

## История с систематикой: микроспоридии.

**Микроспоридии** — почти исключительно паразиты морских и пресноводных рыб, имеющие **амебoidное** тело с несколькими ядрами. На примере поиска их места в систематике можно видеть важнейшие проблемы классификации в современной биологии.

На наших глазах происходит радикальная перестройка общей системы организмов, сравнимая по глубине, например, с открытием ДНК, но большинство происходящих событий касаются групп, мало известных широкой публике. Вот, например, если бы выяснилось, что птицы — это лишь стадия жизненного цикла млекопитающих! Или что получившийся общий класс («птицезвери») надо отнести к царству растений? Или что у примитивных представителей этого класса найдена еще одна стадия жизненного цикла — шляпочный гриб? Тогда, конечно, о сенсациях трубили бы все научные, научно-популярные и просто популярные издания! Однако подобные открытия произошли в последние 20 лет для другой группы организмов — микроспоридий.

Микроспоридии нельзя назвать широко известными, но это группа, имеющая большое хозяйственное значение. Дело в том, что многие представители микроспоридий — паразиты ценных промысловых рыб. Сами они больше всего похожи на переросших амёб, развивающихся в промежутках между внутренними органами рыбы-хозяина. Тело их представляет многоядерный плазмодий, сходный с плазмодием слизевиков или настоящих (лобозных) амёб. Именно поэтому первые исследователи группы (например, Бючли) сближали микроспоридий с **простейшими**, например, со **споровиками**. Споровики, как и микроспоридии, образуют особые **споры**, при помощи которых и происходит заражение будущего хозяина.

В начале XX века Дофлейн обратил внимание на то, что у споровиков паразитическая стадия одноядерная, а споры одноклеточные, и предложил относить **микроспоридий** и сближаемых с ними **микроспоридий** к особому классу **книдоспоридий**, которые характеризовались **многоядерной** паразитической стадией и **многоклеточными** спорами.

Появление электронного микроскопа позволило лучше разглядеть споры книдоспоридий, и стала заметна **гетерогенность** этой группы. Грассэ

указал, что у микроспоридий каждая клетка в спорах окружена собственной мембраной, тогда как у микроспоридий спора лишь многоядерна, но никак не многоклеточна. Протозоологи еще раз повысили таксономический ранг микроспоридий, отделив их от микроспоридий. Теперь большинство считало микроспоридий типом, состоящим из двух классов: **настоящих микроспоридий** (паразитов рыб с двустороннесимметричными спорами) и **актиномиксидий** (паразитов беспозвоночных с радиальносимметричными спорами).

Интересно, что микроспоридии образуют **многоклеточные** споры, состоящие из трех типов клеток: зародышевых (заражающих хозяина), клеток-створок (формирующих оболочку споры) и стрекательных клеток (имеющие стрекательные капсулы, весьма похожие на стрекательные капсулы кишечнорастворимых). Отсюда родились многочисленные гипотезы о происхождении микроспоридий от **многоклеточных** животных. Но во «внутренней» системе микроспоридий из двух классов никто не сомневался.

И вдруг — как гром среди ясного неба — американцы Вольф и Маркив в начале 80-х годов XX века показали, что актиномиксидии являются лишь **стадий** жизненного цикла настоящих микроспоридий! Таким образом, возникла фантастическая, невиданная в систематике ситуация, когда один «класс» оказался лишь этапом индивидуального развития представителей другого. При этом выяснилось, что в цикле развития микроспоридий происходит чередование **гаплоидной** и **диплоидной** фаз, как у растений и настоящие микроспоридии гаплоидны, а актиномиксидии — диплоидны. Понятно, что такое открытие отразилось не только на систематике, которой предстояло теперь соединить попарно представителей каждого класса.

Нашлись и возможные предки микроспоридий: очень своеобразная паразитическая «медуза» **полиподиум**, которая, как показала А.В.Успенская, также имеет чередование гаплоидной и диплоидной стадий и стрекательные нити сходного с микроспоридиями типа.

Паразитологам при изменении представления о природе микроспоридий тоже прибавилось работы, ведь для того чтобы не допустить заражения рыб, теперь предстояло бороться и с промежуточной стадией развития (актиномиксидиями), на которых, как на паразитов беспозвоночных (в основном **олигохет**) до сих пор не обращали почти никакого внимания. Надо сказать, что специалисты активно взялись за работу, и к настоящему времени известно более 20 пар «актиномиксидия-настоящая микроспоридия». С другой стороны, это пока лишь

капля в море — ведь описано более 1300 видов и 50 родов этих групп!

Но на этом история далеко не закончилась. Наступила эра молекулярной систематики, и изучение последовательностей генов рибосомальных РНК (например, 18S РНК) стало весьма обычным делом. Естественно, такой анализ в середине 90-х годов был проведен и для представителей микоспоридий. И оказалось, что последовательности генов сближают микоспоридий вообще не с протистами, а с **кишечнополостными!** Гипотеза Вейля через полвека была убедительно подтверждена молекулярными исследованиями. Так возник еще один невиданный прецедент: перенесение целого типа организмов из одного царства в другое.

