



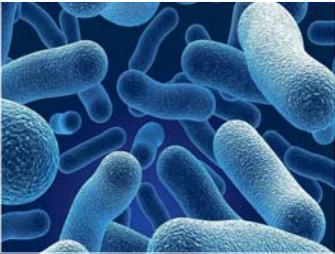
Московский
педагогический
государственный
университет

В. П. Викторов, В. Н. Годин, Н. М. Ключникова, Н. Г. Куранова, С. К. Пятунина

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Часть 1

Бактерии. Грибы и лишайники. Растения



Москва
2016

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Московский педагогический государственный университет»



В. П. Викторов, В. Н. Годин, Н. М. Ключникова,
Н. Г. Куранова, С. К. Пятунина

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ

Часть 1

БАКТЕРИИ. ГРИБЫ И ЛИШАЙНИКИ. РАСТЕНИЯ

Учебное пособие

МПГУ
Москва • 2016

УДК 57 (075.8)
ББК 28.591я7333
Б634

Рецензенты:

А. И. Никишов, кандидат педагогических наук,
профессор кафедры естественнонаучного образования
и коммуникативных технологий МПГУ

М. В. Шустов, доктор биологических наук, профессор,
заведующий отделом флоры Главного ботанического сада РАН

Авторы:

В. П. Викторов, доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой ботаники МПГУ

В. Н. Годин, доктор биологических наук,
профессор кафедры ботаники МПГУ

Н. М. Ключникова, кандидат биологических наук,
доцент кафедры ботаники МПГУ

Н. Г. Куранова, кандидат биологических наук,
доцент кафедры ботаники МПГУ

С. К. Пятунина, кандидат биологических наук,
директор Института биологии и химии МПГУ

Б634 **Биология размножения и развития. Часть 1. Бактерии. Грибы и лишайники. Растения** : Учебное пособие / В. П. Викторов, В. Н. Годин, Н. М. Ключникова, Н. Г. Куранова, С. К. Пятунина. – Москва : МПГУ, 2016. – 160 с. : ил.

ISBN 978-5-4263-0414-7

В пособии представлены основные сведения о размножении растений, бактерий и грибов. Приведена классификация их жизненных циклов с примерами из основных групп. Особое внимание уделено особенностям размножения покрытосеменных растений (апомиксис, биология опыления, распространения диаспор и др.).

Пособие предназначено для бакалавров, обучающихся по направлению 06.03.01 Биология и 44.03.05 Педагогическое образование.

УДК 57 (075.8)
ББК 28.591я7333

ISBN 978-5-4263-0414-7

© МПГУ, 2016
© В. П. Викторов, В. Н. Годин,
Н. М. Ключникова, Н. Г. Куранова,
С. К. Пятунина, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Глава 1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗМНОЖЕНИИ И ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ	4
Глава 2. ПРОКАРИОТЫ	11
Глава 3. ГРИБЫ	20
Глава 4. НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ (ВОДРОСЛИ)	50
Глава 5. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ	72
5.1. Споровые	77
5.1.1. Отдел Мохообразные (гаметофитная линия эволюции высших споровых растений)	77
5.1.2. Отделы Плауны, Хвощи, Папоротниковидные (спорофитная линия эволюции высших споровых растений)	83
5.2. Голосеменные растения	92
5.3. Цветковые, или покрытосеменные, растения.	102
5.3.1. Жизненный цикл покрытосеменных растений	105
5.3.2. Биология опыления	110
5.3.3. Апомиксис	126
5.3.4. Распространение плодов и семян	133
5.3.5. Вегетативное размножение.	144
5.3.6. Возрастные изменения у растений	152
ЛИТЕРАТУРА	159

Глава 1

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О РАЗМНОЖЕНИИ И ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ

Размножение и воспроизведение. *Размножение* – процесс, характерный для всех живых организмов, и заключается в увеличении числа особей данного вида. С размножением часто объединяют понятие – *воспроизведение*, связанное с образованием себе подобных особей. Нередко размножение и воспроизведение не совпадают во времени. В качестве примера можно привести развитие папоротника. Из многочисленных спор папоротника образуются заростки, непохожие на материнское спороносное растение. В свою очередь, на заростке, в результате оплодотворения гамет, возникает непохожее на него растение, известное нам как спорофит папоротника. Таким образом, воспроизведение у папоротника происходит через поколение. Рассмотрим, несколько абстрактных примеров размножения и воспроизведения:

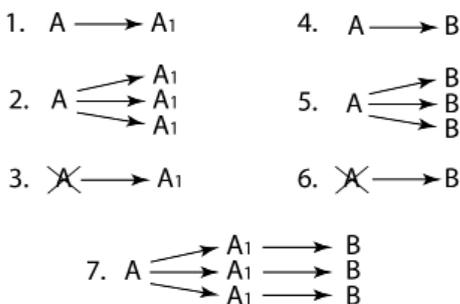


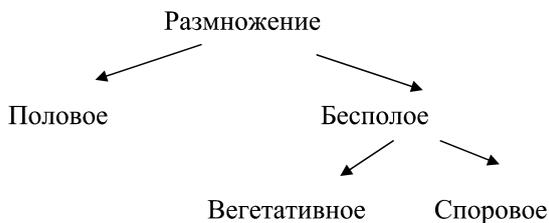
Рис. 1. Схемы типов размножения и воспроизведения

Анализируя представленные примеры, можно выделить основные варианты взаимоотношения процессов размножения и воспроизведения:

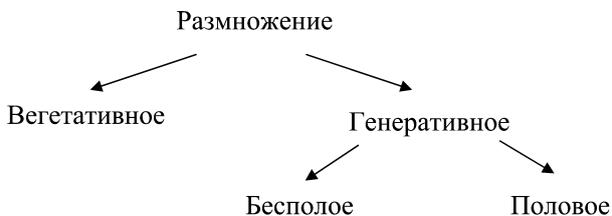
- I. Размножение сопровождается воспроизведением (рис. 1 (1–2));
- II. Воспроизведение без размножения (рис. 1 (3));
- III. Размножение не сопровождается воспроизведением (рис. 1 (4, 5));
- IV. Не наблюдается ни размножения, ни воспроизведения (рис. 1 (6)).

Согласно приведенным обозначениям, схема развития папоротника выглядит следующим образом (рис. 1 (7)).

Типы размножения. Традиционно размножение делят на бесполое и половое.



Как указывают, при *бесполом размножении* новые особи появляются без участия гамет и полового процесса. Новые организмы могут возникнуть из спор (греч. *спора* – посев, сеяние) – споровое размножение, или за счет отделения части тела особи – вегетативное размножение. *Половое размножение* связано с образованием гамет (греч. *гаметес* – супруг) и полового процесса (оплодотворение). Для животных эта классификация полностью применима. В первую очередь это связано с тем, что смена ядерных фаз происходит при образовании гамет, то есть образованию гамет предшествует мейоз. Однако у многих растений (всех высших растений) и некоторых грибов гаметы образуются в результате митоза, а мейоз происходит перед формированием спор. В связи с этим, для растений наиболее применима другая классификация:



Вегетативное размножение происходит за счет вегетативных органов, без смены ядерных фаз. Генеративное размножение связано с образованием особых специализированных клеток: спор и гамет. Размножение растений с помощью спор называют споровым (бесполом) размножением. Размножение с помощью гамет (половых клеток) – половым размножением.

Генеративное размножение сопровождается сменой ядерных фаз. Бесполое размножение связано с образованием спор в спорангиях, а половое – гамет в гаметангиях и последующего полового процесса.

Вегетативное размножение – увеличение числа особей за счет его вегетативных органов, то есть возникновение новой особи происходит из вегетативного органа или его части.

С эволюционной точки зрения вегетативное размножение рассматривают как наиболее примитивный способ размножения. Отдельные авторы отмечают, что оно могло возникнуть еще на заре жизни как свойство живых тел. В животном мире вегетативное размножение свойственно, кроме одноклеточных, лишь примитивным беспозвоночным: губкам, кишечнополостным, низшим червям. Среди водорослей вегетативное размножение свойственно одноклеточным, колониальным и нитчатым. У других многоклеточных вегетативное размножение осуществляется в результате случайного разрыва слоевища.

Наиболее разнообразны формы вегетативного размножения у высших растений. У мхов, плаунов, папоротников нередко развиваются особые многоклеточные образования – *выводковые почки*, которые специально служат для вегетативного размножения. Выводковые почки могут формироваться в пазухах листьев или на верхушке стеблей (например, у зеленых мхов – *Leucodonsciuroides*, *Tetraphis*) и на поверхности слоевища (маршанциевые). У плаунов образуются ползучие укореняющиеся надземные побеги, у хвощей и некоторых папоротников формируются подземные корневища. У многих папоротников характерно образование придаточных почек, которые могут закладываться на корнях (ужовниковые), прилистниках (мараттиевые) или даже листовых пластинках (виды *Asplenium*, *Cystopteris*). Обычно почки, формирующиеся на листьях, прорастают на материнском растении, и опадают в виде небольших растений и быстро укореняются в почве. Такие растения называют живородящими, а само явление – **вивипарией**.

У голосеменных вегетативное размножение выражено очень слабо. Так, изредка наблюдается образование клубней или выводковых почек на стеблях некоторых саговниковых. Для хвойных иногда отмечается образование придаточных корней на ветках у пихты, туи и некоторых других видов.

Покрытосеменные растения обладают очень разнообразными и весьма специализированными формами вегетативного размножения.

В основе вегетативного размножения лежит способность растений к *регенерации* (восстановление целого из части). Особенности вегетативного размножения: 1) новая особь наследует признаки от материнского растения (потомство обеднено признаками и возможности у них меньше); 2) потомство наследует признаки старения. Вегетативное размножение в ряде случаев является преобладающим способом и обеспечивает расселение и сохранение вида на данной территории.

Выделяют *естественное* и *искусственное вегетативное размножение*. Естественное вегетативное размножение осуществляется в природе, без вмешательства человека. У низших растений и грибов наблюдается отрыв части тела (участка гифы гриба, нити или слоевища водоросли или лишайника). У высших растений, наряду с основными органами, имеются специализированные органы размножения (корневища и др.). Искусственное вегетативное размножение осуществляется человеком. Оно направлено на размножение культурных и других хозяйственно ценных видов. Более подробно особенности вегетативного размножения будут рассмотрены в специальном разделе.

Бесполое размножение. Существуют разное понимание этого термина (Сладков, 1994). Мы ограничиваемся (в данном пособии) рассмотрением бесполого размножения, которое осуществляется с помощью специализированных клеток – спор (*споровое размножение*), образующихся в особых органах – *спорангиях*. Спора – одна клетка, кроме бесполого размножения она обеспечивает переживание неблагоприятных условий, так как обладает повышенной стойкостью. Споры отделяются от материнского растения и дают начало новым особям. Размножение осуществляется за счет множества образующихся на растении спор. При споровом размножении наблюдается снятие признаков старения от материнского организма. Различают *митоспоры* и *мейоспоры*. Первым предшествует митоз, а вторым – мейоз. По характеру формирования выделяют:

- 1) экзоспоры – возникают на поверхности (у пеницилла на конидиях);
- 2) эндоспоры – возникают в специализированных органах – спорангиях. У низших растений и грибов спорангии

одноклеточные (фукус, мукор). У высших растений спорангии многоклеточные.

Биологические группы спор:

- 1) зооспоры – подвижные (у водных растений); имеют жгутики, а полисахаридная оболочка отсутствует;
- 2) споры (апланоспоры) – неподвижные, защищены твердой оболочкой. У высших растений оболочка двойная: *интина* (внутренняя), *экина* (наружная), пропитанная стойкими веществами и имеет различные выросты.

Половое размножение связано с образованием гамет и их последующим слиянием в результате полового процесса. При этом происходит слияние содержимого двух гаплоидных клеток. Размножение осуществляется за счет множественности гамет. В результате оплодотворения образуется качественно новая клетка с двойным набором хромосом – *зигота*. Новый организм наследственно обогащен, у него появляются новые признаки, которые могут повысить приспособленность к жизни в определенных условиях, возможность выжить и оставить потомство, по сравнению с материнским. При половом размножении происходит омоложение особи по сравнению с вегетативным. Гаметы образуются в одноклеточных (у низших растений) и многоклеточных (у высших растений) *гаметангиях*.

Типы полового процесса:

- хологамия – слияние неспециализированных, а обычных клеток (характерна для одноклеточных организмов – дуналиелла, астеромонас);
- изогамия – слияние одинаковых по форме и размеру подвижных гамет, отличающихся физиологически (у водорослей – улотрикса и некоторых грибов);
- гетерогамия – слияние разных по размеру подвижных гамет (у водорослей – хламидомонада и некоторых грибов);
- оогамия – слияние женской крупной яйцеклетки и маленькой мужской гаметы. Мужская гамета обычно подвижна со жгутиком – сперматозоид. У семенных растений мужские гаметы неподвижны – спермии.

Чередование поколений. Для растений характерно чередование ядерных фаз: гаплоидной и диплоидной. Выделяют следующие группы растений:

гаметофит – особь, образующая гаметы;
 спорофит – особь, образующая споры;
 гапобионт – гаплоидная особь;
 дипlobионт – диплоидная особь.

Цикл воспроизведения – отрезок жизни особи, ограниченный двумя одноименными этапами (от гапобионта до гапобионта, от гаметофита до гаметофита). Циклы воспроизведения могут проходить без смены поколений, но обязательно наблюдается смена ядерных фаз. Приведем три примера:

1. Цикл воспроизведения с преобладанием дипlobионта (сходен с высшими животными, у растений встречается редко, рис. 2). У бурой водоросли – фукуса взрослые растения диплоидны; на них формируются гаметангии (оогонии и антеридии), в которых образованию гамет предшествует мейоз. В воде происходит оплодотворение, и диплоидные зиготы дают начало новым дипlobионтам фукуса. Гаплоидная фаза ограничена только гаметами.

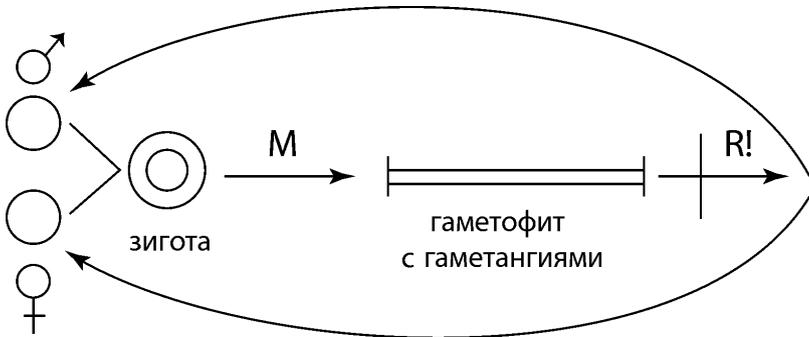


Рис. 2. Схема жизненного цикла с преобладанием дипlobионта

2. Цикл воспроизведения с преобладанием гапобионта (рис. 3). У зеленой водоросли – улотрикса взрослые особи гаплоидны; на них формируются неспециализированные гаметангии, в которых формируются изогаметы в результате митоза. После оплодотворения зигота делится посредством мейоза с образованием мейоспор. Из последних формируются новые гапобионты.

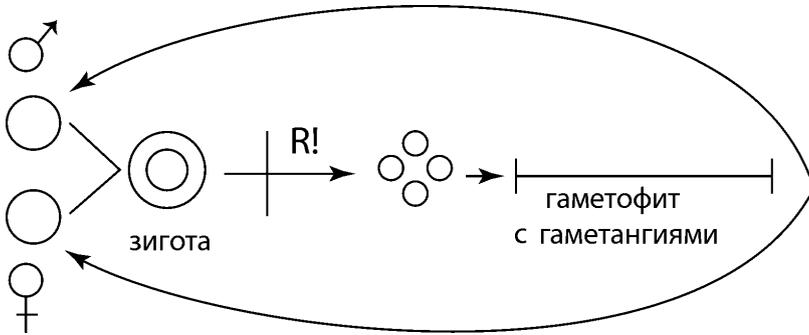


Рис. 3. Схема жизненного цикла с преобладанием гаплобионта

Кроме мейоспор у улотрикса могут образовываться митоспоры в спорангиях.

3. Цикл воспроизведения с чередованием поколений (рис. 4). У высших растений на диплоидных спорофитах в результате мейоза образуются мейоспоры. Последние прорастают в гаплобионт, на котором в гаметангиях формируются гаметы. После оплодотворения из зиготы формируется новый диплоидный спорофит.

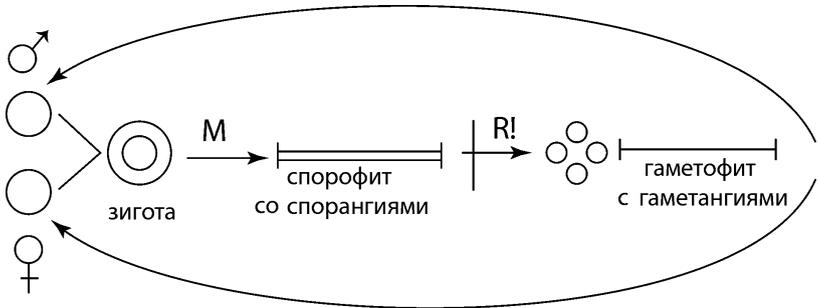


Рис. 4. Схема жизненного цикла с чередованием поколений

Более подробно разные жизненные циклы будут в соответствующих разделах.

Глава 2

ПРОКАРИОТЫ

Прокариотические организмы характеризуются отличным от эукариотической примитивным типом организации клетки. Прокариотическая клетка не имеет обособленных внутренних структур (органелл), которые разбивают клетку на изолированные отсеки – компартменты. В частности, отсутствует оформленное ядро, и генетический материал не отделен от цитоплазмы клетки ядерной мембраной. Генетический материал прокариотических организмов представлен одной бактериальной хромосомой и плазмидами. Бактериальная хромосома – двуцепочечная молекула ДНК, у подавляющего большинства представителей ковалентно замкнутая в кольцо. В клетке может содержаться одновременно несколько копий бактериальной хромосомы. Простота организации клетки и генетического материала находит отражение в особенностях размножения прокариот.

Основной способ размножения прокариот – простое бинарное деление клетки. Митотическое и мейотическое деление в группе прокариот отсутствует, половой процесс неизвестен. Обмен генетической информацией происходит в результате процессов, не связанных с размножением и делением клетки (процессы трансформации, конъюгации и трансдукции). Бесполое (споровое) размножение характерно только для единичных групп прокариот, в частности актинобактерий. В остальных спорообразующих группах микроорганизмов споры играют роль покоящихся форм, образующихся для перенесения неблагоприятных условий, и служат только для последующего воспроизведения организма: одна клетка – одна спора.

В зависимости от систематической принадлежности прокариот и особенностей строения клеточной стенки бинарное деление клетки происходит за счет образования перегородки или формирования перетяжки. Деление с образованием перегородки характерно для грамположительных бактерий, имеющих толстую жесткую клеточную стенку, основу которой составляют многочисленные слои муреина. Перетяжка при делении клетки формируется у грамотрицательных бактерий с мягкой тонкой клеточной стенкой, состоящей из внешней

мембраны и всего одного (редко трех) слоев муреина в периплазматическом пространстве. Для некоторых бактерий, в первую очередь грамположительных, характерно образование механических агрегатов в результате неполного расхождения клеток после деления (стрептококки, стафилококки, стрептобактерии и др.). Для коринебактерий характерно явление, называемое защелкивание. Защелкивание происходит в конце образования поперечной перегородки. Клетки претерпевают резкое разламывание с одной стороны, что приводит к расположению их под углом по отношению друг к другу. Это обусловлено особенностями клеточного деления коринеформных бактерий. Как и у других бинарно делящихся бактерий у коринеформных наблюдается образование поперечной перегородки заново, однако вырастает в клетку только внутренний ее слой, внешний слой остается непрерывным и продолжает соединять дочерние клетки, удерживая их вместе. После образования перегородки внешняя часть клеточной стенки в одном месте лопается, и клетки отталкиваются друг от друга, продолжая быть связанными не до конца разорванными внешними слоями. При этом образуются V-образные или Z-образные структуры из соединенных под углом клеток. Связь клеток сохраняется на протяжении 2–3 последовательных делений. У грамтрицательных бактерий возникающие после деления агрегации клеток большей частью удерживаются вместе за счет капсул или слизевых слоев.

При таком способе размножения, как бинарное деление, одна материнская клетка производит всего две дочерние, и низкая продуктивность компенсируется весьма высокой скоростью деления клеток, возможной, в частности, за счет несинхронизированного клеточного цикла прокариот. Вегетативный клеточный цикл (период от деления до деления клетки) у про- и эукариот сходен в общих чертах. Однако, благодаря ряду особенностей клеточного цикла, прокариотические клетки могут увеличивать численность популяции с очень высокой скоростью, пусть даже в течение небольшого периода времени. Клеточный цикл прокариот подробно изучен на примере кишечной палочки (*Escherichia coli*). В клеточном цикле можно выделить три периода:

1. Период В – фаза, в которой происходят рост и увеличение массы клетки после предшествующего деления. Соответствует фазе G_{ap} 1 эукариот.

2. Период С – репликация генетического материала.
3. Период Д – расхождение дочерних хромосом и деление клетки.

Продолжительность периода В зависит от скорости роста, определяющей начало репликации ДНК. Периоды С и Д от скорости роста не зависят и у кишечной палочки при температуре 37 °С составляют 40 и 20 минут, соответственно. Если время генерации кишечной палочки составляет 60 минут, период В отсутствует. Деление клеток кишечной палочки при благоприятных условиях может происходить каждые 30 минут. Сокращение времени деления объясняется тем, что репликация ДНК начинается в клетках предыдущего поколения и в клетке может одновременно происходить две или три перекрывающихся репликации ДНК. Таким образом, несмотря на то что на полную репликацию одной молекулы ДНК требуется 40 минут, на образование нескольких копий может потребоваться чуть больше времени, а цитокинез будет происходить при продолжающейся репликации в дочерних клетках. У эукариот подобный феномен не обнаружен.

Клеточный цикл прокариот нельзя отнести к настоящим циклам, где все последующие события требуют завершения всех предыдущих и инициация нового цикла не возможна без завершения предыдущего. В эукариотических клетках новая репликация ДНК не начнется без завершения цитокинеза. Если подавить образование клеточных перегородок между дочерними клетками у прокариот (например, цефалоксимином), их рост и удвоение ДНК продолжатся, дочерние хромосомы будут расходиться, и образуются длинные клетки-нити с 2–16 и более четко разделенными бактериальными хромосомами. Во время одного клеточного цикла расхождение дочерних хромосом и начало репликации ДНК происходят независимо.

Жизненный цикл большинства бактерий соответствует клеточному циклу. В некоторых случаях наблюдается плеоморфизм (изменение формы клетки в течение жизни) или смена в течение жизненного цикла различных морфологических форм (поколений). Иногда от последовательной дифференцировки клеток зависит регуляция клеточного цикла, который связан со сложным жизненным циклом бактерий. Например, это характерно для рода каулобактер – *Caulobacter* (рис. 5).

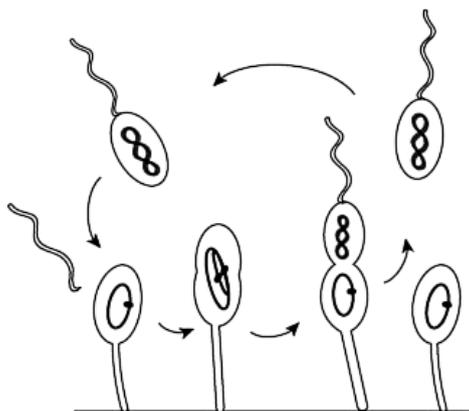


Рис. 5. Жизненный цикл каулобактера

В процессе роста происходит асимметричное бинарное деление клеток, формируются клетки двух типов: подвижные жгутиковые и неподвижные стебельковые клетки. Жгутиковые клетки не способны к репликации ДНК и клеточному делению, в течение некоторого времени они подвижны, в дальнейшем теряют жгутик и подвижность, опускаются на субстрат и дифференцируются в стебельковую клетку. Одновременно с формированием стебелька на противоположном конце клетки (где находился жгутик) инициируется синтез ДНК, и клетка вступает в С период.

Представление о том, что бактерии размножаются простым делением справедливо для большинства прокариотических организмов. Тем не менее уже на уровне прокариотических организмов наблюдаются тенденции к усложнению способов размножения для повышения его эффективности. Если рассматривать размножение как пространственно-временное существование надорганизменных систем или увеличение количества особей популяции и удлинение времени ее существования за счет последовательно сменяющихся друг друга поколений, очевидно, что образование нескольких или многих дочерних особей из одной материнской гораздо выгоднее (деление не на две, а на большее число особей). Множественное деление, при котором из одной материнской клетки получается несколько дочерних, выгоднее, чем бинарное. Еще более выгодно для популяции, если предыдущее поколение не погибает, а существует какое-то время наряду с последу-

ющим, что предполагает разделение вегетативных и репродуктивных функций внутри одного организма. Реализация разделения функций на уровне одноклеточного, особенно прокариотического, организма сопряжено с большими затратами энергии. С этих позиций становится оправданным существование так называемых ценоцитических организмов. Это организмы, достигающие иногда макроскопических размеров, но не имеющие клеточного строения. Их тело, часто довольно сложное морфологически, есть не что иное, как одна разрастающаяся клетка с большим количеством ядер. Среди эукариот к ним относятся все низшие грибы, слизевики, а также сифоновые водоросли. У таких организмов может быть выделена часть тела, специализированная на производстве репродуктивных структур (гамет или спор). Проще всего проблема разделения репродуктивных и вегетативных функций решается у многоклеточных организмов, у которых репродуктивные функции выполняют специализированные клетки или органы. При этом потенциал размножения возрастает многократно. Хотя подавляющее большинство прокариотических организмов относятся к одноклеточным, среди них есть и ценоцитические (актинобактерии) и многоклеточные, и, следовательно, на уровне прокариот возможно использование обсуждаемой стратегии размножения.

Стратегию множественного деления можно продемонстрировать на примере представителей порядка *Pleurocapsales* из цианобактерий. Виды рода *Dermocarpa* и *Xenococcus* размножаются **беоцитами**, которые образуются внутри материнской клетки в результате множественного деления. Многочисленные мелкие (3 мкм) клетки покрываются собственной оболочкой уже внутри материнской и освобождаются после ее разрушения. Эти ювенильные стадии в отличие от взрослых клеток способны к скользящему движению, что способствует их удалению от места рождения. Материнская клетка не сохраняется, но дает начало многим дочерним.

Самым простым способом размножения, при котором не происходит отмирания материнской клетки, является почкование. В прокариотическом мире такой способ размножения встречается редко, тем не менее для одной группы – почкующиеся бактерии – это основной способ размножения. Почкование также характерно для представителей порядка хроококковые из цианобактерий, встречается и у азотфиксирующих бактерий – азотобактера и ризобиума. В простейшем

случае от материнской клетки отчленяется маленькая клетка – «почка». Она отделяется и дорастает до нормальных размеров клетки. У родов *Nyphomicrobium* и *Rhodomicrobium* почки отчленяются от специальных стебельков, представляющих собой тонкие и довольно длинные выросты, которые могут ветвиться. Происходит это следующим образом: кончик стебелька вздувается, растет и отчленяется. Причем отделившаяся клетка имеет жгутик.

Особый интерес с точки зрения размножения представляют миксобактерии. Популяция этих одноклеточных палочковидных организмов ведет себя как единый многоклеточный организм. При этом просматривается приспособленность последовательных действий бактерий к перенесению неблагоприятных условий и размножению. Мелкие вегетативные палочки делятся бинарно и образуют колонию неправильной формы. Затем в центр колонии небольшими группами начинают мигрировать клетки, где выделяют слизь и образуют уплотненный слизистый слой. Затем клетки внутренних частей колонии формируют слизистые агрегации, называемые плодовыми телами. Примечательно, что погруженные в слизь клетки, фактически не связанные между собой, формируют вполне морфологически оформленные структуры, иногда даже окрашенные. Более того, особенности строения плодовых тел – это таксономически значимые признаки. Плодовые тела могут просто лежать в виде разноцветных капель на поверхности колонии как, например, у *Mухосoccus*. Клетки внутри плодовых тел сильно видоизменяются: тонкие длинные палочковидные клетки превращаются в эллиптические, преломляющие свет микроспоры. Другие рода образуют споры в цистах. Их плодовые тела расположены на верхушке отвердевшей слизистой ножки – неразветвленной (у *Melitangium*) или разветвленной (*Stigmatella*, *Chondromyces*). В последнем случае плодовое тело напоминает дерево с многочисленными короткими веточками наверху. Каждая веточка представляет собой покоящуюся стадию – цисту. Они отламываются и рассеиваются и прорастают многочисленными спорами (несколько сотен). Выход микроспор происходит при разрушении оболочки цисты, которая есть не что иное, как капсула из затвердевшей слизи, выделенной бактериями, находящимися внутри и спокойно размножающимися под надежной внешней защитой. Интересно, что все бактерии, высвободившиеся из одной цисты, прорастают в одну колонию (рис. 6).

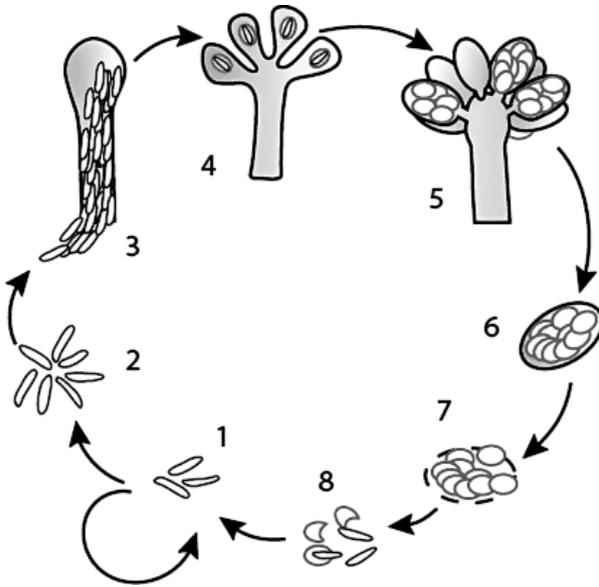


Рис. 6. Жизненный цикл миксобактерий

Актинобактерии, образующие ценоцитические гифоподобные структуры, могут реализовать стратегию размножения с выделением специализированных репродуктивных участков. Разнообразие репродуктивных структур у актиномицетов свидетельствует о том, что эти прокариотические организмы обладают большим потенциалом и максимально реализуют свои возможности. Причем прослеживается вполне определенная тенденция – чем более выражен мицелий (степень выраженности гифоподобных структур), тем сложнее и разнообразнее способы размножения (рис. 7). Род *Mycobacterium* не образует гифоподобных структур и представляет собой ветвящиеся неправильной формы клетки, размножающиеся простым делением или фрагментацией. Род *Nocardia* имеет более выраженную тенденцию к образованию гифоподобных структур и размножается отделением образующихся на концах нитей фрагментов, состоящих из одной или нескольких септ, так как репродуктивные гифы предварительно расчлняются поперечными перегородками. Стрептомицеты (*Streptomyces*) имеют разнообразные ветвящиеся специализированные гифоподобные ответвления,

называемые спорофорами (несущими споры), на которых экзогенно, по типу конидиального спороношения, образуются многочисленные споры (рис. 7).

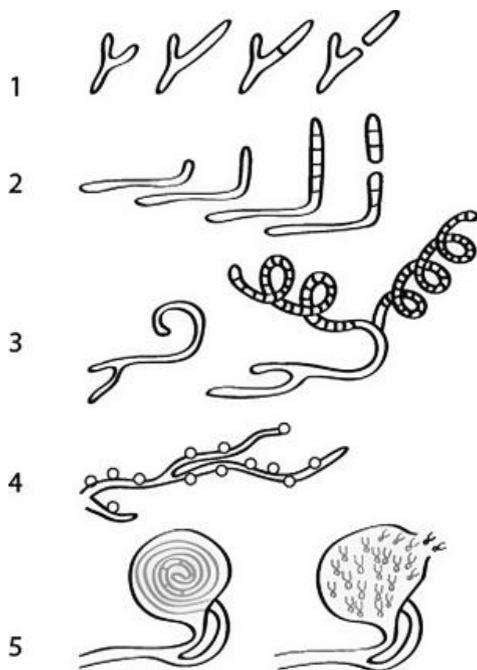


Рис. 7. Размножение актинобактерий:

1 – *Mycobacterium*, 2 – *Nocardia*, 3 – *Streptomyces*, 4 – *Micromonospora*, 5 – *Actinoplanes*

Micromonospora образует субстратный разветвленный мицелий. На концах разветвлений отчлениваются пузыревидные участки, которые тоже можно назвать экзогенными спорами, а можно рассматривать как прообраз настоящих спорангиев, какие наблюдаются у родов *Actinoplanes* и *Streptosporangium*. Их органы размножения по способу образования удивительно похожи на спорангии мукоровых грибов. Кончик гифоподобных нитей воздушного мицелия раздувается и в него врастает спороносец. Он закручивается внутри спороносца в спираль, отшнуровывая (отчленивая) от себя споры, которые могут быть подвижными (*Actinoplanes*) или неподвижными. У рода *Dermatophilus* подвижные, снабженные пучком жгутиков споры образуются

в специализированных ответвлениях гиф за счет не только поперечных делений, но и вообще не свойственного прокариотам продольного деления. К слову сказать, возможность делиться в двух взаимно перпендикулярных направлениях, обеспечивающих ветвление на уровне вегетативных структур, реализуется у прокариот лишь в одной небольшой таксономической группе цианобактерий в порядке *Stigonemofales* и считается наивысшим достижением у прокариот.

Как ни парадоксально, но нитчатые многоклеточные цианобактерии не смогли реализовать стратегию сохранения материнского организма при размножении путем образования специализированных репродуктивных структур, подобных описанным выше у актинобактерий. Имеющиеся у некоторых акинеты – это в большей степени покоящиеся клетки, нежели структуры размножения, хотя их и может быть по несколько штук в одной трихоме, и каждая прорастает и дает новый организм. Но при этом материнская особь отмирает.

Основным способом размножения многоклеточных цианобактерий является образование **гормогониев**. Гормогонии – это не просто фрагменты материнской особи. Образованию гормогониев предшествуют специфические процессы, заметные внешне по укорочению клетки в результате нескольких делений, быстро следующих друг за другом. Эти деления сопровождаются репликацией хромосом и выделением в материнской нити особых клеток, называемых **некридиями**. Название клеток свидетельствует об их дальнейшей судьбе – при высвобождении гормогониев они отмирают. Некридии приобретают форму двояковыпуклой линзы, теряют протопласт и в размножающейся нити выглядят пустыми. Впоследствии освободившиеся гормогонии можно отличить от коротких вегетативных нитей по их закругленным концам. Гормогонии очень быстро растут, причем делиться могут одновременно все клетки гормогония, они активно выползают из материнского слизистого чехла (если он имеется) и движутся скольжением быстрее, чем взрослые особи. Формы с интеркалярным расположением гетероцист распадаются на гормогонии в местах соединения последних с вегетативными клетками.

Глава 3

ГРИБЫ

Грибы – это большая группа гетеротрофных организмов, вегетативное тело которых, как правило, состоит из системы разветвленных тонких нитей – гиф, образующих грибницу (мицелий). Комплекс признаков, присущий этой группе, позволяет рассматривать ее как самостоятельное царство живых организмов.

В современных системах грибов выделяют отделы: хитридиомицеты (*Chytridiomycota*), оомицеты (*Oomycota*), зигомицеты (*Zygomycota*) сумчатые, или аскомицеты (*Ascomycota*), базидиальные (*Basidiomycota*), дейтеромицеты, или несовершенные грибы (*Deuteromycota*). Основные признаки, позволяющие разделить грибы на вышеперечисленные отделы – это особенности размножения, строение и развитие репродуктивных органов, особенности жизненных циклов.

Бесполое размножение грибов. Бесполоыми репродуктивными структурами (анаморфами) считаются структуры, формирующиеся без смены ядерных фаз. Бесполое размножение обычно подразделяют на вегетативное и собственно бесполое. При вегетативном размножении – единицей размножения становится недифференцированная или слабо дифференцированная вегетативная структура. Это могут быть – хламидоспоры, склероции и другие образования, служащие для переживания неблагоприятных условий и способные дать начало такому же мицелию, как и материнский. Хламидоспоры – толстостенные клетки. Они могут образоваться одиночно или в цепочках, из внутренних или конечных клеток мицелия. Их образование характерно для паразитических базидиальных и несовершенных грибов. Склероции – плотно переплетенные гифы гриба, они могут служить для переживания неблагоприятных условий и часто содержат запас питательных веществ, обеспечивающий питанием формирующийся из склероция новый мицелий или спороношение.

При собственно бесполом размножении формируются специальные, приспособленные для размножения структуры – споры. В зависимости от способа формирования их называют зооспорами и спорангиоспорами, если они образуются в материнской клетке, или конидиями, если их формирование происходит на вершине или сбоку специализированной гифы мицелия, называемой конидиеносцем. Споры могут

быть подвижными и снабжены жгутиками – их называют зооспорами, как у представителей отделов *Chytridiomycota*, *Oomycota*. Зооспоры образуют относительно небольшое число водных и наземных грибов, у которых прослеживаются генетические связи с водными. Большинство видов наземных грибов размножаются неподвижными спорами. Эндогенные споры (образующиеся внутри спорангия) освобождаются после разрушения спорангия. Обычно в спорангии формируется большое количество спор (до нескольких тысяч), однако у некоторых видов формируются мелкие спорангии (спорангиоли), которые могут содержать несколько спор или одну.

Конидии образуются у большинства видов грибов (аскомицеты, базидиомицеты, несовершенные грибы). Формируются они на конидиеносцах, которые могут представлять собой недифференцированные гифы или специальные выросты различной формы. Конидии могут быть защищены дополнительными образованиями мицелия или погружены в ткань организма-хозяина. По способу формирования различают таллоконидии и бластоконидии. При талломном (таллическом) способе конидия развивается из целой клетки, которая целиком превращается в спору. При бластическом способе конидиеобразования спора отпочковывается от материнской клетки, содержимое которой не полностью расходуется на ее образование, и в дальнейшем от материнской клетки могут отделяться другие споры. Конидии образуются одиночно, гроздьями или в цепочках.

Половые процессы у грибов. Формы полового процесса у грибов разнообразны. У одних видов происходит формирование в гаметангиях специализированных половых клеток (гамет) и их слияние (гаметогамия), у других сливается недифференцированное на гаметы содержимое гаметангиев (гаметангиогамия). У некоторых групп грибов происходит слияние вегетативных клеток (соматогамия) или только их ядер. У грибов с одноклеточными талломами может происходить слияние их тел (хологамия). При половом размножении формируются половые спороношения (телеморфы), формирование которых связано со сменой ядерных фаз.

Регуляция полового размножения. По генетической регуляции можно выделить два типа контроля полового процесса – гомоталлизм и гетероталлизм. По определению американского миколога А. Блексли (1904), гомоталлизм – это явление, при котором потомство одной

споры проходит полный цикл развития, включая половую стадию. При гетероталлизме для протекания полного цикла развития необходимо на каком-то этапе обязательное слияние потомства двух генетически различных спор. У большинства грибов (хитридиомицетов, зигомицетов, аскомицетов) гетероталлизм обусловлен наличием в геноме одного локуса с двумя аллелями («+» и «-» у зигомицетов и ржавчинных базидиомицетов, А и а – сумчатого гриба *Neurospora*). Гаплоидные мицелии грибов содержат только один из этих аллелей, при этом морфологически они не различимы и такой гетероталлизм называют биполярным или однофакторным (особи морфологически не различимы, но содержат разные аллели). Потомство таких грибов разделяется на две самонесовместимые, но взаимно совместимые группы в соотношении 1 : 1, то есть вероятность родственного скрещивания (инбридинга) и неродственного (аутбридинга) составляет 50%.

У высших базидиальных грибов более сложный контроль гетероталлизма – два локуса спаривания А и В, причем совместимы друг с другом только штаммы, гетероаллельные по обоим локусам. Их гетероталлизм называют двухфакторным или тетраполярным. Двухфакторный гетероталлизм снижает вероятность инбридинга до 25%.

Физиологическая регуляция полового процесса происходит с помощью половых феромонов, выделяемых грибами в окружающую среду. Такая регуляция изучена у водной плесени из рода *Allomyces* (отдел *Chytridiomycota*), которая поселяется на остатках животного происхождения. Половой процесс – гетерогамия. Женские крупные малоподвижные гаметы выделяют в окружающую среду низкомолекулярное соединение монотерпен (сиренин), который, находясь в воде, даже в низкой концентрации, заставляет плыть мужские гаметы к женским. У водных оомицетов (например, представителей рода *Achlia*) отмечено, что при нахождении рядом штаммов двух разных знаков феромон антеридиол индуцирует образование антеридиев у штамма противоположного знака, а феромон оогониол – оогониев. Если же выращивать генетически однородный штамм в монокультуре, то он размножается только бесполовыми спорами. Интересно, что оба феромона ахлии – антеридиол и оогониол – стероиды, то есть относятся к тому же классу веществ, что и стероидные гормоны млекопитающих – мужские андрогены и женские эстрогены. Такой своеобразный тип оогамии называют гинандромиксисом (способность формировать и женские и мужские

гаметангии). Описана регуляция полового процесса у муконовых грибов (отдел *Zygomycota*) при помощи триспоровых кислот и у сумчатых дрожжей – сахаромикетов при участии феромонов пептидной природы.

Плеоморфизм. В жизненных циклах у значительной части грибов характерно формирование нескольких спороношений. Обычно – это одно половое спороношение (телеоморфа) и одно или несколько бесполох (анаморф). Например, в жизненном цикле ржавчинных грибов пять спороношений – телеоморфа (базидии с базидиоспорами) и анаморфы (пикниды, образующие пикноспоры, эцидии с эцидиоспорами, уредоспороношения и телейтоспороношения). В жизненных циклах ряда грибов (представители отдела *Deuteromycota*) телеоморфа может отсутствовать, при этом в цикле может быть одно или несколько бесполох спороношений (анаморф). Система грибов построена в основном на основании строения телеоморф, поэтому определить систематическое положение грибов без телеоморф бывает иногда очень сложно. В связи с этим для плеоморфных грибов допускается употребление самостоятельных названий каждой стадии, но при этом название телеоморфы распространяется на все стадии, а название анаморфы относится только к соответствующей стадии. Например, пеницилл (*Penicillium*) – это название анаморфы грибов из отдела сумчатые грибы, телеоморфы которых известны под названием *Eurotium*.

