вымершей в верхнем мелу: гнетовидные, предположительно, могли произойти непосредственно от них либо вместе с беннеттитовыми они являются потомками одной и той же более примитивной группы растений. Существует гипотеза, согласно которой предки гнетовидных были связующим звеном между голосеменными и цветковыми растениями.

Исследования конца XX века показали, однако, что голосеменные, скорее всего, являются монофилетической группой, а потому гипотеза о более близком родстве цветковых и гнетовых по сравнению с родством цветковых и других голосеменных должна быть отвергнута.

В класс Гнетовые входят три порядка, каждый из которых состоит из одного семейства и одного рода:

Таблица 3

Порядок	Семейство	Род
Вельвичиевые <i>Welwitschiales</i>	Вельвичиевые <i>Welwitschiaceae</i> MARKGR.	Вельвичия <i>Welwitschia</i> HOOK.F. (1863)
Гнетовые <i>Gnetales</i>	Гнетовые <i>Gnetaceae</i> BLUME, NOM. CONS.	Гнетум <i>Gnetum</i> L.
Хвойниковые <i>Ephedrales</i>	Хвойниковые <i>Ephedraceae</i> DUMORT., NOM. CONS.	Хвойник <i>Ephedra</i> L.

Монотипный род Вельвичия (*Welwitschia*), состоящий из единственного вида Вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*). Это совершенно уникальное дерево-карлик высотой не более 0.5 м, но с диаметром ствола (больше похожего на пень) свыше 1 м. Одревесневший полый стебель вельвичии, похожий на перевернутый конус, диаметр которого может быть больше метра, почти полностью погружён в песок. Вельвичия образует в течение жизни всего 2 листа, которые за счет интеркалярной меристемы (расположенной в основании листьев) могут достигать 1,8 м в ширину и более 8 м в длину. Известны экземпляры вида 2000-летнего возраста. Для радиального утолщения каждый раз, как у некоторых саговниковых, образуется камбиальное кольцо. В древесине есть сосуды. Растения двудомные, стробилы образуют в основаниях листьев ветвистые 'собрания'. Растёт в каменистых пустынях юго-западной тропической Африки с годовым количеством осадков около 25 мм. Но вельвичия приспособилась поглощать воду из атмосферы за счет конденсации тумана (около 50 мм жидкости в год) на поверхности своих огромных листьев

У стробилов (особенно у вельвичии) имеются остаточные признаки обооплоности, а в древесине, наряду с трахеидами, присутствуют сосуды. Как известно, в смежных стенках трахеид имеются так называемые «поры», представляющие собой углубления, перекрытые

клеточной мембраной. В сосудах в аналогичных участках - сквозные отверстия (перфорации), что существенно облегчает движение жидкости.

Род Гнетум (*Gnetum*). Лианы, реже кустарники или деревья, своими вегетативными органами похожие на покрытосеменные растения. Содержит примерно 40 видов, распространенных во влажных тропических лесах Юго-Восточной Азии, Океании, Центральной Африки и Америки.

Листья простые, эллиптически-яйцевидные до 10 см длиной, супротивные, по краям иногда образуют выводковые почки. Стебли членистые, в древесине наряду с трахеидами имеются сосуды. Колосовидные стробилы в пазушных пучках. Растения двудомные, семена ярко-розовые. Из прочного волокна гнетума изготавливают рыболовные снасти, веревки, бумагу. Молодые листья и стробилы идут в пищу.

Род Хвойник (*Ephedra*), или *Эфедр*. Состоит из 67 видов кустарников и полукустарников (изредка деревьев), растущих в Средиземноморье, в Азии, на западе Северной Америки и в Южной Америке, в крайне ксероморфных условиях (пустыни, полупустыни, горные местообитания).



Рис. 87. Вельвичия удивительная



Рис. 88. Гнетум гнемон,



Рис. 89. Эфедр американская

В Российской Федерации и сопредельных государствах насчитывается 19 видов эфедры (эфедра двуколосковая - *E. distachya*, эфедр хвощовая - *E. equisetina*, эфедр промежуточная - *E. intermedia* и др.).

Эфедры - невысокие, сильноветвистые кустарники, реже древовидного облика, высотой до 6-8 м. Молодые стебли ребристые, зелёные, выполняют функцию фотосинтезирующих органов. Листья редуцированы, опадают или имеют вид чешуек, расположенных в узлах членистых побегов. Растения чаще всего двудомные, стробилы однополые, образуются по 3-4 в узлах побегов. Каждый макростробил несет 1 семяпочку, окружённую мешочкообразным покровом, который при созревании семени становится сочным, красным или оранжевым. Поэтому зрелые семена внешне напоминают ягоду, иногда именуемую степной малиной, которую используют для приготовления варенья, а

само растение применяют в медицине (кузьмичева трава).

Семейство Саговниковые (*Cycadaceae*)

Саговник или Цикас, или Саговые пальмы (*Cycas*) - род голосеменных растений, объединяющий около 90 видов в единственный род Саговник -семейства Саговниковые. Естественный ареал этого рода - Азия (от Индии до Японии), Индонезия, Австралия, тихоокеанские острова (Марианские, Фиджи, Самоа), а также Мадагаскар. По внешнему виду саговники обычно похожи на пальмы. Высота взрослых растений - от 2 до 15 м. Ствол относительно толстый (например, у Саговника поникающего его толщина может достигать одного метра при высоте растения всего в три метра), одет в панцирь из оснований отмерших листьев. Листья перистые или дважды перистые, растут пучком на верхушке ствола. Сегменты листьев этого рода имеют две отличительные особенности:

- в почке и на первых порах развития они свёрнуты улиткообразно,
- у них всегда имеется единственная неразветвлённая средняя жилка.

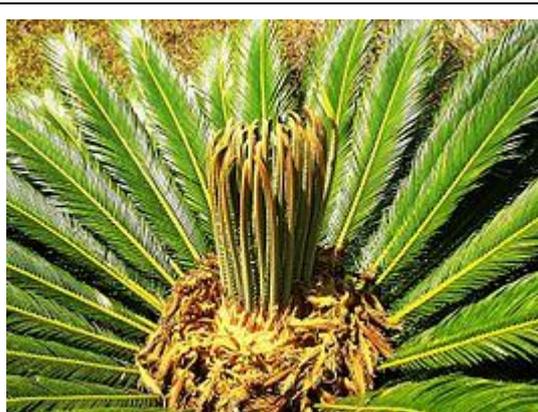


Рис. 90. Саговник поникающий с молодыми листьями



Рис. 91. Саговник, мужская особь со спороносными стробилами

Растения двудомные. У мужских особей формируются микростробилы, как и у других саговниковых, но у женских - компактные стробилы не образуются. На верхушке их ствола разворачивается красивый «воротничок» из спирально расположенных и ярко окрашенных листовидных мегаспорофиллов (изменённые листья с мегаспорангиями). У женских особей компактных стробил не образуется.

Род **Саговник** включает более 90 видов, при этом наибольшее разнообразие в видовом отношении наблюдается в Юго-Восточной Азии.



Рис. 92. Ареал распространения современных Саговниковых

Контрольные вопросы

1. Почему гнетовые относят к отделу сосудистых растений?
2. Имеют ли гнетовые смоляные ходы?
3. Сколько родов включает класс гнетовые?
4. В каких условиях обитают вельвичиевые?
5. Почему вельвичию называют дерево-карлик?
6. Какие формы жизни имеют формы гнетовых?
7. Сколько видов в роду хвойники?
8. На что похожи семена эфедры?
9. Что означает термин ксероморфные условия?
10. Какова высота древесных эфедровых?

Литература по теме

1. Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. Ал. А. Фёдоров. - М.: Просвещение, 1978. - Т. 4. Мхи. Плауны. Хвои. Папоротники. Голосеменные растения. Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. - 447 с.
2. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.
3. Ботаника. Учебник для вузов: в 4 т. на основе учебника Э. Страсбургера [и др.]; пер. с нем. Е. Б. Поспеловой, К. Л. Тарасова, Н. В. Хмелевской. - М.: Издательский центр «Академия», 2007. - Т. 3. Эволюция и систематика / под ред. А. К. Тимонина, И. И. Сидоровой. С. 411-415, 516. - 576 с.
4. Хржановский В. Г. Курс общей ботаники (систематика растений): Учебник для сельхозвузов. Часть 2. - 2-е изд., перераб. и доп. - М.: Высш. школа, 1982. - С. 212-216. 544 с.
5. Ботаника. Энциклопедия «Все растения мира»: Пер. с англ. (ред. Григорьев Д. и

др.) - Köpmann, 2006 (русское издание). - С. 329-330, 935.

6. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные. - Л.: Наука, 1986.

Отдел Хвойные (*Pinóphyta* или *Coníferae*)

Хво́йные- один из 14 отделов царства растений, к которому относятся сосудистые растения, семена которых развиваются в шишках. Все современные виды - древесные растения, преобладающее большинство - деревья, хотя есть и кустарники.

Типичные представители кедр, кипарис, пихта, можжевельник, лиственница, ель, сосна, секвойя, тис и каури. Хвойные растения произрастают в диком виде почти во всех частях света. Часто они преобладают над другими растениями, например, в таких биомах, как тайга. Хвойные растения имеют неопределимое экономическое значение, в основном в качестве лесоматериала и сырья для производства бумаги. Древесина хвойных относится к типу так называемых «мягких» пород.

Название отдела - Pinophyta - соответствует правилам МКБН, согласно статье 16.1 которого название таксона растений рангом выше семейства формируется из названия типового семейства (в данном случае *Pinaceae*) или носит описательный характер (в данном случае - *Coniferae*, от лат. *conus* - шишка и *ferro* - носить, нести). Более старые и теперь не используемые названия - Coniferophyta и Coniferales.

В русском языке название отдела - Хвойные - происходит от слова «хвоя», хотя далеко не все представители имеют листья иглообразной формы. Также не совсем корректным являлось и более старое название, калька от *Coniferae*, «шишконосные» - поскольку не все хвойные растения имеют шишки.

В общем смысле хвойные эквивалентны голосеменным растениям, особенно в тех областях с умеренным климатом, где обычно только они и могут встречаться из голосеменных растений. Тем не менее, это две различающихся группы. Хвойные растения - самые распространенные и имеющие наибольшее экономическое значение представители голосеменных, однако, они представляют собой лишь одну из четырёх подгрупп растений.

Отдел хвойных растений состоит всего из одного класса - **Pinopsida**, который включает как все вымершие, так и все существующие таксоны. Раньше деление класса *Pinopsida* производилось на два порядка - тисовые (*Taxales*) и собственно хвойные (*Pinales*), однако последние исследования последовательностей ДНК доказали, что такое деление делает порядок *Pinales* парафилетичным, поэтому порядок Тисовые был включён в состав *Pinales*. Более правильным было бы деление класса на 4 порядка: *Pinales*, включающего только семейство хвойных (*Pinaceae*); *Araucariales*, включающего

Араукариевые (*Araucariaceae*) и Подокарповые (*Podocarpaceae*); *Cupressales*, включающего все остальные семейства, в том числе и Тисовые (*Taxaceae*). Однако, нет достаточных оснований для такого деления, поскольку большинство учёных предпочитает сохранять все семейства внутри единственного порядка *Pinales*.

В настоящее время в классе хвойных рассматриваются от 6 до 8 семейств с общим количеством родов 65-70 и 600-650 видов. Семь наиболее различающихся семейств приведены в таблице ниже. В других интерпретациях головчатотисовые (*Cephalotaxaceae*) могут быть включены в состав тисовых (*Taxaceae*), а в некоторых работах дополнительно выделяют *Phyllocladaceae* как отличающееся от подокарповых семейство. Семейство Таксодиевые (*Taxodiaceae*) здесь включено в семейство Кипарисовые (*Cupressaceae*), хотя продолжает часто встречаться во многих источниках как отдельное семейство.

Определённую роль в построении филогенетического дерева хвойных играют биохимические исследования. Так, состав эфирных масел хвойных в целом достаточно близок (терпены и небольшое количество окисленных терпеноидов), но существенно различно соотношение компонентов, возможно даже появление или исчезновение некоторых маркерных веществ у отдельных видов (карен). Отдел Хвойные включает в себя один ныне существующий и три вымерших порядка:

- †*Cordaitales* — Кордаитовые
 - *Pinales* — Сосновые
 - *Araucariaceae* — Араукариевые
 - *Cephalotaxaceae* — Головчатотисовые
 - *Cupressaceae* — Кипарисовые
 - *Pinaceae* — Сосновые
 - *Podocarpaceae* — Подокарповые
 - *Sciadopityaceae* — Сциадопитисовые
 - *Taxaceae* — Тисовые
 - †*Vojnovskyales* — Войновские
 - †*Voltziales* — Вольциевые

Хвойные являются древней группой, их ископаемые останки встречаются на протяжении порядка 300 млн лет, начиная с позднего каменноугольного периода палеозойской эры. Более современные роды появляются в ископаемых отложениях возрастом 60-120 млн лет. Другие представители теперь уже вымерших классов и отрядов встречаются в ископаемом виде с поздней палеозойской и мезозойской эры.