Теперь в типе микоспоридий оказался всего один класс. Такое состояние продолжалось недолго. В 1999 году было показано, что загадочный РКХ-организм, давно обнаруженный у мшанок, представляет собой одну из стадий жизненного цикла до тех пор не описанного паразита лососевых рыб. Он отличается от всех прочих микоспоридий не только **промежуточным хозяином**, но и очень своеобразными **спорами** с четырьмя (а не двумя) стрекательными капсулами, **мягкой клеточной стенкой** и **мешкообразным** (а не плазмодиальным) **телом** самого паразита. Так был описан новый, наиболее примитивный, класс — **Мягкоспоровые**, включающий новый организм «**тетракапсула мшанковая**».

Но и это еще не конец истории. Еще в 1912 году из тех же мшанок был описан загадочный паразитический червь — **будденброкия венчиковая**. У нее есть стрекательные капсулы, длинное червеобразное тело, снабженное четырьмя мускульными **тяжами**, а другие внутренние органы отсутствуют. Известный зоолог Нильсен считает будденброкию одним из наиболее загадочных организмов в зоологической систематике. В 2001 году Окамура с соавторами провели анализ последовательностей гена 18S РНК будденброкии. И оказалось... что будденброкия — это еще одна стадия жизненного цикла **тетракапсулы!** Получалось, что Мягкоспоровые, скорее всего, произошли от каких-то **двустороннесимметричных червей**. Таким образом, происхождение микоспоридий в целом оказывается еще более «**благородным**» — не от двуслойных, а от **трехслойных** предков. Правда, происхождение стрекательных капсул и сходства с

несомненным кишечнополостным **полиподиумом** эта гипотеза пока не объясняет. Думается поэтому, что до конца истории еще очень далеко...

## Царство Растения.

К царству **растений** относят **многоклеточные фотосинтезирующие организмы**. Некоторые растения, **паразиты** и **микопаразиты** (сапрофиты), вторично перешли к полной или частичной **гетеротрофии**. Прочие признаки растений: **неподвижность, постоянный рост, чередование поколений и другие** не являются уникальными, но в целом позволяют легко отличить растения от других групп живых организмов. В последнее время, однако, растениями принято считать лишь представителей группы **высших растений**, а остальные включавшиеся в это царство группы (**бактерии, грибы и водоросли**) рассматривать отдельно.

Жизнь людей всегда была тесно связана с миром растений. С древнейших времен человек употреблял растения в пищу, изготавливал из них одежду, инструменты, оружие, использовал для постройки жилищ, получал из них краски, лекарства, яды. Сначала он был знаком только с дикорастущими видами, но со временем начал специально отбирать и возделывать некоторые из них, создавая культурные формы.

Разнообразие растений очень велико. Жизнь на Земле в целом обеспечивается воздействием Солнца и атмосферы на зеленый растительный покров суши и океана.

И при всем огромном разнообразии растений их общим свойством является особенное строение клетки. Для **клеток растений** характерен большой относительный размер (до нескольких сантиметров), наличие **жесткой клеточной оболочки** из целлюлозы, присутствие хлоропластов и крупной центральной вакуоли, позволяющей регулировать **тургор**. Во время деления перегородка образуется за счет слияния многочисленных пузырьков (**фрагмопласт**). Сперматозоиды растений дву- (у мохообразных и плауновидных) или многожгутиковые (у остальных папоротникообразных, саговниковых и гинкговых), причем ультраструктура жгутикового аппарата очень похожа на таковую в жгутиковых клетках харовых водорослей (отдел зеленые водоросли).

Клетки растений объединяются в **ткани**. Ткани растений характеризуются практически полным отсутствием межклеточного вещества, большим количеством мертвых клеток (некоторые ткани, такие как **склеренхима** и **пробка**, состоят почти исключительно из мертвых клеток). К тому же, в отличие от животных, ткань растения может состоять из разных типов клеток (например,

**ксилема** состоит из водопроводящих элементов, волокон древесины и древесинной паренхимы).

Большинство растений характеризуется значительным расчленением тела. Существуют несколько типов организации тела растений: **талломный**, при котором отдельные органы не выделяются и тело представляет собой зеленую пластину (некоторые **мохообразные**, заростки **папоротников**), **листочечный**, при котором тело представляет собой **побег** с листьями, а корни отсутствуют (большинство **мохообразных**), и **корнепобеговый**, когда тело делится на корневую и побеговую систему. Побег большинства растений состоит из осевой части (**стебля**) и боковых фотосинтезирующих органов (**листьев**). Они могут возникать либо как выросты внешних тканей стебля (у мохообразных), либо как следствие слияния укороченных боковых ветвей (у папоротникообразных).

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 **археогонии** (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** (стадия развития спорофита, не способная питаться самостоятельно), 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 все начинается сначала. Такой жизненный цикл имеют мохообразные и папоротникообразные, причем у первой группы в жизненном цикле доминирует **гаметофит**, а у второй — **спорофит**.

У **семенных** растений картина усложняется за счет 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.