Гетерокариоз. У ряда грибов многоядерные клетки, у других ядра могут мигрировать из клетки в клетку через поры в септах между клетками или благодаря образованию анастомозов между соседними клетками. В результате в клетках оказывается два или несколько генетически разнородных ядра. Гетерокариоз играет большую роль в жизни грибов. Большинство грибов имеют гаплоидные ядра, в результате этого у мицелия проявляются признаки как рецессивных, так и доминантных генов. Если в гетерокариотной клетке имеются ядра с доминантными и рецессивными аллелями какого-либо гена, то будет проявляться доминантный фенотип, а рецессивный окажется скрытым. Таким образом, гетерокариоз, как и диплоидность, способствует сохранению скрытой variability.

Парасексуальный процесс. Гаплоидные ядра в многоядерных вегетативных клетках могут сливаться. Если такие ядра генетически идентичны, то такой процесс последствий не имеет. Если сливаются ядра гетероаллельные по какому-либо локусу, то возникает

гетерозиготное диплоидное ядро. В процессе митозов диплоидные ядра могут возвращаться в гаплоидное состояние вследствие потери одного набора хромосом или в них может происходить обмен участками хромосом, подобный кроссинговеру при мейозе, что сопровождается рекомбинацией родительских генов, а следовательно, фенотипов. Рекомбинация без полового процесса получила название парасексуальной (псевдополовой).

Рассмотрим особенности размножения у представителей различных отделов.

Отдел оомицеты (*Oomycota*)

Этот класс объединяет несколько сотен видов – от примитивных водных организмов до высокоспециализированных паразитов наземных растений. Вегетативное тело варьирует от одноклеточного образования в виде голой плазменной массы до хорошо развитого неклеточного мицелия. Класс занимает особое положение в царстве грибов, так как зооспоры оомицетов имеют два жгутика равной длины. Один из них снабжен отростками (перистый), другой – гладкий. Своеобразен состав клеточной стенки: основу ее составляют целлюлоза и глюканы, а хитин отсутствует.

Половой процесс оогамного типа. Содержимое мужского гаметангия, антеридия, не дифференцировано на гаметы. Бесполое размножение происходит зооспорами (у большинства) или конидиями. В состав класса входит несколько порядков, которые различаются, прежде всего, особенностями бесполого размножения.

Порядок Сапролегниевые (*Saprolegniales*). В порядке Сапролегниевые большинство представителей – водные сапротрофы на остатках животных или растений. Некоторые паразитируют на икре рыб и амфибий, рыбах, беспозвоночных животных, водорослях, водных грибах, на корнях высших наземных растений. У сапролегниевых спорангии, хотя и отделены от несущих гиф септами, однако выглядят просто слегка вздутыми их участками. Из представителей этого класса наиболее часто можно встретить виды родов сапролегния (*Saprolegnia*) и ахлия (*Achlya*).

Род Сапролегния (*Saprolegnia*). Сапролегния часто развивается в виде ватообразного пушка на органических остатках животного происхождения в реке или в прудах. Мицелий этого гриба можно

культивировать в лабораторных условиях. Прудовую или речную воду разливают в кристаллизаторы и помещают на поверхность воды муравьиные коконы, мертвых мух, кусочки вареного белка. Через 3–4 дня они покрываются белым пушком, несколько позже появляются зооспорангии. На 10–14-й день, когда питательные вещества субстрата начинают истощаться, появляются оогонии и антеридии. Вегетативное тело сапролегнии состоит из толстостенных слабоветвящихся гиф. При бесполом размножении на мицелии образуются цилиндрические зооспорангии, в которых формируются зооспоры грушевидной формы, с двумя жгутиками на переднем конце тела. Поплавав некоторое время, они останавливаются, одеваются оболочкой и переходят в состояние покоя, а затем прорастают почковидной зооспорой со жгутиками, прикрепленными сбоку. Для этого рода характерно также явление пролиферации при формировании нового зооспорангия, то есть он врастает в оболочку старого, опустевшего. Оогонии и антеридии образуются на коротких боковых гифах, расположенных ближе к субстрату. Зрелые округлые оогонии наполнены темными шаровидными яйцеклетками. У сапролегнии в одном оогонии образуется до восьми яйцеклеток. Отдельный антеридий представляет собой расширенный конец боковой веточки и отделен от нее перегородкой. Он прикладывается к оогонию, дает несколько тонких, оплодотворяющих отростков, проходящих через поры в толстой оболочке оогония, и переливает в яйцеклетки часть своего содержимого с одним ядром. Обычно к одному оогонию подрастает несколько антеридиев. Оплодотворенные яйцеклетки одеваются двуслойной оболочкой и после некоторого периода покоя прорастают, образуя зооспорангий (рис. 8).

Порядок Пероноспоровые (*Peronosporales*). Порядок Пероноспоровые объединяет разнообразные по образу жизни и морфологии грибы. В большинстве это наземные формы, приспособившиеся к паразитированию на высших растениях, но встречаются водные и почвенные сапрофиты.

В отличие от сапролегниевых в оогонии образуется одна яйцеклетка, на формирование которой идет центральная часть содержимого оогония, а периферическая часть сохраняется в виде периплазмы, окружающей яйцеклетку. Зооспорангии-конидии пероноспоровых четко отличаются от вегетативных гиф. В зависимости от внешних

условий они могут давать начало либо зооспорам, либо гифам. Наиболее широко известны виды родов *Phytophthora*, *Albugo* (*Cystopus*).

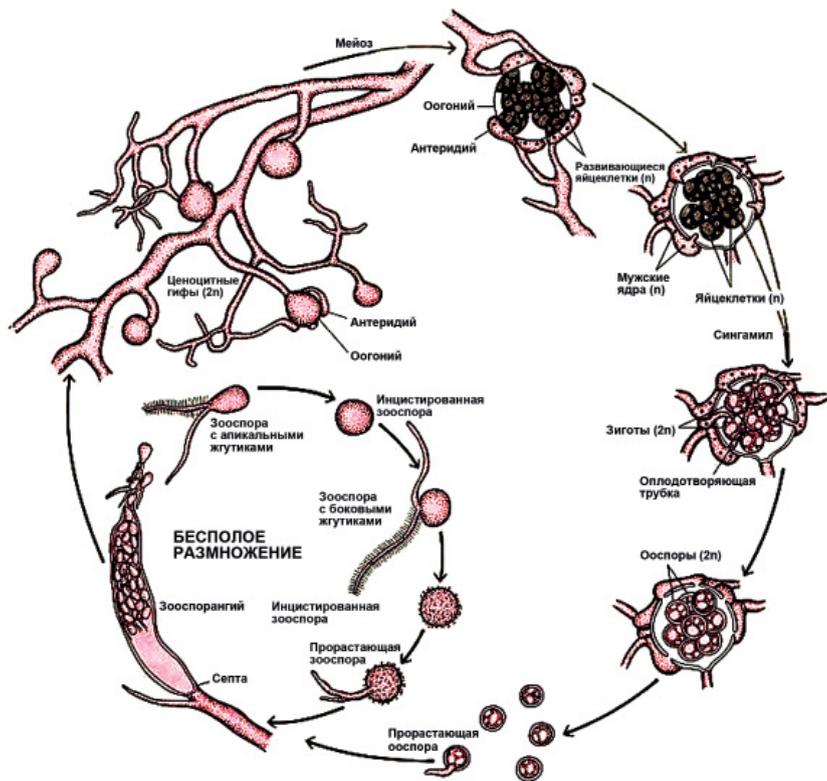


Рис. 8. Жизненный цикл сапролегии

Род Фитофтора (*Phytophthora*). Фитофтора инфестанс (*P. infestans*) – широко распространенный паразит картофеля. Его мицелий развивается в межклетниках тканей вегетативных органов растения. Фитофтора может жить и сапротрофно, например, на опавших листьях. В конце лета на листьях картофеля образуются бурые пятна с беловатым налетом снизу листа. Это спороношения фитофторы – спорангиеносцы (конидиеносцы) с зооспорангиями-конидиями. Они выходят из устьиц листа картофеля. Со временем поражаются все листья и стебли растения, ботва вянет, засыхает или гнивет. Массовое заражение растений происходит в сырые годы. Спорангиеносцы образуют боковые

веточки, на которых развиваются лимоновидные зооспорангии-конидии. Последние легко отрываются и разносятся ветром. В дальнейшем при достаточном количестве влаги из содержимого спорангия формируется 8–16 двужгутиковых почковидных зооспор. Зооспоры после некоторого периода движения прорастают в гифы. При недостатке влаги каждый спорангий дает начало гифе, внедряющейся через устьица в ткань листа. Массовое заражение клубней происходит во время уборки, при соприкосновении пораженной ботвы с пораненными участками клубней. Больные клубни плохо хранятся и после высадки дают пораженные ростки, являясь основным источником первичной инфекции. Мицелий гриба распространяется по межклетникам, изредка образуя короткие боковые выросты, присоски или гаустории, которые проникают в полость клеток растения-хозяина и поглощают из них питательные вещества. *P. infestans* – гетероталлический гриб, то есть для образования половых органов необходимо наличие штаммов различных знаков «+» и «-». В Европе поражение картофеля вызывает гриб только одного типа, поэтому здесь образование ооспор (зигот) не происходит. Половой процесс обнаружен лишь на родине гриба – в Мексике, где найдены оба типа штамма (рис. 9).

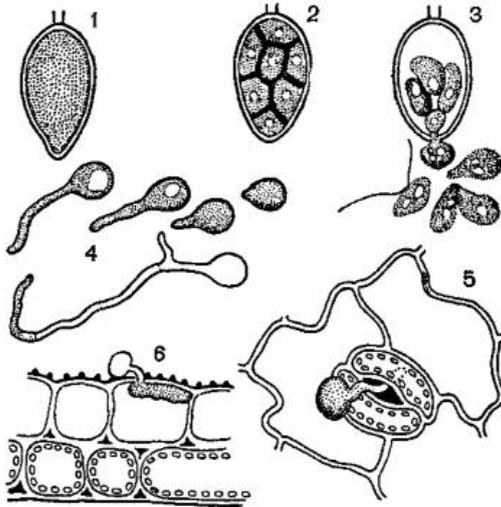


Рис. 9. Возбудитель картофельной болезни – фитофтора: 1–3 – стадии прорастания зооспорангия; 4 – прорастание зооспор; 5 – внедрение через устьице; 6 – внедрение в ткань листа через кутикулу

Род Альбуго (*Albugo* или *Cystopus*). Из видов рода Альбуго наиболее распространен альбуго кандида (*A. candida*) или цистопус кандиду (*C. candidus*), паразитирующий на пастушьей сумке, а также встречающийся на других представителях семейства крестоцветных. На пораженном растении гриб вызывает сначала искривление и разрастание отдельных органов, потом места поражения покрываются белыми налетами и желваками, впоследствии прорывающимися. Болезнь получила название «белой ржавчины». Гифы гриба пронизывают все растение, образуя внутри клеток небольшие шаровидные гаустории. Концы гиф, изнутри подходя к эпидермису, булабовидно вздуваются, приподнимают эпидермис и начинают отчленять округлые конидии (зооспорангии), соединенные друг с другом в неветвящиеся цепочки. Под их давлением эпидермис сначала приподнимается, а затем разрывается. Зооспорангии-конидии разносятся ветром и, попав на подходящее растение, заражают его. Органы полового размножения развиваются в межклетниках тканей растения-хозяина. Шаровидные оогонии содержат одну яйцеклетку. Антеридии имеют вид бесцветной булабовидной клеточки, тесно примыкающей к оогонию. После оплодотворения в оогонии развивается единственная ооспора, покрытая толстой коричневой бугорчатой оболочкой. Альбуго кандида – гриб, облигатный паразит. Даже краткий обзор особенностей биологии представителей класса оомицеты дает возможность увидеть, что их морфологические изменения связаны со следующими эволюционными этапами:

- 1) выход на сушу;
- 2) связанную с этим замену зооспор конидиями, то есть переход от распространения водой к рассеиванию по воздуху;
- 3) переход от сапротрофности к облигатно-биотрофному образу жизни;
- 4) совершенствование приспособлений к паразитированию (специализация на определенных хозяевах и их органах, стимуляция роста хозяина, вместо его умерщвления).

Отдел зигомицеты (*Zigomycota*)

Большинство представителей этого класса ведет наземный образ жизни. Среди них имеются как сапротрофы, так и паразиты высших растений, животных, человека и грибов. В этот класс входят грибы с хорошо развитым неклеточным мицелием. У некоторых зигомице-

тов в зрелом состоянии он разделяется на отдельные клетки. В клеточных стенках мицелий содержит хитин и хитозан. Бесполое размножение осуществляется при помощи спорангиоспор или конидий. У зигомицетов особый тип полового процесса – зигогамия, при котором происходит слияние содержимого двух чаще многоядерных клеток (гаметангиев), не дифференцированных на гаметы. Клетки могут отделяться от концов гиф одного мицелия (у гомоталлических видов) или разных мицелиев (у гетероталлических видов). В результате полового процесса развивается одноклеточная покрытая многослойной оболочкой зигоспора.

Порядок Мукоровые (*Mucorales*). Мукоровые – это самый большой порядок по числу видов среди зигомицетов. Сапротрофные мукоровые грибы широко распространены в почве, произрастают на растительных остатках, навозе травоядных животных. Часть мукоровых – паразиты растений, животных, человека и мукоровых же или шляпочных грибов.

Род Мукор (*Mucor*). Многочисленные виды этого рода произрастают главным образом в почве и на различных органических остатках, преимущественно растительного происхождения. Ряд видов могут вызывать заболевания кожи, органов слуха и центральной нервной системы у человека.

Нечленистый, обильно ветвящийся мицелий мукора обычно скрыт в субстрате. Вверх поднимаются длинные неветвящиеся спорангиеносцы, на конце которых развиваются спорангии. Вначале они имеют булавовидную, а затем шаровидную форму. Внутри спорангия имеется колонка, представляющая собой выпячивание верхней части спорангиеносца. Такие спорангии с колонкой называют стилоспорангиями. Совокупность спорангиеносцев образует обычно пушок серого или белого цвета с бурьми или черными головками на концах. При созревании спорангиев их оболочка разрушается, и споры попадают во внешнюю среду. В основании колонки остается небольшая часть оболочки, так называемый воротничок. Рассеивание спор при помощи токов воздуха происходит после высыхания обволакивающей их слизистой массы. В результате полового процесса (зигогамии) у мукора образуется темно-бурая, покрытая толстой шиповатой оболочкой зигоспора (зигота). После периода покоя зигота прорастает в небольшую гифу с зародышевым спорангием, при этом происходит редукционное деление ее ядра (рис. 10).

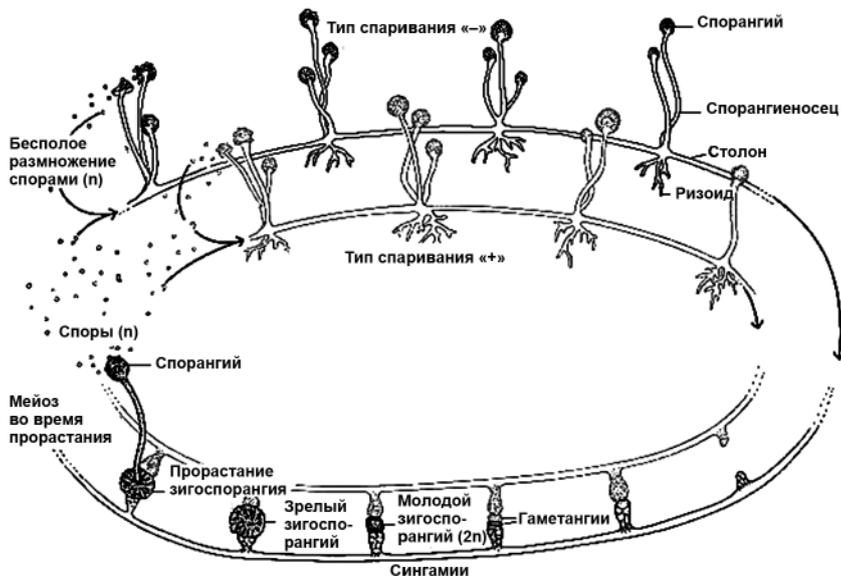


Рис. 10. Жизненный цикл мукоора

Отдел сумчатые грибы, или аскомицеты (*Ascomycota*)

Сумчатые грибы – один из крупнейших классов высших грибов, насчитывающий более 30 000 видов. Среди них есть как сапротрофы, так и биотрофы (паразиты и симбионты). Грибы этого класса чрезвычайно разнообразны по строению. Среди них есть одноклеточные организмы (дрожжи) и виды с клеточным мицелием, образующие плодовые тела до 10–20 см (сморчки, строчки). У большинства вегетативное тело – разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из многоядерных или одноядерных клеток. В состав клеточных стенок аскомицетов входит хитин и глюканы. У дрожжей хитин содержится в небольших количествах, а у некоторых из них отсутствует совсем. Бесполое размножение осуществляется экзогенными спорами – конидиями, развивающимися на конидиеносцах. В результате полового процесса образуются сумки (аски) – округлые, цилиндрические или булавовидные клетки, содержащие обычно по 8 спор (аскоспор). У большинства сумчатых грибов имеются половые органы. Женский половой орган – многоядерный, состоит из двух частей: из округлого

аскогона и нитевидно вытянутой трихогины. Одноклеточный антеридий также содержит большое число гаплоидных ядер. Содержимое антеридия поступает через трихогину в аскогон, при этом цитоплазмы их сливаются (плазмогамия), а ядра попарно сближаются, образуя дикарионы. Оплодотворенный аскогон прорастает аскогенными гифами, в которых ядра дикарионов могут размножаться. Затем из аскогенных гиф после слияния ядер дикарионов и мейотического деления диплоидного ядра возникают сумки, содержащие аскоспоры (рис. 11).

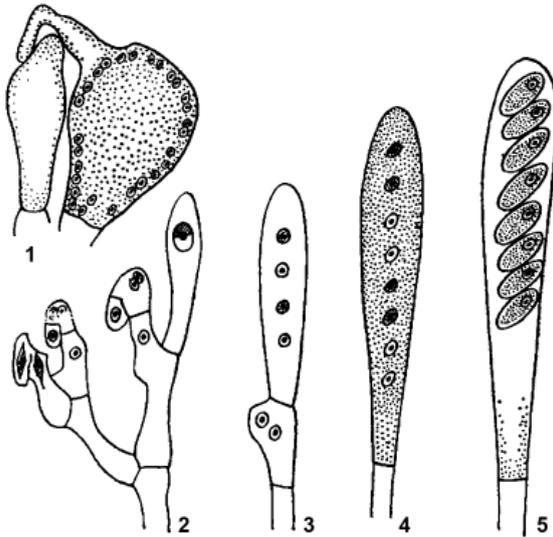


Рис. 11. Половой процесс и развитие сумок у аскомицетов: 1 – аскогон с трихогиной; 2 – развитие сумок по способу крючка; 3 – молодая сумка после мейоза; 4 – молодая сумка с 8 гаплоидными ядрами; 5 – зрелая сумка с аскоспорами

У низших представителей класса сумки образуются прямо на мицелии, у большинства в специальных вместилищах – плодовых телах и аскостромах. Различают следующие типы плодовых тел: клейстотеций – полностью замкнутое плодовое тело, перитеций – полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине и апотеций – открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на верхней стороне которого расположен слой сумок, разделенных парафизами (бесплодными гифами). Такой слой называют гимением. Плодовые тела имеют оболочку – перидий. Аскостромы (псевдотеции) внешне

часто похожи на перитеции, но отличаются от них отсутствием перидия, а также способом формирования. На основании таких признаков, как наличие или отсутствие плодовых тел и их типов, отдел аскомицеты делят на три подотдела: гемиаскомицеты, или голосумчатые, – *Hemiascomycetidae* (плодовых тел нет, сумки образуются на мицелии); зуаскомицеты – *Euscomycetidae* (сумки образуются в плодовых телах); локулоаскомицеты – *Loculoascomycetidae* (сумки образуются в аскостромах).

Подотдел Гемиаскомицеты (*Hemiascomycetidae*). Класс сахаромицеты (*Saccharomycetes*). К этому классу относят примитивных аскомицетов. Самые известные виды в этом подклассе – представители порядка Эндомицетовые (*Endomycetales*). У большинства эндомицетовых вегетативное тело в виде почкующихся клеток, реже в виде многоклеточного мицелия, который может распадаться на отдельные клетки. Распространены в основном как сапрофиты на субстратах, богатых сахаром (на поверхности сочных плодов, нектаре цветков и т.п.), некоторые живут в почве, немногие паразитируют на животных и человеке. Наиболее распространенная и практически важная группа из порядка Эндомицетовые – дрожжи, или сахаромицеты.

Род Сахаромицес (*Saccharomyces*). Большое практическое значение имеют два вида этого рода. Это пивные, или хлебные, дрожжи (*S. cerevisiae*), которые используются в пивоварении и хлебопечении и существуют только в виде культурных рас, и винные дрожжи (*S. vini*, *S. ellipsoideus*), применяемые в виноделии и живущие на поверхности и в соке различных плодов, например винограда. Мицелий дрожжей, в отличие от тел других высших грибов, существует в виде отдельных клеток, и только в процессе интенсивного размножения возникают цепочки клеток (псевдомицелий), потом распадающиеся. Почкованию способствует достаточное количество сахара, нужная температура (25–30 °С) и аэрация. При недостатке питания у дрожжей можно наблюдать половой процесс. Он состоит в копуляции двух гаплоидных клеток. Из зиготы образуется сумка с 4–8 аскоспорами, перед образованием аскоспор происходит редукционное деление гаплоидного ядра. В среде, богатой сахаром, дрожжи вызывают спиртовое брожение – превращение сахара в этиловый спирт и углекислый газ. Этот процесс лежит в основе целого ряда пищевых производств: хлебопечения, виноделия, пивоварения и т.д.

Подотдел собственно Аскомицеты (*Ascomycotina*). У грибов этого подотдела сумки образуются на поверхности или внутри плодовых тел (рис. 12). Порядки выделяют по строению плодовых тел, особенностям расположения сумок и способу разбрасывания аскоспор. К группе порядков Плектомицеты относят грибы с клейстотециями, реже перитециями, в которых беспорядочно располагаются сумки, аскоспоры освобождаются пассивно. Наиболее важный порядок в этой группе – Эвросциевые (*Eurotiales*). В группу порядков Пиреномицеты объединяют эвросциецеты с перитециями, реже – с клейстотециями, в которых сумки располагаются пучком или слоем. Аскоспоры освобождаются активно. Среди порядков этой группы наиболее известны порядок мучнисторосяные, или Эризифовые (*Erysiphales*) и порядок спорыньевые, или Клавицепсовые (*Clavicipitales*). Для группы порядков дискомицеты характерно наличие плодовых тел – апотециев. Аскоспоры распространяются активно, за исключением трюфельевых, у которых аскоспоры освобождаются после разрушения оболочки плодового тела. Широко известны грибы из порядков Гелоциевые (*Helotiales*), Пецицовые (*Pezizales*), Трюфельевые (*Tuberales*) и др.

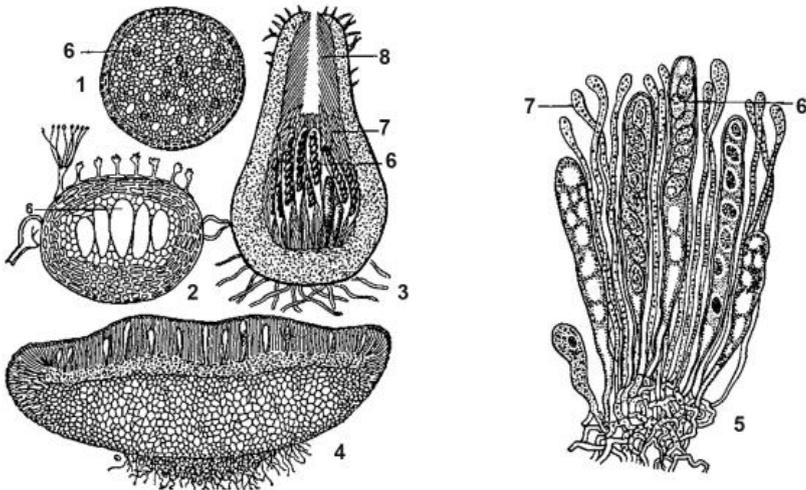


Рис. 12. Плодовые тела аскомицетов: 1, 2 – клейстотеции; 3 – перитеций; 4, 5 – апотеций; 6 – сумка; 7 – парафизы; 8 – перифизы

Порядок Эвросциевые (*Eurotiales*). У аскомицетов, относящихся к этому порядку, плодовые тела – клейстотеции, в которых

беспорядочно располагаются большей частью округлые сумки, освобождающиеся после разрушения перидия. В этом порядке наибольшее практическое значение имеют грибы, конидиальные стадии (анаморфы) которых относят к формальным родам несовершенных грибов (отдел *Deuteromycota*) – пеницилл (*Penicillium*) и аспергилл (*Aspergillus*). У некоторых представителей этих родов известны сумчатые стадии, принадлежащие к различным родам эвровциевых, и поэтому их рассматривают среди аскомицетов. Эти два рода объединяют многочисленные виды грибов, широко распространенные на различных субстратах растительного происхождения и в почвах всего земного шара от Арктики до тропиков. Некоторые из них – возбудители заболеваний животных и человека (рис. 13).

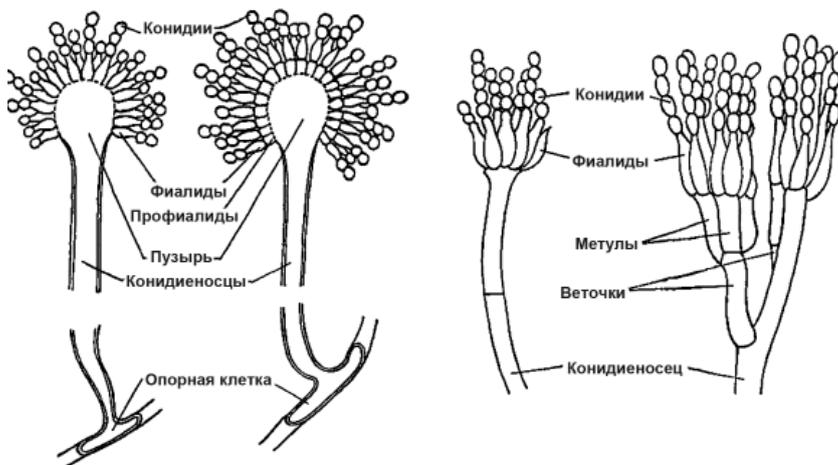


Рис. 13. Конидии пеницилла (слева) и аспергилла (справа)

Формальный род Пеницилл (*Penicillium*). Представители этого рода широко известны благодаря тому, что ряд видов используется в микробиологической промышленности в производстве антибиотиков, ферментов и органических кислот. Мицелий пеницилла многоклеточный. Он развивается очень быстро и в первые 2–3 дня на поверхности субстрата можно видеть небольшие белые налеты, состоящие в основном из мицелия и только что сформировавшихся на нем конидиеносцев. Они также многоклеточны и имеют вид кисточек различной степени сложности (отсюда название пеницил-

ла «кистевик»). Самые простые конидиеносцы у пенициллов несут на верхнем конце только пучок фиалид, образующих цепочки конидий. Более сложная кисточка состоит из метул, то есть более или менее длинных клеток, расположенных на вершине конидиеносца, а на каждой из них находится по пучку (или мутовке) фиалид. При массовом развитии конидиеносцев поверхность субстрата становится сизовато-зеленой.

Формальный род Аспергилл (*Aspergillus*). Вместе с пенициллом в его культуре часто развивается аспергилл. Он отличается от пеницилла формой конидиеносцев. Конидиеносец аспергилла состоит из одной булавовидно вздутой клетки – пузыря. На поверхности вздутия расположены короткие кеглеобразные клетки фиалиды, каждая из которых образует цепочку одноклеточных конидий. У некоторых видов на пузыре располагаются профиалиды, от которых мутовками отходят фиалиды с цепочками конидиеспор. За счет такого строения спороношений происходит увеличение продукции спор. Вся головка конидиеносца напоминает наконечник лейки со струйками воды, выходящими из отверстий этого наконечника, поэтому аспергилл называют еще «леечным грибом».

Порядок Эризифовые, или мучнисторосяные (*Erysiphales*). Представители этого порядка – облигатные паразиты высших растений, вызывающие у них заболевания, известные под общим названием «мучнистая роса». Большинство мучнисторосяных грибов паразитирует на цветковых растениях из класса двудольных (до 90%). Эризифовые грибы живут на поверхности различных органов высших растений, их мицелий (в конидиальной стадии белого цвета) образует белые, мелкие конидии (мучнистый налет). Это основной способ их размножения. В сумчатой стадии бурееет и образует мелкие шаровидные плодовые тела – клейстотеции с выростами-придатками.

Род Сферотека (*Sphaerotheca*). Наиболее распространенный вид этого рода сферотека крыжовника (*S. morsuvae*) паразитирует на ветвях и плодах растения. Мицелий сферотеки членистый, ветвящийся, сначала беловатый, а затем буреющий, распространяется по поверхности больных органов растений. В клетки эпидермиса от него отходят гаустории. На мицелии образуются неразветвленные конидиеносцы, отчленивающие цепочки многочисленных конидиеспор. Скопление

большого количества конидиеспор на поверхности пораженных органов растений и образует характерный беловатый налет. К концу лета на листьях и особенно плодах крыжовника на старом мицелии образуются плодовые тела грибов – клейстотеции с неразветвленными придатками – подвесками, которыми они плотно сплетаются с вегетативным мицелием и крепко удерживаются на нем, так что сохраняются на опавшей листве и плодах. Клейстотеции чаще всего созревают после перезимовки и образуют одну сумку с 8 аскоспорами. При созревании стенка клейстотеция разрывается, сумка несколько высовывается наружу, лопается, споры вылетают и, попадая на здоровые растения, вызывают новое заражение.

Род Микросфера (*Microsphaera*). Широко распространена микросфера альфитоидес (*M. alphitoides*) – возбудитель мучнистой росы дуба, сильно поражающая молодые побеги и поросль, часто вызывая их засыхание. На листьях и стеблях в течение лета можно видеть белый налет конидий, который к осени буреет, так как происходит развитие клейстотециев, которые отличаются от плодовых тел сферотеки дихотомически ветвящимися придатками.

Порядок Спорыньевые, или Клавицепсовые (*Clavicipitales*). Спорыньевые образуют перитеции в хорошо развитых стромах, состоящих только из гиф гриба. Перитеции спорыньевых имеют типичное строение, с тонким мягким или мясистым перидием, белые или светлые, реже темноокрашенные. Они или погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев в виде конических бугорков, или над стромой поднимается их значительная часть. Большинство представителей порядка Спорыньевых – паразиты на цветковых растениях, грибах и членистоногих. Лишь очень немногие обитают как сапротрофы на почве или древесине.

Род Спорынья (*Claviceps*). Большинство представителей этого рода развивается на злаках и осоках. Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид спорынья пурпурная (*C. purpurea*), поражающий злаковые растения. Многоклеточный мицелий этого аскомицета развивается в завязи. В завязи цветка образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество мелких конидий. При этом гриб выделяет сладкую жидкость, называемую «медвяной росой». Привлекаемые ею насекомые, перелетая с растения на растение, пе-

реносят конидии, таким образом распространяя заболевание. К концу вегетации злаков в цветках зараженных растений мицелий гриба разрастается, уплотняется, и в нем откладываются питательные вещества. Вместо зерновок из таких цветков возникают склероции гриба – продолговатые фиолетово-черные тельца длиной 1–2 см. Внутри они белые. Склероции спорыньи перезимовывают на почве, а весной прорастают строматами, состоящими из шаровидной красновато-пурпурной головки и тонкой длинной бесцветной ножки. На одной склероции формируется от 10–20 головчатых стром. По периферии головки формируются плодовые тела – перитеции, открывающиеся отверстиями наружу. Внутри перитециев образуются узкоцилиндрические сумки с 8 нитевидными аскоспорами в каждой сумке. При созревании сумки высовываются наружу через отверстие перитеция, лопаются, и споры вылетают наружу. Часть аскоспор с токами воздуха попадает на рыльце пестика цветка злаков, здесь из спор образуется мицелий гриба. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна проникнуть через них, и заражение не происходит. Склероции спорыньи содержат ряд алколоидов, обладающих ядовитыми свойствами. Незначительное количество примесей к муке, попавших из размолотых склероциев, может вызвать тяжелое заболевание – эрготизм, иногда приводящее даже к смерти. В современной медицине алколоиды спорыньи широко применяют для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний, а также в акушерской практике.

Род Пецица (*Peziza*). Представители этого рода встречаются в лесах, на местах бывших пожарищ, на почве полей и огородов, на коровьем навозе. Апотеции разных видов рода Пецица более или менее мясистые, оранжевого, желтого, красного или коричневого цвета. На верхней вогнутой стороне апотециев находится гимениальный слой, состоящий из сумок с 8 аскоспорами в каждой и бесплодных гиф – парафиз. Под гимением располагается уплотненный субгимениальный слой. На ранних этапах формирования плодового тела здесь образуются половые органы и начинают формироваться аскогенные гифы. На концах аскогенных гиф образуются материнские клетки сумок. Под субгимениальным слоем находятся рыхло расположенные одноядерные гифы, образующие основную массу плектенхимы.

Род Сморчок (*Morchella*) и род Строчок (*Gyromitra*). Эти два рода типичные почвенные сапрофиты, многие виды этих родов развиваются в лесу ранней весной. Они имеют своеобразные апотеции, у которых всегда развивается ножка, а гимений располагается на его складчатой, выпуклой поверхности. У видов рода сморчок апотеции крупные, мясистые, четко разграничены на шляпку и ножку. Шляпка правильных очертаний с сетью складок как продольных, так и поперечных. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Выбрасывание аскоспор у сморчков происходит постепенно. Все сморчки съедобны. Для рода строчок характерны крупные апотеции неправильных очертаний. Шляпка неправильно-яйцевидная или бесформенная, с неупорядоченной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. В апотециях сморчков обнаружен яд – гиромитрин, не удаляющийся из них даже при длительном кипячении, поэтому употребление их в пищу не рекомендуется.

Отдел Базидиомицеты (*Basidiomycota*)

Представители этого класса – высшие грибы с многоклеточным мицелием. К ним относят около 30 000 видов. Среди базидиомицетов есть как многочисленные сапрофиты, так и опасные паразиты высших растений. Значительное число видов – микоризообразователи. Конидиальные спороношения (бесполое размножение) у базидиомицетов встречается редко (у паразитических грибов). Половое спороношение – базидиоспоры, то есть экзогенные споры на особых выростах – базидиях. Половых органов нет. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного (первичного) мицелия. Такой мицелий возникает из базидиоспоры и состоит из одноядерных клеток. У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталлических, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков: «+» и «-». При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары – дикарионы, которые затем делятся синхронно, образуя вторичный мицелий. Такой дикариотичный мицелий (с двухъядерными клетками) может существовать длительное время, пронизывая субстрат (рис. 14).

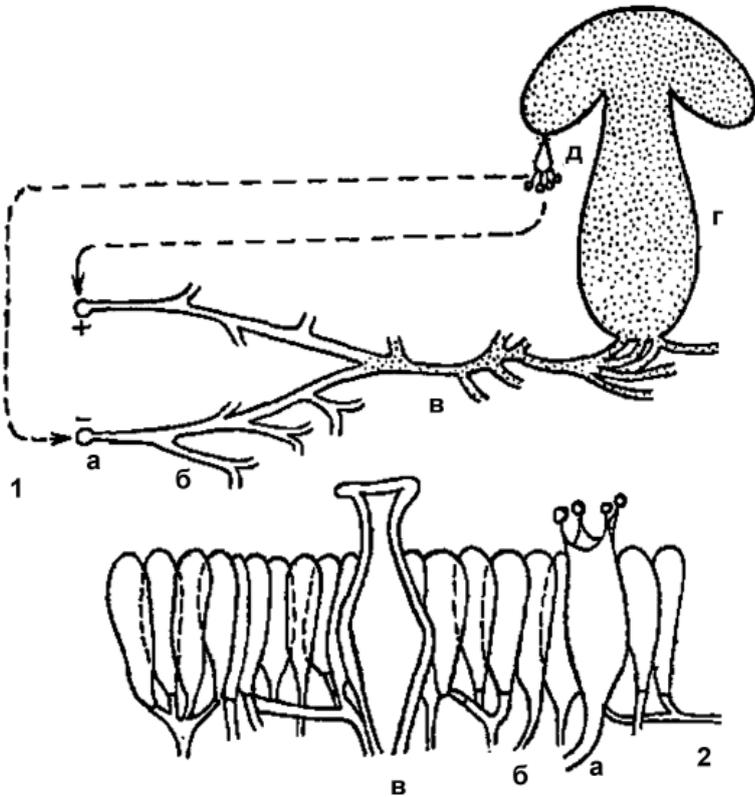


Рис. 14. Жизненный цикл базидиальных грибов: 1 – цикл развития шляпочного базидиального гриба: а – базидиоспоры, б – гаплоидный мицелий, в – дикариотичный мицелий, г – плодовое тело из дикариотичного мицелия, д – базидия с базидиоспорами; 2 – гимений базидиального гриба: а – базидия с базидиоспорами, б – парафиза, в – цистиды

У некоторых базидиомицетов вторичный мицелий может быть многолетним (например, у трутовиков). На концах дикариотичных гиф из двухъядерных клеток образуются специфические спороносные структуры базидии. На базидии развиваются 2–4 базидиоспоры, сидящие на тонких выростах – стеригмах. По своему развитию базидии напоминают сумку и гомологичны ей. В базидии завершается половой процесс: сливаются ядра дикариона, редукционно делится диплоидное ядро. У большинства видов базидиомицетов дикариотичный мицелий имеет пряжки – особые клетки,

находящиеся у поперечной перегородки клеток мицелия. Пряжка гомологична крючку аскогенной гифы и выполняет ту же функцию: восстанавливает двухъядерность клетки, от которой отделилась материнская клетка базидии. Базидии с базидиоспорами могут возникать прямо на мицелии, но у большинства образуются на плодовых телах или внутри них. Плодовые тела базидиомицетов различны по форме и консистенции. Они могут быть паутинистыми, рыхлыми, плотно-войлочными, деревянистыми и т.д. На их верхней (у примитивных видов) или нижней (у более высокоорганизованных) стороне располагается спороносный слой – гимений. Поверхность плодового тела, несущую гимений, называют гименофором. В состав гимения базидиомицетов входят базидии с базидиоспорами, парафизы и у некоторых видов цистиды. Последние представляют собой крупные клетки, возвышающиеся над гимениальным слоем и защищающие его от давления сверху. Различают 3 типа базидий (рис. 15).

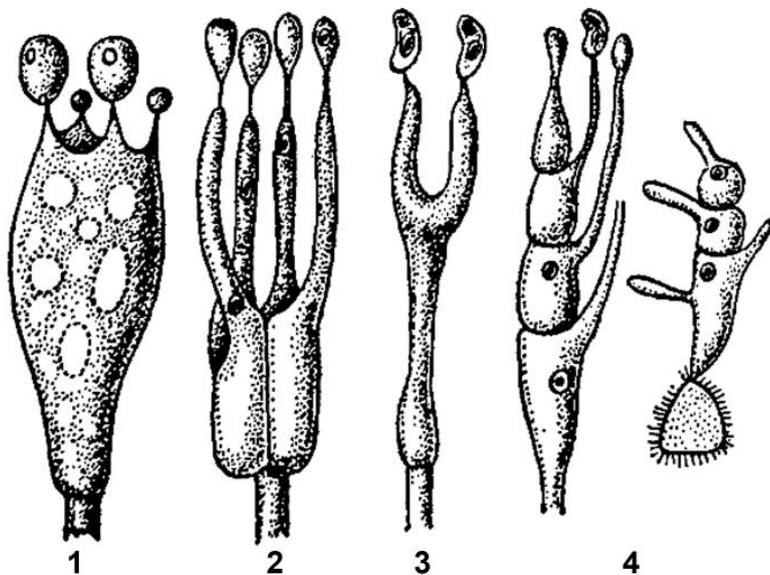


Рис. 15. Типы базидий: 1 – холобазидия; 2, 3 – гетеробазидии; 4 – склеробазидия (фрагмобазидия)

Холобазидии – одноклеточные, булавовидные. Гетеробазидии состоят из двух частей: нижней (расширенной) – гипобазидии и верхней – эпибазидии. Фрагмобазидия (телиобазидия) разделена перегородками на 4 клетки, по бокам которых формируются базидиоспоры. Фрагмобазидия чаще всего развивается из толстостенной покоящейся клетки – телиоспоры. По типу развития и строению базидии базидиомицеты подразделяются на 3 класса:

- класс Урединиомицеты (*Urediniomycetes*), или Телиомицеты (*Teliomycetes*), – для представителей характерна разделенная перегородками базидия (фрагмобазидия), которая развивается из покоящейся споры (телиоспоры), возникающей как специальное образование (а не в результате обособления отдельных частей ранее существовавшего мицелия).
- класс Устилагиомицеты (*Ustilagiomycetes*), или Устомицеты (*Ustomycetes*). Базидия, разделенная перегородками или цельная, также развивается из покоящейся споры, но последняя возникает из ранее существовавшего мицелия.
- класс собственно Базидиомицеты (*Basidiomycetes*). Большая часть базидиомицетов отнесена к этому классу. Базидия развивается на мицелии, чаще всего на специальных плодовых телах (базидиомах). В большинстве случаев базидия цельная (голубазидия).

Класс Урединиомицеты (*Urediniomycetes*) или Телиомицеты.

Порядок Ржавчинные (*Uredinales*). Все ржавчинные грибы – облигатные паразиты высших растений. Их насчитывают не менее 5000 видов. На пораженном растении образуются пятна или полосы обычно ржаво-бурого цвета. Отсюда название грибов этого порядка – ржавчинные. Отличительная черта этой группы грибов – наличие в их цикле развития нескольких различных по форме и функциям спороношений (стадий развития гриба). Разные виды спор могут формироваться как на одном растении (однохозяйные виды), так и на разных растениях (разнохозяйные виды).

Цикл всегда заканчивается образованием особых покоящихся спор – телеитоспор (телиоспор). Они прорастают в четырехклеточную базидию, клетки которой расположены одна над другой.