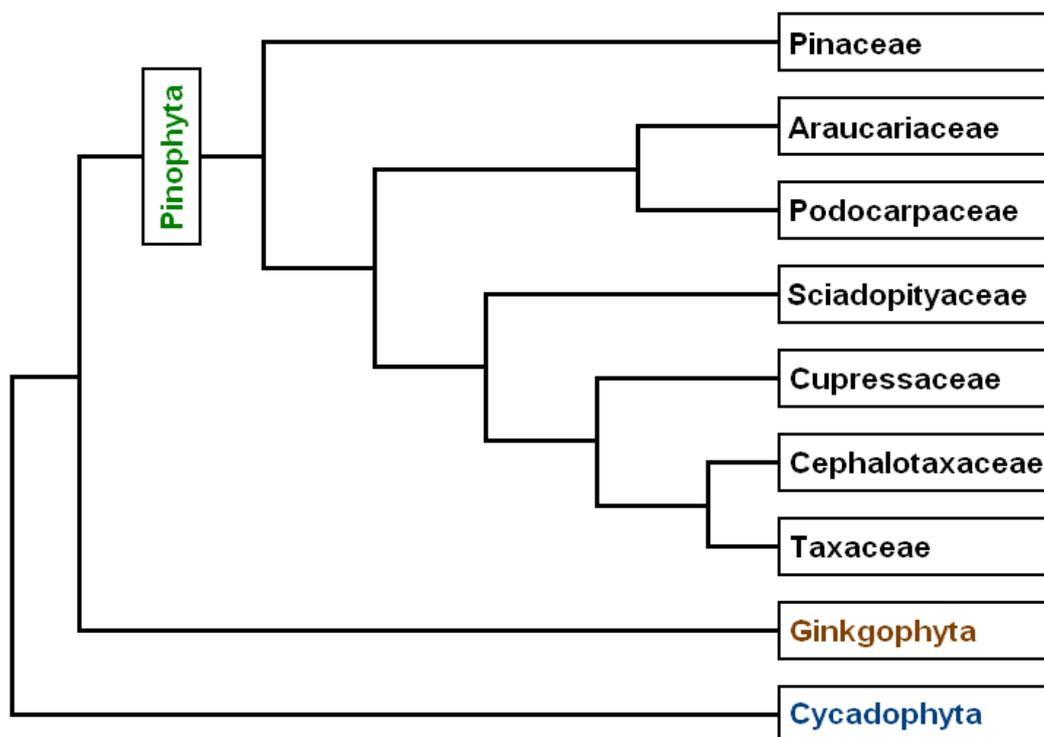


Рис. 93. Филогения Pinophyta, основанная на кладистическом анализе молекулярных данных. (По результатам A. Farjon and C. J. Quinn & R. A. "Price in the Proceedings of the Fourth International Conifer Conference" *Acta Horticulturae*, 615. - 2003)

Ископаемые хвойные растения были довольно разнообразны, наибольшее отличие от современных представителей этого отряда было у некоторых травянистых хвойных видов, не имеющих древесных волокон. Большинство ископаемых отрядов хвойных и хвойноподобных растений относится к кордиатовым (*Cordaitales*), войновскиевым (*Vojnovskyales*), вольциевым (*Voltziales*) и к отряду чекановскиевых (*Czekanowskiales*, впрочем, скорее более относящемуся к отделу *Ginkgophyta*).

Все современные хвойные - древесные растения, большинство - деревья, в основном с одним прямым стволом с боковыми ветвями и выделенным доминированием верхушки. Размеры взрослого дерева меняются от меньше чем метр до более 100 метров в высоту. Самое высокое дерево - Секвойя вечнозелёная (*Sequoia sempervirens*) с высотой 115,2 метра. Самое большое - Секвойядендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum*), объём - 1486,9 м³. Самое толстое, имеющее наибольший диаметр ствола дерево - Таксодиум мексиканский (*Taxodium mucronatum*), 11,42 метра в диаметре. Самое старое дерево - Сосна долговечная (*Pinus longaeva*), 4700 лет.

Для многих хвойных характерно сохранение на всю жизнь первичного корня, который развивается в виде мощного стржевого корня, от которого отходят боковые. Иногда (например, у некоторых сосен), первичный корень недоразвит. Помимо длинных корней

(главных или боковых), у хвойных имеются короткие, мелкие и часто сильно ветвистые корни, именно они являются главными абсорбирующими органами растения. Эти короткие корни часто содержат микоризу (Подокарповые - корневые клубеньки с бактериями, похожие на клубеньки бобовых, при этом такие корни, за редким исключением, снабжены корневыми волосками).

Листья многих хвойных растений - длинные тонкие иголки; другие же, включая кипарисовые и некоторые подокарповые, имеют плоские, чешуйкообразные листья. Некоторые, особенно Агатис из араукариевых и Нагейя из подокарповых, имеют широкие плоские листья в виде полосок. У большинства хвойных листья расположены по спирали, исключение - большинство кипарисовых и один род из подокарповых, у которых листья имеют супротивное расположение. У многих видов со спиральным расположением листья перекручены у основания, обеспечивая им максимальную освещённость. Размер листьев от 2 мм у многих чешуелистных видов до 400 мм в длину у хвои некоторых сосен (например, у сосны Энгельмана, *Pinus engelmannii*). Цвет листьев часто тёмно-зелёный, что помогает усвоить максимум световой энергии слабых солнечных лучей в высоких широтах или в тени от других деревьев. Листья хвойных растений из более жарких регионов с высоким уровнем солнечного света (например, Сосна турецкая *Pinus brutia*) часто имеют желтовато-зелёный оттенок, тогда как у других (например, Ель голубая *Picea pungens*) они покрыты очень мощным матово-восковым налётом, защищающем их от ультрафиолета.

Большинство родов отличается характерными особенностями строения устьичного аппарата, благодаря чему даже по небольшому фрагменту листа можно в большинстве случаев довольно точно определить род хвойного.

В преобладающем большинстве родов растения являются вечнозелёными, листья обычно остаются на растении несколько (от 2-х до 40) лет, однако существует 5 родов, сбрасывающих листья осенью и зимующих голыми: лиственница (*Larix*), псевдолиственница (*Pseudolarix*), глиптостробус (*Glyptostrobus*), метасеквойя (*Metasequoia*) и таксодиум (*Taxodium*).

Ростки многих хвойных растений, включая большинство кипарисовых и род *Pinus* в семействе сосновых, на ранней стадии развития имеют листья, часто значительно отличающиеся от листьев взрослых растений.

Органы размножения хвойных растений - *стробилы* (лат. *strobilus*). Это видоизменённые укороченные побеги, на которых находятся специализированные листья - *спорофиллы*, формирующие *спорангии* - спорообразующие органы.

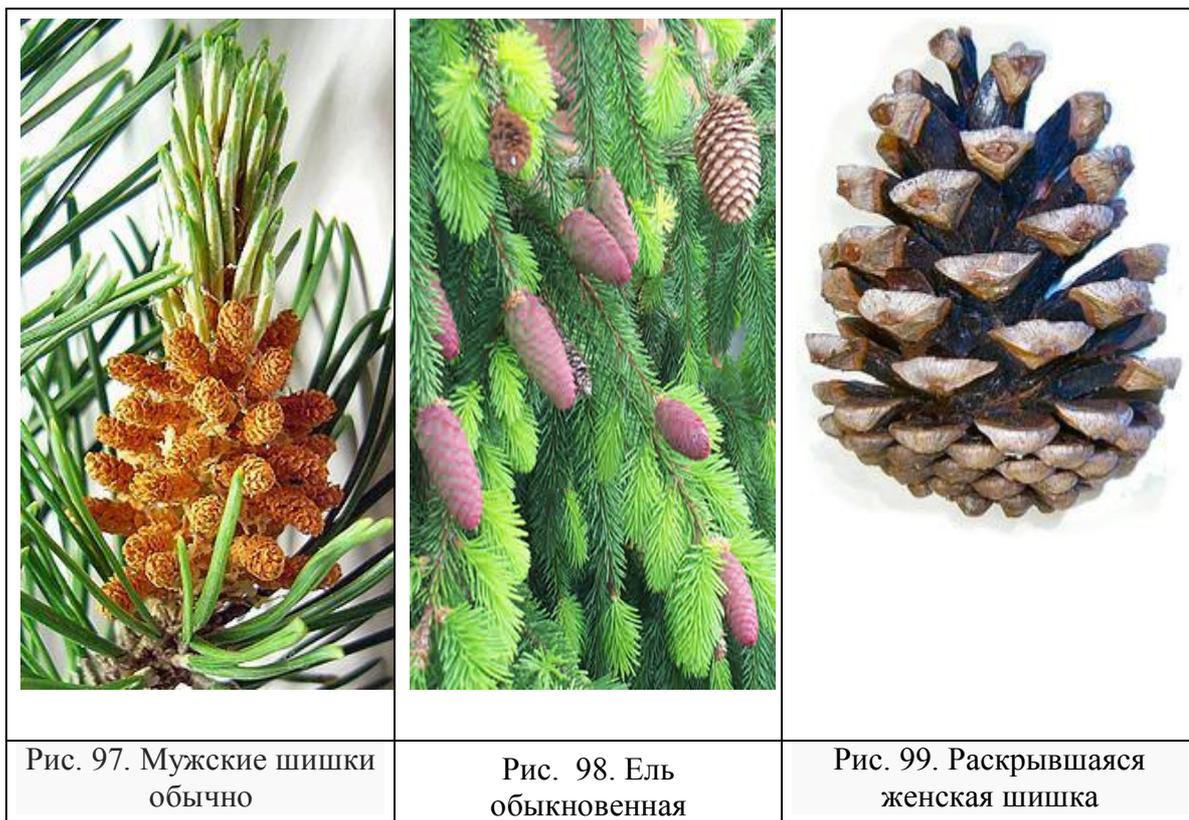
		
<p>Рис. 94. Pinaceae: игольчатые листья и почки ели обыкновенной, (<i>Picea abies</i>) расположены группами</p>	<p>Рис. 95. Cupressaceae: чешуйчатые листья кипарисовика горохоплодного (<i>Chamaecyparis pisifera</i>)</p>	<p>Рис. 96. Pinaceae: Развивающаяся женская шишка лиственницы японской (<i>Larix kaempferi</i>) сосны чёрной (<i>Pinus nigra</i>)</p>

У хвойных растений стробилы однополые, то есть содержат либо мужские, либо женские генеративные органы. Мужские стробилы называются *микростробилами*, чаще всего они растут компактными собраниями (иногда употребляется слово «соцветия», хотя с точки зрения ботаники это некорректно, поскольку стробилы не являются цветами) и только у некоторых примитивных хвойных - поодиночке. Отдельно растущий микростробил или компактное собрание часто называют *мужской шишкой*.

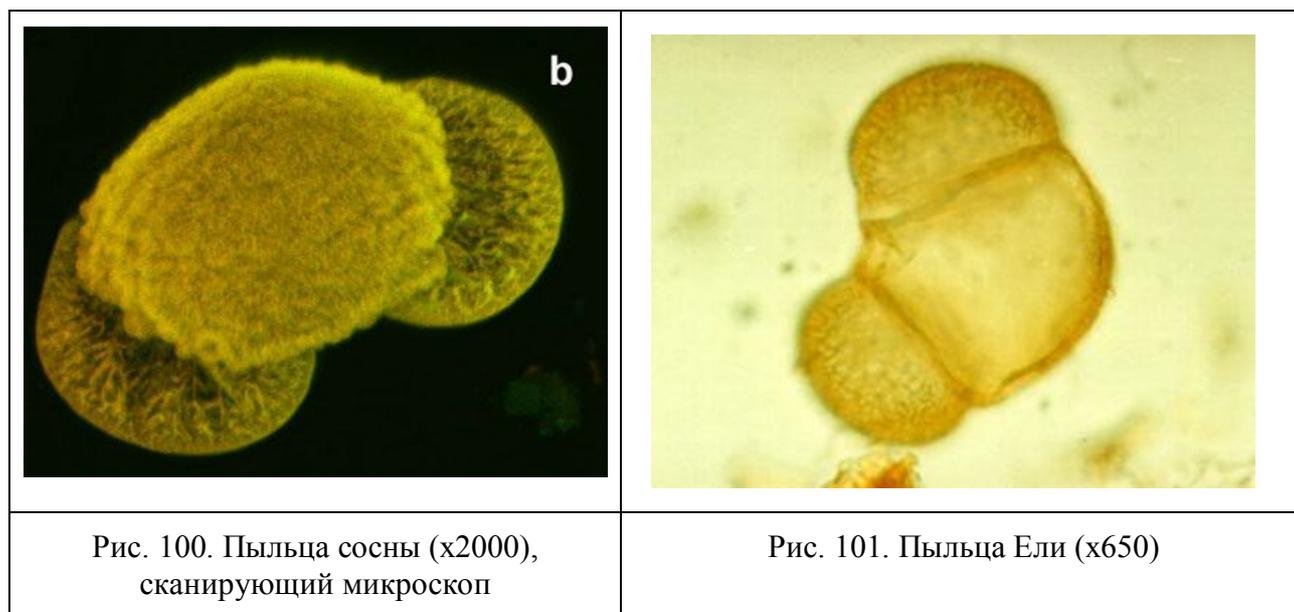
Обычно группы мужских шишек располагаются в пазухах листьев, реже - на верхушках боковых побегов. Мужские спорофиллы (*микроспорофиллы*) сильно редуцированы и имеют чешуевидную или щитковидную форму.