Появление тканей у растений напрямую связано с выходом их предков на сушу (в отличие от животных, у которых **многоклеточность** формировалась в связи с активным движением и питанием). У наземных растений «разделение труда» между клетками выражено отчетливее, чем у водорослей. Это связано с тем, что необходимые наземному растению ресурсы разобщены: солнечный свет, кислород и двуокись углерода находятся над землей, а вода и минеральные вещества — под ней. Фотосинтезирующие клетки, находящиеся в надземных частях растения, синтезируют необходимую растению **пищу**, тогда как подземные части обеспечивают его **водой и минеральными веществами**. У большинства наземных растений имеются проводящие ткани — транспортная система, быстро переносящая воду и питательные вещества из одной части растения в другую; хорошо знакомым примером служат жилки листа. Проводящим тканям придает прочность специальный укрепляющий материал, так что сосудистое растение можно сравнить со зданием, которое отчасти поддерживается водопроводными и канализационными трубами. Водонепроницаемая восковидная **кутикула** покрывает все наземные части растения, задерживая испарение воды.

У самых простых наземных растений (**мхи и печеночники**) нет проводящих тканей, и, соответственно, транспорт воды осуществляется по другим частям растения и, притом, очень медленно. Поэтому они не могут достигать больших размеров и ограничены в своем распространении. Вода необходима **мохообразным** и для полового размножения. Как и у обитающих в воде водорослей, считающихся предками наземных растений, сперматозоиды мохообразных должны подплывать к яйцеклеткам. Сильный дождь может обеспечить достаточное для этого количество воды. Из оплодотворенного яйца развивается не новое растение, а небольшой стебелек, заканчивающийся коробочкой, содержащей **споры** — одиночные

репродуктивные клетки с толстыми стенками, устойчивые к высыханию.

Предками растений, по всей видимости, были какие-то харовые водоросли, которые могли расти как в воде, так и на постоянно увлажняемых субстратах на суше. В пользу этого предположения свидетельствуют как данные цитологии и молекулярной биологии, так и ископаемые находки. В самом деле, уже в Ордовике, по-видимому, существовали растительные организмы, имевшие, как и высшие растения, специализированные к прорастанию на суше споры (так называемые **криптоспоры**). В Силуре и Девоне существовали организмы, строение которых было крайне близко к современным харовым водорослям, например, к **колеохете**. Эти колеохете-подобные организмы вполне могли специализироваться к разносу спор ветром, а затем жесткая конкуренция могла заставить их выйти на «сушу» (суши в привычном нам смысле слова в те времена еще не было, см. раздел «Развитие жизни»). Большое влияние на этот процесс оказал и тот факт, что интенсивность фотосинтеза на суше значительно выше из-за гораздо большей фотосинтетически активной **радиации**, не задерживаемой водой и не отражаемой ее поверхностью.

Главная проблема, которая возникает после принятия гипотезы происхождения от харовых — это возникновение жизненного цикла растений. Харовые диплоидны лишь на стадии зиготы, их жизненный цикл зиготический, а цикл растений — спорический, с диплоидным спорофитом и гаплоидным гаметофитом. Решить эту проблему можно, предположив, что **спорофит** у растений **возник заново**, как приспособление к разносу спор ветром. У предков растений, по-видимому, разнос спор происходил после гибели гаметофита, в толще которого находились спорангии (как это имело место у ископаемого неясного систематического положения **ореостовии**). Чтобы гаметофит мог выжить, несмотря на образование спор, зигота прорастала в многоклеточную «подставку», аналогичную спорогону современных мохообразных, и уже на ее верхушке происходил мейоз, приводивший к образованию и последующему рассеянию спор

Такая гипотеза объясняет и тот факт, что гаметофиты растений, по-видимому, лишены большей части приспособлений к наземной среде (даже у мохообразных), например, **устьиц** и **проводящих тканей**. Очень важно, что спорофит у всех (может быть, только у цветковых) спорофит способен существовать за счет других структур растений некоторое время существует за счет гаметофита. Это обусловило необходимость

выработки средств для поглощения органических веществ. И действительно, все высшие растения способны принимать органические вещества, хотя и в небольших количествах, а харовые водоросли к этому совершенно неспособны.

В дальнейшем все большее и большее значение приобретал спорофит, роль же гаметофита падала. И здесь пролегло самое значительное разделение среди растений: на **пойкило- и гомойогидридные** растения. В самом деле, первая проблема, возникающая при выходе на сушу — **проблема высыхания**. Ее можно решить двояко: либо экономией воды, либо приобретением нечувствительности к ее потере. **Папоротникообразные** и их потомки — **семенные растения** решили проблему экономии воды, создав специальную покровную ткань — **эпидерму**, пронизанную **устьицами**, которые решали возникшую сразу же проблему газообмена. Соответственно, в этой линии эволюции преобладает **спорофит**, как наиболее приспособленное к наземной жизни поколение.

**Мохообразные** же превратились в пойкилогидридные растения, легко теряющие воду и впадающие при ее нехватке в **анабиоз**, который продолжается вплоть до следующего поступления воды. Выгода этого очевидна: не нужна эпидерма, устьица, не нужны специальные насыщающие структуры и проводящая ткань. Однако, по известному закону о соотношении поверхности и объема, пойкилогидридность препятствует увеличению размеров растения, а легкость, с которой мохообразные теряют влагу, уменьшает эффективность их фотосинтеза и препятствует занятию ими устойчивого положения в растительных сообществах, особенно когда там есть **папоротникообразные** или **семенные растения**.