Род Пукциния (*Puccinia*). Род Пукциния содержит около 2000 видов. Телеитоспоры состоят из двух клеток. Паразитируют

на злаках и многих видах двудольных. Цикл развития ржавчинных грибов удобно проследить на примере возбудителя стеблевой, линейной или черной, ржавчины – *Puccinia graminis*, паразитирующей на барбарисе и на многих хлебных, кормовых и дикорастущих злаках. Развитие гриба начинается с прорастания зимующих на соломе телейтоспор и образования базидии с базидиоспорами. Перед этим происходит сначала кариогамия (образование диплоидного ядра), а затем редукционное деление. На каждой базидии образуются по две споры разного полового знака (всего 4 споры). При созревании базидиоспоры отбрасываются на некоторое расстояние и затем распространяются воздушными течениями. Для дальнейшего развития базидиоспоры должны попасть на листья барбариса, где прорастают в гаплоидный мицелий. На таком мицелии с верхней стороны листа закладываются кувшиновидные пикниды (спермагонии), в которых образуются гаплоидные пикноспоры. На нижней стороне листа образуются эцидии. В них формируются уже дикариотические эцидиоспоры. Образованию эцидий предшествует плазмогамия клеток гаплоидных мицелиев разного знака, соприкасающихся друг с другом в межклетниках мякоти листа. Эцидиоспоры служат источником заражения злаковых. На листьях и стеблях злаков эцидиоспоры прорастают, и через устьица проникают в ткани, где формируется, как и в листе барбариса, межклеточный мицелий с гаусториями. На таком двухъядерном мицелии развиваются летнее спороношение гриба – уредоспоры. В местах скопления спор листья и стебли злаков, пораженные ржавчиной, как бы исчерчены ржавыми полосками. Скопления уредоспор формируются под эпидермой и при созревании разрывают его. Каждая уредоспора одноклеточна и сидит на клетке-ножке. В течение лета образуется до десяти поколений уредоспор, которые заражают новые растения. К концу вегетации злаков полоски на пораженных растениях становятся черными от возникших здесь зимних спор – телейтоспор. Каждая из них состоит из двух клеток с толстой темноокрашенной оболочкой, каждая из которых содержит два ядра. Такие споры зимуют на стерне или соломе и прорастают лишь после периода покоя (рис. 16).

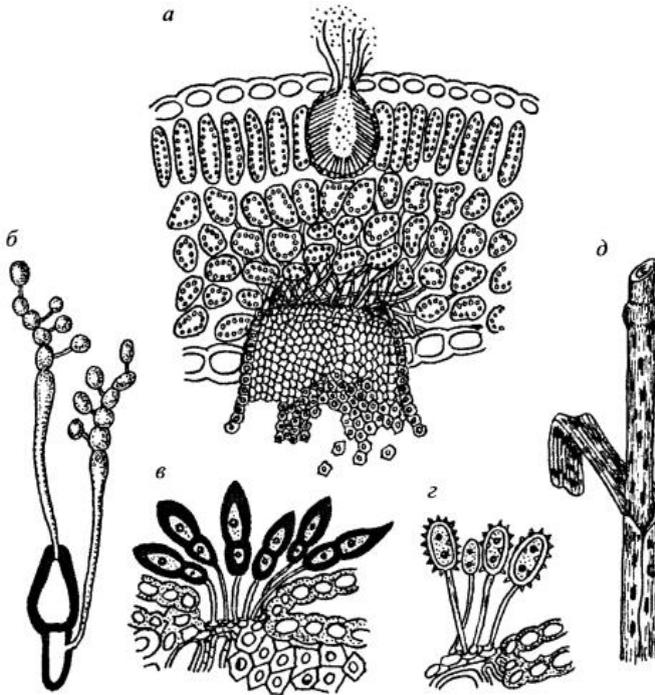


Рис. 16. Типы спороношений ржавчинных грибов (на примере *Puccinia graminis*): а – эций и пикний (спермагоний) на листе барбариса; б – проросшая телиоспора с двумя фрагмобазидиями и восемью базидиоспорами; в, г – кучки телиоспор и урединиоспор соответственно; д – стебель и влагалище листа, пораженные ржавчиной

Класс Устилагиомицеты (*Ustilagiomycetes*), или Устомицеты (*Ustomycetes*). Порядок Головневые (*Ustilaginales*). Головневые грибы – паразиты высших растений. Многие виды паразитируют на злаках. У большинства злаков грибы разрушают цветки и семена. Соцветия растений кажутся обугленными вследствие скопления в этих частях растений огромного количества темноокрашенных спор (отсюда название болезни «головня»). Головневые споры (хламидоспоры) имеют две оболочки: наружную, толстую – экзину и внутреннюю, тонкую – интину. По ряду микроскопических признаков (величина споры и детали строения оболочки) различные роды головневых грибов резко отличаются друг от друга, и эти особенности играют роль в их систематике. Двухъядерный (дикариотический) мицелий

головневых грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, проникая в клетки с помощью гаусторий. Нахождение мицелия в тканях до известного времени мало сказывается на внешнем облике растений, и пораженные растения становятся заметными только при выколашивании. Хламидоспоры прорастают, развивая короткую базидию из четырех клеток (в семействе устиляговые – *Ustilaginaceae*) или одной клетки (в семействе тиллециевые – *Tilletiaceae*). На базидии образуется четыре, реже восемь базидиоспор. Пути заражения растений головневыми грибами различны. Довольно часто заражение происходит в почве, когда споры, сохраняющиеся в ней или удерживающиеся на семенах, прорастают на наклюнувшихся семенах растения-хозяина еще до появления всходов. Так происходит заражение возбудителями твердой головки пшеницы (*Tilletia caries*), головки ржи (*Tilletia secalis*), пыльной головки кукурузы (*Sorosporium reilianum*) и других. Другой путь заражения – во время цветения злаков. У возбудителей пыльной головки пшеницы (*Ustilago tritici*) и ячменя (*Ustilago nuda*) происходит прорастание головневой споры на рыльце распутившегося цветка. Мицелий гриба прорастает в формирующийся плод и сохраняется в зародыше семени до образования всходов в следующем году.

Род Устиляго (*Ustilago*). Один из самых распространенных грибов-паразитов этого рода – возбудитель пыльной головки пшеницы (*Ustilago tritici*). Хламидоспоры *U. tritici*, попавшие на рыльце пестика, прорастают четырехклеточной базидией. Там происходит редукционное деление и образование гаплоидных ядер. Однако базидиоспоры здесь не развиваются, а дикарион возникает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую либо путем копуляции соседних клеток базидии. Из двухъядерной клетки вырастает дикариотический мицелий, по пыльцевой трубке проникающий в завязь. Таким образом, мицелий паразита попадает в ткани эндосперма и зародыша семени. Зараженные семена, попав в почву, нормально прорастают, и из них сначала развиваются внешне здоровые растения. Однако по мере роста растения развивается и мицелий гриба. Он проникает в закладывающийся колос, обильно там разрастается, разрушает зерна и колоски и распадается на отдельные хламидоспоры (телиоспоры). Головневые споры переносятся ветром на цветущие в это время колосья и заражают новые растения.

Класс собственно Базидиомицеты (*Basidiomycetes*) подразделяется на подкласс Гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*) и подкласс Гомобазидиомицеты (*Homobasidiomycetidae*), или собственно Базидиомицеты (*Basidiomycetidae*). Гетеробазидиомицеты образуют плодовые тела и отличаются от остальных базидиомицетов строением базидий, которые представляют собой гетеробазидии, то есть разделяются на две части – эпибазидию и гипобазидию. У большинства базидии четырехклеточные, но могут быть и одноклеточные.

Подкласс Гомобазидиомицеты (*Homobasidiomycetidae*), или собственно Базидиомицеты (*Basidiomycetidae*). К этому подклассу относят группы порядков Гименомицеты (*Hymenomycetiidae*), у которых базидии соединены в тесный слой – гимений, расположенный на поверхности плодовых тел и Гастеромицеты (*Gasteromycetiidae*), у которых базидии находятся внутри плодовых тел до полного их созревания.

Группа порядков Гименомицеты (*Hymenomycetiidae*). Это самая большая по числу видов группа среди базидиомицетов. Их главная особенность – формирование гимениального слоя, развивающегося на плодовых телах, которые очень разнообразны. У представителей этой группы порядков встречаются плодовые тела в виде буроватых или желтых корочек, распростертых по субстрату, в форме прямостоячих коралловидно разветвленных оранжевых, желтых или белых структур. Многие гименомицеты имеют плодовые тела копытообразной формы. Самое же большое разнообразие плодовых тел у так называемых шляпочных грибов, где можно четко выделить ножку и шляпку. В гимении, кроме зрелых базидий, присутствуют молодые базидии – базидиолы и стерильные нити – парафизы. У многих гименомицетов в состав гимения входят цистиды. Гименофор на плодовых телах гименомицетов также разнообразен. У одних он – гладкий или в виде складок, у других имеет форму зубчиков. У значительного количества видов гименофор в виде трубочек, внутренняя полость которых выстлана гимением, или в виде пластин. Выросты на поверхности гименофора в виде складок, шипов, трубочек, пластинок значительно увеличивает его поверхность и тем самым число базидий и спор.

Эволюция в пределах этой группы шла от плодовых тел в виде корочек, распростертых по субстрату с гладким гименофором и гимением на верхней его стороне, к наиболее совершенно устроенным плодовым телам, где ножка выносит шляпку над субстратом и гимений

формируется на нижней стороне шляпки, что дает преимущества для защиты спор и их распространения. Большинство видов гименомицетов – сапрофиты. Многие шляпочные грибы образуют микоризу. Часть гименомицетов – паразиты высших растений. К этой группе порядков относят порядок Афиллофоровые (*Aphyllphorales*) и Агариковые (*Agaricales*).

Порядок Афиллофоровые (*Aphyllphorales*). В этот порядок объединяют гименомицеты, имеющие разнообразные плодовые тела и разнообразное строение гименофора. У афиллофоровых грибов наблюдаются все типы гименофора. Однако грибы с пластинчатым гименофором встречаются среди них крайне редко и только на плодовых телах, имеющих кожистую или деревянистую консистенцию. У видов с трубчатым или пластинчатым гименофором последний не отделяется от мякоти плодового тела. В этом большом порядке содержится несколько семейств, из них самое многочисленное и важное – трутовиковые (*Polyporaceae*). Трутовиковые грибы, как правило, развиваются на древесном субстрате. Они могут быть сапрофитами (на мертвой древесине) или паразитами на живых деревьях. Грибница трутовиков развивается внутри древесного субстрата, а на поверхности его формируются очень твердые (реже мягкие) многолетние или однолетние плодовые тела. Нижняя поверхность плодового тела несет гименофоры разного строения в виде пластин, сосочков, ячеек или трубочек, выстланных изнутри гимениальным слоем. Он состоит из базидий, базидиол и парафиз. Базидиоспоры, отделяющиеся от стеригм после своего созревания, попадают в полость трубочки и выпадают наружу. Плектенхимная ткань между трубочками носит название трамы. Ежегодно, начиная с весны, прошлогодние трубочки постепенно закрываются слоем свежего мицелия, впоследствии уплотняющегося. На этом мицелии уже ко второй половине лета формируется новый гименофор. В результате ежегодного разрастания на поверхности плодового тела образуются концентрические наплывы (зоны), по которым до известной степени можно судить о возрасте плодового тела. Чаще всего встречается трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*). Его можно найти на лиственных деревьях. Плодовое тело у него многолетнее, гименофор трубчатый, гимениальный слой одногодичный, и ежегодно нарастает новый слой.

Порядок Агариковые, или Пластинчатые (*Agaricales*). Виды этого порядка представлены в основном грибами с мяскомясистыми плодовыми телами, в которых хорошо различимы центральная ножка и шляпка. Реже плодовые тела имеют хрящеватую или кожистую консистенцию и боковую ножку. Гименофор, в отличие от афиллофоровых, легко отделяется от мякоти плодового тела, он пластинчатый или трубчатый. Последний встречается у грибов этого порядка реже и связан по происхождению с пластинчатым. Пластинки агариковых в сечении имеют вид конуса, с двух сторон которого располагается гимений. Центральная стерильная часть пластинки называется трамой. В зависимости от расположения гиф выделяют различные типы трамы (неправильная, правильная, билатеральная, инвертная). У части агариковых пластинчатый гименофор с самого начала развития плодового тела лежит открыто (гименокарпные плодовые тела), у других первоначально прикрыт сплетением гиф – покрывалом (гемиангиокарпные плодовые тела). Имеются два типа покрывала: общее и частное. Общее покрывало «одевает» все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой в молодом возрасте. По мере роста плодового тела общее покрывало разрывается, и его остатки можно заметить у основания ножки (вольва), а также в виде хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки. Второй вид покрывала – частное. У молодого плодового тела оно прикрывает только формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки разворачиваются. Частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке, а у ряда видов – как бахрома по краю шляпки. Агариковые – сапротрофы на почве, растительном опаде и древесине, микоризообразователи. Немногие из них паразиты. По особенностям строения плодового тела, наличию или отсутствию покрывала, по строению пластинок, трамы и спор в порядке Агариковые различают 15–17 семейств.

Семейство Шампиньоновые, или Пластинниковые (*Agaricaceae*). Включает 13 родов. Пластинки свободные, реже прикрепленные. Всегда имеется частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо или следы в виде чешуек. У некоторых представителей есть частное покрывало. Окраска спор различна: от белой до черно-бурой. Широко известны в этом семействе роды шампиньон (*Agaricus*), зонтик (*Lepiota*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*). Один из немногих грибов, который успешно культивируют в тепличных условиях, шампиньон двуспоровый (*A. bisporus*).

У молодых плодовых тел пластинчатый гименофор затянут частным покрывалом. По мере разрастания шляпки, покрывало лопается и остается на ножке в виде прочного пленчатого кольца.

Семейство Болетовые включает 17 родов. Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти плодового тела, по происхождению связан с пластинчатым. Споры бурые, оливково-бурые, желтые или розовые. Подавляющее большинство видов этого семейства обитатели лесов. Все они образуют эктотрофную микоризу с древесными растениями. Широко известны виды этого семейства: белый гриб (*Boletus edulius*), подосиновик (*Leccinum aurantiacum*), подберезовик (*L. scabrum*), виды рода Масленок (*Suillus*) и другие виды. Белый гриб отличается огромным внутривидовым разнообразием и сложностью. У него выделено около 20 форм, отличающихся друг от друга окраской шляпки, наличием или отсутствием сеточки на ножке, приуроченностью к древесной породе.

Семейство Сыроежковые (*Russulaceae*). Мякоть плодовых тел хрупкая, гетеромерная, состоит из двух типов гиф: тонких и толстых. Пластинки приросшие, слабо нисходящие, при созревании почти свободные. Споры белые, кремовые, желтого или красного цвета с сильно орнаментированной оболочкой. Семейство включает в себя два рода: сыроежка – *Russula* (150 видов) и млечник – *Lactarius* (80 видов). У последнего рода толстостенные гифы содержат млечный сок. Большинство видов семейства микоризообразователи.

Семейство Мухоморовые (*Amanitaceae*). Пластинки свободные. Споровый порошок белый или розовый. Споры гладкие. У большинства представителей родов имеется общее покрывало, оставляющее вольву в основании ножки. Семейство включает 5 родов. В основном это микоризообразователи и ксилофилы. Род Мухомор (*Amanita*) известен тем, что он содержит ряд ядовитых видов, среди которых – бледная поганка *A. phalloides* и мухомор вонючий *A. virosa* смертельно ядовиты.

Отдел *Deutoromycota*

В отдел несовершенные грибы объединяют большую группу грибов (около 20 тысяч видов) с гаплоидным септированным мицелием, для которых известно только бесполое размножение. Ряд авторов считают, что несовершенные грибы представляют собой самостоятельное направление эволюции грибных организмов, связанное с потерей ими

полового процесса и замены его парасексуальным циклом. Бесполое размножение осуществляется с помощью конидий, развивающихся на конидиеносцах.

В основе классификаций этой группы грибов лежит строение конидиальных спороношений и их способ формирования. Итальянский миколог П. Сакардо (1880) предложил систему несовершенных грибов, основанную на исключительно морфологии конидиальных спороношений. В простейших случаях конидиеносцы одиночные, но у большинства грибов они собраны в группы. Они могут формировать:

- коремии – конидиеносцы сростаются и образуют пучки;
- ложе (ацервулюм) – большое число конидиеносцев, располагающихся параллельно, но не сросшихся между собой. Они часто защищены тканями растения-хозяина до момента созревания конидиоспор;
- пикниды – вместилище, часто погруженное в ткани организма-хозяина и сообщающееся с внешней средой отверстием на вершине, через которое освобождаются пикноспоры.

В последние годы помимо морфологических критериев при построении системы дейтеромицетов учитывают способ формирования спор из конидиогенных клеток. По этому признаку выделяют две группы конидий – таллические и бластические. Оба эти критерии недостаточны для построения системы несовершенных грибов из-за присущего им параллелизма в строении и развитии конидиальных спороношений у грибов. Кроме того плеоморфизм конидиального спороношения также усложняет ситуации, так у грибов одного вида в жизненном цикле могут чередоваться ложе и пикниды (например, у *Gnomonia ulmi*). Высокая адаптивная способность дейтеромицетов обеспечивается многообразием спороношений изначительной генетической и биохимической изменчивостью, которая может возникать при образовании гетерокариотных мицелиев и парасексуальной рекомбинации в них.

Глава 4

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ (ВОДОРΟΣЛИ)

Водоросли – многочисленная и разнообразная группа низших талломных растений, характеризующаяся удивительным разнообразием жизненных циклов и способов размножения.

Водоросли размножаются вегетативным, бесполом (споровым) и половым путем.

Вегетативное размножение играет значительную роль в жизни водорослей. Обычно вегетативное размножение происходит либо за счет митотического деления клетки на две дочерние особи у одноклеточных форм (десмидиевые и диатомовые водоросли), при этом каких либо изменений в протопластах не происходит, либо за счет фрагментации нитчатых и пластинчатых талломов на отдельные части. Иногда для вегетативного размножения формируются специальные выводковые «почки» или клубеньки. Например, у харовых водорослей развиваются специализированные выводковые клубеньки на нижних стеблевых узлах и в области ризоидов. Клубеньки перезимовывают и дают начало новым водорослям. На слоевищах сфацелярии *Sphacelaria* (бурые водоросли) формируются почки, которые отпадают и дают начало новым слоевищам. Своеобразно проходит вегетативное размножение у водорослей с сифональным талломом (бриопсидовые зеленые), представляющим собой по существу одну гигантскую клетку с непрерывной вакуолью. Части протопласта, вытекающие из сифонального таллома при его повреждении, округляются и в течение нескольких минут формируют новые стенки. Затем фрагменты протопласта развиваются в новое растение. Кроме того, у бриопсиса – *Bryopsis* вегетативное размножение может происходить и за счет фрагментации таллома. «Перышки» его перисто-ветвящегося таллома могут легко отделяться, закупориваясь в месте отчленения, формировать ризоиды и прорасти в новое растение. У колониальных зеленых водорослей при вегетативном размножении образуются дочерние колонии. Кроме того, у нитчатых зеленых водорослей (улотрикс *Ulothrix*), как у цианобактерий, могут формироваться специализированные клетки – акинеты, с толстыми клеточными стенками и большим запасом питательных веществ. Основное их назначение переживать неблагоприятные условия.

Споровое размножение осуществляется за счет спор. Происходит процесс деления протопластов клеток на части и выход этих частей за пределы оболочки материнской клетки. У большинства водорослей, относящихся к разным отделам, формируются зооспоры. **Зооспоры** – голые подвижные клетки с различным числом жгутиков: один, два, четыре или множество жгутиков, расположенных венчиком на конце клетки.

В большинстве случаев зооспоры образуются в вегетативных клетках, не отличающихся по форме от остальных клеток. При формировании зооспор содержимое вегетативной недифференцированной клетки делится с образованием 2, 4, 8 или более клеток, иногда в клетке формируется всего одна зооспора (эдогонииум *Oedogonium*). У ряда водорослей (бурые, некоторые зеленые) зооспоры формируются в специальных клетках – спорангиях, отличающихся от вегетативных клеток по форме и размеру. *Спорангии всегда одноклеточные*. Число зооспор в спорангии может достигать нескольких сотен (кладофора *Cladophora*).

У многих водорослей формируются неподвижные, не имеющие жгутиков споры, называемые **апланоспорами**. К апланоспорам относятся также моно- и тетраспоры красных и диктиотовых бурых водорослей. Если апланоспоры уже внутри материнской клетки полностью повторяют все ее черты, покрываются собственной клеточной стенкой, их называют **автоспорами** (многие коккоидные зеленые водоросли, например, хлорелла *Chlorella*, прототека *Prototheca*, сценедесмус *Scenedesmus*, диктиосфе́риум *Dictyosphaerium*).

Половой процесс известен во всех отделах эукариотических водорослей. Сущность полового процесса состоит в слиянии (копуляции) двух гаплоидных клеток с образованием диплоидной зиготы. Зигота чаще всего является покоящейся стадией, окружена толстой оболочкой, заполнена запасными веществами. Зигота может прорасти сразу или после периода покоя. Особые растущие зиготы, характерные для диатомовых водорослей, получили название **ауксоспоры**. Ауксоспора не имеет периода покоя, не покрывается плотной оболочкой, сразу после формирования увеличивается в размере, ее ядро претерпевает два последовательных митотических деления, причем каждый раз одно из двух ядер погибает. Процесс деления ядра ауксоспоры синхронизирован с формированием клеточного панциря диатомовых

водорослей и приводит к образованию взрослой клетки. Зиготы некоторых водорослей (улотрикс) могут сохранять жгутики и довольно долго не терять подвижность, иногда до нескольких дней. Такие плавающие зиготы получили название **планозиготы**.

Половой процесс водорослей бывает нескольких типов. В простейшем случае у одноклеточных водорослей могут сливаться две вегетативные особи. Такой тип полового процесса, при котором происходит слияние вегетативных неспециализированных клеток, называется **холо- или гологамия**. При слиянии содержимого (протопластов) двух вегетативных клеток происходит процесс **конъюгации**. Конъюгация характерна для зеленых водорослей из класса конъюгат (сцеплянок). Наиболее распространенный тип полового процесса водорослей – **гаметогамия** – связан с формированием специализированных клеток гамет.

В зависимости от типа гамет различают изогамию, гетерогамию (анизогамию) и оогамию.

При **изогамии** сливаются морфологически не различающиеся гаметы, этот тип является примитивной формой полового процесса и обычно характеризуется отсутствием дифференцированных гаметангиев (органов, производящих гаметы). Гаметы формируются в результате деления протопласта вегетативных клеток. У эктокарповых бурых водорослей изогаметы формируются в многогнездных гаметангиях. У многих водорослей при изогамии наблюдается физиологическая гетерогамия, при которой изогаметы отличаются по поведению, в первую очередь по активности и подвижности, и копуляция происходит между «женскими» и «мужскими» гаметами (эктокарпус, сфацелярия).

При **гетеро- или анизогамии** сливаются подвижные гаметы, различающиеся по размерам (некоторые виды хламидомонад, многие бриопсидовые, дектиотовые).

При **оогамии** сливаются мелкие подвижные сперматозоиды и крупные неподвижные, лишённые жгутиков яйцеклетки. У красных водорослей мужские клетки представлены спермациями, неподвижными мелкими, безжгутиковыми клетками. Обычно сперматозоиды и яйцеклетки развиваются в специализированных половых органах – антеридиях (мужских) и оогониях (женских). Гаметангии со спермациями называются сперматангиями. Гаметангии могут быть как одноклеточными, так и многоклеточными.

Наиболее сложного развития половые органы достигают у харовых водорослей. Харовые водоросли имеют многоклеточные специализированные крупные гаметангии, видимые невооруженным глазом. Расположены гаметангии на боковых веточках. Оогоний состоит из пяти коровых нитей, по спирали окутывающих яйцеклетку и формирующих вокруг нее оболочку. В верхней части оогония над яйцеклеткой находится коронка, отделенная за счет перегородок от нитей оболочки. Антеридии имеют короткую ножку, округлые и образованы восьмью плоскими изогнутыми клетками – щитками, плотно соприкасающимися неровными краями. От центра щитков внутрь антеридия отходят цилиндрические клетки – рукоятки, на которых формируются сперматогенные нити, содержащие по 100–300 клеток и плотным клубком заполняющие полость антеридия. В каждой клетке нити формируется по одному двужгутиковому сперматозоиду. Сперматозоиды попадают во внешнюю среду при расхождении щитков и через отверстие в коронке оогония проникают к яйцеклетке. Образовавшаяся после оплодотворения ооспора остается окруженной коровыми нитями, внутренние стенки которых опробковывают, и переходит в покоее состояние (рис. 17).

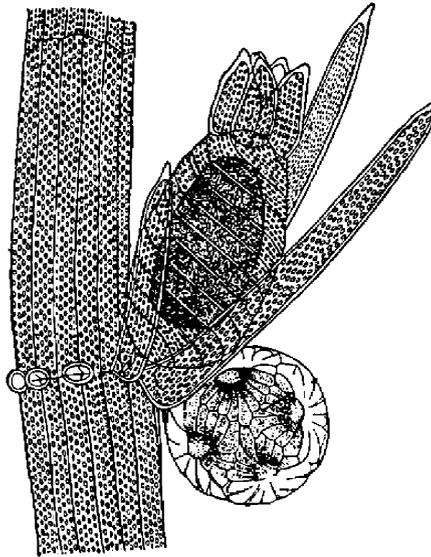


Рис. 17. Половые органы харовых водорослей

Особый тип гаметогамии представляет собой **автогамия**, встречающаяся у некоторых диатомовых водорослей. При автогамии в диплоидной клетке водорослей происходит мейоз. Два из образовавшихся четырех ядер погибают, а оставшиеся два гаплоидных ядра сливаются друг с другом, восстанавливая диплоидное состояние.

Жизненные циклы водорослей

У водорослей встречаются различные соотношения гаплоидной и диплоидной фаз в жизненных циклах и разнообразные жизненные циклы (рис. 18).

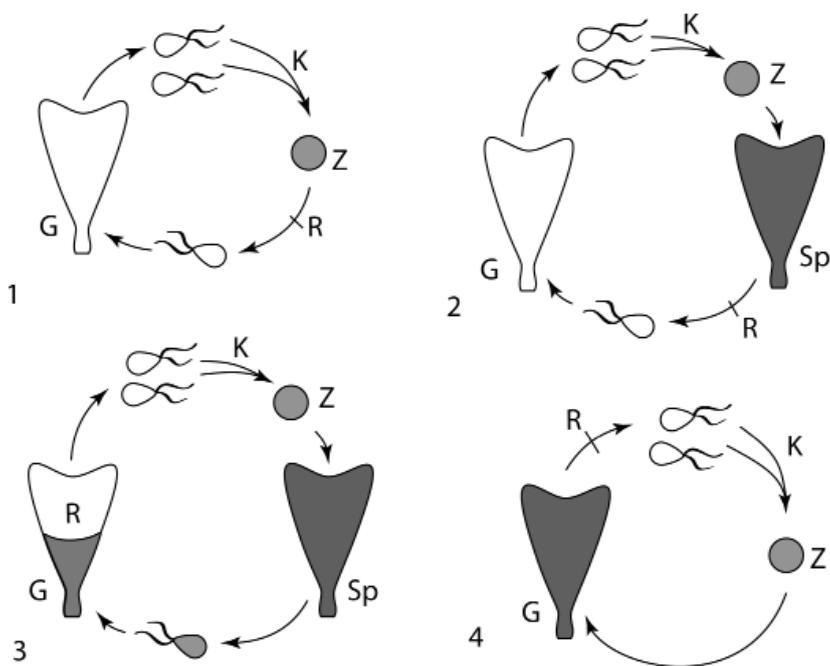


Рис. 18. Схемы жизненных циклов водорослей:

G – гаметофит; Sp – спорофит; Z – зигота;

K – слияние гамет; R – редукционное деление (мейоз);

— гаметы или споры; □ – гаплоидная фаза; ■ – диплоидная фаза

Жизненные циклы водорослей отличаются большой пластичностью. Они не всегда сопровождаются последовательной сменой всех стадий. В первую очередь это касается менее эволюционно продвинутых групп водорослей. В зависимости от условий произрастания некоторые поколения могут выпадать полностью или, наоборот, существовать на протяжении нескольких поколений. Может наблюдаться процесс самовоспроизведения поколений. Например, в спорофитах примитивных водорослей (эктокарпус, кладофора) могут образовываться споры с разной ядерной фазой (гаплоидные и диплоидные), соответственно прорастающие в гаметофиты или спорофиты, что приводит к нерегулярной смене форм развития. Жизненные циклы со строго регулярным чередованием поколений (без самовозобновления) характерны для наиболее продвинутых групп водорослей (ламинариевые, циклоспоровые из бурых, церамиевые из красных).

Жизненные циклы без смены ядерных фаз (однофазные)

Гаплоидный жизненный цикл (моногапобионтный). Водоросли в течение всей жизни (вегетативной фазы) являются гапобионтами, единственная диплоидная стадия – зигота, которая при прорастании претерпевает редукционное деление (зиготическая редукция) и развивающиеся из нее особи гаплоидны. Такой цикл характерен для большинства зеленых и желто-зеленых водорослей (рис. 18 (1)).

У водорослей с гаплоидным жизненным циклом значение полового и бесполого размножения в цикле неодинаково. Различаются и типы половых процессов. Например, среди крупного рода одноклеточных зеленых монадных водорослей – *Chlamydomonas* (около 500 видов), встречаются виды с изогамным, гетерогамным и оогамным половым процессом. При половом размножении клетки этих водорослей соответствуют одноклеточным гаметангиям. У изогамных видов хламидомонад, среди которых есть как гомо-, так и гетероталлические представители, протопласт клетки формирует 32 или 64 внешне неотличимые гаметы. После созревания гаметы покидают оболочку гаметангия, и копуляция происходит во внешней среде. У гетерогамных видов женские особи формируют 4 макрогаметы, мужские особи – 8 подвижных микрогамет (*Ch. braunii*). У оогамных видов хламидомонад (*Ch. coccifera*) женские особи становятся оогонием, в котором образуется одна яйцеклетка. Мужские особи соответствуют антеридиям и формируют две

подвижные гаметы. Зигота является покоящейся стадией, после периода покоя при прорастании зиготы образуется четыре мейоспоры. Мейоспоры одноклеточных водорослей представляют собой, по сути, молодые организмы, которые после периода роста могут в свою очередь приступать к размножению. При благоприятных условиях хламидомонада размножается бесполым путем. При этом клетка представляет собой спорангий, в котором формируется от 2 до 8 митоспор. Выходящие после ослизнения и разрыва клеточной оболочки митоспоры по окончании периода роста превращаются во взрослые особи (рис. 19).

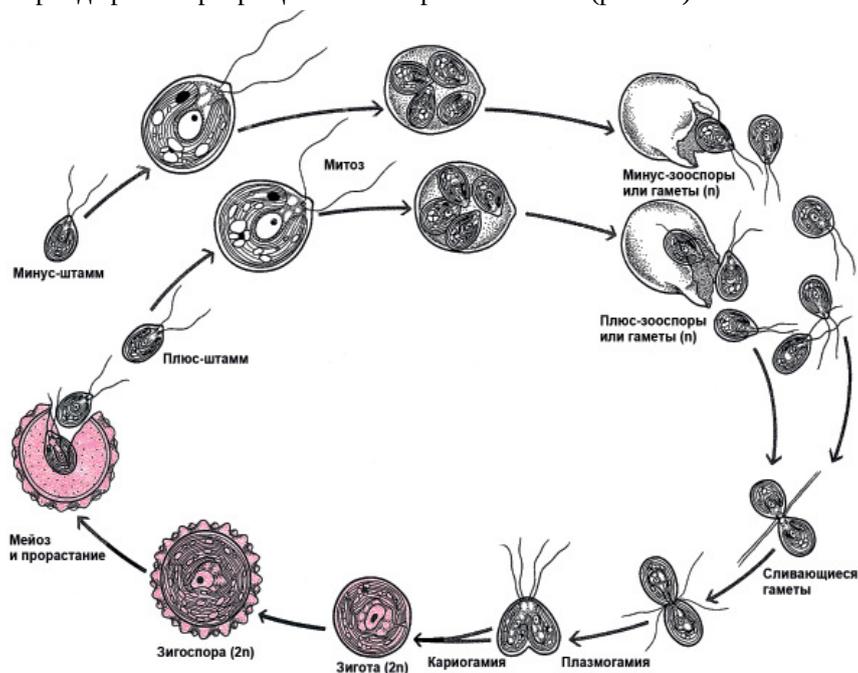


Рис. 19. Жизненный цикл хламидомонады

При засушливых условиях хламидомонады переходят в пальмеллевидную стадию, что сопровождается потерей жгутиков и сильным ослизнением клеточной оболочки. В таком виде хламидомонады могут размножаться вегетативно, за счет деления клеток, и образовывать агрегаты клеток, погруженные в общую слизь. Таким образом, каждая особь хламидомонады потенциально способна размножаться как вегетативно, так и бесполым или половым путем.

У одноклеточных зеленых водорослей, не имеющих плотной клеточной оболочки (*Asteromonas*, *Dunaliella*), встречается хологамный (гологамный) половой процесс. У этих водорослей гаметы не формируются, а сливаются непосредственно сами клетки, образуя покоящуюся зиготу, прорастающую четырьмя мейоспорами. Кроме того, эти водоросли способны размножаться вегетативно за счет деления клетки пополам, споровое размножение у них отсутствует.

У колониальных зеленых водорослей также прослеживается смена типов половых процессов от изогамии (гониум *Gonium*, пандорина *Pandorina*) к гетерогамии (эвдорина *Eudorina*, плевдорина *Pleudarina*) и оогонии (вольвокс *Volvox*), что коррелирует с возрастом специализации клеток водорослей. У гониума и пандорины все клетки колонии потенциально способны к половому и вегетативному размножению, у эвдорины и плевдорины прослеживается частичная стерилизация клеток вплоть до половины от всех клеток колонии, наибольшая дифференциация клеток на вегетативные и репродуктивные наблюдается у вольвокса.

ЖЦ вольвокса. Половой процесс – оогамный, встречаются виды, как с обоеполюми, так и с раздельнополюми колониями, а также гомо и гетероталлические. Оогонии и антеридии одноклеточные. В оогониях, крупных безжгутиковых клетках, развивается одна яйцеклетка, в антеридиях – пакеты сперматозоидов. Оплодотворение происходит в оогониях. После периода покоя зигота мейотически делится, и образуются четыре, реже одна (три погибают) мейоспоры, дающие начало новым колониям. Вегетативное размножение осуществляется за счет специальных клеток гонидий, расположенных группой по 8–10 клеток в задней части сферы и лишенных связи с соседними вегетативными клетками. В каждой гонидии за счет продольного деления протопласта может формироваться дочерняя колония, погружающаяся вовнутрь сферы вольвокса и освобождающаяся после разрушения материнской колонии. Споровое размножение отсутствует.

Гаплоидный ЖЦ имеют также конъюгаты (сцеплянки), характеризующиеся особым типом полового процесса – конъюгацией.

Конъюгаты представлены нитчатыми и одноклеточными формами. У нитчатых форм (спирогира *Spirogyra*, зигнема *Zygnema*, мужоция *Mougeotia*) каждая клетка потенциально может стать гаметангием, но дифференциации типичных гамет не происходит. Гамете

у конъюгат соответствует протопласт одной клетки. Перед конъюгацией нити сближаются, окутываются слизью, клетки лежащие друг напротив друга разных нитей (лестничная конъюгация) или соседние клетки одной нити (боковая конъюгация) образуют навстречу друг другу выросты. В местах соприкосновения выростов клеточные оболочки лизируются, формируются конъюгационные мостики, и протопласты клеток могут контактировать. У одних видов протопласт одной клетки перетекает в другую клетку, у других видов протопласты обеих клеток переходят в конъюгационный канал, где происходит их слияния (рис. 20). Образовавшаяся зигота покрывается плотной оболочкой. После периода покоя зигота мейотически делится, три ядра отмирают, остается одно, формируется проросток, дающий начало новой нити.

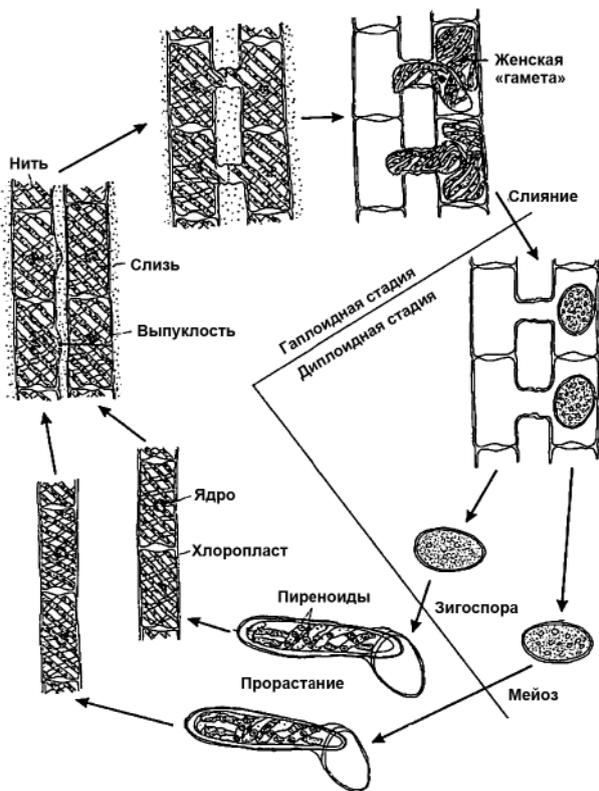


Рис. 20. Процесс конъюгации у спирогиры

У одноклеточных конъюгат перед половым процессом клетки также сближаются по две и обволакиваются слизью. У одних слияние протопластов происходит в образующемся конъюгационном канале (кlostерий *Closterium*), у других протопласты выходят из клеток и их слияние происходит в слизи без формирования конъюгационного канала (космарий *Cosmarium*). У немногих видов (*Closterium lineatum*) протопласты перед слиянием делятся митотически, формируя две гаметы, сливающиеся в конъюгационном канале попарно с двумя гаметами из соседней клетки (рис. 21). Таким образом, формируется одна, реже две зиготы. Зигота после мейотического деления прорастает четырьмя (у одноклеточных зигнемовых конъюгат, например мезотениум *Mezotaenium*) или двумя проростками (у десмидиевых). В последнем случае два образовавшихся в результате мейоза ядра дегенерируют. Вегетативное размножение происходит за счет поперечного деления клеток у одноклеточных форм или фрагментацией нитей у нитчатых. Бесполое размножение отсутствует.

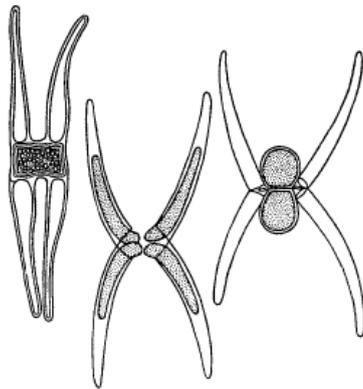


Рис. 21. Процесс конъюгации у кластериума

Диплоидный жизненный цикл (монодиплобионтный). В течение всей вегетативной фазы организмы диплоидны, при формировании половых клеток происходит редукционное деление (гаметическая редукция) и единственной гаплоидной стадией являются гаметы, при слиянии которых восстанавливается диплоидный набор хромосом и формируется диплоидная зигота (рис. 18 (2)). Диплобионтами являются диатомовые водоросли, фукусовые циклоспоровые бурые

водоросли, некоторые зеленые с сифоновым строением. Бесполое размножение у них отсутствует.

У диатомовых панцирных водорослей встречается два типа полового процесса. У большинства представителей одноклеточных пеннатных диатомей половой процесс напоминает конъюгацию. Для центрических диатомей характерна оогамия.

У пеннатных водорослей перед половым процессом клетки попарно сближаются, их ядра мейотически делятся. У некоторых видов остаются два гаплоидных ядра, у других одно, остальные ядра погибают. Соответственно формируются две или одна безжгутиковая гамета. После расхождения створок панциря гаметы амебообразно передвигаются друг к другу и после их слияния формируются две или одна зигота. От конъюгации этот процесс отличается формированием гамет, а не слиянием протопластов. У центрических диатомей одни клетки становятся оогониями, другие антеридиями. Перед образованием гамет происходит мейоз. В антеридиях формируются четыре сперматозоида, в оогониях три из четырех гаплоидных ядер отмирают, и формируется единственная яйцеклетка. Для диатомовых водорослей характерны специфические зиготы, получившие название «ауксоспоры». Зиготы не имеют плотных оболочек и периода покоя, сразу после оплодотворения объем ауксоспор начинает увеличиваться, они растут, формируя вокруг себя панцири характерного строения. Бесполое размножение у диатомей отсутствует. Размножаются они в основном вегетативным путем за счет продольного деления клетки пополам. Каждая из дочерних клеток получает одну из двух половинок панциря, другая дотраивается, причем она всегда будет меньшей. Это приводит к постепенному измельчанию клеток. Благодаря формированию в результате полового процесса «растущих» зигот типичные для каждого вида размеры клеток восстанавливаются.

Циклоспоровые бурые водоросли не имеют спорового размножения, могут размножаться вегетативно за счет разрывов многоклеточного таллома. Основной способ размножения – половой. Половой процесс – оогамия. Половые органы – одноклеточные оогонии и антеридии – развиваются в особых углублениях – скафидиях (концептакулах), расположенных на плодущих веточках – рецептакулах. Скафидии сообщаются с внешней средой отверстием, их полость выстлана половыми органами и парафизами. Гаметы формируются в результате мейоза. В оогониях может образовываться от одной (саргассум *Sargassum*)

до 8 (фукус *Fucus*) яйцеклеток, в антеридиях обычно по 64 сперматозоида. Оплодотворение у большинства видов происходит во внешней среде, куда гаметы выталкиваются из скафидия разбухающей слизи. Диплоидная зигота прорастает новым гаметофитом (рис. 22).