На каждом микроспорофилле образуется 2-15 *микроспорангиев*, внутри микроспорангия находится *спорогенная ткань*, окруженная *тапетумом* - слоем клеток, доставляющих к ней питательные вещества. Из спорогенной ткани образуются *микроспоры*. Обычно число микроспор очень велико. Из каждой микроспоры развивается мужской гаметофит, у одних растений это происходит ещё внутри микроспорангия, у других - уже после попадания на женский стробил.

Женские стробилы называются *мегастробилами*, чаще они растут поодиночке, реже - компактными собраниями (например, у тиса).



Отдельно растущий мегастробил или компактное собрание часто называют *женской шишкой*. Мегастробилы состоят из центральной оси и кроющих чешуй на ней, в пазухе каждой из кроющих чешуй расположена семенная чешуя, на которой, в свою очередь, сидят семязачатки, каждый из которых представляет собой *нуцеллус* - мегаспорангий, окруженный защитным веществом - *интегументом*.



В каждом нуцеллусе находится 3-4 *мегаспоры*, однако только одна из них развивается в женский гаметофит - *эндосперм*.

Большинство хвойных - однодомные, то есть на одном растении находятся как мужские, так и женские шишки. Двудомные хвойные встречаются реже.

В конце весны - начале лета микроспорангии начинают производить микроспоры, которые ветер подхватывает и переносит на женские шишки. Пыльцевые зерна сосновых и подокарповых имеют два воздушных мешка, - специфическая черта хвойных, отсутствующая у пыльцы других высших растений. Ещё одна уникальная черта - вырост в центре дистальной стороны пыльцевого зерна кипарисовых, тисовых, головчатотисовых, таксодиевых.

В работе ирландского ботаника Дж. Дойля (J. Doyle) (1945) выделены несколько вариантов ветроопыления. Наиболее известен способ, характерный, например, для сосен. Семенные чешуйки на женских шишечках раздвигаются и выделяются капельки так называемой «опылительной жидкости», которые легко смачивают принесённые ветром пыльцевые зёрна, после чего капелька быстро всасывается, доставляя зерно к нуцеллусу, где оно и прорастает, образуя пыльцевую трубку. После опыления семенные чешуйки сдвигаются до момента созревания семян.

Другой способ наблюдается, например, у псевдотсуги. Вместо «опылительной жидкости» крупные пыльцевые зёрна улавливаются при помощи клейких волосков, после чего прорастают, выпуская длинную пыльцевую трубку, которая и достигает нуцеллуса. Вариантом является способ, замеченный у пихт и кедров, у которых наоборот, нуцеллус растёт, двигаясь к пыльцевым зёрнам. Оплодотворение происходит через некоторое время после опыления. У некоторых сосен это время достигает от 12 до 24 месяцев. После оплодотворения из зиготы за счёт использования питательных веществ эндосперма формируется зародыш. На конечном этапе развития он состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей (зародышевых листьев) и почки, окружённых эндоспермом. Внешняя оболочка (кожура семени) формируется из интегумента. Остальная часть мегастробила преобразуется в крыловидную форму, способствующую распространению семян ветром (анемохория). До созревания семян проходит от 4-х месяцев до 3-х лет.

Размеры шишек колеблются от 2 мм до 600 мм в длину. У сосновых (*Pinaceae*), араукариевых (*Araucariaceae*), сциадопитисовых (*Sciadopityaceae*) и большинства кипарисовых (*Cupressaceae*) шишки деревянистые, при созревании чешуйки обычно раскрываются, позволяя семенам свободно падать и разноситься ветром.



Рис. 102. Тахасеае: Мясистые ткани, окружают семена Тиса ягодного (*Taxus baccata*)

Рис. 103. Подокарповые (*Podocarpaceae*)

У некоторых (пихты и кедры) шишки разрушаются, чтобы освободить семена, у других орехоподобные семена распространяются птицами (в основном, ореховками и сойками, которые вскрывают более мягкие шишки). Перед тем, как упасть на землю зрелые шишки могут некоторое время оставаться на растении; некоторые огнестойкие сосны могут хранить семена в закрытых шишках 60-80 лет. В случае, если огонь уничтожит родительское дерево, шишки раскрываются.

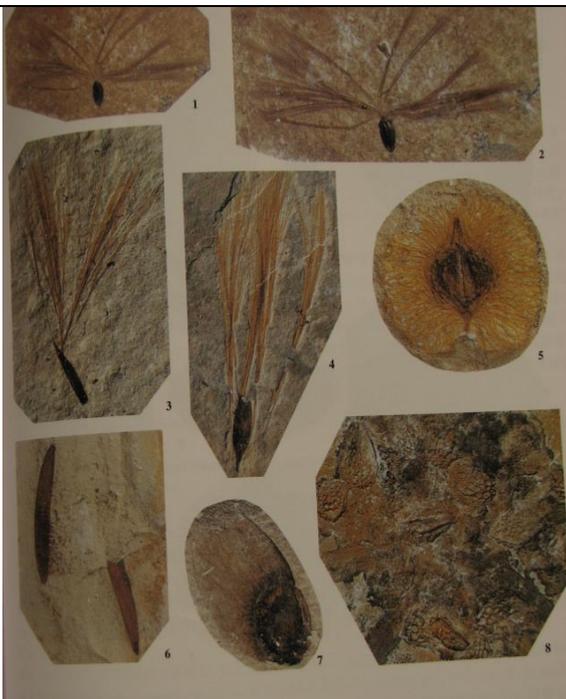


Рис. 104. Ископаемые остатки иглоочек и крылаток семян *Problematospermum*

Рис. 105. Ископаемые остатки *Podocarpites*

В семействах подокарповых (*Podocarpaceae*), головчатотисовых (*Cephalotaxaceae*), тисовых (*Taxaceae*) и одном роде кипарисовых (можжевельник, *Juniperus*) мясистые, мягкие, сладкие, ярко окрашенные ткани вокруг семян поедаются птицами, которые затем

распространяют семена со своими экскрементами (зоохория). История развития этого порядка начинается с поздней перми.

Как в анатомии проводящих элементов (например, признаки араукариодной поровости у дакридиума), так и в морфологии листьев и в строении гаметофита подокарповые имеют определенные черты сходства с араукариевыми, хотя и сильно отличаются от них по многим другим особенностям. По всей вероятности, подокарповые имеют общее происхождение с араукариевыми, но совершенно очевидно, что дивергенция этих двух порядков должна была произойти еще на заре их эволюции.

Порядок беннетитовые (Bennettitales).

Беннеттитовые – порядок *голосеменных* древесных растений, относимый в раздел саговников. По современным данным, беннеттитовые возникли в нижней перми (точнее, там впервые отмечены типичные для беннеттитовых листья) в приэкваториальной зоне.

В триасе начинается распространение беннеттитовых по всему земному шару и в позднем триасе они встречаются везде от Гренландии до Антарктиды и от Мексики до Китая. В дальнейшем беннеттитовые пережили расцвет в юрском периоде, после которого началось сокращение их ареала и разнообразия. Практически полностью беннеттитовые исчезли при переходе от Мезозоя к Кайнозою, но листья и пыльцевые зерна, сходные с принадлежавшими беннеттитовым, обнаружены в отложениях палеоцена Европы и Эоцена США.

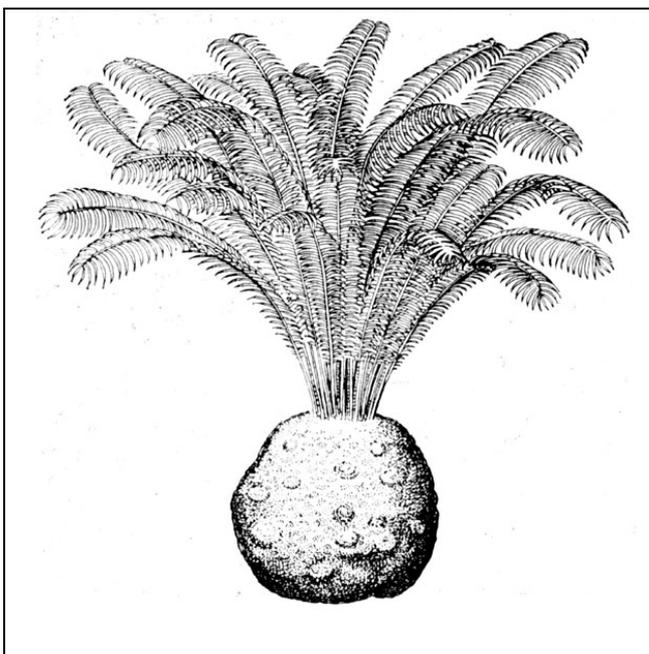


Рис. 106. Цикадоидея (Cycadoidea)
реконструкция общего вида растения

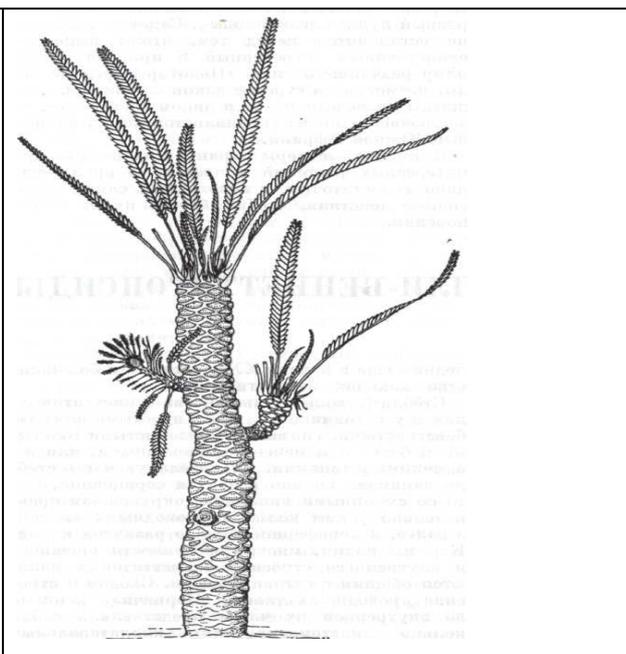


Рис. 107. Реконструкция общего вида
растения *Williamsonia sewardiana* из
порядка Беннеттитовые

Внешне беннеттитовые напоминали родственные им саговники: такой же невысокий, но толстый ствол; такая же розетка листьев на вершине; такие же остатки *черешков* листьев на стволе; сходное с беннеттитовыми расположение генеративных органов на вершине среди листьев.

Однако, анатомический анализ строения листьев показал, что беннеттитовые не родственны ископаемым и современным саговниковым, хотя, несомненно, имеют общих отдаленных предков.

Для беннеттитовых были характерны однократно перистые листья, реже встречались листья простые. Листья были жесткими кожистыми с прочными покровами и малочисленными устьицами. Известно, что у некоторых беннеттитовых молодые листья были спирально свернуты. Указанное строение листьев связано с особенностями устройства ствола, дело в том, что ствол имел толстую кору и толстую сердцевину со смолистыми каналами, а вот слой проводящей ткани был тонким.

Большинство беннеттитовых имели короткий слабоветвистый ствол, высотой не более 2 м. Встречались среди них и растения с коротким, клубневидным стволом.

В порядок *Bennettitales* входят два семейства Вильямсониевые (*Williamsoniaceae* и беннеттитовые (*Bennettitaceae* или *Cycadeoidaceae*) Оба эти семейства появляются в триасовом периоде и существуют до мела.

Кордаитовые (порядок *Cordaitales*).

Порядок кордаитовые – крупные деревья с высоким и разветвленным, гладким стволом, несущим крону ветвей с листьями. Листья от мелких до крупных (до 1 м), линейные, ланцетные. Кора ствола тонкая, толстая вторичная ксилема и сильно развитой сердцевины. Листья крупные, линейные, до ланцетных с параллельным и веерным жилкованием; размещались на ветвях по спирали. Стробилы в сережковидных собраниях.