Понятно, что возникновение покровной ткани позволило значительным образом экономить воду, но конкуренция (уже в полуводных сообществах) все нарастала. И преимущество получали те растения, которые смогли стать выше других. Так возникли первые **папоротникообразные**, которые для поддержания своего тела приобрели **механическую**, а для быстрой доставки воды от удалившейся земли — **проводящую** ткань. Но эволюция, разумеется, на этом не кончилась.

Очень важно было выработать такую форму **ветвления**, при которой получившееся растений имеет максимальную **устойчивость**; кроме этого, возникла потребность в развитии

специализированной подземной системы побегов, которая смогла бы выполнять две функции: **насыщающую** и **опорную**. Так возникла **корневая система**, которая в разных группах папоротникообразных формировалась независимо и поэтому имеет весьма различное строение (а у **псилотовых** ее вообще нет). Наконец, для того, чтобы компенсировать постоянный **рост кроны**, механическая ткань стебля должна была тоже как-то расти, и вот появились **латеральные меристемы** — **камбий** и **феллоген**, взявшие на себя вторичное утолщение стебля. Отсюда уже недалеко и до возникновения семенных растений (см. соответствующий раздел).

Итак, растения в нашем изложении делятся на три отдела (или типа):

- **Мохообразные (Bryophyta);**
- **Папоротникообразные (Pteridophyta);**
- **Семенные растения (Spermatophyta).**

## Возникновение семени и семенных растений.

**Семенные растения (Spermatophyta** от греч. **Sperma** – семя) – самая процветающая группа наземных растений. Своим эволюционным успехом семенные растения обязаны прежде всего усовершенствованному жизненному циклу, важнейшим элементом которого является семя. Семя – уникальная биологическая структура, состоящая из трёх разных генотипов и содержащая всё необходимое для развития дочернего спорофита.

Возникновение семенных растений, напрямую связано со стремлением папоротникообразных к увеличению размеров. Вторичного утолщение, появившееся во второй половине девонского периода независимо в разных линиях развития (у хвощей среди каламитов, у плаунов среди лепидодендровых и у папоротников среди археоптерисовых) открыло путь к практически бесконтрольному увеличению размеров. Однако при этом возникла и стала все более серьезной проблема, связанная с жизненным циклом.

Действительно, в жизненном цикле папоротникообразных чередуются два поколения: гаплоидный гаметофит, существующий как мелкое надземное или подземное растение, служащее лишь для образования гамет и диплоидный спорофит – гигантский, по сравнению с гаметофитом, организм. (Физические расчеты показывают, что при известных параметрах древесины и проводящей ткани, **современные деревья** могли бы вырасти более чем на 150 м, но ни одно современное растение, насколько известно, не достигает подобной высоты.) Налицо существенная разница в стратегиях существования гаметофита и спорофита: гаметофит – это типичный г-стратег, то есть организм, возникающий временно и в большом числе, чтобы потом исчезнуть и опять появиться в изобилии в другом месте (так живут, например, мелкие млекопитающие, многие насекомые и т.п.); а спорофит – типичный К-стратег, который имеет долгий срок жизни, значительную биомассу и небольшую численность (так живут крупные млекопитающие, например, слон). Отсюда неспособность спорофита контролировать собственное размножение (!). В самом деле, увеличение или уменьшение количества продуцируемых спорофитом спор может ни к чему не привести: какое-нибудь заболевание или неблагоприятные климатические условия

(очень существенные для г-стратегов, но терпимые К-стратегами) приведут к тому, что все гаметофиты погибнут, и спорофит останется без потомства. Обратное не лучше: если все гаметофиты «взойдут», возникнет эффект, наблюдавшийся при печально известном «квадратно-гнездовом» способе посева древесных пород – растения взаимно ослабят друг друга, и потомство будет весьма хилым. Если же ослабления не произойдет, возникнет другой эффект, уже отмечавшийся палеоботаниками при анализе экологии ископаемых лепидодендроновых – растения до некоторого времени будут расти «бок о бок», а затем конкуренция приведет к массовому вываливанию всех молодых растений. В общем, ситуация до некоторой степени напоминала ту, которая возникла в меловом периоде у ископаемых архозавроморф («динозавров», см. раздел «Развитие жизни»). Но, в отличие от динозавров, папоротникообразные справились с ней за счет радикальной перестройки жизненного цикла, приведшей к формированию семянности.

