

Е.В. Антонова

**ФИЛОГЕНИЯ
РАСТЕНИЙ**

Учебно-методический комплекс

2010

УДК 575.86(075.8)
ББК 28.52я73
А72

Автор: доцент кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук
Е.В. Антонова

Рецензент:
заведующий отделом интродукции древесных растений Центрального ботанического сада
Национальной академии наук Беларуси, кандидат биологических наук, доцент *И.М. Гаранович*

Учебно-методический комплекс «Филогения растений» содержит программу, примерный перечень лекционных занятий и лабораторных работ; краткий лекционный курс; перечень вопросов к зачету; тематику рефератов; биографическую сводку; словарь; этимологическую характеристику терминов; список литературы, электронные ресурсы.

Предназначается для студентов биологического факультета, школьников, занимающихся углубленным изучением биологии.

УДК 575.86(075.8)
ББК 28.52я73

© Антонова Е.В., 2010
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2010

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ | 4 |
| ПРОГРАММА СПЕЦКУРСА | 5 |
| Примерный перечень лекционных занятий | 7 |
| Примерные темы лабораторных работ | 9 |
| ЛЕКЦИОННЫЙ КУРС | 10 |
| Введение в филогению растений | 10 |
| Палеоботанические находки | 12 |
| Морфологическая эволюция растений. Филогения низших и высших растений | 16 |
| ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ | 36 |
| ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ | 36 |
| БИОГРАФИЧЕСКАЯ СВОДКА | 37 |
| СЛОВАРЬ НЕКОТОРЫХ ТЕРМИНОВ | 39 |
| ЭТИМОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРМИНОВ | 41 |
| СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ И ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ | 49 |
| ЭЛЕКТРОННЫЕ РЕСУРСЫ | 51 |

ВВЕДЕНИЕ

Спецкурс «Филогения растений» помогает студентам расширить представления об историческом развитии и законах эволюции растительного мира, обобщить и систематизировать ботанические знания на качественно новом уровне. В процессе работы происходит актуализация содержания ранее изученного материала ряда ботанических дисциплин. Вот почему филогения растений – это итоговый этап для формирования целостной системы научных знаний о растениях.

Вначале рассматриваются признаки филогении, эволюционные отношения в пределах филогенетического древа, закономерности биологической эволюции. Приводятся материалы по палеоботаническим находкам.

В разделе морфологической эволюции растений показаны трудности наземного существования, предпосылки выхода растений на сушу, изменения в строении тела первых выходцев из воды. Рассмотрены вопросы эволюции функций, кариотипов, размножения. Учитывая современную экологическую обстановку, недостаточно обзора аспектов эволюции растений. Поэтому в спецкурс включены вопросы адаптации растений к жизни в условиях техногенной среды.

Учебно-методический комплекс «Филогения растений» содержит программу, примерный перечень лекционных занятий и лабораторных работ; краткий лекционный курс; перечень вопросов к зачету; тематику рефератов; список литературы; электронные ресурсы. Принимая во внимание важность правильной трактовки понятий, в заключение приводится словарь и этимологическая характеристика терминов; представляют интерес также краткие биографические сведения известных отечественных и зарубежных ученых.

ПРОГРАММА СПЕЦКУРСА

Пояснительная записка

Спецкурс «Филогения растений» разработан в соответствии с Образовательным стандартом РД РБ 02100.5.091-98, утвержденным и введенным в действие Приказом Министерства образования РБ от 30.12.1998 г. № 697. В стандарте четко сказано, что специалист с квалификацией преподавателя биологии должен иметь представление об историческом развитии и законах эволюции живого, способах размножения живого, адаптации организмов к среде обитания, о происхождении жизни на Земле; знать эволюцию живых систем, требования растений к факторам среды, экологические проблемы Беларуси.

Целью спецкурса является на основе обобщения и систематизации ботанических знаний на качественно новом уровне изучить историю развития растительного мира, филогенетические связи и иерархию, происхождение и эволюцию растений.

При рассмотрении анатомии и морфологии растений студенты в разделах цитологии, гистологии, органографии касались эволюционных вопросов. Но основной задачей все же было изучение микро- и макроструктуры целостного растительного организма. При знакомстве с разнообразием растений и их классификацией студенты разбирали родственные отношения систематических групп и возможные пути их эволюции. При изучении ботаники оставалась незавершенность. Опираясь на прослушанный курс лекций по анатомии, морфологии и систематике растений, освоив материал лабораторных занятий и учебно-полевой практики, необходим итоговый этап для формирования целостной системы научных знаний о растениях.

Только имея определенный фундамент по ботанике, можно выполнить следующие **задачи спецкурса**:

- изучить историю развития растительного мира с первых моментов возникновения вплоть до наших дней;
- рассмотреть структурную эволюцию растений;
- осветить вопросы адаптации растений к жизни в условиях техногенной среды.

Первый раздел программы посвящен вопросам морфологической эволюции растений. Во втором разделе рассматривается филогения низших и высших растений. Учитывая современную экологическую обстановку, недостаточно обзора аспектов эволюции растений. Поэтому в программу спецкурса включены вопросы адаптации растений к жизни в условиях техногенной среды.

Межпредметные связи спецкурса «Филогения растений» с:

- анатомией и морфологией растений;
- систематикой растений, географией растений;

- исторической геоботаникой, фиценологией;
- геологией, палеонтологией, палеоботаникой;
- микробиологией;
- генетикой;
- биохимией;
- физиологией растений;
- морфолого-систематическим обзором высших растений;
- экологией растений;
- дарвинизмом.

Помимо лекционного курса, программа предусматривает лабораторные занятия, главная цель которых – обобщение и систематизация знаний студентов по истории развития растительного мира. На конкретном гербарном материале любого семейства (по выбору) проверяется умение студентов выстраивать эволюционные ряды различных признаков (на примере эволюции вегетативных и репродуктивных органов). На итоговом занятии – составление эволюционной карты семейства (по выбору).

Студенты должны **знать** основные теоретические понятия курса; филогенетические связи между растениями.

Студенты должны **уметь** изготавливать и анализировать отпечатки листьев; составлять эволюционную карту.

Спецкурс «Филогения растений» изучается в седьмом семестре и завершается сдачей зачета.

Введение

Филогенез, филогения растений: этимология, предмет изучения, задачи, значение, история развития. Признаки филогении (по Козо-Полянскому). Молекулярная филогения.

Филогенетика. Метод тройного параллелизма.

Графическое изображение филогении. Типы эволюционных отношений между таксонами. Филограмма.

Фоссилии. Фоссилизация. Формы растительных остатков. Литогенетический подход к ископаемым комплексам.

Этапы жизни растительного мира (по Циммерману).

Закономерности биологической эволюции.

Вклад ученых К. Штернберга, А. Броньяра, И.Ф. Шмальгаузена, П.А. Никитина, А.Н. Криштофовича, Б.М. Козо-Полянского, А.Л. Тахтаджяна и др.

1. Морфологическая эволюция растений

Организация тела низших и высших растений. Предпосылки для появления наземных растений.

Изменения в строении тела первых выходцев из воды. Трудности наземного образа жизни.

Организация тела сосудистых растений с эволюционной точки зрения, эволюция вегетативных органов.

Эволюция жизненных форм. Индикаторное значение жизненных форм.

Модусы морфологической эволюции

Эволюция бесполого и полового размножения.

Эволюция циклов развития. Эволюция спорофита и гаметофита.

Эволюция кариотипов.

Эволюция функций растений. Эволюция фотосинтеза.

2. Филогения низших и высших растений

Происхождение и эволюция низших растений на примере водорослей.

Происхождение высших растений.

Возможные предки. Анализ гипотез.

Псилофиты (Риниеобразные) как первые достоверно известные представители высших растений.

Коэволюция. Симбиогенезис. Парагенетический метод.

Филогенез семенных растений в условиях техногенной среды

Биологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Радиоэкология.

ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ЛЕКЦИОННЫХ ЗАНЯТИЙ

| № п.п. | Наименование тем | Содержание | Кол-во часов |
|--------|------------------|---|--------------|
| 1. | Введение. | Филогенез, филогения растений: этимология, предмет изучения, задачи, значение, история развития. Признаки филогении (по Б.М. Козо-Полянскому). Молекулярная филогения. Метод тройного параллелизма. Графическое изображение филогении. Эволюционные отношения, отражаемые филогенетическим деревом. Закономерности биологической эволюции. Схема «веков» (Zimmermann). Вклад ученых К. Штернберга, А. Броньяра, А.Н. Криштофовича, П.А. Никитина, А.Л. Тахтаджяна и др. | 2 |

| № п.п. | Наименование тем | Содержание | Кол-во часов |
|--------|--|--|--------------|
| 2. | Фоссилии. Фоссилизация. | Фоссилии. Изменение растительного вещества. Процессы распада. Формы растительных остатков. Литогенетический подход П.А. Никитина к ископаемым комплексам. | 2 |
| 3. | Организация тела высших и низших растений. Выход растений на сушу. | Организация тела низших и высших растений: сравнительный анализ. Изменения в строении тела первых выходцев из воды. Трудности наземного образа жизни. Организация тела сосудистых растений с эволюционной точки зрения, эволюция вегетативных органов. Стеллярная теория. Эволюция жизненных форм. Индикаторное значение жизненных форм. | 2 |
| 4. | Происхождение высших растений. | Происхождение высших растений. Возможные предки. Анализ гипотез. Псилофиты (Риниеобразные) как первые достоверно известные представители высших растений. | 2 |
| 5. | Модусы морфологической эволюции. Основные модусы таксонов высшего ранга. | Модусы морфологической эволюции. Основные модусы таксонов высшего ранга. Монофилия. Парафилия. Полифилия. | 2 |
| 6. | Эволюция размножения. | Эволюция бесполого и полового размножения. Эволюция циклов развития. Эволюция спорофита и гаметофита. | 2 |
| 7. | Эволюция кариотипов. Эволюция функций. | Эволюция кариотипов. Эволюция функций растений. Эволюция фотосинтеза. | 2 |
| 8. | Козволюция. | Понятие о сопряженной эволюции. Симбиогенезис как форма коэволюции. Парагенетический метод. Козволюционное освоение суши. | 2 |
| 9. | Филогения семенных растений в условиях техногенной среды. | Филогенез семенных растений. Биологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Радиоэкология. | 2 |

ПРИМЕРНЫЕ ТЕМЫ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

| № п/п | Темы | Наглядность |
|-------------------------------|--|------------------------|
| 1. | Коллоквиум «Введение в филогению растений. Фоссилии. Фоссилизация». | |
| 2. | Сравнительный анализ организации тела низших и высших растений. Выход растений на сушу. Изучение отпечатков. Работа с отпечатками листьев. | Отпечатки листьев. |
| 3. | Эволюция вегетативных органов. Работа с гербарием (эволюция листа). Происхождение высших растений. | Гербарий. |
| 4. | Эволюция репродуктивных систем. Эволюция размножения. | Таблицы. Препараты. |
| 5. | Модусы. Коэволюция. Эволюция кариотипов. Эволюция функций. | Влажные препараты. |
| 6–7. | Черты эволюции примитивности и продвинутости семейства. | Гербарий. |
| 8. | Обобщающее занятие. | |
| Самостоятельная работа | | |
| 1. | Изготовление отпечатков. | |
| 2. | Работа с гербарием по составлению эволюционной характеристики конкретного семейства (по выбору). Оформление эволюционной карты. | |

ЛЕКЦИОННЫЙ КУРС

ВВЕДЕНИЕ В ФИЛОГЕНИЮ РАСТЕНИЙ

Под *филогенией* растительного мира понимают историю его развития, начиная с первых моментов возникновения вплоть до наших дней.