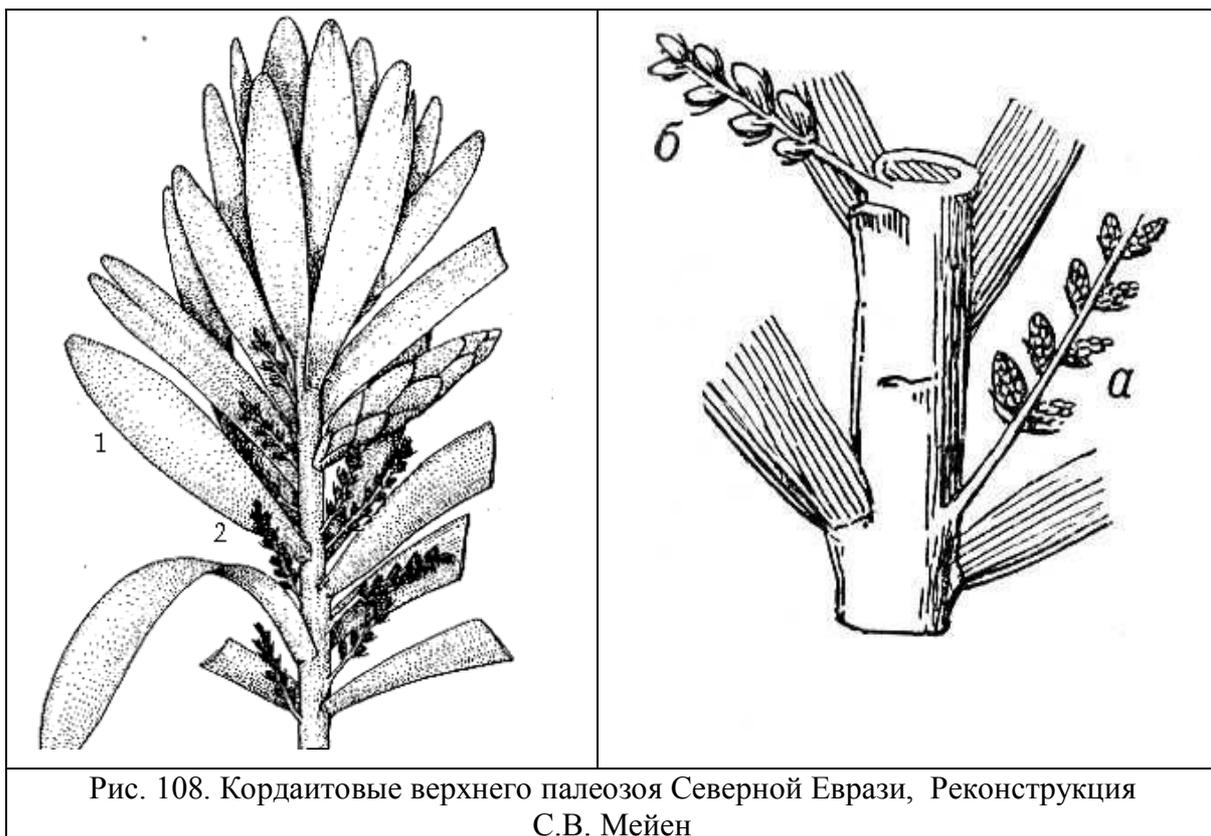
После захоронения сердцевина заполняется породой и образуется внутреннее ядро. Для их древесины было характерно тесное расположение окаймлённых пор на стенках *трахеид*.

Листья длиной 20-50 см и более, ланцетные, линейные и лопатовидные с параллельными или веерно расходящимися жилками.

Органы размножения в виде сережек, несущих стробилы, в каждом из которых вокруг оси тесной спиралью расположены чешуи, вверху сменяющиеся семезачатками (семяпочками) в женских стробилах и собранными группами микроспорангиями - в мужских. Однодомные и двудомные растения. Стробилы однополые, образуют

сережковидные собрания. Микростробилы мелкие. Микроспоры с одним воздушным мешком. Кордаиты произошли от растений типа *прогимноспермов* (папоротникообразных семенных) и, возможно, дали начало хвойным.

В каменноугольном и начале пермского периода кордаиты обитали в тропической Евразийской и в нетропической Ангарской, или Тунгусской, областях и Гондване; в поздней перми в большом количестве встречались лишь в Ангарской области. Листья кордаитов имеют важное стратиграфическое значение.



Кордаитовые обладали способностью к вторичному росту и были в основном высокими деревьями с высоко расположенной кроной, достигавшими высоты более 30 метров. Кустарники среди кордаитовых встречались редко. Листья кордаитовых были ремневидными, с множеством параллельных жилок и могли достигать одного метра в длину у тропических видов, или едва доходить до четырёх сантиметров у видов, распространённых в зоне умеренного климата. Листья сосредотачивались на верхушках молодых ветвей, образуя густые пучки. Семена у них сидели по несколько штук на укороченных побегах, каждый из которых сидел в пазухе чешуевидного листа. Семеносные укороченные побеги были собраны в стробилы. Пыльцевые органы кордаитовых тоже были собраны в стробилы. Кордаитовые обитали в условиях как тёплого, так и умеренного климата. Расцвет кордаитовых пришелся на каменноугольный период и первую половину пермского периода. В конце пермского периода кордаитовые вымерли.

Контрольные вопросы

1. Назовите основные рода хвойных.
2. Что в переводе означает слово Coniferae?
3. Какого типа листья у хвойных?
4. Сколько видов входит в класс хвойные?
5. Сколько лет самому старому дереву?
6. Какие рода хвойных сбрасывают листья?
7. Какие способы опыления характерны для хвойных?
9. Чем подокарповые сходны с араукариевыми?
10. Беннетитовые являются родственниками саговниковых?
11. Сколько млн. лет находкам остатков первых хвойным?
12. В какой области обитали кордаитовые?
13. В каких условиях существуют современные араукариевые?
14. Как образуется внутреннее ядро ископаемых кордаитовых?
15. Как устроены листья кордаитовых?

Литература по теме

1. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.
2. Мейен С.В., Кордаитовые верхнего палеозоя Северной Евразии, "Тр. Геологического ин-та АН СССР", 1966.
3. В. А. Вахрамеев. Florin R., Evolution in Cordaites and Conifers, "Acta Horti Bergiani". 1951, v. 15, № 11.
4. Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. Ал. А. Фёдоров. — М.: Просвещение, 1978. - Т. 4. Мхи. Плауны. Хвои. Папоротники. Голосеменные растения. Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. - С. 285-287. - 447 с.
5. Ботаника. Энциклопедия «Все растения мира»: Пер. с англ. (ред. Григорьев Д. и др.) - Köpemann, 2006 (русское издание). - 935 с.
6. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные. - Л.: Наука, 1986.

Класс покрытосеменные (*Magnoliophyta*, или *Angiospermae*)

Покры́тосеменны́е- отдел высших растений, отличительной особенностью которых является наличие цветка в качестве органа полового размножения и замкнутогоместилища у семяпочки.

Ещё одна существенная особенность цветковых растений - двойное оплодотворение. Покрытосеменные, наряду с голосеменными (*Gymnospermae*) составляют одну из двух групп семенных растений (*Spermatophytae*). В 1999 году Амборелловые (*Amborellaceae*) были идентифицированы как базальная группа цветковых растений. По числу видов цветковые растения значительно превосходят все остальные группы высших растений, вместе взятые.

В литературе приводятся разные данные о числе современных видов цветковых растений. В 2009 году была опубликована работа австралийского учёного Чапмена (*A. D. Chapman*) «Numbers of Living Species in Australia and the World», в которой он даёт обзор мнений по этому вопросу и делает вывод, что по состоянию на 2009 год можно оценить общее число описанных современных видов цветковых растений примерно в 269 тысяч, а общее число современных видов цветковых растений на нашей планете - примерно в 350 тысяч.

Число видов покрытосеменных, по данным Angiosperm Phylogeny Website на февраль 2010 года, составляет 271-272 тысячи, число родов - **13350-3400**. По данным сайта "The Plant List", признаны 304 и 419 тысяч видов цветковых растений, принадлежащих к 405 семействам и 14 559 родам, однако оценивается, что количество видов может быть около 352 тысяч.

Число семейств и порядков сильно отличается в зависимости от классификаций. Система классификации APG III (2009) выделяет 414 семейств, которые, в свою очередь, объединены в 59 порядков.

Важнейшая особенность цветковых растений - наличие специализированного генеративного органа - цветка, берущего на себя функции полового размножения и привлечения агентов опыления. Цветковые растения заключают свои семязачатки (семяпочки) в полость завязи, которая образована срастанием когда-то открытого плодолистика. Стенки завязи после оплодотворения разрастаются и видоизменяются, давая образование под названием плод.

В другой группе семенных растений, у голосеменных (*Pinophyta*, или *Gymnospermae*), семязачаток не скрыт от опыления, а семена не заключены в истинный плод, но иногда семя могут покрывать мясистые структуры, например, у представителей рода Тис.

Первые остатки покрытосеменных датируются юрским периодом приблизительно 140 миллионов лет назад. Базируясь на современных данных, можно предположить, что предки покрытосеменных и гнетовых дивергировали в триасе (220-202 миллионов лет назад). Первые отпечатки растений с признаками покрытосеменных обнаружены в пластах юрского и раннего мелового периодов (135-65 миллионов лет назад), но это были довольно-таки малочисленные и примитивные формы.

Древнейшими покрытосеменными являются растения из группы нимфейных. Следы широкого развития и распространения покрытосеменных появились в палеонтологической летописи в период среднего мела (около 100 миллионов лет назад). Но уже в позднем мелу покрытосеменные оказались доминирующей формой растительной жизни, и во многих фоссилиях узнаются представители современных семейств (например, бук, дуб, клён и магнолия).

Одно из важнейших направлений эволюции растительного царства - приспособление к изменчивым условиям наземной жизни. Цветковые растения являются ярчайшим выражением этой линии и доминируют на земной поверхности в данную эпоху.

К широчайшему географическому разнообразию прибавляется разнообразие форм и способов роста. Банальная ряска, покрывающая поверхность пруда, представляет собой крошечный зелёный побег с простым корешком, вертикально погруженным в воду, и с очень нечёткими листиками и частями стебля. Могучее лесное дерево столетия развивало свою сложную систему стволов и ветвей, покрытых бесчисленными веточками и листвой, а под землёй соответствующую площадь занимает мощная, хорошо развитая корневая система. Между этими двумя крайностями - бесконечные градации: водные и земные травы, ползучие, прямостоящие или карабкающиеся, кусты и деревья, гораздо большее разнообразие, чем в другом отделе семенных растений - *Gymnospermae*.

Известны многочисленные водные покрытосеменные растения, они в изобилии встречаются в долинах рек и чистых озёрах, в меньшем количестве - в солёных озёрах и морях. Однако такие водные покрытосеменные не являются примитивными формами, а возникли путём приспособления наземного предка к водной среде.

Отдел цветковых растений традиционно подразделяется на 2 класса - *Magnoliopsida* (двудольные) от названия рода *Magnolia* и *Liliopsida* (однодольные) от названия рода *Lilium*. Используются также и традиционные названия этих таксонов - *Dicotyledones* и *Monocotyledones*. Происхождение этих названий связано с тем, что представители *Dicotyledones* обычно имеют две семядоли в семени (у некоторых видов может быть одна, три или четыре), тогда как у представителей *Monocotyledones* семядоля всегда одна.

Имеется целый ряд современных систем классификации цветковых растений. Классы двудольных и однодольных могут подразделяться на подклассы, те, в свою очередь, на порядки (иногда объединяемые в надпорядки), семейства, роды и виды со всеми промежуточными категориями.



В классе Двудольные (*Magnoliopsida*, или *Dicotyledones*) описано 6 подклассов, 128 порядков, 418 семейств, приблизительно 10 000 родов и около 199000 видов растений. К этому классу принадлежат важнейшие плодово-ягодные (яблоня, груша, вишня, виноград, цитрусовые), кормовые (турнепс, брюква, клевер, люцерна), прядильные (лен, хлоп-чатник, конопля), масличные (подсолнечник, клещевина), декоративные (розы, хризантемы, астры, георгины) и др. Все они принадлежат к одному или к разным семействам и отличаются комплексом признаков.