Эта перестройка могла произойти лишь на основе разнospоровости – возникновения двух отличных типов спор, из которых вырастают соответственно мужской (то есть производящий только сперматозоиды) и женский (производящий только яйцеклетки) гаметофиты. Разнospоровость наблюдается уже у различных папоротникообразных и приводит к существенной экономии «средств» за счет преимущественного развития женских гаметофитов и редукции мужских гаметофитов. Теперь нужно сделать так, чтобы женские гаметофиты никогда не покидали материнский спорофит. Для этого число женских спор в спорангии уменьшается до одной, и эта единственная спора (которую часто называют макро- или мегаспорой) прорастает прямо в спорангии, не высеваясь наружу! Более того: для полного контроля нужно, чтобы и оплодотворение, и даже первые стадии развития молодого спорофита также происходили на материнском спорофите. Но ведь сперматозоиды умеют плавать, но никак не летать... Как же они доберутся до спорангии с проросшей в женский гаметофит макроспорой? Выход один: необходимо, чтобы переносились мужские гаметофиты целиком, а переносчиками могут служить либо ветер, либо насекомые. Поэтому мужские споры (тоже прямо в спорангии) прорастают в многоклеточные мужские гаметофиты, которые имеют толстую, защищающую от высыхания оболочку и специальные приспособления для переноса – например, воздушные мешки, снижающие плотность и тем самым улучшающие летные

качества или что-нибудь еще. Такой «летающий» гаметофит называется «пыльцевое зерно». И вот пыльцевые зерна (со значительными потерями, разумеется) оказываются на женском спорангии. А спорангий также должен выработать приспособления для приема пыльцы: например, способность выделять сахаристую жидкость, в которой могли бы плавать сперматозоиды.

Теперь осталось только ждать оплодотворения, после которого, как водится, возникает зигота, а уж она, не задерживаясь, прорастает в дочерний спорофит. Этот спорофит может развиваться в дифференцированный зародыш уже на материнском растении или только после опадения на субстрат (как у гинкго), но в любом случае он питается за счет тканей женского гаметофита, который называется «эндосперм». Так возникает уникальная структура семенных растений – семя, представляющее собой генетическую химеру, состоящую из трех генотипов:

1) Материнского спорофита ( $2n$ ): семенная кожура, возникающая из оболочки женского спорангия и прирастающих к ней структур;

2) Гаметофита ( $n$ ): эндосперм, который возникает из ткани гаметофита и в котором, как правило, развивается архегоний (а чаще два архегония) с яйцеклеткой;

3) Дочернего спорофита ( $2n$ ): зародыш, который развивается из зиготы и некоторое время существует за счет гаметофита (эндосперма).

Семя, таким образом, никак нельзя назвать «органом». В лучшем случае его можно уподобить тем плацентарным структурам, которые возникают у живородящих млекопитающих.

**Разноспоровые плауны** также едва не достигли уровня семенных растений: у некоторых **селагинелл** и ископаемых **полушников** женская спора прорастает, **не покидая спорангия!** Однако они эволюционно «опоздали» и не смогли дать начало **семенным плауновидным**.

Конечно же, такой сложный жизненный цикл не мог возникнуть в совершенстве. Наиболее слабым звеном его, как мы уже заметили, является процесс опыления, которое поначалу, скорее всего, было чрезвычайно неэффективно.

Действительно, ветроопыление едва ли эффективнее размножения спорами, поскольку большая часть пыльцы растрачивается впустую даже у тех растений, которые, как кажется, идеально приспособлены к анемофилии (злаки, сосновые). Выходом могло стать насекомоеопыление, которое возникло за счет взаимодействия с примитивными перепончатокрылыми и жесткокрылыми, исходно питавшимися содержимым спорангиев примитивных семенных растений. Вещества, отпугивающие насекомых, превратились в привлекающие, возникли специализированные аттрактивные органы, нектар, различные посадочные площадки и указатели... Эта коэволюция длилась сотни миллионов лет и в конечном итоге привела к возникновению целых групп организмов (таких, например, как чешуекрылые или орхидеи) идеально «подогнанных» друг к другу.

Вторым недостатком такого цикла является его неэкономность, поскольку запас питательных веществ возникает ДО оплодотворения, а значит, часть их будет израсходована зря (особенно при отмечавшемся выше несовершенстве опыления). Третий недостаток – колоссальное (в сравнении с папоротникообразными) время, необходимое для прохождения всего этого жизненного цикла. У сосны от образования шишки до опадения семени проходит целых два года!

Таким образом, в конце девонского периода, когда произошел замечательный ароморфоз – возникновение семянности – серьезных преимуществ этот жизненный цикл не имел, и поэтому древесные папоротникообразные просуществовали еще долгое время, и даже самый расцвет их наступил после возникновения семенных растений. Лишь впоследствии, особенно после возникновения цветковых растений, достоинства семенного размножения раскрылись с полной силой. Перед нами типичная эвадптация (по Ковалевскому) – приспособление, вначале не дающее существенных преимуществ обладателю, но обладающее гигантским потенциалом развития.

## **Покрытосеменные как высшая стадия голосеменных.**

Бесконечно велико разнообразие растений, но более 70% их принадлежит к **цветковым**, или **покрытосеменным** растениям. Эта группа насчитывает свыше 250 тысяч видов, а недавно проведенные исследования прогнозируют существование в мире более 450 тыс. видов покрытосеменных (т.е. почти 200 тыс. видов еще ждут своего открытия).

Называют множество отличительных признаков покрытосеменных, однако главных среди них всего несколько.