Филогенез, или *филогения*, (от греч. «филон» – род, племя; «генезис» – происхождение) – историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп: царств, отделов, классов, порядков, семейств, родов, видов. Отсюда возникло подразделение на *мегафилогению* (родственные взаимоотношения и преемственность высших систематических категорий: отделы – порядки) и *мезофилогению* (семейства – роды). После работ Н.И. Вавилова (преимущественно с культивируемыми растениями) большое внимание придается изучению внутривидовой изменчивости и формированию разновидностей, т.е. процессу видообразования – *микрофилогении*.

Термин «филогенез» был введен Э. Геккелем в 1866 г. Геккель предложил использовать для исследования филогенеза *метод тройного параллелизма* – сопоставление данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии.

Крупнейший советский ботаник Б.М. Козо-Полянский в 1950 г. писал, что *филогения характеризуется следующими признаками*:

1. Признает объективную реальность природы и эволюции.
2. Видит свою задачу в том, чтобы отразить «генеалогические» отношения в эволюции организмов, т.е. их филогенез.
3. Должна охватывать все доступные признаки; полученному материалу должна придаваться разная степень важности – особое внимание – фактам палеонтологии, эмбриологии, сравнительной анатомии.
4. В современной системе должна соблюдаться последовательность – от предков к потомкам (филиация), родство должно пониматься в эволюционном смысле.
5. Степень совершенства должна пониматься исторически, т.е. по тому месту, которое данная группа занимает в генеалогии.
6. Основанием для суждения о родственной близости должны служить глубокие, гомологические сходства; атипичное должно привлекаться лишь как пособие для установления родственных связей.
7. Наилучшим выражением эволюционных систематических отношений должно признаваться «родословное дерево», или филема.

Филогенетические древа отражают четыре типа эволюционных отношений между таксонами:

- хронистические (во времени в разные геологические периоды);
- кладистические (последовательность дивергенции таксонов на схемах филогенетических деревьев);
- патристические (эволюционные изменения вдоль одной ветви филогенетического дерева);
- фенетические (определяемые на основе степени сходства или несходства).

Закономерности биологической эволюции

1. В ходе геологического времени происходит увеличение массы живого вещества. На Земле установилось то обстоятельство, которое В.И. Вернадский назвал «всюдностью жизни».

2. Необратимость эволюции. По отношению к палеонтологической летописи закон необратимости эволюции был сформулирован бельгийским палеонтологом Л. Долло в 1893 г. Организм не может вернуться хотя бы частично к предшествующему состоянию, которое было осуществлено в ряду его предков.

3. В течение геологического времени происходило ускорение биологической эволюции. При сравнении длительности трех последних геологических эр:

Кайнозойская эра – 60 млн лет,
Мезозойская эра – 170 млн лет,
Палеозойская эра – 340 млн лет,

выделяется закономерное сокращение эр по направлению к современной эпохе, что отражает ускорение темпов эволюции.

4. Увеличение разнообразия (диверсификации) организмов. Разнообразии прерывалось массовыми вымираниями.

5. Вымирание сопровождало всему развитию жизни на Земле. По палеонтологической летописи установлено, что в геологической истории жизни были периоды массового вымирания, разделенные периодами постепенных эволюционных изменений.

6. Проявление консервативности в эволюции организмов. Среди высокоорганизованных растений встречаются представители, которые мало изменились от прошлых геологических эпох до настоящего времени. Термин «живое ископаемое» впервые употребил Ч. Дарвин, указав в качестве примера на восточно-азиатское дерево из голосеменных *Ginkgo biloba*. Как отмечал большой знаток ископаемой флоры А.Н. Криштофович, многие роды растений, владыки древних лесов, существовали чрезвычайно долго. Например, *Lepidodendron*, *Calamites* – не менее 100–130 миллионов лет. Возраст рода *Ginkgo* насчитывает более 150 миллионов лет. Живые ископаемые современно-

го растительного мира можно назвать филогенетически законсервированными во времени. Они незначительно изменились по сравнению с родственными формами геологического прошлого.

В последнее время наряду с изучением филогении морфологическими методами развивается *молекулярная филогения* – построение схем эволюции по данным сравнения ДНК, РНК и белков. Молекулярные исследования распространились и на сравнение ископаемых организмов.

Молекулярная палеобиогеохимия исследует химически распознаваемые остатки биологических соединений в составе ископаемого вещества. Называют такие остатки молекулярные ископаемые, химические ископаемые, *хемофоссилии*.

ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Перечень хемофоссилий, обнаруженных к настоящему времени в древних осадочных породах, достаточно велик. Среди них попадают аминокислоты, углеводы, фенольные соединения, липиды, углеводороды. Однако под воздействием геохимической среды – пород, температур, давлений – эти биохимические соединения меняют состав, строение, приобретая структуру, способную долго существовать в соответствующих геологических условиях. Ученые имеют дело с низкомолекулярными фрагментами исходных биосоединений и новообразованиями, возникающими в результате полимеризации и поликонденсации. Эти новообразования получили название геополимеров.

Экспериментально методом ионного травления при бомбардировке отполированной поверхности угля высокочастотной кислородной плазмой было доказано: ископаемый растительный материал сохраняет геохимическую индивидуальность анатомических структур, характерную для растений-предшественников. Различная устойчивость геополимеров к ионному травлению обусловлена соотношением легких и тяжелых атомов в их составе, особенностями кристаллической структуры, унаследованными от исходных веществ.

Фоссилии (лат. фоссилис – ископаемый) – ископаемые растения, точнее их окаменелые минерализированные остатки, сохранившиеся в слоях земной коры.

В естественных условиях погибшие растения или их части разрушаются, истлевают. Некоторые переносятся водой, отлагаются на дне водоемов, покрываясь илом, песком. При наличии свободного доступа кислорода идет прямое химическое окисление. На свету происходит разрушительное для тканей фотохимическое воздействие. Растительное вещество изменяется. Различными оказываются стадии, на которых заканчиваются или приостанавливаются эти процессы до

перехода растительного вещества в ископаемое состояние, когда дальнейшее изменение протекает, но замедленно. Под воздействием давления толщи горных пород, теплоты, влиянием самого времени в веществе происходят процессы полимеризации.

Процессы распада мертвого растительного вещества

Тление. При доступе воды и воздуха, воздействии световых лучей растительное вещество распадается на газы, водяной пар, минеральные соли. Не остается никакого твердого остатка.

Гуминификация протекает при периодическом присутствии влаги. При более затрудненном доступе кислорода происходят процессы брожения. Образующиеся соединения взаимодействуют с солями почвы. Растительное вещество, помимо жидких продуктов и газов, образует перегной. В результате гуминификации при накоплении растительных остатков образуется аморфная цементирующая масса.

Оторфование происходит в результате аэробного, затем анаэробного брожений. Процесс часто останавливается на ранней стадии вследствие накопления продуктов распада либо их погребения под непроницаемой толщей остатков. При этом значительная часть растительного вещества сохраняет строение и в какой-то степени химический состав, хотя и в полимеризованном состоянии. Полимеризация продолжается и при погребении вещества осадками.

Гниение. В присутствии воды при анаэробном брожении образуется полужидкая масса углеводов, газы.

Формы растительных остатков

К первой категории относятся такие остатки, где в том или ином виде сохраняется вещество растения даже со своим анатомическим строением.

Ко второй категории – остатки, представляющие следы растений в виде отпечатков.

Формы растительных остатков зависят от величины, строения, состава, плотности, стойкости самого объекта и от условий фоссилизации, т.е. доступа воздуха, проницаемости состава окружающих пород, циркуляции растворов, теплоты, давления и ряда других факторов.

Растения в ископаемом состоянии сохраняются в виде окаменелостей, отпечатков, обугленном состоянии.

Окаменелости. Окаменевают массивные части растений. Такие остатки внешне сходны со стволами и шишками современных растений, только пропитаны кремнеземом, известковыми солями.

Отпечатки. В виде отпечатков сохраняются листья, побеги, плоды, семена, даже цветки. Можно различить жилки, форму листьев, край листовой пластинки.

Углистые остатки образуются, когда растения не подвергались окаменению, пласты не испытывали чрезмерного давления, растительное вещество сохранялось в условиях без доступа кислорода, т.е. в болотах, торфяниках, илах. Такие остатки похожи на плохо высушенные почерневшие гербарные растения.

Интерес представляют обугленные остатки растений, очень глинистые или песчаные, в прослойках растительной трухи в виде стбельков, листьев, корневищ. Такими остатками долгое время пренебрегали, и наука от этого много потеряла. Профессор П.А. Никитин (Новосибирск) в своих работах показал, что эти невзрачные остатки представляют собой неопределимые сокровища. Нельзя изучать ископаемые флоры и фауны в отрыве от осадков, в которых они погребены, в отрыве от истории формирования этих осадков. Такой *литогенетический подход* к ископаемым семенным комплексам продолжает оставаться одним из руководящих принципов в практике палеокарпологов. В результате изучения палеокарпологического материала построена эволюционная стратиграфическая лестница ископаемых флор, отдельные ступени которой характеризуются флористическими уровнями. Флористические уровни используются в практике геологоразведочных работ.

Палеокарпологические коллекции с территории Беларуси, по которым можно составить представление о флоре межледниковых и ледниковых эпох плейстоцена, собраны Вл. Шафером и другими польскими исследователями и хранятся в Ботаническом институте Польской Академии наук в Кракове. Также в начале прошлого века макроостатки растений в межледниковых торфах с территории Беларуси изучал В.С. Доктуровский, но собранные им коллекции не сохранились.

В конце 1950-х годов изучение палеокарпологического материала в Беларуси проводилось П.М. Дорофеевым в Ботаническом институте Академии наук СССР в Ленинграде.

Зарождение изучения ископаемых форм

Так естественным образом сложилось, что человек вначале познавал окружающий его живой, меняющийся на глазах мир, а позже обращался мыслью к истории этого мира, к той ее части, которая запечатлена в каменных документах. К определению ископаемых растений не относились столь же строго, как к определению современных растений. Поэтому бинарный способ наименования был применен к ископаемым формам лишь в начале XIX в. Первые попытки создания систематики ископаемых растений были сделаны в 1820–1838 гг. Каспаром Штернбергом и в 1822–1838 гг. – Адольфом Броньяром. Им мы обязаны созданием первых научных представлений о смене эпох растительного мира в течение геологического времени, о большей или меньшей древности одних растений сравнительно с другими, о проис-

хождении современных растений от полностью вымерших, о развитии растительного мира в направлении от примитивных к более развитым растениям. Иными словами, К. Штернберг и А. Броньяр фактически заложили основы будущей филогении растений.

Зарождение в работах К. Штернберга и А. Броньяра наиболее существенных представлений филогении растений обычно не осознается как важнейший и наиболее ранний вклад палеоботаники в эволюцию растений. В дальнейшем филогения углубилась в познание тончайших связей между растениями, связей, которые выявляются лишь при исследовании целого современного растения на всех фазах индивидуального развития и притом всеми доступными методами, включая электронно-микроскопические и биохимические.

Остатки растений в глубоких слоях земной коры свидетельствуют о примитивности древних растительных форм, в то время как ископаемые остатки более близких к поверхности слоев говорят о постепенном усложнении организмов, которые приобретают все большее сходство с современными. Восстановить картину постепенного изменения видов от древнейших времен до наших дней и составляет задачу филогении.

Этапы в жизни растительного мира

В жизни растительного мира различают несколько этапов (по Циммерману, 1930 г.), характеризующихся господством определенных групп растений, а именно:

- век водорослей (с протерозоя до верхнего силура),
- век псилофитов (с верхнего силура до среднего девона),
- век папоротникообразных (со среднего девона до верхней перми),
- век голосеменных (с верхней перми до мелового периода),
- век покрытосеменных (с мелового периода до настоящего времени).

В схему «веков» не вошли мохообразные, поскольку они никогда не играли ведущей роли в растительном покрове Земли.