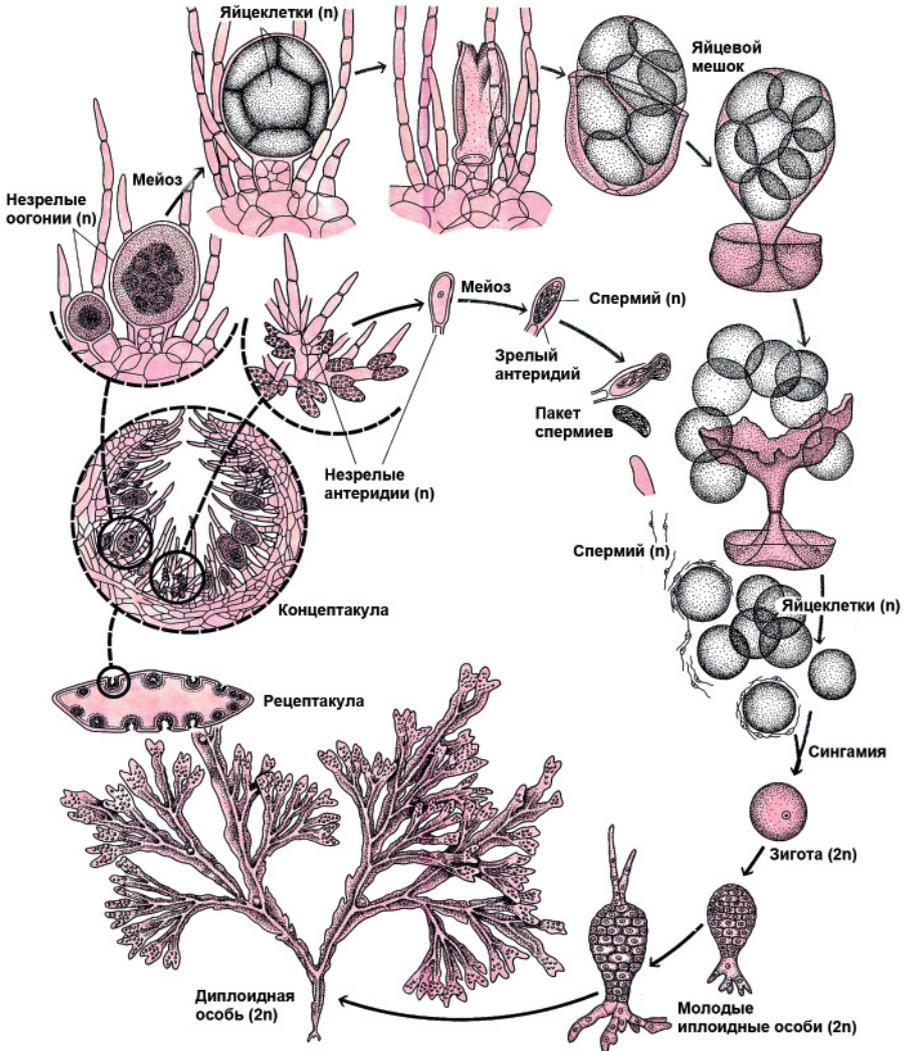


Рис. 22. Жизненный цикл фукуса

Жизненные циклы со сменой ядерных фаз или со сменой поколений

У ряда водорослей в жизненном цикле происходит закономерная смена поколений или генераций с различными ядерными фазами. Со сменой ядерных фаз связано чередование у поколений типов размножения. Гаплоидное поколение размножается за счет полового процесса и формирует гаметы, то есть является гаметофитом. После копуляции образуется диплоидная зигота, прорастающая в диплоидное поколение. Диплоидное поколение размножается бесполом путем, то есть является спорофитом, при формировании спор происходит редукционное деление (спорическая редукция) и образуются гаплоидные мейоспоры, прорастающие в половое гаплоидное поколение. Таким образом, чередуются поколения: гаплоидный гаметофит сменяется диплоидным спорофитом. В зависимости от числа поколений у водорослей выделяются двухфазные (два поколения) и трехфазные (три поколения) жизненные циклы. В зависимости от внешнего вида сменяющихся друг друга поколений выделяют ЖЦ с изоморфной и гетероморфной сменой поколений (изоморфные и гетероморфные). При изоморфной смене поколений поколения (половое и бесполое) не отличаются ни морфологически, ни по продолжительности жизни. При гетероморфной смене поколений поколения различны не только цитологически, но и резко отличаются по внешнему виду, размерам и продолжительности жизни. Как правило, поколения существуют самостоятельно.

Двухфазные изоморфные ЖЦ. Встречаются практически во всех отделах водорослей. Таким жизненным циклом обладают некоторые зеленые водоросли (ульва *Ulva*, энтероморфа *Enteromorpha*, большинство видов (морские) кладофоры *Cladophora*), некоторые бурые водоросли (эктокарпус, сфацелярия, диктиота *Dictyota*, падина *Padina*), некоторые красные (кораллиновые, пальмариевые). Гаметофиты могут быть раздельнополыми (диктиота) или обоеполыми (падина), гомотипичными или гетеротипичными.

Рассмотрим данный тип ЖЦ на примере зеленой водоросли ульвы (рис. 23).

Оба поколения ульвы, или морского салата, имеют многоклеточный пластинчатый гофрированный по краю таллом, прикрепленный

к субстрату суженным в черешок основанием. Специальных репродуктивных органов нет. На гаплоидном гаметофите формируются гаметы, причем гаметангием потенциально может стать любая клетка. После копуляции гамет образовавшаяся зигота сразу, без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит, внешне не отличимый от гаметофита. В спорангиях, которыми также выступают потенциально любые клетки двуслойного таллома спорофита, происходит редукционное деление и формируются гаплоидные зооспores, прорастающие в гаметофит.

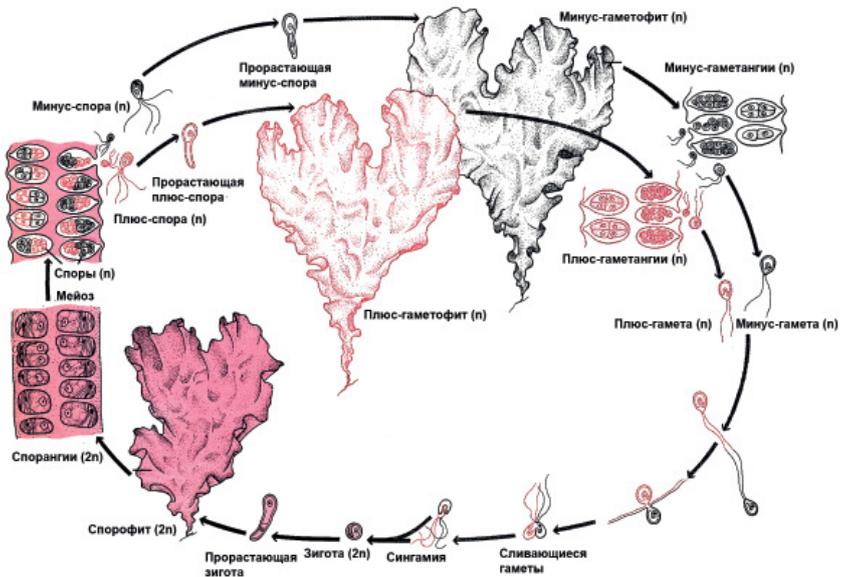


Рис. 23. Жизненный цикл ульвы *Ulva*

Иногда наблюдается своеобразный двухфазный жизненный цикл, при котором мужской гаметофит и спорофит изоморфны, а женский гаметофит редуцирован и отличается от спорофита (пальмариевые). Такой вариант по существу является промежуточным между изоморфным и гетероморфным ЖЦ, рассмотрим его на примере пальмариий (рис. 24).

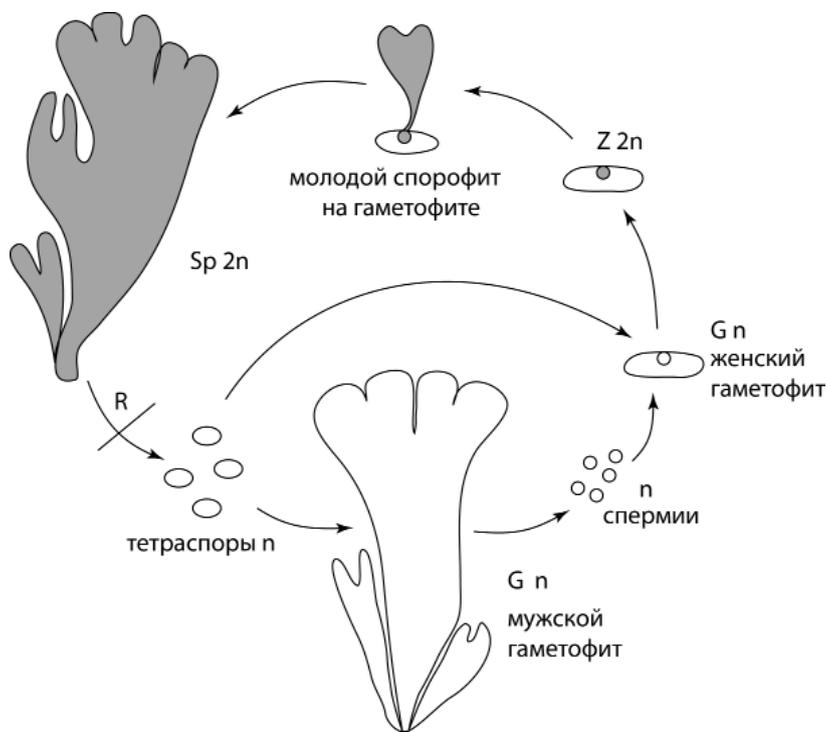


Рис. 24. Жизненный цикл пальмарии *Palmaria*

Спорофит пальмарии представлен псевдотканевым пластинчатым прикрепленным талломом, часто рассеченным на лопасти. На пластинке в одноклеточных спорангиях, расположенных на очень короткой одноклеточной ножке, в результате мейоза формируются четыре споры. Тетраспоры прорастают в раздельнополые гаметофиты. Мужской гаметофит, формирующий спермации, внешне не отличим от тетраспорофита, а женский гаметофит представлен микроскопической пластинкой или диском. Половой процесс оогамный. После оплодотворения спорофит начинает формироваться на женском гаметофите.

Двухфазные гетероморфные жизненные циклы бывают двух типов: с преобладанием гаметофита (диплогаблобионтный) и с преобладанием спорофита (гаплодиплобионтный).

Диплогаблобионтные ЖЦ встречаются в разных отделах водорослей (зеленые, бурые). ЖЦ с примитивным одноклеточным споро-

фитом известен у зеленых водорослей улотрикса (*Ulothrix*) и моностромы (*Monostroma*).

ЖЦ улотрикса (рис. 25). Половой процесс – изогамия, характерен гетероталлизм. Улотрикс – нитчатая прикрепленная к субстрату пресноводная водоросль, любая клетка нити, кроме ризоидальной, потенциально может стать гаметангием, в котором образуется от 8–32 двужгутиковых гамет. Копуляция гамет происходит во внешней среде с образованием сначала четырехжгутиковой планозиготы, через небольшой промежуток времени втягивающей жгутики и покрывающейся плотной оболочкой, переходя в покоящуюся стадию. Зигота прорастает в одноклеточный грушевидный спорофит на тонкой ножке. Содержимое зиготы перетекает при этом в верхнюю вздутую часть, соответствующую спорангии, где и происходит мейотическое деление и образуется от 8 до 16 четырехжгутиковых спор. Спорофит получил название *Codiolum*-стадии по названию водоросли, на примере которой он был первоначально описан.

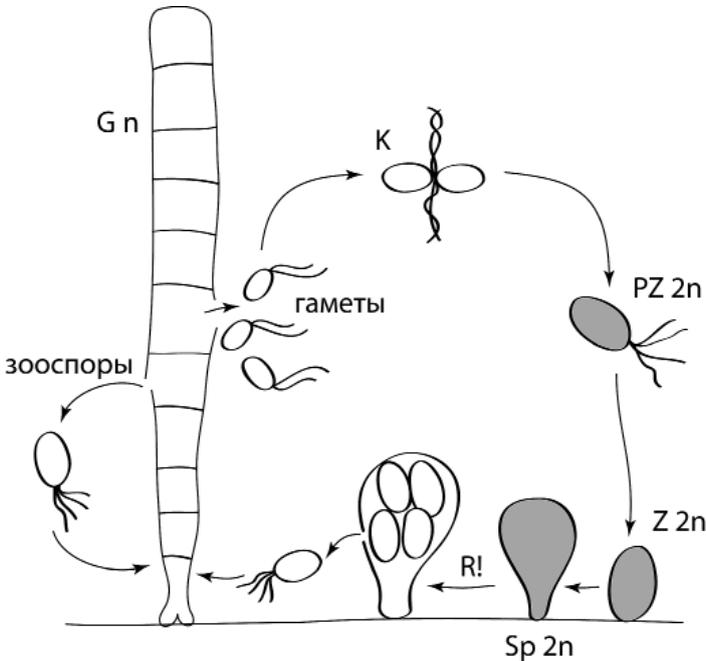


Рис. 25. Жизненный цикл улотрикса

При благоприятных условиях преобладает споровое размножение, каждая клетка нити может сформировать до 16 четырехжгутиковых митоспор, дающих начало новым нитям. Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией нити. Некоторые виды при высыхании местообитаний распадаются на отдельные клетки и переходят в пальмеллоидное состояние, вырабатывая слизистую капсулу. В благоприятных условиях капсулированные клетки формируют зооспоры, прорастающие в новые нити.

Диплогаплобионтный ЖЦ бурых водорослей рассмотрим на примере кутлерии *Cutleria*. Гаметофиты представлены раздельнополюми ветвящимися талломами. На мужских особях развиваются микрогаметангии с большим числом микрогамет, на женских особях – макрогаметангии с небольшим числом малоподвижных макрогамет. Из зиготы прорастает стелящийся по субстрату корковидный, меньшего, чем гаметофит, размера спорофит, образующий двужгутиковые мейоспоры. Мейоспоры прорастают в гаметофит, иногда существующий на спорофите. Особенностью ЖЦ кутлерии является то, что и для гаметофита и для спорофита возможно воспроизведение за счет партеногенетически развивающихся женских гамет и образующихся митоспор, соответственно.

Гаплодиплобионтный жизненный цикл довольно широко распространен, особенно характерен для бурых водорослей (в частности для ламинарии *Laminaria*, макроцистиса *Macrocystis*), встречается у зеленых и красных водорослей.

ЖЦ ламинарии (рис. 26). Спорофиты ламинарии имеют крупную многослойную тканевую пластинку, переходящую в каулоид (стволик) и ризоиды. На поверхности пластинки спорофита из коровых клеток формируются группы одноклеточных спорангиев (сорусы). В каждой спорангии формируется от 16 до 128 двужгутиковых мейоспор, первое деление при формировании спор редукционное. Из мейоспор вырастают микроскопические нитевидные, иногда слабо ветвящиеся раздельнополюе гаметофиты с одноклеточными гаметангиями, в которых формируется по одной гамете. Созревшие яйцеклетки остаются прикрепленными к оогонию. После оплодотворения двужгутиковыми сперматозоидами формируется зигота, которая покрывается оболочкой и сразу развивается в спорофит. Женский гаметофит обеспечивает прикрепление спо-

рофита к субстрату, в случае отрыва зиготы от гаметофита при ее развитии нарушаются процессы дифференцировки, и спорофит не развивается. Из-за малых размеров гаметофита и связи спорофита в своем развитии с гаметофитом потенциал полового размножения у ламинарии очень снижен, и большей частью происходит воспроизведение особей.

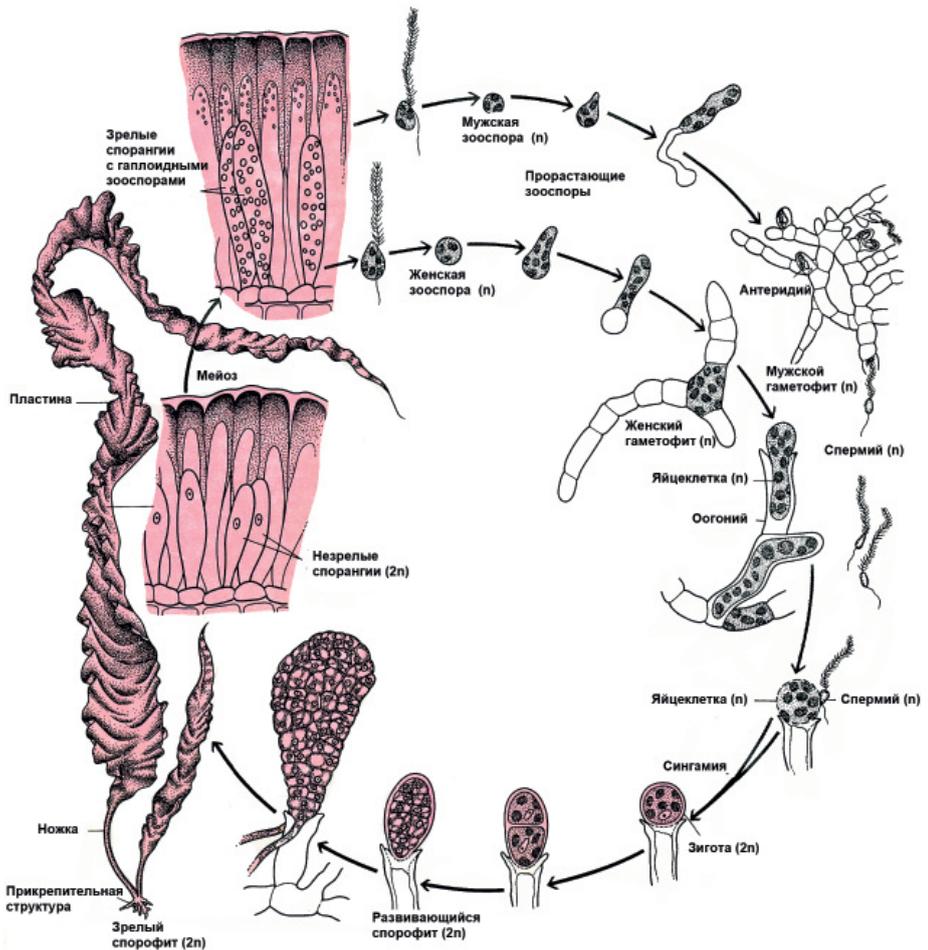


Рис. 26. Жизненный цикл ламинарии

Трехфазные ЖЦ. Смена трех поколений

Своеобразный жизненный цикл, включающий три поколения, встречается у красных водорослей из класса флоридий, у которых происходит чередование одного полового поколения и двух поколений, размножающихся бесполом путем, – карпоспорофита и тетраспорофита. Почти у всех представителей этого класса гаметофиты и тетраспорофиты изоморфны. На гаметофитах развиваются карпогоны (женские гаметангии с единственной яйцеклеткой) и антеридии, с безжгутиковыми мужскими гаметами (спермациями). Оплодотворение происходит внутри брюшка карпогона, к которому спермации переносятся пассивно токами воды. Зигота, не покидая карпогон, прорастает в диплоидный карпоспорофит, существующий далее на гаметофите и продуцирующий диплоидные карпоспоры. Карпоспоры разносятся водой и прорастают в тетраспорофит, внешне сходный с гаметофитом. После мейоза в одноклеточных спорангиях формируются по четыре гаплоидные споры (тетраспоры). Тетраспоры покидают тетраспорангий и, прикрепившись к субстрату, прорастают в гаметофит. Усложнение жизненного цикла третьим поколением значительно повышает потенциальные возможности размножения и, видимо, связано с тем, что при половом процессе, происходящим довольно редко, формируется мало зигот.

Из зиготы у красных водорослей формируются карпоспоры. Пути их формирования могут быть различны. У наиболее примитивных представителей карпоспоры образуются непосредственно при делении зиготы (см. ЖЦ порфиры). У более продвинутых представителей из зиготы развивается дополнительное поколение – карпоспорофит. Зигота может непосредственно прорасти ветвящимися нитями (гонимобластами), на концах которых формируются одноклеточные карпоспорангии, продуцирующие по одной карпоспоре. Но большинству красных водорослей для развития гонимобластов (карпоспорофита) необходим стимул, в качестве которого выступает слияние (плазмोगамия) оплодотворенного брюшка карпогона (зиготы) и вспомогательных (ауксиллярных) гаплоидных клеток. Если ауксиллярные клетки располагаются далеко от брюшка карпогона, то после деления зигота сначала прорастает соединительными (ообластемными) нитями, сливающимися с ауксиллярными клетками. После плазмогамии происходит развитие карпоспорофита, продуцирующего карпоспоры.

Трехфазные жизненные циклы большей частью сопровождаются изоморфной сменой поколений (порядок Церамиевые), типичный представитель – род Полисифония *Polysiphonia*.

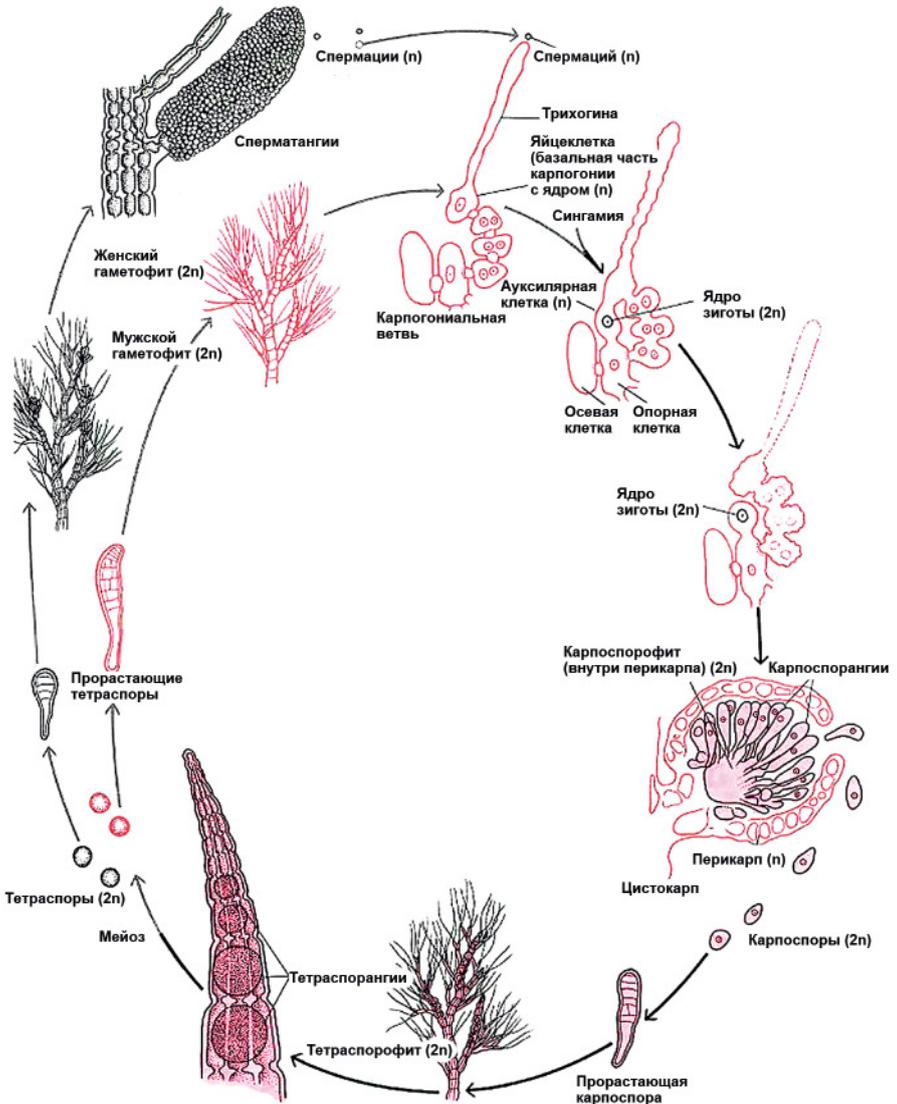


Рис. 27. Жизненный цикл полисифонии

ЖЦ полисифонии (рис. 27). Раздельнополюые гаметофиты полисифонии имеют вид разветвленных кустиков. Половые органы развиваются на специализированных веточках таллома (трихобластах). В антеридиях развиваются многочисленные мелкие спермации. На женском трихобласте формируется пять клеток, на одной клетке развивается карпогон, а после оплодотворения от нее так же отчленяется ауксиллярная клетка. Остальные клетки прорастают в нити, оплетающие карпогон (впоследствии карпоспорофит), образуя вокруг него оболочку с отверстием на вершине (цистокарпий). Спермации пассивно токами воды приносятся к карпогону, их содержимое сливается с брюшком карпогона, образуется зигота. Из диплоидного ядра зиготы, после слияния ее содержимого с ауксиллярной клеткой, формируется карпоспорофит. Карпоспоры попадают во внешнюю среду через отверстие цистокарпия и прорастают в диплоидный тетраспорофит, внешне не отличимый от гаметофитов. Клетки коры тетраспорофита формируют тетраспорангии, в которых происходит редукционное деление и формируется по четыре тетраспоры.

Трехфазный цикл с гетероморфной сменой поколений встречается значительно реже. Например у анфельции *Ahnfeltia*. Гаметофиты анфельции имеют хрящеватые, разветвленные в виде кустика талломы. Половой процесс своеобразный, содержимое карпогона сливается с неспециализированными вегетативными клетками. Из оплодотворенных карпогонов формируются гонимобласты, продуцирующие карпоспоры, из которых развивается корочковидный тетраспорофит.

ЖЦ с соматической редукцией. В редких случаях у водорослей наблюдается ЖЦ с соматической редукцией, когда мейоз происходит в вегетативных клетках без образования спор или гамет, и новое поколение формируется из вегетативных клеток (рис. 18 (4)). Подобное явление встречается в различных группах водорослей (некоторые зеленые, красные). Рассмотрим данный тип ЖЦ на примере красной водоросли батрахоспермум *Batrachospermum*. Как и для большинства красных водорослей у батрахоспермума наблюдается трехфазный ЖЦ. Гаметофит представлен ветвящимся кустиком, длинные центральные оси которого несут на себе многочисленные короткие мутовки боковых ветвей. На боковых ветвях развиваются карпагоны

с трихогиной, после оплодотворения из брюшка карпагона развиваются гонимобласты, формирующие диплоидный карпоспорофит. Из карпоспор вырастает диплоидное поколение в виде слабоветвящихся стелющихся нитей (ранее было описано как род *Chantransia*). Шантранзия может воспроизводиться за счет диплоидных моноспор. При благоприятных условиях в апикальных клетках нитей шантранзии происходит мейоз, в результате которого образуется одна крупная и три редуцированные гаплоидные клетки. Гаплоидная клетка дает начало гаметофиту, прорастающему на теле спорофита из его вегетативных клеток.

Глава 5

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

В отличие от водорослей всем высшим растениям свойственен жизненный цикл с закономерным чередованием двух фаз, или поколений – полового (*гаметофита*, или гаметофазы) и бесполого (*спорофита*, или спорофазы). Высшие растения характеризуются наличием многоклеточных спорангиев на спорофитах и многоклеточных гаметангиев (редуцированных у высших форм) на гаметофитах. И те и другие защищены стенками. Спорангии одинаковые или же чаще дифференцированы на два типа (*микро- и мегаспорангии*), а гаметангии всегда бывают двух типов – мужские (*антеридии*) и женские (*архегонии*). Женская гамета всегда одна, неподвижная (*яйцеклетка*). У высших растений имеется защищенный зародыш, который проходит первые стадии своего развития внутри архегония или внутри женского гаметофита.

Гаметофит представляет собой гаплофазу, или половое поколение. Гаметофиты гаплоидны и вырастают из гаплоидных спор. У низкорганизованных высших растений гаметофит на начальных стадиях развития, как правило, сильно отличается обликом от взрослого гаметофита, и потому его называют *протонемой* (у мохообразных), реже *филаментом* (у сосудистых споровых растений). Гаметофиты высокоорганизованных высших растений сильно редуцированы и практически всю жизнь проводят в оболочке споры. У одних высших растений гаметофиты обоеполые, у других – раздельнополые, мужские и женские. Пол гаметофита может определяться после прорастания споры под влиянием факторов внешней среды, но чаще он предопределен заранее, еще при образовании спор.

Гаметангии и гаметы. Низшие представители высших растений имеют многоклеточные гаметангии, у высших их представителей гаметангиев нет. Гаметы образуются в результате *митозов*. Специфическая черта гаметангиев высших растений – наличие стенки из одного, иногда местами из двух слоев стерильных клеток, защищающих развивающиеся половые продукты в первую очередь от иссушения. Это одна из важнейших адаптаций высших растений к продуцированию гамет в наземных условиях.

Мужской половой орган высших растений – *антеридий*. Антеридии варьируют по форме от сферических до узкоцилиндрических и могут иметь одно-двухрядную ножку, быть сидячими или частично погру-

женными в ткань гаметофита. Стенка антеридия всегда однослойная. Внутри антеридия находится сперматогенная ткань, из которой образуются *сперматозоиды*. Они нитевидные, спиралевидные или реже эллипсоидальные, не имеют клеточной стенки и несут на переднем конце два жгутика или многочисленные жгутики, располагающиеся по спирали. Антеридий со зрелыми сперматозоидами вскрывается в определенном месте благодаря расхождению клеток стенки или отпадению особой *оперкулярной* клетки. У наиболее высокоорганизованных высших растений мужские гаметы представлены неподвижными *спермиями*. Спермии отличаются от сперматозоидов не только отсутствием жгутиков, но и округлой или веретеновидной формой.

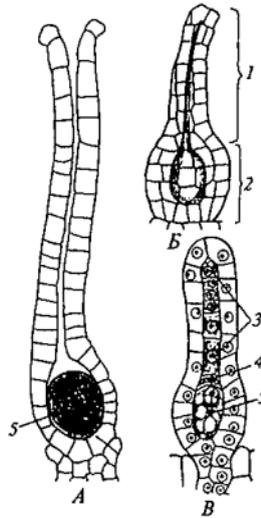


Рис. 28. Строение архегониев высших растений: А – продольный срез зрелого вскрывшегося архегония *Marchantia polymorpha*; Б – внешний вид невскрывшегося архегония *Fossombronnia luetzelburgiana*; В – продольный срез незрелого архегония печеночника (Hepaticae); 1 – шейка; 2 – брюшко; 3 – шейковые канальцевые клетки; 4 – брюшная канальцевая клетка; 5 – яйцеклетка

Женский половой орган высших растений – **архегоний** – имеет колбовидную форму и состоит из расширенного **брюшка** и дистальной узкой **шейки** (рис. 28). У части высших растений архегоний располагается на короткой или длинной *ножке*, а у остальных он погружен брюшком в ткань гаметофита. Базальная клетка, занимающая почти

всю внутренность брюшка, – собственно женская гамета, **яйцеклетка**. Яйцеклетки высших растений весьма однообразны. Это чаще всего крупные шаровидные клетки без стенки, с большими вакуолями и полным набором клеточных органелл. У большинства высших растений архегоний вскрывается путем расхождения клеток стенки на верхушке шейки, но у некоторых видов – путем сбрасывания шейки.

Половой процесс и воспроизведение. Всем высшим растениям свойственны **оогамия** и **внутреннее оплодотворение**. У более примитивных высших растений, имеющих сперматозоиды, половой процесс возможен в присутствии жидкости. Так называемые споровые высшие растения используют обычную капельно-жидкую воду внешней среды, а имеющие сперматозоиды семенные растения сами продуцируют жидкость в репродуктивных органах (семязачатках). В обоих случаях сперматозоиды активно плывут, привлекаемые выделениями из архегония, вызывающими их положительную хемотаксическую реакцию. Оплодотворение сперматозоидами называют **зоидогамией** (рис. 29).

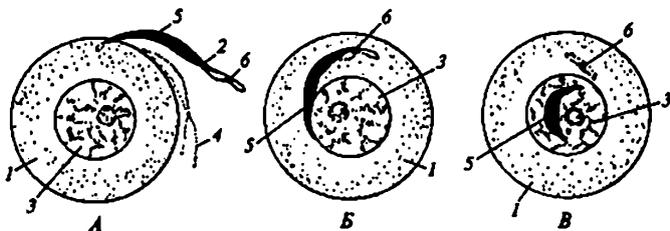


Рис. 29. Зоидогамный половой процесс у *Phaeoceros laevis*:

А–В – последовательные стадии зоидогамии; 1 – яйцеклетка; 2 – сперматозоид; 3 – ядро яйцеклетки; 4 – жгутики сперматозоида; 5 – ядро сперматозоида; 6 – пластида сперматозоида

Не имеющие жгутиков спермии не способны передвигаться самостоятельно: к яйцеклетке их перемещает особая структура гаметофита – растущая **пыльцевая трубка**. Поэтому такой половой процесс называют **сифоногамией** (от греч. *siphon* – трубка). Сифоногамия (рис. 30–31) представляет собой наиболее совершенный в наземных условиях тип полового процесса растений, так как полностью исключает потребности в жидкости как среде для передвижения мужских гамет. Кроме того, пыльцевые трубки способны расти сквозь ткани растения, что позволяет полностью изолировать яйцеклетку от внешней среды. Дорастая до яйцеклетки, пыльцевая трубка лопаётся на конце, изливая цитоплаз-

му со спермиями на яйцеклетку. После этого один из двух спермиев, находившихся в пыльцевой трубке, сливается с яйцеклеткой.

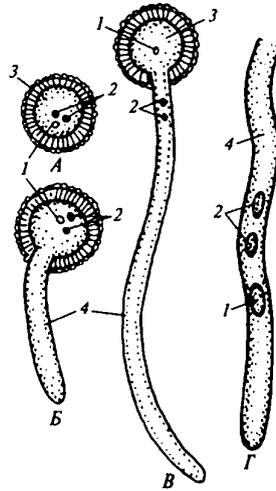


Рис. 30. Стадии прорастания пыльцевой трубки (А–В) и конец растущей пыльцевой трубки (Г) *Fagopyrum esculentum*: 1 – ядро сифоногенной клетки (пыльцевой трубки); 2 – спермии; 3 – сифоногенная клетка; 4 – пыльцевая трубка

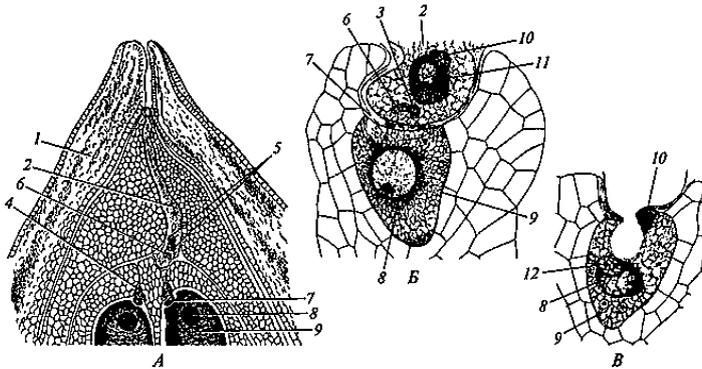


Рис. 31. Сифоногамный половой процесс у голосеменных:

А – перемещение спермиев растущей пыльцевой трубкой к архегонию у *Pinus sylvestris*; Б – конец пыльцевой трубки, проникший в брюшко архегония, у *Torreya taxifolia* брюшная канальцевая клетка деградирует; В – оплодотворение у *T. taxifolia*; 1 – интегумент; 2 – пыльцевая трубка; 3 – ядро клетки-ножки; 4 – шейка архегония; 5 – спермий; 6 – ядро сифоногенной клетки; 7 – брюшная канальцевая клетка; 8 – ядро яйцеклетки; 9 – яйцеклетка; 10 – мелкий спермий, впоследствии деградирующий; 11 – крупный спермий, который оплодотворит яйцеклетку; 12 – ядро крупного спермия

Во всех случаях образовавшаяся зигота прорастает на месте в диплоидный зародыш, питаемый гаметофитом. У мохообразных вырастающее из него диплоидное растение продолжает в течение всей жизни существовать за счет гаметофита. В физиологическом отношении растение представляет собой не более чем придаток гаметофита, а не самостоятельный организм. У остальных высших растений диплоидное поколение представлено самостоятельно существующим организмом, но он очень быстро полностью истощает материнский гаметофит, который поэтому способен произвести только одного диплоидного потомка. Таким образом, в результате полового процесса у высших растений увеличения числа особей не происходит. Поэтому применительно к высшим растениям правомерно понятие «*половое воспроизведение*», а не «*половое размножение*».

Спорофит. Спорофит представляет собой диплофазу, или бесполое поколение. Он образует *мейоспоры* в особых органах – *спорангиях*. Спорангии обычно располагаются на строго определенных частях тела растения, отличающихся от остальных его частей. Во многих случаях это специальные листья – *спорофиллы*. Однако у довольно большого числа таксонов высших растений до сих пор не удается точно определить морфологическую природу таких частей тела. Поэтому их называют *спорангиофорами*. Спорангии могут располагаться поодиночке или группами. Группу сближенных спорангиев называют *сорусом*. У многих высших растений спорангии не просто сближены, а сращены друг с другом. Такие комплексы сросшихся спорангиев получили название *синангиев*.

У *гомоспоровых*, или *изоспоровых*, растений с обоеполыми гаметофитами или однополыми гаметофитами, пол которых определяется после прорастания, споры однотипные и развиваются в одинаковых спорангиях. Гетероспоровые растения, пол гаметофитов которых определяется еще до образования спор, продуцируют споры двух типов. Из мелких микроспор вырастают мужские гаметофиты, а из значительно более крупных мегаспор – женские. Микро- и мегаспоры образуются в разных спорангиях, которые соответственно называют микроспорангиями и мегаспорангиями. Эти названия отражают тип спор, развивающихся в спорангиях, а не размеры самих спорангиев. Микроспорангии бывают мельче

мегаспорангиев, одинакового размера с ними или даже крупнее, чем мегаспорангии.

Внутри спорангия развивается многоклеточная археспориальная ткань, или *археспорий*, из которого развиваются спороциты и затем – мейоспоры. Внутри спорангия дифференцируется особая стерильная питательная ткань – *тапетум*, который снабжает развивающиеся спороциты и споры питательными и биологически активными веществами, а также участвует в формировании стенок спор.

Клетки археспория после нескольких митотических делений превращаются в *спороциты*. Каждый спороцит в ходе мейоза образует четыре гаплоидные споры, или *тетраду спор*. Споры всех высших растений лишены жгутиков (апланоспоры) и исходно приспособлены к пассивному распространению воздушными потоками. От высыхания их защищает сложная система оболочек, которая формируется в ходе спорогенеза.

Из спор вырастают гаплоидные гаметофиты, которые у низших представителей высших растений существуют самостоятельно, независимо от спорофита. Так как каждый спорофит образует множество спор, то при их прорастании появляется многочисленное потомство одного бесполого спорофита. Следовательно, правомерно говорить о *бесполом размножении* низших представителей высших растений. У высших представителей этой группы новым спорофитам дают начало только женские гаметофиты, которые в свою очередь всю жизнь существуют в теле своего материнского спорофита и за его счет. Физиологически они не представляют собой самостоятельных организмов. Поэтому у высших представителей высших растений, строго говоря, бесполого размножения нет. Они размножаются значительно более сложными образованиями – *семенами*.

5.1. Споровые

5.1.1. Отдел Мохообразные (гаметофитная линия эволюции высших споровых растений)

Отдел насчитывает около 25 тысяч видов и представлен как талломными, так и листостебельными формами. Отличительная особенность представителей отдела – преобладание в жизненном цикле

гаметофита, то есть это гаметофитная линия эволюции высших растений. Спорофит – коробочка, образуется на гаметофите и полностью или почти полностью существует за его счет. Гаметофиты одних моховидных (например, сфагнум) обоеполые, других (кукушкин лен, маршанция обыкновенная) раздельнополые.

Расположение гаметангиев на гаметофитах разнообразно, но во всех случаях гаметангии оказываются так или иначе защищенными от высыхания: либо специализированными листьями (как у кукушкина льна), либо парафизами (как у маршанции и некоторых других мохообразных).

Архегоний типичного, как у всех архегониальных растений, строения имеет собственную стенку из слоя стерильных клеток (рис. 32–33), расширенную часть – брюшко, длинную шейку. В брюшке находится яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка, в шейке – шейковые канальцевые клетки. Эти клетки ослизняются в момент оплодотворения и создают благоприятную среду для попадания сперматозоидов к яйцеклетке. Антеридий также защищен от высыхания многоклеточной стенкой, внутри располагается сперматогенная ткань, в которой образуются сперматозоиды.

Оплодотворение, происходящее в брюшке архегония, возможно лишь при наличии воды, в которой сперматозоиды передвигаются к шейке архегония. Зигота остается в брюшке архегония, и развивающийся из нее спорофит долгое время находится под защитой стенки брюшка, клетки которой разрастаются и делятся. Потенция полового размножения определяется, естественно, числом яйцеклеток, но практически никогда не реализуется в полной мере, поскольку не в каждом из архегониев, образующихся у большинства моховидных группами, происходит оплодотворение, и, кроме того, не каждая из зигот, возникших в группе архегониев, дает начало спорофиту (у моховидных его называют *спорогонием*), достигающему полного развития. В ряде случаев, характерных для слабоветвящихся или неветвящихся, так называемых «верхоплодных» мхов, например кукушкина льна (*Polytrichum*), на вершине женского гаметофита обычно развивается лишь один спорогоний, то есть происходит половое воспроизведение, а половое размножение отсутствует; однако следует иметь в виду, что многолетние мхи (тот же кукушкин лен) образуют спорогоний неоднократно.

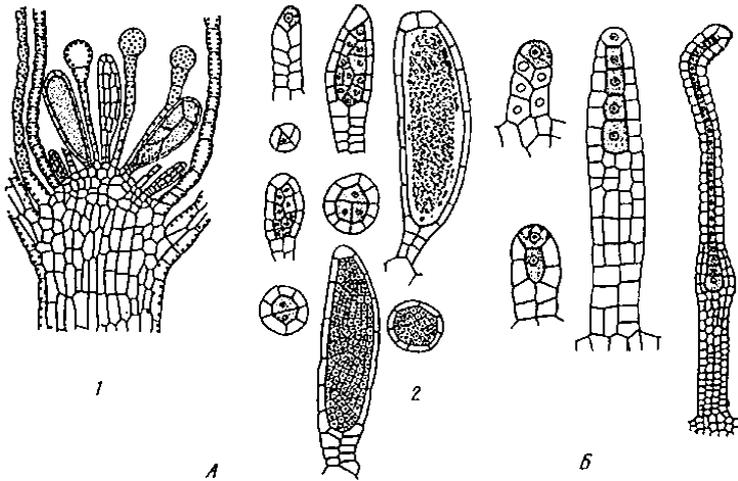


Рис. 32. Гаметангии листостебельных мхов: А – фунарии (*Funaria*), 1 – продольный срез группы антеридиев, 2 – стадии развития антеридия (продольные и поперечные срезы); Б – мниума (*Mnium*), стадии развития архегония (продольные срезы)

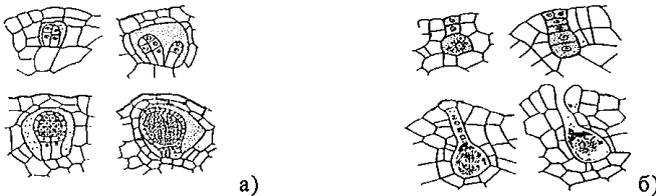


Рис. 33. Развитие антеридия (а) и архегония (б) в талломе антоцероса

Каждый спорогоний состоит из коробочки, ножки и гаустории (присоски, или «стопы»), контактирующей с тканью гаметофита и получающей из него растворы питательных веществ. Строение коробочек различно: от очень простого, как у многих печеночников, например сферокарпуса (*Sphaerocarpus*), у которого коробочка представляет собой спорангий (рис. 34, А), до очень сложного, как у ряда листостебельных мхов, например у сфагнума (*Sphagnum*) и кукушкина льна, у которых внутри коробочки дифференцируется собственно спорангий, имеющий стенку из одного слоя клеток (рис. 34, Б, В).