1. Во-первых, это **покрытосемянность**, давшая название классу. **Покрытосемянность** означает, что **семязачатки** находятся в полости специального органа — **завязи**, и тем самым достигается их защита от высыхания и растительных насекомых. Это защита уже второго порядка, так как часто считают, что семязачатки семенных растений представляют собой бывшие женские спорангии с приросшими к ним стерильными частями побегов.

Следует сказать, что далеко не у всех цветковых полость завязи замкнута. Кроме того, у многих цветковых растений края завязи расходятся, возможно, вторично. Так бывает, например, у представителей семейства **Резедовые** (из порядка **Каперсовые**) и семейства **Мальвовые** (из одноименного порядка).

С другой стороны, **покрытосемянность** известна у многих ископаемых голосеменных семенных растений. Например, у **кейтониевых** были многосемянные **купулы**, удивительно напоминающие **пестики** покрытосеменных.

Некоторые современные **голосеменные** также имеют органы, похожие на **завязь**. Так, у **араукарий** семязачатки полностью погружены в ткань шишечной чешуи и тем самым возникает подобие покрытосемянности; а у 3 родов **гнетовых** семязачаток, кроме обычного покрова, окружен еще добавочным покровом, происходящим от кроющих чешуй.

2. Второй признак **покрытосеменных** — наличие **цветка**. Недаром другое их название — **цветковые растения**. Однако очень трудно дать определение цветку. Если, например, определить **цветок** как обоеполое собрание несущих спорангии листьев (спорофиллов), или, короче, **обоеполоый стробил**, то за пределами такого определения останутся **покрытосеменные с однополыми цветками**, а

те **голосеменные**, которые имеют или имели обоеполое стробилы (вельвичия, ископаемые беннеттиты, войновския, ирания) придется признать **цветковыми**. Кроме того, такое определение опирается на представление о лиственной природе тычинок и частей **пестика (плодолистиков)**, что до сих пор не доказано.

Чуть лучше определение цветка как специализированного генеративного побега, состоящего из стерильной зоны (**околоцветника**), мужской зоны (**андроцея**) и женской зоны (**гинецея**). Такое определение — чисто описательное, но и здесь есть проблемы, т.к. множество **цветковых** имеют однополые цветки. Существуют и такие **цветковые**, в **цветках** которых нарушается типичный порядок зон.

3. Третий признак — наличие **рыльца**. **Рыльце** представляет собой не только специализированную часть пестика, предназначенную для прорастания **пыльцы**, но и орган, контролирующий **перекрестное опыление**. Многие цветковые имеют массу приспособлений для избежания самоопыления, в частности, **самонесовместимость**, приводящую к **неспособности** пыльцы прорасти на рыльце того же самого растения. Рыльцевая поверхность обеспечивает своеобразный отбор попадающей туда пыльцы.

**Самонесовместимость** опыления обеспечивается наличием специфических поверхностных **белков** с хорошо выраженными антигенными свойствами, реагирующими с поверхностью клеток рыльца. Отсюда **аллергический эффект** пыльцы, заставляющий страдать множество людей.

Правда, у некоторых голосеменных есть (или были) **аналоги рыльца**: и у **кейтониевых**, и у современных **гнетовых** и **араукарий**.

4. Четвертый признак — двойное оплодотворение. Это чрезвычайно специфический процесс, суть которого состоит в том, что за одно оплодотворение образуется не один, а **два зародыша**! Второй зародыш обычно невелик, **триплоиден** (поскольку образуется после слияния спермия и диплоидной центральной клетки) и служит пищей первому зародышу, то есть играет роль эндосперма. Настоящий же, гаплоидный, **эндосперм**, представляющий собой часть женского гаметофита, у покрытосеменных не развивается. Однако у злаков, например, клетки **зародышевого мешка** способны образовывать гаплоидную питательную ткань, или **халазосперм**.

У покрытосеменных второе оплодотворение и образование зародыша-эндосперма является прежде всего **сигналом**, сообщаемым об образовании **зиготы**, и следовательно, о



необходимости развивать питательную ткань. Это избавляет от **неэкономности**, одного из главных недостатков **жизненного цикла** семенных.

Очень интересно, что у примитивных покрытосеменных (например, у представителей семейств **Кувшинковые** и **Лимонниковые**) центральная клетка гаплоидна, и получающийся эндосперм диплоиден, как и настоящий **зародыш**.

Двойное оплодотворение также не уникально — в последние годы оно обнаружено у двух родов гнетовых: у **гнетума** и **эфедры**, а как отклонение от нормального процесса оплодотворения описано и у некоторых **хвойных**.

5. Наконец, пятый признак — это образование **плода**, представляющего собой не только защитное образование для семян, но и орган **диссеминации**, то есть распространения. У **голосеменных** функция разноса семян лежит целиком **на самих семенах**, а у **покрытосеменных** эту обязанность взял на себя **плод**. Чтобы убедиться в этом, достаточно мысленно сравнить сочные семена гинкго и сочные плоды вишни, крылатые семена сосны и крылатые плоды ясени и т.п. Однако не у всех цветковых плод является **диссеminatо́ром**, и этот признак также не абсолютен.

Кроме вышеуказанных, отметим еще такую особенность **цветковых**, как сильная **редукция** всех стадий жизненного цикла, связанных с **гаметофитом**, дошедшая до того, что **мужской гаметофит** имеет всего 2 или 3 клетки, а **женский** — от 4 до 16 клеток.