Время водорослей продолжалось более 2,5 млрд лет, почти в пять раз дольше, чем все последующие периоды развития мира растений, вместе взятые. В историческом плане водоросли представляют собой первый этап в развитии всего зеленого ствола растительного мира, а в общем круговороте веществ в природе играют огромную роль как первичное звено всех пищевых связей в водной среде и как гигантский поставщик кислорода в атмосферу.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ. ФИЛОГЕНИЯ НИЗШИХ И ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Организация тела низших и высших растений

Многочлеточные водоросли в процессе эволюции организуются по такому же плану, что и высшие растения. В направлении роста, в характере ветвления водоросли подчиняются общим закономерностям и свойствам живых клеток. Это явление полярности, реакции на действие земного притяжения, на положение магнитных силовых линий, на проявление симметрии. Строгая специализация, прекращение деления клеток у водорослей также влечет за собой явления старения, отмирания и смены.

Сравнивая низшие и высшие растения, мы должны помнить, что имеем перед собой проявления растительной жизни в принципиально разных условиях, поэтому, несмотря на единство функций, строение тела отвечает этому различию и его развитие шло разными путями.

Сравнивая низшие и высшие растения, можно сделать следующие выводы.

1. Функциональная и структурная дифференциация клеток положила начало возникновению тканей специального назначения.
2. Обе формы роста тела – интеркалярная и верхушечная – мы наблюдаем у сухопутных растений, которые были принесены на сушу низшими растениями.
3. У низших возникли и высоко дифференцировались все способы размножения и особенно все эволюционные ступени размножения полового, связанного с развитием специальных органов, эту функцию обеспечивающих.

Предпосылки для появления наземных растений

Предпосылок для появления наземных растений было, по видимому, несколько.

Во-первых, независимый ход эволюции растительного мира подготовил появление новых, более совершенных форм.

Во-вторых, за счет фотосинтеза морских водорослей в атмосфере Земли произошло увеличение количества кислорода; к началу силурийского периода оно достигло такой концентрации, при которой оказалось возможной жизнь на суше.

В-третьих, в начале палеозойской эры на обширных территориях земли происходили крупнейшие горообразовательные процессы, в результате которых возникли Скандинавские горы, горы Тянь-Шань, Саяны. Это вызвало обмеление многих морей и постепенное появление суши на месте бывших мелких водоемов.

Если раньше водоросли, населявшие литоральную зону, только в отдельные кратковременные периоды жизни оказывались вне воды, то по мере обмеления морей они переходили к более длительному пребыванию на суше. Это, очевидно, сопровождалось массовой гибелью водорослей; выживали лишь те немногие растения, которые смогли противостоять новым условиям жизни.

Трудности наземного существования

С переходом от водного к наземному существованию возникает ряд трудностей.

Обезвоживание. Для жизни необходима вода, а воздух – это среда, которая способствует высыханию. Поэтому наземным растениям нужно было выработать приспособления для добывания и запаса-ния воды. Высшие наземные растения стабилизировали содержание воды внутри своего тела и стали относительно независимыми от колебания влажности в атмосфере и почве.

Размножение. Нежные половые клетки должны быть защищены.

Опора. В отличие от воды воздух никак не поддерживает растение.

Питание. Для фотосинтеза растениям необходимы свет и углекислый газ, поэтому хотя бы часть растения должна возвышаться над землей. А минеральные соли и вода находятся в земле. Чтобы использовать эти вещества, часть растения должна находиться в земле и расти в темноте.

Газообмен. Для фотосинтеза и дыхания нужно, чтобы обмен углекислым газом и кислородом происходил не с окружающим рас-твором, а с атмосферой.

Факторы окружающей среды. Вода в водоеме обеспечивает постоянство условий окружающей среды. Сухопутная среда обитания в большей степени подвержена воздействию таких важных перемен-чивых факторов, как температура, интенсивность освещения.

Изменения в строении тела первых выходцев из воды

Какие же изменения происходили в строении тела первых вы-ходцев из воды?

Если в воде для создания буфера, ограничивающего воздейст-вия внешней среды на клетки, достаточно было слизистого чехла на поверхности оболочек, то на суше это оказалось совсем не подхо-дящим. Возникла целая серия покровных тканей.

Если в воде газообмен совершался легко, то на суше прямое общение внутренних тканей с воздушной средой опасно. Возникли, пройдя длительный путь эволюции, устьица, в значительной мере са-

морегулирующиеся. Для газообмена образовалась специальная ткань – аэренхима.

Появились запасующие, проводящие, выделительные ткани; ткани, защищающие и строящие органы размножения.

Выход на сушу вызвал усиленную дифференциацию тканей разнообразного, но специального назначения. Гистоструктурная сложность является первой и характернейшей чертой строения тела высших наземных растений.

Следующий высоко прогрессивный шаг в развитии растений суши – объединение тканей, возникновение сложных, хорошо защищенных органов. С образованием органов произошло восстановление полифункциональности, но не на клеточном уровне, а на более высоком, соответствующем возросшей сложности организма, – на уровне функциональной интеграции специальных тканей, создавших сложные органы. При этом совершенствовались сложнейшие механизмы, управляющие деятельностью всех органов и тканей, – механизмы регуляции. Эта полнота физиологического разделения труда с помощью разнообразных, сложно построенных органов является показателем прогрессивной эволюции на самом высоком уровне.

Происхождение высших растений

Высшие растения, по всеобщему убеждению, произошли от водорослевого предка. В пользу этого предположения говорят следующие факты:

1) в истории Земли эре высших растений предшествовала эра водорослей;

2) сходство наиболее примитивных высших растений – псилофитовых – с водорослями; в частности, дихотомический характер их ветвления;

3) сходство в чередовании поколений высших растений и многих водорослей;

4) наличие многоклеточных гаметангиев у высших растений и у некоторых водорослей;

5) наличие у большинства высших растений мужских гамет в виде сперматозоидов;

6) сходство в строении хлоропластов.

Трудно допустить, чтобы предками высших растений могли быть высоко организованные водорослевые формы. Их органы были специализированы применительно к водной среде. При выходе на сушу такие растения, конечно, должны были бы погибнуть. Вероятнее, что высшим растениям дали начало просто организованные водоросли. Такие организмы при выходе на сушу смогли выработать новые

органы, способные питать их и защищать от неблагоприятных условий новой для них внешней среды.

В качестве предков высших растений одни ученые предполагают зеленые водоросли, другие – бурые, третьи – красные.

Организация тела сосудистых растений

Спорофиты древнейших сосудистых растений представляли собой дихотомически ветвящиеся оси. В ходе эволюционной специализации возникли морфологические и физиологические различия между отдельными частями тела, приведшие к обособлению органов – побега, а позднее – и корня.

Во всех группах наземных растений с середины девона начала проявляться тенденция к образованию плоских боковых фотосинтезирующих органов – листьев. Подобно корням листья возникали разными путями. Своеобразие происхождения листьев нашло отражение в терминологии. Листья мохообразных называют филлидами; листья плауновидных – микрофиллами, или филлоидами; папоротникообразных – макрофиллами, или вайями. Большая поверхность листьев в сочетании с наиболее совершенной зернистой формой хлоропластов способствовала увеличению эффективности процессов фотосинтеза. Быстрое и равномерное распределение пластических веществ по всему телу растения оказалось возможным только при наличии флоэмы, которая обнаруживается у нижнедевонских риниофитов.

У самых первых наземных растений, имевших еще небольшие размеры, поглощение воды осуществлялось с помощью ризоидов – одноклеточных или многоклеточных однорядных нитей. По мере увеличения размеров тела происходил процесс формирования специализированных органов – корней с корневыми волосками. По-видимому, образование корней началось с верхнедевонского периода в разных систематических группах растений. Активное поглощение воды корнями стимулировало возникновение и совершенствование ксилемы.

Эволюция проводящей системы

По сущности эволюцию растений можно проследить по эволюции проводящей системы осевых органов.

У ископаемых силурийских-девонских форм трахеальные элементы вытянуты в длину и имеют суживающиеся концы. В процессе эволюции наклонные конечные стенки со временем принимают поперечное положение. Изменяется структура перфорационной пластинки: уменьшается количество перекладин, увеличивается ширина сквозных отверстий, что приводит к уменьшению сопротивления току жидкости. Дальнейший шаг – исчезновение перекладин и образование простой перфорационной пластинки. Простая перфорация является наи-

более совершенным типом сквозного отверстия между члениками сосудов, так как сопротивление току жидкости здесь сведено к минимуму. Длина члеников уменьшается, поперечное сечение становится более округлым, широким.

Таким образом, трахеидоподобные членики сосудов постепенно совершенствуются, все больше специализируясь по линии выполнения водопроводящей функции. Членики сосудов возникли из трахеид независимо в нескольких группах растений: некоторых представителей родов *Selaginella* (полушниковые) и *Equisetum*. Появление члеников сосудов в столь разных группах – превосходный пример конвергентной эволюции.

Если членики сосудов произошли из трахеид, то членики ситовидных трубок возникли из ситовидных клеток. Возникновение клеток-спутниц нужно считать большим шагом вперед в эволюции покрытосеменных. Одновременно с этим происходит постепенная редукция ситовидных участков на боковых стенках. Для наиболее специализированных члеников ситовидных трубок характерна локализация ситовидных участков на конечных стенках. При этом сложные ситовидные пластинки переходят в простые, более приспособленные для функции проведения. Этот процесс аналогичен превращению лестничной перфорации в простую. Наконец, в процессе эволюции происходило уменьшение длины и увеличение диаметра члеников ситовидных трубок.

Таким образом, эволюция ситовидных трубок, как и эволюция сосудов, шла в направлении выработки структур, максимально продуктивных в процессе проведения жидкостей. При этом наблюдается определенная корреляция в эволюции ситовидных трубок и сосудов: степень специализации ситовидных трубок соответствует уровню развития сосудов. Наиболее совершенные типы обоих элементов встречаются у травянистых покрытосеменных.

Эволюция стел

Первичные проводящие ткани и, если имеется, сердцевина образуют центральный цилиндр, или стелу (от греч. колонка, столб).

Наиболее примитивный тип – *протостела* – состоит из сплошного тяжа проводящей ткани, в котором флоэма окружает ксилему. Протостела обнаружена у вымерших групп споровых сосудистых растений, псилофитов, плауновидных.

Если в центре формируется паренхимная ткань – сердцевина, окруженная проводящей тканью, – это *сифоностела*. Такой тип стелы у большинства папоротников. Стелы разных видов селлагинеллы (полушниковые) могут варьировать от протостелы до эктофлоической сифоностелы, у которой центр занят паренхимой сердцевины, примыкающей к ксилеме, а флоэма располагается к периферии от ксилемы.

У некоторых видов формируется более сложный вариант стелы – полициклическая сифоностела, у которой несколько цилиндров ксилемы и флоэмы как бы вставлены друг в друга и разъединяются лишь участками паренхимы.

Если вокруг сердцевины образуется система отдельных тяжей проводящих тканей, – это *эустела*. Характерна для хвощей, голосеменных, покрытосеменных.

Отметим два важных свойства проводящей системы.

Во-первых, она образует транспортную систему, которая разносит питательные вещества и воду по всем клеткам тела, что позволяет растениям достигать больших размеров и сложной организации.

Во-вторых, тело растения получает внутреннюю опору.

Как только тело растения получило возможность возвышаться над землей, сразу же возникла конкуренция за свет и появилась тенденция к развитию все более высоких форм.

Эволюция жизненных форм

Первичной жизненной формой покрытосеменных является вечнозеленое мезофильное дерево. Листопадные деревья – вторичными.

Эволюция покрытосеменных шла от деревьев через кустарники к травам, сначала многолетним, а затем однолетним. Идея вторичности травянистых форм по сравнению с исходными древесными была впервые высказана в начале XX века Джеффри и Галлиром.