Археспориальные клетки в спорангии митотически делятся, число их увеличивается, затем они претерпевают мейоз, то есть становятся

спороцитами. У печеночников спороцитами становятся не все клетки археспория: некоторые из них или их производные превращаются в пружинки (элатеры). Элатеры – вытянутые мертвые клетки (со спиральным утолщением), обладают гигроскопичностью. В сухую погоду раскручиваются, разрыхляют массу созревших спор и способствуют их распространению (рис. 34, Г).

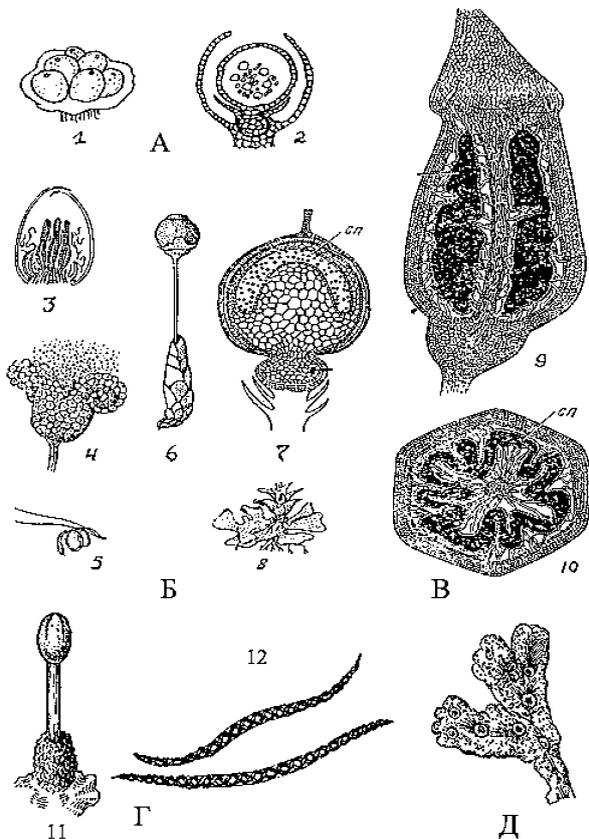


Рис. 34. Гаметангии и спорогонии моховидных: А – сферокарпус (*Sphaerocarpus*): 1 – растение с обертками, окружающими гаметангии и спорогонии; 2 – продольный срез через спорогоний и обертку; Б – сфагнум (*Sphagnum*): 3 – группа архегониев, 4 – вскрывшийся антеридий, 5 – сперматозоид, 6 – спорогоний на вершине ложной ножки, 7 – продольный срез нескрывшегося спорогония, 8 – пластинчатая протонема с молодым побегом; В – кукушкин лен (*Polytrichum*): продольный (9) и поперечный (10) срезы коробочки спорогония; Г – спорогоний риккардии (11) и элатеры (12); Д – таллом маршанции с выводковыми почками

Перед созреванием спор у многих мохообразных ножка спорогония удлиняется (стенка брюшка архегония при этом оказывается разорванной), и коробочка занимает положение, при котором рассеивающиеся споры легко могут быть унесены воздушными течениями; у сфагновых и андреевых мхов удлиняется не ножка спорогония, а безлистный участок оси гаметофита («ложная ножка»), в вершину которого погружена гаустория спорогония (рис. 34, В).

Способы вскрывания коробочек у мохообразных различны. У зеленых мхов имеется *перистом*, обеспечивающий рассеивание спор в сухую погоду и предотвращающий попадание воды в коробочки, содержащие созревшие споры, а тем самым – прорастание спор внутри коробочек.

Споры мохообразных – это клетки, одетые двумя оболочками: наружной – *экзоспорием*, относительно толстой и очень стойкой, и внутренней – *эндоспорием*, тонкой и пластичной, одевающей протопласт споры. Для раздельнополых представителей характерна физиологическая разноспоровость, а для некоторых – и морфологическая.

При прорастании споры, попавшей в подходящие для этого условия, начинается развитие гаметофита, а именно первой его стадии, называемой *протонемой* (первичной нитью). Название «протонема» связано с тем, что у большинства моховидных экзоспорий прорастающей споры разрывается, а покрытый эндоспорием протопласт выпячивается в виде трубки и, делясь поперечными перегородками, образует, как правило, ветвящуюся нить. Однако варианты строения первой стадии развития гаметофита моховидных разнообразны и не у всех представлены многоклеточными ветвящимися нитями; тем не менее название *протонема* стало общим термином.

У многих листостебельных зеленых мхов из клеток практически любой части гаметофита и иногда спорофита могут возникать нити, внешне похожие на нити, прорастающие из спор. Эти нити также называют протонемой. Но обычно при этом протонему, возникающую при прорастании споры, называют *первичной*, а берущую начало от клеток листостебельного гаметофита – *вторичной*. Основное различие таких протонем связано со способом их возникновения. Поэтому «первичную» протонему лучше называть *постгенеративной*, а «вторичную» – *вегетативной*.

На ветвящейся нитчатой протонеме образуется множество почек, из которых развиваются листостебельные побеги, что приводит к созданию моховой дерновинки.

Поскольку первичная, то есть *постгенеративная* протонема – это первая стадия развития гаметофита, а вторичная (*вегетативная*) производна от любой части гаметофита, ее можно рассматривать в определенных случаях и как производную от постгенеративной протонемы. Естественно, возникает вопрос о непосредственной границе между этими типами протонем. По-видимому, ответвления от основной нити нитчатой ветвящейся постгенеративной протонемы можно признать новообразовавшимися инициалами вегетативных протонем, цитологически (кариологически) идентичных постгенеративной, давшей им начало. Это тем более вероятно, что, как показали специальные исследования, нить постгенеративной протонемы, например у фунарии (*Funaria*), нарастает в результате деления (поперечного по отношению ко всей нити!) только апикальной клетки, которая, однако, не образует ответвлений, а последние могут возникать лишь из интеркалярных клеток.

На ответвлениях нитчатой протонемы возникают почки, из которых развиваются листостебельные побеги, образующие гаметангии. При отмирании участков протонемы такие побеги обособляются.

Лишь у некоторых мхов протонема долговечная, а у относительно немногих она даже доминирует в жизненном цикле (например, эфемеропсис, схистостега перистая и др.). У ряда раздельнополых зеленых мхов обнаружен половой диморфизм: женские побеги значительно крупнее мужских.

При прорастании спор талломных моховидных (печеночников) образуется очень короткая нить, апикальная клетка которой делится продольной перегородкой; дальнейшие деления производных клеток приводят к формированию сначала пластинки из одного слоя клеток, а затем многослойного таллома, на котором формируются гаметангии. У некоторых печеночников образуются специализированные гаметангиофоры – «подставки» – видоизмененные ветви талломов. Так же развивается и пластинчатая протонема сфагновых мхов; на такой пластинке обычно возникает лишь одна почка, дающая начало листостебельному побегу, но у некоторых сфагновых мхов выросты протонемы могут давать начало новым пластинкам, несущим почки.

Большую роль в жизни моховидных играет вегетативное размножение. Об участии в этом процессе протонемы речь уже шла; на ней кроме почек, развивающихся в листостебельные побеги, могут возникать клубеньки, выводковые тельца и пр. У многих листостебельных мхов, кроме того, образуются ломкие побеги, ломкие листья, многоклеточные выводковые тельца и почки на листьях и верхушках побегов. Как у талломных, так и у листостебельных растений при отмирании старых участков тела более молодые становятся самостоятельными. На талломах некоторых печеночников образуются специальные, четко оформленные структуры (корзиночки, «колбочки», рис. 34, Д), в которых развиваются многочисленные выводковые тельца. А у очень немногих внутри корзиночек, у верхней поверхности таллома, могут эндогенно возникать выводковые почки. *Почка представляет собой пластинку, по краям которой располагаются меристематические клетки. Пластинка ножкой прикрепляется ко дну корзинки. Во время дождя выводковые почки вымываются, и из них образуются новые талломы.*

5.1.2. Отделы Плауны, Хвощи, Папоротниковидные (спорофитная линия эволюции высших споровых растений)

Отделы Плауны, Хвощи, Папоротниковидные часто объединяют в группу папоротникообразные. Кроме доминирования в циклах спорофита для папоротникообразных характерно раздельное существование более или менее крупных, обычно многолетних, спорофитов и мелких, менее долговечных, гаметофитов, называемых *заростками* (рис. 35).

Преобладание спорофита в цикле развития дает высшим растениям ряд преимуществ; из них в первую очередь следует назвать размножение мейоспорами, для образования которых растение не нуждается в наличии атмосферной или грунтовой воды, тогда как для обеспечения оплодотворения, происходящего на гаметофите, вода нужна. Чем мощнее развит спорофит, тем больше он сможет образовать спорангиев и тем больше возникнет спор, то есть тем успешнее будет осуществляться бесполое размножение. Среди папоротникообразных существуют как равноспоровые (*изоспоровые*), так и разноспоровые (*гетероспоровые*) формы.

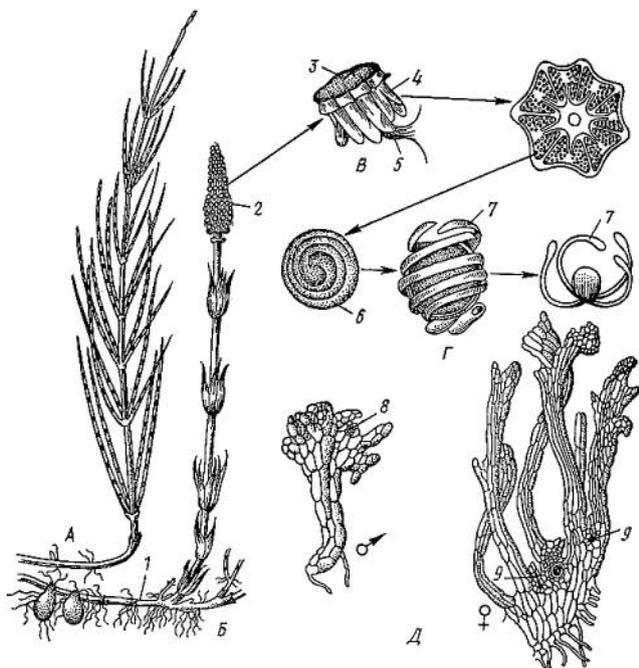


Рис. 35. Жизненный цикл хвоща полевого: А – вегетативный побег, Б – спороносный побег; 1 – корневище, 2 – спороносный колосок; В – спорангиофор: 3 – щиток, 4 – спорангии, 5 – ножка; Г – спора: 6 – наружная оболочка, 7 – гаптеры; Д – заростки: 8 – антеридии, 9 – архегонии

У представителей отдела плауновидные образуются спороносные колоски (плаун, селлагинелла) или спорангии располагаются между спорофиллами, не формируя колосок (полушник). Споросный колосок состоит из оси и располагающихся на ней спорофиллов (плаун) или микроспорофиллов и макроспорофиллов (селлагинелла) (рис. 38(2)). На верхней стороне спорофиллов располагаются спорангии почковидной формы, в которых в результате мейоза образуются одинаковые споры (плаун) или микроспоры и мегаспоры (селлагинелла). У хвощей спорофиллы носят название спорангиофоров и имеют вид шестиугольного щитка на ножке. Ножка прикрепляет спорангиофор к оси колоска. На внутренней стороне щитка располагаются 8–10 спорангиев. Щитки плотно смыкаются краями друг с другом. После созревания спор они раздвигаются, благодаря чему споры получают возможность

высеиваться. Для спор хвощей характерно наличие третьего, внешнего, слоя оболочки, который при созревании растрескивается с образованием спирально закрученных вокруг споры двух гигроскопичных лент, получивших название гаптер (прикрепляются к центру споры). В сухую погоду они, как пружинки, раскручиваются и способствуют разрыхлению спор. При этом гаптеры соседних спор цепляются друг за друга и из спорангиев высыпаются рыхлые комочки спор, легко разносимые ветром.

У папоротниковидных спороносных колосков нет, и сорусы, в которых находятся спорангии, располагаются непосредственно на листьях. При этом существует три типа расположения сорусов. У большинства представителей – на нижней стороне листа (папоротник мужской, кочедыжник женский). В некоторых случаях спорангии располагаются на отдельных листьях (страусник) или на части листа (осмунда).

Жизненные циклы папоротникообразных сходны в основных чертах, но у разных их представителей обнаруживаются настолько существенные особенности, что дать общую, но более подробную, характеристику циклов развития нельзя. Целесообразно рассмотреть отдельные примеры, уделив внимание процессам, обусловленным изо- и гетероспорией.

Изоспоровые папоротникообразные

У этих растений (ужовниковых, мараттиевых и настоящих папоротников, у плаунов и большинства хвощей) все мейоспоры в пределах видов – и морфологически, и физиологически одинаковые; развивающиеся из них заростки обоеполые, то есть образуют как антеридии, так и архегонии.

Жизненный цикл изоспорового папоротникообразного рассмотрим в основных чертах на традиционно избираемом для этого объекте – щитовнике мужском, или «мужском» папоротнике (*Dryopteris filix-mas*).

На морфологически нижней поверхности листа (вайи) на специальных его выростах (*плацентах*) развиваются спорангии (рис. 36 (2)), расположенные группами (*сорусами*), прикрытыми *индузиумами* (покрывальцами). Каждый спорангий образуется из одной поверхностной клетки плаценты; эта клетка, опережая в росте соседние, несколько выдается над поверхностью плаценты и поперечно делится, в результате чего возникают 2 клетки – внутренняя, остающаяся

в ткани плаценты, и наружная. Первое деление наружной клетки поперечное – обособляет прилегающую к плаценте плоскую клетку, из которой после немногочисленных делений формируется ножка спорангия, и выпуклую клетку, дающую впоследствии собственно спорангий. В результате четырех последовательных делений из этой клетки образуется 5-клеточный зачаток спорангия, в котором уже видна стенка спорангия, состоящая из одного слоя клеток, и центральная трехгранно-пирамидальная клетка, обращенная одной из вершин к будущей ножке.

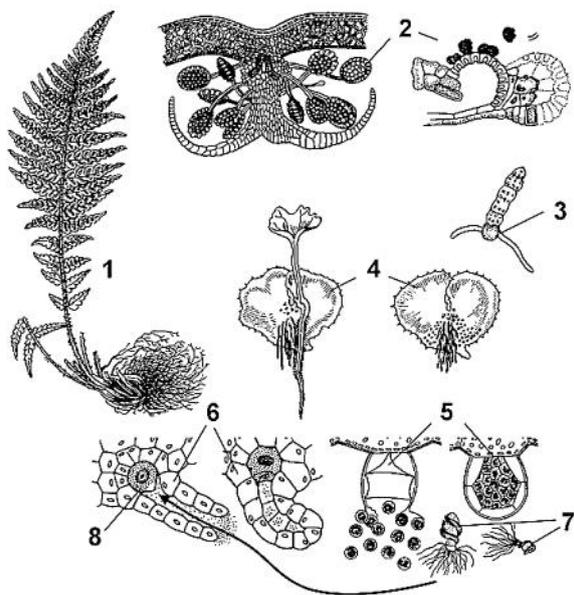


Рис. 36. Жизненный цикл папоротника мужского: 1 – взрослое растение (спорофит); 2 – спорангий в сорусе, высывание спор; 3 – прорастание споры; 4 – заросток; 5 – антеридии, 6 – археогоний; 7 – сперматозоиды; 8 – яйцеклетка

Стенка спорангия и в дальнейшем остается однослойной, поскольку составляющие ее клетки делятся только радиальными (по отношению ко всему спорангию) перегородками. Из-за однослойной (тонкой) стенки спорангиев папоротники, у которых спорангий образуется из одной поверхностной клетки плаценты, называют *лептоспорангиатными* в отличие от *эуспорангиатных* папоротникообразных, спорангии которых возникают из группы эпидермальных и субэпидермальных клеток

и имеют стенки из двух или большего числа клеточных слоев. У некоторых эвспорангиатных папоротников (*Marattia*) спорангии срстаются, образуя *синангии*.

Центральная трехгранно-пирамидальная клетка развивающегося лептоспорангия делится; при этом возникают перегородки, эквидистантные («параллельные») ее граням, отчленяющие четыре таблитчатые клетки. Это выстилающий слой, или *тапетум*, становящийся позже двуслойным и многоклеточным. Центральная (*археспориальная*) клетка также делится; деления возникших из нее клеток продолжается, пока не образуются спороциты, то есть клетки, претерпевающие в дальнейшем мейоз. Оболочки клеток тапетума разрушаются, а протопласты их сливаются в так называемый *периплазмодий*, окружающий спороциты и проникающий между ними.

Из каждого спороцита возникает тетрада мейоспор. Споры поглощают питательные вещества периплазмодия и формируют споровые оболочки (экзоспорий и эндоспорий). У многих папоротников на наружной поверхности экзоспория периплазмодий образует третью оболочку – *периспорий*. Созревший спорангий вскрывается трещиной, возникающей в определенном месте благодаря особому строению некоторых клеток его стенки; споры высеиваются или даже активно выбрасываются и током воздуха могут быть перенесены на значительные расстояния (рис. 36 (2)).

Заросток папоротника – самостоятельно существующий организм; это небольшая (до нескольких миллиметров в поперечнике) зеленая пластинка, точка роста которой находится в выемке на ее широком конце (рис. 36 (4)). Пластинка эта в средней части близ точки роста состоит из нескольких слоев клеток. Ризоиды, внедряющиеся в субстрат, вырастают из клеток более старой, дальней от точки роста части заростка.

Гаметангии, как и ризоиды, возникают на нижней, обращенной к субстрату, стороне заростка, антеридии – в той части пластинки, где расположены ризоиды, архегонии – ближе к точке роста, где они погружены брюшками в многослойную ткань заростка; шейки архегониев короткие, обращенные вершинами в сторону расположения антеридиев. Сперматозоиды папоротников многожгутиковые. Для достижения сперматозоидами вскрывшихся архегониев необходима вода. Из зиготы развивается зародыш спорофита, который

сначала получает питательные вещества от заростка, а затем, при образовании первого листа и корня, становится способным к самостоятельному существованию.

У равноспоровых папоротникообразных можно различить два вида гаметофитов:

1. Массивные, многолетние, большей частью ведущие подземный образ жизни, бесцветные, питаются гетеротрофно, вступающие в симбиоз с грибами. Они клубневидной или червеобразной формы, построены радиально или дорзивентрально, половые органы (архегии и антеридии) погружены в ткань гаметофита (рис. 37).
2. Тонкие, пластинчатые, существующие лишь короткое время, дорзивентральные и всегда зеленые, питаются автотрофно, иногда нитевидной или лентообразной формы. Антеридии свободные, архегии погружены в ткань заростка (рис. 36 (4)).

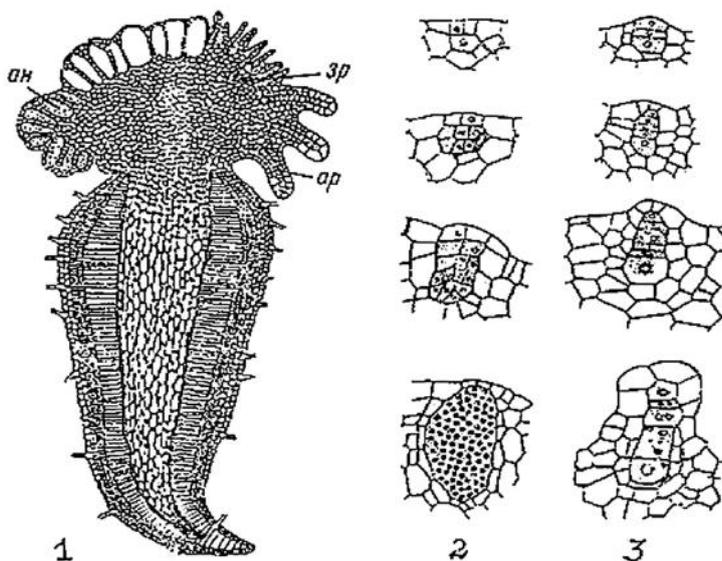


Рис. 37. Заросток и гаметангии плауна (*Lycopodium*): 1 – продольный срез заростка плауна сплюснутого (*L. complanatum*), 2 – развитие антеридия такого заростка, 3 – развитие архегония заростка плауна булавовидного (*L. clavatum*); ан – антеридий, ар – архегоний, зр – зародыш

Гаметофиты первого вида встречаются у большинства плаунов и некоторых папоротников (в частности, у жовниковых). Второй вид встречается у большинства папоротниковидных и хвощей. Наземные заростки хвощей представляют собой сильно расчлененные пластинки, но у некоторых видов заростки бывают раздельнополыми, хотя эти растения морфологически изоспоровые (рис. 35, Д).

Гетероспоровые папоротникообразные

Пример – плауновидное растение селлагинелла, или плаунок (*Selaginella*). У этих небольших растений спорангии возникают по одному в пазухах спорофиллов спороносных колосков и имеют стенки из двух слоев клеток. Находящаяся внутри молодого спорангия археспориальная ткань дифференцирует по периферии тапетум, прилегающий к стенке спорангия изнутри (рис. 38 (1)).

В одних спорангиях периплазмодий образуется из клеток тапетума и части потенциальных спороцитов, разрушающихся до мейоза. Остальные спороциты, делясь мейотически, дают начало тетрадам мелких спор, погруженных в периплазмодий. По созревании спор тетрады распадаются (рис. 38 (3)). В других спорангиях, как правило, лишь один из потенциальных спороцитов делится мейотически, а остальные разрушаются и наряду с клетками тапетума образуют периплазмодий. В таком спорангии обычно завершает развитие лишь одна тетрада крупных спор, заполняющая полость спорангия (рис. 38 (4)). У большинства видов селлагинелл микро- и мегаспорангии образуются на одном растении (одномомность спорангиев) в одном колоске (рис. 38 (2)), причем взаимное расположение их на оси колоска у разных видов различно.

Созревшие споры прорастают в заростки; микроспоры у всех видов селлагинелл и мегаспоры у большинства из них начинают прорастать, находясь еще в спорангиях, и лишь начавшие развитие заростки выпадают из спорангиев. Микроспора образует сильно редуцированный мужской заросток, не выходящий за пределы ее оболочки. Он состоит из одного антеридия и единственной вегетативной (проталлиальной) клетки (рис. 38 (7)). Из мегаспоры развивается более крупный, частично выступающий из ее оболочки женский заросток, имеющий многоклеточную вегетативную ткань, в которую погружено несколько архегониев (рис. 38 (5)). Сперматозоиды выходят из антеридиев в воду,

проникают во вскрывшиеся архегонии, где и происходит оплодотворение. Из зиготы образуется зародыш (рис. 38 (9)), развивающийся со временем во взрослый спорофит.

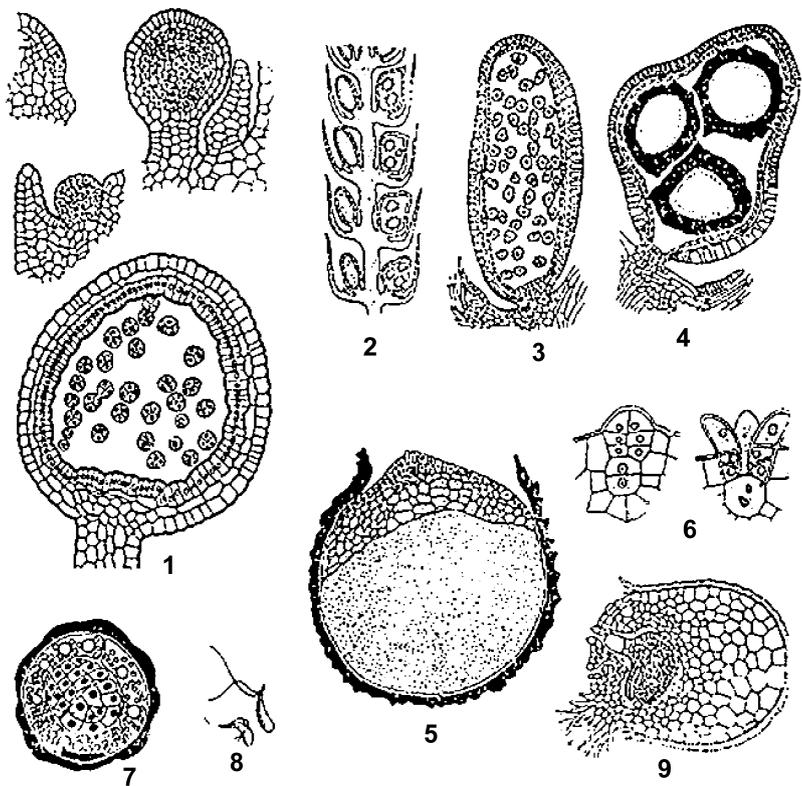


Рис. 38. Спороангии, заростки и гаметангии разноспорового плауна – плаунка, или селлагинеллы (*Selaginella*): 1 – развитие микроспороангия, 2 – продольный срез части спороносного колоска, 3 – микроспороангий, 4 – мегаспороангий, 5 – женский заросток, 6 – несозревший (слева) и вскрывшийся (справа) архегонии, 7 – мужской заросток, 8 – сперматозоиды, 9 – женский заросток с молодым зародышем

Из ныне живущих папоротникообразных гетероспория свойственна еще полушниковым (плауновидные) и водным папоротникам – сальвиниевым и марсилеевым (лептоспорангиатные папоротниковидные). У полушниковых в микроспороангии развивается множество (тысячи) микроспор, в мегаспороангиях – до 300 мегаспор.

У водных папоротников в каждом из мегаспорангиев завершает развитие лишь одна мегаспора, в микроспорангиях же марсилеевых 32 или 64 микроспоры; по 64 микроспоры созревают и в микроспорангиях сальвиниевых.

Заростки разноспоровых папоротникообразных развиваются, как правило, за счет тех веществ, которые были отложены в спорах произведшими их спорофитами («забота» спорофита о будущих гаметофитах).

У полушников, как и у селлагинелл, мужской заросток состоит лишь из одного антеридия и одной вегетативной клетки; женские заростки также похожи на заростки селлагинелл. У большинства водных папоротников в мужском заростке развиваются два антеридия (рис. 39), в женском – немногие архегонии, например, у марсиллии всего один. В последнем случае может произойти лишь половое воспроизведение; практически только оно и осуществляется у всех разноспоровых папоротникообразных (1 женский заросток → 1 зигота).

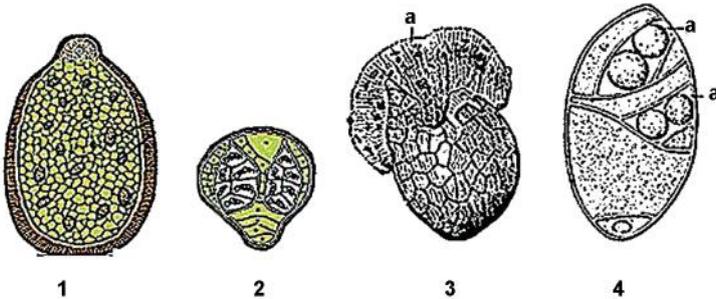


Рис. 39. Заростки разноспоровых водных папоротников: 1 – женский гаметофит марсиллии (*Marsilea*); 2 – мужской гаметофит марсиллии; 3 – женский гаметофит сальвинии (*Salvinia*); 4 – мужской гаметофит сальвинии

У всех гетероспоровых папоротникообразных обнаруживается редукция заростков, особенно мужского (обычно состоит из 2–6 клеток). Большая редукция мужского гаметофита объясняется тем, что его функция – только образование гамет, а женский гаметофит, кроме того, должен обеспечить развитие зародыша, пока последний еще не способен к самостоятельному существованию.

У хвощей наблюдается физиологическая разноспоровость. При этом у одних видов это постоянный признак (хвощ полевой), а у других (хвощ ветвистый и др.) – случайный. В спороносных

колосках в результате редукционного деления образуются морфологически одинаковые споры, но биохимически и функционально они могут отличаться. Все гаметофиты потенциально обоеполые, но на практике бывают трех типов: более крупные женские (3–30 мм), более мелкие мужские (1–10 мм) и обоеполые. Кроме того, нередко обоеполые заростки проявляют физиологическую разнополовость. На гаметофите образуются антеридии и архегонии, но из них нормально функционируют только гаметангии одного пола, тогда как другого либо недоразвиты, либо не функционируют. В зависимости от условий среды формируются как обоеполые, так и разнополые заростки. Так, часто на бедном минеральном субстрате могут развиваться только мужские гаметофиты, но если почву удобрить, то на мужском гаметофите могут образоваться архегонии. Наоборот, на богатых субстратах преобладают женские гаметофиты.

Папоротникообразные (как изо-, так и гетероспоровые) могут размножаться и вегетативно. Многие представители (хвощ полевой, папоротник мужской, орляк, плаун булавовидный и др.) – корневищные растения, соответственно они размножаются участками корневищ. Иногда образуются клубеньки, формирующиеся из верхушек корней. У отдельных представителей (хуперция) листья преобразуются в луковички. Для ряда плаунов характерно образование «ведьминых колец». Корневища растут в разные стороны, причем с одинаковой скоростью, и ежегодно во все стороны они нарастают на равную длину. Верхушки этих горизонтальных побегов поднимаются и дают надземный побег. Если мысленно соединить все эти побеги дугами, то получится круг вокруг материнского растения. На следующий год образуется круг с большим диаметром и т.д. Иногда диаметр таких кругов бывает 10–15 м и больше.

5.2. Голосеменные растения

Для всех голосеменных растений характерно наличие **семязачатков**, состоящих из одного **мегаспорангия (нуцеллуса)** и окружающего его особого защитного покрова, называемого **интегументом**. Интегумент не полностью покрывает нуцеллус, его края оставляют на его верхушке открытый узкий канал – **микропиле**, – через который проникают внутрь микроспоры. Все развитие женского гаметофита, процесс

оплодотворения и даже начальные стадии развития спорофита происходят внутри семязачатка и семени. Это обеспечивает независимость оплодотворения от наличия капельно-жидкой воды, его автономность. Внутреннее оплодотворение, развитие зародыша внутри семязачатка и появление новой, чрезвычайно эффективной единицы расселения (семени) – главные биологические преимущества семенных растений, давшие им возможность полнее приспособиться к наземным условиям и достигнуть более высокого развития, чем папоротники и другие бессемянные высшие растения.

Микро- и мегаспорофиллы. Голосеменные – разноспоровые растения. Микроспоры образуются в микроспорангиях, а мегаспоры – в мегаспорангиях (нуцеллусах) семязачатков. Микроспорангии развиваются на микроспорофиллах, а семязачатки – на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы голосеменных имеют различный внешний вид, размеры и строение.

Микро- и мегаспорофиллы собраны в более или менее компактные стробилы. У большинства голосеменных стробилы однополые, то есть состоят только из микроспорофиллов, или только из мегаспорофиллов. Стробилы, состоящие только из микроспорофиллов, называются мужскими стробилами или **микростробилами**. Стробилы, состоящие из мегаспорофиллов, носят название женских стробил или **мегастробил**ов. В тех случаях, когда микро- и мегастробилы развиваются на одной и той же особи, растения называют **однодомными**. Когда микростробилы развиваются на одних особях, а мегастробилы на других, растения называют **двудомными**.

Микро- и мегаспорангии. Микроспорангии всех голосеменных имеют специальный механизм для раскрытия. У саговниковых микроспорангии раскрываются трещиной с помощью эпидермальных клеток с неравномерно утолщенными стенками (эктокинетический способ). У всех остальных голосеменных микроспорангии раскрываются путем разрыва эндотеция (субэпидермального слоя клеток с полосчатыми утолщениями на стенках), и такой способ называется эндокинетический. В микроспорангиях развиваются многочисленные микроспоры.

У примитивных голосеменных (саговниковые и гинкговые) мегаспорангий (нуцеллус семязачатка) открывается посредством сквозных пыльцевых камер. Подвижные мужские гаметы

(сперматозоиды) таких голосеменных с помощью многочисленных жгутиков легко достигают женского гаметофита и проникают в архегоний.

У более высокоспециализированных голосеменных (хвойные, гнетовые) мегаспорангии не раскрываются, и пыльцевая трубка, несущая неподвижные мужские гаметы (спермии), активно прободает их стенку на своем пути к архегонию.

Мужской и женский гаметофиты. Оплодотворение. Женский гаметофит у всех голосеменных развивается полностью внутри мегаспорангия и не выходит даже частично наружу, то есть не соприкасается непосредственно с воздушной средой. Доступ к женскому гаметофиту осуществляется только через микропиле. Таким образом, внутри семязачатка создаются наиболее благоприятные условия защиты женского гаметофита от высыхания.

Класс Саговниковые (*Cycadopsida*)

Микростробилы, микроспоры, мужской гаметофит. Растения всегда двудомные. Микростробилы состоят из многочисленных расположенных по спирали микроспорофиллов, чаще всего чешуевидных. На их нижней стороне развивается от 5 до 1000 микроспорангиев, которые часто собраны в группы и вскрываются трещиной. При развитии мужского гаметофита образуется всего одна проталлиальная клетка, в отличие от других голосеменных не отмирающая. Антеридиальная инициаль делится на сифоногенную и антеридиальную клетки. В таком состоянии пыльцевое зерно высевается из микроспорангия.

Мегастробилы, мегаспоры, семязачаток. Мегастробилы состоят из мегаспорофиллов, расположенных по спирали, и могут достигать 70 см. В роде *Sucas* мегаспорофиллы состоят из ножки, по краям которой находится от 2 до 8 семязачатков, и конечного перистого участка. У других родов мегаспорофиллы имеют ножку и чешуевидную или щитовидную пластинку, на нижнем крае которой сидят по 2 семязачатка. Семязачатки имеют интегумент, в котором при созревании семян выделяется наружный слой розового или оранжевого цвета и внутренний слой. В нуцеллусе формируются пыльцевая и архегониальная камеры. Женский гаметофит состоит из большого числа клеток и развивает от 2 до 6 архегониев.

Опыление и оплодотворение. Пыльцу при опылении переносит ветер, реже жуки. Пыльца, попавшая в каплю жидкости, выделяемую из микропиле, при ее высыхании втягивается в пыльцевую камеру. Попав внутрь семязачатка, пыльцевое зерно прорастает неветвящейся пыльцевой трубкой, внедряющейся в ткань нуцеллуса. Через 1,5 месяца после опыления антеридиальная клетка делится на клетку-ножку и генеративную клетку. Спустя еще 3–5 месяцев из генеративной клетки образуются два многожгутиковых сперматозоида (рис. 40). Базальные части пыльцевых трубок свешиваются в пыльцевую камеру и лопаются, изливая содержимое со сперматозоидами на женский гаметофит. Само оплодотворение и развитие зародыша происходят уже после опадения семян.

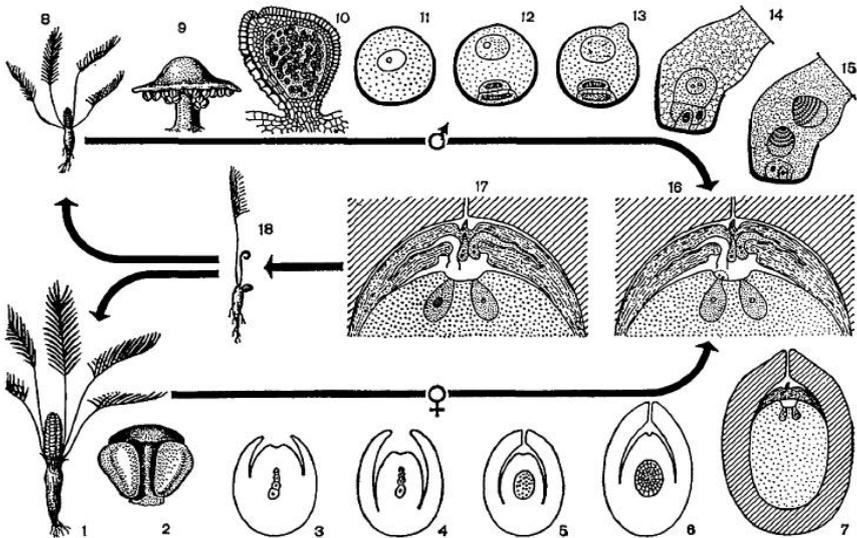


Рис. 40. Жизненный цикл замии (*Zamia*):

1 – женское растение; 2 – мегаспорофилл с двумя семязачатками; 3 – образование линейной тетрады мегаспор; 4 – семязачаток с единственной мегаспорой; 5, 6 – образование женского гаметофита; 7 – появление архегониев; 8 – мужское растение; 9 – микроспорифилл; 10 – микроспорангий; 11 – микроспора; 12 – образование трехклеточного мужского гаметофита; 13 – прорастание пыльцы; 14 – образование сперматогенной клетки; 15 – формирование сперматозоидов; 16 – верхняя часть семязачатка до оплодотворения; 17 – то же после оплодотворения; 18 – проросток

Класс Гнетовые (*Gnetopsida*). На примере Эфедровых

Стробилы эфедры однополые и растения всегда двудомные.

Микростробилы, микроспоры, мужской гаметофит. Собрания микростробилов сидят супротивно или мутовчато, по 3 или редко по 4, в пазухах обыкновенных листьев на узлах мелких зеленых ветвей и часто дихотомически ветвятся. Каждое такое собрание микростробилов состоит из короткой оси, несущей от 2 до 8 супротивных пар чешуевидных кроющих листьев, из которых одна или две нижние стерильны, а в пазухах остальных сидит по одному очень просто устроенному микростробилу. Весь микростробил состоит из своеобразного покрова, называемого часто «околоцветником», и одного «антерофора». Покров образован двумя тонкими супротивными чешуевидными листьями, расположенными медианно и сросшимися основаниями. Антерофор представляет собой центральную колонку, несущую на верхушке от 2 до 8 микросинангиев. Микросинангии двугнездные или иногда трехгнездные и даже четырехгнездные. Антерофор эфедры произошел в результате срастания двух микроспорофиллов. Гнезда микросинангиев открываются овальными дырочками. Пыльцевые зерна эллипсоидальные, с продольными складками, обычно безбороздные.

При прорастании микроспоры отделяется сначала первая проталлиальная клетка. При втором делении образуется ядро второй проталлиальной клетки, но самой клетки не образуется, так как ядро это не отделяется перегородкой от ядра антеридиальной клетки. Далее ядро антеридиальной клетки делится и образует ядро генеративной клетки и трубчатой клетки. Эти два ядра лежат в общей массе цитоплазмы и никогда не отделяются перегородкой. Ядро генеративной клетки делится и образует ядро клетки-ножки и ядро сперматогенной клетки. Последнее дает начало двум спермиям.

Мегастробилы, мегаспоры, семязачаток. Собрания мегастробилов сидят, как и собрания микростробилов, по 2, 3 или 4 в пазухах листьев, в узлах мелких зеленых веточек. Каждое из них состоит из короткой пазушной оси, нескольких (обычно 4 или больше) пар стерильных чешуевидных листьев и обычно одного, реже 2–3 очень редуцированных мегастробилов. Одиночные мегастро-

билы кажутся верхушечными, но в действительности они сидят в пазухе кроющей чешуи.

Каждый мегастробил состоит из одного семязачатка, окруженного особым толстым и мясистым мешочкообразным покровом («околоцветником»), неправильно называемым часто внешним интегументом. Покров этот соответствует покрову микростробила, но срастание у него более полное. Интегумент семязачатка (называемый часто внутренним интегументом) вытягивается в более или менее длинную микропилярную трубку. На верхушке микропилярной трубки ко времени опыления появляется капелька жидкости.

В мегаспорангии эфедры из мегаспоры развивается массивный женский гаметофит. В каждом из них закладываются обычно два архегония. Архегонии имеют длинную шейку, состоящую из 32 или более клеток.

Опыление и оплодотворение. Пыльцевые зерна переносятся на семязачатки при помощи ветра, хотя для некоторых видов не исключено участие насекомых. Микропилярная трубка заполнена сахаристой жидкостью, которая образуется в результате разрушения тканей верхушки мегаспорангия. Жидкость эта выступает из микропилярной трубки в виде капельки. Пыльцевые зерна попадают на выступающую капельку жидкости и по мере усыхания жидкости в микропилярной трубке втягиваются внутрь, доходя до верхушки мегаспорангия. В результате образования воронкообразной пыльцевой камеры пыльцевые зерна попадают прямо на женский гаметофит. Поэтому образуется лишь короткая пыльцевая трубка, которая через шейку архегонии достигает яйцеклетки. Таким образом, у эфедровых так же, как у хвойных и цветковых растений, образуется пыльцевая трубка, а не гаустория. К моменту внедрения пыльцевой трубки в женский гаметофит ядро клетки-ножки и ядро трубчатой клетки исчезают. Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого с брюшной канальцевой клеткой дает две зиготы. Зародыши начинают развиваться из всех зигот, но выживает лишь один.

Класс Гинкговые (*Ginkgopsida*)

Единственный представитель *Ginkgo biloba* – двудомный анемофильный вид (рис. 41).

Микростробилы, микроспоры, мужской гаметофит. Микростробилы сережковидные и состоят из оси и спирально сидящих на ней микроспорофиллов. Микроспорофилл представляет собой тонкую ножку, на конце которой расположено 2, реже 3–4 висячих микроспорангия.

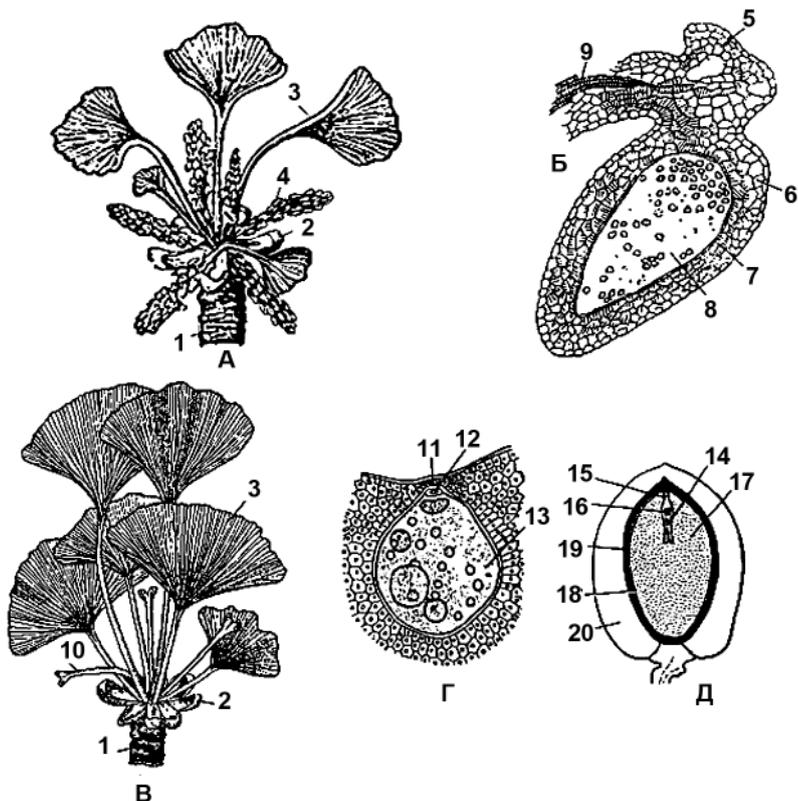


Рис. 41. Генеративные структуры *Ginkgo biloba*. А – брахибласт с микростробилами; Б – продольный срез микроспорангия; В – брахибласт с мегастробилами; Г – продольный срез архегония; Д – продольный разрез семени: 1 – брахибласт; 2 – почечная чешуя; 3 – лист; 4 – микростробил; 5 – микроспорофилл; 6 – микроспорангий; 7 – эндотей; 8 – полость микроспорангия; 9 – проводящий пучок; 10 – мегастробил; 11 – шейка архегония; 12 – брюшная канальцевая клетка; 13 – яйцеклетка; 14 – семядоля; 15 – зародышевый корешок; 16 – почка первичного побега; 17 – эндосперм; 18 – пахистеста; 19 – склеротеста; 20 – саркотеста

Развитие мужского гаметофита в микроспоре начинается еще внутри микроспорангия. Ко времени раскрытия спорангия (конец апреля – начало мая) пыльцевые зерна состоят, как правило, уже из четырех клеток: первой и второй проталлиальных клеток, генеративной клетки и клетки-гаустории. В таком состоянии пыльцевые зерна рассеиваются ветром и переносятся на семязачатки. К этому времени семязачаток выделяет каплю опылительной жидкости, к которой пыльца приклеивается.