В класс двудольных покрытосеменных включаются:

Подкласс 1. Магнолиды (*Magnoliidae*)

Подкласс 2. Гамамелидиды (*Hamamelididae*)

Подкласс 3. Кариофиллиды (*Caryophyllidae*)

Подкласс 4. Дилленииды (*Dilleniidae*)

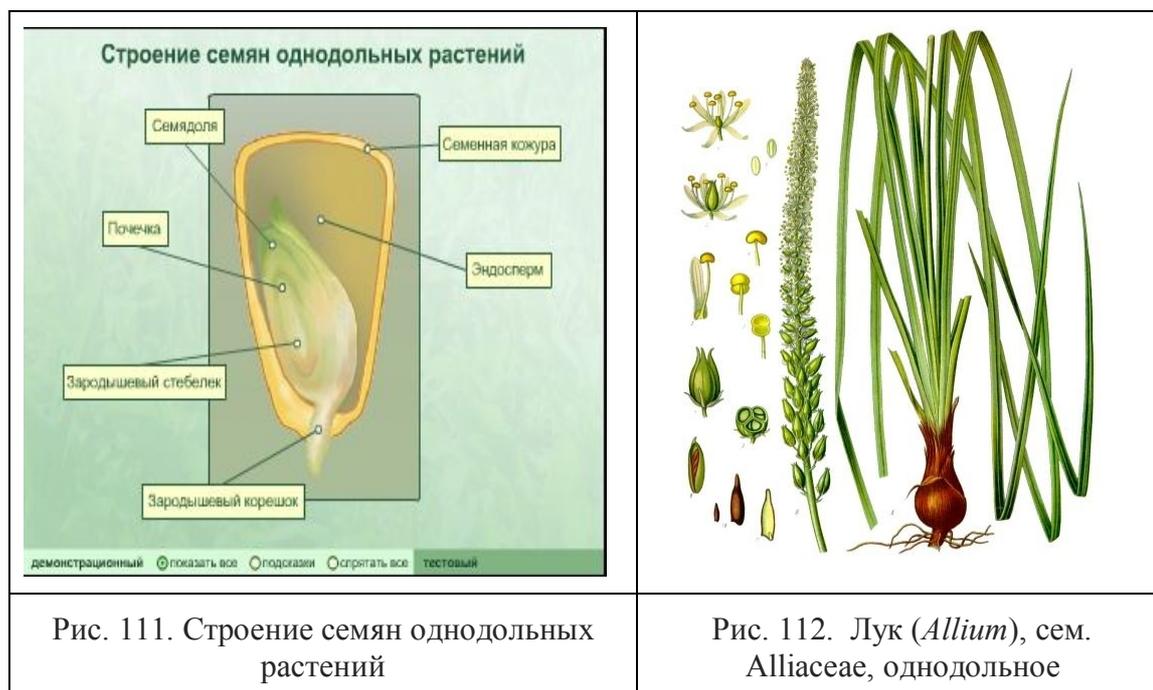
***Примечание.** Ботанический термин «Angiospermae» предложил Пауль Герман в 1690 году, термин был составлен из греческих слов (вместилище, сосуд, полость) и семя. Так Герман называл один из главнейших отделов растительного царства, включавший в себя растения, обладающие заключёнными в капсулы семенами. Роберт Броун в 1827 году установил существование истинно голых семязачатков у *Cycadeae* и *Coniferae*, присвоив им название «Gymnospermae». С этого времени термин «Angiospermae» стал использоваться различными авторами.

Подкласс 5. Розиды (*Rosidae*)

Подкласс 6. Астериды (*Asteridae*).

Класс Однодольные образует около 125 семейств, включаются 5 подклассов, 37 порядков, около 125 семейств, более 3000 родов и около 63 000 видов. Однодольные

обеспечивают человека хлебом. К ним относятся хлебные злаки (пшеница, рис, рожь, ячмень, кукуруза, просо и др.), некоторые овоидные (лук, чеснок, спаржа), декоративные (лилии, тюльпаны, гиацинты, аспарагус, орхидеи) растения.



Основную массу многих сенокосов и пастбищ в условиях Беларуси и России составляют дикорастущие злаки - тимофеевка, лисохвост, полевица, мятлик и др. В Красную книгу Республики Беларусь занесено 180 видов выющих растений, в том числе 84 вида двудольных и 60 - однодольных. В класс однодольных растений (*Liliopsida*, или *Monocotyledones*)

- Подкласс 1. Алисматиды (*Alismatidae*)
- Подкласс 2. Лилииды (*Liliidae*)
- Подкласс 3. Коммелиниды (*Commelinidae*)
- Подкласс 4. Арециды (*Arecidae*)
- Подкласс 5. Зингибериды (*Zingiberidae*)

Некоторые из наиболее примитивных представителей ныне живущих двудольных, сохранили архаичное строение проводящей системы, тычинок, пыльцевых зерен, плодолистиков, и других органов.

Часть видов семейства Винтеровые (*Winteraceae*), роды троходендрон (*Trochodendron*) и тетрацентрон (*Tetracentron*), по строению проводящей системы мало чем отличаются от примитивных представителей голосеменных. У них отсутствуют проводящие сосуды во всех органах, их роль выполняют трахеиды.

Другие демонстрируют архаичное строение цветка, в частности примитивные строение тычинок; особенно заметное у таких растений, как дегенерия (*Degeneria vitiensis*), гальбулимима (*Galbulimima*) и ряда представителей магнолиевых и винтеровых.

Настоящими «живыми ископаемыми» являются представители родов амборелла (*Amborella*), дегенерия (*Degeneria*), австробэйлия (*Austrobaileya*), буббия (*Bubbia*), эвпоматия (*Eupomatia*).



Амборелла волосистоножковая (*Amborella trichopoda*) является эндемиком Новой Каледонии, одно из наиболее древних цветковых растений, сохранившихся до наших дней.

Представители астровых (сложноцветных) демонстрируют космополитическое распространение. Это наиболее крупное семейство цветковых растений современности.

Существует предположение, что они произошли от каких-то древних групп зеленых водорослей. Для такой гипотезы имеются веские основания:

- 1) у водорослей и высших растений главный фотосинтезирующий пигмент - хлорофилл и каротиноиды;
- 2) основной запасной углевод - крахмал, который откладывается в хлоропластах, а не в цитоплазме, как у других фотосинтезирующих эукариот;
- 3) целлюлоза является важнейшим компонентом их клеточной стенки;
- 4) у водорослей и некоторых высших растений (мхи) в матриксе хлоропласта имеются особые включения - пиреноиды;
- 5) при клеточном делении у растений и некоторых водорослей образуются фрагмопласт - внутриклеточная пластинка, зачаток клеточной стенки.

Тканью называется группа клеток, структурно и функционально взаимосвязанных друг с другом, сходных по происхождению, строению и выполняющих определенные функции в организме. Ткани возникли у высших растений в связи с выходом на сушу и наибольшей специализации достигли у покрытосеменных, у которых их выделяют до 80

видов. Важнейшими тканями растений являются образовательные, покровные, проводящие, механические и основные. Они могут быть простыми и сложными.

Органом называют часть тела организма, имеющую определенное строение и выполняющую определенные функции. Тело высших растений дифференцировано на вегетативные и генеративные (репродуктивные) органы. Вегетативные органы образуют тело высшего растения и длительное время поддерживают его жизнь. За счет тесного структурного и функционального взаимодействия вегетативных органов - корня, стебля и листа - осуществляются все проявления жизни растения как целостного организма: поглощение воды и минеральных веществ из почвы, фототрофное питание, дыхание, рост и развитие, вегетативное размножение.

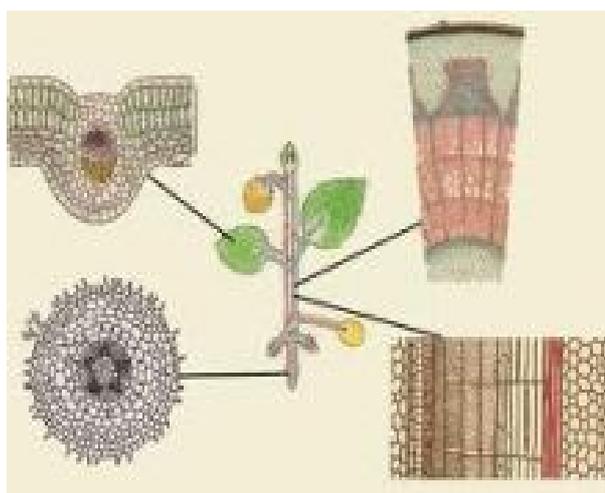


Рис. 117. Строение ткани разных органов покрытосеменных растений

Побег состоит из стебля (оси) и расположенных на нем листьев и почек. Место прикрепления листа к стеблю называется узлом, а участок между двумя соседними узлами - междоузлием. Угол между стеблем и листом именуется пазухой листа. Побег развивается из

почки. Почка - это зачаточный побег с очень укороченными междоузлиями. Центральную часть в почке занимает зачаточный стебель, на верхушке которого находится конус нарастания, представляющий собой образовательную ткань.

Стебель - это осевая часть побега растений, состоящая из узлов и междоузлий. Стебель выполняет главным образом опорную (механическую) и проводящую функции, обеспечивая наиболее благоприятное для фотосинтеза расположение листьев и двустороннее передвижение растворенных веществ (от корней к листьям, от листьев к другим органам). Кроме того, в стеблях могут откладываться запасные питательные вещества, вода (кактусы); часто стебель является ассимиляционным органом, служит для защиты растения от поедания животными (колючки боярышника, дикой груши), для вегетативного размножения.



Лист - это один из основных органов растения, занимающий боковое положение на стебле и выполняющий функции фотосинтеза, транспирации (испарения воды растением) и газообмена с окружающей средой. Листья растений весьма разнообразны по форме и внутреннему строению, однако почти всегда в них можно различить листовую пластинку, черешок и основание, которым лист прикрепляется к стеблю.

Наряду с типичными побегами, у которых листья осуществляют фотосинтез, а стебли обеспечивают наиболее целесообразное размещение листьев в пространстве, у растений часто развиваются видоизмененные побеги. Видоизмененные органы бывают как подземные, так и надземные. Примерами типичных видоизменений подземных частей побега являются корневище, клубень, луковица и клубнелуковица. Все они имеют сходные черты строения; узлы, междоузлия, верхушечные и боковые почки, видоизмененные листья.



Рис. 120. Цветок какао



Рис. 121. Плоды какао на дереве



Рис. 122. Семена какао "боба"

Цветок - это видоизмененный укороченный побег, приспособленный для размножения покрытосеменных (цветковых) растений. Исключительная роль цветка связана с тем, что в нем совмещены все процессы бесполого и полового размножения, в то время как у низших и многих высших растений они разобщены. В обоеполом цветке осуществляются микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление, оплодотворение, образование семян и плодов. Плод - это разросшаяся сильноизмененная форма завязи.



Рис. 123. Простой пятилепестковый цветок лютика, сем. Лютиковые

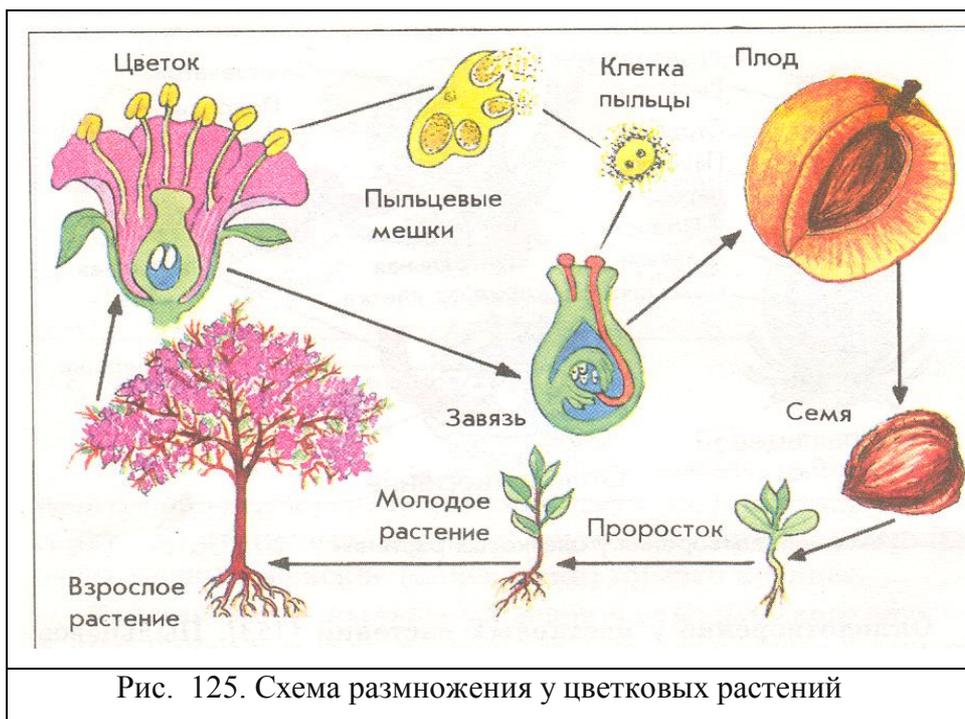


Рис. 124. Сложный цветок Орхидеи, сем. Орхидные

Размножение является неотъемлемым свойством всех живых существ, обеспечивающим не только увеличение численности особей того или иного вида, но и непрерывность и преемственность жизни на протяжении неопределенно длительного времени. У высших растений различают два способа размножения: бесполое и половое. В бесполом размножении участвует только одна особь, способная к образованию спор или

отделению жизнеспособных участков вегетативного тела, из которых в благоприятных условиях формируются полноценные дочерние особи.

Образование мужского и женского гаметофитов. Отличительная особенность полового размножения - наличие полового процесса, одним из важнейших этапов которого является оплодотворение с последующим образованием зиготы. Из последней в дальнейшем развивается зародыш - зачаток нового организма. У высших семенных растений отмечен только один тип полового процесса - оогамия.