Эволюционное преобразование древесных форм в травянистые характеризуется постепенным ослаблением и, наконец, прекращением активности камбия. Путем олигомеризации постепенно сокращалось корнелистовое расстояние, совершенствовалась проводящая система. Ускорялись процессы онтогенетического развития. Репродуктивная фаза наступает у трав рано и с минимальной затратой материала на построение вегетативных органов, а семенная продуктивность по сравнению с вегетативной массой достигает максимума. Как видим, по сравнению с древесными формами травы в эволюционном отношении более пластичны.

Наряду с эволюцией стебля от древесного к травянистому, от многолетних к однолетним во многих группах происходит эволюция стебля по линии более узких приспособлений. Из прямостоячих форм возникли как стелющиеся формы и разнообразные лианы, так и многочисленные эпифиты. Из зеленых автотрофных форм возникли как сапрофиты, так и полупаразиты, и паразиты. Наконец, в процессе эволюции произошли жизненные формы с различного рода подземными органами для перезимовывания, отложения запасных питательных веществ, вегетативного размножения. Такое разнообразие жизненных

форм, возникших по линиям узкого приспособления осевых органов, наблюдаем только у покрытосеменных.

Модусы морфологической эволюции

У растений, как и у животных, эволюционное изменение организмов может осуществляться на разных стадиях развития. В результате изменения хода индивидуального развития возникают глубокие качественные изменения формы и функции отдельных частей и органов или всего организма. Характер и масштаб этих изменений зависят от модуса «филэмбриогенеза».

Модусы (с лат. – вид, мера) классифицируются следующим образом.

I. Пролонгация (удлинение стадии)

1. Терминальная пролонгация: удлинение конечных стадий развития или надставка новых стадий.
2. Медиальная пролонгация, или интеркаляция: удлинение средних стадий развития или вставка новых стадий.
3. Базальная пролонгация: удлинение начальных стадий.

II. Аббревиация (выпадение стадий)

1. Терминальная аббревиация: укорочение развития за счет выпадения поздних стадий.
2. Медиальная аббревиация: выпадение промежуточных стадий.
3. Базальная аббревиация: укорочение развития за счет выпадения ранних стадий.

III. Девияция (отклонение)

1. Терминальная девияция: отклонение последних стадий развития.
2. Медиальная девияция: отклонение промежуточных стадий развития.
3. Базальная девияция: отклонение ранних стадий развития.
4. Тотальная девияция: общее отклонение всего развития в результате девияции зачатков, то есть резкого изменения начальных стадий.

Очень часто наблюдается пролонгация развития. Так, путем терминальной пролонгации возникают многие структуры околоплодника, служащие в качестве анемохорных и зоохорных приспособлений. Путем пролонгации не возникает ничего существенно нового. По выражению А.Н. Северцова, в данном случае эволюция исходит из такой начальной стадии развития, когда орган является уже во многих отношениях вполне готовым образованием.

Прямую противоположность пролонгации составляет аббревиация. Обычным случаем является выпадение конечных стадий развития. Путем терминальной аббревиации начинается рудиментация. Медиальная аббревиация не приводит к крупным новообразованиям. Ее роль – сокращение, а следовательно, и ускорение развития путем

исключения тех промежуточных стадий, которые потеряли свое значение и стали лишними.

Как и другие эволюционные изменения онтогенеза, девиации осуществляются тем легче и чаще, чем более поздних стадий они касаются. На поздних стадиях морфогенеза могут измениться относительные размеры частей и их взаимное расположение.

Чем крупнее эволюционное изменение онтогенеза, тем на более ранней стадии оно должно проявиться.

В эволюции покрытосеменных исключительное значение имеет сочетание девиации с терминальной аббревиацией. Так, неотения представляет остановку онтогенеза на более ранней стадии, чем у предков. С эволюционно-генетической точки зрения неотения замечательна тем, что максимальный фенотипический эффект достигается путем минимальных изменений в генотипе. Травянистые покрытосеменные произошли от древесных форм в результате неотении. Однодольные являются неотеническими производными двудольных.

Возможное отчленение новых крупных таксонов именно от примитивных (относительно неспециализированных) как наиболее пластичных в эволюционном отношении представителей предшествующих фил может означать до известной степени параллельное развитие производных и исходных фил, по крайней мере, на первых этапах филогенеза новой группы. При этом первичные формы дериватной группы – носители ключевого ароморфоза – первоначально находятся в недрах предыдущего уровня. При подъеме на новый уровень организации осуществляется переход от конвергенции к дивергенции.

Концепция монофилии применима к видам и родам, в меньшей степени к семействам, но весьма сомнительна в отношении таксонов высокого ранга – классов и отделов. Параллельное развитие очень широко распространено в природе.

Эволюция листа

По разнообразию форм, строения, размеров и расположения листьев покрытосеменные не сравнимы ни с какой другой группой высших растений. Необычайная эволюционная пластичность и полиморфность листа – характернейшие черты покрытосеменных.

Возможным исходным типом листа мог быть простой овальный лист с перистым жилкованием. Обычно цельные листья с перистым жилкованием имеют наиболее примитивные современные покрытосеменные (*Magnoliaceae*, *Degeneriaceae*). Далее пластинка становится лопастной. В результате углубления изрезанности до основания пластинки возникают рассеченные листья, затем – пальчатосложный лист, который посредством интеркаляции рахиса дает начало перистосложному типу.

В процессе эволюции жилкования изменялись как взаимоотношения главной и боковых жилок, так и прохождение боковых жилок в пластинке листа. В зависимости от прохождения и окончания боковых жилок (жилок второго порядка) в пластинке перисто-нервных и пальчато-нервных листьев различают следующие типы жилкования:

- *краспедодромное*, краебежное или краевое:
боковые жилки доходят до края пластинки, нередко выступают за край в виде зубцов. Это самый примитивный тип жилкования.
- *брохидодромное*, петлевидное:
боковые жилки, не доходят до края пластинки, заворачивают кверху и присоединяются к вышележащей боковой жилке, образуя петлю. При этом жилки вдоль края пластинки формируют все уменьшающиеся петли, которые заметно выделяются из остальной сети более тонких жилок. Петлевидное жилкование возникло из примитивных форм краебежного.
- *камптодромное*, дуговидное:
боковые жилки расположены дугообразно, причем нижние из них длиннее всех последующих. Все боковые жилки не доходят до края пластинки, заворачивают кверху, а в верхушечной части листа концы их более или менее сходятся вместе и там теряются. Есть промежуточные формы между петлевидным и дуговидным жилкованием.
- *диктиодромное*, сетчатое:
боковые жилки не доходят до края пластинки многократно ветвятся, а их многочисленные ответвления соединяются между собой, образуя сетку без отдельных петель.

Сетчатый тип, являющийся самым совершенным, произошел из петлевидного. Между этими двумя типами имеются постепенные переходы.

Козволюция

В последнее время в биологии проблема коэволюции организмов приобретает все большее значение. *Козволюцию*, или сопряженную эволюцию, рассматривают как длительный процесс взаимной адаптации двух или более организмов, поддерживаемый селекцией. Главным последствием коэволюции является сосуществование чужеродных организмов в единой ассоциации, позволяющее им наиболее оптимальным образом распределять ресурсы из окружающей среды. Обнаруживаются тенденции придать понятию коэволюции в биологии универсальное содержание как событию, имеющему место в пределах самих организмов – между их отдельными клетками или макромолекулами и между биологическими и физико-химическими процессами в глобальном масштабе.

Эволюция любых организмов определяется их положением в круговороте веществ в пределах экосистемы и ограничена ее рамками.

Одной из актуальных задач современной биологии является синтез эволюционной теории и учения о биосфере. Исследование факторов и механизмов коэволюции между организмами – один из путей подобного синтеза. Именно коэволюционные процессы определили существующие экологические взаимодействия между организмами в биосфере. Проблема коэволюции в органическом мире оценивается как универсальная.

Наиболее тесной формой коэволюции является симбиогенезис, приведший к образованию принципиально нового организационного уровня живого – эукариотической клетки. Гипотеза симбиогенеза впервые была выдвинута в работах А. Шимпера, К.С. Мережковского, А.С. Фаминицына, Б.М. Козо-Полянского в начале XX века. В 1960-х годах на основе данных по молекулярной биологии, генетики и ультраструктуры клеток эта гипотеза постепенно трансформировалась в теорию. Теорию симбиогенеза развил А.Л. Тахтаджян. В настоящее время она стала неотъемлемой частью эволюционного учения и наиболее интенсивно разрабатываемой его ветвью.

Остается недооцененным эволюционное значение исторически обусловленных взаимодействий между организмами на физиологической основе, не затрагивающей генотипической самостоятельности кобионтов. Подобное ассоциирование организмов с согласованными путями метаболизма варьирует от прочных стабильных (лишайники) до более независимых (микориза). Коэволюцию разнородных организмов в виде более или менее прочных «сцепок» необходимо рассматривать в качестве существенной черты общей эволюции экосистем.

Коэволюция – процесс многомерный. Например, грибы коэволюируют с организмами всех типов организации: от вирусов до млекопитающих. Вместе с тем именно пара «грибы–растения» оказалась эволюционно наиболее перспективной. Отношения между ними сыграли выдающуюся роль в судьбах растений. Растения всегда рассматривались в качестве важнейшей биотической компоненты биосферы. Коэволюция между грибами и растениями и ее последствия анализируются на экосистемном уровне.

Современные данные палеобиологии свидетельствуют о том, что возникновение глубоких взаимосвязей между грибами и растениями – событие, уходящее в докембрий. В.И. Вернадский считал, что первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни. Должны были сразу появиться биоценозы. Органический мир всегда эволюционировал как единое целое. Автотрофы и гетеротрофы возни-

кали не отдельно и не один после других, а одновременно в рамках единого биотического круговорота веществ. Уже на уровне первых эукариотов в докембрии наметилось и получило оформление разделение органического мира на животных, растения и грибы; продуценты и редуценты; биотрофы и сапротрофы. Все последующее развитие – лишь дальнейшая детализация сложившихся отношений. Эволюция видов или более крупных таксономических групп во многом определяется конкретной ролью организмов в круговороте веществ.

Гниение, разложение – столь же необходимые процессы для эволюции организмов и развития биосферы в целом, как и фотосинтез, несмотря на глубокие принципиальные различия этих процессов.

Деятельность организмов, превращающих органическое вещество в доступную для растений форму, – такая же необходимая часть естественного цикла Земли, как и процесс аккумуляции органического вещества.

Удачно введение в эволюционную биологию понятия *парагенезиса* как сопряженного взаимозависимого состояния и развития всех компонентов, составляющих экосистему. Сам термин «парагенезис» родился в минералогии и первоначально означал закономерную ассоциированность минералов, обусловленную минералообразующими процессами. Парагенетический метод подразумевает исследование системно сопряженных коэволюционных изменений всех компонентов экосистем любого ранга, включая биосферу. При этом любая экосистема должна рассматриваться как парагенетическая ассоциация автотрофов с гетеротрофами. Парагенетический метод позволяет реконструировать конкретные этапы эволюции системно сопряженных элементов биосферы и диктует необходимость комплексного подхода при палеоботанических исследованиях.

Эволюция кариотипов

При рассмотрении вопросов генезиса любой группы растений нельзя не коснуться эволюции их кариотипов, поскольку кариотип является носителем интегрированного блока генов.

При образовании видов происходит процесс не только увеличения числа хромосом (с ним связано повышение степени рекомбинации), но и уменьшения, который протекает через дислокацию, перемещение генетического материала с одной хромосомы на другую согласно дислокационной теории. У покрытосеменных наиболее часто встречаются основные числа: $x = 7, 8$ и 9 и производные от них вторичные числа. Редкий случай обнаружения низкого числа хромосом у растений говорит о менее интенсивном процессе видообразования из-за снижения степени рекомбинации.