Мегастробилы, мегаспоры, семязачаток. Зрелые мегастробилы состоят из длинной ножки и сидящих на ней двух семязачатков, из которых, как правило, развивается только один. На одном укороченном побеге среди листьев может образоваться до 7 мегастробил. В основании каждого семязачатка имеется валик, который называют воротничком. Семязачатки имеют один интегумент, который при созревании семени дифференцируется на наружный слой, очень сильно пахнущий масляной кислотой, и внутренний жесткий слой. Нуцеллус имеет пыльцевую и архегониальную камеры. Женский гаметофит содержит хлорофилл и окрашен в зеленый цвет. Он состоит из нескольких сотен клеток и развивает чаще всего 2 или 3 архегония.

Опыление и оплодотворение. Пыльцевые зерна, проникшие весной во время опыления в пыльцевую камеру, продолжают находиться в ней, плавая в опылительной жидкости. После прорастания пыльцевого зерна первая проталлиальная клетка разрушается, а генеративная клетка делится, образуя сперматогенную клетку и клетку-ножку. В дальнейшем развивается только сперматогенная клетка. Путем деления из нее образуются два подвижных сперматозоида. Один из концов сперматозоида заключает блефаропласт – своеобразное опорное образование, к которому прикрепляются многочисленные жгутики. Сперматозоиды очень эластичны, подвижны и «выплывают» через отверстие гаустории.

Класс Хвойные (*Coniferopsida*)

Однодомные или двудомные растения.

Микростробилы, микроспоры, мужской гаметофит. Микростробилы располагаются поодиночке или небольшими группами. Микроспорофиллы располагаются по спирали или изредка накрест

супротивно и имеют на нижней стороне от 2 до 20 микроспорангиев. Микроспорангии вскрываются благодаря экзотецию. Пыльцевые зерна могут иметь воздушные мешки.

Развитие мужского гаметофита у сосновых происходит за 2 месяца в течение вегетационного сезона. Микроспоры внутри микроспорангия делятся с образованием первой проталлиальной клетки, вскоре отмирающей, и крупной клетки, которая делится на вторую проталлиальную клетку (недолговечна) и крупную антеридиальную инициаль (рис. 42). Антеридиальная инициаль делится на крупную сифоногенную клетку и мелкую антеридиальную клетку. В ходе последующего деления антеридиальной клетки образуются клетка-ножка и генеративная клетка. На этой стадии развития мужские гаметофиты высеиваются из микроспорангиев. Попавшие с помощью опылительной капли на верхушку нуцеллуса пыльцевые зерна прорастают каждое пыльцевой трубкой.

Мегастробилы, мегаспоры, семязачаток. Мегастробилы чаще всего собраны в характерные для хвойных шишки (констробилы). Шишка состоит из оси, на которой по тесной спирали располагаются кроющие чешуи, в их пазухах находится по одной семенной чешуе, несущей на адаксиальной (верхней) стороне по два семязачатка. У некоторых родов семенная и кроющая чешуи срастаются основаниями. В зрелой шишке семенные чешуи, как правило, значительно крупнее кроющих и полностью скрывают их. Семязачатки одной стороной на всю длину прирастают к семенной чешуе и обращены микропиле к оси шишки. Форма чешуй шишки и рельеф их поверхностей вызывают завихрения потоков воздуха, отбрасывающие переносимые пыльцевые зерна между чешуями к оси шишки, где находятся микропиле семязачатков.

Опыление и оплодотворение. Пыльца переносится ветром. При приближении конца пыльцевой трубки к женскому гаметофиту генеративная клетка делится на два безжгутиковых спермия, пассивно перемещаемых в растущем кончике пыльцевой трубки. У большинства сосновых пыльцевая трубка примерно за месяц дозревает до яйцеклетки одного из архегониев, которую один из спермиев оплодотворяет. Однако у ряда видов пыльцевая трубка еще до образования спермиев приостанавливает рост почти на год, так что оплодотворение происходит лишь в следующем за опылением вегетационном сезоне.

5.3. Цветковые, или покрытосеменные, растения

Цветки – собрания спорофиллов (микро- и/или мегаспорофиллы). Цветки могут быть однополыми (только с микро- или только с мегаспорофиллами) или обоеполыми (с микро- и мегаспорофиллами) (рис. 43). В цветках происходит образование мужских и женских гаметофитов на спорофитах, перенос пыльцевых зерен к плодolistикам (опыление), оплодотворение, развитие зиготы в зародыш, семязачатка – в семя, завязи – в плод.

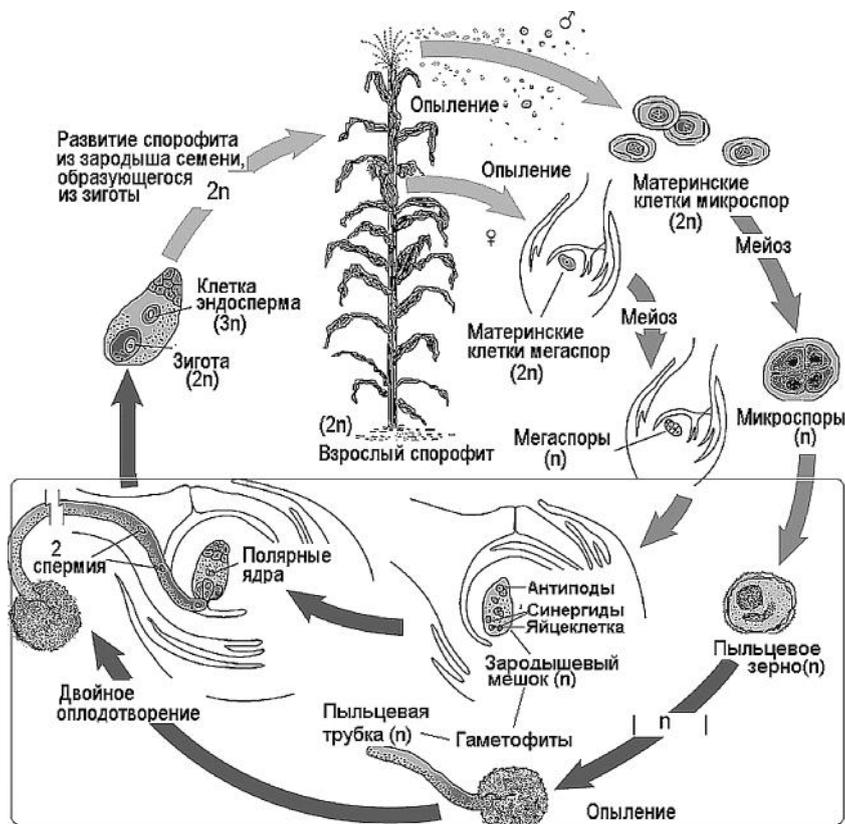


Рис. 43. Жизненный цикл цветковых растений на примере кукурузы (*Zea mays*). Кукуруза – однодомное растение, у которого на одной особи формируются два типа соцветий: метелки из тычиночных цветков (в верхней части побега) и сложный колос, имитирующий початок, из пестичных цветков (в пазухах листьев средней части побега)

Микроспорофиллы, мужской гаметофит. Микроспорофиллы (тычинки) чаще всего дифференцированы на **тычиночную нить** и терминально расположенный **пыльник**. Пыльник состоит из двух соединенных связником половинок – тек, каждая из которых содержит по два сросшихся микроспорангия. Совокупность всех тычинок цветка называют **андроцеом**. Из археспория, окруженного стенкой пыльника, образуются спорциты, в ходе мейоза которых формируются микроспоры. Находясь в гнезде пыльника, микроспора делится на более крупную сифоногенную и гораздо более мелкую, погруженную в нее спермиогенную клетки, образуя сильно редуцированный эндоспорический мужской гаметофит, или пыльцевое зерно. Спермиогенная клетка дает начало двум спермиям. Если деление спермиогенной клетки происходит до вскрывания пыльника, то пыльцу называют трехклеточной, а если после прорастания пыльцевого зерна на рыльце, то двухклеточной.

Мегаспорофиллы, мегаспоры, семязачаток, зародышевый мешок. Мегаспорофиллы (плодолистики) располагаются спирально или мутовками. Совокупность всех плодолистиков в цветке называют **гинецеом**. В цветке бывает от одного до примерно 2000 плодолистиков. Каждый плодолистик состоит из **завязи** (полной части), **стилодия** (стеблевидная часть с узким трансмиссионным каналом, по которому прорастают пыльцевые трубки) и **рыльца** (для улавливания пыльцы). Семязачатки расположены на **плацентах** – участках внутренней поверхности плодолистика. Характер расположения плацент в завязи называется **плацентацией**. Если плодолистики не срастаются между собой, то гинецей называют **апокарпным**. Когда плодолистики срастаются, гинецей называют **ценокарпным**. **Семязачатки** – заключенные в стерильную оболочку мегаспорангии. В нуцеллусе семязачатка чаще всего дифференцируется единственный мегаспорцит, из которого в результате мейоза и цитокинеза возникает, как правило, линейная тетрада мегаспор. Одна из них, обычно та, что лежит ближе к халазе семязачатка, прорастает, образуя женский гаметофит, а остальные три отмирают. Женский гаметофит покрытосеменных называют **зародышевым мешком**. Женские гаметофиты покрытосеменных весьма разнообразны. Выделяют около 15 типов зародышевых мешков, которые называют по роду, у которого они были впервые описаны. Примерно 80% изученных видов покрытосеменных имеют зародышевый мешок

Polygonum-типа. Это зародышевый мешок, при образовании которого ядро мегаспоры трижды митотически делится, давая начало 8 гаплоидным ядрам, составляющим две группы: 4 ядра находятся в микропилярном конце зародышевого мешка и 4 – в халазальном. Затем одно ядро из каждой группы смещается к центру гаметофита. Это – полярные ядра. После завершения миграции ядер происходит цитокинез. Сформированный зародышевый мешок состоит из 7 клеток. На его микропилярном конце находится небольшая яйцеклетка, к которой с двух сторон примыкают синергиды. Основной объем женского гаметофита занимает сильно вакуолизирующая центральная клетка, исходно имеющая два полярных ядра, которые могут сливаться друг с другом, образуя вторичное, или центральное, ядро зародышевого мешка. На халазальном конце симметрично яйцеклетке с синергидами расположены три антиподы. Они могут играть важную роль в получении зародышевым мешком питательных веществ.

Для целого ряда архаичных покрытосеменных растений характерен зародышевый мешок *Schisandra*-типа. В зародышевом мешке *Schisandra*-типа 4 ядра и 4 клетки (центральная клетка с одним полярным ядром, две синергиды, яйцеклетка).

Оплодотворение. Прорастание пыльцевого зерна на рыльце начинается с его набухания. Затем сифоногенная клетка образует вырост – пыльцевую трубку, которая выходит из оболочки пыльцевого зерна через апертуру. В трубку переходит ядро сифоногенной клетки и спермии (у видов с трехклеточной пыльцой) или спермиогенная клетка (у видов с двухклеточной пыльцой; в последнем случае образование спермиев происходит в процессе роста пыльцевой трубки). Рост пыльцевой трубки идет по специальной проводниковой ткани или по внутренней поверхности нередко заполненного слизью канала в столбике (стилодии). Обычно пыльцевая трубка врастает в семязачаток через микропиле, реже в районе халазы или сбоку, через интегумент. Внедрившись в семязачаток, пыльцевая трубка растет к зародышевому мешку и через разрушающуюся одну синергиду проникает в пространство между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка, где вскрывается, высвобождая спермии. Ядро одного из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, образуя диплоидное ядро зиготы. Из зиготы затем развивается диплоидный зародыш. Ядро второго спермия сливается с полярными ядрами, в результате чего возни-

кает первичное ядро эндосперма. В зависимости от типа зародышевого мешка первичное ядро эндосперма содержит от 2 (*Schisandra*-тип) до 5 (редко даже до 15) хромосомных наборов; при зародышевом мешке *Polygonum*-типа оно триплоидное. Из центральной клетки развивается эндосперм. В нем накапливаются питательные вещества, позднее используемые зародышем. Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого – с центральной клеткой зародышевого мешка называют двойным оплодотворением. Это явление было открыто С. Г. Навашиным в 1898 г. Двойное оплодотворение – один из ключевых признаков, отличающих покрытосеменные от большинства групп голосеменных.

5.3.1. Жизненный цикл покрытосеменных растений

Покрытосеменные (цветковые) растения, по сравнению с другими отделами, характеризуются сильной редукцией мужского (состоит из трех клеток) и женского (у большинства из семи) гаметофитов. Женский гаметофит погружен в тело спорофита. Для большинства цветковых растений характерно двойное оплодотворение, кроме некоторых орхидных. Из семязачатка формируется семя, окруженное околоплодником, образовавшимся из завязи пестика и других частей цветка.

Микроспорогенез и микрогаметогенез. Микроспорогенез – формирование микроспор в микроспорангиях (пыльцевых мешках). Пыльник гомологичен верхушке микроспорофилла. На первых этапах пыльник состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. В процессе развития в пыльнике формируются четыре группы спорогенных клеток, окруженных несколькими слоями стенки пыльцевого мешка. Под эпидермисом расположен эндотеций, клетки которого участвуют во вскрывании пыльника за счет фиброзных поясков, образующихся на внутренних стенках клеток. Под эндотецием расположены 1–3 средних слоя некрупных клеток (исчезают обычно во время мейоза материнских клеток микроспор). Внутренний слой пыльника – тапетум снабжает спорогенную ткань питательными веществами.

Микроспоры (n) формируются из материнских клеток микроспор ($2n$) в процессе мейоза. Во время редукционного деления перегородки образуются после каждого деления ядра (типичен для однодольных) или только после второго деления (типичен для двудольных). У боль-

шинства растений микроспоры очень скоро обособляются, но у некоторых видов сохраняются тетрады, образуя сборные пыльцевые зерна (росянка, элодея, рогоз и др.). Пылинки орхидей остаются в единой массе и образуют поллиний.

Развитие мужского гаметофита связано обычно с одним митотическим делением (у сосны мужской гаметофит образуется после 4 делений), так как мужской гаметофит цветковых растений состоит всего из 2 клеток. В результате образуется небольшая генеративная (сперматогенная) клетка и крупная клетка пыльцевой трубки. Вначале сперматогенная клетка расположена около оболочки микроспоры, а затем, перемещаясь по цитоплазме клетки пыльцевой трубки, оказывается внутри нее.

В процессе преобразования пыльцевое зерно покрывается двойной оболочкой, надежно защищающей внутреннее содержимое. Внутренний слой – интина – тонкая пленка, состоящая в основном из пектиновых веществ. Наружный слой – экзина – относительно толстая и слоистая, кутинизирована и содержит стойкие углеводы, не растворимые в кислотах и щелочах. Поверхность экзины имеет разные бугорки, а также борозды и поры. Большинство двудольных имеют трехбороздную пыльцу, а однодольные – однопорový тип. Форма, размеры пыльцевых зерен сильно варьируются у разных систематических групп. Размеры пылинки колеблются в диаметре от 20 до 250 нм. Примитивные семейства обычно имеют более крупные пылинки. Форма пыльцевых зерен также весьма разнообразна (шаровидная, эллипсоидальная, нитевидная и др.). Большинство семейств и родов цветковых растений можно распознавать по пыльцевым зернам. В связи с тем, что пыльца прекрасно сохранилась в ископаемых отложениях, благодаря устойчивости экзины, она важный источник информации о климате и господствующей растительности в прошлом.

Гаметогенез связан с делением генеративной клетки и образованием двух спермиев. У некоторых видов до начала высевания пылинки генеративная клетка делится и дает два спермия, у других спермии образуются уже в пыльцевой трубке. Таким образом, пыльцевые зерна могут быть двух- или трехклеточными.

Мегаспорогенез и мегагаметогенез. Мегаспорогенез – формирование мегаспоры в нуцеллусе (мегаспорангии). Нуцеллус образуется в семязачатке, расположенном в завязи пестика. Количество

семязачатков в завязи варьирует от одного до очень большого числа (у *Cymbidium* до 2 000 000). Семязачаток состоит из нуцеллуса (ядра), интегументов (покровов) с небольшим каналом (микропиле) на одном конце, через который проникает пыльцевая трубка и фуникулюса (семяножки). Выделяют 5 основных типов семязачатков (рис. 44):

- 1) ортотропный (прямой) – микропиле находится на одной оси с фуникулюсом (гречишные, перечные, ароидные);
- 2) анатропный (обращенный) – повернут на 180°, так что микропиле и фуникулюс расположены рядом (наиболее распространенный тип – многоплодниковые);
- 3) гемитропный (полуповернутый) – нуцеллус с интегументами повернуты на 90° по отношению к фуникулюсу (некоторые виды норичниковых, примуловые);
- 4) кампилотропный (односторонне изогнутый) – наблюдается одностороннее разрастание нуцеллуса и интегументов (многие центросеменные, бобовые и др.);
- 5) амфитропный (двусторонне изогнутый) – нуцеллус имеет подковообразную форму (у отдельных представителей центросеменных, бобовых и др.).



Рис. 44. Основные типы семязачатков

Семязачатки покрытосеменных покрыты одним (сростнолепестные двудольные) или двумя (большинство свободнoleпестных двудольных и однодольные) интегументами. Однако есть исключения. Так, у орешника, как у всех березовых, один интегумент, тогда как у граба – два. Следует отметить, что у ряда таксонов семязачатки голые, то есть лишены интегументов (высокоспециализированные полупаразитические и паразитические виды порядков *Santalales* и *Balanophorales*).

Семязачаток образуется в виде полушаровидного бугорка меристематических клеток на плаценте. Рост его происходит за счет антиклинального и периклинального деления клеток. В основании семязачатка формируются интегументы в виде кольцевых валиков. Археспориальная клетка (или несколько) образуется вблизи вершины семязачатка, отличается более крупными размерами и густой цитоплазмой. Следует отметить, что представители некоторых семейств имеют многоклеточный археспорий, но наиболее распространены одно- и двуклеточные археспории.

Археспориальная клетка (или одна из них) становится материнской клеткой мегаспор (реже она предварительно делится на парietальную и спорогенную клетки, и тогда последняя становится материнской клеткой мегаспор). У большинства цветковых в результате мейоза формируются 4 гаплоидных мегаспоры (рис. 45), из которых одна (чаще нижняя, реже верхняя) дает начало женскому гаметофиту – зародышевому мешку. При первом делении образуются два ядра, которые расходятся к полюсам, затем каждое них делится дважды. В результате формируется 8-ядерная стадия зародышевого мешка. В дальнейшем от каждого полюса отходят по одному ядру в центр зародышевого мешка и сливаются с образованием центрального ядра с диплоидным набором хромосом (семиядерная стадия зародышевого мешка). Ядра, остающиеся у полюсов, вместе с прилегающей к ним цитоплазмой превращаются в плотно прилегающие друг к другу клетки. Из клеток, расположенных со стороны микропиле, одна яйцеклетка и две синергиды, а с противоположной – антиподы (рис. 46).

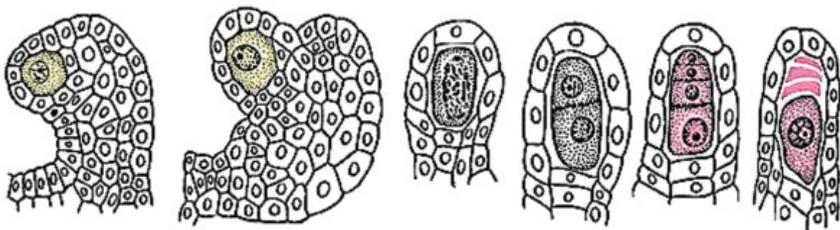


Рис. 45. Стадии развития мегаспор в семязачатке лобелии (*Lobelia cardinalis*)

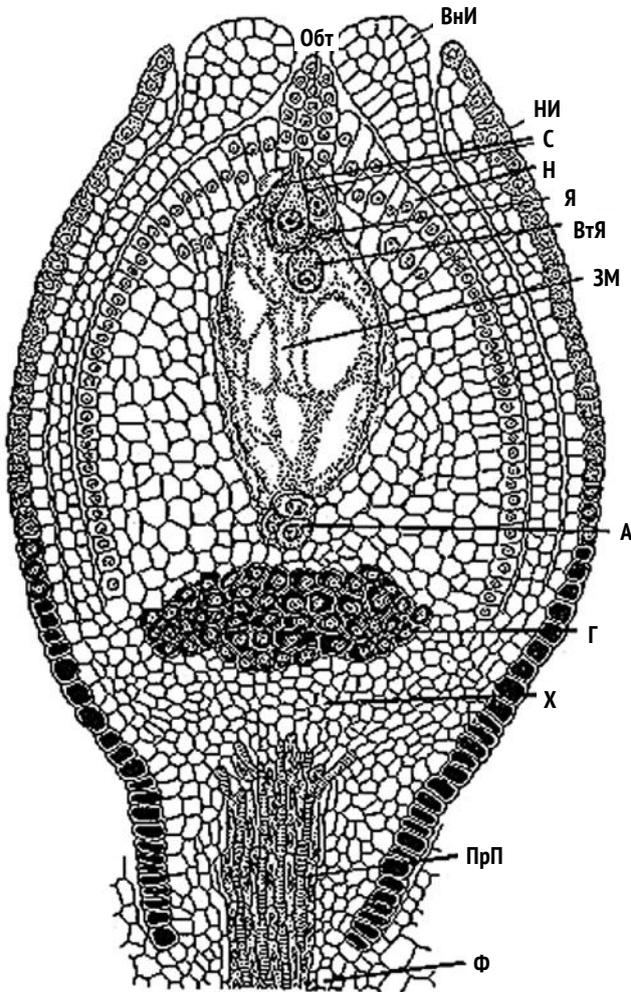


Рис. 46. Строение семязчатки покрытосеменных: НИ – наружный интегумент; ВНИ – внутренний интегумент; Н – нуцеллус; ЗМ – зародышевый мешок (женский гаметофит); Г – гипостаза; ПрП – проводящий пучок; Х – халаза; Ф – фуникулус; Я – яйцеклетка; С – синергиды; А – антиподы; Втя – вторичное ядро; Обт – обтуратор

Оплодотворение и образование семян. Покрытосеменные растения существенно различаются по времени между опылением и оплодотворением. У большинства видов этот период составляет от 1 до 2 суток, а у недотроги – менее 1 час. Повышение температуры

обычно ускоряет рост пыльцевой трубки. Однако у некоторых дубов данный период достигает 12–14 месяцев, у ольхи и орешника – 3–4 месяца, у орхидей – несколько недель.

Пылинка, оказавшись на рыльце пестика, прорастает: образуется пыльцевая трубка, которая выходит из пылинки через поры в экзине. Ядро клетки пыльцевой трубки и 2 спермия расположены на растущем конце пыльцевой трубки. Достигнув семязачатка в завязи, пыльцевая трубка проникает в него через микропиле и направляется к зародышевому мешку. Один спермий (n) сливается с яйцеклеткой (n), а другой – с центральным ядром ($2n$) – происходит двойное оплодотворение.

Из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) развивается зародыш ($2n$), а из оплодотворенного центрального ядра – эндосперм ($3n$). У двудольных зародыш обладает двумя семядолями, зародышевым корнем и зародышевой почкой. У однодольных образуется лишь одна семядоля. У орхидей, многих паразитических и сапрофитных растений зародыш недифференцированный и состоит из группы одинаковых клеток. Различают 2 основных типа эндосперма: целлюлярный и нуклеарный. Целлюлярный тип формируется при образовании перегородок, как при первом, так и при большинстве последующих делений. При нуклеарном типе первое деление ядра и несколько последующих не сопровождаются образованием клеточных перегородок они возникают позже или вообще не образуются. У орхидных развитие эндосперма подавлено: триплоидное ядро отмирает сразу или после 1–4 делений.

Из семязачатка формируется семя. Кожура образуется из интегументов. У некоторых видов (свекла, кувшинка и др.) нуцеллус преобразуется в перисперм. Стенка завязи образует околоплодник, окружающий семена. Цветок превращается в плод. У очень многих растений в образовании плода принимают участие не только завязь, но и другие части цветка.

5.3.2. Биология опыления

Опыление – перенос пыльцы из пыльника на рыльце пестика. Выделяют 2 типа опыления: *самоопыление* (*автогамия*, греч. *аллос* – сам) и *перекрестное* (*ксеногамия*, греч. *ксенос* – чужой). При самоопылении пыльца переносится в пределах одного цветка (*автогамия* в узком смысле) или особи – *гейтоногамия* (от греч. *гейтон* – сосед). Кроме

того, выделяют *клеистогамию* (греч. *клейстос* – закрытый) – форму самоопыления, происходящую в закрытых цветках. Автогамия, гейтоногамия (соседственная) и клейстогамия генетически практически равноценны. Перекрестное опыление – основной тип, характерный для большинства видов растений, осуществляется между цветками разных особей.

Перекрестное опыление обуславливает обмен генами и интеграцию мутаций, поддерживает высокий уровень гетерозиготности популяций и определяет единство и целостность вида, что в свою очередь создает широкое поле для деятельности естественного отбора. Самоопыление чаще рассматривали как вторичное явление, тупик эволюционного развития. Оно ведет к расщеплению вида на серию чистых линий и затуханию процессов микроэволюции. Ч. Дарвин отмечал, что природа «питает отвращение к постоянному самооплодотворению». По современным представлениям для прогрессивной эволюции необходимо как свободное скрещивание, так и некоторое его ограничение, что приводит к гомозиготизации популяции. Самоопыление нацелено на изоляцию новых форм, так как фиксирует и обособляет в чистых линиях благоприятные результаты предшествующего перекрестного опыления.

Способы, ограничивающие и предотвращающие самоопыление:

I. Разделение полов. Выделяют следующие варианты:

А. Двудомность – ♀ и ♂ цветки расположены на разных особях, но при этом только половина растений дает семена (ива, тополь, осина, облепиха, крапива двудомная).

Б. Однодомность – ♀ и ♂ цветки расположены на одной особи. Однако это не устраняет гейтоногамию (кукуруза, огурец, дуб, береза, лещина).

В. Разные сочетания сексуальности цветков:

- *андромонеэция* – ♂ и ♀ цветки расположены на одной особи (некоторые зонтичные);
- *гиноменеэция* – ♀ и ♀ цветки расположены на одной особи (некоторые сложноцветные);
- *андродиеэция* – ♂ и ♀ цветки расположены на разных особях (горец змеиный);
- *гинодиеэция* – ♀ и ♀ цветки расположены на разных особях (некоторые губоцветные и гвоздичные);

- *триэция* – ♀, ♂ и ♀ цветки расположены на разных особях (мыльнянка, смолевка).

Цветки с различной сексуальностью могут отличаться морфологически. Так, например, цветки шалфея (рис. 47) различаются размерами (♀ – более крупные, ♂ – мелкие).

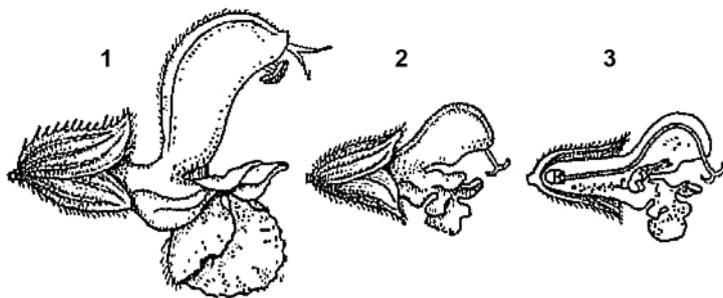


Рис. 47. Обоеполые (1) и женские (2–3) цветки шалфея

II. Дихогамия – функциональная раздельнополовость (разное созревание и экспонирование пыльцы и рыльца в цветках). Одновременное созревание пыльцы называют *гомогамия*. Выделяют 2 формы дихогамии:

- протерандрия* – раннее созревание пыльцы (у некоторых зонтичных, сложноцветных, колокольчиковых, гвоздичных и др.);
- протерогиния* – более раннее созревание рылец (у некоторых крестоцветных, розоцветных, жимолостных и др.). Дихогамия ограничивает самоопыление, но возможна как автогамия, так и гейтоногамия.

Протерандрия распространена более широко, чем протерогиния, что, вероятно, связано с тем, что тычинки начинают развиваться раньше плодолистиков. Так, у колокольчиков пыльники вскрываются еще в бутоне (рис. 48). Пыльца удерживается на волосках, окружающих столбик, а пыльники (пустые и подсохшие) к этому времени расположены на дне венчика. После раскрытия цветка лопасти рыльца расходятся, и возможно опыление их пыльцой, принесенной насекомыми с других цветков. Однако в случае, если не прошло опыление, возможна автогамия, благодаря тому, что лопасти рыльца, закручиваясь спирально вниз, касаются воспринимающей поверхность пыльцы, расположенной на волосках столбика.

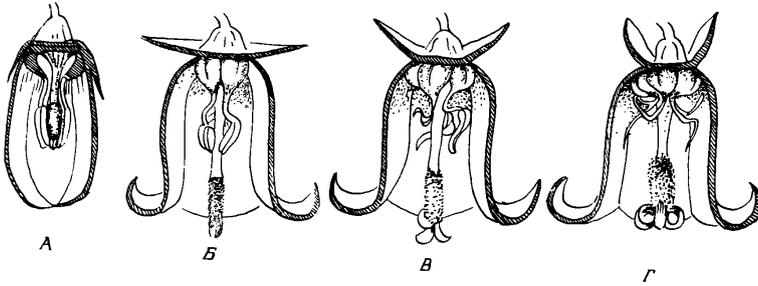


Рис. 48. Стадии цветения большинства цветков *Campanula*

У смолевки многоцветковой автогамия практически исключена, так как вечером первого дня экспонируются первые 5 тычинок, вечером второго дня – другие 5 тычинок, а вечером третьего дня – выдвигаются рыльца (цветки раскрываются в 18–19 ч, а утром закрываются); но это не исключает возможности гейтоногамии.

Протогиния часто встречается у многих ветроопыляемых растений (злаки, подорожниковые, полыни, осоки и др.). Так, у однодомных осок рыльцевая фаза предваряет тычиночную от 1 до 6 суток, а у подорожниковых до 4–5 суток. У некоторых зонтичных выражена строгая протандрия: очередность цветения зонтиков разных порядков и полная синхронизация цветения зонтиков одного порядка (резкое разграничение пыльниковой и рыльцевой фаз). Отмечается, что для горичника характерно одновременное и согласованное цветение всех зонтиков особи, независимо от того, к какому порядку они принадлежат.

III. Самонесовместимость – непрорастание пыльцы на рыльце пестика или прекращение роста пыльцевой трубки в столбике при самоопылении. Самонесовместимость регулируется генетическими механизмами. Выделяют гомоморфную и гетероморфную формы. *Гомоморфная самонесовместимость* не сопровождается морфологическими различиями в строении цветка. Она встречается довольно широко (в 78 семействах у 10 000 видов, например рожь, кукуруза, капуста). *Гетероморфная самонесовместимость* сочетается с гетеростилией (56 родов 23 семейств). *Гетеростилия* – наличие у одного вида цветков с разной длиной столбиков и тычиночных нитей. Так, у примулы, медуницы *цветки*

диморфные (одни особи имеют цветки с длинными столбиками, другие – с короткими), а у дербенника иволистного (рис. 49) – *триморфные* (одни особи имеют цветки с длинными столбиками, другие – с короткими и третьи – со столбиками промежуточной длины). Кроме того, короткостолбчатые цветки по сравнению с длинностолбчатыми характеризуются более крупной пылью и мелкими сосочками рыльца.

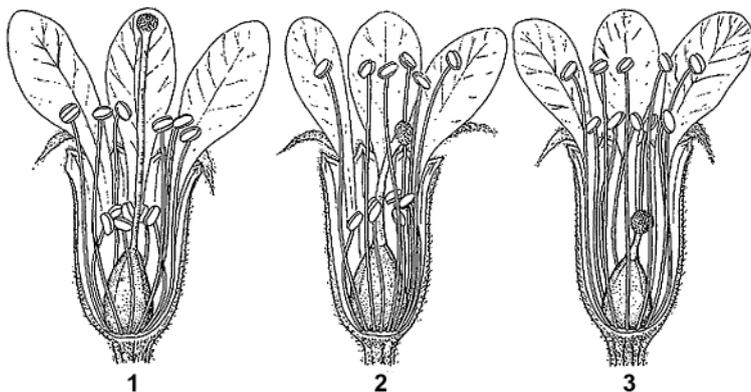


Рис. 49. Гетеростилия у дербенника иволистного: 1 – длинностолбчатая форма, 2 – среднестолбчатая форма, 3 – короткостолбчатая форма

Автогамия (самоопыление) происходит в обоеполых цветках в период их цветения (буточная автогамия встречается крайне редко). У большинства покрытосеменных, кроме двудомных и строго самонесовместимых, нередко довольно большая часть семян образуется в результате самоопыления. Чаше самоопыление встречается у однолетних растений. Оно отмечено во многих семействах, особенно, у крестоцветных, бобовых, злаков и др. Выделяют несколько форм автогамии:

- а) *контактная* осуществляется при непосредственном контакте пыльника и рыльца пестика (седмичник европейский, майник двулистный, копытень европейский (рис. 50);
- б) *гравитационная* происходит под действием силы тяжести пыльцы. Так, например, одноцветка (рис. 51) имеет наклонный цветок, и пыльца падает на рыльце;

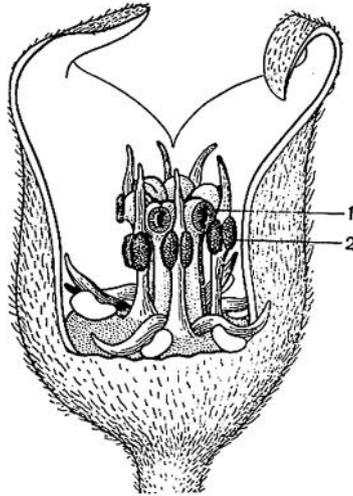


Рис. 50. Контактная автогамия у копытня европейского: 1 – рыльце; 2 – пыльник

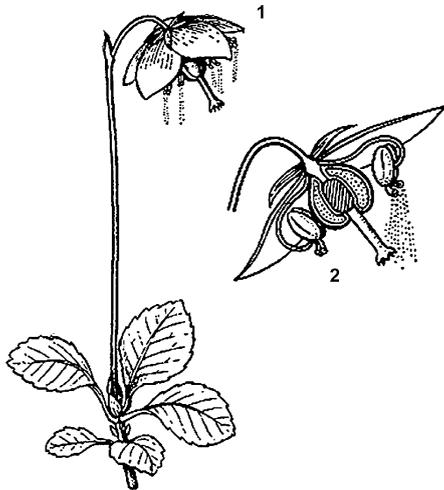


Рис. 51. Гравитационная автогамия у одноцветки: 1 – общий вид во время автогамии; 2 – цветок в разрезе (увел.)

- в) *омброавтогамия* происходит с помощью дождя. Когда венчик наполняется водой (например, некоторых лютиков), пыльца всплывает и достигает рыльца;

- г) *анемоавтогамия* связана с ветром. Так, у некоторых вересковых, обитающих в арктических и альпийских областях, в маленьких цветках пыльца попадает на рыльце при раскачивании растений от порывов ветра;
- д) *трипсоавтогамия* происходит с помощью мельчайших насекомых – трипсов, обитающих в цветке.

Клейстогамия, как мы ранее отмечали, происходит в закрытых цветках. Она встречается в разных систематических группах (кислица, арахис, колокольчик и др.). Клейстогамия может быть выражена в разной степени; различают обязательную и факультативную клейстогамию. При обязательной клейстогамии у растений определенного вида постоянно образуются клейстогамные цветки с характерными чертами редукции. Они очень мелкие, никогда не раскрываются и выглядят как бутоны. Цветки имеют маленькую чашечку, лепестки рудиментарны (или отсутствуют), число тычинок уменьшено, пыльники мелкие с небольшим количеством пыльцы. Пыльца не высыпается, а прорастает в гнездах пыльника. Пыльцевые трубки прорастают через стенку пыльников и достигают рыльца, которое также развито слабо. Цветки не имеют аромата и нектара.

У обязательных клейстогамов обычно на одной и той же особи формируются хазмогамные (нормальные) и клейстогамные (редуцированные) цветки, обычно последние являются плодущими. Так, у фиалки опушенной (рис. 52) рано весной образуются крупные и красивые нормальные (хазмогамные) цветки, которые в большинстве случаев стерильны, а в течение всего лета появляются только клейстогамные цветки. Клейстогамные цветки развиваются и у других фиалок (удивительной, душистой, холмовой, собачьей).

Особую группу составляют растения с подземными клейстогамными цветками. Так у арахиса подземного бобы образуются в почве из подземных клейстогамных цветков. Следует отметить, что у этого вида также формируются надземные оранжево-желтые цветки, которые после опыления внедряются в почву.

Факультативная клейстогамия довольно часто встречается у растений (ковыли, хлебные и другие злаки, некоторые пустынные виды маревых, отдельные водные и болотные растения – частуха подорожниковая, вахта трехлистная, росянки, вербейник обыкновенный и др.). Отмечено, что для ковылей характерно открытое (хазмогамное) и за-

крытое (клеистогамное) цветение. Перекрестное опыление осуществляется при помощи ветра. Однако у некоторых видов ковylей семена полностью или частично формируются из клеистогамных цветков, особенно в засушливых районах. Клеистогамия может быть вызвана почвенной засухой или пониженной температурой. У хлебных злаков клеистогамия также связана с экологическими условиями. Так у овса она связана с температурой: как высокой, так и очень низкой. Клеистогамия у пшеницы может быть вызвана высокой температурой и повышенной влажностью.

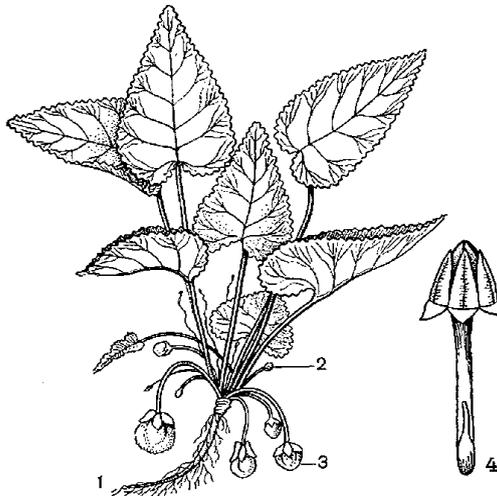


Рис. 52. Клеистогамия у фиалки опушенной: 1 – общий вид растения; 2 – клеистогамные цветки; 3 – плоды, развивающиеся из клеистогамных цветков

Способы опыления

В зависимости от агентов опыления различают разные способы опыления:

I. Абиотическое (осуществляется агентами неживой природы):

- 1) ветер – *анемофилия* (от греч. *ánemos* – ветер и *philia* – люблю);
- 2) вода – *гидрофилия* (от греч. *hydor* – вода);

II. Биотическое опыление:

- 1) насекомые – *энтомофилия* (от греч. *entoma* – насекомые);
- 2) птицы – *орнитофилия* (от греч. *ornithos* – птица);

- 3) летучие мыши – *хироптерофилия* (от лат. *chiropera* – рукокрылые; от др.-греч. *χείρ* – рука и *πτερόν* – крыло).

Кроме того, есть сведения, что агентами могут быть моллюски, млекопитающие и др.

Анемофилия. К ветроопыляемым растениям относятся злаки, ситниковые, сложноцветные, осоковые, березовые, буковые и др. (рис. 53). Для анемофильных растений характерны различные структурные приспособления (*структурная анемофилия*). Многочисленные цветки собраны в разнообразные соцветия (сережка, кисть, метелка, колос и др.). Цветки обычно однополые, мелкие, голые или с редуцированным околоцветником, лишенные запаха и нектара. Пыльцы образуется много, она очень мелкая и легкая. Число семязачатков в завязи обычно редуцируется до одного. Однако по поводу некоторых признаков (обилие, легкость, летучесть пыльцы) встречаются серьезные возражения. Так, например некоторые исследования показывают, что пыльца у ветроопыляемых растений тяжелая, так как богата крахмалом и поэтому разносится воздушными течениями на небольшие расстояния. Наблюдения свидетельствуют, что пыльца злаков, пустынных маревых, многих ветроопыляемых древесных пород (береза, дуб, граб) оседает недалеко от продуцирующих ее растений.

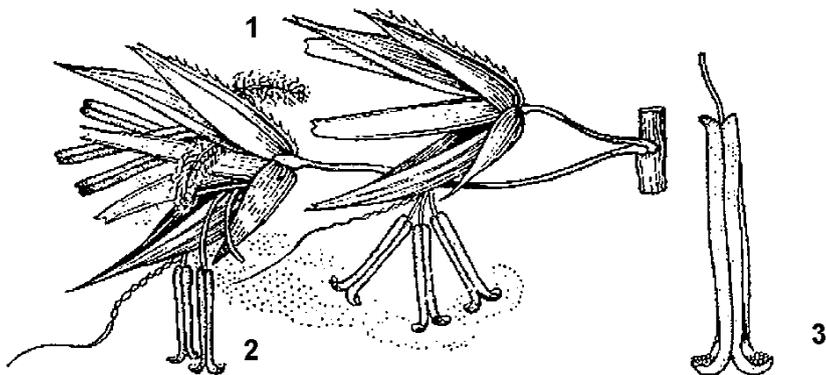


Рис. 53. Ветроопыление у злака райграса высокого (*Arrhenatherum elatius*): 1 – перистые рыльца; 2 – пыльники на длинных тычиночных нитях; 3 – начало вскрывания пыльников

Мощная листовая поверхность препятствует распространению пыльцы. В связи с этим у многих древесных растений цветение происходит до разворачивания листьев или соцветия располагаются на концах ветвей (лещина, береза, дуб, и др.). У ветроопыляемых травянистых растений соцветия как бы возвышаются над листовой массой (злаки, осоки, подорожники).