Кроме вегетативных, растения имеют специализированные генеративные органы, строение которых связано с протеканием жизненного цикла. В жизненном цикле растений чередуется половое, гаплоидное поколение (гаметофит) и бесполое, диплоидное поколение (спорофит). На гаметофите образуются половые органы - мужские антеридии и женские архегонии (отсутствуют у некоторых гнетовых и у покрытосеменных). Сперматозоиды (их нет у хвойных, гнетовых и покрытосеменных) оплодотворяют находящуюся в архегонии яйцеклетку, в результате образуется диплоидная зигота. Зигота формирует зародыш, который постепенно развивается в спорофит. На спорофите развиваются спорангии (часто на специализированных спороносных листьях, или спорофиллах). В спорангиях происходит мейоз, и образуются гаплоидные споры. У разноспоровых растений эти споры двух типов: мужские (из них развиваются гаметофиты только с антеридиями) и женские (из них развиваются гаметофиты, несущие только архегонии); у равноспоровых споры одинаковые. Из споры развивается гаметофит, и всё начинается сначала. Такой жизненный цикл имеют

Мохообразные и Папоротникообразные, причём у первой группы в жизненном цикле доминирует гаметофит, а у второй - спорофит. У семенных растений картина усложняется за счёт того, что женский (несущий архегонии) гаметофит развивается прямо на материнском спорофите, а мужской гаметофит (пыльцевое зерно) должен быть доставлен туда в процессе опыления. Спорофиллы у семенных растений часто сложно устроены и объединяются в так называемые стробилы, а у покрытосеменных растений - в цветки, которые могут, в свою очередь, объединяться в соцветия. Кроме того, у семенных растений возникает специализированная, состоящая из нескольких генотипов структура - семя, которое можно условно отнести к генеративным органам. У покрытосеменных растений цветок после опыления созревает и формирует плод.

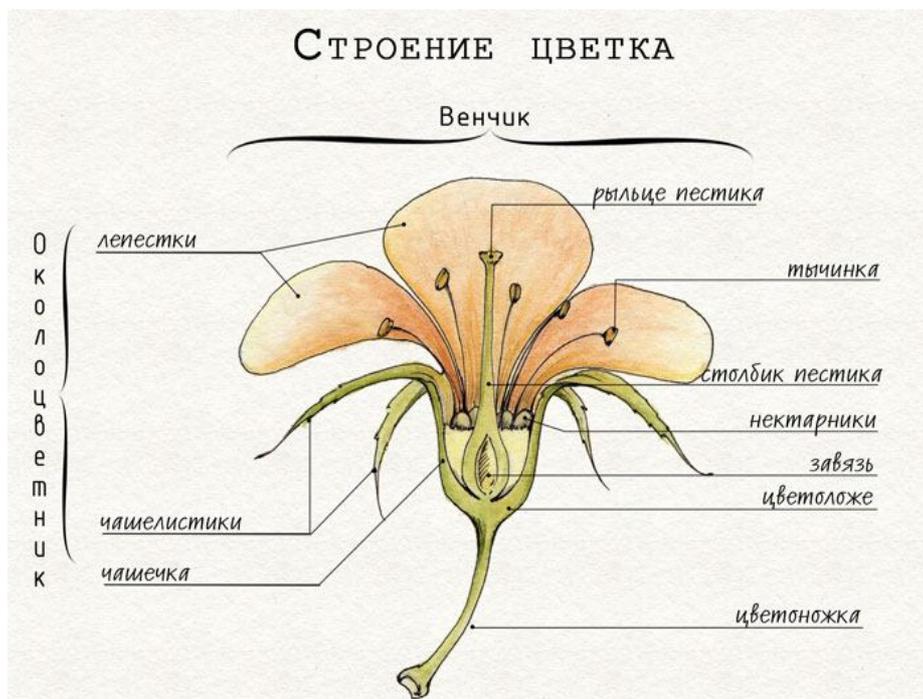


Рис. 126. Строение цветка покрытосеменных растений

Кроме того, у них в результате сочетания бесполого размножения с половым образуются особые зачатки - семена, при помощи которых происходит расселение растений.

Плод - один из самых характерных органов покрытосеменных растений. Он состоит из околоплодника и семян. Околоплодник, представляющий собой разросшуюся и сильно видоизмененную стенку завязи, обеспечивает формирование семян, защиту от неблагоприятных факторов, способствует их распространению. В околоплоднике выделяют три слоя: наружный - внеплодник, средний - межплодник, и внутренний - внутриплодник.

Основные признаки некоторых семейств одно- и двудольных растений

Семейство	Формула цветка	Плод	Соцветие	Примеры
Крестоцветные или Капустные (более 3,2 тыс. видов)	$*C_4L_4T_{2+4}P_1$	Стручок или стручочек	Кисть, реже щиток или метелка	Капуста, брюква, редька, редис, репа, хрен, турнепс, пастушья сумка, редька дикая, ярутка полевая
Розоцветные (около 3 тыс. видов)	$*C_5L_5T^*P^*$ $*C_5L_5T^*P_1$	Сборный орешек Сборная костянка Костянка Яблоко	Одиночные цветки Кисть <u>Зонтик</u> Кисть Одиночные цветки <u>Зонтик</u> или щиток	Шиповник, земляника Малина, ежевика Вишня Черемуха Слива, персик, абрикос Яблоня, груша, айва, рябина
Бобовые, или Мотыльковые (около 12 тыс. видов)	$ C_{(5)}L_{(5)}T_{(9)+1}P_1$	Боб	Головка Кисть	Клевер Люпин, люцерна, горох, фасоль, соя. арахис, донник
Пасленовые (около 2,9 тыс. видов)	$*C_{(5)}L_{(5)}T_5P_1$	Ягода Коробочка	Кисть или завиток Кисть Одиночные цветки	Паслен, томат, картофель Табак, белена Дурман
Сложноцвет- ные или Астровые (более 20 тыс. видов)	$*C_0L_5T_{(5)}P_1$ Чашечка превратилась в волоски или отсутствует.	Семянка	Корзинка: все цветки трубчатые все цветки язычковые цветки в центре трубчатые, по краям воронковидные цветки в центре трубчатые, по краям	Бодяк Одуванчик, цикорий Василек Подсолнеч-ник

			ложноязычко-вые	
Злаки, или Мятликовые (более 10 тыс. видов)	$ O_{(2)+2}T_3P_1$	Зерновка	Сложный колос Метелка Початок	Пшеница, рожь, ячмень Мятлик, полевица, овес, мужское соцветие кукурузы Кукуруза

Условные обозначения (для составления формулы цветка): * - цветок правильный; | - цветок неправильный; O - околоцветник простой, состоящий из одних чашелистиков или из одних лепестков; () - срастание частей цветка; * - неопределенно большое число частей цветка; Ч- чашелистики; Л - лепестки; Т - тычинки; П - пестики.

Таблица 5

Сравнительный анализ двудольных и однодольных покрытосеменных

Двудольные растения	Однодольные растения
Корневая система	
Стержневая, хорошо развит главный корень. У некоторых нетравянистых форм корневая система мочковатая	Мочковатая, главный корень рано отмирает
Стебель	
Травянистый, деревянистый, способен к вторичному утолщению, ветвится. Проводящие пучки расположены в центре стебля или имеют вид кольца. Имеется камбий. Кора и сердцевина хорошо дифференцированы	Травянистый, неспособен к вторичному утолщению. Проводящие пучки разбросаны по всему стеблю. Нет камбия. Нет ясно дифференцированной коры и сердцевины
Листья	
Разной формы, края рассеченные или зубчатые, жилкование сетчатое, перистое, пальчатое.	Простые, цельнокрайние, жилкование параллельное или дуговое. Расположение листьев

Листорасположение очередное, супротивное. Черешок ясно выражен, редко имеет влагалищное основание	двухрядное. Листья обычно без черешков. Часто имеют влагалищное основание
Цветок	
Четырех-, пятичленный и лишь у некоторых растений - трехчленный	Трехчленный, иногда четырех- или двучленный
Семена	
Зародыш состоит из двух семядолей. Иногда зародыш имеет одну семядолю (чистяк, хохлатка и др.). Редко зародыш с 3-4 семядолями	Зародыш имеет одну видоизмененную семядолю (щиток), прилегающую к эндосперму

Ископаемые растения. Ископаемые растения - это растения прошлых геологических периодов, остатки которых сохранились в отложениях земной коры.

Происхождение цветковых растений до последнего времени оставалось полем для безудержных спекуляций. Внезапное появление в геологической летописи и широкое распространение покрытосеменных Ч.Дарвин назвал «отвратительной тайной», поскольку оно совершенно не вязалось с предложенными им принципами эволюции. Всемирное распространение палеонтологических исследований и тщательное изучение местонахождений макроскопических остатков позволило в корне изменить ситуацию.

Палинология дала целостную, хотя и не очень детальную картину всей Земли, так что уже не осталось места для домыслов ни о географии, ни о временной привязке процесса происхождения и распространения покрытосеменных. В последнем отношении большое значение имели находки пыльцы в морских отложениях. Детальные исследования многих, в том числе давно известных и бедных остатками местонахождений, позволило получить не только обычный материал по листьям и древесинам, но и многочисленные цветы и цветкоподобные органы непосредственных предшественников покрытосеменных. Оказалось, что многие группы голосеменных растений, прежде всего гнетовые и беннеттиты, параллельно вырабатывали признаки цветковых растений.

В оценке самого хода становления покрытосеменных еще существуют существенные разногласия, но основной материал для его содержательного обсуждения был получен, создана реальная научная база для решения этого вопроса (Hughes, 1976, 1994; Crane et al. 1995; Doyle, Donoghue, 1993). Таким образом, наиболее существенными для хода эволюционного процесса представляются изменения окружающего мира в ходе

многократных попыток создания более совершенного исполнителя определенной экологической роли. Важно, что в ходе этого процесса требования к исполнителю все время меняются, он должен быть все более и более совершенным (закон Красной Королевы Ван-Валена). Новая группа не возникает в результате одного ключевого эволюционного преобразования и диверсифицируется в новой нише (или лицензии), а отдельные ее черты появляются у разных представителей группы предшественника, и именно эти новые свойства преобразуют мир, делая существование новой группы все более приспособленной и в конце концов неизбежной. Роль подобных процессов определяется тем, что в них создается система с положительной обратной связью, когда любое изменение в данном направлении делает дальнейшие изменения в том же направлении более целесообразными и вероятными.

По мнению учёных из Швейцарии и Германии, цветковые растения начали осваивать планету примерно на 100 миллионов лет раньше, чем принято считать. Ранее древнейшие из известных образцов пыльцы покрытосеменных датировались началом мелового периода. Но группа учёных описала шесть типов ископаемых пыльцевых зёрен, предположительно относящихся к триасовому периоду. Цветковые растения - наиболее многочисленная и разнообразная группа семенных растений на Земле. Все семенные растения производят пыльцу, каждое зерно которой идентично мужской половой клетке, участвующей в половом размножении. "Растения придумали жёсткое и устойчивое органическое покрытие", чтобы защитить эти клетки - "спорополленин", состоящего из каратиноидов и не растворяющегося даже в царской водке.

В палеонтологической летописи мы находим лишь эту защитную оболочку пыльцевых зёрен. Появление цветковых растений относят к раннему меловому периоду (около 140 миллионов лет назад), так как в те времена значительно увеличилась численность и разнообразие цветковых растений - учёные судят по обнаруженным окаменелостям.

Изучая образцы из триаса, профессор Хочули и его команда использовали конфокальный лазерный сканирующий микроскоп. Они получили трёхмерное изображение высокого разрешения и выявили шесть различных типов ископаемой пыльцы. По мнению учёных, пыльца среднего триаса выглядела почти так же, как пыльца из раннего мелового периода, наблюдались лишь незначительные отличия. Сравнив данные образцы с ранее обнаруженными образцами пыльцы из осадочных пород Баренцева моря, предположительно тоже относящихся к триасовому периоду и имеющих сходные характеристики, команда учёных пришла к выводу, что цветущие растения появились на Земле около 234 миллионов лет назад (?), в эпоху среднего триасового периода. Если учитывать число видов, обнаруженных в Швейцарии и в Баренцевом море, уже можно сделать выводы о достаточно обширном разнообразии покрытосеменных, а также о том, что цветковые растения могут

происходить из раннего триаса или позднего палеозоя, – уверен профессор Хочули. Тем не менее, существует пробел примерно в 100 миллионов лет, о цветковых растениях которого нет абсолютно никаких сведений.

Профессор Хочули считает, что из уже известных фактов можно сделать вывод, что это скорее пробел в научных наблюдениях. Также профессор уверен: обнаруженные образцы указывают на то, что климат во времена среднего триаса был жарким и засушливым в Центральной Европе и Швейцарии, а в районе Баренцева моря тёплым, но более влажным. Данное исследование опубликовано в журнале *Frontiers in Plant Science*. Ученые обнаружили на территории Китая остатки древнего покрытосеменного растения, которые, возможно, прояснят происхождение этой группы, в настоящее время доминирующей на Земле.

Самые ранние убедительные находки (точнее, окаменевшая пыльца) датируются возрастом 125 млн. лет.