Приобретение хромосом переносится легче, чем потеря, особенно при малом исходном числе. Числа 4 и 5 являются чрезмерно малыми для наземных растений. Возможна вторичность наиболее низких хромосомных чисел у покрытосеменных.

Наиболее вероятным представляется первоначальное удвоение у предков архегониат $n = 4$ в результате нерасхождения хромосом при делении клетки как следствие воздействия экстремальной среды с утратой одной хромосомы. Образование $n = 7$ оказалось благоприятным в условиях освоения суши и закрепилось отбором как «удачное» сочетание генов.

Так, гнетовые в ходе эволюции значительно продвинулись по ряду признаков (например, наличие во вторичной ксилеме наряду с трахеидами настоящих сосудов) в связи с сохранением, вероятно, исходного для всех анцестральных форм голосеменных основного числа хромосом 7. Такой феномен гнетовых следует рассматривать лишь как конвергенцию в ходе очень длительного, независимого, параллельного развития голосеменных и покрытосеменных. Отчленение ветви, ведущей к покрытосеменным, наиболее реально могло произойти от инициальной группы голосеменных, когда еще основные типичные черты последних не утратили пластичности и не стали консервативными. Такая пластичность проявляется при возникновении каждой группы.

Отклонением от генеральной стратегии отбора в новой усложненной обстановке могла стать утрата еще одной хромосомы и тем самым образования $n = 6$. Так, у *Pinaceae* в качестве исходного числа отчетливо выступает $n = 12$, тогда как число $n = 11$ (у *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*), по-видимому, является вторичным, редуцированным.

Возможно, на базе $n = 7$ способны образовываться более высокоплоидные карิโอотипы, чем на основе иных хромосомных чисел.

Утрата карิโอотипом $n = 7$ одной или более хромосом, может быть, приводит к повышению адаптивности к определенной сфере абиотических или биотических экзогенных условий, но существенно ограничивает (вследствие морфологической специализации) возможности прогрессивной эволюции, переход на новый, более высокий уровень организации. При значительном экологическом диапазоне у таких организмов эволюционная пластичность в долговременной перспективе снижается.

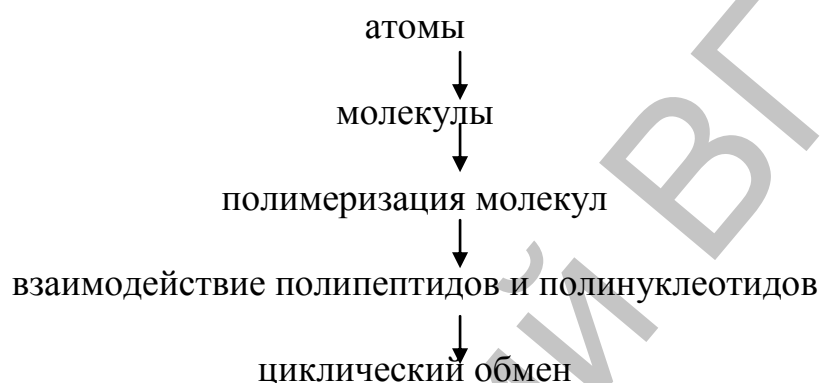
Эволюция функций

Эволюцию функций растений не всегда можно изобразить в виде иерархического «древа», как это принято в систематике. Причина в том, что «целевое» назначение многих функций (фотосинтез, дыхание, механизмы роста), возникших на заре развития царства расте-

ний, не изменилось; преобразовались лишь их интенсивность и способы реализации, не затрагивающие биологических основ.

Общие представления о возникновении обмена веществ

Возникновение сложного циклического обмена веществ организмов датируется возрастом более 3,2 млрд лет. Этот процесс можно схематически изобразить так:



Синтетические процессы, протекавшие в абиогенной среде, могли быть усилены в случае их пространственной локализации. На начальных этапах предбиологической эволюции коарцеваты, в которых возникла концентрация определенного набора ионов металлов и простых органических веществ, стали основой для перехода к биогенным синтезам. Эти синтезы усиливались и принимали более направленный характер с появлением в коарцеватах АТФ, синтезированного первоначально абиогенным путем.

Способность к синтезу органических веществ из неорганических проявляется у различных живых существ, которые отличаются по организации и первичным механизмом процесса. Среди них встречаются одноклеточные и многоклеточные. Одно из проявлений автотрофного обмена – фотосинтез. Фотоактивность заложена в природе самой жизни, а фотосинтез является лишь более специализированным ее проявлением.

Эволюция фотосинтеза

При заселении водорослями прибрежной зоны водоемов создаются условия (изменение концентрации минеральных веществ вокруг организмов во время приливов и отливов; возможность удержаться в прибрежной зоне прикрепленным формам) для дальнейшего действия отбора в направлении многоклеточности. Увеличение только размеров клеток ограничивало возможности усиления фотосинтеза. Ведь с увеличением размера и усложнением структуры клетки более 60–70% продуктов фотосинтеза потребляются материнской клеткой.

Вероятность увеличения размеров клетки не беспредельна, поэтому эволюция пошла по пути ограничения роста клеток, уменьшения контактов клеток с внешней средой. Эти события имели принципиальное значение для интенсификации процесса размножения клеток и возникновения многоклеточных фотоавтотрофов.

С возникновением организмов, дифференцированных на клетки, ткани, органы, системы органов, появилась еще большая потребность в продуктах фотосинтеза. Так, у многоклеточных водорослей каждая единица массы хлорофилла способна фиксировать углекислого газа больше, чем у одноклеточных. С выходом растений на сушу происходит дальнейшая дифференциация тела и увеличение разнообразия видов. Возникают новые типы и механизмы взаимодействия между функциями фотосинтеза и роста в целостном организме и создается система самонастройки процессов питания, роста и размножения на эффективное использование растениями света.

Эволюция фотосинтеза связана со становлением его аппарата (пигментной системы, хлоропластов, листьев). Данные «молекулярной палеонтологии» показывают, что порфириносодержащие структуры были синтезированы из пиррольных соединений уже в процессе химической эволюции, но только с появлением живых организмов они нашли соответствующее применение в качестве хлорофиллов, цитохромов. Дальнейшее усиление каталитических функций порфиринов было достигнуто путем образования комплексов с железом, медью, магнием, кобальтом. К тому же порфирины, обладая антирадиационными свойствами, обеспечивали живым существам успех в борьбе за существование.

В ходе эволюции фототрофов происходит смена форм пигмента. Еще К.А. Тимирязев показал, что хлорофилл способствовал завоеванию растениями суши: «Хлорофилловая функция должна была первоначально выработаться у первобытных морских водорослей, и именно в этой подводной флоре встречаемся с наибольшим разнообразием пигментов. Из всех этих веществ, вероятно, самое важное – хлорофилл». К важным особенностям хлорофилла, определившим его как основной пигмент фотосинтеза, принято относить его способность к окислительно-восстановительным превращениям, поглощать квант света и отдавать электрон акцептору.

Физико-химические свойства хлорофилла наилучшим образом реализуются в хлоропластах, имеющих довольно сложную структуру.

В ходе эволюции растений меняется количество гран хлоропластов, их диаметр, количество и плотность упаковки тилакоидов в граны, состояние стромы хлоропластов. В процессе эволюции не только возникает и совершенствуется структура хлоропластов, но и складывается механизм для поддержания их стабильности в онтогене-

зе – соответствие между оттоком веществ из них и интенсивностью фотосинтеза.

Формирование хлоропластов в онтогенезе в какой-то мере повторяет путь их эволюционного становления (закон рекапитуляции).

«Спрос» на фототрофный метаболизм, выходя за популяционные потребности, был связан с необходимостью обеспечения энергетическим материалом распространявшейся по Земле жизни. Это и определило широкую дивергенцию фототрофных существ в направлении усиления как физико-химических механизмов фиксации углерода, так и поиска возможностей их эффективного использования.

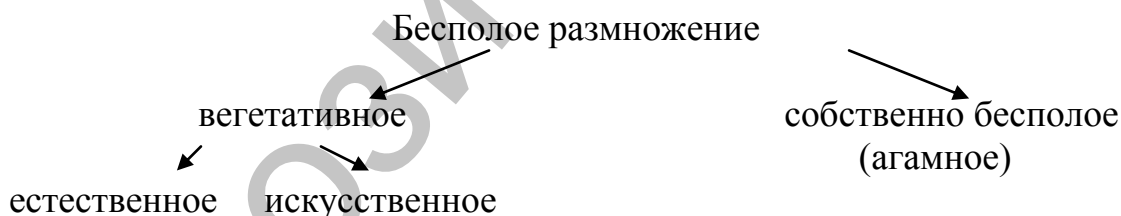
Эволюция размножения

Одной из важнейших функций любого живого организма является воспроизведение себе подобных (функция самовоспроизведения). Воспроизведение может осуществляться на разных уровнях структурной организации: молекулярном, клеточном, на уровне организмов. Воспроизведение на уровне организмов – это и есть размножение.

Размножение, т.е. способность оставлять после себя потомство, – одно из основных свойств живых организмов. Оно поддерживает непрерывность и преемственность жизни видов и в целом жизни на земле.

Бесполое размножение осуществляется вегетативными частями тела растительного организма или специализированными клетками – спорами.

Типы бесполого размножения



Вегетативное размножение присуще как низшим, так и высшим растениям. Это практически универсальный способ размножения. В естественных условиях вегетативно не размножаются только большинство голосеменных (исключением являются саговники, кедровый стланик, можжевельник казацкий, пихта, сосна горная), из покрытосеменных – одно- и двулетние растения.

В основе вегетативного размножения лежит свойство регенерации, т.е. способность восстанавливать недостающие части и формировать новые дочерние организмы. Возможность регенерации целого организма из его части (даже из одной клетки) связана с тотипотентностью клеток.

Так как при вегетативном размножении от родительского организма отделяются какие-либо части (одноклеточные или многоклеточные), сформировавшиеся дочерние особи являются точной копией родительской. Следовательно, при вегетативном размножении консервативно закрепляются как генотипические, так и фенотипические особенности вида.

У наиболее примитивно организованных одноклеточных и талломных низших растений – водорослей – основными способами вегетативного размножения являются деление клетки надвое (амебодных, монадных и коккоидных форм) и фрагментация колониальных и многоклеточных организмов с последующей регенерацией особи. Размножение делением клетки надвое характерно для *Cryptophyta*, *Chrysophyta*, *Euglenophyta*, *Chlorophyta*, *Rhodophyta*. Фрагментация путем распада нитей на участки встречается во всех группах водорослей, но особенно хорошо выражена у нитчатых зеленых водорослей порядка *Zygnematales*. Другие формы фрагментации – регенерация отпавшей части слоевища, групп клеток или отдельных клеток слоевища, спонтанное отпадение ветвей, отрастание ризоидов – свойственны низшим представителям *Phaeophyta* и *Rhodophyta*, а также зеленым водорослям из порядков *Ulotrichales* и *Siphonales*. Причиной распада многоклеточного слоевища на фрагменты часто являются случайные механические факторы (действие волн, течения, погрызы животных) или отмирание части клеток. Как при делении, так и при почковании дочерние клетки наследуют от материнской не только протопласт, но и оболочку.

У высших растений формы естественного вегетативного размножения более разнообразны и специализированы.

Вегетативное размножение – самый древний тип размножения. Оно возникло на доклеточном уровне жизни как ответная реакция организмов на нарушение соотношения процессов роста и питания.

Собственно бесполое размножение (спорообразование)

Процесс образования спор характерен для большинства водорослей (исключение составляют *Bacillariophyta*, *Charophyta*, *Cyclosporangophyceae*) и всех без исключения высших растений. Споры не наследуют оболочку материнской клетки. Из споры крайне редко развивается особь, подобная родительской. Спорообразование как процесс размножения встречается только у примитивных зеленых водорослей (*Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Ulotrix*, *Oedogonium*), характерно для *Chrysophyta*, *Xanthophyta* (*Tribonema*).