Наконец, у **цветковых** есть выдающаяся способность к **вегетативному размножению**, когда буквально любой отрезок побега способен **укорениться** и образовать новое растение.

Ни один из названных в предыдущем разделе признаков не является абсолютным. С другой стороны, покрытосеменные растения легко отличаются от остальных семенных по совокупности признаков, образующей устойчивый комплекс, или 'синдром покрытосеменных'. Как же мог возникнуть этот синдром? Видно, что большинство отличительных признаков представляет собой крайнее выражение свойственных всем семенным растениям тенденций. Другими словами, покрытосеменные — это семенные растения с сильно оптимизированным и ускоренным жизненным циклом.

Дело в том, что в начале своего возникновения жизненный цикл семенных растений был крайне несовершенен: долог, неэкономен и малоэффективен. С таким жизненным циклом могли еще существовать крупные деревья — доминанты верхнего яруса леса, но 'путь' в травянистые растения древним семенным был заказан.

Действительно, травы должны размножаться гораздо эффективнее, чем древесные растения, поскольку имеют меньшие размеры и меньшее одревеснение, что напрямую связано с меньшим сроком жизни и большими потерями в биомассе от травоядных животных. Теперь понятно, почему до конца юрского периода (то есть больше 150 млн. лет после возникновения семенных растений) в травяном ярусе господствовали папоротникообразные, в основном хвощи и настоящие (лептоспорангиатные) папоротники. С другой стороны, если бы семенным растениям удалось удержаться среди трав, они бы с легкостью завоевали бы первое место среди этих растений. Дело было только за ускорением, большей экономностью и большей эффективностью жизненного цикла. К этой цели 'стремились' одновременно несколько групп семенных растений, и предки цветковых достигли ее первыми.

Наиболее подходящим местом для возникновения преадапций к покрытосемянности, были, по-видимому, берега водоемов, где и сформировались основные 'способности' покрытосеменных. Эта гипотеза подтверждается как ископаемыми находками, так и данными геномики, которые однозначно помещают в число наиболее древних покрытосеменных современное семейство Кувшинковые и близкие к ним группы. В таких условиях сформировалась, вероятно, и присущая покрытосеменным парциальность (способность к регенерации).

Возникновение травянистости у семенных растений (или появление покрытосемянности, что то же самое) коренным образом изменили облик суши. Начав свое существование как ценофобы (то есть безразличные с сложившимися в биоценозах связям организмы), первые покрытосеменные с легкостью остановили идущие в сообществах процессы возобновления (укцессии) и привели к разрушению сложившихся в предыдущие эпохи растительные группировки (гипотеза В.В.Жерихина). В результате почти все экологические ниши стали заполняться исключительно покрытосеменными. Им даже пришлось довольно быстро вновь 'изобрести' древесные формы, чтобы занять освобожденные ниши крупных деревьев. Именно поэтому, наверное, среди покрытосеменных мы

видим такое большое количество переходов от травянистых к древесным формам и обратно.

## Кто есть кто во флоре Средней России

Этот ключ поможет определить до порядка наиболее распространенные в Средней России растения. Следует иметь в виду, что при составлении ключа для порядков мы, чтобы не переусложнить определение, учитывали лишь наиболее распространенные семейства.

Ключ построен по дихотомическому принципу, то есть на каждой ступени нужно сравнить определяемое растение с предлагаемыми признаками и выбрать тезу (она обозначена цифрой) или антитезу (она обозначена `-', иногда также `='). После того, как теза или антитеза выбрана, нужно перейти к той ступени, номер которой указан напротив выбранного пункта. Например:

28 (12). Цветки белые ... 29.

– Цветки желтые, листья колючие .. 45.

Если у растения, которое Вы определяете, цветки желтые, нужно выбрать антитезу и перейти к ступени под номером 45.

Имейте в виду, что в описаниях на первом месте, как правило, стоят наиболее важные для определения признаки. Теоретически описания в тезе и антитезе должны быть альтернативны (соответствовать) друг другу, однако на практике это бывает далеко не всегда. Если описания в тезе и антитезе эквивалентны не полностью, следует обратить внимание прежде всего на соответствующие друг другу части описаний. Остальные признаки даны лишь для уточнения. В нашем примере у всех растений, следующих за антитезой, листья колючие. Однако это вовсе не означает, что у всех растений, следующих за тезой, колючек на листьях нет.

Бывает так, что Вы `заблудились в ключе', и на той ступени, к которой Вы пришли, ни теза, ни антитеза не подходит к признакам имеющегося у Вас растения. В этом случае нужно `пройтись' по ключу обратно, к началу определения. Здесь помогут ссылки: после номера ступени в скобках часто стоит цифра — это номер той ступени, откуда Вы пришли на данную (в нашем примере это ступень номер 12). Если номера в скобках нет, значит, искома ступень — предыдущая по номеру.

Если ничего не помогает, и растение никак не определяется, проверьте следующие вещи:

- Правильно ли Вы понимаете все термины, встреченные в тексте (в конце определителя есть список терминов,

отсутствующих в школьной программе по ботанике).