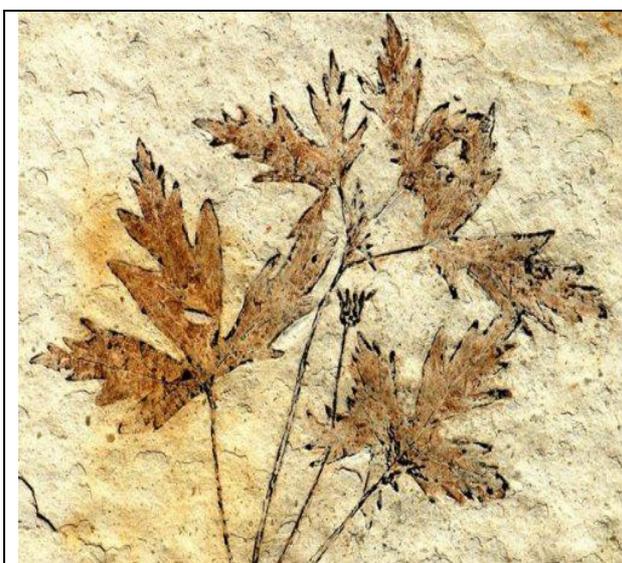


Рис. 127. Останки древнего покрытосеменного растения, Китай



Рис. 128. Magnoliophyta. Отпечаток цветка первого Цветкового растения

Полифилия происхождения цветковых (Красилов, 1972; Терехин, 1982, 1991; Куприянова, 1986; Торосян, 1994) и наличие незанятых пространств – горных склонов, скалистых и каменистых участков, озер и болот (Johnson, Reynolds, 2001) – неизменно способствовали их быстрому расселению. Важным приобретением цветковых была их адаптация к яркому солнечному свету, временным колебаниям температуры и влажности. Особенности эволюции древнейших покрытосеменных растений отражены не только в строении листьев, стебля и цветка растений, но и в появлении различных морфологических типов в строении пыльцы. Наиболее примитивными морфологическими типами пыльцевых зерен до недавнего времени было принято считать однобороздные и трехщелевые

(трехбороздные), широко распространенные среди всех групп современных однодольных растений и частично среди голосеменных. Некоторые исследователи (Тахтаджян и др., 1966) однобороздность пыльцевых зерен покрытосеменных приводили в качестве аргумента в пользу монофилии их происхождения от голосеменных. Исследования последних лет, в том числе и ультраструктуры экзины пыльцевых зерен древних покрытосеменных (Воронова М.А., Воронова Н.Н., 2002), показывают, что однобороздные пыльцевые зерна присутствуют как у наиболее эволюционно продвинутых голосеменных, так и у наиболее эволюционно развитых покрытосеменных (однодольных).

Бликие родственники, установленных покрытосеменных по микро- и макрофоссилиям Зейско-Буреинского осадочного бассейна Амурской области таксонов, в настоящее время произрастают в Восточной и Юго-Восточной Азии. Это отмечается и при анализе современной флоры Зейско-Буреинской равнины В.М. Старченко (2001).

Среди покрытосеменных позднего маастрихта были формы различной экологии. Это и эпифиты, которые могли захватывать «тощие субстраты», свободные от лесной растительности (Курбатский, 1994), и бессезонные растения, которые могли образоваться из сезонных в условиях низменностей и плакоров экваториальной зоны (Недолужко, 1997).

Анализ показывает, что, начиная с позднего мела, среди древесных покрытосеменных наиболее широко были распространены представители порядков: *Hamamelidae*; *Magnoliidae*; *Dilleniidae*; *Rosidae*; *Lamiidae*; *Caryophyllidae*, *Ranunculidae*; *Asteriidae* (Недолужко, 1997). Д. Дильчер и Сун Ге (Dilcher, Ge Sun, 2002) считают, что к наиболее древним покрытосеменным можно добавить порядки *Fagales* и *Rosales*, поскольку точные датировки образцов с их отпечатками имеют возраст 124 млн лет.



Рис. 129. Ископаемые троходендроидесы растения Северо-Востока России, верхний мел, кампан



Рис. 130. *Archaeofructus* - Первое покрытосеменное, обнаруженное на территории Китая

Авторы новой работы (проф. Сун Ге и Дэвид Дильчер) описали отпечаток первого покрытосеменного имевшего два типа листьев, подводные и надводные и покрытый плод. Его цветок *Archaeofructus liaoningensis*, возраст которого составляет от 122,6 до 125,8 млн. лет, близок современным лютикам цветка (Sun Ge and et. 2001).

Тесты для самоконтроля

Половое размножение покрытосеменных

1. Околоцветник-это совокупность ...

- чашелистиков
- лепестков
- чашелистиков и лепестков

2. Семязпочка-это ...

- почка на побеге на которой вырастает семя
- внутренняя часть завязи
- верхняя часть пестика

3. Завязь-это часть ...

- околоцветника
- пестика
- околоплодника

4. Околоплодник-это ...

- мясистые покровы семени
- семенная кожура
- семяпочка

5. Какого пола тычиночные цветки ...

- мужского
- женского
- обоеполые

6. Если растение несет и мужские и женские цветки то такое растение называют ...

- однодомным
- двудомным
- обоеполым

7. Совокупность цветков на одной и той же веточке или нескольких веточек одного побега называют ...

- соцветием
- околоцветником
- цветоложем

8. Цветки не имеющие цветоножек сидящие на одной оси образуют соцветие ...

- колос
- початок
- кисть

9. Опылением называют ...

- высеивание пыльцы из пыльников
- перенос пыльцы из пыльников на рыльце пестика
- другое

10. Нектарники нужны цветку для ...

- питания яйцеклетки
- привлечения насекомых к оплодотворению
- питания насекомых

11. Способ опыления у цветков картофеля ...

- ветроопыление
- насекомоопыление
- самоопыление

12. Слияние двух гамет (спермия и яйцеклетки) называют ...

- опылением
- оплодотворением
- партеногенезом

13. Из покрова семязачатка развивается ...

- семя
- семенная кожура
- околоплодник

14. Плод-состоит из ...

- семян и околоплодника
- зародыша и эндосперма
- семенной кожуры и зародыша

15. Оплодотворение у растений происходит в ...

- чашечке
- завязи
- семядолях

Ответы: 3, 2, 2, 1, 1, 1. 1, 1, 2, 2, 3, 2, 2, 1, 2.

Покрытосеменные растения

1. Покрытосеменным растениям систематики дали второе название. Какое?

- многоклеточные
- наземные
- цветковые

2. Все цветковые растения объединяют в два класса. Как они называются?

- однодольных и двудольных
- голосеменных и покрытосеменных
- крестоцветных и сложноцветных

3. К классу однодольных относят растения у которых ...

- мочковатая корневая система
- зародыш имеет одну семядолю и параллельное жилкование листьев
- оба ответа верны

4. Двойное название растения вводят для обозначения ...

- семейства
- класса
- вида

5. Растения относят к одному классу если они ...

- растут на одной территории
- образуют плоды
- имеют одинаковую корневую систему

6. По наличию стебля соломины, плоду зерновки, соцветию колос, можно предположить, что это растение ...

- овес
- кукуруза
- пшеница

7. Клубеньки, обогащающие почву азотом, образуются на корнях растений семейства ...

- бобовых
- пасленовых
- лилейных

8. Признаки отдела покрытосеменных.

- стержневая корневая система
- цветок и плод с семенами
- корень, побег

9. Признаки класса двудольных.

- плод ягода
- плод зерновка
- стержневая корневая система, зародыш с двумя семядолями

10. Растения семейства пасленовых.

- овес, рожь, пшеница
- редька, репа, капуста
- томат, белена, картофель

11. Ядовитое растение.

- шиповник
- пастушья сумка
- дурман

12. На родство растений одного семейства указывает ...

- произрастание на одной территории
- общие признаки в их строении
- использование кислорода для дыхания

13. Назови лекарственное растение из семейства сложноцветных.

- шиповник
- одуванчик
- тюльпан

14. Назови овощи из семейства лилейных.

- баклажан и помидор
- лук и чеснок
- капуста и редис

15. Где правильно показано систематическое положение покрытосеменных растений?

- род - цветковые, класс - покрытосеменные
- царство - растения, отдел - покрытосеменные
- класс - покрытосеменные, отдел - растения

Ответы: 3, 1, 3, 3, 3, 3, 1, 2, 3, 3, 3, 2, 2, 2, 2.

Размножение растений

1. Размножение - это ...

- увеличение количества растений
- увеличение размера организма
- образование новых побегов

2. Различают два способа размножения растений ...

- вегетативное и семенное
- усами и луковичками
- ветром и животными

3. Размножить клубнем можно ...

- лук
- картофель
- тюльпан

4. Семена развиваются из семязачатков которые находятся в ...

- тычинке
- завязи пестика
- пыльнике

5. Женские гаметы цветкового растения называют ...

- спермиями
- пыльцой
- яйцеклетками

6. Оплодотворение - это ...

- попадание пыльцы на рыльце пестика
- перенос пыльцы насекомыми
- слияние мужской и женской гамет

7. Цветок - это ...

- околоцветник
- видоизмененный побег
- яркий венчик

8. Плод образуется из ...

- рыльца пестика
- пестика
- завязи пестика

9. Плодом нельзя назвать ...

- стручок и ягоду
- корнеплод и клубень
- другое

10. Яркая окраска характерна для цветков опыляемых ...

- искусственно
- ветром
- насекомыми

11. Для прорастания семян необходимы ...

- свет, тепло
- воздух, свет, тепло
- другое

12. Цветки, в которых есть тычинки и пестики называют ...

- обоеполыми
- двудомными
- ветроопыляемыми

13. Органические вещества содержащиеся в семенах растение запасает для ...

- человека
- всех органов растения
- зародыша семени

14. Процесс двойного оплодотворения цветковых растений был открыт

- С.Г.Навашиным
- И.В.Мичуриным
- Н.И.Вавиловым

15. Перенос пыльцы человеком с одного растения на другое называется .

- искусственное опыление
- перекрёстное опыление
- скрещивание

Ответы: 1, 1, 2, 2, 3, 3, 2, 3, 2, 3, 3,1, 3, 1, 1, 1.

Растения

1. Биология - наука изучающая ...

- живую и неживую природу
- живую природу
- жизнь растений

2. Строение растений изучает наука ...

- экология
- фенология
- ботаника

3. Цветковые растения относят к ...

- царству растений и ядерным живым организмам
- царству грибов
- доядерным живым организмам

4. Организм растения состоит из органов ...

- корня и стебля
- цветка и стебля
- корня и побега

5. Побегом называют ...

- часть стебля
- почки и листья
- стебель с листьями и почками

6. Цветок - это ...

- видоизмененный побег
- яркий венчик
- околоцветник

7. Назовите главные части цветка?

- лепестки и чашечки
- пестик и тычинки
- цветоножка и цветоложе

8. Плод образуется из ...

- тычинки
- пестика
- завязи пестика

9. Плодом нельзя назвать ...

- боб
- ягоду
- клубень картофеля

10. Семя имеет ...

- только запас питательных веществ
- зародыш с запасом питательных веществ
- зародышевый стебелёк и почечку с листочками

11. Плоды и семена имеющие пушистые волоски распространяются ...

- ветром
- водой
- саморазбрасыванием

12. Травы отличаются от деревьев и кустарников тем, что имеют ...

- ствол и ветви
- зеленые листья
- зеленые сочные стебли

13. Венчик - это ...

- совокупность тычинок
- совокупность лепестков
- совокупность чашелистиков

14. Пыльца образуется в ...

- пыльниках
- завязи
- тычиночных нитях

15. Растения которые весной произрастают из семени летом цветут дают плоды, а к зиме отмирают называют ...

- многолетними
- двухлетними
- однолетними

Ответы: 2, 3, 1, 3, 3, 1, 2, 3, 3, 2, 1, 3, 2, 1, 3.

Роль растений в развитии жизни на Земле. Существование мира животных, включая человека, было бы невозможно без растений, чем и определяется их особая роль в жизни нашей планеты. Из всех организмов только растения и фотосинтезирующие бактерии способны аккумулировать энергию Солнца, создавая при её посредстве органические вещества из веществ неорганических; при этом растения извлекают из атмосферы CO_2 и

выделяют O₂. Именно деятельностью растений была создана атмосфера, содержащая O₂, и их существованием она поддерживается в состоянии, пригодном для дыхания. Растения - основное, определяющее звено в сложной цепи питания всех гетеротрофных организмов, включая человека. Наземные растения образуют степи, луга, леса и другие растительные группировки, создавая ландшафтное разнообразие Земли и бесконечное разнообразие экологических ниш для жизни организмов всех царств. Наконец, при непосредственном участии растений возникла и образуется почва.

Человеком одомашнено свыше 200 видов растений, относящихся к более чем 100 ботаническим родам. Их широкий таксономический спектр отражает разнообразие мест, где они были одомашнены.



Рис. 131. Злаковые культуры, издавна возделываемые человеком

Основные продовольственные растения, используемые в культуре в настоящее время были одомашнены в странах юго-западной Азии. В настоящее время это территории Ирака, Ирана, Иордании, Израиля и Палестины.

Вероятно, древним земледельцам было известны преимущества вегетативного размножения (клонирования) и близкородственного скрещивания (инбридинга). Примеры растений, репродуцируемых клонированием: картофель, фруктовые деревья. Почти все питательные вещества получаемые людьми с пищей в этих странах поступали от высокоуглеводных злаков с довольно высоким содержанием белка (пшеница, ячмень). Тем не менее, белки злаков не полностью сбалансированы по аминокислотному составу (низкое содержание лизина и метионина). Эти злаки древние земледельцы дополнили бобовыми растениями - горох, чечевица, вика. Единственный культурный злак - рожь возник гораздо позже, чем пшеница и другие культурные растения. Самоопылитель лён имеет семена

богатые жиром, что дополнило пищевую триаду ранних земледельцев (жиры, белки, углеводы).