У высокоорганизованных водорослей и у всех высших растений (мохообразных, хвощеобразных, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных) процесс спорообразования происходит всегда, но из споры формируется заросток, по своим морфологиче-

ским, цитологическим, функциональным особенностям отличающийся от спорофита.

Спорангии и споры высших растений устроены значительно сложнее, чем у низших. В условиях жизни на суше спора оказалась весьма важным образованием, при помощи которого происходит расселение вида и переживание неблагоприятных условий. Для примитивных высших растений характерна изоспория, поэтому у них образуются обоеполые гаметофиты. Уже у хвощей появляется физиологическая гетероспория. Не различающиеся по морфологическим признакам споры при попадании на субстраты формируют однополые заростки: на бедных питательными веществами почвах образуются мужские заростки, на богатых – женские.

Для селягинелловых, сальвиниевых; голосеменных и покрытосеменных характерна морфологическая разноспоровость. Разноспоровость – первая ступень на пути половой дифференцировки особей. В процессе эволюции разноспоровость сопровождается редукцией заростков.

У высших споровых растений (плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные) функцию расселения вида осуществляет мегаспора. У голосеменных и покрытосеменных мегаспора никогда не покидает материнского растения.

Таким образом, у высших растений спора не осуществляет процесс размножения. У всех без исключения высших растений и у высокоорганизованных водорослей размножение происходит только благодаря сочетанию двух процессов – спорообразования и полового процесса.

Под половым процессом следует понимать всю совокупность явлений, которые сопутствуют половому размножению: это половая дифференцировка особей или тканей; образование половых органов (очень редко они не возникают); формирование половых клеток (иногда они не образуются, но их функцию выполняют или сами одноклеточные организмы, или некоторые клетки многоклеточных организмов); передвижение гамет, слияние различающихся по признаку пола гамет – процесс оплодотворения; образование зиготы, формирование зародыша нового организма. Несомненно, процесс оплодотворения – один из важнейших этапов полового процесса, но отнюдь не единственный, поэтому отождествлять понятия «половой процесс» и «оплодотворение» нельзя.

Как же возник процесс слияния клеток, и что он за собой повлек?

Известную долю информации об историческом прошлом несут живущие ныне низшие растения. Они не только размножаются половым путем, но и демонстрируют нам его разнообразные формы. Это хологамия, изогамия, гетерогамия, оогамия. Вследствие того, что три последние формы требуют уже более высокого уровня специализации

половых клеток, можно предположить, что вначале могла быть осуществлена именно хологамия.

Но хологамия, как мы ее наблюдаем в наше время, – это уже регулярно и разнообразно совершающаяся форма слияния клеток. А как она могла вообще возникнуть? Попробуем допустить, что первые слияния клеток могли быть чисто случайными. Но если слившиеся клетки оказались достаточно близкими друг другу, физиологически совместимыми, то слияние произошло полное, слились и ядра их, в которых образовался двойной набор хромосом. Такие клетки получили большое биологическое преимущество, т.к. влекли за собой обогащение наследственных возможностей и повышение жизнеспособности потомства. Слияние стало «поощряться» отбором, диплоидные особи энергично размножались. С появлением редукционного деления ядер действие естественного отбора уже стало направлять циклы развития индивидуумов: слияние клеток, их рост и развитие, подготовка к новому слиянию и т.д. Как нетрудно себе представить, вид стал жить в составе двух форм, т.е. в двух состояниях – гаплоидном и диплоидном.

Так возник и сохранился до наших дней цикл, где две формы оказались связанными друг с другом цепью превращений – не только цитологических, физиологических, но часто и морфологических. Беспорядочное вначале существование диплоидных особей вида перешло в закономерный цикл развития индивидуума в связи с его половым размножением. Роль гаплоидной и диплоидной формы определилась в этом цикле, приобретя (благодаря мейозу и слиянию) характер нормального течения смен одних другими. Это мы и называем *сменой фаз развития* или *чередованием поколений* (n и $2n$).

Большое значение полового размножения обнаруживается в том, что уже у низших растений выработались такие приемы защиты от близкородственных скрещиваний, как гетероталлизм, половая дифференциация гамет, разделение пола вплоть до двудомности и др.

Возникшие диплоидные клетки для следующего акта слияния должны пройти цикл редукционного деления (мейоз). В результате этого возникнут гаплоидные клетки, предназначенные для последующего слияния и потенциально готовые к нему, т.е. готовые к восстановлению нового диплоидного состояния. Это явление – переход от гаплоидного состояния к диплоидному и обратно – называется *сменой ядерных фаз*. При этом необходимо заметить, что сама смена ядерных фаз (как и половой процесс) не зависит от уровня морфологической организации особей, от особенностей жизнедеятельности, в которой она протекает, и свойственна всем низшим эукариотам и всем высшим наземным растениям. Не зависит она прямо и от внешних условий, если эти последние не положат предел нормальной жизнедеятельности организма.

Таким образом, размножение растений – процесс сложный, многогранный, разнообразный, значительно отличается от размножения животных.

Филогенез семенных растений в условиях техногенной среды

Проблема устойчивости в эволюционном аспекте наиболее глубоко и всесторонне проанализирована в работах И.И. Шмальгаузена. Рассматривая эволюцию как регулируемый процесс, И.И. Шмальгаузен во главу угла ставит неизменяемость органических форм, а – парадоксальным образом – их устойчивость. Это не устойчивость неорганической природы, а способность сохранять стационарное состояние при меняющихся взаимоотношениях со средой, основанная на регуляциях.

То, что на клеточном и онтогенетическом уровне является смертью, отсутствием регуляции, на популяционном уровне выступает как регуляция. Взаимодействие клеточных, онтогенетических и популяционных регуляций и создает закономерный ход эволюции.

Биологические системы разного уровня организации (молекулярно-генетический, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический) – это звенья взаимосвязанных и иерархически соподчиненных единиц, исторические изменения которых всегда взаимосвязаны.

Живой организм обладает большим количеством признаков, остающихся более или менее константными при действии экстремальных факторов среды. Упорядоченность во времени обуславливает строгую последовательность протекания процессов метаболизма. Высокая степень упорядоченности живых систем обеспечивает самосохранение их организации в изменяющихся условиях среды. Самосохранение достигается как сопротивлением внешним воздействиям, так и активным их преодолением.

Специфическим свойством живого является колебательный характер процессов жизнедеятельности. Колебательное поведение – это фундаментальная динамическая модель живых самовоспроизводящихся систем. Благодаря ритмическим колебаниям достигается приспособленность живой системы к изменяющимся условиям среды.

Эволюция возможна лишь потому, что устойчивость живых систем базируется на лабильности их организации, способности к изменениям в определенных направлениях, ведущих в итоге к дальнейшему совершенствованию самих механизмов сохранения.

Устойчивость растений к действию экстремальных факторов обусловлена функционированием ряда клеточных и тканевых систем, которые названы системами надежности.

В многообразии ответных реакций растений на различные типы экстремальных воздействий (засуху, температуру, загрязнение воздуха, засоление, повышенную радиацию) выявляется значительная качественная аналогия, что позволяет говорить об общих принципах функционирования адаптации растений к стрессам. Первичные (основные) нарушения можно выявить уже на клеточном уровне.

Рычагом осуществления адаптивных перестроек является система координации метаболизма, контролируемая в конечном итоге центром генной регуляции – ядерной ДНК, реализуемая через деятельность ферментных систем и лимитируемая энергетическим потенциалом клетки и всего организма в целом. В то же время возможности растений не беспредельны. Если экстремальный фактор превышает по своей силе границы «зоны адаптации», то его координационные механизмы не в состоянии устранить вызываемые внешними воздействиями расстройства в метаболизме. Происходит все более углубляющаяся дискоординация последнего, что приводит к неизбежной гибели растений.

В ответ на действие загрязнителей атмосферы происходит быстрая эволюционная дифференциация популяций у однолетников. Эволюционные преобразования в популяциях лесных пород более медленны из-за продолжительного репродукционного цикла, многолетнего роста, прерывистого характера давления отбора под влиянием атмосферных загрязнений.

ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ

1. Филогения растений как наука. Задачи филогении.
2. Признаки филогении растений.
3. Графическое изображение филогении. Типы эволюционных отношений между таксонами.
4. Закономерности биологической эволюции.
5. Вклад ученых (зарубежных, русских, белорусских) в развитие филогении растений.
6. Современное состояние, перспективы развития филогении растений.
7. Процессы распада растительного вещества.
8. Формы растительных остатков.
9. Подходы к изучению ископаемых комплексов.
10. Сравнительный анализ организации тела низших и высших растений.
11. Этапы в жизни растительного мира.
12. Предпосылки для появления наземных растений.
13. Трудности наземного образа жизни.
14. Изменения в строении тела первых выходцев из воды.
15. Организация тела сосудистых растений с эволюционной точки зрения.
16. Происхождение высших растений.
17. Модусы морфологической эволюции.
18. Понятие об эволюции размножения.
19. Эволюция бесполого размножения.
20. Эволюция полового размножения.
21. Понятие о чередовании поколений, жизненном цикле.
22. Эволюция кариотипов.
23. Эволюция функций.
24. Понятие о коэволюции. Коэволюционное освоение суши.
25. Примеры сопряженной эволюции.
26. Парагенетический метод при палеоэкологических исследованиях.
27. Проблема устойчивости растений в эволюционном аспекте.
28. Филогенез растений в условиях техногенной среды.
29. Филогенез растений в условиях радиоактивного загрязнения местности.

ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ

1. Фоссилии.
2. Происхождение и эволюция низших растений.
3. Происхождение и эволюция высших растений.
4. Происхождение и эволюция высших споровых растений.
5. Происхождение и эволюция семенных растений.
6. Происхождение и эволюция покрытосеменных растений.
7. Эволюция цветка. Эволюция опыления.
8. Эволюция семян и плодов.
9. Вклад ученых в развитие филогении растений.

БИОГРАФИЧЕСКАЯ СВОДКА

Броньяр Адольф Теодор (14.01.1801–18.02.1876). Французский ботаник. Член Парижской академии наук. Сначала изучал медицину, работал врачом, но вскоре обратился к изучению ботаники, особенно ископаемой растительности. Сопоставил все известные ему виды ископаемых растений, сравнил исчезнувшие организмы с ныне живущими. Сформулировал заключения, касающиеся физической истории земли. Автор замечательной сводки «История ископаемых растений», к которой до сих пор обращаются палеоботаники.

Геккель Эрнст (16.02.1834–9.08.1919). Немецкий биолог. Основные научные труды по развитию и пропаганде эволюционного учения и популяризации основ естественнонаучного материализма. Представлял генеалогические отношения между группами живых существ в виде «родословного древа». Отмеченную еще Дарвином связь между онтогенезом и филогенезом обосновал под названием биогенетического закона.

Козо-Полянский Борис Михайлович (8.01.1890–21.04.1957). Советский ботаник. Член-корреспондент АН СССР. Организатор и директор Воронежского ботанического сада. Основные труды по филогенетической систематике и морфологии высших растений, эволюции, ботанической географии, истории ботаники. Предложил филогенетическую систему растительного мира в целом. Дал новую редакцию гипотезе реликтовых растений. Много внимания уделял вопросам происхождения флоры Среднерусской возвышенности, ботанического районирования и картирования Центрально-Черноземной области.

Криштофович Африкан Николаевич (27.10.1885–8.11.1953). Советский геолог и палеоботаник. Член-корреспондент АН СССР. Академик АН УССР. Знал много языков. Создал советскую палеоботаническую школу. Основные труды по мезозойским и третичным флорам СССР и Восточной Азии, общим вопросам палеофлористики. Дал общую картину развития флоры земного шара. Углубил учение о ботанико-географической зональности в геологическом прошлом.