Успеху опыления способствуют также динамические приспособления (*динамическая анемофилия*). По характеру суточной периодичности цветения выделяют ночные, утренние, околополуденные, послеполуденные, вечерние, с двухразовым цветением (утро и вечер) и круглосуточно цветущие злаки. Взрывчатое цветение – это внезапное, одновременное и массовое раскрытие пыльников. Оно может длиться всего 3–5 мин, а паузы (раскрытие цветков не происходит) – 30–60 мин (редко до 1,5–3 ч). Совмещение рассеивания пыльцы у особой одного вида злаков в пределах ограниченного времени (иногда очень короткого) значительно повышает шансы опыления – попадания на рыльце пестика пыльцы, переносимой воздушными потоками. При одновременном и кратком цветении в течение суток у каждого вида создается высокая насыщенность приземного слоя воздуха его пыльцой, то есть проявляется своеобразная экономность анемофилии. Так, коострец безостый, пырей ползучий, ячмень короткоостый можно отнести к группе послеполуденных злаков с взрывчатым цветением.

Гидрофилия. Вода играет роль агента опыления у цветков, расположенных как в толще воды (гипогидрофилия), так и на ее поверхности (эпигидрофилия). Цветки погруженных в воду растений (роголистники, болотники, наяда и др.) распускаются в воде; в пыльниках нет утолщений эндотеция (или вообще он утрачен), отсутствует (или редуцирована) экзина, нередко пыльники нитевидной формы, один семязачаток в завязи. Нитевидная форма пыльцевых зерен повышает их плавучесть и шансы на опыление. У эпигидрофильных растений (водяная чума, водяная звездочка и др.) пыльцевые зерна распространяются по поверхности воды.

Весьма интересно происходит опыление у валлиснерии (двудомное растение). Мужские цветки с двумя тычинками свободно плавают на трех листочках околоцветника. Благодаря ветру они подплывают к женским цветкам; при этом происходит соприкосновение пыльников и рыльца пестика (рис. 54).

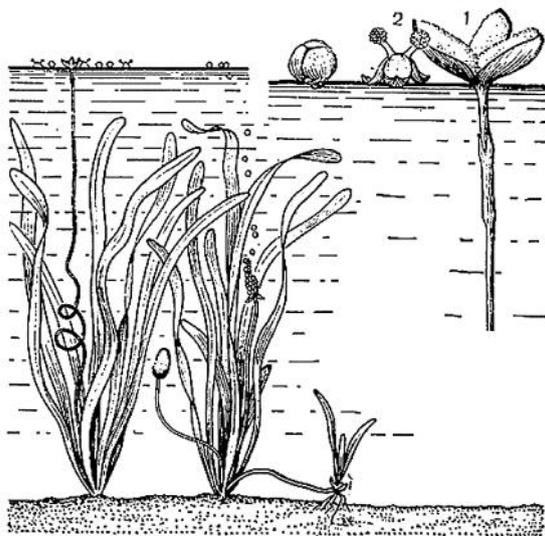


Рис. 54. Гидрофилия у валлиснерии: слева – общий вид двудомной валлиснерии (женское и мужское растение); справа – опыление у валлиснерии, совершающееся на поверхности воды (1 – женский цветок; 2 – мужской цветок)

Соцветия рдестов расположены над водой, и их цветки ветроопыляемы. Частуха, стрелолист, пузырчатка и др. опыляются насекомыми. Следует отметить, что в основном для водных растений характерно вегетативное размножение.

Энтомофилия широко распространена в природе. Агентами опыления могут быть самые разные насекомые. В связи с этим выделяют следующие формы энтомофилии:

- 1) **кантарофилия** – опыление жуками, которых привлекают в цветках растений (магнолия, калина и др.) пыльца, пищевые тельца, сильные запахи, реже нектар. Эта форма в основном распространена в тропиках;
- 2) **миофилия** – опыление с помощью двукрылых (мух), которых интересует, прежде всего, нектар. Запах цветков слабый, окраска неяркая (копытень, купальница, зонтичные);
- 3) **мелиттофилия** – опыление пчелами, которых привлекают запах, нектар, пыльца и окраска цветков (борец, живокость, бобовые);

- 4) *лепидоптерофилия* – опыление бабочками; их интересуют нектар и пыльца цветков (астры, лютики, петуния). Опыление цветков бабочками более распространено в тропических областях. Хоботки тропических бражников достигают очень больших размеров (до 25 см у южноамериканского *Cocytius cruentus*).

Эволюция многих покрытосеменных растений и групп насекомых часто шла совместно по пути приспособлений цветка и насекомого друг к другу, что является примером *коэволюции*. Нередко связь становится настолько тесной, что растение и насекомое не могут обитать на разных территориях. Так, удлинение трубки венчика у ряда пасленовых (табак, дурман) происходило сопряженно с увеличением длины хоботка бражников, их опыляющих. Образовались виды дурмана, которые могут опыляться только отдельными видами бражников.

Следует отметить, что есть растения, которые могут опыляться при помощи насекомых и ветра (благородный каштан). Их цветки имеют признаки приспособления к энтомо- и анемофилии.

Среди других представителей беспозвоночных в качестве опылителей отмечают моллюсков (улиток, слизней), кузнечиков и др. Однако они не выработали подобных биотических связей.

В тропиках широко распространено опыление различными позвоночными животными, особенно птицами (*орнитофилия*) и летучими мышами (*хироптерофилия*).

Орнитофилия характерна для тропиков, но встречается и во вне-тропических областях Южного полушария (Австралии, Южной Африке и Южной Америке); в Северном полушарии отмечено только в Северной Америке (от тропиков до Аляски). К орнитофильным относят эвкалипты, акации, канны, алоэ, фуксии, некоторые виды кактусов и др. Их цветки не имеют запаха, что связано со слабо развитым обонянием у птиц. Околоцветник или прицветники ярко окрашены в красный или оранжевый цвет, реже с синеватым или фиолетовым оттенком. Нередко наблюдается контрастирующая пестрота, так называемая «попугайная» окраска – сочетание зеленой, желтой и красной расцветки, например, у многих бромелиевых. Нектара выделяется много, но он водянистый (около 5% сахара), иногда слизистый. Мелкие птицы (колибри, цветочницы, медососы, нектарницы и др.) имеют обычно длинный клюв и язык в виде тонкой трубочки; они обычно порхают в воздухе благодаря высокой скорости (рис. 55).

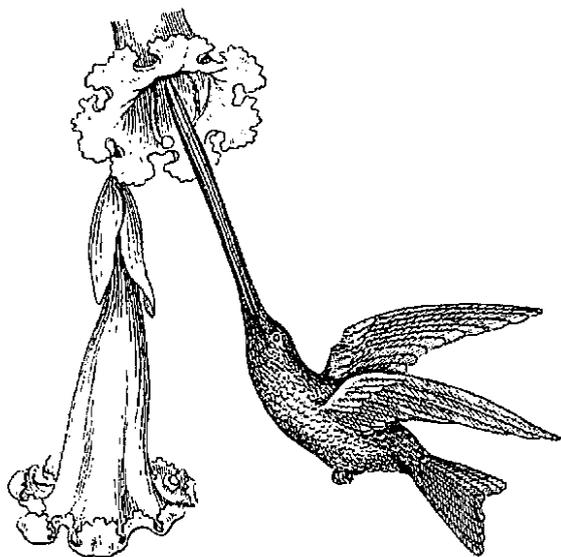


Рис. 55. Орнитофилия. Перекрестное опыление с помощью колибри

Хироптерофилия характерна большей частью для тропических деревьев и лиан (баобаб, бальс и др.), реже это кустарники и травы (виды банана, агавы). Летучие мыши посещают и опыляют цветки в сумерках и ночью, когда они раскрываются (рис. 56). Цветки или соцветия обычно крупные, с прочными «посадочными площадками» для опылителей (толстые цветоножки и прилегающие безлистные участки побегов) и имеющие неприятный, затхлый запах, имитирующий запах секрета желез летучих мышей. Околоцветник – зеленовато-желтый, коричневый или фиолетовый. В цветках образуется много слизистого нектара и пыльцы.

В опылении цветков ряда тропических миртовых, протейных и др. могут принимать участие и некоторые нелетающие млекопитающие (мелкие сумчатые в Австралии, грызуны в Австралии и Южной Африке, лемуры на Мадагаскаре). Растения характеризуются относительно небольшим числом цветков (или соцветий) на одном растении, сильным ароматом и большим количеством нектара. Например, австралийский хоботноголовый кускус (рис. 57) – мелкое ночное животное из сумчатых – хорошо приспособлен к древесному образу жизни и питанию пыльцой и нектаром цветков.



Рис. 56. Хироптерофилия

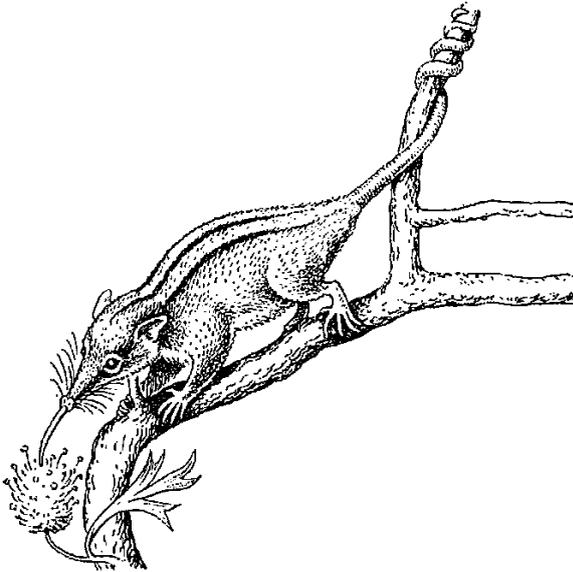


Рис. 57. Хоботноголовый кукус на ветви опыляемого растения

Аттрактанты. Взаимоотношение цветов – опылитель устанавливается с помощью *аттрактантов* (от англ. *аттракт* – привлекать). Они обеспечивают цепь реакций, основанных на 3 системах инстинктов: 1) пищевые, 2) половые, 3) выращивание потомства (в том числе построение гнезд). Выделяют *первичные аттрактанты*, которые непосредственно удовлетворяют потребности опылителей и *вторичные аттрактанты* – косвенно воздействуют на сенсорный аппарат опылителя.

К первичным аттрактантам относят пыльцу, нектар, масла и другие вещества, а также половые аттрактанты и места выведения потомства.

Пыльца – богатый источник пищи (16–30% – белок, 1–7% – крахмал, 0–15% – сахар, 3–10% – жиры, а также зольные элементы, витамины, ферменты и др.) и, таким образом, является высокоценным питательным материалом.

Нектар – водный раствор сахаров (обычно 30–50%). У конского каштана содержание сахара в нектаре доходит до 74,5%. Кроме того, в состав нектара могут входить аминокислоты, органические кислоты, витамины, алкалоиды, гликозиды и др. Следует отметить, что содержание сахара в течение дня меняется в пределах 30–50%. Нектар образуется в нектарниках, расположенных в разных частях цветка: чашелистиках, лепестках, цветоложе, тычиночных нитях, наружной поверхности плодолистиков. Иногда образуются специализированные шпорцы (борец, водосбор).

Жирные масла образуются в специальных железках – элайофорах у растений разных семейств (норичниковые, орхидеи и др.). Нектарники у этих видов обычно отсутствуют. Главными ценителями масла являются одиночные пчелы.

К первичным аттрактантам также относят и пищевые тельца. *Аромат* обычно относят к вторичным аттрактантам. Однако самцы эвглоссин специально собирают вещества, обладающие запахом, в особые структуры, при этом самцы как бы пьянеют. Кроме того, сбор пахучих веществ может быть связан с половым синдромом. Пищевые тельца обычно используются животными при выкармливании потомства.

В литературе встречается понятие – «цветок-убежище». Интересный пример взаимной адаптации цветка (соцветия – синконии) у инжира и мелкой осы, использующей его для выведения потомства.

Опыление характеризуется сложной сменой поколений и у инжира и у осы. Один из наиболее известных примеров половой аттракции отмечен у офриса насекомоносного. Цветки имитируют самок и воздействуют на сенсорные органы самцов перепончатокрылых. Помимо сходства формы, цвета и строения самок, наблюдается также сходство запаха. Это вызывает половые инстинктивные реакции, которые приводят к копуляции.

К вторичным аттрактантам относят: запах, визуальную аттракцию, температуру, движение. *Запах* инициирует инстинктивные реакции животных. Орнитофильные цветки лишены аромата, а цветки, опыляемые летучими мышами, имеют кисловатый и затхлый запах. Аромат энтомофильных цветков очень разнообразен (около 500 вариантов цветочных запахов). Различают 2 основных класса запахов: абсолютный (индивидуальный) и имитированный. К первому можно отнести запах ландыша, фиалок. Он функционирует только во взаимоотношениях насекомого и цветка. Имитационный запах копирует иной запах и может быть для опылителя бесполезным или даже вредным (вызывает псевдокопуляцию, например у офриса). К этому же классу относятся запахи, имитирующие разлагающееся мясо (привлекают мух), запахи свежих фруктов (привлекают жуков).

Выделяют два типа визуальной аттракции: *окраска и форма*. При этом основным органом привлечения опылителей является околоцветник. Мелкие цветки часто объединены в соцветия, и тогда они выполняют функцию аттрактанта. Форма цветка часто имеет большое значение для опылителей, прежде всего размеры цветка, а также расчленение и глубина венчика. Окраска цветков связана с пигментами: антоцианами (розовый – красный – фиолетовый – голубой), флавонами или каротиноидами (желтый – красный – пурпурный). Белый цвет связан с формированием системы межклетников. Разных опылителей привлекают различные цвета, в ряде случаев контрастная окраска, а также метки, указывающие путь к нектару. У ослинника двулетнего, дербенника иволистного и др. отмечено ультрафиолетовое излучение цветков, привлекающее пчел.

Температурная аттракция прежде всего связана с более высокой температурой внутри цветка. «Теплое убежище» имеет большое значение в Арктике, то есть в холодных районах. *Движение*

как аттрактант имеет большее значение для мелких цветков с неярко окрашенной. Крупные цветки достаточно хорошо заметны для насекомых и без какого-либо движения.

5.3.3. Апомиксис

Апомиксис (греч. *apo* – без, *mixis* – смешение) – образование зародыша без слияния гамет. Впервые термин «апомиксис» был введен Нааске для животных.

Согласно последним данным апомиксис встречается у 126 родов цветковых растений, что составляет примерно 0,94% от общего числа родов покрытосеменных растений. Из них 84 рода относятся к трем семействам: *Asteraceae*, *Poaceae* и *Rosaceae*.

Более ста лет в литературе обсуждаются различные аспекты апомиксиса, в том числе и вопрос об объеме самого понятия «апомиксис», которое используется либо в широком, либо в узком смысле слова.

Апомиксис в широком смысле слова некоторыми авторами подразделяется на 4 типа.

1. **Нерегулярный апомиксис**, при котором нормально протекает мейоз, образуется гаплоидный зародышевый мешок, зародыш развивается из яйцеклетки (гаплоидный партеногенез) либо из других клеток гаметофита (гаплоидная апогамия). Растения, возникающие таким путем, содержат один набор хромосом (n), обычно стерильны; процесс апомиксиса не повторяется в следующих поколениях.
2. **Регулярный апомиксис**, при котором образуется диплоидный зародышевый мешок либо из клетки археспория (генеративная апоспория), либо из клеток нуцеллуса (соматическая апоспория); зародыш может возникать из яйцеклетки (диплоидный партеногенез) или из иной клетки гаметофита (диплоидная апогамия).
3. **Адвентивная эмбриония**, или спорофитное почкование, при котором зародыши образуются из спорофита – соматических клеток нуцеллуса и интегумента, независимо от способа возникновения и пloidности гаметофита. Некоторые авторы рассматривают его как особый случай вегетативного размножения.
4. Тип апомиксиса, при котором цветки заменены луковичками или другими образованиями, предназначенными для вегета-

тивного размножения, которые часто прорастают на растении (вивипария).

Однако в дальнейшем рядом авторов было выделено понятие «**гаметофитный апомиксис**». При гаметофитном апомиксисе женский гаметофит как морфологическое образование существует, но обычно происходит редукция мейоза и оплодотворения.

При гаметофитном апомиксисе возможны два пути образования женского гаметофита – **апоспория** и **диплоспория**. В литературе чаще рассматривается развитие диплоидного гаметофита и диплоидных зародышей, образующихся из клеток женского гаметофита. Диплоспория и апоспория позволяют сохранить чередование поколений и при отсутствии чередования ядерных фаз.

При апоспории зародышевый мешок образуется посредством митоза из соматических клеток нуцеллуса или халазы семязачатка. При диплоспории женский гаметофит образуется непосредственно из археспория или «материнской» клетки зародышевого мешка обычно без участия мейоза. Зародышевые мешки в случае апоспории и диплоспории развиваются относительно нормально, и клетки женского гаметофита способны образовывать партеногенетические зародыши.

Таким образом, возникают два направления развития: диплоспория-партеногенез и апоспория-партеногенез. Каждая из этих последовательностей встречается в четко выраженной форме. У цветковых растений они могут присутствовать и одновременно в тех случаях, когда развиваются и диплоспоровые и апоспоровые зародышевые мешки.

Диплоспория и апоспория не полностью исключают мейоз и оплодотворение. В исключительных случаях при апоспории и диплоспории происходит созревание редуцированного зародышевого мешка, и оплодотворение может происходить как редуцированных, так и нередуцированных яйцеклеток.

Различные формы гаметофитного апомиксиса и половой процесс не являются альтернативными (в формальном смысле) и представляют собой независимые способы образования нового спорофита, которые могут сосуществовать у одного вида одновременно. Гаметофитный апомиксис не подавляет амфимиксис и не приводит к полной утрате полового процесса, как предполагалось ранее. У всех изученных апомиктов отмечена частичная гетерозиготность.

Апоспория (греч. *apo* – без, *spora* – семя) – формирование диплоидного зародышевого мешка не из мегаспоры, а из клетки нуцеллуса посредством митоза. Апоспория описана у разных в систематическом отношении групп цветковых растений. Наиболее широко это явление распространено у представителей таких семейств, как *Asteraceae*, *Poaceae* и *Rosaceae*. В целом ряде других семейств (*Adoxaceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Cyrtillaceae*, *Cucurbitaceae*, *Globulariaceae*, *Myrtaceae*, *Ochnaceae*, *Orchidaceae*, *Polygonaceae*, *Ranunculaceae*, *Rutaceae*, *Taccaceae*, *Urticaceae*) апоспория отмечается спорадически у отдельных видов.

Описаны два основных типа развития апоспорических зародышевых мешков – *Panicum* и *Hieracium*.

Hieracium-тип развития зародышевого мешка характеризуется тем, что ядро инициальной клетки претерпевает три митотических деления без образования клеточных оболочек. В результате этих делений образуются три клетки яйцевого аппарата, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три клетки-антиподы. Сформированный зародышевый мешок *Hieracium*-типа является биполярным, семиклеточным и морфологически сходен с мейотическим зародышевым мешком *Polygonum*-типа. *Hieracium*-тип апоспорического зародышевого мешка был впервые описан у *Hieracium* subg. *Pilosella*.

Panicum-тип развития зародышевого мешка формируется в результате лишь двух последовательных митотических делений инициальной клетки. Сформированный зародышевый мешок монополярный, имеет яйцевой аппарат, представленный яйцеклеткой и двумя синергидами либо яйцеклеткой и одной синергидой, а также центральную клетку с одним либо с двумя полярными ядрами. Антиподы отсутствуют. Впервые описан у *Panicum maximum*.

При *Hieracium*- и *Panicum*-типах развития зародышевого мешка все ядра диплоидны и генетически идентичны между собой. Диплоидная яйцеклетка апоспорических зародышевых мешков по ультраструктуре не отличается от гаплоидной. Это подтверждается существованием триплоидов в природе, возможностью их получения в результате селекции. Яйцеклетка обладает способностью к образованию зародыша без оплодотворения. Причем формирование такого зародыша часто начинается до цветения, но является ли проникновение пыльцевой трубки в семязачаток стимулом к развитию партеногенетического зародыша, остается неясным.

Характер развития эндосперма в апоспориических зародышевых мешках, как и способность формирования жизнеспособных семян при апоспории исследованы очень слабо. С помощью различных методов было показано образование пентаплоидного эндосперма. Такой эндосперм мог возникнуть лишь при оплодотворении диплоидных полярных ядер гаплоидным спермием ($2n + 2n + n$).

Диплоспория (греч. *diplos* – двойной, *spora* – семя) – формирование зародышевого мешка из нередуцированного мегаспороцита или диплоидной мегаспоры вследствие аномального мейоза либо полной замены его на митоз.

Диплоспория достаточно широко распространена среди цветковых растений (*Allium*, *Antennaria*, *Artemisia*, *Cucumis*, *Elymus*, *Hieracium*, *Ixeris*, *Paeonia*, *Poa*, *Potentilla*, *Rubus*, *Rudbeckia*, *Sorbus*, *Sorghum*, *Taraxacum*, *Tripsacum*, *Zephyranthes*). У некоторых из указанных родов, наряду с диплоспорией, обнаружена и апоспория. Диплоспория отмечена у некоторых экономически важных видов: *Manihot esculenta* и *Sorghum bicolor*.

Впервые диплоспорию описал Gustafsson (1939) и позднее включил в классификацию апомиксиса Fagerlind (1940). Выделены несколько типов аномальных мейотических делений: апогомотипное, семигетеротипное, псевдогомотипное и митотическое.

При семигетеротипном делении (представители сем. *Asteraceae*) в отличие от нормального мейоза аномалии наблюдаются в профазе редукционного деления мейоза. Нормального образования пар хромосом не происходит, униваленты не смещаются к полюсам, а остаются в центре клетки, метафазная пластинка также не образуется. В анафазе встречается много отставших хромосом, и ядерная оболочка закладывается таким образом, что включает весь хромосомный набор в одно диплоидное реституционное ядро, которое сначала имеет гантелевидную форму, а затем округляется. Оно вступает во второе деление мейоза, которое проходит нормально и завершается образованием клеточной стенки и диады диплоидных «мегаспор». Одна из «мегаспор» дает начало зародышевому мешку.

Псевдогомотипный тип деления мегаспороцита, описанный Gustafsson (1946), встречается у представителей сем. *Asteraceae* наряду с семигетеротипным. При этом типе деления хромосомы (униваленты) концентрируются в центре клетки, образуют хроматиды, которые

затем расходятся к полюсам. Деление завершается образованием диады клеток с диплоидными ядрами.

При апогомотипном делении мегаспороцит вступает в профазу мейоза I, при этом нормального образования пар хромосом не происходит, что приводит к образованию реституционного ядра, которое вступает во второе деление мейоза. Это деление проходит без образования клеток, и два возникших диплоидных ядра в результате трех последовательных митотических делений образуют зародышевый мешок.

Митотическое деление мегаспороцита (митотическая диплоспория) сходно с обычным митозом по способу деления ядра, но ядро мегаспороцита, вступающее в это деление, является реституционным, с диплоидным набором хромосом. В результате первого и последующих митозов формируется диплоспорический зародышевый мешок.

Одним из характерных признаков мегаспороцита при диплоспории является отсутствие вокруг него каллозной оболочки. В то же время у мегаспороцитов, претерпевающих нормальный мейоз, каллозная оболочка формируется.

Диплоспорические зародышевые мешки обычно являются диплоидными, но могут быть анеуплоидными или тетраплоидными.

Причины возникновения диплоспории, как и факторы, ее контролирующие, остаются неясными.

Партеногенез (греч. *parthenos* – девственница, *genesis* – происхождение) – развитие зародыша без оплодотворения. Термин предложил Owen (1849). У растений партеногенез подразделяется на редуцированный и нередуцированный. В первом случае зародыш имеет гаплоидное число хромосом, во втором – диплоидное или полиплоидное (как результат апомейоза).

К категории партеногенеза иногда относят явления, которые можно характеризовать как результат «незавершенного», «нетипичного», «не полностью реализованного» полового процесса. Они могут быть связаны с гиногенезом, андрогенезом *in vivo* (мужской партеногенез), гемигамией (семигамией).

Гиногенез – развитие зародыша, при котором мужская гамета проникает в яйцеклетку, активирует ее к морфогенезу, но в дальнейшем развитии не участвует или участвует в незначительной степени. Иногда между партеногенезом и гиногенезом практически ставится знак равенства, и гиногенез считается «женским партеногенезом».

При андрогенезе (мужском партеногенезе) ядро спермия замещает ядро яйцеклетки. Ее собственное ядро не функционирует и в дальнейшем каким-то образом полностью элиминируется.

При гемигамии (семигамии) отмечены следующие варианты ее проявления: 1) ядро спермия проникает в яйцеклетку, однако само не делится; 2) ядра яйцеклетки и спермия делятся одновременно с образованием клеточных стенок или без них.

Апогаметия (греч. *apo* – без, *gameta* – гамета, женская половая клетка) – развитие дополнительных зародышей из неоплодотворенных клеток зародышевого мешка – синергид (синергидная апогаметия) или антипод (антиподная апогаметия). Апогаметия обнаружена в гаплоидных зародышевых мешках у амфимиктов и в диплоидных – у апомиктов. Апогаметия в гаплоидных зародышевых мешках может рассматриваться как один из возможных источников возникновения гаплоидных зародышей.

И синергидная, и особенно антиподная апогаметия у цветковых растений встречается редко. Синергидная апогаметия отмечена в 28 семействах 17 порядков двудольных и 10 семействах 5 порядков однодольных растений. Антиподная апогаметия отмечена только у ряда семейств, причем наиболее достоверные сведения имеются по сем. *Asteraceae* (виды рода *Rudbeckia*) и, очевидно, *Alliaceae*. Зачастую увеличение числа антипод или их деление в процессе развития зародышевого мешка расценивается как образование антиподных зародышей. Приведенные данные о встречаемости апогаметии у цветковых растений в настоящее время кажутся несколько завышенными.

Апогаметия может сочетаться с другими формами апомиксиса – гемигамией, партеногенезом, нуцеллярной и интегументальной эмбрионией.

Проблема эволюционной значимости апомиксиса. Эволюционная роль апомиксиса – одна из важных проблем репродуктивной биологии, которая неизменно пользуется повышенным вниманием исследователей. Первая оценка апомиксиса, высказанная Darlington (1937) и Stebbins (1941), была скорее негативной, ибо апомиксис считался аномалией, а возможность прогрессивной эволюции апомиктических форм полностью отрицалась. Апомиксис рассматривался как механизм, позволяющий виду пережить неблагоприятный период жизни, когда внешние условия препятствуют осуществлению полового процесса.

Абсолютно противоположная оценка эволюционного значения апомиксиса была высказана Хохловым (1946). Он считал апомиксис закономерной ступенью эволюции системы размножения покрытосеменных, отражением присущей ей тенденции к редукции гаметофита. В подтверждение идеи позитивной эволюционной роли апомиксиса приведен целый перечень признаков биологического прогресса апомиктических видов: широкое распространение апомиксиса у покрытосеменных, приуроченность его к молодым и прогрессивным систематическим группам, широкие географические ареалы и высокая численность особей апомиктических видов в природе, чрезвычайная таксономическая дифференциация и колоссальный внутривидовой полиморфизм, высокая семенная продуктивность и др. По некоторым из них апомикты значительно превосходят соответствующие половые формы. Опираясь на данные молекулярной генетики, он указал ряд потенциальных генетических механизмов, способных компенсировать отсутствие у апомиктов мейотической рекомбинации. Хохлов выдвинул смелое предположение о том, что на определенном этапе эволюции апомиктические виды вытеснят половые, и на Земле наступит эра апомиксиса. Однако гипотеза Хохлова явилась закономерной реакцией на недооценку эволюционной роли апомиксиса многими его современниками.

Опираясь на данные, накопленные за последние десятилетия, можно констатировать, что эволюционная роль апомиксиса многообразна и не ограничивается сохранением и воспроизведением ценных генотипов. Факультативный апомиксис расширяет границы геномной рекомбинации за счет вовлечения в половой процесс нередуцированных гамет. При одновременном использовании двух способов образования зародышей в семенах – апомиксиса и амфимиксиса – растение производит потомство, обладающее разной генетической конституцией и разными репродуктивными системами. Оно является более конкурентоспособным и, следовательно, будет иметь больше шансов сохраниться и влиять на генофонд популяции. Если сочетание апомиксиса с амфимиксисом реализуется у большого числа особей популяции, то это приводит к увеличению информационных потоков, к возрастанию генетического полиморфизма популяции, к усилению роли синтезогенетических и сальтационных факторов эволюции, то есть такая система размножения становится двигателем эволюционного процес-

са. Генетически несбалансированные формы (гаплоиды, анеуплоиды, нечетные полиплоиды, гибридогенные производные), раз возникнув, могут стать основой для конструирования новых стабильных генотипов. Эти новые формы, сохраняя за счет устойчивого апомиктического размножения длительную репродуктивную изоляцию, могут с течением времени трансформироваться в новые виды. Изменения, накопившиеся у них за период изоляции, могут обеспечить сохранение ими видового статуса даже при условии смены способа размножения.

Таким образом, согласно современной оценке, апомиксис вносит существенный вклад в эволюцию растений, вполне сравнимый с тем, который обеспечивается амфимиксисом. Взаимодействие апомиксиса и амфимиксиса в рамках одной системы семенного размножения создает наиболее благоприятные условия для прогрессивной эволюции видов.

5.3.4. Распространение плодов и семян

Распространение плодов и семян связано с их рассеиванием – важнейшим этапом семенного размножения. Очень редко семена прорастают на материнском растении, например, у живородящих представителей мангровых зарослей. Для обозначения любых частей растения, служащих для расселения, используют термин *диаспора* (от греч. *diaspeiro* – рассеиваю, распространяю). Основными диаспорами у покрытосеменных растений принято считать семена и плоды. Кроме того, к диаспорам могут быть отнесены части плода (например, эремы у губоцветных), соплодия и даже целое растение. Биологическое значение этого процесса весьма многогранно: а) увеличение численности особей и расширение ареала; б) разнообразие направлений действия естественного отбора в пределах вида (формирование экологических и географических рас, разновидностей); в) «уход» от неблагоприятных условий существования (очагов болезней и вредителей, изменившихся эдафических факторов и т. п.). Кроме того, без расселения видов были бы не возможны формирование и смены растительных группировок.

Морфологическое разнообразие диаспор в значительной степени определяется различными приспособлениями к их рассеиванию (механизмы вскрывания многосемянных плодов; особенности строения околоплодника; наличие различных придатков, развивающихся на семенах, плодах, плодиках или мерикарпиях, и др.).

Рассеивание диаспор обеспечивается не только особенностями строения семян, плодов и др., но и растения в целом (период созревания плодов, форма роста, положение осевых органов к моменту плодоношения и т. п.).

Гетерокарпия – широкое понятие, объединяющее различные формы неоднородности плодов и семян на одном растении. Гетерокарпия дает возможность приспособления к разным агентам распространения, и тем самым плоды и семена имеют возможность попасть в различные условия развития. Из таких диаспор формируются растения разной мощности, развиваются разными темпами, прорастают, вегетируют, цветут и плодоносят в разные сроки. Все это повышает адаптационные возможности вида. Различные варианты гетерокарпии особенно распространены среди маревых, крестоцветных, зонтичных, злаков и др. Выделяют различные формы гетерокарпии: гетероспермия, гетеромерикарпия, гетероартрокарпия и гетерокарпия (в узком смысле).

Гетероспермия – неоднородность семян. Иногда гетероспермия наблюдается в пределах одного плода. Так, у некоторых видов рода торичник в одной коробочке развиваются и крылатые и бескрылые семена. У мари белой существуют даже 3 типа семян: 1) крупные, плоские с заостренным краем, светло-коричневые, матовые; 2) более мелкие, менее сплюснутые, черные; 3) очень мелкие, почти шаровидные, черные, блестящие. Все три типа отличаются также анатомическими особенностями. У многих мотыльковых, например, на одном растении развиваются как легко набухающие и быстро прорастающие семена, так и не набухающие семена (могут существовать в жизнеспособном состоянии десятки лет), что определяется анатомическими особенностями семенной кожуры. Особой формой гетероспермии можно считать физиологическую неоднородность семян. Морфологическая и физиологическая неоднородность (длительность покоя и долговечность семян) определяют формирование почвенного банка семян.

Гетеромерикарпия (греч. *meros* – часть) – неоднородность частей дробного синкарпного плода (мерикарпия), образованного одним плодolistиком. Встречается у некоторых зонтичных, мальвовых и др. Так, у моркови из одного цветка может образоваться одна часть вислоплодника шиповатая, цепкая, а другая гладкая.

Гетероартрокарпия (др.-греч. ἄρθρον – член, сустав) – неоднородность членистых плодов. Эта форма характерна для крестоцветных, бобовых и др. Так, у горчицы полевой стручок распадается на две части: односеменную нераскрывающуюся и многосеменную раскрывающуюся.

Гетерокарпия (в узком смысле) – неоднородность плодов, формирующихся на одном растении, по размеру, форме, строению перикарпия, наличию придатков, выростов и других особенностей. Многочисленные примеры этой формы можно проследить у сложноцветных, злаков и др. Наиболее наглядным примером является разнородность краевых и центральных семян у календулы. У овсяга выделяют 2–3 типа плодов на одном растении, отличающиеся размерами, длиной, характером прикрепления остей и анатомией. У верхних зерновок перикарпий значительно тоньше, клетки алейронового слоя плотнее, крахмала в эндосперме меньше по сравнению с нижними и средними зерновками.

У некоторых покрытосеменных растений диаспоры распространяются без участия внешних агентов; их называют автохорами (от греч. *autos* – сам и *choreo* – отхожу, продвигаюсь), а само явление – автохорией (самораспространение). У большинства цветковых растений диаспоры распространяются посредством различных агентов (ветра, воды, животных и человека); их называют аллохоры (от греч. *allos* – другой), а само явление – аллохорией. Аллохория в зависимости от агента, участвующего в распространении диаспор, подразделяется на анемохорию (от греч. *anemos* – ветер), гидрохорию (от греч. *hydor* – вода), зоохорию (от греч. *zoon* – животное) и антропохорию (от греч. *anthropos* – человек). В свою очередь, каждая из этих групп делится на более мелкие в зависимости от особенностей того или иного способа распространения. Следует отметить, что для одного вида может быть характерно несколько способов распространения диаспор.

Автохория. Приспособления растений к самостоятельному распространению зачатков достаточно разнообразны (рис. 58). При автохории зачатки обычно распространяются на небольшие расстояния (2,5–6 м у гераней, 1–4,5 м у фиалок, в пределах 10–11 м у желтой акации). Растения с автохорными плодами составляют 20–30% от всех цветковых растений.

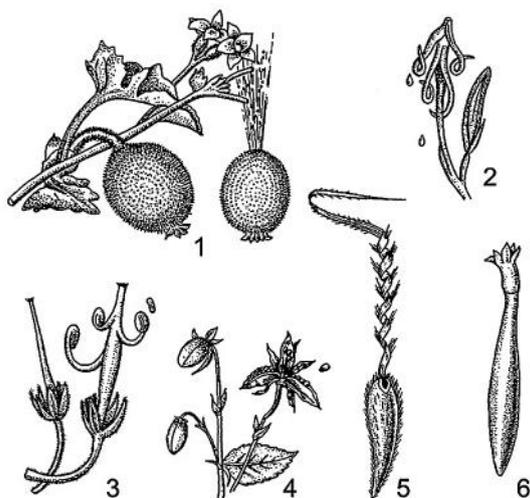


Рис. 58. Автохорные плоды: 1 – экбалиум пружинистый, или бешеный огурец; 2 – недотрога обыкновенная; 3 – герань болотная; 4 – фиалка трехцветная; 5 – журавельник цикутный; 6 – ризофора остроконечная

Выделяют три основные формы:

Автобарохория – самопроизвольное осыпание диаспор под влиянием силы тяжести (сорные растения, пальмы, ряд сложноцветных с массивными плодами и семенами и т.п.). Несмотря на широко распространенное мнение, автобарохория не является лишь запасным способом диссеминации. Зачатки характеризуются низкой парусностью (большой вес и отсутствие придатков) и могут свободно отделяться от растения. Многие сорные виды обладают очень высокой семенной продуктивностью (тысячи и даже десятки тысяч семян) и долговечностью семян. Автобарохория часто связана с особенностями местообитания растений. Так, семена мангровых прорастают без периода покоя, когда плоды висят еще на материнском растении. У проростков очень сильно развиваются гипокотиль и корешок, достигающие 30–60 см длины при диаметре плода 1–2 см.

Автомеханохория – активное разбрасывание семян осуществляется благодаря особому механизму вскрывания плодов. В сухих плодах при высыхании стенок создается напряжение в результате неравномерного сокращения различных слоев (горох, карагана, герань, недотрога). В сочных плодах (циклантера, бешеный огурец) – набухание

отдельных слоев клеток и резкое повышение в них осмотического давления. Автомеханохория нередко сочетается с зоохорией (у фиалок, кислицы, семена снабжены особыми придатками, благодаря которым они растаскиваются муравьями).

Особая форма автохории свойственна зерновкам ковылей (*Stipa*), овсов и овсецов (*Avena*, *Helictotrichon*), плодикам прострела (*Pulsatilla*), мерикарпиям аистника (*Erodium*). Они способны к самозарыванию благодаря особым приспособлениям (веретеновидная форма, прочный заостренный нижний конец и винтообразно закрученная очень гигроскопичная «ость»). Попеременное раскручивание и скручивание остей при увлажнении и высыхании способствует продвижению зачатка в почву. Зерновки ковылей, обладающие наиболее эффективным механизмом зарывания, способны также распространяться ветром.

Геокарпия – самосозревание плодов в почве. Цветки обычно формируются надземно (арахис, некоторые виды фиалок), а завязи уже после оплодотворения, благодаря геотропическим движениям плодоножек, внедряются в почву и там образуются плоды.

Растения-баллисты рассеивают зачатки метанием, при раскачивании упругих стеблей и цветоножек. Самопроизвольно диаспоры не могут осыпаться благодаря вертикальному расположению плодов и специальным приспособлениям, удерживающим их. Агентами могут служить как ветер, так животные, а также транспорт. Выделяют 4 формы по названиям семейств, для которых они характерны: 1) «**гвоздичные**» (гвоздичные, колокольчиковые, норичниковые, лилейные, лютиковые, мак, астрагал и др.) имеют расположенные вертикально многосеменные раскрывающиеся коробочки, листовки или бобы, открывающиеся вверху несколькими отверстиями; 2) «**губоцветные**» (губоцветные, бурачниковые, лапчатки и др.) – плоды эремы, многоорешки, разбрасыванию которых препятствует чашечка; 3) «**сложноцветные**» (сложноцветные и некоторые ворсянковые) – приподнимающиеся листочки обертки мешают свободному разбрасыванию диаспор; 4) «**зонтичные**» (зонтичные) – не имеют особых приспособлений, удерживающих плоды.

Анемохория. Ветер – самый распространенный агент диссеминации. Скорость и направление ветра постоянно меняются, что определяет его порывистость. Среди анемохоров выделяют эуанемохоры и гемианемофоры. Первые способны к полету в силу их абсолютной

или относительной легкости. Летностные свойства оцениваются коэффициентом парусности семян: $K = S/M$, где S – площадь наибольшего сечения диаспоры, M – масса в граммах. Выделяют 9 классов (парусность от 4 до 650 и выше). Так, парусность у вьюнка полевого составляет 4–8, пастушьей сумки – 49–67, осота полевого – 1500–2000 (63–65), бодяка – около 1040 (без хохолка около 11).

Приспособления, свойственные анемохорным зачаткам, весьма разнообразны (рис. 59):

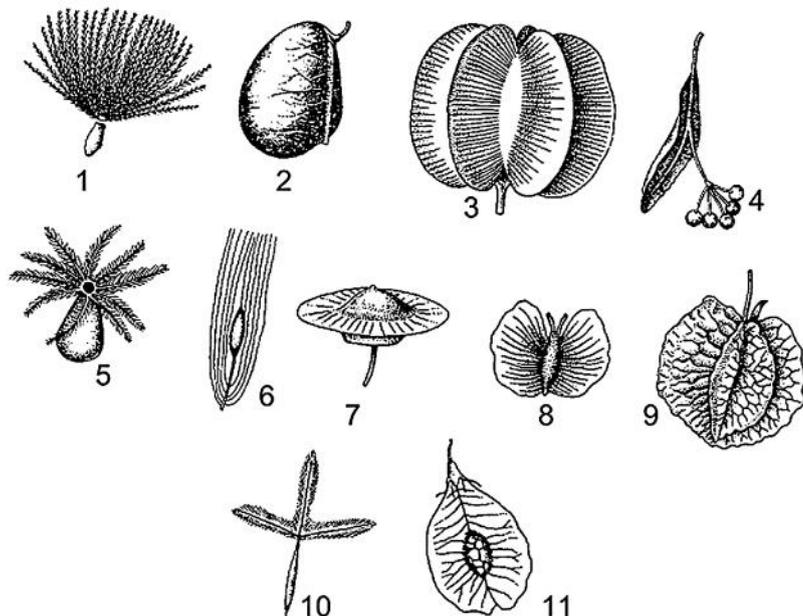


Рис. 59. Анемохорные плоды: 1 – бодяк полевой, 2 – смирновия туркестанская, 3 – каваниллезия платанолистная, 4 – липа сердцелистная, 5 – валериана лекарственная, 6 – пушица влагалищная, 7 – держи-дерево колючее, 8 – береза повислая, 9 – щавель длиннолистный, 10 – селена Карелина, 11 – вяз граболистный

1. Очень мелкие и легкие семена (орхидные, грушанковые и др.). У зарасихи подсолнечниковой в одной коробочке образуется 1500–2000 семян, а дальность их разноса достигает 100 м.
2. Семена и плоды с парашютиками из волосков, образующие более или менее обособленные хохолки (у основания – ива, тополь, на верхушке – чертополох, одуванчик) или равномер-

но покрывающие всю их поверхность (хлопчатник). Происхождение волосков может быть разным: выросты семенных оболочек (хлопчатник), экзокарпа (ветреница), семяножек (ива), цветковые чешуи (перловник), оси колоска (тростник), околоцветник (рогоз), чашечка (валериана, одуванчик).