Ранние земледельцы составили набор одомашненных растений, которые удовлетворяют основным потребностям человека в пище и сегодня. В дальнейшем имело место постепенное распространение культурных растений из очага их возникновения в новые районы. В итоге, одни и те же растения стали пищевыми для населения всего мира. Часть культурных растений прошли одомашнивание в странах Юго-Восточной Азии. Сюда относятся такие самоопылители как хлопок, рис, сорго, арахис.

Из огромного разнообразия царства растений особое значение в повседневной жизни имеют семенные и главным образом Цветковые растения (покрытосеменные). Именно к ним относятся почти все растения, введённые человеком в культуру. Первое место в жизни человека принадлежит хлебным растениям (пшеница, рис, кукуруза, просо, сорго, ячмень, рожь, овёс) и различным крупяным культурам. Важное место в пищевом рационе человека занимает в странах с умеренным климатом картофель, а в более южных областях — батат, ямс, ока, таро и др. Широко употребляются богатые растительными белками зернобобовые (фасоль, горох, нут, чечевица и др.), сахароносные (сахарная свёкла и сахарный тростник), многочисленные масличные (подсолнечник, арахис, маслина и др.), плодовые, ягодные, овощные и иные культурные растения.

Современное общество трудно представить без тонизирующих растений - чая, кофе, какао, равно как без винограда - основы виноделия, или без табака.



Рис. 132. Растения, которые люди издавна выращивали и употребляли в пищу

Животноводство базируется на использовании дикорастущих и культивируемых кормовых растений.

Хлопчатник, лён, конопля, рами, джут, кенаф, сизаль и многие другие волокнистые растения обеспечивают человека одеждой и техническими тканями.

Ежегодно потребляется огромное количество леса - в качестве строительного материала, источника получения целлюлозы и др.

Очень важное значение для человека имеет один из главных источников энергии - каменный уголь, а также торф, о которых можно сказать, что они представляют собой аккумулированную в растительных остатках прошлого энергию Солнца.

До сих пор не утратил своего экономического значения добываемый из растений естественный каучук. Ценные смолы, камеди, эфирные масла, красители и другие продукты, получаемые в результате переработки растений, занимают видное место в хозяйственной деятельности человека. Большое число растений служат основными поставщиками витаминов, а другие (наперстянка, раувольфия, алоэ, белладонна, пилокарпус, валериана и сотни других) - источником необходимых лекарств, веществ и препаратов.

Растительный покров обогащает атмосферу кислородом и является основным источником энергии и органического материала почти для всех экосистем. Фотосинтез радикально изменил состав ранней земной атмосферы, которая содержит в настоящее время около 21 % кислорода. Животные и многие другие аэробные организмы нуждаются в кислороде, анаэробные формы относительно редки. Во многих экосистемах растения являются основой пищевых цепей.

Наземные растения являются ключевыми компонентами водного и других биохимических циклов. Некоторые растения эволюционировали совместно с азотфиксирующими бактериями и включены в кругооборот азота. Корни растений играют существенную роль в развитии почвы и предотвращении её эрозии.

Многие животные эволюционировали совместно с растениями. Многие насекомые опыляют цветки в обмен на пищу в форме пыльцы или нектара. Четвероногие едят плоды и распространяют семена с фекалиями. Большинство видов растений выработали симбиоз с различными видами грибов (микориза). Грибы помогают растению извлекать воду и минеральные вещества из почвы, а растение снабжает грибы углеводородами, произведёнными в результате фотосинтеза. Существуют также симбиотические грибы - эндофиты, которые живут внутри растений и способствуют росту организма-хозяина.

Растения-паразиты существуют как среди низших, так и среди высших растений. Такие растения приносят большой вред сельскому хозяйству.

Существует более 500 видов хищных растений. Произрастают хищные растения обычно на почвах, бедных питательными веществами и минеральными солями. «Хищность» растений обусловлена недостатком азота в почвах, именно поэтому растения-хищники приспособились получать азот из насекомых и других животных, которых они ловят с помощью разнообразных хитроумных ловушек.

Самым известным хищным растением лесов России является Росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*). Это растение выделяет по краям листьев липкую жидкость, похожую на росу, - кислый пищеварительный сок. Насекомое садится на капельку «росы», приклеивается и становится жертвой росянки. Недостаток азота является причиной появления ловушек: насекомые служат источником азота, необходимого для синтеза белков, иногда могут попадаться моллюски (слизни).



Рис. 133. Венерина мухоловка (лат. *Dionaea muscipula*) - вид хищных растений из монотипного рода Дионея семейства Росянковые (*Droseraceae*).

Рис. 134. Растения хищники Непентес Раджа (лат. *Nepenthes rajah*) - хищное растение монотипного семейства Непентовые (*Nepenthaceae*).

Кувшины растения Непентес Раджа способны поймать не только насекомых, но даже мышь, ящерицу или крысу. Растение является эндемиком Калимантана, исчезающий вид.

Венерина мухоловка - член немногочисленной группы растений, способных к быстрым движениям.

Механизм захлопывания листа зависит от сложного взаимодействия между его эластичностью, тургором и ростом. В открытом состоянии части листа отогнуты наружу, в закрытом - внутрь, формируя полость, выход из которой закрыт волосками. При стимуляции этих волосков или шипов, в основном, в результате движения ионов кальция образуется

электрический импульс, который распространяется по листу и стимулирует клетки в лопастях и в средней линии листа.

Если добыча не смогла освободиться, она продолжает стимулировать внутреннюю поверхность лопастей листа, вызывая рост клеток. В конце концов, края листов смыкаются, полностью закрывая ловушку и формируя «желудок», в котором происходит процесс переваривания. Переваривание катализируется ферментами, которые секретируются железами в лопастях. Переваривание занимает приблизительно 10 дней, после чего от добычи остается только пустая хитиновая оболочка. После этого ловушка открывается и готова к поимке новой добычи. За время жизни ловушки в неё в среднем попадают трое насекомых.

Контрольные вопросы

1. Чем покрытосеменные отличаются от голосеменных?
2. Как образуется плод?
3. Почему покрытосеменные называют цветковыми?
4. На какие подклассы делятся покрытосеменные?
5. На какие органы дифференцируется тело высших растений?
6. Что такое стебель и какие функции он выполняет?
7. Какие функции выполняет лист и цветок?
8. В каких отложениях обнаружены первые покрытосеменные?
9. В чем особенности размножения покрытосеменных?
10. На какие подклассы делится класс двудольных?

Литература по теме

1. Ботаника. Учебник для вузов: в 4 тт. пер. с нем. Е. Б. Поспеловой, К. Л. Тарасова, Н. В. Хмелевской. - М.: Издательский центр «Академия», 2007. - Т. 3. Эволюция и систематика / под ред. А. К. Тимонина, И. И. Сидоровой. - - 576 с.
2. Фёдоров А. А., Тахтаджян А. Л. и др. Жизнь растений. Том 5(1). Цветковые растения - М.: Просвещение, 1980. - с. 117-127.
3. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений / Академия наук СССР. Ботанический институт им. В.Л.Комарова. - М.-Л.: Наука, 1966. - 611 с.
4. *Angiosperm Phylogeny Group (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society* : журнал. — Лондон, 2009. — Т. 161. - № 2. - С. 105-121.
5. Благовещенский А.В. Филогения древесных растений и белковые комплексы семян // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. – Т. 81, вып. 2. – С. 91-98.
6. Вахрамеев В.А., Ахметьев М.А. Высшие растения по данным изучения листьев //

- Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. – М.: Наука, 1977. – С. 39–65.
7. Вахрамеев В.А. Юрские и меловые флоры и климаты земли. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
 8. Воронова М.А., Воронова Н.Н. Покрытосеменные в эволюции флоры мезофита // Сборник памяти В.А. Вахрамеева. – М.: ГЕОС, 2002. – С. 188-189.
 9. Герман А.Б. Фитостратиграфия и эволюция флор в Альбе – позднем мелу Северной Пацифики // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 1999. – Т. 7, №2. – С.39-53.
 10. Заклинская Е.Д. Пыльца покрытосеменных и ее значение для обоснования стратиграфии верхнего мела // Тр. ГИН АН СССР. 1963. – Вып. 74. – 250 с.
 11. Ильинская И.А. Неогеновые флоры азиатской части СССР (по данным исследования отпечатков листьев и плодов) // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. – Л.: Наука, 1967. – С. 251-257.
 12. Кезина Т.В. Палинстратиграфия кайнозоя Верхнего Приамурья. – Владивосток: Дальнаука, 2000. – 64 с.
 13. Кезина Т.В. Палинстратиграфия угленосных отложений позднего мела и кайнозоя Верхнего Приамурья. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 206 с.
 14. Красилов В.А. Палеоэкология наземных растений. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972б. – 207 с.
 15. Красилов В.А. Роль берингийских связей в формировании кайнозойской флоры Восточной Азии и Северной Америки // Берингия в кайнозое. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976а. – С. 129-344.
 16. Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. – М.: Наука, 1976. – 92 с.
 17. Красилов В.А. Меловой период эволюции земной коры и биосферы. – М.: Наука, 1985. – 240 с.
 18. Красилов В.А., Головнева Л.Б., Несов Л.А. Цикадофит из местонахождения позднемеловых динозавров в Северной Корьякии // Континентальный мел СССР. – Владивосток: ДВО РАН, 1990. – С. 213-215.
 19. Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. – М.: АН СССР, 1955. – С. 149-215.
 20. Курбатский В.И. Происхождение покрытосеменных (новые взгляды на решение проблемы). – Томск, 1994. – 183 с.
 21. Международный кодекс ботанической номенклатуры. // XVI Международный

- ботанический конгресс (Сент-Луис, Миссури, июль – август, 1999). – СПб.: СПХФА, 2001. – 210 с.
22. Мейен С.В. Методы палеогеоботанических реконструкций // Современная палеонтология. Методы, направления, практические приложения. – М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 44-56.
23. Нащокин В.Д. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. – М., 1968. – 175 с.
24. Наугольных С.В. Раннепермский этап в эволюции флоры и растительности Западной Ангариды // Автореф. док. Дис. – М., 2003. – 50 с.
25. Недолужко В.А. Древесные растения: проблема эволюции жизненных форм. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 120 с.
26. Недолужко В.А., Денисов Н.И. Сосудистые растения острова Русского (зал. Петра Великого в Японском море) // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2001. – Вып. 48. – С. 55-84
27. Основы палеонтологии. Водоросли–Папоротники / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 698 с.
28. Основы палеонтологии. Голосеменные–Покрытосеменные / под ред. В.А. Вахрамеева и др. – М.: Госнаучтехиздат, 1963. – 743 с.
29. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. – М.: МОИП, 1948. – 301 с.
30. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: Наука, 1970. – 145 с.
31. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.
32. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
33. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
34. Тахтаджян А.Л. Флористическое деление суши // Жизнь растений. – М., 1974. – Т. 1. – С. 117-153.
35. Хикки Л. Смена флоры покрытосеменных на рубеже мелового и третичного периодов // Катастрофы и история Земли. – М.: Мир, 1986. – С. 285-320.
36. Хлонов А.Ф. Палинология меловых отложений Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1974. – 166 с.
37. Чуди Р. Палинологические свидетельства смены континентальных флор на рубеже мелового и третичного периодов // Катастрофы и история Земли. – М.: Мир, 1986. – С. 320-342.

38. Шмитхюзен И. Общая география растительности. – М.: Прогресс, 1966. – 310 с.
39. Sun Ge, Dilcher D.L. Early Angiosperms from the Lower Cretaceous of Jixi, eastern Heilongjiang, China // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. – Vol. 121. – P. 91-112.
40. Sun Ge, Zheng Shaolin, David L. Dilcher, Wang Yongdong, Mei Shengwu. Early Angiosperms and their associated plants from Western Liaoning, China. Shanghai Scientific and Technjlogical Education Publishing House, 2001. – 227 p.
41. 3. Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. - М.: Издательство Академии наук СССР. - Том 1-3. - 1966. - 607 с.

**Татьяна Владимировна Кезина, доктор геолого-минералогических наук,
профессор - Составитель**

«Основы палеонтологии и общая стратиграфия» : Учебное пособие / Методические рекомендации по выполнению практических работ для студентов специальности 130101. 65 «Прикладная геология», специализация «Геологическая съемка, поиски и разведка твердых полезных ископаемых» /Т.В.Кезина. – Благовещенск: Изд-во АмГУ, 2014. – 143 с.

Учебное пособие

План АмГУ, 2014

Рецензенты:

Казанцев Андрей Евгеньевич, главный геолог ООО НПГФ «РЕГИС»
Старченко Валентина Михайловна, д.б.н., главный научный сотрудник
ботанического сада ДВО РАН