Мейер Константин Игнатьевич (4.05.1881–20.03.1965). Советский ботаник. Основные научные работы посвящены систематике и филогении зеленых водорослей, морфологии и эмбриологии архегонияльных высших растений. Выдвинул гипотезу о происхождении наземной растительности, основанную на генетических связях низших и высших растений.

Тахтаджян Армен Леонович (28.05.1910–11.2009). Один из крупнейших ботаников мира. Академик АН СССР, АН Армянской ССР. Работал в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (Ленинград, Санкт-Петербург).

Член Национальной АН США, Финской АН, Норвежской АН, Польской АН, Германской академии естествоиспытателей, Линнеевского общества в Лондоне и других научных обществ. Действительный член РАН.

Президент Всесоюзного ботанического общества. Президент отделения ботаники Международного союза биологических наук и международной ассоциации по таксономии растений.

Основные труды по систематике, эволюционной морфологии и филогении высших растений, происхождению цветковых, фитогеографии, палеоботанике. Разработал систему высших растений, систему цветковых. Предложил вариант системы органического мира.

Премия им. В.Л. Комарова за монографию «Система и филогения цветковых растений». Благодарность Президента РФ за большой вклад в развитие отечественной науки.

Циммерман Вальтер (9.05.1892–?). Немецкий ботаник. Основные научные работы посвящены систематике, географии, филогении споровых и цветковых растений, эволюционной морфологии, палеоботанике, теории эволюции. Сформулировал теломную теорию. Особое внимание уделял эволюции признаков, а не эволюции таксонов. Для ископаемых флоры применил статистический метод.

Шмальгаузен Иван Федорович (3.04.1849–7.04.1894). Российский ботаник. Член-корреспондент Императорской академии наук. Один из основоположников палеоботаники в России.

Известен иллюстрированными таблицами, описанием ископаемых остатков растений юрских и третичных отложений России; трудами по систематике растений, ботанической географии. Автор наименований ряда ботанических таксонов. В ботанической бинарной номенклатуре названия дополняются сокращением «Schmalh».

Штернберг Каспар (1761–1838). Австрийский геолог, минеролог и ботаник чешского происхождения. Основатель Национального музея в Праге. Автор капитального труда «Опыт геогностически-ботанического изложения флоры древних времен».

В истории Земли различал три древние флоры:

- карбоново-триасовую с господством папоротников;
- триасово-меловую с господством голосеменных;
- послемеловую с господством покрытосеменных.

СЛОВАРЬ НЕКОТОРЫХ ТЕРМИНОВ

Аббревиация – утрата растительным организмом признаков, характерных для его предков.

Анизогамия – тип полового процесса, при котором происходит слияние (копуляция) половых клеток (гамет), различающихся по размеру, форме или поведению при копуляции; тождественно гетерогамии.

Ароморфоз – морфофизиологические прогрессивные изменения организмов, приводящие в ходе эволюционного развития к усложнению их строения, усиливающие интенсивность их жизнедеятельности и повышающие общий уровень их организации и приспособленности к обитанию в новых условиях, что приводит к расширению ареалов.

Архебионты – простейшие живые существа, возникшие из пробионтов в процессе эволюции. От пробионтов отличаются способностью к ассимиляции первичных органических соединений.

Археγονиальные растения – группа растений, имеющих женский половой орган – архегоний (от мохообразных до голосеменных включительно). Несистематическая единица.

Генезис – происхождение видов, флоры, сообществ или каких-либо других систематических, флористических и ценотических единиц. В более широком смысле – зарождение и последующий процесс развития, приведший к определенному состоянию, виду, явлению.

Девияция – появление новых признаков у организма как результат отклонения индивидуального развития.

Дериват – производные каких-либо сообществ.

Дивергенция – расхождение признаков вида в процессе эволюции, вследствие чего из одного исходного вида образуются новые разновидности и виды.

Дислокация – перемещение генетического материала с одной хромосомы на другую.

Жизненный цикл – это свойственная различным таксонам последовательность развития от какого-нибудь этапа до его повторения. Например, у семенных растений жизненный цикл продолжается от семени до семени; у плаунообразных и других споровых растений – от споры до споры.

Идиоадаптация – одно из главных направлений эволюции, при котором возникают частные изменения строения и функций органов при сохранении в целом уровня организации предковых форм.

Изогамия – тип полового процесса, при котором сливающиеся (копулирующие) гаметы не различаются морфологически.

Кодаптация – взаимные приспособления органов и зачатков растений, которые вырабатываются в процессе филогенеза и онтогенеза.

Конвергенция – сходство признаков, возникающее в процессе эволюции у филогенетически отдаленных растений в результате существования их в сходных условиях среды и одинаково направленного естественного отбора.

Копуляция – слияние двух специализированных половых клеток – гамет или неспециализированных половых клеток низших организмов.

Козволюция, или *сопряженная эволюция*, – длительный процесс взаимной адаптации двух или более организмов, поддерживаемый селекцией.

Неотения – генетически контролируемое растягивание ранней фазы онтогенеза и превращение ее в зрелую.

Облигатное (обязательное) чередование поколений – строго закономерная смена спорообразования и полового процесса. Наблюдается у большинства низших растений и у всех без исключения высших растений.

Палеоботаника – ветвь палеонтологии, изучающая ископаемые растения.

Палеонтология – наука об организмах, существовавших на протяжении геологической истории. Слово «палеонтология» буквально означает «наука о древних существах».

Палеофиллогности – палеоботаники, изучающие остатки листьев.

Парагенезис – сопряженное взаимозависимое состояние и развитие всех компонентов, составляющих экосистему.

Поколение – совокупность органических форм, возникающих в результате какого-либо репродуктивного процесса и генетически связанных с предками и потомками.

Рекомбинация – появление новых сочетаний генов родителей у потомства, различающихся по своему генотипу.

Рецентный вид – 1) современный ныне существующий вид. 2) новый, недавно появившийся вид.

Филема – родословное дерево.

Филиация – последовательность развития от предков к потомкам.

Филы – отдельные генетические ветви филогенетического дерева.

Чередование поколений, или *смена фаз развития*, – явление, связанное со сменой репродуктивных процессов и приводящее к формированию в жизненном цикле форм, различающихся морфологически, цитологически и функционально.

ЭТИМОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРМИНОВ

a (греч.) – частица отрицания, без
accumulatio (лат.) – накопление
adaptatio (лат.) – приспособление
amphi (греч.) – вокруг
ancestralis (лат.) – предковый, древний
archaios (греч.) – древний
arche (греч.) – начало, происхождение
associatio (лат.) – объединение, соединение
atavus (лат.) – прауродитель, предок

basis (греч.) – основа, основание
batmos (греч.) – ступень
bi (лат.) – два
binarius (лат.) – двойной
binominalis (лат.) – бинарный
biome (англ. от греч. bios) – жизнь
bios (греч.) – жизнь
brachis (греч.) – короткий

campilos (греч.) – согнутый
campto (греч.) – гну
cellula (лат.) – комнатка, клетка
centron (греч.) – середина
chloros (греч.) – зеленовато-желтый
chronos (греч.) – время
chrysos (греч.) – золото
clados (греч.) – ветвь
classis (греч.) – разряд, группа
co (лат.) – вместе, совместно
coacervacio (лат.) – накопление
combinare (лат.) – соединять
combination (лат.) – соединение, совмещение, объединение
complexus (лат.) – соединение, связь, сочетание
con (лат.) – вместе
congregatus (лат.) – собранный
conjugation (лат.) – сопряжение, совокупность
conservativus (лат.) – охранительный
constans (лат.) – постоянный
construction (лат.) – строение, устройство
contactus (лат.) – прикосновение, соприкосновение

copulation (лат.) – соединение, связь
cormos (греч.) – ствол
correlation (лат.) – соотношение
crozier (англ.) – изгиб, крючок
cuticula (лат.) – кожа
cyclos (греч.) – круг

de (лат.) – частица отрицания, приставка, означающая смену уда-
ление, завершение действия, избавление
degenerare (лат.) – вырождаться
derivatus (лат.) – производный
des (фр.) – частица отрицания
destruction (лат.) – разрушение
deviation (лат.) – отклонение
di (греч.) – два, дважды
dia (греч.) – через, между, сквозь, поперек, расхождение
dicha (греч.) – на две части
differentia (лат.) – различие, отличие, разность
digression (лат.) – отклонение
diktyon (греч.) – сеть, паутина
dio (греч.) – два
dis (лат.) – отрицательная приставка; приставка, обозначающая на-
рушение, разлад, потерю
divergenzia (лат.) – расхождение, отклонение
dominans (лат.) – господствующий, доминант
dramein (греч.) – бежать
dualis (лат.) – двойственный

e (лат.) – приставка, означающая отсутствие чего-либо
effectus (лат.) – действие
ektos (греч.) – вне, снаружи
electus (лат.) – избранный
elementum (лат.) – первичное вещество, первоначальное вещество
elimination (лат.) – изгонять
en (греч.) – в, внутри, при
endemos (греч.) – местный
eso (греч.) – внутрь
eu (греч.) – хороший, настоящий, подлинный, верный
evolution (лат.) – развертывание
ex (лат.) – из, приставка, означающая отделение
exo (греч.) – снаружи, вне
experimentum (лат.) – испытание, проба
extra (лат.) – вне, снаружи

factor (лат.) – делающий, производящий
factus (лат.) – сделанный
facultas (лат.) – возможность
filtratio (лат.) – процеживание
folium (лат.) – лист
forma (лат.) – внешность, устройство, форма, вид, образ
formation (лат.) – образование, формирование
fragmentum (лат.) – обломок, отрывок

gamete (греч.) – жена, супруг
haploos (греч.) – простой, одиночный
genea (греч.) – происхождение
genealogia (греч.) – родословная
generalis (лат.) – общий
generation (лат.) – рождение, происхождение
genero (лат.) – рожать, производить
genesis (греч.) – происхождение, рождение, возникновение, порождение

genos (греч.) – рождение, род, происхождение, возникновение
geo (греч.) – земля
geteros (греч.) – другой
gone (греч.) – рождение, имя, потомок, возникновение
gonos (греч.) – потомок, рождение, отпрыск
gony (греч.) – колено, изгиб
gregatium (лат.) – толпа, отряд, группа

haploos (греч.) – единичный, простой
hemi (греч.) – приставка, полу
heteros (греч.) – другой
histos (греч.) – ткань
holos (греч.) – весь
homogenes (греч.) – однородный
homoios (греч.) – подобный, одинаковый
homologeo (греч.) – согласие, единодушный
homos (греч.) – ровный, одинаковый, тот же самый, похожий
humus (лат.) – земля, почва
hydror (греч.) – вода
hydros (греч.) – влажный, сырой
hyper (греч.) – более, сверх, чрезмерный
hyphe (греч.) – ткань, паутина
hupo (греч.) – под, над

in (лат.) – в, приставка, означающая отрицание
indication (лат.) – указание
individuum (лат.) – особь, неделимое целое
initialis (лат.) – первоначальный
integer (лат.) – целый
integration (лат.) – восстановление, восполнение
inter (лат.) – между, взаимно, между собой
intercalaris (лат.) – вставочный
intra (греч.) – внутри, между
isos (греч.) – равный

kainos (греч.) – новый
karyon (греч.) – орех, ядро ореха
katastrophe (греч.) – переворот
klados (греч.) – побег, ветвь
klon (греч.) – отпрыск
koinos (греч.) – общий, целый, объединять
komplexus (лат.) – соединение
kon (лат.) – с, совместно
kormos (греч.) – ствол
kyklos (греч.) – круг, колесо
kytos (греч.) – клетка, оболочка

labilis (лат.) – легкоизменяемый, нестойкий
lamella (лат.) – пластина
lateralis (лат.) – боковой
linea (лат.) – линия
lithos (греч.) – камень
litoralis (лат.) – береговой, прибрежный
litus (лат.) – берег
localis (греч.) – местный
logos (греч.) – учение, слово, наука