3. Семена и плоды с кожистыми придатками разных размеров и очертаний. У семян они образуются как выросты семенной оболочки, а у плодов – стенок завязи. По форме придатков выделяют следующие варианты: а) дисковидные (вяз), б) неравнобокие крылья (береза, ольха), в) однобокие асимметричные крылья (клен), г) однобокие симметричные крылья (ясень).
4. Сборная группа, имеющая зачатки с летательными аппаратами разного типа: вздутые плоды или вместилища зачатков (язвенник, осока), перистые оси при плодах (ковыль, ломонос, прострел), кроющий лист (липа).
5. Псевдоанемохоры – растения, обсеменению которых в той или иной степени способствует ветер, но зачатки которых ветром не разносятся. Побеговая система растений сильно ветвится и имеет форму шара. В период созревания плодов побеговая система отрывается и перекачивается по земле (тип «перекати-поле»). В эту группу входят растения, обитающие на открытых пространствах – степях (синеголовник полевой, солянка русская и др.).

У гемианемохоров ветер незначительно удлиняет траекторию полета. У них либо вообще нет специальных приспособлений (мятлик, полевица), либо придатки очень маленькие (опушение чешуй лисохвоста, вздутые чашечки язвенника, крыловидная кайма погремка), либо сами плоды очень тяжелые (семянки нагловатки, плоды ворсянковых).

Гидрохория свойственна растениям, обитающим вдоль морских побережий, по долинам рек, болотам и другим водоемам (рис. 60). Однако моря, реки, непроточные водоемы, дождевые потоки и др. не одинаковы по эффективности разноса зачатков и постоянству их действия. Плавательные приспособления плодов и семян достигаются уменьшением удельного веса зачатка и защищают их от намокания. Плоды осок и омежника, плодики частухи и рдестов способны плавать в течение 2–10 дней, а плоды поручейника, ольхи клейкой, стрелолиста

до нескольких недель и месяцев. Наиболее долго могут плавать плоды, имеющие приспособления к разносу морем (некоторых пальм). Плоды некоторых растений имеют выросты – якоря, закрепляющие плоды в илистом грунте (роголистник, череда, водяной орех).

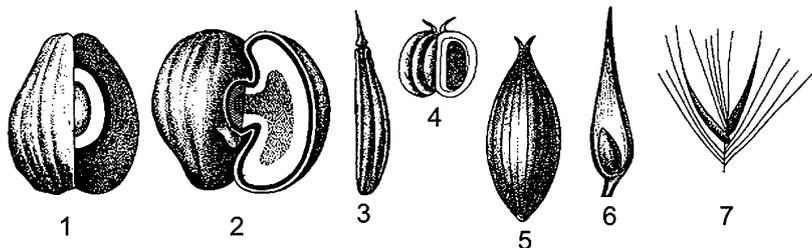


Рис. 60. Гидрохорные плоды: 1 – пальма кокосовая, 2 – сейшельская пальма, 3 – омежник водяной, 4 – вех ядовитый, 5 – осока береговая, 6 – осока ложносытевидная, 7 – тростник обыкновенный

Строение гидрохорных диаспор разнообразно, но плавательные приспособления сводятся к образованию воздухоносной паренхимы (часто пробкового типа) или крупным воздушным полостям. Их несмачиваемость связана, главным образом, с наличием воскового налета, густого короткого опушения и др. Наиболее ярко гидрохорные приспособления выражены у плодов прибрежных пальм, разносимых морем, особенно у кокосовой. Пресноводные гидрохорные диаспоры имеют разнообразные приспособления:

- а) семя имеет плотный эндокарпий или семенную кожуру, защищающую от намокания, а плавательный пояс из крупных опробковевших клеток залегает под эпидермисом. К этой группе относятся зачатки частухи, стрелолиста, ольхи клейкой, некоторых лютиков и др.;
- б) плотный защитный слой окружает диаспору снаружи, а плавательная ткань залегает под ним. Водонепроницаемость достигается за счет околоплодника (сабельник), экзокарпия (мечтрава, ежеголовник) или семенной кожуры;
- в) наличие воздушных пузырей (плоды осок со вздутыми «мешочками» из прицветников). Воздушные камеры семян образуются в семенной кожуре (белозор) или под ней (ирис);
- г) сборная группа разнотипных зачатков, плавательные приспособления которых расположены вне плода или семени. Так,

плоды щавелей окружены разросшимся сухим околоцветником, а семена желтой кубышки погружены в толстый слой слизи.

Дождевыми потоками разносятся семена очитка едкого, вероники полевой, калужницы болотной и др. Плоды этих растений раскрываются во время дождя, семена вымываются из плодов, стекают по стеблю и остаются близ материнского растения или уносятся ручейками сравнительно далеко.

Зоохория может осуществляться тремя основными путями (рис. 61): эпизоохории (животные пассивно переносят плоды и семена), синзоохории (животные зачатки поедают не сразу, а утаскивают в свои жилища или складывают в запас), эндозоохории (плоды поедаются, а неповрежденные семена или косточки выбрасываются с экскрементами).

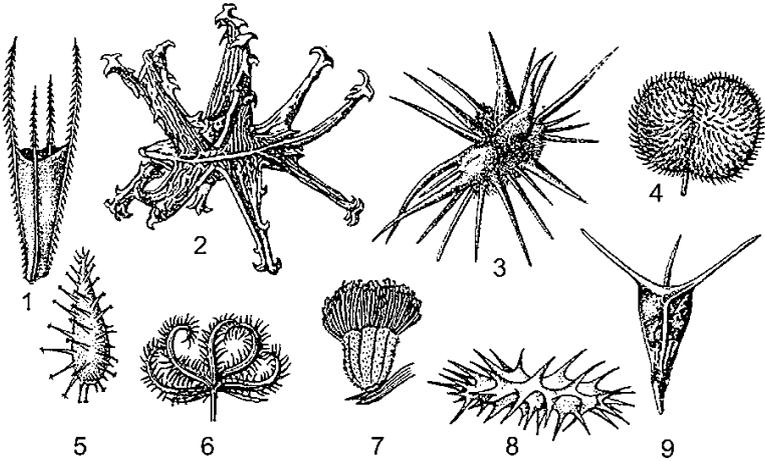


Рис. 61. Зоохорные плоды: 1 – череда трехраздельная, 2 – гарбагофит лежачий, 3 – горанiovия улексовидная, 4 – подмаренник цепкий, 5 – липучка щетинистая, 6 – кольпиния линейная, 7 – репешок аптечный, 8 – орлайя морковная, 9 – рогач песчаный

При эпизоохории распространяются несъедобные для животного диаспоры, что не приносит ему выгоды. Она связана с различными приспособлениями зачатков:

- 1) цепкие плоды: а) выросты тканей перикарпа (эпидермальных – подмаренник, ясменник; субэпидермальных – чернокорень, копеечник); б) видоизмененные столбики (гравилат),

колючие прицветники (осоки); в) колючие чашелистики (пустырник, буквица); г) цепкие или колючие листочки обертки (репешок); е) цепкие побеги (подмаренник цепкий) и др.;

- 2) липкие плоды и семена: а) клейкие железки (шалфей клейкий, линнея северная); б) ослизняющиеся диаспоры (ситник, подорожник); в) без специальных приспособлений, вместе с грязью или илом – факультативная эпизоохория (осоки, вероника ключевая).

Другие формы зоохории являются следствием поедания плодов, семян или их частей. Часто животные поедают зачатки не сразу на месте их произрастания, а утаскивают в свои гнезда или складывают куда-либо в запас. При этом часть зачатков теряется в пути или запасы остаются почему-то неиспользованными. Активными разносчиками зачатков являются муравьи, птицы и млекопитающие.

Диаспоры, распространяемые муравьями, имеют прочные покровы и снабжены придатками – элайосомами (элайон – масло, сома – тело), которые муравьи поедают сами и кормят личинок. Сами растения невысокие или стелящиеся и с ранним цветением, а время созревания семян совпадает с созреванием личинок. Хорошо развитые элайосомы образуются у семян чистотела, хохлаток, плодов печеночницы и чистяка весеннего. У лука медвежьего, касатика безлистного масло содержится в оболочке клеток семенной кожуры. Птицы и грызуны разносят, в основном, плоды и семена древесных (каштан, бук, дуб) растений и кустарников (лещина).

Эндозоохория характеризуется тем, что плоды поедаются, а неповрежденные семена или косточки проходят пищеварительный канал и выбрасываются с экскрементами, не теряя всхожести. Это характерно как для сочных плодов и семян (малина, брусника, шиповник, рябина), так и для сухих, которые поедают животные вместе с травой. Семена эндозоохорных растений имеют прочные покровы, защищающие их от пищеварительных соков животных.

Антропохорией называют диссеминацию, осуществляемую при трудовой деятельности человека. Вырубая леса, создавая искусственные водохранилища, строя поселки и города, человек сокращает площади обитания одних видов растений и создает предпосылки для расселения других. Расширяются площади возделывания культурных растений и ареалы интродуцируемых видов. Кроме сознательного воздействия,

человек влияет на многие природные явления и даже во вред хозяйственным интересам. Выделяют три вида антропохории: агестохория (распространение зачатков средствами транспорта); эргазиохория (рассеивание и распределение в почве зачатков сорных растений сельскохозяйственными орудиями и машинами); спейрохория (распространение зачатков культурных и сорных растений путем их высева).

Агестохория. Интенсивность агестохории определяется дальностью распространения диаспор и быстротой роста искусственных ареалов растений. Авто- и гужевой транспорт не имеет существенного значения для этой формы, так как способствует распространению сорных и рудеральных растений на небольшие расстояния. Результаты агестохории определяются появлением заносных видов. Известно немало случаев, когда заносные виды оказываются в новой стране. Например, в Европе массово распространились мелколепестник канадский, ромашка пахучая, щирца запрокинутая, завезенные из Северной Америки. В Америке широко распространился подорожник большой из Европы. Экспорт полевых сорных растений осуществляется с товарным зерном. Таким образом, в Америку из Европы попали бодяк, овсюг, а из Америки – крупносемянные повилики.

Эргазиохория связана с массовой диссеминацией на ближние расстояния главным образом сорнополевых и сенокосных растений. Распространение диаспор сорнополевых видов происходит уборочными (отделение зачатков от материнских растений и их рассеивание) и почвообрабатывающими (заделывание семян) машинами. Пахотный горизонт полей насыщен огромным количеством жизнеспособных семян. Это связано с биологическими особенностями сорных растений: легкое отделение зачатков от материнского растения, высокая степень семенной продуктивности, гетероспермия и долговременное сохранение жизнеспособности семян.

Спейрохория – наиболее специализированная форма антропохории. Выделяют преднамеренную (высев диаспор культивируемых растений) и непреднамеренную (распространение сорных зачатков с посевным материалом) спейрохорию. Нередко весьма трудно отделить сорные семена от культурных. Время созревания и свойства (форма, размеры, вес) зачатков сорных видов практически не отличаются от засоряемой культуры. Так, весьма трудно отличить овсюг от овса; гречиху татарскую и горец вьюнковый от гречихи и др.

К косвенным формам антропохории следует отнести еще 2 формы: *антропогидрохорию* (распространение диаспор поливными водами) и *антропозоохорию* (рассеивание зачатков домашним скотом, в том числе с навозом). При искусственном орошении могут распространяться не только гидрохорные диаспоры, но и зачатки, приносимые тальми и дождевыми водами в питающий водоем. Собираание навоза, вывозка его на поля и разбрасывание – несомненно, нужно относить к антропозоохории. Если зачатки распространяются эпи- или эндозоохорно домашними животными, то характер диссеминации во многом определяется человеком (скот прогоняется по маршрутам, выбранным человеком).

5.3.5. *Вегетативное размножение*

Естественное вегетативное размножение осуществляется в природе, без вмешательства человека. Вегетативное размножение происходит при помощи вегетативных органов – корней и побегов. У покрытосеменных растений, наряду с основными органами, имеются специализированные органы (столоны, корневища, клубни, луковицы и др.). Благодаря вегетативному размножению растения увеличивают свою численность и расширяют занимаемые территории. На первом этапе жизни дочерние особи получают питательные вещества от материнского растения. Поэтому они быстро развиваются, хорошо переносят неблагоприятные условия внешней среды, рано переходят к цветению и плодоношению.

В жизни некоторых растений вегетативное размножение имеет особое значение. Так, многие водные растения (ряска, рдесты, элодея) размножаются главным образом вегетативно. Нередко семена не могут образоваться из-за влияния неблагоприятных условий на цветение, сильного затенения, отсутствия насекомых-опылителей, а уже образовавшиеся семена не могут прорасти через плотный дерновый покров. В связи с этим большинство лесных и болотных растений (черника, брусника, багульник, многие осоки и злаки) размножаются, в основном, вегетативным путем.

Многие растения увеличивают свою численность путем размножения корневищами, луковицами и клубнями.

Корневище (греч. *rhizome* – корнеподобный) – многолетний подземный побег, выполняющий функции вегетативного размножения,

возобновления, расселения и запасаания веществ. Основа корневища – стебель с почками, которые находятся в пазухах чешуевидных листьев или над листовыми рубцами (в отличие от корня, который не несет листьев); от корневища отходят придаточные корни. Корневища очень разнообразны; их классифицируют по: степени развития междоузлий (длинные, короткие и укороченные); типу нарастания (симподиально или моноподиально); способу формирования (надземно- или подземнообразующиеся), а также толщине, направлению роста и другим признакам.

При ветвлении корневища образуется куртина надземных побегов, которые фактически принадлежат одной особи (рис. 62). Нарастая верхушкой (дистальной частью), корневище постепенно отмирает в старой (проксимальной) части; отдельные особи обособляются (происходит партикуляция (от лат. *particula* – частица) в самостоятельные растения, что часто приводит к вегетативному размножению. При помощи корневищ размножаются черника, кислица обыкновенная, ландыш майский, пырей ползучий и многие другие растения.

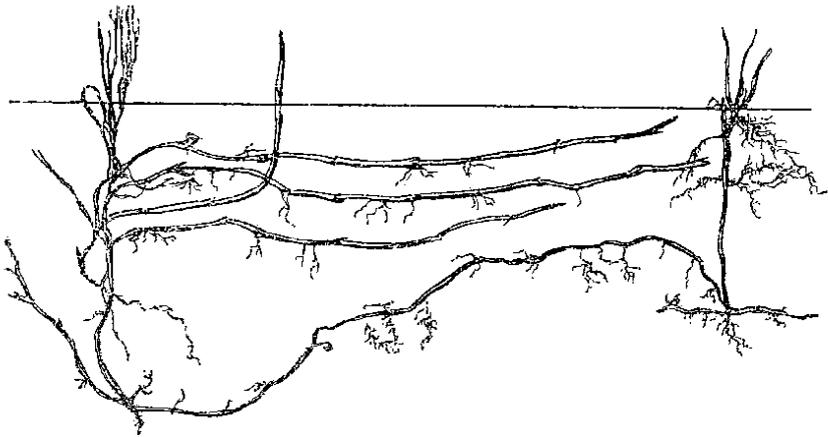


Рис. 62. Корневище пырея

Клубень – укороченный побег с утолщенным стеблем (у подземных клубней листья чешуевидные, надземных – зеленые), в котором накапливаются запасные вещества, позволяющие переносить неблагоприятный период и использоваться для возобновления; нередко

они служат и для вегетативного размножения. Клубнями в природных условиях размножаются хохлатки, седмичник европейский и др. У чистяка весеннего формируются мелкие клубни в пазухах листьев. У горца живородящего в области соцветия формируются небольшие клубни в виде выводковых почек.

При помощи луковиц размножаются лилии, подснежники, гусиный лук, тюльпаны. *Луковица* – очень укороченный побег (*донце*) с хорошо развитыми мясистыми чешуевидными листьями, в которых накапливаются вода и питательные вещества, обеспечивая переживание неблагоприятного периода. Луковицы также выполняют функции возобновления и вегетативного размножения. Обычно луковицы образуются в почве, реже на воздушных побегах (зубянка луковичная). Луковицы весьма разнообразны. Луковицы могут быть: однолетними и многолетними; моноподиальными и симподиальными; имбрикатными и туникатными, а также различаются по другим признакам.

В том случае, когда в рост трогаются две или несколько боковых почек, луковицы ветвятся и образуют луковицы-детки. При нарушении связи между материнской и дочерними луковицами наблюдается вегетативное размножение. Наиболее ярко вегетативное размножение проявляется у растений (у некоторых видов гусиного лука, пролески), дочерние луковицы которых образуются на верхушке stolона, вырастающего из пазушной почки луковицы.

На верхушке stolонов у земляники лесной, живучки ползучей, лапчатки гусиной и др. формируются укороченные побеги. Stolоны (лат. *stolonis* – корневой побег) – однолетние удлинённые горизонтальные побеги с ярко выраженной функцией распространения и вегетативного размножения. После укоренения розеточных побегов они быстро растут и вскоре (после отмирания stolонов) становятся самостоятельными дочерними растениями.

На верхушке stolонов могут образовываться клубни, луковицы и клубнелуковицы, из которых образуются дочерние растения.

Луговой чай, клевер ползучий, вероника лекарственная и др. размножаются ползучими побегами. В узлах побега образуются придаточные корни, а из боковых почек развиваются боковые побеги. После отмирания участков материнского побега молодые растения становятся самостоятельными.

Нередко сломанные ветром или животными ветки ив и тополей, попадая во влажную среду, могут укорениться и сформировать новые растения.

У ряда растений (малина, осина, иван-чай, щавель малый) на корнях образуются придаточные почки. Из них развиваются надземные побеги, от оснований которых отрастают придаточные корни. Такие побеги называют корневыми отпрысками (рис. 63). После отмирания участка корня, связывающего материнское и дочернее растения, последнее становится самостоятельным. При помощи корневых отпрысков растения быстро занимают новые территории. Очень много корневых отпрысков образуется у трудно искореняемых сорняков (бодяк, осот, вьюнок).



Рис. 63. Размножение малины

В природе размножение растений листьями наблюдается реже, чем побегами и корнями. Например, листьями размножается сердечник луговой, произрастающий в средней полосе России по берегам рек на влажной почве (рис. 64). Из клеток сегментов в основании листа развиваются придаточные почки. После укоренения во влажной почве из почек развиваются молодые растения. Размножение листьями можно наблюдать и у комнатного растения бриофиллюма. У него по краям листовых пластинок закладываются многочисленные почки. Находясь на листьях материнского растения, они дают начало небольшим побегам, образующим корни. Опадая, такие побеги укореняются в почве и дают начало взрослым растениям.

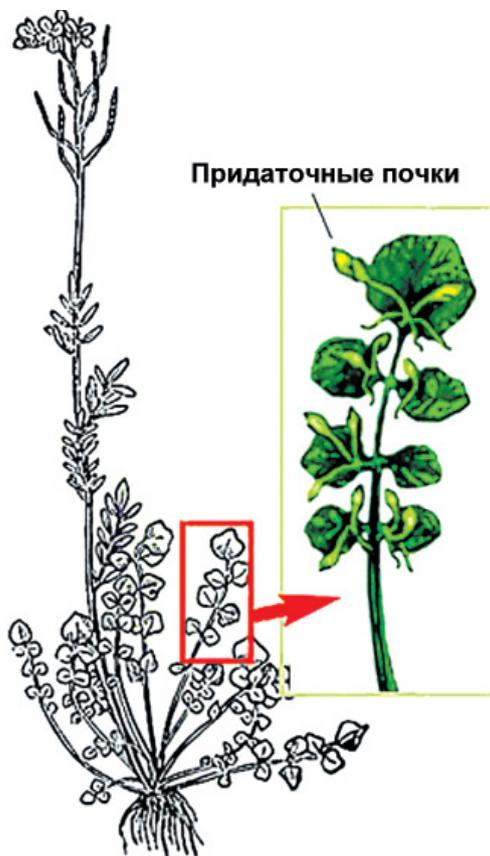


Рис. 64. Сердечник луговой. Придаточные почки

Искусственное вегетативное размножение осуществляется при вмешательстве человека. Оно широко используется при выращивании различных сельскохозяйственных и декоративных растений. Благодаря искусственному размножению:

1. Получают больший урожай и за более короткий срок, чем при размножении тех же видов семенами. Картофель, например, выросший из посаженных в почву клубней, уже к концу лета дает высокий урожай. Это же растение, размножаемое семенами, образует клубни величиной с горошину. Земляника или гладиолусы, выращенные из семян, в первый год остаются в вегетативном периоде.

2. Дочерние растения сохраняют все качества материнского растения. Это очень важно при необходимости сохранить сортовые качества. При половом размножении теряются сортовые качества растений.
3. Размножают выведенные бессемянные сорта бананов, апельсинов, груши, ананаса, винограда, которые возможно размножать только вегетативным путем.

Человек в своей практике использует разные способы вегетативного размножения растений, многие из которых происходят и в природных условиях. Клубнями размножают картофель, топинамбур. Обычно для посадки отбирают клубни картофеля среднего размера. При размножении новых сортов картофеля клубни разрезают на две и более части. Иногда из клубней вырезают почки-глазки с небольшими кусочками мякоти, а из них в ящиках с плодородной почвой выращивают рассаду, которую затем высаживают на постоянное место. Луковицами размножают репчатый лук, лилии и тюльпаны. Чеснок размножают зубчиками – почками, образовавшимися в пазухе чешуевидных листьев материнской луковицы. Корневищами размножают спаржу, ирисы; клубнелуковицами – гладиолусы, шафран и др.; корневыми шишками – георгины, батат и др.

Кроме перечисленных выше, выделяют и другие способы искусственного вегетативного размножения. Так, перерезав лопатой куст крыжовника или смородины, можно получить два-три растения. Они быстро приживаются на новом месте, благодаря уже имеющейся хорошо развитой корневой системе. Этот способ называют *делением куста*; так размножают георгины, пионы, флоксы и другие многолетние растения.

Однолетние побеги крыжовника, смородины, винограда можно пригнуть к земле, закрепить деревянными шпильками и присыпать почвой (рис. 65). Укоренившиеся и хорошо развитые дочерние растения – *отводки* отрезают и пересаживают на новое место. Укоренение отводков можно ускорить нанесением небольших надрезов на участках стеблей, соприкасающихся с почвой. Материнские растения более интенсивно снабжают пораненные побеги питательными и другими веществами, необходимыми для образования корней.

Очень часто при размножении растений используют черенки. *Черенок* – часть растения, используемая для вегетативного размножения. Выделяют корневые, побеговые (стеблевые) и листовые черенки.

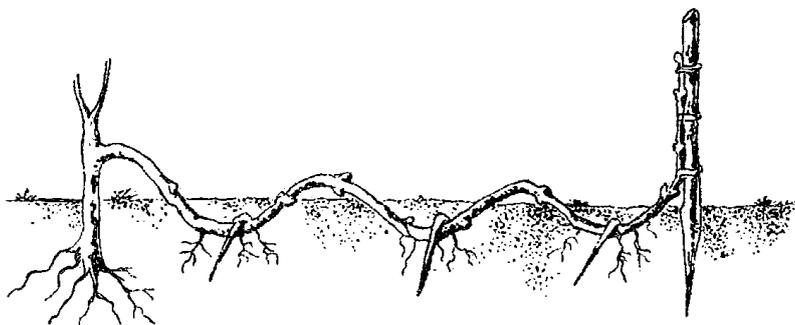


Рис. 65. Укоренение отводков

Корневыми черенками размножают корнеотпрысковые растения (на корнях образуются придаточные почки). Такой способ размножения характерен для вишни, облепихи, ирги, шиповника, малины и др. К корнеотпрысковым сорнякам относятся: вьюнок полевой, осот полевой, щавель курчавый. Хрен огородный, нередко возделываемый на грядках, может превратиться в сорняк при неправильном уходе за растением.

Побеговыми черенками, способными образовывать придаточные корни, размножают смородину, крыжовник, а также ряд комнатных растений: традесканцию, пеларгонию, монстеру, фикус и др. (рис. 66). Их укоренение обычно проводят в ящиках с влажным песком. Для ускорения образования корней иногда черенки обрабатывают раствором специальных веществ – стимуляторов роста.

Листовыми черенками размножают в основном комнатные растения – бегонию рекс, глоссию, сенполию (узамбарскую фиалку) (рис. 66).

Прививку, как способ вегетативного размножения растений, обычно используют в случаях, когда побеги трудно образуют придаточные корни (яблоня, груша). Этот способ размножения в природе не встречается. Прививка – это перенос части одного растения (привой) на другое (подвой). Привоем служат побеговые черенки или даже почки с частью стебля (коры и древесины), например, срезанные с яблони того сорта, который хотят размножить. В качестве подвоя в этом случае используют сеянцы яблони (дички), выращенные из семян (обычно китайки или антоновки как зимостойких растений). После прививки ткани привоя и подвоя должны срастись. Поэтому, соединяя срезы, нужно хорошо совместить их камбий. Привитый участок плотно обвя-

зывают и замазывают садовым варом. Это предотвращает попадание в рану микроорганизмов. После того как привитой черенок или почка (глазок) трогаются в рост, мочало и часть подвоя, находящуюся выше прививки, удаляют. Прививку глазками производят летом, а прививку черенками – весной, до распускания листьев (рис. 67).

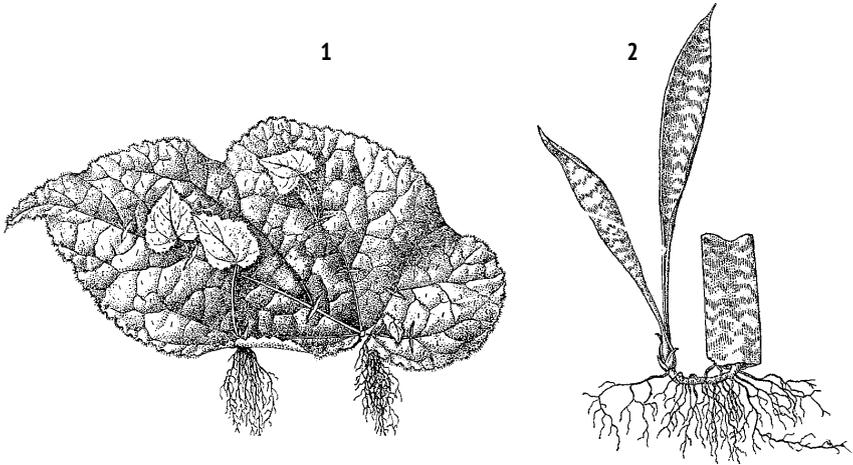


Рис. 66. Размножение листовыми черенками: 1 – укоренение листа *Begonia rex*; 2 – часть листа *Sansevieria* с образовавшимися на ней корнями и листьями

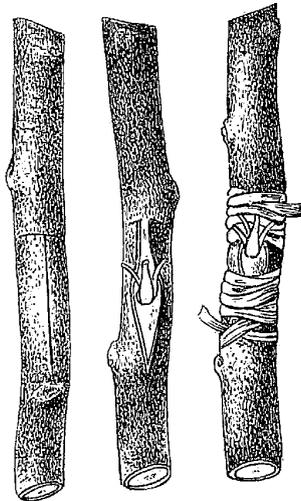


Рис. 67. Окуляровка

В последние десятилетия широко используют клональное микро-размножение растений. Получение растений из клеток или кусочков ткани называют *культурой ткани*. Этот способ основан на способности растительной клетки или ткани сформировать целое растение. Культуру тканей выращивают в специальных лабораториях на питательных средах при поддержании определенной температуры и влажности воздуха, необходимой освещенности. В культуре тканей из клеток формируются миниатюрные молодые растения. Благодаря такому способу размножения за короткий срок можно получить очень большое количество растений с заданными свойствами. Так, от одного материнского растения розы, земляники или картофеля можно получить за год более 1 млн дочерних растений. Этот метод применяют для выращивания безвирусного картофеля, женьшеня, орхидей и др. Важно, что метод культуры тканей можно использовать для получения большого количества ценных декоративных, лекарственных, а также редких и охраняемых растений.

5.3.6. Возрастные изменения у растений

Вслед за зоологами фитоценологи, занимающиеся изучением популяций растений, проводили возрастную дифференциацию путем определения календарного возраста. Этот способ до сих пор является доминирующим и в лесоведении. Трудami Т. А. Работнова и его последователей обоснован и развит новый подход к возрастной дифференциации особей, основанный на изучении индивидуального развития организма от рождения до смерти, или его онтогенеза. Онтогенетические или возрастные изменения включают все аспекты развития организмов: 1) энергетические или обменные процессы, 2) гистогенез и органогенез, 3) разрастание и отмирание, 4) старение и омоложение, 5) воспроизведение и размножение.

В каждый момент времени любой организм характеризуется специфическим набором морфологических, анатомических, физиологических и других признаков, совокупность которых определяет его возрастное состояние. Процесс индивидуального развития осуществляется непрерывно, однако, используя ряд индикаторных признаков, его можно разделить на довольно крупные периоды, которые, в свою очередь, подразделяются на возрастные этапы. Каждый этап представляет собой конкретное возрастное состояние. Последнее

оценивает биологический возраст растения, то есть степень его индивидуального развития.

Каждая особь в определенный момент своего существования может быть охарактеризована двояко: 1) календарным (или абсолютным) возрастом, представляющим отрезок времени с момента возникновения особи до момента исследования, 2) биологическим возрастом или возрастным состоянием. Последнее всегда связано с календарным возрастом, поскольку последовательность онтогенетических процессов протекает во времени. В популяциях границы календарного возраста двух последовательных возрастных состояний обычно перекрываются, то есть возможно существование особей разного возраста и одинакового возрастного состояния и, наоборот, разного возрастного состояния и одинакового календарного возраста.

Для популяционных исследований определение возрастного состояния имеет несравненно большее значение, чем определение календарного возраста. Это обусловлено следующими обстоятельствами: 1) разные особи одного и того же вида достигают определенного возрастного состояния в разные календарные сроки, но, поскольку они находятся на одном и том же этапе индивидуального развития, роль их в популяции и сообществе одинакова; 2) особи растений разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же возрастные состояния в течение разного времени, поэтому сравнительная оценка их роли в сообществе может быть проведена только на основе определения биологического возраста. Кроме того, определение абсолютного возраста у большинства растений практически невозможно из-за постоянного обновления многолетних частей, а классификация их по возрастным состояниям вполне реальна.

Первые попытки подразделения онтогенеза у растений на этапы появились независимо в работах разных авторов в 1940-х годах. В 1950 г. Т. А. Работнов предложил дробную периодизацию индивидуального развития многолетних трав. В дальнейшем она была усовершенствована и дополнена в работах, проводимых под руководством А. А. Уранава. В таком виде (табл. 1) она широко используется для растений различных жизненных форм и систематического положения.

К настоящему времени исследованы возрастные состояния у нескольких сотен видов цветковых, голосеменных и папоротникообразных растений.

Таблица 1

Возрастные периоды и состояния у семенных растений

Период	Возрастное состояние	Индекс
I. Латентный	1. Семена	<i>sm</i>
II. Прегенеративный	2. Проросток (всход)	<i>pl</i>
	3. Ювенильное	<i>j</i>
	4. Имматурное	<i>im</i>
	5. Виргинильное	<i>v</i>
III. Генеративный	6. Молодое	g_1
	7. Зрелое	g_2
	8. Старое	g_3
IV. Постгенеративный	9. Субсенильное	<i>ss</i>
	10. Сенильное	<i>s</i>
	11. Отмирающее	<i>sc</i>

При описании онтогенеза представляется нецелесообразной замена старых, устоявшихся терминов новыми, которые использовались раньше в другом смысле и объеме, например, употребление термина «фаза» вместо принятого сейчас «возрастной период». В ботанической литературе широко используется понятие «фазы морфогенеза», которое обозначает изменение жизненной формы растения в ходе онтогенеза. Многочисленные исследования последних лет показали, что соотношение понятий «фаза морфогенеза», «возрастной период», «возрастное состояние» может быть различным у разных биоморф и даже у разных видов одной биоморфы. Одна фаза морфогенеза может осуществляться в течение одного или нескольких возрастных состояний и даже в течение целого возрастного периода.

Критерии выделения возрастных состояний. Использование наиболее общих, преимущественно качественных, признаков позволяет дать краткую характеристику возрастных состояний для семенных растений:

pl – смешанное питание за счет веществ семени и ассимиляции первых листьев, наличие морфологической связи с семенем, наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) побега и корня;

j – простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослой особи: наличие листьев иной формы

и расположения, чем у взрослых растений, иной тип нарастания и ветвления (или отсутствие ветвления побегов), возможное усложнение типа корневой системы, сохранение некоторых зародышевых структур (корня, побега); потеря связи с семенем, как правило, отсутствие семядолей;

it – наличие свойств и признаков переходного состояния от ювенильных растений к взрослым: развитие листьев, побеговой и корневой системы переходного полувзрослого типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов (смена типов нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и др.), сохранение отдельных элементов первичных (зародышевых) структур;

v – преобладание взрослых черт в структуре особи: развитие характерных для вида взрослых листьев, побеговой и корневой системы;

g₁ – дальнейшее развитие взрослых структур: появление генеративных побегов, усиление процессов роста и формообразования в побеговой и корневой системах, отсутствие либо слабое проявление процессов отмирания;

g₂ – окончательное становление жизненной формы: наибольшая степень развития побеговой и корневой систем особи вследствие высокой интенсивности ростовых процессов, относительный максимум числа генеративных побегов; уравновешенность процессов новообразования и отмирания;

g₃ – упрощение жизненной формы: резкое снижение доли генеративных побегов, ослабление процессов роста и формообразования в побеговой и корневой системах; потеря способности к разрастанию, преобладание процессов отмирания над процессами новообразования;

ss – дальнейшее упрощение жизненной формы: отсутствие генеративных побегов, смена способов нарастания, потеря способности к ветвлению, вторичное появление из спящих почек побегов переходного (имматурного) типа; значительное преобладание процессов отмирания над процессами новообразования;

s – предельное упрощение жизненной формы: накопление отмерших частей растения, вторичное появление некоторых детских черт в структуре особи (ювенильных листьев), потеря способности к ветвлению побегов и иногда – к формированию почек возобновления;

sc – отсутствие живых побегов: преобладание отмерших частей растений, наличие единичных жизнеспособных спящих почек.

В зависимости от характера жизненной формы качественные признаки возрастных состояний имеют специфическое морфологическое выражение. Следует отметить, что у гомеобластных жизненных форм разделение иматурного и виргинильного состояний представляет значительные трудности. Оба эти состояния по сути характеризуют переход от детских структур к взрослым и при незначительных изменениях внешнего вида особи в ходе онтогенеза не разделяются. В таком случае принято говорить об отсутствии иматурного состояния.

У поликарпиков обычно выделяются все перечисленные выше возрастные состояния, у монокарпиков генеративный период представлен всего одним возрастным состоянием, а постгенеративный период отсутствует. У многих поликарпиков отмечены перерывы в цветении в течение генеративного периода и возможно выделение соответствующих групп $g_1 - g_3$ временно не цветущих растений.

Для характеристики возрастных состояний могут быть использованы дополнительные биометрические показатели, дающие количественную характеристику ряда морфологических, анатомических, экологических и физиологических признаков. Эти показатели, обычно отражающие размерные характеристики особи, изменяются как во времени (погодичная изменчивость в пределах одного ценоза), так и в разных эколого-географических условиях и при разном хозяйственном использовании ценоза.

Изучен отноморфогенез и выделены возрастные состояния колокольчика широколистного (*Campanulalatifolia*). Прорастание семян надземное. Первым появляется главный корень, а затем в воздушной среде разворачивается укороченный побег розеточного типа. Семядоли светло-зеленые, яйцевидные с выемкой на верхушке пластинки и черешками до 2,5–3,0 мм длиной. Розеточный побег проростков имеет 2–3 длинночерешковых листа, опушенных редкими одноклеточными волосками. Листовая пластинка их широкояйцевидная с острой верхушкой, волнистым краем и сердцевидным основанием. Гипокотиль проростка несколько утолщен, заметно варьирует по длине. От него, как правило, отходит 1–2 тонких придаточных корня. Корневая система стержневая по форме и смешанная по происхождению (рис. 68).

Ювенильные растения (рис. 68) имеют розеточный побег с 1–2 листьями того же типа, что и проростки, но несколько больших размеров. Подсемядольное колено утолщается до 25–30 мм в диаметре, от него

отходит несколько придаточных корней. Корневая система смешанная. Главный корень интенсивно ветвится, достигает 5–6 см длины и продолжает занимать лидирующее положение.

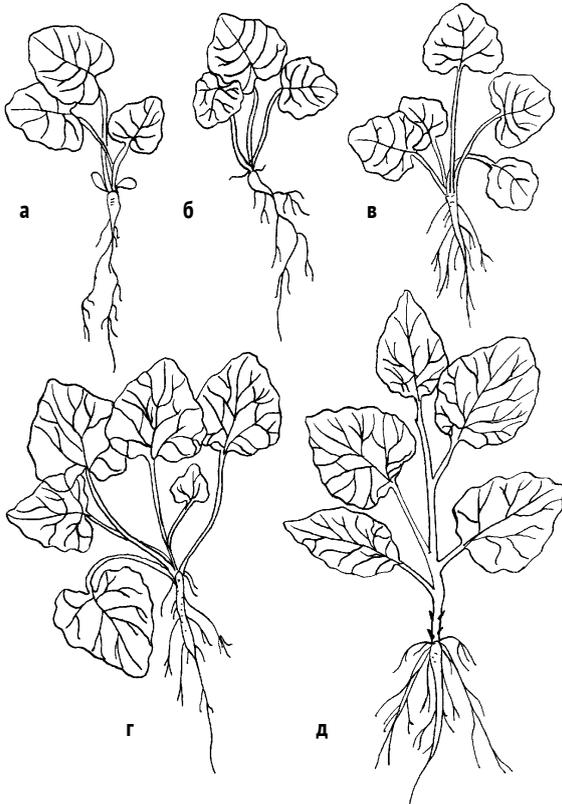


Рис. 68. Колокольчик широколистный. Возрастные состояния прегенеративного периода: а – проросток; б – ювенильное; в – имматурное; г – молодое вегетативное; д – взрослое вегетативное

Розеточный побег имматурных растений (рис. 68) имеет 3–5 листьев, 1–2 из них ювенильного типа. Листовые пластинки «переходного» типа, округлые или широкояйцевидные с тупой верхушкой, сердцевидным основанием и городчатым краем, опушены одноклеточными волосками. Корневая система смешанная. Придаточные корни отходят как от гипокотыля, так и от основания укороченного побега. Главный корень по-прежнему занимает лидирующее положение.

Для *C. latifolia* в пределах виргинильного возрастного состояния мы выделили молодые и взрослые вегетативные особи. Молодые вегетативные растения (рис. 68) имеют розеточный побег с 3–7 длинночерешковыми листьями. Пластинки их широкояйцевидные или яйцевидные с тупой или острой верхушкой, сердцевидным основанием и городчатым краем. Корневая система смешанная. Главный корень занимает лидирующее положение и достигает длины 15 см.

На второй год из верхушечной почки развивается, как правило, удлиненный побег. Он может быть генеративным или оставаться вегетативным (побег с неполным циклом развития).

Растения, имеющие удлиненный вегетативный побег, мы относим к взрослому вегетативному состоянию (рис. 68). Их побеги достигают 6–27 см и несут 3–8 длинночерешковых листьев. Листовые пластинки широкояйцевидные или яйцевидные с неравнопильчатым краем, острой верхушкой и сердцевидным основанием. Корневая система смешанная. Главный корень, как правило, по размерам еще выделяется среди интенсивно развивающихся придаточных корней.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Батыгина Т. Б., Васильева В. Е.* Размножение растений. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002.
2. Ботаника: Учебник для студ. высш. учеб. заведений: В 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. – М.: Академия, 2006.
3. Ботаника: Учебник для студ. высш. учеб. заведений: В 4 т. Т. 4. Кн. 1 и 2. Систематика высших растений / Под ред. А. К. Тимонина. – М.: Академия, 2009.
4. *Голубинский И. Н.* Биология прорастания пыльцы. – Киев: Наукова думка, 1974.
5. *Девятов А. Г.* Репродуктивная экология семенных растений: Учебное пособие к летней практике по ботанике / Под ред. А. К. Тимонина. – М.: МАКС Пресс, 2014.
6. *Дьяков Ю. Т.* Введение в альгологию и микологию: Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 2000.
7. *Еленевский А. Г., Соловьева М. П., Тихомиров В. Н.* Систематика высших, или наземных, растений. – М.: Академия, 2001.
8. Жизнь растений. Т. 1–6. – М.: Просвещение, 1974–1982.
9. *Заморский А. Д.* Жизненные циклы растений. – М.: Знание, 1968.
10. *Кашин А. С., Куприянов П. Г.* Апомиксис в эволюции цветковых растений: онтогенетические и филогенетические аспекты проблемы. – Саратов, 1993.
11. *Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А.* Ботаника. Систематика растений. – М.: Просвещение, 1975.
12. Краткий словарь ботанических терминов / Под ред. проф. А. Г. Еленевского. – Саратов, 1993.
13. Курс низших растений: Учебник для студентов ун-тов / Л. Л. Великанов, Л. В. Гарибова; под ред. М. В. Горленко. – М.: Высшая школа, 1981.
14. *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981.
15. Малый практикум по низшим растениям: Учеб. пособие для студентов-биологов ун-тов. – М.: Высшая школа, 1976.
16. *Мюллер Э., Леффлер В.* Микология / Пер. с нем. – М.: Мир, 1995.
17. Практикум по систематике растений и грибов / Под ред. А. Г. Еленевского. – М.: Академия, 2004.
18. *Рейвн П.* Современная ботаника: В 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М.: Мир, 1990.
19. *Тимонин А. К.* Ботаника. Т. 3. Высшие растения. – М.: Академия, 2007.
20. *Фегри К., Ван дер Пейл Л.* Основы экологии опыления. – М.: Мир, 1982.
21. *Черепанова Н. П.* Систематика грибов: Учеб. пособие. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004.
22. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1–3. – СПб.: Мир и семья, 1994, 1997, 2000.

Учебное издание

Викторов Владимир Павлович
Годин Владимир Николаевич
Ключникова Надежда Михайловна
Куранова Наталия Геннадиевна
Пятунина Светлана Камильевна

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ И РАЗВИТИЯ
Часть 1
БАКТЕРИИ. ГРИБЫ И ЛИШАЙНИКИ. РАСТЕНИЯ
Учебное пособие

Редактор *Дубовец В. В.*
Оформление обложки *Удовенко В. Г.*
Компьютерная верстка *Дорожкина О. Н., Ковтун М. А.*

Управление издательской деятельности
и инновационного проектирования МПГУ
119571, Москва, Вернадского пр-т, д. 88, оф. 446.
Тел.: (499) 730-38-61
E-mail: izdat@mpgu.edu

Подписано в печать 02.11.2016. Формат 60x90/16.
Бум. офсетная. Печать цифровая. Объем 10,0 п. л.
Тираж 500 экз. Заказ № 586.

ISBN 978-5-4263-0414-7



9 785426 304147