- Читали ли Вы тезы и антитезы целиком или ограничились первыми фразами.
- Есть ли у Вашего растения все необходимые для определения органы (растение может быть повреждено; кроме того, если для определения необходимы и цветки, и плоды, то далеко не всякий экземпляр данного вида годится для определения).
- Велика также вероятность, что Вы столкнулись с растением, относящимся к какому-то не учтенному здесь семейству. В этом случае нужно обратиться к специализированным определителям.

1. Гинецей апокарпный из нескольких (четырёх, пяти или неопределённого числа) плодолистиков и (или) тычинки в неопределённом числе; либо гинецей апокарпный из 1 плодолистика и тычинок 10, сросшихся между собой в трубку (одна тычинка может быть свободной); либо, наконец, тычинок 4 и тогда венчик отсутствует ... 2.

– Гинецей ценокарпный из нескольких плодолистиков, тычинки всегда в определённом числе (3, 4, 5, 6, 10); либо гинецей апокарпный из 6 плодолистиков ... 3.

2. Листья простые, с расширенным влагалищно основанием, с одним внутричерешковым (интрапетиолярным) прилистником; как правило, водные или околоводные растения ... Порядок Частуховые (семейство Рдестовые и др.)

– Листья сложные, реже простые, с двумя боковыми (иногда рано опадающими) прилистниками; местообитания разнообразные ... Порядок Розоцветные (семейства Бобовые, Розоцветные и др.).

= Листья без прилистников; местообитания разнообразные ... Порядок Лютиковые (семейство Лютиковые и др.)

3(1). Цветки трехчленные (6 листочков околоцветника и трехгнездная завязь) и (или) цветки с чешуевидным околоцветником, собранные в мелкие колосовидные или головчатые соцветия ... 4.

– Цветки двух- или пятичленные, околоцветник, как правило, не бывает чешуевидным ... 5.

4. Околоцветник состоит из пленок или чешуек, цветки анемофильные: невзрачные, с длинными тычинками и рыльцами пестика, листья, как правило, влагалищные, линейные ... Порядок

Мятликовые (семейства Злаки, Осоковые, Ситниковые и др.).

– Околоцветник венчиковидный, реже травянистый, цветки энтомофильные, листья разнообразны ... Порядок Лилейные (семейства Лилейные, Орхидные и др.).

5(3). Завязь нижняя, плоды невскрывающиеся (к этой группе относятся, в частности, растения с очень мелкими — меньше 1 мм в диаметре — цветками собранными в соцветия-корзинки, зонтики, головки или сережки) ... 6.

– Завязь верхняя, плоды вскрывающиеся, распадающиеся или невскрывающиеся, цветки, как правило, больше 1 мм в диаметре ... 9.

6. Тычинки сростаются или соединяются пыльниками, цветки часто собраны в соцветия-корзинки ... Порядок Астровые (семейства Колокольчиковые, Сложноцветные и др.).

– Тычинки свободные (по крайней мере в области пыльников) ... 7.

7. Листья очередные; древесные растения ... Порядок Буковые (семейство Березовые и др.)

– Листья супротивные; травы, реже кустарники ... 8.

8. Околоцветник из 5 (реже 4) свободных лепестков ... Порядок Кизилловые (семейство Зонтичные и др.)

– Околоцветник из 4 сросшихся в длинную или короткую трубку лепестков ... Порядок Горечавковые (семейство Мареновые и др.)

9 (5). Околоцветник спайнолистный, тычинок 4, 5, реже 10, если же околоцветник почти раздельнолистный, то тогда тычинок 10 и листья узкие, жесткие, с подвернутыми вниз краями ... 10.

– Околоцветник раздельнолистный либо отсутствует, листья не бывают узкими, жесткими и с подвернутым вниз краями ... 11.

10. Тычинок 10 или 5, завязь и плод пятигнездные ... Порядок Вересковые (семейства Первоцветные, Вересковые и др.).

– Тычинок 5 или 4, завязь двугнездная или разделена на 4 камеры ... Порядок Яснотковые (семейства Губоцветные, Подорожниковые, Норичниковые, Бурачниковые, Пасленовые и др.)

11 (9). Околоцветник двойной, цветки актиноморфные, тычинок 6 (4 длинный, 2 коротких) или неопределенное число ... 12.

– Околоцветник простой или отсутствует; либо

двойной, но тогда тычинок 4, 5 или 10 ... 13.

12. Тычинок 6 или неопределенное число, в последнем случае они не собраны в колонку или пучки, плод — стручок или коробочка ... Порядок Каперсовые (семейство Крестоцветные и др.).

– Тычинок неопределенное число, собранных в пучки или сросшихся в колонку, плод — орешек или распадающийся на членики ... Порядок Мальвовые (семейство Мальвовые и др.).

13. Завязь трехгнездная; либо двух-одногнездная, но тогда растения древесные ... Порядок Фиалковые (семейства Ивовые, Молочайные, Фиалковые и др.)

– Завязь одногнездная, растения травянистые ... Порядок Гвоздичные (семейства Гвоздичные, Амарантовые, Гречишные и др.).