macros (греч.) – длинный
matrix (лат.) – мать, источник, начало, первооснова, выведение
medius (лат.) – средний
mega (греч.) – большой, крупный
meiosis (греч.) – редукция, уменьшение
membrane (лат.) – пленка, перепонка, оболочка
mesos (греч.) – средний
metabole (греч.) – изменение, перемена
metamorphosis (греч.) – превращение
methodos (греч.) – испытание

mikros (греч.) – малый, маленький
mitos (греч.) – нитка, нить
modus (лат.) – образ, вид
monas (греч.) – единица, особь
monitor (лат.) – предостерегающий
monos (греч.) – один
morphe (греч.) – форма
morphosis (греч.) – вид, образ
mutation (лат.) – изменение, мутация
mutuus (лат.) – взаимный, обоюдный
mykes (греч.) – гриб

nanus (лат.) – карликовый
nomenclatura (лат.) – перечень, роспись имен

ob (лат.) – из-за, против
obligatus (лат.) – обязательный
obliteration (лат.) – прекращение, забвение
oikos (греч.) – дом, жилище, среда
oligos (греч.) – малый, немногочисленный
on (греч.) – существующий, быть
oon (греч.) – яйцо
optimum (лат.) – очень хороший, наилучший
or (греч.) – перед, да, прежде чем
organize (позднелат.) – устраиваю, сообщаю, стройный вид
orthos (греч.) – прямой
ovus (лат.) – яйцо

para (греч.) – возле, рядом, у, при, около
parenchyma (греч.) – наполняющее; ткань
patris (греч.) – родина
peri (греч.) – вокруг, около
periodes (греч.) – круг времени, круговращение
phasis (лат.) – проявляю, проявление, фаза
phloios (греч.) – кора, лыко
phot (греч.) – свет
photos (греч.) – свет
phykos (греч.) – водоросль
phulin (греч.) – образовывать
phyllon (греч.) – лист, перо
phylon (греч.) – племя, род, порода
phylos (греч.) – любящий
plankton (греч.) – блуждающий

plasma (греч.) – образование, вылепленное, оформленное
plastos (греч.) – образованный, сформированный, форма, созданный

plectos (греч.) – сплетенный, скрученный, оплетенный

poly (греч.) – много

polymorphos (греч.) – многообразный

populus (греч.) – толпа, множество, народ, население

post (лат.) – после

potential (лат.) – сила, возможность

prae (лат.) – перед

pro (лат.) – перед, до, раньше, прежде чем, в качестве

productum (лат.) – продукт

progressivus (лат.) – прогрессивный

prolongation (лат.) – удлинять

propagation (лат.) – бесполое размножение

proteros (греч.) – более ранний

protos (греч.) – первый, важнейший, простой

psilos (греч.) – голый

pteris (греч.) – папоротник

rahis (греч.) – хребет

ramus (лат.) – ветвь, ответвление

re – префикс, обозначающий повторность действия; приставка, обозначающая назад, вновь

recapitulatio (лат.) – повторение

recessus (лат.) – отступление

recreation (лат.) – возобновление

reducens (лат.) – восстанавливающий

reduction (лат.) – уменьшение

regeneratio (лат.) – возрождение, восстановление

region (лат.) – округ, область

regressus (лат.) – обратное движение

regulare (греч.) – приводить в порядок

relictus (лат.) – остаток, реликт

relief (фр.) – от лат. relevo – рельеф

reparation (лат.) – восстановление

replication (позднелат.) – повторение, от лат. replico – обращаюсь назад, повторяю

reproduction (лат.) – воспроизведение

reticulum (лат.) – сеточка

reversum (лат.) – повернутый назад

rhiza (греч.) – корень

rhizina (лат.) – корневой волосок, ризоид

rhizome (греч.) – корневище
rotation (лат.) – круговращение
rudimentum (лат.) – начало, первооснова
rysos (греч.) – сморщенный

sapros (греч.) – гнилой
scopeo (греч.) – смотрю
secretion (лат.) – отделение, выделение
segmentum (лат.) – отрезок
selectus (лат.) – отбор
semi (лат.) – приставка со значением полу-
series (лат.) – ряд, серия
simmetria (греч.) – соразмерность
synthesis (греч.) – соединение
siphon (греч.) – трубка
skopeo (греч.) – смотрю
socio (лат.) – соединять, соединяю, сочетаю
solon (греч.) – трубка
soma (лат.) – тело организма без репродуктивных элементов, тело
spora (лат.) – семя, спора
stabilis (лат.) – неподвижный
stasis (греч.) – состояние
station (лат.) – естественное местообитание
statos (греч.) – стоять, стоящий, поставленный, неподвижный, по-
стоянный
status (лат.) – состояние
stela (греч.) – колонка, столб, колонна
stenos (греч.) – узкий
stimulo (лат.) – побеждать, подгонять
stoma (греч.) – рот, отверстие, устье
stratum (лат.) – слой, распространение, протяжение, настил
sub (лат.) – под, около, почти
sym -, syn (греч.) – префикс, обозначающий с, вместе с
symmetria (греч.) – соразмерность, симметрия
syn (греч.) – вместе
syn (лат.) – вместе, с
synergos (греч.) – действующий вместе
synthesis (греч.) – соединение, сочетание
syntheticos (греч.) – объединяющий
systema (греч.) – целое, образование, сложение
systematikos (греч.) – упорядоченный, относящийся к системе

terminalis (лат.) – верхушечный, относящийся к концу, конечный

test (греч.) – испытание

thallos (греч.) – росток, побег, ветвь, отпрыск, слоевище, молодая

ветка

totus (лат.) – все

trachea (греч.) – воздухопроводная трубка

trans (лат.) – через, сквозь

transformatus (лат.) – преобразованный, изменчивый

transitivus (лат.) – переходный

trichos (лат.) – волос

trichos (греч.) – волосок, плеть

trophe (лат.) – питание, пища

typos (греч.) – отпечаток, тип, образец

ultra (лат.) – сверх

uni (лат.) – одно

union (нем.) – союз, объединение

universalis (лат.) – общий

vacuus (лат.) – пустой

variation (лат.) – видоизменение

vas (лат.) – сосуд

vascularis (лат.) – сосудистый

vegetatio (лат.) – произрастание

vegetativus (лат.) – растительный

vita (греч.) – жизнь

vitalis (лат.) – жизненный

xylon (греч.) – дерево, древесина

xylos (греч.) – дерево

zoos (греч.) – живой

zygotos (греч.) – соединенные вместе, запряженный в ярмо, зигота,
связанные узлами

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ И ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

ОСНОВНАЯ

1. Антонова Е.В. Учебная программа по спецкурсу «Филогения растений». – Витебск, 2000.
2. Ботаника (исследования): Сборник научных трудов / Ин-т эксперимент. ботаники НАН Беларуси. – Вып. 35. – Мн.: Право и экономика, 2008.
3. Вакар Б.А. Введение в филогению растительного мира. – Мн.: Выш. шк., 1973.
4. Вронский В.А., Войткевич Г.В. Основы палеогеографии. – Ростов н/Д: Изд-во «Феникс», 1997.
5. Жизнь растений: в 6 т. – М.: Просвещение, 1975–1980.
6. Жмылев П.Ю. Эволюция жизненных форм растений: суждения и предложения // Общая биология. – 2004. – Т. 65, № 3. – С. 232–249.
7. Известия АН. Серия биологическая, 2004.
8. Каратыгин И.В. Коэволюция грибов и растений. – СПб: Гидрометеоиздат, 1993.
9. Кизильштейн Л.Я. Ископаемые растения: рассматриваем невидимое // Путь в науку. Биология. – 2005. – № 1.
10. Криштофович А.Н. Как собирать ископаемые растения. – М.–Л.: АН СССР, 1953.
11. Оптимизация окружающей среды средствами озеленения: Промышленные центры Белоруссии / под ред. П.И. Лапина. – Мн.: Наука и техника, 1985.
12. Парфенов В.И., Якушев Б.И., Мартинович Б.С. и др. Радиоактивное загрязнение растительности Беларуси (в связи с аварией на Чернобыльской АЭС). – Мн.: Навука і тэхніка, 1995.
13. Письяукова В.В. Элементы морфологической эволюции растений. – Л.: ЛГПИ, 1980.
14. Проблемы экспериментальной ботаники: К 100-летию со дня рождения В.Ф. Купревича / под ред. В.И. Парфенова. – Мн.: Бел. наука, 1997.
15. Проблемы экспериментальной ботаники (Купревичские чтения III). – Мн.: Тэхналогія, 2001.
16. Сауткина Т.А., Поликсенова В.Д. Размножение растений. – Мн.: БГУ, 2001.
17. Систематика и эволюция высших растений / ред. С.Г. Жилин. – Л.: Наука, 1980.
18. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. – М.–Л.: Наука, 1964.

19. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.–Л.: Наука, 1966.
20. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987.
21. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. – Новосибирск: Наука, 1975.
22. Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. – М.: Высш. шк., 1996.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

1. Антонова Е.В. Филогения рода *Juniperus* L. // Веснік ВДУ. – 1999. – № 4(14). – С. 98–100.
2. Биологи: биографический справочник / под ред. Ф.Н. Сернова. – Киев: Наук. думка, 1984. – 815 с.
3. Биологический энциклопедический словарь / гл. ред. М.С. Гиляров. – М.: Сов. энциклопедия, 1986.
4. Величко И.М. Когда и как возникли растения. – Киев: Наук. думка, 1989.
5. Воробьев Р.И. Эволюционное учение вчера, сегодня и ... – М.: Просвещение, 1995.
6. Гетко Н.В. Растения в техногенной среде. – Мн.: Наука и техника, 1989.
7. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 т. – М.: Мир, 1990.
8. Гурина Н.С. Курс лекций по ботанике. – Витебск: Изд-во Вит. гос. мед. ин-та, 1997.
9. Даддингтон К.Л. Эволюционная ботаника. – М.: Мир, 1972.
10. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: С.-Пет. гос. химико-фарм. академия; Сент-Луис: Миссурийск. бот. сад, 1999.
11. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших, или наземных растений. – М.: Изд. центр «Академия», 2000.
12. Емельянов Л.Г. Таинственный мир болот. – Мн.: Бел. наука, 2005.
13. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности. – М.: Логос, 2001.
14. Николаевский В.С. Экологическая оценка загрязнения среды и состояния наземных экосистем методами фитоиндикации. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2002.
15. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: в 2 т. – М.: Мир, 1990.
16. Селберг И., Стефенс М. Деревья и листья. – М.: АСТ-ПРЕСС, 1997.
17. Сергейчик С.А., Сидорович Е.А., Сергейчик А.А. Методы фитоконтроля загрязнения природной среды. – Мн., 1991.

18. Сидорович Е.А., Сергейчик С.А., Сергейчик А.А. Оптимизация промышленно-городской среды средствами озеленения. – Мн., 1990.
19. Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. – М.: Наука, 1967. – 271 с.
20. Словарь ботанических терминов / под общ. ред. И.А. Дудки. – Киев: Наук. думка, 1984. – 306 с.

ЭЛЕКТРОННЫЕ РЕСУРСЫ

1. [http:// ihst. ru](http://ihst.ru)
2. [http:// www. izdatgeo. ru](http://www.izdatgeo.ru)
3. [http:// memory. pvost. org](http://memory.pvost.org)
4. [http:// www. pipls. ru](http://www.pipls.ru)
5. [http:// www. vokrugs](http://www.vokrugs)
6. [http:// vslovar. org. ru](http://vslovar.org.ru)
7. [http:// ru. wikipedia. org](http://ru.wikipedia.org)
8. [www. biografija. ru](http://www.biografija.ru)
9. [www/ diclib. com](http://www.diclib.com)
10. [www. google. com. by](http://www.google.com.by)
11. [www. gumfak. ru](http://www.gumfak.ru)